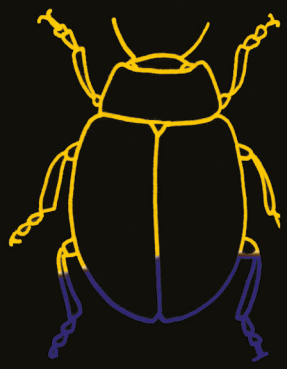
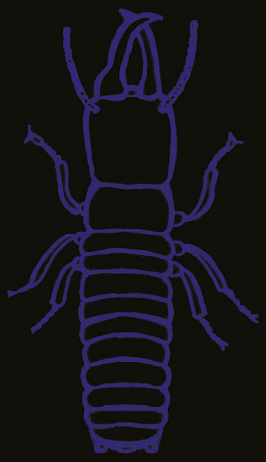
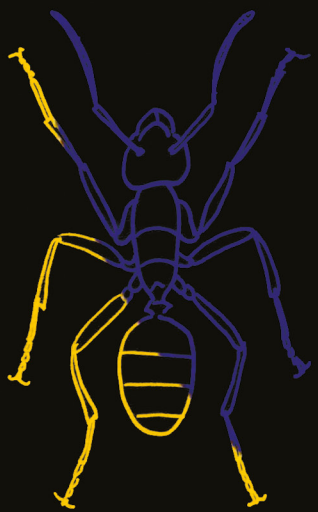
Insetos do Brasil
Diversidade e Taxonomia

2ª Edição Revisada e Ampliada



EDITORES

José Albertino Rafael

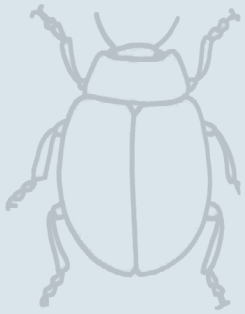
Gabriel A. R. Melo

Claudio J. B. de Carvalho

Sônia A. Casari

Reginaldo Constantino

editoraINPA



Insetos do Brasil

Diversidade e Taxonomia

2ª Edição Revisada e Ampliada

Luis Inácio Lula da Silva
Presidente da República

Luciana Barbosa de Oliveira Santos
Ministra da Ciência, Tecnologia e Inovação

Henrique dos Santos Pereira
Diretor do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Esta obra foi financiada pelo Governo Federal, com recursos do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq

Insetos do Brasil

Diversidade e Taxonomia

2ª Edição Revisada e Ampliada

Editores

José Albertino Rafael

Gabriel A. R. Melo

Claudio J. B. de Carvalho

Sônia A. Casari

Reginaldo Constantino

editoraINPA

Copyright © Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia

Editores

José Albertino Rafael, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM, jarafael@inpa.gov.br

Gabriel Augusto Rodrigues de Melo, Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR, garmelo@ufpr.br

Claudio José Barros de Carvalho, Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR, cjbcarva@ufpr.br

Sônia Aparecida Casari, Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia, São Paulo, SP, casari@usp.br

Reginaldo Constantino, Universidade de Brasília, Departamento de Zoologia, Brasília, DF, constant@unb.br

Editora INPA

Editor-chefe: Mario Cohn-Haft

Produção editorial: Rodrigo Verçosa, Shirley Ribeiro Cavalcante, Tito Fernandes

Tito Fernandes, Projeto Gráfico

Tito Fernandes, Tiago Nascimento, Sheila Lima, Diagramação

Daniela de Cassia Benà, Juares Fuhrmann, Tito Fernandes Capa

Dados Internacionais de Catalogação da Publicação (CIP)
(Câmara Brasileira do Livro, SP, Brasil)

595.7
R136i

Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia /
editores, Rafael, José Albertino, Gabriel Augusto Rodrigues de Melo, Claudio José Barros de Carvalho, Sônia AparecidaCasari, Reginaldo Constantino.
Manaus : Editora INPA, 2024.
880 p. : il. ; color.
ISBN: 978-65-5633-046-4
DOI: https://doi.org/10.61818/56330464

1. 595.7 — Entomologia. 2. Zoologia. 3. Biodiversidade Ambiente.
I. Rafael, José Albertino.
II. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo. III. Claudio José Barros de Carvalho. IV. Sônia Aparecida Casari.
V. Reginaldo Constantino. VI. Título.

CDU

Primeira edição, 2012

Segunda Edição, revisada e ampliada, 2024

Editora do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia
Av. André Araújo, 2936 – Caixa Postal 2223
Cep : 69067-375, Manaus – AM, Brasil.
Tel: 55 (92) 3643-3223 site: www.gov.br/inpa e-mail: editora@inpa.gov.br

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

SUMÁRIO

Lista de autores vi

Lista de abreviaturas viii

Agradecimentos ix

Apresentação. A diversidade de insetos no Brasil x

1. Morfologia Externa 1
2. Anatomia Interna e Fisiologia 12
3. Filogenia e Classificação 57
4. Biogeografia da Região Neotropical 88
5. Importância dos Insetos 109
6. Princípios de Sistemática 114
7. Coleta, Montagem, Preservação e Métodos para Estudos 120
8. Chave para as ordens - adultos 137
9. Collembola 141
10. Protura 155
11. Diplura 160
12. Archaeognatha 166
13. Zygentoma 170
14. Ephemeroptera 174
15. Odonata 187
16. Zoraptera 234
17. Dermaptera 239
18. Plecoptera 249
19. Orthoptera 254
20. Embioptera 291
21. Phasmatodea 302
22. Mantodea 315
23. Blattaria (baratas + cupins) 329
24. Thysanoptera 352
25. Hemiptera 368
26. Psocodea (Psocoptera + Phthiraptera) 457
27. Hymenoptera 484
28. Megaloptera 546
29. Neuroptera 552
30. Strepsiptera 568
31. Coleoptera 575
32. Trichoptera 699
33. Lepidoptera 710
34. Mecoptera 767
35. Siphonaptera 773
36. Diptera 783
37. Glossário 832

Índice Taxonômico 847

LISTA DE AUTORES, PARTICIPAÇÃO EM CAPÍTULOS E INSTITUIÇÃO

Adriano Cavalleri, Thysanoptera.
Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, RS.

Alberto M. Silva-Neto, Psocodea/Psocoptera.
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Manaus, AM.

Alexandre Specht, Lepidoptera.
Embrapa Cerrados, Planaltina, DF.

Alfonso N. García Aldrete, Psocodea/Psocoptera.
In memoriam.

Anamaria Dal Molin, Hymenoptera.
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Departamento de Microbiologia e Parasitologia, Natal, RN.

Ana Lucia B. G. Peronti, Hemiptera, Sternorrhyncha.
Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal, Jaboticabal, SP.

Ângelo Parise Pinto, Odonata.
Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR.

Annelyse Rosenthal Figueiredo, Diplura.
Universidade Federal do Oeste do Pará, Instituto de Saúde Coletiva, Santarém, PA.

Antonio A. Agudelo, Mantodea.
Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Facultad de Ciencias y Educación, Bogotá, Colômbia.

Antonio J. C. Aguiar, Glossário.
Universidade de Brasília, Departamento de Zoologia, Brasília, DF.

Augusto Loureiro Henriques, Zygentoma.
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM.

Bruno C. Bellini, Collembola.
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, RN.

Bruno Clarkson, Coleta, montagem, preservação e métodos para estudos.
Instituto Oswaldo Cruz, Laboraório de Entomologia, Rio de Janeiro, RJ.

Caleb C. Martins, Neuroptera.
Universidade Estadual do Maranhão, Caxias, MA.

Carlos A. S. de Azevêdo, Megaloptera.
Universidade Estadual do Maranhão, Caxias, MA.

Carlos Frankl Sperber, Orthoptera.
Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Geral Viçosa, MG.

Carlos José Einicker Lamas, Diptera.
Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia, São Paulo, SP.

César A. Favacho, Mantodea.
Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, PA.

Claudia Szumik, Embioptera.
Unidad Ejecutora Lillo (CONICET - Fundación Miguel Lillo), Tucumán, Argentina.

Cláudio Gilberto Froehlich, Plecoptera.
In memoriam.

Claudio José Barros de Carvalho, Diptera.
Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR.

Cristiano F. Schwertner, Hemiptera, Heteroptera.
Universidade Federal de São Paulo, Diadema, SP.

Dalton de Souza Amorim, Biogeografia da Região Neotropical.
Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Ribeirão Preto, SP.

Dalva Luiz de Queiroz, Hemiptera, Sternorrhyncha.
Embrapa Florestas, Colombo, PR.

Daniel Burckhardt, Hemiptera, Sternorrhyncha.
Naturhistorisches Museum, Basel, Suiça.

Daniela Maeda Takiya, Hemiptera, Auchenorrhyncha.
Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento de Zoologia, Rio de Janeiro, RJ.

Daniela Santos Martins Silva, Orthoptera.
Universidade Federal de Viçosa - Campus Rio Paranaíba, MG.

Diego Matheus de Mello Mendes, Orthoptera.
Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Tefé, AM.

Douglas Zeppelini, Collembola.
Universidade Estadual da Paraíba, Campus V, João Pessoa, PB.

Eduardo A. B. Almeida, Morfologia Externa.
Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Ribeirão Preto, SP.

Eduardo Carneiro, Lepidoptera.
Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR.

Edward L. Mockford, Psocodea/Psocoptera.
Illinois State University, Illinois, EUA.

Eliana Collucci, Mecoptera.
Secretaria Municipal de Saúde, Prefeitura de São Paulo, SP.

Elidiomar Ribeiro da Silva, Ephemeroptera.
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Departamento de Zoologia, Rio de Janeiro, RJ.

Élison Fabrício Bezerra Lima, Thysanoptera.
Universidade Federal do Piauí, Floriano, PI.

Fabiene Maria de Jesus, Orthoptera.
Universidade Aberta do Brasil, Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Norte de Minas Gerais, Montes Claros, MG.

Felipe F. F. Moreira, Hemiptera, Heteroptera.
Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, RJ.

Fernando Campos de Domenico, Orthoptera, Ensifera.
Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia, São Paulo, SP.

Frederico Falcão Salles, Ephemeroptera.
Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Entomologia, Viçosa, MG.

Gabriel A. R. Melo, Morfologia Externa, Hymenoptera.
Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR.

Gabriel Biffi, Coleoptera.
Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia, São Paulo, SP.

Gabriel Mejdalani, Hemiptera, Auchenorrhyncha.
Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Rio de Janeiro, RJ.

Gláucia Marconato, Lepidoptera.

Hélcio R. Gil-Santana, Hemiptera, Heteroptera.
Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, RJ.

Henrique Paprocki, Trichoptera.
Museu de Ciências Naturais, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG.

Jeyaraney Kathirithamby, Strepsiptera.
Oxford University, Oxford, Inglaterra.

Jocélia Grazia, Hemiptera, Heteroptera.
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.

José Albertino Rafael, Protura, Zoraptera, Diptera.
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM.

José A. M. Fernandes, Hemiptera, Heteroptera.
Universidade Federal do Pará, Belém, PA

José Wellington de Morais, Diplura.
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM.

Juliana Chamorro Rengifo, Orthoptera, Ensifera.
Secretaria de Educación de Guadalajara de Buga, Valle del Cauca, Colômbia.

Larissa Moreira Silva, Trichoptera.
Universidade Federal de Minas Gerais, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Belo Horizonte, MG.

Lucas Denadai de Campos, Orthoptera.
Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, PG em Zoologia, São Paulo, SP.

Lúcia Massutti de Almeida, Coleta, montagem, preservação e métodos para estudos.
Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR.

Luciane Marinoni, Coleta, montagem, preservação e métodos para estudos.
Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR.

Marcelo Duarte, Lepidoptera.
Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia, São Paulo, SP.

Márcia Souto Couri, Diptera.
Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Rio de Janeiro, RJ.

Márcio Perez Bolfarini, Orthoptera.
Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP.

Marcos Fianco, Orthoptera.
Universidade Federal do Paraná, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Curitiba, PR.

Marcus Guidoti, Hemiptera, Heteroptera.
Plazi, Biodiversity Information Standards (TDWG).

Marcus V. Scherrer, Mantodea.
Instituto Federal do Espírito Santo, Campus Vitória, Vitória, ES.

Maria Kátia Matiotti da Costa, Orthoptera.
Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS.

María Laura Juárez, Embioptera.
Unidad Ejecutora Lillo (CONICET - Fundación Miguel Lillo), Tucumán, Argentina.

Mariana Flores Lindner, Thysanoptera.
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Porto Alegre, RS.

Mirian David Marques, Anatomia Interna e Fisiologia.
Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia, São Paulo, SP.

Mirna M. Casagrande, Lepidoptera.
Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR.

Neucir Szinwelski, Orthoptera.
Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Cascavel, PR.

Neusa Hamada, Megaloptera.
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM.

Norman Dale Penny, Neuroptera. *In memorian.*

Paula Jéssica Costa Pinto, Embioptera.
Universidade Federal do Paraná, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Curitiba, PR.

Paula Raile Riccardi, Diptera.
Museum für Naturkunde, Center for Integrative Biodiversity Discovery, Berlin Alemanha.

Paulo S. Fiuza Ferreira, Hemiptera, Heteroptera.
Universidade Federal de Viçosa, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Viçosa, MG.

Pedro G. B. Souza-Dias, Filogenia e Classificação, Orthoptera.
Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Rio de Janeiro, RJ.

Pedro Ivo Chiquetto-Machado, Phasmatodea.
Universidade de São Paulo, Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, São Paulo, SP.

Pedro Marcos Linardi, Psocodea/Phthiraptera, Siphonaptera.
Universidade Federal de Minas Gerais, Departamento de Parasitologia, Belo Horizonte, MG.

Philippe Grandcolas, Blattaria (baratas).
Institut de Systématique Evolution et Biodiversité, Muséum national d'Histoire Naturelle, Sorbonne Université, CNRS; Ecole Pratique de Hautes Etudes, Université des Antilles, Paris, França.

Pitágoras da Conceição Bispo, Plecoptera.
Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Faculdade de Ciências e Letras de Assis, Assis, SP.

Rafael Molero-Baltanás, Zygentoma.
Universidad de Córdoba, Córdoba, Espanha.

Rafael Sobral, Diplura.
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Manaus, AM.

Raphael Aquino Heleodoro, Dermaptera, Phasmatodea.
Universidade Federal do Amazonas, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Manaus, AM.

Reginaldo Constantino, A Importância dos Insetos, Princípios de taxonomia, Chave para Ordens de Insetos, Blattaria (cupins), Glossário, Índice Taxonômico.
Universidade de Brasília, Departamento de Zoologia Brasília, DF.

Renan Carrenho, Hemiptera, Heteroptera.
Universidade de São Paulo, Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, São Paulo, SP.

Renan da Silva Olivier, Orthoptera.
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Instituto de Biociências, Campo Grande, MS.

Renato J. P. Machado, Neuroptera, Mecoptera.
Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR.

Ricardo Brugnera, Hemiptera, Heteroptera.
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Porto Alegre, RS.

Rodney Ramiro Cavichioli, Hemiptera, Auchenorrhyncha.
Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR.

Rosaly Ale-Rocha, Archaeognatha.
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM.

Roseli Pellens, Blattaria (baratas).
Institut de Systématique Evolution et Biodiversité, Muséum national d'Histoire Naturelle, Sorbonne Université, CNRS; Ecole Pratique de Hautes Etudes, Université des Antilles, Paris, França.

Sarah Siqueira de Oliveira, Diptera.
Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, Goiás, GO.

Sérgio Antonio Vanin, Filogenia e Classificação. *In memorian*.

Sérgio de Freitas, Neuroptera. *In memorian*.

Sergio Ide, Coleoptera.
Instituto Biológico, Centro de Pesquisas e Desenvolvimento de Sanidade Vegetal, São Paulo, SP.

Sheila Pereira de Lima, Protura, Zoraptera.
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Manaus, AM.

Sílvio Shigueo Nihei, Filogenia e Classificação.
Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, São Paulo, SP.

Sônia A. Casari, Coleoptera.
Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia, São Paulo, SP.

Vera Cristina Silva, Diptera.
Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Ribeirão Preto, SP.

Vera Regina dos Santos Wolff, Hemiptera, Sternorrhyncha.
Centro Estadual de Diagnóstico e Pesquisa Agronômica, Porto Alegre, RS.

LISTA DE ABREVIATURAS USADAS NAS LEGENDAS DAS FIGURAS E/OU NAS REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.

Ed(s): editor(es)
Fig.(s): figura(s)
p.: página
pp: páginas
va: vista anterior
vad: vista ântero-dorsal
vav: vista ântero-ventral
vd: vista dorsal
vdl, vista dorso-lateral
vf, vista frontal
vfl, vista fronto-lateral
vl, vista lateral
vli, vista látero-interna
vol(s), volume(s)
vp, vista posterior
vpd, vista póstero-dorsal
vpv, vista póstero-ventral
vv, vista ventral
vvl, vista ventro-lateral

AGRADECIMENTOS

Nossos agradecimentos especiais a todos que contribuíram de forma significativa para a consecução desse livro. Ao Francisco Felipe Xavier Filho, técnico, entomólogo, fotógrafo e companheiro de muitas excursões; Márcio Cutrim Moreira de Castro, pela vetorização das figuras na primeira edição do livro, reutilizadas nesta edição; Fátima Seleme Zagonel, pela confecção e preparação de muitas das figuras a traço que ilustraram a primeira edição e reutilizadas nesta edição; Catarina da Silva Motta (*in memorian*), querida Catá, pelo incentivo enquanto viva e pelas identificações taxonômicas em várias fotos.

Ao Tito Fernandes e Sheila Pereira de Lima pela diagramação.

À Daniela de Cassia Benà e Juares Fuhrmann pela arte da capa.

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), pelos apoios financeiros aos editores ao longo do tempo e pela concessão de auxílio financeiro para a publicação do livro, no âmbito do edital Chamada Pública CNPq nº 58/2022 - Programa Institutos Nacionais de Ciência e Tecnologia – INCT, processo 406.833/2022-2.

A todos os autores (*in memorian*) que fizeram parte da equipe de entomólogos que contribuíram para a realização desta obra, primeira e segunda edição, essencial para a entomologia brasileira. São eles:

Alejo Mesa

Alfonso Neri Garcia Aldrete

Cláudio Gilberto Froehlich

Janira Martins Costa

Joachin Ulrich Adis

Norman Dale Penny

Renato Contin Marinoni

Sergio Antonio Vanin

Sérgio de Freitas

APRESENTAÇÃO
A diversidade de insetos no Brasil

José Albertino Rafael INPA, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0002-0170-0514
Gabriel A. R. Melo UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0001-9042-3899
Claudio J. B. de Carvalho UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0002-3533-6853
Sônia A. Casari USP, Museu de Zoologia, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0003-4895-6709
Reginaldo Constantino UnB, Departamento de Zoologia, Brasília, DF. https://orcid.org/0000-0003-2060-6723

O Brasil é um dos países com maior riqueza conhecida do mundo em diversidade de hexápodes (conhecidos popularmente como insetos), abrigando cerca de 91 mil espécies (73%) de um total de cerca de 125 mil espécies de animais registradas para o país (CTFB 2023) (Fig. 1). Isto se deve à sua vasta extensão territorial e à grande variedade de biomas e hábitats, somadas a uma grande força taxonômica de especialistas trabalhando ao longo dos tempos. Em termos globais a riqueza dos insetos no Brasil, o grupo mais biodiverso no nosso país, corresponde a 8,4% da fauna mundial, atualmente quase 1.100.000 espécies (dados extraídos dos capítulos deste livro) (Tab. 1) e de Garcia-Rosello *et al.* (2023). Os valores para o Brasil não são mais estimativos e estão muito próximos do que realmente existe de conhecido atualmente graças ao Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (CTFB 2023). Valores estimados hoje só são admissíveis para a fauna ainda desconhecida. Segundo aproximações mais sensatas, essa fauna ainda desconhecida elevaria em cerca de cinco vezes o número de espécies de insetos no Brasil, resultando em algo próximo de 500 mil espécies. A mesma proporção de fauna desconhecida foi utilizada por Chapman (2009) e Eggleton (2020).

Ainda há muito para ser desvendado. Antes que esta fauna desapareça é preciso conhecer o máximo possível da riqueza com a qual convivemos, onde as espécies habitam e como interagem na natureza. Os insetos são fundamentais para o equilíbrio ambiental e a sobrevivência das demais espécies, dentre elas, a humana. Infelizmente, neste início de século, vivemos um momento desafiador, de alterações ambientais e de notável perda de biodiversidade. Este cenário se agrava ainda mais pelo número ínfimo de especialistas aptos a estudar toda essa notável biodiversidade. Precisamos de recursos financeiros para a formação de grande número de entomologistas/taxonomistas e dar base qualificada nesta formação. A publicação de livros especializados que fundamentem o conhecimento sobre essa diversidade é essencial e para isso lançamos mais uma opção com a segunda edição do livro "Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia".

A primeira edição deste livro, lançada em 2012 e, agora, esta segunda edição, revista, ampliada e atualizada, tem o objetivo de fornecer um tratado geral, atual e qualificado, sobre a ento-

Tabela 1. Riqueza de insetos em cada ordem no mundo (números extraídos dos capítulos deste livro) e no Brasil (CTFB 2023), percentagem de espécies registradas para o Brasil e número de espécies estimadas para o Brasil (segundo autores dos capítulos deste livro).

Ordem	Número de espécies			
	Mundo	Brasil	Brasil %	Brasil estimativa
Archaeognatha	513	25	4,9	200
Blattaria	7.314	1.118	15,3	4.600
Coleoptera	386.500	35.750	9,2	140.000
Collembola	9.300	474	6,3	6.000
Dermaptera	2.200	118	5,4	600
Diplura	1.000	37	3,7	400
Diptera	159.294	11.759	7,4	70.000
Embioptera	476	57	12,0	300
Ephemeroptera	4.000	432	10,8	1.500
Grylloblattaria	34	0	0	0
Hemiptera	106.000	9.303	8,8	30.000
Hymenoptera	150.000	10.815	7,2	80.000
Lepidoptera	157.338	14.234	9,0	90.000
Mantodea	2.494	251	10,1	1.000
Mantophasmatodea	15	0	0	0
Mecoptera	740	26	3,5	100
Megaloptera	380	24	6,3	50
Neuroptera	6.000	433	7,2	1.200
Odonata	6.340	917	13,1	1.500
Orthoptera	31.000	1.813	5,8	6.000
Phasmatodea	3.300	232	7,0	600
Psocodea	10.937	1.011	9,4	5.000
Plecoptera	3.743	199	5,3	300
Protura	804	27	3,4	1.000
Raphidioptera	254	0	0	0
Siphonaptera	3.000	62	2,1	100
Strepsiptera	640	33	5,2	300
Thysanoptera	6.300	614	9,7	2.500
Trichoptera	16.266	873	5,4	3.500
Zoraptera	44	6	13,6	30
Zygentoma	650	32	6,8	300
Total	1.075.556	90.649	8.4	447.080

Como citar: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B.; Casari, S.A.; Constantino, R. 2024. Apresentação: a diversidade de insetos no Brasil, pp. x-xii. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464a01

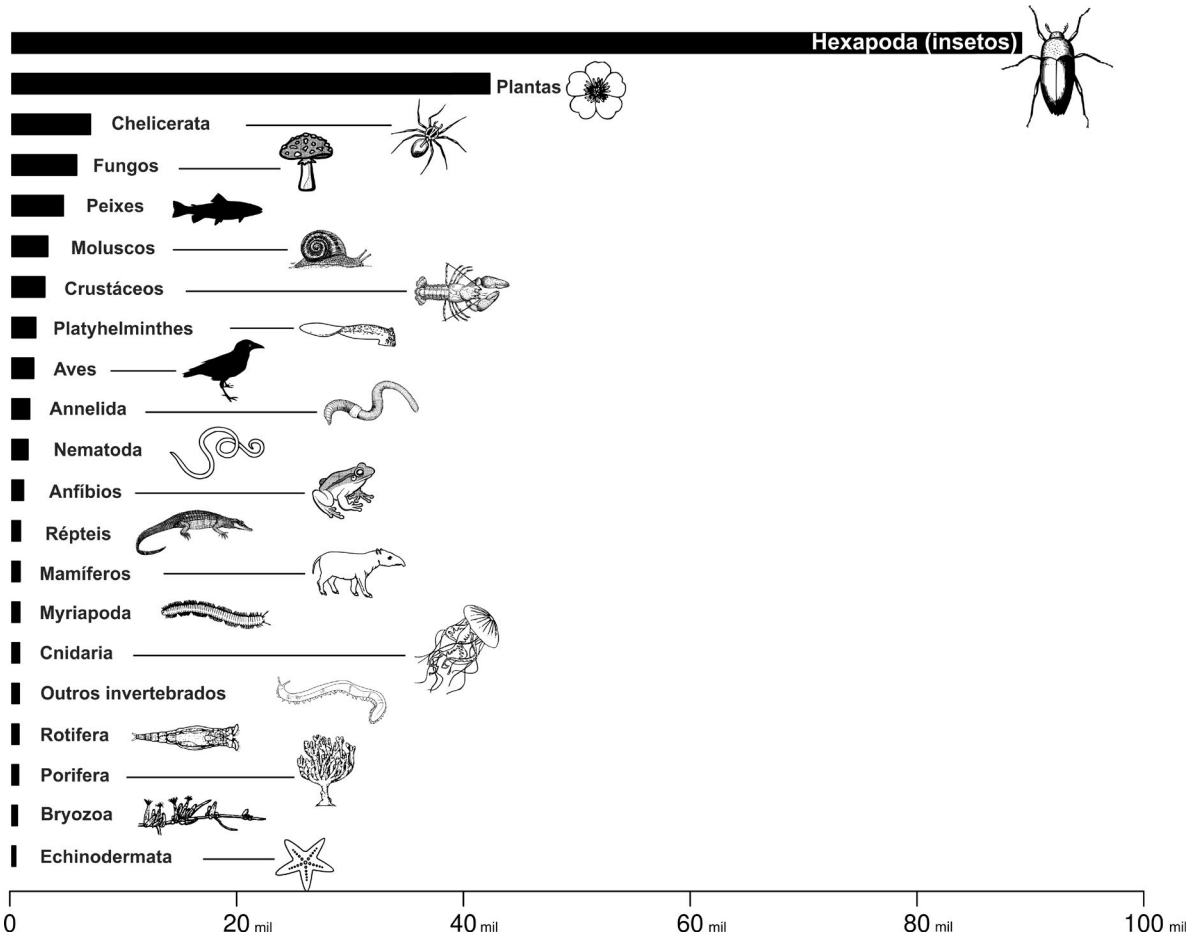


Figura 1. Riqueza conhecida de espécies de animais, plantas e fungos no Brasil. Fontes: Catálogo Taxonômico do Fauna do Brasil (2023) e Flora e Funga do Brasil (2023).

mofauna brasileira, adequado para o ensino da Entomologia aos estudantes de graduação e pós-graduação, professores e pesquisadores, servindo de base aos seus estudos, ensinamentos e pesquisas sobre os insetos.

A primeira edição do livro foi premiada pela Sociedade Brasileira de Zoologia com o prêmio "Alexandre Rodrigues Ferreira". Este prêmio é destinado ao melhor livro publicado na área de Zoologia, nos dois anos anteriores à realização do Congresso Brasileiro de Zoologia (CBZ). Foi concedido pela Sociedade Brasileira de Zoologia por ocasião do XXX CBZ (2014). Adicionalmente, foi classificado entre os dez finalistas de 2013 para o prêmio Jabuti na modalidade "Ciências Naturais". Mas, certamente, o maior prêmio foi a sua aceitação entre os estudantes, professores e pesquisadores, sendo adotado como livro texto nos cursos de graduação e pós-graduação do Brasil.

Agora, esta segunda edição segue a mesma linha da primeira, dando base para o incremento do conhecimento científico relativo à entomologia brasileira nos seus mais diversos aspectos, com informações gerais sobre morfologia, biologia, classificações, relações filogenéticas, importância agrícola, médica, veterinária, métodos de coletas e chaves de identificações. Esta segunda edição apresenta um texto abrangente e ênfase para a identificação de todas as 28 ordens e 679 famílias de insetos com registros para o Brasil (Tab. 2).

O livro continuará a ser o mais completo e atualizado disponível, com enfoque taxonômico sobre insetos no Brasil, desenvolvido por especialistas brasileiros e alguns estrangeiros. É seguro dizer que a primeira edição foi um marco de extrema importância e contribuiu de forma notável para o avanço da Entomologia no Brasil. Para esta edição a equipe de editores é a mesma, mas a equipe de autores aumentou de 71 para 97, um engajamento louvável da nossa força taxonômica para atingir o nível de conhecimento qualificado e desejado. Como dito no prefácio da primeira edição, repetimos agora, "esperamos sua continuidade, por meio de atualizações periódicas e renovação da equipe de autores e editores". Não podemos deixar a entomologia brasileira carente de um texto básico especializado e esperamos que esta segunda edição continue tão notável quanto a primeira na formação de recursos humanos em entomologia no Brasil.

Os editores sentem-se orgulhosos com os resultados da primeira edição e resolveram publicar a segunda edição em formato eletrônico sob licença *Creative Commons*, para que sua distribuição seja ampla e sem custos aos interessados. Esperamos, com essa atitude, facilitar e contribuir ainda mais com a formação de novas gerações de entomólogos no país que é um dos mais ricos do mundo em biodiversidade. Estamos felizes com isso. A versão impressa, com custos aos interessados, também está disponível e atende aos requisitos de depósito em bibliotecas, de distribuição entre os autores e voluntários que contribuíram

Tabela 2. Ordens de Hexapoda e respectivo número de famílias para o Brasil.

Coleoptera	113
Hemiptera	112
Diptera	102
Lepidoptera	78
Hymenoptera	64
Psocodea (Psocoptera + Phthiraptera)	46
Collembola	21
Orthoptera	17
Trichoptera	16
Odonata	15
Mantodea	12
Ephemeroptera	10
Neuroptera	10
Blattaria (baratas + cupins)	9
Siphonaptera	8
Strepsiptera	7
Dermaptera	6
Thysanoptera	6
Embioptera	5
Phasmatodea	5
Diplura	4
Zygentoma	2
Zoraptera	2
Plecoptera	2
Megaloptera	2
Mecoptera	2
Protura	2
Archaeognatha	1

com esta edição, distribuição entre os órgãos de fomento, com parte da edição ficando disponível para ser comercializada.

Algumas falhas foram sinalizadas ao longo dos dez anos da primeira edição. Críticas, correções e sugestões serão muito bem recebidas, novamente, e podem ser enviadas aos editores. Agradecemos aos financiadores, CNPq e FAPEAM, pelo apoio recebido na primeira e segunda edições deste livro.

Referências bibliográficas

Chapman, A.D. 2009[2021]. **Numbers of Living Species in Australia and the World**. 2nd ed. Report for the Australian Biological Resources Study. Disponível em: <https://ury1.com/Y0YWF>. Acesso: 25/mai/2022.

CTFB - **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil 2023**. Disponível em: <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/listaBrasil/PrincipalUC/PrincipalUC.do?lingua=pt> Acesso: 23/jan/2023.

Eggleton, P. 2020. The State of the World's Insects. **Annual Review of Environment and Resources** 45: 8.1–8.22

Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acesso em: 27/jan/2023.

Garcia-Rosello, E.; J. Gonzales-Dacosta; C. Guisande & J.M. Lobo 2023. GBIF falls short of providing a representative picture of the global distribution of insects. **Systematic Entomology** 2023: 1-9. doi: 10.1111/syen.12589

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

Dermaptera: cabeça com peças bucais separadas

CAPÍTULO 1
MORFOLOGIA EXTERNA

Eduardo A. B. Almeida USP, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, Ribeirão Preto, SP. https://orcid.org/0000-0001-6017-6364

Gabriel A. R. Melo UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0001-9042-3899

O entendimento dos princípios básicos da organização morfológica de Hexapoda é essencial para compreender a ubiquidade desses organismos. Essa compreensão permite ainda que se estude com rigor os padrões de variação entre as ordens. A morfologia tem sido por séculos a base de dados utilizada para o reconhecimento de grupos taxonômicos e para a proposição de classificações. A variação morfológica, como todas as características biológicas, carrega a história evolutiva dos grupos e, assim, pode ser usada para a delimitação de táxons naturais, reflexo do parentesco entre as espécies. Parte da variação morfológica é resultado de pressões seletivas e, assim, possui um caráter adaptativo. A fascinante diversidade de aparelhos bucais é um dos melhores exemplos de correlação morfológica a diferentes hábitos de vida dos insetos.

O objetivo deste capítulo é fornecer as bases para compreender a terminologia de morfologia externa utilizada no restante do livro. Tratamentos extensos da morfologia dos insetos foram apresentados por Snodgrass (1935, 1952), Matsuda (1965, 1970, 1976, 1979), Scudder (1961, 1971), Smith (1969), Tuxen (1970), Denis & Bitsch (1973), Richard & Davis (1977), Bitsch (1979), Nichols (1989), Kukalová-Peck (1991), entre outros. Há inúmeros outros estudos tratando da morfologia de grupos menores, muito valiosos por elucidarem o uso exato de termos entre especialistas de um táxon. Estruturas homólogas podem ser tratadas por nomes diferentes em diferentes ordens de insetos por razões históricas ou pela dificuldade de se estabelecer hipóteses confiáveis de homologia entre as estruturas em grupos diferentes. Ainda, há nomes iguais utilizados, em grupos diferentes, para estruturas não homólogas.

Antes de iniciar a discussão sobre a morfologia externa, é importante definir alguns termos que auxiliam a descrição anatômica. O eixo mais longo dos insetos normalmente é aquele que segue da cabeça à extremidade do abdômen e é chamado ântero-posterior, podendo também ser denominado **rostro-anal**. Assim, estruturas ou regiões ditas anteriores são aquelas mais próximas à cabeça do inseto. Um plano vertical pode ser imaginado passando ao longo de um inseto ao longo do eixo ântero-posterior, dividindo-o em duas metades idênticas (ou quase idênticas), já que é um organismo bilateralmente simétrico. A **linha mediana** ou **linha média** é útil para descrever o quanto uma parte do corpo se afasta do centro do corpo. Dois outros eixos podem ser traçados, perpendiculares entre si. O eixo **direito-esquerdo,** como o próprio nome sugere, vai de um lado ao outro do inseto. Por último, existe o eixo **dorso-ventral**. Estruturas proximais (ou basais) são aquelas mais próximas da linha mediana e estruturas distais ou apicais são aquelas mais afastadas. Como é característico dos artrópodes, insetos possuem o corpo revestido de placas esclerosadas que, em certas regiões, formam estruturas rígidas e outras que se articulam entre si. O revestimento dos insetos é de fundamental importância para sua sobrevivência e é de grande utilidade para a descrição de sua estrutura morfológica. O revestimento dorsal de um inseto é denominado **tergo**, o lateral é chamado **pleura** e o ventral, **esterno**. O uso desses três termos na literatura entomológica causa um pouco de confusão, porque por vezes são empregados apenas para descrever o conjunto completo de placas dorsais, por exemplo, no caso do tergo, e, por vezes, também é empregado para descrever cada uma das placas. O mesmo ocorre, analogamente, para a pleura e o esterno. Os dois sentidos serão adotados neste livro. Referência às subdivisões ou esclerosações de uma dessas placas é feita pela adição do sufixo **-ito**: **esternito**, **pleurito** e **tergito**.

Como citar: Almeida, E.A.B & Melo, G.A.R. 2024. Cap. 1, Morfologia externa, pp. 1-11. *In:* Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c01

O corpo de um inseto constitui-se de uma sequência de partes: os **somitos**, **segmentos do corpo** ou **metâmeros**, derivados de somitos embrionários. Em insetos, tal como em outros Arthropoda, grupos de segmentos fundem-se durante o desenvolvimento do organismo, formando regiões do corpo denominadas **tagmas**. O padrão de organização dos tagmas é chamado de **tagmose** e, nos insetos, é expresso em três grandes regiões do corpo: cabeça, tórax e abdômen (Fig. 1.1). A consequência mais notável da tagmose em insetos é a divisão do corpo em regiões com funções diferenciadas: na cabeça, encontra-se a maior parte dos órgãos sensoriais, de ingestão de alimentos e o centro neuronal mais desenvolvido do corpo (que se relaciona ao processamento dos sinais recebidos pelos órgãos sensoriais); o tórax abriga a musculatura responsável pela locomoção e nele se inserem os apêndices locomotores, as pernas e, nos pterigotos, também as asas; no abdômen, encontram-se os órgãos digestivos e reprodutivos, entre outros.

Um inseto contém 20 somitos, embora a separação entre eles possa estar obliterada em regiões do corpo em que tenham ocorrido graus acentuados de fusão, como a cabeça. A cabeça é formada pela fusão dos seis segmentos anteriores do corpo (embora haja autores com outras opiniões quanto a esse número). O tórax é formado por três segmentos facilmente reconhecíveis e o abdômen é formado por 11 segmentos.

O padrão de segmentação pode ser complexo, pelo fato de os limites visíveis das placas do exoesqueleto nem sempre corresponderem aos limites dos segmentos. A esclerosação das placas que revestem o corpo de insetos adultos e ninfas não corresponde aos limites dos segmentos metaméricos primitivos, como acontece em algumas larvas não esclerosadas. Esse padrão é chamado **segmentação secundária** e é um estado apomórfico observado no tórax e abdômen da maioria dos insetos (Figs 1.2–3). Na condição primitiva de segmentação, as **suturas antecostais** demarcam os limites dos segmentos, esses sendo denominados **segmentos primários** (Fig. 1.2). No caso da segmentação secundária, observa-se a esclerosação da sutura antecostal e das regiões adjacentes a ela. Anteriormente à sutura antecostal, localizam-se o **acrotergito** (dorsalmente) e o **acrosternito** (ventralmente), regiões curtas (Fig. 1.3). Os tergos e esternos são placas mais extensas que os acrotergitos e acrosternitos (acroesternitos), e localizam-se posteriormente à sutura antecostal. A flexibilidade intersegmental é garantida, no caso da segmentação secundária, pela **membrana conjuntiva** (ou **intersegmental**), que conecta a extremidade posterior de um tergo (ou esterno) à extremidade anterior do acrotergito (ou acrosternito) subsequente. A **crista antecostal** ou **antecosta** (Fig. 1.3) reforça o esqueleto internamente à linha formada pela sutura antecostal e serve para a fixação de músculos.

Certos apêndices dos insetos estão subdivididos em unidades menores, muitas vezes também chamadas de segmentos. Entretanto, nesses casos, deve-se evitar o uso do termo "segmento" porque essas subdivisões não derivam da segmentação como descrita acima. Às subunidades de uma estrutura, como os palpos das peças bucais, o tarso de uma perna e os cercos abdominais, reserva-se o termo **artículo**. Alternativamente, pode-se referir-se aos artículos empregando-se o sufixo "-mero" (do grego, parte), como por exemplo, **tarsômeros** ou **palpômeros**.

Termos que causam alguma confusão nas descrições morfológicas de insetos são sulco e sutura. O termo **sutura** frequentemente é reservado às linhas que marcam a segmentação primária do corpo, embora com frequência também seja usado para as linhas resultantes da fusão, ou mesmo da subdivisão, de escleritos. Por outro lado, as linhas de reforço e aumento de rigidez, marcadas no integumento do inseto, são denominadas **sulcos**. Sulcos são dobras do integumento que formam carenas internas, servindo para a inserção de músculos ou para aumento de rigidez do exoesqueleto. Em casos de maior desenvolvimento dessas dobras, formam-se placas ou espinhos internos denominados **apófises** ou **apódemas**. Para facilitar a referência a regiões do corpo do inseto, áreas ou placas delimitadas por sulcos e/ou suturas são tratadas por **escleritos**, mesmo quando não corresponderem a um segmento do corpo.

Cerdas, muitas vezes denominadas **pelos**, são estruturas conectadas à cutícula e têm grande importância taxonômica para alguns grupos de insetos. O capítulo "Morfologia Interna e Fisiologia", neste livro, fornece descrições sobre a origem e funções dessas estruturas. Cabe notar que as descrições morfológicas nem sempre são consistentes ao empregar esses termos, especialmente quando se comparam trabalhos de ordens diferentes de insetos. Essa variação no uso dos termos pode ser observada nos diversos capítulos deste livro, respeitando as tradições dos usos para os grupos taxonômicos.

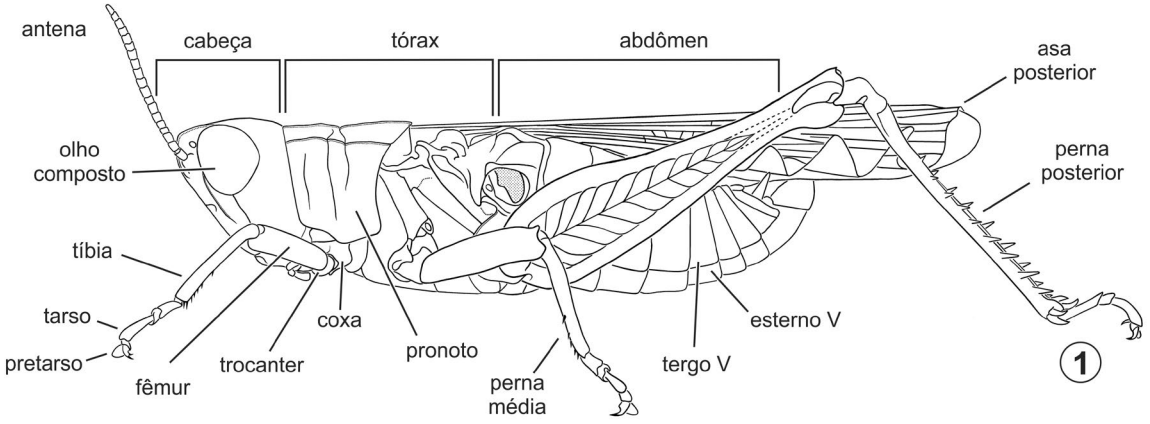
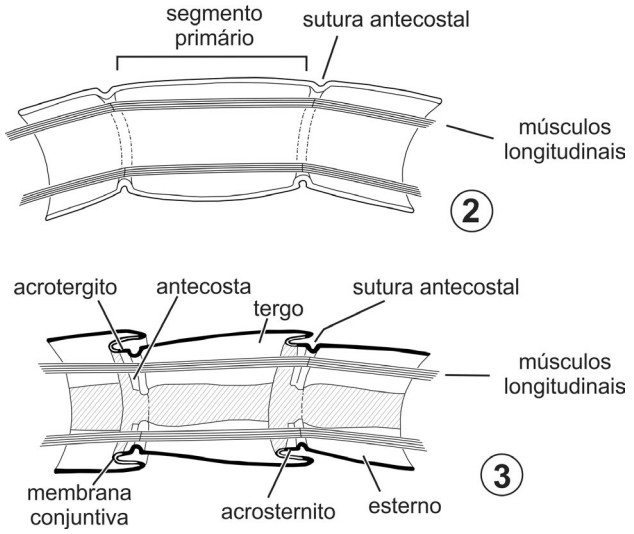


Figura 1.1. Hábito lateral de um adulto de um gafanhoto macho (Orthoptera: Acrididae: *Stenacris* sp.).



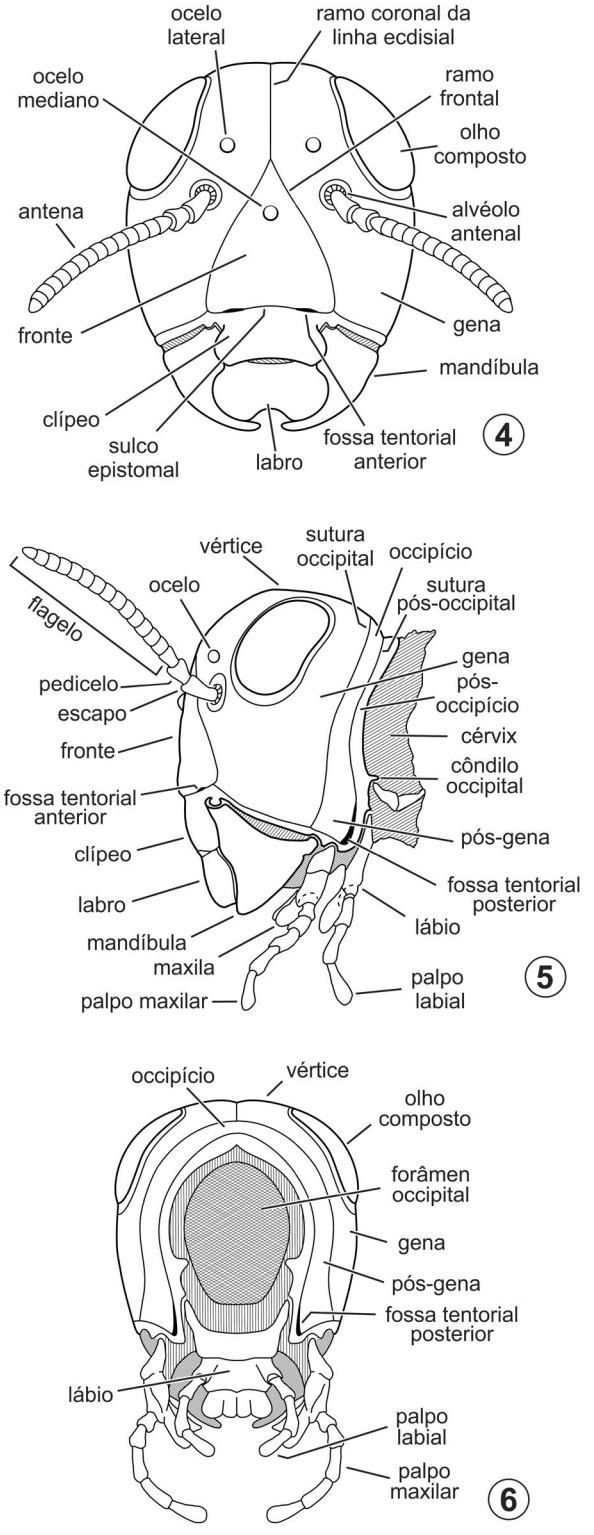
Figuras 1.2–3. Diagramas esquemáticos ilustrando dois tipos de segmentação do corpo. **2**, segmentação primária; **3**, segmentação secundária. Fonte: Snodgrass (1935).

Cabeça (Figs 1.4–6). É um tagma geralmente globular, rígido e bastante esclerosado. Sua origem embrionária não está completamente esclarecida, mas as hipóteses mais aceitas são de que a cápsula cefálica tenha se originado da fusão dos seis ou sete primeiros segmentos do corpo. A cabeça possui duas aberturas, uma anterior (ou ventral), onde se inserem as partes bucais, e outra posterior, por onde se conecta ao restante do corpo. Três padrões básicos da morfologia da cabeça são observados, distintos quanto ao posicionamento das peças bucais: **hipognato** (Fig. 1.5), **prognato**, e **opistognato**. O primeiro é o mais comum e caracteriza-se pela abertura oral e posicionamento das peças bucais voltadas para baixo quando a cabeça está em repouso. Acredita-se que essa seja a condição mais plesiomórfica (ou original) para a morfologia da cabeça dos insetos. As condições prognato (por exemplo, de Embioptera, muitos Coleoptera, larvas de Neuroptera) e opistognato (por exemplo, Hemiptera, Blattaria) são caracterizadas, respectivamente, pela orientação das peças bucais para frente e para trás. A condição opistognata é basicamente uma modificação da condição hipognata, em que a boca é ventral, mas o aparelho bucal se volta para trás.

A cabeça é formada por regiões reconhecíveis e comparáveis em representantes da maioria dos insetos (Figs 1.4–6). Alguns escleritos e estruturas são especialmente importantes como pontos de referência para essas regiões. Dentre essas estruturas, cabe mencionar: (1) **olhos compostos**, nas laterais; (2) três **ocelos** medianamente no alto da cabeça; (3) **alvéolos antenais**, medianamente na face e abaixo dos ocelos; (4) **boca**; e (5) **forâmen occipital** ou **forâmen magno**, na parede posterior da cabeça. A região da cabeça dorsal e anterior ao forâmen occipital é chamada de **epicrânio,** o qual se divide em **occipício** (posteriormente), **vértice** (dorsalmente), **fronto-clípeo** ou simplesmente **clípeo** (anteriormente) e **gena** (lateralmente) (Fig. 1.5).

A maioria dos insetos adultos e ninfas possui um par de **olhos compostos** bastante conspícuos que, em alguns casos, tomam uma parte considerável da superfície da cabeça (Figs 1.4–6). Em casos extremos, os olhos se encontram medianamente e essa condição é chamada **holóptica**; nos casos em que isso não acontece, chama-se **dicóptica**. As unidades constituintes dos olhos compostos são os **omatídios**, pequenas lentes corneais organizadas como facetas hexagonais. Cerdas diminutas podem estar presentes entre os omatídios do olho.

Além dos olhos compostos, os insetos possuem três **ocelos**, que formam um triângulo, geralmente isósceles e posicionado



Figuras 1.4–6. Estruturas da cabeça de um inseto pterigoto (gafanhoto), mostrando seus principais sulcos, suturas e regiões. **4**, vista frontal; **5**, vista lateral; **6**, vista posterior. Fonte: Snodgrass (1935).

entre o vértice da cabeça e os alvéolos antenais (Fig. 1.4). A presença de três ocelos em grande parte dos grandes grupos de insetos sustenta a hipótese de que essa condição estava presente no ancestral comum de Hexapoda. Os dois ocelos mais próximos aos olhos são chamados de **ocelos laterais**. O **ocelo mediano** posiciona-se sobre a linha média da cabeça e aparentemente foi formado a partir de dois ocelos que se fundiram, hipótese sustentada por sua inervação dupla.

Entre os olhos compostos, localizam-se os **alvéolos antenais** (também denominados de tórulos, fossas antenais ou bulbos antenais), que são aberturas na cabeça circundadas por anéis esclerosados, onde se inserem as antenas. As **antenas** são móveis e divididas em três artículos principais (ou antenômeros): o **escapo**, o **pedicelo** e o **flagelo** (Fig. 1.5). O flagelo é composto por um número variável de unidades, os **flagelômeros**, enquanto o escapo e o pedicelo não são subdivididos. O flagelo pode ser uma estrutura inteiriça (um flagelômero) ou pode ter várias dezenas de flagelômeros, e essa variação frequentemente possui importância taxonômica. Em Collembola e Diplura, entretanto, não se reconhece o flagelo, uma vez que os artículos distais ao que seria o pedicelo dos outros insetos possuem musculatura própria, sendo os artículos denominados apenas de antenômeros.

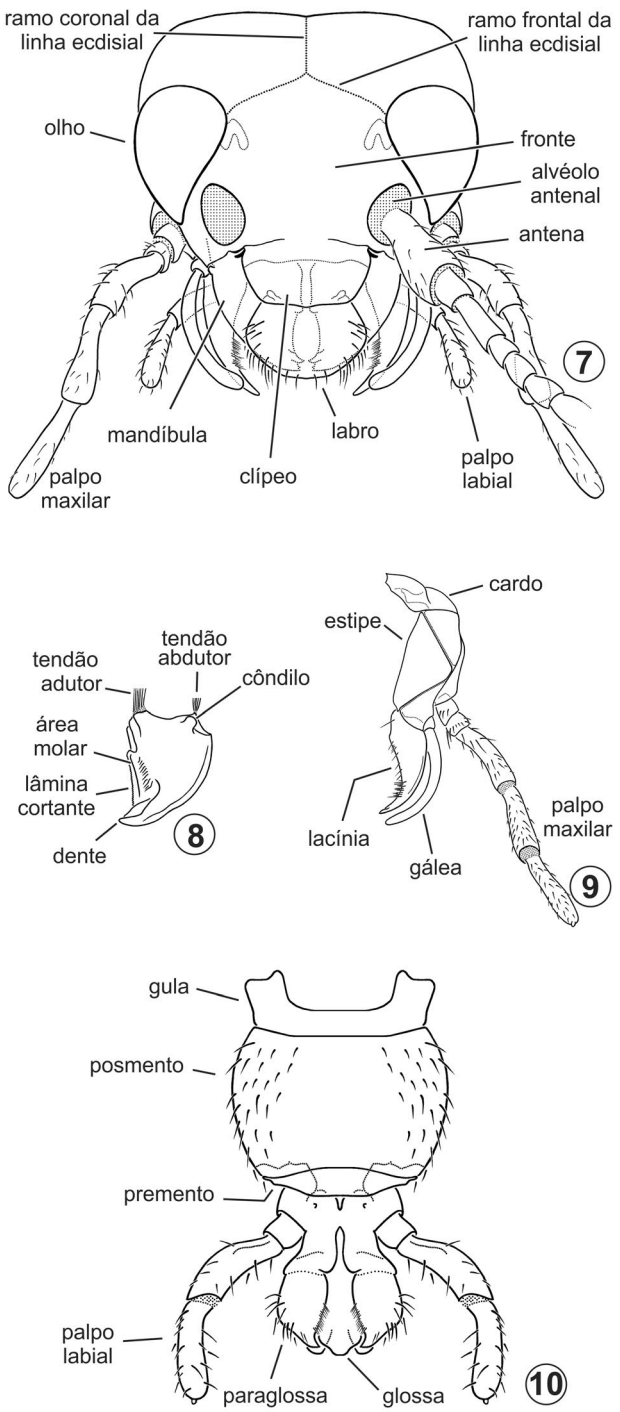
A única linha presente na cabeça de todos os insetos que corresponde a um limite intersegmental é a **sutura pós-occipital** (Figs 1.5–6). Apenas em Archaeognatha, observa-se outra sutura anterior à pós-occipital que marca o segmento maxilar. Em alguns grupos de insetos, é possível reconhecer a **linha ecdisial** (ou "sutura" epicranial). Essa linha possui a forma de um Y invertido e marca o local de rompimento da cápsula cefálica durante as mudas dos imaturos e que persiste como uma linha pouco pigmentada em adultos. O ramo mediano da linha ecdisial, denominado **ramo coronal**, estende-se desde o occipício até a face do inseto, onde se divide em dois ramos laterais, chamados **ramos frontais** (Fig. 1.4).

A região frontal da cabeça, fronto-clípeo, pode ser subdividida em duas placas principais, **fronte** e **clípeo**. Esses escleritos são separados transversalmente pelo **sulco epistomal**, o qual conecta as **fossas tentoriais anteriores** (Fig. 1.4).

Aparelho bucal. Os insetos, em sua definição mais restrita, correspondem ao grupo chamado de **ectognatos** que, como sugere o nome, possuem o aparelho bucal externo/exposto. As linhagens mais proximamente aparentadas dos insetos, Collembola, Protura e Diplura, são conhecidas em conjunto como **entognatos**, por possuírem as partes bucais protegidas dentro de uma cavidade na cabeça. O aparelho bucal pode ser evertido dessa cavidade quando o inseto se alimenta.

São cinco os componentes principais das peças bucais dos insetos: **labro**, **hipofaringe**, **mandíbula**, **maxila** e **lábio**, do mais anterior ao mais posterior. O plano-básico da morfologia das partes bucais (Figs 1.7–10) pode ser encontrado em algumas ordens de insetos, embora muitas modificações de uma ou mais estruturas tornem bastante difícil o reconhecimento das partes homólogas. De forma geral, a modificação das peças bucais ocorre pelo aumento de tamanho de algumas estruturas e diminuição ou até desaparecimento de outras.

Dois tipos gerais de morfologia de mandíbulas podem ser reconhecidos e dizem respeito à articulação dessas estruturas com a cápsula cefálica (mais especificamente à área chamada de **pleuróstoma**). São denominadas mandíbulas **mono-** e **dicondílicas** (veja o capítulo "Morfologia Interna e Fisiologia" para mais detalhes). Nas mandíbulas monocondílicas, a articulação dá-se apenas entre o **côndilo** mandibular (arredondado e protuberante) encaixado no **acetábulo** genal, uma concavidade. Mandíbulas dicondílicas são observadas nos Dicondylia (Zygentoma e Pterygota) e são apomórficas em relação à condição monocondílica. Nos Dicondylia, a articulação entre a mandíbula e o crânio dá-se por dois pontos: um homólogo àquele presente



Figuras 1.7–10. Cabeça e peças bucais dissecadas de um adulto da tesourinha *Labidura xanthopus* (Stal) (Dermaptera, Labiduridae). **7**, cabeça, vista frontal; **8**, mandíbula; **9**, maxila; **10**, lábio.

nas mandíbulas monocondílicas e outro mais anterior próximo ao sulco epistomal. Na mandíbula, tipicamente, observa-se uma região apical contendo uma **lâmina cortante** e/ou um número variável de **dentes**, e uma área basal onde o alimento é triturado — área molar (Fig. 1.8).

As maxilas são subdivididas em cinco partes: **cardo** [plural: **cardos**], **estipe** [plural: **estipes**], **gálea**, **lacínia** e **palpo maxilar** (Fig. 1.9). Os cardos promovem a ligação entre as demais partes da maxila e a cabeça, conectando-se a esta última por meio de uma articulação monocondílica como aquela da mandíbula. A maxila conecta-se a uma região lateral à boca, denominada **hipóstoma**, posicionando-se póstero-ventralmente às mandíbulas e ântero-dorsalmente ao lábio. Distalmente ao cardo, localiza-se a estipe, à qual se conectam dois lobos, a lacínia (mesial) e a gálea (lateral). Mais lateralmente, insere-se o palpo maxilar, composto por número variável de artículos, denominados **palpômeros** (Fig. 1.9). Como a lacínia auxilia as mandíbulas no processamento dos alimentos, é a estrutura mais rígida da maxila; ao passo que o palpo e a gálea têm papel mais sensorial, sendo assim mais delicados e flexíveis.

O lábio (Fig. 1.10) posiciona-se posteriormente em relação à maxila e possui estrutura semelhante e comparável a esta última, em que componentes homólogos podem ser reconhecidos (veja abaixo). Contudo, as duas metades correspondentes às maxilas estão fundidas medianamente, formando uma estrutura funcional única. Suas partes constituintes são **posmento**, **premento**, **paraglossa**, **glossa** e **palpo labial** (Fig. 1.10). O posmento é a estrutura mais proximal e articula-se à superfície póstero-ventral da cabeça, e pode subdividir-se em **submento** (proximal) e **mento** (distal). Em insetos prognatos, a conexão entre o posmento e a superfície ventral da cabeça é realizada por um esclerito chamado **gula** (ou ponte epistomal). O premento, tal como a estipe da maxila, conecta-se distalmente a dois pares de lobos e, lateralmente, ao palpo labial. Os lobos mais mesais são as glossas e os mais laterais, as paraglossas. O conjunto formado pela glossa e as paraglossas é denominado **lígula**. O premento posiciona-se na base da cavidade pré-oral e é contíguo a uma membrana que termina na base do salivário.

O lábio é homólogo à segunda maxila de outros táxons de Mandibulata (Myriapoda e Pancrustacea). A correspondência (homologia serial) entre as partes do lábio e da maxila de insetos dá-se na seguinte forma:

Maxila	**Lábio**
Cardo	Posmento
Estipe	Premento
Gálea	Paraglossa
Lacínia	Glossa
Palpo maxilar	Palpo labial

O labro articula-se por meio de sua margem proximal ao clípeo (articulação clípeo-labral) (Fig. 1.7), encobre as bases das mandíbulas e delimita a cavidade pré-oral anteriormente. A parede interna do labro, denominada **epifaringe,** é membranosa. A **hipofaringe** é um lobo não esclerosado posicionado atrás do labro; em Entognatha, Archaeognatha e Zygentoma, estágios larvais de Ephemeroptera e em Dermaptera, a hipofaringe possui dois lobos laterais, chamados de **superlígulas**. A **boca** é uma pequena abertura localizada atrás do clípeo, que se abre entre a hipofaringe e a epifaringe. A cavidade formada entre a hipofaringe e a epifaringe é denominada **cibário**. Entre a superfície posterior da hipofaringe e a anterior do lábio, encontra-se o **salivário**, cavidade onde se abrem as glândulas salivares labiais.

Tórax. É formado por três segmentos, denominados **protórax**, **mesotórax** e **metatórax**. No padrão morfológico primitivo de insetos, os três segmentos eram similares em tamanho. Em insetos alados, o segundo e o terceiro segmentos são muito mais desenvolvidos em relação ao protórax, chamados em conjunto de **pterotórax**. Apesar de o pronoto ser o menor dos três tergos torácicos na maioria dos insetos pterigotos, esse esclerito é muito desenvolvido e cobre parcialmente os dois segmentos posteriores em Blattaria, Orthoptera e Coleoptera.

O tórax é o tagma mais importante para a locomoção dos insetos, tanto para os terrestres quanto para aqueles que voam, uma vez que abriga a musculatura das pernas e das asas. Anteriormente, o tórax conecta-se à cabeça pela **cérvix** ou **pescoço** (Fig. 1.5), uma região membranosa com pequenos escleritos que facilitam a articulação. A origem dos elementos formadores da cérvix permanece incerta, podendo ser composta por elementos cefálicos e torácicos.

A separação entre os segmentos torácicos é marcada pela sutura antecostal, que, como discutido acima, corresponde à dobra primária entre segmentos. A partir dessa sutura, originam-se **fragmas** (Fig. 1.11), que são apódemas em forma de placas que servem à fixação da musculatura longitudinal. Os fragmas são expansões das cristas antecostais, observadas internamente às suturas antecostais em Entognatha, Archaeognatha e Zygentoma.

No tórax, apenas o mesotórax e o metatórax possuem **espiráculos**, aberturas do sistema respiratório traqueal que possibilitam as trocas gasosas (ver capítulo "Morfologia Interna e Fisiologia"). O espiráculo mesotorácico posiciona-se posteriormente à margem da propleura. O espiráculo metatorácico é menor e costuma posicionar-se mais proximamente à mesopleura que à metapleura.

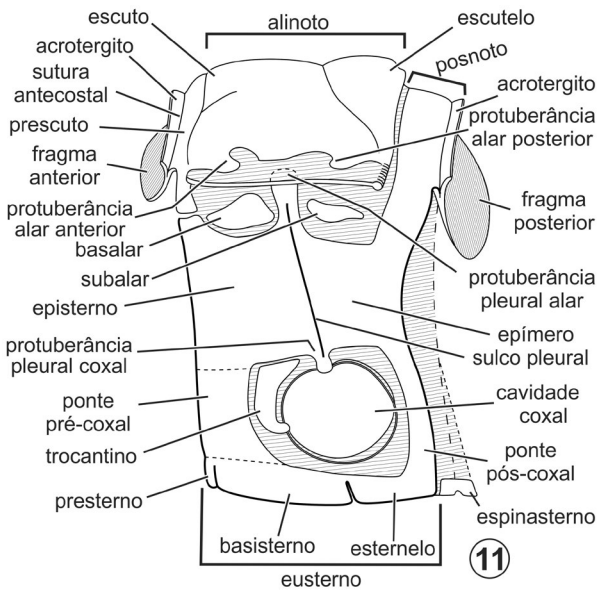


Figura 1.11. Diagrama em vista lateral de um segmento típico do pterotórax mostrando seus escleritos, subdivisões principais. Fonte: Snodgrass (1935).

Os tergos torácicos são frequentemente denominados **notos**, para diferenciar dos tergos abdominais. Dessa forma, o tórax possui **pronoto**, **mesonoto** e **metanoto**. Em Entognatha, Archaeognatha e Zygentoma, e em ninfas de Pterygota, não há sobreposição entre os notos. A sobreposição ocorre nos adultos de pterigotos. Além disso, nos pterigotos, os notos em que as asas se inserem dividem-se em **alinoto** (anterior) e **posnoto** (posterior) (Fig. 1.11). Os posnotos de um inseto, **mesoposnoto** e **metaposnoto**, representam o acrotergito somado à sutura antecostal do terceiro segmento torácico e do primeiro abdominal, respectivamente (Fig. 1.11). Essa conformação das placas do tórax dos pterigotos relaciona-se à ação da musculatura de voo indireto através da deformação do tórax. Em ordens caracterizadas pelo uso primário ou exclusivo das asas anteriores para o voo (por exemplo, Diptera), o mesotórax é mais desenvolvido; naquelas em que as asas posteriores têm mais importância (como em Coleoptera e Orthoptera), o metatórax é expandido em relação ao mesotórax.

As asas inserem-se no alinoto, em geral mais longo que o posnoto e divide-se em três regiões demarcadas por sulcos: **prescuto**, **escuto** (ou escudo) e **escutelo** (da parte anterior para a posterior), os dois últimos sendo mais definidos e frequentemente mais reconhecíveis que o primeiro. O **sulco escuto-escutelar**, em forma de V invertido, quando muito desenvolvido, é chamado por alguns autores de **fissura**. No mesonoto, seria apropriado referir-se aos escleritos do alinoto por **pré-mesoscuto**, **mesoscuto** e **mesescutelo (mesoscutelo)**, enquanto no metanoto seriam chamados de **pré-metascuto**, **metascuto** e **metescutelo (metascutelo)**. As margens laterais do mesoscuto e do metascuto possuem pequenas projeções denominadas **protuberâncias alares anterior** e **posterior**, importantes para a articulação das asas ao tórax (Fig. 1.11).

As asas inserem-se na junção entre tergo e pleura e as pernas unem-se ao tórax na região pleural. Os escleritos pleurais pterotorácicos são subdivididos em duas placas por um sulco transversal, denominado **sulco pleural** (Fig. 1.11). Esse sulco estende-se à porção superior da pleura, onde se forma uma projeção que se articula e auxilia na sustentação e articulação da asa (**protuberância pleural alar**). Na porção inferior, outra projeção articula-se com a coxa (**protuberância pleural coxal**). O sulco pleural reforça a lateral do segmento torácico, dando mais rigidez à pleura durante a contração da musculatura de voo, evidenciado internamente pela **crista pleural**. O sulco pleural divide a pleura em duas metades: a anterior é chamada de **episterno** e a posterior, de **epímero.** No mesotórax, são chamados de **mesepisterno (mesoepisterno**) e **mesepímero (mesoepímero**) e, no metatórax, **metepisterno (metaepisterno)** e metepímero **(metaepímero)** (Fig. 1.11).

São encontrados também **epipleuritos**, que funcionam como pontos de fixação de músculos diretos de voo. Os epipleuritos anteriores, mais próximos do episterno, são chamados **basalares** e aqueles mais próximos ao epímero são chamados **subalares**. Frequentemente ocorre fusão de escleritos basalares e de subalares, formando apenas um basalar e um subalar. Um pequeno esclerito anterior à coxa e à protuberância pleural coxal é o **trocantino** (Fig. 1.11).

Os esternos torácicos, **prosterno**, **mesosterno** e **metasterno**, têm morfologia bastante variável e observa-se grau variável de redução, esclerosação e fusão de placas. Dois escleritos principais são observados: o **eusterno** (placa principal em cada segmento), intercalados por placas intersegmentais, chamadas de **espinasterno**. O metesterno (metasterno) nunca possui espinasterno. Os eusternos podem fundir-se aos espinasternos sem que seja possível diagnosticar seus limites claramente. O eusterno pode ser uma placa simples ou subdividida em três escleritos: **presterno**, **basisterno** e **esternelo** (Fig. 1.11).

O eusterno frequentemente se funde ao esternito pleural adjacente, formando um **látero-esternito**, que se denominam **pontes pré-coxal** e **pós-coxal**, posicionadas, respectivamente, anterior e posteriormente à articulação da coxa.

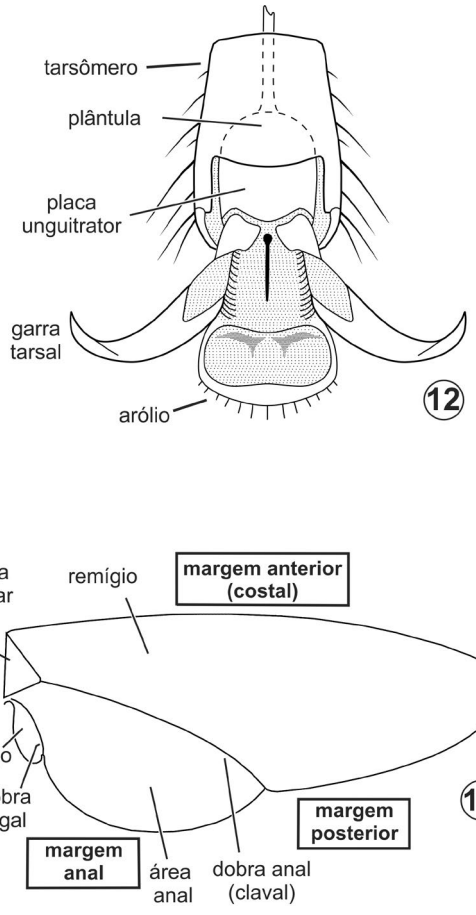
Pernas. Um par de pernas insere-se em cada segmento do tórax, recebendo, por isso, nomes específicos de acordo com sua inserção: pernas **anteriores** (ou protorácicas), **médias** (ou mesotorácicas) e **posteriores** (ou metatorácicas) (Fig. 1.1). A estrutura típica de uma perna em Hexapoda inclui seis artículos principais: **coxa**, **trocanter**, **fêmur**, **tíbia**, **tarso** e **pretarso** (ou pós-tarso), do mais proximal ao mais distal (Fig. 1.1).

Há evidências de que o número de artículos da perna reduziu-se ao longo da evolução dos insetos. Grupos de insetos representados apenas no registro fossilífero e outras classes de Arthropoda (como aracnídeos) possuem artículos adicionais: pré-fêmur (fundido com o trocanter), patela (fundida com a tíbia) e basitarso (associado ao tarso). Acredita-se que alguns Ephemeroptera e Odonata viventes possuam vestígios de um ou mais desses artículos.

A **coxa** é, em geral, curta e robusta. Em vários grupos de Neoptera, as coxas meso- e metatorácicas estão subdivididas em **coxa vera** e um lobo posterior, o **meron**. A articulação da coxa ao tórax é feita pela protuberância coxal e, em alguns casos, também pelo trocantino ou com o esterno. Quanto maior é o número de pontos de articulação, mais restritos são os tipos e a amplitude de movimentos executados pela coxa. A articulação com o trocantino reduz a liberdade de movimentos da coxa em relação à articulação unicamente com a pleura; ainda mais restritiva é a articulação com a pleura e o esterno. Em geral, o **trocanter** também é curto, sendo uma peça importante na articulação entre a coxa e o fêmur, embora não permita ampla gama de tipos de movimento por tratar-se de articulação dicondílica. O trocanter único presente na grande maioria dos grupos de insetos pode ser resultante da fusão do par de trocanteres encontrado em outros Arthropoda. Em Odonata, o trocanter está subdividido em duas unidades não articuladas entre si. Dentre os artículos da perna, normalmente o **fêmur** é o mais desenvolvido, muito forte e rígido, podendo ainda ser o mais longo. Sua morfologia de modo geral possui modificações nesses casos relacionadas a adaptações aos hábitos de vida e funções do fêmur. Em geral, a **tíbia** é o artículo mais longo, mas não tão robusto quanto o fêmur. Vários espinhos costumam estar presentes na sua superfície e pode haver também esporões localizados subapicalmente e voltados para o lado interno. Tíbia e fêmur conectam-se por articulação dicondílica, ao passo que distalmente, a tíbia é unida ao tarsômero proximal por uma articulação monocondílica. O **tarso** divide-se em um número variável de **tarsômeros**, entre um e cinco, mas em grande parte dos insetos estão presentes de três a cinco artículos. O estado mais plesiomórfico da morfologia tarsal

aparenta ser sem subdivisões, como observado em outros grupos de Arthropoda (por exemplo, o propodito de crustáceos) e em linhagens muito antigas de insetos: Protura e alguns Collembola. O primeiro tarsômero é comumente o mais longo e pode ser tratado por **metatarso** ou **basitarso** (este último termo não deve ser confundido com o segmento ancestral de Arthropoda perdido pelos insetos como discutido acima). Comumente o ápice dos tarsômeros possui uma pequena região ventral em forma de almofada, denominada **plântula** (Fig. 1.12). Os escleritos ventrais e mais distais da perna conectam-se à extremidade do pretarso: a **placa unguitrator** (ou simplesmente unguitrator) e a **planta**. Associados ao pretarso estão **garras tarsais**, um **arólio** entre as garras (Fig. 1.12) e **pulvilos**, estruturas em forma de almofadas na base das garras. As garras tarsais inserem-se médio-apicalmente e, entre elas e partindo da planta, localiza-se o arólio. Em alguns insetos, esse lobo é substituído por um espinho situado ventralmente, o **empódio** (que pode também ser lobulado).

Asas. A condição plesiomórfica de um adulto de inseto pterigoto é possuir dois pares de asas, as **anteriores** conectadas ao mesotórax e as **posteriores**, ao metatórax. Os dois pares são serialmente homólogos e morfologicamente comparáveis. A asa constitui-se de duas lâminas membranosas, dorsal e ventral, sobrepostas e sustentadas por um conjunto de **veias alares** longitudinais, as quais são reforçadas por veias transversais. As veias tendem a concentrar-se na porção anterior da asa e são mais rígidas próximo à base, adelgaçando-se em direção ao ápice.



Figuras 1.12–13. Pretarso e asa esquemática. **12,** pretarso da barata *Periplaneta americana* (Linnaeus) (Blattaria, Blattidae), vv; **13**, regiões da asa e linhas de flexão. Fontes: Snodgrass (1935) e Mackerras (1970), respectivamente.

Algumas regiões principais da asa são reconhecíveis nos diferentes grupos de insetos alados (Fig. 1.13). A principal delas é o **remígio**, que corresponde à porção anterior da asa (podendo ocupar quase toda sua área) e é responsável por grande parte do movimento de voo, impulsionado pela musculatura torácica. Posteriormente ao remígio, posiciona-se a área anal (ou **clavo**), que é delimitada pela **dobra anal** (ou **claval**), uma linha de flexão paralela à veia cubital. Uma segunda linha de flexão, a **linha jugal**, pode delimitar uma terceira pequena porção da asa, situada posteriormente à área anal e denominada **jugo** ou área jugal. Nas asas posteriores, o clavo pode-se expandir e formar uma área **vanal** (ou **vano**), delimitado anteriormente por outra linha de flexão, a **linha claval**. A importância funcional dessas linhas de flexão nas asas é discutida no capítulo "Morfologia Interna e Fisiologia".

As veias são ditas convexas e côncavas, dependendo de sua configuração em relação ao plano da asa, o que é mais fácil de verificar próximo à base da asa. Esses dois tipos de veias alternam-se da margem anterior à posterior, com isso conferindo às asas uma estrutura plissada. Há sistemas alternativos de terminologia de venação (e de hipóteses de homologia), mas há concordância em que o conjunto fundamental constitui-se das seguintes sete veias principais longitudinais, seguidas de suas respectivas abreviações (Fig. 1.14a): costa (C), subcosta (Sc), radial (R), média (M), cubital (Cu), anal (A) e jugal (J), listadas da mais anterior a mais posterior. Por convenção as veias convexas aparecem seguidas de sinal positivo (+) e as côncavas de sinal negativo (-).

Às veias secundárias, adiciona-se "anterior" (A) e "posterior" (P) ao nome da veia, e numerais subscritos caso haja ramificações adicionais. Por exemplo, uma veia média que se bifurca duas vezes produzindo quatro veias é denominada 'média' na base, 'média anterior' (MA) e 'média posterior' (MP) depois da primeira bifurcação, e 'MA_1', 'MA_2', 'MP_1' e 'MP_2' distalmente às segundas bifurcações (Fig. 1.14a).

O nome de uma veia transversal (Fig. 1.14b) é determinado pelos nomes das longitudinais às quais ela se conecta, em minúsculo e separados por hífen (por exemplo, a veia transversa que une a média, M, e a cubital, Cu, chama-se m–cu), exceto quando une dois ramos de uma mesma veia longitudinal (por exemplo, a veia transversa que une MA e MP chama-se m).

Grandes diferenças no sistema de venação das asas são encontradas entre as ordens de insetos. Essas diferenças devem-se à: (1) redução ou perda de uma ou mais das veias principais; (2) ramificação das veias principais, formando veias longitudinais acessórias; (3) presença de um número variável de veias transversais; e (4) fusão de veias, especialmente daquelas localizadas na margem anterior da asa.

As áreas membranosas delimitadas pelo sistema de veias são denominadas **células alares** (ou simplesmente células). Uma distinção pode ser feita entre dois tipos de células: **abertas** são aquelas parcialmente delimitadas por veias, mas que alcançam a margem da asa; as **fechadas** são completamente delimitadas por veias. Uma célula recebe o nome da veia principal (ou ramo dessa veia) presente em sua margem anterior. Assim, a célula costal (c) localiza-se posteriormente à veia C e a segunda célula cubital

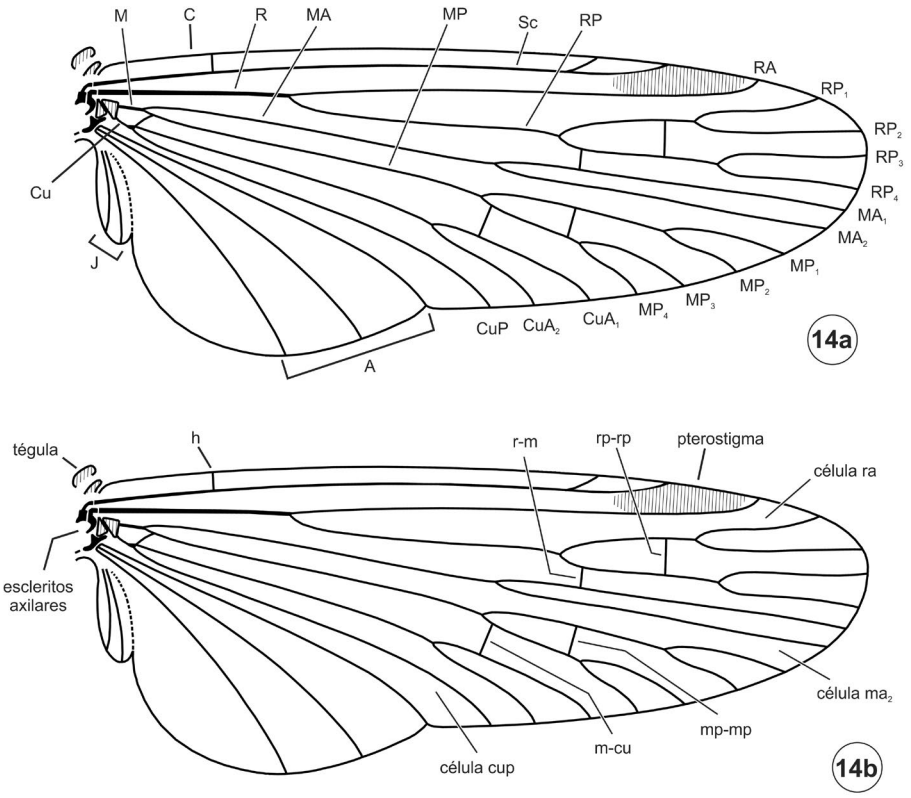


Figura 1.14. Venação. **14a**, posição relativa e orientação das principais veias alares longitudinais; **14b**, posição relativa e orientação das principais veias alares transversais. Fonte: Mackerras (1970).

anterior (cua_2), à veia CuA_2. O **pterostigma** (Fig. 1.14a) é uma área opaca ou pigmentada na margem anterior, posicionada mais proximamente ao ápice da asa.

As asas inserem-se no tórax em uma área triangular não esclerosada chamada área axilar (Fig. 1.13) e articulam-se com o tórax com o auxílio de **escleritos articulares** e das protuberâncias alares. Nos Neoptera (Pterygota com exceção de Ephemeroptera e Odonata), os escleritos articulares consistem em uma **placa umeral**, **tégula** e três (raramente quatro) **escleritos axilares** (Fig. 1.14b). Por meio desses escleritos, a asa articula-se dorsalmente com as protuberâncias alares do escuto e ventralmente com a protuberância pleural e os epipleuritos. O primeiro esclerito axilar conecta-se à subcosta, o segundo conecta-se ao primeiro esclerito, e também à veia radial e à placa média; o terceiro esclerito conecta-se às veias anais. A placa média conecta-se às veias medial e cubital, além do segundo esclerito axilar.

Em vários grupos de Neoptera, as asas anterior e posterior movem-se juntas, funcionando como uma unidade. Para tanto, existem diferentes mecanismos de acoplamento das asas. Essas estruturas, presentes em Lepidoptera, Trichoptera, Mecoptera e Hymenoptera, consistem, de forma geral, da sobreposição de porções de uma asa sobre a outra ou também envolvem a modificação de cerdas especializadas que auxiliam no acoplamento das duas asas. Nessas ordens, quatro tipos de acoplamento são observados entre as asas anterior e posterior: (1) ampla sobreposição entre as margens das asas anterior e média (**acoplamento amplexiforme**); (2) o lobo jugal da asa anterior sobrepõe-se à porção anterior da asa posterior (**acoplamento jugal**); (3) uma ou mais cerdas da asa posterior (**frênulo**) prendem-se a uma estrutura chamada de retináculo, um tufo de cerdas na asa anterior (**acoplamento frenular**); (4) uma fileira de pequenos ganchos, chamados **hâmulos,** na margem anterior da asa posterior permite o acoplamento a uma dobra esclerosada na margem posterior da asa anterior (**acoplamento hamular**).

Abdômen. No plano-básico de Hexapoda, o abdômen possui 11 segmentos. Contudo, o número observado na maioria dos insetos é menor. O primeiro pode ser reduzido ou fundido ao tórax e com frequência ocorrem reduções ou modificações dos segmentos distais. Os sete segmentos proximais são chamados de **segmentos pré-genitais**, já que os segmentos VIII e IX representam os **segmentos genitais**. O segmento X, quando presente, é sempre reduzido; o segmento XI é representado por pequenos lobos que circundam a abertura anal: um esclerito dorsal denominado **epiprocto** e um par de escleritos látero-ventrais, os **paraproctos**. Algumas ordens de insetos possuem, tipicamente, **cercos** na extremidade apical do abdômen (Fig. 1.18). Esses apêndices têm origem metamérica e são derivados do segmento XI, normalmente tendo função sensorial (em Dermaptera e em alguns Diplura, os cercos são modificados em pinças preênseis). Em sua condição ancestral, inserem-se na membrana entre o epiprocto e os paraproctos. Como o segmento XI é ausente ou muito reduzido na maioria dos grupos, os cercos articulam-se ao segmento X ou a outros segmentos.

Os oito primeiros segmentos abdominais tendem a ser morfologicamente bastante similares. De modo geral, os **tergos** são maiores e arqueados, enquanto os **esternos** são menores e planos. A conexão entre tergos e esternos é feita por uma **membrana pleural**, o que aumenta a flexibilidade e a capacidade de dilatação

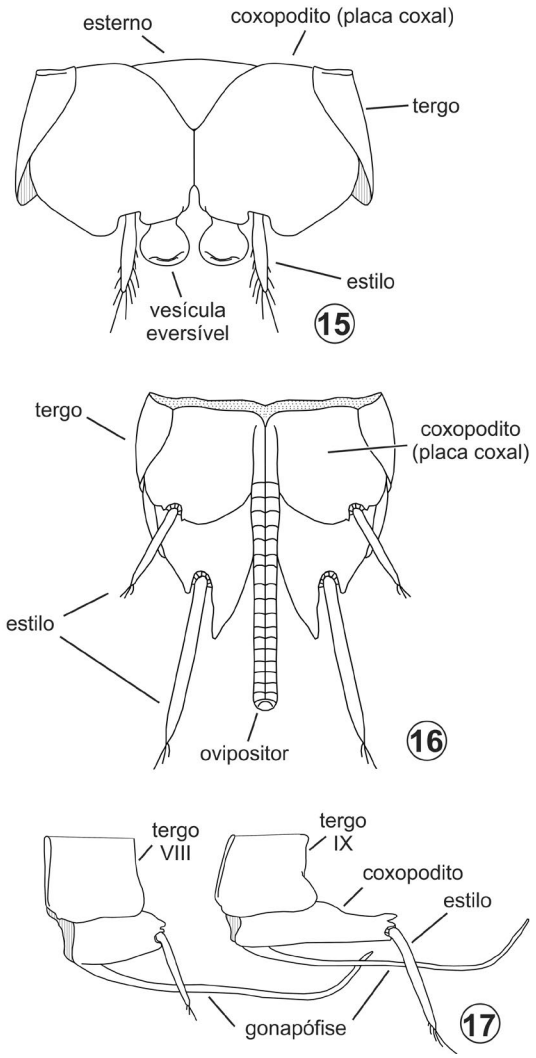
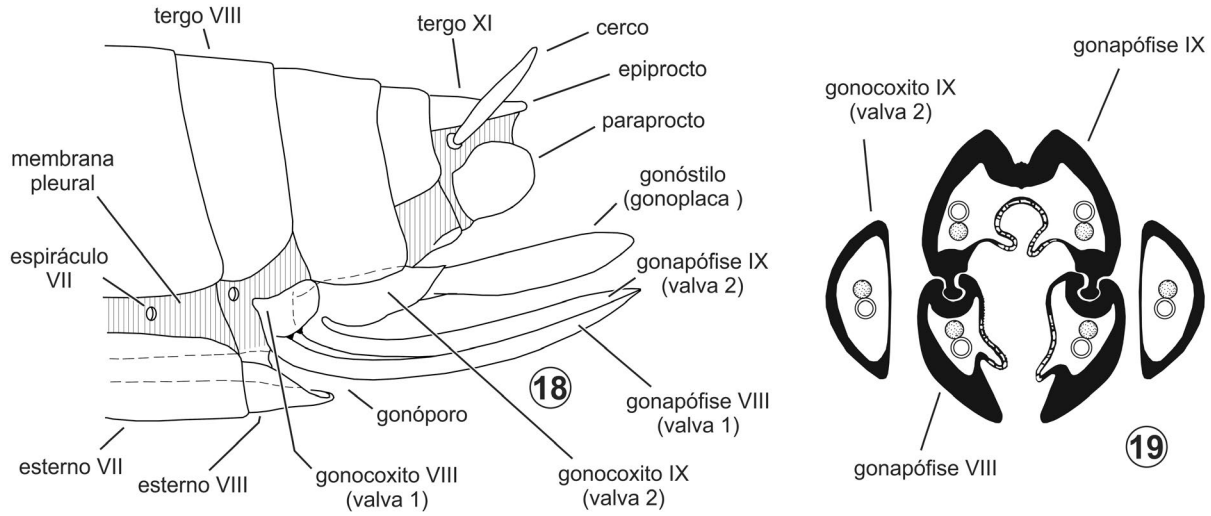


Figura 1.15–17. Segmentos abdominais e ovipositor. **15**, segmento abdominal de *Nesomachilis* (Archaeognatha, Meinertellidae) mostrando o esterno verdadeiro e os coxopoditos, aos quais se conectam vesículas eversíveis e estilos, vv; **16**, segmentos abdominais VIII, IX e ovipositor de *Thermobia* Bergroth (Zygentoma, Lepismatidae), vv; **17**, gonópodes dos segmentos abdominais VIII e IX e seus respectivos tergitos de *Machilis* Latreille (Archaeognatha, Machilidae), vl. Fonte: Snodgrass (1935).

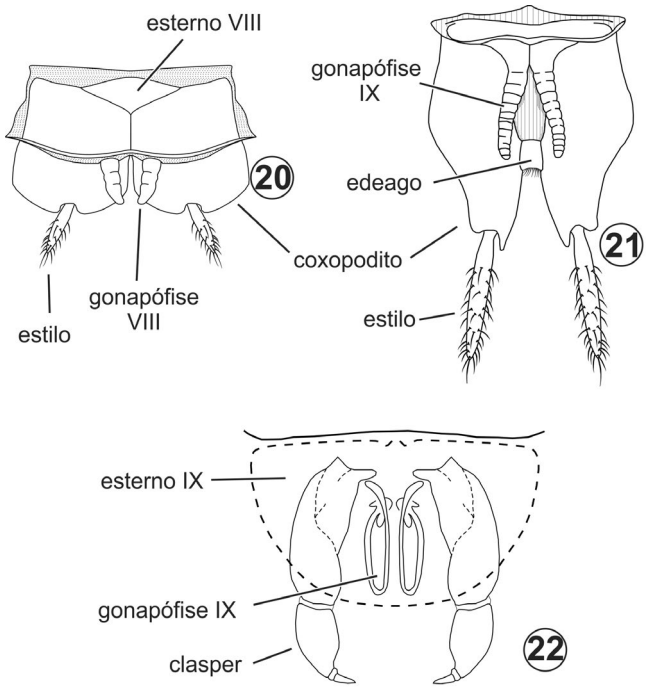
dos segmentos (Fig. 1.18). Excepcionalmente, pode haver fusão do tergo e do esterno de um segmento, formando um anel. Essa membrana flexível permite ainda uma superposição parcial das placas dorsais sobre as ventrais. Da mesma maneira, a conexão intersegmental por membrana conjuntiva dá ao abdômen capacidade de distensão no eixo longitudinal. Os espiráculos posicionam-se lateralmente, em geral na pleura, mas podem estar incorporados ao tergo ou ao esterno adjacente. Além disso, o número de espiráculos pode não corresponder exatamente ao número de segmentos. Em geral, não há apêndices nos segmentos pré-genitais, exceto pelas exceções descritas abaixo. Observa-se nos tergos a segmentação secundária típica, em que estão presentes acrotergito e sutura antecostal, com musculatura longitudinal conectando essas suturas. Ao contrário da segmentação torácica, contudo, não há formação de placas comparáveis aos posnotos. Nos esternos abdominais, a segmentação normalmente também segue o padrão secundário.

Apêndices abdominais metaméricos eversíveis são encontrados em segmentos pré-genitais em Entognatha, Archaeognatha e Zygentoma. A homologia dessas estruturas em relação aos apêndices encontrados em alguns pterigotos não está bem estabelecida. Em Archaeognatha, observa-se a divisão dos esternos abdominais em três placas, em que a mediana é menor e corresponde ao esterno verdadeiro dos demais insetos. Os escleritos laterais, denominados **coxopoditos**, possuem **vesículas eversíveis** medianas e apêndices laterais móveis, chamados **estilos** (Fig. 1.15). Os coxopoditos de Archaeognatha são interpretados como homólogos às coxas de pernas locomotoras.

Terminália. A terminália, tanto masculina quanto feminina, corresponde ao subtagma ano-genital resultante da modificação dos segmentos mais distais do abdômen, do VIII ou IX (raramente o VII) até o mais distal. **Genitália** é o nome dado à porção genital da terminália (isto é, segmentos genitais), que inclui modificações morfológicas relacionadas à cópula e oviposição. Representantes viventes de Archaeognatha possuem o que poderia ser considerada muito próxima do plano-básico da morfologia da terminália de insetos Ectognatha (Fig. 1.17). Em Entognatha, não se observa diferenciação de uma genitália. Comparada à morfologia da genitália de outros grupos



Figuras 1.18–19. Estrutura do ovipositor de um inseto pterigoto. **18**, ovipositor, vl.; **19**, ovipositor, corte transversal. Fonte: Snodgrass (1935) e Smith (1969), respectivamente.



Figuras 1.20–22. Genitália masculina. **20**, primeiro gonocoxito e gonópodes do segmento abdominal VIII de *Machilis variabilis* Say (Archaeognatha), vd; **21**, segundo gonocoxito e gonópodes do segmento abdominal IX de *M. variabilis* (Archaeognatha), vd; **22,** de um inseto pterigoto em vista ventral. Fonte: Figs 20–21 de Snodgrass (1935), fig. 22 de Smith (1969).

de insetos, as estruturas de Zygentoma e Archaeognatha são relativamente simples (Figs 1.16–17, 20–21). Além disso, a morfologia de machos e fêmeas é semelhante o bastante para permitir comparações, hipóteses de homologia e generalizações sobre suas partes constituintes, por exemplo, comparações aos segmentos abdominais I–VII (veja descrição da morfologia dos esternos abdominais de Archaeognatha, acima). Os escleritos que compõem os segmentos genitais recebem nomes específicos: os coxopoditos são chamados de **gonocoxitos** ou **valvíferos**, os estilos são chamados de **gonóstilos** e as projeções lanciformes articuladas na base dos gonocoxitos, denominadas **gonapófises** ou **valvas** (Fig. 1.18). A homologia das gonapófises permanece controversa, com alguns autores defendendo a origem a partir de modificação de partes distais das pernas. Coletivamente, gonóstilos e gonapófises são chamados de **gonópodes**. Apesar da dificuldade de estabelecer-se em alguns casos a homologia entre as partes da genitália entre diferentes grupos de insetos, um ou ambos os pares de gonapófises podem ser encontrados em ao menos um sexo de todas as ordens de insetos ectognatos.

A abertura genital feminina (**gonóporo**) localiza-se entre os segmentos abdominais VIII e IX. A evolução do aparelho ovipositor dos insetos levou ao desenvolvimento de uma bainha formada pelas gonapófises: o primeiro par (segmento VIII) forma o assoalho do canal e o segundo par (segmento IX) recobre a parte superior dessa estrutura. Esse canal contribui no processo de postura, após a liberação do ovo através do gonóporo. A evolução do ovipositor nos diferentes grupos de insetos passou por grandes modificações morfológicas, que incluíram aumento ou redução de determinadas partes, chegando até à redução quase completa de todo o ovipositor. Zygentoma e Pterygota possuem o **gonângulo**, uma pequena placa localizada entre os gonocoxitos VIII e IX, possivelmente resultante da fragmentação do segundo gonocoxito e que facilita a movimentação do ovipositor. Entre os Pterygota, o ovipositor (Figs 1.18–19) pode ser encontrado em Orthoptera, Grylloblattodea, Dictyoptera e Hymenoptera, na maioria dos grupos de Hemiptera, Thysanoptera e Psocoptera e em alguns Odonata. Os insetos pterigotos compartilham uma série de modificações adicionais importantes: (1) perda do primeiro gonóstilo (ou de ambos os gonóstilos); (2) expansão do segundo gonocoxito e respectivo gonóstilo, formando uma estrutura laminar, que em vários grupos envolve as gonapófises (Fig. 1.19); (3) o primeiro gonocoxito tende a articular-se mais proximamente ao tergo IX que ao VIII (Fig. 1.18), como na configuração ancestral; e (4) a superfície interna das gonapófises é revestida por pequenas escamas ou espinhos direcionados para trás, que previnem que o ovo retroceda durante a oviposição. Ao longo da história da Entomologia, muitas dessas estruturas receberam nomes diferentes para tratar da morfologia em diferentes ordens, o que pode causar confusão. Nos machos, a abertura genital localiza-se no segmento IX. A estrutura da genitália masculina de Archaeognatha e Zygentoma é muito similar à das fêmeas, mas as gonapófises dos machos são em geral menores (Figs 1.20–21). Além dos componentes básicos dos segmentos genitais — gonocoxito, gonapófise e gonóstilo — observa-se um tubo membranoso (ou fracamente esclerosado) mediano posicionado entre as gonapófises do segmento abdominal IX. Esse tubo é o **edeago** (ou pênis), que abriga o ducto ejaculatório, que se abre através do gonóporo (Fig. 1.21). Em Pterygota, duas modificações estruturais são percebidas na morfologia da genitália masculina, em comparação àquela de Archaeognatha e Zygentoma: o desaparecimento do primeiro par de gonapófises e dos gonóstilos do primeiro gonocoxito. Além disso, os gonóstilos associados ao segundo gonocoxito são modificados em **clasperes**, os quais se posicionam lateralmente ao edeago e auxiliam a manutenção de sua posição correta durante a cópula (Fig. 1.22). Grande número de escleritos adicionais é encontrado como especializações surgidas em genitálias dos diferentes grupos de insetos pterigotos.

Referências bibliográficas

Bitsch, J. 1979. Morphologie abdominale des insectes, pp. 291–578. *In:* P.-P. Grassé (ed.). **Traité de Zoologie** 8(2). Paris, Masson et Cie., 612 pp.

Denis, J.R. & J. Bitsch 1973. Morphologie de la tête des Insectes, pp. 1–593. *In:* P.-P. Grassé (ed.). **Traité de Zoologie** 8(1). Paris, Masson et Cie., 593 pp.

Kukalová-Peck, J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures, pp. 141–179. *In*: I.D. Naumann; P.B. Carne; J.F. Lawrence; E.S. Nielsen; J.P. Spradberry; R.W. Taylor; M.J. Whitten & M.J. Littlejohn (eds). **The insects of Australia: A textbook for students and research workers, second edition.** Melbourne, CSIRO, Melbourne University Press, xviii+1137 pp.

Mackerras, I.M. 1970. Skeletal anatomy, pp. 3–28. *In*: CSIRO (ed.). **The insects of Australia: A textbook for students and research workers.** Melbourne, Melbourne University Press, xiv+1029 pp.

Matsuda, R. 1965. Morphology and evolution of the insect head. **Memoirs of the American Entomological Institute** 4: 1–334.

Matsuda, R. 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. **Memoirs of the Canadian Entomologist** 76: 1–431.

Matsuda, R. 1976. **Morphology and evolution of the insect abdomen, with special reference to developmental patterns and their bearings upon systematics**. Nova York, Pergamon Press, xiii+534 pp.

Matsuda, R. 1979. Morphologie du thorax et des appendices thoraciques des insects, pp. 1–289. *In:* P.-P. Grassé (ed.). **Traité de Zoologie** 8(2). Paris, Masson et Cie., Paris, 612 pp.

Nichols, S.W. [compilador] 1989. **The Torre-Bueno glossary of entomology**. Nova York, New York Entomological Society, 840 pp.

Richard, O.W. & R.G. Davies 1977. **Imms' general textbook of entomology**. Vol. l: Structure, Physiology and Development. 10ª Ed. Londres, Chapman and Hall, 418 pp.

Scudder, G.G.E. 1961. The comparative morphology of the insect ovipositor. **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 152: 113–131.

Scudder, G.G.E. 1971. Comparative morphology of insect genitalia. **Annual Review of Entomology** 16:379–406.

Smith, E.L. 1969. Evolutionary morphology of external insect genitalia. 1. Origin and relationships to other appendages. **Annals of the Entomological Society of America** 62: 1051–1079.

Snodgrass, R.E. 1935. **Principles of insect morphology**. Nova York, McGraw Hill, ix+667 pp.

Snodgrass, R.E. 1952. **A textbook of arthropod anatomy**. Ithaca, Cornell University Press, 363 pp.

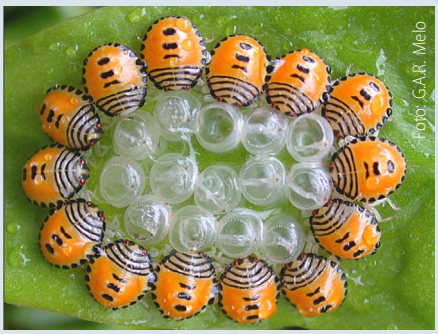
Tuxen, S.L. 1970. **Taxonomist's glossary of genitalia in insects**. Copenhagen, Munksgaard, 359 pp.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 2
ANATOMIA INTERNA E FISIOLOGIA

Plecoptera, Perlidae: momento da última muda

Orthoptera, Tettigoniidae: momento da última muda



Hemiptera, Pentatomoidea: ninfas recém-emergidas

Mirian David Marques USP, Museu de Zoologia, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0002-0977-2125

Pensar um organismo como um todo integrado implica considerar estrutura e função. A morfologia procura explicar a estrutura e a relação entre as diferentes estruturas entre si. Nesse ponto, morfologia e fisiologia aproximam-se, desde que as formas são, em última instância, adaptações físicas plásticas que possibilitam ao organismo desempenhar as mais variadas funções. Morfologia externa e interna complementam-se e separá-las em tópicos é apenas um artifício didático. A impressão de uma grande diversidade de processos fisiológicos também se desfaz quando se pensa que apenas algumas funções são essenciais a todos os seres vivos. Todos dependem das mesmas funções, apenas empregam vias diferentes. Esclarecer o funcionamento de um sistema ajuda explicar sua estrutura anatômica, ou seja, a anatomia é a determinação de fatos estruturais.

1. Inseto: plano geral. Provenientes de um ancestral de hábito aquático para ocupar o hábitat terrestre, os insetos possuem grandes modificações: (1) dos apêndices ligados à locomoção; (2) dos sistemas sensoriais para percepção de estímulos químicos, mecânicos e luminosos no ambiente terrestre; (3) das funções relacionadas ao equilíbrio osmótico e iônico do meio interno; e (4) das estruturas que permitem a troca de gases com o meio aéreo externo.

1.1. Cabeça. A cabeça consiste em uma cápsula de integumento muito esclerosado, ligada ao tórax pela **cérvix** (ou **pescoço**). Em locais bem definidos para cada espécie, o integumento possui invaginações igualmente duras, os **apódemas** ou **apófises** em que se ligam os músculos. Esses apódemas constituem um endoesqueleto, denominado **tentório**, presente em todos os Pterygota. A existência desse endoesqueleto proporciona uma base para a inserção dos músculos cefálicos e dá solidez à cabeça. Também é o tentório o responsável pela disposição e estabilidade mecânica do cérebro e da cavidade bucal, além de fortalecer os pontos de articulação de algumas peças bucais, como as mandíbulas.

Grandes massas musculares estão presentes na cabeça, separadas em três grupos distintos, de acordo com as estruturas que movimentam: (1) músculos da antena; (2) músculos das peças bucais; e (3) músculos cervicais.

Cada antena é movida como um todo por músculos **extrínsecos**, situados na base do escapo e que se inserem nos braços anteriores do tentório ou, alternativamente, direto na cápsula cefálica. Movimentos entre artículos antenais e do pedicelo em relação ao flagelo são possíveis graças a músculos **intrínsecos**. O flagelo, porém, não tem musculatura própria, exceto nos Collembola e nos Diplura, que têm musculatura intrínseca – uma plesiomorfia.

A musculatura das peças bucais é bastante complexa e permite movimentos precisos de cada uma delas. Todas as peças bucais possuem músculos intrínsecos e extrínsecos, com exceção das mandíbulas, que só têm os últimos.

O labro, que é revestido por cutícula mole, pode ser movimentado para cima e para baixo por músculos **retratores**. O movimento para cima é proporcionado por um par de músculos vindos da cabeça e inseridos na região mediana da margem anterior do labro. O movimento para baixo é possível graças a dois músculos provenientes da cabeça que se inserem em dois escleritos pequenos, as **tormas**, localizados nas margens laterais do labro. Uma compressão dorso-ventral do próprio labro é proporcionada por músculos intrínsecos **compressores**.

A situação das mandíbulas e de sua musculatura é distinta nas diferentes ordens de insetos. Nos insetos entognatos e nos Archaeognatha, a mandíbula articula-se com a cápsula cefálica através de um ponto, **articulação monocondílica**. A mandíbula

Como citar: Marques, M.D. 2024. Cap. 2, Anatomia interna e fisiologia, pp. 12-56. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c02

movimenta-se ao redor desta articulação pela ação de músculos anteriores e posteriores, provenientes da cápsula cefálica e dos braços anteriores do tentório (Fig. 2.1a). Nos Pterygota, surgem os músculos adutores e abdutores, e a base da mandíbula tem dois pontos de articulação, **articulação dicondílica**, estabelecendo o eixo que proporciona o movimento mandibular (Fig. 2.1b). De uma forma geral, as mandíbulas aproximam-se entre si pela ação de músculos **adutores** e afastam-se por aquela dos **abdutores**.

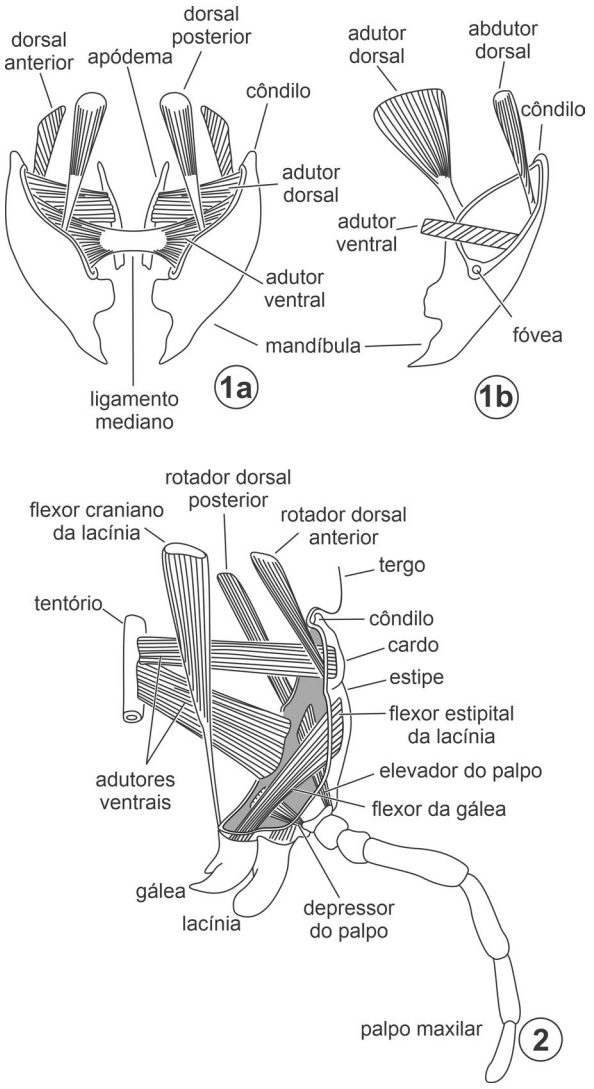
Maxilas e lábio têm estrutura muscular semelhante. Sua movimentação geral é dada por músculos extrínsecos que se inserem na região dorsal da cápsula cefálica ou no tentório. Músculos intrínsecos, em ambas, são responsáveis pela movimentação dos palpos (Fig. 2.2).

Os músculos cervicais controlam os movimentos da cabeça como um todo. São classificados em **elevadores**, **depressores**, **retratores** e **rotadores**, de acordo com o posicionamento que proporcionam à cabeça. Esses músculos têm origem no protórax, sendo que alguns se inserem em escleritos da própria cérvix e outros chegam até o tentório ou até a região do topo da cápsula cefálica.

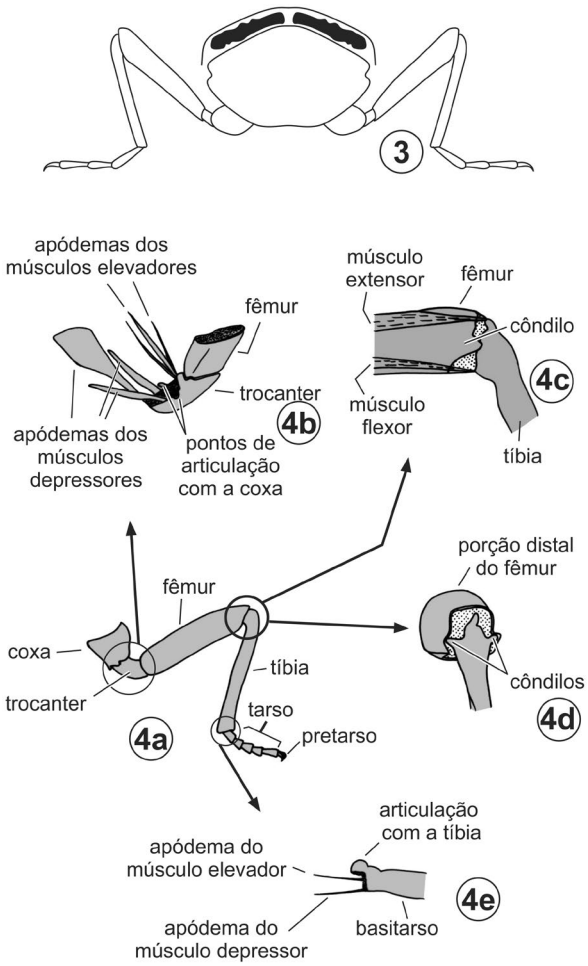
1.2. Tórax. Pode ser considerado como o "centro da locomoção" do corpo do inseto, por conta da especialização de seus apêndices. Em quase todos os insetos, há um par de pernas em cada segmento torácico e, na maioria dos adultos, um par de asas nos segmentos meso e metatorácicos.

Para se locomoverem, os insetos dependem do exoesqueleto esclerosado e articulado, e da musculatura que nele se prende. As pernas dão sustentação física ao corpo, mantendo-o distante do solo quando o inseto se locomove sobre superfícies sólidas ou líquidas. Para isso, as pernas são bastante longas e a estabilidade é mantida porque o corpo fica suspenso entre elas, baixando o centro de gravidade (Fig. 2.3).

Modelos mecânicos mostram que o desenvolvimento de pernas longas implica a redução de seu número, para garantir sua eficiência funcional e seis pernas proporcionam a condição de maior estabilidade durante o movimento, mesmo em veloci-



Figuras 2.1–2. Musculatura da mandíbula e palpo maxilar. **1a**, mandíbula de Entognatha, com uma articulação (um côndilo); **1b**, mandíbula de Pterygota com duas articulações (um côndilo e uma fóvea); **2**, musculatura intrínseca da maxila. Fonte: Snodgrass (1935).



Figuras 2.3–4. Tórax e perna. **3**, Corte transversal ao mesotórax de *Forficula* (Dermaptera), mostrando o corpo suspenso graças à posição das pernas; **4**, Perna do adulto e suas articulações; **4a**, pontos de articulação; **4b**, articulação dicôndila do trocanter com a coxa, mostrando os apódemas dos músculos que movimentam o trocanter; **4c–d,** articulação dicôndila entre tíbia e fêmur; **4e**, articulação monocôndila entre o tarso e a tíbia. Fonte: Chapman (1998).

dades muito diferentes. A eficiência mecânica também aumenta porque as bases das pernas ficam bastante juntas, imediatamente atrás da cabeça. Essas necessidades mecânico-funcionais ajudam a explicar as mudanças do padrão de locomoção ocorridas nos insetos, quando comparado àquele dos Myriapoda, por exemplo.

1.3. Pernas. Os três pares de pernas torácicas são característicos dos Hexapoda. Em Archaeognatha, Protura, Diplura e nas larvas de vários Pterygota, existem também pernas abdominais funcionais que têm papel na locomoção. Essas pernas, entretanto, não têm estrutura semelhante àquela das pernas torácicas, mas ainda existem dúvidas quanto aos mecanismos de sua formação na fase embrionária. Em alguns insetos, as pernas torácicas sofrem mudanças estruturais e tornam-se especializadas para outras funções que não locomoção. Aqui será descrita apenas a estrutura das pernas torácicas, responsáveis pela locomoção terrestre dos insetos.

Tipicamente, os seis artículos da perna torácica estão ligados entre si por articulações mono- e dicondílicas. Eles possuem cutícula muito esclerosada, mas entre um artículo e outro, encontra-se um anel membranoso, o **córion articular**, que aumenta a flexibilidade da articulação (Fig. 2.4a).

A coxa tem forma quase cilíndrica ou de um cone truncado e sua base liga-se à parede do tórax. A motilidade da coxa é dada pela articulação que mantém com a pleura. Um ponto de articulação confere movimentos muito livres, que podem ser muito reduzidos quando uma segunda articulação com o **trocantino** está presente (Fig. 2.5). Esse segundo tipo é ainda bastante móvel porque a junção do trocantino com o episterno é flexível. No entanto, a limitação do movimento é grande quando a coxa é articulada dorsalmente com a pleura e, ventralmente, com o esterno. Nesse caso, o movimento é possível apenas no plano paralelo ao eixo maior do corpo.

O trocanter é um pequeno segmento provido de articulação dicondílica com a coxa e move-se, portanto, apenas na direção vertical (Figs 2.4a, b). O trocanter possui grande número de estruturas sensoriais proprioceptoras, sendo responsável pela monitoração das posições da perna e, portanto, pela coordenação dos movimentos.

O fêmur é, na maioria dos insetos, a parte mais longa e a mais robusta da perna. Seu volume está correlacionado com o tamanho dos músculos tibiais que aloja (Fig. 2.4c), mas sua forma e tamanho são modificados de acordo com a função que a perna assume em algumas ordens. O fêmur fica praticamente aderido ao trocanter e move-se juntamente com ele, mas, em alguns casos, um músculo trocanteral proporciona um pequeno movimento para trás.

A tíbia é um artículo delgado, ligeiramente mais curto que o fêmur, com o qual se articula através de uma junta dicondílica (Fig. 2.4d), que lhe confere uma movimentação no plano vertical. Sua base forma uma dobra característica na direção do fêmur, uma estrutura que permite uma flexão, de modo que a tíbia pode apoiar-se contra a superfície inferior do fêmur.

O primeiro tarsômero possui músculos intrínsecos, mas seus apódemas são tibiais (Fig. 2.4e).

Movimentos. O inseto pode movimentar suas pernas em direções diferentes e com diferentes amplitudes. A diversidade de movimentos foi dividida em 10 categorias, naquela que é conhecida como "classificação de Hughes". As categorias são:

Protração - movimento da perna inteira para frente, com relação à sua articulação com o corpo.

Promoção – movimento apenas da coxa como resultado da protração.

Retração - movimento da perna para trás em relação a sua articulação, entre o momento em que a perna se apoia no chão e o momento em que se levanta.

Remoção - movimento da coxa que corresponde à retração.

Adução - movimento de aproximação da coxa em relação ao corpo do inseto.

Abdução - movimento de afastamento da coxa em relação ao corpo do inseto.

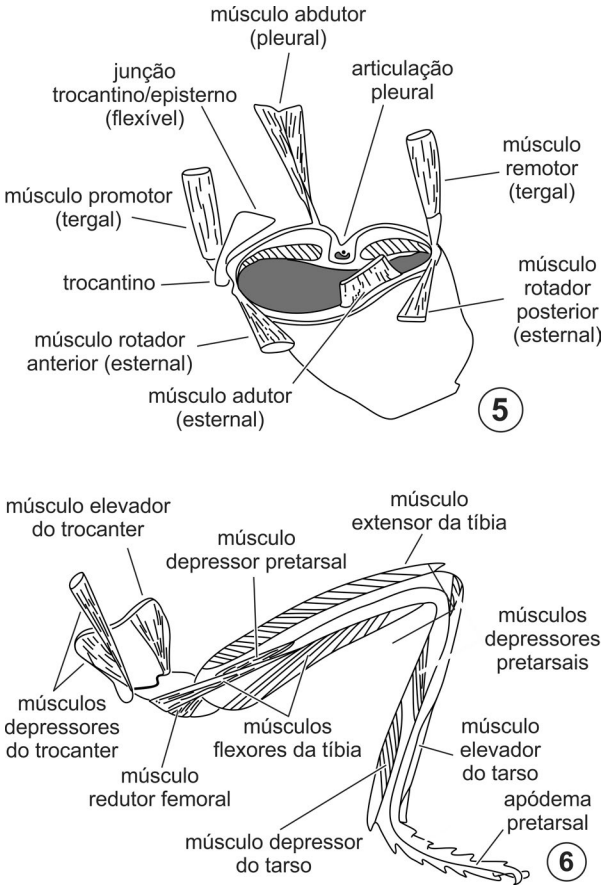
Elevação - um dos componentes da protração e consiste apenas na elevação da perna ou de parte dela.

Depressão - abaixamento da perna ou parte dela.

Extensão - aumento do ângulo entre dois artículos da perna.

Flexão - diminuição do ângulo entre dois artículos da perna.

Essa diversidade de movimentos é garantida pela existência de um sistema muscular que compreende músculos que têm origem fora da perna e cuja extremidade se insere em um de seus artículos – **musculatura extrínseca**. Em contraposição, há a **musculatura intrínseca**, inteiramente localizada no interior da perna, mas com elementos que vão de um artículo a outro (Fig. 2.5).



Figuras 2.5–6. Musculatura. **5**, musculatura extrínseca da coxa (alguns músculos suprimidos); **6**, musculatura intrínseca da perna, exceto por um dos músculos depressores do trocanter, que é extrínseco. Fonte: Chapman (1998).

Em estudos comparados da musculatura de insetos, é necessário considerar os músculos como grupos funcionais de fibras e não como feixes de fibras individuais. Isso porque um músculo de uma espécie pode ser representado por muitos em outra. Mesmo numa espécie, músculos de um mesmo grupo funcional podem mostrar variações de um segmento torácico para outro. De uma forma geral, pode-se dizer, entretanto, que a coxa é movida por músculos extrínsecos, que estão inseridos no tórax. Cada um dos músculos é responsável ou corresponsável por cada uma das categorias de movimentos de Hughes. Assim, **músculos promotores** e **remotores** originam-se no tergo; **músculos adutores** e **abdutores** são provenientes da pleura e do esterno; e **músculos rotadores** também vêm do esterno (Fig. 2.5).

O papel dos músculos pode variar, dependendo da atividade de outros músculos e também do tipo de articulação. Em *Apis* L. (Hymenoptera), por exemplo, que possui articulações pleurosternais rígidas, os músculos promotores e remotores do tergo estão ausentes.

A região mais móvel da perna é aquela que fica depois da coxa. Os músculos dessa região são exclusivamente intrínsecos e a musculatura é muito mais simples que aquela da coxa, consistindo basicamente de um par de músculos antagônicos por artículo (Fig. 2.6). O fêmur, em geral, é imóvel e ligado ao trocanter, mas a tíbia é movida por músculos flexores e extensores provenientes do fêmur e inseridos em apódemas na base da tíbia (Fig. 2.6). Os músculos elevadores e depressores do tarso provêm da tíbia e ligam-se à terminação proximal do basitarso. Não há músculos no tarso responsáveis pela movimentação dos tarsômeros.

No pretarso dos insetos, é característica a ausência de um músculo elevador. As formas depressoras estão presentes no **músculo flexor** ou **retrator** das garras, que flexiona as garras ventralmente e para cima, levando-as para junto da extremidade dorsal do tarso. Suas fibras originam-se na tíbia e no fêmur e inserem-se num apódema muito longo, o **apódema pretarsal**, proveniente da **placa do unguitrator**, na base do pretarso, e estende-se através do tarso e da tíbia (Fig. 2.6). A elevação do pretarso é resultado da elasticidade de suas partes basais e não da ação de músculos.

1.4. Asas. São expansões do integumento da parede do corpo e, têm, portanto, a mesma constituição: cutícula, epiderme e membrana basal. Esses elementos constituintes aparecem em camada dupla, muito compactada, formando uma membrana, sendo que a cutícula reveste as superfícies ventral e dorsal da membrana. Em locais específicos de cada espécie, as duas camadas de integumento mantêm-se separadas e nesses locais a cutícula é mais espessa e mais dura, formando as **veias**. Assim, a asa é constituída por áreas membranosas, delimitadas por veias.

No interior de cada veia, correm um nervo e uma traqueia, que nos estágios imaturos são banhados pela hemolinfa circulante (Fig. 2.7). A hemolinfa circula graças à continuidade da luz das veias com a hemocele na região da articulação da asa com o pterotórax.

As asas de todas as formas adultas dos insetos têm a mesma estrutura básica. As asas das ninfas de hemimetábolos não se desenvolvem completamente e tornam-se funcionais apenas no adulto. Somente nos Ephemeroptera ocorrem asas completas em dois estágios da vida do mesmo indivíduo. Nesses insetos,

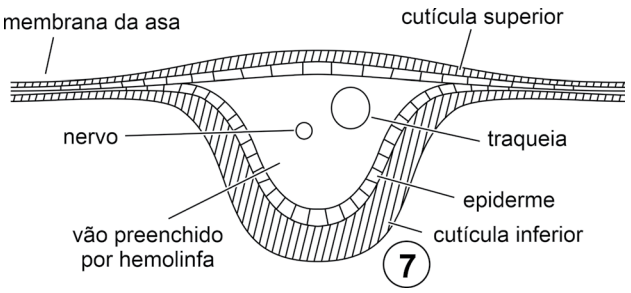


Figura 2.7. Esquema de um corte transversal de uma veia da asa. Fonte: Chapman (1998).

a subimago assemelha-se bastante ao adulto, mas as asas são translúcidas e as pernas são muito curtas. A subimago consegue realizar voos baixos e breves. Quando ocorre a muda para o adulto, a cutícula é totalmente descartada, inclusive aquela das asas.

A estrutura da asa nos vários grupos de insetos está relacionada à necessidade de otimizar a produção de forças aerodinâmicas favoráveis durante o voo. A região de articulação com o tórax estabelece a base estrutural que garante a manutenção dos movimentos do voo, que se originam na área distal da asa. Além disto, a região de articulação constitui-se num dispositivo flexor que permite o dobramento das asas em repouso nos Neoptera.

Flexão e torção das asas durante o voo. Durante o voo, as asas são flexionadas e torcidas, o que amplia a expressão da força aerodinâmica. Para que a produção da força aerodinâmica seja mais bem utilizada, é preciso que as asas se mantenham relativamente rígidas na batida para baixo, mas que tenham alguma flexibilidade quando se erguem. A flexão ocorre em pontos específicos das asas, o que requer quebras ou flexibilidade das veias nesses pontos.

Duas linhas de flexão são de ocorrência geral nos insetos: 1. **linha de flexão mediana**, que aparece próximo à veia **média** e chega ao **setor radial**; 2. a **dobra anal** (**sulco claval)**, que fica próximo da veia **cubital posterior** (Fig. 2.8a). Além dessas, existe em muitas ordens uma **linha transversal de flexão** (Figs 2.8a–f), que evita que a asa se dobre dorsalmente e, ao mesmo tempo, permite uma flexão para baixo.

Dobramento da asa em repouso. Nos insetos em que as asas ficam sobre o dorso durante o repouso, as asas na maioria dos casos dobram-se longitudinalmente. O dobramento em geral ocorre ao longo das linhas de flexão. Além desse dobramento, os Neoptera possuem na asa mesotorácica uma dobra jugal, atrás da terceira veia anal. De ocorrência menos geral, a mesma dobra pode aparecer também na asa metatorácica. Essa dobra adicional permite, nos Orthoptera e baratas, o dobramento de toda a área anal da asa posterior sob a asa mesotorácica.

O dobramento depende também da ação de um músculo pleural que se insere no terceiro esclerito axilar. Quando esse músculo se contrai, o braço distal do esclerito gira para cima e para dentro, de forma que sua posição final é completamente invertida. Sendo as veias anais articuladas com esse esclerito, quando ele gira, elas são levadas por ele e ficam flexionadas sobre o dorso do inseto. A atividade desse músculo é importante também durante o voo, porque ele facilita a expansão da asa.

As veias também são elementos essenciais para o dobramento. Sua estrutura e a elasticidade de sua cutícula são diretamente

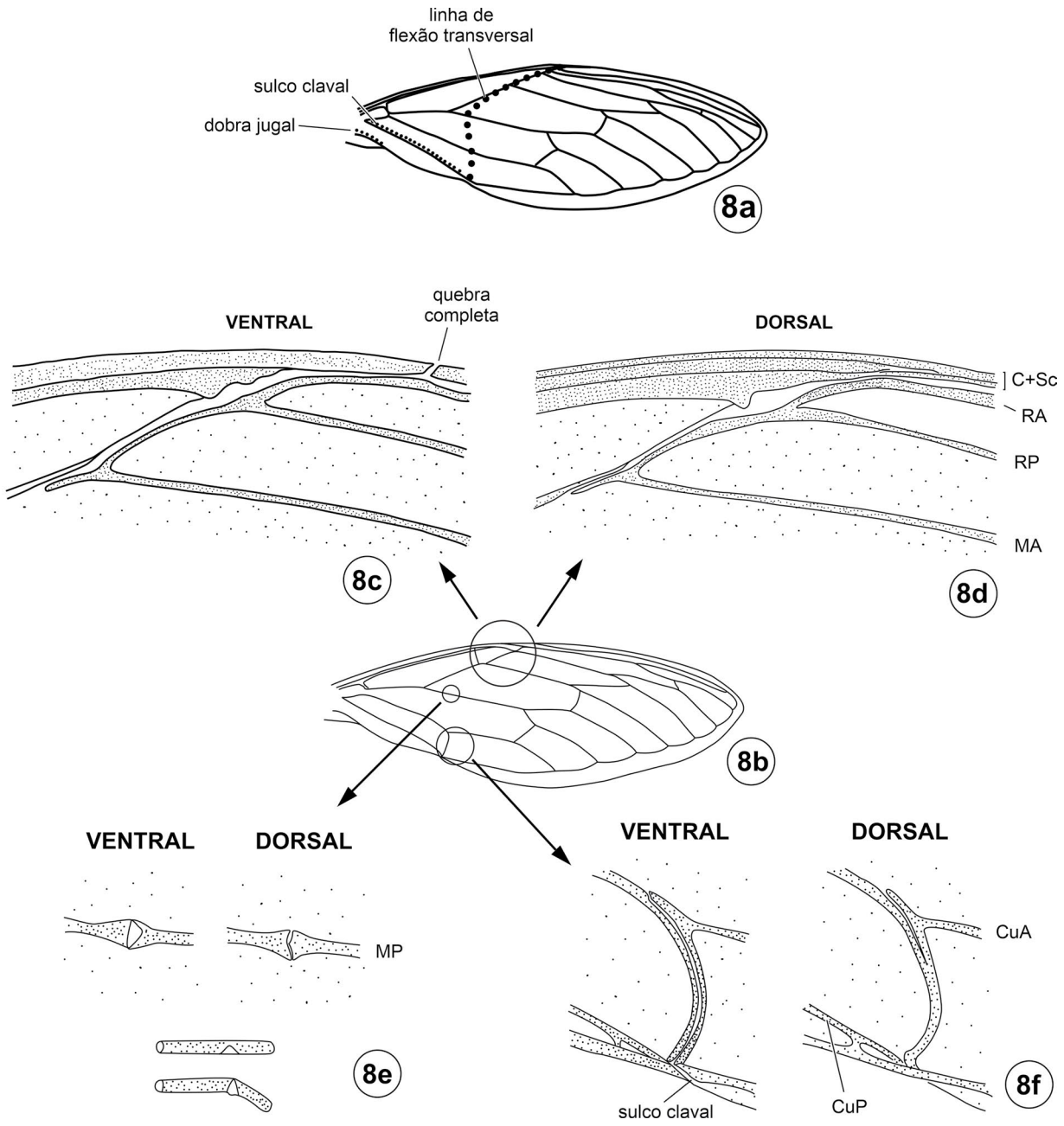


Figura 2.8. Asa anterior de uma cigarra (Hemiptera, Auchenorrhyncha). **8a**, esquemas dos elementos que permitem modificações de tamanho e forma da asa; **8b**, pontos assinalados, indicando a localização dos pontos de flexão; **8c**, quebra completa na superfície ventral de C + Sc; **8d**, quebra na face dorsal, de modo que a asa pode ser flexionada para baixo, mas não para cima; **8e**, quebra em MP, ventral e dorsalmente; **8f**, quebra completa, ventral e dorsalmente, da veia cubital ventral da asa. Fonte: Chapman (1998).

responsáveis pelas dobras físicas formadas. As asas posteriores dos Coleoptera, Dermaptera e de alguns Blattaria (baratas) dobram-se tanto transversalmente, quanto longitudinalmente, de modo que elas podem ser mantidas sob as asas anteriores. A dobra transversal é possível graças a uma modificação da venação. Nos coleópteros, além da dobra, há uma descontinuidade entre as regiões proximal e distal das veias, que permite o dobramento completo da asa posterior (Fig. 2.9a, b).

Musculatura do voo. Do ponto de vista funcional, os músculos que controlam o movimento das asas pertencem a três categorias: 1. **músculos diretos**, que são inseridos na base da asa e suas contrações têm efeito direto sobre o movimento alar; 2. **músculos indiretos**, cujas contrações provocam distorções da forma do tórax; e 3. **músculos acessórios**, que modulam o batimento das asas, mudando a forma ou propriedades mecânicas do tórax.

Os únicos músculos considerados 'diretos' são os **axilares**. No entanto, os músculos **basalares** e os **subalares**, inseridos respectivamente nos escleritos basalares e subalares, também ficam conectados aos **escleritos axilares** através de ligamentos.

Os músculos axilares saem da pleura e ligam-se ao primeiro e terceiro escleritos axilares. Apenas os Diptera possuem o músculo ligado ao primeiro esclerito. Entretanto, aquele ligado ao terceiro esclerito é de ocorrência geral em todos os insetos que flexionam as asas.

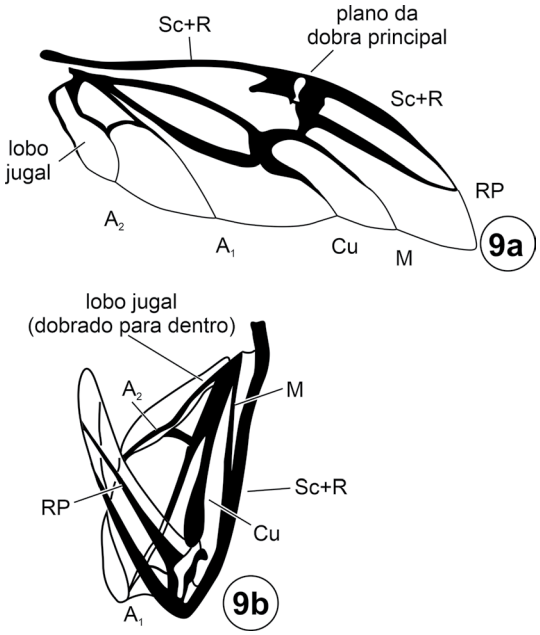


Figura 2.9. Asa de um besouro. **9**, asa membranosa de um besouro. **9a**, distendida na posição de voo; **9b**, dobrada sob o élitro. Fonte: Chapman (1998).

Os músculos basalares e subalares (Fig. 2.10) consistem de muitas unidades de fibras provenientes de diferentes regiões da pleura, bem como do esterno e da coxa. Esses músculos estão envolvidos com movimentos de torsão e de depressão das asas.

O número relativamente grande de músculos diretos do voo reflete seu papel na mudança de forma da asa durante o batimento. A ação da musculatura está ligada à precisão necessária para a aerodinâmica e direcionamento do voo.

A musculatura indireta é responsável pela geração da força necessária para o voo. É formada por diversos músculos, presentes em todos os insetos voadores, sendo que estes músculos nem sempre são homólogos. São músculos dorso-ventrais, inseridos no tergo do pterotórax, que produzem a elevação das asas pela depressão do tergo (Fig. 2.11a).

O abaixamento das asas é produzido, na maioria dos insetos, pela musculatura indireta dorso-longitudinal, cuja contração restaura a convexidade dorsal do tórax. Os músculos dorso-longitudinais são antagonistas dos músculos tergo-esternais (Fig. 2.11b). Também existe na maioria dos insetos uma ação moduladora, importante para a depressão das asas, desempenhada por musculatura acessória, o **músculo pleural posterior**, que se insere nos escleritos subalares.

É preciso salientar que o abaixamento das asas não tem um mecanismo geral para todos os insetos. O mecanismo é bastante complexo e envolve estruturas diferentes nas diferentes ordens.

1.5. Abdômen. Uma característica do abdômen é reunir órgãos vinculados à reprodução. Assim, na maioria dos insetos, não ocorrem apêndices ligados a qualquer outra função que não seja cópula e oviposição.

No adulto, o segmento abdominal típico possui tergo e esterno bem esclerosados, ligados bilateralmente pela pleura, em geral membranosa (Fig. 2.12a). Exceções são os segmentos genitais, onde os elementos tergais, esternais e pleurais podem fundir-se para formar um anel completo e endurecido.

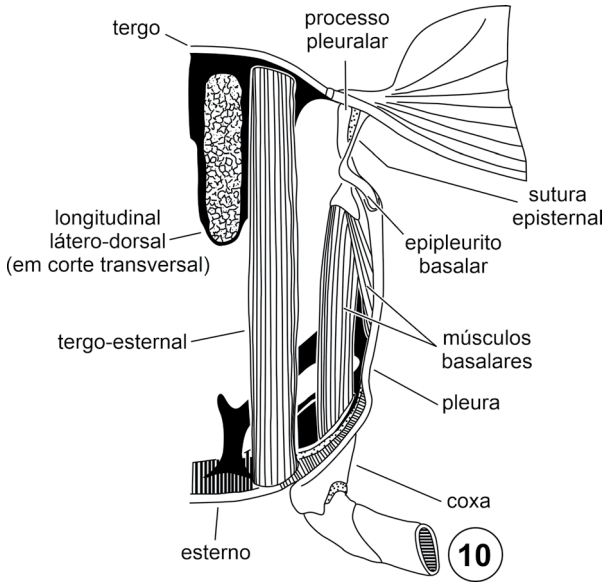


Figura 2.10. Musculatura em um segmento do pterotórax: o músculo tergo-esternal ligado à extensão da asa e músculo basalar, responsável pela deflexão anterior da asa. Fonte: Snodgrass (1935).

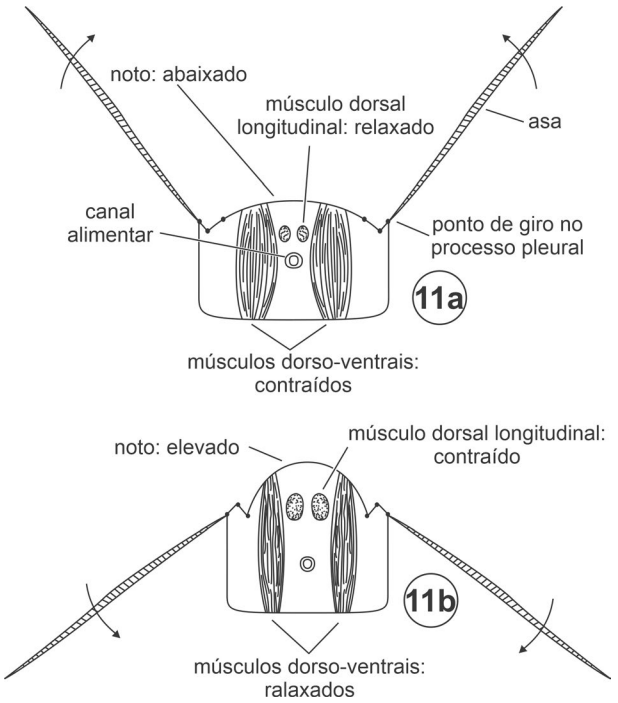


Figura 2.11. Movimentos alares de uma mosca; cortes frontais transversais do tórax. Tanto a elevação, quanto o abaixamento da asa são produzidos pela musculatura indireta do voo. Os pontos (pontos de giro) representam articulação das placas tergais e das asas e, as setas indicam o sentido do movimento das asas. **a,** músculos dorso-ventrais contraídos - noto deprimido e asas levantadas; **b,** músculos dorso-ventrais relaxados, músculos dorsais longitudinais contraídos: noto elevado e asas forçadas para baixo. Fonte: Brusca & Brusca (1990).

Na maior parte dos insetos adultos, na região posterior dos segmentos abdominais há superposição do tergo e do esterno (Fig. 2.12b). A superposição é possível pelo dobramento da área de membrana que fica entre os segmentos. Nas larvas de corpo

mole, a segmentação abdominal é evidente e não há superposição de escleritos.

Os segmentos abdominais anteriores possuem um par de espiráculos cada um, dispostos bilateralmente na região lateral, em geral na pleura. Quanto aos segmentos genitais, eles podem ser muito modificados para abrigar as estruturas do órgão copulador, no macho, e o ovipositor, na fêmea. Na formação dessas estruturas, podem participar, além dos segmentos abdominais terminais, apêndices abdominais esclerosados e mais ou menos fundidos entre si.

Os insetos aquáticos sofrem uma modificação adicional dos segmentos abdominais terminais. Nesses segmentos, ficam alojados um ou dois espiráculos e outras estruturas adaptadas à respiração no meio hídrico.

Musculatura. A musculatura abdominal do inseto adulto em geral assemelha-se bastante àquela da forma imatura. Um padrão estrutural é repetido, com pequenas variações, em todos os segmentos. Nos segmentos genitais, a situação é distinta, por conta das modificações estruturais especializadas para a movimentação do órgão copulador e do ovipositor.

A parede do corpo das larvas dos holometábolos e dos insetos adultos tem movimentos de extensão e encurtamento, além de compressão, com a consequente diminuição do diâmetro. Esses movimentos são possíveis graças a uma musculatura longitudinal intersegmentar que, ao contrair-se, encaixa os segmentos de forma telescópica, provocando um encurtamento do corpo (Figs 2.12c, d). Compressão, por outro lado, ocorre pela contração de músculos dorso-ventrais laterais (Fig. 2.12b). Movimentos de dilatação do abdômen são, em geral, consequência da elasticidade das membranas e da pressão exercida pela hemolinfa e pelos órgãos internos. No entanto, alguns insetos possuem músculos protratores e dilatadores, antagônicos aos músculos retratores e compressores (Fig. 2.12b).

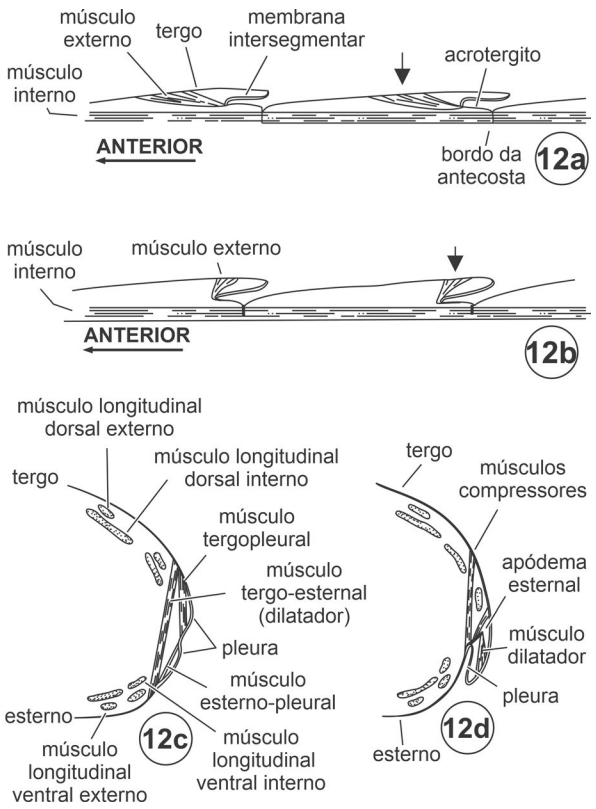


Figura 2.12. Musculatura longitudinal do abdômen. **12**, músculos externos, com componentes ventrais e dorsais, fazendo a ação de retrator; **12**, idem, músculo externo deslocado posteriormente, fazendo a ação de protrator; **12c–d**, musculatura dorso-ventral do abdômen em corte transversal; **12c**, mostrando o arranjo típico da musculatura tergo-esternal, agindo como compressora; **12d**, a inserção do músculo dilatador é deslocada em direção ao dorso por causa do apódema e os músculos têm agora função dilatadora e compressora. Fonte: Chapman (1998).

De uma forma geral, os músculos abdominais podem ser classificados em cinco categorias, como proposto por Snodgrass:

Músculos dorsais - feixes musculares tipicamente longitudinais, ligados à **antecosta** de tergos sucessivos.

Músculos ventrais - semelhantes aos músculos dorsais e ligados à antecosta de esternitos sucessivos.

Músculos laterais - os feixes musculares são dorso-ventrais e podem ser intra- ou intersegmentares.

Músculos transversais - são internos com relação aos longitudinais.

Músculos espiraculares - existem, no máximo, dois feixes por espiráculo, sendo um **oclusor** e outro, **dilatador**, responsáveis respectivamente pelo fechamento e pela abertura espiracular.

2. Integumento. O corpo do inseto é revestido pelo integumento, estrutura constituída por diversas camadas e responsável pela manutenção da forma geral do corpo, sendo o principal agente do mecanismo de locomoção. O integumento é composto pela cutícula e pela epiderme, que se apoia na lâmina basal. Graças a propriedades da cutícula, como elasticidade, dureza, impermeabilidade e outras, é que se atribui ao integumento o sucesso dos insetos na conquista do meio terrestre.

2.1. Cutícula. Recobre toda a superfície externa do corpo, além de revestir áreas invaginadas de origem ectodérmica, como o estomodeo, o proctodeo e ramos traqueais. Ao microscópio, em corte tem uma aparência estratificada, em que se pode distinguir duas camadas principais: procutícula, camada espessa (de até 200 µm), constituída primariamente por quitina, e epicutícula, camada fina (espessura máxima de 4 µm), não quitinosa, apoiada diretamente sobre a procutícula.

A procutícula, tal como é depositada durante a muda, é uma camada única. Posteriormente, sua porção mais externa torna-se dura e rígida, constituindo a **exocutícula**, enquanto a camada interna, **endocutícula,** permanece indiferenciada e flexível.

A quitina é o componente mais característico da procutícula, sendo que de 20 a 50% de seu peso seco são devidos à quitina. Quimicamente, a quitina consiste em microfibrilas de cadeias dos polissacarídeos N-acetil-glicosamina e glicosamina. As cadeias são mantidas por ligações de hidrogênio e ficam embebidas numa matriz protéica, na qual também se encontram água, catecol, lipídeos e ocasionalmente metais e minerais. A matriz protéica é composta de muitas proteínas diferentes, sendo que proteínas são o componente principal da cutícula. Algumas destas proteínas encontram-se nas regiões moles da procutícula e outras participam do processo de endurecimento da exocutícula.

Endurecimento da cutícula. Antes da descrição do processo de endurecimento, é interessante lembrar uma advertência de

R.E. Snodgrass: "É um engano comum supor que escleritos do corpo sejam áreas 'muito quitinizadas' da cutícula. O contrário provavelmente seja mais verdadeiro, desde que a esclerosação é o resultado do depósito de substâncias não quitinosas na exocutícula". Com efeito, o endurecimento da cutícula depende da formação de polímeros especiais e da deposição de outras substâncias na quitina. O processo, conhecido como esclerosação ou "esclerotização", é iniciado antes da muda e completa-se apenas quando a nova cutícula se encontra completamente estabelecida.

O endurecimento ocorre em regiões específicas do integumento e características para cada espécie. A esclerosação é devida a ligações entre moléculas de proteínas iguais ou diferentes, que formam longas cadeias entre as microfibrilas de quitina. Além das proteínas, aminoácidos aromáticos, como tirosina e fenil-alanina, e quinonas participam do processo.

É bastante frequente que a esclerosação cause também escurecimento da cutícula. Em grande parte dos casos, as quinonas também são responsáveis pelo escurecimento. Em casos extremos, em que ocorrem quinonas em excesso, elas podem ser polimerizadas e formar melanina. No entanto, mesmo que pigmentação e endurecimento estejam intimamente relacionados, os mecanismos de oxidação que devem acontecer na cutícula não estão ainda completamente esclarecidos.

Em regiões específicas do corpo, a cutícula permanece membranosa, permitindo dobras e flexibilizações entre e intra segmentos. A cutícula membranosa é digerida e reabsorvida na muda, enquanto a cutícula dura é descartada.

Epicutícula. É a parte mais externa do revestimento da cutícula (Fig. 2.13a). Não é quitinosa e mostra muitas camadas (Fig. 2.13b). Sua camada mais interna é constituída principalmente por lipoproteínas e substâncias fenólicas. Essa camada é responsável pela recomposição de partes da epicutícula quando danificada. O processo torna-se possível graças à existência de feniloxidase, que atua como agente de coagulação e de cicatrização na cutícula madura.

A epicutícula, externa, é uma camada muito fina e trilaminar. Apesar de mais externa, é a primeira camada cuticular a ser depositada. Atua como proteção da nova cutícula, que está sendo produzida embaixo dela, da ação das enzimas que acima dela digerem a cutícula velha, que é descartada na muda. O material de que é formada a epicutícula - lipídeos, proteínas e polifenois - é frequentemente chamado **cuticulina**.

Sobre a epicutícula, ficam depositadas duas camadas: uma de **cera** e sobre ela, o **cimento**. É a cera que torna a cutícula impermeável à água. Em alguns insetos, a cera atua como sinalizador químico intraespecífico e possivelmente também interespecífico em certos grupos. O cimento é produzido por células glandulares da epiderme e fica depositado sobre a cera, numa camada muito fina. Nem todos os insetos possuem essa camada. Sua natureza química não está bem esclarecida e sua função talvez seja proteger a camada de cera.

Canais do poro. Canais com 1µm ou menos de diâmetro dispõem-se na cutícula perpendicularmente à epiderme. São muito numerosos e, saindo das células epidérmicas, chegam até a camada inferior da epicutícula. Os canais contêm filamentos tubulares provenientes da membrana plasmática das células epidérmicas. No interior do canal, os filamentos permanecem muito compactados e separam-se apenas quando atingem a epicutícula (Fig. 2.13b).

2.2. Epiderme. A epiderme como um todo tem a forma de um epitélio simples. Nas fases de crescimento das larvas antes da muda, as células epidérmicas podem tornar-se cúbicas ou mesmo colunares, mas nos insetos adultos, elas são bastante achatadas. Nos adultos, a epiderme é muito delgada e em algumas áreas ela parece desestruturada. Em outras regiões, cada célula é marcada apenas pelo núcleo rodeado por um filme de citoplasma.

No epitélio epidérmico, todas as células podem ser consideradas glandulares, uma vez que todas são responsáveis pela secreção de elementos constituintes da cutícula e das enzimas que irão digeri-la na muda. Algumas células epidérmicas adquirem função glandular bastante especializada. As glândulas unicelulares dérmicas são classificadas em três classes: classe 1, a secreção das glândulas é enviada diretamente para a cutícula e atinge o meio externo através dos canais cuticulares e filamentos epicuticulares – elas são responsáveis pela síntese de feromônios; classe 2, ao contrário das anteriores, as glândulas não mantêm contato com a cutícula e não possuem dutos – foram identificadas apenas no esterno de cupins; classe 3, glândulas ficam localizadas abaixo da epiderme, mas se conectam com o exterior através de um duto produzido por uma célula epidérmica especializada – elas sintetizam e secretam o cimento epicuticular, além de feromônios e substâncias de defesa.

Lâmina basal ou membrana basal. A lâmina basal forma uma bainha contínua sob toda a epiderme. Nos pontos onde se inserem os músculos, a lâmina torna-se contínua com o envoltório das fibras musculares, ou sarcolema. É produzida por células da hemolinfa, mais particularmente, pelos **plasmatócitos** e pelas próprias células epidérmicas.

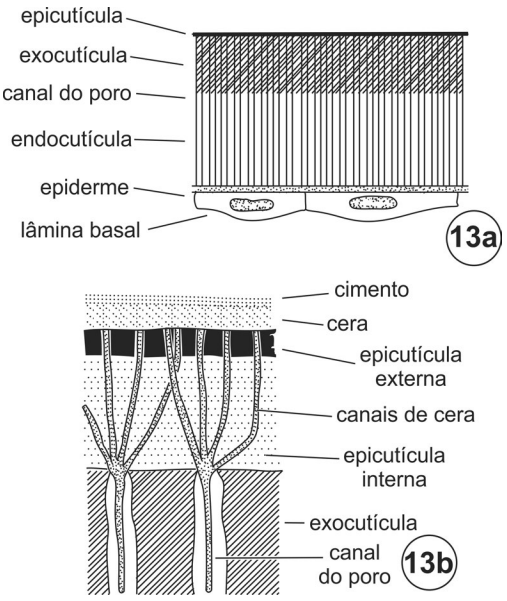


Figura 2.13. Estrutura básica do integumento. **13a**, corte longitudinal ao integumento na inter-muda, todas as camadas estão presentes; **13b**, detalhe, em maior ampliação, da epicutícula. Fonte: Chapman (1998).

2.3. Enócitos. Na epiderme de Ephemeroptera, Odonata, Heteroptera e de alguns Diptera, encontram-se células grandes, com 100 µm ou mais de diâmetro. Essas células são os **enócitos**, originados pelas células epidérmicas. Estão presentes em insetos de todas as ordens, mas não necessariamente na epiderme ou junto dela. Nos Lepidoptera e Orthoptera, associam-se e formam agrupamentos na cavidade do corpo, enquanto nos Coccoidea (Hemiptera), Hymenoptera e em certos Diptera, os enócitos ficam dispersos no corpo gorduroso.

Eles são responsáveis pela síntese de compostos que conferem a impermeabilização da cutícula, como hidrocarbonetos e lipídios, que são depositados principalmente na epicutícula pelos canais dos poros. Em algumas espécies, os hidrocarbonetos liberados pelos enócitos agem como feromônios.

3. Exoesqueleto. A existência de um exoesqueleto foi fator essencial para a sobrevivência dos insetos no ambiente terrestre. O exoesqueleto proporciona proteção mecânica, é garantia contra a perda de água do organismo, sendo, ao mesmo tempo, hidrófobo na superfície externa, mas, acima de tudo, é ele que sustenta todo o sistema muscular.

O exoesqueleto é produto da atividade das células epidérmicas do integumento. Essas células produzem o revestimento cuticular do corpo e as substâncias responsáveis por seu endurecimento. O endurecimento não é uniforme, mas ocorre em áreas delimitadas da cutícula, formando placas esclerosadas bem definidas, os **escleritos**. A presença dos escleritos, aos quais se ligam os músculos, é o que possibilita a locomoção dos insetos. O desenvolvimento de uma relação complexa entre escleritos e músculos foi a principal linha de evolução dos artrópodes.

As linhas que limitam os escleritos são chamadas, um tanto indiscriminadamente, **suturas**. No entanto, entre o conjunto de "suturas", pode-se identificar quatro tipos funcional e estruturalmente diferentes:

- marcas externas de reentrâncias da cutícula que formam placas internas de reforço nos pontos de inserção de músculos.
- linhas onde a esclerosação da cutícula se tornou secundariamente descontínua para aumentar a flexibilidade.
- linhas em que nunca ocorreu esclerosação.
- suturas verdadeiras entre escleritos originalmente diferentes.

Aparentemente a grande maioria das suturas pertence ao primeiro tipo. Na verdade, "escleritos" assim definidos são apenas o resultado incidental de invaginações cuticulares; os caracteres funcionais verdadeiros são estruturas do endoesqueleto formadas por inflexões da parede do corpo.

3.1. Apódemas. Qualquer processo cuticular interno constitui-se num apódema. É revestido pela epiderme e pode ou não corresponder a uma inflexão da cutícula, sendo que, em algumas situações, na superfície do corpo não há marcas da existência do apódema subjacente (Figs 2.14b,d). Adquirem a forma de cristas, placas ou braços (Figs 2.14a–c) e têm finalidade mecânica bastante evidente. A maior parte deles é de reforços do exoesqueleto, formando um arco entre dois pontos de tração ou aumentando a rigidez de área particularmente sujeita a tensão. Apódemas em forma de braço usualmente são pontos de ligação de músculos (Fig. 2.14e). Fibras de ligação provenientes da fibra muscular e expansões das células epidérmicas do apódema fazem parte do sistema que conecta o músculo ao exoesqueleto. A estabilidade da junção é dada por pontos de adesão representados por desmossomos e hemidesmossomos nas células epidérmicas e nas musculares.

3.2. Articulações. Uma linha qualquer de movimentação na parede do corpo implica a existência de um trecho de cutícula não esclerosada entre dois escleritos vizinhos (Fig. 2.15). A área móvel é chamada **membrana articular**. A amplitude possível do movimento dependerá da extensão da membrana articular. Se ela for ampla e separar os escleritos suficientemente, o movimento é quase irrestrito (Fig. 2.15a). Essa é a situação que se encontra no abdômen. No entanto, no caso das pernas, por exemplo, o movimento é limitado pelo desenvolvimento de um ou dois pares de elevações contíguas nos terminais adjacentes de artículos vizinhos (Fig. 2.15c). Essas elevações permitem junções limitadas e constituem-se em **articulações**, que podem ser **mono-** ou **dicondílicas**, conforme a existência de um ou dois pares de

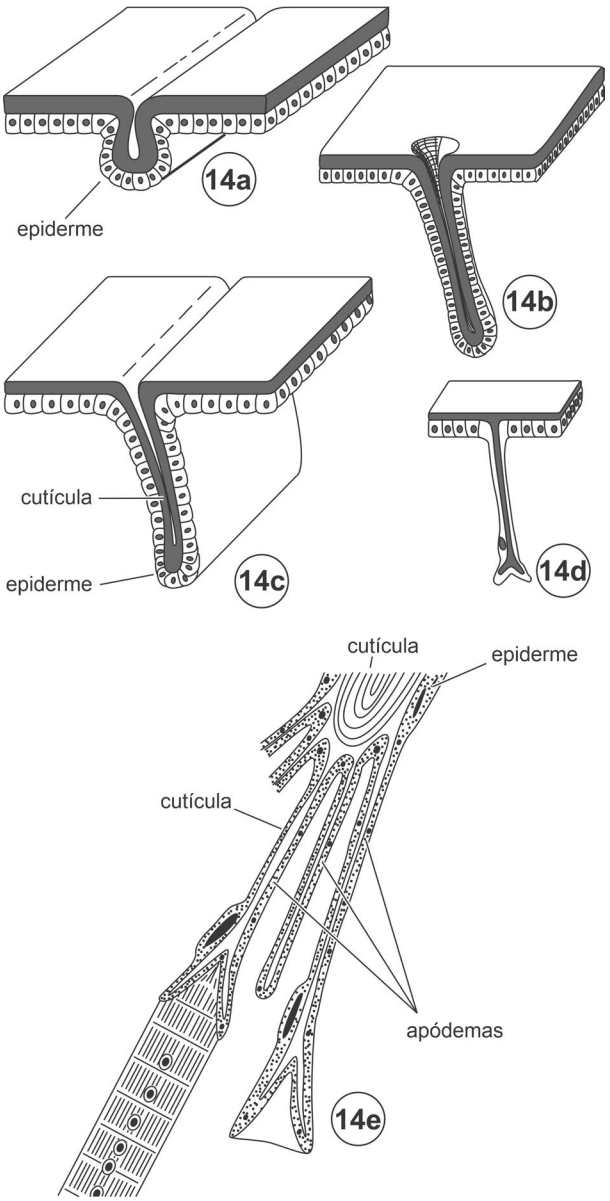


Figura 2.14. Apódemas. **14a–c**, apódemas multicelulares; **14d**, apódema unicelular; **14e**, apódemas, formando a inserção de músculos. Fonte: Snodgrass (1935).

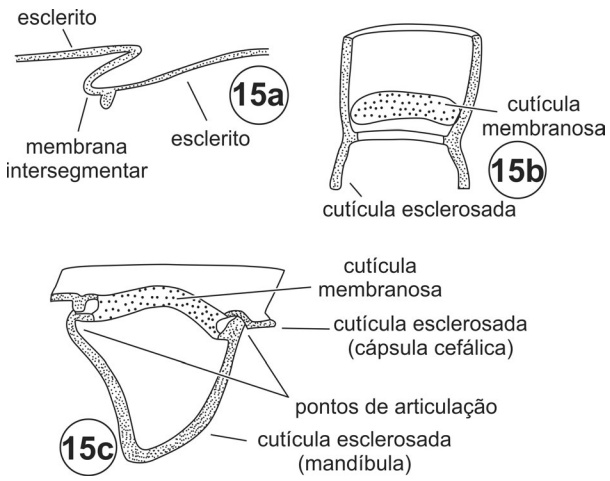


Figura 2.15. Áreas de flexibilização da cutícula. **15a**, membrana intersegmentar, sem articulação entre escleritos; **15b**, uma articulação intrínseca, onde os pontos de articulação ficam compreendidos pela membrana; **15c**, articulações extrínsecas, onde as áreas esclerosadas ficam fora da membrana, mas não perdem a possibilidade de movimento. Fonte: Chapman (1998).

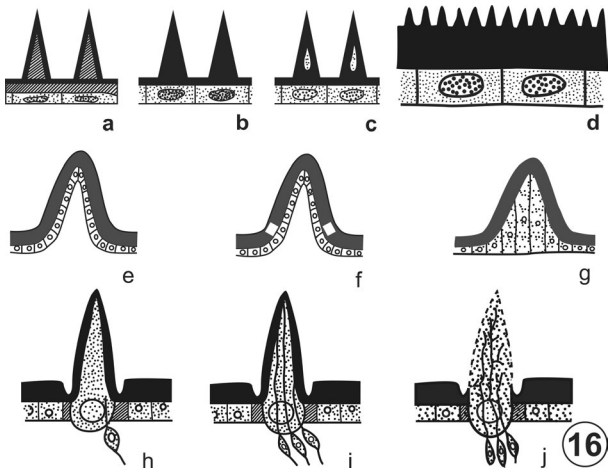


Figura 2.16. Projeções da superfície do corpo; **16a–d**, projeções não-celulares; **16e–j**, projeções celulares; **16a**, espinho revestido por cutícula, mas preenchido por outras substâncias; **16b**, espinho de cutícula maciça; **16c**, espinho do canal alimentar, preenchido por secreção; **16d,** rugosidades de cutícula maciça; **16e**, espinho multicelular simples; **16f**, espinho simples com anel membranoso (esporão); **16g**, espinho preenchido por células epidérmicas; **16h**, cerda unicelular, gerada por uma célula tormógena; **16i**, cerda produzida por três células tormógenas: **j**, cerda com poros. Fonte: Richards & Richards (1979).

pontos de articulação. A articulação monocondílica, por meio do côndilo, pode proporcionar um movimento rotatório parcial e a dicondílica, por meio do côndilo e do acetábulo, permite apenas um dobramento unidirecional entre os dois artículos.

3.3. Expansões externas. A superfície externa da cutícula tem esculturas e é recoberta em muitos pontos por expansões na forma de espinhos, cerdas, escamas e espículas. Essas são classificadas em **celulares** e **não-celulares**, de acordo com seu processo de formação, se com a participação ou não das células epidérmicas.

As projeções não-celulares da superfície do corpo têm estrutura exclusivamente cuticular (Figs 2.16a–d). Essas têm diversas formas: pontuações ou nódulos, espículas, espinhos, cerdas, rugosidades e cristas, sendo que estas últimas podem formar áreas poligonais. Estas estruturas são diminutas e podem ou não ter relação com as células epidérmicas subjacentes.

As projeções celulares são evaginações ocas de determinadas áreas da parede do corpo, que se dobram completamente e a epiderme acompanha a dobra (Figs 2.16e–g). Essas projeções são maiores que as não-celulares e têm a forma de espinhos. A maior parte delas é rígida e fixada solidamente na cutícula (Figs 2.16e,g); existem algumas, porém, que ficam apoiadas em um anel membranoso e são móveis (Fig. 2.16f). O tipo imóvel é denominado **espinho** e o móvel, **esporão**. Espinhos ocorrem frequentemente na tíbia, como nos Orthoptera. Já as garras do pretarso de alguns insetos são exemplos de esporões.

Um tipo especial de projeção celular são as projeções unicelulares, que consistem no crescimento e projeção de extensão de uma célula epidérmica (Figs 2.16h–j). A projeção tem a forma de um pelo, denominado **cerda**, que é a principal projeção de muitos insetos. A cerda consiste na expansão do citoplasma, que fica recoberto por cutícula. Na muda, as cerdas são descartadas e uma nova projeção cresce a partir de uma célula geradora. A base da cerda é rodeada por um **anel membranoso**. A célula epidérmica que forma a cerda distingue-se das demais e é chamada **célula tricógena**. Por outro lado, a célula geradora tem a função de produzir nova célula tricógena, bem como a de moldar o **alvéolo**, local onde se insere a cerda. Esta célula geradora recebe a denominação, **célula tormógena**.

4. Sistema Nervoso. O sistema nervoso é responsável pelo processamento de informações e pela condução de impulsos e, assim, promove a integração funcional de órgãos e sistemas do organismo. Da mesma forma, estímulos ambientais mecânicos, luminosos, químicos e eletromagnéticos são transformados pelo sistema nervoso, que coordena e desencadeia a resposta do inseto ao estímulo. Seu elemento básico é o **neurônio** (Fig. 2.17a–c), célula muito modificada que consiste em um corpo celular, **soma**, onde se localiza o núcleo e do qual partem uma ou mais projeções citoplasmáticas. Uma dessas projeções é o **dendrito**, especializada na recepção da informação, que é passada ao soma. Outra projeção, geralmente bastante mais longa que o dendrito, o **axônio** transmite a informação para outras células, que podem ser outros neurônios ou, então, um órgão efetor, como um músculo, por exemplo.

Frequentemente a morfologia do neurônio indica sua função. **Neurônios unipolares** (ou **monopolares**) (Fig. 2.17a) são células nervosas motoras. **Neurônios bipolares** (Fig. 2.17b) são células sensoriais periféricas, recebendo estímulos através de um dendrito curto e não ramificado, transmitidos a um gânglio pelo axônio. **Neurônios multipolares** (Fig. 2.17c) ocorrem nos gânglios do sistema nervoso central, mas também existem células sensoriais (receptores de estímulos mecânicos) multipolares, situadas perifericamente no corpo do inseto.

As **células da glia** são outros componentes do sistema nervoso. Nos insetos, elas não são muito numerosas e revestem os neurônios completamente, com exceção dos ramos mais finos. O envoltório glial consiste em uma ou mais dobras ou, às vezes,

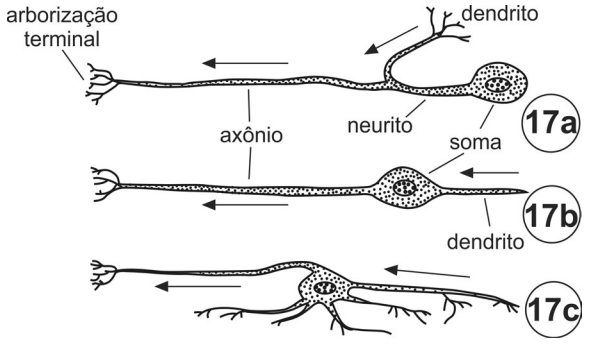


Figura 2.17. Tipos básicos de neurônio. **17a**, monopolar; **17b**, bipolar; **17c**, multipolar. As setas indicam o sentido da condução do estímulo. Fonte: Chapman (1998).

de várias células dobradas sobre si mesmas. O impulso nervoso não é transmitido nos locais onde se encontra a glia, ou seja, nas extremidades axonais mais finas. Em alguns casos, diversos axônios finos são envolvidos numa dobra glial.

As funções da glia ainda não foram totalmente esclarecidas. Estas células são essenciais para o crescimento e para a função de neurônios. Sabe-se que uma complexa relação é estabelecida entre neurônios e glia, e esta relação é essencial tanto para a migração glial como para o estabelecimento do padrão de distribuição de axônios. Além da função estrutural, estas células enviam nutrientes e oxigênio para os neurônios e são responsáveis pela destruição de patógenos e pela remoção de células mortas. Com estas propriedades, elas têm função importante no desenvolvimento e reorganização do sistema nervoso durante a metamorfose e, possivelmente, promovem reparos na célula nervosa.

4.1. Gânglios. Os gânglios são formados por uma agregação de neurônios motores, cujos corpos celulares distribuem-se perifericamente. O centro dos gânglios é ocupado por uma massa de fibras, conhecida como **neurópila**. Ela é constituída por ramificações terminais de neurônios sensoriais, por arborizações dendríticas de neurônios motores e por arborizações dendríticas e ramificações axonais de interneurônios, que são células nervosas responsáveis pela conexão de neurônios sensoriais com neurônios motores.

Pressupõe-se que a condição primitiva do sistema nervoso tenha sido uma disposição de um par de gânglios por segmento, tal como se encontra nos Annelida. Neste grupo, uma série de centros nervosos forma uma massa ganglionar única, o **cérebro**, situado acima do canal alimentar, que se liga a dois cordões nervosos ganglionares na região ventral do corpo. No cordão, os gânglios estão unidos longitudinalmente através de **conectivos** interganglionares e, transversalmente, por **comissuras**.

No embrião de insetos de diversas ordens, observa-se a manutenção desse padrão básico. O cérebro é resultante da fusão de diversos gânglios, guardando mesmo no adulto, sinais de sua origem (Fig. 2.18a). Além disso, durante o desenvolvimento pós-embrionário, alguns gânglios segmentares fundem-se com o cérebro primitivo através do encurtamento dos conectivos. Dessa forma, o cérebro da larva adquire uma posição pré-oral e fica acima do esôfago (Fig. 2.18b).

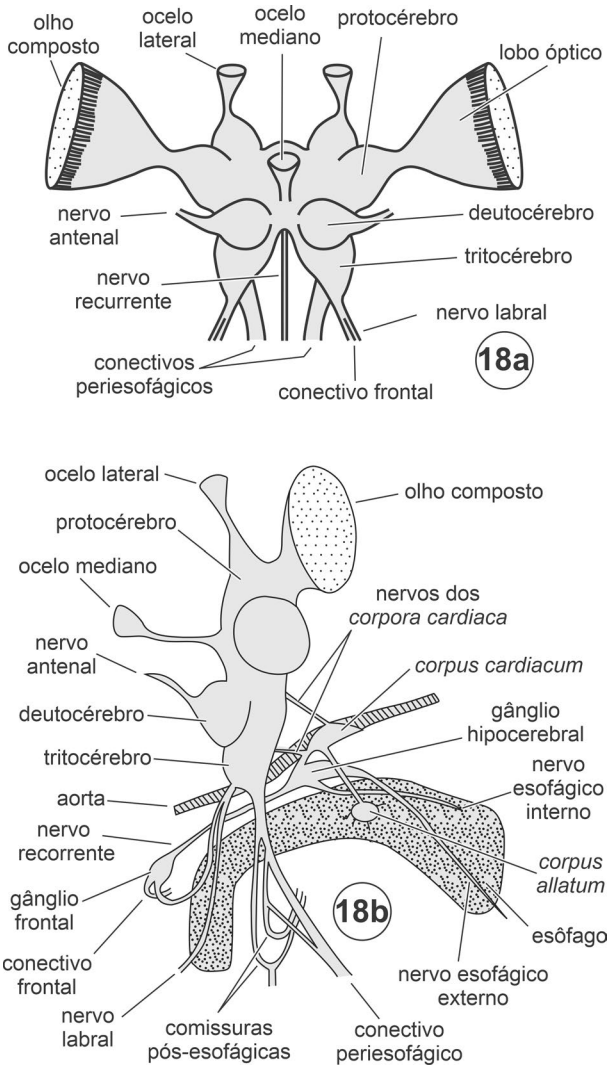


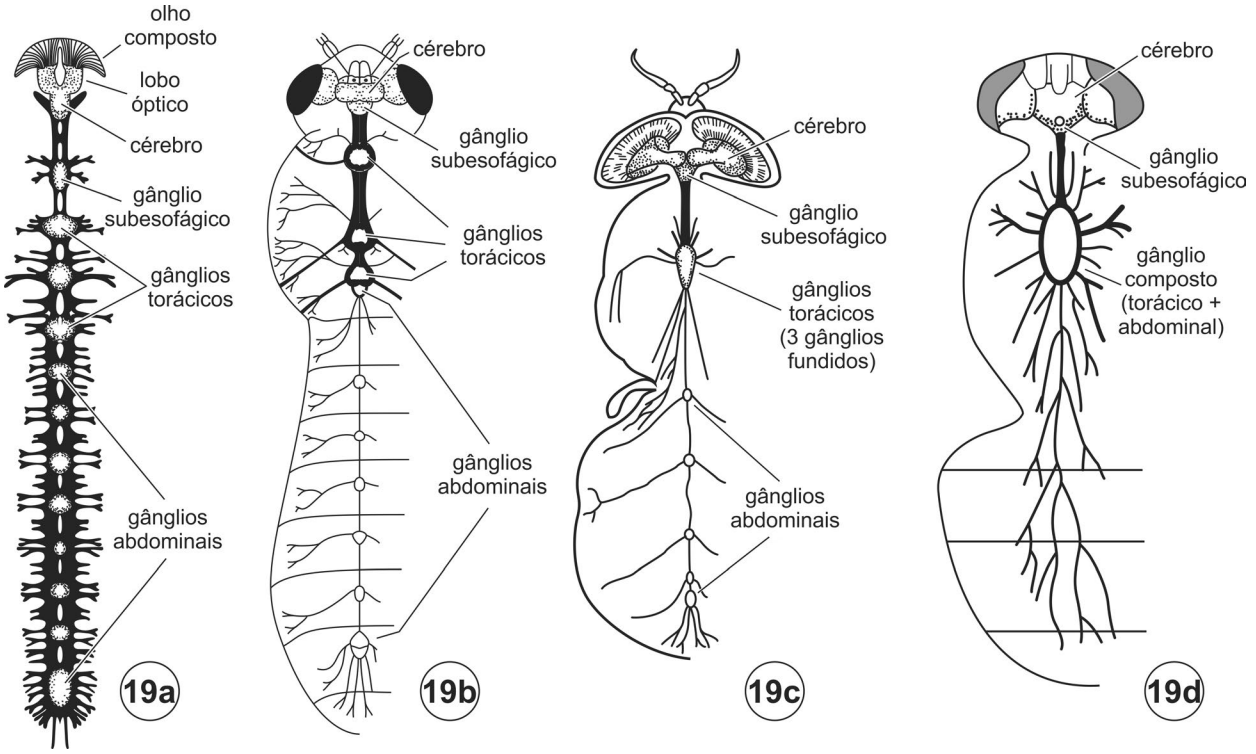
Figura 2.18. Representações diagramáticas do cérebro de um gafanhoto (Orthoptera); **18a**, vista dorsal anterior; **18b**, vista lateral mostrando parte do sistema nervoso do estomodeo. Fonte: Chapman (1998).

O primeiro gânglio da cadeia ventral é o **gânglio subesofágico**, formado pela fusão dos gânglios dos segmentos mandibular, maxilar e labial. Em consequência do encurtamento das comissuras, as massas ganglionares fundem-se lateralmente, formando um gânglio. Essa fusão lateral ocorre em todos os gânglios da cadeia ventral (Fig. 2.19a–d).

No tórax, há três gânglios, que estão fundidos em alguns grupos de insetos, como nos dípteros, para formar um gânglio único (Fig. 2.19c). O arranjo dos nervos torácicos varia bastante, mas, em geral, o último nervo de um segmento forma um nervo em comum com o primeiro do segmento seguinte (Fig. 2.19d).

O maior número de gânglios abdominais – oito – é encontrado em todos os Archaeognatha e Zygentoma, nos machos de alguns Siphonaptera e nas larvas de muitas ordens (Fig. 2.19a). O último gânglio abdominal é sempre composto, derivado dos gânglios dos quatro últimos segmentos abdominais (Figs 2.19a, b).

4.2. Cérebro. O cérebro é o principal centro de integração nervosa, recebendo informações dos órgãos sensoriais da cabeça



Figuras 2.19. Diferentes graus de fusão de gânglios do cordão nervoso ventral em quatro táxons. **19a**, Zygentoma (*Machilis*); **19b–d**, Diptera; **19b**, *Chironomus*; **19c**, *Stratiomyia*; **19d**, *Musca*. Fonte: Imms (1964).

e dos gânglios do cordão ventral. Três regiões podem ser reconhecidas: **protocérebro**, **deutocérebro** e **tritocérebro** (Figs 2.18a).

O protocérebro é a região mais anterior e constitui a maior parte da massa cerebral. É bilobado e continua-se lateralmente nos dois **lobos ópticos** (Fig. 2.20). Entre os dois lobos, na região dorsal, localiza-se o ***pars intercerebralis***, que se apoia sobre a **ponte cerebral**. O conjunto é limitado lateralmente pelos ***corpora pedunculata*** (Fig. 2.20), que são compostos pelas células de Kenyon, cálice, pedúnculo, lobo α e lobo β.

Os lobos ópticos têm três massas neuropilares: **lâmina**, **medula** e **lóbula** (Fig. 2.20). Entre as neurópilas sucessivas, formam-se, em cada lobo óptico, dois quiasmas ópticos, o **externo** e o **interno** (Fig. 2.20).

O deutocérebro contém os lobos antenais (Fig. 2.20), que recebem estímulos olfativos. Também aloja os centros motores das antenas. Os lobos antenais são regiões neuropilares, uma para cada antena, e ambos os lobos ficam rodeados por células gliais.

O tritocérebro é a menor parte do cérebro. Dele saem os **conectivos periesofágicos** (Fig. 2.20), que contornam o esôfago e ligam-se às regiões laterais do gânglio subesofágico. Seus lobos são conectados por uma comissura, que passa por baixo do esôfago, ficando acima do gânglio subesofágico.

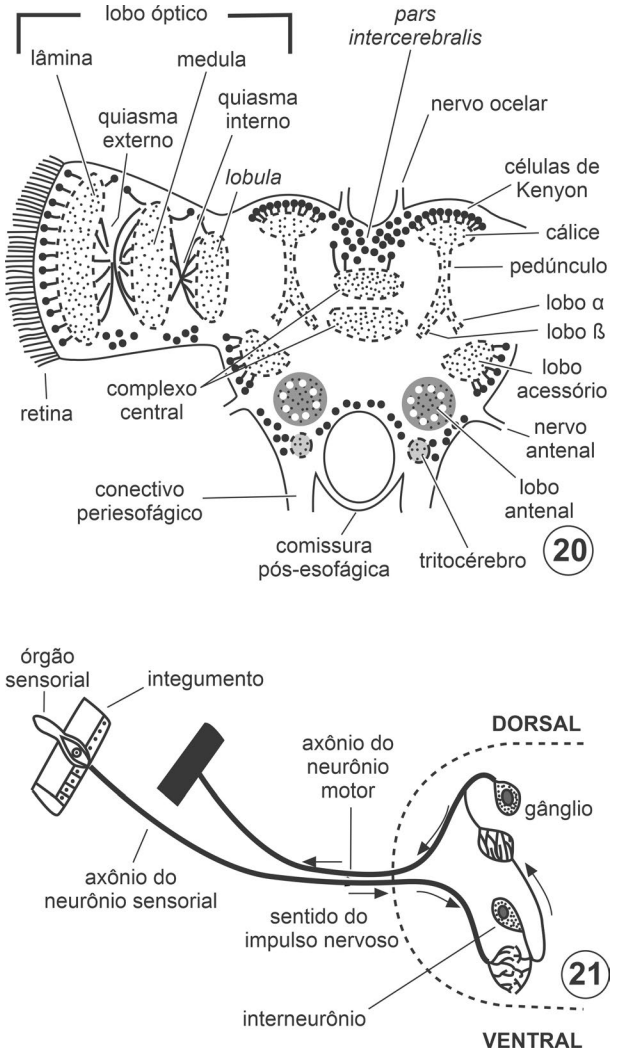
4.3. Sistema nervoso periférico. O sistema nervoso periférico é constituído por nervos provenientes dos gânglios da cadeia ventral. Os nervos consistem em axônios que não se ramificam e permanecem independentes. Esses axônios dividem-se em dois grupos, de acordo com sua função: **aferentes**, ou **sensoriais**, que trazem informação dos neurônios periféricos sensoriais para o gânglio, e **eferentes**, aqueles que distribuem informações provenientes do sistema nervoso central.

4.4. Sistema nervoso do estomodeo. O sistema nervoso do estomodeo recebe este nome por seus elementos terem origem nas paredes da região anterior do canal alimentar do embrião. Às vezes, é chamado **sistema nervoso estomatogástrico**, denominação que não descreve adequadamente sua distribuição, nem sua função. Possui nervos motores e sensoriais, contidos em pequenos gânglios. Ele inerva as peças bucais, dutos das glândulas salivares, aorta, *corpora allata* e, em alguns insetos, suas fibras podem percorrer toda a região média do canal alimentar.

O **gânglio frontal** (Fig. 2.18b) fica localizado à frente do cérebro, encostado na parede dorsal da faringe; é um dos principais gânglios desse sistema. Desse gânglio, sai o **nervo recurrente** (Figs 2.18a, b), que, apoiado na faringe, se dirige para trás, ao **gânglio occipital**. O gânglio occipital fica embaixo do tritocérebro e seus ramos inervam a região anterior do vaso dorsal.

5. Percepção e órgãos dos sentidos. De uma forma geral, a percepção nos insetos pode ser medida por reações mecânicas e glandulares do indivíduo a estímulos ambientais ou, menos obviamente, a estímulos gerados no interior de seu próprio corpo. O mecanismo básico e comum a praticamente todos os processos é um **arco reflexo** (Fig. 2.21). Deve-se considerar, porém, que mesmo a expressão comportamental mais simples implica a coordenação de muitos processos cuja atividade funcional depende da qualidade do estímulo e do estado fisiológico do receptor e do sistema nervoso.

Órgãos sensoriais estão associados especialmente com o integumento. No entanto, existem estruturas internas, sem ligação com a cutícula ou mesmo com a epiderme. É o caso, por exemplo, dos fotorreceptores não-oculares, dos receptores musculares que detectam o grau de extensão ou de contração



Figuras 2.20–21. Gânglios e arco reflexo. **20**, diagrama de um corte frontal ao cérebro e lobo óptico, onde são mostradas as principais regiões da neurópila (áreas hachuradas ou sombreadas) e a disposição de alguns corpos celulares de neurônios (pontos pretos). Fonte: Chapman (1998); **21**, diagrama dos componentes de um arco reflexo. Fonte: Imms (1964).

de fibras musculares; de sensores ligados à percepção do campo magnético e localizados nos enócitos, além de vários outros.

Existem duas classes de receptores: (a) **exteroceptores**, que percebem estímulos do ambiente externo, e (b) **interoceptores**, que são excitados por sinais provenientes do próprio corpo. Fazem parte destes últimos, os **proprioceptores**, que detectam mudanças de posição do corpo, ou de suas partes. Funcionalmente, os receptores são identificados de acordo com o sentido em cuja percepção atuam: **mecanorreceptores**, **quimiorreceptores** e **fotorreceptores**.

5.1. Mecanorrecepção. A mecanorrecepção pode ser definida como a percepção de qualquer distorção mecânica do corpo. A audição está incluída nesta categoria por envolver a deformação de membranas pela pressão do ar. Igualmente, distorções do corpo pelo movimento ou por ação da gravidade são percebidas por mecanorreceptores, que, nesse caso, são proprioceptores.

A unidade estrutural e funcional dos mecano- e dos quimiorreceptores é o **sensor** (Fig. 2.22). Cada sensor inclui uma estrutura cuticular, um ou mais neurônios ligados a ela e as células subjacentes, inclusive as cavidades delimitadas por elas. Estruturalmente, os mecanorreceptores pertencem a duas classes de sensores, **tricoide** e **campaniforme**.

A maior parte das cerdas do corpo do inseto são mecanorreceptores. Quanto à estrutura, mecano- e quimiorreceptores tricoides assemelham-se bastante, sendo a existência de um **poro terminal**, além do **poro basal** ou **poro da muda** nos quimiorreceptores, a diferença principal entre eles. Todos os sensores tricoides têm a extremidade afilada em relação a sua base. As cerdas dos cercos de grilos e baratas são exceções e mostram o mesmo diâmetro em toda sua extensão. Essas cerdas são sensores tricoides e são constituídos por mecanorreceptores especiais chamados, nesses insetos, **tricobótrias**.

A estrutura de um sensor tricoide inclui uma base que permite a sua movimentação. É precisamente o deslocamento que estimula a terminação nervosa alojada em seu interior. A existência de hemolinfa preenchendo a cavidade situada na base da cerda (Fig. 2.22) possibilita a ampliação das vibrações provocadas por seu movimento.

Sensores campaniformes (Fig. 2.23) têm a forma de domo e são áreas de cutícula fina. O domo é constituído por três camadas de cutícula: uma camada externa e fina, que se apoia sobre uma camada esponjosa, e uma camada interna, fibrosa. O domo é rodeado por uma membrana flexível, que representa a articulação do sensor com o restante do integumento. A terminação nervosa, um dendrito, fica no centro da estrutura (Fig. 2.23). Sensores desse tipo são encontrados em locais sujeitos a tração, principalmente aqueles próximos às juntas das pernas, nas peças bucais, nos artículos basais das antenas, nas veias próximas à base da asa, nos halteres dos Diptera e no ovipositor.

Órgãos cordotonais ou escolóforos. Os órgãos cordotonais são compostos de unidades chamadas **escolopídeos** (Fig. 2.24). São subcuticulares e na superfície do corpo não existem sinais de sua localização. Eles são, no entanto, ligados à cutícula, por uma ou duas extremidades. Cada escolopídeo compreende

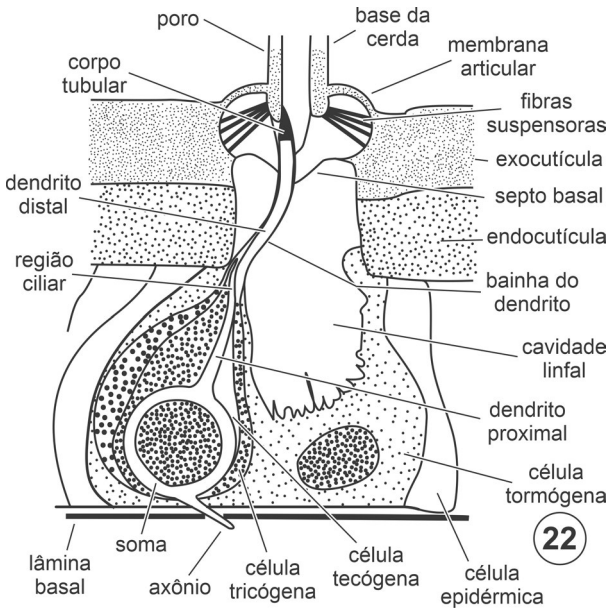
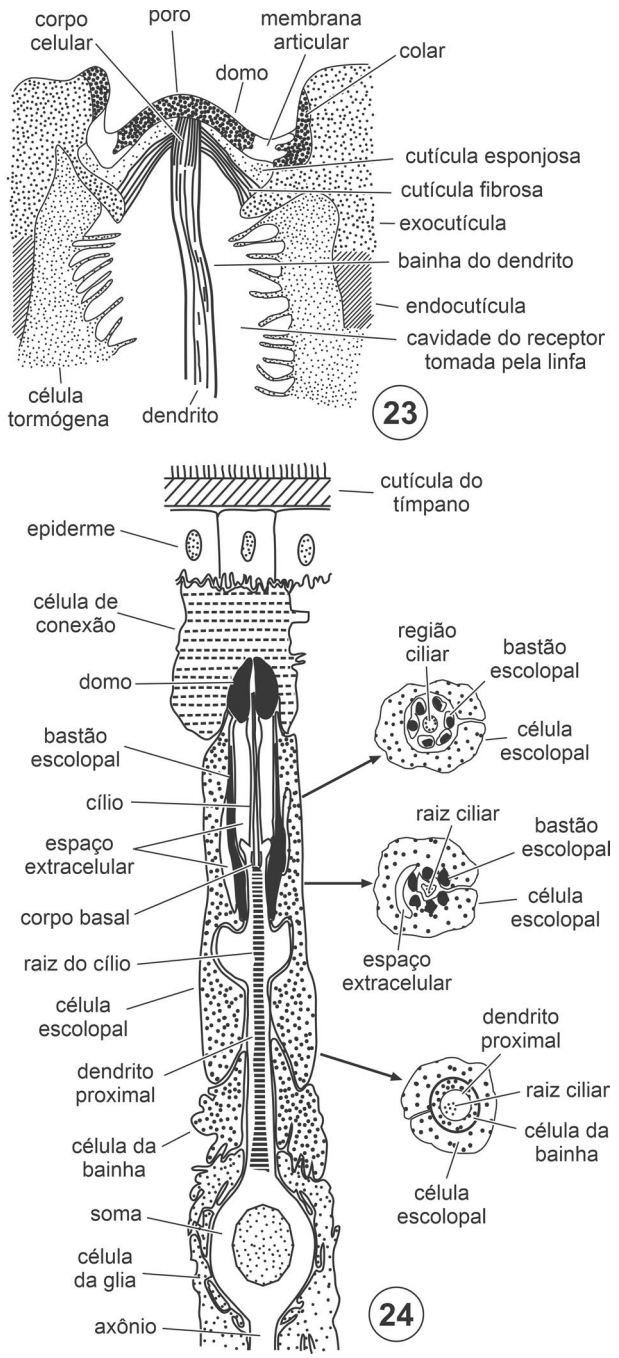


Figura 2.22. Diagrama de um sensor mecanossensorial. Fonte: Chapman (1998).



Figuras 2.23–24. Sensores. **23**, diagrama dos componentes cuticulares de um sensor campaniforme; **24**, estrutura básica de um escolopídeo do órgão timpânico de um gafanhoto, corte longitudinal. Os detalhes são cortes transversais à estrutura, nos pontos indicados pelas setas. Fonte: Chapman (1998).

três tipos de células: neurônio, célula envoltória do neurônio (ou **célula escolopal**), e célula de conexão com a epiderme. A célula escolopal contém o **escolopalo**, um anel ou uma série de bastões de material fibroso. Nas diferentes ordens de insetos, o modo de associação dos escolopídeos varia bastante, bem como sua localização no corpo do inseto, mas sempre têm a função de detectar movimento.

Os órgãos cordotonais também são sensores de movimentos, que são detectados pelo neurônio através do deslocamento do ápice do domo do escolopalo. O domo do escolopalo e o neurônio voltam à posição original pela ação do material fibroso do escolopalo.

O **órgão subgenual** é um escolóforo situado na região proximal da tíbia, onde fica suspenso por suas duas extremidades, que se ligam à epiderme em pontos opostos da parede da tíbia (Fig. 2.25a). O órgão subgenual responde a vibrações do substrato e, em alguns insetos, como *Periplaneta* Burmeister (barata) e formigas, é extremamente sensível. Não está presente nos Coleoptera, nem nos Diptera.

Órgão de Johnston. O órgão de Johnston é o órgão cordotonal presente no pedicelo da antena, tendo sua inserção distal entre o pedicelo e o flagelo. Ocorre em todos os insetos adultos. Consiste

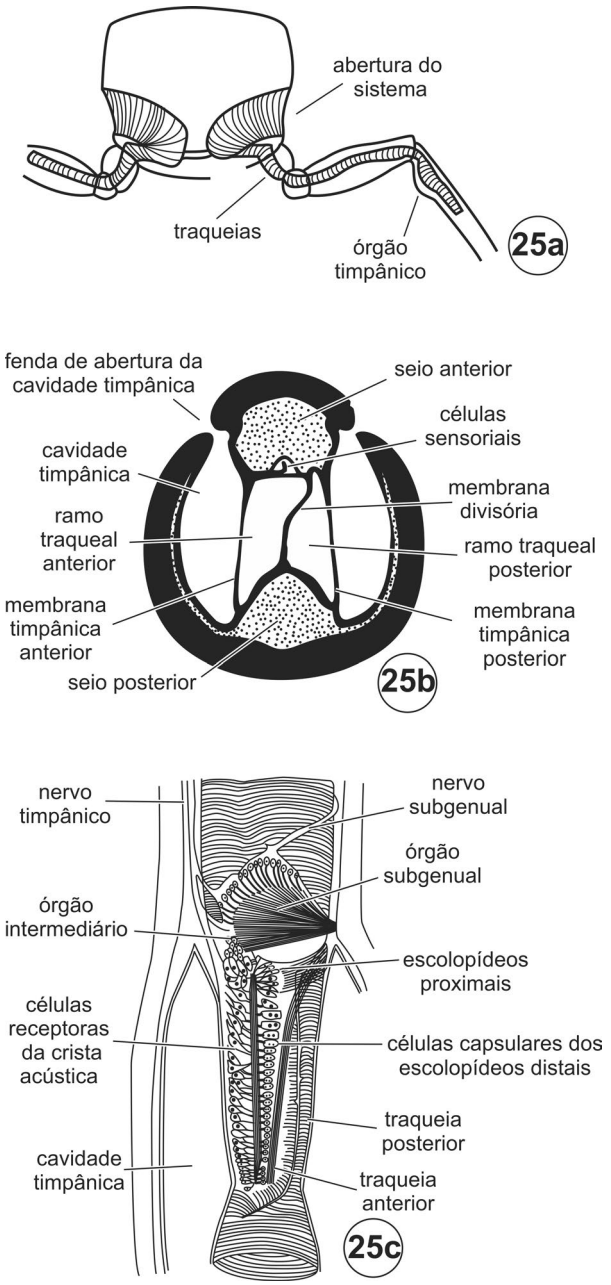


Figura 2.25. Diagramas do órgão auditivo de um grilo (Orthoptera). **25a**, corte frontal ao protórax e pernas protorácicas, mostrando a abertura do complexo no tórax e o órgão timpânico situado na perna; **25b**, corte transversal ao órgão timpânico da perna; **25c**, corte longitudinal ao órgão timpânico. Fonte: Kerkut & Gilbert (1985, vol. 6).

em massa única ou em diversos conjuntos de escolopídeos, que respondem a movimentos do flagelo com relação ao pedicelo. Esses movimentos podem ser devidos a várias causas e o órgão de Johnston serve a uma grande diversidade de funções, dependendo do inseto. Para muitos insetos, como gafanhotos, abelhas, lepidópteros e algumas moscas, atua como um indicador da velocidade do ar.

O órgão de Johnston de *Drosophila* Fallén (Diptera) é responsável pela detecção pela fêmea do som emitido pela vibração das asas do macho durante a corte. Tem a mesma função em operárias de abelhas, para a percepção da localização da fonte de alimento fornecida pela forrageira recém-chegada do campo, através de uma dança de orientação. Em besouros Gyrinidae, o órgão de Johnston permite a orientação na superfície d'água e a detecção da proximidade de outros indivíduos, dessa forma evitando colisões entre eles.

Órgãos timpânicos. Alguns órgãos cordotonais são especializados na recepção de sons. Ficam situados numa área recoberta por cutícula fina (Fig. 2.25a). Essa cutícula é flexível e constitui-se no **tímpano** ou **membrana timpânica**. O tímpano fica sobre um saco aéreo, que conduz a vibração da membrana (Fig. 2.25b). O órgão cordotonal é adjacente ao tímpano ou, então, fica diretamente ligado a ele. O número de escolopídeos varia muito nos diversos grupos de insetos: desde um escolopídeo encontrado em *Plea* Leach (Hemiptera, Heteroptera), até mais de mil em algumas cigarras. Os escolopídeos ficam alojados entre traqueias e a cavidade timpânica (Fig. 2.25c).

Também a localização dos órgãos timpânicos varia bastante nos diferentes insetos. Em Scarabaeidae, ocorrem no pescoço (cérvix); em Grylloidea e Tettigonioidea, estão nas pernas protorácicas; em alguns Diptera, encontram-se no protórax; em Heteroptera, no mesotórax; em Noctuoidea (Lepidoptera), no metatórax; e no abdômen, em Acrididae, em lepidópteros Pyralidoidea e Geometridae, e em Cicindelinae (Coleoptera). Em *Chrysopa* Leach (Neuroptera), o tímpano situa-se no lado ventral da veia radial da asa mesotorácica.

5.2. Quimiorrecepção. Os sentidos para cheiro e para sabor implicam a estimulação de terminais sensoriais por substâncias químicas no estado gasoso, no caso dos odores, e por soluções ou superfícies secas, no caso do sabor. Por essa razão, no caso dos insetos, fala-se em "quimiorrecepção de contato", ao invés de "gosto". Apesar de os insetos poderem perceber o cheiro de substâncias em solução e os receptores de contato poderem ser estimulados por odores em alta concentração, existem grandes diferenças entre as regiões do sistema nervoso onde os dois sentidos são processados. Receptores olfativos ligam-se a neurônios que terminam nos lobos antenais no cérebro, enquanto os axônios dos quimiorreceptores de contato se dirigem ao gânglio nervoso do segmento do corpo onde se encontra o receptor.

Olfação. Tal como os demais sensores, os sensores olfativos possuem componentes cuticulares e celulares (Fig. 2.26) e sua forma geral varia bastante. Eles podem ser **tricoides** (Fig. 2.26), longos com parede espessa (0,5 µm ou mais) sem soquete na base; **basicônicos**, projeções curtas, digitiformes, com parede fina (0,3 µm ou menos); **placoides**, placas achatadas, contínuas com a superfície do integumento; **celocônicos**, pequenas projeções

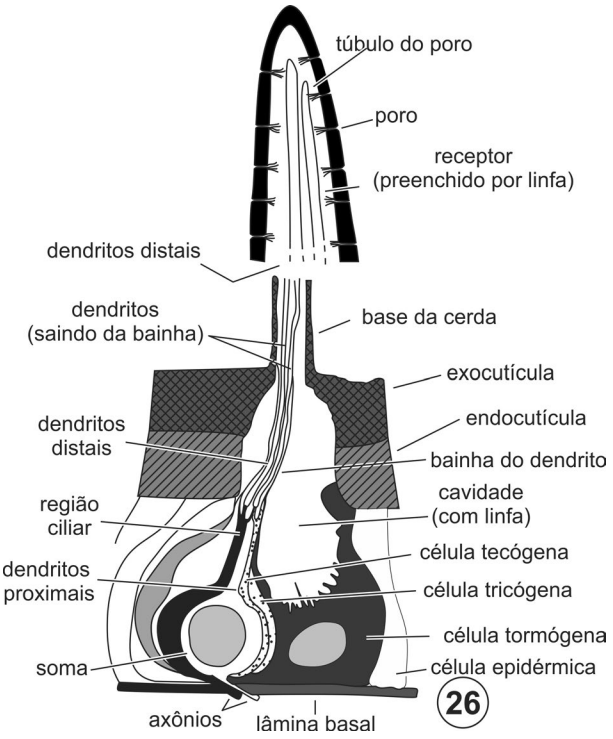


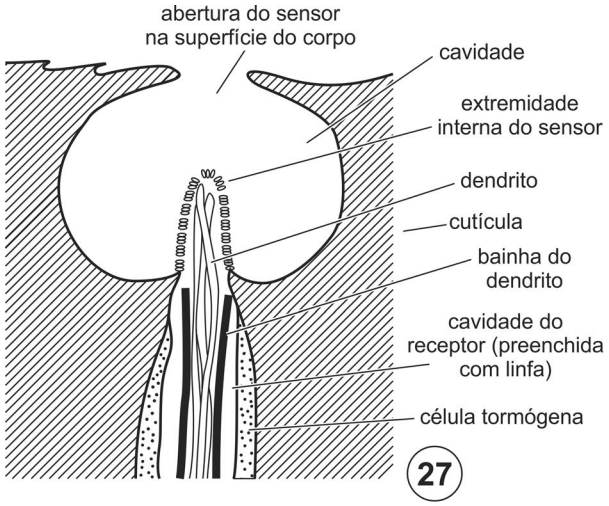
Figura 2.26. Diagrama de um corte longitudinal a um sensor olfativo do tipo tricoide. A parte superior foi aumentada para mostrar os poros da cerda. Fonte: Chapman (1998).

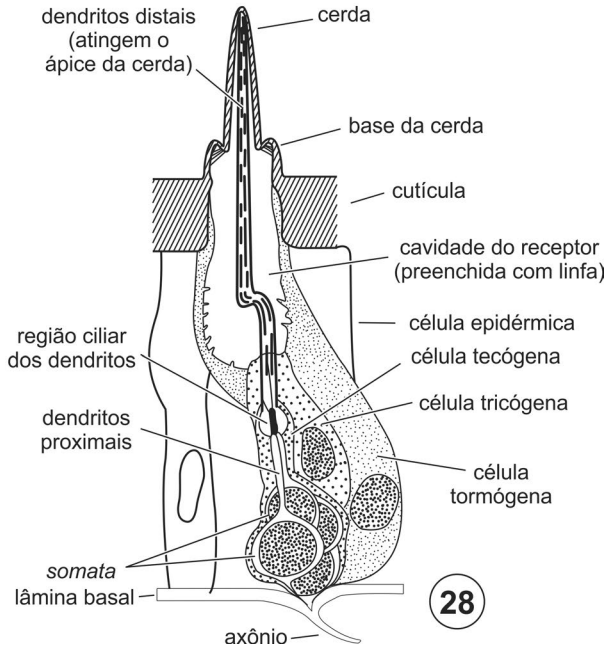
alojadas em depressões da cutícula (Fig. 2.27), que se fecham ao redor de cada uma delas, com exceção do poro apical. Existem muitas variações dessas formas básicas, que podem associar-se ou fundir-se, como nos **rinários** dos afídeos (Hemiptera, Sternorrhyncha), formados por seis unidades, ou nos **órgãos placoides** de *Pyrops* Spinola (Hemiptera, Auchenorrhyncha), formados por 35 unidades sensoriais.

A cutícula de todas as formas tem grande número de poros (Fig. 2.26), que permitem a percepção das substâncias odoríferas. É graças à presença dessa cutícula multiporosa que, em geral, o receptor olfativo pode ser reconhecido em exames microscópicos da superfície do integumento.

A exemplo do que acontece com os mecanorreceptores, os componentes celulares dos sensores olfativos têm origem epidérmica e compreendem as células e terminações nervosas, e células acessórias. Cada sensor possui dois ou três neurônios. Os dendritos distais chegam aos poros e são banhados diretamente pela hemolinfa presente nas cavidades. Os axônios, por sua vez, ligam-se diretamente aos lobos antenais e suas ramificações terminais formam os **glomérulos olfativos**. As células acessórias são três: **célula tecógena**, **tricógena** e **tormógena**. Elas participam do desenvolvimento do sensor e regulam a composição da linfa do receptor. Em alguns Lepidoptera, células tricógena, e tormógena, são responsáveis pela síntese de componentes dos feromônios.

Os quimiorreceptores multiporosos estão presentes em todos os insetos nas formas larvais inclusive e localizam-se principalmente nas antenas. Podem, no entanto, aparecer também nos palpos maxilar e labial, sendo que em *Lucilia* Robineau-Desvoidy (Diptera), ocorrem na genitália externa. Seu número varia bas-





Figuras 2.27–28. Diagrama de corte longitudinal de sensor e quimiorreceptor. **27**, sensor olfativo do tipo celocônico; **28**, quimiorreceptor de contato do tipo móvel. Fonte: Chapman (1998).

tante nas diferentes ordens; são poucos nos gafanhotos, muito numerosos nos palpos labiais de Lepidoptera.

Quimiorrecepção de contato. São usualmente cerdas curtas (pelos) ou cones (Fig. 2.28), com um poro, localizado na extremidade distal do receptor. Nos sensores em forma de pelo, um soquete na base confere certa motilidade à estrutura. Aquelas em forma de cone são imóveis e ocorrem no interior das peças bucais.

Os componentes celulares são basicamente semelhantes aos encontrados nos sensores olfativos, exceto pelos dendritos dos neurônios, que chegam até o topo da estrutura. Nessa região terminal, encontra-se alojado um tampão, constituído por uma membrana porosa, que separa a terminação nervosa do meio ambiente.

Receptores de contato podem estar em todas as partes do corpo do inseto, mas ocorrem em maior número no lábio, maxilas e labro, sendo que seus axônios se dirigem ao gânglio subesofágico. Nunca estão presentes nas mandíbulas, mas aparecem nas antenas e nas pernas. Apesar de a quimiorrecepção de contato ser importante para a oviposição, são muito poucos os sensores presentes no ovipositor.

5.3. Percepção de temperatura. Os insetos possuem receptores sensíveis à temperatura e umidade nas antenas. O mesmo sensor responde às duas variáveis. Ele pode ser uma projeção simples na superfície da cutícula ou, então, a projeção pode ficar protegida em uma cavidade, formando um tipo de sensor celocônico, semelhante àquele responsável pela olfação. Na situação em que a projeção fica exposta, o sensor está associado a mecanorreceptores tricoides, que formam sobre ele uma cobertura protetora, evitando seu contato direto com objetos externos. Usualmente ocorrem em pequeno número, distribuídos nos ânulos terminal e proximal da antena.

5.4. Visão e órgãos visuais. Embora a luz possa ser percebida por fotorreceptores presentes em diversos pontos do corpo do inseto, onde a cutícula é transparente, a maior parte dos insetos adultos e das larvas de hemimetábolos possuem um par de olhos compostos e, frequentemente, três ocelos. As larvas de holometábolos têm olhos simples, denominados **estemas**.

Olhos compostos. São formados pela agregação de elementos visuais (Fig. 2.29a), os omatídios. A cada omatídio corresponde uma córnea (Fig. 2.29b). O número e tamanho de omatídios variam muito entre espécies. O caso extremo é o da formiga *Ponera* Latreille (Hymenoptera), cujas operárias têm olhos constituídos por apenas uma faceta. Em geral, o número de omatídios é bem maior, indo de algumas centenas a muitos milhares: em *Drosophila* são 800, em *Musca* L. (Diptera) 4 mil, em Lepidoptera de 12 mil a 17 mil, e em Odonata de 10 mil a 20 mil omatídios por olho. Os olhos são bilaterais, separados nos lados da cabeça, mas em Anisoptera e nos machos de Tabanidae e de Syrphidae, eles são contíguos na linha dorsal mediana, numa condição chamada **holóptica**.

Estrutura geral de um fotorreceptor. A despeito de sua diversidade, todos os tipos de fotorreceptores têm os mesmos componentes funcionais. Consistem de duas partes, uma **óptica**, responsável pela condensação e transmissão da luz, e outra **sensorial**, a retínula, que transforma a luz em pulsos elétricos (Fig. 2.29b).

Todos os tipos de olhos têm origem ectodérmica. São recobertos por uma **córnea**, área de cutícula transparente e não pigmentada, que forma uma lente biconvexa, descartada a cada muda pelas ninfas de hemimetábolos. Na superfície do olho composto, as lentes corneanas ficam muito compactadas, formando um arranjo hexagonal (Fig. 2.29c). Em geral, a compactação deixa entre as lentes uma ponte estreita de cutícula não-esculpida, mas, em alguns insetos, cerdas em forma de pelos podem ocorrer nos espaços entre elas. Cada lente da córnea é produzida por duas **células corneagênicas**. No olho maduro, essas células têm seu tamanho reduzido e transformam-se nas **células pigmentadas primárias**. Abaixo da córnea, fica o **corpo** ou **cone cristalino**, que é formado por quatro células, as **células de Semper**. O cone cristalino funciona como uma lente adicional, a **subcórnea**.

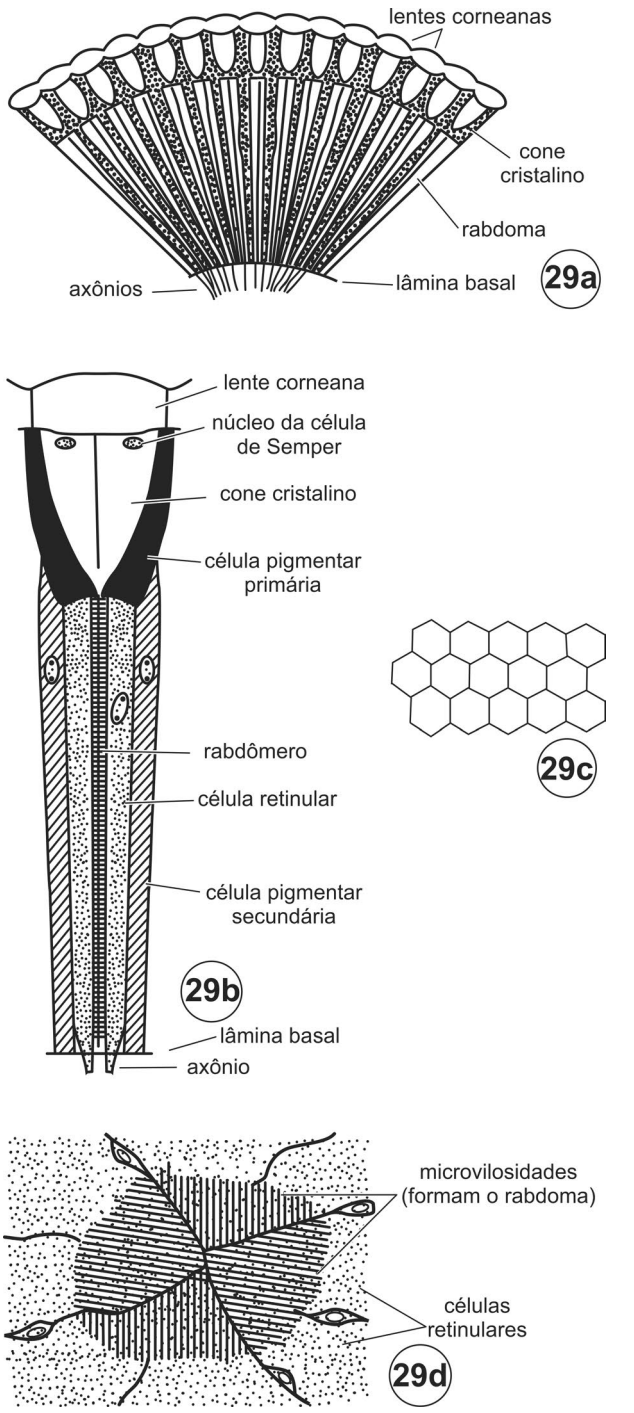


Figura 2.29. Diagrama de um corte longitudinal à região mediana de um olho de aposição, mostrando a disposição dos rabdomas que chegam aos cones cristalinos; **29b**, omatídio; **29c**, aparência da superfície do olho, em que as lentes corneanas adquirem a forma hexagonal devida à compactação entre elas; **29d**, corte transversal a um rabdoma fundido de abelha. Fonte: Chapman (1998).

Os elementos sensoriais formam a **retínula**, composta por sete a nove neurônios, dependendo da espécie. Esses neurônios são bastante alongados, dispõem-se em camada única e são conhecidos como **células retinulares**. Na parte basal do omatídio, cada célula retinular estreita-se e seu axônio atravessa a lâmina basal do olho, passando a fazer parte do **nervo óptico**. O bordo da célula retinular ao longo do eixo maior do omatídio tem longas microvilosidades densamente compactadas, e nelas se aloja o pigmento visual. O conjunto de microvilosidades de uma célula retinular forma um **rabdômero**. As microvilosidades de cada célula retinular ficam alinhadas com aquelas da célula oposta a ela no omatídio, mas ficam em ângulo com aquelas das células vizinhas (Fig. 2.29d). Entretanto, como, ao longo do omatídio, a disposição das células retinulares sofre um ligeiro deslocamento, a orientação das microvilosidades de um rabdômero em relação às demais muda nas diferentes profundidades do olho. O **rabdoma** é o resultado da compactação de todos os rabdômeros, formando um cilindro contínuo no eixo de cada omatídio (Fig. 2.29b).

Tipos de olhos compostos. A disposição dos elementos sensoriais em relação à córnea determina dois tipos morfológicos de olhos: **olhos de aposição** e **olhos de superposição**.

Olhos de aposição (Fig. 2.29a) recebem essa denominação porque as células retinulares são muito altas, chegando próximo à lente. Esse tipo de arranjo é característico de insetos diurnos. Nele, cada omatídio é separado dos demais por pigmento e funciona como unidade isolada, porque não é sensibilizado pela luz proveniente das unidades adjacentes. Assim, omatídios diferentes, mas muito próximos entre si podem receber raios luminosos de intensidades diferentes, dependendo da quantidade de luz refletida pelo objeto.

Olhos de superposição ocorrem nos insetos que voam no escuro e caracterizam-se pela presença de uma **zona clara** interposta entre a córnea e as células retinulares (Fig. 2.30). Como o pigmento é restrito às células retinulares, nesse tipo de olho a região pigmentada fica limitada às partes basais da retina. No olho de superposição, não ocorre absorção de luz, porque os raios luminosos que penetram obliquamente no omatídio podem passar para os omatídios vizinhos e estimulam as células retinulares de todos eles.

Além de contar com olhos de superposição, espécies principalmente de Lepidoptera, mas também de outras ordens que são ativas à noite ou nos crepúsculos matutino e vespertino, contam com um ***tapetum***, que é uma adaptação estrutural permanente à luz tênue. Essa estrutura consiste numa grande expansão dos troncos traqueais, que penetram a lâmina basal do olho. Esses ramos traqueais passam entre os omatídios e formam uma camada que reflete os raios luminosos para o interior do próprio olho, aumentando sua sensibilidade e fazendo com que os olhos

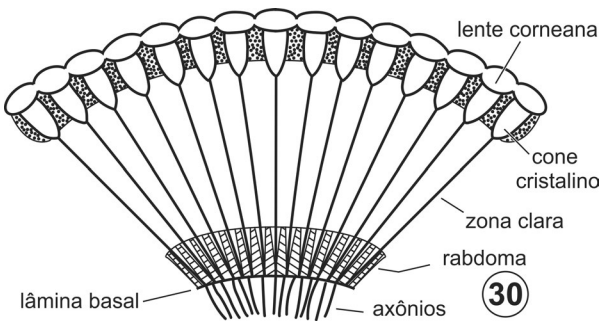


Figura 2.30. Diagrama de um corte longitudinal à região mediana de um olho de superposição, mostrando a zona clara que fica entre o conjunto dos rabdomas e o sistema de lentes. Fonte: Chapman (1998).

brilhem no escuro. As tenídeas das traqueias dessa região são largas e muito achatadas. Como tenídeas são fitas espiraladas ou helicoidais que deixam espaços entre si, a luz reflete-se nas suas margens, produzindo uma cor de interferência. Essa é a razão pela qual os olhos de diversos insetos, especialmente das mariposas, adquirem uma cor amarelada quando observados a meia luz.

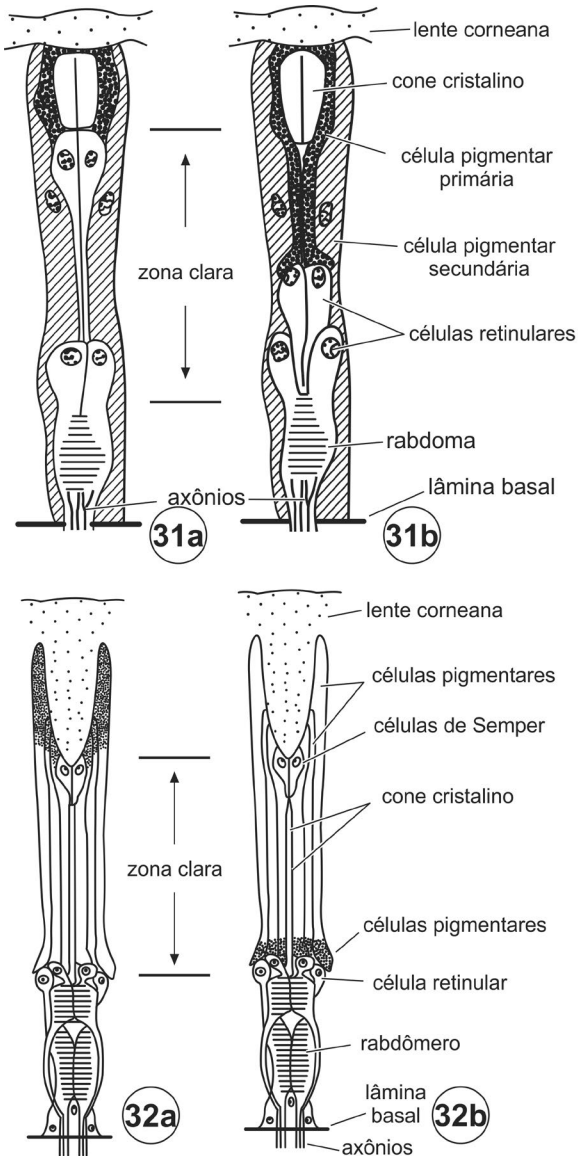
Os olhos também podem ser caracterizados quanto à forma do cristalino e à posição que ocupa com relação à lente. Segundo esse critério, os olhos são classificados em eucônicos, exocônicos e acônicos.

Nos **olhos eucônicos** (Fig. 2.31a, b), cada omatídio contém um cone cristalino verdadeiro, formado pelas células de Semper e isolado da lente na região apical. Esse tipo de olho é encontrado nos Odonata, Orthoptera, Archaeognatha, Zygentoma, Megaloptera, Ephemeroptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera e em alguns Hemiptera.

Os olhos do tipo **exocônico** (Fig. 2.32a, b) possuem uma expansão da cutícula, que forma um cone interposto nas células pigmentares e cuja face apical é contínua com a lente corneana. Nesse tipo, as células de Semper são bastante reduzidas, mas mantêm sua posição basal com relação à lente e formam o **trato cristalino**, que se estende até as células retinulares. Olhos desse tipo ocorrem em diversas famílias de Coleoptera. Em Dermaptera, Hemiptera, alguns Diptera e Coleoptera, os omatídios não têm cone cristalino e o olho é do tipo **acônico**.

Formação de imagem. O olho do inseto não possui um mecanismo de focalização; a formação da imagem depende das propriedades ópticas das lentes da córnea e do cone cristalino. No olho de aposição, cada omatídio funciona como uma unidade independente. A luz que chega ao rabdoma de cada omatídio tem uma intensidade que varia de um omatídio a outro, dependendo da luz refletida pelos objetos no campo de visão. Coletivamente, os rabdomas recebem um mosaico de pontos de luz de intensidades diferentes, que formam a imagem. No olho de superposição, a quantidade de luz disponível em cada ponto do objeto penetra diversos omatídios. No caso da mosca doméstica, são sete os omatídios envolvidos, de modo que o sinal é mais forte do que aquele que penetra cada uma das lentes corneanas. Em consequência, as moscas têm maior sensibilidade visual em iluminação de baixa intensidade do que insetos com rabdomas fundidos.

Adaptação ao claro e ao escuro. A adaptação à luz de intensidades diferentes é realizada por modificações na extensão, distribuição e espessura da área pigmentada, que regula a quantidade de luz que chega ao rabdoma. Movimentos de pigmentos são mais evidentes nos olhos de superposição. No olho exocônico, adaptação ao escuro consiste na concentração do pigmento na porção distal das células pigmentares (Fig. 2.32). Com isso, a luz que penetra pelas lentes atravessa diversos omatídios pela zona clara, atingindo seus rabdomas. Quando a intensidade da luz aumenta, o pigmento desce para a base das células pigmentares, de modo que a única luz que chega ao rabdoma é aquela que percorre o trato cristalino. O olho, nessa condição, funciona como aquele de aposição, porque os omatídios funcionam como unidades individualizadas.



Figuras 2.31–32. Cortes longitudinais de omatídios. **31**, olho eucônico com as células da zona clara envoltas por células pigmentares; **31a**, na condição de escuro o pigmento fica restrito à parte superior das células; **31b**, na condição de claro o pigmento distribui-se ao longo das células; **32**, olho exocônico onde não há um cone cristalino, mas as células de Semper formam um trato cristalino que percorre todo o comprimento da zona clara; **32a**, No processo de adaptação ao escuro o pigmento fica concentrado na porção distal das células pigmentares; **32b**, no processo de adaptação ao claro o pigmento fica concentrado na base das células pigmentares, protegendo diretamente as células retinulares. Fonte: Chapman (1998).

Nos olhos de superposição do tipo eucônico, em que as células retinulares formam uma coluna larga embaixo das lentes corneanas, o processo de adaptação do olho a variações de intensidade luminosa implica grandes mudanças de forma das células retinulares (Fig. 2.31). Aqui a adaptação ao escuro consiste no alongamento dessas células, que comprimem a base do cone cristalino, e no encurtamento das células pigmentares, que ficam ao redor dele. Dessa forma, o pigmento fica restrito às porções mais externas do olho. No claro, as células retinulares encurtam-se e ficam próximas ao rabdoma, na base do omatídio.

As células pigmentares alongam-se e revestem completamente as lentes.

Os olhos de aposição mostram movimentos de pigmentos bastante semelhantes aos dos olhos de superposição. No claro, as células pigmentares distendem-se bastante e, simultaneamente, comprimem o cone cristalino, que fica rodeado pelo pigmento. A luz pode passar somente pela abertura apertada para atingir o rabdoma.

Visão de cores. A possibilidade de perceber cores depende da presença de fotopigmentos nas células retinulares. O pigmento deve ter sensibilidade máxima à luz de um determinado comprimento de onda e fotopigmentos diferentes ficam alojados em células retinulares distintas. Todos os insetos percebem bem a cor verde devido à presença de um pigmento que tem o máximo de absorção na faixa de 490–540 nm do espectro. A escala de absorção desse pigmento pode estender-se para a região do ultravioleta (abaixo de 400 nm) e, no outro extremo, chegar até o laranja (600 nm). Muitos insetos têm dois pigmentos adicionais: um com absorção máxima na zona do azul e outro com sensibilidade máxima a ultravioleta. Para a grande maioria dos insetos, vermelha é invisível. São exceções os Odonata, alguns Lepidoptera e poucos Hymenoptera, que possuem um pigmento adicional, responsável pela absorção de comprimentos de onda longa, de 600 nm ou mais.

Em resumo, pode-se dizer que os insetos distinguem variações de intensidade luminosa, cor, forma e distância, mas é necessário enfatizar que os olhos compostos têm sua maior eficiência quando detectam objetos em movimento.

Ocelos. Os ocelos ocorrem em insetos adultos e nas ninfas dos hemimetábolos. São em número de três, dispostos num triângulo invertido no ápice da cápsula cefálica. Há evidências que o ocelo mediano seja resultado da fusão bilateral de dois ocelos frontais, que seria a condição primitiva. A principal evidência nesse sentido é a presença de inervação dupla apenas nesse ocelo. O ocelo mediano é frequentemente suprimido e muito raramente ocorre sozinho. Ocelos estão geralmente ausentes nos insetos ápteros.

Há grandes variações na forma dos ocelos nos diferentes insetos. Certas estruturas, porém, são comuns a todos eles (Fig. 2.33). A exemplo do que acontece no olho composto, a cutícula nas regiões ocelares fica arqueada ou elevada. Ela forma o revestimento externo e é transparente, constituindo uma estrutura aproximadamente esférica, a **lente**. Em algumas espécies de Orthoptera, Diptera e Ephemeroptera, a córnea, ainda que convexa, não é espessada e, abaixo dela, o espaço é ocupado por células transparentes.

Abaixo da lente, dispõem-se as células retinulares, bastante compactadas e sem um arranjo regular. O número de células pode chegar a mil, como em alguns Orthoptera, e cada uma delas possui um rabdômero com a mesma estrutura daquela do olho composto. As células retinulares associam-se em grupos com um número variável de unidades (de duas até 10), de acordo com a espécie. Cada grupo constitui-se de uma **retínula** e o conjunto de seus rabdômeros forma um rabdoma por grupo.

As células pigmentares podem ficar entre as retínulas ou, então, o pigmento pode estar alojado na própria célula retinular. Nos ocelos muito pigmentados, o pigmento fica nas margens da lente ou pode envolver completamente o ocelo. Alguns insetos,

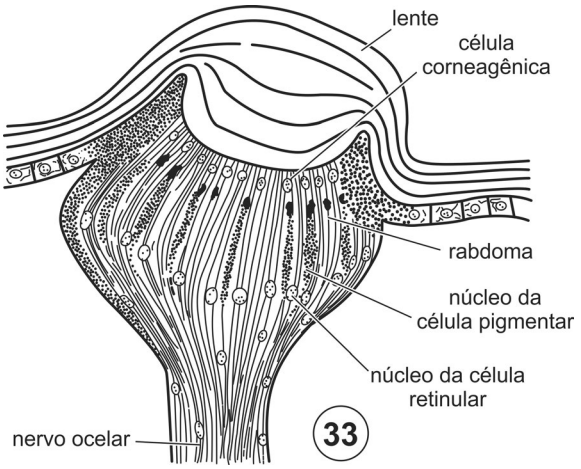


Figura 2.33. Corte longitudinal mediano de um ocelo de cercopídeo (Hemiptera, Auchenorrhyncha). Fonte: Imms (1964)

como a barata, não têm pigmentos nos ocelos. Em certos ocelos, aparece um ***tapetum***, localizado na região posterior das células retinulares e formado por sais de urato.

Cada célula retinular, sendo um neurônio sensorial, continua-se num axônio, que atravessa a lâmina basal e vai fazer parte do **nervo ocelar**, localizado na base do ocelo.

Apesar de bastante pesquisados, a função dos ocelos ainda não está completamente esclarecida. Sabe-se que a luz provoca uma reação da célula retinular, causando uma despolarização de sua membrana. O sinal gerado é amplificado e transmitido ao cérebro por interneurônios gigantes. Assim, o inseto tem informação sobre contrastes de iluminação. A imagem produzida, entretanto, tem resolução muito baixa, porque ela é percebida por um número muito pequeno de neurônios basais. De uma forma geral, pode-se dizer que eles percebem mudanças na intensidade de luz e essa informação é rapidamente transmitida ao cérebro, dada a presença dos interneurônios gigantes.

Estemas. São os olhos laterais das larvas dos holometábolos (Fig. 2.34a). Apesar de já terem sido considerados do mesmo tipo estrutural dos ocelos por causa de algumas semelhanças morfológicas, sua fisiologia é completamente diferente. Assim, chamá-los de "ocelos laterais", como acontece em algumas publicações clássicas, é inapropriado.

O número de estemas varia de um a sete pares, dependendo do grupo, sendo que esse número nem sempre é constante na mesma espécie. Os estemas estão ausentes nas larvas de Siphonaptera e de Hymenoptera, exceto em alguns ramos basais desses grupos. Nas larvas de Diptera Cyclorrhapha, os receptores ficam localizados nas depressões ópticas de escleritos do esqueleto céfalo faríngeo, sendo, portanto, internos.

A presença de um ou de vários rabdomas divide os estemas em duas categorias. Mecoptera, Neuroptera, Lepidoptera e Trichoptera têm estemas com um rabdoma. No caso dos Diptera, diversos rabdomas fundem-se e formam um rabdoma ramificado, uma condição obviamente derivada.

Cada unidade, o **estema**, possui uma lente de natureza cuticular (lente corneana) que recobre o cristalino (Fig. 2.34b). No caso dos Lepidoptera, sete células retinulares correspondem a cada estema, sendo que três delas formam o rabdoma distal

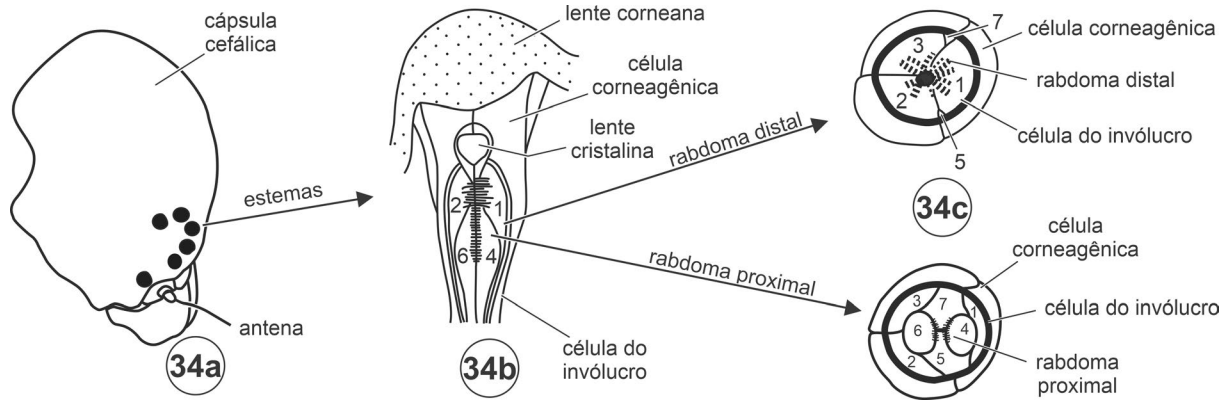


Figura 2.34. Estema com um rabdoma na cabeça de uma larva de lepidóptero. **34a**, distribuição dos estemas na cabeça; **34b**, diagrama de um corte longitudinal de um estema; **34c**, diagramas de cortes transversais a um estema no nível do rabdoma distal (figura superior) e no nível do rabdoma proximal (figura inferior). Fonte: Chapman (1998).

e quatro outras, o rabdoma proximal (Fig. 2.34c). A situação é bastante diferente nas larvas de Coleoptera e de Hymenoptera, em que cada estema possui grande número (cerca de 5 mil) de células retinulares e cada uma delas forma um rabdômero em toda sua superfície (Fig. 2.35a), de tal forma que os rabdomas resultam numa estrutura reticulada (Figs 2.35b, c).

Nos estemas, o pigmento visual encontra-se tanto nas células retinulares distais, como nas proximais. Eles permitem a percepção de cores, principalmente na faixa do verde, cujo pigmento fica nas células distais. As células proximais contêm pigmento azul ou outro, sensível ao ultravioleta. Larvas de Lepidoptera, além de enxergar cores, respondem ao plano de polarização da luz incidente.

Fotossensibilidade dérmica. Diversos insetos, especialmente larvas, respondem a estímulos luminosos mesmo quando seus olhos são lesados ou recobertos por material opaco. Isto acontece porque as células da epiderme são fotossensíveis, algo observado em cultura de tecidos tegumentares. Estas células constituem fotorreceptores extrarretinianos.

Os receptores extrarretinianos são recobertos por cutícula transparente. Cada um deles consiste em um neurônio, que irá integrar um nervo do sistema nervoso central. Algumas regiões da parede celular têm grande número de microvilosidades, densamente compactadas e sem ordenação preferencial.

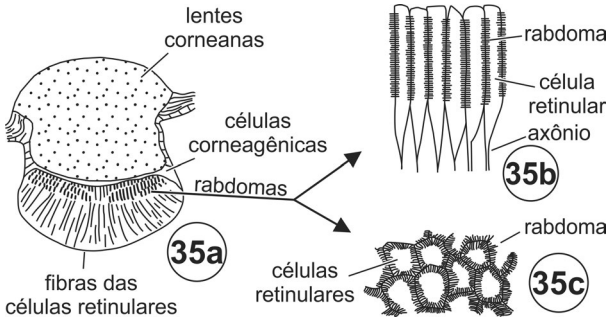


Figura 2.35. Estema da larva de besouro com múltiplos rabdomas. **35a**, diagrama de um corte longitudinal; **35b**, diagrama de corte longitudinal de células retinulares, mostrando os diversos rabdomas; **35c**, diagrama de corte transversal às células retinulares, em que fica evidenciada a rede contínua formada pelos rabdômeros. Fonte: Chapman (1998).

Pouco se sabe acerca da função desses fotorreceptores. Entretanto, em algumas famílias de Lepidoptera, em que eles ocorrem na genitália de ambos os sexos, supõe-se que estejam relacionados ao monitoramento da posição da genitália do parceiro durante a cópula.

6. Hormônios e glândulas endócrinas

6.1. Hormônios. Estão relacionados com a regulação de diversas funções no interior do corpo do indivíduo. Os hormônios circulam na hemolinfa e regulam processos fisiológicos, processos ligados ao desenvolvimento e a expressões comportamentais. Eles complementam a atividade do sistema nervoso, cuja ação é mais imediata e de duração mais curta que aquela do sistema endócrino.

Os insetos têm grande diversidade de hormônios, de naturezas químicas diferentes. Os hormônios ligados à muda são ecdisteroides, sendo a **ecdisona** um pró-hormônio, que é convertido à forma ativa, **20–hidroxi-ecdisona**. Outras formas de ecdisteroides, como a **dehidro-ecdisona** e a **makisterona**, ocorrem em diferentes ordens, mas o processo de ativação é semelhante em todas as formas e acontece no corpo gorduroso ou no integumento.

É importante salientar que os ecdisteroides têm importância central no desenvolvimento pós-embrionário e em processos ligados à vitelogênese e à ovogênese na grande maioria dos insetos. No entanto, insetos não sintetizam esteroides e, assim sendo, eles têm nos esterois elementos essenciais de sua dieta. O colesterol, ou compostos muito próximos a ele, é a forma ingerida pelos insetos.

O hormônio juvenil é um sesquiterpeno. São conhecidas diversas formas desse hormônio, bastante semelhantes entre si. O hormônio juvenil ocorre nas formas imaturas, sendo o pré-hormônio convertido à forma ativa nos discos imaginais e nas glândulas sexuais.

Os demais hormônios dos insetos são peptídeos derivados de precursores proteicos. O número de aminoácidos constituintes varia de 8 a mais de 50, dependendo do hormônio, sendo que o **bursicon** é, na verdade, uma proteína com 30 kDa. Entre os principais hormônios peptídicos, podem ser citados o hormônio protoracicotrópico, o hormônio de eclosão, a alatostatina, a alatotropina, o hormônio adipocinético e o neuropeptídeo ativador da síntese de feromônio.

6.2. Glândulas endócrinas. O sistema endócrino dos insetos é composto por glândulas anatomicamente bem definidas e por células neurossecretoras, dispersas entre os neurônios do sistema nervoso.

Glândulas protorácicas. São um par de estruturas de origem ectodérmica que se localizam no tórax de muitos insetos. Sua disposição é, em geral, difusa. O número e tamanho das células que as compõem variam muito, mesmo em espécies da mesma ordem. Nos Lepidoptera, por exemplo, o número de células é cerca de 30 em *Diatraea* Guilding e de mais de 250 em *Hyalophora* Duncan. Depois de a glândula constituída, suas células não mais se dividem, mas passam por um processo de endomitose e tornam-se poliploides, aumentando muito em tamanho durante a vida larval. O crescimento das glândulas protorácicas é cíclico, associado aos pulsos de atividade secretora, sendo mais intenso nas fases entre mudas.

Nos estágios imaturos de todos os insetos, os hormônios da muda são produzidos nas glândulas protorácicas. Em fêmeas adultas, os mesmos hormônios são sintetizados pelas células foliculares do ovário e, possivelmente, também pelos enócitos.

Em Protura, Diplura, Collembola, Archaeognatha, Zygentoma e gafanhotos solitários, as glândulas protorácicas permanecem ativas até o final da vida do indivíduo; nos demais insetos, elas degeneram no adulto. A manutenção das glândulas ao longo de todo o desenvolvimento é consequência da presença de hormônio juvenil na hemolinfa. Em contrapartida, o desaparecimento das glândulas no adulto deve-se à falta do hormônio.

Corpora cardiaca. São um par de órgãos frequentemente associados à aorta e situados atrás do cérebro em todos os Pterygota, Archaeognatha, Zygentoma e Diplura (Japygidae). Em Lepidoptera, Coleoptera e alguns Diptera, eles estão destacados da aorta. Cada *corpus cardiacum* está conectado ao protocérebro por um par de nervos e ao gânglio hipocerebral, por um nervo. Histologicamente, contém células secretoras com longas ramificações citoplasmáticas que provavelmente facilitam a liberação de secreção na hemolinfa.

Intensa atividade de síntese ocorre nos *corpora cardiaca*, que produzem um hormônio adipocinético e outros compostos que atuam no corpo gorduroso. Além destes, os *corpora cardiaca* armazenam e liberam hormônios provenientes das células neurossecretoras do cérebro.

Corpora allata. Estão intimamente associados aos *corpora cardiaca* e são corpos glandulares usualmente dispostos um de cada lado do esôfago (Fig. 2.18b), embora possam fundir-se para formar um órgão mediano, como ocorre nos Diptera superiores. Cada *corpus allatum* está ligado ao *corpus cardiacum* situado no mesmo lado do corpo através de um nervo, que carrega fibras de células neurossecretoras do cérebro. Além dessa, há outra ligação, feita por um nervo bastante fino, ao gânglio subesofágico.

Na maior parte dos insetos, os *corpora allata* são órgãos compostos por células glandulares secretoras que deixam lacunas entre si. Nos hemimetábolos, as células glandulares são pequenas e muito numerosas. Já nos holometábolos, a situação inverte-se, sendo que, em *Drosophila* e em alguns Coleoptera, o número de células é de apenas 20. As células mostram atividade secretora periódica.

Os *corpora allata* produzem o hormônio juvenil, que inibe o surgimento de caracteres imaginais durante o desenvolvimento pós-embrionário. Seu efeito opõe-se àquele dos ecdisteroides e é, portanto, um regulador da metamorfose. Durante o último ínstar larval ou ninfal, os *corpora allata* tornam-se inativos, o que faz mudar o equilíbrio hormonal e a metamorfose é induzida. Em algumas espécies, o hormônio juvenil é necessário para a síntese do vitelo e para sua deposição nos ovos.

Glândula em Anel ou *Anel de Weismann*. Nos Diptera Cyclorrhapha, ocorre uma fusão dos *corpora allata*, *corpora cardiaca* e glândulas protorácicas, que formam um anel ao redor da aorta. Histologicamente é possível identificar os diferentes tecidos dos três componentes. Grandes ramos traqueais sustentam o anel em sua posição e a glândula conecta-se com o cérebro através de um par de nervos.

Outras Estruturas Endócrinas. Além das glândulas, todas as ordens de insetos têm células na região média do canal alimentar, aparentemente com função secretora. Evidências ultrastruturais e propriedades imunocitoquímicas indicam atividade endócrina. Essas células glandulares ficam isoladas e espalhadas entre as células mesentéricas. Sua secreção é de natureza peptídica, mas seu mecanismo de ação e suas estruturas-alvo são ainda desconhecidas. Imagina-se que os peptídeos tenham atividade hormonal ligada à digestão e absorção de nutrientes, talvez participando da síntese de enzimas digestivas.

7. Glândulas exócrinas e feromônios

7.1. Glândulas exócrinas. São compostas por uma ou muitas células. Essas glândulas produzem substâncias que podem ser secretadas no interior do corpo do próprio inseto, ou então, enviadas para o meio externo. O duto, característico das glândulas exócrinas, pode ter tamanho, forma e graus diferentes de definição, dependendo da função da glândula e da espécie a que o inseto pertence.

A maior parte das glândulas exócrinas tem origem ectodérmica e podem ter uma camada cuticular fina, revestindo a *intima* do duto e do reservatório (Fig. 2.36c), onde a secreção fica temporariamente armazenada.

As células secretoras que compõem a glândula formam um epitélio e elas podem ter estrutura bastante complexa (Fig. 2.36a). O núcleo é grande e, nas glândulas salivares de alguns dípteros, os cromossomos são politênicos. O revestimento da glândula compreende uma *tunica propria* e tecido conjuntivo. As glândulas exócrinas podem secretar diversos tipos de substâncias e estão envolvidas com funções muito distintas.

As glândulas associadas às peças bucais são pares, mas nem todas as peças bucais têm glândulas. Também o grau desenvolvimento, estrutura e função variam bastante nas diferentes ordens. Assim, **glândulas mandibulares** ocorrem nos Protura, Diplura, Collembola, Archaeognatha, Zygentoma, Isoptera, Orthoptera, Coleoptera, Trichoptera, larvas de Lepidoptera e Hymenoptera. Sua função é secretar saliva em alguns grupos, sendo que em outros podem ter função especializada, como nos Lepidoptera, em que são responsáveis pela produção de seda. As **glândulas maxilares** têm tamanho bastante reduzido, se comparadas às mandibulares e aparecem nos Protura, Collembola, Heteroptera, nas larvas dos Neuroptera e Trichoptera, e nos Hymenoptera. Em

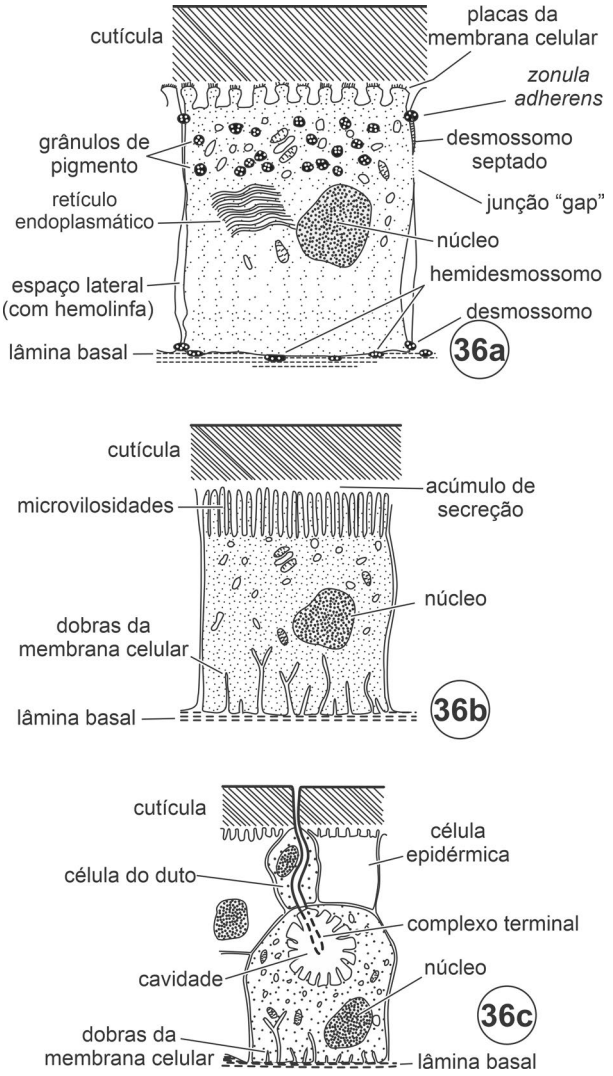


Figura 2.36. Célula epidérmica. **36a**, diagrama da ultrastrutura de uma célula glandular epidérmica; **36b**, glândula sem duto (classe 1); **36c**, glândula com duto, que se abre na superfície do corpo (classe 3). Fonte: Chapman (1998).

contraposição, as **glândulas labiais** são as mais desenvolvidas na maioria das ordens. Sua distribuição é bilateral e os dutos das duas glândulas unem-se em duto único, que se abre numa bolsa na porção ventral-mediana da cápsula cefálica. Com exceção dos Coleoptera, estão presentes em todas as ordens principais dos insetos e sua função é, em geral, secretar saliva. Nos Lepidoptera e Trichoptera, também são responsáveis pela produção de seda.

Além das glândulas associadas às peças bucais, ocorrem outros tipos de glândulas exócrinas, que assumem funções especiais em algumas ordens. Algumas dessas glândulas são:

Glândulas de cera. Ocorrem nos Hemiptera Coccoidea e podem ser uni ou multicelulares. A cera pode ser secretada na forma pulverizada ou filamentosa. As células secretoras contêm um reservatório central, a câmara da cera, onde a secreção é acumulada.

Glândulas de laca. A laca, na forma da própria resina, é secretada por alguns Coccoidea (Hemiptera, Sternorrhyncha). Fêmeas de espécies de *Metatachardia* Chamberlin, *Kerria lacca* (Kerr), *Tachardiella* Cockerell, *Austrotachardia* Chamberlin, *Afrotachardina* Chamberlin e *Carteria* Signoret (= *Tachardia* Blanchard) produzem laca em grande quantidade e a secreção serve como cobertura protetora do integumento. As diferentes espécies ocorrem preferencialmente em árvores que exsudam gomas e resinas, sendo que a espécie da planta hospedeira influencia a cor e o volume de laca produzida. Além da resina, a laca é constituída por pigmentos, cera e proteínas.

Glândulas de carmim. De estrutura bastante semelhante àquela da glândula de laca, são as glândulas produtoras do pigmento carmim. Essas glândulas estão presentes em várias espécies de Hemiptera: Sternorrhyncha: *Dactylopius coccus* Costa, *Porphyrophora polonica* (L.), *Porphyrophora hamelii* Brandt, *Kermes vermilio* (Planchon) e outras. Grande parte destas espécies vive sobre cactos neotropicais. A substância secretada é o ácido carmínico, cuja função é impedir que outros parasitas se instalem na planta.

Glândulas de seda. Nas larvas de alguns Carabidae (Coleoptera) e dos Neuroptera, a seda é produzida como secreção dos tubos de Malpighi. Nos Embioptera e nos machos de diversas espécies de *Hilara* Meigen (Diptera, Empididae), ela é secretada por glândulas dérmicas localizadas nos tarsos das pernas anteriores. São as glândulas labiais de Lepidoptera e de Trichoptera, porém, os centros produtores de seda mais bem conhecidos. As glândulas do bicho-da-seda sofrem hipertrofia no último ínstar larval por conta de 18 a 20 divisões endomitóticas, o que colabora para intensificar a síntese protéica. As células distais da glândula produzem a proteína principal da seda, a **fibroína**. A região média da glândula secreta a **sericina**, proteína responsável pela agregação dos filamentos de seda entre si. As fibras de seda são moldadas quando passam pela fenda formada pela fusão da hipofaringe e do lábio ao redor do salivário.

Glândulas de veneno. São tipos especiais de glândulas exócrinas, especialmente bem desenvolvidas nos Hymenoptera. Nessa ordem, elas se diferenciam e assumem diferentes funções, algumas produzindo feromônios ou compostos de defesa. Em algumas espécies, estão envolvidas com parte dos processos digestivos e com a alimentação da cria.

Em larvas de diversas famílias de Lepidoptera, existem na epiderme glândulas de veneno associadas com cerdas e espinhos integumentares. O veneno é liberado quando essas estruturas cuticulares se quebram. Em humanos, esse veneno causa reações alérgicas, às vezes de graves consequências, provocadas pelo contato com lagartas.

Glândulas de feromônios. Feromônio é uma secreção que, percebida por um indivíduo da mesma espécie, provoca nele uma resposta específica, fisiológica ou comportamental. Devido a essa característica, os feromônios são considerados substâncias de sinalização entre indivíduos e são importantes mediadores e reguladores do comportamento de espécies sociais e sub-sociais. Sua ocorrência, entretanto, não se restringe aos insetos sociais. Acredita-se que feromônios sejam responsáveis pela comunicação em, pelo menos, uma espécie em cada uma das ordens de insetos.

7.2. Feromônios. Podem ser percebidos como odor ou como gosto. São produzidos por células glandulares epidérmicas, espalhadas pelo integumento ou, então, associadas em áreas anatomicamente bem definidas. Essas células possuem uma

cavidade terminal, onde a secreção fica acumulada (Fig. 2.36b). O conteúdo da cavidade é liberado na superfície da cutícula, via um duto bastante delgado.

Nas glândulas pluricelulares, a situação modifica-se. As células dessas glândulas não possuem dutos; seu bordo apical tem microvilosidades que chegam à cutícula, mas ficam separadas dela por um espaço, onde provavelmente a secreção se acumula. As glândulas de feromônio ficam alojadas entre os segmentos abdominais e recobertas por uma dobra da cutícula, semelhante a uma membrana intersegmentar. Nesse caso, não há reservatório e o feromônio é liberado imediatamente após a síntese.

Em outro tipo de glândulas pluricelulares, a abertura fica numa invaginação epidérmica, a qual serve de reservatório para o feromônio. Esse é o caso dos feromônios de marcação de território que, em geral, são produzidos em grandes quantidades. Um exemplo são os feromônios de trilha de Formicidae.

As glândulas podem estar associadas a estruturas que favorecem a dispersão do feromônio. É o caso das glândulas de Stobbe, encontradas nos machos de Lepidoptera (Fig. 2.37), que produzem um feromônio de atração da fêmea.

Nos afídeos, um feromônio de ataque é produzido por glândulas associadas aos **sifúnculos** ou **cornículos**, situados nos tergitos abdominais. Ocorre também, nas fêmeas, um feromônio sexual que é produzido e liberado por glândulas localizadas nas tíbias posteriores.

Cabe salientar que algumas ordens possuem glândulas produtoras de feromônios cuja origem não está necessariamente relacionada com tecidos da parede do corpo. Os casos descritos ainda são poucos: (1) em besouros, o feromônio de agregação é produzido por células de origem endodérmica localizadas na região posterior do canal alimentar; (2) em baratas, feromônios de atração sexual são sintetizados pela glândula atrial, no átrio genital; (3) o feromônio de marcação do local de oviposição de *Rhagoletis* Loew (Diptera) é produzido e liberado na região terminal do canal alimentar.

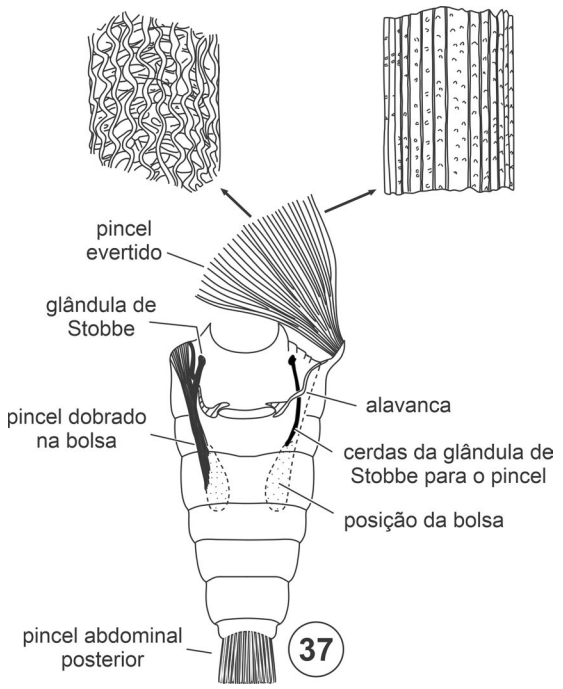


Figura 2.37. Pincéis de feromônio de mariposa macho (*Phlogophora*). O feromônio secretado pela glândula de Stobbe é transferido para o pincel que fica do mesmo lado do corpo, através de cerdas tubulares, com detalhes de uma cerda do pincel: no alto, a textura em rede da região distal da cerda, que permite rápida evaporação do feromônio; embaixo, parede sólida da região da base da cerda. Fonte: Chapman (1998).

8. Canal alimentar. É um tubo com ramificações, contínuo da boca ao ânus. Sua extensão varia bastante, podendo ter o mesmo comprimento do corpo ou ser muito mais longo e, neste caso, fica arranjado em diversas dobras. As formas menores e mais simples de canal alimentar são encontradas nas larvas de holometábolos, nos Apterygota e nos adultos de Dermaptera e de alguns Orthoptera. O canal alimentar mais longo ocorre nos insetos que se alimentam de substâncias líquidas, como as ninfas de pulgões e larvas de moscas. Nesses casos, ele pode ser várias vezes mais longo que o corpo do indivíduo.

Morfologicamente é dividido em três zonas (Fig. 2.38), de acordo com sua origem embrionária: **região anterior**, de origem ectodérmica, corresponde ao **estomodeo** da larva; **região média**, de origem endodérmica, corresponde ao **mesêntero** da larva; e **região posterior**, também de origem ectodérmica e correspondente ao **proctodeo** da larva. Apesar de ocorrerem variações, no inseto adulto, a região anterior percorre toda a extensão da cabeça e do tórax, sendo que as outras duas, limitam-se ao abdômen.

Em toda sua extensão, o canal alimentar é constituído por um epitélio simples. De acordo com sua origem embrionária, as regiões anterior e posterior são revestidas internamente por uma ***intima*** **cuticular**, contínua com a cutícula que recobre o corpo. A região média é revestida por uma estrutura laminar, denominada **membrana peritrófica**.

8.1. Região anterior. O epitélio dessa região é bastante simples com células indiferenciadas, o que se explica por não haver, nessa parte do canal alimentar, secreção ou absorção de nutrientes. O revestimento cuticular interno tem diversas texturas e esculturas ao longo do tubo. As variações da *intima*, aliadas a expansões e constrições da luz do tubo, delimitam zonas na região anterior, que compreende: **faringe**, **esôfago**, **papo** e **proventrículo**.

A faringe fica no interior da cabeça e é a continuação da cavidade oral. Sua função está ligada à ingestão do alimento e à propulsão do bolo alimentar para trás. Essas funções são desem-

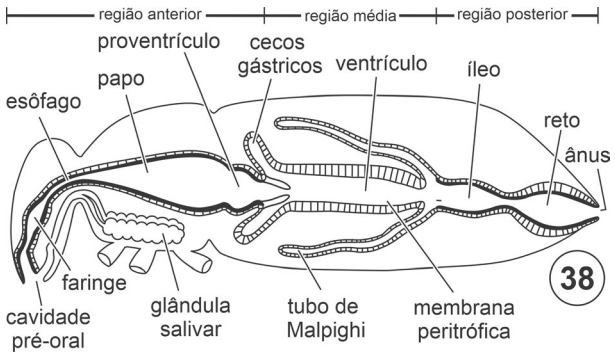


Figura 2.38. Morfologia do canal alimentar de um inseto adulto. A origem ectodérmica das regiões anterior e posterior é evidenciada pela presença da *intima* quitinosa (linha negra contínua) que reveste a luz dessas regiões. Fonte: Gullan & Cranston (2005).

penhadas graças à presença de músculos que se ligam à parede da faringe e se prendem na região dorsal da cápsula cefálica.

O esôfago é outra forma tubular simples (Fig. 2.39), sem características morfológicas especiais. Tem diâmetro menor que aquele da faringe e serve de ligação entre ela e o papo. Nos adultos dos insetos holometábolos, o esôfago é bastante longo e atravessa todo o tórax, passando entre os feixes da musculatura do voo. A *intima* cuticular tem arquitetura e estruturas especiais que impedem a regurgitação do alimento ingerido. Um exemplo é o esôfago de gafanhotos, que tem espinhos arranjados lado a lado e voltados para trás. Externamente é envolto por uma **bainha muscular**, constituída por feixes musculares longitudinais, apoiados diretamente no epitélio esofageano, e por musculatura circular, que é a camada mais externa.

O papo (Fig. 2.39) é uma expansão das paredes do esôfago e serve como órgão de armazenamento. Sua localização e morfologia podem variar muito entre os insetos e mesmo entre a larva e o adulto de uma mesma espécie, como acontece nos Lepidoptera. Nos Isoptera e nas larvas de alguns Coleoptera, o órgão de armazenamento encontra-se na região posterior do canal alimentar e, em *Rhodnius* Stål, ele está na região média. Essa variação indica a importância da existência de bolsas ao longo do canal alimentar, onde o alimento pode ser estocado. O estado de digestão do alimento estocado vai depender da região do canal onde se localiza a bolsa.

A eficiência do papo como órgão de armazenamento depende da possibilidade de suas paredes expandirem-se ou desdobrarem-se, como acontece na barata, e da impermeabilidade do revestimento cuticular a soluções aquosas.

O **proventrículo** (Fig. 2.39) é a parte estruturalmente mais diferenciada da região anterior do canal alimentar. Sua forma mais simples ocorre principalmente em larvas com um estreitamento do estomodeo. Este tubo de diâmetro reduzido invagina-se na porção anterior da região média, formando a **válvula do estomodeo** ou **cardia** (Fig. 2.39). A presença dessa válvula, aliada a uma forte musculatura circular localizada na constrição proventricular, impede o refluxo do bolo alimentar sólido e, ao mesmo tempo, permite o movimento de líquidos em ambas as direções. Em formigas, sua estrutura especial possibilita a separação do alimento parcialmente digerido, que fica alojado na região média, daquele que será usado na trofalaxis, armazenado no papo. Em abelhas, o proventrículo garante a retenção do néctar no papo enquanto o pólen passa para a região média.

O proventrículo de muitos ortopteroides e de alguns Coleoptera constitui-se em um aparelho triturador formado principalmente por cristas ou por dentes cuticulares endurecidos, que quebram o alimento. Na barata, atrás dos dentes, encontram-se seis coxins de cutícula não esclerosada. Os coxins prolongam-se, na forma de dobras, até a válvula do estomodeo.

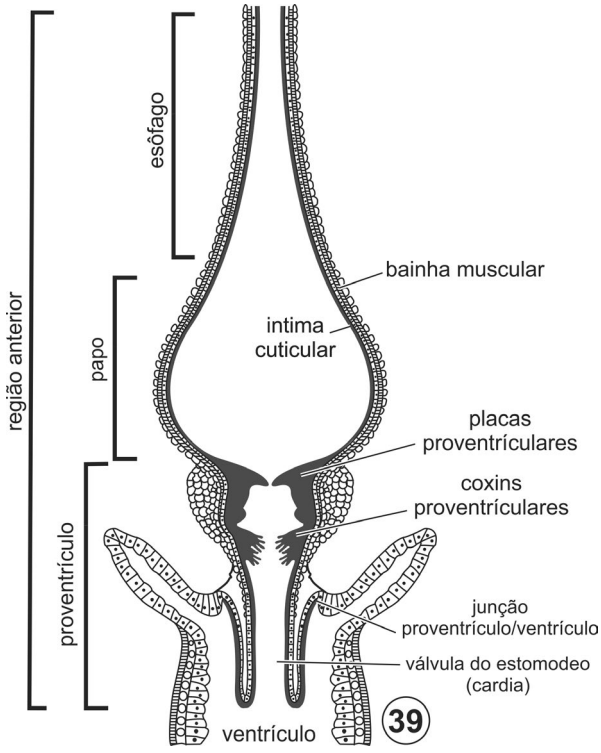


Figura 2.39. Corte longitudinal à transição da região anterior para o ventrículo do canal alimentar de uma barata. Fonte: Snodgrass (1935).

8.2. Região média. A região média do canal alimentar (Figs 2.38, 39) é o estômago dos insetos adultos, também denominado **ventrículo**. A transição do proventrículo para o ventrículo é marcada pela dobra externa da válvula do estomodeo.

As células do epitélio da região média são mais altas que aquelas do epitélio da região anterior e sua forma varia de cuboidal a colunar (Fig. 2.40). O epitélio ventricular não é revestido por uma *intima* cuticular, tal como acontecia no estomodeo. Também diferente é o arranjo das camadas na bainha muscular externa que é invertido em relação àquele da região anterior, ou seja, a musculatura circular é interna e menos desenvolvida que a musculatura longitudinal externa.

Ultrastruturalmente, as células ventriculares exibem características de células ativamente envolvidas em transporte e secreção. O lado basal das células fica voltado para a hemolinfa, da qual é separado pela lâmina basal. A membrana basal da célula é muito invaginada e as invaginações deixam amplas áreas abertas e muitas mitocôndrias são encontradas nessa região basal, indicando transporte ativo. Longas microvilosidades estão presentes no ápice das células e ficam voltadas para a luz do ventrículo. As microvilosidades aumentam consideravelmente a superfície da membrana celular, através da qual a absorção ocorre.

No citoplasma das células epiteliais, a presença de grande número de corpos de Golgi e de retículo endoplasmático rugoso, bastante desenvolvido, indica atividade de síntese protéica. De

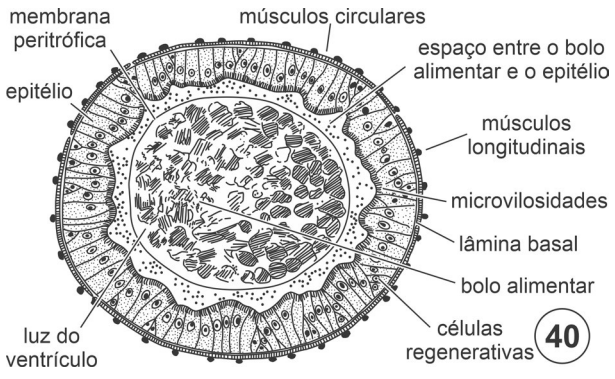


Figura 2.40. Diagrama de um corte transversal ao ventrículo preenchido por alimento. Fonte: Snodgrass (1935).

fato, é nessa região que há uma intensa produção e secreção de enzimas digestivas.

A vida média das células principais do ventrículo é bastante curta, sendo as células continuamente substituídas a partir de células regenerativas alojadas na base do epitélio. Essas células agrupam-se, mas em alguns Coleoptera se encontram na extremidade de **criptas**, que formam papilas na superfície basal do canal alimentar.

No primeiro terço do ventrículo, encontram-se, em diversos grupos de insetos, ramificações denominadas **cecos** (Fig. 2.38). Há dois cecos em grilos e em algumas larvas de Diptera, seis em gafanhotos, oito em baratas e larvas de mosquitos, e um número variável em Coleoptera e Heteroptera. Quando em grande número, a posição dos cecos pode variar bastante, mesmo em espécies muito próximas.

As células do epitélio ventricular são protegidas contra desgastes químicos e mecânicos provocados por contatos com o bolo alimentar pela existência da **membrana peritrófica**, que forma um envoltório ao redor do alimento. A membrana peritrófica não está presente nos Hemiptera (Heteroptera), em alguns Lepidoptera adultos e pode faltar também em algumas espécies de outras ordens.

A membrana peritrófica é constituída por várias lâminas de natureza fibrilar. As microfibrilas são, em geral, de quitina e ficam distribuídas irregularmente numa matriz de proteínas e glicoproteínas. Assim, pode-se dizer que a membrana peritrófica é um produto de secreção e não deve ser confundida com a membrana celular, por sua estrutura, nem com a *intima* cuticular, por sua composição química.

A estrutura da membrana peritrófica varia muito nos diferentes grupos de insetos. São agrupadas em dois tipos, de acordo com seu processo de formação. A membrana peritrófica de Tipo I é produzida pela ação de todas as células do epitélio ventricular. Como a atividade das células não é sincrônica ao longo de todo o epitélio, a secreção do material que irá constituir as lâminas ocorre em etapas sucessivas, ou seja, sua estrutura é resultado da fusão de pequenos segmentos que se juntam. Este tipo de membrana peritrófica é encontrado nos Coleoptera, Blattaria (baratas), Ephemeroptera, Hymenoptera, Odonata, Orthoptera, Phasmatodea, nas larvas de alguns Lepidoptera e adultos de Diptera. Ao contrário da membrana de Tipo I, a membrana peritrófica de Tipo II origina-se a partir de um ou mais conjuntos de células especializadas que se localizam ao redor da válvula do estomodeo. Essas células produzem uma secreção que origina uma lâmina e a membrana peritrófica é estruturada a partir de muitas destas lâminas. Também neste tipo, cada lâmina não forma um tubo completo e a estrutura é construída a partir de "retalhos" que se juntam para formar o envoltório. Dermaptera, Isoptera, alguns Lepidoptera e larvas de Diptera têm membrana peritrófica do Tipo II.

A principal função da membrana peritrófica é proteger as células epiteliais, especialmente as microvilosidades, da abrasão que seria inevitável se elas entrassem em contato direto com o bolo alimentar. Além disto, a presença de uma membrana disposta longitudinalmente no ventrículo divide o lúmen em dois espaços, **ecto**- e **endoperitrófico**. Essas câmaras são importantes para compartimentalizar as diferentes atividades enzimáticas que ocorrem durante a digestão.

Também é a membrana peritrófica que protege insetos fitófagos dos efeitos potencialmente danosos de algumas substâncias químicas, como o ácido tânico, por exemplo, presentes nas plantas. Igualmente, porque seus poros são suficientemente pequenos, ela retém grande parte de agentes patogênicos. Um exemplo de sua eficiência neste sentido é o que acontece em processos de infecção bacteriana em larvas de abelhas. Larvas dos últimos ínstares já possuem a membrana peritrófica completamente desenvolvida e sobrevivem à infecção, mas as larvas jovens, cujo envoltório ainda não está pronto, são muito suscetíveis à doença.

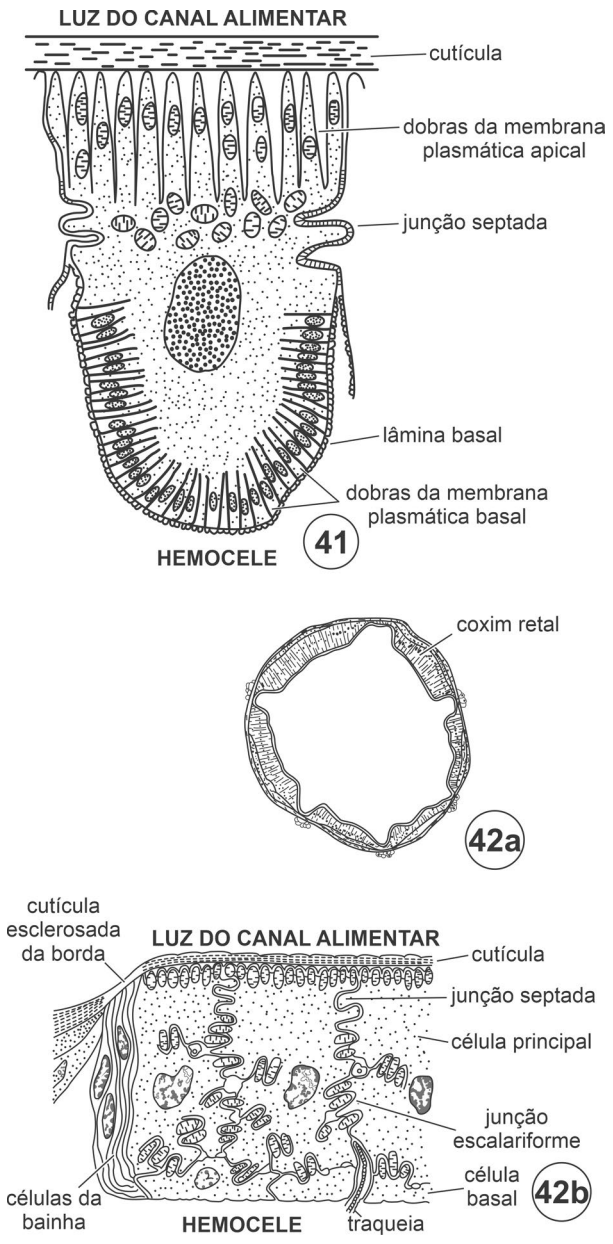
8.3. Região posterior. Funcionalmente, essa região corresponde ao intestino do inseto e corresponde ao proctodeo da larva. É um tubo simples, de origem ectodérmica, que liga o ventrículo ao ânus. No tubo, podem-se distinguir três zonas: **piloro**, **íleo** e **reto** (Fig. 2.38). Tal como acontece na região anterior, a transição do ventrículo para região posterior é marcada pela presença de uma válvula, que, neste caso, é a **válvula pilórica**, de onde saem os tubos de Malpighi.

No íleo, ocorre um tipo de célula (Fig. 2.41), cuja característica principal são as dobras apicais, que contêm numerosas mitocôndrias em seu interior. É no íleo que se alojam simbiontes naquelas espécies que dependem dessa relação, como os cupins e larvas de Scarabaeidae. Nesses casos, formam-se câmaras revestidas com cutícula que possui espinhos, nos quais se ligam os microorganismos. Da mesma forma, é mantida a flora bacteriana no íleo de grilos e baratas.

O reto é um saco de luz expandida, cujas paredes mostram ondulações (Fig. 2.42a) devidas à presença de **coxins retais**. Nos coxins, o epitélio é de células altas, colunares e, fora deles, as células são achatadas, formando um epitélio pavimentoso (Fig. 2.42a, b). A cutícula que reveste os coxins é fina, se comparada àquela que aparece nas demais zonas do reto. De disposição radial, os coxins podem ter a forma de papilas (Diptera) ou serem alongados e estenderem-se longitudinalmente ao longo de todo o reto. A *intima* cuticular é fina e duas vezes mais permeável que aquela que reveste o papo.

É no reto que ocorre a reabsorção de água e de íons inorgânicos, que são retirados do material fecal e transportados para a hemolinfa. A captura de componentes das fezes é ativa, graças à estrutura das células retais, que possuem invaginações apicais curtas, associadas a mitocôndrias, sendo que cada mitocôndria corresponde a uma invaginação (Fig. 2.42b). Grande número de ramos traqueais finos invade os espaços intercelulares, garantindo o suprimento de oxigênio, necessário para manter o alto nível metabólico do epitélio transportador. A permeabilidade é restrita pelo tamanho das moléculas. Água e íons, como Na^+, Ca^+, Cl^-, HCO_3^- e mesmo certos aminoácidos são transportados, mas polissacarídeos, insulina e outras moléculas grandes são retidos e descartados com as fezes.

9. Corpo gorduroso. É um tecido derivado da mesoderme e que começa a ser formado já no embrião. É constituído por massas celulares mantidas apenas pela junção de suas lâminas basais e por desmossomos. Com isso, a aparência geral é de uma estrutura adiposa, frouxamente agregada, que preenche praticamente todas as cavidades do corpo do inseto e, de forma ainda mais evidente, também o corpo da larva de último ínstar dos holometábolos.



Figuras 2.41–42. Partes do canal alimentar. **41**, diagrama da ultrastrutura de uma célula do íleo. As várias dobras da membrana celular, tanto na região apical como na basal indicam as funções de troca e de transporte com que a célula está envolvida; **42**, reto de um gafanhoto; **42a**, corte transversal, mostrando seis coxins retais; **42b**, detalhe ultrastrutural de um coxim. Fonte: Chapman (1998).

Toda a estrutura é atravessada por inúmeros ramos traqueais cujas terminações se bifurcam várias vezes, formando traquéolas, que se espalham entre as células do corpo gorduroso e estabelecem estreitas relações com elas.

A distribuição do corpo gorduroso é constante nos indivíduos da mesma espécie, mas há grandes diferenças entre as diversas ordens. De uma forma geral, distinguem-se áreas preferenciais de ocupação. As células agrupam-se em fitas longas, que ocupam a cavidade ventro-lateral, abaixo do integumento, formando o **corpo gorduroso periférico**; outros conjuntos de fitas ficam dispostos entre os órgãos e constituem o **corpo gorduroso perivisceral**; em algumas espécies, ocorrem duas fitas longitudinais, na região dorsal, o **corpo gorduroso parietal**. Essa parte do corpo gorduroso pode chegar até a cabeça, onde preenche os espaços laterais, apoiando a faringe e o cérebro.

Durante a vida pós-embrionária, o corpo gorduroso cresce continuamente, tanto por divisão das células, quanto pelo aumento de seu tamanho. Ao longo do desenvolvimento, as células agregam-se densamente e adquirem formas poligonais. O envoltório da massa celular permanece bastante delgado, mesmo na larva de último ínstar, de modo que as células mantêm um contato íntimo com a hemolinfa, o que facilita a troca de metabólitos.

A agregação entre as células do corpo gorduroso perde-se durante a metamorfose. As células desprendem-se umas das outras e, livres da pressão de compactação, tornam-se esféricas, circulando isoladas ou em pequenos grupos pela hemolinfa. À medida que o processo progride, a parede celular quebra-se e o conteúdo dispersa-se, sendo absorvido pelos vários tecidos em formação. O corpo gorduroso do adulto é formado de novo a partir de células mesenquimatosas de tecidos não-diferenciados (nos Diptera) ou, então, a partir de células não-histolisadas do corpo gorduroso perivisceral da larva. Na pupa, essas células dividem-se e crescem, formando o corpo gorduroso do adulto (nos Lepidoptera).

O corpo gorduroso é o centro produtor e armazenador de proteínas, lipídeos e açúcares, constituindo-se no órgão principal do metabolismo intermediário. Tem papel importante em todas as etapas do ciclo de vida do inseto. Durante os estágios imaturos, quando a maioria dos insetos se alimenta intensamente, é no corpo gorduroso que ocorre a transformação dos principais nutrientes em substâncias de reserva. Essas substâncias são disponibilizadas na fase imaginal, em que a ingestão de alimentos é baixa ou nula. Essa etapa é crítica, porque, cedo na vida adulta, tem lugar a maturação dos elementos reprodutivos, etapa que requer modificação e realocação de nutrientes, além da necessidade de compensar as diferenças de ingestão de alimento entre os estágios imaturos e o adulto.

9.1. Tipos de células do corpo gorduroso. O grau de diversidade de células encontradas no corpo gorduroso não é o mesmo para todas as ordens de insetos. O **trofócito** é a forma mais frequentemente encontrada e, em algumas ordens, é o único tipo de célula presente no corpo gorduroso. Além dele, podem ocorrer **urócitos**, **células de hemoglobina**, **micetócitos** e **enócitos**.

Trofócitos (Fig. 2.43). O citoplasma do trofócito maduro é rico em organelas, principalmente mitocôndrias e retículo endoplasmático rugoso. A membrana plasmática invagina-se profusamente, numa série de dobras interligadas, que formam o **sistema reticular da membrana celular**. Esse sistema dispõe-se ao longo de toda a periferia do trofócito e é responsável pela grande ampliação da superfície da célula em contato com a hemolinfa.

Os trofócitos de insetos adultos contêm gotículas de lipídeos, grânulos de glicogênio e de proteínas. Se, durante a metamorfose, os componentes celulares envolvidos com a síntese protéica regridem, na fêmea adulta, eles são restabelecidos, o que indica sua participação na síntese de vitelogeninas. No macho, os trofócitos não se desenvolvem mais.

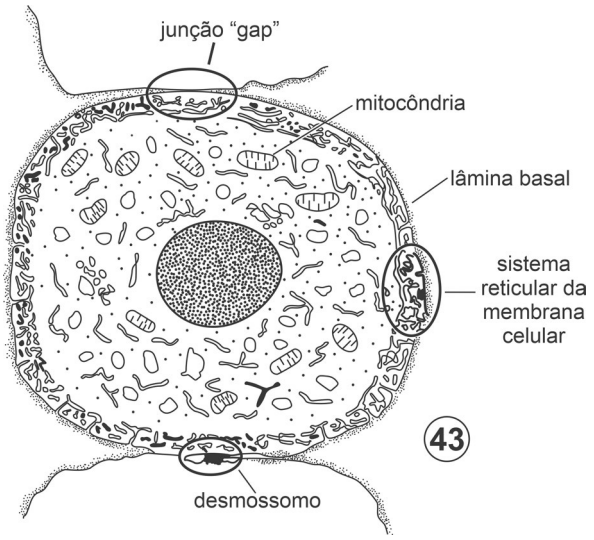


Figura 2.43. Diagrama da ultrastrutura de um trofócito. Fonte: Chapman (1998).

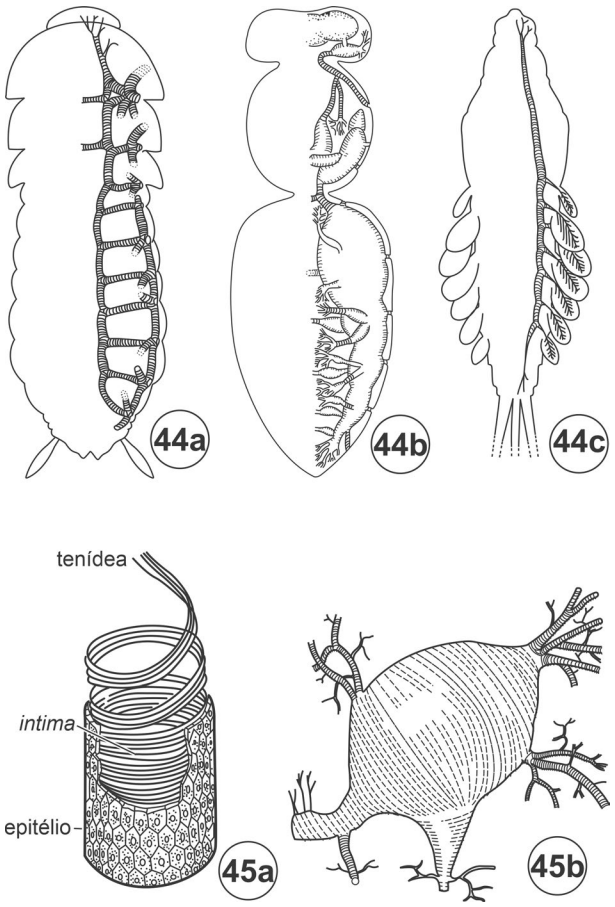
Urócitos. Os urócitos ou células de urato são particularmente numerosos nos Collembola, mas também ocorrem em todos os Archaeognatha, Zygentoma, nos Blattaria (baratas), em larvas de Hymenoptera, em larvas e pupas de Lepidoptera e em larvas de mosquitos. Os urócitos recebem esse nome porque contêm grandes formações de cristaloides de ácido úrico no citoplasma, com as exceções de Diptera e Lepidoptera, em que os cristais formam grânulos pequenos. Acredita-se que essa forma de acumulação seja um modo de armazenar produtos potencialmente tóxicos resultantes do metabolismo de compostos nitrogenados. É interessante notar que os grandes cristais de urato estão presentes nas ordens em que as larvas e pupas se desenvolvem em pupários, casulos ou em áreas restritas, como vespas e abelhas. Nessas condições, em que é bastante difícil a dispersão de componentes nocivos, o ácido úrico é acumulado na forma de cristais, que são transferidos para o reto para serem excretados no **mecônio** (material fecal que se acumula durante a fase pupal e é eliminado na emergência da imago). A ocorrência de urócitos em Collembola explica-se pela ausência de tubos de Malpighi na ordem. Nos Blattaria (baratas), os urócitos representam uma forma de armazenamento de nitrogênio, posteriormente reciclado na síntese de outras substâncias necessárias ao organismo.

Células de hemoglobina. Essas células aparecem somente em larvas de alguns Diptera, mais particularmente nas espécies de *Anisops* Spindola, *Buenoa* Kirkaldy e *Gasterophilus* Leach. São células grandes, de até 400 µm, permeadas por traqueias. Essas células sintetizam hemoglobina e estão sempre associadas ao sistema respiratório.

Outros tipos de células. Os micetócitos são células que abrigam microorganismos e se encontram dispersas no corpo gorduroso de Hemiptera e Blattaria (baratas). Em algumas espécies, os enócitos, células de origem ectodérmica que com frequência ficam aderidas ao epitélio integumentar ou soltas na hemolinfa, passam a integrar as fitas do corpo gorduroso. Ainda não está claro se os enócitos têm função equivalente nas três situações.

10. Sistema traqueal. Na grande maioria dos insetos, as trocas gasosas dão-se através do sistema traqueal, um conjunto de tubos internos que se ramificam intensamente (Fig. 2.44a–c). A cada ramificação, o diâmetro dos tubos diminui, sendo que os ramos mais finos chegam ao interior das células. Com isso, o sistema é responsável pelo transporte e troca de gases em todas as regiões do corpo e a hemolinfa não tem papel na respiração. O sistema traqueal comunica-se com o meio externo através de orifícios especiais localizados na parede dos segmentos do corpo, os **espiráculos**.

Os ramos do sistema traqueal que têm maior diâmetro são as **traqueias**. Elas são formadas por invaginações da ectoderme e, portanto, sua luz é revestida por uma *intima* cuticular, contínua com a cutícula do corpo. A *intima* estende-se ao longo de todo o sistema traqueal e, além da proteção às células do epitélio traqueal, forma espessamentos helicoidais de quitina endurecida, denominados **tenídeas** (Fig. 2.45a), que evitam o colapso das paredes traqueais. Durante os episódios de muda, todo o revestimento cuticular é substituído, com exceção apenas dos ramos terminais mais delgados. Em diversos locais do corpo do inseto adulto, as paredes das traqueias dos grandes ramos podem expandir-se e formar **sacos aéreos** (Fig. 2.45b). Esses sacos têm parede bastante delgada e, neles, as tenídeas estão ausentes ou são pouco numerosas, tendo disposição mais irregular do que



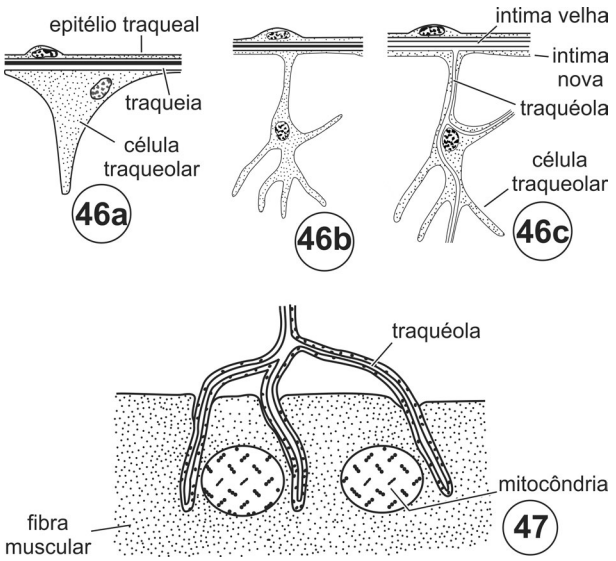
Figuras 2.44–45. Sistema traqueal. **44**, distribuição do sistema traqueal em diferentes táxons. **44a**, barata, mostrando traqueias sem ramificações e espiráculos; **44b**, abelha, com sacos aéreos e traqueias muito ramificadas; **44c**, larva de Ephemeroptera, com um sistema traqueal fechado e brânquias abdominais; **45**, traqueias. **45a**, estrutura de um tubo traqueal; **45b**, um exemplo de saco aéreo. Fonte: Fig. 44, Gullan & Cranston (2005); fig. 45, Snodgrass (1935).

aquela observada nas traqueias. Com isso, o volume dos sacos aéreos muda em resposta às variações de pressão que ocorrem durante os movimentos respiratórios, proporcionando uma ventilação mais eficiente a todo o sistema traqueal.

Traquéolas caracterizam-se por não possuir tenídeas. Elas são ramos de 1 µm de diâmetro no ponto em que se juntam com as traqueias. A partir desse ponto, elas vão se adelgaçando e seu diâmetro chega a 0,1 µm ou menos. Uma traquéola forma-se no interior de uma **célula traqueolar** (Figs 2.46a, b), que é derivada das células epidérmicas que revestem externamente as traqueias. Ainda não está claro se a traquéola é realmente uma estrutura intracelular ou se ela é formada a partir de uma dobra da membrana da célula traqueolar, que se aprofunda no citoplasma, causando a impressão de ser intracelular. A traquéola recém-formada pode bifurcar-se ou enrolar-se no interior da célula traqueolar (Fig. 2.46c), mas não há continuidade de sua luz com aquela do ramo traqueal. A comunicação somente irá estabelecer-se no momento da muda. A traquéola distende-se no interior da célula traqueolar e alonga-se muito, afastando-se do seu ponto de origem. Isso causa um estiramento da célula traqueolar, que se torna muito pouco perceptível ao redor da traquéola.

Traquéolas estão presentes em todos os tecidos do corpo e penetram em algumas células, principalmente nas fibras musculares, formando uma saliência na membrana celular (Fig. 2.47). Aparentemente elas não se tornam intracelulares, porque nunca foi observado o desaparecimento da membrana da célula muscular ou daquela da célula traqueolar.

Os orifícios da parede do corpo, onde se abrem os principais troncos traqueais, são os espiráculos. Na sua forma mais simples, eles são apenas aberturas do integumento, que se invagina no interior das traqueias (Fig. 2.48a). Esse tipo de espiráculo representa a abertura primitiva da invaginação traqueal e ocorre nos Protura, Diplura, Collembola, Archaeognatha e Zygentoma; entre os Pterygota, aparece apenas no tórax dos Plecoptera.



Figuras 2.46–47. Sistema traqueal. **46**, desenvolvimento de uma traquéola; **46a**, célula traqueolar desenvolvendo-se a partir do epitélio traqueal; **46b**, o citoplasma da traquéola em formação ramifica-se extensamente, formando projeções; **46c**, a traquéola formada no interior da célula liga-se à traqueia pré-existente e, após a muda, a luz de ambas torna-se contínua; **47**, diagrama de traquéolas invaginadas numa fibra muscular. A membrana celular da traquéola permanece íntegra e não há continuidade com o citoplasma do músculo. O oxigênio difunde-se da luz da traquéola para seu citoplasma através da cutícula e chega à mitocôndria da fibra muscular. Fonte: Chapman (1998).

Espiráculos simples não permitem controle algum sobre a abertura traqueal e sua ocorrência é bastante restrita nas diferentes ordens. A presença de uma câmara, o **átrio espiracular**, na base da qual se encontra a abertura traqueal (Fig. 2.48b), é mais comum. Aqui, a abertura do átrio encontra-se num pequeno esclerito espiracular, o **peritrema**, que sustenta toda a estrutura. Também as paredes do átrio são revestidas por cerdas ou outras estruturas cuticulares, filtros eficientes, que evitam a entrada de partículas no sistema traqueal.

Alguns espiráculos são dotados de um mecanismo que controla a passagem de ar, para dentro e para fora do corpo. Esse mecanismo é o **sistema de fechamento**, com estrutura bastante variável nas diferentes ordens e, às vezes, no mesmo indivíduo, sendo frequentes grandes diferenças entre os espiráculos torácicos e abdominais do mesmo indivíduo. De um modo geral, as muitas formas podem ser consideradas variações de dois tipos básicos. Em um deles, um mecanismo permite o controle da **abertura atrial** (Fig. 2.48c). No outro, a presença de uma válvula permite o controle da abertura traqueal no interior do átrio (Fig. 2.48d).

A presença do átrio e das diferentes estruturas de proteção da abertura do sistema traqueal constituem-se em mecanismos eficientes para evitar a perda d'água na maior parte dos insetos terrestres. Nesses insetos, frequentemente o fechamento do sistema é ainda auxiliado pela presença de músculos, cuja ação é otimizada por sua associação com componentes elásticos.

10.1. Distribuição do sistema traqueal. Com exceção de alguns Collembola, todos os insetos possuem um sistema traqueal. Os colêmbolos com sistema traqueal são principalmente os Symphypleona. Nesses, diferentemente dos demais insetos que possuem espiráculos nos segmentos torácicos e abdominais, o

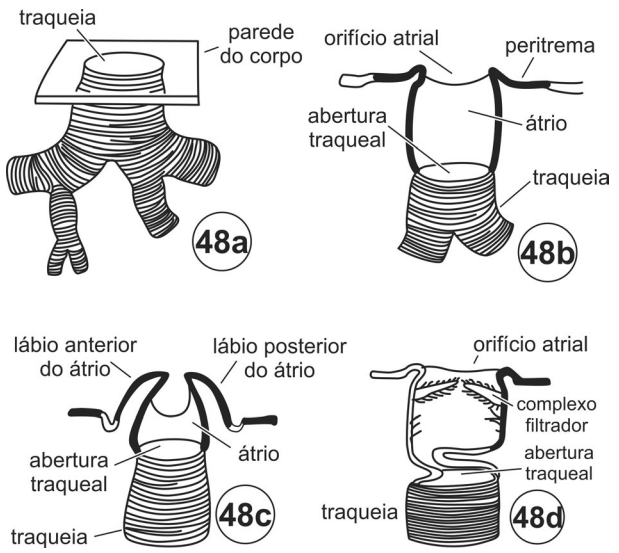


Figura 2.48. Espiráculos e sistemas de fechamento; **48a**, espiráculo simples sem átrio; **48b**, espiráculo atriado; **48c**, espiráculo atriado com sistema de fechamento; **48d**, espiráculo atriado com válvula no sistema de fechamento. Fonte: Snodgrass (1935).

único par de espiráculos encontra-se na cérvix. De cada um desses espiráculos, parte grande conjunto de traqueias e o par de ramificações permanece separado ao longo do corpo. Nos demais insetos, no entanto, os ramos traqueais de espiráculos vizinhos e opostos unem-se, formando **troncos longitudinais** e **comissuras transversais** (Figs 2.49a, b). Especialmente nas larvas e no abdômen de adultos, o arranjo das traqueias segue um padrão semelhante em todos os segmentos (Figs 2.49a, b).

Na cabeça e no tórax dos adultos, há modificações do padrão por conta da ausência de espiráculos na cabeça e da grande necessidade de ventilação no tórax, no caso dos insetos voadores. A cabeça recebe ar proveniente do par de espiráculos protorácicos. Além dos troncos laterais, chegam também à cabeça um ramo dorsal, que se dirige ao cérebro, olhos e antenas, e um ramo ventral, que chega às peças bucais e sua musculatura.

A distribuição de traqueias no tórax é bastante complexa e difere muito de uma ordem para outra. De uma forma geral, dos espiráculos partem grandes ramos, profusamente ramificados e é frequente a ocorrência de sacos aéreos nas espécies voadoras. No entanto, a grande demanda de oxigênio nos músculos do voo não deve causar privação do suprimento a outros tecidos. Uma distribuição adequada para todas as estruturas do corpo durante o voo é garantida pela existência de mecanismos de isolamento do tórax. Eles consistem na separação funcional entre os ramos traqueais bilaterais. Além disso, alguns ramos traqueais transversais que conectam os grandes troncos longitudinais que se dirigem à cabeça são bloqueados por tampões de tecido traqueal degenerado. Esses bloqueios asseguram suprimento de ar direto ao cérebro e aos órgãos dos sentidos.

A distribuição e abundância das traqueias refletem a necessidade de oxigênio de um tecido e, assim, traquéolas são mais abundantes nos locais onde existe maior atividade metabólica. Elas ocorrem em grande número nos músculos do voo, sistema nervoso central, corpo gorduroso e ovários. Nos ovários, as traqueias ramificam-se intensamente e distribuem-se por todas as camadas de tecidos. Além dessas, os ovócitos, em fase final de maturação, possuem suprimento individual de traquéolas.

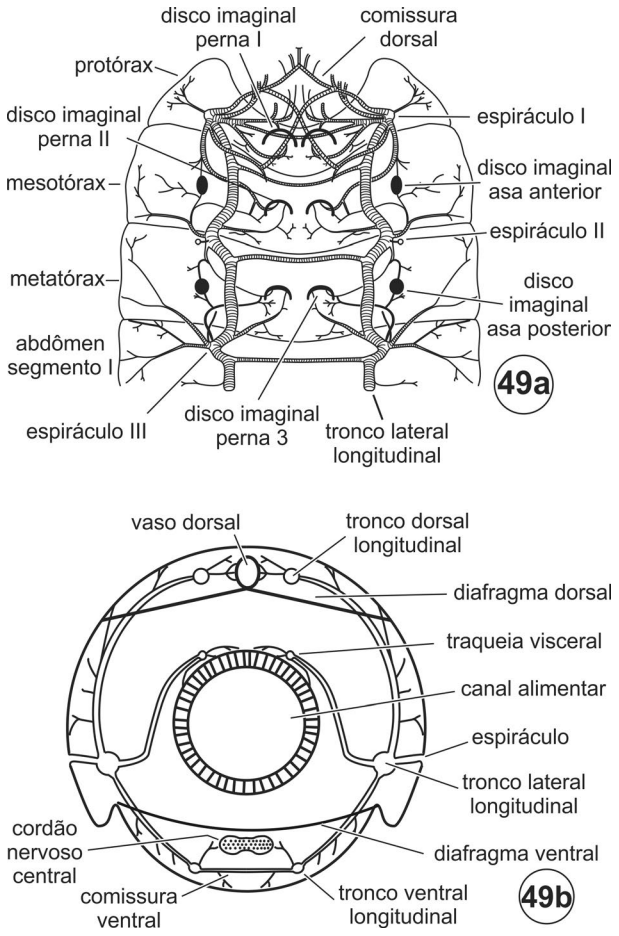


Figura 2.49. Sistema traqueal. **49a**, distribuição do sistema traqueal no tórax e segmento abdominal I de uma larva de lepidóptero, vd; **49b**, corte transversal ao abdômen de um ortóptero, mostrando a distribuição dos principais ramos traqueais. Fonte: Chapman (1998).

11. Sistema circulatório. Os insetos possuem sistema circulatório aberto, cujo único órgão é o **vaso dorsal**. O sangue, que não tem função respiratória, é denominado **hemolinfa** e ocupa todos os espaços da cavidade geral do corpo, a **hemocele**. A presença de dois **diafragmas**, **dorsal** e **ventral**, divide a hemocele em três cavidades: dorsal, o **seio pericárdico**; ventral, o **seio perineural**; e central, o **seio perivisceral** (Fig. 2.50).

11.1. Vaso dorsal. Quando completamente formado, o vaso dorsal estende-se da região posterior do abdômen até a cabeça, onde passa por baixo do cérebro e abre-se acima do esôfago. É diferenciado numa **aorta** anterior, um tubo contínuo e uma porção posterior mais expandida, o **coração** (Fig. 2.51).

A aorta é a parte mais delgada do vaso dorsal, um tubo simples e estendido linearmente, mas nos Odonata, Orthoptera, Coleoptera, Lepidoptera e em alguns Hymenoptera pode ter dobras e alças. Na cabeça, onde termina numa abertura simples, liga-se a tecidos cefálicos através de fibras filamentosas de origem mesodérmica.

O coração localiza-se no abdômen, mas em alguns casos pode chegar até o tórax com o correspondente encurtamento da aorta. Em Blattaria (baratas), o coração chega até o protórax. O coração é a parte pulsátil do vaso dorsal e sua morfologia demonstra isso. As paredes são marcadas por dilatações aproximadamente simétricas e segmentares (Fig. 2.52), conhecidas como **câmaras**. Histologicamente, a parede é composta por uma ou duas camadas de células musculares, em arranjo circular ou espiral. Quanto às câmaras, cada uma delas possui nas suas paredes late-

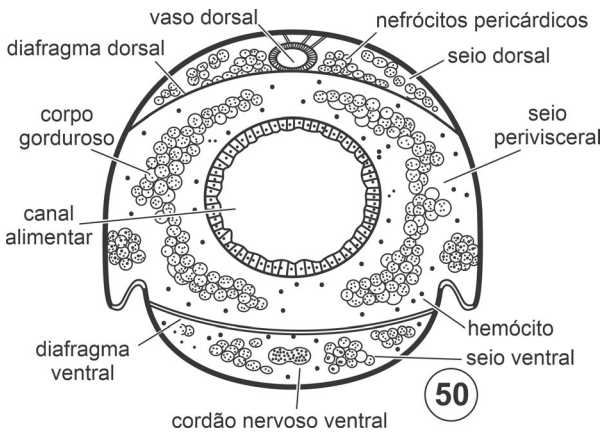


Figura 2.50. Corte transversal ao tórax mostrando as principais subdivisões da cavidade do corpo, que formam câmaras de circulação da hemolinfa. Fonte: Snodgrass (1935).

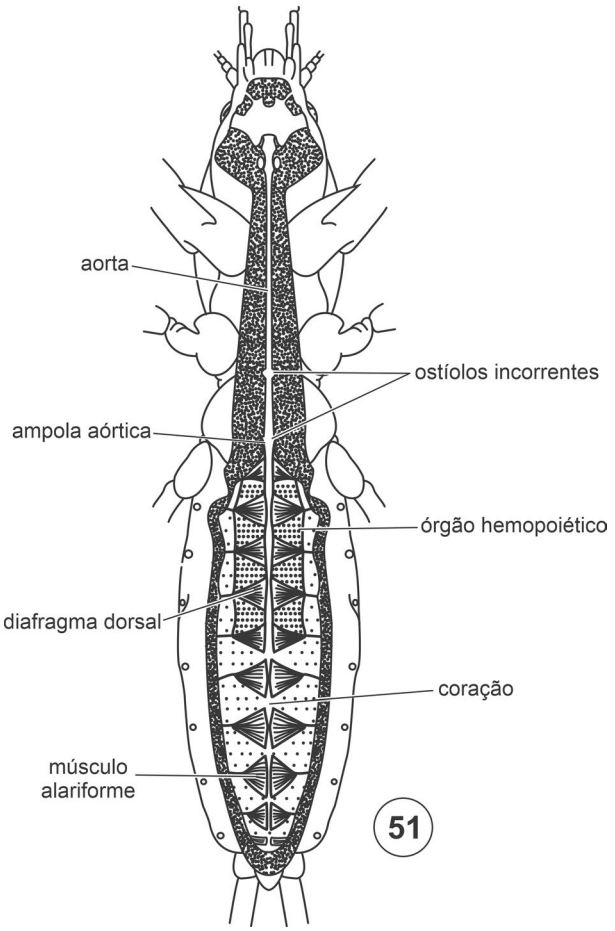


Figura 2.51. Localização do vaso dorsal e distribuição dos órgãos hemopoiéticos em um grilo (o diafragma dorsal, contínuo sob o vaso dorsal, foi parcialmente removido para mostrar o vaso dorsal). Fonte: Chapman (1998).

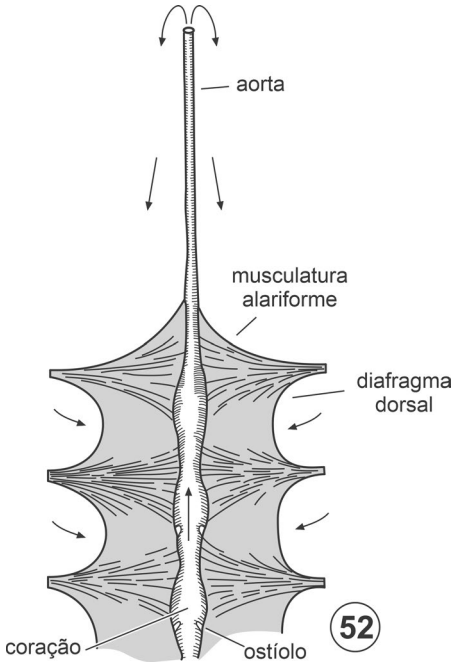


Figura 2.52. Diagrama da aorta e de três câmaras do coração com a parte correspondente do diafragma dorsal, vd. As setas indicam o sentido da circulação da hemolinfa. Fonte: Snodgrass (1935).

rais, um par de fendas verticais, os **ostíolos incurrentes**, sendo que em Archaeognatha, Zygentoma, Orthoptera, Plecoptera e Embioptera ocorrem também **ostíolos excurrentes**, estes na região ventro-lateral.

O número máximo de ostíolos incurrentes é de 12 pares, sendo nove abdominais e três torácicos. Orthoptera e Blattaria (baratas) possuem o número máximo. O número mínimo, dois ou três pares, ocorre nos Phthiraptera e Heteroptera, em que o coração se restringe aos segmentos distais do abdômen. As bordas do ostíolo incurrente ficam voltadas para o interior do coração e ali formam uma válvula, que permite a entrada do sangue no coração durante a diástole, mas impede sua saída na sístole (Fig. 2.53).

Ostíolos excurrentes ocorrem em número bastante variável no tórax e no abdômen nas espécies em que o coração chega ao tórax. Sua abertura é rodeada por uma papila situada no lado externo do coração. Na sístole, a papila abre-se e a hemolinfa é impulsionada para fora e, na diástole, ela se contrai, impedindo a entrada. A importância da função desses ostíolos pode ser exemplificada com o que ocorre nos Phasmatodea. Neles, os ostíolos abrem-se no seio pericárdico, que canaliza a hemolinfa descarregada do coração para as regiões laterais antes que ela seja despejada na cavidade geral do corpo.

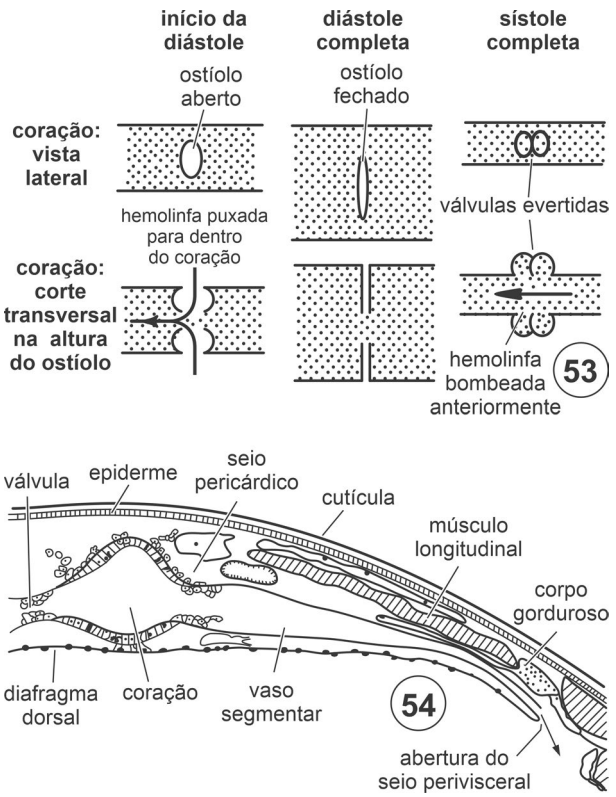
O vaso dorsal tem origem a partir da mesoderme do embrião e suas paredes, tanto à altura da aorta, como àquela do coração, são constituídas por fibras musculares estriadas. As válvulas e papilas dos ostíolos são também musculares, daí sua contratilidade.

11.2. Diafragma dorsal e musculatura alariforme. O diafragma dorsal é composto por duas lâminas delicadas de tecido conjuntivo fenestrado. Ele fecha incompletamente o seio pericárdico, deixando frestas laterais que estabelecem uma fenda contínua até o seio perivisceral, que fica abaixo dele (Fig. 2.54).

Os músculos do diafragma dorsal são usualmente chamados músculos alariformes ou "alares" do coração, por conta da disposição em leque de suas fibras, que se abrem a partir de pontos de origem, muito próximos entre si, nas placas tergais até suas inserções, bastante espaçadas, no coração (Fig. 2.52). Os músculos alariformes são músculos viscerais (lisos) e, pelo menos nos ortopteroides, apenas as partes dos músculos próximas à inserção são contráteis. O resto contém feixes ramificados e anastomosados de tecido conjuntivo.

11.3. Diafragma ventral. O diafragma ventral é uma estrutura constante na anatomia dos insetos. Ocorre em Odonata, Blattaria (baratas), Orthoptera, Neuroptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Mecoptera e Diptera mais basais. Quando presente, está restrito aos segmentos abdominais e apenas em alguns Orthoptera e Hymenoptera chega até o tórax. Consiste em um septo horizontal disposto acima do cordão nervoso ventral (Fig. 2.50), isolando o seio perineural do seio perivisceral principal. Sua estrutura varia de acordo com a região do corpo. No tórax dos gafanhotos, é uma membrana conjuntiva delicada e as fibras musculares são poucas ou estão ausentes, mas, no abdômen, ele se torna uma parede muscular espessa.

11.4. Órgãos pulsáteis. Estruturas musculares pulsáteis estão presentes no tórax, principalmente dos insetos alados. Elas atuam como órgãos acessórios em locais onde não existem vesículas ou



Figuras 2.53–54. Ostíolos e vaso segmentar. **53**, funcionamento dos ostíolos incurrentes na larva de *Chaoborus* (Diptera); **54**, diagrama de um corte transversal ao seio pericárdico, mostrando um vaso segmentar que sai do coração e libera a hemolinfa na região lateral do corpo, entre as massas de corpo gorduroso. A seta indica o sentido da circulação. Fonte: Chapman (1998).

ampolas aórticas. Sua função é impulsionar o sangue e assegurar sua circulação nas pernas, asas e antenas (Fig. 2.55).

Nas pernas da maioria dos insetos, há uma divisão interna no sentido longitudinal, que estabelece dois compartimentos. Esse septo permite que cada perna tenha fluxo de hemolinfa em sentidos opostos (Fig. 2.55). O septo é muscular e, quando se contrai, comprime um dos compartimentos, sendo o sangue, em consequência, empurrado para o tórax. Ao mesmo tempo, o compartimento do outro lado expande-se, fazendo com que novo volume de hemolinfa entre na perna.

Todos os demais apêndices longos, como palpos e cercos, são irrigados. Possuem vasos não-contráteis ou órgãos pulsáteis que garantem a manutenção do fluxo hemolinfático. As fibras musculares desses órgãos pulsáteis têm as características dos músculos de contração lenta.

11.5. Circulação. Na situação mais comum, a pulsação do coração impulsiona a hemolinfa da região terminal do abdômen em direção à cabeça. No entanto, pode haver reversão do sentido e, em alguns insetos, foi verificado um ciclo em que se alternam as fases de pulsação para frente e para trás.

Durante a circulação normal, o sangue no seio pericárdico entra no coração através dos ostíolos, com uma consequente expansão das câmaras cardíacas. Com a propagação da onda sistólica para frente, o sangue chega à cabeça pela abertura aórtica. A força do sangue que sai da aorta força a circulação para trás no seio perivisceral. Esse movimento é auxiliado pelos movimentos

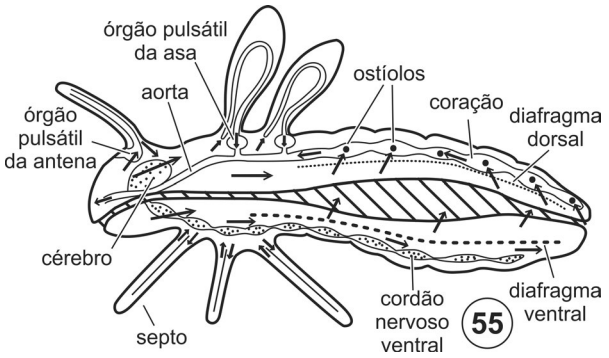


Figura 2.55. Circulação da hemolinfa em um inseto adulto. As setas indicam a direção da circulação. Fonte: Chapman (1998).

do diafragma dorsal e pela diástole, que provoca a volta do sangue ao vaso dorsal pelos ostíolos incurrentes (Fig. 2.55).

11.6. Hemolinfa. A hemolinfa, tal como o sangue de outros animais, consiste em **plasma** fluido em que as células do sangue, os **hemócitos**, estão em suspensão. O plasma contém muitas substâncias, sendo que de 20 a 25% da água total do corpo encontra-se na hemolinfa e, em algumas larvas, chega a 50%. Essa proporção muito alta em larvas explica-se por sua importância na manutenção da pressão hidrostática do corpo. A proporção varia bastante ao longo da vida pós-embrionária e mesmo num único ínstar larval, porque o volume da hemolinfa aumenta significativamente antes de cada muda.

Além da água, no plasma encontram-se proteínas, lipídeos, muitos aminoácidos livres e uma alta concentração de íons inorgânicos, como Cl^-, Na^+, K^+ e Mg^+. Esses componentes aparecem em proporções diferentes em insetos distintos nas diferentes fases do ciclo de vida. A presença dessas substâncias contribui para a manutenção do pH e da pressão osmótica do plasma.

Hemócitos. Têm origem mesodérmica e, como a hemolinfa, não têm função relacionada a processos respiratórios de trocas gasosas. O número de células presentes na hemolinfa é diretamente proporcional ao tamanho do inseto. Um mosquito adulto, por exemplo, tem menos de 10 mil hemócitos, enquanto a barata adulta tem mais de nove milhões. O número de células aumenta durante o desenvolvimento larval. Um tecido hemocitopoiético, presente nas principais ordens, origina as células, que caem diretamente na circulação. Esse tecido está associado, mas não ligado, ao coração e ocorre nos hemimetábolos e nas larvas de holometábolos.

Quanto à forma e função, os hemócitos são agrupados em seis tipos: **pró-hemócitos**, **plasmatócitos**, **granulócitos**, **esferulócitos**, **enocitoides** e **adipo-hemócitos**. Os pró-hemócitos ocorrem em número muito pequeno e dão origem à maior parte dos demais tipos de hemócitos. Os plasmatócitos, por outro lado, são muito abundantes (acima de 30% da contagem total de células sanguíneas) e estão envolvidos com fagocitose e encapsulação de microorganismos invasores. Os granulócitos também ocorrem em grande número (mais de 30% dos hemócitos são granulócitos) e estão igualmente vinculados à defesa contra microorganismos. Imagina-se que os granulócitos sejam derivados dos plasmatócitos, porque tipos intermediários de células já foram identificados. Esferulócitos não são muito frequentes, mas

ocorrem na maioria das espécies. Sua função é desconhecida e caracterizam-se pela presença de esferas refringentes distribuídas no citoplasma. Enocitoides são os maiores hemócitos e ocorrem principalmente nos Lepidoptera. Também não se sabe qual é sua função. Adipo-hemócitos contêm gotículas lipídicas no citoplasma e deles se sabe apenas que estão envolvidos com a síntese de proteínas hemolinfáticas.

12. Sistema excretor e regulação do meio interno. O volume dos líquidos e a presença de substâncias em solução, como nutrientes, metabólitos, sais, proteínas, excretas, variam ciclicamente na hemolinfa, de acordo com intensidade da atividade locomotora, da ingestão de alimentos, do estágio reprodutivo e assim por diante. O sistema excretor contribui para o equilíbrio do ambiente interno durante essas modificações diárias e, também, elimina produtos nitrogenados tóxicos resultantes do metabolismo de proteínas ou neutraliza componentes, igualmente tóxicos, provenientes do alimento. Esses produtos são excretados ou armazenados após a transformação química. A transformação de certas moléculas muito grandes ou muito tóxicas pode envolver a colaboração de outros tecidos ou órgãos do corpo, que auxiliam em sua metabolização em formas mais facilmente excretadas ou menos tóxicas.

Os componentes principais do sistema excretor são os **tubos de Malpighi**, o intestino (especialmente o **reto**) e os **nefrócitos**.

12.1. Tubos de Malpighi. São órgãos longos, finos, de fundo cego, cujas extremidades ficam soltas na cavidade do corpo. Aparecem na junção do ventrículo com a região posterior do canal alimentar e tem alguns componentes de origem ectodérmica e outros de origem mesodérmica. Com exceção de afídeos e Collembola, os tubos de Malpighi estão presentes em todos os insetos, sendo que em Protura, Diplura e Strepsiptera são reduzidos a apenas uma papila. Seu número é muito variável, de um nestes grupos, dois em coccídeos a cerca de 250 em Orthoptera.

Histologicamente, são constituídos por um epitélio monoestratificado, limitado externamente apenas por uma delgada lâmina basal (Fig. 2.56a). As células epiteliais têm grande número de longas microvilosidades apicais, que ficam voltadas para o lúmen do tubo e não são recobertas por uma *intima* (Fig. 2.56b, c). A membrana basal é profusamente invaginada. Tanto as microvilosidades como as invaginações basais são associadas a muitas mitocôndrias, o que é um índice da grande atividade metabólica e transportadora do epitélio produtor de urina primária.

Os tubos de Malpighi de alguns insetos são divididos em duas ou três regiões anatomicamente distintas e a passagem de uma para outra é abrupta (Fig. 2.56a). Em Diptera e Hemiptera, essas regiões têm funções diferentes, sendo a região proximal envolvida com reabsorção e a distal, com secreção. Em Coleoptera, diversos Hymenoptera e quase todos os Lepidoptera, a extremidade distal dos tubos fica firmemente aderida ao reto, numa condição denominada **criptonefrídica**, que garante uma eficiente reabsorção da água remanescente nas fezes. A associação com as paredes do reto é garantida por lâminas circulares de tecido conjuntivo.

Na superfície externa dos tubos, ocorrem numerosos ramos traqueais finos. Além de traqueias, em muitas ordens, também na superfície externa aparecem feixes de fibras musculares, que

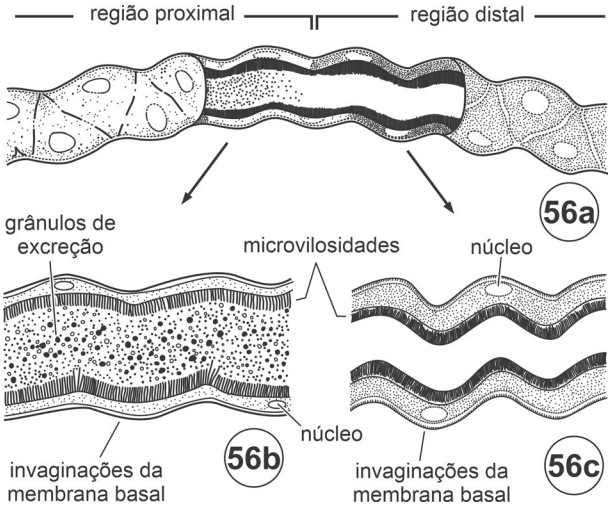


Figura 2.56. Estrutura de um tubo de Malpighi. **56a**, zona de junção das duas regiões, em corte longitudinal; **56b**, detalhe da região proximal, com esférulas de cristais na luz. **56c**, detalhe da região distal, com grânulos de excreção concentrados no citoplasma das células. Fonte: Fig. 56a de Snodgrass (1935) e Figs 56b–c de Imms (1964).

permitem que os tubos se movimentem na cavidade do corpo. Aparentemente, os músculos produzem movimentos dos líquidos no interior do tubo e colaboram com a manutenção do gradiente de concentração ao longo dele. Além do mais, com esse movimento, o tubo entra em contato com porções diferentes da hemolinfa, que ainda não tiveram componentes absorvidos. Alguns insetos – entre eles espécies de *Rhodnius*, os Diptera e os Lepidoptera – têm outras estratégias de manutenção de gradientes e não possuem músculos nos tubos de Malpighi.

Em alguns Neuroptera, Hymenoptera e Diptera, os tubos de Malpighi produzem seda que é usada durante o último ínstar larval ou na empupação. Essa seda é empregada na produção do pupário ou do casulo e é eliminada pelo ânus na forma de fios. O pupário de ciarídeos é endurecido pela deposição de sais provenientes dos tubos de Malpighi, excretados via ânus.

12.2. Intestino. A estrutura e função dessa região – particularmente do reto, onde ocorrem modificações na composição e concentração da urina – são muito variáveis entre os insetos e sua estrutura depende do hábitat e do hábito de vida. Em insetos terrestres, a reabsorção de fluidos no reto é facilitada pela presença de invaginações da membrana basal. Nos insetos que se alimentam de matéria líquida, em que a conservação de água não é tão importante, os coxins retais estão ausentes.

Insetos que vivem em água doce têm adaptações no reto diferentes daquelas presentes nos insetos de água salgada. A razão das diferenças é que, enquanto os insetos de água doce tendem a perder íons para o ambiente, aqueles de água salgada tendem a ganhá-los. Em ambas as situações, há variações grandes na concentração iônica da hemolinfa que precisam ser compensadas, além daquelas devidas ao metabolismo do próprio indivíduo. A compensação é feita por modificações da composição da urina à medida que ela atravessa o íleo e o reto, através do transporte ativo de íons para dentro ou para fora do intestino.

Todos os insetos aquáticos, de água doce ou salgada, possuem conjuntos pequenos ou grandes de células, ou mesmo células

isoladas, responsáveis pela captura ou secreção iônica. Essas células podem estar no epitélio integumentar ou no intestinal, e são conhecidas como **células de cloreto**, mesmo que transportem outros íons além do cloreto. A membrana dessas células invagina-se muito e as invaginações ficam associadas a numerosas mitocôndrias. As células ficam recobertas por cutícula delgada, frequentemente perfurada. Em larvas de Ephemeroptera e de Plecoptera, e em larvas e adultos de Heteroptera, células de cloreto isoladas estão dispersas por toda a superfície do corpo. Em outros insetos aquáticos, elas formam grupos anatomicamente discretos.

12.3. Nefrócitos. São células que se espalham pela hemocele e cuja função é capturar substâncias de peso molecular alto, que não são absorvidas pelas células do tubo de Malpighi. Têm origem mesodérmica e são capazes de retirar coloides e diversas proteínas da hemolinfa, mas não microorganismos. Os nefrócitos podem ficar isolados ou agrupar-se em locais determinados do corpo. Em larvas de Odonata, eles são isolados, mas nas larvas de Lepidoptera formam lâminas, com uma camada de células localizadas nas laterais da hemocele. Nesse caso, as lâminas estão associadas ao corpo gorduroso e estendem-se ao longo do tórax e do abdômen. Nas larvas de Diptera, os nefrócitos dispõem-se junto à parede do vaso dorsal e são denominados **células pericárdicas**. Em larvas de alguns gêneros, as células pericárdicas agrupam-se, formando uma cadeia de "**células da guirlanda**" entre as glândulas salivares.

As invaginações da membrana do nefrócito formam um labirinto cujas dobras são mantidas próximas entre si por desmossomos. As células são envoltas e agrupadas pela lâmina basal. E são as junções terminais de membrana e a lâmina basal que limitam o tamanho das moléculas que penetram o labirinto de invaginações da membrana basal. As moléculas são absorvidas por pinocitose e algumas são degradadas e devolvidas à hemolinfa. Os nefrócitos também têm função secretora e são vinculados a mecanismos de resistência a doenças.

13. Sistema reprodutor. Os órgãos pertencentes ao sistema reprodutor diferem de todos os demais porque sua função não está ligada diretamente com a fisiologia do indivíduo do qual eles são parte, mas à produção da nova geração. O sistema reprodutor, no entanto, não é o único responsável pelo processo, porque muitas outras funções do organismo também estão voltadas à reprodução.

A estrutura do sistema reprodutor mostra uma grande variação nos diferentes insetos. Os órgãos em machos e fêmeas são muito semelhantes no embrião, diferenciando-se progressivamente ao longo do desenvolvimento pós-embrionário. Mesmo nas ordens mais basais, as semelhanças entre os dois sexos já são bastante notáveis. Nos dois sexos, as estruturas de todo o sistema reprodutor podem ter origem mesodérmica, como as gônadas e os gonodutos, ou ectodérmica, como o oviduto comum, o duto ejaculador e toda a genitália externa. A equivalência entre órgãos e estruturas do macho e da fêmea podem ser visualizadas no quadro abaixo. As principais diferenças entre eles encontram-se nas glândulas, mas a disposição geral do sistema reprodutor de ambos se assemelha muito (Figs 2.57a, b).

Macho	**Fêmea**
1. Par de testículos, com folículos	1. Par de ovários, com ovaríolos
2. Par de vasos deferentes	2. Par de ovidutos laterais
3. Vesícula seminal	3. Cálice
4. Duto ejaculador	4. Oviduto comum e vagina
5. Glândulas acessórias	5. Glândulas acessórias
5a. Ectadenia	5a. Glândulas coleteriais
5b. Mesadenia	
	6. Espermateca
	7. *Bursa copulatrix*
8. Genitália externa	8. Ovipositor

13.1. Sistema reprodutor do macho

Testículos. Cada testículo compreende uma série de **tubos** ou **folículos testiculares**, cujo número varia de uma unidade nos Adephaga (Coleoptera) a mais de 100 nos Orthoptera. Toda a

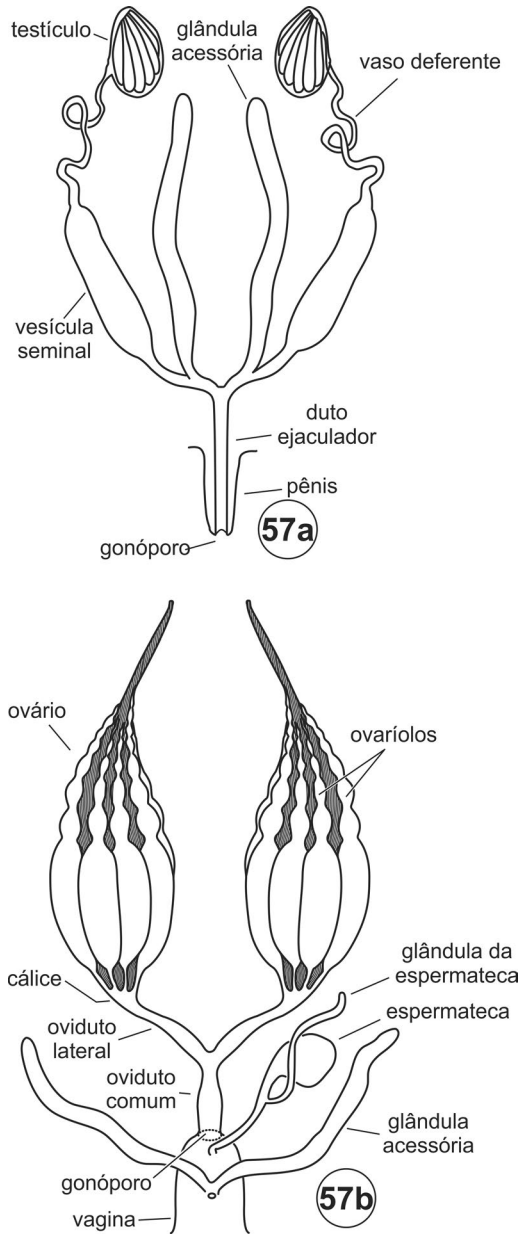


Figura 2.57. Diagramas da estrutura geral do sistema reprodutor. **a**, do macho; **b**, da fêmea. Fonte: Snodgrass (1935).

estrutura é fechada por uma bainha de tecido conjuntivo. Em muitos insetos, os testículos bilaterais podem aproximar-se um do outro e, nos Lepidoptera, acabam por fundir-se, formando uma estrutura única na linha mediana do abdômen.

No interior do testículo, os folículos ficam aglomerados, mas mantêm sua individualidade. Cada um deles tem uma bainha epitelial envolta externamente por tecido conjuntivo. Um zoneamento transversal divide cada folículo em diversas partes. Esse zoneamento (Fig. 2.58) reflete o processo de **espermatogênese**, que ocorre no interior do folículo, com as seguintes zonas:

a) **germário** – onde as células germinativas se dividem para produzir **espermatogônias**. A existência de uma **célula apical** garante a nutrição das espermatogônias, que ficam ligadas a ela através de pontes citoplasmáticas. Nos Diptera e nos Heteroptera, a célula apical é substituída por um sincício, que desempenha a mesma função. Após algum tempo, as espermatogônias perdem a ligação apical e associam-se, formando **cistos**. Como a produção de cistos é contínua, eles se deslocam do ápice para a região proximal do folículo.
b) **zona I** – é uma região de crescimento, onde as espermatogônias primárias, fechadas nos cistos, dividem-se mitoticamente e aumentam de tamanho, formando os **espermatócitos**.
c) **zona II** – região de maturação e redução, na qual cada espermatócito sofre duas divisões meióticas, para produzir **espermátides**.
d) **zona III** – região de transformação, em que as espermátides se desenvolvem em **espermatozoides**, num processo conhecido como **espermiogênese**.

O número de espermatozoides que um cisto produz depende do número de divisões que cada espermatogônia sofre e é constante para a espécie.

Vasos deferentes. Os dutos que saem dos testículos (Fig. 2.57a) são tubos simples, de origem mesodérmica. São revestidos internamente por um epitélio espesso recoberto por uma camada externa de musculatura circular robusta. Algumas células do epitélio são glandulares e seus produtos de secreção são liberados no lúmen. Na maioria dos insetos, a região mais distal de cada vaso deferente dilata-se ou forma um divertículo, que constitui a **vesícula seminal**, onde o esperma é armazenado antes da transferência para a fêmea. O epitélio de revestimento é glandular e provavelmente fornece nutrientes para o esperma. Os espermatozoides ficam amontoados na vesícula, com suas cabeças aderidas à parede glandular e as caudas projetando-se como cílios no lúmen. Apesar de os vasos deferentes terem origem mesodérmica, em alguns insetos as vesículas seminais são ectodérmicas. Assim, nos Ephemeroptera e nos Diptera, a luz da vesícula é revestida com uma camada cuticular.

Duto ejaculador. O tubo único do sistema genital do macho é formado por uma invaginação ectodérmica da região mediana ventral, entre os segmentos IX e X. A invaginação conecta-se com a extremidade dos vasos deferentes durante o desenvolvimento pós-embrionário, antes da formação das vesículas seminais, e o ponto original da invaginação dá origem ao **gonóporo**. Em Ephemeroptera, os vasos deferentes chegam diretamente a dois gonóporos, porque não há vesículas seminais interpostas. Nos Dermaptera, a situação é

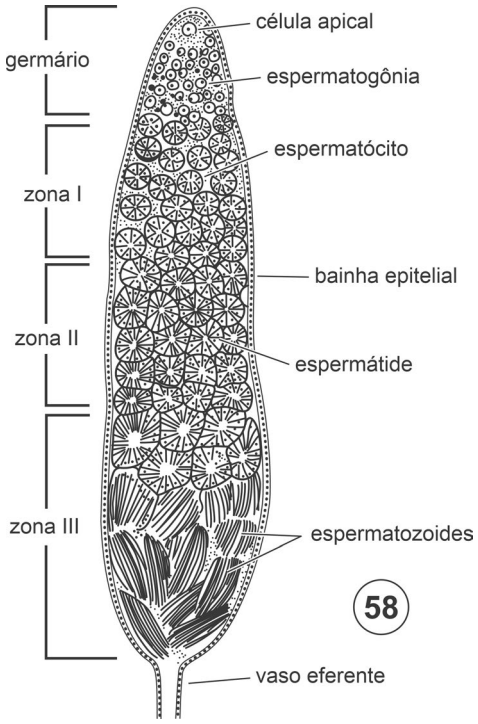


Figura 2.58. Histologia do testículo. Diagrama de corte longitudinal mediano a um folículo testicular. Fonte: Snodgrass (1935).

semelhante, mas existem dois dutos ejaculadores, sendo que, em algumas espécies, um dos dutos é vestigial.

O duto ejaculador e todas as estruturas derivadas dele têm um revestimento cuticular contínuo com aquele do corpo. O epitélio tem apenas uma camada de células e é envolvido por musculatura circular, na qual também aparecem alguns feixes longitudinais. Em alguns insetos, essa parede muscular está ausente.

Glândulas acessórias. As estruturas glandulares associadas aos vasos deferentes ou ao duto ejaculador secretam substâncias viscosas, que podem tornar-se endurecidas e formar o **espermatóforo** ou podem ser transferidas junto com os espermatozoides para a fêmea. Nesse caso, as substâncias contêm nutrientes e compostos que agem modificando a fisiologia e o comportamento da fêmea. São esses compostos, muitas vezes, responsáveis por deflagrar a ovogênese e a oviposição. Por essa razão, são conhecidos como "compostos que favorecem a fertilidade".

As glândulas acessórias são divididas em duas categorias: **ectadenia**, aquelas de origem ectodérmica, formadas a partir de evaginações do duto ejaculador, e **mesadenia**, que têm origem mesodérmica, resultantes de evaginações dos vasos deferentes. Em geral, numa ordem de insetos ocorre apenas uma dessas categorias, mas Heteroptera e Coleoptera possuem ambos os tipos.

Quanto ao número de glândulas, as situações encontradas são extremamente variáveis. Em Protura, Diplura, Collembola, Archaeognatha, Zygentoma, Ephemeroptera, Odonata e dípteros muscoides, não há glândulas diferenciadas, apenas células glandulares dispersas nos epitélios. Quando elas são diferenciadas, podem ocorrer desde um par, como nos Lepidoptera, até 15 pares, como nos Orthoptera – no caso extremo, descrito em *Gryllus* L., possuem mais de 600 pares.

Histologicamente, a glândula mostra apenas uma camada de células epiteliais. As células que compõem essa camada podem ter funções diferentes em insetos que possuem um pequeno número de glândulas. Quando ocorrem diversas glândulas, elas podem ser diferentes entre si. Assim, o epitélio das glândulas de Lepidoptera mostra regiões diferenciadas e a mesma glândula produz duas secreções quimicamente diferentes. Por outro lado, em Orthoptera, sete das 15 glândulas secretam a mesma substância, as demais sendo responsáveis por outro tipo de secreção.

13.2. Sistema reprodutor da fêmea

Ovários. Os ovários são compostos por unidades cilíndricas ou afuniladas, comprimidas umas contra as outras, que convergem todas para o mesmo duto, localizado na região proximal (Fig. 2.57b). Cada unidade é um **ovaríolo** (Fig. 2.59a), cujo número varia muito nos diferentes insetos. Em geral, o número de ovaríolos em cada ovário é de quatro a oito unidades, mas nos Hymenoptera e em alguns Diptera chega a 200 e, nos cupins, a mais de dois mil. Nas espécies vivíparas, ocorre uma redução drástica a uma ou duas unidades em cada ovário.

Na larva, o ovário em formação é inteiramente recoberto por uma bainha de tecido conjuntivo. Essa bainha permanece até o adulto apenas nos Diptera, sendo que nas demais ordens ela desaparece como um todo e passa a envolver individualmente cada ovaríolo. A bainha do ovaríolo é composta por duas camadas bem distintas: uma externa, ***túnica externa***, e outra interna, ***túnica própria*** (Fig. 2.59b). Essas camadas são ricas em lipídeos e glicogênio e suas células deixam espaços entre si. Traquéolas ficam aderidas à face externa da estrutura, mas não penetram nela.

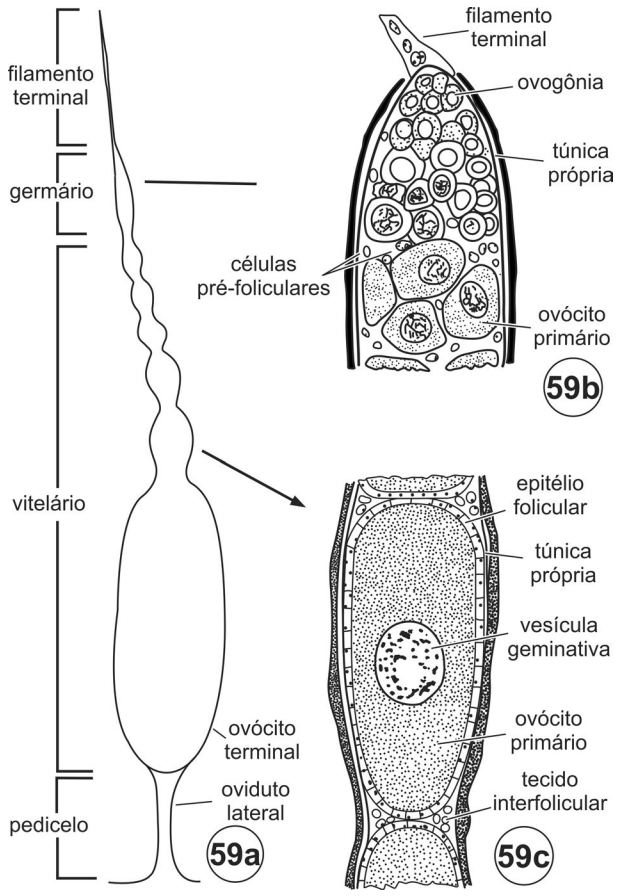


Figura 2.59. Regiões de um ovaríolo panoístico. **59a**, diagrama do ovaríolo total; **59b**, região distal, o germário; **59c**, parte da região proximal, vitelário. Fonte: Chapman (1998).

A *túnica própria* consiste em uma membrana elástica, provavelmente produzida pelas células do filamento terminal e pelas próprias células foliculares. Na fêmea adulta, a *túnica própria* é muito delgada e distendida ao longo de todo o folículo e do filamento terminal. Além de manter a forma geral dos folículos, ela desempenha papel importante na ovulação. Devido a sua elasticidade, ela auxilia o deslocamento do óvulo ao longo do ovaríolo.

Um ovaríolo típico é um tubo alongado no qual os óvulos em desenvolvimento ficam dispostos linearmente, sendo mais velhos aqueles localizados na região proximal, junto ao oviduto (Figs 2.59a, b). Distalmente, o ovaríolo afunila-se e constitui o **filamento terminal**, que pode ser bastante longo e é constituído por um conjunto central de células envolto pela *túnica própria*. Os filamentos de todos os ovaríolos unem-se para formar o **ligamento suspensório** (Fig. 2.57b), que fica aderido ao corpo gorduroso ou, mais comumente, à parede do corpo ou ao diafragma dorsal. Os ligamentos, dessa forma, mantêm os ovários suspensos na hemocele ao lado do canal alimentar ou acima dele.

Na base do ovário, cada ovaríolo estreita-se num duto curto, o **pedicelo**, que o conecta ao oviduto. Histologicamente, distinguem-se duas partes no ovaríolo maduro: uma mais distal, o **germário**, e outra proximal, o **vitelário** (Fig. 2.59a). No germário, estão alojadas as **ovogônias** em divisão e, no vitelário, ocorre a deposição de vitelo nas células germinativas. A maior extensão do ovaríolo é ocupada pelo vitelário.

O germário contém tecido pré-folicular, ovogônias e seus derivados. Cada ovogônia divide-se e origina um **cistócito** e outra célula da linhagem germinativa, que permanece ativa. O cistócito desenvolve-se em um **ovócito** (Fig. 2.59c). O ovócito é revestido por tecido pré-folicular e desce pelo ovaríolo em direção à região proximal, aumentando de tamanho à medida que avança. O crescimento do ovócito torna-se muito rápido quando a deposição de vitelo é iniciada; o epitélio folicular torna-se achatado e fica esticado ao redor do ovócito. As células foliculares mudam de atividade ao longo do processo. Inicialmente elas produzem alguns componentes do vitelo; depois sintetizam ecdisona, que é transferida para o ovócito e, finalmente, depositam o **córion**, a casca do ovo.

De acordo com o modo pelo qual os ovócitos recebem nutrientes, os ovaríolos podem ser classificados em duas categorias: **panoístico** (Fig. 2.59b), tipo em que não há células especialmente diferenciadas para nutrição, e **meroístico**, no qual células nutrizes ou **trofócitos** estão presentes.

O ovaríolo do tipo meroístico pode ser **telotrófico** (Fig. 2.60a), em que todos os trofócitos permanecem no germário; ou **politrófico** (Fig. 2.60b), em que a cada ovócito corresponde uma série de trofócitos e o conjunto fica reunido em um folículo. É importante notar que os diferentes tipos de associação do ovócito com os nutrientes têm consequências para o desenvolvimento do embrião. Ovos provenientes de ovaríolos panoísticos têm pouco citoplasma e a faixa germinativa é pequena, localizada na terminação posterior do ovo. Nesses ovos, durante a embriogênese, a diferenciação dos tecidos do corpo é sequencial.

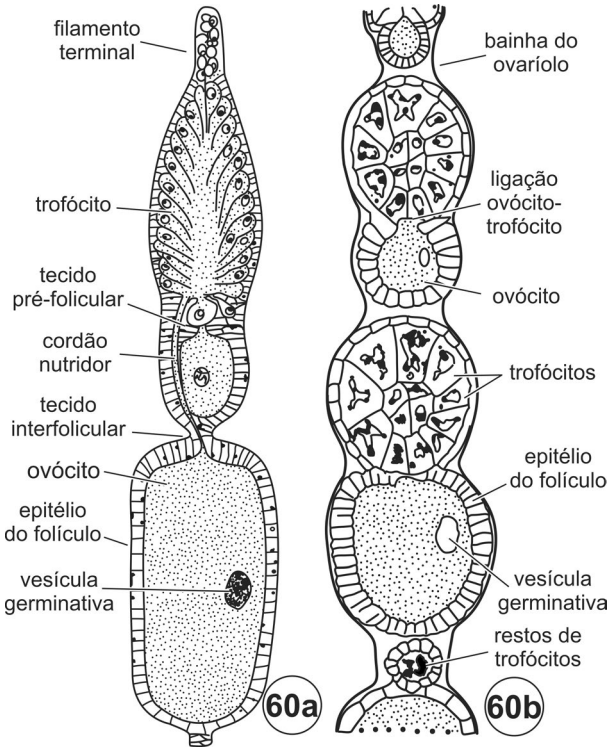


Figura 2.60. Ovaríolos. **60a**, ovaríolo telotrófico, o ovócito completamente desenvolvido permanece ligado às células nutrizes através de cordões; **60b**, ovaríolo politrófico, em que trofócitos e ovócitos estão localizados em folículos separados. Fonte: Chapman (1998).

Nos insetos com ovaríolos politróficos, a faixa germinativa é extensa e todas as partes do corpo da larva formam-se simultaneamente, no início do desenvolvimento embrionário.

Ovidutos laterais. Primariamente de origem mesodérmica, partes dos ovidutos do adulto são substituídas por elementos ectodérmicos, provenientes do oviduto comum. É para o oviduto comum que ambos os ovidutos convergem. Uma exceção são os Ephemeroptera, em que ocorrem duas aberturas genitais na fêmea. Na região distal de cada oviduto lateral, há uma expansão, o **cálice** (Fig. 2.57b), que funciona como um receptáculo de todos os pedicelos. As paredes dos ovidutos são constituídas por epitélio cuboidal ou colunar simples, apoiado numa lâmina basal e cobertos por uma bainha muscular, que consiste em fibras circulares ou longitudinais, ou ambas.

Oviduto comum. Não faz parte do sistema genital primário, mas surge como uma nova formação originada a partir de invaginações da epiderme. Na maior parte dos insetos, o oviduto abre-se no esterno do segmento VIII, onde ocorre uma invaginação expandida da parede do corpo, a **câmara genital**, ou em um derivado dela, a **vagina** (Fig. 2.57b). A abertura do oviduto comum é o **gonóporo** da fêmea, que serve para a descarga dos ovos, mas não é a abertura usada para a cópula. É necessário, portanto, fazer uma distinção entre gonóporo e **vulva**, que é a abertura externa da câmara genital ou da vagina.

A extensão do oviduto comum é bastante diferente nos diversos grupos. Sua parede possui mais feixes musculares que aquelas dos ovidutos laterais e é constituída por fibras circulares e longitudinais. Sua origem ectodérmica fica bastante evidente pela presença de uma *intima* cuticular que reveste o epitélio ao redor do lúmen.

Na câmara genital, abrem-se o gonóporo e a espermateca. A câmara genital pode ser expandida, formando uma bolsa, a ***bursa copulatrix***, que recebe o **edeago** (ou **pênis**). Nos Diptera vivíparos, a porção anterior da câmara também forma uma bolsa que, nesses casos, é o **útero**, onde ocorre o desenvolvimento das larvas.

Espermateca. A inseminação dos óvulos nos insetos frequentemente não é sincrônica com o acasalamento. O esperma é armazenado em um receptáculo, **espermateca** (Fig. 2.57b). Obedecendo a um controle endócrino, a espermateca ejeta os espermatozoides sobre os óvulos à medida que eles vão sendo liberados no oviduto comum.

A origem da espermateca é ectodérmica. Sua forma varia muito, mas basicamente é uma bolsa revestida internamente por cutícula e seu duto é muscular. Seu epitélio é glandular e, quando não é, a espermateca é associada a uma glândula. Em seu lúmen, a secreção é rica em proteínas e conta com um complexo carboidrato-protéico cuja função parece ser a de nutrir os espermatozoides ou, então, a de ativar sua locomoção.

Glândulas acessórias. Nas fêmeas (Fig. 2.57b), as glândulas acessórias encontram-se na parte terminal do sistema reprodutor, na câmara genital ou na vagina. Sua secreção está relacionada com a oviposição ou com a situação dos ovos no meio ambiente. Na maior parte dos insetos, as glândulas produzem uma substância adesiva, responsável pela aglutinação dos ovos entre si no momento da postura. A mesma substância faz com que a "massa" de ovos fique aderida a um substrato. As características dessa secreção determinaram a denominação **glândulas coleteriais** (de "cola"). Em várias espécies, essa secreção é particularmente volumosa e é empregada para formar um envoltório resistente ao redor dos ovos, a **ooteca**.

Em alguns Hymenoptera, glândulas acessórias produzem substâncias tóxicas e ou irritantes, que são coadjuvantes na função do aparelho do ferrão. Também nos Hymenoptera, essas glândulas são responsáveis pela síntese e secreção de muitos feromônios.

14. Desenvolvimento

14.1. Desenvolvimento Embrionário. O desenvolvimento embrionário acontece no interior do ovo e a existência do córion garante proteção às delicadas membranas das células em divisão. O processo de formação do embrião pode acontecer inteiramente após a oviposição ou apenas parcialmente, quando a clivagem começa ainda no corpo da fêmea. Nos insetos vivíparos, por outro lado, o desenvolvimento embrionário é completado no útero da fêmea, que produz ninfas ou larvas, ao invés de ovos. Viviparidade surge independentemente em Aphidoidea, Diptera e Strepsiptera.

Os ovos dos insetos contêm, em geral, muito vitelo e são **centrolécitos**, isto é, o vitelo fica concentrado no centro do ovo. Por conta da concentração de vitelo, a clivagem do ovo é incompleta, **meroblástica**. O embrião fica na região periférica e a esfera de vitelo é recoberta por uma fina camada celular. Na etapa seguinte, forma-se o **disco germinativo**, um conjunto de

células colunares que se destaca entre as células cuboidais da blastoderme (Fig. 2.61a). É desse disco que surgem as células endo- e mesodérmicas, que começam a proliferar como centros germinativos. Essas células aprofundam-se no vitelo durante a gastrulação (Fig. 2.61b) e ficam abaixo das células ectodérmicas.

Ectoderme. Toda a parede externa do embrião representa a ectoderme e todos os apêndices do adulto são formados por evaginações deste folheto. O sistema nervoso desenvolve-se a partir de **neuroblastos**, células ectodérmicas que se invaginam segmentarmente na região ventral e se mantêm próximas à periferia, junto à epiderme do embrião. O sistema nervoso do estomodeo surge a partir de evaginações das células da invaginação anterior da ectoderme. O sistema traqueal é originado por conjuntos de células que se distribuem segmentarmente, nas regiões laterais do embrião. Elas se invaginam e as invaginações tomam a forma de um T maiúsculo, cujos braços se fundem em segmentos adjacentes e formam os troncos traqueais longitudinais. As duas extremidades do corpo formam duas grandes dobras invaginadas, dando origem ao estomodeo e ao proctodeo. Os tubos de Malpighi surgem, já no embrião, como evaginações da extremidade do proctodeo, mas seu desenvolvimento só se completa durante a vida larval.

Mesoderme. A mesoderme é uma derivação da camada interna do disco germinativo, que se torna ligeiramente alongado e se diferencia numa placa mediana e duas laterais. A mesoderme poder ser formada por três mecanismos diferentes: (1) por invaginação da placa mediana; (2) por uma sobreposição da placa mediana pelas placas laterais; (3) por multiplicação das células da face interna da placa mediana.

O processo de formação da mesoderme e dos somitos do corpo varia bastante entre as ordens. Nas ordens mais basais, as placas laterais tornam-se segmentares e os somitos separam-se uns dos outros, mas nos Lepidoptera e Hymenoptera, os somitos permanecem conectados e, nos Diptera Cyclorrhapha, a mesoderme não se segmenta antes da formação das estruturas do corpo dela derivadas.

A mesoderme origina todos os músculos do corpo, o diafragma dorsal, os hemócitos e as células pericárdicas. A hemocele é revestida apenas parcialmente por células de origem mesodérmica, porque o seio epineural, ectodérmico, também está envolvido na formação da cavidade do corpo. O coração é formado a partir de células mesodérmicas já diferenciadas, os **cardioblastos**. Gônadas e corpo gorduroso têm, igualmente, origem mesodérmica.

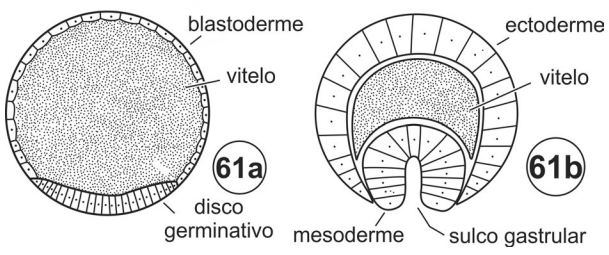


Figura 2.61. Estágios iniciais do desenvolvimento embrionário. **61a**, diagrama de um corte da blástula, mostrando a blastoderme e o disco germinativo; **61b**, diagrama de um corte transversal mediano à gástrula de abelha, em estágio inicial. Fonte: Brusca & Brusca (1990).

Endoderme e canal alimentar. Há ainda controvérsias sobre a origem da endoderme em insetos, sendo o epitélio do mesêntero a única estrutura de origem indubitavelmente endodérmica. O epitélio é construído a partir de dois rudimentos de células indiferenciadas, que ficam agrupadas nos polos anterior e posterior do embrião, na periferia do disco germinativo (Fig. 2.62a). No momento em que começam a surgir as invaginações anterior e posterior da ectoderme, que dão origem, respectivamente, ao estomodeo e ao proctodeo, os dois rudimentos começam a se desenvolver (Fig. 2.62b). Em consequência de seu crescimento e daquele das invaginações, os dois rudimentos aproximam-se (Fig. 2.62c) e finalmente fundem-se, formando o **mesêntero** (Fig. 2.62d). Quando o mesêntero se completa, ele fecha em seu interior grande parte ou todo o vitelo ainda disponível.

14.2. Desenvolvimento pós-embrionário

Eclosão do ovo. Com exceção das formas vivíparas (já citadas) e das ovovivíparas, nas quais o desenvolvimento larval acontece dentro do ovo, o desenvolvimento pós-embrionário da grande maioria dos insetos ocorre em ninfas e larvas de vida livre. Ninfas e larvas deixam o ovo no momento da **eclosão**, que consiste no rompimento do córion.

A eclosão é consequência da associação de diversos mecanismos, que são específicos para cada espécie, mas em geral consiste na pressão que o inseto exerce no interior da casca. O processo inicia-se com o inseto engolindo os fluidos extraembrionários e, assim, o ar penetra no ovo em volume maior. Com o aumento do volume do corpo por ingestão dos líquidos e, muitas vezes, também do ar, rompem-se as membranas embrionárias. Nesse momento, iniciam-se ondas de contrações musculares que bombeiam a hemolinfa para a região anterior do corpo. A cabeça e

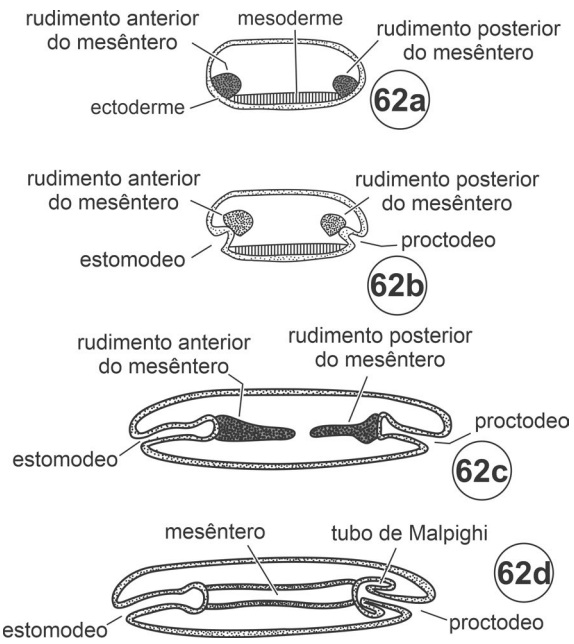


Figura 2.62. Esquema do desenvolvimento do mesêntero. **62a**, construção do epitélio a partir de dois rudimentos de células indiferenciadas; **62b**, as invaginações anterior e posterior da ectoderme, que darão origem, respectivamente, ao estomodeo e ao proctodeo; **62c**, crescimento das invaginações e aproximação dos rudimentos; **62d**, fusão dos rudimentos formando mesêntero. Fonte: Chapman (1998).

o tórax são então impulsionados para frente, contra o córion, que se quebra.

As larvas de Lepidoptera abrem a saída, mordendo as membranas do ovo. Após a emergência, a larva come todo o córion, exceto sua base. Em algumas espécies, em que os ovos ficam agregados após a postura, as primeiras larvas a emergir podem ingerir também os topos dos ovos vizinhos.

Estruturas cuticulares especiais para romper o córion ocorrem em Odonata, alguns Orthoptera, Heteroptera, Neuroptera, Trichoptera, Siphonaptera e em algumas famílias de Coleoptera e Diptera. Frequentemente essa estrutura é um dente duro, cuticular, localizado numa depressão membranosa da cabeça. Com o aumento da pressão da hemolinfa, o dente é empurrado para cima e para frente. A posição e o número dessas estruturas podem diferir de um grupo para outro.

Além das estruturas cuticulares, existem músculos que atuam exclusivamente no momento da eclosão do ovo. Eles têm um papel igualmente importante na emergência da larva e sua função é muito especializada porque são destruídos logo em seguida.

Mudas e estágios. O desenvolvimento pós-embrionário de todos os insetos é dividido numa série de **estágios** ou **estádios**, cada um deles separado do seguinte por uma **muda**. A forma do inseto no intervalo entre duas mudas é chamada **ínstar**. A larva recém-emergida encontra-se no primeiro ínstar; quando a primeira muda acontece, ela passa para o segundo ínstar e assim por diante. O último ínstar é a **imago** (assim chamado porque o inseto exibe a "imagem" da forma adulta, mas ainda não completamente funcional) ou o adulto, que não tem mais episódios de muda. Nos Protura, Diplura, Collembola, Archaeognatha e Zygentoma, as mudas continuam a ocorrer até a morte do indivíduo, ainda que os intervalos entre os episódios se tornem bastante espaçados nos indivíduos mais velhos.

O descarte e reposição da cutícula são a forma pela qual o inseto pode crescer. Consiste numa sequência de eventos internos que começa com a separação da cutícula do epitélio epidérmico e termina com o descarte da cutícula velha (Fig. 2.63a). **Apólise** (Fig. 2.63b) é o processo de descolamento da cutícula velha e **ecdise** é seu descarte. Muda, então, pode ser definida como o processo em que a nova cutícula é formada e a velha é parcialmente digerida e descartada (Fig. 2.63c–f). É a sequência de eventos que ocorre entre a apólise e a ecdise. **Intermuda** é o intervalo de tempo entre a ecdise e o início da apólise seguinte. Logo após a ecdise, a nova cutícula expande-se porque é ainda flexível, assumindo mudanças de forma e algum aumento de tamanho. Sua constituição química vai sendo progressivamente alterada, podendo haver deposição de cutícula ainda durante a intermuda (Fig. 2.63f).

O intervalo entre a apólise e a ecdise pode ser bastante longo. Nesse intervalo, o **espaço exuvial**, aquele formado entre o epitélio e a base da cutícula velha (Fig. 2.63b–d), é preenchido pelo **fluido de muda**. Também durante esse tempo, a forma do inseto do próximo ínstar fica encoberta pela cutícula do ínstar anterior. Este intervalo é conhecido como **ínstar farado**.

Tipos de desenvolvimento. Quando emergem do ovo, os insetos têm uma condição que é morfologicamente diferente daquela que eles assumem na imago. Durante o desenvolvimento pós-embrionário, não há grandes mudanças na forma do corpo entre ínstares sucessivos. Do último ínstar pré-imaginal para o adulto, no entanto, as transformações podem ser consideráveis. Essas mudanças coletivamente são chamadas **metamorfose**. A metamorfose refere-se à perda de características adaptativas típicas da larva e à extensão das mudanças, como um reflexo da distância ecológica entre o imaturo e o adulto.

Quanto ao grau de metamorfose, os insetos são divididos em três grupos: **ametábolos**, **hemimetábolos** e **holometábolos**.

Em alguns insetos, a forma que emerge do ovo difere do adulto basicamente quanto ao estado de desenvolvimento do sistema reprodutor e da genitália externa. Essa situação caracteriza os chamados insetos ametábolos, entre os quais se incluem os Protura, Diplura, Collembola, Archaeognatha e Zygentoma. Classicamente, essa condição era definida como aquela em que não ocorre metamorfose. Mais recentemente, no entanto, considera-se que as mudanças que ocorrem durante o crescimento e o desenvolvimento do sistema reprodutor interno e externo já constituem, por si mesmas, um processo metamórfico. Nos grupos ametábolos, adultos e larvas vivem no mesmo hábitat.

Nos hemimetábolos, a forma imatura é denominada por alguns entomólogos de **ninfa**, enquanto outros adotam **larva** como uma denominação geral para hemi- e holometábolos, indiferentemente. A ninfa que emerge do ovo tem forma bastante semelhante à do adulto, exceto pelo tamanho pequeno, ausência de asas e de genitália (Figs 2.64a–f). O crescimento do imaturo é gradual, mas na última muda perde algumas características juvenis e há uma clara descontinuidade para o adulto. Essa situação é encontrada nos Orthoptera, cupins e Hemiptera.

Em grupos que possuem larvas aquáticas, como os Plecoptera, Ephemeroptera e Odonata, as diferenças entre imaturo e adulto são ainda mais marcantes, apesar de também serem incluídos nos hemimetábolos. Neles, a forma geral do corpo assemelha-se nas larvas e adultos, mas ocorre a perda das brânquias e os apêndices se modificam, especialmente as mandíbulas e as pernas.

Nos insetos holometábolos, as larvas são fundamentalmente diferentes dos adultos e, entre os dois estágios, encontra-se a **pupa**, que é a característica mais marcante desse tipo de desenvolvimento. Neuroptera, Trichoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera e Siphonaptera são as ordens com desenvolvimento holometábolo.

Tipos de larvas. As larvas de holometábolos assumem nos vários grupos uma imensa variedade de formas. Um critério para classificá-las baseia-se na presença e número de pernas. As formas menos modificadas com relação ao adulto são as chamadas larvas **oligópodes**. Essas são hexápodes, com cápsula cefálica e peças bucais bastante semelhantes às do adulto, mas não possuem olhos compostos. Duas variedades de larvas oligópodes são encontradas: (1) **larvas campodeiformes**, que são predadoras, têm pernas longas, corpo esclerosado e achatado dorso-ventralmente (Fig. 2.65a), e (2) **larvas escarabeiformes**, que vivem em túneis no solo ou na madeira, as pernas são curtas, o corpo é volumoso e a cutícula, mole (Fig. 2.65b). Larvas campodeiformes são encontradas nos Neuroptera, Trichoptera, Strepsiptera e Coleoptera, e as escarabeiformes ocorrem exclusivamente nos Coleoptera.

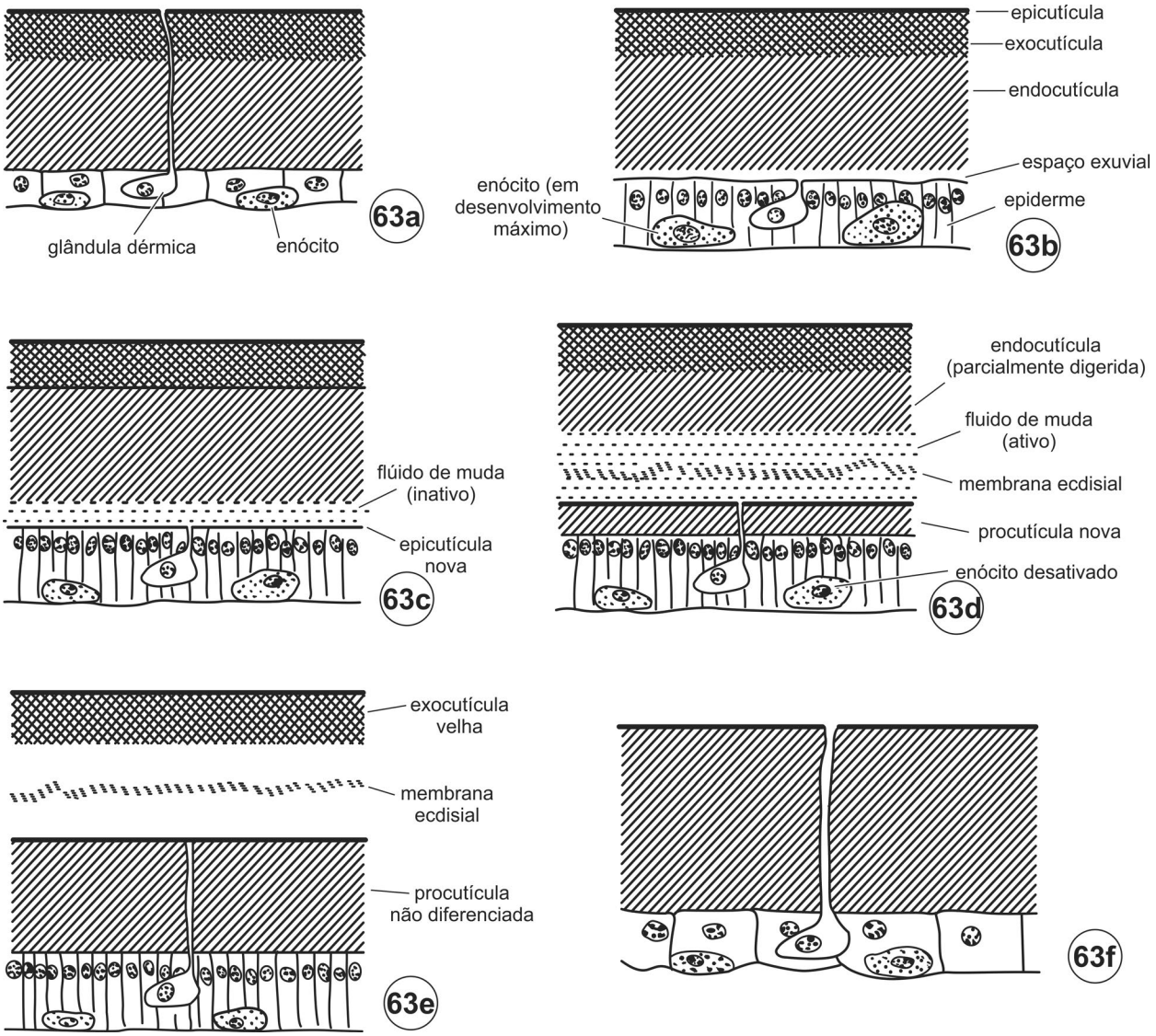


Figura 2.63. Mudanças no integumento durante a muda. **a**, cutícula madura; **b**, apólise, ocorrendo após divisões celulares e mudanças de forma das células epidérmicas; **c**, formação de nova epicutícula; produção do líquido da muda, que contém inicialmente, enzimas inativas; **d**, digestão da endocutícula; as enzimas do líquido da muda são ativadas e digerem a endocutícula velha. Simultaneamente, é depositada a nova procutícula; **e**, reabsorção da endocutícula velha e do líquido da muda; a nova procutícula torna-se mais espessa; **f**, após a ecdise, a nova cutícula expande-se e as células epidérmicas mudam de forma. A diferenciação da procutícula em endo e exocutícula ocorre em fase posterior. Fonte: Chapman (1998).

Larvas polípodes possuem pernas abdominais, além das torácicas, encontradas nas larvas oligópodes. Elas possuem corpo com segmentação bem definida, recoberto por cutícula flexível (Fig. 2.65c), e ocorrem nos Lepidoptera, Mecoptera e Tenthredinidae (Hymenoptera) – correspondendo a surgimentos independentes.

Larvas ápodes mostram o menor grau de esclerosação da cutícula do corpo entre todas as formas de larvas, mas a cutícula da cabeça pode ser bastante endurecida. As variedades de larvas ápodes são reconhecidas pelo estado de desenvolvimento e endurecimento da cápsula cefálica: (1) **larvas eucéfalas**, com cabeça bem diferenciada e muito esclerosada (Fig. 2.65d), como as larvas de Nematocera (Diptera), de alguns Coleoptera e Aculeata (Hymenoptera); (2) **larvas hemicéfalas**, em que a cabeça é reduzida e pode ser retraída para dentro do tórax (Fig. 2.65e), sendo esse o tipo de larva encontrada em alguns grupos de Diptera (Tipulidae e Brachycera Orthorrhapha); (3) **larvas acéfalas**, larvas em que a cápsula cefálica desaparece e as peças buco-faríngeas ficam escondidas numa dobra da parede do corpo (Fig. 2.65f). Essa variedade ocorre apenas nos Diptera Cyclorrhapha.

Heteromorfose. É uma forma de desenvolvimento característica de insetos predadores ou parasitas, em que ocorrem mudanças significativas de forma em larvas de ínstares sucessivos. Essa situação difere bastante daquela em que as formas larvais são muito semelhantes entre si e as mudanças surgem com a metamorfose.

Heteromorfose, também chamada **hipermetamorfose**, representa uma estratégia adaptativa em que a forma imatura tem sua estrutura seguidamente modificada, o que lhe permite mudanças de hábito ao longo do desenvolvimento. Dois tipos de heteromorfose são descritos. Em um deles, os ovos são colocados

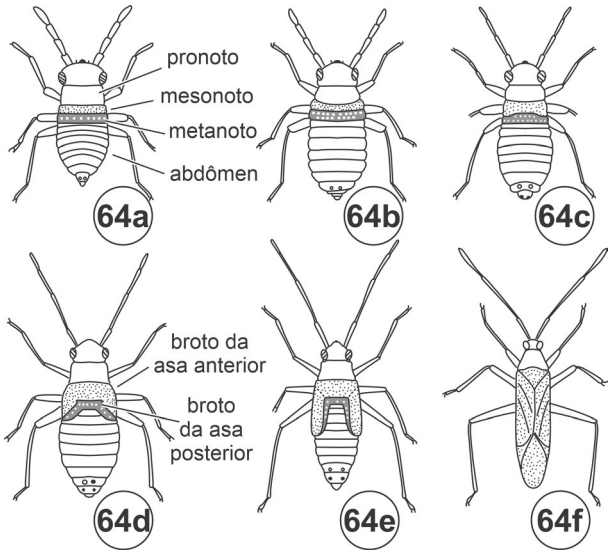


Figura 2.64. Desenvolvimento pós-embrionário de inseto hemimetábolo. **64a**, ínstar I; **64b**, ínstar II; **64c**, ínstar III; **64d**, ínstar IV; **64e**, Ínstar V; **64f**, adulto. Fonte: Chapman (1998).

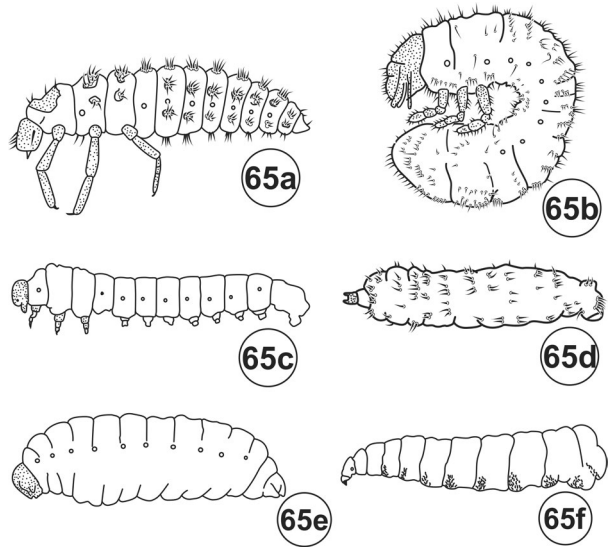


Figura 2.65. Desenvolvimento pós-embrionário de inseto holometábolo: as regiões esclerosadas estão representadas pelas áreas pontilhadas; **65a**, oligópode, campodeiforme (*Hippodamia*, Coleoptera); **65b**, oligópode, escarabeiforme (*Popillia*, Coleoptera); **65c**, polípode (*Neodiprion*, Hymenoptera); **65d**, ápode, eucéfala (*Vespula*, Hymenoptera); **65e**, ápode, hemicéfala (*Tanyptera*, Diptera); **65f**, ápode, acéfala (*Musca*, Diptera). Fonte: Chapman (1998).

em ambiente externo e é a larva do primeiro ínstar que procura o hospedeiro. No segundo, a fêmea realiza a postura sobre ou diretamente no interior do hospedeiro.

No primeiro tipo (Fig. 2.66a–c), a larva de primeiro ínstar tem olhos e pernas, o que lhe permite detectar o hospedeiro e aproximar-se dele. No interior do hospedeiro, as pernas são descartadas na primeira muda e surgem projeções do corpo que aumentam sua superfície de absorção. Essa variação da heteromorfose ocorre em certas famílias de Neuroptera, Coleoptera, Strepsiptera (todas as famílias), Diptera, Hymenoptera e Lepidoptera. O outro tipo ocorre em formas endoparasitas de Diptera e Hymenoptera também como surgimentos independentes. A

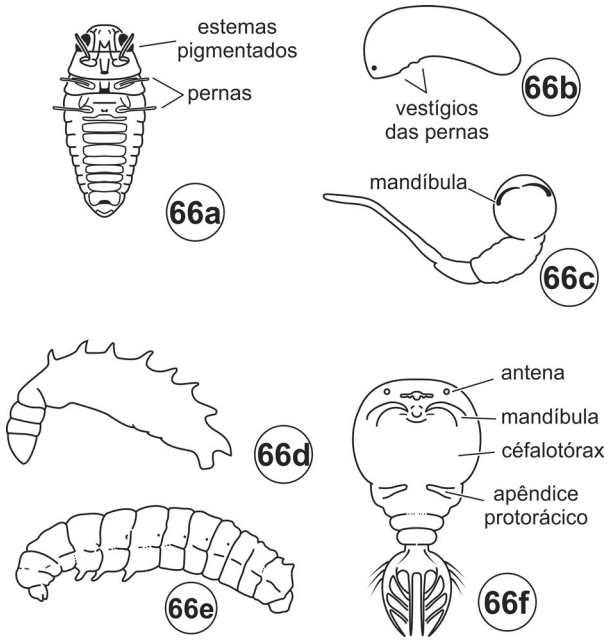


Figura 2.66. Heteromorfose. **66a–c**, estágios larvais de *Corioxenos* (Strepsiptera); **66a**, larva I (triungulin); **66b**, larva II; **66c**, larva VII; **66d**, primeiro estágio larval de *Helorimorpha* (Hymenoptera); **66e**, último ínstar de *Helorimorpha*; **66f**, larva I de *Platygaster* (Hymenoptera). Fonte: Chapman (1998).

morfologia dessas larvas é extremamente modificada e, em alguns ínstares, a segmentação do corpo pode desaparecer. Em certas ordens, a perda da segmentação não é completa e a larva tem um cefalotórax (Fig. 2.66d–f).

Nas modalidades extremas do desenvolvimento heteromórfico, os imaturos algumas vezes exibem formas muito divergentes da morfologia usual de insetos.

14.3. Metamorfose

Insetos hemimetábolos. Ao longo de todo o desenvolvimento pós-embrionário, diversos processos ocorrem progressivamente, como o crescimento das asas, a esclerosação dos tergos dos segmentos e o desenvolvimento da genitália externa. As asas crescem por mitoses que ocorrem a cada muda nas células dos **brotos alares**. Os brotos alares encontram-se nos tergos dos segmentos meso e metatorácicos ainda na ninfa de primeiro ínstar. Apesar do crescimento contínuo, a região membranosa das asas e os escleritos acessórios (para o voo) surgem apenas na última muda. A esclerosação dos segmentos depende da atividade das células do epitélio integumentar, bem como de modificações do metabolismo que permitem a síntese e deposição de substâncias responsáveis pelo endurecimento da cutícula. O desenvolvimento da genitália externa dá-se graças a transformações dos segmentos terminais do abdômen (Fig. 2.67a–e), mas sua forma final surge somente na imago.

A metamorfose não ocorre apenas nas estruturas do exoesqueleto. Apesar de a musculatura do voo ter, desde o estágio larval, a disposição final, característica do adulto, seu desenvolvimento continua até a última muda. Em ninfas de libélulas e de gafanhotos, a musculatura do voo não é funcional e não mostra estriações. Por outro lado, determinados músculos necessários para as mudas larvais desaparecem no adulto. O sistema nervoso mostra, igualmente, sinais de reorganização. Os neurônios

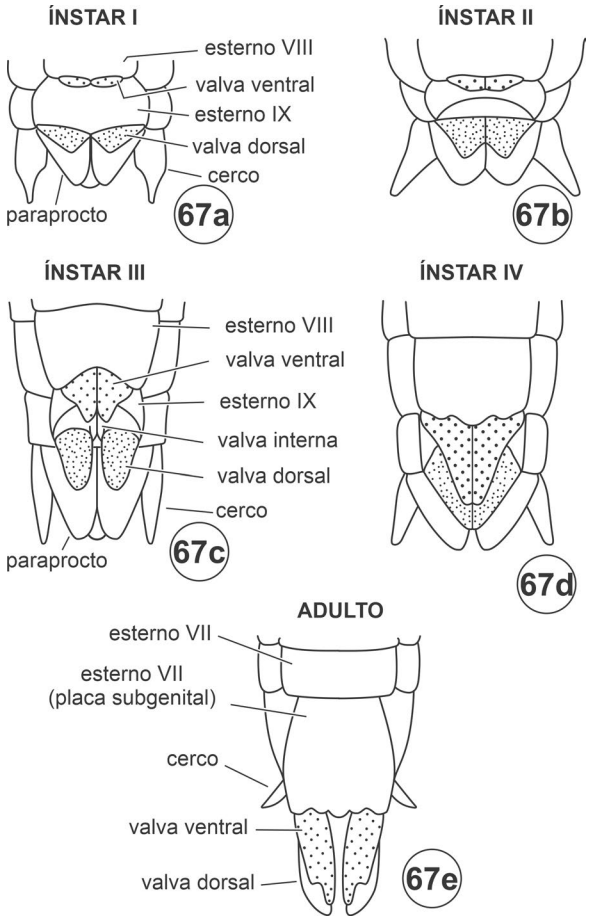


Figura 2.67. Desenvolvimento pós-embrionário da genitália externa de um gafanhoto. **67a**, ínstar I; **67b**, ínstar II; **67c**, ínstar III; **67d**, ínstar IV; **67e**, adulto. Fonte: Chapman (1998).

presentes nos músculos histolisados degeneram. O padrão de arborizações dos neurônios sensoriais modifica-se e novas conexões são estabelecidas após o surgimento dos sensores do adulto.

Insetos holometábolos. A existência da pupa, uma forma quase sempre imóvel, é o que permite a radical e súbita mudança de forma dos holometábolos. O grau de modificação depende de quanto a larva se assemelha ao adulto. Nas larvas de Neuroptera e de Coleoptera, que possuem estruturas semelhantes àquelas da forma adulta, a reconstrução é limitada. Os Lepidoptera e os Diptera, em que os tecidos da larva são quase que totalmente histolisados e fagocitados, dependem da existência de uma fase imóvel durante a qual a reconstrução acontece.

Pupa. Pode-se dizer que a pupa é o estágio mais vulnerável do ciclo de vida de um inseto. Por não dispor de tecidos e estrutura que proporcionem algum movimento, a pupa de grande parte dos insetos é protegida por um **casulo**. O componente básico e mais comum do casulo é uma secreção, geralmente seda, produzida por glândulas exócrinas. A seda serve como molde, que pode auxiliar a cimentar outros componentes, como partículas do solo, fragmentos vegetais, ou mesmo, o casulo pode ser produzido somente com seda, como acontece nos Siphonaptera, Trichoptera, Bombycoidea (Lepidoptera) e Hymenoptera.

O casulo também pode ser endurecido por substâncias, como certos compostos fenólicos ou oxalato de cálcio, produzidos pelo próprio inseto. Essas substâncias são, na sua grande maioria, liberadas pelos tubos de Malpighi e excretadas pelo ânus. Nos Diptera, a estrutura protetora é o **pupário**, resultado da esclerosação da cutícula do último ínstar larval. Depois da apólise, a cabeça e seus apêndices, asas e pernas são evertidos, ou seja, eles saem da cavidade do corpo, onde são formados, e assumem a posição externa que ocupam no inseto adulto. A cutícula da pupa é formada por baixo da cutícula da larva no momento da eversão dos apêndices. A cutícula externa torna-se impregnada por agentes endurecedores, formando o pupário. A pupa permanece no seu interior até a maturação do adulto, que, no momento da emergência, quebra ambas as cutículas, a pupal e a larval.

Pupas sem proteção externa são raras, mas, em Nymphalidae e Pieridae (Lepidoptera), a pupa fica suspensa por um coxim de seda. Elas são homocrômicas, enquanto as pupas protegidas em pupários ou casulos têm coloração muito pálida.

As estruturas do adulto são formadas no interior da larva de último ínstar e são evertidas durante a muda larva-pupa. A classificação de formas pupais é feita de acordo com a situação dos apêndices locomotores e bucais em cada um dos grupos:

exarada - condição em que os apêndices ficam livres (Figs 2.68a, b);

obtecta - o corpo é mais esclerosado que as pupas exaradas e os apêndices ficam colados a seu corpo por uma secreção liberada durante a muda larva-pupa (Figs 2.68g-j);

déctica - condição de pupas exaradas, cujas mandíbulas são móveis - os músculos mandibulares da imago encaixam-se perfeitamente nos apódemas e podem movimentar as mandíbulas (Figs 2.68a, b);

adéctica - condição alternativa à anterior, com as mandíbulas imóveis (Figs 2.68c–f).

Produção das estruturas do adulto. Todas as estruturas do adulto estão presentes no interior da larva, "escondidas" na forma de **células imaginais**. Cedo no desenvolvimento do embrião, essas células segregam-se e não participam da formação das estruturas da larva, nem desempenham qualquer função durante a vida larval; elas apenas se dividem. No entanto, quando se instala o processo metamórfico e a grande maioria dos tecidos larvais desaparece, são essas células que dão origem a toda organização do inseto adulto.

As células imaginais podem agrupar-se em cavidades localizadas em posições específicas no corpo da larva. Esse é o caso das células denominadas **histoblastos**, que originam a epiderme do adulto. Outra forma de distribuição é adotada pelas células imaginais que se diferenciam em órgãos do adulto, como as glândulas salivares e o ventrículo. Essas células não ocupam cavidades, mas ficam integradas no órgão da larva correspondente àquele do adulto.

Outro tipo de células imaginais reúne-se em estruturas anatomicamente definidas, os **discos imaginais**, que ficam alojados em nichos específicos abaixo da epiderme da larva, as **cavidades peripodiais**. Cada disco é envolto por uma lâmina basal externa, a **membrana peripodial**, em que se apoia um epitélio. À medida que o disco cresce, o apêndice do adulto que está sendo formado começa a dobrar-se no interior do disco. O crescimento prossegue até que a estrutura geral do apêndice em formação esteja

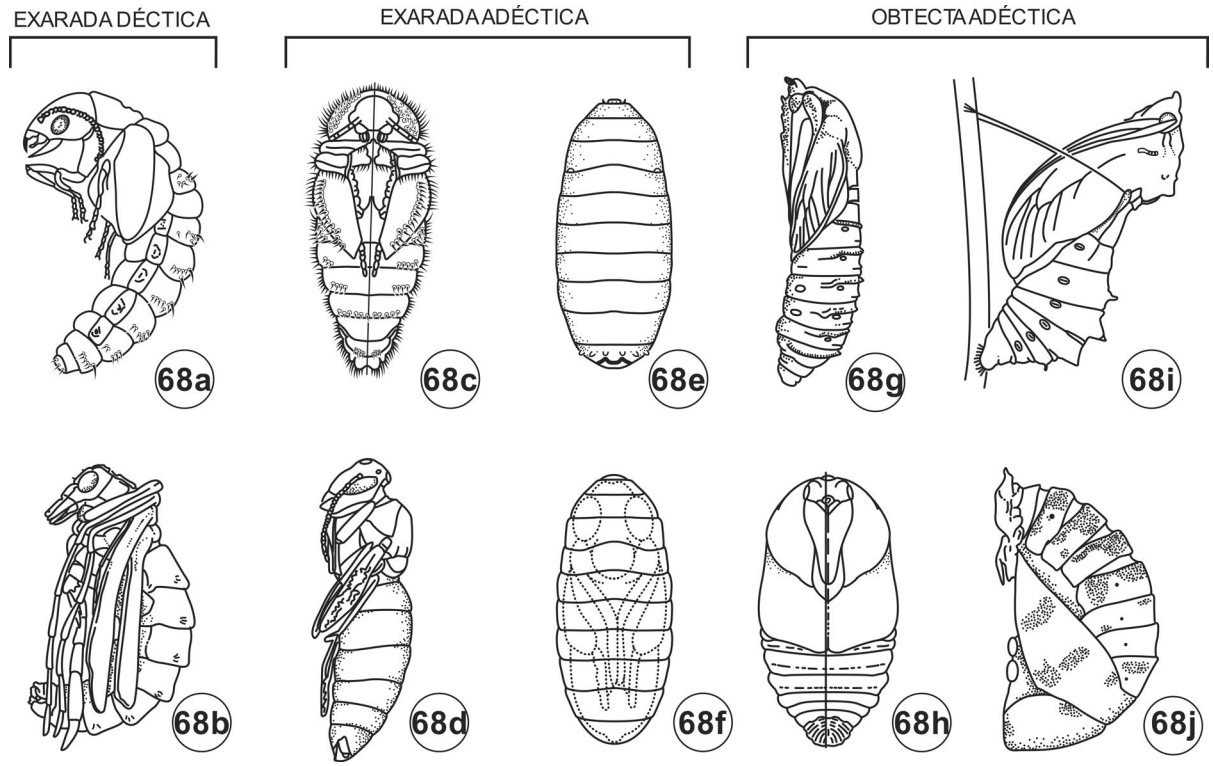


Figura 2.68. Tipos de formas pupais. **68a–b**, exarada déctica; **68a**, Megaloptera, Sialidae; **68b**, Mecoptera, Bittacidae; **68c–f**, exarada adéctica; **68c**, Coleoptera, Dermestidae; **68d**, Hymenoptera, Vespidae; **68e–f**, Diptera: Calliphoridae (traço pontilhado indica a pupa mantida no interior do pupário); **68g–j**, obtecta adéctica; **68g–i**, Lepidoptera; **68g**, Cossidae; **68h**, Saturniidae; **68i**, Papilionidae; **68j**, Coleoptera, Coccinellidae. Fonte: Gullan & Cranston (2005).

estabelecida. Nesse momento, ocorre a eversão da estrutura, que se projeta para fora da superfície do corpo da pupa.

Os discos imaginais ocorrem em número e em locais definidos (Fig. 2.69a). No entanto, cada um deles aparece em um momento diferente da vida embrionária ou larval. Existem grandes variações da ocorrência e da forma de desenvolvimento dos discos entre ordens. Eles têm origem ectodérmica e ainda não se sabe quando e como células mesodérmicas surgem em seu interior.

Durante a fase de multiplicação celular, cada disco adquire sua morfologia típica. Na empupação, o apêndice formado é evertido e a membrana peripodial passa a constituir parte da parede do corpo do inseto. Pode-se dizer, então, que o corpo do adulto é um mosaico formado pela contribuição específica de cada disco. A eversão dos discos imaginais é desencadeada por estímulos hormonais, principalmente de 20–hidroxiecdisona, via hemolinfa, mas a metamorfose só é iniciada quando as divisões celulares no interior do disco cessam. Aparentemente, a "competência" para a metamorfose está associada ao número de divisões que as células do disco sofreram.

Estruturas epidérmicas. Quando as diferenças estruturais entre larva e adulto são muito grandes, os tecidos do adulto desenvolvem-se a partir de um disco imaginal. Em geral, há um disco para cada apêndice (Fig. 2.69a, b), mas pode acontecer que duas estruturas tenham origem no mesmo disco, como é o caso do disco imaginal olho-antena dos dípteros.

Durante o desenvolvimento, as células de cada disco imaginal tornam-se programadas para sua expressão fenotípica no adulto. Em um procedimento experimental, as células de um disco foram transferidas para outro e, mesmo em outra situação e posição, elas originaram as estruturas programadas originalmente. A mesma determinação acontece com estruturas dentro do um apêndice, como por exemplo, a determinação das faces ventral e dorsal da asa, ou a posição de um determinado artículo antenal.

Quanto à epiderme, todas as células do integumento da larva são substituídas gradualmente por aquelas da imago. Na cabeça e no tórax, a epiderme é formada pelo crescimento das periferias dos discos imaginais e, no abdômen, pela ação dos histoblastos. As células larvais são empurradas para a hemocele, onde são fagocitadas.

Músculos. Como a forma de locomoção do adulto é completamente diferente daquela da larva, o sistema muscular sofre muitas modificações durante a metamorfose. Ainda assim, há alguns músculos da larva que permanecem no adulto quase sem modificações. Esse é o caso da musculatura longitudinal do abdômen de algumas moscas. Os músculos já estão na larva, mas não são funcionais. Durante a metamorfose, suas fibras crescem em número e em tamanho para produzir o número definitivo de miofibrilas do adulto.

Outros músculos larvais são reconstruídos na imago. Na célula muscular da larva ocorrem dois tipos de núcleo: um que é funcional para a célula em que se encontra e outro, dormente, que fica disperso no citoplasma da fibra muscular. Na metamorfose, os núcleos dormentes tornam-se ativos, dividem-se e associam-se com porções de citoplasma, formando **miócitos**, que se diferenciam em miofibrilas. Outro processo de transformação

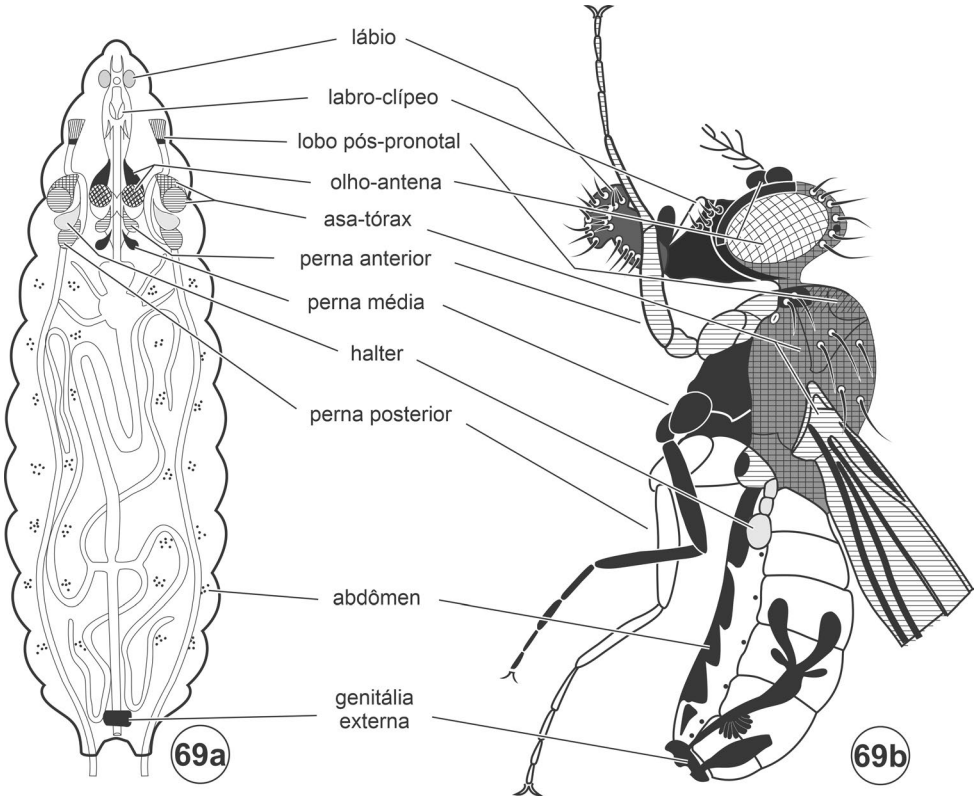


Figura 2.69. Representação esquemática da organização da larva e da localização dos diferentes discos imaginais. Fonte: Ursprung & Nöthiger (1972).

de músculos larvais consiste na invasão do músculo da larva por mioblastos gerados fora dele. Nos dois processos, a base da construção do músculo do adulto é o músculo da larva, que determina o tamanho e a forma do novo músculo. Os músculos longitudinais do voo da maior parte dos holometábolos são formados dessa forma.

Em outro extremo, encontra-se o processo em que determinados músculos larvais são totalmente histolisados e não são substituídos. Isso acontece com a maioria dos músculos larvais, mas não simultaneamente em todos eles, porque alguns músculos da larva têm função específica durante o desenvolvimento da pupa ou na emergência do adulto e são destruídos mais tarde.

Determinados músculos que não estão presentes na larva são formados por mioblastos que se encontram livres na hemolinfa. Eles se agregam para formar as fibras musculares multinucleadas. Em geral, nesses casos, o novo músculo associa-se a um neurônio motor, que controla a taxa de proliferação dos mioblastos.

Sistema nervoso. O sistema nervoso central é bastante modificado durante a metamorfose. O cérebro cresce devido ao desenvolvimento de determinadas áreas, principalmente dos lobos antenais e dos lobos ópticos. Com grandes variações nas diversas ordens, os gânglios do cordão ventral associam-se ou fundem-se, o que causa um encurtamento dos conectivos entre os gânglios (Figs 2.70a, b).

Neuroblastos são células indiferenciadas que se dividem e dão origem a novos neurônios. Neuroblastos do embrião permanecem indiferenciados durante toda a vida larval, mas começam a dividir-se já na larva. Eles são responsáveis pela reconstituição do sistema nervoso e pelo estabelecimento das características das estruturas nervosas do adulto.

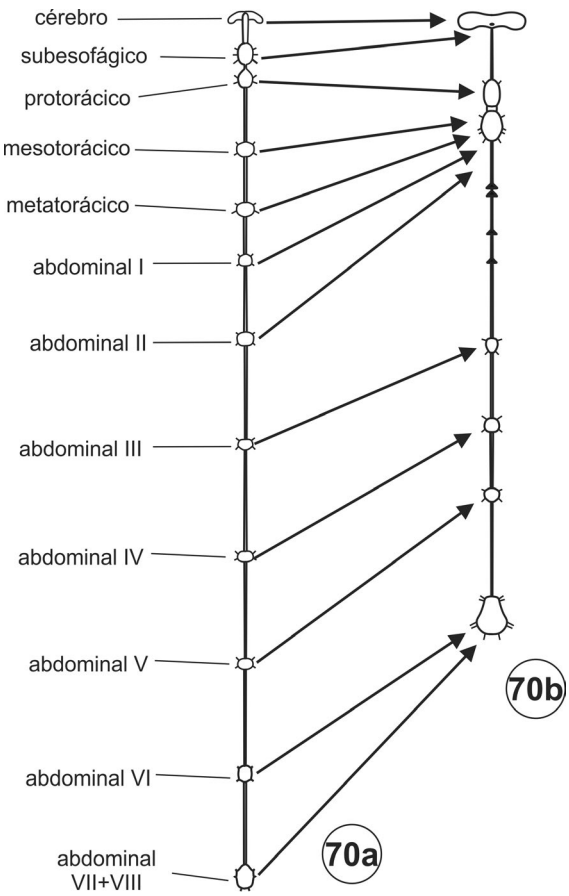


Figura 2.70. Metamorfose do sistema nervoso central de um gafanhoto. **70a**, ninfa; **70b**, adulto, cérebro e cordão nervoso ventral com a fusão de gânglios. Fonte: Chapman (1998).

O sistema sensorial também é inteiramente transformado durante a metamorfose. Olhos e antenas são estruturas novas e, além deles, sensores novos surgem em todos os apêndices. Exceções ocorrem em alguns Lepidoptera nos quais certos mecanorreceptores da larva permanecem até a pupa e proprioceptores são mantidos até o adulto.

Canal alimentar. Grandes diferenças entre as dietas da larva e do adulto da mesma espécie implicam extensas transformações do canal alimentar durante a metamorfose. Nos Coleoptera, a reconstrução do estomodeo e do proctodeo é devida exclusivamente à reativação de células da larva, sem que haja histólise das estruturas existentes. Já nos Lepidoptera e nos Diptera, existem anéis imaginais nas regiões terminais do estomodeo e do proctodeo que originam estruturas completamente novas, sendo as células larvais destruídas na cavidade do corpo. Do ponto de vista anatômico, também a reestruturação é radical. Nas larvas de Lepidoptera, o canal alimentar é um tubo simples, do qual o mesêntero é o componente mais longo (Fig. 2.71a). Após a metamorfose, surgem estruturas, como o papo e o saco retal (Fig. 2.71b), e as proporções entre as regiões são mudadas completamente.

O mesêntero é completamente renovado em todos os holometábolos. As novas células não são provenientes de tecidos imaginais, mas das células regenerativas, indiferenciadas, que ficam na base do epitélio do ventrículo da larva. Em alguns grupos, o processo acontece durante a metamorfose e, novamente, na muda imaginal. As células do epitélio larval e, se for o caso, também do pupal, são descartadas no lúmen do ventrículo, onde são quebradas. O epitélio do ventrículo da pupa digere os fragmentos celulares, que são assimilados e as substâncias reutilizadas durante o processo de restabelecimento do novo epitélio.

Tubos de Malpighi. Em algumas ordens, os tubos de Malpighi da larva não sofrem alterações durante a metamorfose e passam diretamente para o adulto. Às vezes, a reconstrução é parcial, como ocorre nos Lepidoptera. Eles têm um arranjo criptonefrídico dos tubos de Malpighi e quando as paredes do reto são histolisadas, as porções distais dos tubos também são degradadas. Nesses casos, as regiões proximais permanecem intactas e, a partir delas, são reconstituídos os tubos do adulto. Em Coleoptera e Hymenoptera, os tubos de Malpighi da larva são completamente histolisados e novas estruturas têm origem a partir de conjuntos de células imaginais localizadas na região proximal do proctodeo.

Corpo gorduroso. O corpo gorduroso dos Diptera e dos Lepidoptera é o que foi mais bem estudado. Nessas ordens, as fitas de corpo gorduroso desagregam-se e as células ficam soltas na hemolinfa. São os hemócitos, os agentes que provocam a dissolução das membranas que sustentam a estrutura geral do corpo gorduroso. As células são quebradas na hemolinfa durante a muda larva-pupa. Nos Diptera, o corpo gorduroso do adulto tem origem a partir do núcleo mesenquimatoso dos discos imaginais. Nos Lepidoptera, o corpo gorduroso perivisceral da larva incorpora e armazena os componentes protéicos provenientes da histólise do corpo gorduroso periférico da larva. Em seguida, suas células reorganizam-se para formar o corpo gorduroso do adulto.

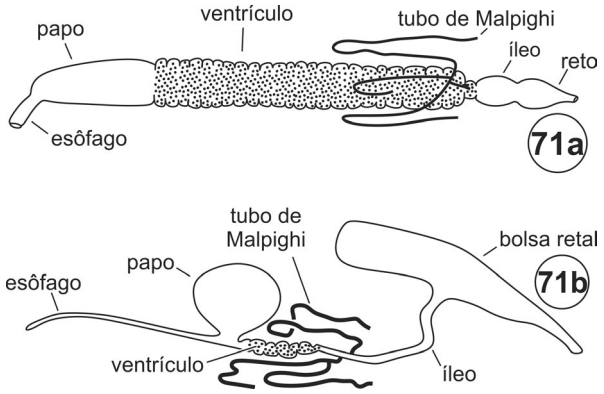


Figura 2.71. Metamorfose do canal alimentar de um lepidóptero. **71a**, larva; **71b**, adulto. Fonte: Chapman (1998).

Sistema traqueal. As mudanças que ocorrem no sistema traqueal são bastante sutis. O desenvolvimento das estruturas do adulto, especialmente das asas e da musculatura do voo, é o fator que provoca o maior número de modificações. Estas consistem especialmente no desenvolvimento de novos ramos, que crescem até as estruturas em formação. Também no caso do sistema traqueal, algumas traqueias e traquéolas da larva são completamente eliminadas.

Componentes traqueais específicos do adulto surgem a partir de **traqueoblastos**, que se encontram em diversos pontos do corpo da pupa. Os ramos recém-formados são preenchidos por fluidos, que são substituídos por ar apenas algumas horas antes da emergência e, em alguns deles, após a emergência do adulto. A chegada de ar às traqueias do adulto indica a ocorrência de um aumento do consumo de oxigênio, em parte associado a um aumento da atividade metabólica e, em parte, à retomada da atividade locomotora após a empupação.

Referências bibliográficas

Livros de texto

Brusca, R.C. & G.J. Brusca. 1990. **Invertebrates**. Massachusetts, Sinauer & Associates, Inc., 922 pp.

Chapman, R.F. 2013. **The Insects: Structure and Function**. S.J. Simpson & A.E. Douglas (eds), Cambridge University Press, 5a. edição,740 pp.

Gullan, P.J. & P.S. Cranston 2005. **The Insects: an Outline of Entomology**. 3a. edição. Londres, Blackwell Publishing Ltd., 505 pp.

Imms, A.D. 1964. **A General Textbook of Entomology**. 9a. edição (revista por O.W. Richards & R.G. Davies). Londres, Methuen & Co. Ltd., 886 pp.

Kerkut, G.A. & L.I. Gilbert (eds) 1985. **Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology.** Oxford, Pergamon Press Inc., 13 vols.

Snodgrass, R.E. 1935. **Principles of Insect Morphology.** New York, McGraw-Hill Book Co., 667 pp.

Wigglesworth, V.B. 1965. **The Principles of Insect Physiology**. Londres, Methuen & Co. Ltd., 741 pp.

Integumento

Andersen, S.O. 1979. Biochemistry of insect cuticle. **Annual Review of Entomology** 24: 29–61.

Hopkins, T.L. & K.J. Kramer 1992. Insect cuticle sclerotization. **Annual Review of Entomology** 37: 273–302.

Locke, M. 1991. Insect epidermal cells. pp. 1–32. *In*: K. Binnington & A. Retnakaran (eds). **Physiology of the Insect Epidermis**. Melbourne, CSIRO, 344 pp.

Moussian, B. 2010. Recent advances in understanding mechanisms of insect cuticle differentiation. **Insect biochemistry and molecular biology** 40(5): 363–375.

Neville, A.C.; M.G. Thomas & B. Zelazny 1969. Pore canal shape related to molecular architecture of arthropod cuticle. **Tissue and Cell** 1: 183–200.

Richards, A.G. & P.A. Richards 1979. The cuticular protuberances of insects. **International Journal of Insect Morphologyand Embryology** 8(3–4): 143–157.

Sistema Nervoso

Burrows, M. 1996. **The Neurobiology of an Insect Brain**. Oxford, Oxford University Press, 704 pp.

Horridge, G.A. 1965. The Arthropoda: General anatomy, pp. 801–964. *In*: T.H. Bullock & G.A. Horridge (eds). **Structure and Function of the Nervous System of Invertebrates.** San Francisco, Freeman Publ., 2 vols.

Smith, D.S. & J.E. Treherne 1963. Functional aspects of the organisation of the insect nervous system. **Advances in Insect Physiology** 1: 401–484.

Strausfeld, N.J. 2012. **Arthropod Brains**. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, 830 pp.

Órgãos dos Sentidos

Chapman, R.F. 1995. Chemosensory regulation of feeding, pp. 101–136. *In*: R.F. Chapman & G. de Boer (eds). **Regulatory Mechanisms in Insect Feeding**. New York, Chapman & Hall.

Steinbrecht, R.A. 1997. Pore structures in insect olfactory sensilla: A review of data and concepts. **International Journal of Insect Morphology and Embryology** 26(3–4): 229–245.

Gilbert, C. 1994. Form and function of stemmata in larvae of holometabolous insects. **Annual Review of Entomology** 39: 323–349.

Horridge, G.A. 1965. The Arthropoda: Receptors other than eyes, pp. 1005–1062. *In*: T.H. Bullock & G.A. Horridge. **Structure and Function of the Nervous System of Invertebrates.** San Francisco, Freeman Publ., 2 vols.

Land, M.F. 1989. Variations in the structure and design of compound eyes. pp. 90–111. *In*: D.G. Stavenga & R.D. Hardie (eds). **Facets of Vision**, Berlin, Springer Verlag, 454 pp.

Zacharuk, R.Y. & V.D. Shields 1991. Sensilla of immature insects. **Annual Review of Entomology** 36: 331–354.

Sistema Endócrino

Nijhout, H.F. 1994. **Insect Hormones**. Princeton, Princeton Univ. Press., 267 pp.

Riddiford, L.M. 1994. Cellular and molecular actions of juvenile hormone. I. General considerations and premetamorphic actions. **Advances in Insect Physiology** 24: 213–274.

Stay, B.; S.S. Tobe & W.G. Bendena 1994. Allatostatins: identification, primary structures, functions and distribution. **Advances in Insect Physiology** 25: 267–337.

Zitnan, D.; I. Sauman & F. Sehnal 1993. Peptidergic innervation and endocrine cells of midgut. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology** 22: 113–132.

Glândulas Exócrinas e Feromônios

Ali, D.W. 1997. The aminergic and peptidergic innervation of insect salivary glands. **Journal of Experimental Biology** 200: 1941–1949.

Noirot, C. & A. Quennedey 1974. Fine structure of insect epidermal glands. **Annual Review of Entomology** 19: 61–80.

Percy-Cunningham, J.E. & J.A. MacDonald 1987. Biology and ultrastructure of sex-pheromone-producing glands, pp. 27–75. *In*: G.D. Prestwich & G.J. Blomquist (eds). **Pheromone Biochemistry**. Orlando, Academic Press., 565 pp.

Raina, A.K.; J.C. Davis & E. A. Stadelbacher 1993. Neuroendocrine control of sex pheromone biosynthesis in Lepidoptera. **Annual Review of Entomology** 38: 329–349.

Canal Alimentar

Billingsley, P.E. 1990. The midgut ultrastructure of hematophagous insects. **Annual Review of Entomology** 35: 219–248

Lehane, M.J. 1997. Peritrophic matrix structure and formation. **Annual Review of Entomology** 42: 525–550.

Martoja, R. & C. Ballan-Dufrançais 1984. The ultrastructure of the digestive and excretory systems, pp. 199–268. *In*: R.C. King & H. Akai (eds). **Insect Ultrastructure.** New York, Plenum Press., vol. 2.

Terra, W.R. 1990. Evolution of digestive systems of insects. **Annual Review of Entomology** 35: 181–200.

Corpo Gorduroso

Haunerland, N.H. & P.D. Shirk 1995. Regional and functional differentiation in the insect fat body. **Annual Review of Entomology** 40: 121–145.

Locke, M. 1984. The structure and development of the vacuolar system in the fat body of insects, pp. 151–197. *In*: R.C. King & H. Akai (eds). **Insect Ultrastructure.** New York, Plenum Press., 2 vols.

Oliveira, V.T.P.de & C.C. Landim 2003. Morphology and function of insect fat body cells: a review. **Biociências** 11: 195–205.

Sistema Traqueal

Hadley, N.F. 1994. Ventilatory patterns and respiratory transpiration in adult terrestrial insects. **Physiological Zoology** 67*:* 175–189.

Hinton, H.E. 1968. Spiracular gills. **Advances in Insect Physiology** 4: 65–162.

Whitten, J.M. 1972. Comparative anatomy of the tracheal system. **Annual Review of Entomology** 17: 373–402.

Wigglesworth, V.B. 1954. Growth and regeneration of the tracheal system of an insect. **Quarterly Journal of Microscopical Science** 95: 115–137.

Sistema Circulatório

Gupta, A.P. (ed.). 1979. **Insect hemocytes: development, forms, functions and techniques.** Cambridge, Cambridge University Press., 614 pp.

Jones, J.C. 1967. **The Circulatory System of Insects**. Springfield, C.C. Thomas, 255 pp.

Krenn, H.W. & G. Pass 1994. Morphological diversity and phylogenetic analysis of wing circulatory organs in insects, part I: Non-Holometabola. **Zoology** 98: 7–22.

Krenn, H.W. & G. Pass 1995. Morphological diversity and phylogenetic analysis of wing circulatory organs in insects, part II: Holometabola. **Zoology** 98: 147–164.

Richards, A.G. 1963. The ventral diaphragm of insects. **Journal of Morphology** 113: 17–47.

Sistema Excretor

Beyenbach, K.W.; H. Skaer & J.A.T. Dow 2010. The developmental, molecular, and transport biology of Malpighian tubules. **Annual Review of Entomology** 55: 351–374.

Maddrell, S.H.P. & B.O.C. Gardiner 1976. Excretion of alkaloids by Malpighian tubules of insects. **Journal of Experimental Biology** 156: 557–566.

Nobel-Nesbitt, J. 1991. Cuticular permeability and its control pp. 252–283. *In*: K. Binnington & A. Retnakaran (eds). **Physiology of the Insect Epidermis**. Melbourne, CSIRO, 344 pp.

Phillips, J. E.; J. Hanrahan; M. Chamberlin & B. Thomson 1986. Mechanisms and control of reabsorption in insect hindgut. **Advances in Insect Physiology** 19: 329–422.

Shaw, J. & R.H. Stobbart 1963. Osmotic and ionic regulation in insects. **Advances in Insect Physiology** 1: 315–399.

Sistema Reprodutor

Büning, J. 1994. **The Insect Ovary: Ultrastructure, Previtellogenic Growth and Evolution.** London, Chapman & Hall, 416 pp.

Chen, P.S. 1984. The functional morphology and biochemistry of insect male accessory glands and their secretions. **Annual Review of Entomology** 29: 233–255.

Dallai, R. & B. Afzelius 1993. Development of the accessory tubules of insect sperm flagella. **Journal of Submicroscopic Cytology and Pathology** 25: 494–504.

Engelmann, F. 1970. **The Physiology of Insect Reproduction**. Oxford, Pergamon Press., 307 pp.

Happ, G.M. 1992. Maturation of the male reproductive system and its endocrine regulation. **Annual Review of Entomology** 37: 303–320.

Hinton, H.E. 1981. **Biology of Insect Eggs**. vol. 1. Oxford, Pergamon Press, 474 pp.

Scudder, G.G.E. 1961. The comparative morphology of the insect ovipositor. **Transactions of the Royal Entomological Society** 113: 25–40.

Tuxen, S.L. 1956. **Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects**. Copenhagen, Monksgaard, 283 pp.

Embriologia

Counce, S.J. & C.H. Waddington (eds) 1972. **Developmental Systems: Insects**. New York, Academic Press., 304 pp.

Doe, C.Q. & C.S. Goodman 1985. Early events in insect neurogenesis. I. Development and segmental differences in the pattern of neuronal precursor cells. **Developmental Biology** 111: 193–205.

Haget, A. 1977. L'embryologie des insects, pp. 1–387. *In*: P.-P. Grassé (ed.). **Traité de Zoologie** vol. 8, parte 5B. Paris,: Masson et Cie.

Johannsen, O.A. & F.H. Butt 1941. **Embryology of Insect and Myriapods**. New York, McGraw-Hill, 462 pp.

Desenvolvimento Pós-Embrionário

Beira, J.V. & R. Paro 2016. The legacy of *Drosophila* imaginal discs. **Chromosoma** 125(4): 573–592.

Chen, S.H. 1946. Evolution of the insect larva. **Transactions of the Royal Entomological Society, London A** 32: 35–39.

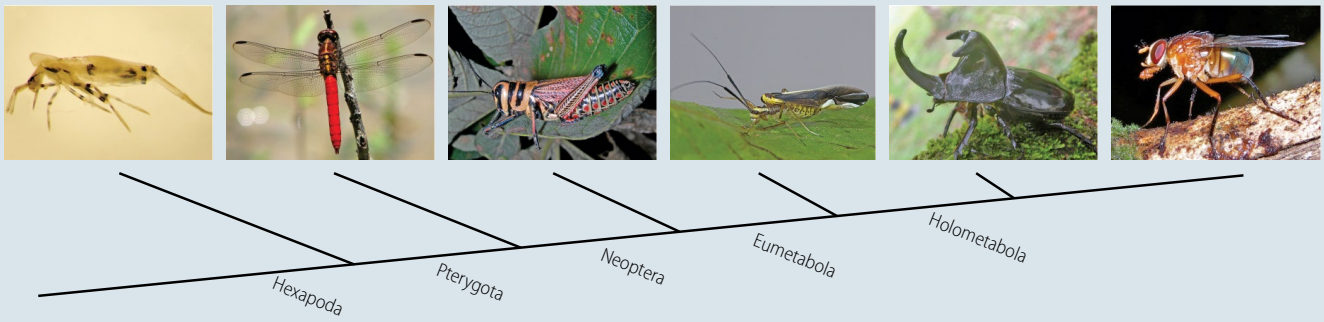
Cole, B.J. 1980. Growth ratios in holometabolous and hemimetabolous insects. **Annals of the Entomological Society of America** 73: 489–491.

Hinton, H.E. 1963. The origin and function of the pupal stage. **Proceedings of the Royal Entomological Society, London A** 38: 77–85.

Ursprung, H. & R. Nöthiger (eds) 1972. **The Biology of Imaginal Discs**. New York, Springer Verlag., 172 pp.

sta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 3
FILOGENIA E CLASSIFICAÇÃO



Sergio Antonio Vanin† (*in memorian*)

Silvio Shigueo Nihei USP, Instituto de Biociências, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0002-6887-6282

Pedro G. B. Souza-Dias Museu Nacional, UFRJ, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0002-7130-1324

Os insetos, também denominados de hexápodes por alguns autores, constituem o clado do reino animal com maior riqueza de espécies. Em geral, Hexapoda é o nome do táxon mais abrangente, que inclui todos os artrópodes providos de três pares de pernas, incluindo os representantes entognatos (com peças bucais internas), como colêmbolos, proturos e dipluros. Enquanto o nome Insecta atualmente é reservado para o clado dos insetos ectognatos (com peças bucais externas), compreendendo os membros primariamente sem asas, como as lepismas, e todos os insetos alados ou secundariamente desprovidos de asas (Pterygota). O termo inseto, no entanto, muitas vezes é aplicado para designar todos os membros do táxon Hexapoda, ao qual geralmente é associada a categoria taxonômica de superclasse.

Os insetos são artrópodes que possuem uma divisão do corpo (ou tagmose) em cabeça, tórax e abdômen. Essa tagmose é bastante regular e homogênea nos diferentes grupos de insetos. Apesar dessa aparente uniformidade, há uma enorme diversidade estrutural, fisiológica, ecológica e comportamental dentre os insetos, adaptados para habitar principalmente ambientes terrestres. Muitas das características adaptativas para a vida terrestre, como a respiração traqueal, são compartilhadas com os miriápodes. Por outro lado, existe grande número de linhagens adaptadas à vida em ambientes de água doce. Os insetos estão pouco representados, no entanto, nos ambientes marinhos, ocorrendo relativamente poucas espécies que habitam a faixa da zona entre-marés ou o nêuston próximo à costa. A excreção por túbulos de Malpighi facilita a economia hídrica, algo muito importante em animais terrestres. As excretas que sofrem elaboração nos túbulos de Malpighi são despejadas na porção final do tubo digestivo, possibilitando que a maior parte da água seja retida, antes de serem eliminadas. Outra característica conspícua dos hexápodes é a cavidade pré-oral delimitada inferiormente pelo lábio, estrutura resultante da fusão do segundo par de maxilas, uma adaptação importante para a tomada de alimento no meio terrestre.

1. Posição filogenética e monofilia de Hexapoda. Para uma adequada compreensão das relações filogenéticas de Hexapoda é necessária a contextualização para um universo taxonômico maior, incluindo a posição filogenética de Arthropoda dentre os animais protostômios e também as relações entre os grupos artrópodes. Nas duas últimas décadas, temos testemunhado muitas e impactantes mudanças no cenário filogenético de Hexapoda e de Arthropoda. Essas mudanças têm alterado significativamente nossas interpretações sobre homologias, evolução de caracteres e do hábito de vida terrestre, entre outros. Pois, para compreendermos a origem e evolução da metameria ou dos apêndices dos artrópodes é fundamental conhecermos seu grupo irmão, se anelídeos ou cicloneurálios (nematoides e grupos aparentados). Para compreendermos a evolução das asas ou do hábito de vida terrestre dos hexápodes – e as características adaptativas associadas a esse hábito como respiração traqueal e túbulos de Malpighi – é igualmente fundamental sabermos se os hexápodes são mais aparentados aos crustáceos (formando o clado Pancrustacea) ou aos miriápodes (formando o clado Tracheata).

Desde Cuvier (1812) que anelídeos e artrópodes são reunidos em um táxon denominado Articulata. Essa proximidade filogenética foi principalmente baseada na segmentação corpórea, e resultou, por exemplo, na interpretação de que a série de segmentos

Como citar: Vanin, S.A.; Nihei, S.S.; Dias, Souza-Dias, P.G.B. 2024. Cap. 3, Filogenia e classificação, pp. 57-87. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c03

e apêndices dos artrópodes seriam homólogos à série de segmentos e parapódios dos anelídeos (Scholtz 2002). A classificação de Snodgrass (1938), fundamentada na metodologia da escola de Sistemática Evolutiva, sugeriu uma proximidade entre os artrópodes, monofiléticos, e os anelídeos. Mesmo os trabalhos polêmicos de Tiegs & Manton (1958), Anderson (1973), Manton (1973, 1977), que indicariam uma possível polifilia dos artrópodes, mostraram uma proximidade entre artrópodes e anelídeos. Essa visão "mantoniana", reconhecendo três grupos distintos de artrópodes − Uniramia (incluindo lobópodes, miriápodes e insetos), Crustacea e Chelicerata −, cada qual derivado de um ancestral não-artrópode, influenciou bastante a comunidade nos anos 1970 e 1980. Entretanto, essa hipótese não obteve sustentação quando os dados foram submetidos a análises filogenéticas. As primeiras análises cladísticas corroboraram a hipótese tradicional dos artrópodes próximos aos anelídeos e constituindo o táxon Articulata (por exemplo, Ax 1987) ou Euarticulata (Nielsen 1995).

Entretanto, uma série de trabalhos do final do século XX, especialmente a partir dos anos 1980, utilizando dados morfológicos e moleculares, começou a mostrar que os Annelida estariam proximamente relacionados a outros táxons que também possuem larva trocófora, como Mollusca, Pogonophora, Sipuncula e Entoprocta, formando o grupo denominado Lophotrochozoa (por exemplo, Field *et al*. 1988; Lake 1990; Halanych *et al*. 1995). Concomitantemente, outros estudos trouxeram evidências de que os artrópodes seriam mais próximos aos "asquelmintes" ou "pseudocelomados", como Nematoda, Nematomorpha, Kynorrhyncha e Priapulida, constituindo o táxon Ecdysozoa (por exemplo, Aguinaldo *et al.* 1997; Schmidt-Rhaesa *et al.* 1998; Giribet & Ribera 2000). Ecdysozoa reúne os animais que crescem por muda (ecdise) mediada por ação hormonal, incluindo também Onychophora e Tardigrada. Atualmente, as hipóteses de Lophotrochozoa e Ecdysozoa são amplamente aceitas pela comunidade e suportadas por um acúmulo de evidências morfológicas, fisiológicas e moleculares (Telford *et al*. 2008; Kocot 2016).

Por muitos anos, foi praticamente consenso admitir uma proximidade entre hexápodes e miriápodes e reunir os dois grupos em um táxon denominado Tracheata, Atelocerata ou Antennata (Kristensen 1998). As principais sinapomorfias que sustentariam Tracheata seriam a ausência do segundo par de antenas, presença de túbulos de Malpighi e de traqueias. A primeira característica é uma perda, enquanto a homologia das outras duas são questionadas em trabalhos recentes. Os túbulos de Malpighi são estruturas comuns a miriápodes e insetos ectognatos, mas estudos comparados de ultraestrutura dessas estruturas são escassos, o que dificulta sustentar que sejam homólogas ou não (Kraus 1998). Segundo Dohle (1998) e Kraus (1998), os túbulos de Malpighi devem ter se originado diversas vezes, por convergência, em diferentes linhagens de artrópodes terrestres. Os túbulos não aparecem nos Collembola, enquanto nos Protura e Diplura estão representados por papilas existentes entre o intestino médio e o posterior. Não existe um estudo detalhado que esclareça se essas papilas são túbulos reduzidos ou se são estruturas originadas independentemente (Dohle 1998). Nos insetos entognatos, os túbulos de Malpighi abrem-se próximo à junção do intestino médio com o posterior, e não possuem o revestimento quitinoso presente no intestino posterior. Ainda existe debate sobre a origem dos túbulos, se ectodérmica, endodérmica ou até mesmo mesodérmica, esta última postulada por Seifert (1979). Estudos em drosófilas demonstraram que os túbulos representam crescimentos externos das paredes da região mais anterior do proctodeo. Suas células fazem parte do intestino posterior, no entanto, o epitélio não é revestido com uma íntima cuticular (Harbecke *et al*. 1996; Bitsch & Bitsch 2004). Nos Myriapoda, não se conhecem tais detalhes sobre a formação dos túbulos. Túbulos de Malpighi também existem em Arachnida como evaginações da parede do intestino médio e são considerados de origem endodérmica (Dohle 1998).

Traqueias são estruturas respiratórias presentes em insetos, miriápodes, aranhas, ácaros e onicóforos. Vários autores sustentam a homologia das traqueias em miriápodes e insetos (por exemplo, Wägele & Stanjek 1995). Já Klass & Kristensen (2001) apontam para uma provável homologia entre os vários sistemas traqueais, exceto em Scutigeromorpha (Chilopoda). Outros autores discordam e defendem uma origem independente desses sistemas, ressaltando diferenças relacionadas com a posição e a distribuição dos espiráculos, o padrão de ramificação dos tubos, e a existência ou não de tenídeas responsáveis pelo suporte interno das paredes (Dohle 1998; Kraus 1998). O que as traqueias de miriápodes e insetos possuem em comum é serem tubos de origem ectodérmica, com revestimento quitinoso, que possibilitam o transporte do oxigênio para os tecidos. Onicóforos, aranhas e ácaros também possuem traqueias, mas originadas independentemente.

Com o incremento dos trabalhos utilizando dados moleculares, surgiram hipóteses alternativas à proposta tradicional de considerar Myriapoda, ou algum grupo de Myriapoda, como grupo-irmão de Hexapoda. A principal delas reconhece o clado formado por crustáceos e hexápodes, denominado Pancrustacea (Zrzavý & Štys 1997) (Fig. 3.1), no qual os crustáceos seriam parafiléticos em relação a Hexapoda, ou seja, um (ou alguns) grupo(s) crustáceo(s) seriam mais aparentados a Hexapoda do que com qualquer outro crustáceo. Essa hipótese vem sendo amplamente suportada por diferentes estudos com base em um número crescente de evidências morfológicas, fisiológicas e moleculares (Field *et al*. 1988; Friedrich & Tautz 1995; Bitsch & Bitsch 1998, 2000; Strausfeld *et al*. 1998; Boore *et al*. 1998; Giribet *et al*. 2001; Nardi *et al*. 2003; Janssens 2007; Grimaldi 2010; Regier *et al*. 2010; Regier & Zwick 2011; Rota-Stabelli *et al*. 2011; Von Reumont *et al*. 2012; Burmester 2015; Giribet

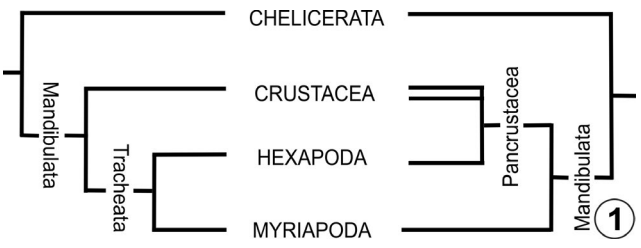


Figura 3.1. Filogenia dos representantes atuais de Arthropoda. Comparação entre duas hipóteses: lado esquerdo, proposta de Tracheata (ou Atelocerata) segundo Weygoldt (1986) e Nielsen (1995); lado direito, proposta de Pancrustacea segundo Giribet & Edgecombe (2019).

& Edgecombe 2019; e outros). Na ótima revisão de Grimaldi (2010), o autor enumera os diversos caracteres morfológicos que suportam o táxon Pancrustacea: estrutura do cérebro; axonogênese; expressão de genes da segmentação; e estrutura do omatídio. Entretanto, alguns poucos trabalhos recentes baseados em morfologia continuam a apresentar evidências a favor de Tracheata (Bitsch & Bitsch 2004; Bäcker *et al*. 2008; Wägele & Kück 2014).

Se um crescente número de estudos vêm confirmando o táxon Pancrustacea, uma questão ainda pouco esclarecida é qual seria o grupo ou grupos crustáceos mais proximamente relacionados aos Hexapoda. Grande parte dos estudos vêm apontando para dois principais candidatos a grupo irmão de Hexapoda: Branchiopoda (Field *et al*. 1988; Regier & Schutz 1997; Regier *et al*. 2005; Aleshin *et al*. 2009; Meusemann *et al*. 2010) ou Remipedia (Ertas *et al*. 2009; Regier & Zwick 2011; Von Reumont *et al*. 2012; Rota-Stabelli *et al*. 2011; Schwentner *et al*. 2017; Lozano-Fernandez *et al*. 2019). Alguns estudos têm indicado ainda outras possibilidades, como Remipedia + Cephalocarida (Regier *et al*. 2010), Malacostraca (Turbeville *et al*. 1991; Harzsch & Hafner 2006) ou Branchiopoda + Malacostraca (Friedrich & Tautz 1995).

Conquanto ainda esteja em disputa a posição filogenética e principalmente a definição do grupo-irmão de Hexapoda, sua monofilia é algo praticamente indiscutível. Passado mais de um século desde a primeira filogenia abrangente dos Hexapoda por Börner (1904; Kjer *et al*. 2016), as análises filogenéticas têm quase que completamente convergido no suporte à condição monofilética de Hexapoda, considerando as mais variadas fontes de evidência como morfologia, fisiologia, moléculas, comportamento, fósseis, entre outros (por exemplo, Börner 1904; Crampton 1938; Hennig 1953,1981; Boudreaux 1979; Kristensen 1975, 1981, 1991; Dohle 1998; Bitsch & Bitsch 1998, 2000, 2004; Wheeler *et al*. 2001a; Kjer 2004; Meusemann *et al.* 2010; Trautwein *et al*. 2012; Misof *et al*. 2014). Com relação às evidências moleculares, há um amplo e consistente suporte tanto de análises multigênicas quanto genômicas (Trautwein *et al*. 2012). Por outro lado, alguns raros estudos advogam pela não monofilia de Hexapoda, geralmente aproximando algum grupo entognato de outros crustáceos (Wheeler 1998; Giribet & Ribera 2000; Giribet *et al*. 2001; Nardi *et al*. 2001, 2003), porém esses estudos apresentam fragilidades consideráveis como reduzida amostragem taxonômica e/ou uso de poucos marcadores moleculares. O táxon Hexapoda é suportado pelos seguintes caracteres morfológicos: padrão de tagmose; fusão do segundo par de maxilas formando um lábio; perda de um endito articulado na mandíbula; três segmentos torácicos e três pares de apêndices torácicos; pernas com 6 artículos (coxa, trocanter, fêmur, tíbia, tarso e pretarso); 10-12 segmentos abdominais; perda ou redução de apêndices abdominais não-segmentados (estilos) (Kristensen 1981, 1991; Bitsch & Bitsch 2004; Grimaldi 2010).

Para um aprofundamento da história da classificação dos insetos, recomendamos a leitura de duas excelentes revisões feitas por Engel & Kristensen (2013) e Kjer *et al.* (2016).

2. Relações filogenéticas entre as ordens dos hexápodes. O cladograma da Fig. 3.2 será utilizado como ponto de referência para discussão das relações filogenéticas entre os vários subgrupos de Hexapoda, tendo sido elaborado a partir de três principais referências. A topologia apresentada por Trautwein *et al*. (2012, fig. 1) sumariza informações da literatura recente sobre relações entre os hexápodes, informando ainda a fonte de evidência para o suporte de cada um dos agrupamentos (morfologia, DNA ribossomal, DNA mitocondrial, DNA nuclear codificante e dados genômicos). Incorporamos algumas modificações à topologia de Trautwein *et al*. (2012) com base nos resultados de duas análises filogenômicas recentes: Misof *et al*. (2014) para as relações em Hexapoda em geral e Wipfler *et al*. (2019) para as relações em Polyneoptera. As principais sinapomorfias dos clados numerados na topologia da Fig. 3.2 estão listadas na Tab. 3.1. Essas sinapomorfias foram baseadas principalmente nas análises de Wheeler *et al*. (2001a, b) com 275 caracteres morfológicos e sequências de DNA ribossomal 18S e 28S, e Beutel *et al*. (2011) com uma extensa matriz de dados contendo 356 caracteres morfológicos. Caracteres morfológicos têm sido examinados e discutidos por vários autores clássicos (por exemplo, Snodgrass 1938; Hennig 1953, 1969, 1981; Kristensen 1975, 1981, 1991, 1995; Boudreaux 1979) e contemporâneos (por exemplo, Hörnschmeyer 2002; Bitsch & Bitsch 2004; Grimaldi & Engel 2005; Kukalová-Peck 2008; Meier & Lim 2009; Beutel *et al*. 2011), e tem sido empregados, de forma isolada ou combinada com dados moleculares em análises filogenéticas amplas, como as realizadas por Wheeler *et al*. (2001a).

2.1. Os ramos basais de Hexapoda: Apterygota e Pterygota versus Entognatha e Ectognatha. A classificação tradicional dos insetos em ápteros ("Aptera" ou "Apterygota") e alados (Pterygota) foi estabelecida por Aristóteles e mantida por Linnaeus (1758). Segundo o conceito lineano, os insetos apterigotos englobavam todos os insetos sem asas, inclusive as formas secundariamente ápteras, como as pulgas. Latreille (1809, 1817) reconheceu a distinção entre as duas formas de ausência de asas e erigiu o táxon "Thysanura", reunindo os insetos primitivamente sem asas. Snodgrass (1938) contestou a validade do táxon "Aptera", reconheceu a condição particular das peças bucais das ordens Diplura, Collembola e Protura, e verificou que os tisanuros e os insetos pterigotos compartilhavam a presença de um ovipositor e de um tentório posterior. Além disso, Snodgrass (1938) argumentou que a articulação entre as mandíbulas e a cápsula cefálica era distinta nos tisanuros maquiloides (atuais Archaeognatha) e nos tisanuros lepismatoides (atuais Zygentoma), e que a condição existente nesses últimos era compartilhada também pelos insetos pterigotos. A divisão dos Hexapoda em Apterygota e Pterygota também foi confrontada sob a perspectiva filogenética. Hennig (1953, 1981) realizou as primeiras análises cladísticas em Hexapoda e postulou uma relação de grupo-irmão entre Entognatha e Ectognatha (ou Insecta). A entognatia é a situação resultante do envolvimento das peças bucais, pelo menos das mandíbulas e maxilas, por dobras do tegumento oral (da cápsula cefálica), de tal forma que essas peças ficam situadas dentro de uma bolsa profunda. As principais sinapomorfias dos Entognatha (clado 2) seriam a própria entognatia e a redução de várias estruturas, em especial os túbulos de Malpighi e os olhos compostos (ausentes em Diplura e Protura, presentes nos Collembola, mas com no máximo 16 omatídios esparsos de cada lado da cabeça) (Hennig 1981; Kristensen 1991, 1998). Várias sinapomorfias sustentam a

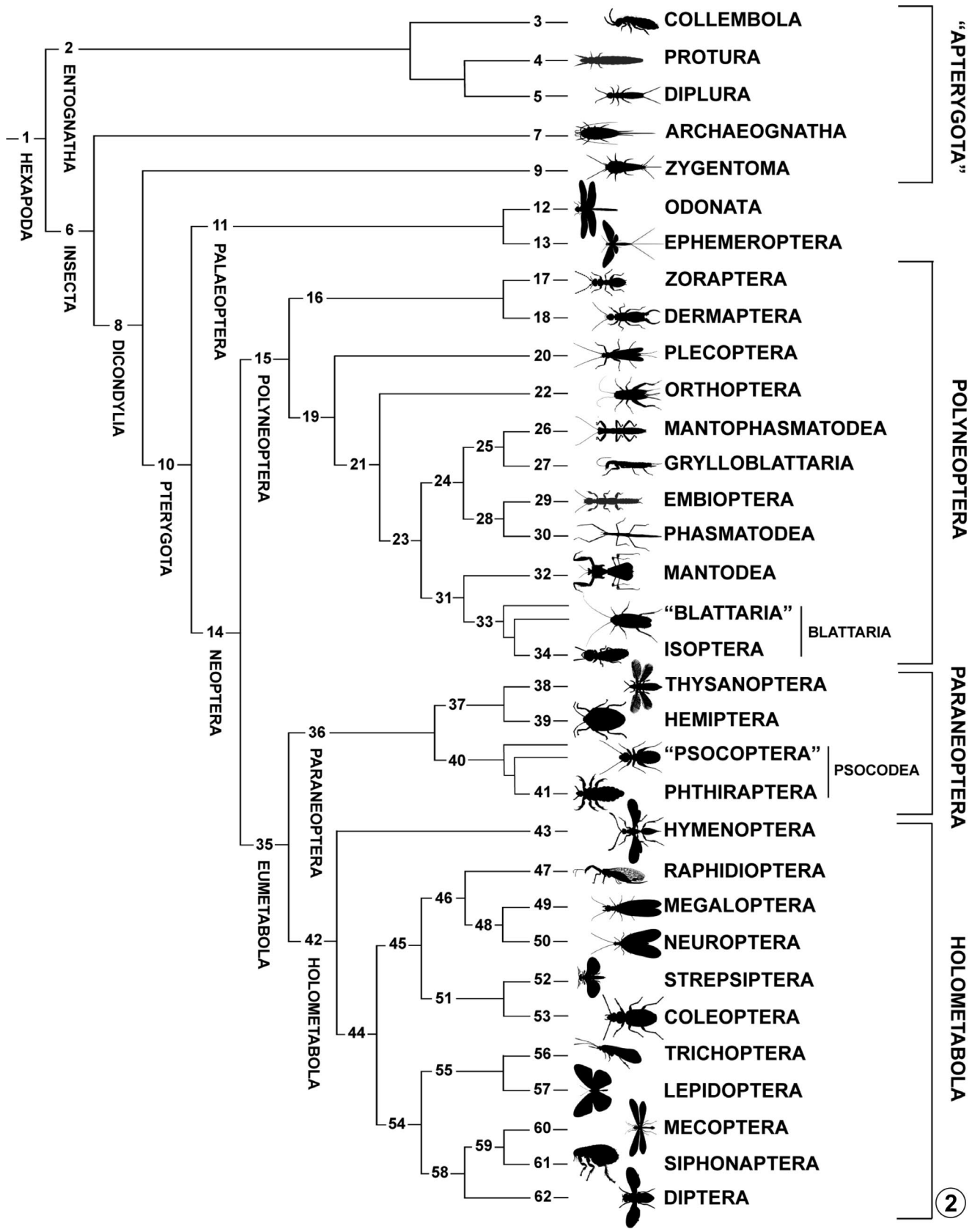


Figura 3.2. Cladograma dos relacionamentos entre as ordens de Hexapoda. Fontes: Trautwein *et al*. (2012), Misof *et al*. (2014) e Wipfler *et al*. (2019).

Tabela 3.1. Sinapomorfias principais que sustentam os clados de hexápodes no cladograma da Fig. 3.2. (Sinapomorfias baseadas nas seguintes referências: 1) Wheeler *et al*. (2001a); 2) Hörnschemeyer (2002); 3) Beutel *et al*. (2011); 4) Kristensen (1991); 5) Kristensen (1998); 6) Bitsch & Bitsch (2004); 7) Grimaldi (2001); 8) Bonneton *et al*. (2006); 9) Hennig (1981); 10) Kukalová-Peck (2008); 11) Aspöck *et al*. (2001); 12) Wipfler *et al*. (2019); 13) Beutel *et al*. (2014).

Clados de Hexapoda	Sinapomorfias principais
1. Hexapoda	- Tagmose: cabeça, tórax e abdômen[1,4,9] - Tórax com três segmentos[4,6,9] - Redução do número de apêndices posteriores: tórax com três pares de pernas; abdômen sem apêndices locomotores, no máximo com estilos[1,4,9] - Fusão das segundas maxilas formando o lábio[4] - Perda do endito articulado na mandíbula[4] - Duas células pigmentadas primárias, derivadas de células corneagênicas[4]
2. Entognatha (inclui Collembola, Protura e Diplura)	- Entognatia: peças bucais ocultas, embutidas em uma bolsa formada por dobras da cápsula cefálica[4,5,6,9] - Túbulos de Malpighi reduzidos[4,5,9] - Olhos compostos reduzidos ou ausentes[4,5,9]
3. Collembola	- Seis segmentos abdominais[1,4,6,9] - Apêndices dos segmentos abdominais I, II e III especializados: fúrcula, retináculo e colóforo[1,4,6,9] - Tíbia e tarso fundidos nos três pares de pernas[1,4,6,9] - Sistema traqueal pouco desenvolvido ou ausente[6,9] - Gonóporo localizado no segmento abdominal V[6]
4. Protura	- Microcefalia[1,6,9] - Antenas ausentes[1,4,6,9] - Desenvolvimento anamórfico[1,6] - Pernas anteriores direcionadas para frente, com função sensorial[4,6,9] - Câmara genital abrindo-se entre segmentos abdominais X e XI[6]
5. Diplura	- Mandíbulas com dentes terminais[1] - Superlínguas interligadas[1]
6. Insecta (=Ectognatha)	- Antena com órgão de Johnston no pedicelo[1,4,5,6] - Antena sem musculatura intrínseca no flagelo[1,4,5,6] - Tarsos subsegmentados[1,4,5] - Articulação femorotibial com dois côndilos[1] - Coxas sem articulação ventral com o esterno[4,5,7] - Ovipositor formado por gonapófises dos segmentos abdominais VIII e IX[1,4,5,6,9] - Cutícula cerosa[1] - Espiráculos com mecanismos de fechamento e abertura[1]
7. Archaeognatha (=Microcoryphia)	- Olhos compostos grandes e contíguos[1,4,6,9] - Par de espiráculos ausente no segmento abdominal I[1,4,9] - Inserção das antenas muito aproximadas[1,9] - Palpos maxilares longos, com sete artículos[6,9] - Mecanismo abdominal para salto[1,4]
8. Dicondylia (inclui Zygentoma e Pterygota)	- Mandíbulas com dois côndilos de articulação com a cápsula cefálica[1,4,5,6,9] - Tarsos subdivididos em cinco tarsômeros[1,4] - Ovipositor com gonângulo distinto[1,4,6,9] - Sutura pós-occipital completa dorsalmente[5] - Estilos coxais perdidos[7]
9. Zygentoma (=Thysanura *s.s.*)	- Palpo labial com o artículo distal alargado[1,6] - Coxas desenvolvidas e achatadas dorso-ventralmente[6] - Conjugação de espermatozoides presente[1,6]
10. Pterygota	- Dois pares de asas, um no meso- e outro no metatórax[1,4,9] - Transferência de esperma por cópula[1] - Pré- e metatentorio fundidos[4,5] - Vasos circun- e subesofágicos ausentes (perda)[5]
11. Palaeoptera	- Antenas setáceas nos adultos[9] - Ninfas aquáticas[9] - Enditos maxilares fundidos[10] - Veia M (média) sempre com ramo basal[4,10] - Fusão de basivenais e escleritos torácicos formando a base das asas[10] - Placa articular anterior formada por quatro escleritos costais e pré-costais[10] - Setor subcostal anterior formando um ramo subcostal forte e posteriormente curvo[10] - Setores radiais basalmente próximos ou tocando-se (não se sobrepõem como nos neópteros)[10]
12. Odonata	- Ninfas com lábio modificado em máscara preênsil[1,4,9] - Olhos compostos muito desenvolvidos[1,9] - Pernas dos adultos não utilizadas para caminhar; durante o voo, ficam dispostas em forma de cesto preênsil, utilizado para capturar a presa[1,9] - Transferência indireta dos espermatozoides, por meio de órgão copulador localizado nos segmentos abdominais II e III[1,4,9]

Clados de Hexapoda	Sinapomorfias principais
13. Ephemeroptera (=Ephemerida)	- Imago não se alimenta e possui existência curta[1,9] - Asas posteriores reduzidas ou ausentes; quando presentes, triangulares[1,9] - Fêmea com um par de gonóporos; macho com pênis bilobado[1] - Ovipositor ausente (perda)[1,9] - Pernas anteriores dos machos adultos com estruturas para segurar as fêmeas[1,4] - Estilos do segmento abdominal IX dos machos modificados em "claspers" [1] - Ninfas com brânquias traqueais (brânquio-traqueias) ramificadas no abdômen, laterais[1]
14. Neoptera	- Capacidade de flexionar as asas para trás, sobre o tórax e o abdômen (resultante dos escleritos axilares, especialmente o terceiro esclerito que acomoda o músculo pleural e que rotaciona quando a asa é flexionada para trás)[1,4,9] - Um terceiro par de valvas ("gonoplacs") formando um envoltório protetor em torno dos primeiro e segundo pares de valvas do ovipositor[1,4] - Asa posterior com um sulco anal separando a região do leque anal da porção anterior[1] - Veia R nunca com a base bifurcada[4,7]
15. Polyneoptera	- Vaso dorsal (coração) com ostíolos excurrentes[12, 13] - Euplântula: estruturas flexíveis, lisas e almofadadas na face ventral de um ou mais tarsômeros. São bem desenvolvidas em alguns grupos, como Orthoptera e Blattaria (baratas), e reduzidas ou ausentes em outros, como cupins e Zoraptera[12, 13] - Asas anteriores do tipo tégmina[12] - Asas posteriores com região anal alargada[12] - Especializações de escleritos da base das asas, como uma placa humeral quase completamente membranosa na superfície dorsal[12]
16. Haplocercata (inclui Zoraptera e Dermaptera)	- Cromossomos holocêntricos[12] - Cuidado materno da prole[12] - Cercos com apenas um artículo[12]
17. Zoraptera	- Seis túbulos de Malpighi[1] - Cadeia nervosa abdominal com duas massas ganglionares[1] - Antena moniliforme[1] - Placa subgenital da fêmea formada pelo esterno VIII[1]
18. Dermaptera	- Asas anteriores truncadas e reduzidas, com poucas veias[1,13] - Asas posteriores muito desenvolvidas, podendo ser dobradas em leque sob as anteriores[1,13] - Cercos com um artículo no adulto, formando uma pinça[1,13] - Esternos metatorácico e abdominal I fundidos[1]
19. Plecoptera + (((Eukinolabia + Xenonomia) + Dictyoptera) + Orthoptera)	- Cromossomos monocêntricos (ainda não foram observados em Plecoptera)[12]
20. Plecoptera	- Ninfas com brânquias traqueais em forma de tufos, laterais[1]
21. Orthoptera + ((Eukinolabia + Xenonomia) + Dictyoptera)	- Coração antenal especializado e com dois conjuntos musculares[12] - Presença de músculo meso-torácico esternocoxal IIscm5[12] - Cromossomos monocêntricos[12]
22. Orthoptera	- Pronoto recobre a propleura não esclerosada (criptopleura)[1,4] - Fêmur posterior alargado, para acomodar grandes músculos extensores da tíbia[4] - Pernas posteriores modificadas para locomoção por saltos, através do fortalecimento da articulação femur-tibial[1,4] - Tíbia posterior com duas fileiras de espinhos dorsais[4] - Espiráculo torácico anterior dividido horizontalmente[4] - Reversão dos brotos alares durante o último estágio ninfal[4]
23. (Xenonomia + Eukinolabia) + Dictyoptera	- Clado recuperado apenas em análises moleculares multimarcadores e genômicas, sem sinapomorfias morfológicas propostas até o momento[12]
24. Xenonomia + Eukinolabia (inclui Mantophasmatodea, Grylloblattaria, Embioptera e Phasmatodea)	- Arólio fortemente alargado (arólio ausente em Embioptera e Grylloblattaria, provavelmente uma adaptação ao seu hábito de vida terrestre; Mantophasmatodea e Phasmatodea geralmente habitam a vegetação)[12] - Prognatia (em Mantophasmatodea a ortognatia é considerada uma reversão)[12]

Clados de Hexapoda	Sinapomorfias principais
25. Xenonomia (inclui Mantophasmatodea e Grylloblattaria)	- Submento e mento conectados em uma angulação de quase 90º[12] - Palpos labiais orientados posteriormente[12] - Hipofaringe lisa, lobulada[12] - Perda de musculatura que conecta o tentório à paraglossa[12] - Conexão entre ampola antenal e gânglio supraesofágico formada por tecido conectivo celular, com núcleos visíveis[12] - Similaridades na estrutura do ovo, como o exocório, endocório e micrópilas[12] - Processo paracoxal no protórax[12] - Músculo metatorácico esternocoxal IIIscm5 presente e IIIscm2 ausente[12] - Asas ausentes (perda)[12, 13]
26. Mantophasmatodea	- Asas ausentes (perda)[1] - Conformação única do flagelo antenal com 14 basiflagelômeros cilíndricos (os distais subdivididos) e sete distiflagelômeros alongados, o primeiro muito longo, o segundo curto[13]
27. Grylloblattaria	- Vesículas membranosas extrusivas entre os esternos I e II não pareadas [13] - Olhos compostos reduzidos[1]
28. Eukinolabia (inclui Embioptera e Phasmatodea)	- Caracteres estruturais únicos nos ovos, como um opérculo com formato de tampa, o qual se abre durante a oviposição. Outros caracteres incluem uma placa micropilar na parte ventral do ovo; número reduzido de micrópilas (1 ou 2) associadas com a placa micropilar e uma estrutura coriônica especializada no polo posterior do ovo, a qual recebe diferentes denominações, como área polar, pseudoplaca, etc.[12, 13] - Origem do músculo tentorioparaglossalis no pré-mento[12, 13] - Capacidade de revestir os ovos com o substrato associado[12] - Prognatia[12]
29. Embioptera (=Embiidina)	- Tarsos das pernas anteriores com glândulas de seda[1] - Cercos dos machos reduzidos, com dois ou três artículos, auxiliando a cópula[1] - Esclerito cervical lateral dividido em duas peças[1] - Ovipositor ausente (perda)[1] - Machos com asas reduzidas, homônomas[1] - Fêmeas ápteras[1]
30. Phasmatodea (=Phasmida)	- Glândula repugnatória pronotal presente[1] - Asas anteriores reduzidas e curtas (ou ausentes)[1] - Veia costal ausente[1] - Segmento abdominal I fundido ao tórax[1] - Esterno X do macho modificado em vômer[13]
31. Dictyoptera (inclui Mantodea, “Blattaria” e Isoptera)	- Pronoto discoide[1] - Redução da musculatura longitudinal (indireta) do tórax, que não tem participação no voo — para o voo são utilizados músculos modificados das pernas (deprimem o noto e elevam as asas); músculos diretos abaixam as asas[1] - Produção de ootecas, formadas por secreções de glândulas acessórias[13]
32. Mantodea	- Esclerito cervical lateral dividido em quatro peças, o que possibilita grande mobilidade à cabeça[1,13] - Protórax e procoxas alongados[1] - Pernas protorácicas raptoriais[1,13] - Olhos grandes e bem separados[1,13]
33. Blattaria *sensu lato* (inclui “Blattaria” *s.s.* e Isoptera)	- Veia Sc curta[9] - Ocelo mediano ausente[9] - Endossimbiontes no trato digestivo[13]
33’. “Blattaria” *s.s.*	O grado “Blattaria” compartilha as seguintes características: - Escleritos torácicos pouco esclerosados1 - Sutura clípeo-frontal ausente (perda)1 - Disco do pronoto alargado1
34. Isoptera	- Asas secundariamente homônomas (heterônomas em *Mastotermes*)[1] - Asas com área de fratura basal, possibilitando autotomia[1] - Eussocialidade, com castas de reprodutores alados, operários e soldados[1] - Antena moniliforme[1] - Veia Sc da asa mesotorácica curta[1] - Espermatozoides sem cauda[1]
35. Eumetabola	- Asas membranosas, com barra jugal presente[1] - Ausência de ocelos nos estágios imaturos[1]
36. Paraneoptera (=Acercaria) (inclui Hemiptera, Thysanoptera, “Psocoptera” e Phthiraptera)	- Cercos ausentes[1,13] - Redução no número de túbulos de Malpighi (quatro ou menos)[1,13] - Tarsos com dois ou três tarsômeros nos adultos[1,13] - Esterno abdominal I ausente[1] - Gânglios abdominais fundidos, formando uma massa ganglionar[1] - Espermatozoides com dois flagelos[1]
37. Condylognatha (inclui Thysanoptera e Hemiptera)	- Labro estreitado[13] - Mandibulas estiliformes[13] - Palpos maxilares ausentes[13] - Placa médio-distal da asa anterior posicionada próximo ao segundo esclerito axilar[13]
38. Thysanoptera	- Mandíbula direita reduzida ou ausente, a esquerda em forma de estilete[1,13] - Lábio modificado envolve as demais peças bucais, que em conjunto formam o cone bucal[1] - Asas modificadas, estreitas, com franja de longas cerdas marginais[1,13] - Metamorfose peculiar (remetabolia), com dois ou três estágios pré-imaginais quiescentes[1,13] - Arólio modificado, com vesícula protrátil[1,13]

Clados de Hexapoda	Sinapomorfias principais
39. Hemiptera	- Lábio com três ou quatro segmentos, formando uma bainha que envolve as demais peças bucais[1,13] - Palpos labiais ausentes[1,13] - Palpos maxilares ausentes[1] - Ovaríolos telotróficos[1]
40. Psocodea (inclui "Psocoptera" e Phthiraptera)	- Cibário com esclerosações peculiares[1,13] - Mecanismo para desprender o flagelo antenal[1,13] - Ovaríolos politróficos[1] - Cardo não desenvolvido como um esclerito separado[13]
40'. "Psocoptera"	Este grado compartilha as seguintes características: - Ovo com córion extremamente fino; micrópila ausente[1,13] - Embrião assume posição dorsal durante a embriogênese[1,13]
41. Phthiraptera	- Asas ausentes[1,13] - Cabeça achatada dorso-ventralmente e prognata[1,13] - Olhos compostos com no máximo dois omatídios[1,13] - Ovipositor ausente[1] - Gânglio supra-esofágico deslocado para trás[1] - Braços dorsais do tentório ausentes (perda)[1] - Ciclo de vida reduzido a três estágios ninfais[1] - Ectoparasitas de vertebrados[1]
42. Holometabola (=Endopterygota)	- Metamorfose completa; ciclo de vida com ovo, larva, pupa e adulto[1,4,9] - Larvas com estemas, olhos simples que desaparecem nos adultos[1,4] - Endopterigotia: os rudimentos de asas são exteriorizados na muda de larva para pupa[1,4,9] - Dispositivo de travamento da asa entre esclerito basalar e base ventral alar quando em posição de repouso[2] - Meso- e metasterno invaginados[3] - Processos meso- e metasternal ventrais presentes[3] - Úmero e base ventral da subcosta formando uma cavidade para recepção do calo basalar quando em repouso[3]
43. Hymenoptera	- Asas anteriores maiores que as posteriores, unidas por ganchos ("hamuli")[1,4,9] - Machos haploides (haplodiploidia)[1,4,9] - Músculos notocoxais ausentes[1,4] - Tentório posterior bastante desenvolvido, em forma de colarinho[3] - Perna anterior com aparato de limpeza da antena formado pelo esporão tibial apical e a face interna do basitarso[3] - Músculo entre o esterno abdominal II e a metacoxa[3] - Segmentos abdominais IX-XI completamente fundidos[3] - Gonapófises IX direita e esquerda basalmente fundidas[3]
44. Aparaglossata (inclui Coleopterida, Neuropterida e Mecopterida)	- Paraglossa labial ausente ou vestigial, sem músculos[3] - Mero mesocoxal e metacoxal presentes[3] - Escleritos ventrais do segmento VIII não distintamente mais longos que o tergo VIII[3] - Esclerito ventrais do segmento IV separados[3]
45. Coleopterida + Neuropterida (inclui Coleoptera, Strepsiptera, Neuroptera, Megaloptera e Raphidioptera)	- Músculos cervicais cruciformes ausentes[1,4] - Terminália feminina modificada: 1ª e 2ª valvas reduzidas, 3º par de valvas formam os palpos vaginais[1,4] - Primeiro esclerito axilar bastante desenvolvido[2] - Segundo esclerito axilar com longa projeção cauda[2]
46. Neuropterida (inclui Neuroptera, Megaloptera e Raphidioptera)	- Ovipositor com valvas do 3º par fundidas dorsalmente e providas de musculatura intrínseca[1,4,9] - Cecos gástricos ausentes (perda)[1] - Primeiro esclerito axilar da asa posterior curto e largo[2] - Quarto esclerito axilar presente na asa posterior[2] - Fulcro da asa posterior mais próximo do e articulando-se com o primeiro esclerito alar[2] - Tendão conectando o segundo esclerito axilar ao esclerito basalar[2] - Metaposnoto dividido medialmente[3,4,9] - Conexão muscular entre braço metafurcal (metaendosternito) e apófise epimeral conectados por músculo[3] - Tricobótrias no tergo abdominal X[3]
47. Raphidioptera	- Ovipositor muito alongado[1] - Cabeça alongada atrás dos olhos, formando um pescoço delgado[1,4,9] - Protórax muito alongado[1,4,9] - Basisterno protorácico e propleura acopladas, mas não fundidas[3] - Terceiro tarsômero bilobado[1,4] - Gonocoxitos IX direito e esquerdo fundidos dorsomedialmente[3]
48. Megaloptera + Neuroptera	- Tricobótrias no tergo abdominal X em forma de roseta[11] - Gonocoxitos IX reduzidos[11] - Larva com cardo maxilar vestigial ("cardine") integrado à cápsula cefálica[11]
49. Megaloptera	- Larvas com hábitos aquáticos[1,9] - Larvas com projeções abdominais providas de brânquias traqueais filamentosas[1,9] - Maxilas das larvas com estípites alongados, subdivididos[1]

Clados de Hexapoda	Sinapomorfias principais
50. Neuroptera	- Maxilas das larvas com estípites subdivididos[1] - Mandíbula e lacínia maxilar das larvas justapostas, formando um tubo suctorial[1,3,4,9] - Palpo maxilar ausente nas larvas[1,9] - Tarsos com um tarsômero nas larvas[1,9] - Adultos com túbulos de Malpighi criptonéfricos (conectados ao reto) [1,4,9] - Ovipositor com estilos reduzidos[1]
51. Coleopterida	- Posteromotorismo: voo proporcionado pelas asas metatorácicas[4] - Braço profurcal e propleura não conectados[3] - Área membranosa entre mesoscutelo e posnoto ausente[3]
52. Strepsiptera	- Larvas com hipermetamorfose, endoparasitas após o 1o ínstar[1,4,9] - Machos com antenas flabeladas[1,4,9] - Machos com asas anteriores reduzidas, semelhantes a élitros ou halteres[1,4,9] - Machos com asas posteriores grandes, em leque[1,4,9] - Fêmeas ápteras[1,4,9] - Machos e fêmeas com peças bucais reduzidas[1,9] - Canal alimentar reduzido, fechado[1,9] - Túbulos de Malpighi ausentes[1,9]
53. Coleoptera	- Asas mesotorácicas transformadas em élitros[1,4,9] - Mesotórax e metatórax fundidos[1] - Orientação transversal das metacoxas[3] - Tégula ausente[2,4] - Disco axilar para inserção de músculos do terceiro esclerito muscular[2] - Mecanismo de dobramento transversal das asas posteriores[3] - Dispositivo de travamento das asas anteriores no mesoscutelo[3] - Segmentos abdominais VIII e IX telescópicos[1,4,9] e evertidos por ação muscular[3] - Esternos abdominais I e II membranosos[1] - Telômero ausente; gonópodo masculino representado apenas pelo basímero[1]
54. Mecopterida (inclui Trichoptera, Lepidoptera, “Mecoptera”, Siphonaptera e Diptera)	- Ovipositor original suprimido, novo ovipositor derivado dos segmentos distais do abdômen[1,4] - Primeiro esclerito axilar com musculatura pleural[1,2,4] - Maxilas das larvas com estípites subdivididos[1,4] - Perda de alguns músculos maxilares e labiais nas larvas[1,4] - Receptor de ecdisona[8]
55. Amphiesmenoptera (=Trichopterida) (inclui Trichoptera e Lepidoptera)	- Asas densamente revestidas por cerdas ou cerdas modificadas (escamas)[1,4] - Fêmeas heterogaméticas[1,4,9] - Plano básico de acoplamento das asas: jugo (secundariamente modificado em parte dos Lepidoptera)[1] - Pré-lábio fundido com a hipofaringe nos adultos e nas larvas[9] - Pequeno esclerito coberto por sensilas na membrana pleural do esclerito subalar metatorácico[2] - Ligamento conectando o primeiro esclerito axilar ao processo notal médio[2] - Presença de glândula espermatecal[3] - Presença de bursa copulatrix[3] - Larvas produzem seda durante toda a fase larval[1]
56. Trichoptera	- Larvas apnêusticas (aquáticas)[1,4] - Larvas com falsas pernas posteriores, providas de ganchos para fixação[1] - Antenas reduzidas, papiliformes[1] - Adultos com peças bucais reduzidas[1] - Segmentos abdominais terminais IX-XI parcialmente fundidos[3] - Processo espermatecal da câmara genital presente e esclerosado[3]
57. Lepidoptera	- Ocelo mediano ausente nos adultos[1,4,9] - Asas revestidas com escamas[1,4,9] - Apódema tergopleural do mesotórax estendendo-se da sutura pleural até o pré-escuto[2,4] - Placa radial da asa anterior larga[2] - Braço tegular no meso- e no metatórax[3] - Perna anterior com aparato de limpeza da antena formado por esporão tibial pré-apical e parte distal da tíbia[3,4] - Tergo abdominal X bilobado[1] - Cercos ausentes nas fêmeas[1,9]
58. Antliophora (inclui “Mecoptera”, Siphonaptera e Diptera)	- Perda de alguns músculos do lábio no adulto[1] - Perda de alguns músculos do labro, lábio e hipofaringe na larva[1,4] - Formação de um quarto esclerito axilar[2] - Alteração na posição do músculo do primeiro esclerito axilar[2] - Cérebro e complexo subesofágico formando uma massa compacta ao redor da faringe[3]
59. “Mecoptera” + Siphonaptera	- Microcerdas (“acanthae”) no proventrículo[4] - Musculatura extrínseca do labro ausente[4] - Músculo (profurca-spinalis) conectando os braços profurcais[3]
60. “Mecoptera”	Este grado compartilha as seguintes características: - Cabeça alongada, formando rostro[1] - Labro e clípeo fundidos[1,4,9] - Musculatura tentório-mandibular ausente[1,4] - Abertura da espermateca separada do gonóporo[1] - Alguns músculos da hipofaringe ausentes na larva[1]

Clados de Hexapoda	Sinapomorfias principais
61. Siphonaptera	- Corpo comprimido lateralmente[1,4,9] - Ectoparasitos de aves e mamíferos[1,4,9] - Asas ausentes[1,4,9] - Antenas dos machos atuando como estruturas auxiliares para cópula ("claspers")[1] - Pente protorácico presente (ctenídio)[1] - Peças bucais modificadas; lacínias, em forma de estilete, formam o canal salivar[1,4,9] - Ovipositor ausente[1,9] - Larva ápode[1,4,9], sem olhos[1,9]
62. Diptera	- Asas metatorácicas transformadas em halteres[1,4,9] - Adultos com mandíbulas alongadas, em forma de punhal ou estilete, com articulação anterior reduzida[1,9] - Hipofaringe em forma de estilete[1] - Palpos labiais formando o labelo[1,4,9] - Primeiro esclerito axilar com musculatura dividida em duas partes[2] - Mero e epímero mesotorácicos amplamente fundidos[3] - Espiráculos das larvas sem aparelho de oclusão[1,4,9]

monofilia dos Ectognatha, como órgão de Johnston no pedicelo antenal, musculatura intrínseca ausente no flagelo antenal, tarsos subsegmentados, articulação femorotibial com dois côndilos, ovipositor e espiráculos com mecanismo de fechamento e abertura (Kristensen 1991; Wheeler *et al*. 2001a).

Diplura, Protura e Collembola, por muito tempo, foram agrupados sob o táxon Entognatha (Hennig 1953, 1969, 1981; Boudreaux 1979; Kristensen 1981, 1998; Kraus 1998; Wheeler 1998). Questionamentos contrários são igualmente antigos, baseados na morfologia de táxons viventes e fósseis (Manton 1964, 1972; Kukalová-Peck 1991, 1998; Sharov 1966), mas também diversos estudos acrescentaram evidências morfológicas e moleculares rejeitando a monofilia dos entognatos (Bitsch & Bitsch 1998, 2004; Wheeler *et al.* 2001a; Giribet *et al.* 2001; D'Haese 2004; Simon *et al*. 2012; Letsch & Simon 2013; Misof *et al.* 2014). Por outro lado, este antigo e controverso debate tem sido reavivado, pois sua monofilia tem sido novamente trazida à tona por estudos moleculares (Giribet *et al.* 2004; Regier *et al.* 2004; Luan *et al.* 2005; Yoshizawa & Johnson 2005; Kjer *et al.* 2006; Misof *et al.* 2007), análises filogenômicas (Meusemann *et al.* 2010; Von Reumont *et al.* 2012; mas *contra* Simon *et al*. 2012 e Misof *et al.* 2014) e também evidências morfológicas (Grimaldi 2001; Grimaldi & Engel 2005; Bitsch & Bitsch 2004).

Protura (clado 4) e **Collembola** (clado 3) constituem linhagens bem distintas, monofiléticas. Uma sinapomorfia importante de Collembola, o número reduzido de segmentos abdominais, seis, pode ser explicado pelo desenvolvimento anamórfico, suspenso em um estágio mais inicial do desenvolvimento. No desenvolvimento anamórfico, o jovem nasce com menos segmentos corporais que o adulto. A cada muda, um novo segmento é formado, até que o número de segmentos característico do adulto é alcançado. Em Protura, o desenvolvimento anamórfico também ocorre e prossegue ao longo da vida do indivíduo, dando origem a um abdômen com 12 segmentos (Kristensen 1998).

Os colêmbolos constituem uma linhagem muito antiga. O fóssil mais antigo conhecido de Hexapoda é *Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik, do Devoniano da Escócia, com cerca de 400 milhões de anos. Esses fósseis já possuem as peças bucais entognatas (Hirst & Maulik 1926), característica que se manteve nas espécies atuais de colêmbolos. Alguns trabalhos mais recentes, com base em dados moleculares, indicam que a linhagem dos colêmbolos poderia ter se originado antes mesmo da divergência da linhagem que originou os demais hexápodes e muitos dos crustáceos atuais (por exemplo, Nardi *et al.* 2003). Collembola teria derivado da linhagem Pancrustacea antes da invasão da terra firme pelos Hexapoda. Nessa proposta, teria havido duas invasões independentes, e as características utilizadas para aproximar Collembola dos demais hexápodes deveriam ser consideradas homoplasias. Assim sendo, o táxon Hexapoda, tradicionalmente aceito e pouco questionado até então, não seria monofilético. Por outro lado, Bitsch *et al.* (2004) criticaram as incongruências nas relações entre os artrópodes baseadas exclusivamente em dados moleculares, citando o posicionamento ambíguo de Collembola como exemplo. Para evitar conclusões precipitadas, Bitsch *et al.* (2004) propuseram a adoção de uma estratégia mais cautelosa, baseada em evidência total, considerando dados moleculares e morfológicos. Cumpre ressaltar que alguns trabalhos baseados apenas em dados morfológicos e sem utilizar metodologia filogenética já haviam sugerido uma proximidade entre colêmbolos e crustáceos, mas não causaram repercussão. Por exemplo, Lawrence (1999) discutiu uma série de semelhanças compartilhadas entre os colêmbolos e os anfípodes, e concluiu que os colêmbolos não seriam insetos, mas crustáceos terrestres relacionados com anfípodes gamarídeos.

Tradicionalmente, Protura e Collembola são agrupados juntos constituindo o táxon Ellipura (ou Parainsecta) com base principalmente em evidências morfológicas (Hennig 1953, 1969, 1981; Kristensen 1975, 1981, 1998; Boudreaux 1979; Kukalová-Peck 1987, 1991; Krauss 1998; Bitsch & Bitsch 2000; Beutel & Gorb 2001; Wheeler *et al*. 2001a; Grimaldi & Engel 2005), mas também evidências moleculares (Shao *et al.* 1999; Von Reumont *et al*. 2012; Misof *et al*. 2014) e análises combinadas (Edgecombe *et al*. 2000). Ellipura seria definido por uma série de sinapomorfias: presença de órgãos pós-antenais; redução das antenas; redução dos lábios (com entognatia extrema); endoesqueleto cefálico como par de apódemas anteriores; redução do sistema traqueal; cercos ausentes; gonóporo terminal; espermatozoide enrolado e imóvel (Wheeler *et al*. 2001a; Bitsch & Bitsch 2004). Dentre os trabalhos que têm suportado a monofilia de Entognatha, grande parte tem convergido para uma configuração diferente que não agrupa os Ellipura, mas sim Protura e Diplura (Giribet *et al*. 2004; Luan *et al*. 2005; Yoshizawa & Johnson 2005; Kjer *et al*. 2006; Misof *et al*. 2007; Meusemann *et al*. 2010). Ao táxon que agrupa Protura e Diplura foi dado o nome Nonoculata devido à sua sinapomorfia, a perda secundária dos olhos compostos e ocelos (Luan *et al*. 2005).

Diplura (clado 5). Além dos Collembola, a posição filogenética dos Diplura também é ponto central no debate em torno da monofilia de Entognatha. A presença de cercos longos e multiarticulados, apêndices do segmento abdominal XI, ausentes em Protura e Collembola, seria a principal sinapomorfia que agruparia Diplura e Insecta (Kristensen 1998). Nos Paraneoptera, a ausência dos cercos seria uma perda. Para Hennig (1981), a presença de cercos fazia parte do plano-básico dos Hexapoda, de modo que a perda foi considerada uma sinapomorfia de Ellipura, táxon que agruparia Protura e Collembola. Kukalová-Peck (1991, 1998), seguindo opiniões já aventadas por outros morfologistas, como Manton (1964, 1972) e Kraus (1998), sugeriu que a entognatia constituiria um conjunto de características homoplásticas e que teria surgido duas vezes independentemente. Assim, os Entognatha seriam parafiléticos, com Diplura grupo-irmão de Ectognatha. Kukalová-Peck (1991, 1998) também contestou a monofilia de Diplura. Suas ideias baseiam-se no estudo do fóssil *Testajapyx thomasi* Kukalová-Peck, do Carbonífero Superior de Illinois, interpretado por ela como sendo Diplura Testajapygidae. Convém ressaltar que Bitsch (1994) questionou a associação do fóssil *Testajapyx* Kukalová-Peck aos Diplura. Segundo a reconstrução de Kukalová-Peck (1987) (Fig. 3.3), esse fóssil possuiria uma série de características não encontradas nos Diplura atuais, podendo ser destacados os olhos compostos grandes e bem desenvolvidos, as peças bucais expostas e não envolvidas pela bolsa cefálica, os palpos maxilares e os palpos labiais multiarticulados, presença de exitos nas pernas torácicas, e apêndices anulares articulados nos segmentos abdominais I-VI. Kukalová-Peck (1987) considerou que a existência de peças bucais externas deveria ser considerada condição primitiva e, portanto, a entognatia em Diplura seria resultado de um evento independente daquele que teria ocorrido em Ellipura. Kristensen (1998) questionou algumas das decisões de polarização de caracteres assumidas por Kukalová-Peck (1987, 1991) e ponderou que uma tricotomia basal (Ellipura + Diplura + Insecta) representaria, de forma mais adequada, o estado de conhecimento atual sobre as relações entre os grupos basais de hexápodes. No cladograma de consenso obtido por Wheeler *et al.* (2001a, b), o clado Diplura + Insecta está presente, definido por algumas sinapomorfias, como presença de cercos e presença de duas garras pretarsais nos jovens. Deve ser ressaltado que a monofilia de Diplura não é consenso entre especialistas (Kristensen 1998). Apenas os Japygoidea e os Campodeidae são bem conhecidos, enquanto nas famílias menores e mais raras, como Anajapygidae, Protojapygidae e Procampodeidae, muitas características importantes continuam desconhecidas.

Insecta (clado 6). Este clado agrupa as 30 ordens de hexápodes ectognatos, incluindo as duas ordens ápteras, Archaeognatha e Zygentoma, e todas as 28 ordens de pterigotos (primariamente alados). É um agrupamento consistentemente suportado como monofilético por diferentes autores e baseado nas mais variadas evidências. São muitas as sinapomorfias que sustentam o clado, dentre elas, destacamos: órgão de Johnston no pedicelo antenal; ausência de musculatura intrínseca no flagelo antenal; articulação femorotibial dicondílica; espiráculos com mecanismo de fechamento e abertura; e ovipositor formado pelas gonapófises dos segmentos VIII e IX (Kristensen 1991; Wheeler *et al.* 2001a; Bitsch & Bitsch 2004).

Archaeognatha (clado 7). Embora esse táxon seja considerado monofilético por diferentes autores, bem sustentado por várias sinapomorfias (Tab. 3.1), há controvérsia quanto a sua denominação. Archaeognatha e Zygentoma foram propostos por Börner (1904) como subordens de Thysanura. No mesmo ano, Verhoeff (1904) utilizou o nome Microcoryphia para o táxon Archaeognatha sensu Börner, considerando-o no nível de ordem. Esse mesmo táxon foi considerado como subordem de Thysanura por Remington (1954) e como ordem por Ross (1965). Desde então, o nome Microcoryphia divide com Archaeognatha a preferência dos diferentes autores.

Zygentoma (clado 9). A monofilia de Zygentoma (ou Thysanura sensu stricto) foi questionada por Kristensen (1981, 1991, 1995) e mais alguns estudos filogenéticos morfológicos e moleculares têm evidenciado sua parafilia (Bitsch & Bitsch 2004; Kjer 2004; Beutel & Gorb 2006; Cucini *et al.* 2021). A presença da conjugação de espermatozoides é uma sinapomorfia provável do clado e foi proposta por Jamieson *et al.* (1999). O pareamento ou conjugação de espermatozoides, dois a dois, é conhecido em uns poucos táxons de artrópodes, distantemente relacionados: em diplópodes, em Zygentoma e em alguns besouros ditiscídeos (Bitsch & Bitsch 2004). Em Zygentoma, a ocorrência de pareamento foi verificada em Lepismatidae, em espécies de *Lepisma* L. e *Thermobia* Bergroth, enquanto em Lepidothrichidae foi observada uma fusão de espermatozoides. Entretanto, a conjugação ainda não foi encontrada em Ateluridae e Nicoletiidae.

2.2. Pterygota e a origem das asas. Os insetos foram os primeiros animais que voaram. Os primeiros fósseis de insetos alados são do Carbonífero Inferior (Período Pensilvaniano). Um fóssil do Devoniano Superior dos Montes Urais, *Eopterum devonicum* Rohdendorf, foi descrito como sendo de um inseto alado, tendo sido interpretado originalmente como um molde incompleto de uma asa anterior e uma posterior (Rohdendorf 1991). Entretanto, dez anos após a descrição do fóssil, Rohdendorf recebeu material adicional para estudo e verificou que as estruturas que havia considerado como asas eram, na realidade, parte do leque caudal de um crustáceo malacóstraco (Kukalová-Peck 1978). Existe muita especulação na literatura sobre as estruturas que teriam dado origem às asas dos insetos e quais seriam as funções das protoasas. Antes de apresentar as hipóteses existentes, no entanto, algumas considerações devem ser feitas sobre a origem dos Pterygota.

As asas desenvolveram-se uma vez na história evolutiva dos insetos. Os escleritos axilares e placas existentes na base das asas que permitem a articulação entre as asas e o corpo são semelhantes em todos os insetos alados, fósseis e atuais, e podem ser considerados homólogos (Brodsky 1994). Ao longo da história evolutiva, houve alterações a partir de um plano-básico, principalmente quanto a fusões desses escleritos e placas envolvidos na articulação. A homologia dos escleritos axilares e placas é sustentada pelo cladograma (Fig. 3.2).

As asas desenvolveram-se após o surgimento da linhagem dos insetos, quando estes já possuíam algumas características bem estabelecidas: respiração aérea traqueal, resistência à dessecação

e três pares de pernas torácicas locomotoras. Essas três condições podem ser consideradas indispensáveis para o desenvolvimento das asas e do voo (Brodsky 1994). O desenvolvimento ontogenético dos insetos mostra que o aparecimento do sistema traqueal precede o surgimento das asas. Sem adaptações para evitar desidratação, seria improvável que um animal pequeno como um inseto pudesse resistir à dessecação ocasionada pelo efeito do vento durante o voo. As asas dos insetos desenvolveram-se apenas nos segmentos torácicos, provavelmente porque esses são os únicos segmentos dos insetos que já dispunham de estruturas esqueléticas e musculares, associadas à locomoção pelas pernas, disponíveis para serem redirecionadas para as novas funções do voo. Há evidências de que alguns músculos do voo derivaram de músculos das pernas. A região pleural, que originalmente servia de ponto de apoio para os músculos das pernas, passou a atuar como um fulcro rígido para as asas. As asas desenvolveram-se em apenas dois segmentos, o meso e o metatórax. Isso talvez pudesse ser explicado porque a turbulência gerada por três pares de asas tornaria o voo impossível ou ineficiente, e também porque essa localização no meso e metatórax seja a posição aerodinâmica mais favorável.

Existem duas hipóteses principais para explicar a origem das asas nos insetos pterigotos:

Hipótese do êxito branquial ou hipótese do epipodito. A hipótese mais antiga supõe que as asas surgiram em insetos aquáticos. As asas seriam modificações de epipoditos das pernas, estruturas que deveriam estar presentes nos apêndices locomotores dos insetos ancestrais e que funcionariam como brânquias respiratórias. Oken (1811, *apud* Wigglesworth 1963) foi o primeiro a propor essa hipótese do exito de perna torácica, retomada bem mais tarde por Wigglesworth (1963) e desenvolvida por Kukalová-Peck (1978, 1983, 1991, 1998). As asas são formadas por duas lâminas de cutícula e epiderme, suportadas internamente por veias, no interior das quais existem traqueias e estruturas nervosas, circundadas por hemolinfa. Essa estrutura básica da asa é muito semelhante à estrutura das brânquias encontradas em imaturos de alguns insetos aquáticos.

Kukalová-Peck (1978, 1983, 1991, 1998) criticou a ideia da Manton (1972, 1973, 1977) de considerar o apêndice dos artrópodes primitivamente unirreme, isto é, sem exitos. Considerou que muitos insetos paleozoicos, tanto ápteros como alados, possuíram exitos na pré-coxa e na subcoxa. Esses exitos estariam ainda presentes em insetos atuais, como as lepismas. Interpretou os estilos existentes em Diplura, Protura, Archaeognatha e Zygentoma atuais como sendo enditos. As asas teriam se originado em indivíduos jovens da linhagem ancestral dos pterigotos. Os exitos coxais teriam atuado em algumas espécies como projeções respiratórias. Mais tarde, tornaram-se relativamente móveis e dotados de musculatura, e podem ter auxiliado na natação. Posteriormente, a epicoxa teria sofrido fissão, originando os escleritos responsáveis pela articulação da base da asa com o corpo (Fig. 3.4). Nos pterigotos adultos, as protoasas podem ter sido utilizadas para empurrar elementos do substrato, além de atuarem como paraquedas, retardando a queda do inseto quando ele se lançasse de substratos mais altos. Nos jovens que seriam aquáticos, as protoasas curvaram-se para trás, tornando-se imóveis e hidrodinâmicas, enquanto os adultos, terrestres, mantiveram a articulação e a mobilidade, e tiveram grande aumento na superfície alar, tornando-se adaptadas para o voo.

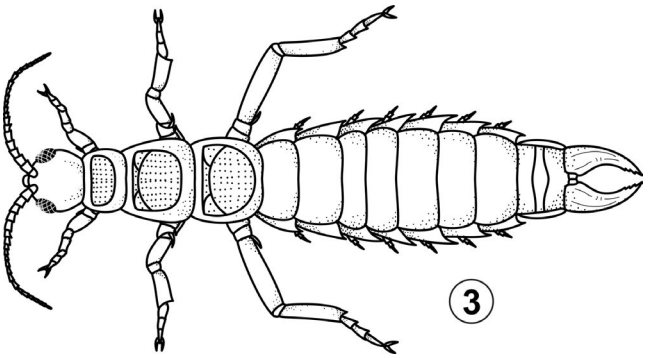


Figura 3.3. Reconstrução de *Testajapyx thomasi*, Diplura do Carbonífero Superior de Illinois, EUA. Fonte: Kukalová-Peck (1987).

Averof & Cohen (1997) compararam genes em insetos e crustáceos e apresentaram evidências de que parecem suportar uma ligação genética entre pernas e asas. Utilizaram técnicas de imunofluorescência para determinar as regiões onde os produtos dos genes estariam presentes nas pernas de larvas de artêmias e lagostins, e em drosófilas. Os genes *nubbin* (*pdm*) e *apterous* (*ap*), já conhecidos e que condicionam características das asas dos insetos, se expressaram nos epipoditos das duas espécies de crustáceos. Entretanto, deve ser levado em conta que os genes podem apresentar efeitos pleiotrópicos, podendo influenciar estruturas não relacionadas. Por exemplo, o gene *nubbin*, além de influenciar o desenvolvimento do eixo próximo-distal da asa, também influencia o desenvolvimento do sistema nervoso. Além disso, o fato de os genes *pdm* e *ap* não se expressarem na região do noto apoia a hipótese da origem branquial. Outra evidência importante foi obtida pelos autores, com o uso de um marcador químico que cora de maneira diferencial as proteínas codificadas pelos genes *pdm* e *ap*. Nas larvas dos crustáceos, a região dorsal das pernas foi marcada pelo corante e, na drosófila, o corante evidenciou que os brotos alares se desenvolvem na região dorsal dos primórdios das pernas. Essa também é uma evidência a favor da hipótese da origem das asas a partir de epipoditos branquiais.

Hipótese do lobo paranotal. A outra hipótese, com muitos seguidores, propõe que as asas se desenvolveram a partir de crescimentos externos da parede do corpo. Essa ideia foi proposta inicialmente por Müller (1873), que a denominou de hipótese do "esquilo voador". Mais tarde, foi difundida por Snodgrass (1938, 1958) como a hipótese do "lobo paranotal". Os lobos paranotais são expansões laterais dos tergos torácicos, relacionados com a proteção das laterais do corpo e das pernas, e foram observados em trilobitas, crustáceos, miriápodes e insetos. As evidências morfológicas para essa hipótese baseiam-se principalmente na existência de lobos torácicos desenvolvidos em Archaeognatha e Zygentoma, insetos atuais, e em alguns fósseis. Alguns insetos fósseis alados, como os paleodictiópteros, possuem lobos protorácicos desenvolvidos, aparentemente articulados e com venação bem desenvolvida. Nessa hipótese, em alguns insetos de vida terrestre e arbórea, os lobos teriam gradualmente aumentado de tamanho e funcionariam como paraquedas (Fig. 3.5). Quando o inseto se lançasse do alto da

vegetação, os lobos retardariam a queda e possibilitariam uma reorientação do corpo, facilitando a aterrissagem e aumentando a probabilidade de escapar de eventuais predadores. Posteriormente, o aumento dos lobos tornaria possível um voo planado, de planta para planta. O desenvolvimento de articulações entre o corpo e os lobos permitiria que esses fossem movimentados por ação dos músculos torácicos, através da depressão do noto. Modificações nas articulações e o surgimento de músculos ligados às asas teriam possibilitado o voo ativo. A maior crítica a essa hipótese é que não existem explicações convincentes sobre a origem dos escleritos de articulação e da musculatura do voo, algo proporcionado pela hipótese anterior.

Kukalová-Peck (1978) discutiu outras hipóteses sobre a origem das asas, distintas ou apenas variações das duas principais, mas que não tiveram repercussão ou não lograram divulgação mais ampla por terem sido publicadas em russo. As três primeiras invocam origem em ambiente aquático. A primeira delas é a hipótese do "opérculo branquial" de Woodworth (1906), que considera que a mudança do hábitat terrestre para o aquático foi o fator que estimulou o surgimento das asas. O autor foi influenciado pela presença das placas protetoras das brânquias filamentosas que ocorrem em alguns efemerópteros e que atuam como opérculos, protegendo-as da obstrução por detritos e propiciando uma melhor circulação da água. A segunda hipótese é a da "nadadeira" de Bradley (1942), que também considera a passagem da vida terrestre para a aquática como o fator desencadeador do surgimento das asas. Os insetos com as asas em forma de pequenas nadadeiras viveriam tanto na terra como na água (ou seja, são anfibióticas). Bradley (1942) procurou justificar o valor adaptativo das pequenas protoasas considerando que, embora não tivessem muita utilidade no meio terrestre, poderiam ser muito eficientes como órgãos propulsores no ambiente aquático. A terceira é a hipótese de Wigglesworth (1973), que sugeriu que as asas torácicas são homólogas às brânquias abdominais das ninfas dos efemerópteros e essas com os estilos abdominais dos insetos apterigotos. As brânquias abdominais são estruturas articuladas, movimentadas por músculos. Na região torácica das ninfas dos efemerópteros, podem ocorrer brânquias, mas nunca articuladas. Fica difícil, portanto, aceitar a homologia entre os estilos torácicos e as asas. A quarta hipótese é de Bocharova-Messner (1971), da "aba espiracular", baseada em observações da ontogenia das asas de libélulas. Nessa hipótese, os insetos ancestrais teriam hábitos terrestres e pernas adaptadas para correr. A aba seria formada por uma evaginação do tegumento próximo ao espiráculo e teria função protetora, podendo formar um átrio e regular a entrada de ar na traqueia e facilitar as trocas gasosas. Após aumentar de tamanho, a aba expandida teria adquirido mobilidade e estruturas sensoriais. Continuaria atuando na respiração, mas também poderia atuar como uma estrutura de equilíbrio que facilitaria deslocamentos rápidos.

Alguns autores propuseram outras possíveis funções para as protoasas, quaisquer que tenham sido suas origens: comportamentos na corte sexual (Alexander & Brown 1963); termorregulação (Kingsolver & Koehl 1994); propulsão na superfície da água, com as asas sendo utilizadas como remos, de modo similar ao realizado por alguns plecópteros atuais (Marden & Kramer 1994).

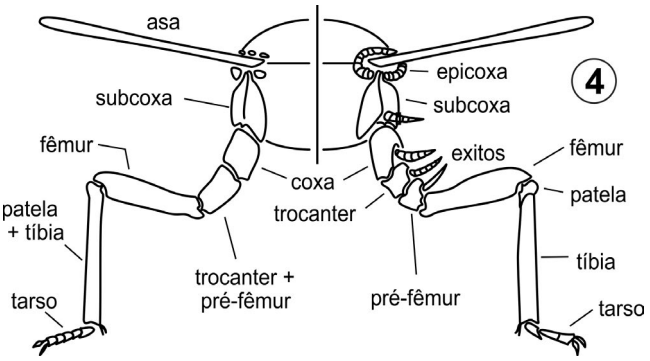


Figura 3.4. Apêndices de adultos e ninfa. Lado esquerdo: morfologia da perna torácica e asa, como ocorrem em insetos pterigotos atuais; lado direito: o mesmo, como teriam ocorrido nos pterigotos mais antigos do paleozoico. Fonte: Kukalová-Peck (1991).

2.3. Relacionamentos das linhagens principais de Pterygota. Três linhagens de Pterygota atuais (clado 10) são tradicionalmente reconhecidas como monofiléticas: Odonata (clado 12), Ephemeroptera (clado 13) e Neoptera (clado 14) (Fig. 3.2). As evidências de monofilia de cada uma dessas linhagens são consistentes. Os Neoptera possuem uma sinapomorfia que deve ter tido uma grande influência na história evolutiva dos insetos: um músculo pleural, inserido no terceiro esclerito axilar de articulação das asas, possibilita com que as asas sejam dobradas para trás, umas sobre as outras, sobre o tórax e o abdômen. Os escleritos existentes nas asas de Ephemeroptera e Odonata não permitem o flexionamento para trás, e as asas são mantidas perpendiculares ao corpo ou dobradas umas de encontro às outras sobre o abdômen. Essa diferença levou os taxonomistas a reconhecer dois agrupamentos de insetos pterigotos atuais, um que não pode dobrar as asas (condição primitiva, no táxon Palaeoptera) e outro que pode dobrar as asas (condição derivada, no táxon Neoptera) (Martynov 1925). Há indícios de que fósseis de uma ordem extinta de insetos paleópteros, os Megasecoptera, do Permiano Inferior, teriam adquirido a capacidade de flexionar as asas para trás independentemente dos Neoptera. O relacionamento entre as linhagens Ephemeroptera, Odonata e Neoptera ainda é motivo de grande controvérsia. As dificuldades ocorrem em grande parte devido aos problemas de ordenamento temporal das várias condições (chamada polarização), uma vez que muitos dos caracteres dizem respeito às asas, inexistentes nos grupos externos. Alguns autores, por exemplo, Kukalová-Peck (1978, 1983, 1987, 1991, 1998, 2008), valem-se de caracteres observados e interpretados em fósseis, principalmente representados por impressões de asas, o que acarreta dificuldades e limitações adicionais. Todas as três soluções possíveis, considerando-se três terminais, já foram propostas, como discutiremos a seguir:

Hipótese Palaeoptera: (Ephemeroptera + Odonata) Neoptera)), sendo o agrupamento Ephemeroptera + Odonata denominado Palaeoptera (Martynov 1925). Por muito tempo, essa hipótese foi amplamente aceita pela comunidade, principalmente entre os paleoentomólogos. Hennig (1969, 1981) e Kukalová-Peck (1991, 1998) são alguns dos defensores da hipótese, além de Kristensen (1991), com reservas. As principais sinapomorfias apresentadas são: (1) veia M (média) sempre com ramo basal; e (2) antenas reduzidas nos adultos, semelhantes a uma cerda.

A existência de ninfas aquáticas também foi apresentada como condição derivada por Hennig (1981), mas incerta para Kristensen (1991), pois a hipótese de Kukalová-Peck (1991) postula uma origem aquática para o sistema traqueal e, dessa forma, os primeiros insetos deveriam ter sido aquáticos. Recentemente, novos estudos voltaram a suportar este clado que agrupa libélulas e siriruias (Hovmöller *et al.* 2002; Kjer *et al.* 2006; Kukalová-Peck 2008; Von Reumont *et al.* 2012; Thomas *et al.* 2013; Misof *et al.* 2014; Wipfler *et al.* 2019).

Hipótese Metapterygota: (Ephemeroptera (Odonata + Neoptera)), sendo o agrupamento Odonata + Neoptera denominado Metapterygota, em contraposição a Ephemeroptera como Archipterygota (Börner 1904). Essa hipótese foi sustentada por Kristensen (1975, 1981, *contra* 1991) e recebeu corroboração resultante de análise baseada em dados morfológicos e moleculares combinados (Wheeler *et al*. 2001a, b). Uma sinapomorfia que sustenta Metapterygota é a existência de asas com um tronco traqueal anterior e outro posterior, geralmente fundidos e formando um arco. Nos efemerópteros, apenas o tronco anterior está presente, uma condição semelhante à existente em Archaeognatha (Kristensen 1975). Outras possíveis sinapomorfias seriam a ausência do estágio da subimago, presente apenas em Ephemeroptera; uma firme articulação mandibular anterior, e não mais uma articulação membranosa e frouxa como em Ephemeroptera; redução da musculatura tentório-mandibular; e redução da musculatura meso- e metatorácica (Kristensen 1981; Kukalová-Peck 1991; Wheeler *et al*. 2001a). Alguns estudos têm corroborado Metapterygota (Grimaldi & Engel 2005; Ogden & Whiting 2005; Zhang *et al.* 2008; Simon *et al.* 2012).

Hipótese Opisthoptera ou Chiastomyaria: (Odonata (Ephemeroptera + Neoptera)), sendo o táxon Ephemeroptera + Neoptera denominado Opisthoptera (Lemche 1940) ou Chiastomyaria (Schwanwitsch 1956). Essa hipótese foi sustentada por Boudreaux (1979). Dentre as três, é provavelmente a hipótese com menor aceitação entre especialistas. O argumento principal baseia-se na transferência dos espermatozoides, que em Odonata ainda ocorreria de maneira indireta, por meio do órgão copulador situado nos segmentos abdominais II e III. Assim, a transferência direta do esperma, gonóporo para gonóporo, seria considerada uma sinapomorfia que uniria Ephemeroptera e Neoptera. Outra possível sinapomorfia estaria relacionada com a movimentação das asas. Nos Ephemeroptera e em muitos Neoptera, o movimento para baixo é realizado mediante ação da musculatura indireta dorso-longitudinal, enquanto o movimento para cima se dá mediante ação das musculaturas indiretas tergosternal e tergopleural, as quais abaixam os tergos e as bases das asas. Nos Odonata, as asas são movimentadas para baixo mediante contração da musculatura direta e para cima por meio de músculos indiretos, inseridos nos escleritos tergais da base das asas. Uma configuração semelhante ocorre nas baratas, gafanhotos e besouros, insetos neópteros com um número de batimentos de asas relativamente baixo (4 a 30 por segundo). Nos neópteros com maior número de batimentos de asas (acima de 200 por segundo), a movimentação das asas ocorre mediante ação da musculatura indireta. Alguns estudos têm suportado Opisthoptera (Kjer 2004; Yoshizawa & Johnson 2005; Misof *et al.* 2007; Simon *et al.* 2009 e Von Reumont *et al.* 2009).

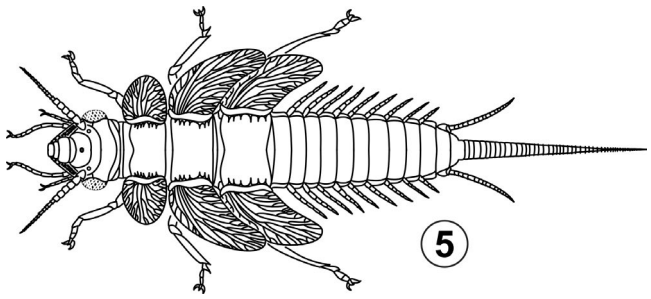


Figura 3.5. Inseto paleozoico com lobos paranotais.
Fonte: Rasnitsyn (1998).

Como visto acima, existe atualmente um número significativo de estudos filogenéticos recentes corroborando cada uma das três hipóteses que relacionam Ephemeroptera, Odonata e Neoptera. Porém, é notória a ambiguidade nos relacionamentos obtidos, especialmente naqueles resultantes de dados moleculares, seja baseado em análises multimarcadores ou filogenômicas. Por exemplo, alguns estudos que compartilham seus conjuntos de dados genômicos entre si e que, portanto, apresentam razoável sobreposição, curiosamente tiveram resultados divergentes: Simon *et al.* (2009) suportou Opisthoptera; Simon *et al.* (2012) suportou Metapterygota; Von Reumont *et al.* (2012), Misof *et al.* (2014) e Wipfler *et al.* (2019) suportaram Palaeoptera; e por último, o mais discrepante de todos, Meusemann *et al.* (2010), suportou Paleoptera na análise bayesiana, mas obteve Ephemeroptera grupo-irmão de Hemiptera na análise de verossimilhança. Nesse aspecto, talvez a amostragem taxonômica tenha alguma relevância nos resultados obtidos. Por exemplo, Thomas *et al*. (2013), em uma análise com múltiplos marcadores (12S, 16S, 18S, 28S e H3), demonstraram que suas análises somente obtinham o agrupamento Palaeoptera quando se utilizava uma maior amostragem taxonômica de Odonata, Ephemeroptera e Neoptera – cada linhagem com 35 terminais amostrados, e que bancos de dados com menor amostragem – com 10 terminais de cada linhagem – eram bastante sensíveis às alterações analíticas. A questão da amostragem taxonômica ainda representa uma séria limitação, especialmente para os trabalhos filogenômicos que, apesar da grande quantidade de dados, na ordem de gigabases, ainda são baseados em uma reduzida amostragem de táxons, o que pode comprometer o alcance de suas conclusões. Por exemplo, Simon *et al.* (2009, 2012), Meuseman *et al.* (2010) e Von Reumont *et al.* (2012) amostraram uma espécie de Odonata e uma de Ephemeroptera, enquanto Misof *et al.* (2014) e Wipfler *et al.* (2019) incluíram três espécies de Odonata e quatro de Ephemeroptera.

2.4. Clados principais reconhecidos em Neoptera. Neoptera (clado 14) é a linhagem que contém a maioria (26) do total (30) das ordens atuais de Insecta (clado 6). Por mais que as classificações propostas para os insetos divirjam, em algum grau concordam com Martynov (1925) em subdividir os Neoptera em três agrupamentos, o complexo ortopteroide (Polyneoptera, clado 15), o complexo hemipteroide (Paraneoptera, clado 36), e os insetos com metamorfose completa (Holometabola, clado 42). No passado, houve divergências com relação à composição de cada agrupamento, algo que hoje é mais consensual. Entretanto,

ainda persistem grandes divergências quanto ao relacionamento entre os táxons terminais nos três agrupamentos.

2.4.1. Polyneoptera (clado 15). Dentre os Neoptera, o clado ortopteroide (Polyneoptera) notabiliza-se por sua longa história evolutiva e grande diversidade taxonômica (são pelo menos 10 ordens atuais), especializações morfológicas e de hábitos de vida, agrupando desde formas com imaturos aquáticos (Plecoptera) a formas totalmente terrestres e insetos solitários a eussociais (cupins). Esta heterogeneidade promoveu grandes debates acerca das relações evolutivas dos Polyneoptera, de modo que tanto sua monofilia quanto suas relações internas eram questionadas (e.g. Hennig 1969, 1981; Kristensen 1981, 1991; Wheeler *et al*. 2001). Entretanto, diversos estudos sistemáticos recentes, baseados em caracteres morfológicos ou moleculares, têm corroborado sua monofilia (e.g. Grimaldi & Engel 2005; Terry & Whiting 2005; Ishiwata *et al*. 2010; Yoshizawa 2011; Misof *et al*. 2014; Wipfler *et al*. 2019). Historicamente, as ordens Plecoptera, Embioptera e Zoraptera foram as responsáveis pelas maiores controvérsias nas diferentes classificações (Wheeler *et al*. 2001; Terry & Whiting 2005; Trautwein *et al*. 2012). Wipfler *et al*. (2019) conduziram o mais abrangente estudo sistemático de Polyneoptera, incluindo análises genômicas de 106 espécies representando todas as ordens do clado, além de proporem 112 caracteres de morfologia, ecologia e comportamento. Este estudo, além de demonstrar a monofilia de Polyneoptera, resgatou suas relações internas com considerável grau de suporte, proporcionando novas discussões sobre as relações evolutivas entre seus representantes.

Haplocercata (Dermaptera + Zoraptera) (clado 16). Alguns autores consideram Zoraptera a mais enigmática ordem em estudos filogenéticos dentre os Insecta. Para Hennig (1981), Zoraptera (clado 17) poderia ser considerada uma linhagem mais antiga dos Paraneoptera e constituir o grupo-irmão dos Acercaria (Paraneoptera s.s.) (clado 36), com base em várias reduções observadas, como cordão nervoso abdominal concentrado, redução dos cercos, redução no número de túbulos de Malpighi (6) e redução no número de tarsômeros – essa "tendência para reduções" se acentuaria nos Acercaria. Já para Kristensen (1991), Zoraptera teria uma posição incerta entre as linhagens basais de Neoptera. Nos últimos vinte anos, com advento dos estudos moleculares e refinamento dos estudos morfológicos, duas hipóteses ganharam força: Zoraptera como grupo irmão de Dictyoptera (Wheeler *et al.* 2001; Yoshizawa & Johnson 2005; Ishiwata *et al.* 2010; Trautwein *et al.* 2012); e Zoraptera e Embioptera como grupos-irmãos (Minet & Borgouin 1986; Engel & Grimaldi 2000, Grimaldi & Engel 2005; Yoshizawa 2007). Alguns estudos ainda resgataram as relações entre Zoraptera e Paraneoptera (Beutel & Gorb 2006; Beutel & Weide 2005; Friedrich & Beutel 2008). Terry & Whiting (2005), Misof *et al.* (2014) e Wipfler *et al.* (2019) propuseram o agrupamento de Dermaptera (clado 18) com Zoraptera. Com os Zoraptera, os dermápteros compartilham a presença de cromossomos holocêntricos; cuidado maternal, observado nos Dermaptera e em apenas uma espécie de Zoraptera; e os cercos com apenas um artículo (Terry & Whiting 2005, Wipfler *et al.* 2019). A presença de cercos com um artículo, embora de aparência muito distinta, membranosos e ovais em Zoraptera, e esclerosados e modificados em pinça nos Dermaptera, levou a proposição do termo Haplocercata por Terry & Whiting (2005), palavra composta de origem grega (haploos = simples; cercus = cerco). Posteriormente, Yoshizawa (2010) apontou que este agrupamento se deu como resultado de uma contaminação das amostras. Wipfler *et al.* (2019) recuperaram este clado com um alto suporte nas análises de máxima verossimilhança (ML), porém ressaltaram que este resultado pode ser sensível à amostragem taxonômica. Neste estudo (op. cit.), assim como em Misof *et al.* (2014), apenas uma espécie de Zoraptera (*Zorotypus* sp.) foi incluída nas análises, de modo que este resultado deve ser observado com atenção.

Plecoptera + (((Eukinolabia + Xenonomia) + Dictyoptera) + Orthoptera) (clado 19). Agrupamento obtido em estudos filogenômicos, proposto por Misof *et. al* (2014) e recuperado por Wipfler *et. al* (2019). Wipfler *et al*. (op. cit.) propõem como potencial sinapomorfia para este clado a presença de cromossomos monocêntricos. Cromossomos holocêntricos são reportados, em Polyneoptera, apenas em Zoraptera e Dermaptera, e também encontrados em Odonata e Ephemeroptera. Os autores argumentam que cromossomos holocêntricos podem representar a condição plesiomórfica para Pterygota, Dicondylia ou Insecta, uma vez que todos os outros polineópteros (exceto Plecoptera, o qual ainda não se tem essas informações) possuem cromossomos monocêntricos. Assim, a presença deste tipo de cromossomo seria um estado apomórfico para Polyneoptera excluindo Haplocercata ou excluindo Haplocercata e Plecoptera.

Orthoptera + ((Eukinolabia + Xenonomia) + Dictyoptera) (clado 21). Agrupamento recuperado nos estudos de Terry & Whiting (2005), Misof *et al*. (2014) e Wipfler *et al*. (2019). Segundo Wipfler *et al*. (2019), potenciais sinapomorfias para este clado incluem a presença de um coração antenal especializado; a presença do músculo mesotorácico esternocoxal IIscm5; e a presença de cromossomos monocêntricos.

Dictyoptera + (Xenonomia + Eukinolabia) (clado 23). Clado que reúne Dictyoptera (Mantodea, "Blattaria" e Isoptera), Eukinolabia (Embioptera e Phasmatodea) e Xenonomia (Mantophasmatodea e Grylloblattaria). Agrupamento recuperado no estudo molecular de Kjer *et al*. (2006) e nos estudos filogenômicos de Misof *et al*. (2014) e Wipfler *et al*. (2019). Até o momento, clado sem sinapomorfias propostas.

Xenonomia (Mantophasmatodea + Grylloblattaria) + Eukinolabia (Embioptera + Phasmatodea) (clado 24). Agrupamento recuperado no estudo molecular de Kjer *et al*. (2006) e nos estudos filogenômicos de Misof *et al*. (2014) e Wipfler *et al*. (2019). De acordo com Wipfler *et al*. (2019), potenciais sinapomorfias para este clado incluem um arólio fortemente alargado e a prognatia, observada em Grylloblattaria, Embioptera e Phasmatodea.

Dictyoptera (clado 31). Reúne três linhagens, Isoptera (clado 34), Mantodea (clado 32) e "Blattaria" (clado 33), cada qual constituída por insetos bem característicos (cupins, louva-a-deus e baratas, respectivamente). O nome Dictyoptera foi empregado originalmente para designar o táxon que agrupava mantódeos e baratas, reunido com base na produção de uma ooteca pelas

fêmeas, para a proteção dos ovos. Dictyoptera é um clado tradicional e tem sido considerado monofilético em diversos estudossistemáticos (e.g. Thorne & Carpenter 1992; DeSalle *et al*. 1992; Deitz *et al*. 2003; Klass & Meier 2006; Trautwein *et al.* 2012; Misof *et al.* 2014; Wipfler *et al.* 2019). Boudreaux (1979) utilizou o nome Dictyopterida para o clado formado por ((Protoblattaria, Grylloblattaria) (Zoraptera (Isoptera (Mantodea, Blattaria)))), denominando (Mantodea + Blattaria) como Blattodea. Entretanto, Hennig (1981) considerou Blattaria e Isoptera mais relacionados entre si do que com Mantodea, fundamentando-se no compartilhamento de asas com a veia Sc (subcosta) curta (longa em Mantodea) e a ausência do ocelo anterior (presente em Mantodea). Segundo Hennig (1981), as fêmeas dos cupins teriam perdido a capacidade de produzir ootecas, devido ao desenvolvimento da vida social. Ressaltou, também, que as fêmeas de cupins de Mastotermes Froggatt ainda envolvem os ovos em secreções das glândulas acessórias, o que representaria um resquício da ooteca. Outros caracteres importantes, como o compartilhamento de endossimbiontes no trato digestivo de baratas (Cryptocercidae) e cupins fortaleceram a hipótese de que os cupins sejam uma linhagem de baratas (Lo *et al.*, 2003). Outros estudos corroboraram esta hipótese, de modo que atualmente é consenso que cupins sejam baratas sociais, com Cryptocercidae como linhagem mais próxima, resultando em "Blattaria" parafilético e Mantodea como grupo irmão do clado "Blattaria" + Isoptera (e.g. Seelinger & Seelinger 1983; Lo *et al.* 2000; Terry & Whiting 2005; Kjer *et al.* 2006; Klass & Meier 2006; Inward *et al.* 2007; Ishiwata *et al.* 2010; Trautwein *et al.* 2012; Misof *et al.* 2014; Wipfler *et al.* 2019).

Xenonomia (Grylloblattaria + Mantophasmatodea) (clado 25). Clado inicialmente proposto por Terry & Whiting (2005) para o relacionamento de Grylloblattaria (clado 27) e Mantophasmatodea (clado 26). O termo Xenonomia tem origem grega (*xenos* = estrangeiro; *onoma* = nome), alusivo ao fato de que os nomes desses dois táxons (Mantophasmatodea e Grylloblattaria) são formados por partes dos nomes de ordens com as quais não estão, de fato, diretamente relacionadas (Mantodea, Phasmatodea, Grylloblattaria e "Blattaria"). Xenonomia é suportado por diversos estudos sistemáticos, tanto com caracteres morfológicos quanto moleculares (e.g. Kjer *et al.* 2006; Ishiwata *et al*. 2010; Trautwein *et al*. 2012; Misof *et al.* 2014; Wipfler *et al.* 2019). Grylloblattaria (clado 27) já foi incluída em Orthoptera, como uma subordem distinta (Beier 1972). Kristensen (1981) considerou que muitas dessas semelhanças de Grylloblattaria com os ortópteros devem ser simplesiomorfias, como, por exemplo, a estrutura do ovipositor. Uma diferença importante é que os Grylloblattaria não possuem criptopleura, ou seja, o pronoto não recobre a propleura, como nos ortópteros. Mantophasmatodea (clado 26), a enigmática ordem dos gladiadores, foi a última ordem de insetos a ser descrita. Os gladiadores são insetos carnívoros, ápteros, semelhantes aos Phasmatodea, diferindo por possuírem, entre outros caracteres, cabeça hipognata e por não possuírem glândulas repugnatórias no protórax, caracteres marcantes em Phasmatodea. Pela cabeça hipognata, diferem também de Grylloblattaria e de Dermaptera. Dos Dictyoptera, diferem principalmente pelo tentório não perfurado (perfurado em cupins, louva-a-deus e baratas). Finalmente, diferem de ortópteros por serem ápteros e não-saltadores, com pernas posteriores curtas e por possuírem a região pleural do protórax livre e não recoberta pelos lobos protorácicos.

Eukinolabia (Embioptera + Phasmatodea) (clado 28). Clado inicialmente proposto por Terry & Whiting (2005) para o relacionamento de Embioptera (clado 29) e Phasmatodea (clado 30). Eukinolabia tem origem grega (eukinetos = ágil; labia = lábios), em referência a musculatura exclusiva das paraglossas labiais, compartilhada pelos dois táxons (Kristensen 1975). Posteriormente, Eukinolabia foi suportado por diversos estudos sistemáticos, morfológicos e moleculares (e.g. Kjer *et al.* 2006; Ishiwata *et al.* 2010; Trautwein *et al.* 2012; Misof *et al.* 2014; Wipfler *et al.* 2019).

2.4.2. Paraneoptera (clado 36). Com a confirmação do posicionamento de Zoraptera em Polyneoptera, Paraneoptera passa a ter uma composição idêntica ao táxon Acercaria (Börner 1904), sugerido por Hennig (1981) e Kristensen (1981). Dentre as sinapomorfias indicadas para este clado, a ausência de cercos é uma das características mais conspícuas. Outras características evidentes se referem também a reduções, fusões ou perdas: esterno abdominal I ausente; gânglios abdominais fundidos e formando uma massa ganglionar; no máximo quatro túbulos de Malpighi; dois ou no máximo três tarsômeros nos adultos. A presença de espermatozoides com dois flagelos é uma autapomorfia desse clado.

Paraneoptera é um clado cuja monofilia é tradicionalmente reconhecida. Entretanto, assim como em Polyneoptera, as relações internas entre suas linhagens passaram por um histórico de incertezas e apenas recentemente foram melhor compreendidas. Alguns autores (Hennig 1981; Kristensen 1981) reconheceram dois grupos-irmãos principais, Psocodea constituído por (Psocoptera + Phthiraptera) (clado 40) e Condylognatha constituído por (Thysanoptera + Hemiptera) (clado 37), embora posteriormente Kristensen (1991) passa a não considerar Condylognatha monofilético. O relacionamento entre os tripes (Thysanoptera, clado 38) e os hemípteros (clado 39) é corroborado por diversos estudos morfológicos e moleculares (Yoshizawa & Saigusa 2001; Ishiwata *et al.* 2010; Trautwein *et al*. 2012; Johnson *et al*. 2018). Psocodea foi sugerido por Lyal (1985), ao considerar "Psocoptera" parafilético em relação a Phthiraptera. Este relacionamento foi recuperado em diversos estudos posteriores (Johson *et al*. 2004; Murrell & Barker 2005; Yoshizawa & Johnson 2010; Johnson *et al*. 2018).

Johnson *et al*. (2018) conduziram o estudo sistemático mais robusto com os Paraneoptera até então, com análises filogenômicas de 193 táxons terminais, incluindo 160 paraneópteros. Este estudo corroborou a monofilia de Paraneoptera, assim como resgatou a monofilia e as relações entre suas principais linhagens. Os autores chamam atenção para o posicionamento e as relações internas de Psocodea, o qual foi resgatado com grupo-irmão de Holometabola (com Paraneoptera parafilético) em algumas de suas análises, e a necessidade de estudos mais abrangentes para se investigar as relações de Psocodea com os demais Paraneoptera e Holometabola.

Condylognatha (Thysanoptera + Hemiptera) (clado 37). As principais sinapomorfias que sustentam o clado Condylognatha

são as seguintes (Boudreaux 1979; Hennig 1981; Kristensen 1981): maxilas e mandíbulas transformadas em estiletes e anéis esclerosados entre os flagelômeros antenais. Este clado também vem sendo recuperado em estudos sistemáticos mais recentes (Yoshizawa & Saigusa 2001; Ishiwata *et al*. 2011; Trautwein *et al*. 2012; Johnson *et al*. 2018).

Psocodea (clado 40). Lyal (1985), com base em dados morfológicos, evidenciou que "Psocoptera" é parafilético, uma vez que Liposcelidae (família incluída em "Psocoptera") em sua análise aparece como grupo-irmão de Phthiraptera, e sugeriu o clado Psocodea para agrupar as linhagens dos piolhos (Psocoptera e Phthiraptera). Este agrupamento foi recuperado em estudos posteriores (Johnson *et al*. 2004; Trautwein *et al* 2012; Misof *et al*. 2014; Johnson *et al*. 2018) e, embora a monofilia da linhagem dos piolhos parasitas (Phthiraptera) tenha sido debatida (Johnson *et al.* 2004; Murrell & Barker 2005; Yoshizawa & Johnson 2010), o estudo de Johnson *et al*. (2018) resgatou a monofilia deste clado. O estilo de vida parasita, além de diversas características morfológicas compartilhadas pelos Phthiraptera ajudam a atestar sua monofilia. Johnson *et al*. (op. cit.) apontam a instabilidade do posicionamento de Psocodea devido a suportes estatísticos conflitantes em algumas das análises, as quais recuperaram Psocodea como grupo-irmão de Holometabola e a consequente parafilia de Paraneoptera. Entretanto, os autores destacam a ausência de apomorfias que sustentem Psocodea + Holometabola, enquanto a monofilia de Paraneoptera é sustentada por pelo menos 14 apomorfias morfológicas. Os autores consideram o posicionamento de Psocodea uma questão ainda não resolvida na filogenia dos insetos e recomendam mais estudos filogenéticos, morfológicos e moleculares, para esclarecer suas relações.

2.4.3. Holometabola (clado 42) (=Endopterygota). Os holometábolos reúnem 11 ordens com cerca de 85% de todas as espécies descritas dos insetos atuais. A sinapomorfia mais marcante desse grupo é a holometabolia, ou seja, o ciclo de vida que inclui as fases de ovo, larva, pupa e adulto. As larvas possuem estruturas de visão especializadas, localizadas nos lados da cabeça, os estemas, que desaparecem nas pupas e nos adultos. Paulus (1986, *apud* Kristensen 1991) mencionou a possibilidade de que os olhos compostos dos adultos dos holometábolos sejam uma nova aquisição, resultantes da reorganização dos estemas larvais, portanto distintos dos olhos presentes nos demais insetos. As asas desenvolvem-se em bolsas invaginadas no interior do corpo das larvas mediante um processo denominado endopterigotia, e são exteriorizadas apenas na muda de larva para pupa. As genitálias, masculina e feminina, também se desenvolvem internamente no corpo das larvas e são evaginadas apenas na muda larva/pupa. A asa, quando em repouso, dobra-se ao longo da linha jugal, e não da linha vanal, como se dá nos demais neópteros, e essa característica seria uma sinapomorfia adicional (Hamilton 1972).

Segundo o cladograma aqui seguido, três linhagens de Holometabola são reconhecidas como monofiléticas (Fig. 3.2): Hymenoptera (clado 43), Coleopterida + Neuropterida (clado 45, com as ordens Coleoptera, Strepsiptera, Neuroptera, Raphidioptera e Megaloptera), e Mecopterida (clado 54, com as ordens Trichoptera, Lepidoptera, "Mecoptera", Siphonaptera e Diptera). Strepsiptera (clado 52) tem posição controversa, principalmente quando se comparam resultados obtidos com dados morfológicos e moleculares, porém no cladograma da Fig. 3.2 Strepsiptera está proximamente relacionada a Coleoptera. Diferentes hipóteses de relacionamentos entre as linhagens de Holometabola têm sido propostas. Apresentaremos e discutiremos as principais delas a seguir.

Hipótese 1: (Coleoptera (Hymenoptera (Neuropterida + Mecopterida))). Coleoptera é considerado grupo-irmão dos demais holometábolos. Boudreaux (1979) defendeu essa hipótese com base no compartilhamento entre os holometábolos não-coleópteros do parâmero da genitália masculina dividido em duas partes, o basímero e o telômero (em Coleoptera, o telômero está ausente, assim como em Strepsiptera). Daí a denominação de Telomerida para o clado (Hymenoptera (Neuropterida + Mecopterida)). Entretanto, existem dúvidas quanto à homologia entre os diferentes parâmeros dos holometábolos. Outra característica apresentada por Boudreaux (1979) seria a ausência de cecos gástricos em Telomerida.

Hipótese 2: (Hymenoptera (Coleoptera (Neuropterida + Mecopterida))). Hymenoptera é considerado grupo-irmão dos demais holometábolos. Essa hipótese foi defendida por Ross (1965), mas em seguida abandonada pelo próprio autor (Ross *et al*. 1982). É baseada no compartilhamento entre os holometábolos não-himenópteros do ovipositor incompleto, no máximo com duas valvas (três em Hymenoptera) e o fechamento da cápsula cefálica abaixo do forâmen occipital. Entretanto, existem evidências de que os ovipositores em Mecopterida e Coleoptera + Neuroptera não seriam homólogos, e de que o fechamento da cápsula cefálica abaixo do forâmen occipital não é observado em todos os Mecopterida (Kristensen 1981). Foi alegado ainda que Hymenoptera é o único táxon de Holometabola com mais de oito túbulos de Malpighi (atingindo cem em alguns Aculeata) e a redução seria uma sinapomorfia dos não-himenópteros. A paleoentomóloga Kukalová-Peck (2008) passou a suportar essa hipótese, deixando de apoiar a hipótese 3 (Kukalová-Peck 1991).

Hipótese 3: ((Coleoptera + Neuropterida) (Hymenoptera + Mecopterida)). Essa hipótese é apoiada por Hennig (1969, 1981), Kristensen (1975, 1981, 1991, 1999), Kukalová-Peck (1991); Wheeler *et al.* (2001a, b) e Grimaldi & Engel (2005). Há variações nessa hipótese por conta do posicionamento de Strepsiptera como grupo-irmão de Coleoptera constituindo o táxon Coleopterida (Kristensen 1981, 1991) ou em Mecopterida como grupo-irmão de Diptera (Wheeler *et al*. 2001a, b, Grimaldi & Engel 2005), ou ainda assumidamente com posicionamento incerto (Hennig 1969, 1981).

Hipótese 4: (Hymenoptera ((Coleopterida+Neuropterida) + Mecopterida))). Apoiada por Wiegmann *et al*. (2009), Trautwein *et al*. (2012), Misof *et al.* (2014), Peters *et al*. (2014), Song *et al.* (2016), e que está sendo seguida no presente capítulo (Fig. 3.2). Essa hipótese concilia parte da hipótese 2, com Hymenoptera grupo-irmão de todos os holometábolos restantes, com parte da hipótese 3, com Coleoptera ou Coleopterida próximo de Neuropterida. O posicionamento de Coleopterida próximo de Neuropterida é um ponto de convergência entre as hipóteses 3 e 4, e consequentemente, um consenso entre as principais autoridades entomológicas e que possui suporte dos principais

estudos já realizados. Por outro lado, o posicionamento de Hymenoptera é um resgate à proposta de Ross (1965) e que, assim como a hipótese 1, teve pouco apoio da comunidade. Kristensen (1991) já havia destacado que Hymenoptera não exibe nenhuma similaridade notável com os demais agrupamentos holometábolos, apesar de posicioná-la próxima de Mecopterida. Kukalová-Peck (2008), com base no estudo de fósseis, foi uma das poucas a apoiar a hipótese de Ross (1965). A análise morfológica de Beutel *et al*. (2011) converge nesse posicionamento de Hymenoptera, porém distingue-se ao incluir Coleopterida como grupo-irmão de Antliophora dentre os Mecopterida.

Hymenoptera (clado 43). Essa ordem é sustentada por várias autapomorfias (Tab. 3.1), podendo ser destacadas as asas posteriores bastante menores que as anteriores e asas anteriores e posteriores mantidas unidas por ganchos ("hamuli") existentes na margem anterior das asas posteriores. Na topologia da Fig 3.2, Hymenoptera está posicionada como grupo-irmão de todos os demais holometábolos, conforme evidenciado por Wiegmann *et al*. (2009), Trautwein *et al*. (2012), Peters *et al*. (2014) e Song *et al.* (2016). Alternativamente, para muitos autores (Hennig 1969, 1981; Kristensen 1975, 1981, 1991; Wheeler *et al.* 2001a, b), Hymenoptera seria o grupo-irmão de Mecopterida e este clado estaria sustentado por quatro sinapomorfias, principalmente se o táxon Strepsiptera não for considerado, sendo elas: larvas com uma garra tarsal; larvas pelo menos primariamente eruciformes; larvas com glândulas labiais produtoras de seda; e perda dos cecos gástricos do tubo digestivo (Kristensen 1991; Wheeler *et al*. 2001a). Hörnschemeyer (2002), por outro lado, não encontrou nenhuma sinapomorfia compartilhada entre Hymenoptera e Mecopterida na estrutura da base alar. Kristensen (1991) já havia chamado atenção para a ausência de similaridades notáveis entre Hymenoptera e os demais agrupamentos holometábolos.

Coleopterida + Neuropterida (clado 45). Clado que reúne Coleopterida (Coleoptera e Strepsiptera) e Neuropterida (Neuroptera, Raphidioptera e Megaloptera). As principais sinapomorfias deste clado são ausência de músculos cervicais cruciformes; terminália feminina modificada, com 1a e 2a valvas reduzidas e 3o par formando os palpos vaginais; primeiro esclerito axilar bastante desenvolvido; e segundo esclerito axilar com longa projeção caudal (Wheeler *et al.* 2001a; Hörnschemeyer 2002; Kristensen 1991). Também há consistente suporte de análises baseadas em dados moleculares (Wiegmann *et al.* 2009; Misof *et al.* 2014; Peters *et al.* 2014; Song *et al.* 2016; Vasilikopoulos *et al.* 2020) e dados morfológicos (Beutel *et al.* 2019), porém, alguns estudos recuperaram esse clado sem Strepsiptera (Wheeler *et al.* 2001a; Kjer 2004; Kjer *et al.* 2006).

Coleoptera (clado 53). Beutel & Haas (2000) relacionaram 28 sinapomorfias morfológicas que sustentam a monofilia de Coleoptera, várias delas autapomorfias, podendo ser ressaltadas as asas mesotorácicas transformadas em élitros e os padrões característicos de dobramento das asas metatorácicas membranosas. As análises moleculares de Whiting *et al.* (1997), Caterino *et al.* (2002) e Whiting (2002) levantaram dúvidas quanto à monofilia da ordem, entretanto, isso parece estar mais relacionado com o viés amostral desses estudos, uma vez que todos foram baseados unicamente em análise de DNA ribossomal − o primeiro com 18S e 28S, e os dois últimos apenas com 18S. Diversas análises baseadas somente nesses marcadores produziram resultados bisonhos, como Wheeler *et al.* (2001a), Kjer (2004), Kjer *et al.* (2006), Misof *et al.* (2007), entre outros. Por exemplo, Wheeler *et al.* (2001a) obtiveram: i) Coleoptera monofilético e grupo-irmão de Neuropterida na análise combinada de dados morfológicos e moleculares; ii) Coleoptera monofilético, mas Neuropterida parafilético e fazendo parte de Mecopterida na análise baseada em 28S e 18S; iii) Coleoptera monofilético, mas fazendo parte dos Hymenoptera na análise com 18S; e iv) Coleoptera polifilético com ao menos três linhagens separadas na análise com 28S. Apesar dos resultados divergentes desses raros estudos, muitos outros sustentam a monofilia de Coleoptera, como as abrangentes análises morfológicas de Beutel *et al.* (2011, 2019) e análises filogenômicas recentes como Wiegmann *et al.* (2009), Misof *et al.* (2014), Peters *et al.* (2014) e Vasilikopoulos *et al.* (2020). Análises focadas em Coleoptera também suportam sua condição monofilética (Beutel & Haas 2000; Lawrence *et al.* 2011; McKenna *et al.* 2015). Muitas evidências tem suportado o relacionamento de grupo-irmão entre Coleoptera e Strepsiptera (veja discussão adiante sobre Strepsiptera), constituindo o táxon que Boudreaux (1979) denominou como Coleopterida.

Neuropterida (clado 46). Clado que reúne as ordens Neuroptera, Megaloptera e Raphidioptera. Embora a monofilia desse grupo seja bem sustentada por algumas sinapomorfias, as características morfológicas não são facilmente observáveis, e as relações entre as três ordens permanecem incertas (Achtelig & Kristensen 1973). Na literatura, tradicional ou recente, encontramos todas as possibilidades de relações sendo levantadas, o que evidencia a incerteza em suas relações. Na primeira hipótese, alguns autores propuseram maior parentesco entre Neuroptera e Raphidioptera (por exemplo, Hennig 1969, 1981). Brues *et al.* (1954) basearam-se na ausência de leque anal nas asas metatorácicas de Neuroptera e Raphidioptera. Hennig (1981) comentou o hábito terrestre das larvas, independentes do meio aquático, além da perda dos apêndices abdominais, presentes nas larvas dos Megaloptera. Essas, além de outras sinapomorfias sugeridas, foram discutidas e descartadas por Achtelig ("Revisionary notes" in Hennig 1981). O clado Neuroptera + Raphidioptera também foi encontrado pelo estudo molecular de Ishiwata *et al.* (2010). Uma segunda hipótese foi proposta por Boudreaux (1979), com (Raphidioptera + (Neuroptera + Megaloptera)) baseado nas seguintes sinapomorfias: fusão das veias Sc e R; ausência de pterostigma pigmentado nas asas; maxilas dos adultos com estipes alongados (curtos em Megaloptera – Sialidae); encurtamento do ovipositor. Kristensen (1981), entretanto, foi reticente em aceitar essas sinapomorfias por julgar que não são aplicáveis ao plano-básico de Neuropterida. De fato, na análise morfológica de Neuropterida de Aspöck *et al.* (2001), os autores encontraram diferentes sinapomorfias (Tab. 3.1). Além disso, ao contrário da interpretação geral, Aspöck (2002) considerou as larvas aquáticas existentes em Megaloptera e Neuroptera Sysiridae como representando uma condição plesiomórfica, enquanto as larvas terrestres, presentes nos demais Neuroptera e possuindo túbulos de Malpighi criptonéfricos (conectados ao reto), representariam a condição apomórfica. Os túbulos criptonéfricos poderiam estar relacionados com os problemas osmó-

ticos decorrentes da passagem de vida aquática para terrestre. O relacionamento mais próximo entre Neuroptera e Megaloptera atualmente é considerado o mais aceito (Engel *et al.* 2018), com suporte proveniente de análises focadas em Neuropterida realizadas por Aspöck *et al.* (2001), Aspöck (2002) e Aspöck & Aspöck (2008) com dados morfológicos, Haring & Aspöck (2004) com múltiplos marcadores, Cameron *et al.* (2009) com dados mitogenômicos, e Vasilikopoulos *et al.* (2020) com dados genômicos nucleares. Assim como, há suporte de análises mais abrangentes de Hexapoda ou Holometabola (Grimaldi & Engel 2005; Misof *et al.* 2014; Peters *et al.* 2014). A terceira possibilidade de relacionamento − (Neuroptera + (Megaloptera + Raphidioptera)) − destaca algumas possíveis sinapomorfias, como os ovaríolos racemosos e telotróficos, com numerosas células nutridoras ("nurse cells"); firme conexão entre metepímero e apófise do segmento abdominal I; e tergo abdominal II com acrotergito acomodando forte musculatura intersegmentar (Hennig 1981; Kristensen 1991). Essa hipótese foi também corroborada por Whiting *et al.* (1997) com base em dados de múltiplos marcadores e morfológicos, Kristensen (1999) com dados morfológicos, Wiegmann *et al.* (2009) com dados genômicos e Song *et al.* (2016) com dados de múltiplos marcadores. Beutel *et al.* (2011) obteve esse mesmo relacionamento, porém com os megalópteros parafiléticos.

Mecopterida (clado 54). Táxon constituído por Amphiesmenoptera, que inclui as ordens Trichoptera e Lepidoptera, e Antliophora, que inclui as ordens "Mecoptera", Siphonaptera e Diptera. A composição de Mecopterida, com essas cinco ordens e sem Strepsiptera, esteve presente nas propostas de classificação de Hennig (1953, 1969, 1981) e voltou a ser suportada novamente (Bonneton *et al.* 2006; Wiegmann *et al.* 2009; Ishiwata *et al.* 2010; Trautwein *et al.* 2012; Misof *et al.* 2014; Peters *et al.* 2014; Song *et al.* 2016). Várias sinapomorfias sustentam sua monofilia (Tab. 3.1).

Amphiesmenoptera (clado 55). Clado que agrupa Trichoptera e Lepidoptera. Esse grupo, denominado Trichopterida por Boudreaux (1979), está bem sustentado por várias sinapomorfias (Hennig 1981), sendo uma delas bem evidente, as asas densamente revestidas por cerdas ou escamas, característica da qual deriva o nome do táxon (do grego, amphiesma = roupa; pteron = asa, em alusão ao revestimento denso de cerdas ou escamas nas asas). Outras sinapomorfias importantes são: oogênese aquiasmática; cromossomos pré-holocêntricos; braços furcais do pterotórax fundidos com o epímero; par de glândulas abrindo-se no esterno V; filamentos acessórios externos do flagelo do espermatozoide muito robustos; pré-lábio fundido com a hipofaringe na larva, formando um lobo saliente e com o orifício da glândula de seda localizado no ápice (Hennig 1981; Kristensen 1991; Wheeler *et al.* 2001a, b). Hennig (1981) considerou a existência de fêmeas heterogaméticas como sendo a sinapomorfia mais relevante de Amphiesmenoptera, mas relata que essa condição também ocorre, como convergência, em alguns dípteros bastante derivados. Dentre os agrupamentos supraordinais de Holometabola, Amphiesmenoptera é o único cuja monofilia e composição são indiscutivelmente aceitas. Nem mesmo os primórdios das análises moleculares foram capazes de abalar a sólida estrutura filogenética deste clado.

Antliophora (clado 58). O nome Antliophora foi utilizado originalmente por Hennig (1969, 1981) para o táxon (Mecoptera + Diptera), e Kristensen (1981) ampliou seu uso para o táxon que agrupa Mecoptera, Diptera e Siphonaptera. O nome foi derivado da suposição de que, durante a cópula, esses insetos não mais transfeririam o esperma por meio de espermatóforos, mas por meio de uma bomba espermática. Entretanto, essa estrutura não está presente em algumas famílias atuais de Diptera e de "Mecoptera" (por exemplo, Boreidae). Cumpre ressaltar que existem casos de desenvolvimento secundário de espermatóforos, como registrado para algumas espécies de Chironomidae, Ceratopogonidae e Simuliidae (Diptera). Mickoleit (1978; and "Revisionary notes" in Hennig 1981) sugere que o mesmo pode ter acontecido em Boreidae (Mecoptera), que disse ainda existirem diferenças importantes entre as bombas espermáticas de "Mecoptera" e Diptera, tanto em relação às estruturas quanto ao funcionamento, o que impede que a hipótese de homologia entre as bombas possa ser aceita com confiança. Elas podem ter se originado independentemente a partir de estruturas homólogas das genitálias. Outras sinapomorfias de Antliophora seriam as seguintes: perda de alguns músculos do lábio no adulto; perda de músculos do labro, lábio e hipofaringe na larva; formação de um quarto esclerito axilar; alteração na musculatura do primeiro esclerito axilar; e cérebro e complexo subesofágico formando uma massa compacta ao redor da faringe (Kristensen 1981; Wheeler *et al.* 2001a; Hörnschemeyer 2002; Beutel *et al.* 2011). As relações entre as três ordens permanecem controversas, bem como a questão sobre a monofilia de Mecoptera (ver discussão adiante). Hennig (1953, 1969, 1981) propôs maior proximidade filogenética entre Diptera e Mecoptera. Para Boudreaux (1979, ver também Beutel *et al.* 2011), Diptera seria grupo-irmão de Siphonaptera, constituindo o táxon Haustelloidea, com base nas supostas sinapomorfias: peças bucais picadoras-sugadoras, com epifaringe e lacínias em forma de estiletes; hipofaringe com extremidade livre, acuminada e contendo o duto salivar; pupa adéctica, primitivamente rompendo o casulo por meio de estruturas cefálicas; e pernas torácicas ausentes nas larvas. Outros autores indicaram um relacionamento mais próximo entre Mecoptera, monofilético ou não, e Siphonaptera (Kristensen 1981, 1991, 1999; Whiting 2002; Kjer 2004; Grimaldi & Engel 2005; Wiegmann *et al.* 2009; Misof *et al.* 2014; Peters *et al.* 2014; Tihelka *et al.* 2020). Algumas possíveis sinapomorfias para reunir "Mecoptera" e Siphonaptera seriam a existência de microcerdas ("acanthae") no proventrículo; musculatura extrínseca do labro ausente; e espermatozoide modificado (Kristensen 1981, 1991).

"Mecoptera" (clado 61). Táxon considerado monofilético por alguns autores (Mickoleit 1978; Mickoleit, "Revisionary notes" *in* Hennig 1981; Willman 1987; Kristensen 1991; Wiegmann *et al.* 2009; Beutel *et al.* 2011; Misof *et al.* 2014). Porém, o número de estudos corroborando sua parafilia é crescente (Hinton 1958; Wood & Borkent 1989; Kristensen 1999; Wheeler *et al.* 2001a, b; Whiting 2001, 2002; Kluge 2003; Kjer 2004; Grimaldi & Engel 2005; Beutel & Pohl 2006; Misof *et al.* 2007; Tihelka *et al.* 2020). As controvérsias principais se devem à posição das famílias Nannochoristidae e de Boreidae e o relacionamento com Siphonaptera. Nannochoristidae foi considerada grupo-irmão dos demais mecópteros (Willmann 1987; Kristensen 1991), gru-

po-irmão de Siphonaptera + Diptera (Wood & Borkent 1989; Friedrich *et al*. 2013), grupo-irmão de Siphonaptera (Whiting 2002; Tihelka *et al.* 2020) ou ainda como uma ordem separada (Hinton 1981). Por sua vez, os mecópteros ápteros da família Boreidae foram considerados como grupo-irmão de Panorpidae (Penny 1975), parte de uma politomia com Meropeidae e Panorpomorpha (Willmann 1987), como grupo-irmão de Siphonaptera (Willmann 1989; Kristensen 1999; Kjer 2004; Grimaldi & Engel 2005; Beutel & Pohl 2006; Song *et al.* 2016), como grupo-irmão de Siphonaptera + Diptera (Friedrich & Beutel 2010) ou ainda elevada ao nível de ordem (Hinton 1958).

2.5. Posicionamento de Strepsiptera: problema ou solução? Táxon monofilético (clado 52), com grande número de autapomorfias, muitas das quais evidentemente relacionadas com o hábito de vida endoparasitária de suas larvas e de algumas fêmeas adultas (Stylopidia). Entretanto, sua posição filogenética é bastante controversa. Jeannel (1945) propôs que os Strepsiptera estariam mais relacionados com os Hymenoptera, pois são os dois únicos grupos de Holometabola que compartilham apenas um envoltório embrionário. Essa afirmação foi contestada por Weber (1949), com a demonstração de que o envoltório que ocorre em Hymenoptera-Aculeata corresponde à serosa, enquanto em Strepsiptera corresponde ao âmnion, não sendo, portanto, estruturas homólogas. Outra característica compartilhada por essas duas ordens apontada por Jeannel (1945) seria a fusão do primeiro segmento abdominal com o tórax. Kinzelbach (1967), baseado em características morfológicas da cabeça, considerou os Strepsiptera mais relacionados com o complexo Mecopterida, principalmente com Trichoptera, Lepidoptera-Zeugloptera e Mecoptera. Entretanto, o próprio autor reconsiderou depois suas conclusões e julgou-as equivocadas, pois seriam baseadas em plesiomorfias (Kinzelbach, "Revisionary notes" *in* Hennig 1981). Strepsiptera também foi considerado um grupo modificado de besouros polífagos e relacionados com os Cucujiformia (Crowson 1967) devido ao compartilhamento das asas anteriores modificadas em élitros e do voo ser proporcionado pelas asas posteriores, a ausência de sutura notopleural e a ausência de um artículo na perna da larva de primeiro ínstar, resultante da fusão do tarso e pretarso. Porém, várias das características presentes nos estrepsípteros dificultam a aceitação dessa hipótese, podendo ser destacadas (Kinzelbach 1971; Kinzelbach, "Revisionary notes" *in* Hennig 1981; Kristensen 1981): os estemas das larvas dos estrepsípteros possuem um cone cristalino, o que não ocorre nos estemas das larvas de besouros; as asas mesotorácicas ("halteres") dos estrepsípteros ainda têm algumas veias, o que não ocorre em Coleoptera; nos estrepsípteros não existe gula, que está presente em Coleoptera; Strepsiptera não possui ovários telotróficos, característicos de Coleoptera-Polyphaga; Strepsiptera não tem túbulos de Malpighi criptonéfricos, presentes em Coleoptera-Cucujiformia.

Outros autores, levando em conta as objeções apresentadas acima, admitiram os estrepsípteros como grupo-irmão de Coleoptera (Kinzelbach 1971; Boudreaux 1979; Hennig 1981; Kristensen 1975, 1981, 1991), principalmente levando em conta que o voo desses insetos é resultante da movimentação das asas metatorácicas. Boudreaux (1979) denominou o táxon formado por Coleoptera + Strepsiptera de Coleopterida e sugeriu outras sinapomorfias, dentre as quais devem ser destacadas: metatórax muito aumentado, proporcionando espaço para a musculatura de voo; asas posteriores com venação simplificada; venação das asas anteriores muito reduzida; região dorsal do abdômen menos esclerosada do que a ventral; no máximo dois ocelos presentes. Kukalová-Peck & Lawrence (1993) também apoiaram a monofilia de Coleopterida, baseados em uma análise de venação das asas metatorácicas. As sinapomorfias apresentadas não foram aceitas por Whiting & Kathirithamby (1995), mas as críticas foram comentadas e rejeitadas por Kukalová-Peck (1998), juntamente com a sugestão de duas novas sinapomorfias para sustentar (Strepsiptera + Coleoptera). Entretanto, Wheeler *et al.* (2001a) continuaram a considerar as interpretações de Kukalová-Peck (1998) suspeitas e os caracteres apresentados como inadequados para análise filogenética. Beutel & Gorb (2001) apoiaram a relação entre Strepsiptera e Coleoptera, e criticaram vários dos caracteres utilizados na análise de Whiting *et al*. (1997). As principais sinapomorfias sugeridas por Beutel & Gorb (2001) referem-se à perda dos músculos furco-pleurocostais e escutelo-pleurocostais, e à presença de uma sola de pelos adesivos nos tarsômeros.

Whiting & Wheeler (1994), Whiting *et al*. (1997) e Wheeler *et al*. (2001a, b), com base em dados moleculares (rDNA 18S e 28S) e em dados moleculares e morfológicos concatenados, sugeriram uma relação de grupo-irmão entre Strepsiptera e Diptera, formando o táxon Halteria. A evidência morfológica encontrada para sustentar Strepsiptera + Diptera é débil, pois se baseia apenas na apomorfia evidentemente plástica da lacínia transformada em estilete. Deve ser ressaltado que essa suposta sinapomorfia é resultante de um artifício da otimização do caráter, pois em Mecoptera ocorre o estado 0 (zero), em Siphonaptera e Diptera, o estado 2, sendo que para Strepsiptera foi assinalado "não aplicável" (Wheeler *et al*. 2001 a, b: 126, Tab. 2, caráter 126). Quando esses autores utilizaram apenas dados morfológicos, a topologia obtida foi (Strepsiptera + (Diptera + (Siphonaptera + Mecoptera))), ou seja, (Strepsiptera + Antliophora), com quatro sinapomorfias: mandíbula em forma de punhal, com a articulação anterior reduzida (perdida secundariamente em Diptera e Siphonaptera); maxila com um lobo e lábio sem lobo; palpo labial com dois palpômeros; e segmento abdominal IX nos machos em forma de anel.

Kristensen (1991) comentou que até mesmo a colocação de Strepsiptera em Holometabola pode ser questionada, pois o estágio de pupa de alguns estrepsípteros é precedido por dois ínstares farados, nos quais aparecem brotos externos de asas. O autor admitiu que, face ao conhecimento atualmente existente, o mais recomendável seria considerar Strepsiptera como um táxon *incertae sedis* dentro de Neoptera. Talvez essa possa ser uma decisão apropriada (Vanin 2012), principalmente porque alguns autores consideram a proximidade entre Strepsiptera e Diptera baseada em evidências moleculares, um artifício decorrente da "atração de ramos longos" (Huelsenbeck 1997; Kjer 2004). Isso acontece quando as taxas de evolução foram muito mais elevadas em algumas linhagens ("ramos") do que nas outras ou quando a amostragem taxonômica em um grupo é tão pequena que ele aparece como muito diferente dos demais. Devido a essa diferença, os demais ramos são tão curtos que apresentam poucas diferenças entre si. Pelo critério da máxima parcimônia, os ramos

curtos são incorretamente reunidos, e os ramos longos também tendem a permanecer juntos. Quanto maior o comprimento da sequência utilizada, maior será o suporte estatístico desse agrupamento equivocado (Miyaki *et al*. 2001).

Os estudos mais recentes, baseados em dados morfológicos e moleculares, inclusive com dados genômicos, têm convergido no relacionamento de grupo-irmão entre Strepsiptera e Coleoptera (Kukalová-Peck 2008; Wiegmann *et al*. 2009; Beutel *et al.* 2011; Lawrence *et al*. 2011; Niehuis *et al.* 2012; Misof *et al*. 2014; Peters *et al*. 2014; McKenna *et al*. 2015; Song *et al.* 2016; Beutel *et al.* 2019; Vasilikopoulos *et al*. 2020).

3. Aspectos relevantes da história evolutiva dos insetos. O cladograma da Fig. 3.6 representa as relações entre os táxons principais dos hexápodes derivado do cladograma da Fig. 3.2 e a proporção quanto ao número de espécies de vários táxons. Algumas das características consideradas mais importantes desses táxons serão comentadas.

Cerca de um milhão de espécies de insetos já foram descritas e nomeadas. Segundo algumas estimativas (por exemplo, Erwin 1982), o número de espécies existentes pode alcançar a enorme cifra de 30.000.000. Esse grande número de espécies é resultante dos processos evolutivos que ocorreram ao longo dos cerca de 400 milhões de anos da história evolutiva do grupo. As causas que poderiam explicar essa riqueza são variadas e tem havido muita especulação a respeito (Labandeira & Sepkoski 1993). Certamente essas causas estão relacionadas com a antiguidade do grupo e com o fato de os insetos serem artrópodes, que também incluem outros subgrupos bastante diversificados, como os crustáceos. Várias das características compartilhadas pelos artrópodes podem ter atuado como fatores importantes na geração e na manutenção dessa riqueza, por exemplo, a existência de um exoesqueleto, trocado periodicamente por meio de mudas, e que pode atuar como uma armadura protetora contra agressões do meio físico e de possíveis predadores.

Os primeiros hexápodes (Fig. 3.6) eram artrópodes ápteros e ametábolos, possuíam peças bucais ectognatas, do tipo mastigador, rudimentos de apêndices abdominais e realizavam inseminação indireta. Uma das características mais marcantes desses hexápodes é a sua tagmose uniforme, com o corpo dividido em cabeça, tórax com três pares de apêndices locomotores e abdômen. É interessante notar que essa uniformidade quanto à tagmose não ocorre, por exemplo, dentro dos crustáceos, outro agrupamento de artrópodes muito rico em espécies.

Um dos fósseis de hexápodes mais antigos conhecidos é *Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik, do Devoniano Inferior (Siegeniano) da Escócia (Pont, "Revisionary notes" *in* Hennig 1981), classificado entre os colêmbolos. Embora persistam controvérsias se as estruturas consideradas como colóforo nesse fóssil estão interpretadas corretamente, há consenso quanto à antena com quatro artículos e às mandíbulas entognatas características, o que possibilitaria considerá-lo como pertencente à linhagem ancestral dos Ellipura (Hennig 1981). Massoud (1967) e Dellamare-Deboutteville & Massoud (1968) consideraram a espécie como pertencente à família recente Neanuridae, enquanto Crowson (1970) exprimiu suas dúvidas quanto à idade real do fóssil, sugerindo que talvez seja mais recente e houvesse contaminado rochas mais antigas, devonianas. Outros fragmentos de colêmbolos fósseis foram registrados para os depósitos de folhelhos devonianos próximos a Gilboa, Nova York (Shear *et al*. 1984), além de existirem exemplares preservados em âmbar do Cretáceo superior do Canadá (*Protentomobrya* sp.*)* e do Terciário.

Outra espécie fóssil importante do Devoniano do Canadá, *Rhyniognatha hirstii* Tyllyard, foi descrita com base em mandíbulas. Foi considerada por alguns especialistas como pertencente aos Collembola (por exemplo, Martynova 1991). Entretanto, Hennig (1981) ressaltou que as mandíbulas seriam dicondílicas e, portanto, devem ter pertencido a um membro da linhagem Ectognatha e não Entognatha, mas não se assemelham às mandíbulas de um Zygentoma. Assim, essas duas espécies fósseis mais ou menos contemporâneas no Devoniano indicam que a diferenciação dos Hexapoda deve ter ocorrido no início do Devoniano ou mesmo do Siluriano Superior, sendo que no Devoniano Inferior teriam coexistido representantes de Entognatha e Ectognatha. Fragmentos de cutículas atribuídos a Archaeognatha provenientes dos depósitos de Gilboa, citados acima, reforçam essa possibilidade. Naquela época, já existiam plantas terrestres. Elas surgiram, provavelmente, no Ordoviciano superior e estavam bem estabelecidas no Devoniano médio.

Os entognatos sempre possuíram pequenas dimensões, raramente ultrapassando 10 mm de comprimento (Labandeira 1997). Por meio das peças bucais entognatas, passaram a sugar tecidos vegetais, hifas de fungos e microrganismos associados à matéria orgânica em decomposição. Alguns poucos se tornaram predadores. No presente, estão representados pelos colêmbolos, proturos e dipluros. Como seus ancestrais, continuam pequenos e restritos a ambientes úmidos.

No clado Insecta (Fig. 3.6), ocorreram mudanças estruturais importantes, principalmente relacionadas com a economia de água e que resultaram em uma maior capacidade para a exploração de ambientes terrestres cada vez mais secos. Merecem destaque o desenvolvimento de uma camada delgada de cera na cutícula, proporcionando uma boa impermeabilização, além de uma defesa contra a agressão de agentes químicos do meio, e os espiráculos providos de mecanismos de abertura e fechamento, regulando a entrada e saída de gases respiratórios. Além disso, o desenvolvimento de um ovipositor longo possibilitou às fêmeas depositarem os ovos em locais mais úmidos, mais protegidos dos predadores e eventualmente dentro do substrato que serviria para alimentação da prole. Enquanto os Ellipura e os Diplura estão restritos até hoje a ambientes úmidos, os Ectognatha puderam adaptar-se, ao longo de sua história evolutiva, a uma enorme gama de ambientes.

Os primeiros insetos ectognatos também eram pequenos, com alguns milímetros de comprimento, e providos de exoesqueleto débil. Devem ter vivido em ambientes úmidos e provavelmente eram predadores, necrófagos, fitófagos - comendo tecidos vivos de plantas, saprófagos - aproveitando restos de vegetais mortos, e fungívoros. As primeiras plantas terrestres eram pequenas e pouco diversificadas e talvez não tivessem muito a oferecer aos insetos (Labandeira 1997). Esse quadro perdurou até o aparecimento das pteridófitas e espermatófitas, no Devoniano superior. As traças-saltadoras (Archaeognatha) e as traças-dos-livros (Zygentoma) são os representantes atuais dessas primeiras linhagens de insetos ectognatos primitivamente sem asas. Apesar de muito parecidas entre si, as traças-dos-li-

vros (Zygentoma), como foi visto, são mais relacionadas com os Pterygota por compartilharem mandíbulas providas de dois pontos de articulação com a cápsula cefálica, uma novidade evolutiva importante (Fig. 3.6), enquanto nos Archaeognatha as mandíbulas são monocondílicas. As diferenças estruturais relativamente pequenas existentes entre estágios jovens e adultos de Archaeognatha e Zygentoma estão relacionadas com o dimorfismo sexual. Após atingir a fase adulta, o indivíduo continua a sofrer mudas. Uma reconstrução do possível ancestral dos Pterygota é apresentada na Fig. 3.5, e a de um Zygentoma do Carbonífero Superior, na Fig. 3.7.

A característica mais marcante dos Pterygota (Fig. 3.6) é, obviamente, a presença de asas. Os Pterygota possuem diversos tipos de aparelho bucal, derivados do aparelho ectognato mastigador, e perderam os vestígios de apêndices abdominais e praticam inseminação direta. A existência das asas causou amplos reflexos na história evolutiva dos insetos. Basta observar que, das espécies de insetos atuais, cerca de 99% pertencem aos Pterygota. Cumpre recordar que a capacidade de voo se desenvolveu, independentemente, em vários outros grupos de animais: nos répteis (pterodáctilos), nas aves e nos mamíferos (morcegos). Porém, os primeiros animais que voaram foram os insetos. Os primeiros insetos fósseis alados representados no registro fóssil são do Carbonífero Inferior (Fig. 3.8), época em que há registro de vegetais fósseis com cerca de 40 m de altura (Grimaldi & Engel 2005). Dispersão passiva pelo ar é possível, mas restrita aos organismos com poucos milímetros de comprimento (Brodsky 1994). O voo proporcionou, de imediato, uma série de novas possibilidades para os insetos:

(1) aumentou a capacidade de fugir de predadores, uma vez que os insetos eram os únicos animais que podiam voar;
(2) ampliou a capacidade para a busca de alimentos, facilitou a locomoção de uma planta para outra e a exploração de uma série de recursos produzidos pelos vegetais, como esporos, pólen, sementes, frutos, ou partes vegetativas − quando o alimento se tornava escasso, o voo possibilitaria um maior raio de ação para tentar encontrar alimento;
(3) aumentou a capacidade de dispersão e a exploração de ambientes diferentes;
(4) facilitou o encontro dos parceiros, ampliando a probabilidade de trocas gênicas entre membros de populações mais distantes;
(5) possibilitou o uso das asas - frequentemente coloridas ou com padrões contrastantes - para serem utilizadas na comunicação entre indivíduos da mesma espécie, na corte ou na defesa de territórios, como o que ocorre em algumas libélulas e dípteros atuais.

Cerca de 98% das espécies viventes de insetos pertencem à linhagem Neoptera (Fig. 3.6). A neopteria, ou seja, a capacidade de flexionar as asas para trás, sobre o corpo, ensejou uma série de novas possibilidades para os neópteros (Fig. 3.6). Os primeiros registros dos insetos neópteros são do Carbonífero Superior (Fig. 3.9). Os insetos neópteros associam a versatilidade de possuírem um corpo compacto com a existência de asas grandes que podem ser desdobradas e utilizadas para o voo. As asas dobradas ocupam menos espaço e o corpo compacto facilita o deslocamento em ambientes estreitos, como fendas de cascas de árvores e fendas no solo, além de possibilitar o uso de espaços menores como abrigo ou esconderijo. A sobreposição das asas, as anteriores sobre as posteriores, possibilitou, em vários casos, a modificação do par anterior para atuar na proteção do par posterior, o qual passou a desempenhar o papel predominante na propulsão do voo. É interessante observar que ocorreram várias modificações independentes das asas anteriores, como as tégminas nos ortopteroides, os hemiélitros nos percevejos e os élitros nos besouros. No caso dos coleópteros, em que as asas anteriores formam um estojo rígido, bem ajustado ao resto do corpo, origina-se um espaço amplo entre os élitros e o abdômen, que funciona como uma câmara armazenadora de ar e de umidade, o que tornou possível a exploração de ambientes áridos. Por outro lado, essa câmara hermética de ar possibilitou também a exploração do meio aquático, atuando como um reservatório temporário de ar captado na superfície. Uma situação semelhante ocorreu, paralelamente nos percevejos aquáticos. A sobreposição das asas ensejou ainda o desenvolvimento de aparelhos estridulatórios, utilizados para comunicação entre os indivíduos em diferentes situações, como nos rituais com corte sexual, nos enfrentamentos territoriais ou em outras situações agonísticas. Possibilitou, finalmente, a existência de diversos comportamentos de defesa, como comportamento deimático ou de desvio de ataque, em situações nas quais as asas possuem coloridos diferentes, e as posteriores, com coloridos vistosos ou manchas ocelares conspícuas, são expostas subitamente.

A condição díptera secundária é frequente. Em insetos sociais, as asas podem faltar nas castas de operários ou de soldados (por exemplo, cupins e formigas), mas são mantidas na casta reprodutora, pelo menos até a ocasião do voo nupcial para reprodução. Em insetos ectoparasitas, a perda das asas está relacionada com a vida especializada sobre o hospedeiro. Em insetos que habitam ilhas ou florestas de regiões montanhosas, não voar pode proporcionar uma maior possibilidade de sobrevivência por ocasião de ventanias ou ciclones; são frequentes os casos de polimorfismo de asas normais e braquípteras ou rudimentares, o que aumenta a chance de sobrevivência dos indivíduos alados quando o clima se mantém estável, e dos indivíduos braquípteros por ocasião das tormentas. Em insetos de vida hipógea ou cavernícola, também é comum a redução ou a perda total das asas, ou a perda das asas pode estar restrita às asas membranosas, como ocorre em diversos coleópteros.

Os Pterygota têm dois tipos básicos de metamorfose, hemimetábolo ou holometábolo. O tipo hemimetábolo foi o primeiro a surgir, e manteve-se relacionado com o tipo exopterigoto do desenvolvimento das asas - o jovem assemelha-se ao adulto, exceto quanto ao tamanho, grau de desenvolvimento das asas, aparelho reprodutor e caracteres sexuais secundários. As asas desenvolvem-se do lado externo do corpo na forma de brotos alares, inarticulados. Em geral, jovens e adultos vivem no mesmo ambiente e exploram os mesmos recursos, embora em alguns casos tenham ocorrido especializações marcantes para os ambientes aquático e terrestre, como no caso de Odonata (imaturos aquáticos e adultos terrestres voadores em libélulas). O desenvolvimento hemimetabólico pode ser observado em Ephemeroptera, Odonata e em duas linhagens dos Neoptera − os Polyneoptera (Paurometabola ou complexo Orthopteroidea) e os Paraneoptera (ou complexo Hemipteroidea). Enquanto os Polyneoptera mantiveram a estrutura básica do aparelho bucal

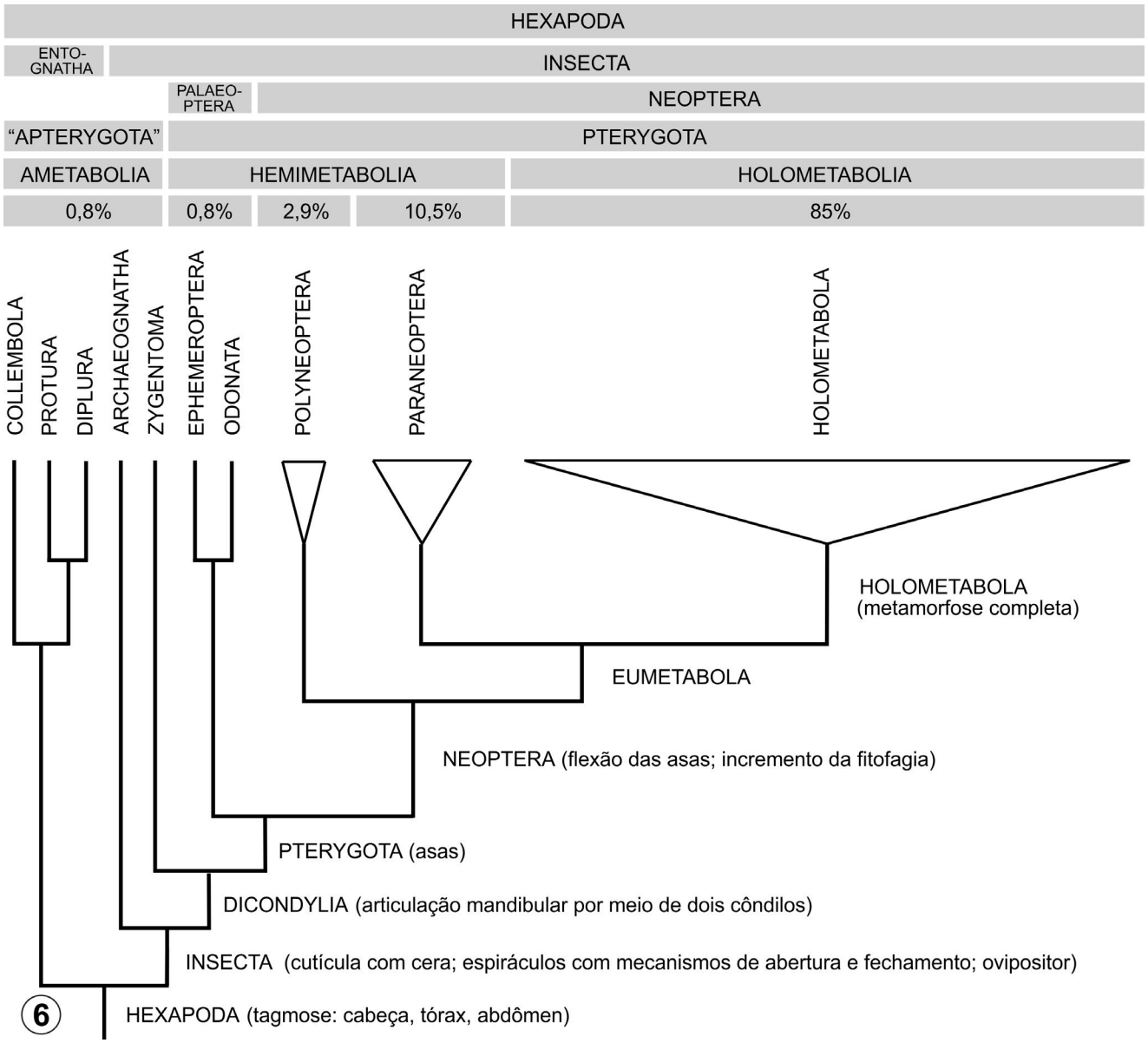


Figura 3.6. Cladograma de Hexapoda ressaltando características importantes possivelmente relacionadas com a diversidade de espécies dos representantes atuais (em porcentagens).

mastigador, nos Paraneoptera há a formação de um aparelho bucal sugador labial, uma adaptação para utilizar o alimento na forma líquida, seja de origem vegetal, como seiva, seja de origem animal, como sangue ou tecidos animais pré-digeridos por ação de enzimas proteolíticas.

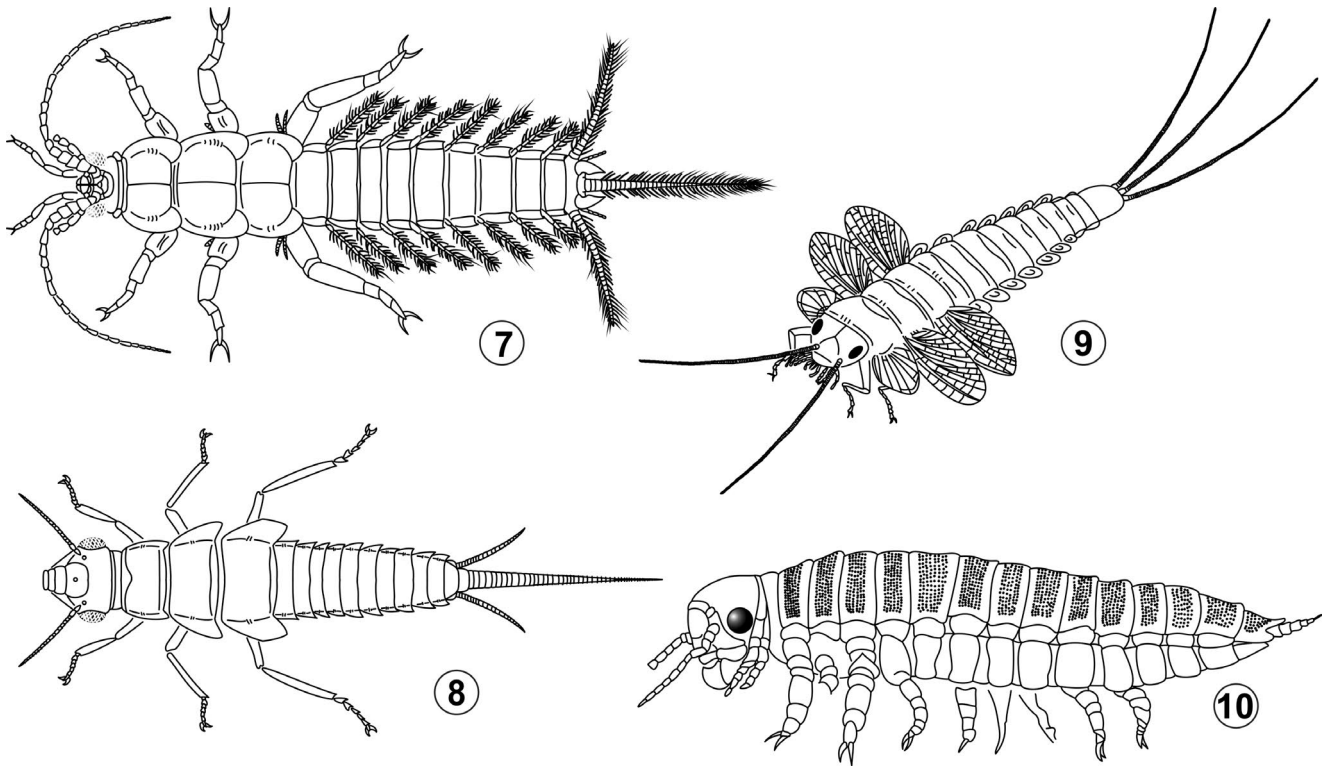
O desenvolvimento holometabólico ocorreu em uma linhagem monofilética denominada Holometabola (Fig. 3.6). Nela, os jovens (larvas) são muito diferentes dos adultos; as asas desenvolvem-se no interior do corpo das larvas por um processo denominado endopterigotia. Outras estruturas, próprias da fase adulta, também permanecem indiferenciadas no interior do corpo da larva. Os primeiros fósseis de larvas de insetos holometábolos são do Carbonífero Superior (Fig. 3.10). Após o crescimento e a alimentação, a larva passa por uma fase quiescente, denominada pupa, na qual as asas são exteriorizadas pela primeira vez. Finalmente, a pupa sofre uma muda para a fase adulta e não mais sofre muda. As larvas são muito diferentes dos adultos e possuem muitas adaptações que permitiram uma enorme divergência de hábitos entre ambos. Assim, larvas e adultos de uma espécie de inseto holometábolo podem explorar ambientes distintos e não competem entre si pelos mesmos recursos. Nos Holometabola, o aparelho bucal mastigador originou-se em uma grande variedade de tipos sugadores - maxilar (Lepidoptera) ou labiais, picadores ou não (por exemplo, Siphonaptera, Diptera), até mesmo constituído de forma diferente na larva e no adulto (por exemplo, mastigador na lagarta, espirotromba sugadora na borboleta). Dever ser ressaltado que alguns Exopterygota, como os Thysanoptera, são "fisiologicamente" holometábolos, pois possuem um ínstar "pupal" caracterizado por histólise de várias estruturas. Entretanto, a ontogenia das asas dos tisanópteros é totalmente externa, uma evidência de que essa "holometabolia"

se trata de uma aquisição convergente, desenvolvida independentemente em Exopterygota e Endopterygota.

A grande explosão em diversidade e número de espécies de insetos holometábolos (Fig. 3.6), especialmente dos fitófagos, parece ser concomitante com o aparecimento das angiospermas, segundo a maioria dos autores, no Cretáceo (Labandeira *et al*. 1994; Labandeira 2002; Grimaldi & Engel 2005; Rainford *et al*. 2014) ou, conforme evidências recentes, no Jurássico. Em muitos casos, ocorreu coevolução mutualística entre o vegetal e o inseto, em que ambas as espécies se beneficiaram. Em outros casos, o ataque por parte do inseto deu-se até o limite de não colocar a espécie vegetal em risco de extinção, seja porque o inseto utilizou para sua alimentação estruturas mortas das plantas, partes de flores, partes de frutos, ou estruturas vegetativas muito abundantes, como galhos e folhas. Nos casos em que aconteceu ataque excessivo por parte dos insetos, pode ter ocorrido extinção das duas espécies envolvidas, o vegetal e o animal, ou o inseto teve oportunidade para se adaptar a um novo hospedeiro.

A evolução de flores elaboradas, coloridas e perfumadas está intimamente relacionada com esse grande aumento no número de espécies, tanto das angiospermas como dos insetos. A relação entre insetos e flores talvez tenha principiado por meio do consumo indiscriminado de estruturas reprodutoras de plantas fanerogâmicas no Mesozoico inferior. Várias linhagens antigas de besouros, tisanópteros, percevejos e dípteros, ainda têm esse comportamento, em espécies de plantas que também são representantes de linhagens antigas, como cicadáceas, coníferas e palmeiras. As primeiras plantas fanerogâmicas possuíam flores hermafroditas, um pré-requisito para a polinização por besouros polinífagos. Muitas linhagens antigas de plantas ainda possuem flores com esse tipo de estrutura, e aprisionam temporariamente os besouros em seus órgãos reprodutores. A polinização pelos insetos confere muitos benefícios para as angiospermas, principalmente por possibilitar uma menor produção de pólen, uma vez que ele é levado diretamente de uma flor para outra. A polinização por insetos é mais segura, em especial no ambiente de florestas tropicais, onde a atmosfera é úmida e nem sempre existem correntes de ar que possam transportar o pólen. O desenvolvimento de plantas providas de flores com nectários tornou possível a evolução de linhagens de espécies nectarívoras de lepidópteros, himenópteros e dípteros. Nessas três ordens de insetos, desenvolveram-se aparelhos bucais especializados para sugar o néctar. Vale a pena ressaltar que os primeiros lepidópteros eram polinífagos, alimentando-se de pólen, triturado com suas peças bucais mastigadoras. A espirotromba foi um desenvolvimento posterior na evolução da ordem Lepidoptera. Milhões de anos de coevolução resultaram em flores com morfologia e odores "ajustados" aos insetos polinizadores. "Em troca" da polinização, as flores proporcionam aos insetos alimento (néctar e pólen), abrigo, além de substâncias químicas utilizadas na produção de feromônios (Labandeira *et al*. 1994; Labandeira 2002).

Representantes de apenas oito ordens de insetos utilizam amplamente as plantas espermatófitas como alimento (Norris 1991): Dermaptera, Orthoptera, Hemiptera, Thysanoptera, Co-



Figuras 3.7-10. Reconstruções de grupos fósseis. **7**, *Ramsdelepidion shusteri*, Zygentoma do Carbonífero Superior de Illinois, EUA; **8**, *Stenodycta* sp., inseto da ordem extinta Palaeodictyoptera, do Carnbonífero: observar lobos paranotais desenvolvidos e aparelho bucal sugador; **9**, *Geraeus danielsi*, inseto neóptero do Carbonífero Superior de Illinois, EUA; **10**, Larva de pterigoto, Carbonífero Superior de Illinois, EUA. Fontes: Figs 7, 9 e 10 de Kukalová-Peck (1987); fig. 8 de Sharov (1966).

leoptera, Hymenoptera, Diptera e Lepidoptera. Essa cifra indica que a fitofagia não é uma condição fácil de ser atingida. Observa-se, entretanto, que ela está particularmente difundida nas ordens mais ricas em espécies. Esse é mais um indício de que, uma vez superados os fatores limitantes para alcançar a vida arbórea e a fitofagia, a explosão do número de insetos fitófagos foi acentuada. Para viver no ambiente arbóreo, independentemente de a espécie ser fitófaga ou predadora, dois fatores precisaram ser resolvidos: o problema da dessecação e a capacidade de fixação sobre a planta. Insetos que vivem sobre as plantas estão expostos a uma maior insolação e a eventuais correntes de ar que podem acarretar uma maior perda de água, em qualquer das fases de vida do inseto, do ovo ao adulto. O problema da dessecação foi sobrepujado de várias maneiras: inserção dos ovos nos tecidos vegetais vivos; construção de refúgios com folhas dobradas (cartuchos de lepidópteros e besouros) ou com seda (lepidópteros); construção de galerias nos tecidos vegetais (brocas de galhos e raízes, minas de folhas e galhas); e construção de abrigos com espuma (ninfas de cercopídeos). As pernas cursoriais dos insetos que vivem no solo não são apropriadas para o deslocamento no ambiente arbóreo. Os insetos arbóreos possuem estruturas capazes de assegurar a locomoção e a permanência sobre as estruturas vegetais. Insetos arbóreos podem ter garras tarsais muito desenvolvidas, almofadas tarsais (por exemplo, gorgulhos e crisomelídeos), vesículas tarsais protráteis (tisanópteros), falsas pernas abdominais, com colchetes (lepidópteros) ou sem (himenópteros-sínfitos), fixação na planta pela inserção do rostro (percevejos e cigarrinhas), secreção de substâncias para adesão (cochonilhas). O terceiro fator limitante para a fitofagia está diretamente relacionado com a utilização do material vegetal como alimento. O tecido vegetal pode ser inadequado do ponto de vista nutricional, uma vez que as proteínas fundamentais para o metabolismo do inseto devem ser fabricadas a partir, principalmente, de hidratos de carbono obtidos na matéria vegetal. Além disso, o tecido vegetal pode ser impalatável e indigesto, pois muitas plantas possuem resinas, taninos e sílica, substâncias que tornam o gosto desagradável e a digestão difícil. finalmente, o tecido vegetal pode ser tóxico para o inseto devido à presença de alcaloides, terpenos e glicosídeos. Muitas dessas substâncias desenvolveram-se em resposta evolutiva aos ataques dos insetos. Entretanto, como alguns poucos grupos de insetos desenvolveram sistemas bioquímicos capazes de quebrar as moléculas tóxicas, para acumular ou apenas evitá-las, conseguiram utilizar essas plantas como alimento. Em geral, é a presença dessas substâncias tóxicas que atraem esses insetos, que os estimulam para a alimentação ou para as fêmeas procederem à postura dos ovos.

Várias linhagens de insetos tornaram-se fitófagas independentemente (Labandeira 1997). Em geral, essa mudança foi por um dos seguintes caminhos possíveis: consumindo pólen, um tecido rico em proteínas ou consumindo matéria vegetal morta, mas com conteúdo proteico enriquecido graças à presença de microrganismos que se desenvolveram durante os processos de decomposição. A partir de uma dessas etapas iniciais, os insetos passaram a consumir outros tecidos vegetais vivos. Cumpre ressaltar que, em relação à digestão, algumas espécies de insetos ainda dependem de microrganismos para sintetizar o alimento, como ocorre em vários besouros e percevejos. Nesses insetos, os microrganismos ficam alojados em órgãos especiais, denominados micetócitos ou micetomas. Os microrganismos fornecem aminoácidos e proteínas essenciais para os insetos, a partir das quais se dá a síntese de vitaminas e esteroides.

Associações simbióticas de insetos com vertebrados também foram importantes na história evolutiva dos insetos, e são expressivas em relação ao número de espécies de alguns táxons, principalmente de Phthiraptera, Diptera e Siphonaptera, ectoparasitas ou endoparasitas de aves e mamíferos (Labandeira 2002). Essas relações insetos-hospedeiros devem ter principiado no início do Cretáceo. Em muitos casos deve ter ocorrido coevolução, com os insetos parasitando o hospedeiro e completando seu ciclo de vida. Os insetos aproveitam vários produtos dos animais, como sangue, pelos, penas, pele e descamações cutâneas, e exsudações corpóreas. O hospedeiro pode ficar bastante debilitado pela ação do parasita, mas em geral o inseto não ocasiona a morte do hospedeiro, o que assegura uma fonte de alimentação para mais de uma geração de parasitas (Norris 1991). Há casos estudados em que as filogenias dos parasitas e hospedeiros são congruentes (Page *et al*. 1998; Paterson *et al*. 2000), isto é, que hospedeiros e parasitas evoluíram juntos, no sentido de ambos sofrerem cladogênese ao mesmo tempo e com as mesmas causas externas.

Ao se levar em conta o número de espécies conhecidas de insetos (Fig. 3.6), é interessante notar que os Neoptera constituem 98,4% da diversidade atual, e os Palaeoptera 0,8%. Dentre os neópteros, 14,2% são hemimetábolos-exopterigotos e 85% são holometábolos-endopterigotos. Essas proporções bem contrastantes demonstram cabalmente a importância que as asas e, principalmente, a metamorfose completa desempenharam e continuam a desempenhar na história evolutiva dos insetos.

4. Sumário do registro fóssil dos hexápodes. O primeiro registro paleontológico indica que a idade mínima dos hexápodes é o Devoniano Inferior e que, portanto, esses artrópodes devem ter se originado no Siluriano, o que coincide com estimativas feitas utilizando relógios moleculares, que indicam a idade de 420 a 434 milhões de anos (Siluriano). Para o Devoniano Inferior existem registros de representantes de Collembola e de Archaeognatha (Kukalová-Peck 1991). No Carbonífero, os hexápodes se diversificaram, e existem registros de representantes de 14 ordens, além dos colêmbolos e dos arqueognatos: Diplura, Monura, Zygentoma, Diaphanopterodea, Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Ephemeroptera, Protodonata, Paracoleoptera, Orthoptera, "Blattaria", Caloneurodea, Blattinopsodea e Miomoptera. As asas devem ter se originado no Carbonífero Inferior. O clima do Carbonífero foi estável, quente e úmido, com um alto teor de oxigênio atmosférico, favorecendo o surgimento de insetos de grandes dimensões, como Zygentoma com 6 cm de comprimento e libélulas gigantes, com 70 cm de envergadura (*Meganeura monyi* Brongniart, Protodonata). Os insetos holometábolos originaram-se no Carbonífero Superior, nesse período representados pelos Miomoptera. As profundas alterações climáticas ocorridas durante o Permiano, decorrentes da aridez do clima no hemisfério norte e das glaciações no hemisfério sul, produziram efeitos dramáticos na flora e na fauna, ocasionando muitas extinções e substituições, com o surgimento de novos táxons. O Permiano foi um período de grande diversificação, principalmente dos holometábolos. Existe o registro de representantes de treze novas ordens de insetos para o Permiano: Permothemistida,

Tabela 3.2. Classificação de Hexapoda.

Superclasse Hexapoda
- Classe Entognatha
  - Ordem Collembola
  - Ordem Protura
  - Ordem Diplura
- Classe Insecta
  - Subclasse Archaeognatha
    - Ordem Archaeognatha
  - Subclasse Dicondylia
    - Infraclasse Zygentoma
      - Ordem Zygentoma
    - Infraclasse Pterygota
      - Divisão Palaeoptera
        - Ordem Ephemeroptera
        - Ordem Odonata
      - Divisão Neoptera
        - Subdivisão Polyneoptera
          - Grupo Polyneoptera
            - Subgrupo Haplocercata
              - Ordem Dermaptera
              - Ordem Zoraptera
            - Subgrupo Plecoptera
              - Ordem Plecoptera
            - Subgrupo Orthoptera
              - Ordem Orthoptera
            - Subgrupo Eukinolabia
              - Ordem Embioptera
              - Ordem Phasmatodea
            - Subgrupo Xenonomia
              - Ordem Mantophasmatodea
              - Ordem Grylloblattaria
            - Subgrupo Dictyoptera
              - Ordem Mantodea
              - Ordem "Blattaria"
              - Ordem Isoptera
        - Subdivisão Eumetabola
          - Grupo Paraneoptera
            - Subgrupo Condylognatha
              - Ordem Thysanoptera
              - Ordem Hemiptera
            - Subgrupo Psocodea
              - Ordem "Psocoptera"
              - Ordem Phthiraptera
          - Grupo Holometabola
            - Subgrupo Hymenoptera
              - Ordem Hymenoptera
            - Subgrupo Neuropteroidea
              - Seção Coleopterida
                - Ordem Coleoptera
                - Ordem Strepsiptera
              - Seção Neuropterida
                - Ordem Neuroptera
                - Ordem Megaloptera
                - Ordem Raphidioptera
            - Subgrupo Mecopterida
              - Seção Amphiesmenoptera
                - Ordem Trichoptera
                - Ordem Lepidoptera
              - Seção Antliophora
                - Ordem "Mecoptera"
                - Ordem Siphonaptera
                - Ordem Diptera

Plecoptera, Embioptera, Protoelytroptera, Glosselytrodea, "Psocoptera", Thysanoptera, Hemiptera, "Mecoptera", Diptera, Neuroptera, Megaloptera e Coleoptera. Entretanto, muitas linhagens desapareceram na grande extinção que ocorreu no fim do período: Monura, Diaphanopteroidea, Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Permothemistida, Caloneurodea, Blattinopsodea. As linhagens sobreviventes passaram para o Mesozoico e continuaram a se diversificar, mas várias linhagens de insetos hemimetábolos e holometábolos se extinguiram: Protodonata, no Triássico; Paraplecoptera, Glosselytrodea e Miomoptera, no Jurássico; e Protoelytroptera, no Cretáceo. Representantes atuais de diversos grupos bastante diversificados no Mesozoico, como Neuropterida, "Mecoptera", Siphonaptera, Coleoptera basais e "Psocoptera", são provavelmente táxons relictuais sobreviventes dessas linhagens anteriormente diversas (Rainford *et al*. 2014). Muitas das famílias atuais de insetos se originaram no Jurássico. No Cretáceo, a maioria dos táxons atuais de insetos colocados no nível de família já estava representada, tendo surgido também a sociabilidade em vários grupos de insetos independentemente. No Terciário, a fauna de insetos é muito semelhante àquela conhecida atualmente, e há vários gêneros que são considerados os mesmos que os atuais.

5. Classificação de Hexapoda. O sistema utilizado neste livro reconhece 33 ordens atuais de Hexapoda (Tab. 3.2). Essa classificação é baseada no cladograma da Fig. 3.2, e é quase estritamente filogenética, ou seja, contém prioritariamente grupos reconhecidos como monofiléticos. Alguns grupos cuja monofilia não tem sido suportada na literatura recente foram acomodados tentativamente: "Blattaria" (parafilético em relação a Isoptera), "Psocoptera" (parafilético em relação a Phthiraptera) e "Mecoptera" (parafilético em relação a Siphonaptera), além de Isoptera, Phthiraptera e Siphonaptera, monofiléticos, porém com seus status ordinais questionáveis. Para a classificação, utilizamos o procedimento misto, por subordinação e sequenciação (Tab. 3.2).

Agradecimentos. A André Pires Vanin, pela arte final dos desenhos.

Referências bibliográficas

Aguinaldo, A.M.A.; J.M. Turbeville; L.S. Linford; M.C. Rivera; J.R. Garey; R.A. Raff & J.A. Lake 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. **Nature** 387: 489-493.

Achtelig, M. & N.P. Kristensen 1973. A re-examination of relationships of the Raphidioptera (Insecta). **Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung** 11: 268-274.

Aleshin, V.V.; K.V. Mikhailov; A.V. Konstantinova *et al.* 2009. On the phylogenetic position of insects in the Pancrustacea clade. **Molecular Biology** 43: 804-818.

Alexander, R.D. & W.L. Brown 1963. Mating behavior and the origin of insect wings. **Occasional Papers of the Museum of Zoology of Michigan** 628: 1-19.

Anderson, D.T. 1973. **Embryology and Phylogeny in Annelids and Arthropods**. New York, Pergamon Press, 495 pp.

Aspöck, U. 2002. Phylogeny of the neuropterida (Insecta: Holometabola). **Zoologica Scripta** 31: 51-55.

Aspöck, U. & H. Aspöck 2008. Phylogenetic relevance of the genital sclerites of Neuropterida (Insecta: Holometabola). **Systematic Entomology** 33: 97-127.

Aspöck, U; J.D. Plant & H.L. Nemeschkal 2001. Cladistic analysis of Neuropteria and their systematics position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). **Systematic Entomology** 26: 73-86.

Averof, M. & S.M. Cohen 1997. Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills. **Nature** 385: 627-630.

Ax, P. 1987. **The Phylogenetic System. The Systematization of Organisms on the Basis of their Phylogenesis**. Chichester, Jonh Wiley, 340 pp.

Bäcker, H.; M. Fanenbruck & J.W. Wägele 2008. A forgotten homology supporting the monophyly of Tracheata: the subcoxa of insects and myriapods re-visited. **Zoologischer Anzeiger** 247: 185-207.

Barker, S.C.; M. Whiting; K.P. Johnson & A. Murrell 2003. Phylogeny of the lice (Insecta: Phthiraptera) inferred from small subunit rRNA. **Zoologica Scripta** 32: 407-414.

Beier, M. 1972. Ordnung Saltatoria (Grillen und Heuschrecken), pp. 2-217. *In*: J.G. Helmcke; D.S. Stark & H. Wermmuth (eds). **Handbuch der Zoologie**. **Vol. 4(2) 2/5.** Berlin-NewYork, W. de Gruyter, 217 pp.

Beutel, R.G. & F. Haas 2000. Phylogenetic relationships of the suborders of Coleoptera. **Cladistics** 16: 103-141.

Beutel, R.G. & S. N. Gorb 2001. Ultrastructure of attachment specializations of hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** 39: 177-207.

Beutel R.G. & D. Weide 2005. Cephalic anatomy of *Zorotypus hubbardi* (Hexapoda: Zoraptera): new evidence for a relationship with Acercaria. **Zoomorphology** 124:121–36.

Beutel, R. G. & H. Pohl 2006. Endopterygote systematics–where do we stand and what is the goal (Hexapoda, Arthropoda)? Review. **Systematic Entomology** 31: 202-219.

Beutel, R.G. & S.N. Gorb 2006. A revised interpretation of the evolution of attachment structures in Hexapoda with special emphasis on Mantophasmatodea. **Arthropod Systematics & Phylogeny** 64: 3-25.

Beutel, R.G.; F. Friedrich; T. Hörnschemeyer; H. Pohl; F. Hünefeld; F. Beckmann; R. Meier; B. Misof; M.F. Whiting & L. Vilhelmsen 2011. Morphological and molecular evidence converge upon a robust phylogeny of the megadiverse Holometabola. **Cladistics** 27: 341-355.

Beutel, R.G.; F. Friedrich; S.G. Ge & X.K. Yang 2014. **Insect Morphology and Phylogeny, a textbook for students of entomology.** Berlin/Boston, De Gruyter GmbH, 533 pp.

Beutel, R.G.; H. Pohl; E.V. Yan *et al*. 2019. The phylogeny of Coleopterida (Hexapoda) – morphological characters and molecular phylogenies. **Systematic Entomology** 44: 75-102.

Bitsch, C. 1994. The morphological groundplan of Hexapoda: critical review of recent concepts. **Annales de la Société Entomologique de France N.S.** 30: 103-129.

Bitsch, C. & J. Bitsch 1998. Internal anatomy and phylogenetic relationships among Apterygota insect clades (Hexapoda). **Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)** 34: 339-363.

Bitsch, C. & J. Bitsch 2000. The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of apterygote hexapods. **Zoologica Scripta** 29: 131-156.

Bitsch, C. & J. Bitsch 2004. Phylogenetic relationships of basal hexapods among the mandibulate arthropods: a cladistic analysis based on comparative morphological characters. **Zoologia Scripta** 33: 511-550.

Bitsch, C.; C. Bitsch; T. Bourgoin & C. D'Haese 2004. The phylogenetic position of early hexapod lineages: morphological data contradict molecular data. **Systematic Entomology** 29: 433-440.

Bocharova-Messner, O.M. 1971. On the origin of flight apparatus of insects, p. 232. **Proceedings of the XIII International Congress of Entomology, Moscow**.

Bonneton, F.; F.G. Brunet; J. Kathirithamby & V. Laudet 2006 The rapid divergence of the ecdysone receptor is a synapomorphy for Mecopterida that clarifies the Strepsiptera problem. **Insect Molecular Biology** 15: 351-362.

Boore, J.D.; D.V. Lavrov & W.M. Brown 1998. Gene translocation kinks insects and crustaceans. **Nature** 392: 667-668.

Börner, C. 1904. Zur Systematik der Hexapoden. **Zoologisch Anzeiger** 27: 511-533.

Brodsky, A.K.1994. **The Evolution of Insect Flight**. Oxford University Press, xiv + 229 pp.

Boudreaux, H.R. 1979. **Arthropod Phylogeny, with Special Reference to Insects.** John Wiley & Sons, New York, 320 pp.

Bradley, J.C. 1942. The origin and significance of metamorphosis and wings among insects, 3: 303-309. **Proccedings of VIII Pan American Sciences Congress, Biological Section**.

Brues, C.F.; A.L. Melander & F.M. Carpenter 1954. Classification of insects. Keys to the living and extinct families of insects, and to the living families of other terrestrial artropods. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology of Harvard** 108: 1-917.

Burmester, T. 2015. Evolution of Respiratory Proteins across the Pancrustacea. **Integrative and Comparative Biology** 55: 792-801.

Cameron, S.L.; J. Sullivan; H. Song *et al*. 2009. A mitochondrial genome phylogeny of the Neuropterida (lace-wings, alderflies and snakeflies) and their relationship to the other holometabolous insect orders. **Zoologica Scripta** 38: 575-590.

Caterino, M.S.; V.L. Shull; P.M. Hammond & A.P. Vogler 2002. Basal relationships of Coleoptera inferred from 18S rDNA. **Zoologica Scripta** 31: 41-49.

Crampton, G.C. 1938. The interrelationships and lines of descent of living insects. **Psyche** 45: 165-181.

Crowson, R.A. 1967. **The natural classification of the families of Coleoptera. 2a edição.** Hampton, England, Classey, 187 pp.

Crowson, R.A. 1970. **Classification and Biology**. New York, Atherton Press, vii+350 pp.

Cucini, C.; A. Carapelli; C. Brunetti; R. Molero-Baltanás; M. Gaju-Ricart & F. Nardi 2021. Characterization of the complete mitochondrial genome of *Neoasterolepisma foreli* (Insecta: Zygentoma: Lepismatidae) and the phylogeny of basal Ectognatha. **Mitochondrial DNA Part B** 6: 119-121.

Cuvier, G. 1812. Sur um nouveau rapprochment à étlabir entre lês classes qui composant lê Règne Animal. **Annales de Museum d`Histoire Naturelle de Paris** 19: 73-84.

Deitz, L.L; C. Nalepa & K.D. Klass 2003. Phylogeny of the Dictyoptera re-examined (Insecta). **Entomologische Abhandlungen** 61:69–91

D'Haese, C.A. 2004. Phylogénie des Hexapodes et implications pour l'hypothèse de leur origine aquatique. **Journal de la Société de Biologie** 198: 311-321.

Dallai, R.; F. Frati; P. Lupetti & J. Adis 2003. Sperm ultrastructure of *Mantophasma zephyra* (Insecta, Mantophasmatodea). **Journal of Zoomorphology** 122: 67-76.

Dellamare-Debouteville, C. & Z. Massoud 1968. Revision de *Protentomobrya walkeri* Folsom, Collembole du Crétacé, et remarques sur as position systématique. **Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol** 5: 619-630.

DeSalle, R.; J. Gatesy; W. Wheeler & D. Grimaldi 1992. DNA sequences from a fossil termite in Oligo-Miocene amber and their phylogenetic implications. **Science** 257: 1933-1936.

Dohle, W. 1998. Myriapod-insect relationships as opposed to and insect-crustacean group relationship, pp. 305-315. *In*: R.A Fortey & R.H. Thomas. **Arthropod relationships**. London, Chapman & Hall, xii + 383 pp.

Edgecombe, G. D.; G.D. Wilson; D.J. Colgan *et al*. 2000. Arthropod cladistics: combined analysis of histone H3 and U2 snRNA sequences and morphology. **Cladistics** 16: 155-203.

Engel, M.S. & N.P. Kristensen 2013. A history of entomological classification. **Annual Review of Entomology** 58: 585-607.

Engel, M.S.; S.L. Winterton & L.C. Breitkreuz 2018. Phylogeny and evolution of Neuropterida: where have wings of lace taken us? **Annual Review of Entomology** 63: 531-551.

Ertas, B.; B.M. Von Reumont; J.W. Wägele *et al*. 2009. Hemocyanin suggests a close relationship of Remipedia and Hexapoda. **Molecular Biology and Evolution** 26: 2711-2718.

Erwin, T.L. 1982. Tropical forests, their richness in Coleoptera and other species. **The Coleopterists Bulletin** 36:74-75.

Field, K.G.; G.J. Olsen; D.J. Lane *et al*. 1988. Molecular phylogeny of the animal kingdom. **Science** 239: 748-753.

Friedrich F. & R.G. Beutel 2008. The thorax of *Zorotypus* (Hexapoda, Zoraptera) and a new nomenclature for the musculature of Neoptera. **Arthropod Structure and Development** 37:29–54

Friedrich, F. & R.G. Beutel 2010. The thoracic morphology of *Nannochorista* (Nannochoristidae) and its implications for the phylogeny of Mecoptera and Antliophora. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** 48: 50-74.

Friedrich, F.; H. Pohl; F. Beckmann & R.G. Beutel 2013. The head of *Merope tuber* (Meropeidae) and the phylogeny of Mecoptera (Hexapoda). **Arthropod Structure & Development** 42: 69-88.

Friedrich, M. & D. Tautz 1995. Ribosomal DNA phylogeny of the major extant arthropod classes and the evolution of the myriapods. **Nature** 376: 165-167.

Giribet, G. & G.D. Edgecombe 2019. The phylogeny and evolutionary history of arthropods. **Current Biology** 29: R592-R602.

Giribet, G.; G.D. Edgecombe & W.C. Wheeler 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. **Nature** 413: 157-161

Giribet, G.; G.D. Edgecombe; J.M. Carpenter *et al*. 2004. Is Ellipura monophyletic? A combined analysis of basal hexapod relationships with emphasis on the origin of insects. **Organisms Diversity & Evolution** 4: 319-340.

Giribet, G. & C. Ribera 2000. A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization. **Cladistics** 16: 204-231.

Grimaldi, D. 2001. Insect evolutionary history from Handlirsch to Hennig, and beyond. **Journal of Paleontology** 75: 1152-1160.

Grimaldi, D. 2010. 400 million years on six legs: on the origin and early evolution of Hexapoda. **Arthropod Structure & Development** 39: 191-203.

Grimaldi, D. & M.S. Engel 2005. **Evolution of Insects**. New York, Cambridge University Press, xv + 755 pp.

Halanych, K.M.; J.D. Bacheller; A.M.A. Aguinaldo *et al*. 1995. Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals. **Science** 267: 1641-1643.

Hamilton, K.G.A. 1971.The insect wing, part I. Origin and development of wings from notal lobes. **Journal of Kansas Entomological Society** 44: 421-433.

Hamilton, K.G.A. 1972.The insect wing, part III. Venation of the orders. **Journal of Kansas Entomological Society** 45: 296-308.

Harbecke, R.; M. Meise; A. Holz *et al*. 1996. Larval and imaginal pathways in early development of *Drosophila*. **The International Journal of Developmental Biology** 40: 197-204.

Haring E. & U. Aspöck 2004. Phylogeny of the Neuropterida: a first molecular approach. **Systematic Entomology** 29: 415-430.

Harzsch S. & G. Hafner 2006. Evolution of eye development in arthropods: phylogenetic aspects. **Arthropod Structure & Development** 35: 319-340.

Hennig, W. 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Inseckten. **Beiträge Entomologisch, Sonderheft** 3: 1-85.

Hennig, W. 1969. **Die Stammesgeschichte der Inseckten**. Frankfurt, Kramer, 436 pp.

Hennig, W. 1981. **Insect Phylogeny**. New York, Wiley & Sons, xxii + 514 pp.

Hinton, H.E. 1958. The phylogeny of the panorpoid orders. **Annual Review of Entomology** 3: 181-206.

Hinton, H.E. 1981. **Biology of Insect Eggs. 3 vols.** Oxford, Pergamon Press, 1125 pp.

Hirst, S. & S. Maulik 1926. On some arthropod remains from the Rhynie Chert (old red sandstone). **Geological Magazine** 63: 67-71.

Hörnschemeyer, T. 2002. Phylogenetic significance of the wing-base of the Holometabola (Insecta). **Zoologica Scripta** 31: 17-29.

Hovmöller, R.; T. Pape & M. Källersjö 2002. The Palaeoptera problem: basal pterygote phylogeny inferred from 18S and 28S rDNA sequences. **Cladistics** 18: 313-323.

Huelsenbeck, J.P. 1997. Is the Felsenstein zone a fly trap? **Systematic Biology** 46: 69-74.

Inward, D.; G. Beccaloni & P. Eggleton 2007. Death of an order: A comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. **Biology Letters** 3:331–35

Ishiwata, K.; G. Sasaki; J. Ogawa *et al*. 2010. Phylogenetic relationships among insect orders based on three nuclear protein coding gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 58: 169-180.

Jamieson, B.G.M. 1987**. The ultrastructure and phylogeny of insect spermatozoa**. Cambridge, Cambridge University Press, 320 pp.

Jamieson, B.G.M.; R. Dallai & B.A. Afzelius 1999. **Insects, their spermatozoa and phylogeny.** Enfield, Science Publishers, 564 pp.

Janssens, F. 2007. Are Collembola terrestrial Crustacea? <www.collembola.org/publicat/crustacn.htm>. Acesso: 28/set/2007.

Jeannel, R. 1945. Sur la position systématique des Strepsiptères. **Revue Française de Entomologie** 11: 111-119.

Johnson K.P.; K. Yoshizawa & V.S. Smith 2004. Multiple origins of parasitism in lice. **Proceedings of the Royal Society of London B** 271:1771–76

Johnson, K.P.; C.H. Dietrich; F. Friedrich *et al.* 2018. Phylogenomics and the evolution of hemipteroid insects. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 115(50): 12775-12780.

Klass, K-D. & R. Meier 2006. A phylogenetic analysis of Dictyoptera (Insecta) based on morphological characters. **Entomologische Abhandlungen** 63:3–50

Kim, K. & H.W. Ludwig 1982. Parallel evolution, cladistics, and classification of parasitic Psocodea. **Annals of the Entomological Society of America** 75: 537-548.

Kingsolver, J.G. & M.A.R. Koehl 1994. Selective factors in the evolution of insect wings. **Annual Review of Entomology** 39: 425-451.

Kinzelbach, R. 1967. Zur Kopmorphologie der Fächerflüger (Strepsiptera, Insecta). **Zoologische Jahrbücher, Abteilung Anatomie** 84: 559-684.

Kinzelbach, R. 1971. Morphologische Befunde an Fächerflüglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera). **Zoologica** 41: 1-256.

Kjer, K.M. 2004. Aligned 18S and Insect Phylogeny. **Systematic Biology** 53: 506-514.

Kjer, K.M.; F.L. Carle; J. Litman & J.Ware 2006. A molecular phylogeny of Hexapoda. **Arthropod Systematics & Phylogeny** 64: 35-44.

Kjer, K.M.; C. Simon; M. Yavorskaya & R.G. Beutel. 2016. Progress, pitfalls and parallel universes: a history of insect phylogenetics. **Journal of the Royal Society Interface** 13: 20160363.

Klass, K.-D. & N.P. Kristensen 2001. The ground plan and affinities of hexapods: recent progress and open problems. *In*: T. Deuve (ed.). Origin of the Hexapoda. **Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)** 37: 265-298.

Klass, K.-D.; O. Zompro; N.P. Kristensen & J. Adis 2002. Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the afrotropics. **Science** 296: 1456-1459.

Kluge, J.K. 2003. Larval leg structure of *Nannochorista* Tyllyard, 1917 and characteristcs of Mecoptera. **Russian Entomological Journal** 12(4): 1-5.

Kocot, K.M. 2016. On 20 years of Lophotrochozoa. **Organisms Diversity & Evolution** 16: 329-343.

Kraus, O. 1998. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods, pp. 295-303. *In*: R.A. Fortey & R.H. Thomas (eds). **Arthropod Relationships.** London, Chapman & Hall, xii + 383 pp.

Kristensen, N.P. 1975. The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts. **Zeitschrift für zoologische Systematic und Evolutionsforschung** 13: 1-44.

Kristensen, N.P. 1981. Phylogeny of insect orders. **Annual Review of Entomology** 26: 135-157.

Kristensen, N.P. 1991. Phylogeny of extant hexapods, pp. 125-140. *In*: I.D. Naumann; P.B. Carne; J.F. Lawrence; E.S. Nielsen; J.P. Spradberry; R.W. Taylor; M.J. Whitten & M.J. Littlejohn (eds). **The Insects of Australia: A Textbook for Students and Research Workers. 2a edição. 2 vols.** Melbourne, CSIRO, Melbourne University Press, 1137 pp.

Kristensen, N.P. 1995. Forty years insect phylogenetic systematics. **Zoologische Beiträge N.F.** 36: 83-124.

Kristensen, N.P. 1998. The groundplan and basal diversification of the hexapods, pp. 281-294. *In*: R.A. Fortey & R.H. Thomas (eds). **Arthropods Relationships**. London, Chapman & Hall, Systematics Association, xii + 383 pp.

Kristensen, N.P. 1999. Phylogeny of endopteryygote insects, the most successful lineage of living organisms. **European Journal of Entomology** 96: 237-254.

Kukalová-Peck, J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. **Journal of Morphology** 15: 53-126.

Kukalová-Peck, J. 1983. Origin of insect wing and wing articulation from the arthropodan leg. **Canadian Journal of Zoology** 61: 1618-1669.

Kukalová-Peck, J. 1987. New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta). **Canadian Journal of Zoology 65**: 2327-2345.

Kukalová-Peck, J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures, pp. 141-179. *In*: I.D. Naumann; P.B. Carne; J.F. Lawrence; E.S. Nielsen; J.P. Spradberry; R.W. Taylor; M.J. Whitten & M.J. Littlejohn (eds). **The Insects of Australia: A Textbook for Students and Research Workers. 2a edição. 2 vols.** Melbourne, CSIRO, Melbourne University Press, 1137 pp.

Kukalová-Peck, J. 1998. Arthropod phylogeny and 'basal' morphological structures, pp. 249-268. *In:* R.A. Fortey & R.H. Thomas (eds). **Arthropod Relationships**. London, Chapman & Hall, xii + 383 pp.

Kukalová-Peck, J. 2008. Phylogeny of higher taxa in Insecta: finding synapomorphies in the extant fauna and separating them from homoplasies. **Evolutionary Biology** 35: 4-51.

Kukalová-Peck, J. & J.F. Lawrence 1993. Evolution of the hind wing on Coleoptera. **Canadian Entomologist** 125: 181-258.

Labandeira, C.C. 1997. Insect mouthparts: ascertaining the paleobiology of insect strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics** 28: 153-193.

Labandeira, C.C. 2002. The history of associations between plants and animals, pp. 26-74. *In*: C.M. Herrera (ed.). **Plant-animal intercations: an evolutionary approach**. London, Blackwell, 320 pp.

Labandeira, C.C. & J.J. Sepkoski 1993. Insect diversity in the fossil record. Science 261:310-315.

Labandeira, C.C.; D.L. Dilcher; D.R. Davis & D.L. Wagner 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: Paleobiological insights into the meaning of coevolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 91: 12278-12282.

Lake, J.A. 1990. Origin of the Metazoa. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 87: 763-766.

Latreille, P.A. 1809. **Genera crustaceorum et insectorum secundum ordinem naturalem in familiae disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata**. Vol. 4. Paris, Amand Koenig, 388 pp.

Latreille, P.A. 1817. Riphiptera, pp. 356-359. *In*: G. Cúvier (ed.). **Le régne animal distribue d'après son organisation, pour servir de base a l'histoire naturelle des animaux et d'introduction a l'anatomie**. Paris, Deterville, 653 pp.

Lawrence, J.F.; A. Ślipiski; A.R. Seago *et al*. 2011. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. **Annales Zoologici** 61(1): 1-217.

Lawrence, P.N. 1999. From whence and whiter the Collembola? **Crustaceana** 72: 1110-1122.

Lemche, H. 1940. The origin of winged insects. **Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening I Kobenhavn** 104: 127-168.

Letsch, H. & S. Simon 2013. Insect phylogenomics: new insights on the relationships of lower neopteran orders (Polyneoptera). **Systematic Entomology** 38: 783-793.

Linnaeus, C. 1758. **Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum charactheribus, differentiis, synonymis, locis.** 10a edição. London, British Museum of Natural History, 824 pp.

Lo, N.; G. Tokuda; H. Watanabe; H. Rose; M. Slaytor *et al*. 2000. Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches. **Current Biology** 10:801–4.

Lo, N.; C. Bandi; H. Watanabe; C. Nalepa & T. Beninati 2003. Evidence for cocladogenesis between diverse dictyopteran lineages and their intracellular endosymbionts. **Molecular Biology and Evolution** 20:907–13.

Lozano-Fernandez, J.; M. Giacomelli; J.F. Fleming *et al.* 2019. Pancrustacean evolution illuminated by taxon-rich genomic-scale data sets with an expanded remipede sampling. **Genome Biology and Evolution** 11: 2055-2070.

Luan, Y.X.; J.M. Mallatt; R.D. Xie *et al*. 2005. The phylogenetic positions of three basal hexapod groups (Protura, Diplura, and Collembola) based on ribosomal RNA gene sequences. **Molecular Biology and Evolution** 22: 1579-1592.

Lyal, C.H.C. 1985. Phylogeny and classification of Psocodea, with special reference to the lice (Psocodea: Phthiraptera). **Systematic Entomology** 10: 145-165.

Manton, S.M. 1964. Mandibular mechanisms and the evolution of arthropods. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)** 247: 1-183.

Manton, S.M. 1972. The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 10. Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes. **Zoological Journal of the Linnean Society** 51: 203-400.

Manton, S.M. 1973. Arthropod phylogeny – a modern synthesis. **Journal of Zoology** 171: 111-130.

Manton, S.M. 1977. **The Arthropoda. Habits, Functional Morphology and Evolution.** Oxford, Clarendon Press, xx + 527 pp.

Marden, J.H. & M.G. Kramer 1994. Surface-skimming stoneflies: a possible intermediate stage in insect flight evolution. **Science** 266: 427-429.

Martynov, A.V. 1925. Aüber zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. **Zeitschrift für Ökologie und Morphologie der Tiere** 4: 465-501.

Martynova, O.M. 1991. Subclass Apterygota. Primitive wingless insects, pp. 39-45. *In*: B.B. Rohdendorf (ed.). **Fundamentals of Paleontology, vol. 9, Arthropoda, Tracheata, Chelicerata**. Translations Publishing Program, Smithsonian Institution Libraries & National Science Foundation. New Delhi, Amerind Publ., xxxi + 894 pp.

Massoud, Z. 1967. Contribution à l'étude de *Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik, 1926, Collembole fossile du Dévonien. **Revue d'Ecologie et du Biologie du Sol** 4: 497-505.

McKenna D.D.; A.L. Wild; K. Kanda *et al*. 2015. The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-Permian mass extinction to diversify during the Cretaceous terrestrial revolution. **Systematic Entomology** 40: 835-880.

Meier, R. & G.S. Lim 2009. Conflict, convergent evolution, and the relative importance of immature and adult characters in Endopterygote phylogenetics. **Annual Review of Entomology** 54: 85-104.

Meusemann, K.; B.M. Von Reumont; S. Simon *et al.* 2010. A phylogenomic approach to resolve the arthropod tree of life. **Molecular Biology and Evolution** 27: 2451-2464.

Mickoleit, G. 1978. Die Phylogenetischen Bezilehungen der Schnabelfliegen-Familien aufgrund morphologischer Ausprägungen der weiblichen Genital- und Postgenitalsegmente (Mecoptera). **Entomologica Germanica** 4: 258-271.

Minet, J. & T. Bourgoin. 1986. Phylogenie et classification des Hexapodes (Arthropoda). **Cahiers Liaison** 63: 23-28.

Misof, B.; S. Liu; K. Meusemann et.al. 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science** 346(6210): 763–767; 10.1126/science.1257570

Misof, B.; O. Niehuis; I. Bischoff *et al*. 2007. Towards an 18S phylogeny of hexapods: accounting for group-specific character covariance in optimized mixed nucleotide/doublet models. **Zoology** 110: 409-429.

Murrell, A. & S.C. Barker 2005. Multiple origins of parasitism in lice: Phylogenetic analysis of SSU rDNA indicates that the Phthiraptera and Psocoptera are not monophyletic. **Parasitology Research** 97:274–80

Miyaki, C.Y.; C.A. de M. Russo & S.L. Pereira 2001. Reconstrução filogenética. Introdução e o método da máxima parcimônia, pp. 97-107. *In*: S.R. Matioli (ed.). **Biologia Molecular e Evolução**. Ribeirão Preto, Holos Editora, 202 pp.

Müller, F. 1873. Beitrage zur Kenntnis der Termiten. **Jenaische Zeitschrift fur Naturwissenschaften** 7: 333-358.

Nardi, F; A. Carapelli; P.P. Fanciulli *et al*. 2001. The complete mitochondrial DNA sequence of the basal hexapod *Tetrodontophora bielanensis*: evidence for heteroplasmy and tRNA translocations. **Molecular Biology and Evolution** 18: 1293-1304.

Nardi, F.; G. Spinsanti; J.I. Boore *et al*. 2003. Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic? **Science** 299: 1887-1889.

Niehuis, O.; G. Hartig; S. Grath *et al*. 2012. Genomic and morphological evidence converge to resolve the enigma of Strepsiptera. **Current Biology** 22: 1309-1313.

Nielsen, C. 1995. **Animal evolution: Interrelationships of the living phyla**. Oxford, Oxford University Press, x + 467 pp.

Norris, K.R. 1991. General Biology, pp. 68-108. *In*: I.D. Naumann; P.B. Carne; J.F. Lawrence; E.S. Nielsen; J.P. Spradberry; R.W. Taylor; M.J. Whitten & M.J. Littlejohn (eds). **The Insects of Australia: A Textbook for Students and Research Workers. 2a edição. 2 vols.** Melbourne, CSIRO, Melbourne University Press, 1137 pp.

Ogden, T.H. & M.F. Whiting 2003. The problem with "the Paleoptera problem:" sense and sensitivity. **Cladistics** 19: 432-442.

Page, R.D.; P.L.M. Lee; S.A. Becher *et al*. 1998. A different tempo of mitochondrial DNA evolution in birds and their parasitic lice. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 9: 276-293.

Paterson, A.M.; G.P. Wallis & R.D. Gray 2000. Seabird and louse coevolution: Complex histories revealed by 12S rRNA sequences and reconciliation analyses. **Systematic Biology** 49: 383-399.

Penny, N.D. 1975. Evolution of the extant Mecoptera. **Journal of Kansas entomological Society** 48: 331-350.

Peters, R. S.; K. Meusemann; M. Petersen *et al*. 2014. The evolutionary history of holometabolous insects inferred from transcriptome-based phylogeny and comprehensive morphological data. **BMC Evolutionary Biology** 14(52): 1-16.

Rahle, W. 1970. Untersuchungen an Kopf und Prothorax von *Embia ramburi* Rimsky-Korsakow, 1906 (Embioptera, Embiidae). **Zoologische Jahrbücher, Abteilung Anatomie** 87: 248-330.

Rainford, J.L.; M. Hofreiter; D.B. Nicholson & P.J. Mayhew 2014. Phylogenetic distribution of extant richness suggests metamorphosis is a key innovation driving diversification in insects. **PLoS One** 9: e109085.

Rasnitsyn, A.P. 1998. Problem of the basal dichotomy of the winged insects, pp. 237-248. *In*: R.A Fortey & R.H. Thomas (eds). **Arthropod relationships**. Chapman & Hall, London, xii + 383 pp.

Regier, J.C.; J.W. Shultz & R.E. Kambic 2004. Phylogeny of basal hexapod lineages and estimates of divergence times. **Annals of the Entomological Society of America** 97: 411-419.

Regier, J.C.; J.W. Shultz & R.E. Kambic. 2005. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. **Proceedings of the Royal Society B (Biological Sciences)** 272: 395-401.

Regier, J.C. & J.W. Shultz 1997. Molecular phylogeny of the major arthropod groups indicates polyphyly of crustaceans and a new hypothesis for the origin of hexapods. **Molecular Biology and Evolution** 14: 902-913.

Regier, J.C., J.W. Shultz; A. Zwick *et al*. 2010. Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein-coding sequences. **Nature** 463: 1079-1083.

Regier, J.C. & A. Zwick 2011. Sources of signal in 62 protein-coding nuclear genes for higher-level phylogenetics of arthropods. **PLoS One** 6: e23408.

Remington, C.L. 1954. The suprageneric classification of the order Thysanura (Insecta). **Annals of the Entomological Society of America** 47: 277-286.

Rohdendorf, B.B. (ed.). 1991. **Fundamentals of Paleontology, vol. 9, Arthropoda, Tracheata, Chelicerata.** Translations Publishing Program, Smithsonian Institution Libraries & National Science Foundation. New Delhi, Amerind Publ., xxxi + 894 pp.

Ross, H.H. 1965. **A Textbook of Entomology**. New York, Wiley, 539 pp.

Ross, H.H.; C.A. Ross & J.R.P. Ross 1982. **A Textbook of Entomology. 4a edição.** New York, Wiley, viii + 666 pp.

Rota-Stabelli, O.; L. Campbell; H. Brinkmann *et al*. 2011. A congruent solution to arthropod phylogeny: phylogenomics, microRNAs and morphology support monophyletic Mandibulata. **Proceedings of the Royal Society B (Biological Sciences)** 278: 298-306.

Schmidt-Rhaesa, A.; T. Bartolomaeus; C. Lemburg *et al*. 1998. The position of the Arthropoda in the phylogenetic system. **Journal of Morphology** 238: 263-285.

Scholtz, G. 2002. The Articulata hypothesis – or what is a segment? **Organisms Diversity & Evolution** 2: 197-215.

Schwanwitsch, B.N. 1956. Alary musculature as basis of the system of pterygote insects. **Proceedings of the 10th International Congress of Entomology** 1: 605-610.

Schwentner, M.; D.J. Combosch; J.P. Nelson & G. Giribet 2017. A phylogenomic solution to the origin of insects by resolving crustacean-hexapod relationships. **Current Biology** 27: 1818-1824.

Seelinger, G. & U. Seelinger 1983. On the social organization, alarm and fighting in the primitive cockroach, *Cryptocercus punctulatus* Scudder. **Zeitschrift für Tierpsychologie** 61: 315-333.

Seifert, G. 1979. Considerations about the evolution of excretory organs in terrestrial arthropods, pp. 353-372. *In*: M. Camatini (ed.). **Myriapod Biology**. London, Academic Press, 456 pp.

Shao H.; Y. Zhang; R. Xie & W. Yin 1999. Mitochondrial cytochrome b sequences variation of Protura and molecular systematics of Apterygota. **Chinese Science Bulletin** 44: 2031-2036.

Sharov, A.G. 1966. **Basic Arthropodan Stock with Special Reference to Insects**. England, Oxford, Pergamon Press, xii, xii + 271 pp.

Sharov, A.G. 1971. **Phylogeny of the Orthopteroidea**. Jerusalem, Israel Program for Scientific Translation, 251 pp.

Shear, W.A.; P.M. Bonamo; J.D. Grierson *et al.* 1984. Early land animals in North America: evidence from Devonian age arthropods from Gilboa, New York. **Science** 224: 492-494.

Simon, S.; S. Strauss; A. von Haeseler & H. Hadrys 2009. A phylogenomic approach to resolve the basal pterygote divergence. **Molecular Biology and Evolution** 26: 2719-2730.

Simon, S.; A. Narechania; R. DeSalle & H. Hadrys 2012. Insect phylogenomics: exploring the source of incongruence using new transcriptomic data. **Genome Biology and Evolution** 4: 1295-1309.

Snodgrass, R.E. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. **Smithsonian Miscellaneous Collections** 97: 1-159.

Snodgrass, R.E. 1958. Evolution of arthropod mechanisms. **Smithsonian Miscellaneous Collections** 138: 1-77.

Song, F.; H. Li; P. Jiang; X. Zhou *et al*. 2016. Capturing the Phylogeny of Holometabola with Mitochondrial Genome Data and Bayesian Site-Heterogeneous Mixture Models. **Genome Biology and Evolution** 8: 1411-1426.

Strausfeld, N.J.; L. Hansen; Y. Li & R.S. Gomez 1998. Evolution, discovery, and interpretation of arthropods mushroom bodies. **Learning and Memory** 5: 11-37.

Telford, M.J.; S.J. Bourlat; A. Economou; D. Papillon & O. Rota-Stabelli 2008. The evolution of the Ecdysozoa. **Philosophical Transactions of the Royal Society B (Biological Sciences)** 363: 1529-1537.

Terry, M.D. & M.F. Whiting 2005. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. **Cladistics** 21: 240-257.

Thomas, J.A.; J.W. Trueman; A. Rambaut & J.J. Welch 2013. Relaxed phylogenetics and the Palaeoptera problem: resolving deep ancestral splits in the insect phylogeny. **Systematic Biology** 62: 285-297.

Thorne, B.L. & J.M. Carpenter 1992. Phylogeny of Dictyoptera. **Systematic Entomology** 17: 253-268.

Tiegs, O.W. & S.M. Manton 1958. The evolution of the Arthropoda. **Biological Reviews** 33: 255-337.

Tihelka, E.; M. Giacomelli; D.Y. Huang *et al*. 2020. Fleas are parasitic scorpionflies. **Palaeoentomology** 3(6): 641-653.

Tilgner, E. 2002. Mantophasmatodea: a new insect order? **Science** 297: 731.

Trautwein, M.D.; B.M. Wiegmann; R. Beutel *et al*. 2012. Advances in insect phylogeny at the dawn of the postgenomic era. **Annual Review of Entomology** 57: 449-468.

Turbeville, J.M.; D.M. Pfeifer; K.G. Field & R.A. Raff 1991. The phylogenetic status of arthropods, as inferred from 18S rRNA sequences. **Molecular Biology and Evolution** 8: 669-686.

Vanin, S.A. 2012. Filogenia e classificação. pp. 81-109. *In*: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto, Editora Holos, 796 pp.

Vasilikopoulos, A.; B. Misof; K. Meusemann *et al*. 2020. An integrative phylogenomic approach to elucidate the evolutionary history and divergence times of Neuropterida (Insecta: Holometabola). **BMC Evolutionary Biology** 20: 1-24.

Verhoeff, K.W. 1904. Ueber vergleichende Morphologie des Kopfes niedere Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Dermaptera und Thysanuren, nebst biologisch-physiologischen Beiträgen. **Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germaniae Naturae Curiosum** 84: 1-144.

Von Reumont, B.M.; K. Meusemann; N.U. Szucsich *et al*. 2009. Can comprehensive background knowledge be incorporated into substitution models to improve phylogenetic analyses? A case study on major arthropod relationships. **BMC Evolutionary Biology** 9: 1-19.

Von Reumont, B.M.; R.A. Renner; M.A. Wills *et al*. 2012. Pancrustacean phylogeny in the light of new phylogenomic data: support for Remipedia as the possible sister group of Hexapoda. **Molecular Biology and Evolution** 29: 1031-1045.

Wägele, J.W. & P. Kück 2014. Arthropod phylogeny and the origin of Tracheata (= Atelocerata) from Remipedia-like ancestors, pp. 285-342. *In*: J.W. Wägele & T. Bartolomaeus (eds). **Deep metazoan phylogeny: the backbone of the tree of life**. Berlin, De Gruyter, 736 pp.

Wägele J.W. & G. Stanjek 1995. Arthropod phylogeny inferred from 12S rRNA revisited: monophyly of the Tracheata depends on sequence alignment. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** 33: 75-80.

Weber, H. 1949. **Grundriss der Insektkunde.** 2a ed. Jena, Fischer, viii + 322 pp.

Wheeler, W.C. 1998. Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods, pp. 87-96. *In*: R.A. Fortey & R.H. Thomas (eds). **Arthropod Relationships**. London, Chapman & Hall, 383 pp.

Wheeler, W.C.; M. Whiting; Q.D. Wheeler & J.M. Carpenter 2001a. The phylogeny of the extant hexapod orders. **Cladistics** 17: 113-169.

Wheeler, W.C.; M. Whiting; Q.D. Wheeler & J.M. Carpenter 2001b. Erratum. The phylogeny of the extant hexapod orders. **Cladistics** 17: 403-404.

Whiting, M.F. 2001. Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. **Zoologica Scripta** 31: 93-104.

Whiting, M.F. 2002. Phylogeny of the holometabolous insect orders: molecular evidence. **Zoologica Scripta** 32: 3-15.

Whiting, M.F. & W.C. Wheeler 1994. Insect homeotic transformation. **Nature** 368: 696.

Whiting, M.F. & J. Kathirithamby 1995. Strepsiptera do not share hind-wing venation synapomorphies with the Coleoptera. **Journal of the New York Entomological Society** 103: 1-14.

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

Wiegmann, B.M.; M.D. Trautwein; J.W. Kim *et al*. 2009. Single-copy nuclear genes resolve the phylogeny of the holometabolous insects. **BMC Biology** 7: article 34.

Wigglesworth, V.B. 1963. The origin of flight in insects. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London (C)** 28: 23-24.

Wigglesworth, V.B. 1973. Evolution of insect wings and flight. **Nature** 246: 127-129.

Willmann, R. 1987. The phylogenetic system of the Mecoptera. **Systematic Entomology** 12: 519-524.

Willmann, R. 1989. Evolution und phylogenetisches system der Mecoptera (Insecta: Holometabola). **Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellshaft** 544: 1-153.

Wipfler, B.; H. Letsch; P.B. Frandsen *et al*. 2019. Evolutionary history of Polyneoptera and its implications for our understanding of early winged insects. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 116: 3024-3029.

Wood, D.M. & A. Borkent 1989. Phylogeny and classification of the Nematocera, pp. 1333-1370. *In*: J.F. McAlpine & D.M. Wood (eds). **Manual of Neartic Diptera. Vol. 3.** Quebec, Research Branch, Agriculture Canada Monograph 32, vi+1333-1581 pp.

Woodworth, C.W. 1906. The wing veins of insects. **University of California Publications, Technical Bulletin, Entomology** 1: 1-152.

Yoshizawa, K. & T. Saigusa 2001. Phylogenetic analysis of paraneopteran orders (Insecta: Neoptera) based on forewing base structure, with comments on monophyly of Auchenorrhyncha (Hemiptera). **Systematic Entomology** 26:1–13.

Yoshizawa, K. & K.P. Johnson 2003. Phylogenetic position of Phthiraptera (Insecta: Paraneoptera) and elevated rate of evolution in mitochondrial 12S and 16S rDNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 29: 102-114.

Yoshizawa, K. & K.P. Johnson 2005. Aligned 18S for Zoraptera (Insecta): phylogenetic position and molecular evolution. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 37: 572-580.

Yoshizawa K. & K.P. Johnson. 2010. How stable is the "Polyphyly of Lice" hypothesis (Insecta: Psocodea)? A comparison of phylogenetic signal in multiple genes. **Molecular Phylogenetics and. Evolution** 55:939–51

Yoshizawa, K. 2011. Monophyletic Polyneoptera recovered by wing base structure. **Systematic Entomology** 36: 377–394.

Yoshizawa K. 2007. The Zoraptera problem: evidence for Zoraptera + Embioptera from the wing base. **Systematic Entomology** 32:197–204.

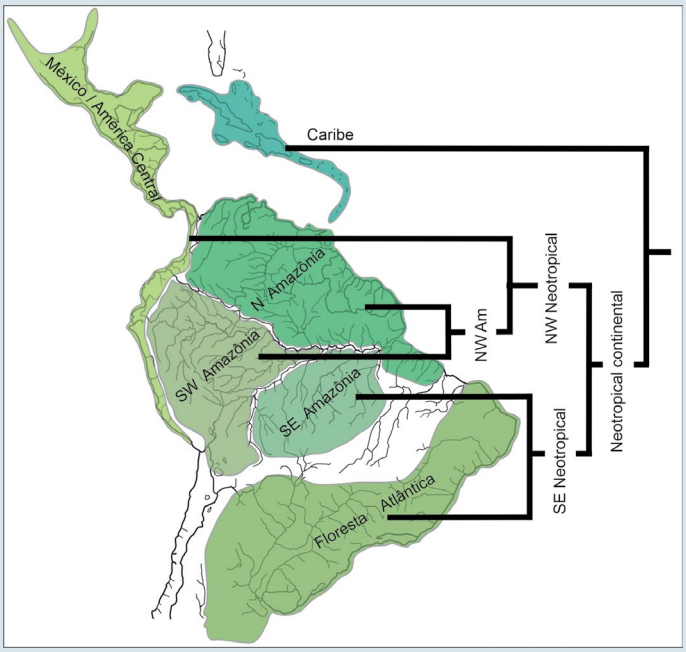
Zhang, J.; C. Zhou; Y. Gai *et al*. 2008. The complete mitochondrial genome of *Parafronurus youi* (Insecta: Ephemeroptera) and phylogenetic position of the Ephemeroptera. **Gene** 424: 18-24.

Zrzavý, J. & P. Štys 1997. The basic body plan of arthropods: Insights from evolutionary morphology and developmental biology. **Journal of Evolutionary Biology** 10: 353-367.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 4

BIOGEOGRAFIA DA REGIÃO NEOTROPICAL



Dalton de Souza Amorim USP, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Departamento de Biologia, Ribeirão Preto, SP. https://orcid.org/0000-0001-5224-8276

A Biogeografia é a porção das ciências biológicas responsável por explicar a distribuição geográfica dos organismos. Há duas perguntas fundamentais a serem respondidas. Uma delas é, "Por que as espécies não são as mesmas em regiões diferentes?". A outra é, "Porque há grupos aparentados separados por barreiras?" Esta segunda pergunta também pode ser formulada de outra maneira: "O que fez com que diversos grupos monofiléticos independentes tivessem distribuição disjunta separados pela mesma barreira?".

Nesse contexto, é necessário dizer que não há uma "biogeografia de insetos". Evidentemente é possível tentar compreender a evolução biogeográfica de grupos de insetos, à luz do que se conhece da evolução biogeográfica de uma região. Mas não há uma evolução biogeográfica dos insetos, do mesmo modo que não há uma evolução biogeográfica para os animais—a "Zoogeografia"—completamente separada das plantas, a "Fitogeografia". Há uma história biogeográfica (única) das biotas, que evoluem em sua área de ocupação. Ao longo de uma escala de tempo muito grande, espécies de plantas, animais, fungos e microorganismos apenas permanecem onde sempre estiveram ou passam por processos evolutivos particulares, tendo sua distribuição fragmentada, gerando novas espécies, ou expandindo sua distribuição e alcançando novas áreas, passando evoluir junto com elementos das biota que já existia nessa nova área.

Neste capítulo, são apresentados modelos biogeográficos gerais e alguns elementos da história biogeográfica particular da região Neotropical, com informações um pouco mais detalhadas sobre a distribuição de insetos neotropicais.

A região Neotropical e sua complexidade. A chamada "região Neotropical" é uma das seis grandes áreas no planeta com similaridade de fauna e de flora—ela se estende do sul da América do Sul até áreas tropicais do México, incluindo ainda o Caribe e as Antilhas. As outras regiões biogeográficas no planeta são a região Neártica (incluindo as áreas temperadas do México, Estados Unidos, Canadá e Groenlândia), a região Paleártica (incluindo a Europa, porções da Ásia e a parte da África ao norte do deserto do Saara, com as ilhas Madeira, Canárias e Cabo Verde), a região Afrotropical (toda a África ao sul do Saara), a região Oriental (incluindo a Índia, o sudeste da Ásia até Borneo, e o sudeste da China, com a ilha de Taipei) e a região Australiana e Oceania (incluindo a Austrália, Nova Zelândia e as ilhas e arquipélagos do Pacífico, como Micronésia, Polinésia e Havaí).

Como vai ser visto adiante, a região Neotropical não corresponde a uma unidade histórica, ou seja, ela é uma delimitação que integra dois conjuntos bióticos principais não diretamente relacionados. A região Neotropical tem uma complexidade faunística e florística extraordinária. Reconstruir sua história biogeográfica completa—desde a separação entre a América do Sul e a África até hoje, um período de cerca de 120.000.000 de anos— é um enorme desafio.

Dos ambientes típicos da região Neotropical talvez as florestas sejam as mais conhecidas. A Floresta Atlântica obviamente tem uma grande relação faunística e florística com a diversidade da Floresta Amazônia e de florestas tropicais extra-amazônicas, incluindo as da América Central. Há uma série de ambientes florestais bastante distintos das florestas ombrófilas, chamados de Florestas Secas ou Florestas Semidecíduas Estacionais. As florestas semidecíduas estão em diferentes partes da região Neotropical e talvez não correspondam a uma unidade histórica. Os ambientes de vegetação aberta têm uma história em grande medida independente dos ambientes de floresta. Os cerrados ocupam uma enorme extensão de território no Brasil central, alcançando também algumas regiões da Amazônia, nordeste e sudeste do Brasil. A caatinga ocupa porções a nordeste dos campos cerrados e tem uma origem ainda pouco compreendida. A sul e a sudoeste dos campos cerrados, estão os pampas e outros tipos de campos. Normalmente

Como citar: Amorim, D.S. 2024. Cap. 4, Biogeografia da região Neotropical, pp. 88-108. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c04

em altitudes acima de 1.000 m ou em áreas menos altas, mas sobre solo rochoso, estão os campos rupestres, com elementos como as plantas da família Velloziaceae, cujos parentes mais próximos talvez estejam em áreas rupestres da África do Sul e de Madagascar. A parte alta ao longo dos Andes no Equador, Colômbia, Venezuela e na América Central tem uma biota única, os páramos, e seus elementos são relacionados a componentes faunísticos e florísticos de latitudes temperadas ao sul e ao norte. Os diferentes hábitats aquáticos continentais contêm componentes faunísticos e florísticos muito variados e incluem vários tipos de ambientes, como corredeiras, ambientes lênticos e até mesmo insetos que vivem em reservatórios hídricos em plantas como bromélias, hábitats exclusivos de algumas espécies de insetos. Os desertos de Atacama, no Chile, México e partes do nordeste do Brasil correspondem a ambientes especiais, mas têm conexões biogeográficas independentes uns dos outros. Há ambientes xéricos ao longo de praias—fortemente ameaçados pela ocupação urbana do litoral—, com vegetação que se desenvolve sobre areia e, assim, têm pouca água disponível para suas raízes, apesar de chuvas relativamente constantes. Finalmente, os ambientes marinhos têm uma dinâmica geológica própria, com relações complexas ao norte, ao sul e com a costa atlântica da África.

Há questões ainda mais complexas. Alguns dos elementos que vivem em ambientes de copa das florestas são mais relacionados a ambientes abertos do que a ambientes mais sombreados da própria floresta. Os insetos aquáticos continentais, por sua vez, nem sempre apresentam os mesmos padrões biogeográficos que os peixes de água doce. Espécies marinhas de modo geral têm distribuição muito mais ampla que as espécies terrestres ou continentais. Isso tudo mostra a complexidade da tarefa de reconstrução biogeográfica e ainda consumirá muito tempo de coleta e estudo (se os ambientes naturais não forem destruídos antes) para que tenhamos uma compreensão clara da história biogeográfica da região Neotropical.

Conexão da região Neotropical com outras áreas. O nome "Neotropical" para uma região biogeográfica aparentemente foi usado pela primeira vez por Sclater (1858), embora Prichard (1826) já tivesse apontado a América equatorial como uma região faunística e florística distinta, conectada às regiões equatoriais de África e da Índia. Foram os trabalhos de Alfred Russel Wallace (1876), no entanto, dentro de uma perspectiva evolutiva, que deram notoriedade a uma classificação para as regiões biogeográficas do mundo. As classificações anteriores haviam sido propostas sob uma perspectiva criacionista. De fato, uma regionalização da fauna e da flora no mundo foi uma evidência muito importante para sustentar uma visão evolutiva da diversidade biológica no século XIX.

A região biogeográfica Neotropical, como comentado acima, não é uma entidade geológica ou biogeograficamente única. Essa não é uma conclusão recente. Gill (1885), Allen (1892) e Lydekker (1896) mantinham a porção sul da América do Sul como uma região separada, observando suas semelhanças com as floras e faunas da Nova Zelândia e do sudeste da Austrália. A parte tropical da região Neotropical, por sua vez, conecta-se com a parte tropical da África, Índia e sudeste da Ásia, parte tropical da Austrália e Oceania. O México e, em algum grau, partes da América Central e do Caribe têm uma influência claramente Neártica.

A presença de elementos com relações circum-antárcticas no extremo sul da América do Sul, na parte norte dos Andes e no sul do Brasil está relacionada à história tectônica do continente. A América do Sul esteve conectada à Antártica, à Nova Zelândia e à Austrália. A Antártica (hoje coberta por gelo) teve clima ameno durante a maior parte do Cretáceo e na primeira metade do Cenozoico, de maneira que havia uma conexão biótica entre toda essa parte sul do planeta.

O caso de *Nothofagus* Bl., no Chile e extremo sul da Argentina, é talvez o mais típico. Esse gênero de angiospermas é característico da flora temperada da América do Sul. Pertencente a uma das famílias relativamente próximas à base da evolução de angiospermas, esse gênero é conhecido do Chile e sul da Argentina, mas também da Austrália e Tasmânia, Nova Zelândia, Nova Caledônia, com fósseis também conhecidos da África do Sul e da Antártica (Humphries, 1981). *Araucaria* de Jussieu também tem uma distribuição semelhante. Na América do Sul, há uma espécie no Chile e uma espécie endêmica para o sul e sudeste do Brasil, Paraguai e nordeste da Argentina—*Araucaria angustifolia* (Bert.), o "pinheiro-do-Paraná".

A biogeografia da parte temperada da região Neotropical foi estudada com métodos de vicariância por Morrone (1993), Morrone *et al.* (1994), Posadas & Morrone (2001) e Juñent & Flores (2001), com dados especialmente de grupos de besouros. Vários grupos de ramos próximos à base de Diptera apresentam esse padrão. *Nervijuncta* Marshall (Diptera, Ditomyiidae) e *Gondwanamyia* Sinclair, Cumming, Brooks, Plant and Saigusa (Diptera, Empidoidea) (Sinclair *et al.* 2016), por exemplo, têm disjunção entre sul da América do Sul e Nova Zelândia. *Australosymmerus* Freeman (Ditomyiidae) (Munroe 1974), *Diamphidicus* Cook (Scatopsidae) (Amorim 1989) e *Perissomma* Colless (Perissommatidae) (Colless 1963), por sua vez, têm disjunção entre o Chile e a Austrália. Alguns gêneros, como *Ohakunea* Tonnoir & Edwards e a subfamília Chiletrichinae (ambos Diptera Rangomaramidae) têm distribuição mais ampla, com espécies em áreas temperadas da América do Sul, Nova Zelândia, Austrália e Nova Caledônia. O gênero *Gondwanamyia* Sinclair, Cumming, Brooks, Plant and Saigusa (Empidoidea) é conhecido de uma espécie do sul do Chile e de uma espécie da Nova Zelândia (Sinclair *et al.* 2016). Vários desses grupos têm espécies no sul e áreas mais altas no sudeste do Brasil— mas nem todos. Padrões biogeográficos de grupos em áreas temperadas da América do Sul foram estudados em mais detalhe por Morrone (1996).

A maior parte da Floresta Atlântica, a Amazônia e a América Central, por sua vez, têm elementos compartilhados e elementos de uma história biogeográfica independente. Parte da atual América Central corresponde a um terreno geologicamente muito mais novo, do Plioceno (últimos 5 milhões de anos), que gerou uma conexão entre as Américas do Norte e do Sul, colocando em contato elementos da fauna e da flora de duas regiões distintas, a Neártica e a Neotropical—a América do Norte não era parte geológica da Gondwana, mas da Laurásia. O Caribe e as Antilhas, por sua vez, correspondem a um arco tectônico de origem pacífica que, em movimento oeste-leste, inverso ao dos continentes americanos, "passou" entre as Américas do Norte e do Sul. Essa placa criou uma primeira conexão entre as duas

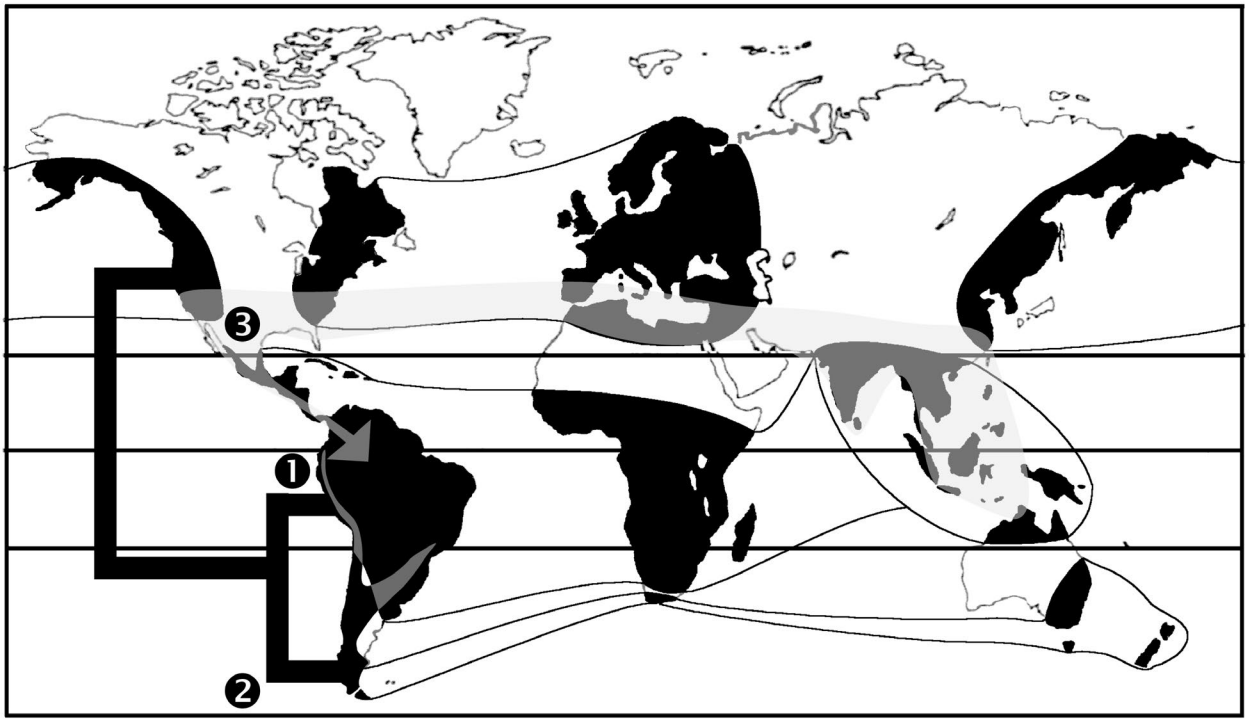


Figura 4.1. Relações de elementos da biota Neotropical com outros continentes. A diversidade atual da região Neotropical contém elementos de origem tropical na Gondwana (1), elementos de origem temperada na Gondwana (2) —ambos presentes na região por vicariância— e elementos de origem Neártica (3) que chegaram à região por dispersão, particularmente pelas pontes intercontinentais formadas no Cretáceo e no Plioceno. Parte dos elementos que chegaram à região Neotropical vindos da América do Norte não são necessariamente neárticos, mas relacionados à fauna tropical da Laurásia, com representantes hoje em áreas tropicais das regiões Oriental e Australiana. Fonte: modificado de Amorim & Silva (2002).

regiões, no Cretáceo e início do Terciário, antes de se afastar ainda mais, formando o atual arco de ilhas do Caribe e das Antilhas.

Finalmente, algumas áreas do México têm espécies da flora e da fauna tipicamente da região Neártica misturados a florestas claramente tropicais. Em alguns casos, os elementos neárticos se estendem bem mais ao sul, alcançando, por exemplo, áreas altas na Colômbia. A simpatia de elementos tropicais e de elementos tipicamente temperados (como também acontece nas florestas tropicais com a presença de araucárias) corresponde ao que Croizat (1964) denominou de "nós biogeográficos", com sobreposição de faunas e floras de diferentes origens por causa do desaparecimento de barreiras pré-existentes.

Em síntese, a região Neotropical contém:

(1) alguns elementos gondwânicos muito antigos relacionados com outros continentes em latitudes tropicais (África, sudeste da Ásia e noroeste da Austrália e Oceania);
(2) elementos gondwânicos relacionados com as faunas e as floras de outras regiões em latitudes temperadas sul (sudeste da Austrália, Nova Zelândia, Nova Caledônia, Novas Hébridas etc.); e
(3) elementos relacionados com a fauna e a flora do hemisfério norte (Fig. 4.1).

Elementos conhecidos do hemisfério norte presentes na região Neotropical não são apenas temperados. Há espécies neotropicais de *Valeseguya* Colless (Grimaldi 1991) (Ditera Valeseguyidae), *Eumanota* Edwards (Diptera Mycetophilidae) ou de Isoptera (Krishna & Grimaldi 1991) que provavelmente correspondem a elementos tropicais de áreas laurásicas que se estenderam para a América do Sul na primeira metade do Cenozoico, tendo se extinguido na América do Norte e Europa na segunda metade do Cenozoico, gerando um falso padrão gondwânico. Esse é o caso do gênero *Eumanota*, com uma distribuição tipicamente tropical no sudeste da Ásia, que teve uma espécie descrita da Colômbia (Amorim *et al*. 2018).

O desenvolvimento das teorias biogeográficas. O surgimento da teoria da evolução, na maneira proposta por Charles Darwin e Alfred Russel Wallace, trouxe duas grandes mudanças de paradigma: que espécies surgem a partir da divisão de espécies pré-existentes (isto é, que há uma filogenia) e que a seleção natural explicaria modificações em características das espécies. É importante observar, no entanto, que o surgimento da teoria da evolução no século XIX em muito pouco contribuiu para uma mudança nos paradigmas pré-evolucionistas de biogeografia.

A visão biogeográfica anterior à ideia de evolução, de que as espécies teriam surgido individualmente por criação divina em um mesmo lugar em um mesmo tempo, foi substituída por outra, de que as espécies teriam surgido por evolução em um mesmo lugar ao longo do tempo. Ou seja, a ideia de evolução quebrou o paradigma de falta de conexão entre as espécies e de imutabilidade das espécies. Mas a ideia de centros de origem sobreviveu nessa etapa inicial da teoria da evolução. Isso significa que a ideia de que a disjunção observada em grupos é explicada pela dispersão de espécies é um mero corolário (ou consequência lógica natural) da ideia de que a origem de grupos ocorre em áreas restritas. Esse é o motivo pelo qual esse modelo biogeográfico é chamado de dispersionista.

Do ponto de vista do modelo, portanto, as ideias de Darwin e de Wallace não alteraram a visão dispersionista pré-evolucionista. Mais que isso, todas as interpretações biogeográficas produzidas nos quase 100 anos que se seguiram ao advento da teoria da evolução foram feitas sob essa mesma perspectiva, resultando em explicações exclusivamente dispersionistas para a distribuição atual das espécies. O livro de Darlington (1957) é um exemplo cristalino.

Nessa perspectiva dispersionista, desse modo, quando um grupo têm duas ou mais espécies separadas por uma barreira, essa disjunção é explicada necessariamente com a origem do grupo em uma dessas duas áreas, dispersando-se para a outra área (ou com origem do grupo em uma terceira área e dispersando-se desse centro de origem para as duas áreas atualmente ocupadas). Esses movimentos de dispersão, portanto, ocorreriam em algum momento depois que a barreira existente entre as áreas já estava formada (Fig. 4.2).

Dentro da visão dispersionista, consequentemente, a barreira entre espécies ou grupos disjuntos é sempre mais antiga que a separação entre essas espécies ou esses grupos (ou seja, que a idade da cladogênese no grupo dividido geograficamente). Logo, no modelo de dispersão, o surgimento de barreiras não é a causa das disjunções. Do ponto de vista dos grupos presentes em continentes diferentes, quase todas as interpretações dispersionistas sugeriam eventos de dispersão a partir de ancestrais presentes no hemisfério norte; ou eventos de dispersão através de pontes intercontinentais ou indivíduos ou populações vagando pelos oceanos.

A ruptura com os paradigmas dispersionistas na biogeografia ocorreu apenas a partir dos trabalhos de León Croizat (1958, 1964; Croizat *et al.* 1974). Croizat sugeriu que, além dos mecanismos usuais de evolução biogeográfica por dispersão, as espécies também poderiam evoluir através de processos de vicariância. Nesses casos, a distribuição original da espécie ancestral de duas ou mais espécies atualmente separadas por uma barreira corresponde à soma das áreas atualmente ocupadas pelas espécies descendentes. Em outras palavras, a espécie ancestral estaria na "área ancestral", antes que as próprias barreiras que existem hoje começassem a se formar. O surgimento da barreira, portanto, seria a causa da disjunção atualmente observável neste grupo. Isso implica que a idade da barreira é a mesma que a idade da separação ou cladogênese que resultou nessas espécies (Croizat *et al.* 1974) (Fig. 4.3).

Antes do advento do conceito de vicariância, sequer havia a concepção de outro mecanismo de evolução biogeográfica que não fosse a dispersão. É natural, portanto, que os métodos de análise biogeográfica dispersionistas gerassem exclusivamente reconstruções biogeográficas dispersionistas. Atualmente, com o surgimento do conceito de vicariância, casos de disjunção podem ser explicados como resultado de processos de dispersão ou de vicariância. A determinação de qual mecanismo de evolução biogeográfica (vicariância ou dispersão) ocorreu em cada etapa da evolução de um grupo depende da disponibilidade de um método geral de interpretação biogeográfica.

Os métodos de biogeografia por vicariância começaram a ser desenvolvidos pelo próprio Croizat (1958, 1964) e têm um fundamento muito sólido: considerando o número de áreas envolvidas e considerando que, de modo geral, os eventos de dispersão são de espécies individualmente conseguindo expandir sua distribuição, os inúmeros casos de dispersão dificilmente resultarão, em seu conjunto, em padrões congruentes uns com os outros (em termos da relação entre as áreas envolvidas).

Por outro lado, na vicariância, uma região é fragmentada pelo aparecimento de barreiras, que criam disjunção para todos os grupos de plantas e animais que vivem na área (para os quais a barreira é eficiente). Todos ou a maioria dos grupos que vivem nessa área, portanto, são afetados pelas mesmas barreiras e tendem a refletir o mesmo padrão biogeográfico.

Assim, quando um mesmo padrão de disjunção é encontrado em vários grupos diferentes, é extremamente mais provável que esse padrão tenha sido gerado por uma causa comum— vicariância—do que por dispersão, em que cada caso tende a ser um caso (Platnick & Nelson 1978; Rosen 1978, 1985). Por outro lado, quando um padrão de distribuição difere de um padrão geral conhecido e de outros padrões individuais, a interpretação mais simples—ou econômica—é que ele tenha sido gerado por um evento de dispersão (Fig. 4.4). Dessa maneira, os métodos modernos de biogeografia em princípio têm como discernir entre dispersão e vicariância como causa de padrões de distribuição encontrados.

Uma outra consequência dessa mudança de paradigma na biogeografia é a ordem de grandeza do tempo envolvido na evolução biológica, ou seja, a idade dos vários grupos de organismos, de bactérias a vertebrados, insetos e plantas. A idade aceita para a origem da Terra e dos seres vivos no período pré-evolutivo era de cerca de 6.000 anos. Darwin propôs uma grande extensão dessa idade—o que por si só contribuiu, na época, para alguma resistência adicional à teoria da evolução. Mas na visão darwinista original, a idade aceita para os grupos atualmente disjuntos em diferentes continentes era mais recente que o tempo de formação dos continentes.

A interpretação para a idade de evolução das faunas dentro de cada continente até recentemente, de fato, ainda aceitavam que em vários grupos espécies teriam se diversificado nos últimos 15.000 anos. O uso dos métodos biogeográficos de vicariância fez com que a idade aceita para a origem de alguns grupos passasse, assim, da ordem de 104 para 106 ou 107 anos. A idade admitida hoje para alguns grupos é cerca de 100 ou 1.000 vezes maior que em períodos dispersionistas! Isso gerou enormes conflitos entre as hipóteses propostas pelas diferentes escolas de biogeografia (Fig. 4.5).

A biogeografia sofreu, desse modo, uma verdadeira revolução de conceitos e métodos nos últimos 40 anos. O resultado é um cenário muito diferente na reconstrução da história biogeográfica das regiões e de grupos. Mas ainda há três dificuldades principais. Uma delas é quanto aos detalhes dos métodos disponíveis. A despeito de grandes avanços na interpretação de dados que apresentam congruência, há grande controvérsia sobre como interpretar os dados conflitantes. Em segundo lugar, a quantidade de informação detalhada disponível—incluindo localidades coletadas, identificação correta, disponibilidade de filogenias e de conhecimento da geologia de cada região—ainda é limitada para análises mais detalhadas, fazendo com que muitas interpretações sejam apoiadas em poucas evidências. Finalmente, a evolução biogeográfica, como processo, é muito complexa do que se imaginava, fazendo com que a expansão da distribuição de muitos grupos, pelo desaparecimento de barreiras geológicas mais antigas, "apaguem" em certa extensão os padrões originais.

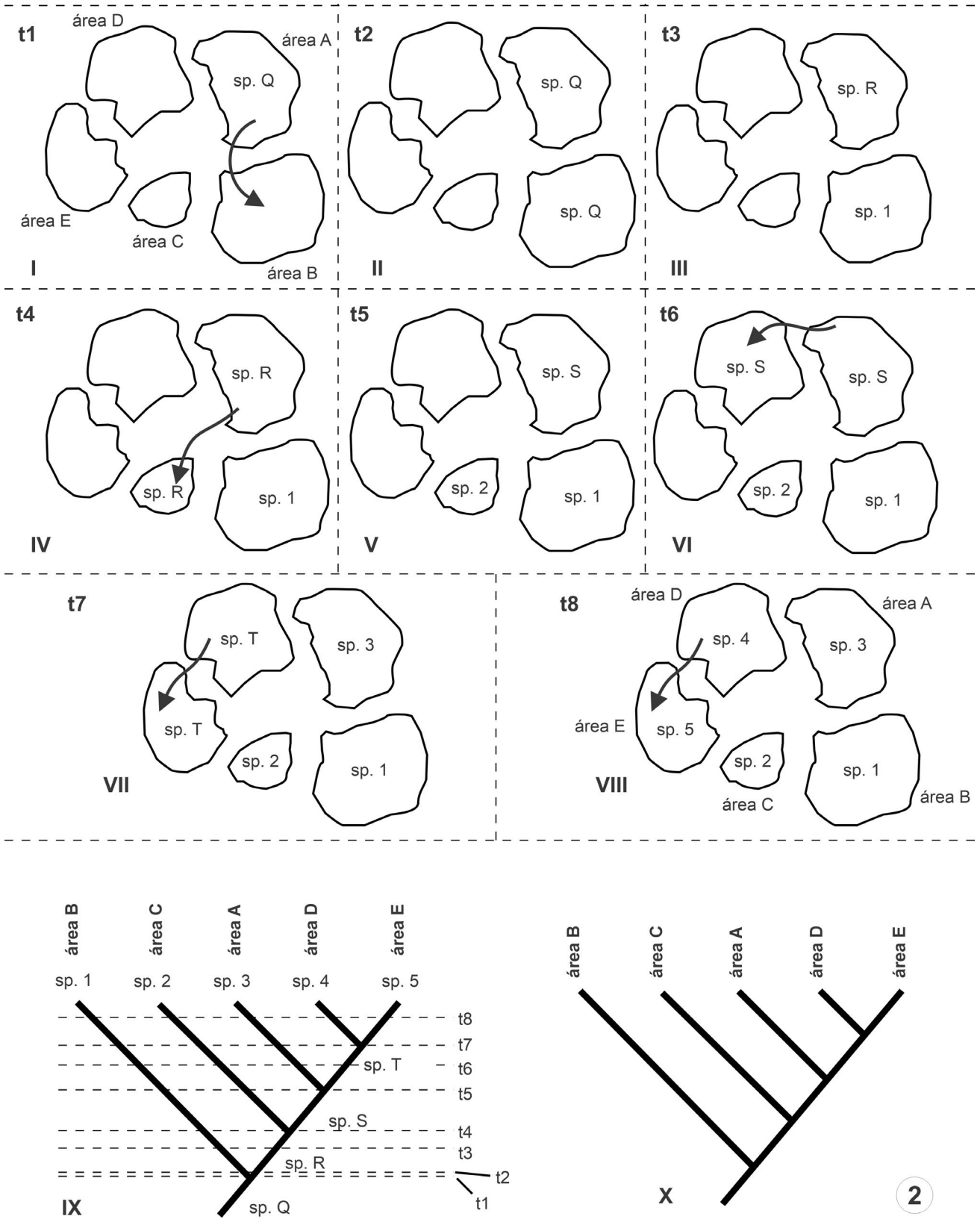


Figura 4.2. Modelo de evolução biogeográfica por dispersão. A espécie ancestral está em uma das áreas, já separada das demais por barreiras que existiam antes do primeiro evento cladogenético. Ou seja, a idade dos eventos de especiação são mais recentes que as barreiras que mantêm a disjunção. A sequência de eventos de dispersão depende de oportunidades, que, em princípio, são ao acaso. Assim, o padrão de relação entre áreas depende da sequência de eventos de dispersão ocorrida em cada grupo. Cada caso de dispersão gera padrões que não necessariamente são congruentes com outros padrões. Padrões discrepantes entre grupos diferentes, portanto, são evidência de eventos de dispersão. I-VIII. Sequência de eventos de dispersão, resultando em espécies que evoluem diferentemente em áreas isoladas. IX. Relações filogenéticas entre as descendentes da espécie ancestral. X. Padrão de relações entre as áreas dado pelas espécies desse grupo.

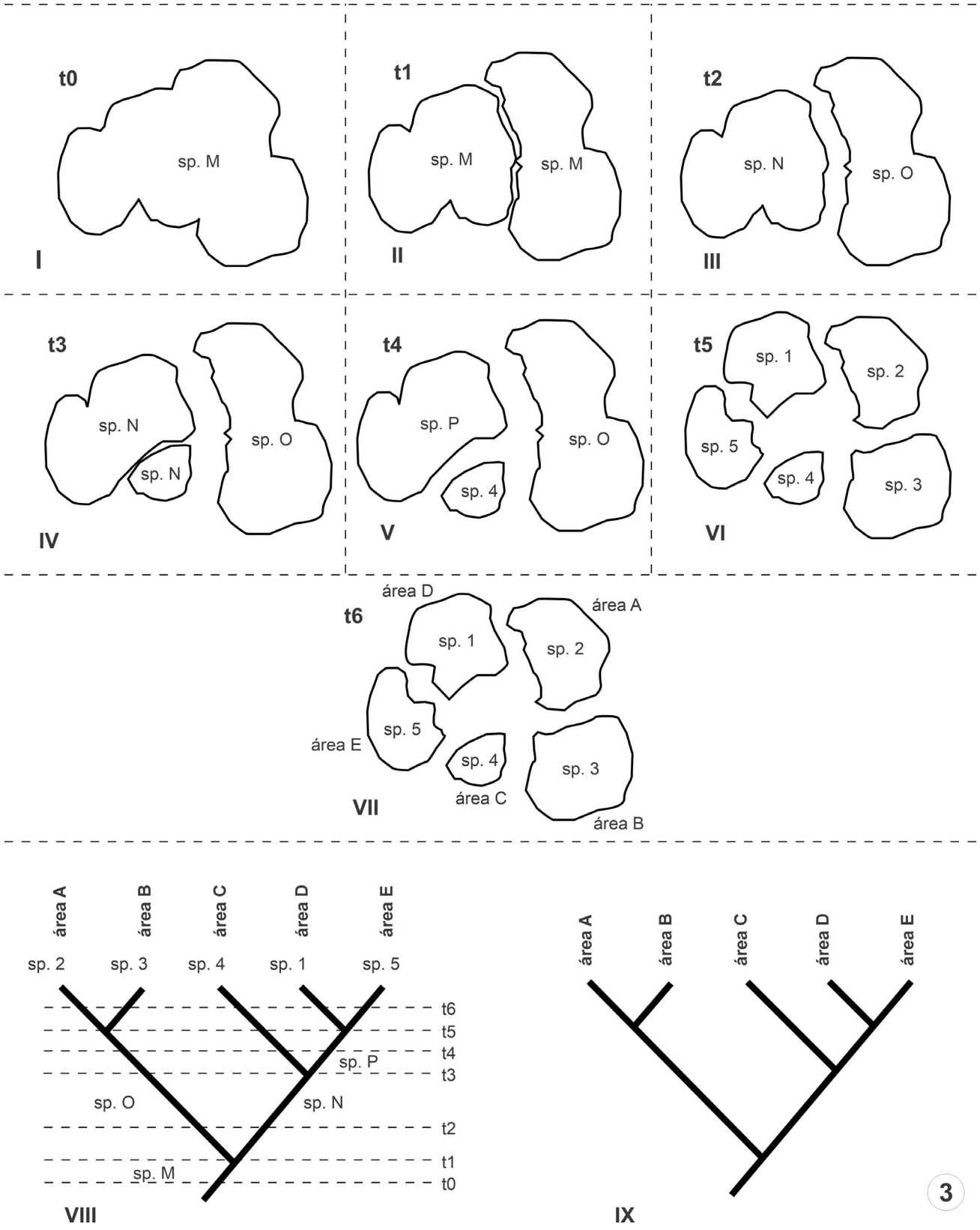


Figura 4.3. Modelo de evolução biogeográfica por vicariância. A espécie ancestral ocupava, inicialmente, uma área antes que ela fosse subdivida por eventos geológicos ou geográficos. Nesse caso, a idade dos eventos de especiação é a mesma que a idade das barreiras que causam a disjunção. Essa sequência de eventos de quebras entre as áreas, isto é, de origem das barreiras, estará refletida em todos os grupos que ocupavam a biota original e que foram efetivamente divididos à barreira. Padrões congruentes em grupos diferentes, portanto, são evidência de eventos de vicariância. I-VII. Sequência de eventos geológicos que fragmenta a área onde viva a espécie ancestral do grupo. VIII. Relações filogenéticas entre as descendentes da espécie ancestral. IX. Padrão de relações entre as áreas dado pelas espécies desse grupo.

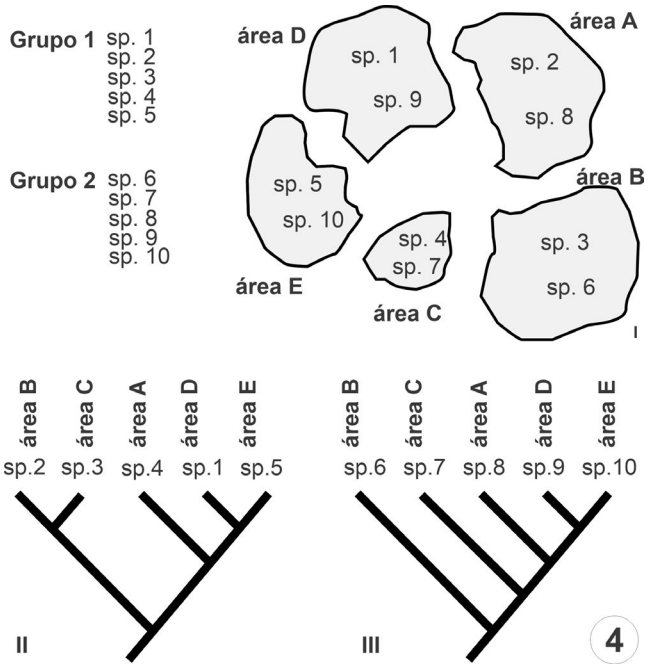


Figura 4.4. I. O padrão atual de distribuição das espécies disjuntas dos casos das Figuras 2 e 3. II-III. Relações filogenéticas entre as espécies de ambos os grupos. Considerando as relações filogenéticas apenas desses dois grupos e seus padrões de distribuição, não é possível saber qual deles surgiu devido a vicariância e qual surgiu por dispersão.

Essas dificuldades têm uma dupla influência sobre a interpretação da evolução biogeográfica na região Neotropical. Primeiro, ainda não se sabe ao certo quais grupos hoje encontrados nesta região tinham suas espécies ancestrais na Gondwana. Ou seja, que grupos existiam na Gondwana antes de sua fragmentação nos atuais continentes da América do Sul, África, Índia, Madagascar, Austrália e Antártica —e quais chegaram à América do Sul depois do que o continente já estava isolado como continente. Em segundo lugar, ainda há dificuldades em associar padrões de disjunção encontrados dentro da região Neotropical a eventos geológicos, geográficos, climatológicos e ecológicos ocorridos no Cretáceo (entre 144 e 65 milhões de anos passados), ao longo do Cenozoico (nos últimos 65 milhões de anos). A reconstrução feita, abaixo, da história da região Neotropical, portanto, precisam ser vistas como hipóteses, que serão melhoradas com um volume maior de análises filogenéticas e conhecimento de distribuição dos grupos.

Congruência e incongruência entre padrões biogeográficos–métodos. Não está entre os objetivos deste capítulo adentrar na discussão de detalhes dos métodos de análise biogeográfica. Atualmente, há uma pletora de métodos analíticos em biogeografia que discordam não quanto aos conceitos básicos de biogeografia, mas quanto à maneira de interpretar discrepâncias entre os dados (Morrone & Crisci 1995; Crisci 2001). Essa situação foi referida por Nelson & Ladiges (2001) como "mess of methods", em tradução livre, uma balbúrdia de métodos.

Quando há congruência entre padrões de distribuição exibidos por diferentes grupos, assume-se que ela é resultado de uma história de evolução por vicariância. A incongruência, por sua vez, pode ser resultado de causas distintas. Isso inclui erros na própria reconstrução da filogenia, replicação de padrões, barreiras reiterativas, paralogia biogeográfica, amostragem geográfica limitada, expansão da distribuição original por desaparecimento das barreiras envolvidas ou dispersão individual de espécies com a barreira ainda presente.

A maior parte dos métodos propostos é incapaz de reconhecer e lidar com casos de replicação entre grupos irmãos ou grupos próximos (Amorim 1992), denominados por Nelson & Ladiges (1996, 2003) de distribuição paráloga. Amostragem insuficiente, somados a casos de dispersão verdadeira e erros na reconstrução da filogenia fazem com que as distribuições parálogas não sejam sequer reconhecidas, gerando falsos casos de incongruência. Adicionado aos casos de dispersão verdadeira, resultam em perda de informação e, portanto, dificuldade de detectar padrões biogeográficos gerais (Amorim & Pires 1996; Amorim 2001).

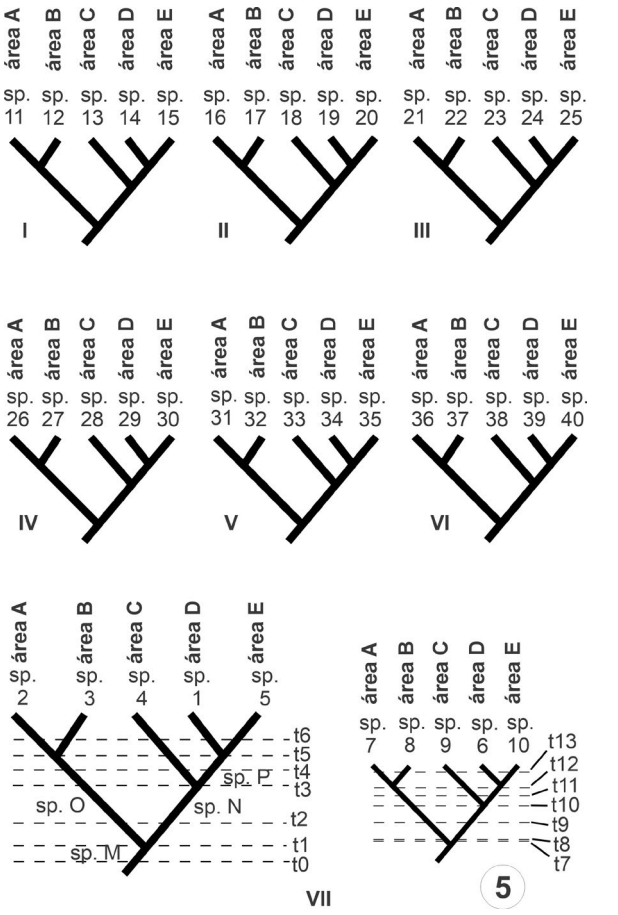


Figura 4.5. Padrões de distribuição de vários grupos distintos congruentes entre si (I-VI) são resultante de vicariância. O padrão encontrado da Figura 2.IX —((A + B) + (C + (D + E)))— repete-se em outros grupos. Nessa situação, os padrões incongruentes são mais provavelmente explicados por dispersão ultrapassando barreiras existentes ou por expansão da distribuição original de uma espécie por desaparecimento da barreira. Em uma escala temporal comparável, o conjunto de eventos que geram dispersão no grupo da Figura 5.III corresponde apenas à fatia terminal da sequência de eventos que gerou os padrões de dispersão. Assim, reconstruções biogeográficas que apontam para eventos de vicariância como causa de padrões de disjunção normalmente correspondem a hipóteses de origem muito mais antiga para os grupos estudados que as hipóteses geradas por reconstruções dispersionistas para esses mesmos grupos.

O aperfeiçoamento dos métodos de interpretação biogeográfica, no entanto, terá de ir muito além de meramente reconhecer corretamente os casos de distribuição paráloga. Há dois problemas adicionais a serem resolvidos. Um deles é que a presença, em dois ou mais grupos diferentes, de padrões congruentes de distribuição e quebra indica que eles devem ter surgido por vicariância. Isso não resolve, no entanto, a questão da origem desses clados que passaram por esses eventos de vicariância. Grupos gondwânicos na América do Sul e grupos que chegaram ao continente por dispersão no final do Cretáceo por exemplo, deverão o mesmo padrão para as quebras ocorridas na região ao longo do Cenozoico. Isso significa que nem todos os grupos que mostram congruência (ou seja, em que seus subgrupos tiveram disjunção gerada pelos mesmos eventos de vicariância) têm a mesma origem.

Além disso, determinadas barreiras podem surgir, desaparecer e voltar a surgir, gerando eventos isomórficos mas separados no tempo, o que tem sido chamado, na literatura, de pseudocongruência (Cunningham & Collins 1994). Um exemplo são transgressões marinhas que, evidentemente, ocorrem ao longo de vales e depressões de menor altitude. Há vários exemplos muito claros desse processo. Uma conexão entre a América do Sul e a América do Norte foi formada no Cretáceo, isolando Pacífico e Atlântico, que desapareceu com o deslocamento do arco do Caribe para o oeste, criando novo contato Pacífico-Atlântico, seguido do surgimento da atual América Central, com nova barreira para os grupos marinhos. Essa mesma sequência se espelha invertida para grupos terrestres. O mesmo padrão de grupos no Atlântico × grupos no Pacífico foi gerado duas vezes, em momentos muito distintos. Um outro exemplo é que a calha do rio Amazonas (e outros rios principais na América do Sul) tiveram transgressões isomórficas em diferentes momentos desde o Cambriano. Isso faz com que barreiras de épocas diferentes tenham o mesmo padrão geográfico—barreiras que se repetem ou reiterativas. Isso ajuda a explicar a dificuldade de conciliar a interpretação da evolução biogeográfica de mamíferos, aves, plantas e insetos, por exemplo, que são congruentes quanto a determinados padrões, mas que possivelmente têm origens biogeográficas distintas.

Congruência e incongruência – padrões intercontinentais. Interpretações estritamente dispersionistas foram propostas especialmente na década de 1970 ou de 1980. Há muitas análises de padrões biogeográficos em estudos mais recentes, no entanto, que mostram incongruências que precisam ser explicadas. Na região Neotropical, sobrepõem-se padrões biogeográficos relativos a grupos neotropicais com distribuição tropical de origem gondwânica, grupos neotropicais com distribuição temperada de origem gondwânica, grupos neotropicais com distribuição temperada de origem neártica e grupos neotropicais com distribuição tropical de origem neártica.

Alguns casos de disjunção intercontinental foram atribuídos a dispersão na literatura. Thorne *et al.* (2000), por exemplo, atribuem a radiação dos grupos de Isoptera ao Terciário Superior. Isso necessariamente implica que os grupos atualmente disjuntos entre continentes teriam alcançado em larga escala a distribuição atual por disjunção. Grimaldi (2003) aceita a origem dos Mantodea no Jurássico Superior, de maneira que a maior parte dos grandes clados atuais do grupo não estaria presente na Pangea antes de sua fragmentação. Eskov (1992), por sua vez, entende que os fósseis de aranhas da família Archaeidae em âmbar Báltico, do Eoceno e nega origem gondwânica para o grupo.

Um outro conjunto de trabalhos aponta para a origem gondwânica de grupos neotropicais recentes, incluindo plantas e animais. Em plantas, por exemplo, as gimnospermas têm claramente origem pangêica (Just 1952; Contreras-Medina & Luna Vega 2002). Estudos recentes de relações entre subgêneros de Gunnera Linnaeus (Gunneraceae, Magnoliales), um grupo basal de angiospermas, indica congruência com eventos de tectônica (Wanntorp & Wanntorp 2003).

Renner *et al.* (2001), por outro lado, assumem a disjunção em Melastomataceae, uma família de plantas pantropicais, como sendo resultado de dispersão intercontinental ao longo do Terciário. Kitchings *et al.* (2004) aceitam que a disjunção de Proteaceae, Cunoniaceae, Myrtaceae e Lauraceae na região Australiana é devido a vicariância induzida pela tectônica, a que se somam as Euphorbiaceae, Myristicaceae, Sterculiaceae, Meliaceae e Sapotaceae, originárias da região Oriental e que teriam chegado à região por dispersão. Na interpretação de Sanmartín & Ronquist (2004), por outro lado, as disjunções intercontinentais entre espécies de todas as famílias de angiospermas deveriam ser explicadas como resultado de dispersão.

Entre os insetos, Jacob (2001) assume que as espécies ancestrais de famílias e subfamílias de Ephemeroptera já estavam na Pangea. Gauld & Wahl (2002) assumem que a subfamília Eucerotinae de Ichneumonidae teria origem na Gondwana, embora Grimaldi & Agosti (2000) aceitem uma diversificação das subfamílias de formigas no Cretáceo Médio (com a Gondwana já parcialmente fragmentada). Halffter (1975), parcialmente baseado nos trabalhos de Jeannel (1942) e Rapoport (1968), antecipou muitas conclusões modernas de origem das subtribos de Scarabaeinae (Coleoptera) por vicariância na Gondwana, em um estudo detalhado de evolução desse grupo de besouros. Amorim & Tozoni (1995) mostraram padrões biogeográficos de grupos neotropicais de alguns grupos de Bibionomorpha (Diptera) com grande congruência com a fragmentação da Gondwana. No clássico trabalho de Brundin (1966), são apontados casos de disjunção nos dípteros Chironomidae que podem ser explicados por vicariância. Mey (1998) encontra em Trichoptera evidências de origem gondwânica para ao menos um gênero de Hydrobiosidae. A maioria absoluta dos grupos de insetos na região Neotropical, no entanto, ainda não foi estudada quanto à sua origem biogeográfica, de maneira que é difícil estabelecer padrões mais amplos.

Scott (1997) propõe que os Helicoidea, uma superfamília de gastrópodes terrestres, teve sua espécie ancestral na Pangea e que a separação entre seus grupos disjuntos deveu-se, em sua maioria, à vicariância gerada pela tectônica de placa. *Guiglia* Benson, um gênero de Orussidae (Hymenoptera), também tem disjunção entre o sul da América do Sul, Austrália e Oceania, admitida por Vilhelmsen (2004) como vicariância causada pela tectônica de placas. Entre os crustáceos Anostraca, a disjunção intercontinental das espécies do gênero *Streptocephalus* Baird é atribuída por Daniels *et al.* (2004) à vicariância, com poucos eventos de dispersão. Alguns desses e muitos outros casos de disjunção associados à tectônica na Gondwana podem ser

encontrados em Sanmartín & Ronquist (2004), sendo que Cranston (2006) considera os vários casos de padrões regionais de grupos gondwânicos.

Para os vertebrados superiores, Hedges *et al.* (1996) mostraram, em uma revisão de dados moleculares e de métodos, contrariamente ao apresentado em estudos anteriores, que "... dados moleculares para a divergência entre ordem de aves e de mamíferos indicam um viés forte e incomum no registro fossilífero contrário aos fósseis do Cretáceo Médio e Superior". Isso fortemente suporta a ideia de origem gondwânica para algumas linhagens basais de aves e mamíferos, em consonância com o que foi proposto anteriormente por Cracraft (1973), mas contrariado por seguidas interpretações na literatura, de dispersão em larga escala de todos os clados de aves e mamíferos. Um trabalho recente, por outro lado, aceita relações ao nível de famílias de planta ligadas à Gondwana (Ducousso *et al.* 2004). Avilla *et al.* (2002) propõem uma reconstrução de relações biogeográficas entre áreas de origem gondwânicas com base em grupos atuais e extintos de vertebrados, incluindo Dipnoi, Crocodylomorpha, dinossauros saurópodes, ratites, morcegos e um grupo de mamíferos extintos. Em direção oposta, Vences *et al.* (2001), usando dados moleculares, interpretam que a presença de vertebrados em Madagascar, incluindo peixes, é melhor interpretada como resultado de dispersão cenozoica que devido à tectônica.

Há dados biogeográficos e paleontológicos que dão suporte à origem ao menos de alguns grupos basais de Diptera na Pangea (Amorim & Silva 2002), mas não é claro se esse é o caso dos dípteros superiores (Cyclorrhapha). Amorim *et al.* (2018) descreveram, do sul do Chile *Puyehumyia* Amorim, Silva & Brown, primeiro representante da família Opetiidae no hemisfério sul—cujo gênero irmão, *Opetia* Meigen, é conhecido da Europa e do Japão. O gênero *Lonchopterites* Grimaldi & Sinclair, fóssil do Neocomaniano (130–145 m.a.), do Líbano, é relacionado aos dípteros Opetiidae. Isso fortemente sugere um elemento dos Empidoidea (Diptera) no sul da Gondwana anteriormente ao início de sua fragmentação. Knutson & Vala (2000), considerando a evolução dos Sciomyzidae, referem-se a uma origem no Cretáceo Inferior a partir de um "estoque" primitivo de acaliptrados (Diptera) saprofíticos cujas larvas desenvolveram uma demanda por dieta com alto conteúdo protéico. Uma vez que o final da fragmentação da Gondwana deve ter ocorrido no Cretáceo Inferior (Markl 1978; Audley-Charles *et al.* 1981; Howarth 1981), na perspectiva de Knutson & Vala (2000) ao menos alguns grupos superiores de Diptera poderiam apresentar disjunção intercontinental devido a vicariância. Isso diverge da interpretação de Grimaldi & Cumming (1999), para os quais "a diversificação basal dos Cyclorrhapha ocorreu no Cretáceo Inferior, e é questionável se esse grupo se estendeu no Jurássico", assumindo que a diversificação de famílias e gêneros de Acalyptratae e Calyptratae nos Cyclorrhapha teria ocorrido no Cenozoico Inferior.

A conclusão sobre a idade de origem dos Cyclorrhapha (ou qualquer outro grupo grande de insetos) é importante por suas implicações. Se o clado contendo os dípteros acaliptrados e caliptrados tiver sua origem depois da fragmentação da Pangea, de maneira que sua espécie ancestral estivesse na Laurásia ou na Gondwana (ou em alguma de suas subáreas), a presença da maioria das famílias e gêneros de Schizophora atualmente em quase todo o mundo dever-se-ia a dispersão em larga escala entre os continentes.

Admitir que uma grande quantidade de grupos chegou à região Neotropical por dispersão implica que a complexidade dos atuais ecossistemas de floresta foi construída a partir da inserção gradual de elementos exógenos, à medida que eles alcançaram o continente. Admitir, por outro lado, que a diversidade na região é basicamente resultado da diversificação por vicariância implica que uma biota já existia na região quando de sua diferenciação em uma unidade geológica independente, de modo que sua condição atual corresponderia a uma modificação gradual de algo que já existia.

Esses são dois modelos muito diferentes em termos de compreensão do processo de evolução de ecossistemas. De fato, a evolução da biota neotropical atual deve corresponder a um modelo misto, com muitos elementos autóctones, de origem cretácea, afetados pela chegada de elementos exógenos ao longo do Cenozoico. Os dados filogenéticos, paleontológicos e biogeográficos atuais, como apontado por Amorim & Silva (2002), ainda são insuficientes para alcançar conclusões mais sólidas sobre a idade dos Schizophora (Diptera). O mesmo aplica-se à maior parte dos grupos de plantas e animais, impedindo uma clareza maior sobre quais são os grupos autóctones e quais são os grupos exógenos na biota atual da região. Sanmartín & Ronquist (2004), em estudo relativamente recente, fizeram uma ampla análise dos padrões intercontinentais: "Nos grupos animais, o padrão de distribuição largamente se conforma à divisão geológica da Gondwana e parece ter sido gerado por vicariância geologicamente induzida. Em plantas, no entanto, os padrões hierárquicos (...) são incongruentes com a sequência mais frequentemente aceita de eventos geológicos e parecem ter sidos moldados por dispersão concordante e eventos de extinção."

Finalmente, há uma solução alternativa, que mistura elementos de vicariância e dispersão para explicar a disjunção ao menos de muitos dos grupos com conexões circum-antárticas. Grupos que surgiram após a divisão inicial da Gondwana, no Cretáceo, podem ter adentrado a região Neotropical através da Proto-América Central (o arco do Caribe, de origem pacífica, que criou uma primeira conexão entre a América do Norte, de origem laurásica, e a América do Sul, de origem gondwânica). Esses grupos podem ter ocupado vastas áreas no sul da América do Sul, Antártica (ainda com climas mais amenos), Nova Zelândia e Austrália, juntos com os grupos autóctones, em áreas que tiveram continuidade pelo menos até o meio do Cenozoico (Amorim *et al.* 2006; Almeida *et al.* 2012; Lessard *et al.* 2013), quando houve a fragmentação final do contato entre a Antártica e essas outras áreas do Hemisfério Sul. Assim, a disjunção desses grupos entre América do Sul e Austrália, é consequência de vicariância, por fragmentação da parte mais ao sul da Gondwana durante o Terciário.

Congruência e incongruência de padrões intercontinentais, desse modo, apontam respectivamente tanto para eventos de vicariância quanto para dispersão entre continentes. Estudos taxonômicos geograficamente restritos, da diversidade de grupos em apenas um continente, limitam fortemente nossa capacidade de propor reconstruções da origem da flora e da fauna da região Neotropical. O que definirá a favor de uma hipótese de um grupo Neotropical ter origem gondwânica por vicariância

ou por dispersão na região serão suas relações de grupo-irmão em um nível taxonômico mais alto (ou seja, de suas relações com grupos relacionados em outros continentes). Grupos com presença secundária na região Neotropical devem ter seus grupos irmãos na região Neártica ou em áreas tropicais de terrenos laurásicos. Grupos neotropicais cuja origem seja na Gondwana, devem ter seus grupos irmãos nas regiões Afrotropical e/ou Australiana (Fig. 4.6).

Diversidade neotropical e flutuações climáticas. Desde a chegada dos europeus à América do Sul, sua fauna e flora causaram interesse pela alta diversidade de espécies encontradas. As explicações publicadas no final do século XIX e todo o século XX para essa diversidade da fauna e da flora envolveram uma variedade de causas geológicas, geográficas e ecológicas e, consequentemente, de idades aceitas para os eventos cladogenéticos que geraram as espécies da região. As explicações propostas assumiram como causas disjunção provocada por movimentos tectônicos e formação de mares epicontinentais ao longo do Cretáceo e do Terciário, mas também a formação de rios, oscilações no nível do mar, formação de refúgios em períodos glaciais, competição entre espécies e gradientes de especiação parapátrica (para um resumo, veja Haffer 1997). Os modelos de evolução biogeográfica que apontam para eventos no Cretáceo e no Cenozoico às vezes são denominados paleogeográficos.

A maioria dos modelos propostos para a diversificação de espécies de fato não foi inferida a partir de reconstruções biogeográficas. Muitas das reconstruções propostas foram feitas partindo de uma decisão prévia, ou a priori, sobre qual seria a causa das especiações, constituindo um modelo geral a partir dessas causas.

A mais influente dessas teorias é chamada Teoria dos Refúgios. A riqueza de espécies em áreas tropicais era vista na literatura científica, até a década de 1960, como resultado de uma suposta "estabilidade ambiental" nos trópicos. Isso contrastaria com períodos glaciais, conhecidos de áreas temperadas do hemisfério norte desde o início do século XX (Adams 1902, 1905; Stresemann 1919, 1920; Hultén 1937). Acreditava-se que os períodos glaciais não teriam tido efeito relevante no hemisfério sul ou ao menos em áreas tropicais. O final da década de 1960 e a década de 1970 testemunharam o aparecimento de uma grande quantidade de publicações mostrando a ocorrência de flutuações climáticas na região Neotropical, com glaciações, no final do Cenozoico e seu suposto efeito na evolução da biota neotropical. Ou seja, mostrou-se que a região Neotropical (ou todo o planeta) tem passado por períodos glaciais e interglaciais. Nos períodos de glaciação, com menor umidade e menor temperatura, há uma retração da área ocupada por florestas, com expansão das áreas de cerrado, campos e caatingas. Nos períodos de interglaciação, com maior temperatura e pluviosidade, há expansão das florestas e retração da vegetação aberta. Há causas diferentes que resultam em ciclos glaciais no planeta, cada qual com periodicidade distinta, chamados de ciclos de Milankovitch. A parte paleoclimatológica está bem fundamentada.

Haffer (1969, 1970, 1981, 1982), Vanzolini (1970, 1973) e Vanzolini & Williams (1970, 1981) (veja, por exemplo, Prance 1982) deram um passo adicional, propondo uma relação causal entre os máximos de glaciação, no final do Pleistoceno, e os padrões atuais de disjunção entre espécies de floresta na América do Sul.

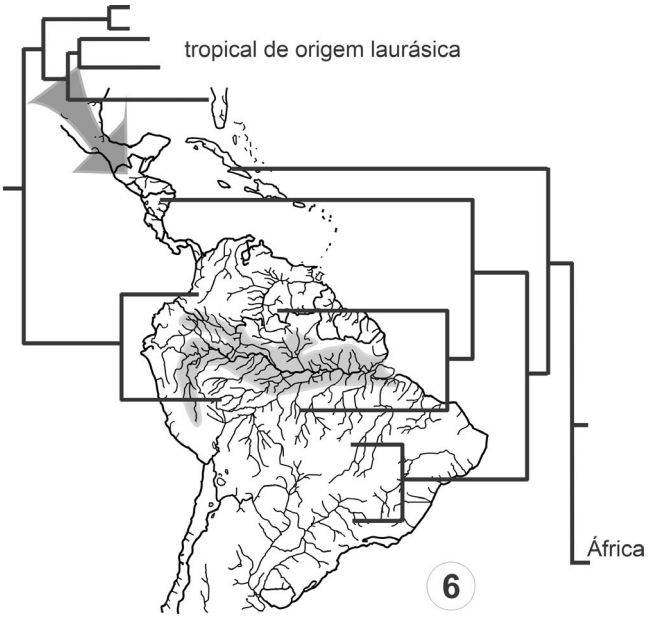


Figura 4.6. Exemplo hipotético de sobreposição de padrões de disjunção por vicariância de grupos neotropicais com origem gondwânica e grupos com origem neártica ou com origem em áreas tropicais laurásicas que alcançaram a região por dispersão. Apesar da congruência nos padrões mais recentes de disjunção entre os dois grupos, a origem de cada um desses grupos é distinta, como é demonstrado pelas relações de grupo-irmão em um nível mais elevado. Grupos cujos irmãos estão na região Neártica devem ter sua presença na América do Sul mais provavelmente explicada por expansão da distribuição original (seta) do norte para o sul por desaparecimento da barreira marítima separando América do Norte e América do Sul, enquanto grupos cujos irmãos estão em áreas gondwânicas devem ter sua disjunção mais provavelmente explicada por vicariância.

O efeito dos ciclos glaciais e interglaciais na América do Sul foi demonstrado nos trabalhos pioneiros de Ab'Saber (1959, 1962, 1967, 1971), Bigarella (1964, 1971) e Bigarella & Ab'Saber (1961), bem como em trabalhos mais recentes (Hoorn 1997; Hooghiemstra & van der Hammen 2001; Souza *et al.* 2005). A Teoria dos Refúgios, no entanto, mais que meramente aceitar que os ciclos de glaciação afetaram a distribuição relativa de florestas e ambientes abertos, afirma que a causa da diversificação de espécies e formação dos padrões biogeográficos atuais teria sido a formação de refúgios ao longo do Quaternário. Particularmente a glaciação mais recente, ocorrida entre 18.000 e 15.000 anos atrás. A fragmentação das florestas nos ciclos glaciais como possível causa de especiações nesses ambientes corresponderia, nessa perspectiva, apenas a um caso particular de vicariância, como observou Nelson (1979).

Críticas à Teoria dos Refúgios abarcam tanto a ausência de um método geral de análise para gerar reconstruções históricas, quanto problemas com o próprio modelo (Amorim 1991, 2001). Em simulações com o Modelo de Refúgios, considerando o número aceito de refúgios para a América do Sul e o número conhecidos de ciclos de glaciação, no final do Quaternário, seriam geradas, para cada espécie ancestral na América do Sul que vivesse no continente no final do Cretáceo, milhares ou milhões

de espécies descendentes (Amorim 1991). Esses números estão em completo desacordo com a realidade, forçando a refutação do modelo. A flutuação do clima sobre as espécies na América do Sul, portanto, deve ter tido um efeito apenas de expandir e retrair a distribuição de espécies de floresta em torno das áreas nucleares de refúgios (Fig. 4.7), sem gerar fragmentação das espécies. As áreas nucleares de refúgio, por uma coincidência topográfica, devem corresponder a áreas de endemismo originadas em períodos geológicos anteriores (Amorim 2001). Nesse sentido, o Quaternário teria sido responsável pela extinção em escala muito considerável e não de especiação em larga escala.

Nos ambientes abertos, as espécies devem ter alcançado ampla distribuição nos máximos glaciais, mas durante os máximos interglaciais não deve ter havido isolamento genético entre as populações isoladas, de modo que praticamente não há endemismos regionais em áreas de cerrado—o que está demonstrado em abelhas (Zanella 2002) e grupos cactófilos de *Drosophila* (Diptera) (Brito *et al.* 2002; Manfrin *et al.* 2001; Ruiz *et al.* 2000). As espécies de ambientes florestais, por outro lado, têm-se mantido em grande medida restritas a sua distribuição original, de maneira que hoje é fácil detectar áreas de endemismo geograficamente limitadas em toda a região Neotropical, como se vê em Primatas, dípteros (Amorim & Pires 1996, Amorim & Santos 2018) e abelhas (Camargo & Pedro 1996).

Interpretações alternativas foram propostas para a diversificação da fauna e da flora da Amazônia com base em outros modelos a priori e também não estão apoiados em métodos gerais de reconstrução biogeográfica. A reconstrução mais importante talvez seja a presença de um braço de água salobra ao longo do rio Amazonas (Räsänen *et al.* 1995; Marroig & Cerqueira 1997) formando grande lago. Como será visto adiante, esse evento realmente explica diversos padrões de disjunção na Amazônia. Como será visto adiante, esse é apenas mais um dos eventos de vicariância que influenciaram a evolução biogeográfica da América do Sul. Finalmente, os trabalhos com datação utilizando dados moleculares entre espécies da Floresta Atlântica e da Amazônia (Zink & Slowinski 1995) mostram que, de fato, a maior parte dos eventos cladogenéticos que separam espécies atuais é anterior ao Pleistoceno. Essa é mais uma fonte de dados que contraria o Modelo de Refúgios e outros modelos de especiação recente na região Neotropical.

Das causas aos padrões: história biogeográfica de áreas de florestas tropicais na região Neotropical. Alguns grupos de animais e plantas têm espécies com ampla distribuição dentro da região Neotropical, que se estendem, como espécies, desde o sul do Brasil e norte da Argentina até a América Central. Outras espécies têm distribuição mais restrita, mas ainda assim cobrindo amplas áreas no continente (Floresta Atlântica ou Amazônia). Há grande número de grupos—como insetos, aracnídeos, mamíferos, angiospermas etc.—cujas espécies têm distribuição geográfica limitada. Essas áreas de endemismo, reconhecidas por biogeógrafos independentemente da abordagens (dispersionista, Teoria dos Refúgios, Pan-biogeografia, Biogeografia Cladística, PAE etc.), concordam consideravelmente quanto à posição dessas áreas e quanto a seus limites. Ou seja, discordâncias entre as escolas de biogeografia dizem respeito basicamente às causas geradoras do endemismo, mas não necessariamente à posição e ao limite das áreas de endemismo. Essas áreas estão representadas de uma forma mais ou menos simplificada na Fig. 4.8 e têm uma importância muito grande em projetos de conservação dos ambientes naturais e de espécies da fauna e da flora.

A detecção dessas áreas, especialmente o estabelecimento de seus limites, envolve problemas bastante delicados de confiabilidade da informação taxonômica e de métodos. Nomes de espécies que não correspondem a entidades biológicas reais (isto é, "espécies parafiléticas") geram informação equivocada e acarretam ruído na análise, dificultando a detecção das áreas de endemismo e de seus limites. Assim, uma parte dos conflitos entre autores pode dever-se à presença, na base de dados, de "falsas espécies" (Santos & Amorim 2007). Informação sobre os limites de áreas de endemismo é fundamental no estabelecimento de políticas de conservação, no sentido de posicionar geograficamente reservas naturais, parques ecológicos e áreas de preservação. Isso mostra que a sistemática é muito mais que uma área da ciência sem fundamentação teórica, fornecedora de nomes (Carvalho *et al.* 2005).

O uso da informação filogenética em alguns estudos biogeográficos nos últimos anos permitiu reconhecer não apenas áreas de endemismo, mas também a relação entre essas áreas. Dados de filogenia de vários grupos de Diptera, como Ditomyiidae (Figs 4.9-12), Sciaridae (Figs 4.13-17) e Scatopsidae (Fig. 4.18) (Amorim 1987, 2001; Amorim & Pires 1996) têm sido usados para propor uma reconstrução da história biogeográfica da região Neotropical. Grazia (1997) encontrou padrões de distribuição de

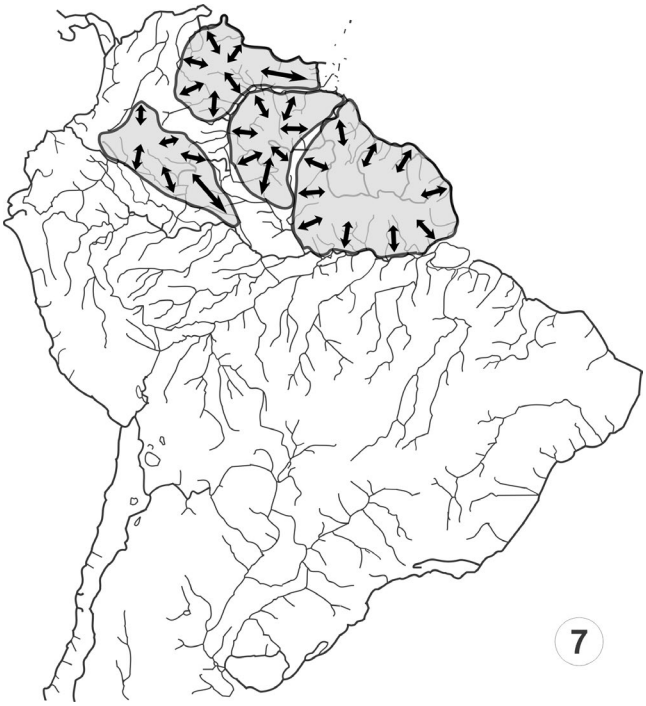


Figura 4.7. Um modelo alternativo para a Teoria dos Refúgios, em que os períodos de glaciação e interglaciação promovem apenas uma alternância na ocupação de determinados terrenos por vegetação aberta e fechada sem que isso implique em eventos de especiação. As espécies em áreas de endemismo de origem Cretáceo-Terciária expandem sua distribuição até a condição parapátrica ao longo de rios principais e depois retraem, sem que haja sobreposição dos elementos de diferentes áreas de endemismo. Fonte: Amorim (2001).

gêneros de Pentatomidae (Heteroptera) (Fig. 4.19) congruentes com os dados de Amorim & Pires (1996). Os limites de algumas dessas áreas aparecem na distribuição de *Zamia* Linnaeus (Fig. 4.20), um gênero neotropical de Cycadales (Gymnospermas). Esses padrões são muito próximos aos encontrados em primatas neotropicais, por exemplo Callitrichidae (Figs 4.21-22). Abrahamovich *et al.* (2004) têm um estudo para os padrões em *Bombus* Latreille (Hymenoptera). Cracraft & Prum (1988) e Nores (1999) utilizaram dados de sistemática de Aves para propor reconstruções biogeográficas para a Amazônia (Fig. 4.23). No estudo de papilionídeos (Lepidoptera) da Amazônia feito por Racheli & Racheli (2004), ainda que a sequência de separação entre as áreas maiores não seja precisamente a mesma, as grande áreas formadas são largamente congruentes com os padrões de outros grupos de animais (Fig. 4.24).

Para a Floresta Atlântica, há congruência com os padrões de Opiliones (Arachnida) (Pinto-da-Rocha *et al.* 2005). Padrões similares também são encontrados em coleópteros (Silveira, 2003) e heterópteros (Hemiptera) (Fernandes 1998; Campos 1999). Vários capítulos em Malabarba *et al.* (1998) permitem iniciar a reconstrução da evolução biogeográfica de peixes de água doce da América do Sul. Lucena (2003) estudou a filogenia do gênero *Roeboides* Günther (Characidae, Pisces), encontrando padrões biogeográficos congruentes (no sentido de complementares) em detalhes a esses padrões dos grupos terrestres (Fig. 4.25). A

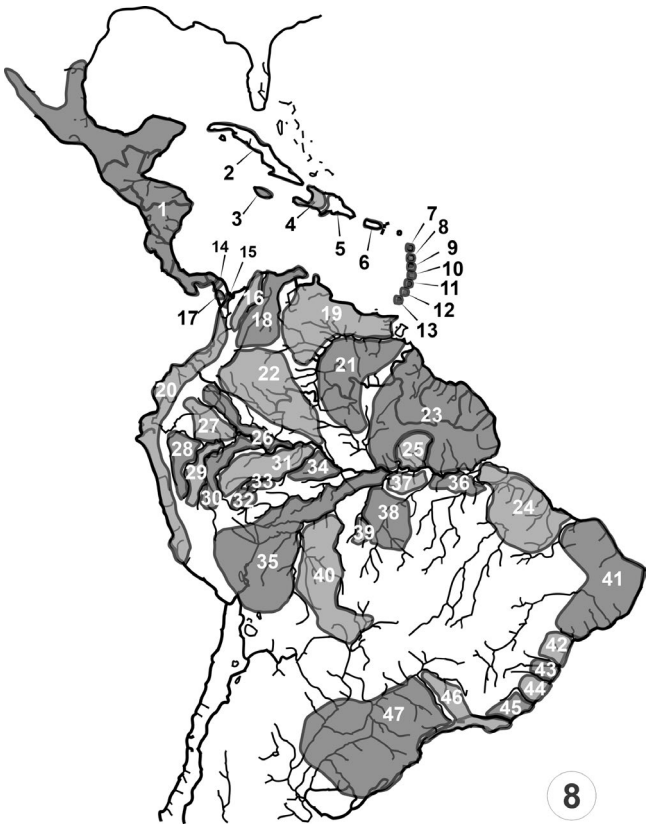


Figura 4.8. Mapa simplificado com as principais áreas de endemismo de grupos de floresta tropical na região Neotropical, baseado em vertebrados, insetos e outros grupos. Os limites e a própria existência de áreas de endemismo são sempre hipóteses que podem ser corrigidas com estudos adicionais. Os dados disponíveis são insuficientes para obter um mínimo de hipóteses confiáveis para várias regiões da América do Sul. Fonte: Amorim (2001).

análise da composição de abelhas de áreas de vegetação aberta da América do Sul permitiu a Zanella (2002) avançar detalhes de evolução biogeográfica desses ambientes. Estudos utilizando a metodologia de traços, por sua vez, identificaram padrões de distribuição complementares dentro da região Neotropical (Carvalho *et al.* 2003; Morrone 2004b; Nihei & Carvalho 2005).

A evolução biogeográfica da região Neotropical foi abordada em uma quantidade ainda incipiente de trabalhos. Esses são padrões congruentes entre diferentes grupos, mas também há incongruências. Utilizando a técnica do PAE (Parsimony Analysis of Endemicity), Morrone (2000) fez um estudo biogeográfico da Amazônia com base em inúmeros grupos de animais e plantas. Apesar da congruência entre várias de suas áreas com os resultados de Amorim & Pires (1996), algumas das hipóteses de sub-regiões são divergentes, como também acontece com os resultados de Cracraft & Prum (1988) e Racheli & Racheli (2004). Não é simples compreender as razões dessas diferenças, que podem ser mais devido a problemas de método do que a diferenças evolutivas entre os grupos.

A despeito de diferenças em certos detalhes, existe uma congruência considerável entre os resultados obtidos para esses vários grupos. A concordância quanto aos limites das áreas envolvidas e quanto à sequência de quebras entre essas áreas apontam para a existência, de fato, de um padrão biogeográfico geral para a região Neotropical (Fig. 4.26). Em outras palavras, há concordância corológica e cronológica entre os padrões de diferentes grupos, o que aponta fortemente para uma história de vicariância.

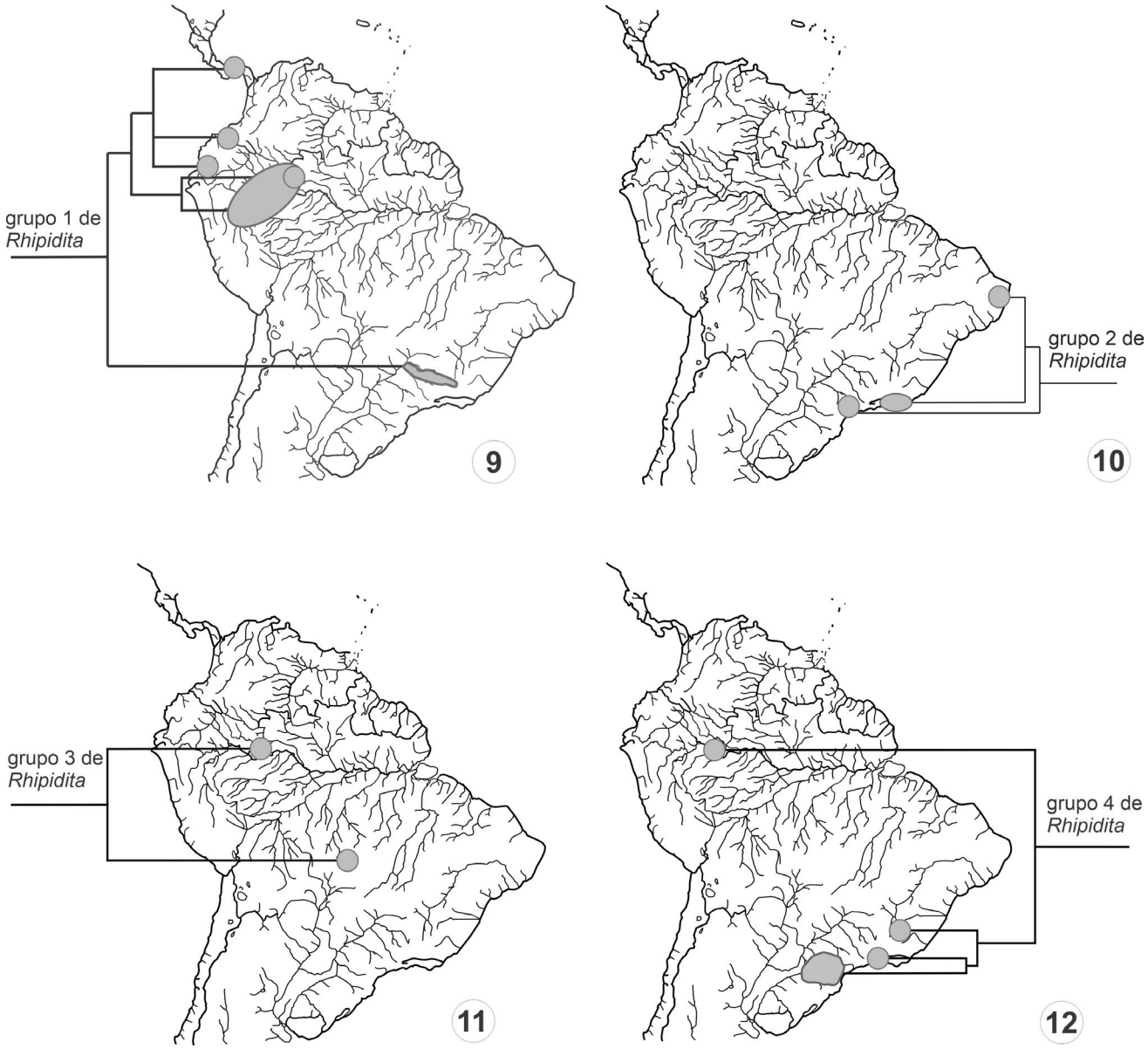
Evolução geológica da região Neotropical. O início da conformação atual da região Neotropical como uma unidade biogeográfica começa com a separação entre a Laurásia e a Gondwana—seguida da abertura do Oceano Atlântico, com o deslocamento da Plataforma da América do Sul do leste para o oeste. Depois da separação entre América do Sul e África, começando há cerca de 100 milhões de anos, houve a separação entre a América do Sul e a Antártica , há cerca de 40 milhões de anos. O movimento das Américas para oeste resultou na colisão com placas tectônicas de origem pacífica, que se deslocam no sentido oposto, tanto no hemisférios sul, de áreas de origem gondwânica, quanto no hemisfério norte, de áreas de origem laurásica. Uma placa pacífica, chamada Proto-América Central, como comentado acima, criou, ainda no Cretáceo, a primeira conexão física entre as regiões Neártica e Neotropical. Deslocando-se mais para leste, criando o Caribe e as Antilhas. A colisão entre essas placas provocou, na América do Sul, o erguimento dos Andes e, na América do Norte, das Montanhas Rochosas.

A Plataforma Sul-americana, por sua vez, é composta por duas unidades principais, a Plataforma Brasileira e a Plataforma Patagônica. Na Plataforma Brasileira, há alguns crátons principais, formações do Pré-Cambriano que podem estar expostos ou cobertos por uma camada delgada de sedimentos. Os crátons mais relevantes na América do Sul são: Amazônico (com dois blocos independentes, um ao norte e outro ao sul do rio Amazonas), São Luís (no Maranhão), São Francisco (quase todo concentrado no norte da Bahia), Luis Alves (no sul do Estado de São Paulo) e Rio da Prata (no Uruguai).

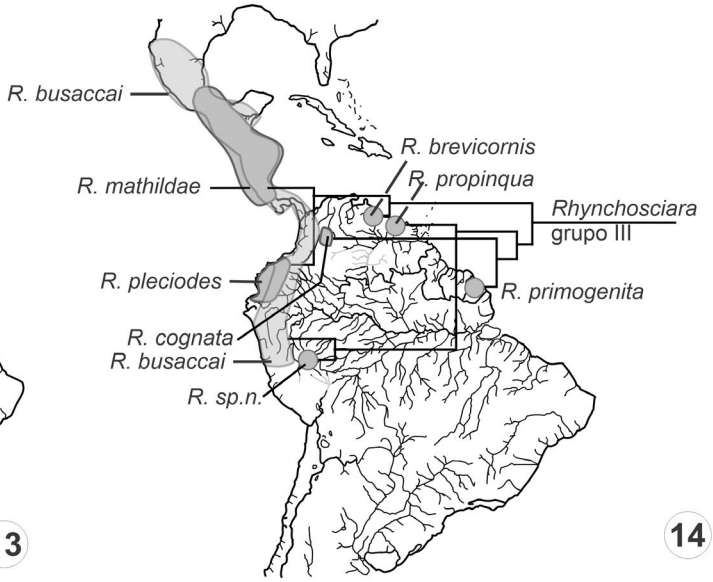
A topologia completa do continente da América do Sul é dada pelos crátons, cinturões orogenéticos e bacias sedimentares,

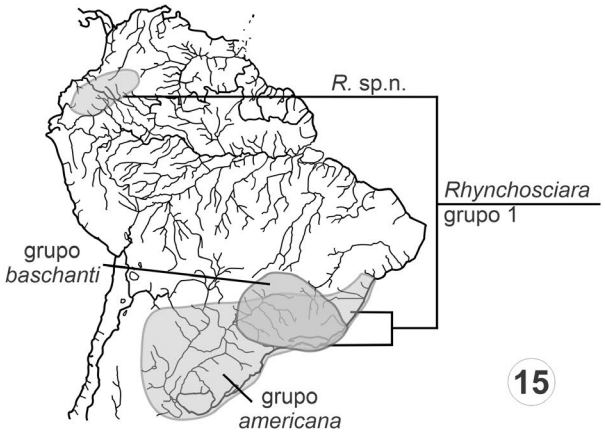
fazendo com que haja áreas mais ou menos elevadas em relação ao nível do mar. Algumas das áreas mais baixas na América do Sul, especialmente ao longo do rio Amazonas, têm sido inundadas por transgressões marinhas desde o Cambriano (Petri & Fúlfaro 1983). Ao menos uma transgressão, no Cretáceo, no entanto, não seguiu o eixo dos rios Amazonas-Solimões, mas estendeu-se ao longo do eixo Amazonas-Madeira-Mamoré (Fig. 4.27). Esse eixo atravessa o atual lago Titicaca, que ainda hoje tem água salobra a 3.800 m de altitude. Como comentado, o deslocamento da Plataforma Sul-americana para oeste resultou ao longo do Cretáceo-Cenozoico no erguimento dos Andes, que se formaram do sul para o norte. Isso bloqueou essa conexão entre o Pacífico e o Atlântico, possivelmente criando um segundo braço de mar ao longo do eixo Amazonas-Solimões-Caquetá, mais tarde também bloqueado pelo erguimento da parte mais ao norte dos Andes. Há evidências abundantes da presença de um lago salobro em áreas extensas de rios atuais na Amazônia pelo menos desde o Mioceno (Räsänen *et al.* 1995; Marroig & Cerqueira 1997; Carvalho *et al.* 2004). Transgressões também ocorreram ao longo do rio Parnaíba, estendendo-se mais ao sul pelo rio São Francisco, e do rio Orinoco. O erguimento da Serra do Mar gerou uma série de outros eventos mais localizados ao longo da costa leste da América do Sul e efeito semelhante ocorreu no norte da América do Sul, com o extremo norte do erguimento dos Andes.

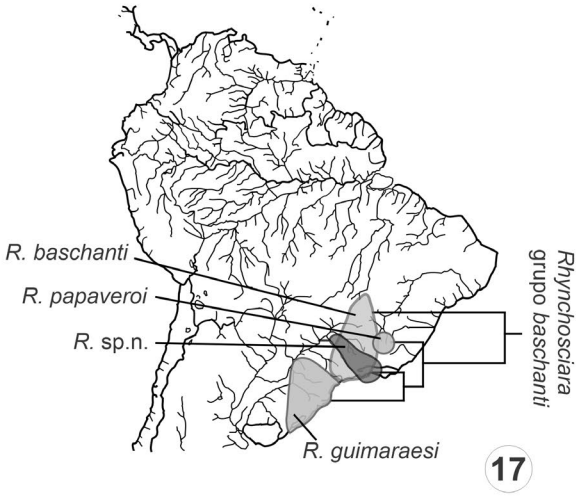
Essa sequência de eventos aponta para uma primeira divisão entre elementos do Caribe e elementos continentais da parte tropical da região Neotropical. No final do Cretáceo e ao longo do Terciário, forma-se o arco de ilhas que corresponde ao Caribe. A parte continental da região Neotropical sofreu uma primeira grande divisão em uma área a sudeste da América do Sul e outra a noroeste, ao longo do eixo Amazonas-Madeira-Mamoré. A parte noroeste da América do Sul passou por uma série de divisões

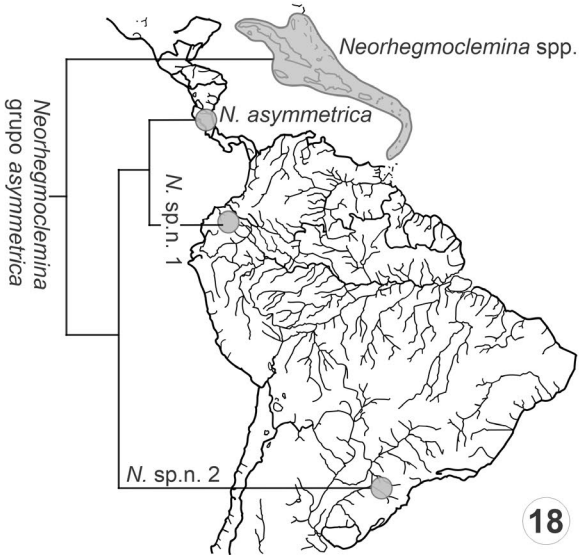


Figuras 4.9-12. Padrões biogeográficos individuais de diferentes clados neotropicais de Diptera. **9**, *Rhipidita* grupo 1 (Ditomyiidae); **10**, *Rhipidita* grupo 2; **11**, *Rhipidita* grupo 3; **12**, *Rhipidita* grupo 4. Fonte: modificado de Amorim (1987); Amorim & Pires (1996).

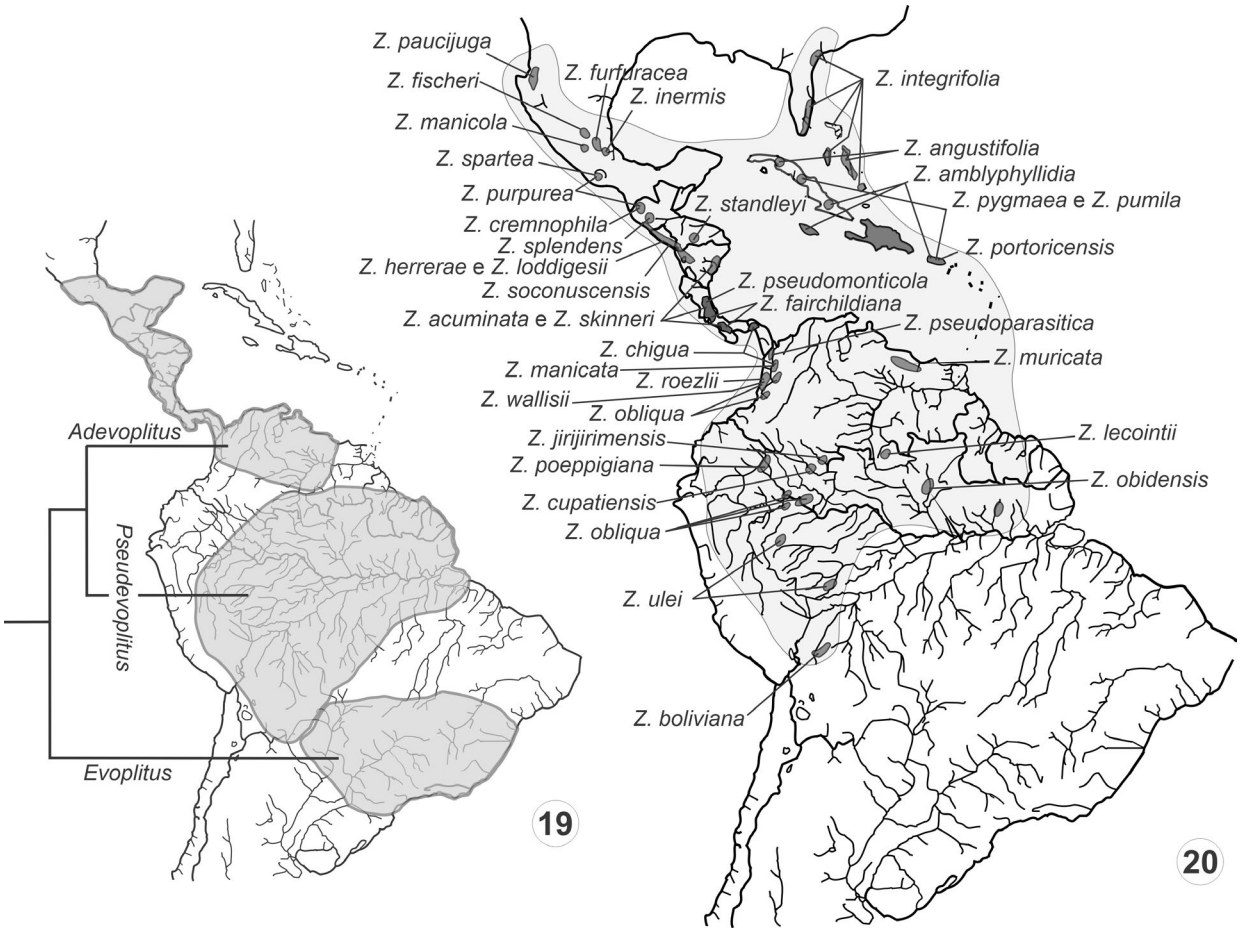




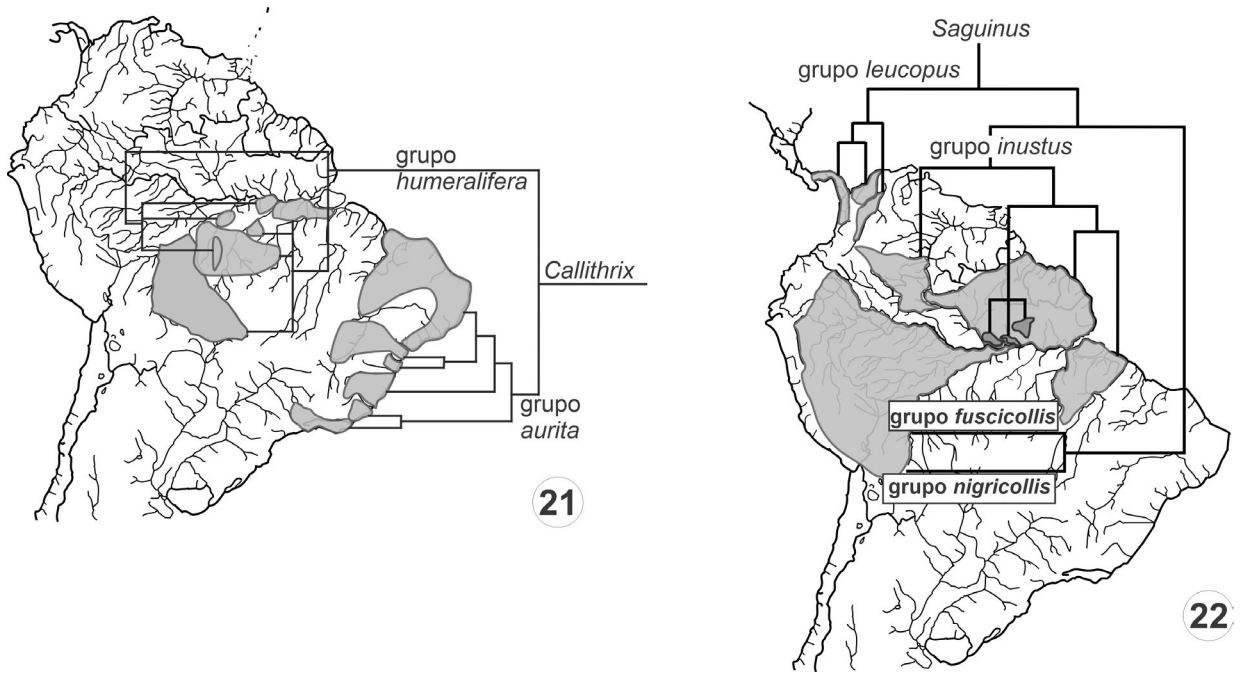




Figuras 4.13-18. Padrões biogeográficos individuais de clados neotropicais de Diptera. **13**, *Rhynchosciara* grupo II; **14**, *Rhynchosciara* grupo III; **15**, *Rhynchosciara* grupo I; 16, Grupo americana de *Rhynchosciara* grupo I; **17**, Grupo baschanti de *Rhynchosciara* grupo I; **18**, Grupo asymmetrica de *Neorhegmoclemina* (com uma espécie extinta em uma posição alta na filogenia do grupo, conhecida de fóssil em âmbar do Oligoceno da República Dominicana, dentro do clado do Caribe). Fonte: modificado de Amorim (1987); Amorim & Pires (1996).



Figuras 4.19-20. Padrões biogeográficos individuais de clados neotropicais de Heteroptera e de Cycadales. **19**, Grupo *Evoplitus* de gêneros de Pentatomidae (modificado de Grazia, 1997); **20**, Gênero *Zamia* (Zamiaceae) de Cycadales. Fonte: modificado de Jones (1993).



Figuras 4.21-22. Padrões biogeográficos individuais de clados neotropicais de primatas da família Callitrichidae. **21**, *Callithrix*; **22**, *Saguinus*. Fonte: modificado de Amorim & Pires (1996).

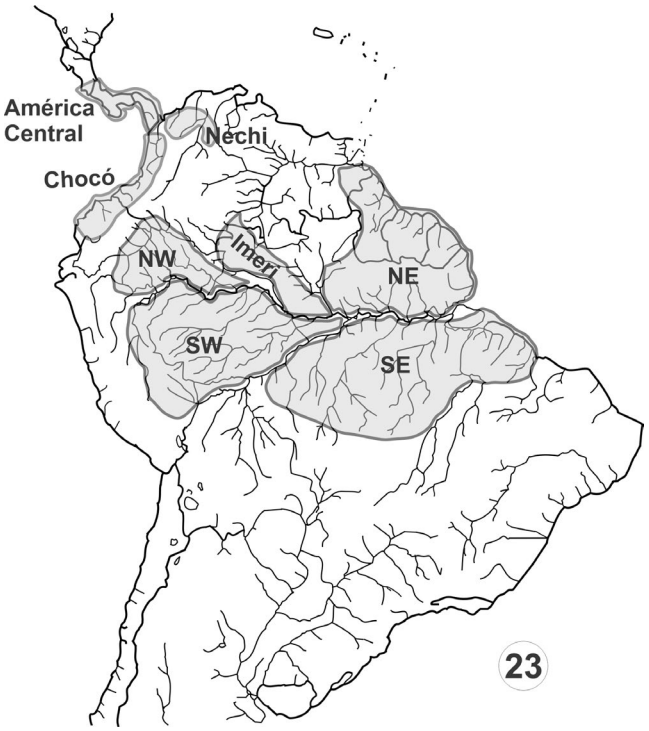


Figura 4.23. Padrão biogeográfico encontrado por Cracraft & Prum (1988) e Cracraft (1988) para Aves da Amazônia.

secundárias, incluindo a separação de elementos transandinos, que se estendem pela atual América Central e áreas tropicais do México. A parte sudeste da América do Sul sofreu uma divisão entre elementos do sudeste da Amazônia e da Floresta Atlântica, cada um dos quais com divisões secundárias, criando as áreas atuais de endemismo. Uma sequência de eventos individuais de trocas faunísticas entre subáreas, como a Amazônia e a Floresta Atlântica, faz com que não haja um padrão hierárquico (Costa 2003).

Os processos orogenéticos, gerando as cadeias de montanhas, de modo geral devem ser eventos únicos. Mas os eventos de elevação do nível do mar fazem com que, nas áreas costeiras mais baixas, haja avanço da costa em direção ao continente e, ao longo de rios maiores, cuja calha está em uma altitude relativamente baixa, haja transgressões marinhas. Assim, rios como o Amazonas, Parnaíba e Paraná devem ter tido uma ocupação por água do mar nos períodos de maior elevação dos oceanos em escala global. Além de uma grande transgressão no Cretáceo Médio, há evidências abundantes de quatro eventos importantes de transgressões marinhas na América do Sul ao longo do Cenozoico, no Eoceno, Mioceno Médio, Mioceno Tardio e Plio-Pleistoceno (Rossetti & Góes 2001).

Na Amazônia, houve outros eventos ao longo Cenozoico em que a elevação do nível do mar e mudanças na estrutura geológica da bacia resultaram diversas vezes em isolamento dos crátons (veja, por exemplo, Antonelli *et al.* 2009; Hoorn &

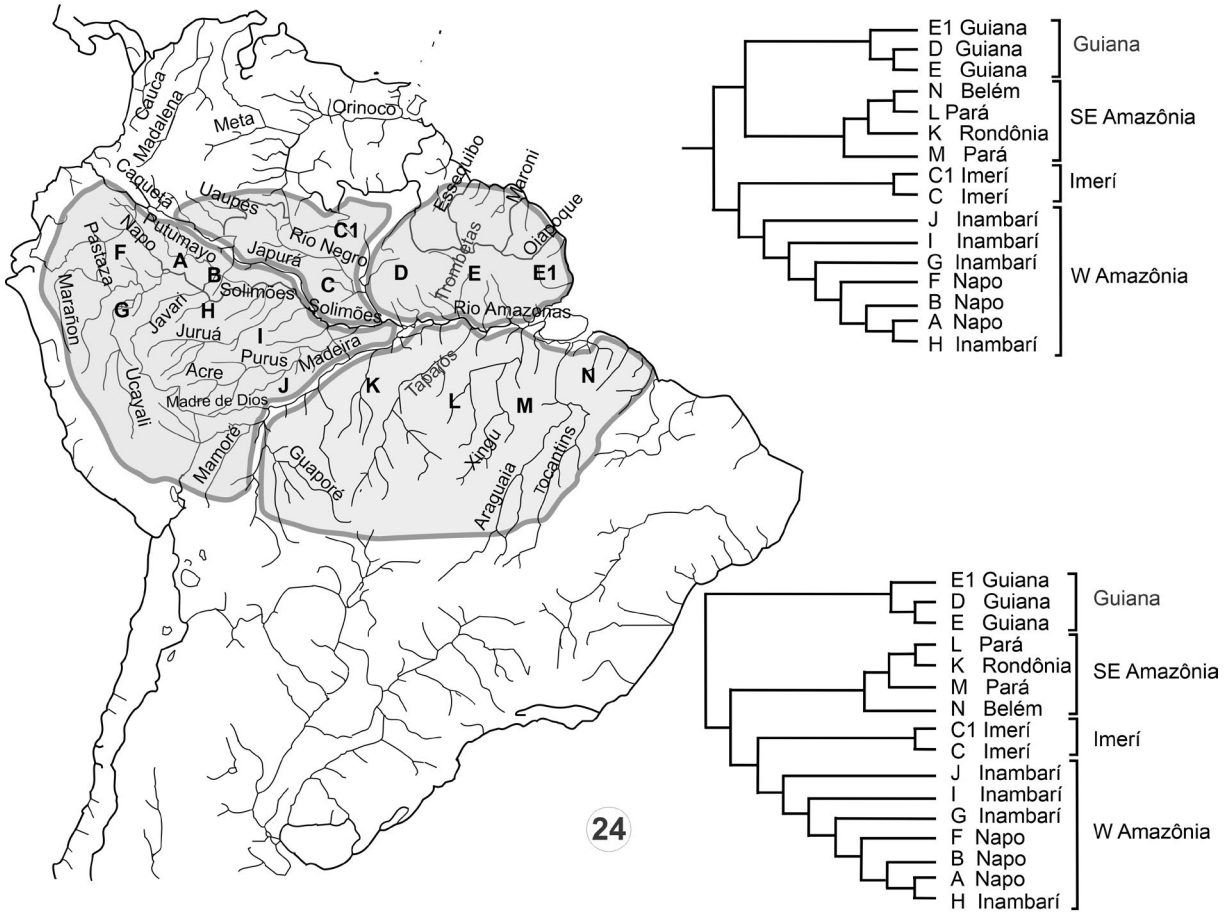


Figura 4.24. Padrão biogeográfico encontrado por Racheli & Racheli (1988) para Lepidoptera na Amazônia. As áreas de ocorrência de espécies ou subespécies (A-N) na análise aparecem reunidas de duas maneiras diferentes (modificado de Racheli & Racheli, 1988). Independentemente das diferenças entre os dois arranjos, quatro grandes áreas são formadas, fortemente congruentes com os padrões encontrados para grupos de insetos (Figuras 9-19), *Saguinus* e *Callithrix* (Figuras 21-22), Aves (Figura 23) e plantas (Figura 20).

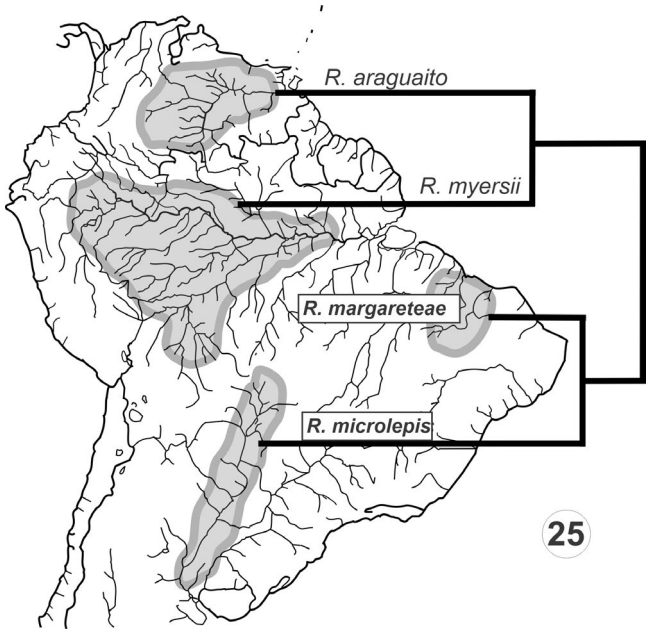


Figura 4.25. Padrão biogeográfico encontrado por Lucena (2003) para peixes do gênero *Roeboides* Guenther (Characidae) na América do Sul. O padrão é complementar àqueles de grupos terrestres.

Wesselingh 2010; Hoorn *et al.* 2010). O resultado, do ponto de vista biogeográfico, é que padrões semelhantes podem ter idades muito diferentes. Está relativamente bem demonstrado que alguns pares de espécies de primatas e de aves na Amazônia têm idade de cladogênese menor que 2 milhões de anos (e.g., Ribas *et al.* 2006, Boubli *et al.* 2015),

Na Fig. 4.28, é possível perceber a grande sobreposição existente entre as Figs 4.26 e 4.27, ou seja, entre os dados biogeográficos e geológicos, obtidos por meios completamente distintos. Os dois conjuntos de dados são cronológica e corologicamente congruentes entre si, isto é, concordam quanto à sequência de datas e quanto aos limites espaciais, incluindo detalhes muito particulares, como o deslocamento da abertura original do rio Amazonas de uma posição bem mais a leste para a posição atual, congruente com a relação entre elementos da fauna do nordeste do Estado do Pará com elementos do Amapá e das Guianas. Há indicações de que até mesmo eventos mais antigos deixam alguma marca na conformação das biotas atuais, como a relação entre a abertura do oceano Japético (Protoatlântico) ao norte da Flórida (Zunino & Zullini 2003) e a fauna tropical da América do Norte. Mas é possível que uma parte desses padrões que opõem um componente NW na região Neotropical e um componente SE tenha origem mais antiga, na transgressão do

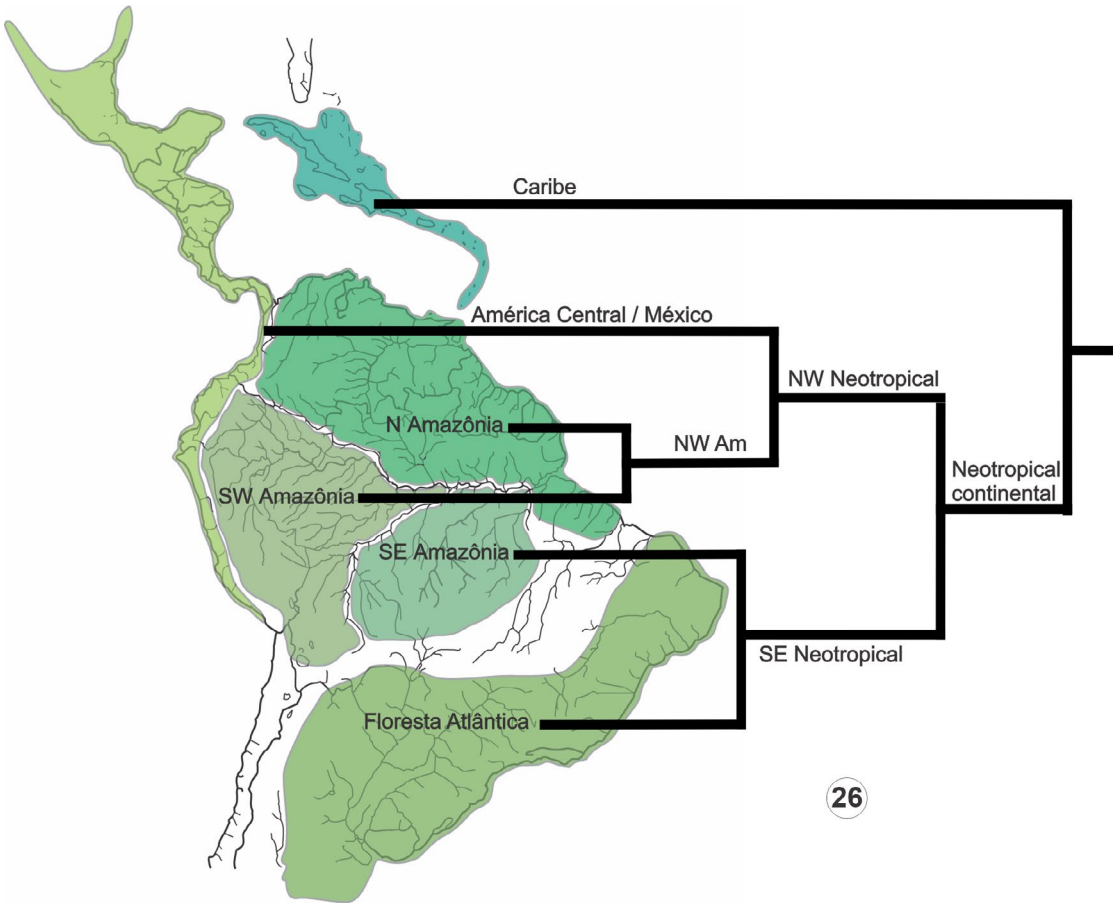


Figura 4.26. Principais componentes biogeográficos da região Neotropical, que sugerem eventos mais antigos de vicariância. O primeiro evento separa o arco do Caribe e Antilhas da parte continental da região Neotropical. Na parte continental, a quebra seguinte separa uma porção a noroeste do eixo Amazonas-Madeira-Mamoré (que se estende até o México) (NW Neotropical) de uma porção a sudeste desse eixo (SE Neotropical). No componente NW Neotropical, a quebra seguinte separa um elemento transandino que se estende pela América Central e porções tropicais do México de um elementos basicamente amazônico, que se divide em sudoeste amazônico (SW Am) e norte amazônico (N Am) ao longo dos rios Japurá-Caquetá. No componente SE Neotropical, a próxima divisão separa o sudeste da Amazônia (SE Am) da Floresta Atlântica Fonte: modificado de Amorim & Silva (2001).

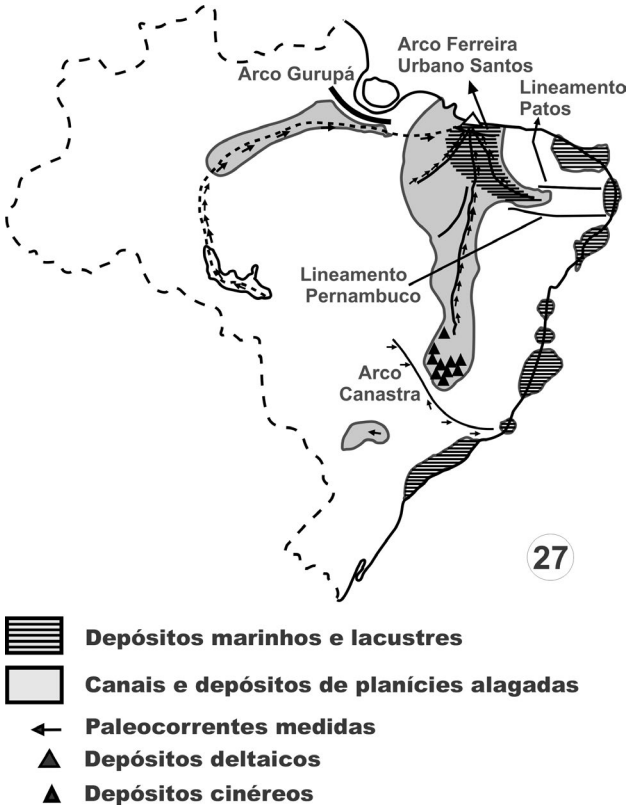


Figura 4.27. Principais transgressões marinhas no Cretáceo do Brasil com implicações biogeográficas (de Amorim & Pires 1996 e modificado de Petri & Fúlfaro 1983). Ocorreram outras transgressões mais recentes nas mesmas áreas ao longo do Cenozoico, com efeitos biogeográficos extremamente semelhantes, gerando uma falsa congruência entre padrões biogeográficos de alguns grupos e esse evento no Cretáceo.

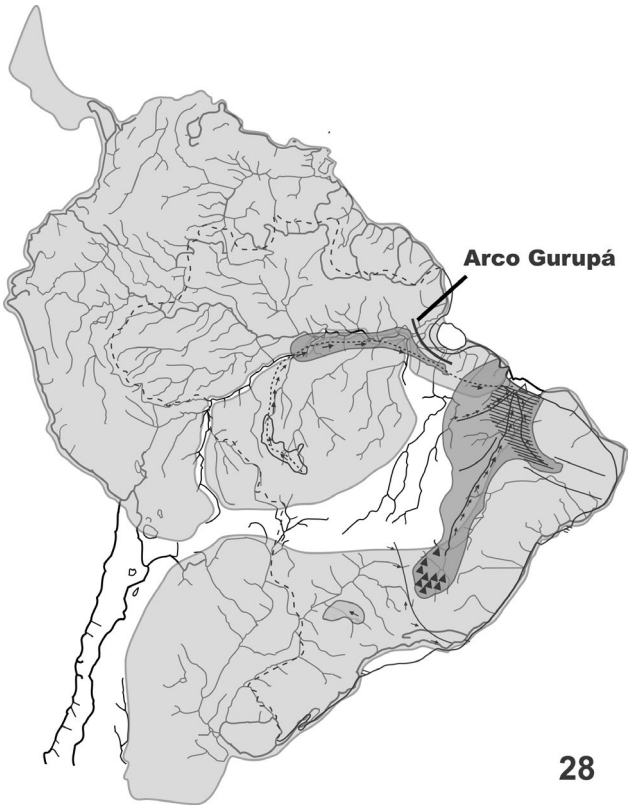


Figura 4.28. Sobreposição dos mapas biogeográfico e geológico da América do Sul, mostrando a congruência entre os limites dos grandes componentes biogeográficos e as transgressões marinhas do Cretáceo. É possível que as causas dos processos de vicariância observados nos estudos biogeográficos sejam eventos geológicos mais recentes ocorridos sobre as mesmas áreas. É notável a coincidência entre a abertura original do rio Amazonas, segundo os dados geológicos, bem mais para leste, e o que se observa nas relações faunísticas entre espécies no nordeste do Estado do Pará e espécies no Amapá e nas Guianas.

Cretáceo, e outra tenha origem mais recente, tornando-se difícil, neste momento, reconhecer uma ou outra como a causa do padrão encontrada em diversos grupos de plantas, vertebrados terrestres, insetos e outros grupos continentais.

Conclusões. A distribuição atual dos organismos foi alcançada em um processo contínuo de mudanças, que começou com a própria origem da vida na Terra, cerca de 3,8 bilhões de anos passados. Para os padrões atuais de distribuição de animais e plantas, os últimos 200 milhões de anos são particularmente importantes, ligados ao processo mais recente de tectônica de placas, que deu a conformação continental atual no planeta. Mesmo com a redução da reconstrução a cerca de 5% da história da vida, ainda assim as dificuldades de recuperar a história biogeográfica dos padrões atuais são especialmente grandes. O número limitado de filogenias confiáveis, a carência de material coletado em muitas áreas, limitações conceituais e as limitações de métodos precisos de reconstrução dificultam nossa capacidade de propor uma história biogeográfica para os grandes grupos de insetos (bem como de outros grupos de animais e plantas).

Na região Neotropical, alguns avanços puderam ser obtidos mais recentemente com estudos de filogenia de vários grupos de animais e plantas, com análises biogeográficas desses dados com métodos que consideram a vicariância, com o estudo cuidadoso de dados paleontológicos de alguns dos grupos, e com a comparação dessa informação com dados da evolução geológica dos continentes. A congruência observada entre os padrões de distribuição de alguns grupos de dípteros, hemípteros, lepidópteros, besouros, peixes, primatas, plantas e, em alguma extensão, aves, com eventos Cretáceo-Terciários da América do Sul favorece a ideia de que esses padrões foram formados ao longo de um extenso período, que se estende desde a formação da América do Sul como continente isolado, há cerca de 100 milhões de anos até eventos paleoclimáticos e orogenéticos relativamente recente (Plio-Pleistoceno). Isso difere fortemente dos modelos que propunham que as espécies e padrões de distribuição atual das espécies neotropicais tivessem se originado nos últimos 10.000 anos.

Uma questão diferente dessa, no entanto, é quais grupos da região Neotropical tiveram sua origem na Gondwana e quais grupos chegaram ao continente por dispersão posteriormente ao seu isolamento. Um grupo relativamente pequeno de dípteros (como Tipulomorpha, Bibionomorpha, Culicomorpha e Psychodomorpha) tem fósseis conhecidos do Triássico e do Jurássico inferior, corroborando de modo inequívoco a origem na Pangea ou na Gondwana dos clados aos quais pertencem. Há alguns grupos basais de Brachycera com fósseis no Jurássico Inferior que também se encaixam aqui (Amorim & Silva 2002). Muitos desses grupos atualmente estão bem representados em

ambientes tropicais e temperados da América do Sul e Central. As famílias dos grupos mais apicais de Diptera, como apontado por Grimaldi & Cumming (1999), têm uma associação muito incerta com a Gondwana, de maneira que eles podem ter chegado à região Neotropical através de conexões entre as Américas. Em cada uma das grandes ordens de insetos, padrões evolutivos semelhantes devem ser encontrados, com clados mais antigos se originando na Pangea e, portanto, com presença endógena na região Neotropical (em sua porção temperada e em sua porção tropical), e grupos mais recentes chegando à região Neotropical por expansão de sua distribuição original no final do Cretáceo ou ao longo do Terciário, depois do isolamento do continente. Futuros estudos biogeográficos deverão detalhar essa história ou essas histórias, que têm importância muito grande nas tomadas de decisões relacionadas à conservação de espécies e de ambientes (Ribas & Aleixo 2019).

Referências bibliográficas

Abrahamovich, A.H.; N.B. Díaz & J.J. Morrone 2004. Distributional patterns of the Neotropical and Andean species of the genus *Bombus* (Hymenoptera: Apidae). A**cta Zooogica Mexicana** 20: 99–117

Ab'Saber, A.N. 1959. Pavimentos dendríticos atuais e subatuais das caatingas brasileiras. **Notícia Geomorfológica** 4: 48-49.

Ab'Saber, A.N. 1962. Revisão dos conhecimentos sobre o horizonte subsuperficial de cascalhos inhumados do Brasil Oriental. **Boletim da Universidade do Paraná, Geografia Física** 2: 1-32.

Ab'Saber, A.N. 1967. Domínios morfoclimáticos e províncias fitogeográficas do Brasil. **Orientação** 3: 45-48.

Ab'Saber, A.N. 1971. A organização natural das paisagens inter e subtropicais brasileiras, pp. 1-14. *In*: **III Simpósio Sobre o Cerrado.** São Paulo, EDUSP e Editora Edgard Blücher, 239 pp.

Adams, C.C. 1902. Southeastern United States as a center of geographical distribution of flora and fauna. **Biological Bulletin** 3: 115-131.

Adams, C.C. 1905. The post-glacial dispersal of the North American biota. **Biological Bulletin** 9: 53-71.

Allen, J.A. 1892. The geographical distribution of North American Mammals. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 4: 199-243.

Amorim, D.S. 1989. A new species of Diamphidicus Cook (Diptera, Bibionomorpha, Scatopsidae) from Chile, with comments on the phylogenetic relationships of the genus. **Revista brasileira de Entomologia** 33(3/4): 477-482.

Amorim, D.S. 1991. Refuge model simulations: Testing the theory. **Revista brasileira de Entomologia** 35(4): 803-812.

Amorim, D.S. 1992. An empirical system of ranking biological classifications using biogeographic components. **Revista brasileira de Entomologia** 36(2): 281-292.

Amorim, D.S. 2001. Dos amazonias, pp. 245-255. *In*: J. Llorente-Bousquets & J.J. Morrone (eds). **Introducción a la biogeografia en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones.** México D.F. Facultad de Ciencias, UNAM, vi + 277 pp.

Amorim, D.S. & S.H.S. Tozoni 1995. Phylogenetic and biogeographic analysis of the Anisopodoidea (Diptera, Bibionomorpha), with an area cladogram of the intercontinental relationships. **Revista brasileira de Entomologia** 38(3/4): 517-543.

Amorim, D.S. & M.R.S. Pires 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation, pp. 183-219. *In*: C.E.M. Bicudo & N.A. Menezes (eds). **Biodiversity in Brazil: A First approach.** São Paulo, CNPq, vi + 326 pp.

Amorim, D.S. & V.C. Silva 2002. How far advanced was Diptera evolution in Pangaea. **Annales de la Societé Entomologique de France** 38: 177-200.

Amorim, D.S.; C.M.D. dos Santos & S.S. Oliveira 2006. Circumantarctic relationships in the Neotropical Diptera: old and new. **VI International Congress of Dipterology,** 23-28.setembro.2006, Fukuoka, Japão. Abstracts Vol., pp. 9-10.

Antonelli, A.; J.A.A. Nylande; C. Persson & I. Sanmartín 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 106(24): 9749-9754

Audley-Charles, M.G.; A.M. Hurley & A.G. Smith 1981. Continental movements in the Mesozoic and Cenozoic, pp. 9-23. *In*: T.C. Whitmore (ed.). **Wallace's Line and Plate Tectonics.** Oxford, Claredon, 91 pp.

Avilla, L.S.; C.R.A. Candeiro; P.A. Buckup & L.P. Bergqvist 2002. Gondwana biogeography: a phylogenetic approach. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 74(2): 365.

Bigarella, J.J. 1964. Variações climáticas no Quaternário e suas implicações no revestimento florístico do Paraná. **Boletim Paranaense de Geografia** 10/15: 211-231.

Bigarella, J.J. 1971. Variações climáticas no Quaternário superior do Brasil e sua datação radiométrica pelo método do carbono 14. **Paleoclimas** 1: 1-22.

Bigarella, J.J. & A.N. Ab'Saber 1961. Palaeogeographische un palaeoklimatische Aspekte des Kaenozoikums in Süd-brasilien. **Zeitschrift für Geomorphologie** 8(3): 286-312.

Brito, R.A. de; M.H. Manfrin & F.M. Sene 2002. Nested cladistic analysis of Brazilian populations of *Drosophila* serido. **Molecular Phylogeny and Evolution** 22(1): 131-143.

Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podominae and Aphroteniinae, and the Austral Heptagyiae. **Kungliga Svenska VetenskapsAkademiens Handlingar, Fjärde Serien** 11(1): 1-472, 30 pp.

Camargo, J.M. & S. Pedro 1996. Meliponini neotropicais (Apinae, Apidae, Hymenoptera): Biogeografia histórica. **Anais do Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto** 2: 107-121.

Campos, L.A. 1999. **Análise cladística de Ochlerini Rolston, 1981 e descrição de dois novos gêneros (Heteroptera: Pentatomidae).** Tese de Doutoramento, Universidade de São Paulo, São Paulo. 106 pp.

Carvalho, C.J.B. de; M. Bortolanza; M.C.C. Silva & E.D.G. Soares 2003. Distributional patterns of the Neotropical Muscidae (Diptera), pp. 263-274. *In*: J.J. Morrone & J. Llorente (eds). **Una perspectiva latinoamericana de la Biogeografía.** México D.F., Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, vi + 307 pp.

Carvalho, M.R.; J.G. Maisey & L. Grande 2004. Freshwater stringrays of the Green River Formation of Wyoming (Early Eocene), with the description of a new genus and species and an analysis of its phylogenetic relationships (Chondrichthyes: Myliobatiformes). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 284: 1-136.

Carvalho, M.R. de; F.A. Bockmann; D.S. Amorim; M. de Vivo; M. de Toledo-Piza; N.A. Menezes; R.M.C. Castro; A.C. Gill; J.D. McEachran; L.J.V. Compagno; R.C. Schelly; R. Britz; J.G. Lundberg; R.P. Vari & G. Nelson 2005. Taxonomic Impediment Revisited. **Science** 307(5708): 353.

Contrera-Medina, R. & I. Luna-Veja 2002. On the distribution of gymnosperm genera, their areas of endemism and cladistic biogeography. **Australian Systematic Botany** 15: 193-203.

Costa, L.P. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography** 30: 71-86.

Cracraft, J. 1973. Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and bigoegraphy of birds. **Journal of Zoology**, London 169: 455-545.

Cracraft, J. 1988. Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. **Systematic Zoology** 37: 221-226.

Cracraft, J. & R.O. Prum 1988. Patterns and processes of diversification: speciation and historical congruence in some neotropical birds. **Evolution** 42: 603-620.

Cranston, P.S. 2006. Biogeographic patterns in the evolution of Diptera, pp. 274-311. *In*: D. Yeates & B.M. Wiegmann (eds). **The evolutionary biology of flies.** New York, Columbia University Press, 430 pp.

Crisci, J.V. 2001. The voice of historical biogeography. **Journal of Biogeography** 28: 157-168.

Croizat, L. 1958. **Panbiogeography**, Vols 1, 2a, 2b. Caracas, Published by the author, 2755 pp.

Croizat, L. 1964. **Space, time, form: The biological synthesis.** Caracas, Published by the author, 881 pp.

Croizat, L.; G. Nelson & D.E. Rosen 1974. Centers of origin and related concepts. **Systematic Zoology** 23(2): 265-287.

Cunningham, C.W. & T.M. Collins 1994. Developing model systems for molecular biogeography: vicariance and interchange in marine invertebrates, pp. 405-433. *In*: B. Schierwater; B. Streit; G.P. Wagner & R. DeSalle (eds). **Molecular ecology and evolution: approaches and applications.** Switzerland, Birkhäuser Verlag, Basel, 622 pp.

Daniels, S.R.; M. Hamer & C. Rogers 2004. Molecular evidence suggests an ancient radiation for the fairy shrimp genus *Streptocephalus*. **Biological Journal of Linnean Society** 82: 313-327.

Darlington, P.J., Jr. 1957. **Zoogeography: the geographical distribution of animals.** New York, John Wiley & Sons, xi + 675 pp.

Ducousso M.; G. Bena; C. Bourgeois; B. Buyck; G. Eyssartier; M. Vincelette; R. Rabevohitra; L. Randrihasipara; B. Dreyfus & Y. Prin 2004. The last common ancestor of Sarcolaenaceae and Asian dipterocarp trees was

ectomycorrhizal before the India-Madagascar separation, about 88 million years ago. **Molecular Ecology** 13(1): 231-236.

Eskov, K. 1992. Archaeid spiders from Eocene Baltic amber (Chelicerata: Araneida: Archaeidae) with remarks on the so-called "Gondwanan" range of Recent taxa. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen** 185(3): 311-328.

Fernandes, J.A.M. 1998. **Análise cladística e revisão do gênero Antiteuchus Dallas, 1851 (Heteroptera, Pentatomidae, Discocephalinae).** Tese de Doutoramento, Universidade de São Paulo, São Paulo, 227 pp.

Gauld, I.D. & D.B. Wahl 2002. The Eucerotinae: a Gondwanan origin for a cosmopolitan grupo of Ichneumonidae? **Journal of Natural History** 36: 2229-2248.

Gill, T. 1885. The principles of zoogeography. **Proceedings of the Biological Society of Washington** 2:1-23.

Grazia, J. 1997. Cladistic analysis of the Evoplitus genus grupo of Pentatomini (Heteroptera: Pentatomidae). **Journal of Comparative Biology** 2(1): 43-48.

Grimaldi, D.A. 1991. Mycetobiine woodgnats (Diptera: Anisopodidae) from the Oligo-Miocene Amber of the Dominican Republic, and Old World affinities. **American Museum Novitates** 3014: 1-24.

Grimaldi, D.A. 2003. A revision of Cretaceous mantises and their relationships, including new taxa (Insecta: Dictyoptera: Mantodea). **American Museum Novitates** 3412:1-47.

Grimaldi, D.A. & J. Cumming 1999. Brachyceran Diptera in Cretaceous ambers and Mesozoic diversification of the Eremoneura. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 239: 124 pp.

Grimaldi, D.A. & D. Agosti 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 97(25): 13678-13683.

Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. **Science** 165: 131-137.

Haffer, J. 1970. Geologic-climatic history and zoogeographic significance of the Uraba region in northwestern Colombia. **Caldasia** 10(5): 603-636.

Haffer, J. 1981. Aspects of Neotropical bird speciation during the Cenozoic, pp. 371-394. *In*: G. Nelson & D.E. Rosen (eds). **Vicariance biogeography: a critique.** New York, Columbia University Press, 593 pp.

Haffer, J. 1982. General aspects of the refuge theory, pp. 6-24. *In*: G.T. Prance (ed.). **Biological diversification in the tropics.** New York, Columbia University Press, xvi + 714 pp.

Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: An overview. **Biodiversity and conservation** 6(3): 451-476.

Halffter, G. 1975. Éléments anciens de l'entomofaune Néotropicale: ses implication biogeographiques. **Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle** 88: 114-145.

Hedges, S.B.; P.H. Parker; C.G. Sibley & S. Kumar 1996. Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals. **Nature** 381: 226-229.

Hooghiemstra, H. & T. van der Hammen 2001. Desarollo del bosque húmedo Neotropical en el Neógeno y Cuaternario: la hipótesis de los refugios, pp. 129-136. *In*: J. Llorente-Bousquets & J.J. Morrone (eds). **Introducción a la biogeografia en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones.** Mexico, D.F., Facultad de Ciencias, UNAM, vi + 277 pp.

Hoorn, C. 1997. 24. Palynology of the Pleistocene Glacial/Interglacial Cycles of the amazon fan (holes 940A, 944A, and 946A), pp. 397-409. *In*: R.D. Flood; D.J.W. Piper; A. Klaus & L.C. Peterson (eds). **Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results**, Vol. 155. 695 pp.

Hoorn, C. F.P.; F. Wesselingh; M.A. Bermudez; A. Mora; J. Sevink; I. Sanmartín; A. Sanchez-Meseguer; C.L. Anderson; J.P. Figueiredo; C. Jaramillo; D. Riff; F.R. Negri; H. Hooghiemstra; J. Lundberg; T. Stadler; T. Särkinen & A. Antonelli 2010. **Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. Science** 330: 927–931.

Hoorn, C., & F. Wesselingh (eds). 2010. **Amazonia: Landscape and species evolution.** New York, Wiley-Blackwell, USA, 464 pp.

Howarth, M.K. 1981. Palaeogeography of the Mesozoic, pp. 197-220. *In:* L.R.M. Cocks (ed.). **The evolving Earth.** London, British Museum of Natural History, vii + 264 pp.

Hultén, E. 1937. **Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period.** Stockholm, Aktiebolaget Thule, 168 pp.

Humphries, C.J. 1981. Biogeographic methods and the southern beeches (Fagaceae: Nothofagus), pp. 177-207. *In*: V.A Funk & D.R. Brooks (eds). **Advances in Cladistics: Proceedings of the first meeting of the Willi Hennig Society.** New York Botanical Garden, New York, xii + 250 pp.

Jacob, U. 2001. Africa and its Ephemeroptera: Remarks from a biogeographical view, pp. 317-325. *In*: E. Gaino (ed.). **Research update on Ephemeroptera & Plecoptera.** Perugia, Università di Perugia, 487 pp.

Jeannel, R. 1942. **La genèse des faunes terrestres.** Éléments de biogéographie. Paris, Présses Universitaires de France, 550 pp.

Jones, D.L. 1993. **Cycads of the world.** Reed New Holland, Sydney, 312 pp.

Juñent, S.R. & G.E. Flores 2001. Historia biogeográfica de las áreas áridas de América del Sur Austral, pp. 257. *In*: J. Llorente-Bousquets & J.J. Morrone (eds). **Introducción a la biogeografia en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones.** México, D.F., Facultad de Ciencias, UNAM, vi + 277 pp.

Just, T. 1952. Fossil floras of the southern hemisphere and their phytogeographical significance. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 99(3): 189-203.

Kitchings, R.L.; D. Bickel; A.C. Creagh; K. Hurley & C. Symonds 2004. The biodiversity of Diptera in Old World rain forest surveys: a comparative faunistic analysis. **Journal of Biogeography** 31: 1185-1200.

Knutson, L. & J.-C. Vala 2000. An evolutionary scenario of Sciomyzidae and Phaemyiidae (Diptera). **Annales de la Societé entomologique de France** (n.s.) 38(1-2): 145-162.

Krishna, K. & D. Grimaldi 1991. A new fossil species from Dominican amber of the living Australian termite genus *Mastotermes* (Isoptera: Mastotermitidae). **American Museum Novitates** 3021: 1-10.

Lucena, C.A.S. 2003. Revisão taxonômica e relações filogenéticas das espécies de *Roeboides* grupo-*microlepis* (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). **Iheringia, Série Zoologia** 93(3): 283-308.

Lydekker, B.A. 1896. **A geographical history of mammals.** Cambridge, Cambridge University Press, xii + 400 pp.

Malabarba, L.R.; R.E. Reis; R.P. Vari; Z.M.S. Lucena & C.A.S. Lucena 1998. **Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes.** 1st Ed. Porto Alegre, EDIPUCRS, 603 pp.

Manfrin, M.H.; R.O.A.A. Brito & F.M. Sene 2001. Systematics and Evolution of *Drosophila buzzatii* cluster using mtDNA. **Annals of the Entomological Society of America** 94(3): 333-346.

Markl, R.G. 1978. Further evidence for the early Cretaceous breakup of Gondwanaland off southwestern Australia. **Marine Geology** 26: 41-48.

Marroig, G. & R. Cerqueira 1997. Plio-Pleistocene South American history and the Amazon Lagoon hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. **Journal of Comparative Biology** 2(2): 103-119.

Mey, W. 1998. The distribution of *Apsilochorema* Ulmer, 1907: biogeographic evidence for the Mesozoic accretion of a Gondwana microcontinent to Laurasia, pp. 91-98. In: R. Hall & J.D. Holloway (eds). **Biogeography and Geological evolution of SE Asia.** ii + 417 pp.

Morrone, J.J. 1993. Cladistic and biogeography analyses of the weevil genus Listroderes Schoenherr (Coleoptera: Curculionidae). **Cladistics** 9: 397-411.

Morrone J.J. 1996. The biogeographical Andean subregion: a proposal exemplified by arthropod taxa (Arachnida, Crustacea, and Hexapoda). **Neotropica** 42: 103–14.

Morrone, J.J. 2000. A new regional biogeography of the Amazonian subregion, mainly based on animal taxa. **Anales del Instituto de Biología de la UNAM, Série Zoologia** 71(2): 99-123.

Morrone, J.J. 2004a. La zona de transición sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. **Acta Entomologica Chilena** 28(1): 41-50.

Morrone, J.J. 2004b. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. **Revista Brasileira de Entomologia** 48: 149-162.

Morrone, J.J. & J.V. Crisci 1995. Historical biogeography: introduction to methods. **Annual Review of Ecology and Systematics** 26:373-401.

Morrone, J.J.; S.R. Juñent & J.V. Crisci 1994. South American Beetles. **National Geographic Research and Exploration** 10(1): 104-115.

Munroe, D.D. 1974. The systematics, phylogeny, and zoogeography of Symmerus Walker and Australosymmerus Freeman (Diptera: Mycetophilidae: Ditomyiinae). **Memoirs of the Entomological Society of Canada** 92: 1-183.

Nelson, G. 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions, with a historical note on Adanson's "Familles des Plantes" (1763-1764). **Systematic Zoology** 28(1): 1-21.

Nelson, G. & P.Y. Ladiges 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. **American Museum Novitates** 3167: 1-58.

Nelson, G. & P.Y. Ladiges 2001. Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited. **Australian Journal of Botany** 49: 389-409.

Nelson, G. & P.Y. Ladiges 2003. Geographic paralogy, pp. 173-178. In: J.J. Morrone & J. Llorente-Bousquets (eds). **Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía.** Mexico, D.F., Facultad de Ciencias, UNAM, vi + 307 pp.

Nihei, S.S. & C.J.B. de Carvalho 2005. Distributional patterns of the Neotropical fly genus Polietina Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): a phylogeny-supported analysis using panbiogeographic tools. **Papéis Avulsos de Zoologia** 45(25): 313-326.

Nores, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. **Journal of Biogeography** 26(3): 475-485.

Petri, S. & V.J. Fúlfaro 1983. **Geologia do Brasil (Fanerozoico).** T.A. Queiroz (ed.). EDUSP, São Paulo. 600 pp.

Pinto-da-Rocha, R.; M.B. Silva & C. Bragagnolo 2005. Faunistic similarity and biogeography of the harvestmen of southern and southeastern Atlantic rain forest of Brazil. **Journal of Arachnology** 33(2): 290-299.

Platnick, N. & G. Nelson 1978. A method of analysis for historical biogeography. **Systematic Zoology** 27(1): 1-16.

Posadas, P. & J.J. Morrone 2001. Biogeografía cladística de la subregión Subantártica: un análisis basado en taxones de la familia Curculionidae (Insecta: Coleoptera), pp. 267-271. *In*: J. Llorente-Bousquets & J.J. Morrone (eds). **Introducción a la biogeografia en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Facultad de Ciências.** Mexico, D.F., UNAM, vi + 277 pp.

Prance, G.T. 1982. **Biological diversification in the tropics.** New York, Columbia University Press, xvi + 714 pp.

Prichard, J.C. 1826. **Researches into the physical history of the mankind.** 2nd ed. London, J. and A. Arch, xxxii + 623 pp.

Racheli, L. & T. Racheli 2004. Patterns of Amazonian area relationships base on raw distributions of papilionid butterflies (Lepidoptera: Papilionidae). **Biological Journal of the Linnean Society** 82: 345-357.

Rapoport, E.H. 1968. Algunos problemas biogeográficos del Nuevo Mundo com especial referencia a la Region Neotropical, pp. 55-110. *In*: C. Delamare Deboutteville & E.H. Rapoport (eds), **Biologie de l'Amerique Australe**, 4. Paris, CNRS and CNICT, 399 pp.

Räsänen, M.E.; A.M. Linna; J.C.R. Santos & F.R. Negri 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. **Science** 269: 386-390.

Renner, S.S.; G. Clausing & K. Meyer 2001. Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of Tertiary migration and long-distance dispersal. **American Journal of Botany** 88(7): 1290-1300.

Ribas, C.C. & A. Aleixo 2019. Diversity and evolution of Amazonian birds: implications for conservation and biogeography. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 91 supl. 3, e20190218: 1–9.

Ribas, C.C.; L. Joseph & C.Y. Miyaki 2006. Molecular Systematics and Patterns of Diversification in *Pyrrhura* (Psittacidae), with Special Reference to the Picta-Leucotis Complex. **The Auk** 123: 660-680.

Ribas, C.C.; A. Aleixo; A.C.R. Nogueira; C.Y. Miyaki & J. Cracraft 2012. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 279(1729), 681-689.

Rosen, D.E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. **Systematic Zoology** 27(1): 159-188.

Rosen, D.E. 1985. Geological hierarchies and biogeographic congruence. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 72: 636-659.

Rossetti, D.F. & A.M. Góes 2001. Imaging Upper Tertiary to Quaternary deposits from northern Brazil applying ground penetrating radar. **Revista Brasileira de Geociências** 31(2): 195-202.

Ruiz, A.; A.M. Cansian; G.C.E.S. Kuhn; M.A.R. Alves & F.M. Sene 2000. The *Drosophila* serido speciation puzzle: putting new pieces together. **Genética** 108: 217-227.

Sanmartín I. & F. Ronquist 2004. Southern Hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. **Systematic Biology** 53(2): 216-243.

Santos, C.M.D. & D.S. Amorim 2007. On the need for phylogenies in biogeography. **Papéis Avulsos de Zoologia** 47(4): 63-73.

Sclater, P.L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the Class Aves. **Journal of the Proceedings of the Linnean Society, Zoology** 2: 130-145.

Scott, B. 1997. Biogeography of the Helicoidea (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata): land snails with a Pangean distribution. **Journal of Biogeography** 24: 399-407.

Silveira, F.G. 2003. **Revisão sistemática e análise cladística do gênero Arniticus Pascoe, 1881 (Coleoptera, Curculionidae).** Tese de Doutoramento, Universidade de São Paulo, São Paulo. 338 pp.

Sinclair, B.J.; J.M. Cumming; S.E. Brooks; A.R. Plant & T. Saigusa 2016. *Gondwanamyia*, a new empidoid (Diptera) genus of uncertain placement. **ZooKeys** 621: 137–147.

Souza, C.R.G.; K. Suguio; A.M.S. Oliveira & P.E. Oliveira 2005. **Quaternário do Brasil.** Ribeirão Preto, Holos, Editora. 378 pp.

Stresemann, E. 1919. Über die europäischen Baumlaufer. **Verhandlungen der Ornithologischen Gesellschaft Bayern** 14: 39-74.

Stresemann, E. 1920. Die Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas. **Jaarbericht vand de Club van Nederlandsche Vogelkundigen** 10(3): 71-94.

Thorne, B.L.; D.A. Grimaldi & K. Krishna 2000. Early fossil history of the termites, pp. 77-93. *In*: Abe, T.; D.E. Bignell & M. Higashi (eds). **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology.** Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 466 pp.

Vanzolini, P.E. 1970. **Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies.** Inst. Geografia, USP, Séries Teses e Monografias, no. 3, pp. 1-56.

Vanzolini, P.E. 1973. Distribution and differentiation of animals along the coast and in continental islands of the state of Sao Paulo, Brasil. 1. Introduction to the area and problem. **Papéis Avulsos de Zoologia** 26(24): 281-294.

Vanzolini, P.E. & E.E. Williams 1970. South American anoles: The geographic differentiation and evolution of the *Anolis* chrysolepis species group (Sauria, Iguanidae). **Arquivos de Zoologia** 19: 1-298.

Vanzolini, P.E. & E.E. Williams 1981. The vanishing refuges: a mechanism for ecogeographic speciation. **Papéis Avulsos de Zoologia** 34(23): 251-255.

Vences, M.; J. Freyhof; R. Sonnenberg; J. Kosuch & M. Veith 2001. Reconciling fossils and molecules: Cenozoic divergence of cichlid fishes and the biogeography of Madagascar. **Journal of Biogeography** 28: 1091-1099.

Vilhelmsen, L. 2004. The old wasp and the tree: fossils, phylogeny and biogeography in the Orussidae (Insecta, Hymenoptera). **Biological Journal of the Linnean Society** 82: 139-160.

Wallace, A.R. 1876. **The geographical distribution of animals.** 2 vols. London, McMillan, 503 pp.

Wanntorp, L. & H.E. Wanntorp 2003. The biogeography of *Gunnera* L.: vicariance and dispersal. **Journal of Biogeography** 30: 979-987.

Zanella, F.C.V. 2002. Systematics and biogeography of the bee genus *Caenonomada* Ashmead, 1899 (Hymenoptera: Apidae: Tapinotaspidini). **Studies of the Neotropical Fauna and Environment** 37(3): 249-261.

Zink, R.M. & J.B. Slowinski 1995. Evidence from molecular systematics for decreased avian diversification in the Pleistocene Epoch. **Sciences** 92: 5832–5835.

Zunino, M. & A. Zullini 2003. **Biogeografía. La dimensión especial de la evolución.** México, Fondo de Cultura Económica, 359 pp.Dem

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 5
A IMPORTÂNCIA DOS INSETOS

Formicidae: *Atta sexdens,* formiga cortadeira

Curculionidae: *Anthonomus grandis* (bicudo)

Trichogrammatidae: *Trichogramma galloi,* parasitoide

Reginaldo Constantino UnB, Departamento de Zoologia, Brasília, DF. https://orcid.org/0000-0003-2060-6723

A importância dos insetos pode ser demonstrada com uma simples pergunta: O que aconteceria se todos os insetos fossem erradicados do planeta? Embora não seja possível prever todas as consequências diretas e indiretas, podemos ter certeza de algumas: 1) extinção de plantas polinizadas por insetos (a maior parte das angiospermas); 2) extinção dos animais insetívoros, incluindo boa parte das aves, peixes, répteis, anfíbios e mamíferos; 3) acúmulo de material animal e vegetal morto, incluindo serapilheira, fezes, e cadáveres, devido à ausência dos insetos necrófagos, xilófagos, e detritívoros em geral; 4) colapso dos solos, que dependem da ação contínua de pequenos animais, a maioria deles insetos, para a manutenção da sua fertilidade e das suas propriedades físicas; 5) superpopulação de animais que são controlados direta ou indiretamente pela ação de insetos; 6) grande redução da produção agrícola; 7) fim da produção de mel, seda, carmim e vários outros produtos derivados de insetos. As pessoas não teriam mais que lidar com mordidas de mosquitos e picadas de vespas, e as plantações não seriam mais danificadas por insetos, porém o resultado global seria catastrófico, com queda dramática na produção de alimentos, extinções em massa e outros problemas ambientais imprevisíveis.

Diversidade e abundância. A ciência catalogou até hoje cerca de um milhão de espécies de insetos, o que corresponde a cerca de 70% de todas as espécies de animais e 52% de todas as espécies vivas do planeta (incluindo animais, plantas, bactérias, fungos etc.) (Chapman 2009). Proporções semelhantes são observadas na biodiversidade brasileira. Porém o número de espécies ainda não catalogadas é muito maior. As estimativas mais conservadoras apontam para um total de 5 milhões de espécies atuais de insetos, o que significa que ainda existem pelo menos mais 4 milhões de espécies não catalogadas e sem nome (Mora *et al.* 2011). Significa também que no período de 265 anos desde Linnaeus (1758) conseguimos catalogar apenas 20% dos insetos do planeta.

Os insetos são mais dominantes em ecossistemas terrestres e de água doce tropicais, subtropicais, e temperados, ocorrendo em menor proporção em regiões frias e de grande altitude. Existem poucos insetos marinhos, a maioria limitada a ambientes costeiros. Apenas alguns Hemiptera (Gerridae) e Psocodea (piolhos de aves e mamíferos marinhos) são encontrados em ambientes pelágicos (Cheng 2009).

Dados confiáveis de abundância e biomassa são escassos na literatura. Alguns trabalhos indicam grande proporção de insetos na biomassa animal de alguns ecossistemas. Por exemplo, Fittkau & Klinge (1973) estimaram que a biomassa de insetos corresponde a cerca de 45% da biomassa animal total em florestas da região de Manaus. Porém os dados globais apontam para uma biomassa relativamente pequena, menos de 10% da biomassa animal e apenas 0,04% da biomassa total do planeta (Bar-On *et al.* 2018). A maior parte da biomassa corresponde a plantas e microrganismos, com pequena proporção de animais.

Entretanto, a proporção da biomassa em si não é o melhor indicador da importância de um determinado grupo de organismos. Mais importante é sua contribuição para a dinâmica do ecossistema através da produção secundária e da modulação de processos como decomposição e reciclagem de nutrientes minerais (Yang & Gratton 2014). Da mesma maneira que o plâncton nos ambientes aquáticos, a biomassa dos insetos é relativamente pequena, mas são organismos pequenos de ciclo de vida curto, com rápido *turnover*.

Serviços ecossistêmicos. *Polinização.* Cerca de 75% das plantas agrícolas e 94% das angiospermas silvestres dependem de insetos para polinização. O valor da produção agrícola dependente da ação de insetos polinizadores, tanto natural como manejada, foi estimado em US$215 milhões em 2005 (Vanbergen & The Insect Pollinators Initiative 2013). Abelhas são manejadas em várias

Como citar: Constantino, R. 2024. Cap. 5, A importância dos insetos, pp. 109-113. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c05

partes do mundo para polinizar maçãs, amêndoas, abóboras, alfafa e dezenas de outras plantas agrícolas, um serviço com valor de vários bilhões de dólares anuais (Olmstead & Wooten 1987). O caso da produção de alfafa nos EUA é um bom exemplo. É uma leguminosa amplamente utilizada como forrageira em muitos países e tem grande importância nos EUA. Várias espécies de abelhas, incluindo *Apis mellifera* Linnaeus e algumas abelhas solitárias, têm sido manejadas para polinizar a alfafa, com grande aumento da produtividade a um custo muito baixo (Olmstead & Wooten 1987). É importante destacar que o valor da polinização feita por insetos é muito maior que todos os prejuízos causados por insetos pragas.

Decomposição, reciclagem de nutrientes minerais e fertilidade dos solos. Grande número de espécies de insetos de muitas ordens diferentes utiliza plantas e animais mortos como alimento. São em geral denominados saprófagos (do grego *sapros*, podre), incluindo alguns grupos especializados como os necrófagos (cadáveres de animais), coprófagos (fezes), xilófagos (madeira morta), geófagos (solo), humívoros (húmus) e detritívoros. A decomposição desse material pode ocorrer apenas pela ação de fungos e bactérias, mas na ausência dos insetos o processo é muito mais lento, resultando no acúmulo de matéria orgânica morta, que por sua vez retêm nutrientes minerais que não são reciclados e disponibilizados para as plantas. Os insetos trituram, fragmentam e movimentam o material, e a passagem pelo seu canal alimentar quebra as moléculas pela ação de suas próprias enzimas e de simbiontes. A movimentação causada pelos insetos também facilita o trabalho dos microrganismos do solo. Assim, embora a biomassa desses insetos seja relativamente pequena em comparação com plantas e microrganismos, sua atividade tem um importante efeito de modulação no ecossistema (Yang & Gratton 2014). Essa atividade tem um efeito positivo sobre a fertilidade dos solos, tanto em ecossistemas naturais como em agroecossistemas (Lavelle 1997). Sem a ação dos insetos, os solos tendem a ficar compactados e empobrecidos.

Controle biológico de pragas e ervas daninhas. Muitas espécies de insetos são pragas, mas os principais inimigos naturais de muitas pragas são outros insetos. O maior sucesso em controle biológico de insetos-praga tem sido obtido com parasitoides, especialmente das ordens Hymenoptera e Diptera (várias famílias). A grande vantagem dos parasitoides é sua especificidade, em contraste com predadores e patógenos, que em muitos casos atacam também espécies não-alvo, com impacto negativo. Apesar da predominância de parasitoides, existem casos bem-sucedidos de controle biológico usando predadores, como a introdução da joaninha australiana *Rodolia cardinalis* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae) na Califórnia em 1888 para controlar a cochonilha *Icerya purchasi* Maskell, importante praga de citros (Caltagirone & Doutt 1989). Insetos fitófagos têm sido usados com sucesso no controle biológico de plantas daninhas e invasoras em várias partes do mundo. Alguns exemplos: a cochonilha *Dactylopius ceylonicus* (Green) (Hemiptera) foi introduzida na Índia no início do século 19 para controlar o cacto *Opuntia vulgaris* (Mill.); várias espécies de insetos nativos do México foram introduzidos no Havaí no início do século 20 para controlar *Lantana camara* Linnaeus, uma planta ornamental que se tornou invasora; o besouro *Cyrtobagous salviniae* Calder & Sanders (Coleoptera: Curculionidae) foi introduzido em vários países da África, Ásia e Oceania para controlar *Salvinia molesta* (Salvinaceae), uma planta aquática flutuante invasora, nativa do Sudeste do Brasil (Goeden & Andres 1999).

Dispersão de sementes por formigas (mirmecocoria). Cerca de 11 mil espécies de plantas produzem sementes adaptadas para dispersão por formigas. Essas sementes possuem uma estrutura chamada elaiosomo, que atrai algumas formigas, as quais transportam as sementes para seus ninhos. Elas removem e consomem o elaiosomo sem danificar a semente, que é descartada perto do ninho. A mirmecocoria ocorre principalmente em regiões áridas com solos pobres, com o maior número de registros na Austrália e na África do Sul (Warren & Giladi 2014).

Produtos. *Mel e outros produtos apícolas.* O mel de abelhas tem sido utilizado como alimento pelo homem há cerca de 2 milhões de anos de forma extrativista e há alguns milhares de anos através de apicultura, desde o Egito antigo (Crane 1999). Atualmente é utilizado em todas as regiões do mundo, com status de commodity com intenso comércio internacional, movimentando cerca de US$6 bilhões anuais (fonte: http://www.fao.org). A produção brasileira equivale a cerca de US$150 milhões anuais. Na culinária tradicional do Velho Mundo, bolos e doces eram feitos com mel porque não existia açúcar de cana, que passou a ser mais utilizado apenas no século 17. O mel era também amplamente utilizado na produção de um fermentado alcoólico, o hidromel. A apicultura produz também cera, pólen, própolis e geleia real.

Seda. A mariposa *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae), conhecida popularmente como bicho-da-seda, foi domesticada na China há mais de 4 mil anos com a finalidade de aproveitamento da seda do seu casulo para a fabricação de fios e tecidos. A atividade de criação comercial do bicho-da-seda é chamada de sericicultura. A seda tornou-se uma *commodity* valorizada no mercado internacional desde a antiguidade, dando origem à famosa "rota da seda" que ligava a China à Europa. A China manteve o monopólio da produção de seda durante muito tempo, mas aos poucos a sericicultura se expandiu para países próximos, como o Japão, Índia e Coreia, chegando à Europa no ano 552, durante o Império Romano (Cherry 1987). Mais recentemente a seda perdeu importância com o desenvolvimento de fibras sintéticas, mas continua sendo uma commodity valorizada, especialmente no mercado de luxo, com produção mundial variando entre 100-200 mil toneladas anuais (http://www.fao.org), com valor próximo de US$4 bilhões. No entanto, esse valor corresponde apenas à seda bruta e não aos produtos acabados, que têm valor agregado muito maior. Atualmente o Brasil é o sexto produtor mundial de seda, com produção concentrada nos estados de São Paulo e Paraná.

Carmim-de-cochonilha. A cochonilha *Dactylopius coccus* Costa (Hemiptera) é um inseto nativo das Américas que vive sobre cactos. As fêmeas produzem uma substância de cor vermelha, o ácido carmínico, com função defensiva. Esse pigmento era utilizado pelos maias, aztecas e povos andinos para tingir tecidos, vários séculos antes da chegada dos europeus (Baranyovits 1978). Os espanhóis exploraram comercialmente a produção de carmim entre os séculos 16 e 19, quando foi muito utilizado para tingir tecidos na Europa. Esse mercado desapareceu com o desenvolvimento de corantes sintéticos, mas o carmim continua sendo usado como corante nas indústrias alimentícia e farmacêutica,

e também para anatomia fina e microscopia. O maior produtor mundial é o Peru.

Goma laca. Cerca de 100 espécies de cochonilhas da família Kerridae (Hemiptera: Coccoidea), especialmente *Kerria laca* (Kerr) produzem uma secreção conhecida como "laca", que é coletada, refinada e separada em vários componentes comerciais, incluindo cera, resina e corante (Raman 2014). A goma laca propriamente (em inglês *shellac*) corresponde à resina usada como verniz. A laca é produzida por vários países do sudeste asiático, incluindo Índia, Tailândia, Indonésia, China e Sri Lanka. Foi o verniz dominante no mercado internacional até o início do século 20, quando passou a ser substituída por vernizes sintéticos. Porém ainda é amplamente utilizada nas indústrias de tintas, farmacêutica, cosmética, alimentícia, entre outras. A produção mundial gira em torno de 40 mil toneladas e emprega milhões de pessoas na Ásia.

Substâncias bioativas para uso medicinal. Insetos são usados na medicina tradicional há milhares de anos. Com uma diversidade tão grande, eles produzem muitas substâncias bioativas diferentes com potencial de aplicação médica. Porém insetos têm sido negligenciados pela medicina moderna e praticamente não existem medicamentos convencionais derivados de insetos. As substâncias com potencial de aplicação medicinal incluem peçonhas de abelhas, vespas e formigas, secreções defensivas como a cantaridina, peptídeos antimicrobianos, mel e própolis (Ratcliffe *et al.* 2011). Dados publicados indicam potencial de aplicação como analgésicos, anti-inflamatórios, antibióticos e no tratamento de câncer.

Insetos como alimento humano e animal. Segundo um estudo patrocinado pela FAO (Van Huis *et al.* 2013), cerca de 1900 espécies de insetos pertencentes a mais de 10 ordens têm sido utilizadas como alimento no mundo. As vantagens dos insetos como fonte de proteína são as seguintes: facilidade de manter criações em espaços pequenos e com baixo custo, alta taxa de conversão alimentar, possibilidade de alimentação com resíduos e baixo impacto ambiental. Insetos fazem parte da dieta tradicional de vários países, especialmente na África e na Ásia e são também utilizados por povos indígenas de várias regiões. Porém têm pouca aceitação na cultura ocidental. O valor nutricional dos insetos é variável, e a alta proporção de proteína bruta indicada em muitos estudos pode ser enganosa, porque boa parte dessa proteína encontra-se imobilizada no exoesqueleto e não pode ser aproveitada (Redford & Dorea 1984). A presença do exoesqueleto rígido indigerível e de secreções defensivas de sabor desagradável e tóxico inviabiliza a utilização de muitas espécies. Na maioria dos casos são utilizadas apenas as formas imaturas, que tem corpo mole. Formas aladas de formigas e cupins são também bastante utilizadas e apresentam alto valor nutricional (Redford & Dorea 1984). Criações comerciais já existem no Brasil há vários anos, tanto para alimentação humana como animal, porém ainda em pequena escala.

Criação comercial de borboletas. Fazendas de criação de borboletas existem em vários países, incluindo EUA, Costa Rica, Equador e Papua Nova Guiné. As borboletas produzidas são comercializadas mortas para colecionadores e para confecção de artesanato, e vivas para eventos como casamentos, para exposição e borboletários (New 1994). Essas fazendas também costumam receber turistas em visitas pagas. Além de gerar renda para as populações locais, as criações de borboletas contribuem para a preservação de florestas nativas e aliviam a pressão de coleta sobre as populações naturais das espécies valorizadas por colecionadores.

Prejuízos causados por insetos. *Pragas agrícolas e florestais.* Centenas de espécies de insetos fitófagos causam prejuízos à produção agrícola e florestal. As ordens que incluem o maior número de pragas agrícolas importantes são Lepidoptera, Coleoptera e Hemiptera. O controle de insetos pragas movimenta uma indústria bilionária, porém dados confiáveis sobre os prejuízos e custos envolvidos, diretos e indiretos, não estão disponíveis e muitos valores citados na literatura são baseados em estimativas duvidosas sem reprodutibilidade e sem indicação clara da origem. A ordem de magnitude dos custos envolvidos pode ser estimada pelo mercado global de inseticidas, atualmente próximo de US$20 bilhões anuais (fonte: http://statista.com), a maior parte destinada a uso agrícola. Como o controle envolve também despesas com maquinário e mão-de-obra, o custo total é ainda maior. A praga agrícola mais importante do mundo é a mariposa *Plutella xylostella* (Linnaeus) (Lepidoptera: Plutellidae), que ataca hortaliças da família Brassicaceae. A estimativa do custo do controle dessa espécie na agricultura mundial é de cerca de US$5 bilhões anuais (Zalucki *et al.* 2012). Outros exemplos de pragas importantes em nível mundial: o besouro *Tetropium fuscum* (Fabricius) (Coleoptera: Cerambycidae), broca de coníferas, causa prejuízo de US$4,5 bilhões apenas no Canadá; a mariposa *Lymantria dispar* (Linnaeus) (Lepidoptera: Erebidae), cuja lagarta ataca várias espécies florestais, US$3,2 bilhões no mundo; *Anoplophora glabripennis* (Motschulsky) (Coleoptera: Cerambycidae), broca de dezenas de espécies de árvores de importância comercial, US$3 bilhões na América do Norte e Europa (Bradshaw *et al.* 2016). Além do dano causado às plantas vivas, vários insetos atacam produtos armazenados, como grãos, farinhas e até mesmo fumo.

Insetos de importância médica e veterinária. Muitos insetos são agentes transmissores ou causadores de doenças humanas e de animais domésticos. Os principais problemas são causados por insetos hematófagos e ectoparasitas das ordens Diptera (moscas e mosquitos), Siphonaptera (pulgas e bicho-de-pé), Phthiraptera (piolhos) e Hemiptera (barbeiros e percevejo de cama). Os insetos mais importantes na saúde pública são os pernilongos (Diptera: Culicidae), vetores de grande número de patógenos incluindo vírus, protozoários e filarioses. A malária é a doença mais importante transmitida por insetos (mosquitos do gênero *Anopheles* Meigen), com 200 milhões de casos e 600 mil mortes por ano (http://who.int e GDB Collaborators 2018). O mosquito *Aedes aegypti* (Linnaeus) transmite dengue (50 milhões de casos e 40 mil mortes por ano), febre amarela (5 mil mortes anuais), zika e chicungunha. Outros Diptera importantes incluem os mosquitos-palha (Psychodidae), transmissores da leishmaniose, os borrachudos (Simuliidae), transmissores de oncocercose e protozoários; os mosquitos-pólvora (Ceratopogonidae), transmissores de vírus e filarioses; as mutucas (Tabanidae), transmissoras de filarioses, bactérias e protozoários; e as moscas tsé-tsé (Glossinidae), transmissoras da tripanossomíase africana. Várias espécies de moscas são vetores mecânicos de patógenos e algumas (especialmente Calliphoridae e Oestridae) causam

miíases, incluindo o berne e bicheiras. Os barbeiros (Reduviidae) são vetores da doença-de-chagas, que afeta milhões de pessoas no Brasil, e os percevejos-de-cama (Cimicidae) causam incômodo e prejuízos na avicultura. A peste bubônica, que é causada por uma bactéria e transmitida por pulgas, foi muito importante na Idade Média, causando milhões de mortes na Europa. As pulgas também transmitem várias outras doenças virais e bacterianas, e causam a tungíase, infestação por bicho-de-pé. Os piolhos (Phthiraptera) causam incômodo e podem transmitir doenças causadas por vírus, bactérias e vermes. Além de doenças, insetos com ferrão (vespas, abelhas e formigas) e urticantes (lagartas de fogo e alguns besouros) causam acidentes frequentes, alguns com resultado fatal. Muitos insetos sinantrópicos são também fonte importante de alergia.

Dano a madeira e outros materiais celulósicos. Cerca de US$2 bilhões são gastos anualmente para controlar cupins em edificações nos EUA, não incluindo o custo dos reparos (Su & Scheffrahn 2000). Cupins também podem danificar papel, incluindo livros e documentos, potencialmente de grande valor histórico e cultural. Não existem estimativas confiáveis do prejuízo global causado por esses insetos, mas com base nos dados dos EUA é possível estimar a ordem de magnitude em cerca de US$10 bilhões anuais. Além de cupins, várias espécies de outras ordens, especialmente Coleoptera, também danificam madeira e papel, mas com menor importância.

Outros usos de insetos. *Insetos como modelo em pesquisa científica.* Insetos têm sido usados como modelo em pesquisas de laboratório nas áreas de genética, evolução, fisiologia, neurobiologia e comportamento. As vantagens de insetos como modelos em comparação com vertebrados (e.g. roedores) são as seguintes: manutenção de populações grandes em pequenos espaços e com baixo custo, ciclo de vida curto, possibilitando resultados mais rápidos, e ausência de restrições éticas e legais. Insetos não são animais sencientes e por isso não há exigência legal de aprovação prévia por comitês de ética em pesquisa. Entre os insetos utilizados em pesquisa biomédica, destacam-se as moscas do gênero *Drosophila* Fallén (Diptera: Drosophilidae) (Jennings 2011).

Entomologia Forense. Insetos podem ser usados como evidência na solução de crimes e em disputas legais envolvendo responsabilidade e indenização. Em casos criminais, insetos podem por exemplo ser usados para estimar o intervalo post-mortem através da atividade de necrófagos como moscas e besouros (Amendt *et al.* 2004). Fragmentos de insetos podem ser usados para determinar a origem de drogas ilícitas como maconha.

Terapia larval. Algumas espécies de moscas causadoras de miíases, por exemplo *Lucilia sericata* (Meigen) (Calliphoridae) alimentam-se apenas de tecido morto e liberam substâncias antissépticas para inibir a competição por bactérias, acelerando a recuperação e reduzindo a formação de cicatrizes (Ratcliffe *et al.* 2011). Essas moscas têm sido utilizadas desde a antiguidade no tratamento de ferimentos profundos e a técnica chamada de terapia larval foi incorporada à medicina ocidental no século 19, a partir de observações de médicos militares em campos de batalha. A partir da década de 1940 essa técnica caiu em desuso com o surgimento de antibióticos, mas tem sido resgatada desde a década de 1990, especialmente para aplicação em casos de difícil cicatrização e de bactérias resistentes.

Insetos como bioindicadores. Insetos têm sido usados com sucesso como indicadores biológicos para avaliar perturbações ou mudanças ambientais, analisar processos ecológicos como fragmentação de hábitats e como táxon indicador em estudos comparativos de diversidade e endemicidade, tanto em ambientes aquáticos como terrestres (McGeoch 2007). As ordens mais frequentemente utilizadas como indicadores em ambientes aquáticos são Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera. As mais usadas em ambientes terrestres são Coleoptera, Hymenoptera, Diptera e Lepidoptera.

Insetos na arte e cultura. A onipresença de insetos, com sua grande diversidade de formas e modos de vida tem servido de modelo e inspiração na arte e cultura desde a mais remota antiguidade. Insetos coloridos e de formas bizarras, ou com forte simbolismo, como escaravelhos, borboletas, abelhas, louva-a-deus, libélulas, cigarras e formigas fazem parte da arte, do folclore e da mitologia de muitas culturas antigas e atuais. Os escaravelhos, por exemplo, tinham forte simbolismo religioso no Egito antigo. Insetos estão presentes em fábulas de Esopo (620-560 A.C.) e La Fontaine (1621-1695), como "A cigarra e a formiga". Em alguns países da Ásia, como o Japão e a China, é costume antigo manter insetos vivos, especialmente grilos, como animais de estimação em gaiolas (Ryan 1996). Os insetos estão presentes no artesanato, em pinturas, em livros infantis, em histórias em quadrinhos, em desenhos animados, em filmes de ficção científica etc. Mais de 200 personagens de histórias em quadrinhos da Marvel Comics e da DC Comics são baseados em insetos (Da-Silva *et al.* 2014). Insetos são também uma excelente ferramenta educacional no ensino primário e secundário (Matthews *et al.* 1997), pouco utilizada no Brasil.

Referências bibliográficas

Amendt, J.; R. Krettek; R. Zehner 2004. Forensic entomology. **Naturwissenschaften** 91: 51-65. doi: 10.1007/s00114-003-0493-5

Baranyovits, F.L.C. 1978. Cochineal carmine: an ancient dye with a modern role. **Endeavour** 2: 85-92; 10.1016/0160-9327(78)90061-3

Bar-On, Y.M.; R. Phillips; R. Milo 2018. The biomass distribution on Earth. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 115: 6506-6511; 10.1073/pnas.1711842115

Bradshaw, C.J.A.; B. Leroy; C. Bellard *et al*. 2016. Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. **Nature Communications** 7: 12986. doi: 10.1038/ncomms12986

Caltagirone, L. & R. Doutt 1989. The history of the vedalia beetle importation to California and its impact on the development of biological control. **Annual Review of Entomology** 34: 1-16. doi: 10.1146/annurev.en.34.010189.000245

Chapman, A. 2009. **Numbers of living species in Australia and the world.** Parkes, ACT, Australian Govt., Dept. of the Environment, Water, Heritage, and the Arts.

Cheng, L. 2009. Marine Insects, pp. 600-604. *In:* **Encyclopedia of Insects.** Amsterdã, Elsevier. doi: 10.1016/b978-0-12-374144-8.00167-3

Cherry, R.H. 1987. History of Sericulture. **Bulletin of the Entomological Society of America** 33: 83-85. doi: 10.1093/besa/33.2.83

Crane, E. 1999. **The World History of Beekeeping and Honey Hunting.** New York, Routledge, 705 pp.

Da-Silva, E.R.; L.B.N. Coelho; E.L. de S. Santos *et al.* 2014. Marvel and DC characters inspired by insects. **Journal of Interdisciplinary and Multidisciplinary Research** 4: 10-36.

Fittkau, E.J.; H. Klinge 1973. On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. **Biotropica** 5: 2-14. doi: 10.2307/2989676

GDB Collaborators 2018. Global, regional, and national age-sex-specific mortality for 282 causes of death in 195 countries and territories, 1980-2017: a systematic analysis for the Global Burden of Disease Study 2017. **Lancet** 392: 1736. doi: 10.1016/S0140-6736(18)32203-7

Goeden, R.D. & L.A. Andres 1999. Biological control of weeds in terrestrial and aquatic environments, pp. 871-890. *In*: T.S. Bellows, T.W. Fisher, L.E. Cahgirone, D.L. Dahlsten, G. Gordh, C.B. Huffaker (orgs.). **Handbook of biological control.** San Diego, Academic Press, 1046 pp.

Jennings, B.H. 2011. *Drosophila* - a versatile model in biology & medicine. **Materials Today** 14: 190-195. doi: 10.1016/S1369-7021(11)70113-4

Lavelle, P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. **Advances in Ecological Research** 27: 93-132.

Linnaeus, C. 1758. **Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum charactheribus, differentiis, synonymis, locis.** 10a edição. London, British Museum of Natural History, 824 pp.

McGeoch, M.A. 2007. Insects and bioindication: theory and progress, p. 144–174. *In*: A.J.A. Stewart, T.R. New, O.T. Lewis (orgs.). **Insect Conservation Biology**. Wallingford, UK, CAB International. doi: 10.1079/9781845932541.0144

Matthews, R.W.; L.R. Flage & J.R. Matthews 1997. Insects as teaching tools in primary and secondary education. **Annual Review of Entomology** 42: 269-289. doi: 10.1146/annurev.ento.42.1.269

Mora, C.; D.P. Tittensor; S. Adl et al. 2011. How many species are there on earth and in the ocean? **PLoS Biology** 9: 1-8. doi: 10.1371/journal.pbio.1001127

New, T.R. 1994. Butterfly ranching: sustainable use of insects and sustainable benefit to habitats. **Oryx** 28: 169-172. doi: 10.1017/S0030605300028520

Olmstead, A.L.& D.B. Wooten 1987. Bee pollination and productivity growth: the case of alfalfa. **American Journal of Agricultural Economics** 69: 56-63. doi: 10.2307/1241306

Raman, A. 2014. Discovery of *Kerria lacca* (Insecta: Hemiptera: Coccoidea), the lac insect, in India in the late 18th century. **Current Science** 106: 886-890.

Ratcliffe, N.A.; C.B. Mello; E.S. Garcia *et al.* 2011. Insect natural products and processes: New treatments for human disease. **Insect Biochemistry and Molecular Biology** 41: 747-769; 10.1016/j.ibmb.2011.05.007

Redford, K.H. & J.G. Dorea 1984. The nutritional value of invertebrates with emphasis on ants and termites as food for mammals. **Journal of Zoology** 203: 385-395. doi: 10.1111/j.1469-7998.1984.tb02339.x

Ryan, L.G. 1996. **Insect Musicians & Cricket Champions: A Cultural History of Singing Insects in China and Japan.** China Books, 92 pp.

Su, N.Y.& R.H. Scheffrahn 2000. Termites as pests of buildings, pp. 437-453. *In*: T. Abe; M. Higashi; D.E. Bignell (orgs.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology.** Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, xxii + 466 pp.

Van Huis, A.; J. Van Itterbeeck; H. Klunder et al. 2013. **Edible insects: future prospects for food and feed security.** Roma, FAO, 187 pp.

Vanbergen, A.J. & The Insect Pollinators Initiative 2013. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. **Frontiers in Ecology and the Environment** 11: 251-259; 10.1890/120126

Warren, R.J.; I. Giladi 2014. Ant-mediated seed dispersal: a few ant species (Hymenoptera: Formicidae) benefit many plants. **Myrmecological News** 20: 129-140.

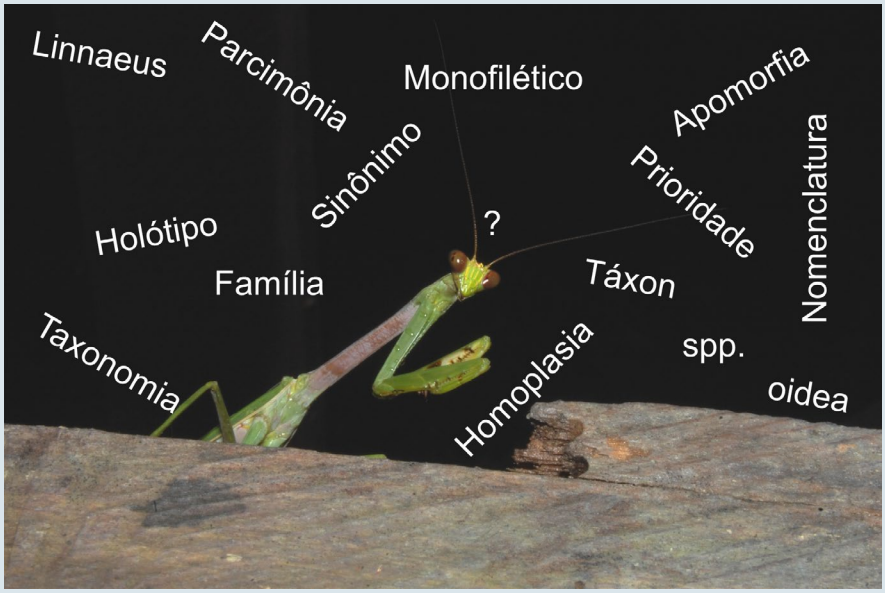
Yang, L.H. & C. Gratton 2014. Insects as drivers of ecosystem processes. **Current Opinion in Insect Science** 2: 26-32; 10.1016/j.cois.2014.06.004

Zalucki, M.P.; A. Shabbir; R. Silva et al. 2012. Estimating the economic cost of one of the world's major insect pests, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae): just how long is a piece of string? **Journal of Economic Entomology** 105: 1115-1129; 10.1603/EC12107

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 6

PRINCÍPIOS DE TAXONOMIA



Reginaldo Constantino UnB, Departamento de Zoologia, Brasília, DF. https://orcid.org/0000-0003-2060-6723

A Taxonomia é uma das disciplinas mais antigas da Biologia. A missão da Taxonomia é descrever e organizar a diversidade biológica, desenvolvendo uma classificação para o conjunto de todos os seres vivos. Uma classificação natural, que reflete a história evolutiva, é a base de trabalho para todos os ramos da Biologia Comparada e funciona como um "indexador", um sistema de referência para o armazenamento e recuperação de informações biológicas por leigos e especialistas de todas as áreas da ciência. Há uma enorme responsabilidade na geração de um sistema que será usado amplamente na sociedade. Um sistema ruim teria consequências graves. Dadas as dimensões da diversidade biológica, em termos do número de espécies e do número de características que todas as espécies compartilham no sistema, essa é uma tarefa hercúlea.

Termos e conceitos básicos. O termo Taxonomia foi proposto pelo botânico Candolle (1813) como "Teoria das classificações aplicada ao reino vegetal" e depois adotado também na Zoologia. O termo **Sistemática** está refletido no título da obra "Systema Naturae", do naturalista sueco Carl Linnaeus (1758), criador do atual sistema de classificação biológica. Esses dois termos foram usados como sinônimos durante muito tempo. O paleontólogo G.G. Simpson (1961) propôs uma redefinição desses dois termos, da seguinte forma: "Sistemática é o estudo científico dos tipos e diversidade de organismos e toda e qualquer relação entre eles", enquanto a Taxonomia seria "o estudo teórico das classificações, incluindo suas bases, princípios, procedimentos e regras". Segundo essa visão, a Sistemática seria uma disciplina mais ampla, da qual a Taxonomia seria a parte que lida com a classificação formal. As definições de Simpson tornaram-se populares e encontram alguma aceitação. Muitos autores, no entanto, consideram essa separação desnecessária e ainda tratam os dois termos como equivalentes (por exemplo, Brusca & Brusca 2003 e Schuh & Brower 2009), pois a construção do sistema não é um processo separado da questão dos nomes dados aos vários níveis desse sistema.

Um **táxon** é uma unidade taxonômica em qualquer nível da classificação, como "Insecta", "Coleoptera", "Muscidae" e "*Apis mellifera*", ou grupamentos equivalentes ainda sem nome. O táxon sempre é um coletivo e não deve ser confundido com os indivíduos que dele fazem parte, nem com a categoria taxonômica a ele associado. Um táxon normalmente inclui vários táxons de nível inferior. Por exemplo, o táxon "*Apis*", da categoria gênero, inclui vários táxons da categoria espécie, como "*Apis mellifera*", que por sua vez inclui vários táxons da categoria subespécie, como "*Apis mellifera scutellata* Lepeletier". Numa classificação natural, os táxons são monofiléticos e por isso eles são descobertos, não inventados.

Categoria é um nível na hierarquia da classificação que indica a posição relativa de um agrupamento em relação a outros mais ou menos abrangentes. As categorias principais da classificação zoológica são filo, classe, ordem, família, gênero e espécie (Tab. 6.1). As categorias indicam quão mais próximos ou afastados os táxons são do nível dos indivíduos.

A **Classificação** organiza a diversidade de espécies existentes em uma hierarquia de táxons. Classificar é definir os táxons em diversos níveis de inclusão. Por exemplo, definir quais espécies de moscas devem ser incluídas no gênero "*Drosophila*".

Identificar é estabelecer a posição de um indivíduo ou amostra na classificação. Na linguagem rotineira, é comum utilizar o termo "classificar" incorretamente como sinônimo de identificar. A identificação é sempre relativa a espécimes, enquanto a classificação é relativa a táxons.

A **Nomenclatura** é a parte da Taxonomia que regula a criação e uso dos nomes formais dos táxons. A aplicação de regras consistentes de nomenclatura é indispensável para manter o sistema de classificação uniforme, estável e funcional.

Como citar: Constantino, R. 2024. Cap. 6, Princípios de taxonomia, pp. 114-119. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c06

Tabela 6.1. Exemplo de classificação de um inseto, a abelha doméstica

Categoria	Táxon
Filo	Arthropoda
Classe	Insecta
Ordem	Hymenoptera
Família	Apidae
Gênero	*Apis*
Espécie	*Apis mellifera* Linnaeus, 1758

Grupo **monofilético** é um táxon ou conjunto de táxons que inclui todos os descendentes do ancestral comum mais próximo e pode ser reconhecido pela presença de similaridades derivadas (sinapomorfias). Um grupo **parafilético** é incompleto e inclui apenas parte dos descendentes do ancestral comum, sendo delimitado por similaridades primitivas, geralmente a ausência de um caráter (simplesiomorfias). Um exemplo de grupo parafilético entre insetos é "Apterygota", que inclui apenas os insetos ápteros, uma característica primitiva. Um grupo **polifilético** agrupa espécies de linhagens diferentes com similaridades convergentes ou superficiais. Vários exemplos de grupos polifiléticos existem na literatura antiga, como por exemplo "Neuroptera" sensu Linnaeus (1758) que além dos Neuroptera stricto sensu incluía também Odonata, Ephemeroptera e alguns cupins. A classificação atual dos insetos eliminou os grupos polifiléticos, pelo menos nas categorias superiores.

Classificação. A classificação biológica atende a vários objetivos. Ela fornece um sistema hierárquico para ordenar o conhecimento disponível sobre a diversidade biológica. Os nomes de táxons funcionam como indexadores, que permitem acumular e recuperar de forma organizada as informações sobre eles (morfologia, comportamento, fisiologia, distribuição geográfica, importância econômica, etc.) e para a comunicação objetiva e precisa no meio científico sobre esse conhecimento. Isso só é possível com uma classificação universal e relativamente estável. Nomes comuns não atendem a essa necessidade: de modo geral eles são imprecisos, variam muito entre regiões e países e não existem nomes comuns para a maioria dos táxons. Como resultado, muitas vezes nomes iguais são utilizados para táxons diferentes e nomes diferentes são utilizados para os mesmos táxons. Por exemplo, a maioria dos nomes da língua portuguesa relativos a insetos correspondem apenas a ordens (baratas, ordem Blattaria) e famílias (grilos, família Gryllidae), além de existirem muitas formas ambíguas e variantes regionais.

A classificação biológica também tem a importante função científica de permitir a realização de predições e generalizações, servindo de referência para toda a Biologia Comparada. No entanto, isso é possível apenas a partir de uma classificação natural baseada na filogenia. Sistemas que expressem semelhança ou semelhança média não têm essa capacidade. Por exemplo, é possível extrapolar as características anatômicas, fisiológicas, comportamentais e ecológicas para todas as espécies de um determinado gênero, mesmo que apenas algumas poucas espécies desse gênero tenham sido estudadas em detalhe. A compreensão das relações filogenéticas permite mais segurança nessas generalizações.

A classificação biológica é hierárquica e inclusiva, com táxons de nível superior formados por conjuntos de táxons de nível inferior. Um conjunto de indivíduos está incluído em uma espécie, um conjunto de espécies forma um gênero, um conjunto de gêneros forma uma família e assim por diante. Essa hierarquia começa no sistema originalmente concebido por Aristóteles e depois desenvolvido formalmente por Linnaeus, de maneira que é frequentemente chamada de hierarquia lineana. Linnaeus reconheceu apenas cinco níveis – as categorias – na estrutura do sistema: reino, classe, ordem, gênero e espécie. As categorias filo e família foram acrescentadas posteriormente, assim como grande número de categorias intermediárias opcionais: subfilo, superclasse, subclasse, infraclasse, coorte, subcoorte, superordem, subordem, infraordem, superfamília, subfamília, tribo, subtribo, subgênero e subespécie. O Código de Nomenclatura Zoológica, que rege toda a construção da classificação biológica para os animais, não reconhece nenhuma categoria abaixo de subespécie. Os termos variedade, forma e raça têm caráter informal e não apresentam equivalência com subespécie.

Embora atualmente haja consenso de que a classificação deve ser baseada na filogenia, essa é uma posição relativamente recente na história da classificação. Darwin foi o primeiro a sugerir claramente que a classificação biológica deveria refletir a descendência evolutiva. No entanto, à época, poucos taxonomistas seguiram essa recomendação, em parte devido à incerteza de como reconhecer os descendentes de um ancestral comum porque não existia então um método adequado de reconstruir a história evolutiva. Um dos grandes defensores da ideia de Darwin foi o alemão Ernst Haeckel (1866), o primeiro a empregar o termo filogenia e a publicar árvores filogenéticas, baseadas em um mecanismo informal de reconstrução e em seu grande conhecimento sobre a semelhança entre os grupos.

Na primeira metade do século XX, surgiu uma "Escola Evolutiva" de Sistemática, representada principalmente pelas obras do ornitólogo Ernst Mayr (Mayr *et al.* 1953) e do paleontólogo George G. Simpson (1961). Os adeptos da Escola Evolutiva procuraram incluir informações sobre filogenia nas suas classificações ao mesmo tempo levando em conta o grau de diferença entre os táxons. Eles não usavam nenhum método claro para reconstruir filogenias e não tinham o objetivo de transformar a hierarquia conhecida da filogenia na hierarquia da classificação. Mayr concentrou-se na taxonomia em nível de espécies, especialmente na defesa do Conceito Biológico de Espécie. Seus primeiros livros não continham quase nenhum conteúdo sobre filogenias e classificação de táxons superiores. Os adeptos da Escola Evolutiva aceitam grupos parafiléticos na classificação.

No início da década de 1960, surgiu uma nova escola de Sistemática, a "Taxonomia Numérica" ou "Fenética Numérica" (Sokal & Sneath 1963). Seu surgimento coincidiu com a disponibilidade de computadores para uso acadêmico em algumas universidades. Os adeptos da Taxonomia Numérica desenvolveram métodos estatísticos para análise de caracteres, combinando alguma medida de distância fenética com análises matemáticas de agrupamento (*cluster analysis*). O resultado dessas análises é um gráfico em forma de árvore, chamado de dendrograma ou fenograma, que pode ser convertido em classificações formais da mesma maneira que os cladogramas. No entanto, eles não

representam filogenias, mas apenas a semelhança morfológica entre os táxons. Os adeptos da Fenética Numérica procuravam desenvolver classificações mais "objetivas" e, segundo eles, mais "científicas" porque eram baseadas em análises estatísticas realizadas por computadores e não na opinião subjetiva dos taxonomistas. De fato, eles estavam interessados mais no desenvolvimento de métodos computacionais de identificação do que na compreensão dos aspectos evolutivos. A Taxonomia Numérica trouxe avanços importantes, em particular o desenvolvimento de métodos objetivos (isto é, matemáticos) de análise de caracteres. Mas falhou no objetivo principal, de melhorar a classificação no sentido de torná-la mais natural e, portanto, preditiva. A Taxonomia Numérica produziu apenas classificações artificiais, com pouca utilidade científica.

As primeiras publicações de Willi Hennig, em alemão (Hennig 1950), passaram despercebidas da maior parte da literatura em língua inglesa. Apenas com a publicação de seu conteúdo como um novo livro, em inglês (Hennig 1966), seu método começou a se popularizar, dando origem à escola denominada Sistemática Filogenética ou Cladística. A partir da década de 70, o método de análise das relações de parentesco entre espécies foi transformado em algoritmos e em programas de análise computacional. É importante fazer a distinção entre análise cladística como método de reconstrução filogenética e classificação cladística. Adeptos da Escola Cladística adotam critérios estritos na utilização do conhecimento sobre a filogenia na hierarquia da classificação e rejeitam os grupos parafiléticos.

O consenso atual é de que a classificação deve ser baseada na filogenia e cada táxon deveria ser monofilético *stricto sensu*. Porém, é importante enfatizar que toda "filogenia", independente do método de reconstrução utilizado, é uma hipótese sujeita a revisão. Novos métodos e novos dados surgem frequentemente, resultando em novas hipóteses. Por outro lado, a classificação formal demanda estabilidade porque serve como indexador para acumulação e recuperação de informações e não pode ser alterada com muita frequência apenas para acompanhar cada nova hipótese. É comum também a presença simultânea de mais de uma hipótese filogenética para um mesmo grupo com base em dados diferentes e métodos analíticos diferentes, cada uma defendida por grupos diferentes de pesquisadores. Por essas razões a classificação tende a ser conservadora.

Reconstrução de Filogenias. Como não é possível examinar diretamente a história evolutiva (ou seja, olhar diretamente o passado), as relações filogenéticas devem ser inferidas a partir das evidências que as espécies apresentam hoje e a partir de fósseis. Acredita-se que a vida em nosso planeta surgiu uma vez e toda a variabilidade existente é resultado da diversificação de uma espécie ancestral. Existe, portanto, uma história evolutiva relacionando todos os organismos vivos, a qual pode ser representada sob a forma de uma árvore, a árvore da vida. Ao longo da evolução, as espécies foram sendo gradualmente subdivididas, gerando um número maior de espécies, e em cada nível foram surgindo novas características estruturais e funcionais. Exemplos de características que surgiram ao longo da evolução dos animais são a presença de um exoesqueleto quitinoso articulado nos artrópodes, o surgimento das glândulas mamárias e pelos nos mamíferos e o surgimento da lignina nas plantas traqueófitas. Essas novidades evolutivas foram passadas dos ancestrais, onde surgiram, para suas espécies descendentes e, assim, servem de evidência da relação histórica entre eles. Ocorreram também muitas extinções, que produziram descontinuidades entre linhagens e dificultam a reconstrução da sua história.

A reconstrução das relações de parentesco entre as espécies atuais e extintas, ou reconstrução filogenética, é um tema complexo sobre o qual já existe uma extensa literatura. Uma descrição mais detalhada dos métodos utilizados pode ser encontrada em Felsenstein (2004), Schuh & Brower (2009), Lemey *et al.* (2009) e Wiley & Lieberman (2011).

Nomenclatura. As regras para atribuição e uso de nomes às espécies, gêneros e grupos superiores de animais estão contidas no Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999). O Código procura atingir três objetivos: 1) cada táxon deve ter apenas um nome e um mesmo nome não deve ser usado para mais de um táxon; 2) as mesmas regras e nomes devem ser usadas em todo o mundo; e 3) os nomes dos táxons devem permanecer estáveis ao longo do tempo.

O Código vale para todos os animais, vivos e fósseis, em todo o mundo. Ele estabelece regras para a formação e tratamento de nome de táxons das categorias de superfamília até subespécie, mas não para os táxons superiores acima do grupo da família. Não existem regras formais para o tratamento de nomes de ordens, classes e filos.

O Código garante a liberdade de pensamento taxonômico. Isso significa que ele rege a proposição e uso de nomes para os táxons, mas não define critérios para a criação e manutenção desses táxons. As opiniões ou ações de um taxonomista não devem restringir as atividades dos outros. Por exemplo, um especialista pode publicar um artigo dizendo que certa espécie é sinônimo de outra, mas outros podem discordar e continuar usando esse nome como válido. O fato de que uma proposta de alteração na classificação tenha sido publicada não obriga ninguém a adotá-la. A adoção da mudança, ou seja, a aceitação de que um táxon proposto corresponde a uma entidade real, depende da sua aceitação pela comunidade acadêmica.

A Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica é uma comissão permanente, composta por membros apontados dentro da comunidade científica, que tem a responsabilidade pela manutenção e atualização do Código. A Comissão tem poder de emitir Opiniões sobre casos específicos, podendo definir como o Código deve ser interpretado, aplicado e, caso necessário, abrir exceções na sua aplicação, sempre visando a manutenção da estabilidade nomenclatural.

Um dos princípios básicos do Código é o da **prioridade**, segundo o qual os nomes propostos há mais tempo e decisões mais antigas têm precedência sobre os mais recentes. A prioridade é determinada através da data efetiva de publicação. Essa norma aplica-se a partir de 1º de janeiro de 1758, que é assumida como a data de publicação da 10ª Edição do *Systema Naturae* de Linnaeus. Nomes publicados antes dessa data não são reconhecidos pela nomenclatura zoológica.

Os nomes de táxons devem ser publicados de forma adequada antes que possam ser considerados válidos, cumprindo todos os requisitos definidos pelo Código. Uma vez publicado, um nome é considerado **disponível** do ponto de vista nomenclatural.

Caso um mesmo táxon tenha dois ou mais nomes disponíveis, eles são considerados sinônimos. De acordo com o princípio da prioridade, o nome mais antigo, chamado de *sinônimo sênior*, permanece em uso e é o único considerado **válido**. Os outros nomes são considerados *sinônimos juniores*. Um sinônimo júnior continua "disponível" e "ocupado" e não pode ser reutilizado para outro táxon. Isso porque essa sinonímia é subjetiva e pode ser revertida. Os sinônimos ficam para sempre reservados devido à possibilidade de um estudo posterior chegar à conclusão de que eles de fato representam táxons distintos, o que resultaria na sua revalidação.

Um nome não publicado ou publicado em desacordo com os requisitos do Código não está disponível e é chamado de *nomen nudum* (plural *nomina nuda*). Um *nomen nudum* não existe do ponto de vista nomenclatural e não deve ser usado. Eles têm origem em manuscritos não publicados, trabalhos publicados sem preencher os requisitos do Código e em espécimes de coleções que foram etiquetados com nomes novos não publicados. A reprodução desses nomes é um erro porque do ponto de vista nomenclatural eles não existem e devem ser ignorados.

Um nome pode ser usado para apenas um táxon. Se algum taxonomista batizar um novo táxon com um nome **pré-ocupado**, que já havia sido atribuído a outro táxon, o novo nome é considerado um **homônimo** primário e deve ser substituído. A substituição deve ser feita formalmente em uma publicação, indicando um novo nome.

Tipos são espécimes ou táxons de referência que têm a finalidade de estabilizar a nomenclatura. **Tipos** de espécies e subespécies são indivíduos selecionados como referência para solucionar qualquer problema futuro de identidade. Eles devem ser depositados em instituições públicas como museus, onde poderão ser reexaminados sempre que necessário. Por exemplo, quando duas ou mais espécies são muito próximas e não sabemos exatamente como elas correspondem aos nomes disponíveis, a dúvida pode ser resolvida através do exame dos tipos. O local onde ficará depositado o tipo deve ser informado na publicação com a descrição original da espécie. No caso de táxons superiores, o tipo é um táxon de nível imediatamente inferior. O tipo de um gênero é uma espécie (chamada de espécie-tipo). Caso um gênero seja subdividido após uma revisão taxonômica, o nome permanecerá com o subgrupo que inclui a espécie-tipo. Da mesma maneira, toda família tem um gênero-tipo. A designação de tipos é obrigatória para táxons de todas as categorias cobertas pelo Código (de subespécie até superfamília); sem isso os nomes não se tornam disponíveis.

Todos os nomes do sistema de classificação devem ser em latim ou latinizados, e de acordo com a gramática latina. Nomes do grupo da família são uninominais e no plural. Na nomenclatura zoológica, os nomes de famílias terminam em *-idae*, de superfamílias em *-oidea*, de subfamílias em *-inae*, de tribos em *-ini* e de subtribos em *-ina*. Essas terminações são diferentes para plantas, bactérias e vírus.

Nomes de gêneros e subgêneros devem ser substantivos no nominativo singular ou tratados como tal. Os nomes de subgêneros, quando incluídos, ficam entre parênteses entre o nome do gênero e o da espécie. Ambos devem sempre ser escritos com a inicial maiúscula.

Nomes de espécies são sempre **binominais**. Isto é, "*Musca domestica*" é um nome com duas partes, sendo que a primeira parte (primeiro epíteto) repete o nome do gênero, mas é parte do nome da espécie. Em outras palavras, o nome da espécie não é "*domestica*", no gênero *Musca*, mas *Musca domestica*. Nomes de espécies e subespécies podem ser adjetivos no nominativo singular e caso sejam formados por palavras em Latim ou latinizados devem concordar com o nome do gênero. Podem também ser substantivos em aposição. O nome do gênero pode ser masculino, feminino ou neutro, e o epíteto específico deve estar na forma correspondente. O epíteto específico sempre deve ser escrito com a inicial minúscula. Caso uma espécie seja transferida de um gênero para outro pode ser necessário alterar a terminação do epíteto específico. Exemplo: *Buprestis gigantea* Linnaeus, 1758 torna-se *Euchroma giganteum* (Linnaeus, 1758) porque o primeiro gênero é feminino e o segundo é neutro.

Emprego dos nomes científicos. Nomes de táxons de categorias acima de superfamília (filos, classes, ordens) não são regulamentados pelo Código. A única regra é que eles são uninominais e sempre escritos com a inicial maiúscula. Não se aplica a regra da prioridade a esses nomes e, portanto, os nomes em uso não são necessariamente os mais antigos, mas sim os mais aceitos pela comunidade acadêmica. No caso dos insetos, existem várias ordens com mais de um nome proposto na literatura. Exemplos: Blattaria = Blattodea; Archaeognatha = Microcoryphia; Phasmida = Phasmatodea, entre outros. Como não existem regras, não há como dizer que uma forma seja correta e a outra incorreta. O critério recomendado é usar a forma mais comum e que haja consistência, isto é, adotar apenas uma delas.

Nomes de gêneros, subgêneros, espécies e subespécies devem ser destacados do restante do texto, o que normalmente é feito através do uso de itálico. Caso todo o texto esteja em itálico, esses nomes devem ser impressos em letras romanas (não itálico). Os nomes de gêneros, como *Dichelacera*, e subgêneros, como *Dichelacera* (*Psalidia*) devem ser sempre escritos com inicial maiúscula. Os nomes de espécies devem sempre ser usados no formato binominal, precedidos pelo nome do gênero, como *Tabanus importunus*.

O nome do autor não faz parte do nome do táxon e seu uso é opcional, mas caso seja apresentado, é obrigatório seguir as regras de formato definidas pelo Código. Os nomes de autores podem ser apresentados com ou sem o ano de publicação. No segundo caso é preciso evitar confusão com citações bibliográficas. Exemplos: *Termes* Linnaeus, 1758; *Zorotypus (Octozoros)* Engel, 2003; *Termes fatalis* Linnaeus, 1758; *Convexitermes nigricornis junceus* Emerson. Entre o nome do táxon e o nome do autor deve haver apenas um espaço, não sendo permitido o uso de vírgulas ou qualquer sinal de pontuação, exceto parênteses no caso de subgêneros e superespécies. A apresentação de autor e ano entre parênteses indica que houve transferência de gênero. Exemplo: *Syntermes molestus* (Burmeister, 1839), foi originalmente batizado como *Termes molestus* Burmeister, 1839 e posteriormente transferido para o gênero *Syntermes*. Exceto nesses casos, o uso de parênteses não é permitido. Em geral, basta indicar o nome do autor de um táxon na primeira vez em que o nome aparece em um texto.

Nomes de gêneros podem ser abreviados depois que o nome completo já apareceu pelo menos uma vez no texto, tomando sempre o cuidado de evitar ambiguidade. *Coptotermes havilandi* poderia ser abreviado como *C. havilandi*; porém se no mesmo texto aparecer a espécie *Cryptotermes havilandi*, a abreviação "*C.*" seria ambígua. Nesse caso, seria suficiente acrescentar mais uma letra do nome genérico na abreviação: *Co. havilandi* e *Cr. havilandi*.

Várias abreviações são frequentemente usadas em associação com nomes científicos, mas não são regulamentadas pelo Código e não fazem parte dos nomes. Seu uso ocorre principalmente em listas de espécies resultantes de inventários e refletem vários graus de incerteza na identificação. Essas abreviações não são escritas em itálico e terminam em ponto. Abaixo, seguem alguns exemplos.

• **aff.** Do latim *affinis*, indica um táxon relacionado a um táxon já existente. Exemplo: *Termes* aff. *fatalis* indica uma espécie semelhante a *T. fatalis*, mas que se acredita ser distinta e possivelmente nova.

• **cf.** Do latim *confer* (comparar), indica uma identificação provisória que necessita confirmação. Exemplo: *Termes* cf. *fatalis* indica que os espécimes examinados foram identificados tentativamente como *T. fatalis*. Um exame mais detalhado pode confirmar ou não essa identificação. A identificação incerta pode ser resultado de espécimes danificados, ausência de descrições adequadas na literatura, variação morfológica etc.

• **sp.** Abreviação de "espécie", indica apenas que essa é uma espécie não identificada dentro desse gênero. "*Termes* sp." significa uma espécie que se sabe pertencer ao gênero *Termes*, mas que não se sabe qual é. No caso de haver várias espécies em um trabalho que pertencem ao mesmo gênero mas que nenhuma delas está de fato identificada, usa-se uma letra ou número depois da abreviação "sp." Como esses nomes se referem a espécie indeterminadas, não são seguidos de nomes de autores – por exemplo, *Nasutitermes* sp. 1, *Nasutitermes* sp. 2.

• **spp.** Abreviação para "espécies", indica duas ou mais espécies indeterminadas do mesmo gênero. Um exemplo seria *Nasutitermes* spp., que se refere a material sabidamente pertencentes a duas ou mais espécies indeterminadas do gênero *Nasutitermes*.

• **ssp.** Abreviação para "subespécie", é raramente usada para insetos e só deve aparecer após o nome da espécie. Exemplo: *Atta sexdens* ssp. indica que a subespécie de *Atta sexdens* não foi determinada.

Identificação. Identificar é o processo de determinar a posição de um indivíduo ou amostra dentro da estrutura da classificação que já foi proposta. A identificação ou inclusão de um exemplar na classificação de um grupo ocorre dos níveis superiores para os inferiores. O grau de dificuldade aumenta, evidentemente, a cada nível. É relativamente fácil identificar um indivíduo como sendo um inseto. Exige algum conhecimento técnico determinar que esse inseto pertence à ordem Coleoptera. Identificar ordens de insetos é uma tarefa relativamente trivial, mas a determinação da família a qual esse exemplar pertence depende de um treinamento muito maior e, muitas vezes, o auxílio de chaves de identificação. Finalmente, a identificação de gênero e espécie depende de um treinamento muito especializado, acesso a bibliografia especializada e a coleções taxonômicas corretamente identificadas. Para a maioria dos grupos de insetos, a identificação segura de espécies só é feita por especialistas.

A identificação de espécies de insetos é particularmente difícil por várias razões: (1) a existência de uma imensa diversidade, com uma grande proporção de espécies ainda não descritas e catalogadas; (2) o tamanho reduzido da maioria das espécies, obrigando o uso de lupas, microscópios e preparações e montagens especiais; (3) a metamorfose sofrida pela maioria das espécies, que dificulta a identificação de imaturos; (4) a escassez de informações sobre a história natural e distribuição geográfica de uma grande proporção de espécies.

A identificação precisa de insetos é de extrema importância em muitos casos com interesse aplicado, havendo grandes prejuízos quando há identificação incorreta de pragas agrícolas, vetores de doenças e seus inimigos naturais. A história da cochonilha *Aonidiella aurantii* é um bom exemplo dos potenciais problemas causados por uma identificação incorreta. Essa espécie é originária do Velho Mundo e tornou-se praga de citros na América do Norte. Vários esforços de introdução de inimigos naturais para controle biológico falharam devido à incapacidade de diferenciar *A. aurantii* de espécies próximas, pois resultou na seleção e introdução de parasitoides que preferiam outros hospedeiros (Gordh & Beardsley 1999). Isso só ficou evidente depois que um taxonomista fez uma revisão taxonômica cuidadosa do gênero *Aonidiella*. Na área de saúde pública, a história dos mosquitos do complexo *Anopheles maculipennis* na Europa é outro exemplo (Davis 1995). Atualmente esse complexo inclui 18 espécies reconhecidas, que diferem muito na capacidade de transmissão de malária. Devido à semelhança morfológica entre elas, foram inicialmente tratadas como uma espécie, com um enorme desperdício de tempo e esforço no controle de espécies que, na verdade, não são vetores.

Os seguintes métodos de identificação podem ser usados para insetos: (1) chaves de identificação; (2) comparação com material corretamente identificado em coleções taxonômicas; (3) comparação com descrições taxonômicas e figuras publicadas; (4) métodos moleculares. Em última instância, é comum a necessidade de consulta a um especialista ou serviço pago de identificação–que não são métodos em si, mas um caminho necessário em muitos casos. A seleção do método mais adequado depende principalmente da disponibilidade de bibliografia especializada, coleções e da experiência do entomólogo responsável pela identificação.

Chaves de identificação devem ser a primeira opção na maioria dos casos. Elas são ferramentas desenvolvidas especificamente para esse fim e algumas são direcionadas a não especialistas. As melhores chaves são bem ilustradas e baseadas em caracteres absolutos (presentes ou ausentes) e constantes, com pouca variação intraespecífica. O tipo mais comum de chave é a dicotômica justaposta, como as que estão presentes ao longo de todo este livro. Chaves pictóricas são baseadas em figuras e normalmente destinadas a identificação de grupos específicos de insetos por um público mais técnico. O Guia de Identificação de Pragas Agrícolas de Zucchi *et al.* (1993) é um bom exemplo de chave pictórica.

Chaves eletrônicas interativas têm sido desenvolvidas desde a década de 1980. O sistema Delta - Intkey (Dallwitz *et al.* 2010) é um exemplo de um programa capaz de gerar chaves interativas a partir de uma matriz de caracteres. As vantagens das chaves interativas sobre as tradicionais incluem a possibilidade de seguir os passos em qualquer ordem, examinando os caracteres mais convenientes, também com a facilidade de incluir imagens coloridas a baixo custo. Por exemplo, numa chave tradicional, um dos passos pergunta o número de artículos da antena do inseto, mas o espécime disponível está com as antenas quebradas, o que, de modo geral, resulta na impossibilidade de seguir adiante na identificação. Com uma chave interativa, é possível pular esse passo.

A comparação com espécimes de uma coleção de referência é um método eficiente de identificação, mas depende da disponibilidade de uma coleção bem organizada e identificada por um especialista. Além disso, esse método exige um bom conhecimento da morfologia e algum treinamento, e deve ser acompanhado pela comparação simultânea com a literatura taxonômica. O uso desse método por pessoas inexperientes, entretanto, pode levar a erros grosseiros, por exemplo em casos de mimetismo e de conjuntos de espécies muito semelhantes entre si.

Na ausência de chaves e de coleções de referência, a identificação pode ser feita por comparação com descrições taxonômicas. Para cada espécie, sempre há pelo menos uma descrição taxonômica disponível. Essa literatura, no entanto, pode ser difícil de obter e/ou estar em um idioma não dominado pela pessoa interessada. A literatura taxonômica atual é dominada pelo idioma inglês, mas existe uma grande diversidade de idiomas nas publicações mais antigas (até a primeira metade do século XX), especialmente alemão e francês, podendo incluir ainda italiano, sueco, russo, japonês e outras. Algumas das publicações antigas são pouco úteis como ferramenta de identificação devido ao texto muito superficial e à ausência de ilustrações adequadas.

O uso de métodos moleculares para identificação de rotina foi proposto através da iniciativa "DNA barcoding", um sistema de identificação baseado no gene mitocondrial citocromo oxidase 1 (CO1). O uso desse método depende primeiro da construção de um banco de dados associando espécies com a respectiva sequência de CO1, que ainda está muito incompleto. Para identificar um espécime de inseto é necessário extrair DNA, sequenciar o CO1, e comparar com esse banco de sequências. Essa técnica tem limitações e está longe de se tornar uma ferramenta taxonômica universal. Mas ela apresenta vantagens óbvias em casos como a identificação de imaturos, ovos e fragmentos em situações aplicadas de Agronomia, Veterinária e Entomologia Forense.

A consulta a especialistas e serviços pagos de identificação deve ser a última opção e apenas para casos em que a identificação correta da espécie é essencial. Existem poucos especialistas e eles são professores ou pesquisadores, que têm outras atribuições, sobrando pouco tempo para prestar serviços de identificação. Para certos grupos de insetos não existem especialistas no Brasil, sendo necessário o envio para o exterior, o que pode esbarrar em problemas legais e burocráticos. No caso de consulta a especialista, é necessário seguir os seguintes passos: (1) identificar a ordem, a família e se possível a subfamília do inseto; (2) localizar o especialista na família ou subfamília e realizar uma consulta prévia sobre a possibilidade da prestação desse serviço, prazo, custo e instruções de coleta e envio; (3) coletar espécimes, fixar, montar e etiquetar, seguindo as instruções; (4) embalar com cuidado e enviar pelo correio ou outro meio. Os espécimes enviados para identificação normalmente não são devolvidos, ficando para a coleção da instituição do especialista, por isso é importante manter duplicatas dos espécimes enviados.

Referências bibliográficas

Brusca, R.C. & G.J. Brusca 2003. **Invertebrates**. 2ª ed. Sunderland, Mass, Sinauer Associates, 936 pp.

Candolle, A.P. 1813. **Théorie élémentaire de la Botanique**. Paris, Déterville, 527 pp.

Dallwitz, M.J.; T.A. Paine & E. Zurcher 2010. **User's guide to the DELTA system: a general system for processing taxonomic descriptions**. Australia, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization. < http://delta-intkey.com>.

Davis, G.M. 1995. Systematics and Public Health. **BioScience** 45: 705–714.

Felsenstein, J. 2004. **Inferring Phylogenies**. Sunderland, Sinauer Associates, 664 pp.

Gordh, G. & J.W. Beardsley 1999. Taxonomy and biological control, pp. 45–56. *In*: T.S. Bellows; T.W. Fisher (orgs.). **Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control**. San Diego, Academic Press.

Haeckel, E.H.P.A. 1866. **Generelle Morphologie der Organismen: allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie**. G. Reimer.

Hennig, W. 1950. **Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik**. Berlin, Deutscher Zentralverlag, 370 pp.

Hennig, W. 1966. **Phylogenetic Systematics.** Urbana, University of Illinois Press, 263 pp.

ICZN 1999. **International code of zoological nomenclature**. London, International Trust for Zoological Nomenclature History Museum, 306 pp.

Lemey, P.; M. Salemi & A.-M. Vandamme 2009. **The Phylogenetic Handbook**. 2ª ed. P. Lemey; M. Salemi & A.-M. Vandamme (orgs.). Cambridge, Cambridge University Press, 723 pp.

Linnaeus, C. 1758. S**ystema Naturae per Regna tria Naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum charactheribus, differentiis, synonymis, locis**. 10ª edição. London, British Museum of Natural History, 824 pp.

Mayr, E.; E.G. Linsley & R.L. Usinger 1953. **Methods and Principles of Systematic Zoology**. Later printing. New York, McGraw-Hill Book Company.

Schuh, R.T. & A.V.Z. Brower 2009. **Biological Systematics: Principles and Applications**. 2nd ed. Ithaca, Comstock Publishing Associates, 328 pp.

Simpson, G.G. 1961. **Principles of Animal Taxonomy**. New York, Columbia University Press, 247 pp.

Sokal, R.R. & P.H.A. Sneath 1963. **Principles of Numerical Taxonomy**. W. H. Freeman, 402 pp.

Wiley, E.O. & B.S. Lieberman 2011. **Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics**. 2nd Edition. Wiley-Blackwell, 431 pp.

Zucchi, R.A.; S. Silveira-Neto & O. Nakano 1993. **Guia de identificação de pragas agrícolas**. Piracicaba, FEALQ, 141 pp.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 7

COLETA, MONTAGEM, PRESERVAÇÃO E MÉTODOS PARA ESTUDOS

Armadilha de interceptação de voo

Rede entomológica ou puçá

Termonebulização ou "*fogging*"

Lúcia Massutti de Almeida UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0003-4277-711X

Luciane Marinoni UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0001-7034-5395

Bruno Clarkson IOC, Laboratório de Entomologia, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0001-8999-6665

Os insetos podem ser coletados para diversas finalidades, dentre elas, estudos de morfologia, de ciclo de vida ou de interação entre as espécies, para a confecção de coleções didáticas, para a constituição de coleções científicas ou ainda como *hobby*. Há recomendações gerais de métodos de coletas, montagem e preservações que variam conforme o propósito das coletas. Insetos pragas, por exemplo, devem ser coletados em número elevado de espécimes, normalmente superior a 20, para que possam ser enviados a especialistas para identificação. Se houver formas imaturas, elas devem, de preferência, ser trazidas ao laboratório para criação e obtenção dos adultos, pois geralmente é difícil a identificação de uma espécie utilizando apenas os imaturos. É importante também enviar para identificação, sempre que possível, uma amostra da planta onde o inseto foi coletado, pois algumas espécies podem ocorrer exclusivamente em determinadas plantas, sendo esse dado importante para a sua identificação.

Como os insetos de modo geral são muito abundantes, a probabilidade de que coletas, mesmo extensivas, tenham algum impacto no tamanho das populações é irrelevante. Portanto, tecnicamente, não há motivo para preocupação com o rompimento do equilíbrio ecológico causado pelas coletas para fins de pesquisas.

Para uma coleta eficiente visando um levantamento entomofaunístico, a estrutura do ambiente do local visitado deve ser examinada minuciosamente. Em meio terrestre devem ser observados: arbustos, vegetação rasteira, flores, frutos em decomposição, galhos e folhas caídos, restos de culturas agrícolas, fendas no solo, barrancos, troncos de árvores, animais mortos, dejetos, lixo urbano, ninhos de animais, depósitos de grãos e rações, focos de iluminação pública, folhiço suspenso sobre árvores ou acumulado no solo, entre outros. Em meio aquático examinar: hidrófitas (dicotiledôneas, monocotiledôneas, pteridófitas, briófitas, raízes), diferentes substratos (argila, areia, cascalho, pedras, matacões, lajes, folhiço), áreas de remanso e correnteza, ambientes higropétricos, entre outros. Devido à grande diversidade biológica dos insetos, recomenda-se que seja explorado o maior número possível de micro-hábitats, de maneira a encontrar as espécies que vivem em cada um deles.

No que diz respeito aos hábitats aquáticos, algumas ponderações são necessárias. São considerados insetos aquáticos os insetos que vivem pelo menos uma fase do seu desenvolvimento associados à ambientes aquáticos (Merrit& Cummins 1996). Insetos como as libélulas (Ordem Odonata) e os mosquitos (Ordem Diptera) são reconhecidos por sua fase adulta aérea comumente encontradas voando em ambientes florestais e urbanos, no entanto ambos os grupos, com histórias evolutivas distintas, apresentam o desenvolvimentos das suas fases imaturas embaixo d'água.

De maneira geral, são reconhecidos dois tipos de ambientes aquáticos. Os ambientes lóticos constituem sistemas abertos, caracterizados principalmente pelo fluxo unidirecional de água. Em virtude deste fluxo e de todas as suas implicações, esses ambientes apresentam poucos gradientes verticais (principalmente luz), maior concentração de oxigênio, maior heterogeneidade de hábitats, distribuição mais uniforme de nutrientes dissolvidos ou em suspensão e, em geral, são mais antigos. São exemplos de ambientes lóticos: rios, riachos, córregos, arroios, fontes, nascentes, etc. Os ambientes lênticos constituem sistemas fechados, caracterizados principalmente pela ausência ou a baixa velocidade de correnteza. Apresentam maior propensão a presença de gradientes verticais,

Como citar: Almeida, L.M.; Marinoni, L.; Clarkson, B. 2024. Cap. 7, Coleta, montagem, preservação e métodos para estudos, pp. 120-136. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c07

menor concentração de oxigênio, menor heterogeneidade de hábitats, distribuição menos uniforme de nutrientes dissolvidos ou em suspensão e, em geral, são mais recentes. São exemplos de ambientes lênticos: lagos, lagoas, poças permanentes e temporárias, brejos, pântanos, reservatórios, fitotelmas, etc. (Merrit & Cummins 1996, Salles & Ferreira-Júnior 2014). Alguns autores (*e.g.*, Carvalho & Nessimian 1998) definem como "semilóticos" ambientes onde o fluxo de água é lento ou praticamente inexistente, consequentes de áreas de represamento natural ou artificial ou resultantes de áreas de inundação de rios.

Tendo em vista que os inventários realmente exaustivos são quase sempre inviáveis, deve-se racionalizá-los economizando esforços e recursos, fornecendo resultados rápidos aplicáveis às questões de manejo e conservação da biodiversidade. Para isso, recomenda-se centrar inventários em grupos com taxonomia e biogeografia mais bem conhecidas ou explorar um táxon de grande versatilidade ecológica; adotar métodos de coleta comparáveis e esforço de amostragem semelhante como pré-requisito para correlacionar a diversidade de diferentes táxons; concentrar esforços para levantamentos em áreas para as quais já exista alguma informação, como dados abióticos, imagens de satélite etc., resultando no aproveitamento da infraestrutura e disponibilidade de dados; selecionar pontos de amostragem distribuídos de acordo com uma classificação de ecossistemas ou hábitats caracterizados por ecólogos de paisagem, possibilitando a correlação direta de espécies com a de paisagens ou outra representação estrutural dos ecossistemas (Lewinsohn 2001).

Dependendo dos métodos utilizados, as coletas podem ser divididas em ativas e passivas. As coletas ativas permitem a exploração de hábitats específicos, direcionando voluntariamente o esforço de coleta e exigindo a presença do coletor, que participa ativamente da coleta e utiliza instrumentos como redes, aspiradores, guarda-chuvas entomológicos e outros aparatos conforme os objetivos de seus estudos. As coletas passivas são aquelas em que as armadilhas capturam os insetos sem a presença do coletor. Os dois tipos podem e devem ser utilizados aditivamente quando se pretende obter exemplares de diferentes grupos de insetos, pois muitos equipamentos são seletivos e coletam em maior abundância alguns grupos particulares.

As várias armadilhas e diferentes técnicas correspondem a estratégias para coletar insetos com eficiência a partir do conhecimento de sua biologia. Não há nenhuma técnica de coleta que seja individualmente suficiente para coletar todos os grupos de insetos de um ambiente. Há insetos diurnos e noturnos; alados e sem asas; que vivem no solo, na folhagem da vegetação rasteira, em troncos ou nas copas das árvores; que são ativos o ano inteiro e apenas em uma parte do ano; que se alimentam de flores, de folhas, de animais ou plantas em decomposição, hematófagos, fitófagos e predadores; aquáticos e terrestres. Assim, para um levantamento eficiente em uma região, é necessária a diversificação de técnicas.

O tipo de armadilha a ser utilizado depende do grupo de insetos que se deseja coletar. Neste capítulo, estão divididas nas armadilhas interceptadoras de deslocamento por voo, interceptadoras de deslocamento por marcha, interceptadoras de deslocamento por deriva, armadilhas extratoras e armadilhas atrativas. A seguir, serão citadas as mais frequentemente utilizadas em levantamentos gerais de entomofauna. Descrições detalhadas das diversas armadilhas, inclusive os modelos para sua confecção, são encontrados em Almeida *et al.* (1998), Merrit & Cummins (1996) e Oliveira & Pes (2014).

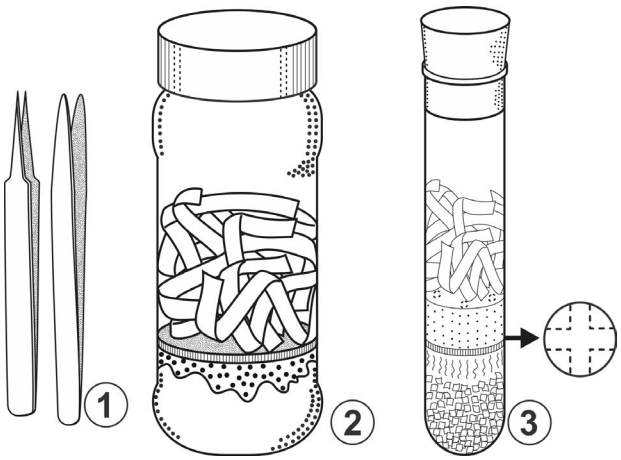
A maneira mais simples de se coletar insetos é manualmente, utilizando as mãos, sem qualquer equipamento. Esse método, entretanto, apenas é eficiente para espécies com pouca mobilidade e inofensivas. Para espécies que mordem, ferroam ou liberam substâncias cáusticas a coleta manual deve ser feita utilizando equipamentos apropriados, como pinça, rede entomológica e frascos letais, de modo a evitar ferimentos e alguma reação alérgica. No entanto, para que se obtenha maior diversidade, outros equipamentos mais sofisticados descritos a seguir podem ser utilizados, sempre em função dos objetivos inicialmente traçados.

Equipamentos de coleta. A maior parte do equipamento descrito abaixo pode ser adquirida em empresas especializadas em pesquisa biológica. No Brasil, esse comércio é quase inexistente, mas na América do Norte e na Europa, é bastante difundido. O preço desse material, em especial com as taxas de importação, pode ser elevado. Para minimizar o custo, alguns equipamentos podem ser confeccionados pelo próprio coletor, com auxílio de serviços externos. O valor da preparação de cada item pode chegar à metade ou mesmo a um terço do material importado. Apenas alguns itens são mais difíceis de ser confeccionados e devem ser adquiridos.

Equipamentos e métodos para coletas ativas

a) Pinças e pincéis. Como os insetos geralmente possuem corpo frágil, seu manuseio durante as etapas de coleta, transporte e montagem deve ser feito com o uso de pinças finas e leves, como as utilizadas por relojoeiros (Fig. 7.1). As pinças com mola frouxa e ponta arredondada são apropriadas para borboletas e formas imaturas. Pinças longas devem ser utilizadas para insetos agressivos e venenosos. No caso de insetos muito pequenos e frágeis, o manuseio deve ser feito com uso de pincéis pequenos, número 1 ou 2, umedecidos em álcool.

b) Frascos com álcool. Os frascos com conservantes são utilizados para a coleta de formas imaturas e de adultos de corpo mole. O álcool etílico (ou etanol) em concentração entre 70% e 80% é o líquido mais frequentemente utilizado para matar os insetos coletados e ainda atua como meio permanente de conservação (ver item 3). Concentrações maiores às vezes desidratam demais os espécimes, mas a concentração acima de 90% é recomendada para sequenciamento de DNA. O álcool que deve ser usado é o comercial 92,8º. Para a preparação do álcool nas concentrações precisas de 70% ou 80%, é necessário o uso de alcoômetro. Na falta desse aparelho, uma regra simples de diluição é 3 partes de álcool comercial para uma parte de água. Para o álcool comum (92,8º INPM), isso resulta em 71% em volume. No campo, sem alcoômetro ou proveta, esse é o modo mais prático. Para alguns grupos de insetos, como os com asas membranosas delicadas, deve-se utilizar o álcool comercial puro para que as asas não se dobrem e para que as partes moles do corpo não enruguem. O álcool em qualquer concentração pode causar a mudança de coloração em insetos com coloridos vistosos. Nunca se deve esquecer de incluir em cada frasco a etiqueta de procedência, descrita mais adiante.



Figuras 7.1-3. Equipamentos para coleta. **1**, pinças de ponta fina para coleta e montagem de insetos; **2, 3**, frascos letais para coletas entomológicas.

c) Frascos letais. Logo após a coleta, os insetos devem ser mortos em frascos letais com substâncias tóxicas de diferentes graus de eficiência. Devem ser preferencialmente de boca larga, com tampa de boa vedação e resistentes. É recomendado que se leve frascos de vários tamanhos para as coletas desde pequenos, com cerca de 2,5 cm de diâmetro e 10 a 15 cm de altura, a outros maiores. O frasco letal mais simples e frequentemente utilizado é confeccionado com um recipiente contendo algodão no fundo, embebido com acetato de etila (Fig. 7.2), coberto por uma rodela de papelão ajustada à parede interna do frasco. No papelão, são feitos recortes nas bordas laterais que permitem a passagem dos gases do acetato de etila para a parte superior do frasco. Outra opção é substituir o papelão, cobrindo o algodão com uma camada de gesso com cerca de 1,5 cm de espessura, preparada com pó de gesso misturado à água. Quando o gesso estiver quase seco, deve ser perfurado com um prego ou estilete, para que o acetato atinja o algodão e, ao mesmo tempo, também permita que o gás do acetato de etila passe para a porção superior do frasco, matando os insetos. Tiras de papel absorvente devem ser adicionadas no frasco letal para absorver o excesso de umidade, diminuir o contato entre os exemplares e evitar a quebra dos insetos. Além do acetato de etila, outros líquidos tóxicos podem ser utilizados, como éter, clorofórmio ou tetracloreto de carbono.

Para utilização de um veneno mais potente, pode-se optar pelo cianeto. É indispensável salientar, no entanto, que o cianeto é extremamente tóxico e cumulativo no organismo, de modo que o cuidado com o seu manuseio deve ser redobrado. Há relatos de acidentes fatais por ingestão. Para a preparação do frasco letal com o cianeto, faz-se necessária a preparação de um frasco especial (Fig. 7.3). Nesse frasco, coloca-se uma camada de cerca de 2 cm de cristais de cianeto de cálcio, de sódio ou de potássio e, sobre esta, uma fina camada de serragem, separada de uma camada de gesso por uma rodela de papelão (Steyskal *et al.* 1986). A preparação do gesso é semelhante à descrita para o frasco com acetato de etila. A porção inferior do frasco deve ser protegida externamente com esparadrapo ou fita adesiva espessa para evitar que, em caso de quebra, o veneno se espalhe.

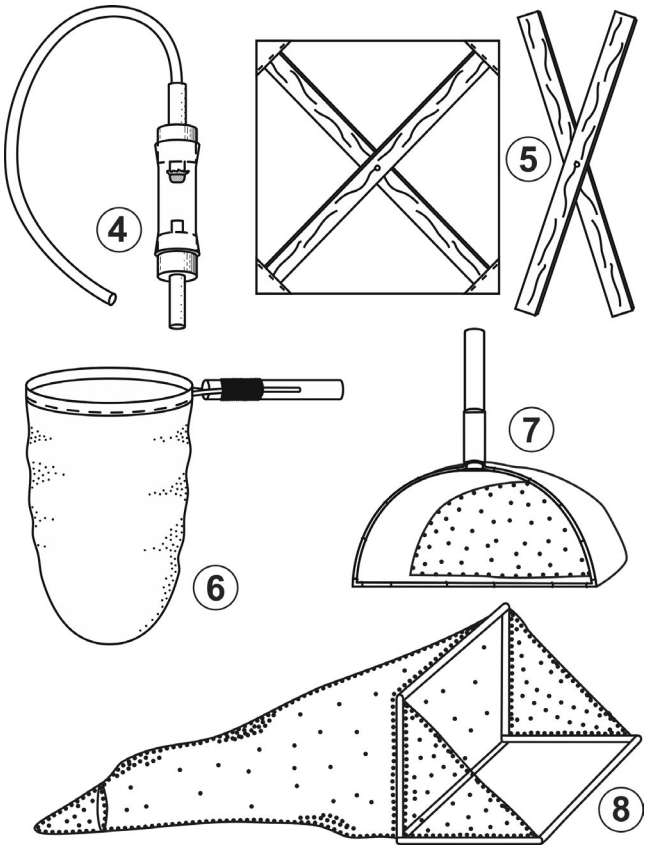
As principais vantagens do frasco letal com cianeto são: (a) ação prolongada, não sendo necessária reposição de veneno (sua ação enfraquece com o tempo, principalmente com alta umidade); (b) morte mais rápida dos insetos (os besouros são muito resistentes e não morrem rapidamente); (c) os insetos não são colocados em contato direto com o veneno; (d) pouca mudança da coloração original (insetos de coloridos vistosos com frequência mudam muito de cor com outras substâncias). O principal inconveniente do uso do cianeto é o fato de ser uma substância química extremamente tóxica, além de endurecer os insetos depois de algum tempo. Sua compra tem que ser autorizada pelo exército, o que é bastante inconveniente. Os cuidados necessários com a preparação do frasco letal devem começar com o manuseio do cianeto. Sempre devem ser utilizadas luvas, pinça e, de preferência máscara, mantendo o produto tão afastado do rosto quanto possível. Qualquer resíduo do cianeto em pinças deve ser removido cuidadosamente e as luvas devem ser imediatamente descartadas como material hospitalar, devido à longa atividade de sua ação tóxica. Ainda como medida de segurança, o frasco deve ser identificado com uma etiqueta escrita "Veneno" com letras grandes ou o símbolo para a presença de substâncias altamente tóxicas.

De maneira geral, há alguns cuidados a serem tomados durante o manuseio de quaisquer frascos letais e do material coletado: não deixá-los expostos ao sol, pois as substâncias químicas volatilizam-se rapidamente e perdem seu efeito; separar os espécimes mais frágeis, normalmente os menores, ainda no campo, para que não se danifiquem; evitar o acúmulo de insetos em um mesmo frasco; não deixar os exemplares por muito tempo dentro do frasco com cianeto, pois estes tendem a endurecer mais rapidamente; insetos com asas frágeis, como borboletas e libélulas, além das formas imaturas, não devem ser colocados em frascos letais; nunca aspirar o ar no interior do frasco letal para tentar reconhecer a substância mortífera.

Os frascos letais podem ser transportados de maneira segura utilizando-se um cinturão com encaixes de diversos tamanhos. Coletes especiais com vários bolsos também são apropriados para essa finalidade.

d) Aspirador. Alguns insetos podem ser coletados com mais facilidade com o auxílio de um aspirador. Os aspiradores mais simples consistem de um tubo plástico transparente semiflexível com as extremidades fechadas com rolhas de borracha (Fig. 7.4). Através de uma das rolhas, insere-se um tubo curto de plástico rígido. Na outra extremidade do tubo transparente, também no centro da rolha, deve ser introduzido outro tubo de plástico rígido com o mesmo comprimento do anterior. Acoplado a este, conecta-se um tubo de plástico flexível ou de borracha, bem mais longo, por onde serão aspirados os insetos. A extremidade interna do tubo rígido, dentro do tubo maior, deve ser revestida com filó, para que, após passarem para o espaço interno do aspirador, não sejam ingeridos pelo coletor. Os insetos capturados devem ser transferidos rapidamente para o frasco letal, evitando o acúmulo e consequente quebra dos indivíduos. Hoje existem aspiradores que funcionam a pilha para evitar que as pessoas inalem microorganismos patogênicos.

e) Guarda-chuva entomológico. É especialmente utilizado para a coleta de pequenos insetos, ápteros ou alados com pouca mobilidade, que pousam em arbustos. É confeccionado com morim branco e reforços triangulares em cada um dos cantos para encaixe de duas hastes de madeira intercruzadas (Fig.



Figuras 7.4-8. Equipamentos para coleta. **4**, aspirador bucal; **5**, guarda-chuva entomológico com travessa de madeira em X; **6-8**, redes entomológicas: **6**, puçá; **7**, rapiché; **8**, *Surber*.

7.5). Uma vara de madeira é utilizada para bater nos arbustos, fazendo com que os insetos caiam sobre o guarda-chuva, onde são capturados mais facilmente com o uso de um copo coletor, pincel, pinça ou aspirador.

f) Rede entomológica (puçá, rapiché) e peneira. Redes entomológicas, também chamadas de puçás, são usadas principalmente para coletar insetos durante o voo. São constituídas por um aro de arame resistente de dimensões variáveis e por um saco de tela fina de náilon ou filó, com borda reforçada, por onde é passado o aro de arame (Fig. 7.6). A profundidade do saco deve ser de no mínimo duas vezes a dimensão do aro.

A rede entomológica utilizada para a coleta de borboletas e libélulas pode ter como adaptação um cabo longo e de preferência com partes que possam ser telescopadas. Borboletas e mariposas de corpos delgados devem ser mortas ainda dentro da rede apertando-se o tórax lateralmente, com os dedos indicador e polegar, à altura do segundo par de pernas. Se colocadas em frasco letal, as asas podem quebrar e haver perda das escamas. Borboletas e mariposas de corpos robustos devem ser mortas ainda dentro da rede com a injeção de pequena quantidade de amoníaco no tórax.

A rede entomológica de varredura utiliza a mesma estrutura, substituindo-se o tecido fino por um mais resistente, como o morim, que suporte as perfurações causadas por galhos e espinhos de plantas. A rede de varredura é usada para coletar diretamente na vegetação rasteira e arbustos. Todo o material coletado, insetos e partes de plantas, pode ser recolhido em sacos plásticos contendo um chumaço de algodão embebido em acetato de etila. A separação dos insetos pode ser feita depois no laboratório, sob microscópio estereoscópico.

A rede entomológica para coleta aquática, também chamada de rapiché, é eficiente em cursos d'água rasos e com diferentes tipos de substratos. É utilizada especialmente para formas imaturas que vivem em ambientes aquáticos, como mosquitos, libélulas, efemerópteros etc, além de algumas formas adultas (percevejos e besouros). A abertura da rede pode ser quadrada ou com o formato de um "D" (Lehmkuhl 1979; Merrit & Cummins 1996) (Fig. 7.7). Seu uso é semelhante ao de uma rede entomológica em meio aéreo, mas é de tamanho menor e deve ser confeccionada com tecido resistente, de náilon, que permita a passagem da água. Para a coleta, é realizada uma varredura no substrato no sentido contra a corrente e esses formatos evitam a perda de amostra por baixo da rede (Oliveira & Pes 2014).

O amostrador de *Surber* também é bastante comum nos estudos de insetos aquáticos e consiste em um sistema similar ao rapiché, porém, com uma área demarcada à frente da rede onde o substrato é coletado (Fig. 7.8). Permite a padronização da área coletada e por isso é considerado um amostrador quantitativo (Brandimarte *et al.* 2004), sendo bastante utilizado em estudos de ecologia.

Peneiras com diferentes tamanhos de malhas e diâmetros, de náilon ou metal, são também utilizados em buscas qualitativas. Além das peneiras, são usadas também redes do tipo *Brundin*, que consiste em uma rede em cone, com malha muito fina, eficiente para a coleta de insetos muito pequenos como larvas de Simuliidae e Chironomidae (Ordem Diptera).

g) Armadilhas luminosas. Fontes artificiais de luz são um atrativo para diversos grupos noturnos de insetos alados. É difícil saber se as fontes artificiais de luz confundem ou auxiliam os insetos, mas com certeza são eficientes para coletar vários grupos. A melhor época para instalação dessas armadilhas é durante a lua nova, com noites mais escuras.

Há vários tipos de armadilhas e, dependendo do modelo utilizado, podem ser incluídas na categoria de coletas ativas ou das passivas. O método ativo é quando se utiliza uma fonte luminosa próxima a um tecido branco ("lençol") esticado entre dois suportes ou uma parede branca como superfície de coleta. O coletor permanece ao lado da superfície iluminada, capturando o grupo de seu interesse e de acordo com uma programação estabelecida, às vezes coletando durante toda noite. Essas coletas tendem a ser mais seletivas, já que os insetos que pousam na superfície clara são capturados manualmente e mortos em frasco letal ou com aplicação de amoníaco. Isso permite uma coleta cuidadosa, sem danos a partes muito delicadas dos insetos. Mariposas são um dos grupos mais abundantes nesse tipo de coleta. Especial atenção deve ser dada para insetos diminutos, como estrepsípteros, que muitas vezes passam despercebidos. Por isso, é importante fazer uma alça na parte inferior do tecido para coletar uma amostra significativa do material que, de outra maneira, iriam para o chão. As lâmpadas podem ser ligadas a pilhas, baterias ou mesmo a um gerador de energia.

Métodos passivos envolvem o uso de armadilhas luminosas de diferentes modelos. O mais utilizado é o modelo "Pennsylvania" (Frost 1957), que consiste em uma lâmpada de luz branca

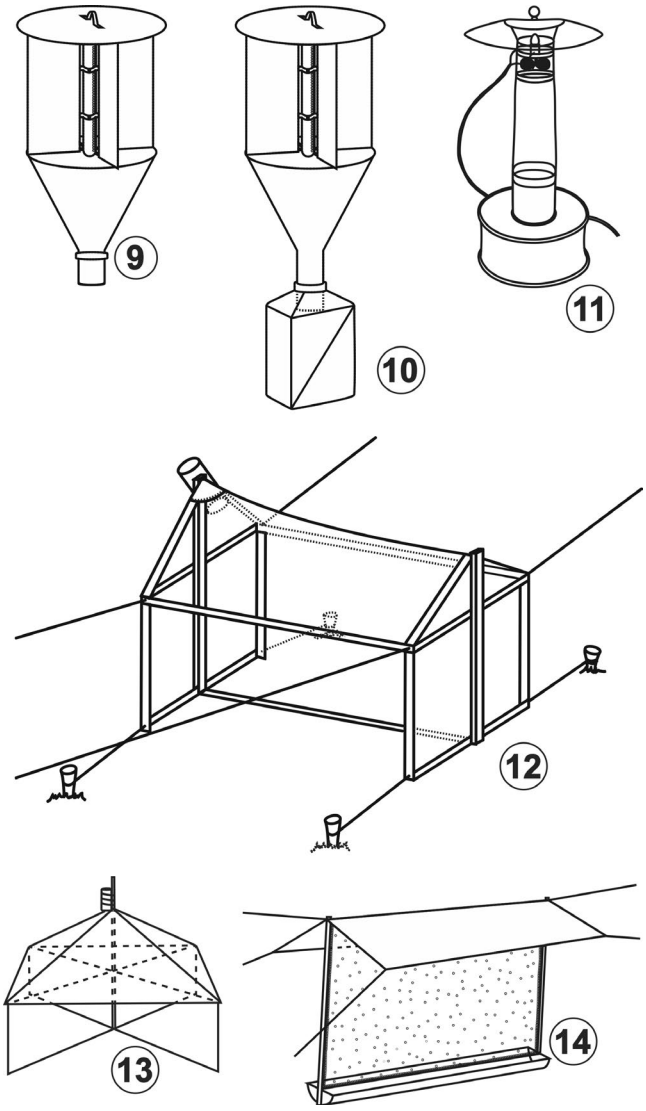
ou ultravioleta, aletas reflexivas de acrílico dispostas em cruz, e um funil acoplado a um tubo inserido em um recipiente com álcool (Fig. 7.9). O inseto atraído pela luz choca-se com as aletas e cai no recipiente com álcool na parte inferior. É um método de coleta passiva em que o recipiente deve ser substituído diariamente e não há a necessidade de o coletor permanecer ao lado da armadilha. É importante que a amostra não seja exposta a altas temperaturas e muita claridade. Uma versão colabável dessa armadilha, confeccionada com material mais leve com o intuito de facilitar o transporte e a instalação vem sendo frequentemente usada por entomólogos em diversas instituições de pesquisa no Brasil (Jorge Nessimian, inf. pess.). Atualmente a armadilha é comercializada por empresas de material de coleta.

Similar ao modelo "Pennsylvania", o modelo "Luiz de Queiroz" (Silveira Neto & Silveira 1969) utiliza um saco de tela ou filó no lugar do recipiente com álcool (Fig. 7.10). Os insetos coletados pela armadilha permanecem vivos e podem ser mortos posteriormente da maneira mais adequada para a montagem a seco. Convém colocar pedaços de papel amassado, resistente à água e umidade, dentro do saco de tela com o intuito de servir de substrato para os exemplares coletados, até que sejam retirados.

A armadilha do modelo CDC (*Centers for Disease Control and Prevention*) (Sudia & Chamberlain 1962) foi desenvolvida para a captura de mosquitos para o isolamento de arbovírus. Atualmente consiste em uma fonte de luz, um pequeno ventilador, uma cobertura para proteção contra chuva, saco coletor de tecido e um copo coletor (Fig. 7.11). Os mosquitos são atraídos pela luz e sugados pelo ventilador para dentro do saco coletor. É indicada para a captura de dípteros das famílias Ceratopogonidae, Psychodidae e Culicidae vivos. Outras versões de armadilhas luminosas podem ser preparadas utilizando um balde suspenso com uma lâmpada, abrigado da chuva para evitar que o balde transborde; ou utilizando uma lâmpada sobre uma grade ou tela de malha grossa (2 cm) sobre uma bandeja com álcool etílico (Calor & Mariano 2012). Em todas essas armadilhas para a coleta passiva as lâmpadas podem ser ligadas à pilhas ou baterias, e com mecanismos adaptados para acender as armadilhas em horas determinadas. Mais detalhes sobre a utilização dessas armadilhas podem ser encontrados em Oliveira & Pes (2014).

h) Termonebulizador. É empregado geralmente para coleta em grandes árvores para que se possa capturar os insetos que habitam as copas ("canopy fogging"). Os produtos mais usados no aparelho termonebulizador que produzirá a nebulização são os piretroides sintéticos. Os termonebulizadores produzem uma névoa densa, visando saturar o ambiente com microgotículas do produto aplicado que, devido ao seu peso reduzido, ficam em suspensão no ambiente, sendo capazes de se deslocar em todos os espaços da copa da árvore, conforme as correntes de ar, entrando assim em contato com os insetos. O inseticida piretroide utilizado é diluído em óleo diesel a concentrações adequadas para atingir objetivos específicos. Esta mistura de diesel+inseticida é queimada a altas temperaturas no termonebulizador e liberada no ambiente na forma de névoa. O inseticida derruba os insetos, que são recolhidos em estruturas em cone ou em coberturas plásticas colocadas no solo.

i) Outras ferramentas. Para algumas coletas, são necessárias ferramentas e equipamentos específicos, como picaretas, machados,



Figuras 7.9-14. Armadilhas. **9-11**, armadilhas luminosas: **9**, modelo "Pennsylvania"; **10**, modelo "Luiz de Queiroz"; **11**, modelo "CDC"; **12-15**, armadilhas de interceptação em meio aéreo: **12**, armadilha Malaise; **13**, armadilha suspensa; **14**, armadilha tipo janela.

pás de jardinagem, serrotes, facão (terçado), podadores etc. Para quebrar um cupinzeiro de *Cornitermes cumulans* (Kollar), por exemplo, é necessário uma boa picareta.

Equipamentos e métodos para coletas passivas. As coletas passivas utilizam armadilhas que podem permanecer montadas no campo pelo tempo determinado pelo coletor, por algumas horas ou durante meses, permitindo a coleta de uma grande variedade de insetos, recolhidos a intervalos programados.

a) Armadilhas interceptadoras de voo. Alguns grupos de insetos são bons voadores e deslocam-se ativamente em seus ambientes naturais. Entre eles, os mais frequentes são os dípteros e himenópteros, que buscam fontes de recursos voando constantemente no ambiente. Muitos grupos cujas formas jovens vivem no folhiço emergem e deslocam-se voando próximos ao solo. Essa característica permite o desenvolvimento de uma estratégia particular de coleta, com a instalação de armadilhas que interceptam o voo desses insetos, por conterem uma barreira contra a qual eles colidem.

a1. Armadilha Malaise. Foi desenvolvida pelo entomólogo sueco René Malaise e modificada por Townes (1972) (Fig. 7.12) e outros que propuseram adaptações e modificações para torná-la mais eficiente. Esse modelo é constituído por uma tenda de tela de náilon sustentada por estacas de madeira, com uma barreira central também em náilon. Os insetos ao serem interceptados pela barreira tendem a subir, na tentativa de sobrepor a barreira ou ainda ao se chocarem, caem ao solo, subindo em seguida. Os insetos são capturados no ponto mais alto da tenda, com um recipiente fixo contendo álcool a 70% ou em maior concentração, pois o fluido do corpo dos insetos irá diluir o álcool com o aumento do número de exemplares presentes no frasco coletor. Outra opção é utilizar etileno glicol 10% que é pouco volátil ou fitas impregnadas com piretroide para coleta a seco.

A cor da armadilha é um fator importante que interfere na captura. Townes (1972) utilizava a parte inferior da barreira central preta, para que a captura fosse mais eficiente, dificultando a percepção da barreira pelos insetos.

As armadilhas Malaise devem ser instaladas preferencialmente em clareiras, ao longo de trilhas, em caminhos abandonados, sobre ou perto de pequenos rios, que são caminhos naturais utilizados por insetos que voam ativamente. Deve-se ainda observar que a parte da frente da armadilha seja orientada para a região que permanece a maior parte do ano ensolarada. Na região sul do Brasil, por exemplo, a orientação deve ser para o norte e na região norte a orientação deve ser leste ou oeste.

a2. Armadilha suspensa (Fig. 7.13). É uma modificação da armadilha Malaise desenvolvida para capturar a fauna de insetos da copa das árvores, que constitui uma fauna consideravelmente diferente daquela que voa junto ao solo. Tem a forma de uma pirâmide com cerca de 1,8 m^2 de base, um cone de captura, um septo inferior que pode ser de diferentes cores e um frasco coletor no topo (Rafael & Gorayeb 1982). São utilizadas para captura dos insetos voadores diurnos e são instaladas a diferentes alturas, desde 1 m até o nível das copas mais altas (entre 30 e 50 metros de altura), sempre utilizando um galho alto como suporte ou uso de torres, se disponíveis.

a3. Armadilha tipo janela (Fig. 7.14)**.** É uma armadilha para interceptação de voo que captura insetos que caem ao encontrar um obstáculo. Consiste em um septo, o mais transparente possível, de vidro ou acrílico, de folha de acetato ou tela de malha fina, esticada de preferência transversalmente a uma trilha, sobre riacho ou qualquer outro tipo de hábitat. Na parte inferior do septo, coloca-se uma calha (do tipo para coleta de água de chuva) ou várias bandejas plásticas ou de alumínio que funcionem como frasco coletor. Nesses recipientes, deve haver algum líquido fixador, como o etileno glicol a 10%. Os insetos chocam- se com o obstáculo transparente ou camuflado no ambiente e caem no recipiente coletor colocado abaixo. É um tipo de armadilha muito eficiente para besouros, em particular histerídeos, escarabeídeos e outros.

b) Armadilha interceptadora de deslocamento terrestre (ambulatoriais ou rastejantes). De modo geral, os insetos que não voam locomovem-se sobre o substrato em alguma fase do ciclo de vida. Muitos são denominados "fauna de solo". Entre eles, estão os colêmbolos, proturos, dipluros, formigas e imaturos de diferentes grupos. Geralmente são insetos ápteros que buscam fontes de recursos caminhando ou rastejando em seus ambientes naturais. Essa característica permite o desenvolvimento de uma estratégia particular de coleta, com a instalação de armadilhas que interceptam seus deslocamentos.

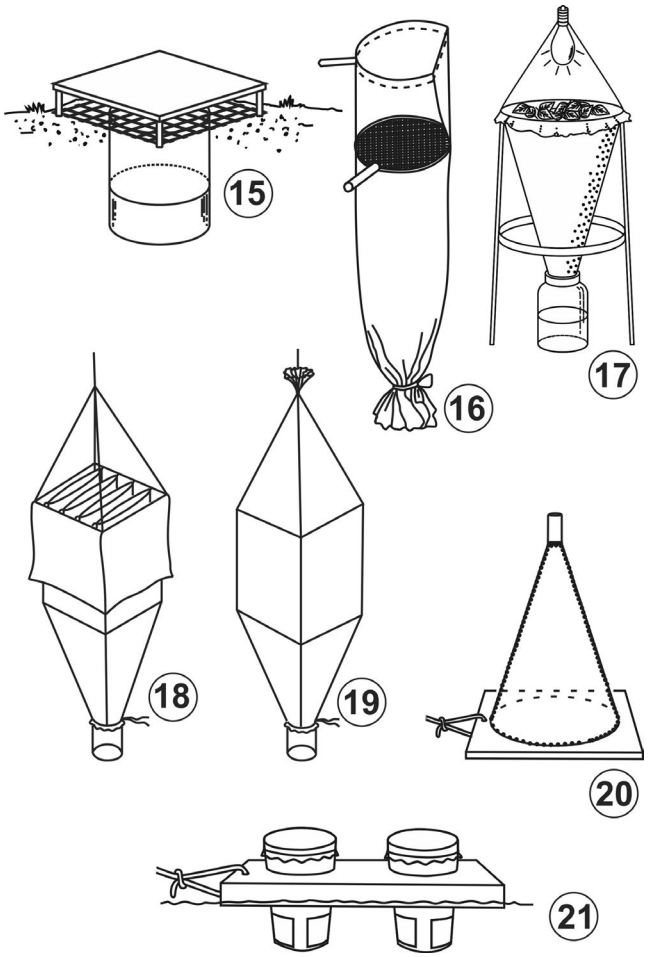
b1. Armadilha tipo alçapão ou de queda ("*pitfall*"). É constituída por um recipiente de boca larga enterrado no solo de maneira que a abertura fique ao nível da superfície (Fig. 7.15). O recipiente deve conter cerca de um terço do volume do frasco com água e algumas gotas de detergente, que quebram a tensão superficial do líquido. Sobre as bordas da armadilha, devem ser colocados suportes para apoio de um protetor que evita o acúmulo de água da chuva no seu interior (Steyskal *et al*. 1986). Esse tipo de armadilha captura uma variedade de formas imaturas, como larvas de besouros e de dípteros e, também adultos de insetos sem asas, além de outros artrópodes, como ácaros, aranhas, sínfilos e diplópodes, entre outros. Dentre as técnicas empregadas para que se obtenha um melhor resultado, deve-se ter o cuidado de utilizar sobre a armadilha uma tela de malha grossa (cerca de 3 cm), para que não haja interferência de animais de maior porte. Sua eficiência pode ser aumentada com a utilização de iscas, como peixe, carne e frutas fermentadas, que podem ser envoltas em tecido fino, presas por barbante à tela.

b2. Equipamentos e métodos extratores. Os extratores envolvem uma parte ativa de coleta e, às vezes, uma parte passiva. Muitos insetos vivem dentro de um substrato especial, como solo, folhiço no solo ou folhiço suspenso. Muitos possuem deslocamento limitado e não são capturados em armadilhas de interceptação de deslocamento, de modo que precisam ser extraídos. Essa característica permite o desenvolvimento de uma estratégia particular de coleta, com amostras de diferentes ambientes e o uso de extratores que forcem a saída da fauna de dentro do substrato.

A eficiência dos extratores pode ser otimizada com o uso de "peneiras de serapilheira" (Fig. 7.16), que concentra os macroinvertebrados e as menores partículas do folhiço. Consiste em um saco longo em que sua porção superior possui dois anéis circulares, cada um com um pequeno cabo, posicionados a cerca de 90 graus um em relação ao outro. Os anéis devem distar 30 cm entre si. No segundo anel, fica uma tela ou peneira de cerca de 5 a 6 mm. A tela retém o excesso de matéria orgânica e permite a passagem de fragmentos do solo e do folhiço particulado com os insetos para o fundo do saco. Seu fundo pode ser aberto e amarrável, o que permite a retirada da amostra.

Amostras do folhiço ou de solo coletadas no campo podem ser levadas ao laboratório em sacos de pano, que evitam a perda de umidade e permitem a troca de gases na amostra (sacos plásticos nunca devem ser usados, pois não permitem a troca de gases e o acúmulo de CO_2 mata os organismos na amostra e impede a extração).

a) Funil de Berlese. É constituído por um cone de metal ou outro material (funil), com o maior diâmetro voltado para cima, com uma tela de malha fina no fundo. Sobre o funil, há uma fonte de calor e, sob ele, um frasco coletor (Fig. 7.17). Amostras do folhiço ou de solo levadas ao laboratório em sacos de pano são colocadas sobre o assoalho do funil. Uma lâmpada



Figuras 7.15-21. Armadilhas. **15**, armadilha alçapão (pitfall); **16-17**, extratores de serrapilheira: **16**, peneira de serrapilheira; **17**, funil de Berlese; **18**, extrator Winkler com a bateria de sacos verticais exposta; **19**, extrator Winkler fechado**; 20-21**, armadilhas de emergência: **20**, flutuante sobre a água; **21**, copos de criação.

posicionada sobre o material provoca seu aquecimento e dessecação, fazendo com que os insetos fujam do calor e da perda de umidade, passando através da tela e caindo no recipiente coletor com álcool. Deve-se ter o cuidado para que a amostra não seque rápido demais, evitando que os insetos de movimento lento e corpo frágil se desidratem e morram antes de cair no frasco coletor. Para isso, é recomendado usar uma fonte de luz fraca, de 25 ou 40 watts.

b) Funil de Berlese-Tullgreen. É uma modificação do Funil de Berlese, em que, na abertura maior do funil, é encaixado outro que serve para direcionar o calor e a luz para o folhiço (Almeida *et.al.* 1998). Esse método também não é específico para a captura de um grupo especial de artrópodes, podendo coletar uma grande variedade de animais.

c) Funil ou extrator de Kempson. A amostra é colocada em uma bateria de recipientes vazados com uma grade na parte inferior, a qual fica voltada para um recipiente coletor contendo uma solução de ácido pícrico, sendo que estes recipientes ficam imersos em água fria. Na parte superior do extrator, lâmpadas de luz infravermelha fornecem a fonte de calor necessária para que o gradiente se estabeleça. As partes inferior e superior ficam isoladas por uma lâmina de alumínio, para que haja diferença de temperatura entre as partes. O tempo de extração médio é de 8 dias. É um método mais eficiente do que o funil de Berlese, porque o aquecimento é mais lento e o ambiente mantém a umidade alta, de modo que praticamente todos os exemplares são extraídos. Porém, é mais dispendioso, já que o mecanismo é maior e utiliza lâmpadas de luz infravermelha, mais caras que as normais.

d) Extrator Winkler. A extração é similar ao descrito para o funil de Berlese e suas adaptações, mas não usa lâmpadas ou qualquer mecanismo para criar gradientes de temperatura, como descrito acima. A amostra é colocada em uma bateria de sacos de malha, pendurados verticalmente sobre o funil (Fig. 7.18), envolvidos em uma "caixa" de pano que evita a fuga de organismos alados (como besouros) e saltadores (como colêmbolos) e protege a amostra de predadores e detritívoros (Fig. 7.19). O extrator Winkler deve ser pendurado em ambientes secos ao abrigo do sol. Assim as amostras vão secando de maneira homogênea, aumentando a eficiência da extração. Esse processo leva aproximadamente 3 dias, dependendo das condições climáticas.

e) Flotação. Trata-se de um procedimento de separação de qualquer partícula sólida suspensa em um meio líquido (Tobin & Pitts 1999). É muito utilizado para separação de artrópodes, principalmente dípteros, coleópteros e outros insetos, das fezes acumuladas em granjas. Retira-se os insetos colocando-se pequenas quantidades de fezes em bandeja plástica branca contendo água. Geralmente as amostras de fezes são previamente colocadas no congelador por 24 horas, resultando na morte prévia dos artrópodes. A seguir, dilue-se as fezes na água, fazendo com que os insetos se separem e flutuem, podendo ser capturados e colocados em álcool ou outro fixador.

f) Armadilha de emergência e criação. São utilizadas para a captura de adultos de mosquitos e outros insetos aquáticos, principalmente Ephemeroptera logo após a emergência dos adultos. Essas armadilhas são colocadas sobre o hábitat dos insetos, acima da coluna d'água. Pode ser composta por um saco de pano, uma "tenda" ou um funil de malha fina que induz os insetos a entrarem em um cano de PVC, por meio dos quais eles caem em frascos com álcool. Essas armadilhas podem conter em sua base flutuadores para que possam ficar sobre a água, amarradas à margem (Fig. 7.20). Ephemeroptera são característicos por apresentar duas fases aladas, em que na primeira (subimago) a genitália masculina e as principais características de importância taxonômica dos adultos ainda não estão completamente formadas. As armadilhas de emergência permitem que a subimago faça a muda para a fase de imago antes de subir até o copo coletor.

No caso dos Ephemeroptera é ainda mais eficiente um método de criação que consiste em copos de plásticos acoplados a flutuadores amarrados à margem sobre a lâmina d'água. Esses copos precisam ser perfurados na base para permitir a entrada da água e são tampados no ápice por uma malha fina ou um filó (Fig. 7.21). De maneira geral as ninfas dessa ordem são muito sensíveis e não resistem a mudança brusca de temperatura e oxigenação do meio, ou a dessecação. O coletor precisa ativamente coletar ninfas maduras (em seu último ínstar ou perto do último ínstar ninfal) para colocá-las cuidadosamente dentro dos

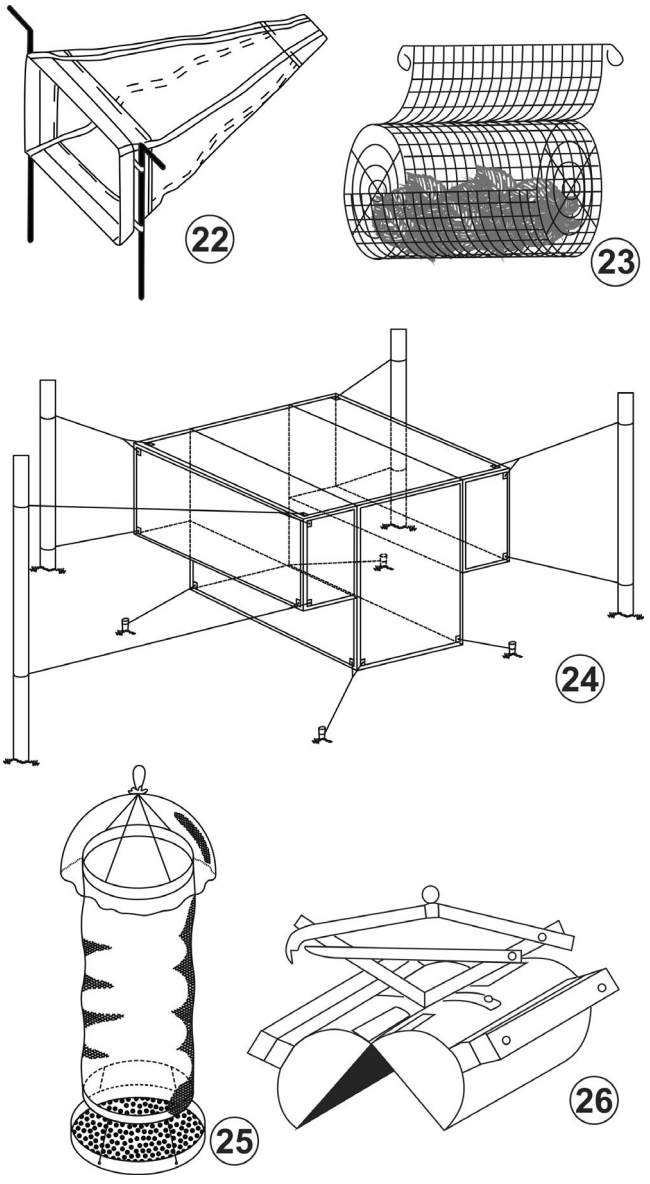
copos, com um pouco de substrato e um pedaço de madeira ou pedra que fique parcialmente fora da água. Assim, a subimago emergida tem um substrato para fazer a muda. O coletor deve deixar as ninfas por algumas horas (ou até o dia seguinte) para coletar o adulto, ou separar as subimagos emergidas em frascos individuais secos para que elas possam mudar sem o risco de se molhar, o que pode inviabilizar a muda.

g) Fotocoletor de solo. Armadilha utilizada denominada Fotoecletor por Adis (2002). É utilizada para amostrar artrópodes sobre a superfície do solo, do subsolo ou outros hábitats como troncos. Permite a realização de inventários e inferências sobre a estrutura de dominância, densidade de atividades e fenologia. Além disso, para grupos que utilizam o solo como local de reprodução ou desenvolvimento de partes do ciclo de vida, essa metodologia permite analisar os períodos de eclosão e abundância de emergência. Essas armadilhas são aparatos circulares de captura, com uma área basal de cerca de 1 m^2, cobertos por um tecido negro possuindo em seu ápice um recipiente coletor plástico e transparente. As paredes laterais são confeccionadas com metalão revestido internamente com areia fina, para facilitar a aderência dos organismos. A parte superior é feita com tecido negro, sustentado por hastes de metal, que também servem de suporte ao recipiente coletor localizado no ápice da armadilha, que tem formato cônico, como uma pirâmide. O tecido é fixado na parte superior por um anel metálico ajustado por dois parafusos. O recipiente coletor possui 12 cm de diâmetro e 9,5cm de altura, é exatamente ajustável aos suportes e de fácil remoção durante os monitoramentos. Os insetos com fototropismo positivo voam ou caminham em direção à luz, já que em seu interior prevalece a escuridão. Quando chegam ao recipiente, caem na solução aquosa de ácido pícrico ou álcool 70% (250 ml) utilizado como agente de conservação (Adis 2002).

Armadilhas interceptadoras de deslocamento por deriva (ambientes aquáticos). Deriva consiste em um evento de dispersão comum em ambientes aquáticos lóticos, em que os organismos se soltam do substrato (voluntária ou involuntariamente) e assim são levados pela corrente. Uma maneira de amostrar esses organismos de forma quantitativa é utilizar redes de deriva submersas, dispostas em linha transversal ao corpo d'água. As redes de deriva possuem abertura quadrada, com hastes para a fixação no substrato, a malha é fina, forma um cone e termina em um copo coletor (Fig. 7.22). A eficiência desse tipo de amostragem pode ser aumentada com a quantidade de redes postas em pontos diferentes do corpo d'água. Um método de coleta qualitativa usando essas redes, ou redes similares (como o *brundin*), consiste em o coletor posicionar-se em frente às redes dentro do corpo d'água e, usando o calçado apropriado, chutar, esfregar e rolar as pedras e o substrato com os pés para que os insetos se soltem e sejam levados pela corrente para as redes.

Armadilha de colonização. Possibilita o acompanhamento da colonização do substrato. Um exemplo desse tipo de armadilha em ambientes aquáticos são as armadilhas de colonização de folhiço que são constituídas por cestos confeccionados com tela contendo folhas ou cascalhos (Fig. 7.23). Os cestos são mantidos submersos por tempo determinado de acordo com o objetivo do estudo, permitindo assim a análise da fauna bentônica em diferentes estágios de sucessão ecológica (Nessimian & De Lima 1997) e estudos que visam compreender os processos de decomposição vegetal (Silveira *et al.* 2013). Outros materiais, como bandejas, placas e caixas podem também ser utilizados como "substratos artificiais" para a colonização. Essa técnica pode ser aplicada a estudos forenses usando carcaça de porco como substrato para acompanhar a sucessão da entomofauna em estudos sobre o processo de decomposição e sobre o intervalo *post mortem* (Almeida & Mise 2009).

Armadilhas atrativas, olfativas ou visuais. Em ambientes naturais, os insetos detectam as fontes de alimento por meio de receptores olfativos ou visualmente. Conhecendo um pouco da biologia dos insetos, é possível aumentar a eficiência das coletas utilizando substâncias ou cores específicas como iscas. Há vários tipos de armadilhas e diferentes tipos de iscas. Às vezes, é necessária uma combinação para uma coleta mais eficiente de determinado grupo.



Figuras 7.22-26. Armadilhas e amostradores. **22**, armadilha de interceptação de deriva; **23**, armadilha de colonização de folhiço; **24**, armadilha Shannon; **25**, armadilha para borboletas; **26**, draga.

a) Armadilha para moscas. Muitas espécies de moscas alimentam-se de bactérias fermentadoras que se desenvolvem em matéria vegetal ou animal em decomposição. As iscas normalmente utilizadas são material orgânico em decomposição. Para a coleta de moscas, utiliza-se a armadilha descrita por Ferreira (1978), que é constituída por um recipiente de metal com perfurações na borda inferior, onde é preso um prato contendo a isca. Na borda superior do recipiente, coloca-se um funil de tela de arame com a menor abertura para cima. Um saco plástico é colocado sobre o funil, preso por um elástico. A armadilha pode ser suspensa a pelo menos 20 cm do solo, à sombra, não encostada na folhagem, para que não haja invasão por ácaros e formigas. Os insetos atraídos pela isca entram pelas perfurações do recipiente e voam em direção à luz ficando presos no saco plástico.

O uso de frutos em decomposição atrai espécies de dípteros, como as drosófilas, bem como vespas, borboletas e besouros de várias famílias. O uso de carne, fígado ou peixe atrai especialmente dípteros das famílias Muscidae, Calliphoridae e Sarcophagidae. O uso de fezes exercerá atração sobre outros grupos de dípteros, como Sepsidae e Sarcophagidae.

b) Frasco coletor McPhail. Esta armadilha é muito semelhante à armadilha anterior para moscas e foi projetada especialmente para fazer o monitoramento de moscas-das-frutas. Pode ser confeccionado com embalagens plásticas descartáveis, como frascos de soro, garrafas de água mineral e outros recipientes. Para atração das moscas, utiliza-se um hidrolisado de proteína enzimático na concentração de 5% ou ainda, como alternativa, suco de uva, de pêssego, goiaba, manga e outros, além de vinagre de vinho.

c) Armadilha Shannon. Essa armadilha foi criada por Shannon (1939) originalmente para captura de insetos hematófagos, tendo sido modificada para outras finalidades. Originalmente consiste em uma tenda de tecido fino sustentada por estacas de madeira a 20 cm do solo (Fig. 7.24), contendo isca humana ou animal ou ainda uma fonte luminosa. Cavalos, bois ou outros animais domésticos são mantidos dentro dessa tenda para atrair borrachudos, mosquitos, mutucas e outros hematófagos. Os insetos localizam e alcançam o alimento e, em seguida, voam para cima, ficando presos, sendo coletados individualmente.

d) Bandeja colorida. Alguns grupos de insetos são atraídos por cores particulares. A partir do conhecimento do comportamento do grupo, é possível saber quais são as cores e a altura mais apropriadas para a captura de grupos específicos. São utilizadas bacias de metal ou plástico, pintadas internamente com as cores amarela, azul, branca, vermelha, verde ou preta, colocadas diretamente sobre o solo ou a diferentes alturas, contendo água com algumas gotas de detergente. Aqui também podem ser utilizados outros fixadores, à semelhança da Malaise. No caso de afídeos, a bacia de coloração amarela instalada a 1 m do solo é a que fornece melhores resultados (Borror *et al.* 1992).

A bandeja contendo álcool é denominada de armadilha etanólica, compreendendo um recipiente com etanol (o álcool etílico comercial tem 96º). É importante para o levantamento de insetos em reflorestamentos, atraindo principalmente Scolytinae (Coleoptera, Curculionidae).

e) Armadilha adesiva. É um tipo que utiliza cor como atrativo e é eficiente para o monitoramento de insetos em pomares. Geralmente são amarelas e devem ser distribuídas de maneira uniforme no local a ser estudado. Podem ser encontradas no mercado nacional, sendo o tamanho mais comum 12 x 7 cm. Devem ser colocadas preferencialmente na face norte das plantas a uma altura de 1,5 a 1,8 m do solo e são muito utilizadas na amostragem de cigarrinhas. A eficácia de sua duração é de cerca de um mês e têm a inconveniência de serem afetadas por chuva e poeira do campo. Além disso, podem sofrer influência na presença de brotações novas, as quais são mais atrativas às cigarrinhas do que sua coloração amarela.

f) Armadilha para borboletas. Essa armadilha é constituída de um saco tubular de voil ou filó, com a abertura superior fechada e a inferior lateral aberta. No fundo, fica acoplado um disco de plástico para receber a isca (Fig. 7.25). Como isca, podem ser utilizadas frutas fermentadas, especialmente banana amassada com caldo de cana. As borboletas, atraídas pela isca, entram pelo espaço inferior, tendendo a subir. Elas são coletadas depois manualmente (Maza Ramirez 1987).

Amostradores (trados e dragas). São utilizados com o intuito de amostrar espécies que vivem parcialmente ou completamente enterradas em substratos subaquáticos. São usados principalmente em substratos macios (como areia e argila) e com pouca quantidade de folhas, troncos e pedras. Os trados são cilindros que penetram e extraem uma coluna de substrato. A fauna coletada pode ser expressa em densidade, devido ao volume conhecido do cilindro. As dragas consistem em duas pás que se movem uma sobre a outra (Fig. 7.26). Essas pás submergem abertas e, ao atingir o fundo se fecham a partir da ativação de um mecanismo com o peso da própria draga, unindo-se uma contra a outra, recolhendo uma determinada quantidade de amostra do substrato. É indicado para coleta em águas profundas, pois permite que o material coletado chegue à superfície praticamente intacto. São eficazes como amostradores quantitativos (os dados podem ser expressos em densidade). Os diferentes modelos descritos de dragas variam em peso, volume de sedimento coletado, mecanismo de fechamento e profundidade do sedimento amostrado e para cada tipo de ambiente há um modelo mais adequado (Mudroch & MacKnight 1994).

Montagem e preservação

a) Preservação temporária. Há várias maneiras de manter os insetos em boas condições até que possam ser preparados adequadamente, pois frequentemente, após a coleta no campo, leva algum tempo para seu preparo e estocagem. O método a ser utilizado depende do tempo que os exemplares permanecerão estocados antes da montagem final.

b) Refrigeração. Insetos de tamanho médio a grande podem ser guardados em um refrigerador por vários dias, devidamente acondicionados em recipientes, e ainda permanecer em boas condições para serem montados em alfinetes entomológicos. O recipiente deve estar ligeiramente úmido, tomando-se cuidado para que não haja condensação de água. Para insetos pequenos, mesmo pequenas gotículas podem ser muito prejudiciais a suas

asas. Papel absorvente colocado entre os insetos e o fundo do recipiente auxilia na manutenção de baixa umidade.

c) Preservação temporária em via líquida. Insetos podem ser mantidos em álcool ou outros líquidos apropriados por vários anos. Para alguns grupos, como mosquitos culicídeos, borboletas e mariposas, não é recomendada a preservação em via líquida, pois são bastante frágeis, têm cerdas longas e escamas que são danificadas com esse tipo de preservação. Muitas vezes, a ausência dessas estruturas impede sua identificação.

Os himenópteros parasitoides podem ser preservados em álcool com concentração de 95%, prevenindo o dobramento das asas e o enrugamento das partes mais moles do corpo do inseto. Com a diluição do álcool, entretanto pode ocorrer o aparecimento de bactérias e deterioração do material.

d) Desidratação. Os insetos estocados em via líquida devem passar por um processo de desidratação antes de serem incorporados à coleção em via seca. A montagem direta de insetos que estavam em álcool 70% faz com que quase sempre fiquem enrugados, devido à presença de água, particularmente as asas. A exceção são os insetos que possuem exoesqueleto bastante esclerosado, como besouros e alguns percevejos, que podem ser montados imediatamente após a retirada do álcool. Para a desidratação, banha-se o inseto em uma sucessão de alcoois em concentrações crescentes, com duração de 10 minutos por banho (de 80% ao absoluto). Em alguns casos, como em dípteros, pode-se retirar o inseto do álcool 70%, colocando-o com as asas distendidas em uma placa de Petri contendo uma fina película de xilol. Após alguns minutos, tendo o xilol evaporado, segue-se o processo de montagem usual. O material não deve secar em ambiente aberto, pois as asas podem enrugar.

e) Preservação temporária em via seca. As mantas, envelopes e triângulos de papel são usados para levar o material do campo ao laboratório para posterior montagem. Embora seja preferível alfinetar insetos recém-coletados, os métodos de preservação a seco têm sido amplamente utilizados. Os envelopes (ou triângulos) de papel (Fig. 7.27) e mantas (Fig. 7.28) são mais adequados para lepidópteros, neurópteros, odonatas, alguns grupos de tricópteros e dípteros tipulídeos, que possuem asas e pernas grandes e frágeis. O papel utilizado para a confecção dos envelopes e das mantas pode ser o papel manteiga ou jornal. Este último, apesar de não ser transparente, tem a vantagem de ser absorvente e conservar por mais tempo os insetos, eliminando o excesso de gordura (Bland & Jaques 1978).

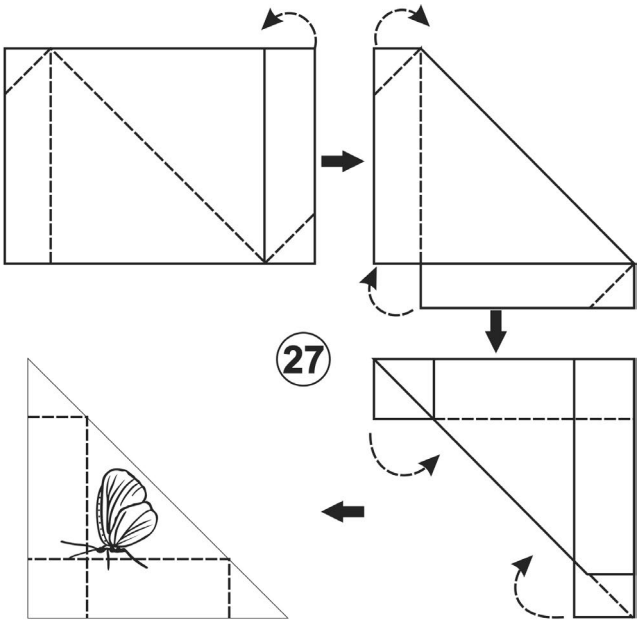
As mantas devem conter em seu interior uma camada fina de algodão bruto em forma de quadrado, em que são dispostos os insetos. Também podem ser utilizadas para esse fim caixas de CD, como descrito em Rafael *et al.* (2003).

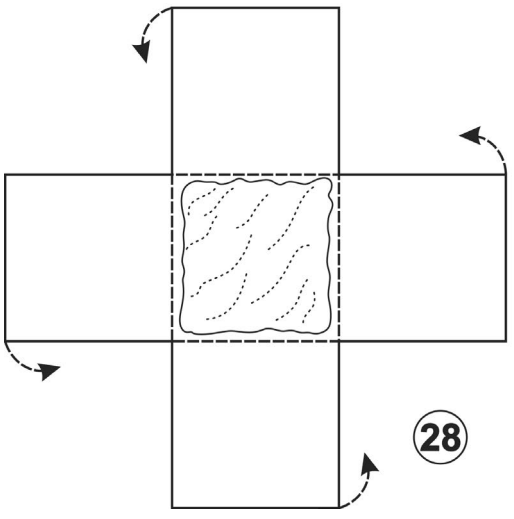
Nunca se deve esquecer de colocar uma etiqueta em cada envelope ou manta com insetos, com os dados de coleta contendo, pelo menos, localidade, data e nome do coletor, além de outros dados que forem julgados importantes. As etiquetas devem ser escritas, de preferência, a lápis ou a nanquim.

Caixas de papelão, madeira, plástico ou metal são usadas para estocar as mantas e envelopes com os insetos. Latas de metal são excelentes para esse tipo de armazenamento. Não se deve esquecer de adicionar naftalina moída para que os insetos se preservem por muitos anos.

Em qualquer dos meios de conservação temporária, as etiquetas de procedência são imprescindíveis, cujos dados são repassados para as etiquetas permanentes após a montagem do inseto. Envelopes às vezes são tratados como métodos permanentes. Identificam-se os insetos, que permanecem no envelope.

f) Hidratação - câmara úmida. Muitas vezes, o pouco tempo que os insetos permanecem em mantas ou envelopes é o suficiente para desidratá-los, tornando-os quebradiços. Por isso, antes da montagem, os insetos que serão alfinetados devem ser colocados em uma câmara úmida para reidratá-los, tornando-os maleáveis, de modo que possam ser alfinetados, e seus apêndices posicionados de forma correta, sem que se quebrem. Os que serão colados em dupla montagem não necessitam de reidratação.





Figuras 7.27-28. Armazenamento. **27**, envelopes ou triângulos de papel para armazenamento de insetos (sequência de dobras); **28**, manta entomológica.

Vários tipos de recipientes podem ser utilizados para a confecção de câmara úmida. Dá-se preferência àqueles baixos, com abertura larga e tampa que não permita a entrada de ar. O fundo do recipiente deve ser forrado com areia úmida. Algumas gotas de creosoto ou cristais de naftalina precisam ser adicionadas para que não haja a proliferação de fungos. Sobre a areia, pode ser colocado papel filtro ou papel absorvente e, sobre este, os insetos. O tempo necessário para que um inseto se torne hidratado e, consequentemente, flexível depende de seu tamanho, do tempo de estoque e da temperatura ambiente (Martins 1994). A hidratação pode variar de poucas horas a dias. Para acelerar esse processo, pode-se colocar próximo à câmara úmida uma lâmpada para aquecimento de todo o ambiente interno.

Preservação permanente em via seca. É importante que os insetos sejam corretamente preparados e montados. Sua preservação pode ser feita em via seca por centenas de anos nas coleções, desde que atendidas as condições físicas e químicas ideais. Além do mais, insetos montados adequadamente são manuseados e examinados sob lupa, com baixo risco de danos às partes do corpo.

Os exemplares secos são geralmente montados de duas formas: espetados diretamente com um alfinete entomológico ou em dupla montagem. Alguns insetos, como afídeos e colêmbolos, por serem de tamanho reduzido e frágeis, são montados de maneira especial, diretamente em lâminas.

a) Montagem em alfinete entomológico. Insetos com corpo muito esclerosado devem ser montados em alfinetes entomológicos de aço inoxidável, específicos para uso em coleções científicas, com determinado comprimento e flexibilidade, com cabeça recoberta por material apropriado. Possuem espessura variável, adequada aos diversos tamanhos de insetos (de 000, os mais finos, 00, 0 e de 1 a 7, os mais grossos).

Para insetos grandes, o alfinete é inserido verticalmente no lado direito do mesotórax, de modo que fique em um ângulo de 90º em relação ao eixo longitudinal do corpo, de maneira geral entre o primeiro e segundo par de pernas, tomando o cuidado necessário para que o alfinete não as danifique (Fig. 7.29).

Todos os exemplares devem ser posicionados a uma mesma altura, cerca de 1,0 cm abaixo da cabeça do alfinete. Isso é indispensável para que, ao segurar o alfinete, haja espaço para que as pontas dos dedos não toquem e quebrem o exemplar. Para facilitar essa tarefa, existem blocos especiais com perfurações de diferentes profundidades que facilitam tanto o ajuste do exemplar como de suas etiquetas (Fig. 7.30).

Muitas vezes, o inseto é colado diretamente no alfinete entomológico. No entanto, essa técnica só é recomendada para insetos muito pequenos. A cola deverá ser passada em toda a volta do alfinete, à altura desejada, para que o inseto não descole facilmente. Além disso, deve-se evitar o excesso de cola, que muitas vezes acaba cobrindo estruturas importantes do inseto utilizadas na identificação.

A montagem em alfinete é o método mais adequado, pois fica possível observar o inseto sob diferentes ângulos. A perfuração do corpo do inseto sempre traz algum dano às suas estruturas e a orientação geral é apenas minimizar os danos para que seja possível sua correta identificação.

Abaixo, seguem as recomendações específicas sobre como alfinetar apropriadamente espécies de diferentes grupos.

Blattaria (baratas) **e Orthoptera** – a perfuração deve ser feita na parte posterior do pronoto, logo à direita da linha mediana do corpo (Fig. 7.31).

Hemiptera – no escutelo, um pouco à direita da linha mediana (Fig. 7.32).

Coleoptera – no élitro direito, próximo à base (Fig. 7.33).

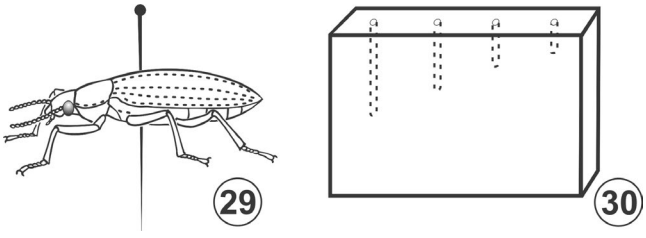
Lepidoptera – no mesotórax, entre a base das asas anteriores (Fig. 7.34).

Diptera e Hymenoptera – no mesotórax, entre a base das asas, à direita da linha mediana (Figs 7.35-36).

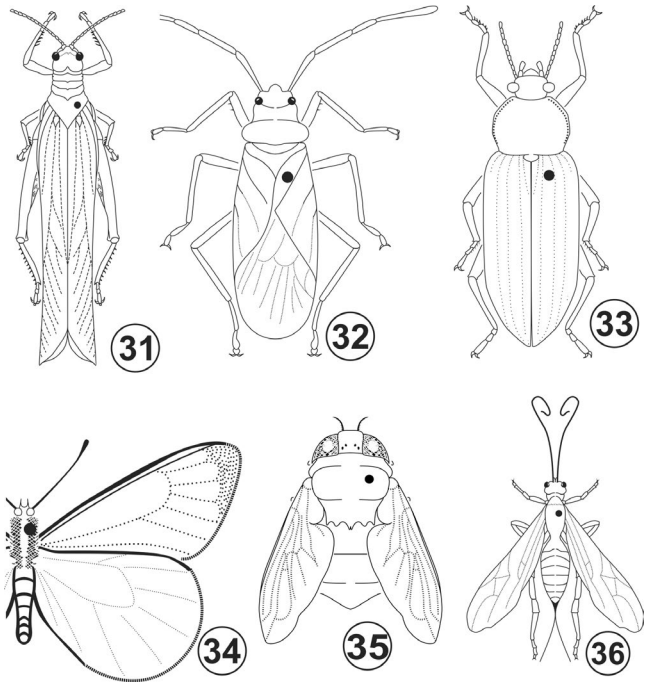
Logo após a alfinetagem, antes que os insetos sequem completamente, as antenas, asas e pernas devem ser arranjadas de forma que todos estes apêndices fiquem bem juntos ao corpo, evitando a quebra e a ocupação desnecessária de espaço nas coleções. Nesse processo, para muitos grupos são utilizadas placas de isopor cobertas com papel para fixação do exemplar e alfinetes que, cruzados, facilitarão a acomodação dos apêndices na posição adequada (Fig. 7.37). Em Lepidoptera, são utilizados esticadores ou tábuas de distensão (Fig. 7.38). As borboletas alfinetadas são colocadas em um sulco central da tábua e, com auxílio de tiras de papel e alfinetes, as asas são distendidas e presas às partes laterais. A margem posterior da asa anterior deve formar um ângulo de 90º com o corpo e a asa posterior, ligeiramente abaixo da asa anterior.

Quando houver necessidade do uso de cola para fixação de peças quebradas - o que ocorre com alguma frequência – ou durante o processo de dupla montagem, a cola deve ser à base de água. Esse tipo de cola pode ser facilmente dissolvido quando houver necessidade de observação de estruturas taxonômicas importantes que se tornaram pouco visíveis após a montagem do exemplar. Entretanto para borboletas, mariposas ou outros insetos com escamas ou cerdas, deve ser usada cola orgânica solvente. Esmalte de unha transparente também pode ser utilizado na montagem de pequenos insetos, para posteriormente serem removidos com acetona.

Pupários, presas ou partes de materiais atacados pelo inseto podem ser colados em pequeno triângulo de papel do tipo cartolina, alfinetado abaixo do exemplar. Outra alternativa para o armazenamento desse tipo de material pode ser o uso de cápsulas de gelatina, também espetadas junto ao espécime. Frequentemente, esses elementos adicionais, devidamente acondicionados, correspondem a dados biológicos importantes,



Figuras 7.29-30. Montagem. **29**, altura correta do inseto no alfinete entomológico; **30,** bloco com perfurações em diferentes alturas para ajuste do exemplar e das etiquetas em alfinetes entomológicos.



Figuras 7.31-36. Posição para inserção do alfinete em vários grupos de insetos. **31**, Orthoptera; **32**, Hemiptera; **33**, Coleoptera; **34**, Lepidoptera; **35**, Diptera; **36**, Hymenoptera.

que facilitam a identificação ou enriquecem o conhecimento da biologia da espécie.

b) Dupla montagem. Nessa técnica, o exemplar pequeno pode ser espetado com um microalfinete, que é aposto a um suporte de polietileno ou cortiça, o qual é montado em um alfinete entomológico (Fig. 7.39) ou ainda colando-o no ápice dobrado de um pequeno triângulo de papel resistente, cuja base é espetada por um alfinete número 2 ou 3 (Fig. 7.40). No caso de insetos de corpo muito alongado, a montagem é feita colando-se o inseto no ápice de dois triângulos (Fig. 7.41). Para a confecção de triângulos, há picotadores apropriados (Fig. 7.42) (Arnett & Jacques 1993).

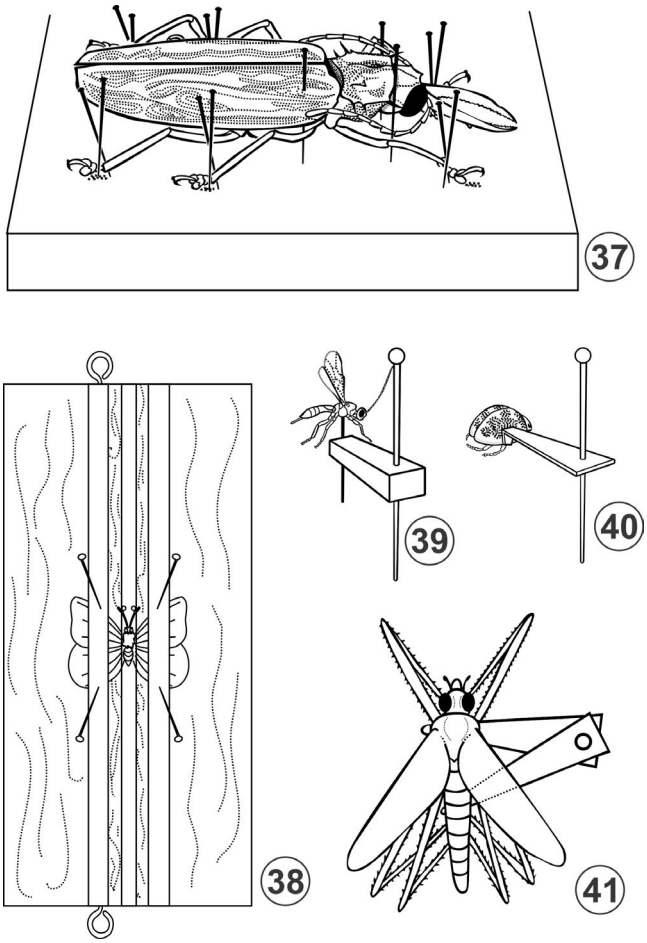
c) Montagem em lâminas. Vários grupos, como os pulgões (Hemiptera, Aphididae), colêmbolos, proturos, dipluros, zorápteros, pulgas, piolhos e tisanópteros, devem ser montados em lâmina para facilitar a identificação. Quase todos os estudos mais detalhados de morfologia ou sistemática envolvendo insetos pequenos exigem a montagem em lâmina para estudo em microscópio.

Muitas vezes os insetos de corpo mais escuro ou mais denso precisam ser clarificados antes de serem montados em lâmina. Para isso, diversas soluções podem ser utilizadas, sendo a mais comum o hidróxido de potássio (10%) ou a água oxigenada (30 volumes). Os exemplares podem ser fervidos nessas soluções para aumentar a velocidade do processo, no entanto o material pode ser danificado. O clareamento a frio é mais demorado, podendo durar de horas a dias. Após esse procedimento, os exemplares são lavados com água destilada, adicionando-se algumas gotas de ácido acético, que atua neutralizando a ação do hidróxido.

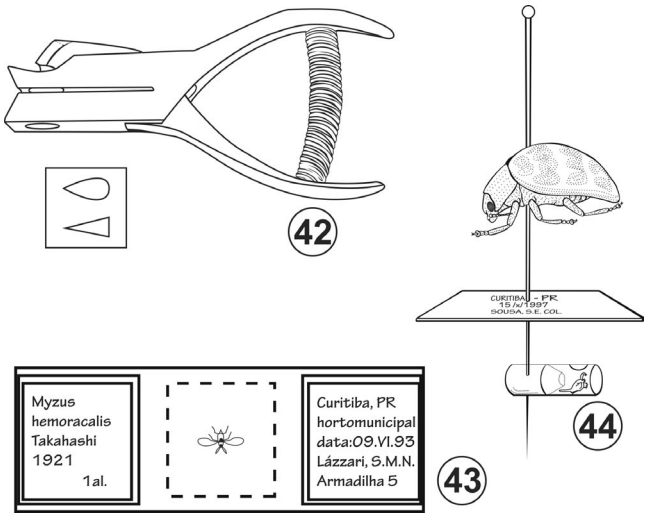
Exemplares pequenos e de corpo delgado são montados em lâmina plana, enquanto os de corpo volumoso são montados em lâminas escavadas ou em lâminas planas com suportes laterais, para que o inseto não fique deformado após acomodação da lamínula. Os suportes podem ser feitos com pequenas partes de lamínulas.

Um ou dois insetos, dependendo do tamanho, são transferidos para uma lâmina limpa contendo no centro uma gota de bálsamo do Canadá. O exemplar deve ser acomodado rapidamente sobre a lâmina com as asas expandidas, antenas e pernas em posição adequada. Pode-se diluir levemente o bálsamo com xilol, de maneira a facilitar a manipulação do material. Cobre-se com lamínula, apoiada inicialmente em ângulo de 45°, para que não haja formação de bolhas de ar. A lâmina, depois de montada, deve ser deixada na posição horizontal por várias semanas até a secagem completa do bálsamo. Para acelerar a secagem, a lâmina pode ser colocada em estufa. Além dos dados usuais de procedência, outras etiquetas devem conter a coloração dos insetos quando vivos, além de dados ecológicos. Estas etiquetas devem ser colocadas ao lado da lamínula (Fig. 7.43). Os espécimes podem ser acomodados de maneira invertida para que fiquem em posição correta quando observados sob microscópio.

Preservação permanente em via líquida. Insetos também podem ser mortos e imediatamente fixados utilizando-se



Figuras 7.37-41. Tipos de montagem de insetos. **37**, posicionamento de alfinetes auxiliares na montagem de insetos; **38**, esticador para distensão das asas de Lepidoptera; **39-41**, dupla montagem. **39**, suporte de cortiça para o micro-alfinete; **40**, montagem em triângulo; **41**, montagem com dois triângulos para insetos de corpo frágil.



Figuras 7.42-44. Equipamentos para coleta e montagem. **42**. Cortador de triângulos; **43**, lâmina permanente para insetos; **44**, montagem com acondicionamento da genitália em microtubo.

substâncias líquidas. O álcool etílico é a principal substância utilizada, em concentrações que variam dependendo do grupo. A concentração mais usada é a de 70%. Os himenópteros parasitoides são preservados por muitos anos em álcool 95º. O uso de álcool acima de 90º é ideal para insetos que depois podem ter o DNA extraído.

Para alguns grupos, a preservação é mais eficiente adicionando-se outras substâncias ao álcool. Para tripes e ácaros, por exemplo, a melhor solução é AGA, preparado com 8 partes de álcool 95°, 5 partes de água destilada, 1 parte de glicerina e 1 parte de ácido acético glacial. Nas formas imaturas ou outros insetos de corpo mole, que perdem ou modificam a cor, pode-se utilizar a solução Kahle Dietrich, que tem a seguinte composição: 55 ml de água destilada; 35 ml de álcool 95%; 10 ml de formol e 4 ml de ácido acético glacial. Para larvas, o ideal é matá-las em água ou uma solução de partes iguais de água e álcool fervente por alguns minutos, transferindo-as, em seguida, para álcool 70% ou outro fixador. Utiliza-se também para fixação de larvas com cutícula espessa e para alguns insetos aquáticos como os Zygoptera (Odonata) e, para Ephemeroptera, o KAA que pode ser preparado com 1 parte de querosene; 10 partes de álcool isopropílico; 2 partes de ácido acético glacial. Larvas muito grandes e musculosas devem ser colocadas em frascos ajustados a sua forma e tamanho para que não se deformem (Costa *et al.* 2006).

Insetos para estudos anatômicos devem ser fixados em Bouin alcoólico: 1g de ácido pícrico, 150 ml de álcool 80%, 60 ml de formol e 15 ml de ácido acético glacial. Depois de um período de 6 a 24 horas, deve ser transferido para o álcool 70%.

Quando a proposta é coletar exemplares para estudos moleculares, estes devem ser imediatamente colocados em álcool acima de 96º e de boa qualidade. Caso a utilização não seja imediata, o material já preservado em álcool 96º deve ser estocado em freezer de -20ºC até -80ºC, desta forma permanecendo em bom estado por longo tempo. Para que não ocorra contaminação com material genético de outros organismos, como através de alimento ingerido, eles devem ser deixados sem alimentação antes de serem fixados ou a extração do DNA deve ser feita a partir de outras estruturas do corpo do inseto. O coletor deve estar ciente da importância de manter os instrumentos e recipientes limpos e cada exemplar deve ser armazenado separadamente para que as reações não se contaminem e causem resultados imprecisos (Upton 1991).

Etiquetagem. Insetos montados ou ainda armazenados em via seca ou líquida devem conter etiquetas de cerca de 1,6 x 0,7 cm escritas com tinta nanquim. Para alguns grupos de insetos maiores, como lepidópteros ou besouros de tamanho grande podem ser utilizadas etiquetas maiores, de 2,0 x 1,0 cm, sempre evitando que a etiqueta ocupe mais espaço que o inseto, quando possível. O nanquim é uma das tintas mais estáveis, recomendada para coleções científicas, porém atualmente é comum a confecção de etiquetas com impressoras a laser. Pode-se utilizar verniz em spray sobre a folha com etiquetas impressas, aumentando a segurança.

Quando em via seca, as etiquetas devem ser confeccionadas em papel branco resistente cuja qualidade deve ser levada em consideração. Insetos montados corretamente e em boas condições de preservação podem permanecer em coleções por séculos. As etiquetas devem ser colocadas paralelamente ao eixo maior do corpo do inseto e orientadas de maneira que possam ser lidas todas do mesmo lado, preferencialmente do lado esquerdo. Quando se usa apenas uma etiqueta, esta deve estar a aproximadamente 0,5 cm do inseto (Fig. 7.44). Caso sejam acrescidas outras etiquetas, contendo dados biológicos adicionais como hospedeiros, hábitos, tipos de danos etc., estas devem ser mantidas a uma mesma distância entre elas.

Quando em via líquida, as etiquetas podem ser maiores, mantidas as proporções do frasco, e confeccionadas em papel vegetal, uma vez que pode haver deterioração em álcool de outros tipos de papel ao longo do tempo. As etiquetas devem ser confeccionadas a caneta nanquim ou com impressoras que não borrem em contato com o álcool. O lápis sobre vegetal deve ser evitado, pois são quase ilegíveis dentro do frasco. Existem testes publicados com etiquetas impressas a laser em papéis especiais de alta durabilidade, provavelmente mais duráveis que o vegetal. Etiquetas impressas a laser sobre papel Resistal (à venda em lojas especializadas) passados a ferro no verso são praticamente eternas. Esse papel é 100% algodão e recebe um tratamento químico para não deformar no álcool. Os grandes museus americanos vêm usando esse material nas coleções mantidas em álcool. O spray de verniz sobre as etiquetas em álcool também é útil.

A composição das etiquetas é uma etapa fundamental na preparação de coleções científicas. Na ausência de informações precisas do local de coleta ou em casos de erros na atribuição de informação aos exemplares (por exemplo, troca de etiquetas), inúmeras conclusões equivocadas – sejam elas taxonômicas, sistemáticas, biogeográficas ou evolutivas – podem ser inferidas. Isso inclui também a dificuldade ou mesmo a impossibilidade de voltar a coletar uma espécie rara ou nova por erro na informação sobre o local de procedência do material.

Etiqueta de procedência. A primeira etiqueta a ser colocada é a de procedência, que contém, pelo menos o local (país, estado, cidade ou município), data e nome do(s) coletor(es). Após o nome do coletor, utilizam-se as abreviaturas "col." ou "leg." (do latim *legit*, "colecionou") (Fig. 7.45). Tais informações devem ser muito precisas e claras, de maneira a facilitar a interpretação de qualquer pesquisador, brasileiro ou estrangeiro. Para os

brasileiros, por exemplo, Londrina pode ser uma referência óbvia, mas se esse material for enviado para um especialista no exterior, pode ser impossível reconhecer em que parte do globo esse lugar se localiza.

O nome do município também deve ser fornecido, embora muitas vezes isso seja insuficiente. Para municípios muito grandes ou com ambientes diversificados, é necessário ainda indicar uma sublocalidade. Isso pode corresponder ao nome de um subdistrito, de uma fazenda, de um acidente geográfico ou um trecho de estrada. No município do Rio de Janeiro, por exemplo, um exemplar pode ter sido coletado à beira-mar, vivendo na areia, no alto do Pão de Açúcar, em um pequeno campo rupestre, em floresta úmida a 600 metros de altitude, em uma restinga ou no próprio ambiente urbano. Esses são ambientes distintos, com faunas completamente diferentes. A tentativa de repetir a coleta pode depender inteiramente dessa informação. Muitas vezes, dados sobre o método de coleta também são complementos indispensáveis nessa etiqueta. Na medida do possível, informar as coordenadas geográficas, algo que ficou extremamente facilitado com a disponibilidade de aparelhos de GPS.

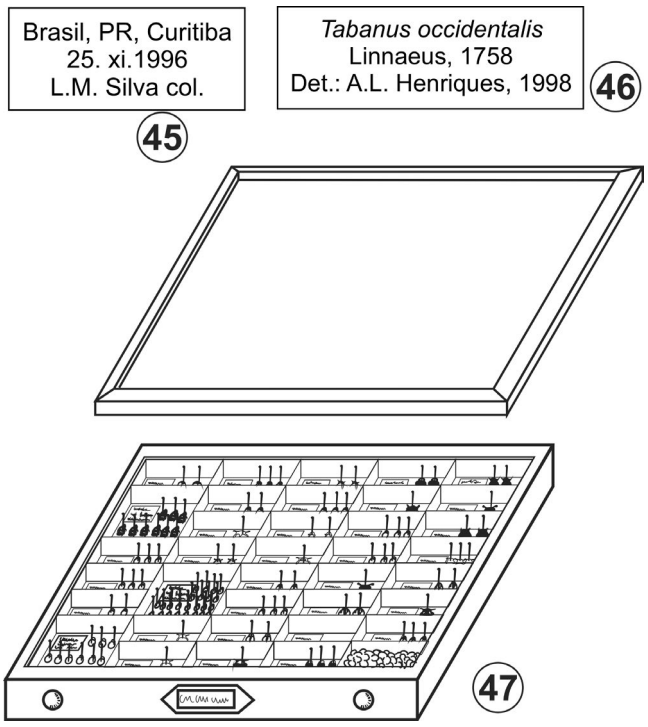
Etiquetas de identificação. Depois de procedida à identificação, pode ser acrescentada uma etiqueta ao alfinete ou à lâmina contendo o nome da espécie, autor e data da descrição original, além do nome do pesquisador que identificou o material e o ano da identificação (Fig. 7.46). As informações na etiqueta sobre o autor e a data da identificação são auxílios importantes para um pesquisador sobre a credibilidade ou atualidade da identificação, pois podem ocorrer mudanças na sistemática do grupo. Quando a identificação é alterada, ambas as etiquetas de identificação, a original e a nova, devem ser mantidas junto ao exemplar.

Etiquetas para material-tipo. Quando uma espécie nova é descrita, o autor deve adicionar uma etiqueta especial no exemplar utilizado para a descrição original. Utiliza-se normalmente etiqueta vermelha para o holótipo, lectótipo, neótipos e síntipos e amarela para os parátipos e paralectótipos. Nessas etiquetas, constam as seguintes informações: HOLÓTIPO, o nome da espécie, autor e data da publicação da descrição original.

Etiquetas com códigos de barra. Algumas coleções grandes, bem informatizadas, utilizam o sistema de etiquetas com código de barras, um código que corresponde ao número de registro do exemplar no catálogo informatizado da coleção. No catálogo, existem todos os dados sobre o exemplar e as informações podem ser disponibilizadas pela internet.

Coleções entomológicas em via seca. Após a montagem e etiquetagem, os insetos devem permanecer em estufa por no mínimo 24 horas, ou até que seja eliminada a umidade por completo. Esse procedimento evita o surgimento de fungos e outros insetos que possam destruir toda a coleção à qual esse inseto será incorporado.

O acondicionamento dos insetos à coleção é feito em caixas de plástico ou papelão com fundo de isopor ou polietileno. Cada caixa deve conter uma etiqueta com a identificação do táxon mais restrito ao qual o exemplar (ou os exemplares) pertence. As medidas das caixas geralmente são de 5 cm x 10 cm, 10 x 10 cm, 10 x 20 cm. Estas são dispostas dentro de gavetas de madeira com tampa de vidro (Fig. 7.47). A disposição das caixinhas identificadas dentro das gavetas pode seguir um critério alfabético ou evolutivo.



Figuras 7.45-47. Etiquetas e gavetas entomológicas. **45**, etiqueta de procedência; **46**, etiqueta de identificação; **47**, gaveta entomológica com caixas plásticas para armazenamento de insetos.

Armários de vários tipos são utilizados para o acondicionamento das gavetas. As coleções mais antigas estrangeiras utilizam armários de aço fechados. No Brasil, as coleções tradicionais contém armários fechados de aço e abertos confeccionados de madeira com estruturas de aço para suporte das gavetas. Atualmente, algumas coleções têm substituído tais armários pelos de aço fechados e deslizantes, que possibilitam maior aproveitamento de espaço.

Coleções entomológicas em condições adequadas de armazenamento podem preservar os exemplares por muitos anos, para o que há inúmeros cuidados necessários. As coleções estão constantemente sujeitas ao ataque de fungos e outros insetos, que podem causar danos irreparáveis. A maneira correta de evitar essas infestações é a utilização de produtos repelentes como naftalina e creosoto de faia, e também a manutenção de baixa umidade, o que pode ser feito através da utilização de desumidificadores e condicionadores de ar (o que, no entanto, aumenta a possibilidade de incêndios). A coleção deve ainda situar-se em local escuro ou protegido da luz direta, para evitar a fotodecomposição da cor dos exemplares (Almeida *et al.* 1998).

Coleções entomológicas em via líquida. O material preservado em via líquida não necessita de cuidados tão acurados quanto o preservado em via seca, no entanto tem que ser revista periodicamente devido à evaporação do álcool, que deve ser reposto sempre que necessário. Se a inspeção periódica não for possível, é interessante que os frascos menores, contendo o material já em álcool, sejam fechados com um chumaço de algodão e colocados invertidos, ou seja, com a abertura para baixo, dentro de outro

frasco maior, também preenchido com álcool 70º, fechado com tampa hermética.

Para que os frascos com a coleção líquida fiquem mais bem preservados, o ideal é guardá-los em armário com portas hermeticamente fechadas. Isso evitará que o conservante dos frascos seque em pouco tempo e, também, que haja perda da coloração dos insetos por fotodecomposição dos pigmentos dos exemplares.

Preparação do material para estudos taxonômicos. O estudo de caracteres é etapa imprescindível em trabalhos de identificação, taxonomia e evolução. A visualização de estruturas externas muitas vezes é dificultada pela presença de sujidades e, as internas, pela presença de tecidos.

Os coleópteros secos e alfinetados podem ser limpos com um pincel umedecido em álcool, éter, clorofórmio ou acetona. Esses líquidos removem, além de poeira, também óleo, gordura ou resina que provém do ambiente onde foram coletados ou de seu corpo, após inserção do alfinete. Algumas vezes, se colocados para umedecer em câmara úmida, a sujeira pode ser removida facilmente. Outra forma é o aquecimento do exemplar alfinetado por alguns minutos em água com uma gota de detergente neutro e incolor. Após a limpeza do material com qualquer um dos líquidos, o mesmo deve ser seco em estufa para ser incorporado novamente à coleção.

Insetos com tegumento preto ou castanho muito escuro podem ser clareados com uso de água oxigenada a 30%. O tempo necessário para o clareamento depende do grupo em estudo.

Dissecção. Em geral, é necessário dissecar partes do inseto para exame de estruturas com maiores detalhes. Além do uso de um microscópio ou lupa com boa iluminação, utilizam-se também pinças de ponta fina, tesoura para microcirurgia, estiletes, pincéis, microalfinetes, lâminas escavadas e lamínulas. A dissecção é realizada em lâmina plana ou escavada, ou ainda em placas de porcelana com diversos poços. Dissecções são realizadas em meio líquido para que as peças não se desidratem ou se percam.

Existem diversas maneiras de facilitar a acomodação das estruturas em posição adequada para ilustração. Uma é a utilização de água ou glicerina com alguns fios de algodão. Outro meio é o uso de gel lubrificante à base de glicerina, que pode ser adquirido em farmácias, ou da gelatina comum incolor previamente preparada conforme instruções do fabricante. Após o uso tanto do gel como da gelatina por determinado período, essas substâncias endurecem e a peça deve posteriormente ser aquecida em água para sua limpeza.

O estudo de peças grandes ou altas sob microscópio é possível desde que sejam examinadas em lâmina escavada ou entre lâmina e lamínula com apoio nas laterais para elevar a altura da lamínula em relação à peça em observação.

O acondicionamento das partes do corpo estudadas geralmente é feito em recipientes com glicerina proporcionais ao tamanho das peças. Ao se fechar o recipiente, deve-se ter o cuidado de retirar o ar do interior com auxílio de um alfinete ou estilete, evitando que a tampa se destaque do tubo. No caso de dissecção parcial, o recipiente deve ser colocado no alfinete junto ao exemplar (Fig. 7.30). Se partes do corpo forem guardadas em separado, devem conter etiquetas com os mesmos dados do exemplar alfinetado, juntamente com o nome da estrutura.

Quando se estuda material proveniente de coleções científicas, especialmente tratando-se de material-tipo, o cuidado deve ser redobrado, pois algumas instituições não permitem sua dissecção. Caso o pesquisador obtenha a permissão para estudos morfológicos, as estruturas podem ser analisadas e novamente coladas no inseto ou ainda preservadas em tubos com glicerina presos no próprio alfinete do exemplar (Fig. 7.30).

Preparação de genitália. A genitália pode ser extraída logo após a morte dos insetos, quando ainda flexíveis, para os grupos que necessitam o estudo dessas suas estruturas. Insetos secos preservados por muito tempo necessitam ser preparados adequadamente e a técnica segue as particularidades necessárias para cada grupo.

No caso de besouros, o exemplar montado ou seco pode ser amolecido em câmara úmida ou fervido com água e uma gota de detergente, a genitália sendo extraída diretamente da porção terminal do abdômen. Em alguns grupos, o exemplar é amolecido aquecendo-o em água com detergente e sob lupa, o abdômen é destacado e aquecido novamente para posterior retirada da genitália, que é imersa em hidróxido de sódio ou potássio a 10% por alguns segundos para a retirada dos restos de tecidos. Não se deve esquecer de lavar a peça em água destilada para neutralizar a ação da base. Depois de estudados, o abdômen e a genitália podem ser transferidos para o tubo em que serão mantidos ou montados em lâmina permanente. Para montagem em lâmina permanente, a peça deve ser acomodada em seu centro com uma gota de bálsamo do Canadá ou Euparal. Depois de obtida a posição adequada da peça, cobre-se com lamínula que deve ser colocada inicialmente em ângulo de 45 graus, abaixando-se lentamente para evitar a formação de bolhas.

No caso de moscas, a parte terminal do abdômen é retirada com pinça de ponta fina ou cortada com a ponta de estilete em forma de bisel e transferida para uma placa de porcelana ou lâmina escavada com hidróxido de potássio a 10%. A estrutura permanece nesse líquido, a frio, por aproximadamente 20 horas para amolecimento dos tecidos e clareamento das partes esclerosadas, ou a quente por 5 a 10 minutos. O passo seguinte é a transferência do abdômen para álcool 70%. A limpeza do material deve ser feita retirando-se as partes moles sob lupa, em lâmina escavada contendo glicerina, com auxílio de pinça de ponta fina e pincel. Depois de realizado o estudo, a genitália é acondicionada segundo os mesmos procedimentos descritos acima.

Para mosquitos, o processo é um pouco diferenciado pela necessidade de uso de um corante. Após a retirada da parte final do abdômen, esta é colocada em hidróxido de potássio a 20% por cerca de 12 horas. Com o auxílio de pipeta de Pasteur com ponta fina, retira-se a solução de hidróxido, colocando-se em ácido acético a 20%. Após 10 minutos, deve-se substituí-lo por ácido acético contendo uma ou duas gotas de fucsina ácida, permanecendo até que alcance a cor desejada. Em seguida, retira-se a genitália desta solução, banhando-a em uma sucessão de álcoois em concentrações crescentes, com duração de 10 minutos por banho (de 80% ao absoluto) para desidratação. O álcool absoluto é retirado e substituído por creosoto de faia, onde permanece por no máximo uma hora. Faz-se, então, a montagem permanente da genitália entre lâmina e lamínula com bálsamo do Canadá. Muitas vezes, as exúvias do 4ºínstar larval e da pupa também são preparadas em lâminas permanentes e todas recebem a mesma

numeração se corresponderem ao mesmo exemplar. As lâminas ficam associadas ao exemplar através dessa numeração e são acomodadas em armários apropriados ou laminários.

No caso das preparações que não são feitas de maneira permanente, as peças podem ser acomodadas em microtubos, como já comentado para outras estruturas.

Preparação de asas de Lepidoptera. A venação das asas em alguns grupos constitui caráter importante para a identificação do gênero e da espécie dos exemplares. As escamas e cerdas de borboletas e mariposas dificultam sua observação e, por isso, necessitam ser removidas. O procedimento correto é retirar as asas, cortando-as na base, tomando o cuidado para não danificar o frênulo (uma estrutura da margem das asas anteriores). Inicialmente, as asas devem ser colocadas em álcool 70% por alguns segundos para a retirada do excesso de gordura. Em seguida, devem ser transferidas para o hipoclorito de sódio (água sanitária) entre 30 segundos e alguns minutos, após os quais as escamas e cerdas são retiradas com auxílio de pincel. Quando suficientemente clareadas, as asas devem ser transferidas para água destilada ou álcool para neutralizar o efeito do hipoclorito e, posteriormente, para papel filtro. Se o objetivo for o de montagem de lâminas permanentes, a lavagem deve ser repetida diversas vezes para a retirada de todo o hipoclorito de sódio. Isso feito, a asa deve ser colocada em álcool 50% e deixada durante 12 horas em fucsina ácida para que as veias fiquem coradas. Em seguida, coloca-se novamente em álcool 95% e a asa está pronta para ser montada. Para a montagem, deve-se esticá-la delicadamente com pincel fino em lâmina ainda em álcool até que este evapore, ocasião em que devem ser adicionadas uma ou duas gotas de Euparal. Assim, a asa estará pronta para ser coberta com outra lâmina ou com lamínula, dependendo do tamanho.

Remessa por correio e empacotamento. A remessa de insetos pode ter diversas finalidades como empréstimo para estudo ou devolução, identificação, permuta ou doação. Geralmente é feita pelo correio, onde o manuseio dos pacotes é muitas vezes realizado sem o cuidado necessário para esse tipo de remessa. No entanto, o envio pode ser seguro e sem qualquer risco desde que se tomem algumas precauções.

A caixa com os insetos alfinetados deve ser de material leve e resistente, e o fundo revestido com polietileno, isopor ou cortiça, firmemente preso à caixa. Os alfinetes com os insetos devem alcançar o fundo da caixa. É frequente o uso de alfinetes auxiliares para apoiar espécimes, evitando que eles girem ou caiam, ou apêndices, no caso de exemplares de tamanho grande. O mesmo se aplica aos pequenos frascos com estruturas dissecadas. Em cada um dos cantos da caixa, deve-se colocar um pequeno chumaço de algodão preso com um alfinete, que auxiliará a prender algum material que eventualmente venha a se soltar. Um alfinete com um exemplar solto em uma caixa entomológica pode, ao longo de seu transporte, danificar vários exemplares de outros alfinetes. Para que o material se mantenha firme no interior da caixa, ela deve ser fechada com uma falsa tampa de papelão apoiada à altura da cabeça dos alfinetes, antes do fechamento definitivo. Essa tampa deve conter uma alça ou fenda para facilitar sua retirada. Nunca se deve colocar naftalina ou qualquer material solto dentro da caixa. O espaço entre a falsa tampa e a tampa verdadeira deve ser preenchido com material leve, tipo espuma ou tiras de papel, evitando que os alfinetes se soltem.

Insetos secos não montados são acondicionados em mantas ou envelopes triangulares e colocados em caixa resistente. Para o transporte, algodão, espuma ou outro material pode ser entremeado entre as mantas ou envelopes para que não fiquem soltos.

Frascos para remessa em via líquida devem estar completamente preenchidos com o conservante e fechados com tampa de rosca. É recomendável o uso de algodão no interior do frasco para reduzir a movimentação dos espécimes. Antes da embalagem final, o frasco deve ser envolvido com papel ou algodão para evitar que se quebre com impactos bruscos e ainda colocado em saco plástico e lacrado, pois, no caso de quebra ou vazamento, a evaporação do líquido será protelada.

As caixas contendo insetos montados em alfinetes, não colocados em manta e envelopes ou os pacotes de frascos em via líquida são acondicionados em caixa maior de papelão grosso, de modo que haja um espaço de aproximadamente 10 cm em todos os lados. Nesses espaços, deve ser colocado material amortecedor de choques, como flocos de isopor ou espuma de plástico, algodão, tiras de papel, palha ou serragem de madeira (Hoffmann 1985).

O pacote deve ser feito com papel resistente, amarrado firmemente. Além da etiqueta externa de endereçamento, aconselha-se que se coloque na caixa interna uma outra etiqueta, pois o papel de embrulho pode ser retirado completamente e perdidos os endereços do destinatário e do remetente. Isso pode ocorrer principalmente quando se trata de transporte internacional, durante a passagem do material pela alfândega. Outra etiqueta de tamanho maior deve acompanhar o pacote e conter os dizeres: "FRÁGIL" ou "MANUSEAR COM CUIDADO" e ainda "INSETOS MORTOS PARA FINS CIENTÍFICOS - SEM VALOR COMERCIAL". Essas etiquetas devem ser escritas também em inglês, quando o envio é internacional.

Quando se envia material pelo correio, é importante que o destinatário seja comunicado por carta do envio da remessa, mandado de modo que chegue antes do pacote.

A importância das coleções entomológicas. As coleções entomológicas, compostas pelo acervo propriamente dito, são complementadas por uma biblioteca especializada e pelos pesquisadores que atuam, mantendo, ampliando e interpretando os dados fornecidos pelas coleções. Coleções biológicas são a base primária para os bancos de dados sobre a biodiversidade, que, por sua vez, são importantíssimos para os esforços de conservação. As finalidades das coleções são várias: conhecimento e registro histórico da biodiversidade; fornecimento de subsídios para a realização de estudos em ecologia, como indicação das áreas mais representativas para conservação por meio de análise da ocorrência, abundância e distribuição das espécies biológicas, assim como para estudos de biogeografia.

Por abrigarem em sua maioria indivíduos de pequeno porte, as coleções entomológicas constituem-se em um conjunto que pode chegar a milhões de exemplares. Pesquisadores de quaisquer subáreas de ciências biológicas que realizam estudos científicos confiáveis e de maneira ética devem preocupar-se em preservar parte do material de suas pesquisas em coleções científicas. Esse material denomina-se "voucher" ou testemunha, e seu depósito tem como função possibilitar futuras repetições ou confirmações de afirmações

prévias. Muitas vezes, a falta do material testemunha pode invalidar pesquisas realizadas no passado ou evitar que elas sejam corrigidas. Atualmente as revistas científicas exigem que nos artigos seja feita a indicação de onde esse material ficará depositado.

As coleções entomológicas brasileiras estão entre as mais representativas da Região Neotropical no mundo e também são as mais importantes em muitos grupos taxonômicos de determinadas regiões. Abrigam, além de um patrimônio natural imensurável, o material-tipo, principal fonte de consulta sempre que pairem dúvidas sobre a validade ou o uso exato dos nomes de espécies (Marinoni *et al.* 2005).

Por sua estreita relação com os programas de pós-graduação ou por terem sido local de trabalho de especialistas muitas vezes ainda ativos, as maiores e mais importantes coleções são as do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP), Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ), Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure da UFPR (DZUP), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) e Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG). Além dessas, existem coleções como as da Coleção Entomológica Adolph Hempel do Instituto Biológico da USP (IBSP), Coleção Entomológica Prof. José Alfredo Pinheiro Dutra da UFRJ (DZRJ), Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz (CEIOC), Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCT/PUCRS), Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCNZ), Museu Regional de Entomologia da Universidade Federal de Viçosa (UFVB), Universidade Federal de São Carlos (DCBU), entre outras, que também são expressivas pelo acervo e tradição (Brandão *et al.* 2000; Carvalho *et al.* 2002; Costa *et al.* 2000; Marinoni *et al.* 2005).

Referências bibliográficas

Adis, J. 2002. Recommended sampling techniques, pp. 555-576. *In*: J. Adis (ed.). **Amazonian Arachnida and Myriapoda**. Sofia, Bulgária, Pensoft Publ., 590 pp.

Almeida, L.M. & K.M. Mise 2009. Diagnosis and key of the main families and species of South American Coleoptera of forensic importance. **Revista Brasileira de Entomologia** 53(2): 227-244.

Almeida, L.M.; C.S. Ribeiro-Costa & L. Marinoni 1998. **Manual de Coleta, Conservação, Montagem e Identificação de Insetos**. Ribeirão Preto, Holos Editora. 88 pp.

Arnett Jr., R.H. & R.L. Jacques Jr. 1993. **Simon & Schuster's Guide to insects**. Nova York, Simon & Schuster Inc., 512 pp.

Bland, R.G. & H.E. Jaques 1978. **How to know the insects**. Dubuque, Iowa, Wn. C. Brown Company Publishers, 409 pp.

Borror, D.J.; C.A. Triplehorn & N.F. Johnson 1992. **An introduction to the study of insects**. 5a. ed. Forth Worth, Texas, Saunders College Publishing, 875 pp.

Brandão, C.R.F.; A.P. Aguiar & S.T.P. Amarante 2000. O acervo de Hymenoptera em coleções brasileiras: Diagnóstico, importância e avaliação, pp. 85-99. *In*: **PRIBES. Proyecto Iberoamericano de Biogeografía Y Entomologia Sistemática**. Sociedad Entomologica Aragonesa, 327 pp.

Brandimarte, A.L; G.Y. Shimizu; M. Anaya & M.L. Kuhlmann 2004. Amostragem de invertebrados bentônicos. *In*: C.E.M. Bicudo & D.C. Bicudo (eds). **Amostragem em Limnologia. Rima.** São Carlos, pp. 213-230.

Calor, A.R. & R. Mariano 2012. UV light pan traps for collecting aquatic insects. **EntomoBrasilis** 5(2): 164-166. doi: https://doi.org/10.12741/ebrasilis.v5i2.187

Carvalho, A.L. & J.L. Nessimian 1998. Odonata do estado do RJ, Brasil: Hábitats e hábitos das larvas. *In*: J.L. Nessimian & A.L. Carvalho (eds). **Ecologia de insetos aquáticos**. Oecologia Brasiliensis. Vol. 5. Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação em Ecologia-Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, pp. 157-173.

Carvalho, C.J.B.; M.S. Couri; R. Toma; J.A. Rafael *et al*. 2002. Principais coleções brasileiras de Diptera: Histórico e situação atual, pp. 38-52. *In*: **PRIBES. Proyecto Iberoamericano de Biogeografía Y Entomologia Sistemática**. Sociedad Entomologica Aragonesa, 327 pp.

Costa, C.; S. Ide & C.E. Simonka (eds). 2006. **Insetos imaturos. Metamorfose e Identificação**. Holos Editora. 249 pp.

Costa, C.; S. Ide; G.H. Rosado-Neto *et al*. 2000. Diagnóstico del conocimiento de las principales colecciones brasileñas de Coleoptera, pp. 115-135. *In*: **PRIBES. Proyecto Iberoamericano de Biogeografía y Entomologia Sistemática**. Sociedad Entomologica Aragonesa, 327 pp.

Ferreira, M.J. de M. 1978. Sinantropia de dípteros muscoideos de Curitiba, Paraná. I. Calliphoridae. **Revista brasileira de Biologia** 38(2): 445-454.

Frost, S.W. 1957. The Pennsylvania insect light trap. **Journal of Economic Entomology** 50(3): 287-292.

Lehmkuhl, D.M. 1979. **How to know the aquatic insects**. The Pictured Key Nature Series. Dubuque, Wm.C.Brown Company Publishers, 168 pp.

Lewinsohn, T.M. 2001. Esboço de uma Estratégia Abrangente de Inventários de Biodiversidade, pp. 376-384. *In*: I. Garay & B.F.S. Dias. **Conservação da biodiversidade em Ecossistemas tropicais**. Petrópolis, Ed. Vozes, 430 pp.

Hoffman, M. 1985. **Preparação, empacotamento e remessa de insetos mortos para identificação**. Curitiba, Centro de Identificação de Insetos Fitófagos (CIIF), 6 pp.

Marinoni, L.; G.A. Melo; L.M. Almeida; M.S. Couri & J. Grazia 2005. **Coleções entomológicas brasileiras: estado da arte e perspectivas para dez anos**. Documento de trabalho. Projeto Diretrizes e Estratégias para a Modernização de Coleções Biológicas Brasileiras e a Consolidação de Sistemas Integrados de Informações sobre Biodiversidade. <https://www.cgee.org.br/documents/10195/734063/1.7.11_1190.pdf/b25dc97f-3903-4be1-87d9-a20af670c390?version=1.0>. Acesso: 5/abr/2006.

Martins, U.R. 1994. A Coleção Taxonômica, pp. 19-43. *In:* N. Papavero (org.). **Fundamentos práticos de taxonomia zoológica: coleções, bibliografia, nomenclatura**. São Paulo, Editora da Universidade Estadual Paulista, 285 pp.

Maza-Ramirez, R. 1987. **Mariposas mexicanas**. Fondo de Cultura Econômica, 302 pp.

Merritt, R.W. & K.W. Cummins 1996. **An Introduction to the Aquatic Insects of North America**. 3ª ed. Kendall/Hunt Publishing Company, 862 pp.

Mudroch, A. & S.D. MacKnight 1994. Bottom sediment sampling, pp. 29-96. *In*: A. Mudroch & S.D. MacKnight (eds). **Handbook of techniques for aquatic sediments sampling**. 2nd ed. Boca Raton, Flórida, CRC Press, 256 pp.

Nessimian, J.L & I.H.A.G. de Lima 1997. Colonização de três espécies de macrófitas por macroinvertebrados aquáticos em um brejo no litoral do estado do Rio de Janeiro. **Acta Limnologica Brasiliensia** 9: 149-163.

Oliveira, V.C & A.M. Pes 2014. Inventário da fauna de insetos aquáticos: coleta, preservação e criação, pp. 155-171. *In*: N. Hamada; J.L. Nessimian & R.B. Querino (eds). **Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia.** Manaus, Editora do INPA, 723 pp.

Rafael, J.A. & I.S. Gorayeb 1982. Tabanidae (Diptera) da Amazônia I. Uma nova armadilha suspensa e primeiros registros de mutucas de copas de árvores. **Acta Amazonica** 12(2): 232-237.

Rafael, J.A.; A.L. Henriques & J. F. Vidal 2003. Armazenagem de pequenos insetos secos em bandeja-manta adaptada de "cd box". **Revista Brasileira de Entomologia** 49(3): 469-471.

Salles F.F. & N. Ferreira-Júnior 2014. Hábitat e hábitos, pp. 39-50. *In*: N. Hamada; J.L. Nessimian & R.B. Querino (eds). **Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia.** Manaus, Editora do INPA, 723 pp.

Shannon, R. 1939. Methods for collecting and feeding mosquitos in jungle yellow fever studies. **American Journal of Tropical Medicine** 19:131-140.

Silveira, L.S.; R.T. Martins; G.A Silveira & R. Grazul 2013. Colonization by Chironomidae larvae in leaf breakdown of the water hyacinth, *Eichhornia azurea* in a lentic system in southeastern Brazil. **Journal of Insect Science** 13: 1-13.

Silveira Neto, S. & A.C. Silveira 1969. Armadilha luminosa, modelo "Luiz de Queiroz". **O Solo** 61: 19-21.

Steyskal, G.C.; W.L. Murphy & E.M. Hoover 1986. **Insects and mites: techniques for collection and preservation**. Washington, D.C., United States Department of Agriculture, 103 pp.

Sudia, W.D. & R.W. Chamberlain 1962. Battery- operated light trap, an improved model. **Mosquito News** 22: 126-9.

Tobin, P.C. & C.W. Pitts 1999. Flotation method for extracting insects from poultry manure samples. **Journal of Medical Entomology** 36(1): 121-123.

Townes, H. 1972. A light-weight malaise trap. **Entomological News** 83: 239-247.

Upton, M.S. 1991. **Methods for collecting, preserving and studying insects and allied forms**. Brisbane, The Australian Entomological Society, 86 pp.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 8

CHAVE PARA ORDENS DE INSETOS (ADULTOS)

Reginaldo Constantino UnB, Departamento de Zoologia, Brasília, DF. https://orcid.org/0000-0003-2060-6723

A identificação das ordens de insetos é relativamente fácil na maioria dos casos e os estudantes interessados em Entomologia aprendem rapidamente a reconhecer os adultos das principais ordens sem auxílio de chaves. A chave abaixo é, portanto, destinada a principiantes. Antes de usar a chave é essencial o conhecimento básico da morfologia externa (Capítulo 1).

Todas as chaves deste livro seguem o mesmo padrão. São chaves dicotômicas justapostas, com uma sequência de passos numerados, cada um com duas alternativas. Cada alternativa remete ao passo seguinte, até chegar ao nome do táxon. Os números entre parênteses indicam o passo anterior, o que permite fazer o caminho inverso em caso de dúvida ou erro.

Devido à grande diversidade dos insetos, existem formas muito especializadas que fogem à diagnose padrão da ordem, o que dificulta a identificação. Isso inclui espécies polimórficas, neotênicas, parasitas, etc. A chave abaixo não deve funcionar em alguns desses casos, mas são em geral raros e pouco prováveis de serem encontrados por principiantes.

Ordens (ou parte) marcadas com um asterisco são raramente encontradas.

A Tabela 8.1 apresenta um resumo das principais características de cada ordem.

Chave para as ordens: As figuras indicadas são todas dos outros capítulos do livro.

1. Asas ausentes ou reduzidas, não funcionais (Figs 9.1-5, 10.1, 13.1, 4-5, 26.105-106, 27.58, 62) **2**

— Asas presentes e funcionais (Figs 14.1, 4, 17.21, 18.3, 24.1, 32.1) **20**

2(1). Inseto séssil ou de pouca mobilidade encontrado em plantas; corpo achatado ou arredondado, com ou sem carapaça ou cobertura de cera; aparelho bucal sugador; pernas presentes, ausentes ou reduzidas; se presentes, com tarsos monômeros e garras simples (Figs 25.6-23) (fêmeas de cochonilhas) ..... **Hemiptera**

— Inseto não séssil, sem carapaça ou cobertura de cera; aparelho bucal variável; pernas presentes e funcionais **3**

3(2). Aparelho bucal do tipo entognato, oculto e alojado em uma cavidade da cápsula cefálica (Figs 9.1-5, 10.1, 11.1); olhos rudimentares ou ausentes; tarsos com apenas um segmento **4**

— Aparelho bucal do tipo ectognato, não alojado em uma cavidade da cabeça (Figs 1.7-10); olhos presentes ou ausentes; tarsos geralmente com mais de 2 segmentos **6**

4(3). Antenas ausentes; perna anterior alongada e com muitas cerdas longas; abdômen com 12 segmentos; comprimento do corpo 0,5-2 mm (Fig. 10.1) ..... **Protura**

— Antenas presentes; perna anterior não modificada; abdômen com 10 segmentos ou menos **5**

5(4). Cercos presentes, longos e segmentados ou em forma de pinça; corpo estreito e alongado, abdômen com 10 segmentos, colóforo, fúrcula e retináculo ausentes; comprimento do corpo 1-58 mm (Figs 11.21-24) ..... **Diplura**

— Cercos ausentes; corpo curto; abdômen com, no máximo, 6 segmentos; colóforo, fúrcula e retináculo presentes; comprimento do corpo 0,25-6 mm (Figs 9.1-5) ..... **Collembola**

6(3). Três filamentos caudais presentes (cercos e paracerco); abdômen com estilos ventrais (Figs 12.1, 13.1-2) **7**

— Cercos presentes ou ausentes; paracerco ausente; abdômen sem estilos ventrais **8**

7(6). Olhos compostos grandes, geralmente contíguos; tórax arqueado; comprimento do corpo 6-20 mm (Fig. 12.1) ..... **Archaeognatha**

Como citar: Constantino, R. 2024. Cap. 8, Chave para ordens de insetos (adultos), pp. 137-140. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c08

— Olhos compostos pequenos ou ausentes; corpo achatado dorso-ventralmente; comprimento do corpo 2-15 mm (Figs 13.1, 4-5) ..... **Zygentoma**

8(6). Abdômen com constrição conspícua na base, formando uma cintura; tarsos pentâmeros; aparelho bucal mastigador; antena geniculada ou filiforme (formigas e vespas ápteras) (Figs 27.58, 27.62) ..... **Hymenoptera**

— Abdômen sem constrição na base; tarsos, aparelho bucal e antenas variáveis **9**

9(8). Cercos presentes; aparelho bucal mastigador; antenas longas, filiformes ou moniliformes (ortopteroides) (Figs 16.4, 19.76, 20.7, 21.32, 23.15, 23.19-24) **10**

— Cercos ausentes; aparelho bucal e antenas variáveis ... **16**

10(9). Tarsos pentâmeros **11**

— Tarsos com 2-4 segmentos **12**

11(10). Corpo achatado dorso-ventralmente; pronoto cobrindo boa parte da cabeça em vista dorsal; tarsos pentâmeros; comprimento 5-90 mm (baratas ápteras) (Figs 23.1-6) ..... **Blattaria**

— Corpo alongado e estreito, em forma de graveto; comprimento 17-340 mm (Fig. 21.32-35) ..... **Phasmatodea**

12(10). Perna posterior saltadora, com o fêmur dilatado; pronoto dobrado lateralmente, cobrindo a região pleural; tarsos com 3-4 segmentos; comprimento do corpo 5-150 mm (Figs 19.11, 19.76) ..... **Orthoptera**

— Perna posterior não saltadora; pronoto não dobrado lateralmente..... **13**

13(12). Tarsos trímeros; olho composto bem desenvolvido **14**

— Tarsos dímeros ou tetrâmeros; olho composto ausente ou vestigial **15**

14(13). Cercos grandes, não segmentados, em forma de pinça (Fig. 17.10); comprimento 3-35 mm ..... **Dermaptera**

— Cercos com dois segmentos, não em forma de pinça; basitarso anterior muito dilatado; comprimento 4-30 mm (Fig. 20.7) ..... **Embioptera**

15(13). Tarsos dímeros; cercos com apenas um segmento; antena com nove artículos; comprimento 2-4 mm (Fig. 16.4) ... **Zoraptera**

— Tarsos tetrâmeros; cercos dímeros; antena com 10-21 artículos; comprimento 3-20 mm (operários e soldados de cupins) (Figs 23.22-24) ..... **Blattaria**

16(9). Tarsos pentâmeros; aparelho bucal sugador; antenas curtas **17**

— Tarsos com 1-3 segmentos; aparelho bucal e antenas variáveis **18**

17(16). Corpo achatado lateralmente; pernas longas, saltadoras (Fig. 35.1) ..... **Siphonaptera**

— Corpo achatado dorso-ventralmente; pernas curtas (Fig. 36.73) ..... **Diptera**

18(16). Aparelho bucal sugador formando um rostro alongado e segmentado (Figs 25.1, 3) ..... **Hemiptera**

— Aparelho bucal variável, nunca formando um rostro longo e segmentado **19**

19(18). Pernas terminando no arólio, que forma uma vesícula eversível; garras reduzidas; aparelho bucal sugador cônico, curto e não segmentado (Fig. 24.26) (tripes ápteros) ..... **Thysanoptera**

— Pernas terminando em garras bem desenvolvidas; aparelho bucal variável (Figs 26.7, 26.64-103) ..... **Psocodea**

20(1). Com um ou dois pares de asas de textura uniforme, não engrossadas nem endurecidas (mas podem estar cobertas de pelos ou escamas, e apresentar pigmentação) **21**

— Asa anterior engrossada ou endurecida, pelo menos na região proximal; asa posterior membranosa, claramente mais fina que a anterior; quando em repouso, asa anterior cobre a asa posterior e pelo menos parte do abdômen **40**

21(20). Com apenas um par de asas **22**

— Com dois pares de asas **26**

22(21). Asas posteriores em forma de halteres (Fig. 36.6); tarsos pentâmeros; aparelho bucal sugador (atrofiado em algumas espécies) ..... **Diptera**

— Asas posteriores não em forma de halteres; tarsos com 1-5 segmentos; aparelho bucal variável **23**

23(22). Cercos presentes **24**

— Cercos ausentes 25

24(23). Pernas posteriores saltadoras; aparelho bucal mastigador; antena mais longa que a cabeça, cercos curtos; tarsos com 2-3 segmentos (Figs 19.1, 63) ..... **Orthoptera**

— Pernas posteriores não saltadoras; aparelho bucal atrofiado; antena muito curta, em forma de cerda; cercos longos; tarsos com 4-5 segmentos (Figs 14.61-66) ..... **Ephemeroptera**

25(23). Asa anterior em forma de halteres; asa posterior bem desenvolvida; antena flabelada (Figs 30.1-3) .... **Strepsiptera**

— Asa anterior bem desenvolvida; asa posterior vestigial; antena filiforme; aparelho bucal atrofiado; tarsos com um segmento (macho de cochonilha) ..... **Hemiptera**

26(21). Asas cobertas de escamas ou pelos, pelo menos parcialmente; aparelho bucal em forma de uma probóscide enrolada (Fig. 33.1) ou atrofiado (Fig. 32.1); antenas longas **27**

— Asas não cobertas por escamas nem pelos; aparelho bucal mastigador, sugador ou atrofiado, nunca em forma de uma probóscide enrolada; antenas curtas ou longas **28**

27(26). Asas cobertas de escamas; aparelho bucal em forma de uma probóscide enrolada (Fig. 33.1), raramente atrofiado ..... **Lepidoptera**

— Asas cobertas de pelos; aparelho bucal atrofiado (Fig. 32.1) ..... **Trichoptera**

28(26). Tarsos com 1-3 segmentos **29**

— Tarsos com 4-5 segmentos **35**

29(28). Aparelho bucal sugador em forma de uma probóscide longa e segmentada ou cônica; cercos ausentes 30

— Aparelho bucal mandibulado ou atrofiado; cercos ausentes ou presentes 31

30(29). Aparelho bucal longo e segmentado; garras bem desenvolvidas; asas não franjadas (Figs 25.1-2, 25.30-31) .... **Hemiptera**

— Aparelho bucal curto e cônico; garras reduzidas; pernas terminando no arólio, que forma uma vesícula eversível (tripes alados) (Fig. 24.1) ..... **Thysanoptera**

31(29). Antenas curtas, em forma de cerda; olhos grandes e salientes; abdômen longo e fino (Figs 15.1-2) ..... **Odonata**

— Antenas longas, filiformes ou moniliformes; olhos e abdômen variáveis **32**

32(31). Cercos segmentados; antenas longas **33**

— Cercos não segmentados ou ausentes **34**

33(32). Cercos dímeros; basitarso anterior muito dilatado; antenas moniliformes (Fig. 20.8) ..... **Embioptera**

— Cercos longos, com muitos segmentos; basitarso anterior não dilatado; antenas filiformes (Figs 18.3) .... **Plecoptera**

34(32). Cercos ausentes; clípeo inflado; antena filiforme; tarso com 2-3 segmentos (Figs 26.1-6) ..... **Psocodea**

— Cercos presentes; antena moniliforme; tarsos dímeros (Fig. 16.5) ..... **Zoraptera**

35(28). Cercos segmentados **36**

— Cercos não segmentados ou ausentes **37**

36(35). Antena curta, em forma de cerda; asa posterior muito menor que a anterior; aparelho bucal atrofiado (Fig. 14.4) ..... **Ephemeroptera**

— Antena longa, moniliforme ou filiforme; asas de tamanho e forma semelhantes; aparelho bucal mandibulado funcional (cupins alados) (Figs 23.19-20) ..... **Blattaria**

37(35). Asa posterior muito menor que a anterior; asa anterior com menos de 20 células; abdômen geralmente com um estreitamento, formando um "cintura" (27.28-57) ..... **Hymenoptera**

— Asas anterior e posterior aproximadamente do mesmo tamanho e formato; asa anterior com mais de 20 células; abdômen sem estreitamento **38**

38(37). Cabeça alongada, formando um rostro; região costal da asa anterior sem veias transversais; comprimento do corpo 14-24 mm (Fig. 34.1) ..... **Mecoptera**

— Cabeça não alongada; região costal da asa anterior geralmente com muitas veias transversais **39**

39(38). Região basal da asa posterior mais larga na base que na asa anterior (Figs 28.4-8) ..... **Megaloptera**

— Região basal da asa posterior semelhante ou mais estreita que na asa anterior (Figs 29.2-8) ..... **Neuroptera**

40(20). Asa anterior sem veias; asa posterior geralmente permanece dobrada e oculta sob a anterior quando em repouso; aparelho bucal mastigador **41**

— Asa anterior com veias; aparelho bucal mastigador ou sugador **42**

41(40). Cercos grandes, em forma de pinça; asa anterior curta, cobrindo pequena parte do abdômen (Figs 17.20-21) ..... **Dermaptera**

— Cercos ausentes; asa anterior (élitro) de tamanho variável (Figs 31.2, 31.141-156, 31.589-632) ... **Coleoptera**

42(40). Aparelho bucal sugador em forma de rostro segmentado; cercos ausentes (Heteroptera) (Figs 28.104-255) ..... **Hemiptera**

— Aparelho bucal mastigador; cercos presentes **43**

43(42). Coxas grandes, de formato aproximadamente triangular, mais longas que um terço do comprimento do fêmur; tarsos pentâmeros; cercos segmentados **44**

— Coxas pequenas, muito mais curtas que o fêmur; tarsos com 2-5 segmentos; cercos segmentados ou simples **45**

44(43). Corpo largo e achatado; cabeça pelo menos parcialmente coberta pelo pronoto; perna anterior semelhante às outras; protórax curto (baratas) (Figs 23.1-15) ..... **Blattaria**

— Corpo estreito e não achatado; cabeça não coberta pelo pronoto; perna anterior raptorial, com espinhos grandes; protórax alongado (Figs 22.1-6) ..... **Mantodea**

45(43). Perna posterior saltadora; com fêmur muito mais largo que a tíbia; cercos com 2-4 segmentos; pronoto grande, cobrindo parte da região lateral do tórax (Figs 19.1, 19.13, 19.19, 19.44-60) ..... **Orthoptera**

— Perna posterior semelhantes às outras; cercos pentâmeros; pronoto pequeno; corpo alongado, em forma de graveto (bicho-pau) (Figs 21.54-55) ..... **Phasmatodea**

Tabela 8.1. Resumo das características morfológicas de adultos das ordens de hexápodes que ocorrem no Brasil. a= ausente; p= presente; r= reduzido ou rudimentar; parênteses indica condição rara.

Ordem	Nomes comuns	Comprimento (mm)	Asas	Cercos	Aparelho bucal	Olhos	Ocelos
Archaeognatha	—	6-20	a	p	raspador	p	p
Blattaria	barata	5-90	p/a	p	mastigador	p	p
Blattaria: Isoptera	cupim	3-25	p/a	p	mastigador	p/a	p/a
Coleoptera	besouro	0,3-200	p	a	mastigador	p	a
Collembola	pulga-de-jardim	0,26-6	a	a	entognato	r/a	a
Dermaptera	tesourinha	3-35	p/a	p	mastigador	p	a
Diplura	—	1-58	a	p	entognato	a	a
Diptera	mosca, mosquito	0,5-60	p/(a)	a	sugador	p	p/a
Embioptera	—	4-30	p/a	p	mastigador	p	a
Ephemeroptera	efemérida	4-35	p	a	atrofiado	p	p
Hemiptera	percevejo, cigarra, pulgão, cochonilha etc.	0,5-130	p/a	a	sugador	p	p/a
Hymenoptera	vespa, abelha, formiga	0,14-70	p/a	a	mastigador/lambedor	p/a	p/a
Lepidoptera	mariposa, borboleta	1-100	p/(a)	a	sugador	p	p/a
Mantodea	louva-a-deus	8-170	p	p	mastigador	p	p
Mecoptera	—	14-24	p	a	mastigador	p	p
Megaloptera	—	10-90	p	a	mastigador	p	p/a
Neuroptera	—	2-130	p	a	mastigador	p	p/a
Odonata	libélula	15-175	p	a	mastigador	p	p
Orthoptera	grilo, gafanhoto, esperança	5-150	p/a	p	mastigador	p	p
Phasmatodea	bicho-pau	17-340	p/a	p	mastigador	p	p/a
Plecoptera	—	4-60	p	p	mastigador	p	p/a
Protura	—	0,5-2	a	a	entognato	a	a
Psocodea	—	1-10	p/a	a	raspador	p	p
Psocodea	piolho	0,3-11	a	a	mastigador/sugador	r/a	a
Siphonaptera	pulga, bicho-de-pé	1-3	a	a	sugador	r/a	a
Strepsiptera	—	1-7	p	a	atrofiado	p	a
Thysanoptera	tripes	0,5-15	p/a	a	sugador	p	p/a
Trichoptera	—	1-50	p	a	sugador	p	a
Zoraptera	—	2-4	p/a	p	mastigador	p/a	p/a
Zygentoma	traça-de-livro	2-15	a	p	raspador	p/a	a

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 9
COLLEMBOLA LUBBOCK, 1870

Entomobryidae: *Seira mendoncae*

Entomobryidae

Hypogastruridae: *Austrogastrura travassosi* (alaranjado)

Douglas Zeppelini UEPB, Campus V, João Pessoa, PB. https://orcid.org/0000-0002-9026-1129

Bruno C. Bellini UFRN, Natal, RN. https://orcid.org/0000-0001-7881-9436

Etimologia. Do grego *kolla* = adesivo; *embolon* = êmbolo, pino ou plugue. Refere-se ao colóforo, apêndice ventral do segmento abdominal I que possibilita ao indivíduo aderir-se ao substrato.

Diagnose. Ametábolos, entognatos, ápteros, terrestres, geralmente com menos de 2 mm de comprimento. Olhos compostos ausentes, manchas oculares com oito lentes isoladas ou menos. Antenas com quatro segmentos, podendo ser subarticuladas ou com segmentos III e IV parcialmente fundidos, com musculatura intrínseca em todos os artículos. Órgão pós-antenal com morfologia variável entre a mancha ocular e a base da antena presente ou ausente. Palpos mandibulares completamente ausentes, palpos maxilares e labiais atípicos, não articulados, portando cerdas e papilas. Protórax reduzido, pronoto presente ou ausente. Complexo empodial formado por uma garra simples (unguis) e um apêndice empodial (unguículo), este último presente ou ausente. Abdômen com seis segmentos distintos ou parcialmente fundidos entre si, com três apêndices ímpares ventrais: colóforo no segmento I, retináculo (ou tenáculo) no segmento III e furca (ou fúrcula) no segmento IV; retináculo e furca por vezes reduzidos ou ausentes em formas euedáficas. Cercos completamente ausentes.

Introdução. Os colêmbolos são pouco conhecidos pelo público leigo e mesmo por parte dos entomólogos, e eventualmente são chamados de pulgas-de-jardim. São cosmopolitas, com mais de 9.300 espécies descritas em cerca de 700 gêneros e 29 famílias viventes (Bellinger *et al.* 1996–2022). Collembola é o maior táxon de hexápodes apterigotos, contendo mais espécies que Protura, Diplura, Archaeognatha e Zygentoma juntos (Zhang 2011). As regiões Paleártica e Neártica detêm o maior número de espécies reconhecidas, tendo em vista que foram vastamente investigadas por pesquisadores. Por outro lado, a Região Neotropical é potencialmente uma das mais diversas, mas a maior parte de sua riqueza taxonômica de Collembola está ainda por ser descoberta e estudada (Potapov *et al.* 2020). No Brasil há registros de 457 espécies nominais, distribuídas em 21 famílias e 118 gêneros. Das espécies brasileiras, ao menos 309 (aproximadamente 68% do total) são endêmicas do país (Zeppelini *et al.* 2022). Estima-se que pouco menos que 20% da riqueza mundial seja conhecida, o que nos leva a considerar que o número total pode aproximar-se de 50 mil espécies. Porém, algumas estimativas sugerem que haja entre 100 e 500 mil espécies viventes (Hopkin 1998; Cicconardi *et al.* 2013; Potapov *et al.* 2020). Nesse cenário, estima-se que haja ao menos 5 mil espécies no Brasil, o que indica que conhecemos menos de 10% da riqueza de Collembola no país.

Os colêmbolos são importantes na base da cadeia alimentar e têm um papel relevante como catalisadores na ciclagem de nutrientes, enriquecendo o solo disponível para a sustentação de florestas e a agricultura. A riqueza de espécies e a densidade das populações de colêmbolos no solo dependem de diferentes fatores, incluindo umidade, pH, pedoclima, aeração, composição da matéria orgânica, disponibilidade de nutrientes, tipo de húmus, efeito da cobertura vegetal e, principalmente, da estrutura física do solo. A riqueza específica e a abundância das espécies endêmicas são particularmente sensíveis às alterações ambientais.

Como citar: Zeppelini, D; Bellini, B.C. 2024. Cap. 9, Collembola Lubbock, 1870, pp. 141-154. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c09

O registro mais antigo de Collembola é o fóssil *Rhyniella praecursor* Hirst & Maulik, da família Isotomidae do Devoniano médio (~400 m.a.) (Scourfield 1940; Greenslade & Whalley 1986; Hopkin 1997; Bellinger *et al.* 1996–2022). Essa espécie habitou a Euroamérica cerca de 100 milhões de anos antes da formação da Pangea e cerca de 280 milhões de anos antes do início do isolamento da Gondwana (Pough *et al.* 1999).

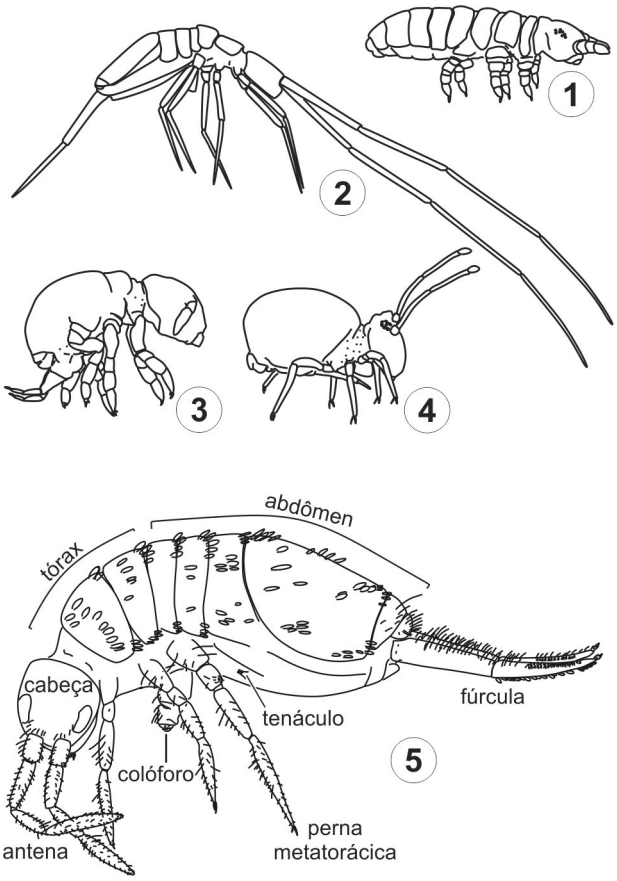
Textos prévios em português com dados gerais e/ou simplificados sobre os colêmbolos são disponibilizados em Zeppelini & Bellini (2004), Bellini (2016) e Zeppelini (2012). A página de Bellinger *et al.* (1996–2022) apresenta grande quantidade de informações atualizadas, incluindo fotografias, vídeos, chaves de identificação, mapas de distribuição geográfica, lista atualizada de espécies e discussões e ensaios sobre vários aspectos da sistemática, evolução e ecologia de Collembola. O Catálogo Taxonômico da Fauna Brasileira (CTFB) traz uma lista atualizada das espécies com ocorrência no Brasil e mapas de suas respectivas distribuições (Zeppelini *et al.* 2022) Outras informações sobre morfologia, biologia, taxonomia, ecologia e filogenia podem ser encontradas especialmente em Massoud (1967), Hopkin (1997), Jordana *et al.* (1997), Christiansen & Bellinger (1998), Bretfeld (1999a), Potapov (2001), Thibaud *et al.* (2004), Soto-Adames *et al.* (2008), Cipola *et al.* (2018) e Potapov (2020).

Morfologia (adultos). Os dois grupos tradicionalmente considerados mais basais, Poduromorpha e Entomobryomorpha, possuem corpo alongado e claramente segmentado. Poduromorpha (Fig. 9.1) é considerado o grupo com o padrão morfológico mais generalizado. O corpo é alongado e cilíndrico ou aplanado. O protórax possui pelo menos uma fileira de cerdas no tergo ou um conjunto de papilas. Entomobryomorpha (Fig. 9.2) compreende os colêmbolos com corpo alongado e protórax reduzido, sem tergo ou cerdas, condição apomórfica em relação à observada em Poduromorpha. O terceiro grupo, Neelipleona (Fig. 9.3), tem o corpo globoso, com o meso e metatórax aumentados, formando a maior parte do corpo. O quarto grupo, Symphypleona (Fig. 9.4), também tem corpo globoso, porém são os quatro primeiros segmentos abdominais os responsáveis pela formação da maior parte do corpo.

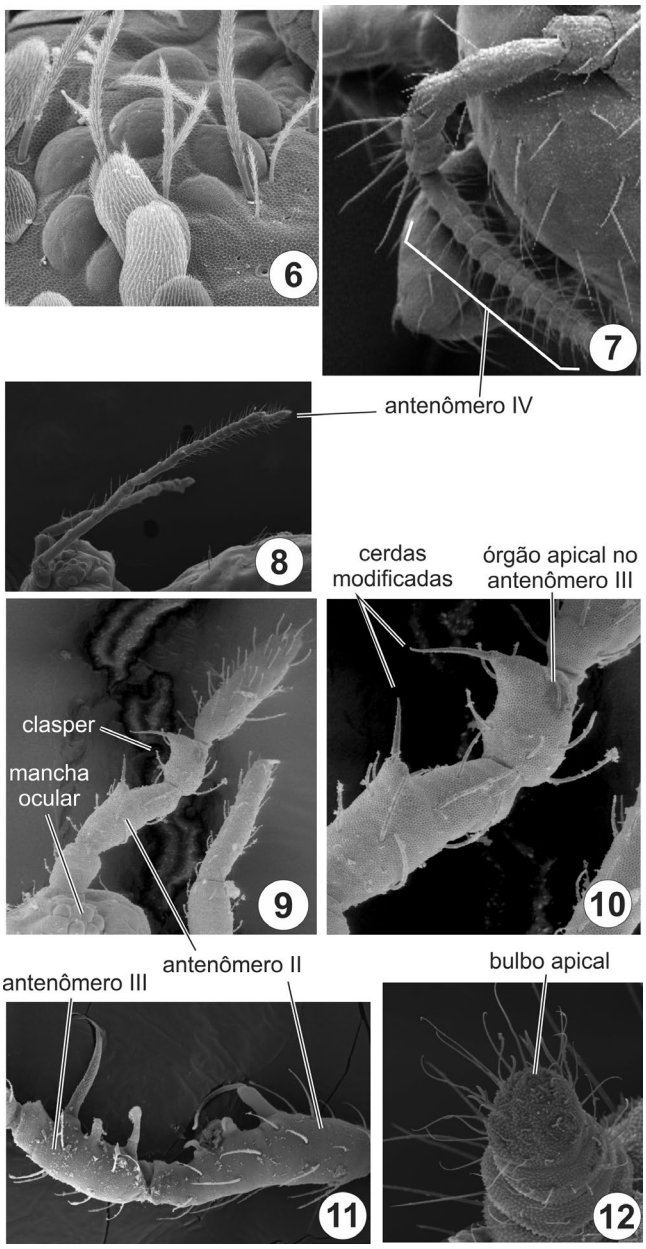
A cutícula que reveste o exoesqueleto tem padrões variados de microornamentação, geralmente formando figuras geométricas compostas e repetidas em toda a extensão do corpo, como uma imagem de caleidoscópio. Essa ornamentação torna a cutícula muito hidrofóbica, permitindo que o animal transite sobre a água e flutue no álcool de frascos coletores dos entomólogos.

Cabeça (Fig. 9.5). Olhos compostos ausentes. Cada mancha ocular é formada por oito pequenas lentes isoladas semelhantes à omatídios, também chamadas cornéolas, que ficam dispostas dorso-lateralmente na cabeça, próximas às antenas, com frequência muito pigmentadas (Figs 9.6, 16). Muitas vezes o número de cornéolas é reduzido, ou estão completamente ausentes, dependendo das condições ambientais onde a espécie habita. Antenas, primariamente, com quatro segmentos (Figs 9.7–8), todos com musculatura intrínseca. A antena (Figs 9.7–11) pode ter modificações, como encurtamento ou alongamento, fusão parcial dos dois segmentos apicais ou subdivisão de segmentos, e modificações na forma, como pinça ou clasper para fixar o macho à fêmea, auxiliando na reprodução (Figs 9.9–11). No ápice do quarto segmento, parte das espécies apresenta uma vesícula (ou um conjunto destas) denominada de bulbo apical, possivelmente com função olfativa (Fig. 9.12). No ápice do terceiro segmento, látero-ventralmente, há um órgão sensorial formado por duas cerdas modificadas (sensilas ou bastões sensoriais) e duas ou mais sensilas-guarda, por vezes modificadas (Figs 9.13–15, 44–45). Os antenômeros são revestidos por uma série de cerdas com tamanhos e formas diferentes. Pode haver um órgão pós-antenal, formado por uma ou mais vesículas de formas variadas, localizado entre as manchas oculares e a base das antenas (Fig. 9.16).

O clípeo-labro está completamente fundido à cápsula cefálica dorsalmente. O labro pode apresentar papilas distais, cristas e cerdas, enquanto o lábio, na porção ântero-ventral, é reduzido a dois campos setosos: o campo basomedial (submentum ou triângulo labial) (Fig. 9.17) e o campo basolateral (mentum). Anteriormente ao lábio há um grupo variavelmente complexo de papilas que sustentam cerdas grossas, derivadas dos palpos labiais (Fig. 9.17). Um par de mandíbulas e um par de maxilas (Figs 9.18–26) estão envoltas por prolongações da parte lateral da cápsula cefálica, pelo clípeo-labro e pelo lábio, por isso são ditos entognatos (Fig. 9.27). O tipo basal e mais comum de mandíbula é mastigador, com uma placa molar recoberta de fileiras de dentículos na parte posterior (*pars molaris*) e com uma fileira



Figuras 9.1–5. Hábito dos grandes grupos de Collembola, aqui tratados como subordens. **1,** Poduromorpha (*Brachystomella* sp.); **2,** Entomobryomorpha (*Campylothorax mitrai* Bellini & Meneses, mancha ocular omitida); **3,** Neelipleona (*Megalothorax minimus* Willem); **4,** Symphypleona (*Calvatomina* sp.); **5,** Entomobryomorpha (*Lepidonella zeppelinii* Soto-Adames & Bellini), indicando os principais elementos da morfologia de Collembola (Figs modificadas de Bellini 2016).

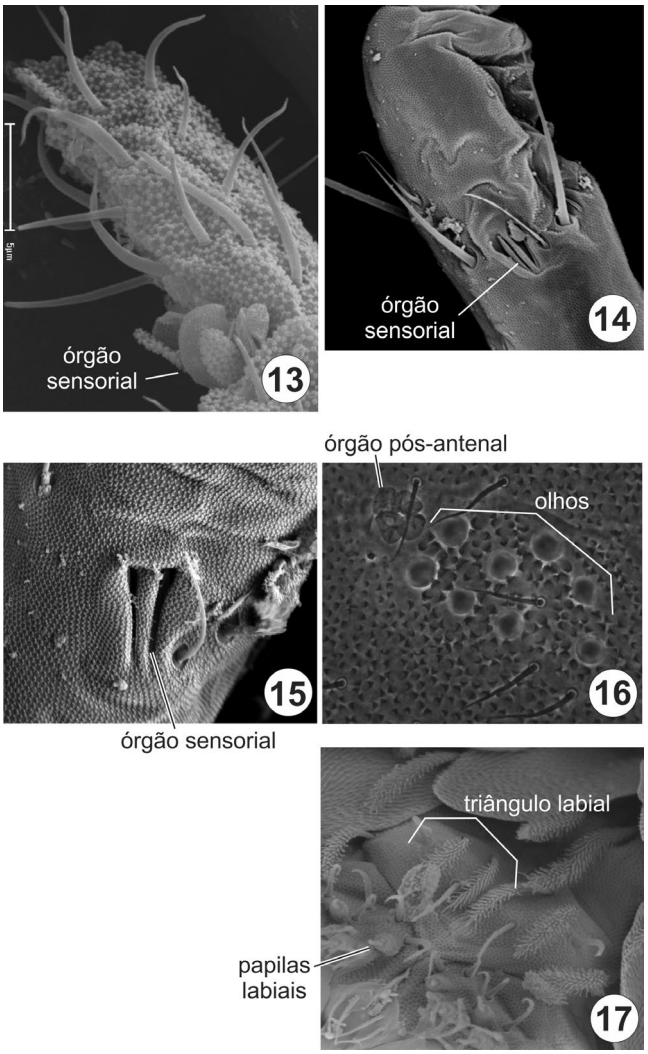


Figuras 9.6–12. Morfologia cefálica em Collembola. **6,** olho esquerdo de *Tyrannoseira raptora* (Zeppelini & Bellini); **7**, antena em Sminthuridae, indicando antenômero IV subdividido; **8,** antena em Dicyrtomidae, indicando o antenômero IV encurtado; **9–10,** clasper antenal (antenômeros II e III) do macho de *Sphaeridia* Linnaniemi; **11,** clasper antenal (antenômeros II e III) do macho de *Sminthurides* Börner; **12,** antenômero IV de Neanuridae com bulbo apical.

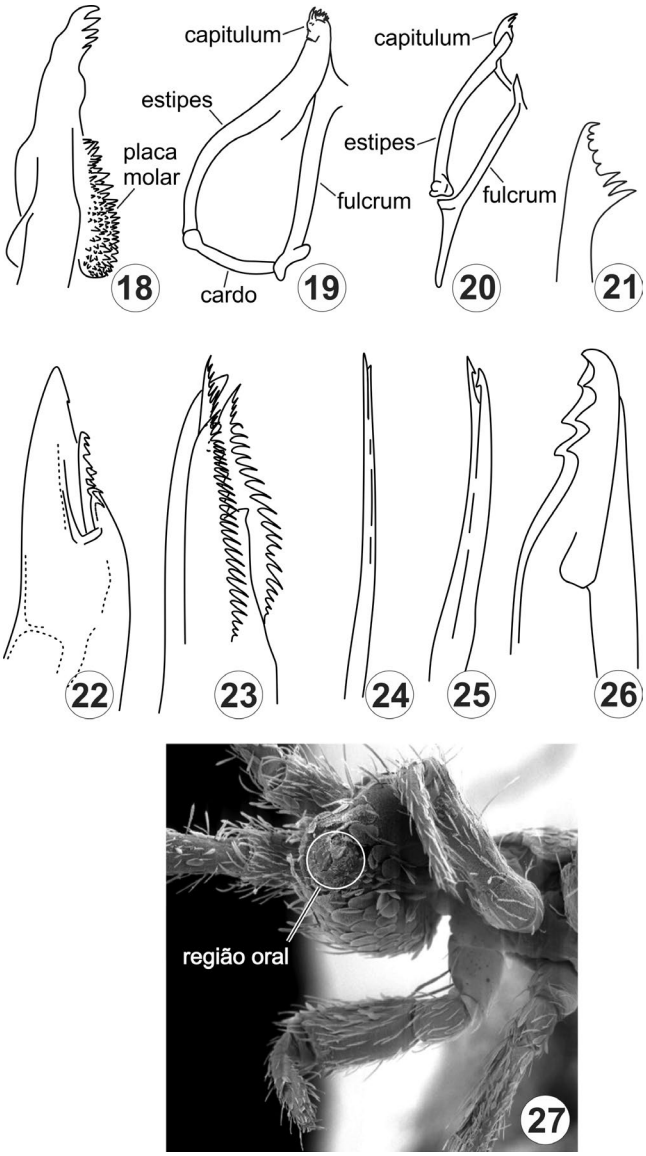
de dentes maiores na parte anterior (*pars incisiva*) (Fig. 9.18). O tipo básico de maxila possui um ramo denteado e lamelas com franjas. O ápice das maxilas (capitulum) pode ainda estar modificado em forma de estiletes perfuradores. Alguns táxons podem carecer completamente de mandíbulas, dependendo dos diferentes tipos de alimentação (Figs 9.19–26). As mandíbulas não possuem palpos, como nos demais Hexapoda, e as maxilas apresentam palpos reduzidos laterais à cavidade oral, geralmente portando duas cerdas. Os principais elementos do esqueleto das maxilas são apresentados na Figs 9.19 e 20.

O tórax (Fig. 9.5) é formado por três segmentos subiguais articulados e portadores de cerdas nos grupos basais (Figs 9.1–2), com segmentos total ou parcialmente fundidos nos grupos mais derivados (Neelipleona e Symphypleona) (Figs 9.3–4). Tipicamente é revestido por cerdas dorsais e, nos grupos basais, por vezes há cerdas ventrais. As pernas são formadas por epicoxa, subcoxa, coxa, trocanter, fêmur, tibiotarso e complexo empodial. Não há consenso sobre a subsegmentação da coxa, havendo uma epicoxa e subcoxa (Richards 1968; Christiansen & Bellinger 1998), porém é possível observar vestígios desses segmentos em vários grupos, especialmente entre os Symphypleona. O tibiotarso é supostamente resultante da fusão parcial da tíbia e do tarso, entretanto como não há indícios de que colêmbolos apresentaram tarsômeros em sua evolução, o termo é arbitrário e pode ser um sinônimo para tíbia. No tibiotarso, frequentemente na sua extremidade distal, encontra-se uma ou mais cerdas longas chamadas de cerdas rastreadoras ("*tenent hairs*"), que podem ter ápices capitados; uma região membranosa geralmente com duas cerdas denominada pretarso; uma garra tarsal verdadeira chamada de unguis e um apêndice empodial chamado unguículo (Figs 9.28–30). O unguis está presente em todos os colêmbolos e pode ser provido de dentes nas lamelas dorsal, externa e interna. O unguículo ou apêndice empodial é uma garra menor, geralmente de forma lanceolada ou alongada (Figs 9.28–30), que pode estar ausente em diferentes grupos como condição apomórfica. O complexo empodial é o conjunto formado pelo pretarso, unguis e unguículo.

O abdômen (Fig. 9.5) tem seis segmentos, às vezes fundidos em diferentes grupos, e com apêndices ventrais (Figs 9.3–4). No segmento I está o colóforo ou tubo ventral (Figs 9.31–32), um tubo cilíndrico (corpo do colóforo) com um par de vesículas eversíveis distais (sacos do colóforo) com funções osmo e ionrreguladora. Essas vesículas podem ser curtas ou, em alguns Symphypleona, longas (Fig. 9.32). No segmento III, existe o retináculo ou tenáculo (Figs 9.33), uma estrutura formada por uma peça única na base (corpo do tenáculo) com um par de peças distais (ramos do tenáculo) portadoras de uma série de até quatro dentes na superfície externa (Fig. 9.33). O corpo do tenáculo pode ter uma ou mais cerdas e os ramos acoplam-se entre a porção proximal interna dos dentes da furca, mantendo-os na posição justaposta ao abdômen quando em repouso. O tenáculo pode estar reduzido ou ausente em espécies com furca reduzida. No segmento IV há a furca (= fúrcula) (Figs 9.34–36), estrutura formada por base única chamada manúbrio, e dois ramos distais chamados dentes da furca (singular: dente ou dens), terminando cada um deles em um tipo de garra chamado mucro (Figs 9.34–36). Colóforo, retináculo e furca têm estruturas pares derivadas de pernas abdominais metaméricas originalmente locomotoras (Hopkin 1997), o corpo do colóforo, do tenáculo e o manúbrio representam os coxopoditos fundidos das pernas nos respectivos segmentos abdominais. A abertura genital fica na parte ventral do segmento V. No macho, a abertura genital é formada por uma curta fenda longitudinal em uma papila geralmente circundada por cerdas (Fig. 9.37). Na fêmea, é formada por uma longa fenda transversal também circundada por cerdas (Fig. 9.38). A abertura anal está no segmento VI, em posição terminal ou ventral, trirradiada, formada por um esclerito dorsal (valva dorsal) e dois ventro-laterais (valvas ventrais).



Figuras 9.13–17. Morfologia cefálica em Collembola. **13–15,** órgão sensorial do antenômero III em: **13,** *Isotogastrura mucrospatulata* Palacios-Vargas, Lima & Zeppelini; **14,** Sminthuridae; **15**, Sminthuridae (detalhe das cavidades individuais que abrigam os bastões sensoriais); **16,** olhos e órgão pós-antenal em *Brachystomella* sp.; **17,** lábio de *Tyrannoseira raptora* Zeppelini & Bellini.

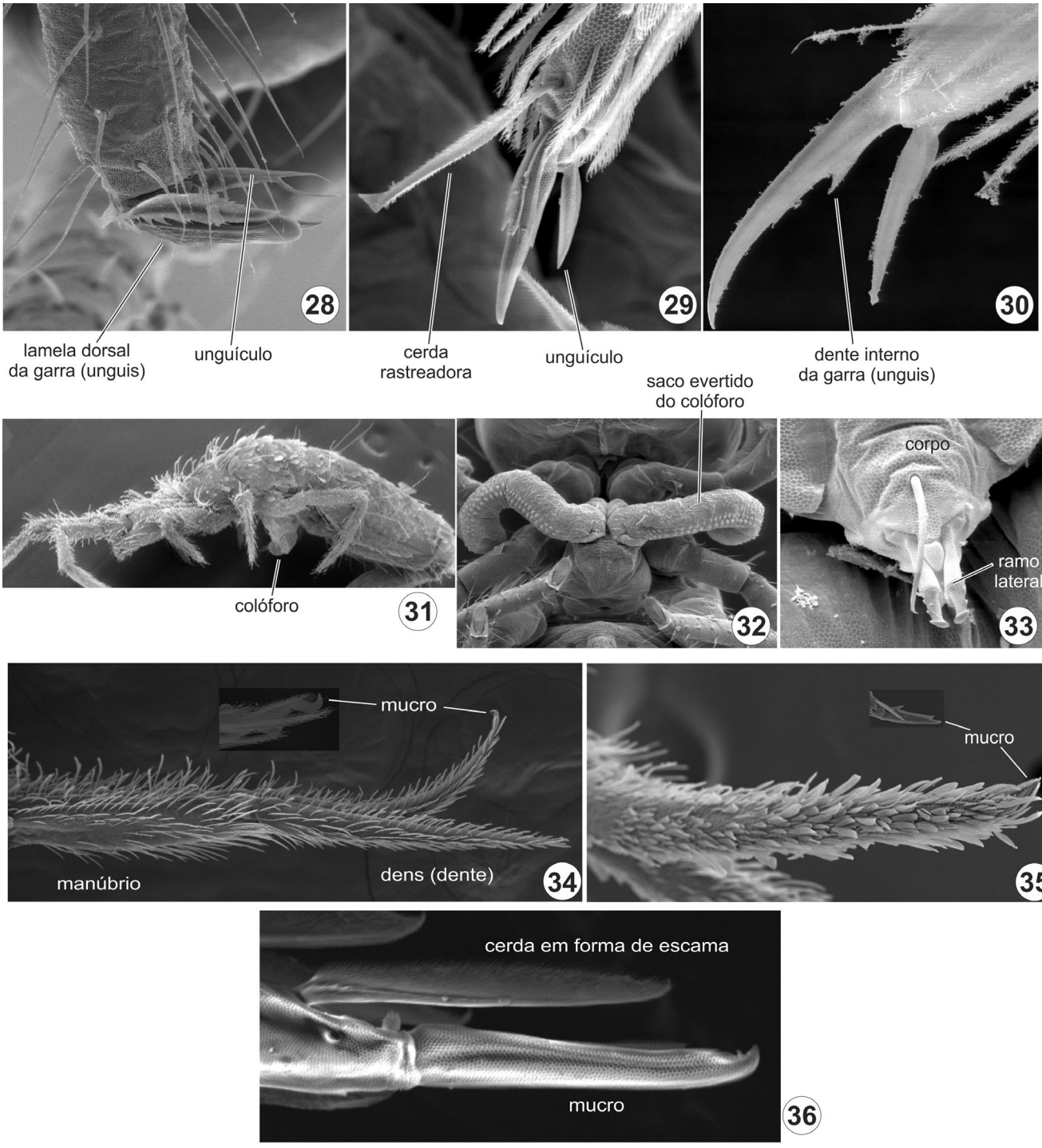


Figuras 9.18–27. Peças bucais e região oral em Collembola. **18,** mandíbula de *Ceratophysella* sp.; **19,** maxila completa de *Brachystomella* sp.; **20,** maxila completa de *Superodontella nana* (Cassagnau); **21,** mandíbula de *Aethiopella* sp.; **22–26,** capitulum maxilar de: **22,** *Friesea jeanneli* Denis; **23,** *Anurida maritima* (Guérin-Méneville); **24,** *Neotropiella murphyi* Massoud; **25,** *Pseudachorutes auricularius* Cassagnau & Rapoport; **26,** *Rapoportella mucronata* Najt & Massoud; **27,** região oral de *Tyrannoseira raptora* Zeppelini & Bellini (Figs 18–19 modificadas de Cipola *et al.* 2018; fig. 20 modificada de Jordana *et al.* 1997; Figs 22–25 modificadas de Massoud 1967; fig. 26 modificada de Najt & Massoud 1974).

Desenvolvimento e estágios imaturos. Os colêmbolos são ametábolos. O ovo é esférico, branco, amarelado ou rosado, transparente ou leitoso (Fig. 9.39). Pode ser depositado isoladamente sobre o substrato ou em grupo. É único entre os artrópodes hexápodes por ser microlécito (com pequena reserva de vitelo) e pelo desenvolvimento holoblástico ou clivagem completa. Quando a oviposição ocorre em estação desfavorável, os ovos podem entrar em diapausa por vários meses. Jovens e adultos também podem entrar em diapausa, associada à modificação regressiva das peças bucais e trato digestivo. Fatores ambientais parecem afetar a velocidade do desenvolvimento de ovos e ínstares, com umidade e temperaturas maiores (até um limiar viável) favorecendo positivamente o desenvolvimento (Birkemoe & Leinaas 2000; Bellinger *et al.* 1996–2022). Por outro lado, a presença de compostos tóxicos no ambiente como metais pesados e inseticidas possui diferentes efeitos deletérios, diminuindo o número de ovos postos, retardando o desenvolvimento ou, de maneira mais óbvia, aniquilando os indivíduos (Fountain & Hopkin 2001, 2004; Crouau & Moïa 2005). Em alguns casos, ocorrem mudanças notáveis na morfologia externa induzidas por ciclos endógenos ou alterações ambientais (processos de ecomorfose, ciclomorfose e epitoquia) (Hopkin 1997; Christiansen & Bellinger 1998). O desenvolvimento é tipicamente epimórfico ou holomérico, no qual os jovens possuem o mesmo número de segmentos e apêndices dos adultos. Jovens recém-emergidos são semelhantes aos adultos na forma geral do corpo, diferenciando-se pelo comprimento menor, aspectos morfométricos dos apêndices e tronco, pigmentação e quetotaxia reduzidas e ausência de abertura genital. A maturida-

de sexual geralmente ocorre ao redor do quinto ou sexto ínstar, entretanto pode ocorrer no segundo/terceiro até no décimo terceiro ínstar, dependendo da espécie (Hopkin 1997; Bellinger *et al.* 1996–2022). As mudas ocorrem durante toda a vida, mas o crescimento é reduzido em estações desfavoráveis. O número de ínstares registrados varia de dois, em machos de *Sphaeridia* Linnaniemi, até cinquenta ou mais, em *Orchesella* Templeton. O crescimento decai progressivamente com a maturidade sexual.

Biologia. Colêmbolos são comuns em quase todos os hábitats. Densidade e riqueza maiores ocorrem no solo e micro-hábitats adjacentes, com abundância de matéria orgânica e umidade. Há espécies habitando os polos, glaciares permanentes de montanhas acima de 5 mil metros de altitude, e outras habitando as partes profundas da maioria das cavernas terrestres. Há espécies especializadas em viver na superfície da água de pequenos corpos aquíferos (epinêuston), nas rochas das zonas



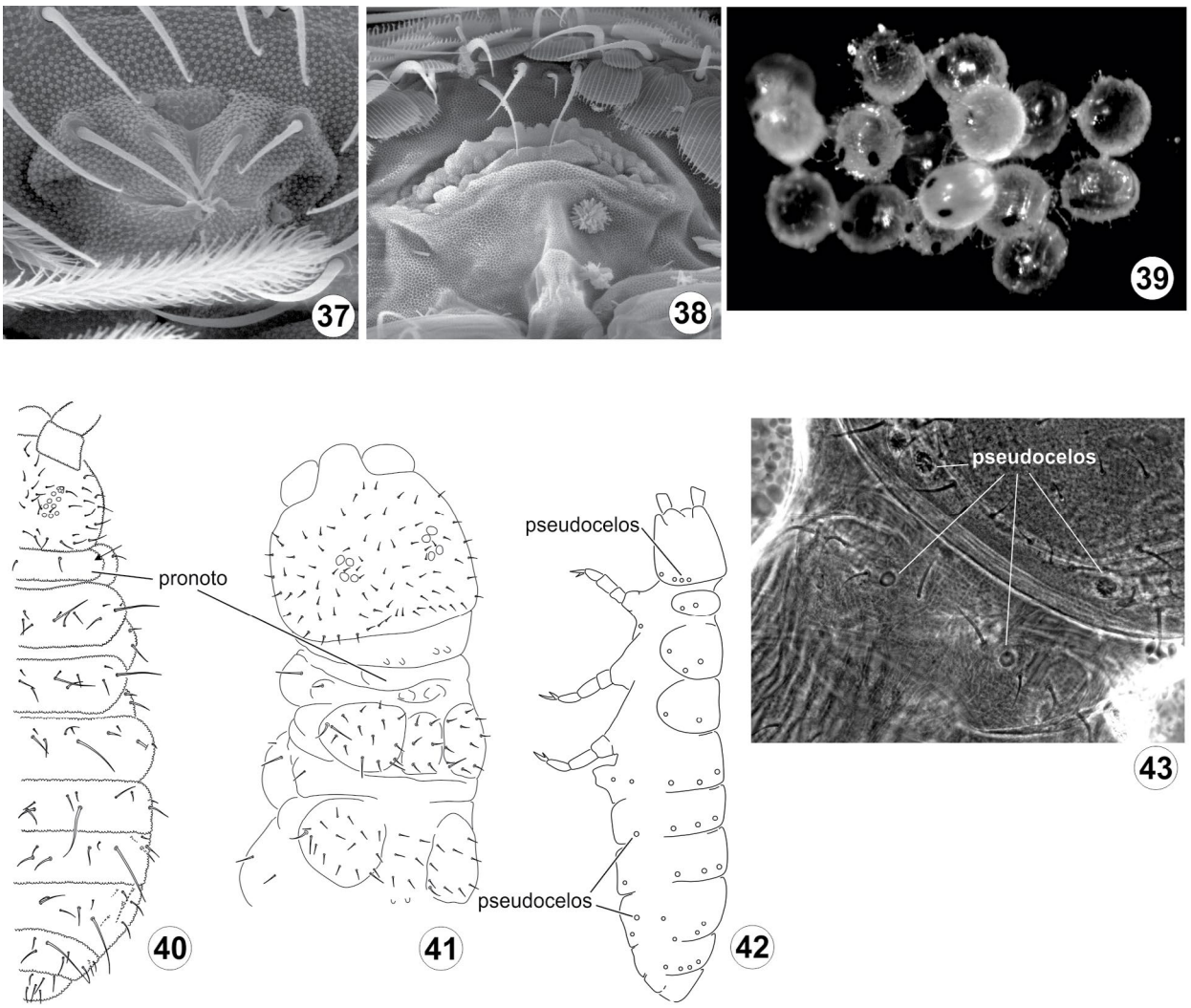
Figuras 9.28–36. Apêndices do tronco em Collembola. **28–30,** complexo empodial em: **28,** Sminthuridae; **29,** Entomobryidae; **30,** Paronellidae. **31–32,** colóforo em: **31,** Entomobryidae; **32,** Sminthuridae; **33,** estrutura geral do tenáculo em Entomobryidae; **34–36,** dens e mucro de: **34,** Entomobryidae, *Seira* Lubbock; **35,** Paronellinae, *Trogolaphysa* Mills; **36,** Cyphoderini, *Cyphoderus* Nicolet, região distal do dens e mucro.

litorâneas de entremarés e nos espaços aéreos da areia em dunas e praias. Apesar de sensíveis à dessecação, há espécies que habitam desertos e se protegem da perda excessiva de água por meio de padrões comportamentais e seleção de micro-hábitats. Os Entomobryomorpha em geral são cobertos por abundantes cerdas e/ou escamas que potencialmente retêm uma camada de ar sobre o corpo e protegem contra a incidência solar direta, diminuindo a perda de água. Em ambientes muito úmidos as espécies comumente encontradas no solo podem mover-se para os estratos mais elevados da vegetação, habitando até mesmo as copas das árvores ou plantas epífitas e musgos.

São capazes de explorar quase todos os tipos de recursos, sendo geralmente polífagos. As principais fontes de alimento são microorganismos como fungos e bactérias associados à matéria orgânica do solo e folhiço, além de matéria vegetal em decomposição (Castaño-Menezes *et al.* 2004). Vários grupos alimentam-se também de guano de morcegos, fezes de vertebrados e invertebrados de solo, matéria animal em decomposição, pólen, além de serem capazes de ingerir suas próprias exúvias. Raramente são predadores ou canibais. A capacidade de suportar longos períodos sem alimentação varia muito de uma espécie para outra e é muito influenciada pela adaptação à vida cavernícola.

Alguns mecanismos de escape são bastante úteis para evitar a predação. As espécies que possuem furca bem desenvolvida são as mais eficientes na fuga. A cobertura de cerdas e escamas nos Entomobryomorpha oferece vantagem contra predadores, por obstruírem o aparelho bucal do predador e por facilitarem a fuga de teias de aranhas (Christiansen 1992). Há ainda a produção de substâncias impalatáveis (por exemplo alguns grupos de Onychiuridae, Hypogastruridae e Neanuridae) que parecem estar associadas, em alguns casos, à coloração azul-escura.

A fecundação é interna. Os machos depositam espermatóforos diretamente no substrato, os quais são encontrados e coletados pelas fêmeas para a fertilização dos ovos. Há, entretanto, alguns exemplos de formação de casais envolvendo comportamentos de corte, que variam da simples condução da fêmea ao espermatóforo, até padrões elaborados de corte e disputa de fêmeas entre machos. Exemplos de territorialidade, com agressões intraespecíficas, já foram registrados em Entomobryidae, como em *Pseudosinella violenta* (Folsom) e *Tyrannoseira*



Figuras 9.37–43. 37–38. Abertura genital em Entomobryidae: **37,** macho, **38,** fêmea; **39,** grupo de ovos de *Lepidocyrtus* sp.; **40–41,** hemicorpo dorsal de: **40,** *Brachystomella nordestina* Souza, Weiner & Bellini; **41,** *Isotogastrura mucrospatulata* Palacios-Vargas, Lima & Zeppelini; **42,** distribuição dos pseudocelos no corpo em Onychiurinae; **43,** detalhe dos pseudocelos em *Onychiurus* sp. (fig. 41 modificada de Palacios-Vargas *et al.* 2013).

raptora (Zeppelini & Bellini) (Christiansen *et al.* 1972; Bellini & Zeppelini 2011).

Classificação. Os colêmbolos são considerados hexápodes basais não Insecta. Sua posição, entretanto, não é consenso, podendo ser incluídos como o grupo irmão de Protura+Diplura (Luan *et al.* 2005), como grupo irmão de Diplura (Sasaki *et al.* 2013) ou em Ellipura, juntamente com Protura (Bellinger *et al.* 1996–2022; Bach-de-Roca *et al.* 2000; Reumont *et al.* 2012). Diferentes autores apresentaram várias combinações para os táxons que compõem Mandibulata, mas poucos consensos foram alcançados. Uma síntese do debate e uma lista de referências pode ser encontrada em Bellinger *et al.* (1996–2022). Collembola é formado por quatro grupos distintos, aqui classificados como subordens: Poduromorpha, Entomobryomorpha, Neelipleona e Symphypleona. A seguir, apresenta-se uma lista com as 29 famílias viventes conhecidas e, entre parênteses, dois números: o primeiro é o total de espécies para as 21 famílias com registros para o Brasil; o segundo é o número de espécies endêmicas do país. Os dados representam o conhecimento registrado até fevereiro de 2022 (Culik & Zeppelini 2003; Zeppelini & Bellini 2004, Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022).

Poduromorpha
- Brachystomellidae (24, 13)
- Gulgastruridae
- Hypogastruridae (30, 15)
- Isotogastruridae (2, 2)
- Neanuridae (70, 41)
- Odontellidae (1, 1)
- Onychiuridae (4, 2)
- Pachytullbergiidae
- Poduridae
- Tullbergiidae (7, 3)

Entomobryomorpha
- Actaletidae
- Coenaletidae
- Entomobryidae (106, 84)
- Isotomidae (78, 50)
- Oncopoduridae (2, 2)
- Orchesellidae (18, 16)
- Paronellidae (39, 25)
- Tomoceridae

Neelipleona
- Neelidae (3, 0)

Symphypleona
- Arrhopalitidae (9, 8)
- Bourletiellidae (9, 3)
- Collophoridae (1, 1)
- Dicyrtomidae (4, 4)
- Katiannidae (3, 2)
- Mackenziellidae
- Sminthuridae (21, 16)
- Sminthurididae (25, 22)
- Spinothecidae
- Sturmiidae (1, 1)

Relações filogenéticas internas. Collembola é, sem dúvida, um grupo monofilético. Há várias sinapomorfias para o táxon: mancha ocular com no máximo oito lentes; antena com quatro segmentos, todos com musculatura intrínseca (esta última sendo uma plesiomorfia); abdômen com seis segmentos com apêndices particulares: colóforo, retináculo e furca. Por outro lado, as afinidades internas não são totalmente claras e há divergências entre autores. Nos últimos 20 anos as relações internas de Collembola foram estudadas utilizando-se tanto dados morfológicos e moleculares e hoje em dia entende-se melhor alguns aspectos de sua evolução. Poduromorpha é potencialmente um táxon basal (D'Haese 2003), embora não seja consenso (Xiong *et al.* 2008; Schneider *et al.* 2011; Yu *et al.* 2015). Características como corpo segmentado, pronoto presente, órgão pós-antenal com múltiplas vesículas (variável entre famílias e gêneros) e quetotaxia dorsal do adulto similar à quetotaxia do primeiro ínstar na maior parte das famílias são consideradas plesiomorfias observadas em Poduromorpha. Ao mesmo tempo, o táxon é tido como monofilético por apresentar encurtamento dos apêndices (antenas, pernas e geralmente furca) e redução no número de cerdas no tibiotarso do terceiro par de pernas (D'Haese 2003). As relações internas de Poduromorpha não são totalmente claras e superfamílias como Hypogastruroidea e Onychiuroidea devem ser merofiléticas, enquanto as modificações bucais em Neanuroidea sugerem seu monofiletismo (D'Haese 2003).

Entomobryomorpha é considerado monofilético, embora a posição de Tomoceroidea dentro deste táxon seja questionável (Xiong *et al.* 2008; Yu *et al.* 2015). A perda do pronoto é a principal sinapomorfia de Entomobryomorpha. As superfamílias deste táxon são potencialmente monofiléticas, embora já tenha sido sugerido o parafiletismo de Isotomoidea (Szeptycki 1979). O agrupamento "Arthropleona", utilizado no passado para incluir Poduromorpha e Entomobryomorpha é entendido atualmente como artificial (D'Haese 2003; Yu *et al.* 2015), embora tenha sido resgatado em filogenias recentes (Xiong *et al.* 2008; Schneider *et al.* 2011).

Neelipleona e Symphypleona são ambos considerados grupos monofiléticos (D'Haese 2003; Xiong *et al.* 2008; Schneider *et al.* 2011; Yu *et al.* 2015), por vezes tratados como grupos irmãos (Bretfeld 1999a, Xiong *et al.* 2008); ou com Neelipleona mais próximo de Poduromorpha, ou Poduromorpha + Entomobryomorpha (Schneider *et al.* 2011; Yu *et al.* 2015). A morfologia de ambos os táxons, com fusão de segmentos corporais, modificação da conformação da cápsula cefálica, alteração da quetotaxia clipeal e do tronco, entre outras características, sugerem que ambos sejam formas derivadas de Collembola, embora as relações internas de ambos os táxons sejam mal compreendidas.

Outras discussões detalhadas das diferentes hipóteses filogenéticas de Collembola também são apresentadas e discutidas por Janssens (2001) e Bellinger *et al.* (1996–2022).

Importância. Frequentemente são muito abundantes no solo e no folhiço, e figuram entre os consumidores sendo elementos importantes na base da cadeia alimentar. Como consumidores, desempenham uma função muito relevante na ciclagem de nutrientes fragmentando a matéria orgânica e controlando as populações de bactérias e fungos edáficos, sendo um dos principais responsáveis pelo enriquecimento do solo e, por conseguinte, importantes para a sustentação de florestas e ambientes abertos. A deposição de suas fezes pode alterar a composição física e a estrutura do solo, exercendo assim uma atividade fundamental para o equilíbrio e manutenção da vida no planeta. Essas características fazem dos colêmbolos de solo bioindicadores muito eficientes e específicos, tanto para avaliar as condições físico-químicas do solo e húmus, quanto para verificar o progresso no processo de recuperação de áreas reflorestadas (Oliveira 1993; Cassagne *et al.* 2003).

Na cadeia alimentar, servem de alimento para vários grupos de animais, como ácaros, aranhas de pequeno porte (2–5 mm), besouros, formigas, opiliões, amblipígideos, quilópodes, peixes, sapos, lagartos, aves e até pequenos mamíferos.

Podem ser também importantes como descontaminantes ambientais. Alguns poluentes encontrados em solos agrícolas, como o DDT, quando em concentrações moderadas, podem ser

metabolizados por alguns colêmbolos, cuja atividade é útil na recuperação de solos contaminados e na operação de despoluição de áreas agrícolas e industriais. Devido à sua potencial resiliência frente a metais pesados e outros agentes poluentes, são capazes de sobreviver em locais onde seus predadores e competidores foram eliminados. São raros os casos de danos à agricultura causados por colêmbolos. A espécie *Sminthurus viridis* (L.) é causadora de prejuízos em plantações de alfafa e tomates na Austrália e há casos de ataque a plantações de tomates verdes no México.

Coleta e fixação. Os colêmbolos ocorrem em todos os ambientes, porém são mais abundantes na serapilheira, troncos de árvores, sob pedras e no solo orgânico. A coleta manual pode ser feita com o auxílio de pincel fino umedecido em água ou álcool. Recomenda-se também estender um pedaço de plástico sobre o solo, de preferência branco ou de cor clara (grande o bastante para se deitar sobre ele) e, então, coletar os espécimes que saltam sobre o plástico e são facilmente vistos e coletados com o pincel e aspirador entomológico. O plástico pode ser substituído por uma bandeja de cor clara onde amostras de folhiço e solo são depositadas e investigadas. Outro método é colocar uma bandeja esmaltada sob arbustos e vegetação rasteira e agitar os ramos para provocar sua queda. A forma mais eficiente de extração de colêmbolos de amostras tomadas do substrato (solo/folhiço) é com o uso do funil de Berlese-Tullgren. Armadilhas do tipo "*pitfall*" contendo álcool ou água e um pouco de detergente também produzem bom resultado.

Os espécimes devem ser fixados e conservados em álcool a 70% ou mais e montados em lâminas semipermanentes para a observação sob microscópio óptico. Para tal, é necessário remover os pigmentos, musculatura e gordura, deixando a cutícula transparente. A remoção dá-se por meio de: (a) banho em KOH (5%) por cerca de três a cinco minutos, secado a seguir em um pedaço de papel filtro para retirar o excesso de KOH que reage com o lactofenol, causando a formação de bolhas; (b) banho em lactofenol (ou ácido lático) por cerca de três minutos, que pode ser aquecido levemente para acelerar a reação– o excesso de reagente deve ser eliminado antes da montagem. Uma vez clareado, o espécime é montado entre lâmina e lamínula. O meio de inclusão mais recomendado para montagem é o líquido de Hoyer, preparado com: 50 ml de água destilada, 200 g de hidrato de cloral, 15 ml de glicerina, 30 g de goma arábica. Para prepará-lo, deve-se picar e dissolver lentamente a goma arábica em água destilada, filtrando em seguida a solução em lã de vidro, e adicionar os demais ingredientes. A solução deve ser então completamente homogeneizada com bastão de vidro e filtrada novamente. A dissolução completa do hidrato de cloral pode levar alguns dias. Outros reagentes e meios de montagem, assim como mais detalhes sobre a confecção de lâminas são apresentados em Christiansen & Bellinger (1998), Zeppelini & Bellini (2004), Bellinger *et al.* (1996–2022) e Cipola *et al.* (2018).

Chave para as famílias do Brasil

1. Corpo alongado e segmentado. Segmentos do tórax e primeiros segmentos do abdômen não fundidos. Furca presente ou ausente (Figs 9.1–2) **2**

— Corpo mais ou menos esférico, pelo menos os quatro primeiros segmentos do abdômen fundidos. Furca sempre bem desenvolvida (Figs 9.3–4) **13**

2(1). Protórax normal (Fig. 9.1), com pronoto com cerdas ou papilas dorsais ..... **Poduromorpha** ... **3**

— Protórax reduzido (Fig. 9.2), sem pronoto e sem cerdas dorsais ..... **Entomobryomorpha** **9**

3(2). Pronoto com cerdas (Fig. 9.40) **4**

— Pronoto sem cerdas (Fig. 9.41) ..... **Isotogastruridae**

4(3). Peças bucais do tipo mastigadoras. Mandíbulas com superfície molar (Fig. 9.18) **5**

— Peças bucais desprovidas ou com poucos dentes, geralmente adaptadas para picar e sugar (Figs 9.19–26), projetando-se em um cone oral. Mandíbulas, quando presentes, sem superfície molar (Fig. 9.21) **7**

5(4). Com pseudocelos na base das antenas e em vários segmentos do corpo (Figs 9.42–43), coloração branca. Manchas oculares ausentes. Furca reduzida ou ausente **6**

— Sem pseudocelos na base das antenas ou no corpo, com ou sem pigmentos. Manchas oculares geralmente com uma ou mais cornéolas. Furca geralmente bem desenvolvida .. .. **Hypogastruridae**

6(5). Órgão sensorial do terceiro antenômero complexo, com sensilas-guarda e bastões sensoriais cobertos por cones cuticulares (Fig. 9.44) ..... **Onychiuridae**

— Órgão sensorial do terceiro antenômero simples, com uma a três sensilas-guarda lisas, expostas ou recobertas por uma prega tegumentar, cones cuticulares ausentes (Fig. 9.45) ... . **Tullbergiidae**

7(4). Maxilas com cardo (Fig. 9.19). Mucro, se presente, geralmente com lamela dorsal lisa (Figs 9.46–47) **8**

— Maxilas sem cardo (Fig. 9.20). Mucro geralmente com lamela dorsal tridentada (Fig. 9.48) ..... **Odontellidae**

8(7). Mandíbulas geralmente presentes, com dois ou mais dentes e sem placa molar (Fig. 9.21). Maxila alongada, capitulum com diferentes morfologias: em forma de estilete (Figs 9.24–25), com lamelas franjadas (Fig. 9.23) e/ou com lamelas denteadas (Fig. 9.22) ..... **Neanuridae**

— Mandíbulas ausentes (com exceção de *Probrachystomellides nicolaii* Weiner & Najt, da África do Sul). Maxilas sem lamelas, capitulum curto, geralmente com dentes apicais ou subapicais (Figs 9.19, 26) ..... **Brachystomellidae**

9(2). Tricobótrias pós-oculares presentes, fórmula das tricobótrias nos segmentos II e III do abdômen 2/3. Órgão metatrocanteral presente (Fig. 9.49) **10**

— Tricobótrias pós-oculares ausentes, tricobótrias nos segmentos II e III geralmente ausentes, quando presentes nunca 2/3. Órgão metatrocanteral ausente **12**

10(9). Quarto segmento abdominal curto, menos de duas vezes o comprimento do terceiro segmento abdominal seguindo a linha mediana ..... **Orchesellidae**

— Quarto segmento abdominal geralmente longo, mais de duas vezes o comprimento do terceiro segmento abdominal seguindo a linha mediana (Figs 9.2, 5) **11**

11(10). Dens da furca dorsalmente crenulado e curvado no ápice, mucro em forma de garra curta, com 1 ou 2 dentes (Fig. 9.34) ..... **Entomobryidae**

— Dens da furca geralmente liso e reto (Figs 9.2, 5), mucro de outra forma (Figs 9.35–36) ..... **Paronellidae**

12(9). Escamas dorsais presentes ..... **Oncopoduridae**

— Escamas dorsais ausentes ..... **Isotomidae**

13(1). Espécimes menores que 0,4 mm de comprimento. Abdômen com segmentos V e VI não diferenciados do resto do corpo. Antenas mais curtas que a cabeça. Manchas oculares ausentes. Dentes da furca subdivididos (Fig. 9.3) .... **Neelipleona** ..... **Neelidae**

— Espécimes geralmente maiores, entre 0,4–3,0 mm de comprimento. Abdômen com segmentos VI ou V–VI claramente separados do resto do abdômen. Antenas mais compridas que a cabeça. Manchas oculares geralmente presentes. Dentes da furca não subdivididos (Fig. 9.4) .... **Symphypleona** ... **14**

14(13). Antenas geniculadas entre os antenômeros III e IV. Antenômero IV frequentemente subdividido, mais comprido que o III (Fig. 9.7). Colóforo curto a longo **15**

— Antenas geniculadas entre antenômeros II e III. Antenômero IV muito mais curto que o III (Fig. 9.8). Colóforo frequentemente muito longo ... **Dicyrtomidae**

15(14). Abdômen com segmentos V e VI fundidos. Machos com antenas preênseis (Figs 9.9–11). Fêmeas sem apêndice subanal ..... **Sminthuridae**

— Abdômen com segmentos V e VI não fundidos. Machos com antenas normais. Fêmeas com apêndice subanal (Fig. 9.50) **16**

16(15). Órgão metatrocanteral presente (Figs 9.51–52) **17**

— Órgão metatrocanteral ausente **19**

17(16). Tibiotarso sem cerdas rastreadoras no ápice. Manchas oculares com quatro cornéolas ou menos. Cerda do órgão metatrocanteral inserida em um alvéolo ovalado ou arredondado (Fig. 9.51) **18**

— Tibiotarso com cerdas rastreadoras. Manchas oculares com seis a oito cornéolas. Cerda do órgão metatrocanteral inserida em um alvéolo triangular (Fig. 9.52) ..... **Katiannidae**

18(17). Manchas oculares com quatro corneólas. Tricobótria D capitada (Fig. 9.53) ..... **Collophoridae**

— Manchas oculares com duas ou menos corneólas. Tricobótria D normal, afilada no ápice ..... **Arrhopalitidae**

19(16) Região dorsal do grande abdômen com duas cerdas grossas acima da tricobótria A (Fig. 9.54). Colóforo bipartido, com sacos curtos ..... **Sturmiidae**

— Região dorsal do grande abdômen com cerdas normais. Colóforo cilíndrico, simples, com sacos podendo expandir-se apreciavelmente (Fig. 9.32) **20**

20(19). Mucro espatulado, cerda mucronal ausente. Tronco com cinco tricobótrias de cada lado (raramente 4), tricobótrias A–C em linha reta (Fig. 9.55). Tibiotarsos anterior e médio com três cerdas rastreadoras, o posterior com duas cerdas rastreadoras ..... **Bourletiellidae**

— Mucro geralmente crenulado, cerda mucronal presente ou ausente. Tronco com quatro tricobótrias de cada lado (raramente 3 ou 2). Tricobótrias A–C desalinhadas, formando um triângulo quando presentes. Tibiotarso posterior sem cerdas rastreadoras ..... **Sminthuridae**

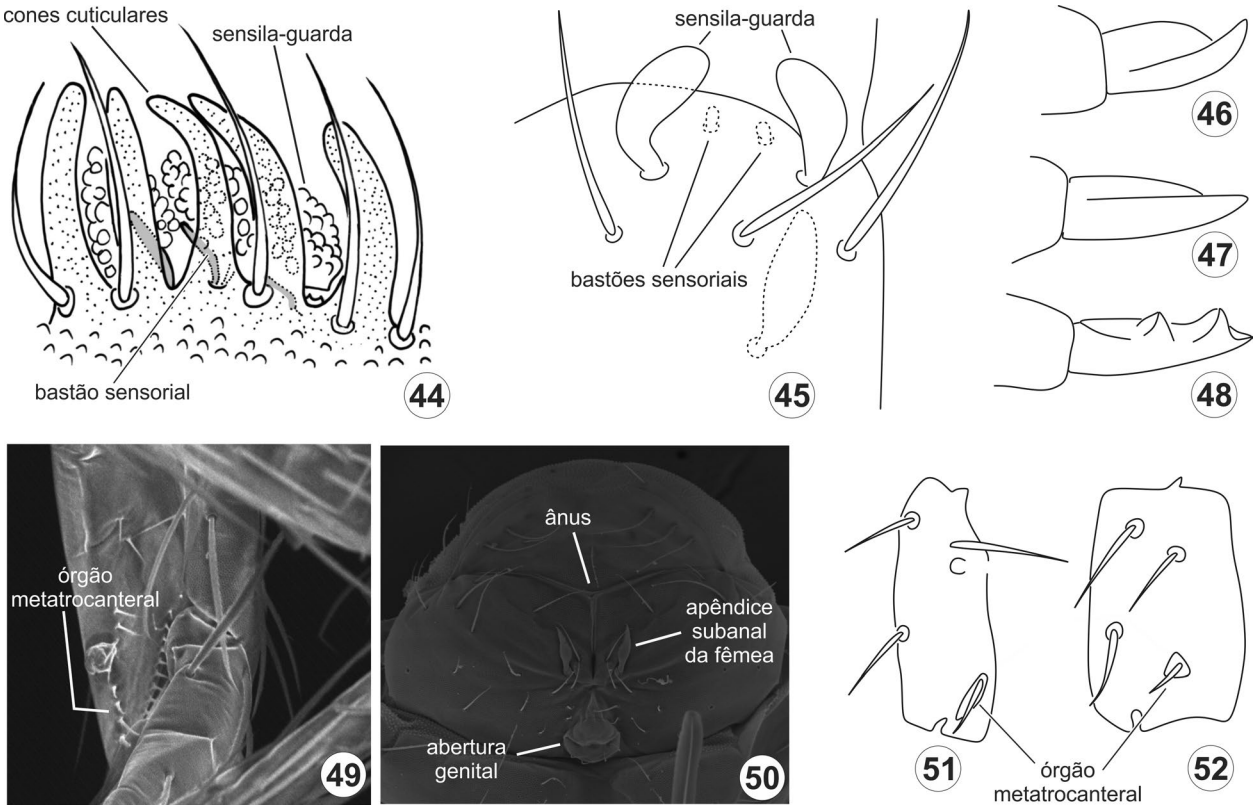
Arrhopalitidae. Comprimento entre 0,2 e 1,0 mm. A maioria com redução de pigmentos, com uma papila na base dos dentes, retináculo com um par de tubérculos basais e três dentes em cada lado. A família inclui três gêneros cujas validades filogenéticas precisam ser melhor avaliadas, com apenas *Arrhopalites* Börner ocorrendo no Brasil. Este é cosmopolita, exceto África, Austrália e Antártica, com mais de 40 espécies conhecidas. Membros da família habitam cavernas, ao menos facultativamente. No Brasil, são conhecidas nove espécies encontradas entre Minas Gerais e Santa Catarina, todas habitando cavernas (Zeppelini & Palacios-Vargas 1999; Zeppelini 2006; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). Chave para identificação de parte das espécies globais está disponível em Vargovitsh (2013), e para identificação de parte das espécies brasileiras está disponível em Zeppelini (2006). Outras chaves e informações sobre o táxon estão disponíveis em Richards (1968), Betsch (1980), Christiansen & Bellinger (1998), Bretfeld (1999a) e Bellinger *et al.* (1996–2022).

Bourletiellidae. Similares aos Sminthuridae em aparência geral. Segmento antenal IV sempre anelado. Padrão das tricobótrias do grande abdômen linear (A–C). Cerda pretarsal posterior ausente (Richards 1968; Betsch 1980). Cosmopolita, com nove espécies em cinco gêneros registradas para o Brasil. Habitam o dossel na floresta amazônica, o folhiço, ambientes litorâneos, margens de lagos e plantas aquáticas (Bretfeld 2002; Zeppelini & Bellini 2004; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). Chaves para identificação dos gêneros estão disponíveis em Stach (1956), Richards (1968), Betsch (1980), Christiansen & Bellinger (1998), Bretfeld (1999a) e Cipola *et al.* (2018).

Brachystomellidae. Amplamente distribuída nas regiões tropicais em todo o mundo. Sem mandíbulas, exceto *Probrachystomellides nicolaii*, onde ocorrem em tamanho reduzido (Weiner & Najt 1991). Capítulo maxilar curto, sem lamelas e geralmente com um pequeno conjunto de dentes rostrais ou internos. São conhecidas 24 espécies do Brasil, de oito gêneros, que habitam encostas de rios, solo, áreas pantanosas, praias, dunas, serapilheira e húmus em floresta e matas de restinga (Zeppelini & Bellini 2004; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). Chave para a identificação dos gêneros em Massoud (1967), Bellinger *et al.* (1996–2022) e Cipola *et al.* (2018). Chave para identificação das espécies neotropicais de *Brachystomella*, maior gênero da família, em Bellini *et al.* (2018).

Collophoridae. Artículo antenal IV sem subdivisões. Segmento abdominal V fundido ao grande abdômen. Última tricobótria abdominal (D) capitada, sobre papila. Órgão metatrocanteral com alvéolo circular. Família representada por apenas um gênero, *Collophora* Delamare-Deboutteville & Massoud, com sete espécies registradas em regiões tropicais do mundo. No Brasil há registro de apenas uma espécie, *Collophora brasilis* Zeppelini & Brito, encontrada sobre folhiço, outros detritos vegetais e zonas úmidas de áreas de Mata Atlântica e Caatinga do nordeste (Zeppelini & Brito 2013; Zeppelini *et al.* 2022).

Dicyrtomidae. Segmento antenal IV curto, em forma de bulbo, às vezes anelado. Retináculo quadridentado. Sacos do colóforo muito longos, tubulares, com tubérculos hemisféricos no ápice e na superfície posterior. Estão entre os maiores Symphypleona, podendo alcançar até três mm de comprimento. Vivem sobre o solo, folhiço, rochas e troncos em decomposição. Cosmopolita, exceto Patagônia e Antártica. No Brasil, há registro de três espécies de *Ptenothrix* Börner e uma de *Calvatomina* Yosii (Culik & Zeppelini 2003; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Oliveira *et al.* 2020; Cipola *et al.* 2021; Zeppelini *et al.* 2022), havendo vários registros não nominais de *Calvatomina* e *Dicyrtoma* Bourlet



Figuras 9.44–52. Estruturas em Collembola. **44–45,** órgão sensorial do antenômero III em: **44,** Onychiuridae (*Onychiurus* Gervais); **45,** Tullbergiidae (*Mesaphorura maricaensis* Fernandes & Mendonça); **46–48,** lamela dorsal do mucro em: **46–47,** Brachystomellidae, lamela lisa; **48,** Odontellidae, lamela dorsal tridentada; **49,** órgão metatrocanteral em Entomobryoidea (*Cyphoderus* sp.); **50,** pequeno abdômen mostrando o ânus e apêndice subanal da fêmea (segmento VI) e abertura genital (segmento V) de *Parrhopalites queirozi* Brito, Lima & Zeppelin; **51–52,** órgão metatrocanteral em: **51,** *Arrhopalites* Börner, alvéolo oval alongado; **52,** *Sminthurinus* Börner, alvéolo triangular (Fig. 45 modificada de Fernandes & Mendonça 2004).

(Bellini & Zeppelini 2009; Bellini 2014; Bellini & Godeiro 2017). Os trabalhos de Stach (1957), Richards (1968), Betsch (1980), Christiansen & Bellinger (1998) e Bretfeld (1999a) apresentam discussões e chaves para a identificação dos gêneros.

Entomobryidae. Órgão metatrocanteral formado por um grupo de cerdas curtas e lisas, arranjadas em fileiras. Quarto segmento abdominal geralmente longo, mais de duas vezes o comprimento do terceiro seguindo a linha mediana. Órgão pós-antenal ausente. Antenômeros sem subdivisões. Dentes da furca sempre crenulados. Padrões de coloração, forma e distribuição das cerdas e escamas (se presentes) variáveis e com grande importância taxonômica. Cosmopolita, encontrados até mesmo em regiões polares. Esta é a maior família de Collembola, com mais de 1700 espécies reconhecidas em pelo menos 42 gêneros (Bellinger *et al.*1996–2022). A família deve ser parafilética, e diferentes linhagens de Paronellidae parecem ter emergido deste táxon (Zhang *et al.* 2015, 2019; Godeiro *et al.* 2021). No Brasil, são conhecidas 106 espécies em 10 gêneros, habitando ambientes variados como cavernas, dunas, praias arenosas no litoral e florestas (Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). Um gênero que habita região de transição entre a Caatinga e a Mata Atlântica no Nordeste do Brasil, *Tyrannoseira* Bellini & Zeppelini, possui morfologia única na ordem, com as pernas anteriores fortemente modificadas em forma de pinças ou "alicates", utilizadas em confrontos agonísticos (Bellini & Zeppelini 2011). Revisões morfológicas e taxonômicas e chaves para identificação dos gêneros e espécies são apresentadas em Szeptycki (1979), Christiansen & Bellinger (1998), Bellinger *et al.* (1996–2022) e Cipola *et al.* (2018). Chave para subfamílias e caracterização morfológica destas estão disponíveis em Soto-Adames *et al.* (2008), Zhang & Deharveng (2015) e Zhang *et al.* (2019).

Hypogastruridae. De aparência poduromorfa, com plano geral do corpo completo. Peças bucais do tipo mastigadoras, mandíbulas com placas molares. Furca curta ou ausente, nunca ultrapassando o fim do abdômen quando estendida. A maioria das espécies possui um par de espinhos inseridos em papilas no segmento anal, entretanto esse número pode variar de zero a oito. Ocorre em todos os continentes. Possivelmente é um grupo merofilético, dando origem ao menos a Isotogastruridae e aos Neanuroidea (D'Haese 2003). Há registro para o Brasil de pelo menos 30 espécies de 11 gêneros, vivendo principalmente na zona litorânea, no solo e folhiço de florestas (Culik *et al.* 2002; Culik & Zeppelini 2003; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Palacios-Vargas *et al.* 2018; Zeppelini *et al.* 2022). Uma espécie troglóbia, *Acherontides eleonorae* Palacios-Vargas & Gnaspini-Netto, é conhecida de cavernas em São Paulo e uma espécie habitante do "Hábitat Subterrâneo Superficial" (HSS), *A. serrasapoensis* Lima, Stievano & Zeppelini, ocorre em Minas Gerais. Chaves para separação dos gêneros em Jordana *et al.* (1997), Thibaud *et al.* (2004), Christiansen & Bellinger (1998), Bellinger *et al.* (1996–2022) e Cipola *et al.* (2018).

Isotogastruridae. Hábito intermediário entre Poduromorpha e Isotomidae, espécimes pequenos com 0,5 mm ou menos. Antenas mais curtas que a cabeça. Mandíbulas presentes e bem desenvolvidas, com placas molares. Pronoto bem desenvolvido, sem cerdas, com vesículas. Unguículo presente, filiforme. A família é representada por apenas um gênero, *Isotogastrura* Thibaud & Najt, com 10 espécies encontradas em zonas costeiras arenosas no México, Caribe, Brasil, Ilhas Canárias, Mediterrâneo, Madagascar, China e Nova Caledônia (Potapov *et al.* 2011). No Brasil duas espécies foram registradas: *Isotogastrura mucrospatulata* Palacios-Vargas, Lima & Zeppelini de Fernando de Noronha e Atol das Rocas, e *I. praiana* Silveira, Mendonça & Da-Silva do Rio de Janeiro (Palacios-Vargas *et al.* 2013; Silveira *et al.* 2014; Zeppelini *et al.* 2022). Chave para a maior parte das espécies de *Isotogastrura* em Palacios-Vargas *et al.* (2013).

Isotomidae. Aparência entomobriomorfa, raramente poduromorfa, corpo geralmente comprimido e com apêndices curtos (formas euedáficas), ou sem modificações aparentes e com apêndices mais longos (formas epiedáficas), similares aos Orchesellidae. Geralmente com cerca de 1 mm de comprimento, pigmentação variável, com formas epiedáficas geralmente pigmentadas (Isotominae e parte de Proisotominae) e formas euedáficas em grande parte despigmentadas (Anurophorinae e parte de Proisotominae). Cosmopolita, com 78 espécies em 21 gêneros no Brasil (Zeppelini *et al.* 2022). São abundantes, vivendo em diversos ambientes, folhiço, solo de floresta e cerrado, zona litorânea, dunas, cavernas e áreas de lavoura. Chaves para identificação estão disponíveis em Christiansen & Bellinger (1998), Potapov (2001), Cipola *et al.* (2018) e Bellinger *et al.* (1996–2022).

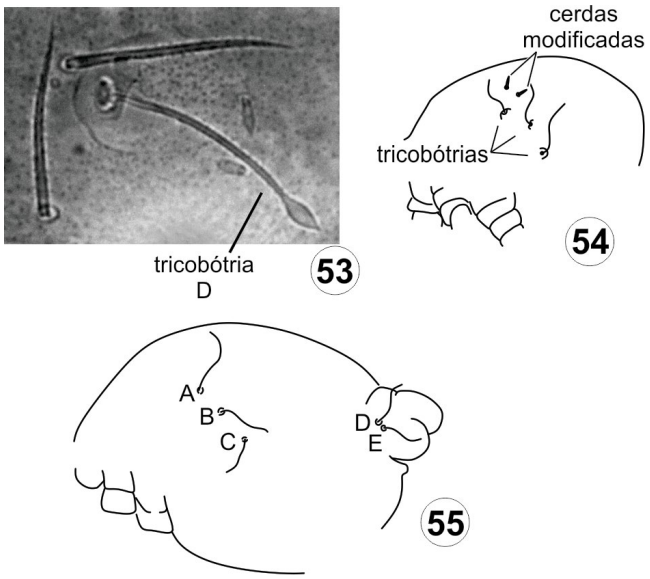
Katiannidae. Lobo posterior do retináculo reduzido. Fêmeas com apêndices subanais direcionados para a abertura genital. Cosmopolita, incluindo regiões polares, porém sem registros para a África Central e Oriente Médio (Bellinger *et al.* 1996–2022), provavelmente devido à escassez de estudos. No Brasil são conhecidas três espécies, duas delas amazônicas que habitam o dossel, em dois gêneros (Bretfeld 2002; Zeppelini & Bellini 2004; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). Chaves para identificação dos gêneros em Richards (1968), Betsch (1980), Bretfeld (1999a) e Cipola *et al.* (2018).

Neanuridae. De aparência poduromorfa, com cone oral triangular e variavelmente prolongado. Antenômeros III e IV às vezes fundidos dorsalmente. Espinhos anais ausentes ou representados por cerdas robustas inseridas diretamente no tegumento. Mandíbulas geralmente presentes, mas muito reduzidas, com poucos dentes incisivos e sem placas molares. Maxilas com capitulum alongado, amplamente variáveis em morfologia. No Brasil são conhecidas 70 espécies de 22 gêneros, que vivem principalmente em zona litorânea e solo de florestas, embora haja espécies em outros ambientes, inclusive cavernas (Culik & Zeppelini 2003; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). Distribuição cosmopolita. Família revisada extensivamente por Massoud (1967). Chaves para identificação de gêneros disponíveis em Massoud (1967), Jordana *et al.* (1997), Christiansen & Bellinger (1998), Bellinger *et al.* (1996–2022) e Cipola *et al.* (2018).

Neelidae. Única família de Neelipleona. Tórax relativamente grande, formando a maior parte do corpo**.** Espécimes muito pequenos com comprimento variando entre 0,2 e 0,8 mm, por vezes difíceis de serem observados mesmo sob microscópio estereoscópico. Cosmopolita, com aproximadamente 50 espécies em seis gêneros conhecidas em todo o mundo, um número relativamente pequeno frente à sua distribuição, provavelmente resultado de sua taxonomia difícil. Para o Brasil, há o registro de três espécies em dois gêneros (Culik *et al.* 2002; Culik & Zeppelini 2003; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). Chaves para a identificação e/ou informações sobre os gêneros estão disponíveis em Stach (1957), Christiansen & Bellinger (1998), Papac & Palacios-Vargas (2016) e Cipola *et al.* (2018).

Odontellidae. De aparência poduromorfa, pequenos, de corpo oval ou fusiforme, com antenas cônicas. Cosmopolita, com uma espécie, *Stachia folsomi* (Arlé), conhecida no Brasil habitando a serapilheira na floresta amazônica, ao sul de Belém, no Pará. Informações sobre a morfologia, chaves para identificação dos gêneros e parte das espécies em Massoud (1967), Jordana *et al.* (1997), Bellinger *et al.* (1996–2022) e Cipola *et al.* (2018).

Oncopoduridae. Aparência entomobriomorfa, similares à primeira vista aos Lepidocyrtinae (Entomobryidae). Com escamas hialinas e cerdas ciliadas multilateralmente. Órgão pós-antenal presente ou ausente. Dentes da furca divididos, geralmente com espinhos ou tubérculos, mucro com dentes na lamela dorsal, podendo apresentar escamas ou cerdas. Ocorre na região central da América do Sul e da África, na Oceania, exceto oeste australiano, na região Holártica, exceto Groenlândia e no norte da América do Norte, da Europa e da Ásia. No Brasil são conhecidas duas espécies de *Oncopodura* Carl & Lebedinsky (Arlé 1960), ambas de serapilheira em floresta (Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). Chave para identificação de gêneros em Yu *et al.* (2014).



Figuras 9.53–55. Estruturas em Symphypleona. **53,** tricobótria D capitada em *Collophora brasilis* Zeppelini & Brito; **54–55,** tricobótrias do tronco em: **54,** Sturmiidae (apenas grande abdômen); **55,** Bourletiellidae.

Onychiuridae. Aparência entomobriomorfa, raramente poduromorfa, com a maior parte das espécies similares às formas euedáficas de Isotomidae. Bastões sensoriais do órgão pós-antenal alargados, cobertos por projeções cônicas da cutícula. Pigmentos e manchas oculares ausentes nos Onychiurinae, grupo com maior número de espécies (Jordana *et al.* 1997, Christiansen & Bellinger 1998, Bellinger *et al.* 1996–2022). Cosmopolita, avançando sobre o continente ártico e antártico. Do Brasil, são conhecidas quatro espécies, em três gêneros, que habitam solo ou serapilheira de floresta, no Pará, Amazonas e Rio de Janeiro (Culik & Zeppelini 2003; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). Chaves para identificação em Jordana *et al.* (1997), Christiansen & Bellinger (1998), Bellinger *et al.* (1996–2022) e Cipola *et al.* (2018).

Orchesellidae. Parecidos com os entomobriídeos e isotomídeos epiedáficos. Quarto segmento abdominal curto, menos de duas vezes o comprimento do terceiro seguindo a linha mediana. Órgão pós-antenal presente ou ausente. Antenômeros I e/ou II frequentemente subsegmentados na base. Dentes da furca sempre crenulados. Correspondem aos Entomobryoidea mais basais (Szeptycki 1979), e foram recentemente removidos de Entomobryidae para uma família própria (Zhang *et al.* 2019). A inclusão das formas com escamas (os Heteromurinae) entre os Orchesellidae não é um consenso (Zhang *et al.* 2015, 2019; Godeiro *et al.* 2021). São cosmopolitas (Bellinger *et al.* 1996–2022). No Brasil são reconhecidas 18 espécies distribuídas em cinco gêneros, sendo *Dicranocentrus* Schött o mais amplamente distribuído e com mais espécies conhecidas (Culik & Zeppelini 2003; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). São mais comuns em ambientes de floresta úmida perene, entretanto espécies de *Nothobrya* Arlé já foram observadas em áreas de Caatinga (Arlé 1961; Nunes & Bellini 2019). Chave para identificação das subfamílias, tribos e gêneros estão disponíveis em Bellinger *et al.* (1996–2022) e Zhang *et al.* (2019, 2020).

Paronellidae. Parecidos com os entomobriídeos. Quarto segmento abdominal longo, várias vezes o comprimento do terceiro seguindo a linha mediana. Órgão pós-antenal ausente. Dentes da furca geralmente lisos; se crenulados, apenas na sua região mais distal. É atualmente dividida em duas subfamílias distintas: Paronellinae, com fórmula das sensilas dorsais do tronco do mesotórax ao terceiro segmento abdominal igual a 1,1|,0,1,1, com redução geral das macroquetas do dorso e com escamas sempre presentes; e Salininae, com fórmula das sensilas dorsais do tronco do mesotórax diferente da supracitada, com macroquetas dorsais geralmente abundantes e escamas presentes ou ausentes (Zhang *et al.* 2019). A sistemática da família tem sido alvo de recentes revisões, e outras classificações internas para os Paronellidae são comuns na literatura, como a divisão tradicional entre os Cyphoderinae, com grandes escamas franjadas no dorso dos dentes da furca; e os Paronellinae, sem tal morfologia (Soto-Adames *et al.* 2008). A dificuldade em classificar-se os Paronellidae tem relação com o evidente polifiletismo da família, que agrupa táxons com ampla variação na quetotaxia dorsal, com paralelos diretos com diferentes linhagens internas de Entomobryidae (Szeptycki 1979; Zhang *et al.* 2015, 2019). No Brasil são conhecidas 39 espécies em oito gêneros. Habitam o solo de floresta, vegetação e o interior de cavernas, geralmente associados ao acúmulo de detritos vegetais e animais e até mesmo ninhos de insetos como formigas, cupins e algumas abelhas (Hopkin 1997; Culik & Zeppelini 2003; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). Têm ampla distribuição em todas as regiões tropicais, subtropicais e temperadas. Chaves para identificação para subfamílias, tribos e gêneros estão disponíveis em Zhang *et al.* (2019), Bellinger *et al.* (1996–2022) e Cipola *et al.* (2018). Chaves para gêneros e espécies neotropicais e brasileiras em Cipola & Oliveira (2016), Bellini & Cipola (2017), Oliveira *et al.* (2017, 2018) e Nunes & Bellini (2018).

Sminthuridae. Com padrão invertido de tricobótrias no grande abdômen, formando um triângulo com o vértice voltado para a superfície ventral (quando as tricobótrias A–C estão todas presentes). Tenáculo quadridentado nos jovens e tridentado nos adultos. Cosmopolita, exceto Patagônia e Antártica. Do Brasil, são conhecidas 21 espécies em sete gêneros. Habitam o dossel e o folhiço em florestas, e cavernas na região centro-oeste (Culik & Zeppelini 2003; Zeppelini 2006; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). Chaves para gêneros estão presentes nos trabalhos de Stach (1956), Richards (1968), Betsch (1980), Bretfeld (1999a) e Cipola *et al.* (2018).

Sminthurididae. Espécimes pequenos, geralmente com menos de 1 mm de comprimento, machos geralmente com metade ou menos do tamanho das fêmeas, com as antenas preênseis modificadas para formar um clasper. Dois últimos segmentos abdominais fundidos entre si. Apêndice subanal ausente nas fêmeas. Cosmopolita, exceto Patagônia e Antártica. Para o Brasil, há registros de 22 espécies em dois gêneros (Culik & Zeppelini 2003; Abrantes *et al.* 2010, 2012; Zeppelini *et al.* 2022). A maioria habita solo de floresta com abundância de matéria orgânica e umidade e superfície de poças d'água (Cipola *et al.* 2018). Chaves para a identificação dos gêneros apresentadas em Richards (1968), Betsch (1980), Christiansen & Bellinger (1998), Bretfeld (1999a) e Cipola *et al.* (2018).

Sturmiidae. Com manchas oculares grandes, geralmente com forte pigmentação azul-escura. Endêmica da Amazônia (Bretfeld 1999b) e apresentando apenas um gênero, *Sturmius* Bretfeld. Os espécimes são encontrados no dossel e sobre epífitas. São conhecidas três espécies ao todo: uma da Colômbia, *Sturmius epiphitus* (Bretfeld); uma do Panamá, *Sturmius panamaensis* Castaño-Meneses & Palacios-Vargas; e outra do Brasil, *S. truncivivus* Bretfeld & Gauer. Chave para as espécies do gênero *Sturmius* em Castaño-Meneses & Palacios-Vargas (2011).

Tullbergiidae. Aparência poduromorfa, semelhante aos Onychiurinae e a isotomídeos euedáficos. Espécimes despigmentados e sem olhos. Antenas curtas, não maiores que o diâmetro da cabeça. Segmento antenal IV com uma papila apical globular, órgão apical do segmento antenal III peculiar ao grupo. Unguículos ausentes ou rudimentares. Cosmopolita, com sete espécies em três gêneros registrados no Brasil (Culik & Zeppelini 2003; Zeppelini *et al.* 2022). Habitam o solo de florestas, área de litoral e cavernas. Chave para identificação de gêneros e informações sobre morfologia estão disponíveis em Jordana *et al.* (1997), Bellinger *et al.* (1996–2022) e Cipola *et al.* (2018).

Agradecimentos. Ao K. Christiansen† (Grinnell College, USA), J. G. Palacios-Vargas (Universidad Nacional Autônoma do México, UNAM, México), pelo envio de material bibliográfico, biológico, figuras e críticas. Ao Pedro Gnaspini Netto (Universidade de São Paulo, USP, SP), Ênio Mattos (USP-SP) e Eduardo T. Mattos (USP-SP) pelo auxílio na obtenção das imagens de microscopia eletrônica e revisores anônimos pelas contribuições.

Referências bibliográficas

Abrantes, E.A.; B.C. Bellini; A.N. Bernardo; L.H. Fernandes; M.C. Mendonça; E.P. Oliveira; G.C. Queiroz; K.D. Sautter; T.C. Silveira & D. Zeppelini 2010. Synthesis of Brazilian Collembola: an update to the species list. **Zootaxa** 2388: 1–22.

Abrantes, E.A.; B.C. Bellini; A.N. Bernardo; L.H. Fernandes; M.C. Mendonça; E.P. Oliveira; G.C. Queiroz; K.D. Sautter; T.C. Silveira & D. Zeppelini 2012. Errata Corrigenda and update for the "Synthesis of Brazilian Collembola: an update to the species list" Abrantes *et al.* (2010) Zootaxa, 2388, 1–22. **Zootaxa** 3168: 1–21.

Arlé, R. 1960. Notas sobre a família Oncopoduridae com descrição de duas espécies novas do Brasil (Collembola). **Arquivos do Museu Nacional** 50: 9–23.

Arlé, R. 1961. Novas espécies de colêmbolas aquáticas (Nota preliminar). **Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro** 5: 34–37.

Bach-de-Roca, C.; M. Gaju-Ricart & A. Compte-Sart 2000. Recientes aportaciones filogenéticas sobre los "Apterygota" III. **Boletin de la Sociedad Entomológica Aragonesa, Saragosa** 26: 379–395.

Bellinger, P.F.; K.A. Christiansen & F. Janssens 1996–2022. Checklist of the Collembola of the world. <http://www.collembola.org>. Acesso: 03/fev/2022.

Bellini, B.C. 2014. Fauna de Collembola (Arthropoda) em áreas úmidas do semiárido. *In*: F. Bravo & A. Calor (eds). **Artrópodes do Semiárido, Biodiversidade e Conservação**. 1st Edition. Feira de Santana, Feira de Santana Printmídia, 57–68 pp.

Bellini, B.C. 2016. Colêmbolos: uma riqueza microscópica no Semiárido. *In*: F. Bravo & A. Calor (eds). **Conhecendo os Artrópodes do Semiárido**. 1st Edition. São Paulo, Métis Produção Editorial, 43–55 pp.

Bellini, B.C. & D. Zeppelini 2009. Registros da fauna de Collembola (Arthropoda, Hexapoda) no Estado da Paraíba, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** 53(3): 386–390.

Bellini, B.C. & D. Zeppelini 2011. New genus and species of Seirini (Collembola, Entomobryidae) from Caatinga Biome, Northeastern Brazil. **Zoosystema** 33(4): 547–557.

Bellini, B.C. & N.G. Cipola 2017. The Neotropical genera of Paronellinae (Collembola, Entomobryoidea, Paronellidae) with description of two new species and redescription of *Campylothorax mitrai*. **Zootaxa** 4300(2): 151–179.

Bellini, B.C. & N.N. Godeiro 2017. Novos registros de Collembol (Arthropoda, Hexapoda) para áreas úmidas do semiárido do Brasil. *In*: F. Bravo & A. Calor (eds). **Artrópodes do Semiárido II: Biodiversidade e Conservação**. 1st Edition. São Paulo, Métis Produção Editorial, 28–53 pp.

Bellini, B.C.; N.M.C. Santos; P.G.C. Souza & W.M. Weiner 2018. Two new species of Brazilian springtails (Hexapoda: Collembola) with comments on Neotropical *Brachystomella* Ågren and *Seira* (*Lepidocyrtinus*) Börner. **Insect Systematics & Evolution** 2018: 1–30.

Betsch, J.M. 1980. Éléments pour une monographie des collemboles symphyplêones (Hexapodes, Aptérygotes). **Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle** 116: 3–227.

Birkemoe, T. & H.P. Leinass 2000. Effects of temperature on the development of and artic Collembola (*Hypogastrura tullbergi*). **Functional Ecology** 14: 693–700.

Bretfeld, G. 1999a. Synopses on Palaearctic Collembola Vol. 2: Symphypleona. **Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz** 71(1): 1–318.

Bretfeld, G. 1999b. A second species of the genus *Sturmius* Bretfeld, 1994: *Sturmius truncivivus* n. sp. from Brazil (Insecta, Collembola, Symphypleona). **Amazoniana** 15(3/4): 279–284.

Bretfeld, G. 2002. Known and new genera and species of Symphypleona (Insecta, Collembola) obtained by canopy fogging in central Amazonia, Brazil. **Amazoniana** 17(1/2): 109–137.

Cassagne, N.; C. Gers & T. Gauquelin 2003. Relationships between Collembola, soil chemistry and humus types in forest stands (France). **Biology and Fertility of Soils** 37**:**355–361.

Castaño-Meneses, G.C. & J.G. Palacios-Vargas 2011. A new species of the family Sturmiidae (Collembola: Symphypleona) from Panama. **Zootaxa** 2923: 59–66.

Castaño-Meneses, G.C.; J.G. Palacios-Vargas & L.Q. Cutz-Pool 2004. Feeding habits of Collembola and their ecological niche. **Anales del Instituto de Biologia, Universidad Nacional Autónoma de Mexico, Serie Zoologia** 75(1): 135–142.

Christiansen, K. 1992. Springtails. **The Kansas School Naturalist** 39(1): 1–16.

Christiansen, K. & P. Bellinger 1998. **The Collembola of North America. North of Rio Grande.** Grinnell, Iowa, Grinnell College, 1520 pp.

Christiansen, K.; S. Lyman & D. Johnson 1972. Contact behavior in Collembola and the effect of food deprivation, density and culture origins. **Pedobiologia** 12: 222–228.

Cicconardi, F.; P.P. Faciulli & B.C. Emerson 2013. Collembola, the biological species concept, and the underestimation of global species richness. **Molecular Ecology** 22: 5382–5396.

Cipola, N.G. & F.G.L. Oliveira 2016. A new species of *Campylothorax* Schött, 1893 (Collembola, Paronellidae) from Brazilian Amazon, with an identification key to the genus. **Zootaxa** 4109(4): 487–495.

Cipola, N.G.; D.D. da Silva & B.C. Bellini 2018. Class Collembola. *In*: N. Hamada; J.H. Thorp & D.C. Rogers (eds). **Keys to Neotropical Hexapoda, Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates – Vol. III**. 4ª ed. Londres, Elsevier Academic Press, 11–55 pp.

Cipola, N.G.; G.S. Medeiros; V.A.M. Oliveira; L.G.M. Barbosa; T.A. Lycarião & B.C. Bellini 2021. Contributions to the Taxonomy of *Arlesminthurus* Bretfeld and *Calvatomina* Yosii (Collembola, Symphypleona, Appendiciphora), with the Description of New Species from Northeastern Brazil. **Insects** 12(433): 1–41.

Crouau, Y. & C. Moïa 2005. The relative sensitivity of growth and reproduction in the springtail, *Folsomia candida*, exposed to xenobiotics in the laboratory: An indicator of soil toxicity. **Ecotoxicology and Environmental Safety** 64(2): 115–121.

Culik, M. & D. Zeppelini 2003. Diversity and distribution of Collembola (Arthropoda: Hexapoda) of Brazil. **Biodiversity and Conservation** 12: 1119–1143.

Culik, M.P.; J.L. Souza & J.A. Vieira. 2002. Biodiversity of Collembola in Tropical Agricultural Environments of Espírito Santo, Brazil. **Applied Soil Ecology** 21: 49–58.

D' Haese, C.A. 2003. Morphological appraisal of Collembola phylogeny with special emphasis on Poduromorpha and a test of the aquatic origin hypothesis. **Zoologica Scripta** 32(6): 563–586.

Fernandes, L.H. & M.C. Mendonça 2004. Collembola Poduromorpha do litoral de Maricá, Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 21(1): 15–25.

Fountain, M. & S.P. Hopkin 2001. Continuous Monitoring of *Folsomia candida* (Insecta: Collembola) in a Metal Exposure Test. **Ecotoxicology and Environmental Safety** 48: 275–286.

Fountain, M. & S.P. Hopkin 2004. A comparative study of the effects of metal contamination on Collembola in the field and in the Laboratory. **Ecotoxicology** 13: 573–587.

Godeiro, N.N.; B.C. Bellini; N. Ding; C. Xu; Y. Ding & F. Zhang 2021 A mitogenomic phylogeny of the Entomobryoidea (Collembola): A comparative perspective. **Zoologica Scripta** 50(5): 658–666.

Greenslade, P. & P.E.S. Whalley 1986. The systematic position of *Rhyniella praecursos* Hirst & Maluk (Collembola), the earliest known hexapod. **Proceedings of the 2nd International Seminar on Apterygota** 1: 319–323.

Hopkin, S.P. 1997. **Biology of Springtails (Insecta: Collembola)**. 1ª edição. Oxford, Oxford University Press, 344 pp.

Hopkin, S.P. 1998. Collembola: the most abundant insects on earth. **Antenna** 22: 117–121.

Janssens, F. 2001. Note on the Collembolan Ordinal Morphogenetic Relationships. <www.collembola.org/publicat/ordo.htm>. Acesso: 07/jul/2006.

Jordana, R.; J.I. Arbea; C. Simón & M.J. Luciáñez 1997. **Fauna Iberica Vol. 8: Collembola, Poduromorpha**. Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 807 pp.

Luan, Y.-x.; J.M. Mallatt; R.-d. Xie; Y.-m. Yang & W.-y. Yin 2005. The Phylogenetic Positions of Three Basal-Hexapod Groups (Protura, Diplura, and Collembola) Based on Ribosomal RNA Gene Sequences. **Molecular Biology and Evolution** 22(7): 1579–1592.

Massoud, Z. 1967. Monographie des Neaniridae. Collemboles poduromorphes à pièces bucales modifié. **Biologie Amérique Australe** 3: 1–399.

Najt, J. & Z. Massoud. 1974. Contribution a` l'e´tude des Brachystomellinae (Insects, Collemboles). I. – Nouvelles espèces récoltées em Argentine. **Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol 11**: 367–372.

Nunes, R.C. & B.C. Bellini 2018. Three new species of Entomobryoidea (Collembola: Entomobryomorpha) from Brazilian Caatinga–Cerrado

transition, with identification keys to Brazilian *Cyphoderus*, *Pseudosinella* and *Trogolaphysa* species. **Zootaxa** 4420(1): 71–096.

Nunes, R.C. & B.C. Bellini 2019. A new species of *Nothobrya* Arlé, 1961 (Collembola: Entomobryidae) from Brazil and notes on key characters for Nothobryinae taxonomy, with an identification key to the species of the subfamily. **Zootaxa** 4615(2): 375–391.

Oliveira, E. P. 1993. Influência de diferentes sistemas de cultivos na densidade populacional de invertebrados terrestres em solo de várzea de Amazônia Central. **Amazoniana** 12(3/4): 495–508.

Oliveira, J.V.L.C.; J.L.S. Alves & D. Zeppelini 2017. Two new *Cyphoderus* (Collembola: Paronellidae) of "*tridenticulati*" and "*bidenticulati*" groups from Brazilian Amazon. **Zootaxa** 4350 (1): 47–60.

Oliveira, F.G.L.; N.G. Cipola & E.A.B. Almeida 2018. Systematics and biogeography of *Salina* MacGillivray (Collembola: Entomobryoidea), with emphasis on the species groups in the New World. **Insect Systematics & Evolution** 2018: 1–58.

Oliveira, J.V.L.C.; A.S. Ferreira & D. Zeppelini 2020. Two new species of Collembola (Arthropoda: Hexapoda) from Minas Gerais, Brazil. **Neotropical Entomology** 49(3): 420-434.

Palacios-Vargas, J.G.; E.C.A. Lima & D. Zeppelini 2013. A new species of *Isotogastrura* (Collembola: Isotogastruridae) From Northeastern Brazil. **Florida Entomologist** 96(4): 1579–1587.

Palacios-Vargas, J.G.; N.G. Cipola & B.C. Bellini 2018. Two new species of *Ceratophysella* Börner, 1932 (Collembola: Hypogastruridae) from Brazil with a key to South American species of the genus. **Insect Systematics & Evolution** 49: 207–230.

Papac, V. & J.G. Palacios-Vargas 2016. A new genus of Neelidae (Collembola) from Mexican caves. **Zookeys** 569: 37–51.

Potapov, M.B. 2001.**Synopses on Palaeartic Collembola Vol. 3: Isotomidae**. Görlitz, Staaliches Museum für Naturkunde, 603 pp.

Potapov, A.; B.C. Bellini; S.L. Chown; L. Deharveng; F. Janssens; L. Kovác; N. Kuznetsova; J.-F. Ponge; M. Potapov; P. Querner; D. Russell; X. Sun; F. Zhang & M. Berg 2020. Towards a global synthesis of Collembola knowledge – challenges and potential solutions. **Soil Organisms** 92(3): 161–188.

Potapov, M.B.; Y. Bu & Y. Gao 2011. First record of the littoral family Isotogastruridae (Collembola) in Asia. **ZooKeys** 136: 23–29.

Pough, F.H.; J.B. Heiser & W.N. McFarland 1999. **A vida dos vertebrados**. 2ª ed. São Paulo, Ateneu editora, 798 pp.

Reumont, B.M.; R.A. Jenner; M.A. Wills; E. Dell'Ampio; G. Pass; I. Ebersberger; B. Meyer; S. Koenemann; T. M. Iliffe; A. Stamatakis; O. Niehuis; K. Meusemann & B. Misof 2012. Pancrustacean Phylogeny in the Light of New Phylogenomic Data: Support for Remipedia as the Possible Sister Group of Hexapoda. **Molecular Biology and Evolution** 29(3):1031–1045.

Richards, W.R. 1968. Generic classification, evolution and biogeography of the Sminthuridae of the world (Collembola). **Memoirs of the Entomological Society of Canada** 53: 1–54.

Sasaki, G.; K. Ishiwata; R. Machida; T. Miyata & Z.-H. Su 2013. Molecular phylogenetic analyses support the monophyly of Hexapoda and suggest the paraphyly of Entognatha. **BMC Evolutionary Biology** 13(236): 1–9.

Scourfield, D.J. 1940. The oldest known fossil insect. **Nature** 145: 799–801.

Schneider, C.; C. Cruaud & C.A. D'Haese 2011.Unexpected diversity in *Neelipleona* revealed by molecular phylogeny approach (Hexapoda, Collembola). **Soil Organisms** 83(3): 383–398.

Silveira, T.C.; M.C. Mendonça & E.R. Da-Silva 2014. A second new species of *Isotogastrura* Thibaud & Najt (Collembola: Isotogastruridae) from Brazil. **Journal of Insect Biodiversity** 2(13): 1–6.

Soto-Adames, F.N.; J.A. Barra; K. Christiansen & R. Jordana 2008. Suprageneric Classification of Collembola Entomobryomorpha. **Annals of the Entomological Society of America** 101(3): 501–513.

Stach, J. 1956. **The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Family: Sminthuridae.** Krakow, Polska Akademia Nauk Institut Zoologiczny Oddzial Wkrakowie, 287 pp. + 33 pl.

Stach, J. 1957. **The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Families: Neelidae and Dicyrtomidae.** Krakow, Polska Akademia Nauk Institut Zoologiczny Oddzial Wkrakowie, 113 pp. +9 pl.

Szeptycki, A. 1979. **Chaetotaxy of the Entomobryidae and its phylogenetical significance. Morpho-systematic studies on Collembola. IV.** Polska Akademia Nauk Zaklad Zoologii Systematycznej I Doswiadczalnej, 219 pp.

Thibaud, J.M.; H.J. Schulz & M.M.G. Assalino 2004. **Synopses on Palaeartic Collembola Vol. 4: Hypogastruridae**. Görlitz, Staaliches Museum für Naturkunde Görlitz, 287 pp.

Vargovitsh, R.S. 2013. Cavernicolous *Arrhopalites abchasicus* sp. nov. (Collembola: Symphypleona: Arrhopalitidae) from the West Caucasus with a key to the World species of the genus. **Zootaxa** 3666: 16–30.

Weiner, W.M. & J. Najt 1991. Collembola Poduromorpha of South Africa. **Bonner zoologische Beiträge–Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn** 42: 369–387.

Weiner, W.M. & J. Najt 1997. Collembola Poduromorpha from the Magallanes Province (Chile). **Bonner Zoologische Beiträge** 47: 99–110.

Xiong, Y.; Y. Gao; W.-y. Yin & Y.-x. Luan 2008. Molecular phylogeny of Collembola inferred from ribosomal RNA genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 49: 728–735.

Yu, D.; F. Zhang; M.I. Stevens; Q. Yan; M. Liu & F. Hu 2015. New insight into the systematics of Tomoceridae (Hexapoda, Collembola) by integrating molecular and morphological evidence. **Zoologica Scripta** 2015: 1–14.

Yu, D.; F. Zhang & L. Deharveng 2014. A remarkable new genus of Oncopoduridae (Collembola) from China. **Journal of Natural History** 2014: 1–14.

Zeppelini, D. 2006. The genus *Arrhopalites* Börner, 1906 (Collembola, Appendiciphora, Arrhopalitidae) in the Neotropical Region, with description of four new cave species from Brazil. **Zootaxa** 1124:1–40.

Zeppelini, D. 2012. Collembola, pp. 201–211. *In*: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto, Editora Holos, 796 pp.

Zeppelini, D.F. & J.G. Palacios-Vargas 1999. A new troglomorphic species of *Arrhopalites* (Collembola: Arrhopalitidae) from Brazil. **Journal of the New York Entomological Society** 107: 78–81.

Zeppelini, D.F. & B.C. Bellini 2004. **Introdução ao estudo dos Collembola**. Ed. Universitária, UFPB, 82 pp.

Zeppelini, D. & R.A. Brito 2013. First species of *Collophora* (Collembola: Symphypleona: Collophoridae) from Brazil, with comments on its distribution. **Florida Entomologist** 96(1): 148–153.

Zeppelini, D.; G.C. Queiroz & B.C. Bellini 2022. Collembola.In **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/379>. Acesso: 03/fev/2022.

Zhang, F.; B.C. Bellini & F.N. Soto-Adames 2019. New insights into the systematics of Entomobryoidea (Collembola: Entomobryomorpha): first instar chaetotaxy, homology and classification. **Zoological Systematics** 44: 249–278.

Zhang, F.; D. Sun; D. Yu & B. Wang 2015. Molecular phylogeny supports S-chaetae as a key character better than jumping organs and body scales in classification of Entomobryoidea (Collembola). **Scientific Reports** 5(12471): 1–12.

Zhang, F. & L. Deharveng 2015. Systematic revision of Entomobryidae (Collembola) by integrating molecular and new morphological evidence. **Zoologica Scripta** 44: 298–311.

Zhang, F.; N.G. Cipola; Z.-X. Pan & Y. Ding 2020. New insight into the systematics of Heteromurini (Collembola: Entomobryidae: Heteromurinae) with special reference to *Alloscopus* and *Sinodicranocentrus* gen.n. **Arthropod Systematics & Phylogeny** 78: 1–16.

Zhang, Z.-Q. 2011. Phylum Arthropoda von Siebold, 1848. *In*: Zhang, Z.-Q. (ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (2015). **Zootaxa** 3148: 99–103.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 10

PROTURA SILVESTRI, 1907

Protura

José Albertino Rafael INPA, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0002-0170-0514

Sheila Pereira de Lima INPA, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0003-4414-413X

Etimologia. Do grego *protos* = primeiro, primitivo; *oura* = cauda. Refere-se à ausência de estrutura especializada na extremidade distal do abdômen, como cercos ou paracercos – uma condição considerada primitiva na evolução do grupo.

Diagnose. Ametábolos, entognatos, ápteros, com cutícula sem pigmentação, a maioria esbranquiçado ou amarelo-claro, e alguns marrons. Olhos e antenas ausentes. Perna anterior modificada, sensorial. Abdômen do adulto com 12 segmentos. Desenvolvimento anamórfico.

Introdução. Os proturos não possuem nome popular no Brasil. São relativamente comuns, mas face ao tamanho diminuto (0,8–2,6 mm de comprimento), estão pouco representados nas coleções. Pertencem ao grupo de hexápodes basais, com desenvolvimento anamórfico, no qual um segmento abdominal é adicionado a cada muda. Após a maturidade sexual, cessam as mudas. São ápteros, alongados, cilíndricos, não possuem olhos, nem antenas (Fig. 10.1). O sistema traqueal é pouco desenvolvido ou ausente. Uma característica importante nos proturos é que funcionalmente são tetrápodes: as pernas anteriores estão dirigidas para frente e não são usadas na locomoção. Essas pernas mantêm-se elevadas, são mais desenvolvidas que os pares médios e posteriores e funcionam como apêndices sensoriais. O tipo e a distribuição dos sensores são de importância taxonômica. São cosmopolitas, com 804 espécies (Zhang 2011), ocorrendo também em regiões frias, como Alasca e Patagônia. No Brasil, foram registradas 26 espécies (Tab. 10.1), sendo 16 na Amazônia (Overal & Papavero 2002), dez das quais na Reserva Florestal Ducke (Overal & Papavero 2009). A estimativa é que não mais que 10% das espécies existentes já tenham sido descritas no mundo (Szeptycki 1997). Assim, devem existir aproximadamente sete mil espécies no mundo e, no Brasil, cerca de 800 espécies.

Não há registro fóssil conhecido. Considerando que são próximos de Collembola, que têm fósseis conhecidos do período Devoniano, os proturos devem ter a mesma idade.

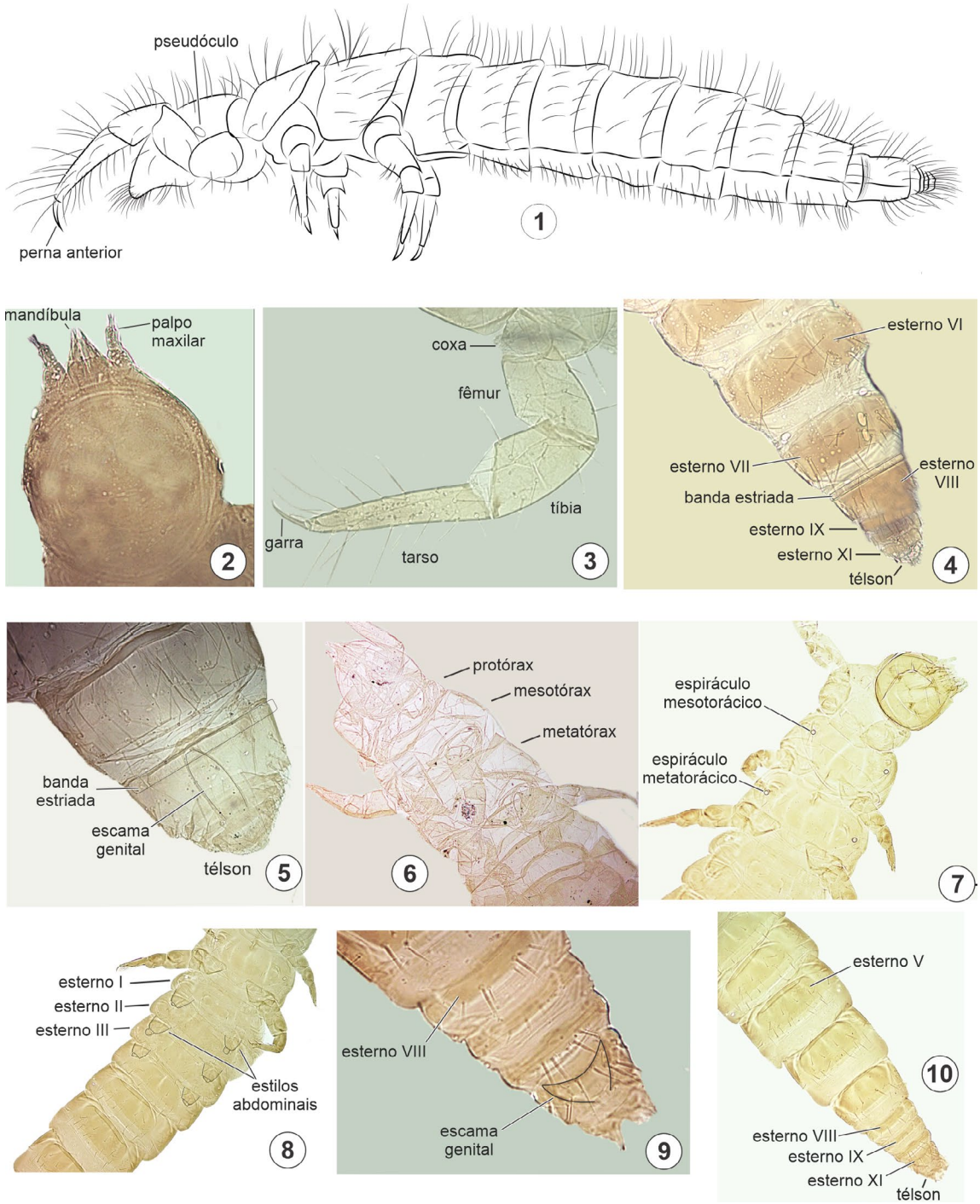
Na internet, há informações sobre listas de espécies dessa ordem e referências bibliográficas (Maddison 2002).

Morfologia (adultos) (Figs 10.1–10). Cabeça cônica, um par de pseudóculos com função olfatória, antena ausente, olho composto ausente (Figs 10.1–2). Peças bucais entognatas, que se protraem da cavidade bucal. Mandíbula estiliforme ou com dentes e maxila delgada, com gálea e lacínia alongadas (Fig. 10.2). Palpo maxilar com quatro ou menos artículos, o último com cerdas sensoriais (Fig. 10.2). Lábio simples, bilobado distalmente. Protórax reduzido dorsalmente. Espiráculos, quando presentes, no meso e metatórax (Fig. 10.7). Perna anterior maior, direcionada para frente e levantada, utilizada como antena, com cerdas sensoriais (sensores), terminando numa garra (Fig. 10.3). Perna média e posterior utilizadas para locomoção. Tarsos monômeros, com garras simples. Abdômen com 12 segmentos nos adultos. Os segmentos distais IX, X, XI e XII são muito menores que os segmentos abdominais anteriores. Esternos I, II e III com pequenos apêndices (estilos) ventro-laterais (Fig. 10.8), com um ou dois artículos; quando dois, com anelação na extremidade distal. Abertura glandular do segmento VIII, às vezes pectinada e utilizada para separação de famílias. Uma vesícula eversível presente no ápice de cada apêndice abdominal. Último segmento abdominal denominado télson. Cerco

Como citar: Rafael, J.A; Lima, S.P. 2024. Cap. 10, Protura Silvestri, 1907, pp. 155-159. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c10

ausente. Genitália (Figs 10.5, 9) esclerosada, denominada escama genital (*squama genitalis*), que se desenvolve em uma câmara genital e abre-se entre os esternos XI e XII e é importante para identificação das espécies; possui dois braços basais (apódemas) e dois estilos distais, às vezes divididos em basistilo e dististilo. Os apódemas basais do macho (Fig. 10.5) são mais longos e estreitos que os da fêmea (Fig. 10.9). O macho possui dois poros genitais, um em cada estilo, e a fêmea um poro genital, entre os estilos. Nas fêmeas, os estilos possuem acróstilos alongados e acuminados ou curtos e arredondados. Ovário em forma de saco. Testículos e ovários muito grandes, ocupando grandes áreas no abdômen e parte posterior do tórax. Ânus terminal. Sistema respiratório traqueal ou tegumentar.

Imaturos. O desenvolvimento embrionário foi descrito pela primeira vez por Machida (2006), para *Baculentulus densus* (Imadaté). Os ovos são esféricos, lisos ou com numerosas protuberâncias no córion. Os embriões são de banda germinal longa. A membrana embrionária primária, juntamente com o embrião,



Figuras 10.1–10. Protura. **1**, Esquema generalizado de um proturo, adulto, vl; **2-6,** Acerentomidae; **2-4**, *Amazonentulus brasilianus* (Nosek); **2**, cabeça, vv; **3**, perna anterior, vl; **4**, ápice do abdômen, vv; **5-6**, *Brasilentulus huetheri* Nosek; **5**, ápice do abdômen do macho, vv; **6**, tórax, vv; **7-10,** Eosentomidae, *Eosentomon curupira* Tuxen; **7**, tórax, espiráculos realçados, vv; **8**, base do abdômen, estilos abdominais realçados, vv; **9**, ápice do abdômen da fêmea, escama genital realçada, vv; **10**, ápice do abdômen, vv.

secreta um envelope cuticular no ovo e, também, participa no fechamento dorsal definitivo e na formação da parede corporal dorsal (Machida 2006). Análises ultraestruturais revelaram alta diversidade de tipos de espermatozoides em Protura (Dallai *et al*. 2010). Em muitas espécies, o espermatozoide não possui flagelo. Espermatozoides flagelados possuem padrão de axonema bastante variado, com ausência de microtúbulos centrais (Dallai *et al*. 1992). O desenvolvimento é anamórfico, em que os jovens são menores, semelhantes aos adultos e após cada muda um novo segmento abdominal é adicionado antes do último segmento. Os jovens recém-emergidos, provavelmente imóveis, possuem peças bucais pouco desenvolvidas. As ninfas passam por cinco ou seis ínstares: a pré-larva, recém-emergida, provavelmente imóvel, têm peças bucais pouco desenvolvidas e nove segmentos abdominais; protoninfa (larva I), possui dez segmentos abdominais e peças bucais esclerosadas; deuteroninfa (larva II), com onze segmentos abdominais; tritoninfa (adulto jovem), com 12 segmentos abdominais, menor número de cerdas quando comparado com o adulto, sem genitália externa. O adulto diferencia-se do imaturo pela genitália esclerosada. Membros de Acerentomidae passam por uma fase adicional antes da fase adulta, com genitália parcialmente desenvolvida.

Biologia. A biologia dos proturos é pouco conhecida. São comuns, mas difíceis de serem vistos, devido ao tamanho reduzido. Fazem parte da mesofauna do solo e ocorrem mais comumente na serapilheira, em locais úmidos, mas não encharcados. Habitam solo orgânico úmido não muito ácido, em até 20 cm de profundidade (Ferguson 1990). Os proturos que vivem mais próximo da superfície têm pernas mais longas e os que vivem mais na profundidade têm pernas mais curtas (Nosek 1975). Os dados biológicos são escassos ao nível de espécie. Para uma revisão de trabalhos bio/ecológicos realizados com proturos, ver Galli *et al*. (2019b). Possuem densidade variável de acordo com os ambientes e mostram certo padrão de agregação (Galli *et al*. 2019a). Em condições adversas, migram para a profundidade do solo. Na Amazônia, a abundância é relativamente alta. Em extrações de até 14 cm de profundidade foram capturados mais de mil indivíduos/m^2 em floresta secundária de terra firme e em campinarana (Adis *et al*. 1989).

Algumas espécies são encontradas sob rochas, sob cascas de árvores, em ocos de animais, ninhos de formigas, ninhos subterrâneos de pequenos mamíferos e em troncos em decomposição (Nosek 1973b). São mais comuns em áreas de florestas. O hábito alimentar é pouco conhecido, mas acredita-se que se alimentem de fluidos, devido às peças bucais serem alongadas (Sturm 1959). Há evidências de que algumas espécies se alimentem de citoplasma de hifas de fungos (Bluhm *et al*. 2019), matéria orgânica em decomposição e de pequenos insetos que capturam com as mandíbulas (Machida & Takahashi 2004). O télson pode ser usado na locomoção e na defesa. Acredita-se que a reprodução seja feita por transferência indireta do espermatozoide, por meio de um espermatóforo depositado pelo macho (Pass & Szucsich 2011). A ecologia e zoogeografia das espécies brasileiras foram discutidas por Tuxen (1977).

Classificação. Protura às vezes é considerada como uma classe composta por três ordens: Acerentomata, Sinentomata e Eosentomata (Yin 1999) e, às vezes, como uma Ordem composta por três superfamílias: Acerentomoidea, Sinentomoidea e Eosentomoidea (Tuxen 1964; Nosek 1973b). A classificação mais seguida é a proposta por Tuxen (1964) e confirmada filogeneticamente por François (2003). A seguir, apresenta-se uma lista com as sete famílias conhecidas e, entre parênteses, o número de espécies para as duas famílias com registros para o Brasil.

Eosentomoidea
- Eosentomidae (12)
- Antelientomidae

Sinentomoidea
- Sinentomidae
- Fujientomidae

Acerentomoidea
- Protentomidae
- Acerentomidae (14)
- Hesperentomidae

Relações filogenéticas. A hipótese de afinidade entre as superfamílias apresentadas por François (2003) sustentam as classificações de Tuxen (1964), tendo sido utilizada por autores subsequentes. Carapelli *et al.* (2019), utilizando genes mitocondriais e nucleares, deram suporte à classificação atual, com Acerentomoidea aparecendo como mais próxima de Sinentomoidea que de Eosentomoidea, este considerado o grupo mais basal. A proposta de François (2003) não esclareceu as afinidades entre famílias e considerou a ordem dividida em cinco famílias.

Coleta e fixação. Os proturos são coletados em amostras do solo e da serrapilheira. Os melhores locais são aqueles com pequenas raízes, como base de troncos onde as raízes estão sob acúmulo de serrapilheira. Também podem ser coletados em ocos utilizados ou feitos por animais e sob pedras. As amostras devem ser colocadas em funil Berlese ou aparelho Berlese-Tullgren. Por serem animais de locomoção muito lenta, as amostras devem ser desidratadas vagarosamente para não causar a desidratação dos espécimes e, com isso, permitir o seu deslocamento até cair no frasco coletor. Os que habitam solo mais profundo podem ser coletados por flotação utilizando solução saturada de açúcar. O material deve ser acondicionado inicialmente em álcool 95% e depois transferido para álcool 70% – 80% até a preparação em lâminas permanentes. Não devem permanecer no álcool por mais de dois anos, pois se tornam um tanto inadequados para estudos morfológicos. As lâminas/lamínulas devem ser mais finas possíveis para possibilitar boas observações em grandes aumentos. Além da montagem com bálsamo do Canadá, os proturos podem ser montados utilizando-se líquido de Swan (20 g de água destilada, 60 g de hidrato de cloral, 15 g de goma arábica, 3 g de glicose e 5 g de ácido acético glacial) ou líquido de Marc André (50 ml de água destilada, 20 g goma arábica, 200 g de hidrato de cloral e 40 ml de glicerina). Ambos têm a mesma qualidade óptica. O líquido de Swan seca mais rapidamente, mas é mais sensível a pequenas sujeiras, podendo cristalizar-se. A secagem das lâminas deve ser feita abaixo de 60 ^{0}C. As lâminas devem ser observadas em microscópio óptico de contraste de fase. As lâminas permanentes devem ter as localizações dos espécimes sinalizadas com um círculo no lado de baixo. É comum os espécimes ficarem muito claros e transparentes, de modo que a sinalização facilita observações futuras.

Importância econômica. Os proturos alimentam-se de matéria orgânica em decomposição e são importantes na reciclagem de nutrientes. São bons indicadores da qualidade do solo em

áreas preservadas e em campos agrícolas. Não há importância econômica registrada.

Chave para as famílias

1. Meso e metatórax com espiráculos (Fig. 10.7). Estilos abdominais com dois artículos (Fig. 10.8). Segmento abdominal VIII sem banda estriada na base (Figs 10.9-10) ..... **Eosentomidae**

— Meso e metatórax sem espiráculo (Fig. 10.6). Estilos abdominais com um artículo. Segmento abdominal VIII com banda estriada na base, dorsal e ventralmente (Figs 10.4-5) ..... **Acerentomidae**

Acerentomidae. Cosmopolita. Corpo delgado e peças bucais delgadas e alongadas (estiliformes). Lacínia e maxila longas e acuminadas. Abertura da glândula abdominal no segmento VIII com ornamentação pectinada póstero-lateralmente. Para o Brasil, foram registradas 14 espécies de sete gêneros (Tab. 10.1).

Eosentomidae. Cosmopolita. Corpo alongado e peças bucais largas e robustas. Lacínia em forma de gancho. No Brasil, foram registradas 12 espécies de *Eosentomon* Berlese e *Isoentomon* Tuxen (Tab. 10.1).

Alguns trabalhos taxonômicos que tratam da fauna brasileira em ambas as famílias são Nosek (1973a), Tuxen (1976, 1977, 1978) e o catálogo das espécies amazônicas por Overal & Papavero (2002). Há chaves para separação de gêneros e espécies em Tuxen (1964) e Nosek (1978).

Agradecimentos. Ao José Camilo Bedano pela contribuição no capítulo da primeira edição deste livro. Ao CNPq, pelos recursos financeiros através dos projetos 300.997/2016–7 e 141371/2019–6.

Tabela 10.1. Lista das famílias e espécies de Protura com registros para o Brasil.

Famílias / espécies	Registros geográficos
ACERENTOMIDAE	
Amazonentulus amazonicus (Nosek)	AM, PA, RO
Amazonentulus brasilianus (Nosek)	AM, PA, RO
Amazonentulus hagmannarum (Tuxen)	AM, PA
Amazonentulus ovei (Tuxen)	PA
Baculentulus becki (Tuxen)	AM
Baculentulus tuxeni (Nosek & Hüther)	AM
Berberentulus huetheri Nosek	PA
Berberentulus nelsoni Tuxen	SP, RS
Berberentulus travassosi (Silvestri)	SP
Brasilentulus huetheri Nosek	AP
Brasilidia tropica Nosek	PR
Delamarentulus tristani (Silvestri)	AM, PE
Kenyentulus kenyanus (Condé) (= *K. neotropicus* (Nosek))	RJ
Silvestridia artiochaeta (Bonet)	MG, SP
EOSENTOMIDAE	
Eosentomon caatingae Tuxen	AM
Eosentomon curupira Tuxen	AM, PA
Eosentomon hoogstraali Nosek	AM, PA, RO
Eosentomon huetheri Nosek	AM
Eosentomon proximum Tuxen	AM
Eosentomon wygodzinskyi Bonet	RJ
Isoentomon atlanticum (Condé)	MG
Isoentomon hauseri (Nosek)	PR
Isoentomon myrmecobium Tuxen	SP
Isoentomon paulista Tuxen	SP
Isoentomon pluviale Tuxen	PA
Isoentomon sylvicola Tuxen	PA

Referências bibliográficas

Adis, J.; E.F. Ribeiro; J.W. Morais & E.T.S. Cavalcante 1989. Vertical distribution and abundance of arthropods from white soil of a neotropical campinarana forest during the dry season. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 24(4): 201–211.

Bluhm, S.L.; A.M. Potapov; J. Shrubovych *et al.* 2019. Protura are unique: first evidence of specialized feeding on ectomycorrhizal fungi in soil invertebrates. **BMC Ecology** 19:10.

Carapelli, A.; Y. Bun; W. Chen *et al.* 2019. Going deeper into high and low phylogenetic relationships of Protura. **Genes** 10, 292. doi: 10.3390/genes10040292.

Dallai, R.; L. Xué & W.-Y. Yin 1992. Flagellate spermatozoa of Protura (Insecta, Apterygota) are motile. **International Journal of Insect Morphology and Embryology** 21: 137–148.

Dallai, R.; D. Mercati; Y. Bu *et al.* 2010. The spermatogenesis and sperm structure of Acerentomon microrhinus (Protura, Hexapoda) with considerations on the phylogenetic position of the taxon. **Zoomorphology** 129: 61–80.

Ferguson, L.M. 1990. Insecta: Protura. *In:* D. L. Dindal (ed.). **Soil biology guide**. New York, John Wiley and Sons Inc., pp. 951–963.

François, J. 2003. Analyse cladistique de l'ordre dês Protures (Hexapoda, Protura). **Bulletin de la Société entomologique de France** 108(2): 109–125.

Galli, L.; M. Capurro; T. Molyneux *et al.* 2019a. Ecology of Italian Protura. **Pedobiologia** 73: 20–28.

Galli, L.; M. Capurro; E. Colasanto *et al.* 2019b. A synopsis of the ecology of Protura (Arthropoda: Hexapoda). **Revue suisse de Zoologie** 126 (2): 155–164.

Machida, R. 2006. Evidence from embryology for reconstructing the relationships of hexapod basal clades. **Arthropod Systematics & Phylogeny** 64: 95–104.

Machida, R. & I. Takahashi 2004. Rearing technique for proturans (Hexapoda: Protura). **Pedobiologia** 48: 227–229.

Maddison, D.R. 2002. **Protura**. Version 01 January 2002 (temporary). <http://tolweb.org/protura/8203>. Acesso: 26/jun/2006.

Nosek, J. 1973a. Five new species of Protura from Brazil. **Věstník Československe Spollečnosti Zoologické** 37: 27–36.

Nosek, J. 1973b. **The Europen Protura. Their taxonomy, ecology and distribution with keys for determination**. Gèneve, Muséum d'Histoire naturelle de Genève, 345 pp.

Nosek, J. 1975. Niches of Protura in biogeocoenoses. **Pedobiologia** 15: 290–298.

Nosek, J. 1978. Key and diagnoses of Proturan genera of the world. **Annotationes. Zoologicae et Botanicae** 122: 1–59.

Overal, W.L. & N. Papavero 2002. Insecta – Protura. **Fauna da Amazônia brasileira**, Belém, 21: 1–5.

Overal, W.L. & N. Papavero 2009. Protura, pp. 59–61. *In*: C.R.V. da Fonseca; C. Magalhães; J.A. Rafael & E. Franklin (orgs.). **A fauna de artrópodes da Reserva Florestal Ducke. Estado atual do conhecimento taxonômico e biológico.** Manaus, Editora INPA, 307 pp.

Pass, G. & N.U. Szucsich 2011. 100 years of research on the Protura: many secrets still retained. **Soil Organisms** 83 (3): 309–334.

Silvestri, F. 1907. Descrizione di un novo genere d'insetti apterigoti rappresentante di un novo ordine. **Bollettino del Laboratorio di Zoologia generale e agraria della R. Scuola superiore d'Agricoltura**, Portici 1: 296–311.

Sturm, H. 1959. Die Nahrung der Proturen. Beobachtungen an *Acerentomon doderoi* Silv. und *Eosentomon transitorium* Berl. **Naturwissenschaften** 46: 90–91.

Szeptycki, A. 1997. The present knowledge of Protura. **Fragmenta Faunistica**, Warszawa 40(28): 307–311.

Tuxen, S.L. 1964. **The Protura. A revision of the species of the world with keys for determination**. Actualités Sci. Industr. No. 1311 Problèmes d'écologie. Paris, Hermann, 360 pp.

Tuxen, S.L. 1976. The Protura (Insecta) of Brazil, especially Amazonas. **Amazoniana** 5(4): 417–463.

Tuxen, S.L. 1977. Ecology and zoogeography of the Brazilian Protura (Insecta). **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 12: 225–247.

Tuxen, S.L. 1978. Protura (Insecta) and Brazil during 400 million years of continental drift. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 13: 23–50.

Yin, W.Y. 1999. **Fauna Sinica. Arthropoda. Protura.** Beijing, Science Press, xi+510 pp., 8 pls.

Zhang, Z.Q. 2011. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. **Zootaxa** 3148: 99–103.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 11
DIPLURA BÖRNER, 1904

Projapygidae, jovem

Japygidae, adulto

José Wellington de Morais INPA, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0003-3801-7054

Annelyse Rosenthal Figueiredo UFOPA, Instituto de Saúde Coletiva, Santarém, PA. https://orcid.org/0000-0001-5862-6848

Rafael Sobral INPA, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0002-4975-1193

Etimologia. Do grego *diploos* = duplo, dois; *oura* = cauda. Refere-se à presença de um par de cercos no final do abdômen.

Diagnose. Ametábolos, entognatos, ápteros, terrestres, de corpo estreito e alongado, variando de 1 a 60 mm de comprimento. Maioria sem pigmentação, exceto os cercos de Japygoidea, bem esclerosados. Com muitas cerdas sensoriais (tricobótrias). Olho composto ausente. Antena longa, moniliforme. Palpos maxilar e labial reduzidos. Tórax pouco diferenciado. Abdômen com dez segmentos, alguns com estilos e vesículas eversíveis. Cerco filiforme ou em forma de pinça. Gonóporo entre os segmentos VIII e IX. Ânus terminal.

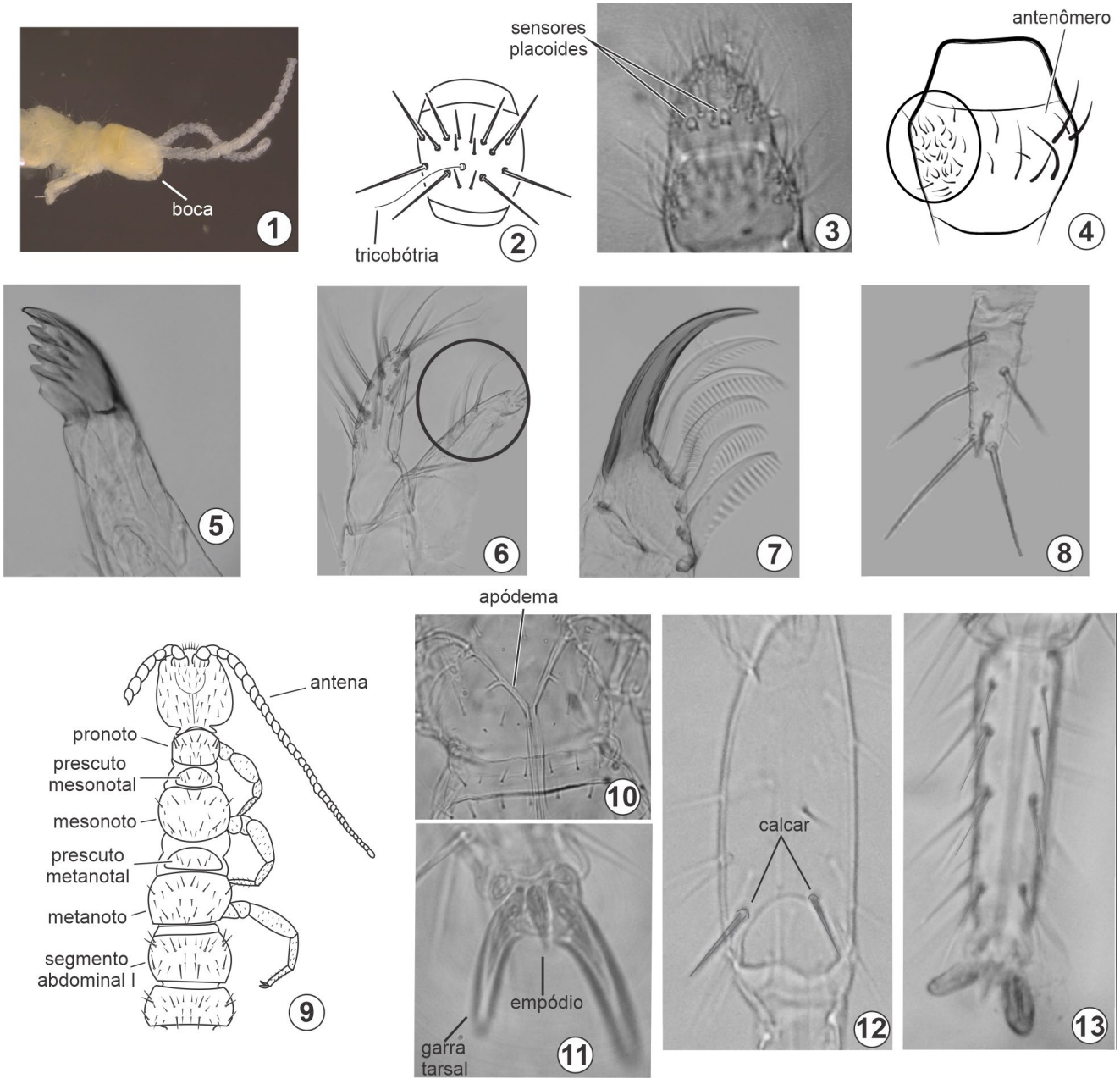
Introdução. Os dipluros são pouco conhecidos, sem um nome popular no Brasil. São hexápodes entognatos juntamente com Collembola e Protura, mas possuem um tipo diferente de entognatia, diferenciando-se bastante desses dois por não possuírem as peças do aparelho bucal tão cobertas pela cápsula cefálica e pela presença dos cercos no último segmento abdominal (Grimaldi 2010). São cosmopolitas, encontrados em regiões tropicais, subtropicais e temperadas, com registros em desertos, montanhas acima de 3500 metros e nas regiões polares (Koch 2009). São conhecidas cerca de 1.000 espécies no mundo, distribuídas em dez famílias (Sendra 2015). Para o Brasil, foram registradas 31 espécies recentes, seis subespécies (Tab. 11.1) e uma espécie fóssil. A maioria das espécies brasileiras foi descrita por Silvestri (ver Tab. 11.1). Estima-se uma diversidade real de aproximadamente 1.500 espécies no mundo e cerca de 400 espécies no Brasil. Os dipluros habitam preferencialmente solos úmidos, mas são encontrados também em musgos, sobre cascas, pedaços de madeira, sob pedras, em folhiço mais profundo, bem como em espaços porosos úmidos das camadas do subsolo, onde são encontrados frequentemente juntos com Symphyla. Alguns exemplares já foram coletados em ninhos de formigas e cupins, mas, ainda não se sabe se esses registros foram apenas ocasionais ou se de fato vivem em associação com esses insetos (Koch 2009). Os dipluros, principalmente os Campodeoidea, podem ser confundidos com traças (Zygentoma) da família Nicoletiidae pelas semelhanças morfológicas, mas, se diferenciam dessas pela ausência de um filamento mediano entre os cercos e pelo aparelho bucal não completamente exposto.

Existem pouquíssimos registros fósseis de dipluros no mundo, encontrados tanto em âmbar quanto em depósitos sedimentares. Somente os do segundo tipo foram descritos na literatura, havendo assim cinco espécies fósseis formalmente reconhecidas, dentre as quais apenas *Ferrojapyx vivax* Wilson & Martill é reportada para o Brasil, na Bacia do Araripe (Ceará), proveniente do Cretáceo Inferior, entre 100 a 145 milhões de anos. Dentre as demais espécies fósseis, a inclusão de uma delas na ordem Diplura, *Testajapyx thomasi* Kukalová-Peck, tem sido motivo de discussões, uma vez que essa espécie possui olhos compostos, aparelho bucal mais exposto e menos segmentos abdominais, características que a tornam muito distinta dos demais dipluros, tanto fósseis quanto recentes (Wilson & Martill 2001; Bitsch & Bitsch 2004).

Como citar: Morais, J.W.; Figueiredo, A.R.; Sobral, R. 2024. Cap. 11, Diplura Börner, 1904, pp. 160-165. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c11

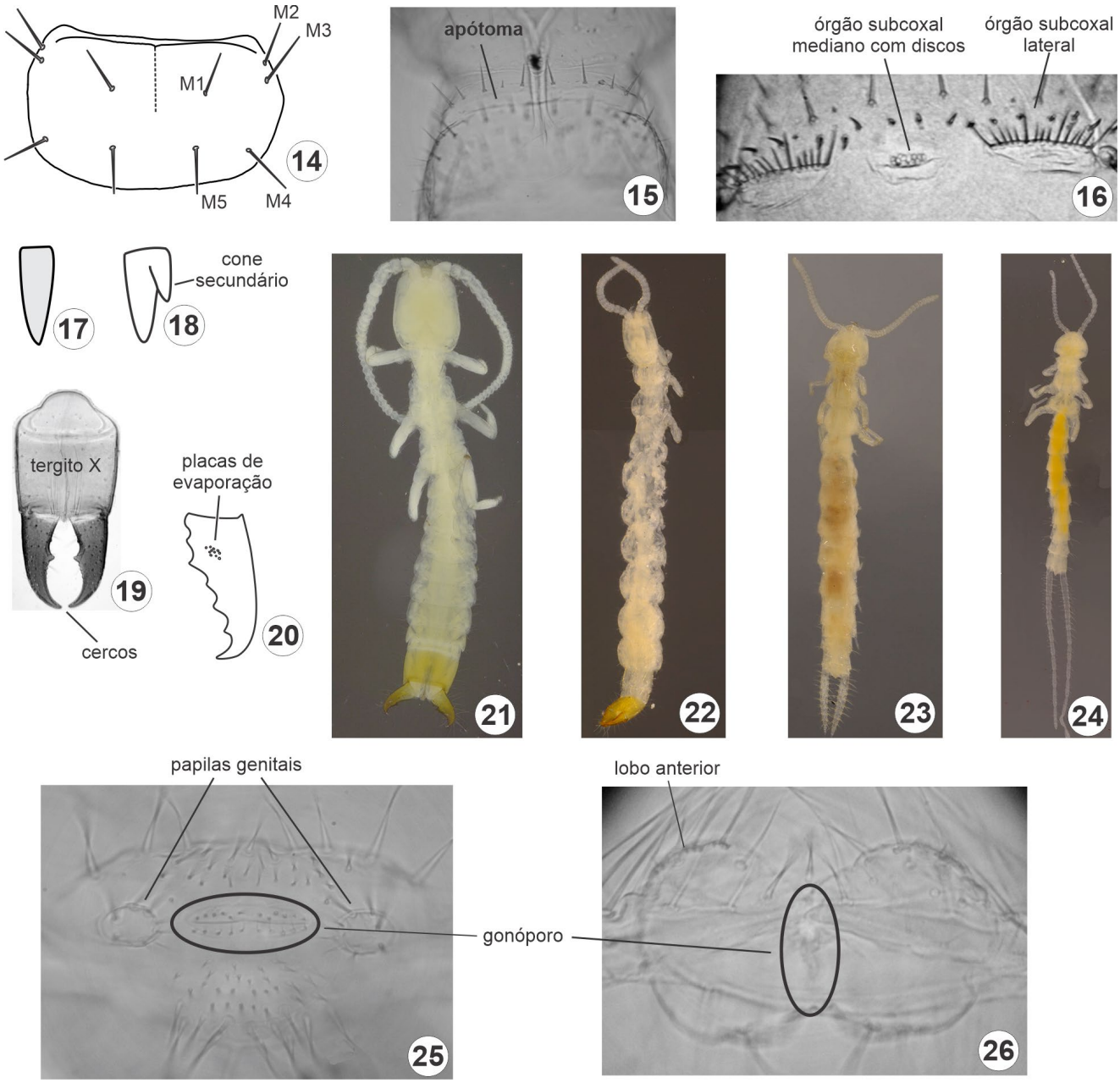
No Brasil, as poucas informações sobre a ecologia, biologia, fenologia e distribuição vertical no solo são conhecidas para florestas de terra firme e em florestas inundáveis da Amazônia Central (Adis *et al*. 1989; Adis & Pagés 2001). Dentre os dipluros brasileiros, a espécie com essas informações mais detalhadas é *Parajapyx adisi* Pagés, registrada em uma região de água preta próxima de Manaus (Pagés 2000; Adis & Pagés 2001). Informações e atualizações na internet são mantidas por Maddison (1995).

Morfologia (adultos). Cabeça (Fig. 11.1) prognata, com o ventre quase totalmente fechado pelas margens laterais do lábio ao longo de quase todo seu comprimento, de modo que somente as pontas das mandíbulas e das maxilas são visíveis anteriormente. Olho ausente. Antena moniliforme, frequentemente com tricobótrias sobre alguns antenômeros (Fig. 11.2); sensores placoides geralmente no último antenômero (Fig. 11.3) e grupo de pequenas cerdas em alguns antenômeros (Fig. 11.4). Peças bucais ocultas dentro de uma bolsa na cabeça (entognatos). Mandíbula (Fig. 11.5) alongada, com número e tamanho de dentes variáveis. Maxila com palpo maxilar; gálea com cerdas distintas na margem externa (Fig. 11.6) e lacínia segmentada, falciforme, esclerosada, podendo ser lisa, ornamentada ou possuir dentes. Lacínia (Fig. 11.7) com cinco lamelas pectinadas, mas a distal pode ser lisa. Palpo labial ausente ou presente (Fig. 11.8). Tórax com tergos e esternos bem desenvolvidos. Meso e metanoto com placas anteriores (prescuto) (Fig. 11.9). Apódemas torácicos em forma de Y servem de base de sustentação para as pernas e podem ter pequenas projeções nos braços anteriores



Figuras 11.1–13. Morfologia de Diplura, Japygidae. **1**, Cabeça, vista lateral; **2**, antenômero mediano; **3**, último antenômero; **4**, antenômero mediano mostrando grupo lateral de cerdas; **5**, mandíbula; **6**, palpo maxilar e gálea (círculo); **7**, lacínia; **8**, palpo labial; **9**, cabeça, tórax e base do abdômen; **10**, apódema torácico; **11**, garras; **12**, tíbia; **13**, tarso e garras. Foto 1 de R. Sobral; demais fotos de A.R. Figueiredo.

(Fig. 11.10), importantes na taxonomia de Japygidae. Dois a quatro espiráculos em posição lateral. Pernas geralmente curtas. Tíbias com cerdas no ápice ventral, denominadas calcar, que podem variar em número e comprimento (Fig. 11.12). Tarso com fileira ventral de cerdas de número variável (Fig. 11.13). Duas garras tarsais podendo ser simétricas (Fig. 11.13) ou assimétricas (Fig. 11.11), e entre elas o empódio que varia em comprimento. Abdômen com dez segmentos; tergos e esternos bem desenvolvidos. Quetotaxia dorsal importante na identificação das espécies; as macrocerdas recebem números (em sentido horário), de acordo com a localização no tergito (Fig. 11.14) – e às vezes estão ausentes. Esterno I com arranjo de cerdas variável entre as famílias; a região anterior recebe o nome de apótoma e parece estar separada do restante do esclerito (Fig. 11.15); na região posterior existem os órgãos subcoxais laterais com cerdas glandulares e sensoriais e o órgão subcoxal mediano com discos ou microcerdas (Fig. 11.16). Esternos II ao VII com pequenos estilos laterais, cuja forma varia dependendo da família (Figs 11.17–18). O cerco (Fig. 11.19) articula-se com a porção lateral do tergito X e difere entre as famílias: em Japygidae (Fig. 11.21) e Parajapygidae (Fig. 11.22), é reduzido a um artículo basal em forma de pinça, pigmentado, simétrico ou assimétrico, com dentes e, às vezes, com ornamentações; em Projapygidae, é mais curto que a antena (Fig. 11.23), com duto de glândula de seda; em Campodeidae (Fig. 11.24) é longo, filiforme, com muitos artículos e assemelha-se à antena.



Figuras 11.14–26. Morfologia e hábito de Diplura. **14**, tergo abdominal representando as macrocerdas (numeração em sentido horário); **15**, esterno I; **16**, esterno: órgão subcoxal lateral e órgão subcoxal mediano, **17**, estilo simples; **18**, estilo com cone principal e secundário desenvolvidos; **19**, tergito X e cercos; **20**, cerco; **21**, Japygidae; **22**, Parajapygidae; **23**, Projapygidae; **24**, Campodeidae; **25**, genitália masculina; **26**, genitália feminina. Fotos de 21 a 24 de R. Sobral; demais fotos de A.R. Figueiredo.

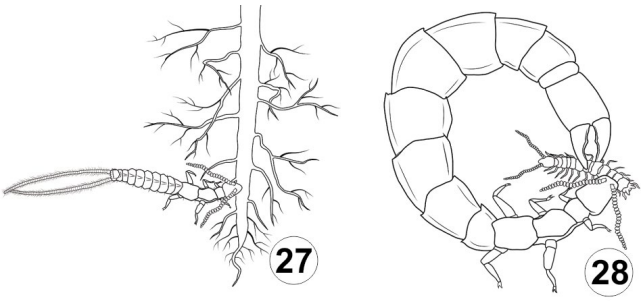
Ambos os sexos com gonóporos localizados em uma bolsa entre os esternos VIII e IX. Em Japygidae, o macho possui gonóporo transversal e duas papilas genitais laterais nas quais existem pequenas cerdas (Fig. 11.25); a fêmea possui gonóporo longitudinal (Fig. 11.26). Ânus terminal.

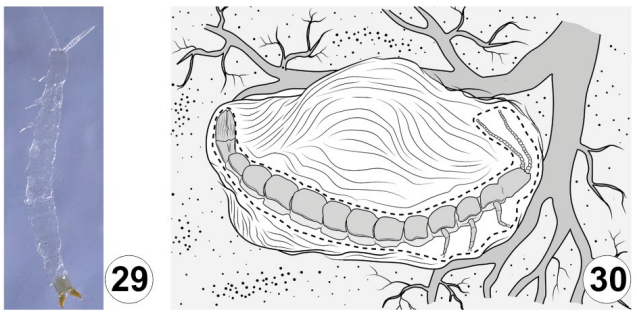
Estágios imaturos. Os ovos são esféricos e são colocados em cachos, frequentemente presos por uma haste na vegetação ou em fendas no solo, variando em números entre 5 a 20 para Campodeidae e 25 a 40 para Japygidae. Imaturos com desenvolvimento epimórfico, ou seja, com mesmo número de segmentos dos adultos (segmentação do corpo constante), com poucas mudanças até atingir a fase adulta. Ao emergirem, os imaturos ainda não possuem garras tarsais, nem a completa segmentação das antenas e cercos. Somente após a primeira muda é que se alimentam e o desenvolvimento dos antenômeros e cercos começa a acontecer. A maturidade sexual é alcançada no estágio em que a quetotaxia está completa e há o aparecimento da papila genital, mas, ainda não se sabe o número exato de mudas até que isso aconteça (Ferguson 1990; Sendra 2015). As mudas ocorrem por toda a vida; aproximadamente 30 mudas foram observadas em *Campodea* Westwood, sendo esse o maior registro para a ordem.

Biologia. Poucos são os registros da biologia dos dipluros, especialmente devido aos seus hábitos de vida euedáficos. A sua morfologia é completamente adaptada para a vida embaixo do solo, com o corpo esguio que os permite penetrar por entre o interstício do solo, e cercos e antenas devidamente equipados com sensilas e tricobótrias para a percepção do ambiente. No geral, são animais onívoros, embora os Campodeidae tenham hábitos mais rizófagos e saprófagos (Fig. 11.27), enquanto os Japygidae são mais predadores da mesofauna do solo (Fig. 11.28). Apesar de serem principalmente encontrados nos solos úmidos de florestas e campinas, também existem espécies que habitam cavernas, possuindo hábito troglóbio (Sendra & Reboleira 2014), e até mesmo registros de dipluros habitando zonas entremarés, vivendo nas passagens entre as partículas de areia (Bu *et al*. 2012).

A reprodução acontece por meio da fertilização indireta, em que os machos depositam espermatóforos no substrato, presos por uma haste curta, os quais posteriormente são capturados pelas fêmeas através das valvas genitais. Após a fertilização dos óvulos, os ovos são depositados em cavidades no solo, sobre uma haste produzida por secreção glandular, e aglomerados em cachos. Nos Campodeidae é observado que, após a postura dos ovos, as fêmeas os abandonam, enquanto as fêmeas de alguns Japygidae apresentam um certo grau de cuidado parental, permanecendo junto aos ovos e dos jovens para protegê-los pelo menos durante os dois primeiros ínstares, até que os cercos estejam mais desenvolvidos. As fêmeas de japigídeos se isolam durante o período da postura, ficando em rachaduras ou galerias abandonadas no solo. Foi observado canibalismo em estágios mais velhos de *Heterojapyx* Verhoeff e indivíduos mais jovens podem devorar a própria mãe. Os Campodeidae podem ser encontrados em um comportamento de agregação, enquanto os Japygidae tendem a ser mais territorialistas (Sendra 2015).

A fenologia, a abundância e a distribuição vertical de dipluros foram estudadas em florestas de terra firme da Amazônia Central, a 7 cm de profundidade do solo (Morais & Adis 2009),





Figuras 11.27–30. Comportamentos de Diplura. **27**, Campodeidae alimentando-se de raízes; **28**, Japygidae predando um Symphyla; **29**, hábito de *Parajapyx adisi*; **30**, *Parajapyx adisi* em casulo submerso. Foto 29 de R. Sobral; imagem 27 modificada de Carpenter (1988), imagem 28 modificada de Dathe (2003) e imagem 30 modificada de Adis *et al.* (1989).

e em floresta inundável por água mista, a 14 cm de profundidade. Os dipluros coletados na amostra a 7 cm (Japygidae, Projapygidae e Campodeidae) representaram 5,3% do total de invertebrados capturados e cerca de 60% foram coletados nos primeiros 3,5 cm de profundidade. Os dipluros coletados na amostra a 14 cm (somente Japygidae), representaram 5,5% dos invertebrados capturados.

Parajapyx adisi Pagés é uma espécie amazônica que habita florestas sujeitas à inundação anual por água preta (Fig. 11.29). Sobrevive submersa durante 5–7 meses, em dormência (Adis *et al*. 1989; Adis & Pagés 2001). Nesse período, constrói um casulo de seda transparente que serve de abrigo (Fig. 11.30). A fiação é impermeável, produzida por duas glândulas secretoras e fiandeiras localizadas no segmento abdominal I. O casulo é preenchido com ar e fixado a raízes, folhas e material do solo para não ser levado pela correnteza da água. Ainda não está claro se o casulo de seda é produzido somente para passar o período submerso ou se é produzido, também, como abrigo para os processos de mudas ou para quando as fêmeas colocam ovos. A reprodução ocorre após o período inundável, logo após o solo da floresta estar seco. Cerca de quatro semanas depois, aparecem os primeiros imaturos, em setembro. A espécie tem um ciclo de vida univoltino (Adis & Pagés 2001). Análise do conteúdo estomacal indica que *P. adisi* alimenta-se de raízes no solo, apesar dos cercos em forma de pinça, que normalmente sugerem um hábito predador, como em Japygidae.

Classificação. A ordem atualmente compreende duas subordens: Rhabdura e Dicellurata. O número de famílias é variável entre os autores. A classificação adotada aqui segue Sendra (2015). A seguir, apresenta-se uma lista com as famílias conhecidas e

entre parênteses o número de espécies para as quatro famílias com registros para o Brasil.

Subordem Rhabdura	**Subordem Dicellurata**
Campodeoidea	**Japygoidea**
Campodeidae (5)	Dinjapygidae
Procampodeidae	Evalljapygidae
Projapygoidea	Heterojapygidae
Anajapygidae	Japygidae (12)
Octostigmatidae	Parajapygidae (3)
Projapygidae (11)	

Relações filogenéticas. Estudos filogenéticos para a ordem Diplura ainda são muito escassos e estão em uma fase inicial, avançando principalmente nas análises moleculares (Luan *et al.* 2004, Bu *et al*. 2012). Através de análises comparativas de genomas mitocondriais, no estudo filogenético mais recente para a ordem, foi possível recuperar Diplura como um grupo monofilético dentro de Pancrustacea. Além disso, as três superfamílias da ordem, Campodeoidea, Japygoidea e Projapygoidea obtiveram um forte suporte acerca de seu monofiletismo, sendo Projapygoidea mais próxima de Campodeoidea do que de Japygoidea (Chen *et al.* 2014).

Importância. Há poucos registros de espécies que causam danos às raízes de plantas cultivadas, como é o caso de *Parajapyx isabellae* (Grassi), uma espécie edáfica cosmopolita, registrada em plantações nas Américas do Norte e Sul, Europa, Ásia e na Oceania (Reddel 1983; Reddel 1985; Greenslade & Luan 2018). No Brasil, não há registros de ocorrência de *P. isabellae*, nem de ataques de outras espécies de Diplura. Além disso, esses pequenos animais são fundamentais nas interações tróficas no solo. Os dipluros são predados principalmente por opiliões, formigas, besouros cavernícolas e outros dipluros (Carpenter 1988; Ferguson 1990).

Coleta e fixação. Os dipluros ocorrem em grupos de pequenas agregações na serapilheira, sob cascas, sob pedras, interior de troncos podres ou nos espaços porosos do solo. Algumas espécies foram encontradas em ninhos de formigas e cupins, mas a associação parece ser casual. A coleta pode ser manual, com o auxílio de pincéis umedecidos com água ou álcool, para facilitar a captura, ou com aspiradores. No entanto, esse último método não é recomendado, porque os dipluros possuem cutícula muito fina e são facilmente danificados. São facilmente coletados colocando-se amostras de solo e serapilheira em aparelhos extratores como Berlese, Kempson e Berlese-Tullgren (ver capítulo sobre métodos de coleta). Os espécimes devem ser conservados em frascos com álcool 90%.

Chave para famílias (modificada de Ferguson 1990).

1. Cerco em forma de pinça (Figs 11.19–22). Mandíbula sem lacínia móvel (prosteca). Antena com ou sem tricobótrias; se presente, estão sobre os antenômeros IV ao VI ou IV ao XV. Dois ou quatro pares de espiráculos torácicos. Espiráculos abdominais presentes. Estilos sem cerdas distintamente desenvolvidas. Valva anal pouco desenvolvida ou ausente ..... Subordem **Dicellurata** ... **2**

— Cerco com muitos artículos, filiforme (Figs 11.23–24). Mandíbula com lacínia móvel (prosteca). Antena com tricobótrias começando nos antenômeros III, IV ou V. Dois ou três pares de espiráculos torácicos. Espiráculo abdominal presente ou ausente. Estilos com várias cerdas distintamente desenvolvidas. Valva anal bem desenvolvida ..... Subordem **Rhabdura** ... **3**

2(1). Palpo labial presente. Quatro pares de espiráculos torácicos. Estilos simples, com um cone principal mais escuro no ápice (Fig. 11.17). Placas de evaporação ausentes ..... **Japygidae**

— Palpo labial ausente. Dois pares de espiráculos torácicos. Estilos com cone principal e cone secundário desenvolvidos (Fig. 11.18). Placas de evaporação presentes (Fig. 11.20). ..... **Parajapygidae**

3(1). Cerco filiforme, maior ou tão longo quanto a antena (Fig. 11.24), sem perfuração no ápice do último artículo. Antena com tricobótrias começando no antenômero III. Maxila sem palpo. Estilos presentes sobre os segmentos abdominais II até VII. Abdômen sem espiráculos. ..... **Campodeidae**

— Cerco curto, relativamente robusto, mais curto do que a antena (Fig. 11.23), perfurado no ápice do último artículo. Antena com tricobótrias começando nos segmentos IV ou V. Maxila com palpo. Estilos presentes nos segmentos abdominais I até VII. Abdômen com nove a dez pares de espiráculos ..... **Projapygidae**

Campodeidae. É a mais comum de ser encontrada, porém, somente 5 espécies foram descritas para o Brasil. Os cercos são moniliformes, longos e sem dutos de glândulas de seda. Medem aproximadamente 6 mm de comprimento. Há espécies que ocorrem em cavernas, como é o caso de *Lepidocampa juradii* (Trajano 2000). Na Amazônia, espécies não identificadas vivem principalmente nos primeiros 5 cm de profundidade no solo e 76% vivem na camada de 0 a 3,5 cm de profundidade.

Japygidae. Possui cercos em forma de pinça. Geralmente são pequenos, mas as espécies tropicais são maiores. Uma espécie de *Heterojapyx* Verhoeff da Austrália atinge 60 mm de comprimento. Cosmopolita, com cerca de 400 espécies conhecidas. É a família com o maior número de espécies para o Brasil, havendo registro de uma espécie fóssil, *Ferrojapyx vivax* Wilson & Martill, além de 12 espécies recentes, mais quatro subespécies (Tab. 11.1). Uma lista com todas as espécies descritas de Japygoidea da América do Sul foi publicada por Reddell (1985). Os japigídeos amazônicos que vivem em floresta inundada por água mista surgem no solo no início do período da vazante (agosto) e a sua densidade aumenta seis semanas depois (setembro). Com a subida do nível da água, a densidade populacional decresce e a menor densidade ocorre duas semanas antes da inundação (maio).

Parajapygidae. Cosmopolita, geralmente pequenos, dificilmente ultrapassando os 4 mm de comprimento, possuem cercos em forma de pinça e com placas de evaporação, que são pequenas estruturas arredondadas na base dos cercos (Fig. 11.20). *Parajapyx isabellae*, do Havaí, é o menor dipluro, com aproximadamente 1 mm de comprimento. O tamanho do grão e a composição mineral do solo parecem afetar a distribuição vertical das espécies. No Brasil, *Parajapyx adisi* foi registrada para solos de floresta inundada por água preta, sendo a espécie mais abundante com 83% do total de parajapigídeos capturados. Chega a atingir 4 mm de comprimento. É considerada terrícola e euedáfica visto que 70% foram capturados durante a fase não inundada, abaixo de 7 cm de profundidade (Adis *et al.* 1989).

Projapygidae. Possuem cercos curtos, relativamente robustos, com dutos de glândulas de seda e dois órgãos sensoriais apicais. Devido aos seus hábitos de predação de artrópodes menores, é discutido na literatura que possam usar suas secreções glandulares na captura das presas (Sendra 2015). Medem entre 2,5 a 4,5 mm de comprimento. Três gêneros e 11 espécies foram registrados no Brasil, fazendo desta a segunda maior família de Diplura no país (Tab. 11.1). Na floresta primária de terra firme da Amazônia, espécies não identificadas vivem preferencialmente nos primeiros 3,5 cm de profundidade.

Agradecimentos. A Diego Matheus de Mello Mendes e João Rafael Alves de Oliveira pela confecção dos desenhos, e Raphael Aquino Heleodoro pelo auxílio nas fotografias. Ao Dr. José Albertino Rafael, pelas sugestões e críticas.

Referências bibliográficas

Adis, J. & J. Pagés 2001. Survival strategy of the terricolous Dipluran *Parajapyx adisi* (Parajapygidae) in the inundation forest of Central Amazonia. **Ecotropica** 7(1): 13–20.

Adis, J.; B. Messner & I. Groth 1989. Zur Überflutungsresistenz und zum Spinnvermögen von Japygiden (Diplura). Zoologische Jahrbücher. **Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere** 119(3/4): 371–382.

Bitsch, C. & J. Bitsch 2004. Phylogenetic relationships of basal hexapods among mandibulate arthropods: a cladistic analysis based on comparative morphological characters. **Zoologica Scripta** 33: 511–550.

Bu, Y.; Y. Gao; M.B. Potapov & Y.X. Luan 2012. Redescription of arenicolous dipluran *Parajapyx pauliani* (Diplura, Parajapygidae) and DNA barcoding analyses of *Parajapyx* from China. **Zookeys** 221: 19–29.

Carpenter, A. 1988. The biology of *Campodea staphylinus* (Campodeidae: Diplura) in a grassland soil. **Pedobiologia** 32: 31–38.

Chen, W.J.; M. Koch; J.M. Mallatt & Y.X. Luan 2011. Comparative Analysis of Mitochondrial Genomes in Diplura (Hexapoda, Arthropoda): Taxon Sampling Is Crucial for Phylogenetic Inferences. **Genome Biology and Evolution** 61: 105–120.

Dathe, H.H. 2003. **Lehrbuch der speziellen Zoologie. I.Wirbellose Tiere** 5. **Insecta**. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 961 pp.

Ferguson, L.M. 1990 Insecta: Diplura. *In*: D.L. Dindal (ed.). **Soil biology guide**. New York, John Wiley & Sons, 1349 pp.

Greenslade, P. & Y.X. Luan 2018. A new Australian record of a Parajapygidae (Diplura): a potential pest of wheat. **Soil research**: 7 pp.

Grimaldi, D.A. 2010. 400 million years on six legs: On the origin and early evolution of Hexapoda. **Arthropod Structure & Development** 39: 191–203.

Koch, M. 2009. Diplura, pp. 281–283. *In*: V.H. Resh & R.T. Cardé (eds). **Encyclopedia of Insects**. Amsterdam, Elsevier, 1168 pp.

Luan, Y.X.; J.M. Mallatt; R.D. Xie; Y.M. Yang & W.Y. Yin 2005. The Phylogenetic Positions of Three Basal-Hexapod Groups (Protura, Diplura, and Collembola) Based on Ribossomal RNA Gene Sequences. **Molecular Biology and Evolution** 22(7): 1579–1592.

Maddison, D.R. 1995. **Diplura**. Version 01 January 1995 (temporary). <http://tolweb.org/diplura/8205>. Acesso: 05/mar/2019.

Morais, J. & J. Adis 2009. Arthropoda do solo: distribuição vertical e abundância, pp. 263–286. *In*: C.R.V. da Fonseca; C. Magalhães; J.A. Rafael & E. Franklin (orgs.). **A fauna de artrópodes da Reserva Florestal Ducke. Estado atual do conhecimento taxonômico e biológico.** Manaus, Editora INPA, 307 pp.

Pagés, J. 2000. *Parajapyx (P.) adisi* n.sp., lê premier Diplura Parajapygidae dês forêts inondables de l'Amazonie centrale. **Amazoniana** 16 (1/2): 213–222.

Reddel. J.R. 1983. A Checklist and Bibliography of the Japygoidea (Insecta: Diplura) of North America, Central America, and the West Indies. **Texas Memorial Museum**, The Pearce-Sellards Series 37: 41 pp.

Reddell, J.R. 1985. A Checklist and bibliography of the Japygoidea (Insecta: Diplura) of South America. **Texas Memorial Museum**, Pearce-Sellards Series 42: 34 pp.

Sendra, A. 2015. Orden Diplura. **Revista IDE@ - SEA** 35: 1–11.

Sendra, A. & A.S.P.S. Reboleira 2011. La extensión y los limites de la fauna en los hábitats subterráneos. **Boletín de la Asociación española de Entomología** 38: 203–224.

Trajano, E. 2000. Cave faunas in the Atlantic forest: competition, ecology and conservation. **Biotropica** 32(4b): 882–893.

Wilson, H.M. & D. Martill 2001. A new japygid dipluran from the Lower Cretaceous of Brazil**. Palaeontology** 44(5): 1025–1031.

Tabela 11.1. Famílias e lista de espécies recentes de Diplura encontradas no Brasil.

Campodeidae
Campodea ameghinoi (Silvestri)
Campodea mineri Silvestri
Cocytocampa brasiliensis (Wygodzinsky)
Lepidocampa juradii Silvestri
Oncinocampa trajanoae Condé
Projapygidae
Pentacladiscus magnegarzoni San Martin
Pentacladiscus schubarti San Martin
Projapyx brasiliensis Silvestri
Symphylurinus almedai Wygodzinsky
Symphylurinus antenofloridus San Martin
Symphylurinus arlei Wygodzinsky
Symphylurinus discretus Silvestri
Symphylurinus grassii Silvestri
Symphylurinus palermi San Martin
Symphylurinus paratus Silvestri
Symphylurinus travassosi Silvestri
Japygidae
Austrjapyx autuorii Silvestri
Austrjapyx autuorii paranensis Silvestri
Austrjapyx bitancourtii Silvestri
Austrjapyx chapecoi Smith & Gonzáles
Austrjapyx neotropicalis (Silvestri)
Austrjapyx neotropicalis progressa (Silvestri)
Austrjapyx rochalimai Silvestri
Austrjapyx teutonius Smith & Gonzáles
Austrjapyx travassosi Silvestri
Austrjapyx travassosi regressa Silvestri
Hapljapyx carinii Silvestri
Hapljapyx lopesi Silvestri
Hapljapyx lopesi robustor Silvestri
Hapljapyx meyerii Silvestri
Provalljapyx brasiliensis Smith
Provalljapyx lanei Silvestri
Parajapygidae
Parajapyx adisi Pagés
Parajapyx bahianus (Silvestri)
Parajapyx brasilianus Silvestri
Parajapyx brasilianus meridionalis Silvestri
Parajapyx brasilianus orientalis Silvestri

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 12
ARCHAEOGNATHA BÖRNER, 1904

(= Microcoryphia Verhoeff, 1904)

Meinertellidae: *Meinertellus adisi*

Meinertellidae: *Neomachilellus* sp.

Rosaly Ale-Rocha INPA, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0001-9874-9770

Etimologia. Do grego *archaeos* = primitivo; *gnathos* = mandíbula. Refere-se à condição primitiva da mandíbula, com um côndilo.

Diagnose. Insetos ápteros, terrestres, saltadores, hipognatos, ametábolos (sem metamorfose), pequenos, variando de 6 a 20 mm de comprimento, excluindo antenas e filamentos caudais. Corpo fusiforme, subcilíndrico com escamas pigmentadas. Olho composto grande e contíguo; três ocelos presentes. Antena longa, filiforme. Palpo maxilar longo, com sete artículos; mandíbula monocondilar. Tórax arqueado, com tergos recobrindo as pleuras; tarsos trímeros (raramente dímeros). Pernas com estilos coxais. Abdômen com segmentos II ao IX com estilos ventrais e vesículas eversíveis. Ápice do abdômen com três filamentos, sendo dois cercos laterais e um mediano, o paracerco (filamento caudal), mais longo. Fêmeas com ovipositor desenvolvido.

Introdução. Os arqueognatos são considerados o grupo irmão de todos os demais Hexapoda (Grimaldi & Engel 2005). São conhecidos como traças-saltadoras. Os nomes Archaeognatha e Zygentoma foram propostos como subordens de Thysanura. No mesmo ano, foi usado o nome Microcoryphia para Archaeognatha *sensu* Börner por Verhoeff (1904), que deu a esse táxon o status de Ordem. O mesmo foi classificado como subordem de Thysanura por Remington (1954) e como ordem por Ross (1965). Desde então, ambos os nomes, Microcoryphia e Archaeognatha, têm sido empregados para se referir a esse grupo. Para Sturm & Machida (2001), o nome Archaeognatha deve ser aceito, mesmo que a regra de prioridade não se aplique às categorias acima do grupo-de-família, por ser o mais utilizado.

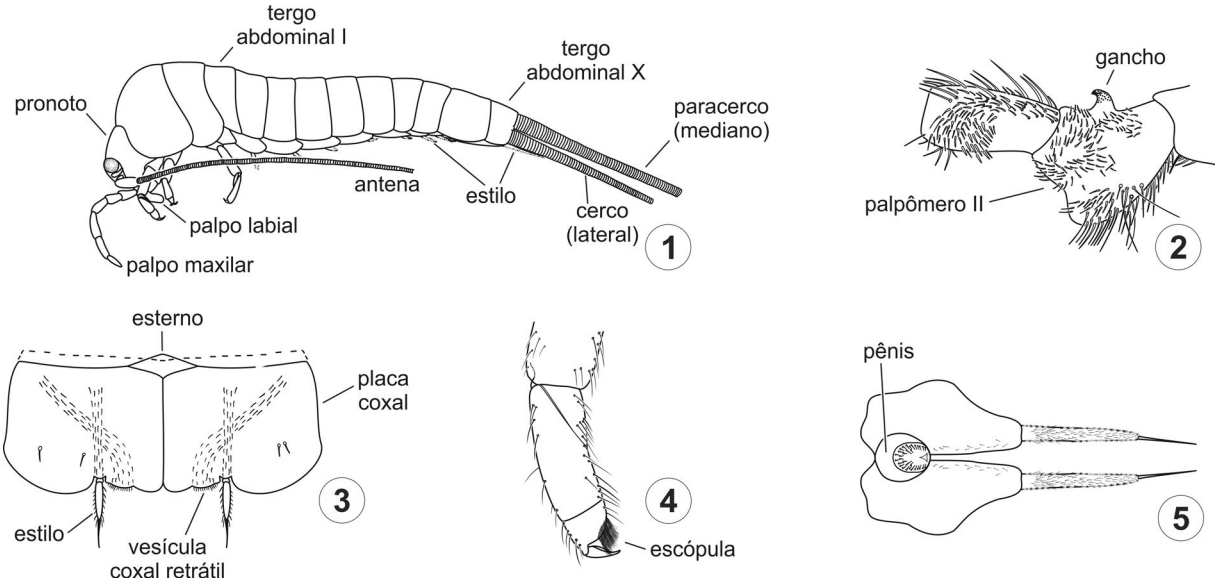
O mais antigo representante conhecido dos arqueognatos, *Dasyleptus* Brongniart, data desde o Carbonífero recente, há cerca de 300 milhões de anos (Zhang *et al.* 2018). As duas famílias atuais que compõem a ordem, Machilidae e Meinertellidae, têm seus primeiros registros no Mesozoico (220 milhões de anos) (Mendes 2002).

Poucos fósseis foram encontrados no Novo Mundo, em especial na América do Sul. Uma fêmea de *Neomachilellus* Wygodzinsky (Meinertellidae) datando do Oligoceno, há 30 milhões de anos, foi encontrada em Chiapas, México (Wygodzinsky 1971); um exemplar de *Neomachilellus* Wygodzinsky (Meinertellidae) do Mioceno (20–25 milhões de anos) foi encontrado na República Dominicana (Sturm & Poinar 1997); e um macho de *Meinertellus* Silvestri (Meinertellidae) da Colômbia, datando de menos de mil anos, representa o fóssil mais recente conhecido do grupo (Mendes 1997).

O grupo é cosmopolita, com aproximadamente 500 espécies conhecidas no mundo (Sturm & Machida 2001) e 25 registradas para o Brasil (Sturm 1984; Mendes 1996) (Tab. 12.1). Estão classificados em duas famílias: Machilidae, a mais diversificada, com 46 gêneros e 335 espécies, e Meinertellidae, com 18 gêneros e 158 espécies (Mendes 2002). Estima-se que o número de espécies deve duplicar no mundo e atingir aproximadamente 150 no Brasil. Diversas páginas na internet tratam da ordem, dentre elas as de Maddison (2002) e Meyer (2016).

Morfologia (adultos). Geralmente de coloração cinza, com menos de 20 mm de comprimento (excluindo antenas e filamentos caudais). Corpo alongado, subcilíndrico, coberto com escamas minúsculas pigmentadas. Cabeça hipognata (Fig. 12.1). Olhos compostos grandes e contíguos. Três ocelos presentes. Antena filiforme, com vários artículos curtos. Mandíbula com um côndilo,

Como citar: Ale-Rocha, R. 2024. Cap. 12, Archaeognatha Börner, 1904, pp. 166-169. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c12



Figuras 12.1–5. Morfologia de Meinertellidae. **1**, hábito, vl; **2**, palpo maxilar de *Machilinus* sp., macho, vl; **3–5**, *Meinertellus* sp.; **3**, esterno abdominal V, vv; **4**, tarso anterior, vl; **5**, genitália masculina. Fonte: figuras 2–5 de Sturm & Bach-de-Roca (1993).

primitiva. Palpo maxilar com sete artículos. Palpo labial curto, com três artículos. Tórax geralmente arqueado (Fig. 12.1), com tergo inteiro e lobos laterais desenvolvidos, cobrindo a pleura. Esternos torácicos pequenos. Espiráculos meso- e metatorácicos presentes. Asa ausente. Pernas com coxas grandes e tarsos trímeros (raramente dímeros), o pretarso com duas garras. Coxas média e posterior frequentemente com estilos (sem musculatura). Abdômen com dez segmentos; segmentos II ao IX com estilos ventrais movidos por musculatura; ápice estreitado com três filamentos caudais (Fig. 12.1), sendo um par de cercos e um filamento mediano, denominado paracerco, mais longo que os cercos, representando uma extensão do segmento XI. Tergo abdominal grande, estendendo-se lateralmente. Esterno compreendido por um esternito basal e um par de coxopoditos (placas coxais) póstero-laterais; coxopoditos I ao IX geralmente com um ou dois pares de vesículas eversíveis internas aos estilos, frequentemente inconspícuas. Esterno muito reduzido em Meinertellidae. Genitália: fêmeas com ovipositor bem desenvolvido (um par de gonapófises multiarticuladas nos segmentos abdominais VIII e IX); machos com pênis de comprimento variável, parâmeros pareados nos segmentos VIII e IX ou no segmento IX ou ausentes.

Imaturos. Ovos globulares com córion alaranjado logo após a postura, tornando-se mais rígido e escurecido com o passar do tempo. O desenvolvimento dura de 60 a 380 dias (Sturm & Machida 2001). Os jovens são semelhantes aos adultos. Primeiro ínstar com série completa de estilos abdominais e vesículas presentes em todos os segmentos abdominais. Escamas presentes a partir do terceiro ínstar. A ninfa faz até nove mudas, levando de três meses a três anos para alcançar a maturidade. As mudas continuam na fase adulta.

Biologia. Alimentam-se de algas, líquens e matéria orgânica em decomposição. Preferem ambientes úmidos e são encontrados sob a casca de árvores, no solo, folhiço ou em fendas nas pedras. Algumas espécies tornam-se sexualmente maduras no primeiro ano de vida, vivendo até três anos (Sturm & Bach-de-Roca 1993).

Os sexos são separados, mas não ocorre cópula. O comportamento de acasalamento engloba três tipos: (a) transmissão indireta de esperma através de espermatóforos depositados em um fio secretado pelo macho e coletados pelas fêmeas com o longo ovipositor (Machilidae); (b) transmissão indireta de esperma pela deposição de espermatóforos no solo e recolhidos pelas fêmeas (Meinertellidae); (c) transferência quase direta de esperma em que o macho deposita os espermatóforos dentro do ovipositor da fêmea, como em *Petrobius* Leach (Machilidae) (Sturm 2000; Goldbach 2000). As fêmeas depositam cerca de 15 ovos em fendas ou em buracos perfurados com o longo ovipositor.

A captação de água é feita através das vesículas coxais (Sturm & Machida 2001). Quando perturbados, saltam a uma altura e distância acima de 20 cm através da flexão abdominal, possibilitando a fuga. São mais ativos à noite, embora já tenha sido observada atividade à luz do dia.

Classificação. As mais recentes contribuições para a classificação de Archaeognatha foram feitas por Kaplin (1985), Sturm & Bach-de-Roca (1993), Bitsch & Nel (1999) e Bechly & Stockar (2011). Atualmente Archaeognatha engloba duas subordens: Monura (extinta) e Machilida. Monura inclui a família paleozoica Dasyleptidae com um gênero, *Dasyleptus* Brongniart (Sharov 1957; Bitsch & Nel 1999) e é aceita como o grupo irmão de todos os Archaeognatha recentes; Machilida inclui os táxons atuais de Archaeognatha, a superfamília Machiloidea, que compreende as famílias Machilidae e Meinertellidae, e o gênero *Ditrigoniophthalmus* Kaplin (Bechly & Stockar 2011). Machilidae é dividida em três subfamílias: Machilinae, Petrobiinae e Petrobielinae; Meinertellidae é uma família relativamente uniforme e dividida em quatro grupos de gêneros: *Machiloides*, *Hypomachiloides*, *Machilontus* e *Meinertellus* (Sturm & Bach-de-Roca 1993).

Segue abaixo os táxons reconhecidos em Machiloidea (exceto *Ditrigoniophthalmus*) e entre parênteses o número de espécies com registros para o Brasil.

Machiloidea

Machilidae

Meinertellidae (25)

Relações Filogenéticas. A monofilia de Archaeognatha, bem como de Machiloidea, tem sido corroborada por vários estudos com base em caracteres morfológicos e moleculares (Ma *et al.* 2015; Zhang *et al.* 2018). Poucas propostas foram apresentadas sobre as relações internas de Archaeognatha. A hipótese de Sturm & Bach-de-Roca (1993) considera *Mesomachilis*, *Charimachilis* e *Ditrigoniophthalmus*, chamados de "paleoformas", como *incertae sedis* dentro de Machiloidea, com evolução independente do ancestral de Machilidae e Meinertellidae. Sturm & Machida (2001) apresentaram topologias de afinidades para Machilidae utilizando grupos de gêneros e para Meinertellidae, gêneros, com base nos trabalhos de Sturm & Bach-de-Roca (1993) e Mendes (1998). Para Koch (2003) as "paleoformas" (exceto *Ditrigoniophthalmus*) e os demais Machilidae formam um grupo parafilético com respeito a Meinertellidae. A monofilia de Machilidae e as relações entre as subfamílias que a compõem, bem como a posição das "paleoformas", foram inconclusivas e permaneceram controversas na análise de Ma *et al.* (2015), com base em dados moleculares. Zhang *et al.* (2018), numa ampla análise envolvendo caracteres morfológicos e moleculares, confirmaram Monura como um grupo basal representando o grupo irmão de Machiloidea e a monofilia de Machilidae foi suportada com *Ditrigoniophthalmus* e *Petrobiellus* excluídos dela.

Meinertellidae é monofilético, com um conjunto importante de caracteres derivados (Sturm & Bach-de-Roca 1993, Zhang *et al.* 2018). Provavelmente se originou no hemisfério norte e sua expansão ocorreu antes da quebra da Gondwana, como indicado pela distribuição de *Machiloides* e *Machilinus* (Wygodzinsky 1967; Sturm 1984), e pelo meinertelídio mais antigo conhecido, *Cretaceomachillis*, o que indica que a separação entre Meinertellidae e Machilidae deve ter ocorrido no Cretáceo inferior (Sturm & Bach-de-Roca 1993; Sturm & Poinar 1998). Entretanto, descobertas fósseis mais recentes (Zhang *et al.* 2018) sugerem que o tempo de divergência de Machilidae e Meinertellidae ocorreu muito mais cedo do que no Cretáceo.

Importância. Fazem parte da comunidade de decompositores que consomem matéria vegetal morta e reciclam nutrientes orgânicos.

Coleta e fixação. Para a coleta, são úteis pequenos tubos de vidro com rolha de cortiça. Aproxima-se a abertura do tubo dos espécimes sobre troncos ou pedras. Podem ser induzidos a pular para dentro do tubo se estimulados por sopro, batidas suaves no substrato ou tocados gentilmente com pincel fino. Não devem ser tocados com a mão ou objetos sólidos para evitar danos à cutícula fina, à cobertura de escamas e, também, para evitar a fuga por saltos. Aspiradores não são adequados pelos mesmos motivos. Peneira com malha de 8–10 mm e lençol branco (cerca de 80 x 80 cm) podem ser usados para coleta de espécimes no folhiço. Algumas espécies caem em armadilhas de fosso (pitfall). Especialmente nas regiões tropicais, muitas espécies são coletadas com batidas nos ramos das árvores e os insetos coletados em bandejas ou guarda-chuva entomológico. Espécies que vivem nas copas das florestas tropicais úmidas podem ser coletadas pelo método de termonebulização (em inglês *fogging*) ou utilizando-se armadilhas de emergência fixadas nos troncos das árvores (Adis & Sturm 1987).

A fixação deve ser feita em etanol 80%, sendo que melhores resultados são obtidos com adição de formaldeído (nove partes de etanol 80% + uma parte de formaldeído 9%), evitando o inchaço dos espécimes. Para estudos de taxonomia e para a identificação ao nível específico, as seguintes estruturas necessitam ser isoladas: antenas, maxila, lábio, cabeça com as mandíbulas, pernas, esternos abdominais I ao IX e apêndices caudais. As peças devem ser tratadas com ácido lático e, em seguida, submetidas a uma série alcoólica, xilol e, finalmente, montadas em lâminas permanentes com resina.

Meinertellidae. É a única família de arqueognatos na América do Sul. Caracteriza-se pelo palpo maxilar do macho com protuberância dorsal em forma de gancho no segundo artículo (Fig. 12.2). Esternos abdominais II ao VII pequenos (Fig. 12.3). Pênis curto, no máximo metade do comprimento do coxopodito IX (Fig. 12.5). Parâmeros ausentes. Escamas ausentes nas antenas, palpos e estilos. Em Machilidae, o palpo maxilar do macho não tem protuberância, os esternos abdominais II ao VII são grandes e triangulares, o pênis é longo, os parâmeros estão presentes e as escamas presentes nas antenas, palpos e estilos.

Os meinertelídeos concentram-se nos trópicos e no Hemisfério Sul. Na América do Sul, ocorrem seis gêneros: *Patagoniochiloides* Mendes (somente na Argentina), *Kuschelochilis* Wygodzinsky (somente no Chile), *Machilinus* Silvestri, *Machiloides* Silvestri, *Meinertellus* Silvestri e *Neomachilellus* Wygodzinsky (Sturm & Machida 2001). *Machilinus* e *Machiloides*, de ampla distribuição mundial, ocorrem no Sul da América do Sul (Argentina e Chile), cada um com poucas espécies endêmicas. *Meinertellus* e *Neomachilellus* têm maior diversidade na zona tropical da América do Sul, Central e Caribe. No Brasil, são conhecidos *Neomachilellus*, com 24 espécies (Mendes 1996), e *Meinertellus*, com uma (Tab. 12.1), sendo o último registrado somente na Amazônia (Sturm 1984). *Meinertellus* distingue-se de *Neomachilellus* pela presença de uma escópula pré-apical ventral no último tarsômero (Fig. 12.4). São encontrados no folhiço e em árvores, bem como em áreas sujeitas a inundações periódicas das margens dos grandes rios da bacia amazônica (Adis & Sturm 1987; Sturm & Machida 2001).

No Brasil, o ciclo de vida e a ecologia de quatro espécies noturnas de Meinertellidae foram estudados e suas adaptações da floresta de terra firme à floresta de inundação na Amazônia Central discutidas. Em florestas primárias e secundárias de terra firme, *Neomachilellus scandens* Wygodzinsky, *N. amazonicus* Sturm e *Meinertellus adisi* Sturm são arborícolas, sem um período definido de reprodução. As formas jovens são coletadas ao longo de todo ano. Em florestas de inundação no vale do Rio Negro, que permanecem alagadas por 5–6 meses, *N. scandens*, *N. adisi* e *M. adisi* têm uma geração por ano. A inundação anual é considerada a razão principal para a aquisição de um desenvolvimento sazonal. Em *N. scandens*, os ovos ficam submersos no chão da floresta, os jovens nascem no início do período

não inundado e atingem a maturidade em três meses. Adultos habitam no folhiço, onde as fêmeas depositam seus ovos, sujeitos à próxima inundação. Ambos os sexos migram em seguida para os troncos ou copas e morrem. *Meinertellus adisi* é restrito às florestas inundáveis e vive nos troncos, onde os ovos podem passar por uma inundação facultativa (Adis & Sturm 1987).

Na América do Sul, os meinertelídeos recentes foram estudados principalmente por Wygodzinsky (1944, 1951, 1967), que tratou da taxonomia das faunas do México, Brasil, Argentina e Chile, Mendes (1996, 1998), que estudou a fauna do Peru, Venezuela, Argentina e Chile, Wolf & Adis (1992), com estudos de genética e Adis & Sturm (1987) e Sturm (2000), com estudos de história natural.

Agradecimentos. Ao Dr. Luís Mendes, pelo envio de separatas de seus trabalhos sobre Archaeognatha.

Referências bibliográficas

Adis, J. & H. Sturm 1987. On the natural history and ecology of Meinertellidae (Archaeognatha, Insecta) from dryland and inundation forests of Central Amazonia. **Amazoniana** 10(2): 197–218.

Bechly, G. & R. Stockar 2011. The first Mesozoic record of the extinct apterygote insect genus *Dayleptus* (Insecta: Archaeognatha: Monura: Dasyleptidae) from the Triassic of Monte San Giorgio (Switzerland). **Palaeodiversity** 4: 23–37.

Bitsch, J. & A. Nel 1999. Morphology and classification of the extinct Archaeognatha and related taxa (Hexapoda). **Annales de la Société Entomologique de France** 35: 17–29.

Goldbach, B. 2000. The evolutionary changes in the reproductive biology of the Archaeognatha (Insecta). **Zoologischer Anzeiger** 239: 215–229.

Grimaldi, D. & M.S. Engel 2005. **Evolution of the Insects**. Nova York, Cambridge University Press.

Kaplin, V.G. 1985. On the classification and phylogeny of the Machilidae (Thysanura, Microcoryphia). **Entomological Review** 64(3): 117–131.

Koch, M. 2003. Character evolution in the Archaeognatha: consensus and conflict. **Entomologische Abhandlungen** 61: 119–172.

Ma, Y.; K. He; P.P. Yu *et al.* 2012. The complete mitochondrial genomes of three bristletails (Insecta: Archaeognatha): the paraphyly of Machilidae and insights into archaeognathan phylogeny. **PLoS ONE** 10: e0117669.

Maddison, D.R. 2002. Archaeognatha. Bristlestails. <http://tolweb.org/archaeognatha/ 8207>. Acesso: 30/jul/2019.

Mendes, L.F. 1996. Novos dados e descrições de tisanuros (Microcoryphia e Zygentoma: Insecta) da América do Sul. **Garcia de Orta, Série Zoologia** 21(1): 19–144.

Mendes, L.F. 1997. On a new fossil Microcoryphia (Insecta: Apterygota) from South-American copal. **Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia** 18(168): 245–252.

Mendes, L.F. 1998. On the quoted uniformity of *Machiloides* (Microcoryphia: Meinertellidae) with description of two new genera, a new subgenus and new species. **Garcia de Orta, Série Zoologia** 22(1/2): 45–53.

Mendes, L.F. 2002. Taxonomy of Zygentoma and Microcoryphia: historical overview, present status and goals for the new millenium. **Pedobiologia** 46: 225–233.

Meyer, J.R. 2016. **Archaeognatha**. <https://projects.ncsu.edu/cals/course/ent425/library/compendium/ archeognatha.html> Acesso: 30/jul/2022.

Remington, C.L. 1954. The suprageneric classification of the order Thysanura (Insecta). **Annals of the Entomological Society of America** 47(2): 277–286.

Ross, H.H. 1965. **A textbook of entomology.** Londres, J. Wiley Publ. New York, 519 pp.

Sharov, A.G. 1957 Peculiar palaeozoic wingless insects of the new order Monura (Insecta, Apterygota). **Doklady Akademii Nauk SSSR** 115: 796–798.

Sturm, H. 1984. Zur Systematik, Biogeographie und Evolution der südamerikanischen Meinertellidae (Machiloidea, Archaeognatha, Insecta). **Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung** 22(1): 27–44.

Sturm, H. 2000. El comportamiento de algunos artrópodos colombianos y europeos y su significado evolutivo. **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales** 25(96): 429–433.

Sturm, H. & C. Bach-de-Roca 1993. On the systematics of the Archaeognatha (Insecta). **Entomologia Generalis** 18(1/2): 55–90.

Sturm, H. & G.O. Poinar 1997. A new *Neomachilellus* species from Miocene amber of the Dominican Republic and its phylogenetic relationships (Archaeognatha: Meinertellidae). **Entomologia Generalis** 22(2): 157–170.

Sturm, H. & G.O. Poinar 1998. *Cretaceomachilis libanensis*, the oldest known bristle-tail on the family Meinertellidae (Machiloidea, Archaeognatha, Insecta) from the Lebanese amber. **Deutsche Entomologische Zeitschrift** 45: 43–48.

Sturm, H. & R. Machida 2001. Archaeognatha, part 37. *In*: N.P. Kristensen & R.G. Beutel (eds). **Handbook of Zoology, vol IV, Arthropoda: Insecta**. Nova York, Walter de Gruyter, GmbH & Co.KG, 213 pp.

Verhoeff, K.W. 1904. Über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren. **Nova Acta** 84: 3–120.

Wolf, H.G. & J. Adis 1992. Genetic differentiation between populations of *Neomachilellus scandens* inhabiting neighbouring forests in Central Amazonia (Insecta, Archaeognatha). **Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)** 33: 5–13.

Wygodzinsky, P.W. 1944. Contribuição ao conhecimento da família Machilidae (Thysanura) do México, do Brasil e da Argentina. **Revista de Entomologia** 15: 54–96.

Wygodzinsky, P.W. 1951. Thysanura from Juan Fernandez Island (Apterygota). **Revista Chilena de Entomologia** 1: 199–204.

Wygodzinsky, P.W. 1967. On the geographical distribution of the South American Microcoryphia and Thysanura (Insecta). **Biologie de l'Amérique Australe** 3: 505–524.

Wygodzinsky, P.W. 1971. A note on a fossil Machilidae (Microcoryphia) from the amber of Chiapas. **University of California Publications in Entomology** 63: 101–102.

Zhang, W.T; H.L.C. Shih; A. Zhang & D. Ren 2017 Phylogenetic analyses with four new Cretaceous bristletails reveal inter-relationships of Archaeognatha and Gondwana origin of Meinertellidae. **Cladistics** 34: 384–406.

Tabela 12.1. Lista das espécies de Archaeognatha, Meinertellidae, registradas para o Brasil.

Meinertellus adisi Sturm
Neomachilellus adamantis Wygodzinsky
N. adisi Wygodzinsky
N. albuquerquei (Wygodzinsky)
N. amazonicus Sturm
N. arlei (Wygodzinsky)
N. cariocus (Silvestri)
N. handschini (Wygodzinsky)
N. ibiti (Wygodzinsky)
N. irmgardae (Wygodzinsky)
N. itacurussa (Wygodzinsky)
N. itaparica (Wygodzinsky)
N. lenti (Wygodzinsky)
N. oliveirai (Wygodzinsky)
N. plaumanni (Wygodzinsky)
N. rochalimai (Silvestri)
N. santacatarinensis (Wygodzinsky)
N. santosi (Wygodzinsky)
N. scandens Wygodzinsky
N. schubarti (Wygodzinsky)
N. silvestrii (Wygodzinsky)
N. sobrali (Wygodzinsky)
N. souzalopesi (Wygodzinsky)
N. wengeri (Wygodzinsky)
N. zikani (Wygodzinsky)

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 13
ZYGENTOMA BÖRNER, 1904

(= Thysanura Latreille, 1796 s. str.)

Lepismatidae: *Lepisma saccharinum*

Nicoletiidae: Nicoletiinae

Nicoletiidae: Atelurinae

Augusto L. Henriques INPA, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0001-6601-2061

Rafael Molero-Baltanás Universidad de Córdoba, Cordoba, Espanha. https://orcid.org/0000-0002-1489-3968

Etimologia. Do grego *zygos* = união; *entomos* = segmentado. Refere-se ao corpo segmentado.

Diagnose. Insetos ectognatos, ametábolos, ápteros, variando de 2 a 20 mm de comprimento. Corpo geralmente achatado, em muitos casos coberto de escamas. Há espécies sem pigmentação e espécies com escamas marrons ou cinzentas, com reflexo prateado ou mesclado. Olhos compostos, com número reduzido de facetas (cerca de uma dúzia) ou ausentes. Ocelos ausentes na maioria das espécies. Antena filiforme, muitas vezes maior que metade do comprimento do corpo. Mandíbula com dois pontos de articulação com a cápsula cefálica (dicondílica). Palpo maxilar com cinco palpômeros. Coxas grandes. Abdômen com estilos ventrais em número variável, de um par no segmento IX a nove pares (do segmento I ao IX), embora a presença de dois ou três pares seja mais comum (nos segmentos VIII e IX ou segmentos VII, VIII e IX), ou oito pares (nos segmentos II ao IX). Três filamentos caudais, um mediano e um par de cercos lateral.

Introdução. A Ordem Zygentoma foi incluída por muito tempo dentro da antiga Ordem Thysanura, a qual englobava os insetos hoje considerados nas Ordens Archaeognatha (antes superfamília Machiloidea) e Zygentoma (antes superfamília Lepismatoidea). Os dois grupos são muito parecidos entre si, mas Zygentoma não tem capacidade de saltar e está mais relacionada com os insetos alados e forma o grupo monofilético Dicondylia. O nome Thysanura, embora às vezes ainda usado, deve ser evitado.

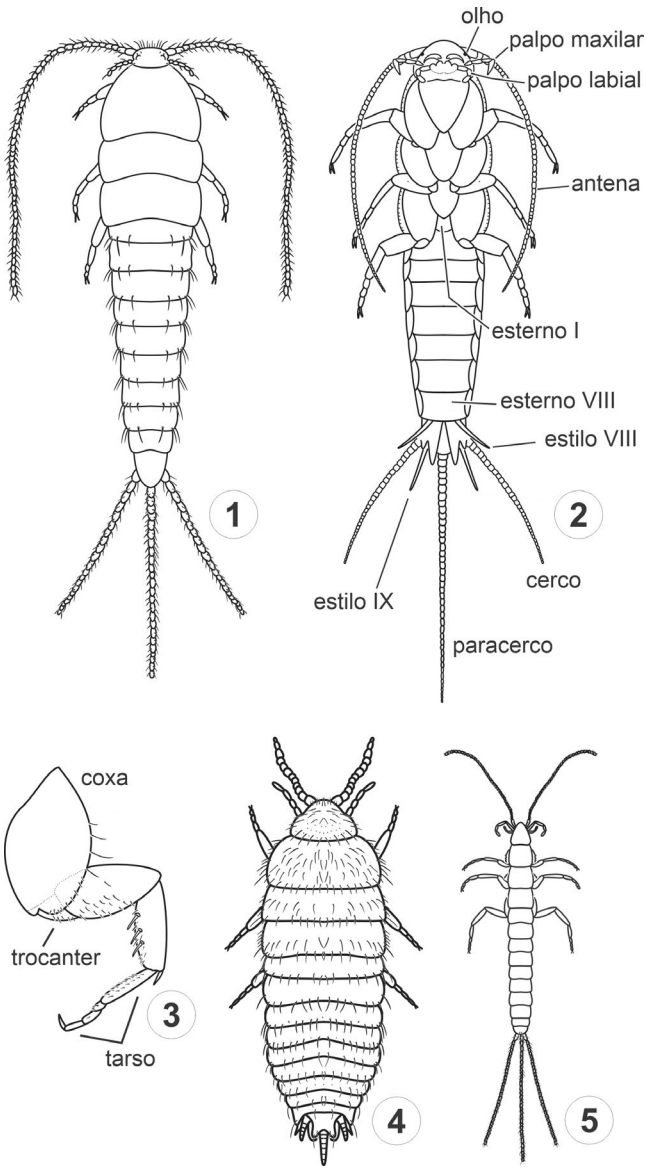
Apenas alguns lepismatídeos são conhecidos popularmente referidos como traças ou traça-dos-livros. São cosmopolitas, principalmente pantropicais, comuns em depósitos de livros e revistas. Tem cerca de 650 espécies descritas no mundo (Smith, 2018), 31 para o Brasil (Tab. 13.1). Esses números possivelmente se elevarão para aproximadamente 1.500 espécies no mundo e cerca de 250 no Brasil. Maior diversificação ocorre no hemisfério austral, embora numerosas espécies de Lepismatidae sejam conhecidas das zonas secas ou desérticas da África e da Ásia paleártica (Mendes 2002b).

Com diversificação confirmada no Mesozoico, Lepismatidae já estava bem estabelecida no Cretáceo Inferior como demonstram fósseis da Formação Santana do nordeste brasileiro (Sturm 1998). Também são conhecidos registros fósseis em âmbar do Oligoceno báltico e da República Dominicana (Mendes 1998).

Aprofundamento no conhecimento do grupo pode ser obtido em Maddison (2002) e Mendes (2018).

Morfologia (adultos) (Figs 13.1–5 modificado de Molero-Baltanás *et al.* (2004)). Corpo muitas vezes esbranquiçado, geralmente achatado dorso-ventralmente, às vezes coberto de escamas, em regra brilhantes. Prognatos, com peças bucais mastigadoras bem desenvolvidas, fora da cápsula cefálica. Mandíbula dicondílica, articulação por meio de dois côndilos: um na mandíbula e o outro na cápsula cefálica. Palpo maxilar com cinco artículos (Fig. 13.2), exceto em *Thermobia domestica* (Packard), que tem seis, e palpo labial com quatro. Olho composto reduzido ou ausente. Ocelos ausentes na maioria das espécies. Antena filiforme. Tórax com três segmentos distintos, às vezes com lóbulos laterais. Pleura aparente. Pernas ambulatórias (Fig. 13.3); coxas largas, tarsos com 2–5 artículos, geralmente três. Abdômen um tanto cônico em direção ao ápice, raramente muito mais estreito que o tórax. Estilos ab-

Como citar: Henriques, A.L.; Molero-Baltanás, R. 2024. Cap. 13, Zygentoma Börner, 1904, pp. 170-173. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c13



Figuras 13.1–5. Zygentoma. **1–2**, Lepismatidae, vd e vv; **3**, perna; **4–5**, Nicoletiidae, vd; **4**, Atelurinae; **5**, Nicoletiinae. Modificado de Molero-Baltanás *et al*. (2004).

dominais presentes em número variável, às vezes nos segmentos II ao IX, às vezes nos VIII e IX (raramente ausentes). Os estilos podem estar acompanhados por um ou mais pares de vesículas eversíveis ou por pseudovesículas sempre eversas. Espiráculos nos segmentos I ao VIII. Segmento XI reduzido, de onde partem os cercos filiformes e multiarticulados; o filamento caudal mediano, apêndice dorsal ou paracerco, semelhantes ao cerco (Figs 13.1–2, 4–5), é um prolongamento do tergo X e tem aproximadamente o comprimento dos cercos ou pouco mais longo. Ovipositor em regra alongado, parecendo um segundo par de cercos mais curto. A genitália externa ocorre nas fêmeas nos segmentos VIII e IX (gonapófises), e nos machos no segmento IX (pênis e, com frequência, parâmeros).

Imaturos. Ovos geralmente marrom-claros. Ninfas semelhantes aos adultos. Cabeça do primeiro ínstar com uma projeção para o rompimento do córion dos ovos e resquícios de segmentação. Estilos abdominais e vesículas podem estar presentes. Em espécies com escamas, elas aparecem no segundo ou terceiro ínstar. Estruturas genitais externas surgem em ínstares subsequentes. O número de ínstares é alto, podendo chegar a 14 (=13 mudas). A maturidade sexual é alcançada entre os ínstares 10 e 14 em Lepismatidae (Delany 1957).

Biologia. Geralmente são noturnos, alguns muito ágeis. A maioria das espécies é críptica. São encontrados em cavernas, solo, serapilheira, sob casca de árvore, sob rochas e em de ninhos de cupins e de formigas, como inquilinos. Alimentam-se basicamente de matéria orgânica em decomposição e de fungos. Algumas espécies de Lepismatidae estão associadas a ninhos de vertebrados e outras, a silos e habitações humanas.

A fecundação é indireta. O macho deposita o espermatóforo no substrato, com o qual a fêmea entra em contato para ocorrer a transferência do esperma. Na maioria dos casos, a reprodução é sexuada; partenogênese ocorre em alguns Nicoletiidae.

Classificação. A classificação adotada aqui é a de Mendes (2002a), que estudou as relações entre Nicoletiidae e Ateluridae, designando a segunda como subfamília da primeira. Abaixo, são listadas todas as famílias reconhecidas em Zygentoma e, o número de espécies para as duas famílias com registros para o Brasil.

Lepidothrichidae
Lepismatidae (10)
Maindroniidae
Nicoletiidae (21)
Protrinemuridae

Relações filogenéticas. As relações de parentesco em Zygentoma foram apresentadas por Irish (1990) e Mendes (2002a), que propuseram, respectivamente, que Lepismatidae fosse mais distal e que Nicoletiidae fosse mais basal, o que é corroborado por Koch (2003).

Importância. Espécimes de Lepismatidae são encontrados em depósitos de livros e papéis velhos, em estantes ou depósitos de caixas de papelão. Alimentam-se de substâncias amiláceas e celulose, como a cola da encadernação dos livros e o próprio papel, papelão, tecidos de origem vegetal, e grãos armazenados ou farinhas. Quando se alimentam da cola de encadernações, causam danos e a soltura de páginas. Alimentam-se diretamente do papel e de pigmentos de tinta, prejudicando a leitura. Existem registros de danos causados por Lepismatidae em papel moeda, papel de parede, pinturas e acervos de coleções biológicas. São, também, detritívoros, alimentando-se da matéria orgânica de origem vegetal na serapilheira. Algumas espécies podem causar danos a plantas cultivadas, como a cana-de-açúcar.

Coleta e fixação. A coleta pode ser direta, com pincel umedecido em álcool ou com aspirador, para aqueles que vivem sob casca de árvore, sob pedras ou em ninhos de cupins e de formigas. Aqueles que vivem na serapilheira, solo e matéria orgânica em decomposição devem ser extraídos com funil de Berlese ou método de Kempson (ver capítulo sobre métodos de coleta). Como são insetos pequenos, de corpo mole e apêndices muito frágeis, o manuseio deve ser cuidadoso; devem ser mortos e conservados em álcool 90% e a montagem em lâmina para microscopia é recomendada, muitas vezes necessária, para estudos morfológicos e identificação.

Chave para as famílias no Brasil (adaptado de Triplehorn & Johnson 2005).

1. Olho composto presente (Fig. 13.2). Corpo com escamas, geralmente coloridas ..... **Lepismatidae**

— Olho composto ausente. Corpo com ou sem escamas, branco ou dourado .....**Nicoletiidae**

Lepismatidae. (Figs 13.1–2). São conhecidos como traças ou traças-dos-livros e algumas espécies são comuns em moradias humanas. Há espécies cosmopolitas, dispersas pelo homem. No Brasil, estão registrados seis gêneros e dez espécies recentes (Tab. 13.1), além de uma espécie fóssil do Cretáceo Inferior, da formação Santana do Nordeste brasileiro. A subfamília mais representada é a Ctenolepismatinae, com cinco espécies. As principais referências para a família são Wygodzinsky (1943a, 1948, 1952), Irish (1995) e Mendes (2011).

Nicoletiidae. De distribuição cosmopolita, contém espécies silvestres e bastante crípticas. Habitam vários substratos humícolas e ninhos de formigas e cupins. Seus representantes são pequenos ou diminutos e apenas coletas direcionadas têm sucesso em sua captura, por isso estão pouco representados em coleções brasileiras. As espécies de Atelurinae (Fig. 13.4) são inquilinas em ninhos de formigas e de cupins e, às vezes, ocorrem em cavernas. Para o Brasil, estão registrados seis gêneros e treze espécies (Tab. 13.1). As espécies de Nicoletiinae (Fig. 13.5) são encontradas na serapilheira, sob casca de árvores, húmus e solo. Raramente são inquilinos em ninhos de formigas. No Brasil, ocorre um gênero com duas espécies (Tab. 13.1), uma das quais, *Nicoletia neotropicalis* Silvestri, provavelmente pertence a outro gênero (Mendes *et al*. 2009). Coletiniinae e Cubacubaninae têm espécies troglóbias, cada uma com um gênero e uma espécie registradas para o Brasil (Tab. 13.1). As espécies de Subnicoletiinae são termitófilas ou mirmecófilas e, para o Brasil, estão registrados três gêneros e quatro espécies (Tab. 13.1). As principais referências para a família são Silvestri (1908), Wygodzinsky (1943b, 1952, 1958, 1960), Mendes (1994, 1996, 2002c), Galán (2001), Mendes & Ferreira (2002) e Mendes *et al*. (2009).

Nota Nomenclatural. O gênero gramatical de *Lepisma* foi alterado para neutro (ICZN 2018). Então, para exemplificar, *Lepisma saccharina* é substituído para ser *Lepisma saccharinum* ou *Ctenolepisma longicaudata* deve ser grafado como *Ctenolepisma longicaudatum*.

Referências bibliográficas

Delany, M.J. 1957. Life history in the Thysanura. **Acta Zoologica Cracoviensia** 2(3): 61–90.

Galán, C. 2001. Nueva espécie cavernícola de Thysanura Nicoletiidae de la Toca da Boa Vista (Estado de Bahía, Brasil). **Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleologia** 35: 13–19.

International Commission on Zoological Nomenclature. 2018. Opinion 2427 (Case 3704) – *Lepisma* Linnaeus, 1758 (Insecta, Zygentoma, Lepismatidae): Direction 71 (1957) reversed. **Bulletin of Zoological Nomenclature** 75: 290–294.

Irish, J. 1990. **Phylogeny of the Lepismatidae (Thysanura) with a revision of the Southern African genera**. Thesis Doctoralis, Univ. Pretoria. 337 pp.

Irish, J. 1995. New data on Lepismatidae, mainly from Italy and North East Africa, with notes on the status of *Ctenolepisma rothschildi* Silvestri (Insecta: Thysanura). **Annali del Museo Cívico di Storia Naturale di Genova "Giacomo Doria"** 90: 559–570.

Koch, M. 2003. Towards a phylogenetic system of the Zygentoma. **Entomologische Abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde Dresden** 61(2): 122-125.

Maddison, D.R. 2002. **Thysanura. Silverfish and Firebrats (temporary)**. <http://tolweb.org/thysanura/8209>.Acesso: 18/dez/2022.

Mendes, L.F. 1994. Evolutionary relationships among the Nicoletiidae (Insecta: Zygentoma). **Acta Zoologica Fennica** 195: 98–103.

Mendes, L.F. 1996. Novos dados e descrições de tisanuros (Microcoryphia e Zygentoma: Insecta) da América do Sul. **Garcia de Orta, Série Zoologia,** 21(1): 129–144.

Mendes, L.F. 1998. Second contribution to the study of the Dominican amber Zygentoma (Insecta). Family Lepismatidae. **Canadian Entomologist** 130(6): 899–904.

Mendes, L.F. 2002a. On the status of the "Protrinemurid" and "Atelurid" thysanurans (Zygentoma: Insecta). **Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia** 199(17): 201–212.

Mendes, L.F. 2002b. Taxonomy of Zygentoma and Microcoryphia: historical overview, present status and goals for the new millenium. **Pedobiologia** 46: 225–233.

Mendes, L.F. 2002c. Novos dados sobre tisanuros (Microcoryphia e Zygentoma: Insecta) e descrição de uma nova espécie do Brasil. **Garcia de Orta, Série Zoologia,** 24(1–2): 81–87.

Mendes, L.F. 2011. On some Zygentoma (Insecta) from Brazil with description of one new species of the genus *Heterolepisma* Escherich, 1905 (Lepismatidae). **Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa** 48: 67–72.

Mendes, L.F. 2018. Biodiversity of the Thysanurans (Microcoryphia and Zygentoma). *In*: R.G. Foottit & H. Peter (eds). **Insect Biodiversity: Science and Society**, Vol. II, First Edition, 155–198.

Mendes, L.F. & R.L. Ferreira 2002. On a new cave-dwelling Nicoletiidae (Zygentoma: Insecta) from Brazil. **Garcia de Orta, Série Zoologia** 24(1/2): 101–106.

Mendes, L.F.; E.G.P. Fox.; D.R. Solis & O.C. Bueno 2009. New Nicoletiidae (Zygentoma: Insecta) from Brazil living in fire-ant (Hymenoptera: Insecta) nests. **Papéis Avulsos de Zoologia** 49(34): 467–475.

Molero-Baltanás, R.; M. Gaju-Ricart & C. Bach de Roca 2004. Hexápodos no insectos, microcorifios y zigentomados. *In*: J.A. Barrientos (ed.). **Curso Práctico de Entomología.** Asociación Española de Entomología, Alicante; CIBIO, Bellaterra; UAB, Servei de Publicacions, 471-496.

Silvestri, F. 1908. Materiali per lo studio dei tisanuri. IX. Nuovi generi e specie di Lepismatidae mirmecofili e termitofili. **Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della Reale Scuola Superiore d'Agricultura in Portici** 2: 366–381.

Smith, G.B. 2018. **The contribution of silverfish (Insecta: Zygentoma) to Australian invertebrate biodiversity and endemism**. Ph.D. thesis. Federation University, Ballarat, Australia, 432 pp.

Sturm, H. 1998. Erstnachweis fischchenartiger Insekten (Zygentoma, Insecta) für das Mesozoikum (Untere Kreide, Brasilien). **Senckenbergiana lethaea** 78(1/2): 135–140.

Triplehorn, C.A. & N.F. Johnson 2005. **Borror and Delong's Introduction to the Study of Insects**. Thomson Brooks/Cole, 864 pp.

Wygodzinsky, P. 1943a. Nota sobre um gênero de Lepismatidae ecitófilo (Thysanura, Lepismatidae). **Revista de Entomologia, Rio de Janeiro** 14(1/2): 260–262.

Wygodzinsky, P. 1943b. Sobre um novo gênero e uma nova espécie da subfamília Nicoletiinae (Lepismatidae, Thysanura) do Estado de Pernambuco (Brasil). **Revista brasileira de Biologia** 3(3): 351–353.

Wygodzinsky, P. 1948. Contribución al conocimiento de las Lepismatinae americanas (Lepismatidae, Thysanura). **Acta zoológica Lilloana** 6: 215–227.

Wygodzinsky, P. 1952. Apuntes sobre Thysanura americanas (Apterygota, Insecta). **Acta zoológica Lilloana** 11: 435–458.

Wygodzinsky, P. 1958. Sobre algunos Nicoletiidae americanos (Thysanura, Insecta). **Acta zoológica Lilloana** 16: 97–120.

Tabela 13.1. Espécies de Zygentoma registradas para o Brasil.

Família/Subfamília	Espécie	Biologia	Distribuição
Lepismatidae: Acrotelsatinae	*Acrotelsa collaris* (Fabricius)	sinantrópico	Pantropical; Brasil: AM, MG, PE, RJ
Lepismatidae: Ctenolepismatinae	*Ctenolepisma burmanicum* Parona	sob pedras	Birmânia; *species inquireda* para o registro no Brasil: PE (Smith 2018)
	Ctenolepisma longicaudatum Escherich	sinantrópico	Cosmopolita; Brasil: AM, PE, RJ, SC, SP
	Ctenolepisma rothschildi Silvestri	serapilheira, sob pedras	Pantropical; Brasil: AM, RN, RJ,
	Ctenolepisma targionianum Silvestri	serapilheira	Pantropical; Brasil: AM, RN, PE,
	Thermobia domestica (Packard)	sinantrópico	Cosmopolita; Brasil: SP
Lepismatidae: Heterolepismatinae	*Heterolepisma trisetosum* Escherich	serapilheira	África, Indonésia; Brasil: PE
	Heterolepisma serranoi Mendes	sob folhas de palmeira na área arenosa (praia)	Brasil: PB
Lepismatidae: Lepismatinae	*Lepisma saccharinum* L.	sinantrópico	Cosmopolita; Brasil: SP
Lepismatidae: Silvestrellatinae	*Namunukulina funambuli* Wygodzinsky	Sinantrópico, provavelmente introduzido neotrópico	Sri-Lanka; América do Sul (Peru, Suriname); Brasil: AM
Nicoletiidae: Atelurinae	*Atelurina pernambucensis* Wygodzinsky	termitófilo: hospedeiro desconhecido	Brasil: PE
	Goiasatelura goianella Wygodzinsky	? termitófilo	Brasil: GO
	Goiasatelura goianensis Wygodzinsky	termitófilo: *Syntermes* sp.	Brasil: GO
	Grassiella aepsera Wygodzinsky	mirmecófilo: inquilino de *Atta*, *Camponotus* e possivelmente cupins	Brasil: RJ
	Grassiella amazonica Mendes	biótopo desconhecido	Brasil: AM
	Grassiella artipoda Wygodzinsky	biótopo desconhecido	Brasil: ES
	Grassiella carioca Wygodzinsky	biótopo desconhecido	Brasil: RJ
	Grassiella negroensis Mendes	Mirmecófilo: Myrmicinae	Brasil: AM
	Grassiella praestans Silvestri	Mirmecófilo	México, Equador, Peru, Uruguai Argentina, Brasil: RJ, MG, SP
	Heterolepidella synoeketa (Silvestri)	termitófilo: *Eutermitis*	Brasil: MT
	Heterolepidella termitobia (Silvestri)	termitófilo: *Amitermitis* e *Anoplotermitis*	Brasil: MT
	Lasiotheus nanus (Escherich)	mirmecófilo: *Prenolepis* (Formicinae)	Pantropical; Brasil: RJ, SC
	Pseudogastrotheus synterminus (Silvestri)	termitófilo: *Syntermitis* mirmecófilo: hospedeiro desconhecido	Brasil: RJ
Nicoletiidae: Coletiniinae	*Coletinia brasiliensis* Mendes & Ferreira	Troglóbio	Brasil: BA
Nicoletiidae: Cubacubaninae	*Anelpistina spelaea* (Galán)	Troglóbio	Brasil: BA
Nicoletiidae: Nicoletiinae	*Nicoletia phytophila* Gervais	Serapilheira	Brasil: PA, AM
	?*Nicoletia neotropicalis* Silvestri	Serapilheira	Argentina, Paraguai, Brasil: MT
Nicoletiidae: Subnicoletiinae	*Allotrichotriura saevissima* Mendes, Fox, Solis & Bueno	mirmecófilo: *Solenopsis saevissima*	Brasil: RJ
	Hematelura convivens Escherich	termitófilo: hospedeiro desconhecido	Brasil: PA
	Trichatelura borgmeieri Silvestri	mirmecófilo: *Eciton*	Brasil: GO
	Trichatelura manni (Caudell)	mirmecófilo: *Eciton*	Bolívia, Costa Rica, Panamá, Brasil: GO

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 14
EPHEMEROPTERA HYATT & ARMS, 1891

Baetidae: *Callibaetis* sp., imago fêmea

Leptophlebiidae: *Mussartella* sp., subimago macho

Leptophlebiidae: *Hagenulopsis perere* Campos, Costa & Salles, subimago macho

Elidiomar Ribeiro da-Silva UNIRIO, Departamento de Zoologia, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0002-3959-5078

Frederico Falcão Salles UFV, Departamento de Entomologia, Viçosa, MG. https://orcid.org/0000-0001-8331-5929

Etimologia. Do grego *ephemeros* = efêmero, *pteron* = asa. Refere-se ao abreviado período de existência dos adultos.

Diagnose. Insetos hemimetábolos, anfibióticos. Comprimento variando de 3 a 35 mm. Olho composto bem desenvolvido, especialmente nos machos. Antena setácea, curta. Peças bucais vestigiais. Asa anterior grande, triangular ou alongada. Veia média dividida em média anterior (MA) e média posterior (MP). Asa posterior bem menor ou ausente. Pernas bem desenvolvidas, especialmente as protorácicas dos machos. Abdômen com 11 segmentos, o último vestigial, encoberto pelo segmento X. Dois ou três filamentos caudais bem desenvolvidos. Macho com fórceps genital bem desenvolvido (estilos do segmento IX) e pênis bilobado com distintos graus de fusão. Passam por dois estádios alados, o primeiro chamado subimago e o segundo, imago ou adulto.

Introdução. Os efemerópteros (Fig. 14.1) são conhecidos popularmente como efeméridas, siriruias ou sararás. O grupo tem distribuição mundial, exceto na Antártica, no extremo Ártico e em pequenas ilhas oceânicas. Compreende aproximadamente 4 mil espécies, das quais pouco mais de 400 são registradas no Brasil. Não há uma estimativa do número total de espécies ainda por descrever, mas presume-se a existência de pelo menos o dobro para o mundo e o triplo para o Brasil. São os únicos insetos atuais com dois estádios alados, ou seja, que sofrem muda após o desenvolvimento de asas funcionais. O primeiro é chamado subimago e o segundo, imago ou adulto, sendo esse o estágio reprodutivo (Burks 1975). Para alguns autores, o termo "adulto" é utilizado tanto para as subimagos quanto para as imagos. As mudas do último estádio ninfal para a subimago e, dessa para a imago, são histologicamente homólogas às mudas ninfais (Taylor & Richards 1963). Os dois estádios alados são considerados uma condição plesiomórfica mantida apenas em Ephemeroptera, tendo como vantagens minimizar a predação enquanto as estruturas sexuais finalizam sua maturação e facilitar a transição do ambiente aquático para o aéreo, visto que o corpo das subimagos, incluindo as asas, é recoberto por microtríquias hidrófugas. Sua importância foi comentada por Soldán (1987) para a perfeita sincronização do voo nupcial. Embora essa muda extra facilite as mudanças posteriores na forma do corpo, alguns autores consideram-na como um resquício não adaptativo e tem sido comparada à muda pupal dos holometábolos.

As formas imaturas, chamadas ninfas, náiades ou larvas, são dulciaquícolas e os adultos são normalmente encontrados nas proximidades de corpos d'água. Algumas espécies desenvolvem-se tanto em ambientes lênticos quanto lóticos, mas muitas são restritas a um determinado hábitat. A maior diversidade específica é encontrada em riachos de fundo rochoso (Edmunds 1984).

Os poucos e primeiros trabalhos gerais que abordam a fauna brasileira datam das seis primeiras décadas do século XX, estando na maioria relacionados a grandes expedições científicas. Até aproximadamente a metade do século XX, destacaram-se no Brasil trabalhos gerais que versam sobre a fauna sul-americana. Entre 1919 e 1922, foi realizada uma expedição entomológica da Universidade de Cornell (EUA) a diversas regiões, incluindo Guiana, Colômbia, Brasil, Argentina, México e alguns países da América Central, o que resultou em um artigo sobre os Ephemeroptera neotropicais publicado por Needham & Murphy (1924). No Brasil, os exemplares foram colecionados nos estados do Amazonas, Pará, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e Rio de Janeiro. A "Mission J. Massart" realizou um inventário botânico de diversas regiões do Sul do Brasil e da Amazônia nos anos de 1922 e

Como citar: Da-Silva, E.R.; Salles, F.F. 2024. Cap. 14, Ephemeroptera Hyatt & Arms, 1891, pp. 174-186. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c14

Figura 14.1. Macho adulto de *Cloeodes* sp., Baetidae. Foto F.F. Salles.

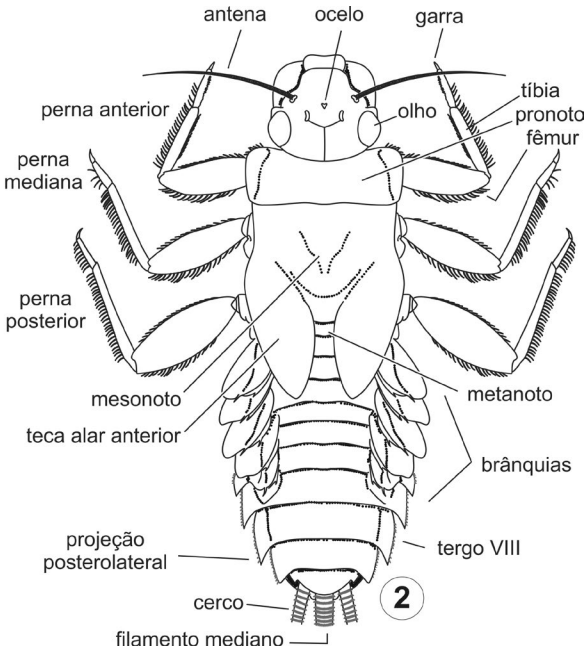


Figura 14.2. Ninfa de *Massartella brieni* (Lestage), Leptophlebiidae, vd.

1923 e os efemerópteros coletados foram descritos por Demoulin (1955). Diversas espécies brasileiras foram descritas por Traver (1944), a maior parte procedente de lagoas do Rio Grande do Sul e enviados à especialista por Herman Kleerekoper. Outros exemplares foram coletados em regiões dos estados de Minas Gerais e São Paulo.

A partir da década de 1980, e em especial a partir da segunda metade da década de 1990, começou a haver um aumento crescente e contínuo de trabalhos envolvendo a descrição de táxons com ocorrência no Brasil. Inicialmente a partir de pesquisadores estrangeiros e, posteriormente, a partir dos poucos autores brasileiros que trabalhavam com o grupo. Nos últimos 20 anos o número de pesquisadores no Brasil especialistas em Ephemeroptera aumentou consideravelmente, ocorrendo o mesmo com o número de publicações e com suas abrangências. Enquanto os primeiros trabalhos restringiam-se à descrição de novas espécies, raramente com algum comentário biológico ou sistemático, muitos dos mais recentes envolvem revisões de gêneros ou versam sobre aspectos filogenéticos e/ou biogeográficos de elementos da fauna Neotropical ou mesmo mundial.

Com isso, o conhecimento no Brasil, ainda que incipiente para algumas áreas, aumentou consideravelmente nos últimos anos, praticamente triplicando em duas décadas o número de espécies reportadas para o país.

Uma vez que o número de espécies começou a aumentar no Brasil e na América do Sul, passou a haver também um interesse em integrar e disponibilizar este conhecimento a partir da publicação de listas e chaves de identificação. A primeira lista foi publicada por Hubbard (1982) e envolvia toda a fauna sul-americana. A partir de 2000 ela passou a ser disponibilizada no sítio Ephemeroptera Galactica (www.ephemeroptera-galactica.com) e até hoje é atualizada no sítio eletrônico do Instituto de Biodiversidad Neotropical da Argentina (www.ibn.conicet.gov.ar). Com relação ao Brasil, a primeira lista foi publicada apenas no início dos anos 2000, por Salles *et al.* (2004b), sendo atualizada no sítio "Ephemeroptera do Brasil", agora denominado "Ephemeroptera da América do Sul" (www.ephemeroptera.com.br) e, mais recentemente, no Catálogo Taxonômico da Fauna Brasileira (http://fauna.jbrj.gov.br/fauna). Da mesma forma, até o início da década de 2000 eram praticamente inexistentes chaves de identificação para a fauna do Brasil. Domínguez *et al*. (2006) publicaram um livro com chaves para famílias, gêneros e espécies de todas as espécies até então reportadas para a América do Sul, o que sem dúvida constituiu grande avanço para o conhecimento da fauna do Brasil. Salles (2006) publicou chaves para famílias e gêneros do país, enquanto Salles *et al*. (2014) e Salles *et al*. (2018) publicaram chaves para famílias e gêneros da Amazônia Brasileira e de toda a Região Neotropical, respectivamente. Com exceção de Domínguez *et al.* (2006), que apresenta chaves para ninfas e adultos, todas as demais chaves são direcionadas para o estágio ninfal.

Morfologia (adultos). Cabeça geralmente triangular em vista dorsal. Olhos compostos às vezes ocupam a maior parte da cabeça. Dimorfismo sexual em alguns grupos com olhos dos machos maiores e mais aproximados dorsalmente em relação às fêmeas. Machos de alguns gêneros com olhos muito expandidos, dividido em porção inferior e superior (Figs 14.5–6), que podem ter diferenças quanto ao tamanho e coloração. Em tais casos, a porção superior, situada sobre uma protuberância cilíndrica ou cônica, é chamada de olho turbinado ou em turbante (Figs 14.5–6). Três ocelos, um mediano e dois laterais. Vértice, occipício e gena fundidos em uma peça que ocupa a maior parte da cápsula cefálica, o epicrânio. Face formada pela fusão da fronte com parte do vértice. Clípeo anterior à face. Antena setácea, em geral mais curta que a largura da cabeça; escapo curto, pedicelo pouco maior e flagelo setáceo. Aparelho bucal mastigador, com as peças reduzidas a vestígios deformados não esclerosados. Tórax bem desenvolvido. Protórax anular a trapezoidal, pequeno. Mesotórax convexo dorsalmente, ocupando a maior parte do tórax. Metatórax reduzido, por vezes fortemente unido ao segmento abdominal I. Meso e metatórax solidamente fundidos, formando um sintórax; dorsalmente, apenas o mesonoto é visível, dividido em um mesoscuto grande e convexo, e um escutelo menor, posterior. Asas membranosas, transparentes e iridescentes na maioria das espécies. Asa anterior (Fig. 14.4) triangular a alon-

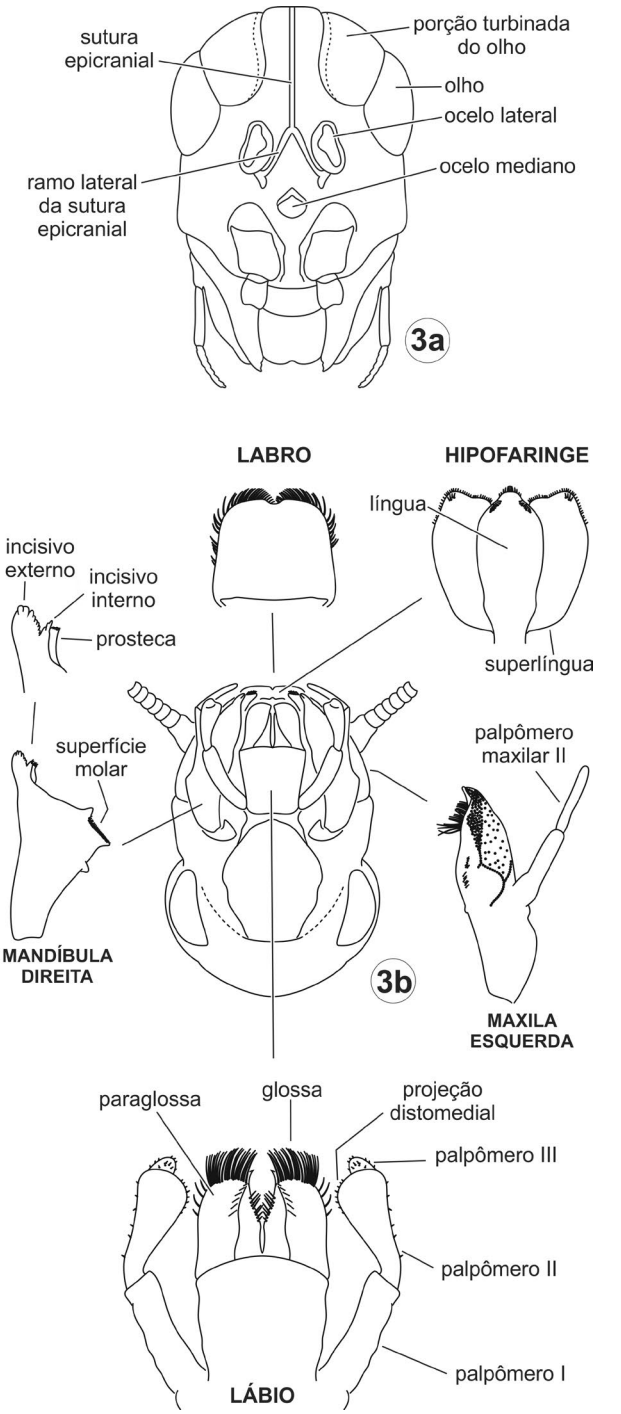


Figura 14.3. Ninfa de *Tupiara ibirapitanga* Salles, Lugo-Ortiz, Da-Silva & Francischetti, Baetidae. 3a, cabeça, vf; 3b, peças bucais.

gada, com veia costal (C) ocupando toda a margem costal. Veia subcostal estendendo-se até o ápice. Veias radial, média e cubital divididas em ramos anteriores e posteriores (Fig. 14.4), algumas com subdivisões. Veias anais variando de uma a três. Ondulação das asas com alternância regular de veias convexas ("+") na face dorsal e côncavas ("-"), na ventral. Asa posterior bem menor que a anterior ou ausente. Pernas geralmente bem desenvolvidas (Fig. 14.4). Coxas fortes e curtas. Trocanteres pequenos. Fêmures fortes e um pouco achatados. Tíbias estreitas e cilíndricas, muitas vezes apresentando uma sutura que demarca a fusão entre patela e tíbia. Tarsos estruturalmente semelhantes às tíbias, com quatro ou cinco tarsômeros. Tarsômero basal fundido em vários graus com a tíbia. Garras bem características, sendo uma em forma de almofada alongada e a outra apicalmente aguda (em alguns grupos ambas apicalmente agudas). De um modo geral, perna anterior mais alongada. Muitos machos com tíbia e tarso muito alongados, às vezes tão ou mais longos que o corpo (Fig. 14.62). Em alguns grupos, as pernas são atrofiadas ou vestigiais, com eventual exceção das pernas anteriores do macho. Abdômen com onze segmentos, o último vestigial, encoberto pelo segmento X. Esternito VII das fêmeas em geral alongado, projetando-se posteriormente sobre o segmento VIII, algumas vezes formando um ovipositor rudimentar a bem desenvolvido. Placa subgenital (ou estilígera) do macho com um par de apêndices oriundos do segmento IX e homólogos aos estilos dos demais insetos, os fórceps genitais (Fig. 14.7), articulados na maioria dos grupos. Pênis bilobado (Fig. 14.7), representando provavelmente os apêndices do segmento X; lobos em geral grandes, livres e às vezes membranosos, ao invés de fundidos a formar um edeago, como nos demais insetos; lobos com diferentes graus de fusão. Segmento XI com dois cercos e um filamento mediano (paracerco), correspondendo ao epiprocto (Fig. 14.4), às vezes vestigial ou ausente em alguns grupos (Figs 65 e 66).

Estágios imaturos. A subimago é semelhante à imago na aparência, mas com o corpo e todos os apêndices envoltos por uma cutícula recoberta por microtríquias, geralmente com apêndices e genitália mais curtos e compactos que as imagos (Fig. 14.61). Olhos compostos algo menores que os da imago. Asas em geral opacas, também com microtríquias e com cerdas marginais e peças genitais masculinas menos esclerosadas.

As formas mais comuns dos ovos são a ovoide e a elipsoidal. Alguns Leptophlebiidae têm ovos de forma prismática, com seção hexagonal ou quadrangular. Possuem variação morfológica nas estruturas de atracamento e na ornamentação do córion (Koss & Edmunds 1974), além da forma geral do ovo, que varia muito entre as diferentes famílias. As ninfas (Figs 14.2, 3a, b) são importantes taxonomicamente e, por isso, têm sido bem caracterizadas morfologicamente. São aquáticas, com brânquias abdominais bem desenvolvidas nos segmentos I a VII. A cabeça (Fig. 14.3a) tem formato variável, às vezes com diferentes protuberâncias ou projeções. Epicrânio dividido em frontoclípeo, parte anterior e vértice, parte posterior. Olho lateral ou dorsal, próximo à margem póstero-lateral. Três ocelos, entre os olhos. Antenas filiformes, móveis, de comprimento variável, em geral ântero-ventrais aos olhos. Peças bucais (Fig. 14.3b) mastigadoras, bem desenvolvidas, em arranjo hipognato ou prognato. Labro achatado. Mandíbulas assimétricas, com área de incisivos ventral e superfície molar dorsal, com uma prosteca ou lacínia móvel entre elas; superfície molar aproximadamente paralela à margem lateral na mandíbula esquerda e perpendicular a essa na direita. Maxila com gálea, lacínia, estipe e palpífero fundidos, formando uma peça única, a gálea-lacínia. Palpo maxilar com dois ou três artículos. Hipofaringe com língua central e um par de superlínguas laterais. Lábio cobrindo ventralmente as demais peças, formado pelo submento e pelo mento, este com glossas internas e paraglossas externas, além do par de palpos. Palpo labial com dois ou três artículos. No tórax, o pronoto é

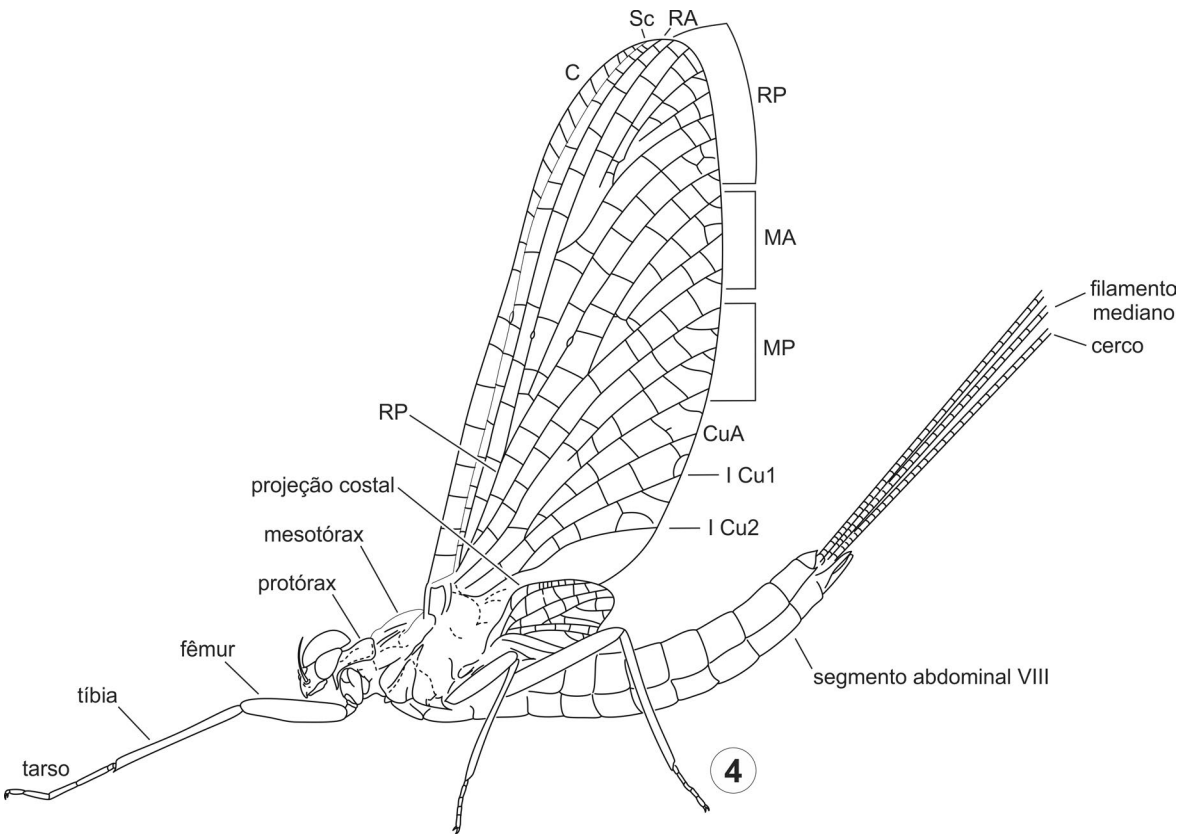
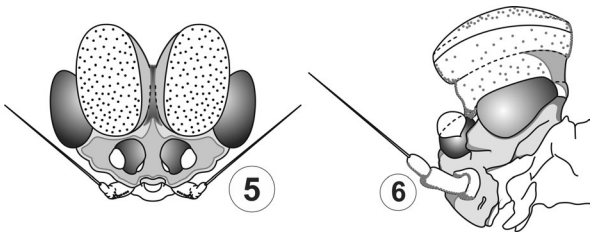


Figura 14.4. Adulto de *Massartella brieni* (Lestage), Leptophlebiidae, macho, vl.



Figuras 14.5–6. Cabeça do macho adulto de *Tupiara ibirapitanga* Salles, Lugo-Ortiz, Da-Silva & Francischetti, Baetidae. **5**, vd; **6**, vl.

menos desenvolvido que o mesonoto, e o metanoto é pequeno (Fig. 14.2). Pterotecas (tecas alares) visíveis nas ninfas maduras, projetando-se do meso e do metatórax. Pernas com o padrão estrutural básico do adulto. Tarsos não subdivididos. Garra tarsal única, em geral com dentículos, com padrão de distribuição variável. Abdômen das ninfas com dez segmentos, algumas vezes com projeções póstero-laterais agudas e pronunciadas (Fig. 14.2). Brânquias estruturalmente muito diversificadas, presentes somente no abdômen ou, também, na base das coxas e maxilas. Encontra-se, na maioria dos grupos, em posição dorsal ou lateral, tipicamente um par em cada um dos sete primeiros segmentos (Fig. 14.2), às vezes reduzidas. Alguns grupos com um par de brânquias mais desenvolvidas, cobrindo e protegendo os demais. Três filamentos anais, sendo dois cercos laterais e o filamento mediano (Fig. 14.2), que pode estar reduzido ou ausente.

Biologia. O adulto tem vida efêmera, variando de poucas horas a, no máximo, 10 dias. Tem a função exclusiva de reprodução. A muda imaginal muitas vezes ocorre durante o voo, sendo as exúvias liberadas à medida que são formados os enxames. Fêmeas

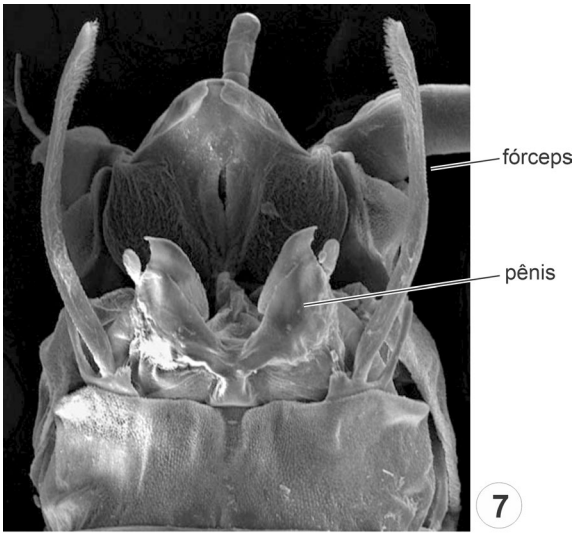


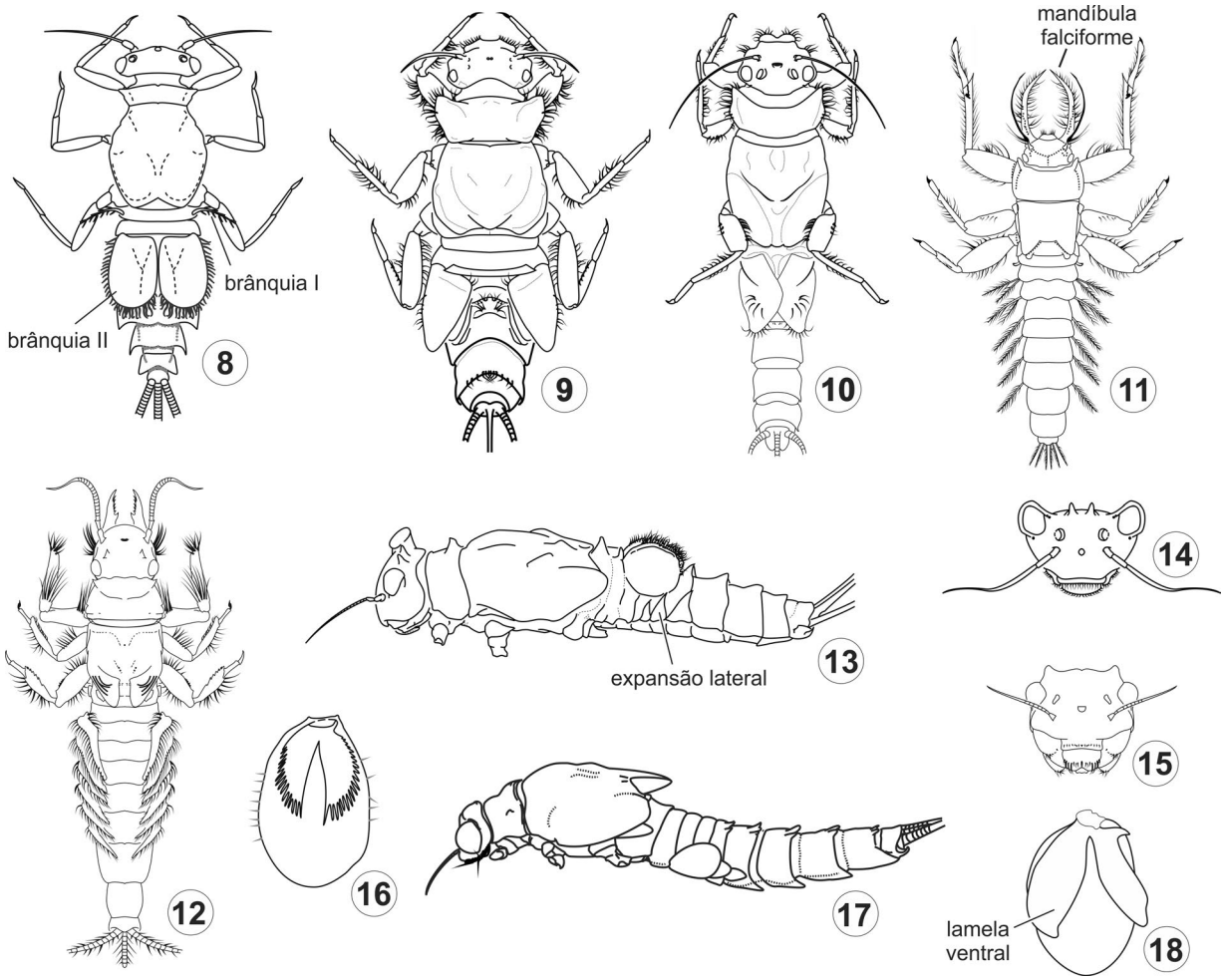
Figura 14.7. Microscopia eletrônica de varredura da genitália da imago macho de *Campsurus* sp., Polymitarcyidae. Foto F.F. Salles.

adultas de espécies ovovivíparas frequentemente vivem mais de uma semana. O processo de seleção natural resultou em insetos cuja adaptação é diretamente relacionada à reprodução, o que é evidenciado pelas peças bucais atrofiadas e pernas vestigiais dos adultos em alguns grupos. Após emergirem da água, os machos formam enxames de tamanhos que variam de acordo com a espécie. Pouco depois, as fêmeas incorporam-se aos enxames e o acasalamento quase sempre ocorre durante o voo. Os olhos bem desenvolvidos do macho facilitam a abordagem às fêmeas, que é feita por debaixo. Em geral, dentro de minutos ou, no máximo, poucas horas, a fêmea deposita os ovos na água, geralmente na

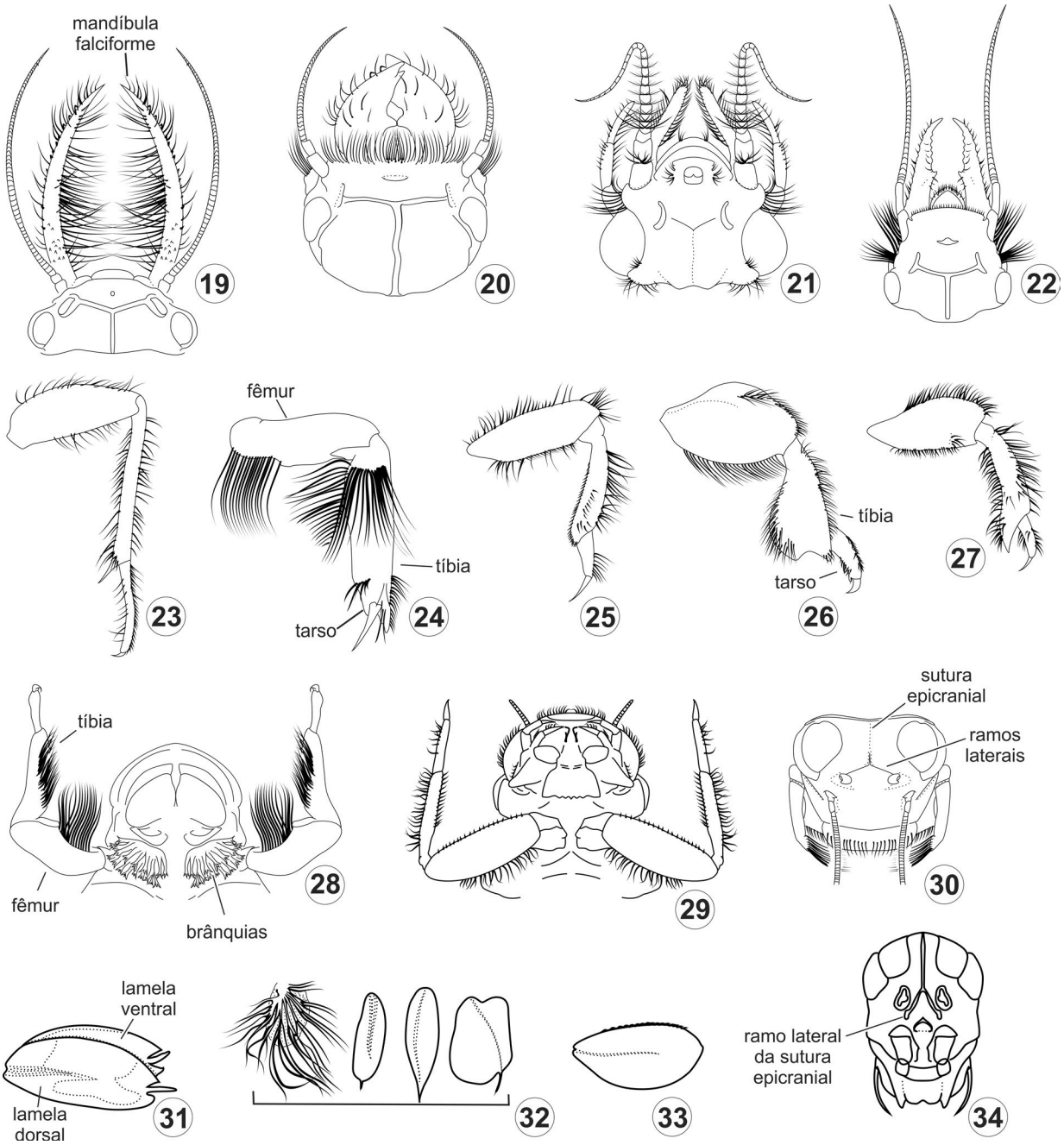
superfície, isolados ou todos de uma só vez, em um ou dois aglomerados. Os ovos possuem diversas estruturas de atracamento. Em alguns Polymitarcyidae, o abdômen rompe-se em contato com a água, liberando os ovos, geralmente produzidos em grande quantidade. Em alguns Ephemeridae, atingem mais de 8 mil ovos. Em alguns gêneros, como *Callibaetis* Eaton (Baetidae), ocorre ovoviviparidade, com as ninfas emergindo imediatamente após a postura. Em *Callibaetis* e outros gêneros de Baetidae, pode ocorrer viviparidade (Needham *et al.* 1935). Há registros de partenogênese em algumas espécies, sendo no Brasil *Caenis cuniana* Froehlich o exemplo mais destacado (Froehlich 1969). O desenvolvimento embrionário geralmente leva pouco menos de duas semanas. A diapausa no estágio de ovo, confirmada experimentalmente em algumas espécies, é um fenômeno comum em espécies de zonas temperadas (Edmunds 1984).

O período de vida ninfal varia de três a seis meses, com limites entre dezesseis dias e dois anos (Edmunds 1984), chegando excepcionalmente a atingir três anos. As ninfas sofrem geralmente de 12 a 45 mudas e crescem relativamente pouco durante cada ínstar. Parece haver influência direta da temperatura no desenvolvimento ninfal, com o tempo de desenvolvimento sendo incrementado com a elevação da temperatura. Alimentam-se essencialmente de plantas. Muitas são coletoras ou raspadoras e alimentam-se de detritos variados, de algas e hidrófitas. Poucas espécies são verdadeiramente carnívoras, atuando como predadores ativos. No tubo digestivo de espécies de *Harpagobaetis* Mol (Baetidae) foram encontradas cápsulas cefálicas de larvas de Diptera, a maioria Simuliidae. No último estádio, as ninfas cessam a alimentação e o canal alimentar degenera rapidamente. A metamorfose para a vida adulta é caracterizada por modificações regressivas, com atrofia das peças bucais e redução das antenas, e modificações progressivas com desenvolvimento das asas. Peças bucais vestigiais, antenas curtas, asas, genitália e ovos em formação podem ser vistos através da cutícula ninfal. Na maioria das espécies, a ninfa, quando pronta para sua última muda, desloca-se até a superfície da água, quando a cutícula se rompe rapidamente e a subimago emerge. Já em outras, a ninfa sai da água, fixando-se às rochas ou outros substratos, e a subimago emerge mais vagarosamente (Burks 1975).

As subimagos movimentam-se muito pouco, geralmente permanecendo em repouso sobre a vegetação marginal aos corpos de água. Perdem quase 25% do peso corporal por evaporação e respiração, estando muito susceptíveis à dessecação. A duração do estádio subimaginal varia de poucos minutos a poucos dias, de acordo com a espécie. A temperatura e a umidade desempenham papel decisivo na muda final: observações indicam que a fase subimaginal prolonga-se sob baixas temperaturas (Burks 1975) e que as subimagos somente sobrevivem e realizam a



Figuras 14.8–18. Ninfas. **8**, *Brasilocaenis irmleri* Puthz, Caenidae, vd; **9**, *Tricorythodes* sp., Leptohyphidae, vd; **10**, *Leptohyphodes inanis* (Pictet), Leptohyphidae, vd; **11**, *Campylocia* sp., Euthyplociidae, vd; **12**, *Campsurus* sp., Polymitarcyidae, vd; **13–14**, *Coryphorus aquilus* Peters, Coryphoridae; **13**, corpo, vl; **14**, cabeça, vf; **15–16**, *Melanemerella brasiliana* Ulmer, Melanemerellidae; **15** cabeça, vf; vl; **16**, brânquia opercular, vv; **17–18**, *Leptohyphes cornutus* Allen, Leptohyphidae; **17**, corpo, vl; **18**, brânquia opercular, vv.



Figuras 14.19–34. Ninfas. **19–22**, cabeças, vd; **19**, *Campylocia* sp., Euthyplociidae; **20**, *Asthenopus curtus* (Hagen), Polymitarcyidae; **21**, *Hexagenia albivitta* (Walker), Ephemeridae; **22**, *Campsurus* sp., Polymitarcyidae; **23–27**, pernas, vl; **23**, anterior de *Campylocia* sp., Euthyplociidae; **24–25**, anterior e posterior de *Campsurus* sp., Polymitarcyidae; **26–27**, anterior e posterior de *Hexagenia albivitta*, Ephemeridae; **28**, cabeça e protórax de *Lachlania* sp., Oligoneuriidae, vv; **29**, cabeça e protórax de *Thraulodes* sp., Leptophlebiidae, vv; **30–31**, *Hermanella* sp., Leptophlebiidae; **30**, cabeça, vf; **31**, brânquia; **32**, brânquias de Leptophlebiidae, da esquerda para a direita: *Ulmeritoides* sp., *Needhamella* sp., *Thraulodes* sp. e *Massartella brieni* (Lestage); **33–34**, *Tupiara ibirapitanga* Salles, Lugo-Ortiz, Da-Silva & Francischetti, Baetidae; **33**, brânquia; **34**, cabeça, vf.

muda imaginal em níveis de umidade relativa do ar entre 60% e 90% de saturação (Soldán 1987). Em algumas espécies de *Campsurus* Eaton (Polymitarcyidae), as fêmeas não atingem o estádio imaginal, copulando e liberando os ovos ainda na fase subimaginal (Pereira & da-Silva 1991).

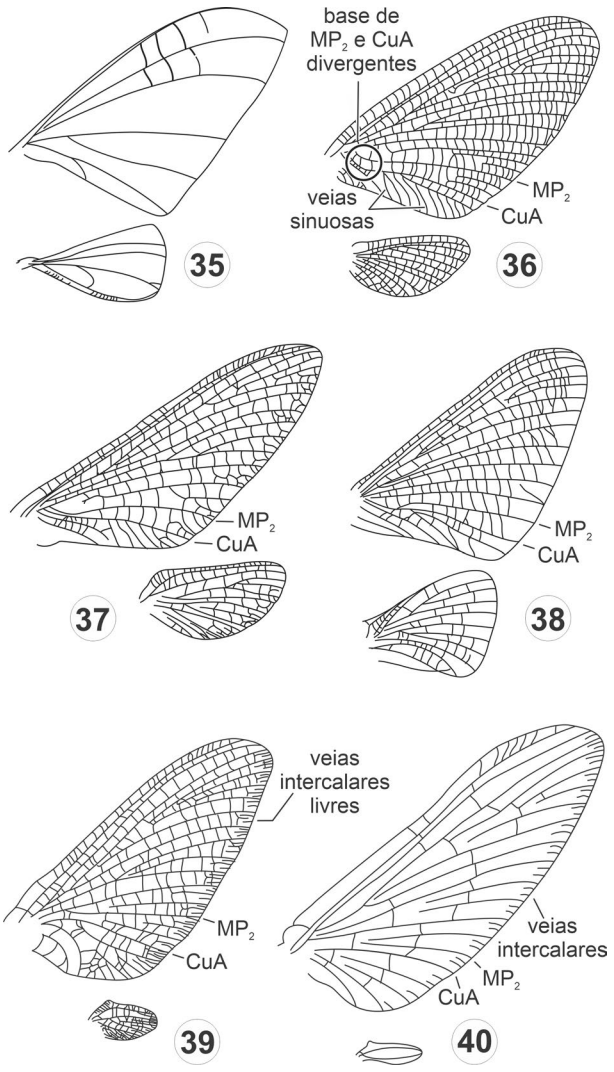
Classificação. Uma das primeiras classificações propostas para o grupo foi de Needham *et al.* (1935), que dividiram a ordem em três famílias: Ephemeridae, Heptageniidae e Baetidae, e dezessete subfamílias. Edmunds (1973) dividiu a ordem em cinco superfamílias, elevando a maioria das subfamílias de Needham *et al.* (1935) ao status de família. Visão similar a de Riek (1973), que com base na morfologia de ninfas, em especial das brânquias, dividiu a ordem em seis superfamílias.

McCafferty & Edmunds (1979), também com base principalmente em caracteres ninfais, reuniram as superfamílias até então propostas em duas subordens: Schistonota, incluindo Baetoidea, Leptophlebioidea e Ephemeroidea, e Pannota, incluindo Ephemerelloidea, Caenoidea e Prosopistomatoidea.

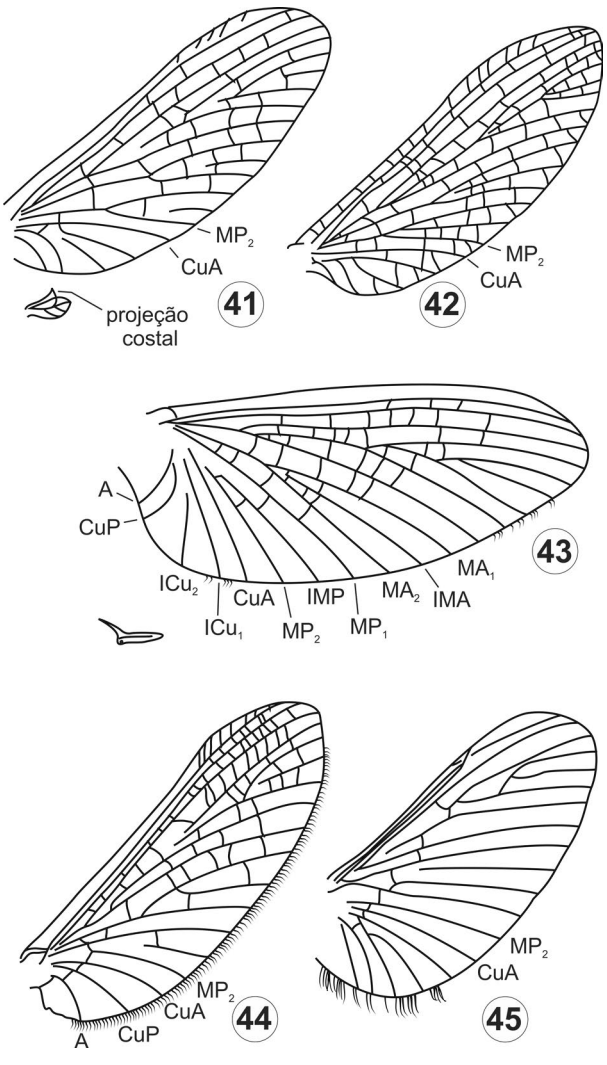
A partir do final da década de 1980 e início de 1990, dois autores passaram a contribuir constantemente para a

classificação de Ephemeroptera, propondo dois sistemas independentes, mas com muitas linhagens em comum (Kluge 1988, McCafferty 1991). Enquanto a proposta de McCafferty vinha sendo atualizada no sítio "Mayfly Central" (https://www.entm.purdue.edu/mayfly/index.php) até a sua aposentadoria, sendo inclusive adotada na primeira edição deste livro, a de Kluge foi totalmente revisada a partir da publicação do livro "The phylogenetic system of Ephemeroptera" (Kluge 2004) e continua passando por atualizações constantes no sítio "Cladoendesis of Ephemeroptera" (http://www.insecta.bio.spbu.ru/z/Eph-phyl/index.htm). Contudo, uma vez que as relações filogenéticas e a consequente classificação da ordem vêm passando por uma série de alterações nos últimos anos, especialmente a partir da inclusão de dados moleculares (veja abaixo), nesta edição não adotamos nenhum dos sistemas de classificação já propostos e apresentamos as famílias em ordem alfabética (entre parênteses, o número de espécies conhecidas para as dez famílias com registros para o Brasil).

Acanthametropodidae
Ameletidae
Ameletopsidae
Ametropodidae
Austremerellidae
Baetidae (135)
Baetiscidae
Behningiidae
Caenidae (25)
Coloburiscidae
Coryphoridae (2)
Dicercomyzidae
Dipteromimidae
Ephemerellidae
Ephemeridae (1)
Ephemerythidae
Euthyplociidae (5)
Heptageniidae
Ichthybotidae
Isonychiidae
Leptohyphidae (58)
Leptophlebiidae (134)
Machadorythidae
Melanemerellidae (1)
Metretopodidae
Neoephemeridae
Nesameletidae
Oligoneuriidae (17)
Oniscigastridae
Palingeniidae
Polymitarcyidae (48)
Potamanthidae
Prosopistomatidae
Rallidentidae
Siphlaenigmatidae
Siphlonuridae
Siphluriscidae
Teloganellidae
Teloganodidae
Tricorythidae
Vietnamellidae



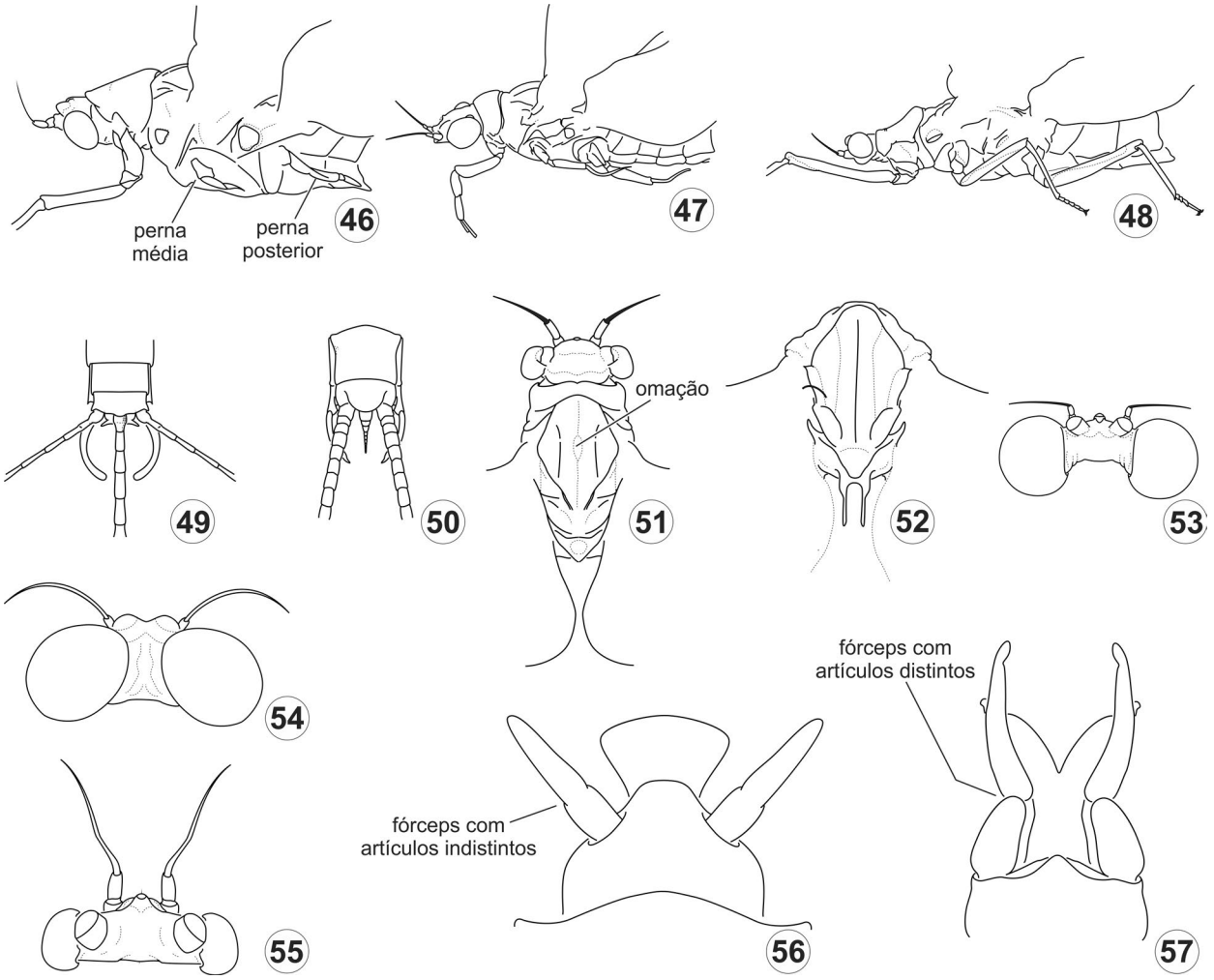
Figuras 14.35–40. Asas anterior (maior) e posterior (menor, quando presente). **35**, *Spaniophlebia* sp., Oligoneuriidae; **36**, *Campylocia burmeisteri*, Euthyplociidae; **37**, *Hexagenia albivitta* (Walker), Ephemeridae; **38**, *Campsurus* sp. Polymitarcyidae; **39**, *Melanemerella brasiliana* Ulmer, Melanemerellidae.



Figuras 14.41–45. Asas anterior (maior) e posterior (menor, quando presente). **41**, *Farrodes ochraceous* Domínguez, Molineri & Peters, Leptophlebiidae; **42**, *Hagenulopsis diptera* Ulmer, Leptophebiidae; **43**, *Traverhyphes* sp., Leptohyphidae; **44**, *Coryphorus aquilus* Peters, Coryphoridae; **45**, *Caenis* sp., Caenidae.

Relações filogenéticas. Dentre os poucos artigos versando sobre a filogenia dos grandes grupos de Ephemeroptera, o de McCafferty (1991) foi o mais amplamente aceito. Não obstante, tal trabalho não foi estruturado como um artigo de sistemática filogenética formal. Os caracteres utilizados não foram claramente definidos, muito menos foi evidenciado qual o método de polarização. Kluge (2004) também propôs uma classificação para a ordem, utilizando uma taxonomia sem ranqueamento e envolvendo propostas sem uma metodologia quantitativa. Possivelmente em virtude desses fatos, não é adotada com frequência. O primeiro estudo filogenético para a ordem com base em evidências moleculares foi feito por Ogden & Whiting (2005). Posteriormente, Ogden *et al*. (2009) integraram dados morfológicos e moleculares e, atualmente, Ogden *et al*. (2019) vêm desenvolvendo novas análises com base em dados filogenômicos. Seguindo as classificações propostas por McCafferty (1991) e Kluge (2004), os trabalhos liderados por Ogden encontraram que poucos dos grupos propostos por aqueles autores são monofiléticos. Sendo assim, fica evidente que apesar dos recentes avanços, as relações filogenéticas dentro da ordem Ephemeroptera ainda estão por serem estudadas e qualquer classificação no momento deve ser considerada preliminar. A Fig. 14.60 mostra as topologias propostas por McCafferth (1991) e Kluge (2004).

Importância. Os efemerópteros são componentes importantes da maioria dos ecossistemas de água doce, encontrados em grande variedade de hábitats aquáticos (Hubbard 1982). Tanto as ninfas quanto os adultos têm grande importância econômica como fonte de alimento para outros animais. É fonte de alimento principalmente para aranhas, outros insetos, peixes, anfíbios e aves, dentre outros. Há registros da utilização de adultos como suplemento alimentar entre os papuas na Nova Guiné e outras populações humanas, tendo um dos maiores conteúdos proteico dentre todos os insetos comestíveis (Jacobus *et al*. 2019). Além disso, a quitina presente no seu exoesqueleto, convertida à quitosana, é fonte potencial de moléculas antitumorais (Tan *et al*. 2018). Mas é como alimento natural para peixes que possuem valor econômico primário. Adultos de algumas espécies holárticas são utilizados como isca de pesca de água doce. Nos últimos anos, vem crescendo o interesse no estudo do potencial das ninfas como indicadores biológicos de poluição, uma vez que, com o incremento dos níveis de poluentes orgânicos nos rios e



Figuras 14.46–57. Estruturas dos adultos. **46–48**, pernas, vl; **46**, *Campsurus* sp., Polymitarcyidae; **47**, *Asthenopus curtus* (Hagen) (Polymitarcyidae); **48**, *Campylocia anceps* (Eaton), Euthyplociidae; **49–50**, ápice do abdômen; **49**, *C. anceps*; **50**, *Hexagenia albivitta* (Walker), Ephemeridae; **51**, cabeça e tórax de *Caenis* sp., Caenidae, vd; **52**, tórax de Leptohyphidae, vd; **53–55**, cabeça de machos, vd; **53**, *Coryphorus aquilus* Peters, Coryphoridae; **54**, Leptohyphidae; **55**, *Traverhyphes* sp., Leptohyphidae); **56–57**, genitália, vv; **56**, *C. aquilus*, Coryphoridae; **57**, *Leptohyphes* sp., Leptohyphidae.

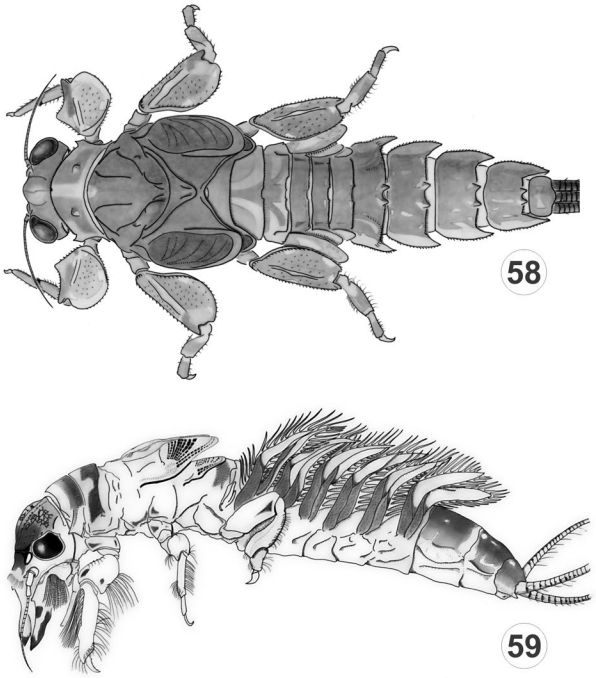


Figura 14.58–59. Ninfas. **58**, *Melanemerella brasiliana* Ulmer (Melanemerellidae), vd.; **59**, *Asthenopus curtus* (Hagen) (Polymitarcyidae), vl.

lagos, há espécies que têm a sua população aumentada, outras diminuídas e algumas até desaparecem (Edmunds *et al.* 1976).

No Brasil, ninfas de *Asthenopus* Eaton (Polymitarcyidae) são perfuradoras de madeira submersa e causam danos a pilares, palafitas ou outras estruturas de madeira. Os adultos de umas poucas espécies de Ephemeroidea às vezes formam imensos enxames e, atraídos pelas luzes, tornam-se um problema para lugarejos e cidades à beira de rios e lagos, causando transtornos em estradas, pontes e durante a navegação. Após as revoadas, os insetos mortos acumulados podem bloquear ruas, paralisando o trânsito. Esses aumentos populacionais parecem ter alguma sazonalidade. Na América do Sul, tal fenômeno foi observado, embora com poucos registros, para espécies de *Campsurus* (Polymitarcyidae) em diferentes regiões no Brasil e para uma espécie de *Hexagenia* Walsh (Ephemeridae) em uma lagoa no norte do Espírito Santo.

Além de dar nome à ordem, o curto período de vida dos adultos serve de inspiração para ilustrar a natureza fugaz e frágil da vida. Isso se repete na literatura através dos tempos. Poemas, músicas, bandas musicais e objetos diversos de consumo são batizados de "mayfly" ou nomes derivados. Peças de marketing utilizam a vida adulta das efemérides, dedicada quase inteiramente à reprodução, para passar uma ideia de romantismo, dentro da mensagem de que é necessário se viver intensamente a vida (Jacobus *et al.* 2019) como se não houvesse amanhã. Por

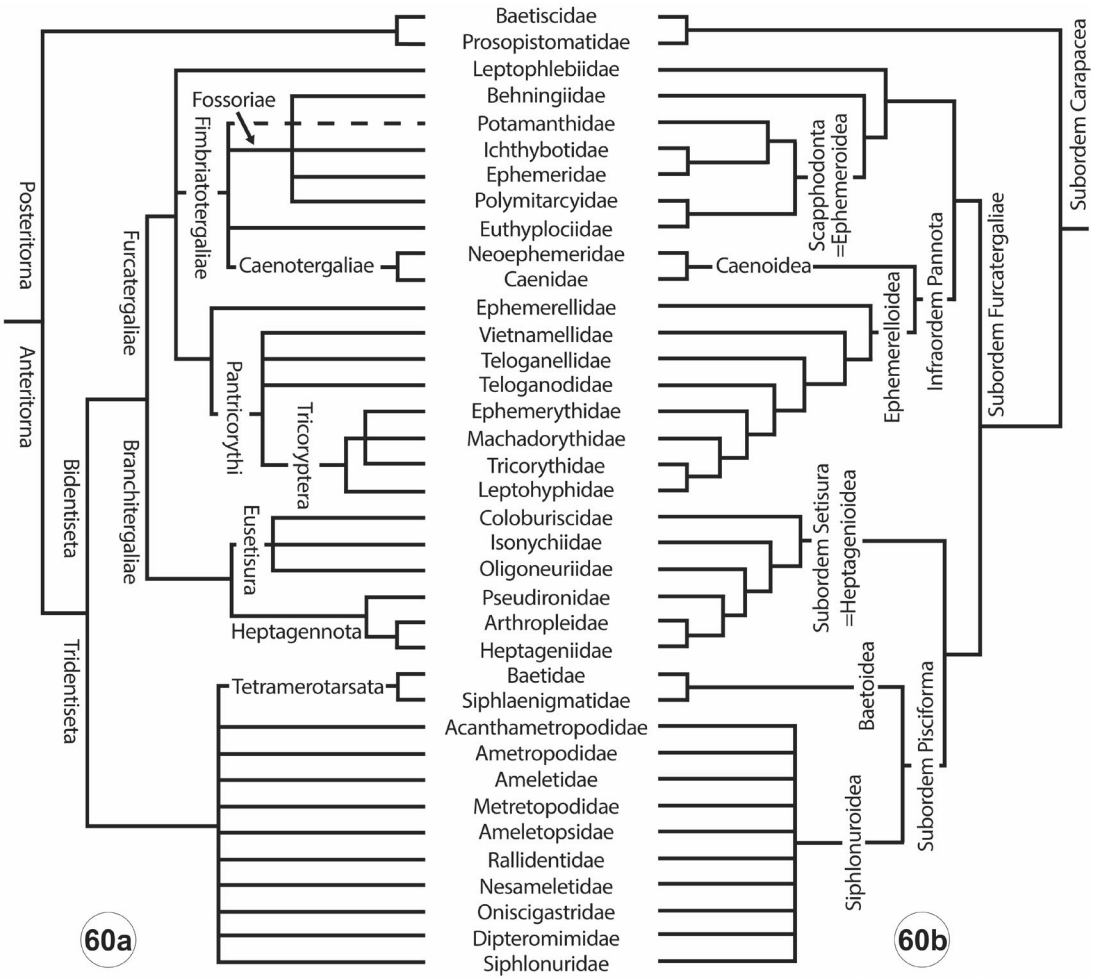


Figura 14.60. Relações de afinidades entre as famílias de Ephemeroptera. **A**, segundo Kluge (2004); **B**, segundo McCafferty (1991), com modificações. Fonte: Ogden & Whiting (2005).

outro lado, no que se refere à cultura para as grandes massas, o grupo é pouco representativo. Por exemplo, dos 232 personagens inspirados em insetos presentes nas histórias em quadrinhos das editoras Marvel e DC, apenas dois têm inspiração em Ephemeroptera (Da-Silva *et al*. 2014).

Coleta e fixação. Os imaturos são coligidos em ambientes lóticos e lênticos com peneiras e puçás, preferencialmente com malha de, no máximo 1 mm, ou com amostradores clássicos para insetos aquáticos em geral, como pode ser encontrado em Surber e Hess (Merritt *et al.* 1996). Os adultos alados são encontrados nos arredores dos corpos d'água, sendo coletados com redes aéreas e aspiradores manuais. O uso de armadilhas luminosas costuma trazer bons resultados. No caso da coleta das subimagos, é interessante mantê-las em recipientes individualizados até a última muda. Os exemplares são fixados e conservados em álcool etílico a 80%. No caso de coletas de ninfas, é sempre interessante a tentativa de criação até os estádios alados. Usar recipientes de plástico, vidro ou isopor contendo água e substrato do local de coletas e aeradores de aquário potencializam a obtenção de sucesso na criação. Geralmente, a criação de ninfas a adultos é facilitada no caso de espécies de ambientes lênticos, como as dos gêneros *Callibaetis* (Baetidae) e *Caenis* Stephens (Caenidae).

Chave para as famílias. Levando-se em conta o fato de as formas imaturas constituírem-se nos estádios para os quais há mais informação taxonômica para alguns dos grupos (por exemplo, Baetidae, alguns Leptohyphidae e Leptophlebiidae), decidiu-se apresentar também uma chave para as ninfas.

NINFAS

1. Brânquias do segundo segmento abdominal operculares, cobrindo os pares subsequentes (Figs 14.8–10, 13, 17) **2**

— Brânquias do segundo segmento abdominal semelhantes às demais, sem cobrir os pares subsequentes (Figs 14.11–12) ... **5**

2(1). Brânquias do primeiro segmento abdominal filiformes. Brânquias operculares unidas por quase toda margem interna e com uma marcação em "Y" (Fig. 14.8) ... **Caenidae**

— Brânquias do primeiro segmento abdominal ausentes. Brânquias operculares geralmente distantes e sem uma marcação em "Y" (Figs 14.9–10, 13, 17) **3**

3(2). Olhos elevados (Fig. 14.14). Tubérculos proeminentes e simples em todos os segmentos do corpo, incluindo cabeça (Figs 14.13–14). Expansões laterais dos tergitos abdominais III, IV e V direcionados para cima, formando uma câmara branquial (Fig. 14.13) ..... **Coryphoridae**

— Olhos não elevados (Fig. 14.15). Tubérculos proeminentes, quando presentes, geralmente restritos a uma região (abdômen) ou duas regiões do corpo (cabeça e tórax) **4**

4(3). Margens externas das lamelas ventrais das brânquias franjadas (Fig. 14.16). Tergitos abdominais II ao IX com um par de tubérculos proeminentes (Figs. 14.17, 58) ... **Melanemerellidae**

— Margens externas das lamelas ventrais das brânquias sem franjas (Fig. 14.18). Tergitos abdominais sem tubérculos pares, eventualmente com tubérculos simples e restritos a, no máximo, cinco segmentos abdominais ... **Leptohyphidae**

5(1). Projeção mandibular falciforme bem desenvolvida (Figs 14.19–22) **6**

— Projeção mandibular falciforme ausente (Figs 14.28–29, 30, 34) **8**

6(5). Tíbia e tarso anteriores cilíndricos e estreitos, não adaptados para escavar (Fig. 14.23). Projeção falciforme mandibular longa (geralmente duas vezes o comprimento da cabeça) e estreita da base ao ápice (Fig. 14.19). Brânquias geralmente em arranjo lateral (Fig. 14.11) ..... **Euthyplociidae**

— Tíbia e tarso anteriores achatados e robustos, adaptados para escavar (Figs 14.24, 26). Projeção mandibular falciforme curta (não mais que o comprimento da cabeça), robusta na base e estreitando em direção ao ápice (Figs 14.20–22). Brânquias geralmente em arranjo dorsal (Fig. 14.12) **7**

7(6). Tíbia e tarso anteriores fundidos (Fig. 14.24). Tíbia posterior com ápice interno arredondado (Fig. 14.25) ... **Polymitarcyidae**

— Tíbia e tarso anteriores não fundidos (Fig. 14.26). Tíbia posterior com ápice interno projetado em forma de espinho (Fig. 14.27) ..... **Ephemeridae**

8(6). Tufos branquiais associados ventralmente à cabeça. Fêmur e tíbia anteriores com dupla fileira de cerdas longas em suas margens internas (Fig. 14.28) ..... **Oligoneuriidae**

— Cabeça sem tufos branquiais. Fêmur e tíbia anteriores sem fileira de cerdas longas nas margens internas (Fig. 14.29) ... **9**

9(8). Brânquias de formato variado, mas sempre compostas de duas lamelas, uma dorsal e outra ventral (Figs 14.31–32); cabeça geralmente prognata; ramos laterais da sutura epicranial localizados sobre os ocelos laterais (Fig. 14.30) ..... **Leptophlebiidae**

— Brânquias geralmente ovaladas e com apenas uma lamela (Fig. 14.33), às vezes com dobras; cabeça hipognata; ramos laterais da sutura epicranial localizados abaixo dos ocelos laterais (Fig. 14.34) ..... **Baetidae**

ADULTOS

1. Asas anteriores com poucas veias longitudinais (Fig. 14.35) ..... **Oligoneuriidae**

— Asas anteriores com muitas veias longitudinais (Figs 14.36–45) **2**

2(1). Bases das veias MP_2 e CuA da asa anterior muito divergentes com relação à IMP e MP1 (Fig. 14.36). Asa anterior triangular, com margem cúbito-anal bem desenvolvida (maior que a metade da margem externa). Asa posterior relativamente grande, aproximadamente ¼ da asa anterior (Figs 14.36–38) **3**

— Bases das veias MP_2 e CuA da asa anterior não divergentes com relação à IMP e MP1. Asa anterior ovalada a subtriangular, com margem cúbito-anal pouco desenvolvida (menor que a metade da margem externa ou quase indistinta). Asa posterior relativamente pequena, menor que 1/10 da asa anterior, ou mesmo ausente (Figs 14.39–45) **5**

3(2). Pernas média e posterior atrofiadas, não funcionais (Figs 14.46–47) ..... **Polymitarcyidae**

— Pernas média e posterior bem desenvolvidas, funcionais (Fig. 14.48) **4**

4(3). Filamento mediano tão desenvolvido quanto os cercos (Fig. 14.49). Asa anterior com muitas veias transversais e com numerosas veias sinuosas na área cúbito-anal (Fig. 14.36) ..... **Euthyplociidae**

— Filamento mediano reduzido (Fig. 14.50). Asa anterior com relativamente poucas veias transversais e sem veias sinuosas na área cúbito-anal (Fig. 14.37) ..... **Ephemeridae**

5(2). Veias intercalares curtas e soltas entre as principais veias longitudinais da asa anterior (Figs 14.39–40) **6**

— Asa anterior sem veias intercalares (Figs 14.41–45) **7**

6(5). Duas ou três veias intercalares entre cada veia longitudinal principal. Asa posterior relativamente grande, com elevado número de veias (Fig. 14.39). Filamento mediano tão

desenvolvido quanto os cercos (como na Fig. 14.49) ..... **Melanemerellidae**

— Uma ou duas veias intercalares entre cada veia longitudinal principal. Asa posterior, quando presente, relativamente pequena e com número reduzido de veias (Fig. 14.40). Filamento mediano reduzido (como na Fig. 14.50) ..... **Baetidae**

7(5). Asa posterior geralmente presente, com projeção costal pouco desenvolvida (Fig. 14.41); se asa posterior ausente, então asa anterior com veias transversais se conectando à margem externa da asa (Fig. 14.42); machos sempre com olhos compostos divididos ..... **Leptophlebiidae**

— Asa posterior ausente; se presente, então com projeção costal bem desenvolvida (quase tão longa quanto a própria asa posterior) e veias transversais afastadas da margem externa da asa anterior (Fig. 14.43); machos raramente com olhos compostos divididos **8**

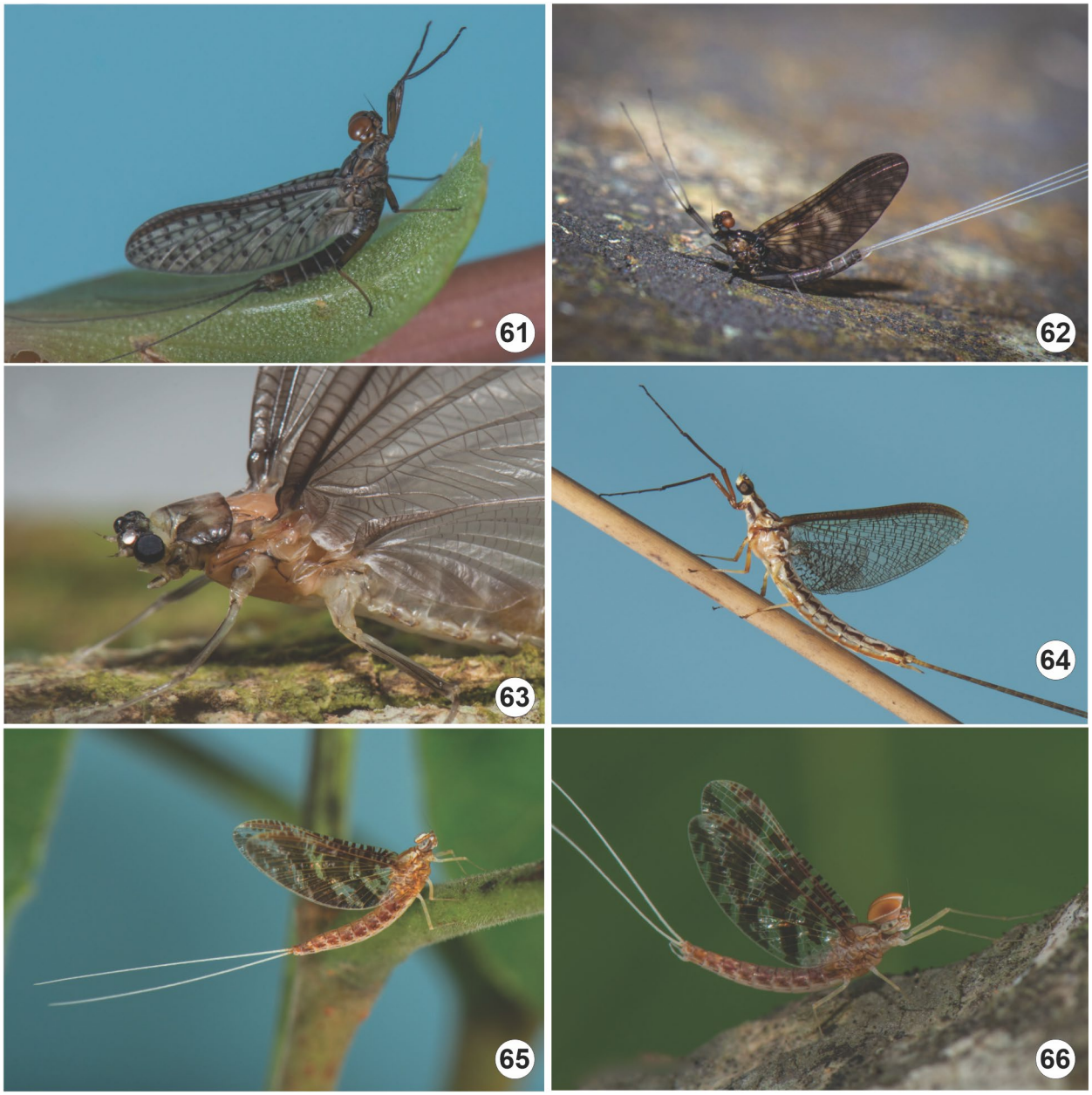
8(7). Omação presente no mesotórax (Fig. 14.51) .... **Caenidae**

— Omação ausente (Fig. 14.52) **9**

9(8). Olhos compostos dos machos muito desenvolvidos, com as margens internas afastadas por toda a extensão da cabeça (Fig. 14.53). Veias intercalares cubitais da asa anterior ausentes (Fig. 14.44). Fórceps com articulação praticamente indistinta (Fig. 14.56) ..... **Coryphoridae**

— Olhos compostos dos machos geralmente similares aos das fêmeas, normais (Fig. 14.55); se muito desenvolvidos, então quase se tocando medianamente (Fig. 14.54). Veias intercalares cubitais da asa anterior presentes, geralmente duas (Fig. 14.43). Fórceps com articulação distinta (Fig. 14.57) ..... **Leptohyphidae**

Para a identificação dos gêneros e espécies, tanto de adultos quanto de ninfas, a referência mais geral é a chave de Domínguez



Figuras 14.61–66. Alados. **61**, subimago macho de *Ulmeritus saopaulensis* Traver, Leptophlebiidae; **62**, imago macho de *Miroculis* sp., Leptophlebiidae; **63**, imago fêmea de *Campylocia anceps* (Eaton), Euthyplociidae; **64**, imago macho de *Hexagenia albivitta* (Walker), Ephemeridae; **65**, imago fêmea de *Callibaetis fasciatus* (Pictet), Baetidae; **66**, imago macho de *Callibaetis fasciatus* (Pictet), Baetidae. Fotos: F.F. Salles

et al. (2006) e para ninfas a mais atualizada é Salles *et al*. (2018). Chaves mais específicas estão citadas abaixo.

Baetidae (Figs 14.1, 65, 66). Grupo numeroso, diversificado e amplamente distribuído, representado no Brasil por 22 gêneros e 135 espécies descritos. Ocorre em grande variedade de hábitats dulciaquícolas, com maior diversidade em ambientes lóticos de médio a grande porte. O gênero *Callibaetis* Eaton, um dos mais diversos da família, é adaptado à colonização de ambientes lênticos. Salles *et al.* (2004a) propuseram uma chave de identificação para os gêneros do sudeste do Brasil, no estágio ninfal.

Caenidae. Representada no Brasil por 25 espécies, distribuídas pelos gêneros *Allorethocus* Sun & McCafferty, *Brasilocaenis* Puthz, *Caenis* Stephens e *Latineosus* Sun & McCafferty. Ocorre em ambientes lênticos e na seção potamal de rios de médio a grande porte.

Coryphoridae. Táxon proposto para uma espécie, *Coryphorus aquilus* Peters, de distribuição amazônica. Recentemente uma segunda espécie foi descrita para o gênero (Lima *et al*. 2018).

Ephemeridae (Fig. 14.64). Representada no Brasil por uma espécie, *Hexagenia albivitta* (Walker), com registros para a Amazônia, no sul e sudeste do Brasil. Ocorre em ambientes lênticos e nas áreas de menor correnteza de grandes rios.

Euthyplociidae (Fig.14.63). Representada no Brasil por um gênero, *Campylocia* Needham & Murphy, e cinco espécies. Ocorre principalmente em ambientes ritrais, em trechos mais abrigados da correnteza. Chaves para as espécies podem ser encontradas em Gonçalves *et al*. (2017).

Leptophlebiidae (Figs 14.61, 62). Grupo grande, diversificado e amplamente distribuído, representado no Brasil por 26 gêneros e 134 espécies descritos. Ocorre em grande variedade de hábitats lóticos, com maior diversidade em ambientes ritrais de pequeno a médio porte. *Ulmeritus* Traver é um dos poucos gêneros que podem ocorrer em ambientes lênticos.

Leptohyphidae. Representada no Brasil por oito gêneros e 58 espécies descritos, com ampla distribuição no território nacional, com maior diversidade em ambientes potamais. Dias *et al.* (2006) propuseram uma chave de identificação para as ninfas dos gêneros de Ephemerelloidea (Coryphoridae, Leptohyphidae e Melanemerellidae) registrados para o Brasil.

Melanemerellidae (Fig. 14.58). Táxon proposto para uma espécie, *Melanemerella brasiliana* Ulmer, que ocorre exclusivamente em áreas de Mata Atlântica no sudeste do Brasil.

Oligoneuriidae. Representada no Brasil por seis gêneros e 17 espécies, bem distribuídos no território nacional, ocorrendo em ambientes lóticos. Massariol *et al*. (2019) revisaram a família e apresentam uma chave para todos os gêneros.

Polymitarcyidae (Fig. 14.59). Grupo amplamente distribuído pelo Brasil, representado por sete gêneros e 48 espécies, sendo *Campsurus* Eaton, com 35 espécies o mais diversificado. Ocorre principalmente em áreas mais abrigadas da correnteza de rios de médio a grande porte, bem como em ambientes lênticos. Ninfas de Asthenopodinae são conhecidas por fazer galerias em madeiras submersas. Chaves para gêneros e espécies podem ser encontradas em Molineri (2010), Molineri *et al*. (2015, 2017).

Agradecimentos. A todos os inúmeros colegas que muito contribuem para o estudo da ordem no Brasil. Ao CNPq, pela concessão de bolsa de produtividade em pesquisa a Frederico Falcão Salles.

Referências bibliográficas

Burks, B.D. 1975. **The mayflies, or Ephemeroptera, of Illinois**. Los Angeles, Entomological Reprint Specialists, 216 pp.

Da-Silva, E.R.; L.B.N. Coelho; E.L.S. Santos; T.R.M. Campos; G.S. Miranda; T.C. Araújo & A. Carelli 2014. Marvel and DC characters inspired by insects. **Research Expo International Multidisciplinary Research Journal** 4(3): 10–36.

Demoulin, G. 1955. Une mission biologique belge au Brésil. Éphéméroptères. **Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique** 31(20): 1–32.

Dias, L.G.; F.F. Salles; C.N. Francischetti & P.S.F. Ferreira 2006. Key to the genera of Ephemerelloidea (Insecta: Ephemeroptera) from Brazil. **Biota Neotropica** 6(1): 1–6.

Domínguez, E.; M.D. Hubbard; M.L. Pescador & C. Molineri 2001. Ephemeroptera, pp. 17–53. *In*: H.R. Fernández & E. Domínguez (eds). **Guía para la determinación de los artrópodos bentônicos sudamericanos**. Tucumán, Universidad Nacional de Tucumán, 282 pp.

Domínguez, E.; C. Molineri; M.L. Pescador; M.D. Hubbard & C. Nieto 2006. **Ephemeroptera of South America, Aquatic Biodiversity of Latin America (ABLA Series)**. Sofia, Pensoft, 646 pp.

Edmunds Jr., G.F. 1984. Ephemeroptera, pp. 94–125. *In*: R.W. Merritt & K.W. Cummins (eds). **An Introduction to the aquatic insects of North America**, 2ª ed. Dubuque, Kendall/Hunt, 648 pp.

Edmunds Jr., G.F. 1973. Some critical problems of family relationships in the Ephemeroptera. *In*: W.L. Peters & J.G. Peters (eds). **Proc. 1st Int. Conf. Ephemeroptera**, E. J. Brill, Leiden: 145–154.

Edmunds Jr., G.F.; S.L. Jensen & L. Berner 1976. **The mayflies of North and Central America**. Minneapolis, University of Minnesota Press, x+338 pp.

Froehlich, C.G. 1969. *Caenis cuniana* sp. n., a parthenogenetic mayfly. **Beiträge zur Neotropischen Fauna** 6:103–108.

Gonçalves, I.C.; D.M. Takiya; F.F. Salles; J.G. Peters & J.L. Nessimian 2014. Integrative taxonomic revision of *Campylocia* (mayflies: Ephemeroptera, Euthyplociidae). **Systematics and Biodiversity** 1–18.

Hubbard, M.D. 1982. Catálogo abreviado de Ephemeroptera da América do Sul. **Papéis Avulsos de Zoologia** 34(24): 257–282.

Jacobus, L.M.; C. Macadam & M. Sartori 2019. Mayflies (Ephemeroptera) and Their Contributions to Ecosystem Services. **Insects** 10(6):1–26.

Lima, L.R.C.; E.R.S. Nascimento & R. Boldrini. 2018. New species and new records of *Coryphorus* Peters, 1981 (Ephemeroptera: Coryphoridae) from Brazil. **Zootaxa** 4459(2):395–400.

Koss, R.W. & G.F. Edmunds Jr. 1974. Ephemeroptera eggs and their contribution to the phylogenetic studies of the order. **Zoological Journal of the Linnean Society 55**: 267–349.

Kluge, N. 2004. **The Phylogenetic System of Ephemeroptera**. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 442 pp.

Massariol, F.C.; D.M. Takiya & F.F. Salles 2019. Global classification and evolution of brushlegged mayflies (Insecta: Ephemeroptera: Oligoneuriidae): phylogenetic analyses of morphological and molecular data and dated historical biogeography. **Zoological Journal of the Linnean Society** 187(2):378–412.

McCafferty, W.P. 1990. Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceus, of Brazil: Ephemeroptera. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 195: 20–50.

McCafferty, W.P. 1991. Toward a phylogenetic classification of the Ephemeroptera (Insecta): a commentary on systematics. **Annals of the Entomological Society of America** 84(4): 343–360.

McCafferty, W.P. & G.F. Edmunds Jr. 1979. The higher classification of the Ephemeroptera and its evolutionary basis. **Annals of the Entomological Society of America** 72(1): 5–12.

Merritt, R.W.; V.H. Resh & K.W. Cummins 1996. Design of aquatic insects studies: collecting, sampling and rearing procedures, pp. 12–28. *In*: R.W. Merritt & K.W. Cummins (eds). **An introduction to the aquatic insects of North America**, 3ª ed. Dubuque, Kendall/Hunt, 862 pp.

Molineri, C. 2010. A cladistic revision of *Tortopus* Needham & Murphy with description of the new genus Tortopsis (Ephemeroptera: Polymitarcyidae). **Zootaxa** 2481: 1–36.

Molineri, C. & F.F. Salles 2014. Review of selected species of *Campsurus* Eaton 1868 (Ephemeroptera: Polymitarcyidae), with description of eleven new species and a key to male imagos of the genus. **Zootaxa** 4300(3): 301–354.

Molineri, C.; F.F. Salles & J.G. Peters 2015. Phylogeny and biogeography of Asthenopodinae with a revision of *Asthenopus*, reinstatement of *Asthenopodes*, and the description of the new genera *Hubbardipes* and *Priasthenopus* (Ephemeroptera, Polymitarcyidae). **ZooKeys** 478: 45–128.

Needham, J.G. & H.E. Murphy 1924. Neotropical mayflies. **Bulletin of the Lloyd Library** 24, **Entomological Series** 4: 1–79.

Needham, J.G.; J.R. Traver & Y.C. Hsu 1935. **The biology of mayflies, with a systematic account of North American species**. Ithaca, Comstock, xvi+759 pp.

Ogden, T.H. & M.F. Whiting 2005. Phylogeny of Ephemeroptera (mayflies) based on molecular evidence. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 37: 625–643.

Ogden, T.H; J.L. Gattolliat; M. Sartori *et al*. 2009. Towards a new paradigm in mayfly phylogeny (Ephemeroptera): combined analysis of morphological and molecular data. **Systematic Entomology** 34: 616–634.

Ogden, T.H.; J.W. Breinholt; S.M. Bybee *et al*. 2019. Mayfly Phylogenomics: Initial Evaluation of Anchored Hybrid Enrichment Data for the order Ephemeroptera. *In*: F.F. Salles & T.G. Sobrinho (eds). **Proceedings of the Joint Meeting of the XV International Conference on Ephemeroptera and XIX International Symposium on Plecoptera.** Zoosymposia: 167–181.

Pereira, S.M. & E.R. da-Silva 1991. Descrição de uma nova espécie de *Campsurus* Eaton, 1868 do sudeste do Brasil, com notas biológicas (Ephemeroptera: Polymitarcyidae: Campsurinae). **Revista Brasileira de Biologia** 51(2): 321–326.

Riek, E.F. 1973. The classification of the Ephemeroptera. *In*: W.L. Peters & J.G. Peters (eds). **Proceedings of the First International Conference on Ephemeroptera**. Leiden, Brill: 160–179.

Salles, F.F. 2006. **A ordem Ephemeroptera no Brasil: taxonomia e diversidade**. Universidade Federal de Viçosa. Tese de Doutorado. 300 pp.

Salles, F.F. & C.R. Lugo-Ortiz 2002. Primeiro registro do gênero *Harpagobaetis* Mol (Ephemeroptera: Baetidae) para o Brasil. **Lundiana** 3(2): 155.

Salles, F.F.; E.R. Da-Silva; J.E. Serrão & C.N. Francischetti 2004a. Baetidae (Ephemeroptera) na região sudeste do Brasil: novos registros e chave para os gêneros no estágio ninfal. **Neotropical Entomology** 33: 725–735.

Salles, F.F.; E.R. Da-Silva; M.D. Hubbard & J.E. Serrão 2004b. As espécies de Ephemeroptera (Insecta) registradas para o Brasil. **Biota Neotropica** 4(2): 1–34.

Salles, F.F.; J.C.M. Nascimento; P.V. Cruz *et al*. 2014. **Ordem Ephemeroptera**. *In*: N. Hamada; J.L. Nessimian & R.B. Querino. Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia. Manaus, Editora do INPA, 725 pp.

Salles, F.F.; E. Domínguez; C. Molineri *et al*. 2018. **Order Ephemeroptera**. *In*: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. Academic Press, 811 pp.

Soldán, T. 1987. Adaptation of the subimaginal life span of *Cloeon* Ephemeroptera, Baetidae in the arid areas of North Africa and the Canary Islands. **Acta Entomologica Bohemoslovaca** 84: 62–65.

Tan, G.; M. Kaya; A. Tevlek; I. Sargin, I. & T. Baran 2018. Antitumor activity of chitosan from mayfly with comparison to commercially available low, medium and high molecular weight chitosans. **In Vitro Cellular and Developmental Biology – Animal** 54: 366–374.

Taylor, R.L. & A.G. Richards 1963. The subimaginal cuticle of the mayfly *Callibaetis* sp. (Ephemeroptera). **Annals of the Entomological Society of America** 56: 418–426.

Traver, J.R. 1944. Notes on Brazilian mayflies. **Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia** 22: 2–53.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 15
ODONATA FABRICIUS, 1793

Libellulidae: *Diastatops pullata*

Aeshnidae: *Coryphaeschna viriditas*

Coenagrionidae: *Minagrion ribeiroi*

Ângelo Parise Pinto UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0002-1650-5666

Etimologia. Do grego *odous*, *odon* = dente, mais *gnáthos*, *gnátha* = mandíbula, maxilar inferior. Refere-se ao aparelho bucal mastigador robusto (veja mais sobre a etimologia abaixo).

Diagnose. Paleópteros, hemimetábolos e anfibióticos. Ninfas aquáticas (larvas na literatura especializada, veja Sahlén *et al.* 2016) e adultos terrestres, ambos de hábito predador. Adultos com cabeça globular a retangular, olhos compostos grandes, três ocelos posicionados no topo da cabeça, antenas setáceas. Aparelho bucal mastigador, hipognato, mandíbulas robustas. Tórax inclinado anteriormente, protórax pequeno, sintórax (meso e metatórax fusionados) robusto com pleuritos extremamente desenvolvidos, esternitos e tergitos reduzidos, pernas raptoras dirigidas anteriormente, armadas com cerdas, esporões e espinhos. Dois pares de asas membranosas nuas, sub-retangulares e longas, semitransparentes (hialinas) ou coloridas, venação densa (fechada), margem ântero-distal com pterostigma esclerosado na maioria dos representantes. Abdômen longo com dez segmentos visíveis; machos com genitália secundária localizada ventralmente entre os segmentos abdominais II e III (S2–3); fêmeas com ovipositor contendo os três pares de valvas nos segmentos VIII e IX ou reduzido a uma placa subgenital no VIII. Comprimento com cerca de 15 a 210 mm e envergadura de 20 a 180 mm. Padrões de coloração diverso, muitas vezes intricados, sendo o policromatismo comum, coloração de origem física (estrutural) ou pigmentar, geralmente com fundo escuro e áreas claras (manchas e faixas) de tonalidades que variam desde reflexos metálico púrpura, cobreado, azul e esverdeado a tons opacos como castanho, amarelo, azul, verde e vermelho.

Introdução. Os representantes da ordem Odonata, popularmente conhecidos como libélulas, estão entre os insetos mais carismáticos, com enorme apelo ao público em geral, isso deve em parte ao seu voo elegante de elevada manobrabilidade, cores vistosas e grande porte. A exemplo de outros animais que detém similar simpatia dos seres humanos como as borboletas, se destacam pela presença em diversas manifestações culturais (Carvalho 2014). Tamanha popularidade resultou em uma variada coleção de nomes vernaculares com significados próprios em muitas culturas, os quais comumente fazem alusão a boa sorte nos países orientais, em especial no Japão, enquanto no Ocidente, muitas vezes se referem a aspectos potencialmente perniciosos ou de mal agouro (Montgomery 1972; Corbet 1999; Silsby 2001). O aspecto ubíquo destes insetos e a observação de seus diferentes comportamentos e biologias fizeram surgir muitas denominações de caráter regional, como lavadeira, lava-bunda, jacina, cavalo-de-judeu, cavalinho-do-diabo, aviãozinho, helicóptero e zigue-zigue (Lenko & Papavero 1997). Alguns nomes se perderam devido a diversos fenômenos, enquanto outros foram incorporados e têm se tornado comuns como donzelinha (Brasil & Vilela 2019) e sua contraparte libelinha para se referir as espécies da subordem Zygoptera, tais designações se popularizaram devido à internet. Um dos pioneiros da odonatologia no Brasil, prof. Ângelo Barbosa Monteiro Machado, mantinha coleções de nomes utilizados por povos indígenas (Pinto 2016b). No hemisfério norte é comum a adoção de nomes populares a nível específico seguindo a tradição na ornitologia, em especial dos observadores de aves (veja Paulson & Dunkle 2009, para uma relação das espécies norte-americanas, muitas com ocorrência em território brasileiro), tentativas similares para inserir tal prática no Brasil tem ocorrido (*e.g.*, Kompier 2015), porém aparentam não serem manifestações culturais espontâneas. Em muitos países guias de campo e manuais são relativamente comuns e de grande interesse de leigos (*e.g.*, Needham *et al.* 2000; Lencioni 2017).

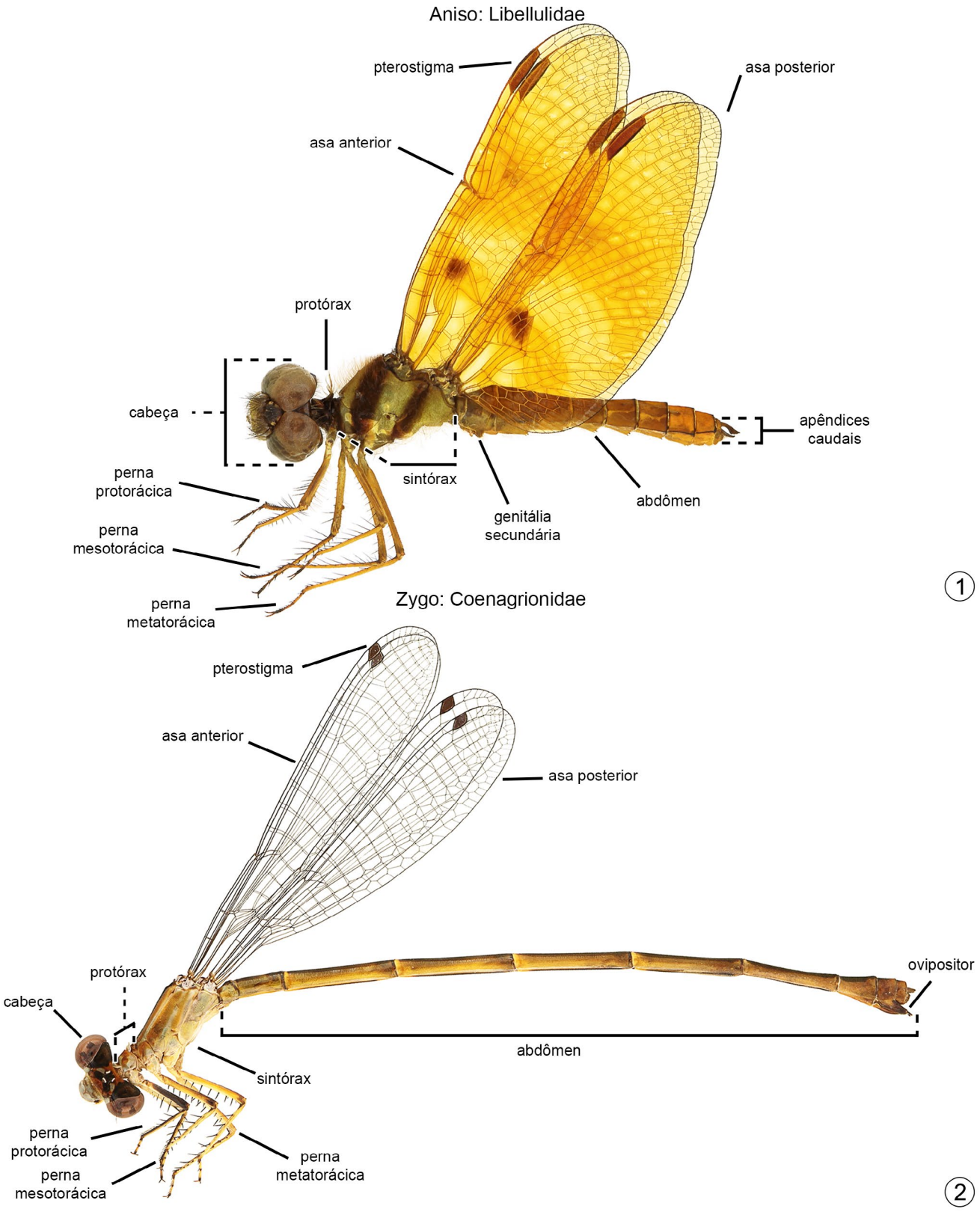
Como citar: Pinto, Â.P. 2024. Cap. 15, Odonata Fabricius, 1793, pp. 187-233. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c15

O nome da ordem possui uma etimologia controversa, sendo sugerido que tenha sido grafado como uma forma modificada de "Odontata" ou "Odontognatha". Embora claramente se refira ao aparelho bucal mastigador robusto, foi erroneamente interpretado como uma alusão às mandíbulas dos adultos (e.g., Tillyard 1917). No entanto Fabricius fez clara referência às maxilas "... *maxilla cornea, dentata*." (Fabricius 1793) e possivelmente optou por excluir algumas letras do prefixo (*odous* = odo) e do radical (*gnátha* = nata) para formar um nome mais eufônico (Mickel 1934). Trata-se de uma ordem de insetos com ocorrência em todos os continentes (exceto Antártica) e maior diversidade nos trópicos (*e.g.*, Kalkman *et al.* 2008), sendo suas espécies predominantemente heliófilas, uma vez que os adultos são comumente encontrados em atividade em áreas abertas com alta incidência solar (*e.g.*, Cordero-Rivera 2006). Contudo, muitas preferem locais sombreados (ombrófilas) em áreas densamente florestadas (Paulson 2006), outras são crepusculares (Williamson 1923; Santos 1944) ou até mesmo noturnas (Corbet 1999; Alves *et al.* 2019) como alguns Aeshnidae e Libellulidae. São exímios voadores, suas habilidades aéreas são ímpares, embora a aceleração não supere a observada em alguns Diptera, há relatos de esnídeos a velocidades próximas aos 100 km/h (Tillyard 1917). Experimentos em túnel de vento mostram velocidades inferiores (Bomphrey *et al.* 2016; Rüppell & Hilfert-Rüppell 2020), portanto, dados mais confiáveis indicam velocidades máximas entre 50 e 70 km/h (*cf.* Silsby 2001; Paulson 2019). São os únicos insetos a controlar as quatro asas de modo independente, além disso, realizam eventos migratórios durante os quais são capazes de percorrer milhares de quilômetros e transpor grandes barreiras como oceanos (May 2013). Larvas e adultos são importantes predadores de níveis tróficos intermediários ou topo de cadeia em uma miríade de ambientes de água doce, desde pequenas coleções de água como fitotelmos (água acumulada em plantas como em bromélias, ocos de árvores ou mesmo estruturas artificiais) até grande rios e lagos, onde cumprem diversas funções e serviços ecossistêmicos e, devido à facilidade de observação, se tornaram organismos modelos para pesquisas comportamentais, ecológicas e evolutivas (Corbet 1999; Córdoba-Aguilar 2008). Certamente as libélulas são os insetos de maior tamanho possíveis de serem observados no dia a dia, uma vez que representantes de outras ordens como alguns bichos-pau, borboletas e besouros de comprimento, massa ou envergadura maiores, são raramente avistados (Paulson 2019), ou possuem área de ocorrência bastante limitada. Essa união única entre popularidade, abundância e tamanho, somado à diversos aspectos evolutivos e ecológicos fazem com que tenham enorme potencial para aplicação no monitoramento da qualidade de hábitat em programas de ciência cidadã (Bried *et al.* 2020), além de apresentarem oportunidades únicas de investigação sobre diversos processos evolutivos e ecológicos integrando dados genômicos (Bybee *et al.* 2016).

Juntamente com Ephemeroptera, Plecoptera, Megaloptera e Trichoptera, Odonata, figura entre as cinco ordens de insetos viventes em que os estádios imaturos se desenvolvem exclusivamente em ambientes aquáticos, embora haja exceções. Algumas espécies podem ser consideradas semiterrestres, vivendo sob a camada de serapilheira no interior de florestas úmidas, pelo menos durante os últimos estádios do desenvolvimento larval (Watson 1982). Dentre essas cinco ordens, Odonata se destaca por ter ocupado de maneira igualmente bem-sucedida todos os ambientes aquáticos continentais de água doce, algumas espécies ocorrem inclusive em ambientes de água salobra como a norte-americana *Erythrodiplax berenice* (Drury) (Dunson 1980). Tanto os adultos (Figs 15.1–2, 90–101), como as larvas (Figs 15.75–85) possuem um conjunto de características exclusivas como a complexa genitália secundária nos machos e suas estruturas acessórias entre o 2º e 3º segmentos abdominais (Figs 15.50–59), e o lábio modificado em máscara preênsil nas larvas (Figs 15.82–83). A posição anterior no abdômen das estruturas copulatórias resulta em uma configuração ímpar durante a cópula em que o macho com o auxílio dos apêndices caudais prende a fêmea pela cabeça nos Anisoptera ou pelo protórax nos Zygoptera, desse modo a fêmea, por sua vez, articula o abdômen anteriormente e posiciona a abertura genital do oitavo segmento abdominal sobre a genitália masculina.

Os odonatos pertencem a uma das linhagens mais antigas de Pterygota, as espécies viventes são remanescentes altamente modificados das primeiras radiações de insetos alados, ocorrida ainda durante o Paleozoico no Carbonífero, há cerca de 325 Ma (Petrulevičius & Gutiérrez 2016), período conhecido pelos artrópodes terrestres gigantes, incluindo os maiores insetos já registrados (Nel *et al.* 2018). Entre eles o célebre *Meganeuropsis permiana* Carpenter, espécie do grupo-tronco de Odonata pertencente aos extintos Meganisoptera (também chamados de Protodonata, mas veja Nel *et al.* 2009) de depósitos do Pennsylvaniano (Namuriano-Bashkiriano) há 318–320 Ma que possui a impressionante envergadura de 710 mm. Embora existam Meganisoptera relativamente diminutos como os também Meganeuridae *Nannotupus pumilio* Nel *et al.,* com comprimento das asas com cerca de 50 mm (Nel *et al.* 2009). Os Meganisoptera e outros representantes do grupo-tronco de Odonata compreendem os Odonatoptera, clado que inclui o grupo-coroa de Odonata, ou seja, as libélulas verdadeiras e, entre outros odonatoideos, os gigantes do Carbonífero que foram extintos no Permiano (Fig15.86; Bechly *et al.* 2001; Petrulevičius & Gutiérrez 2016). Os registros fósseis mais antigos indicam que os representantes do grupo-coroa de Odonata tenham se originado já no início do Permiano no Pennsylvaniano (Westphalian), há pelo menos 304 Ma (Jarzembowski & Nel 2002), e no início do Triássico a maioria das linhagens viventes já havia se diversificado (Rowe 2020). Recentes datações de tempos de divergência com base em análises filogenômicas suportam essa idade de origem, porém estimam que a linhagem das libélulas verdadeiras possa já ter se diversificado no início do Permiano (Kohli *et al.* 2020).

Ao lado de Ephemeroptera, Odonata forma o clado Paleoptera, representantes viventes e extremamente especializados da diversificação desse grupo de insetos alados ocorrida entre o Carbonífero e Permiano (*e.g.*, Misof *et al.* 2014). Os paleópteros são desprovidos da musculatura e escleritos alares que permitem o complexo modo de dobramento dos Neoptera quando em repouso, o que impossibilita a articulação das asas sobre o abdômen. Hipóteses robustas sobre o relacionamento filogenético entre essas duas linhagens e os Neoptera, que envolvem tempos de divergência antigos, que datam há centenas de milhões de anos, são essenciais para a compreensão de muitos processos evolutivos, em especial o voo. Embora a condição paleóptera é muitas vezes adotada com uma das fortes evidências de ances-



Figuras 15.1–2. Adultos de Odonata em vista lateral. **1,** Anisoptera, Libellulidae, *Perithemis mooma* Kirby, macho; **2,** Zygoptera, Coenagrionidae, Pseudostigmatinae, *Fredyagrion andromache* (Hagen *in* Selys), fêmea.

tralidade comum exclusiva entre os efêmeros e as libélulas, o relacionamento entre essas duas ordens e os Neoptera tem sido uma das questões mais problemáticas na compressão da história evolutiva dos insetos (Simon *et al.* 2018; Song *et al.* 2019).

São reconhecidas cerca de 6.340 espécies viventes de Odonata em três subordens, Anisoptera (os *dragonflies*, Figs 15.1, 78–79, 85, 98–101) e Zygoptera (os *damselflies*, Figs 15.2, 75–76, 90, 92–97), que rivalizam em número de espécies, e a

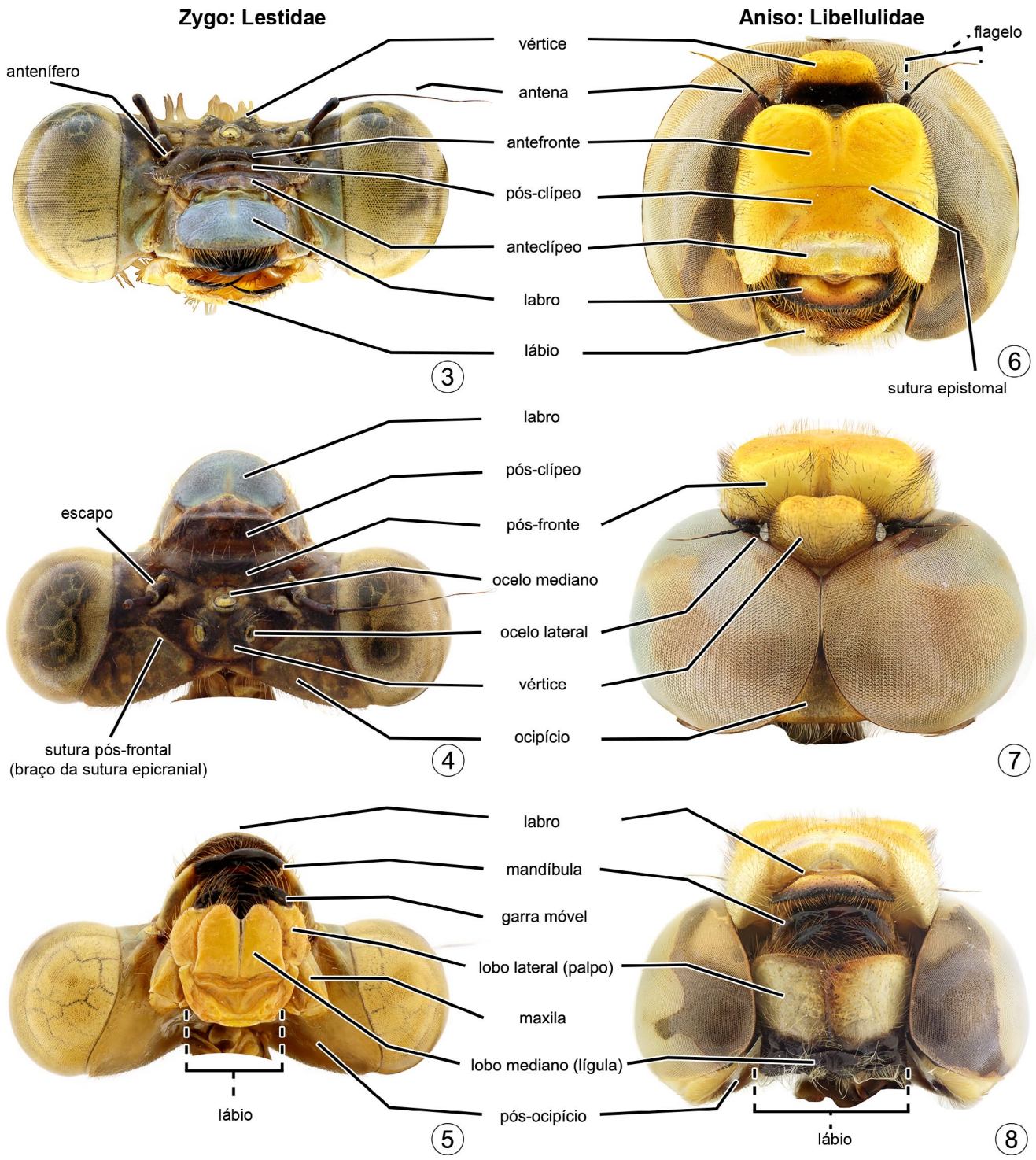
relictual Anisozygoptera. Esta última subordem, endêmica de cadeias de montanhas entre a Índia e o Japão, inclui quatro espécies, algumas de status duvidoso (Büsse 2016). Zygoptera reúne as libélulas delgadas, com olhos compostos posicionados mais lateralmente e geralmente de voo menos possante e corresponde a pelo menos 3.230 espécies (51,0% das spp. de Odonata), enquanto os robustos Anisoptera, maioria com os olhos compostos em contato por uma longa distância dorsalmente (holópticos) e de voo possante, correspondem cerca de 3.110 espécies (49,0% das espécies de Odonata) em todo o mundo (Paulson *et al.* 2022). Existem bases de dados *online* mantidas por especialistas contendo os quantitativos de riqueza atualizados, sejam eles a nível mundial ou regional (Paulson et al. 2022; veja também a página mantida por John Abbot - https://www.odonatacentral.org/#/). Para o Brasil esses números podem ser consultados no Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (Pinto 2022).

As libélulas são insetos predominantemente tropicais, desse modo há dois centros de diversidade nestas latitudes, um nas Américas Central e do Sul e outro no sudeste asiático, com mais de 1.600 espécies cada, juntos abrigam mais de 50% das espécies da ordem (veja Kalkman *et al.* 2008). Estimativas indicam que o número total de espécies se aproxime aos 7 mil (Kalkman *et al.* 2008), ou seja, possivelmente 10% da riqueza vivente permaneça desconhecida. Desde o início do século XX é percebida como uma das ordens de insetos mais bem estudadas (*e.g.*, Tillyard 1917), o que conduz a falsa impressão de que ainda há pouco a ser investigado. Embora o alto nível de conhecimento em comparação às ordens megadiversas seja verdadeiro, as taxas de descrições de novas espécies, em especial nestes dois centros de diversidade, continuam bastante elevadas.

A fauna da América do Sul é considerada uma das últimas fronteiras para estudos sobre a diversidade desses insetos e a pesquisa na região tem florescido nos últimos anos (Pinto 2016a). Desde a primeira edição dos Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia (Costa *et al*. 2012), ocorreram avanços significativos em diversas áreas do conhecimento dos Odonata que perpassam por descrições de muitas novas espécies e gêneros, restabelecimento e criação de famílias, estudos sobre comportamento, interações ecológicas, avaliação do estado de conservação e biomonitoramento e, sobretudo, nas hipóteses de relacionamento filogenético que têm revolucionado nossa compreensão da evolução da ordem e que culminaram em novas classificações (Dijkstra *et al*. 2013, 2014; Bybee *et al*. 2021). Neste período ocorreu um fenômeno que pode ser considerado a renascença da odonatologia neotropical em especial a brasileira, com o surgimento de diversos grupos de pesquisa e popularização significativa de estudos sobre as libélulas (Pinto 2015, 2016a). Esse aspecto é facilmente inferido ao observar o aumento próximo aos 13% no número de espécies registradas no país desde a primeira edição deste livro. Neste contexto, como resultado do Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil, é possível identificar o país como detentor da maior riqueza da ordem em toda a Biosfera com 918 espécies (14,5 % da fauna mundial), distribuídas em 152 gêneros, pertencentes a 15 famílias, sendo 11 delas em Zygoptera e 4 em Anisoptera (Pinto 2022). Com base no número de espécies que possivelmente aguardam para serem descritas o número total de espécies no país foi estimado em 1.500 por Costa *et al.* (2012).

Morfologia (adultos). O aspecto geral da morfologia externa dos adultos, exceto por características diferenciais entre as subordens Zygoptera, Anisozygoptera e Anisoptera, é bastante uniforme e pode ser considerado generalizado, consequentemente são insetos facilmente reconhecidos. Medem cerca de 15 a 210 mm e possuem 20 a 180 mm de envergadura, limites mínimos e máximos observados em zigópteros de Ischnurinae e Pseudostigmatinae (Coenagrionidae), respectivamente. Os Anisozygoptera não ocorrem no Brasil e possuem uma aparência que pode ser considerada um amálgama devido suas características que se assemelham às observadas nas outras duas subordens e não serão mencionados nesta seção.

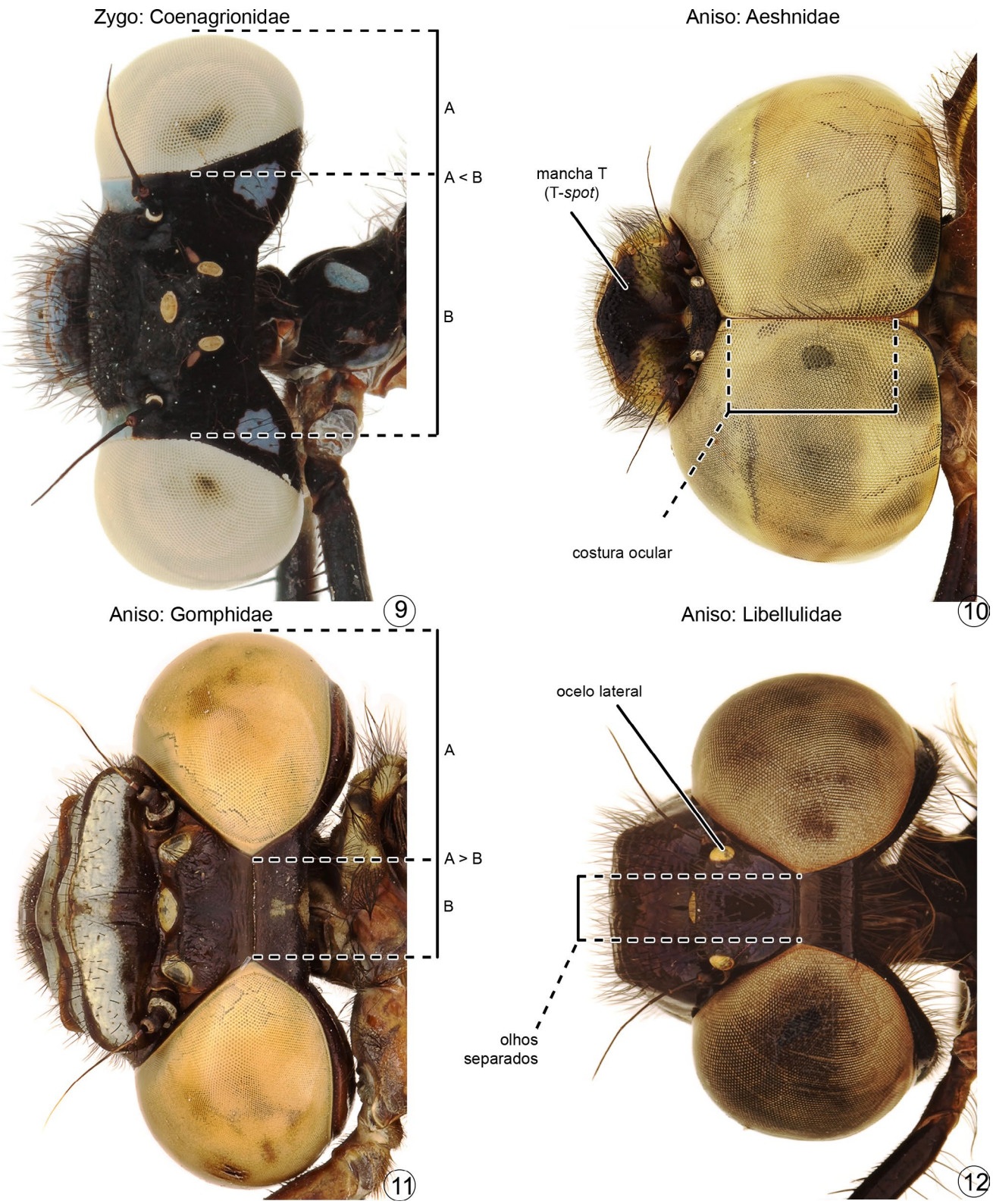
A cabeça das libélulas (Figs 15.3–12) é extremamente móvel, certamente evoluiu para maximizar três funções, a percepção visual, a propriocepção/orientação em voo e sustentação das estruturas e musculatura do robusto aparelho bucal. A cápsula cefálica pode ser globular (maioria dos Anisoptera) ou retangular com estreitamento mesial (Zygoptera e alguns Anisoptera), sendo fortemente escavada (côncava) posteriormente e em sua maior parte ocupada pelos grandes olhos compostos que reúnem aproximadamente 7 a 30 mil omatídios—nominalmente em cada olho 6.925 em um cenagrionídeo de *Ischnura* Charpentier, e 28.672 em um esnídeo de *Anax* Leach *in* Brewster—que apresentam morfologia diferentes e funções específicas (e.g., Meyer & Labhart 1993). A partir do sentido ventral ao póstero-dorsal, a cabeça (Figs 15.3–8) é formada pelo lábio, maxila, mandíbula, labro, clípeo (ante- e pós-clípeo), fronte (ante- e pós-fronte), vértice, occipício e pós-occipício (ou pós-gena). O aparelho bucal mastigador é hipognato, condição menos acentuada em Zygoptera com leve tendência a prognatia. Na porção mais ventral, o lábio (Figs 15.5, 8) achatado é formado por três lobos laminares, um lobo mediano (glossa e paraglossa fusionados) e um par de lobos laterais uniarticulados que correspondem aos palpos labiais, os quais portam uma garra móvel no ângulo interno distal (Figs 15.5, 8). As maxilas espatulares e as robustas mandíbulas são fortemente esclerosadas e denteadas, exceto por algumas especificidades da ordem, como a ausência da gálea e pelos palpos maxilares uniarticulados, são típicas de insetos com aparelho bucal mastigador. O labro consiste em uma placa uniarticulada, enquanto o clípeo está subdividido em um anteclípeo menor e menos esclerosado e um pós-clípeo maior e mais rígido, este último com a superfície dirigida anteriormente em Anisoptera e dorsalmente em Zygoptera (Figs 15.3–4, 6–7). Separada do clípeo pela sutura epistomal (clípeo-frontal) a fronte em geral é mais intumescida nos Anisoptera que nos Zygoptera e internamente abriga a forte musculatura das peças bucais. A divisão entre a antefronte e a pós-fronte pode ser bastante acentuada, eventualmente separada por uma carena em alguns Anisoptera e menos evidente em parte dos Zygoptera. Nos Anisoptera (*e.g.*, Aeshnidae e Libellulidae) muitas vezes a antefronte possui uma depressão mesial onde posteriormente está localizado o ocelo mediano. Os três ocelos são agrupados no topo da cabeça, o mediano na fronte e o par lateral no vértice, esta última área forma um tubérculo dorsal, podendo ser bastante protuberante nas famílias de Anisoptera. As antenas setáceas são inconspícuas, conectadas a cápsula cefálica por um antenífero, com escapo, pedicelo e flagelo que pode conter de um a cinco flagelômeros. A região dorsal do epicrânio pode ser reduzida a uma porção



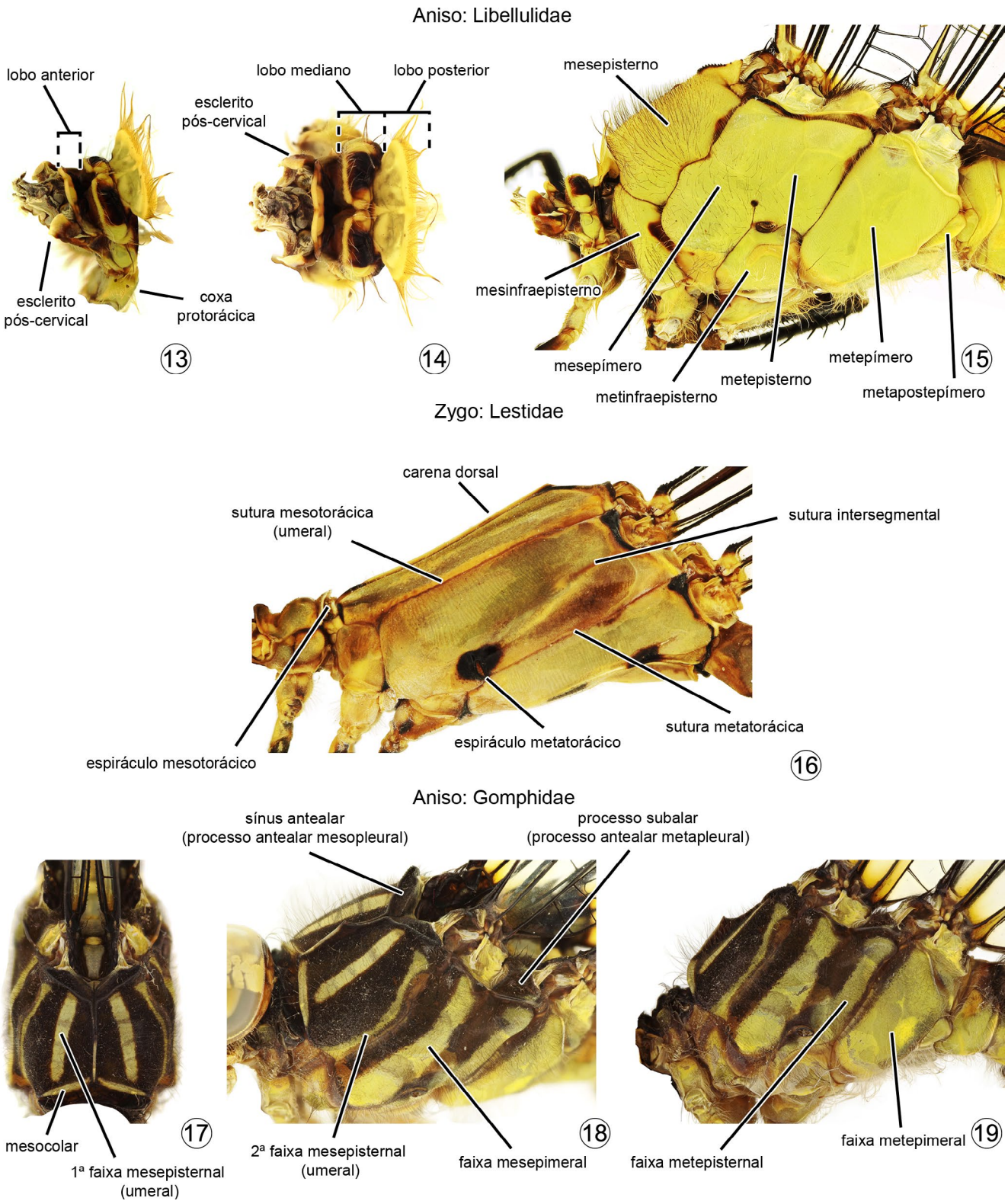
Figuras 15.3–8. Morfologia externa da cabeça de adultos machos de Odonata. **3–5,** Zygoptera, Lestidae, *Archilestes exoletus* Hagen *in* Selys em vista lateral (3), dorsal (4) e ventral (5); **6–8,** Anisoptera, Libellulidae, *Pantala flavescens* (Fabricius) em vista lateral (6), dorsal (7) e (8) ventral.

occipital triangular ou trapezoidal (triângulo occipital) como nos Anisoptera (Figs 15.7, 10–12) ou com maior superfície nos Zygoptera, onde a sutura pós-frontal delimita uma barra occipital mesial e lobos pós-oculares laterais (Fig. 15.4, 9). A região posterior esclerosada atrás do epicrânio é referida apenas como parte posterior da cabeça, devido à dificuldade em interpretar os limites entre occipício, pós-gena e pós-occipício. Nesta área, próximo ao forâmen magno, há campos de microtríquias que juntamente com escleritos pós-cervicais (Figs 15.13–14), musculatura e membranas do protórax, compõem um sistema extremamente especializado que atua na fixação da cabeça.

O tórax trissegmentado (Figs 15.13–19) é visivelmente dividido em duas regiões, um protórax pequeno e móvel e um sintórax (ou pterotórax) grande com orientação oblíqua que abriga a musculatura das asas e pernas. Protórax (Figs 15.13–14) com tergito grande, esclerosado e subdividido em lobos anterior, mediano e posterior. A morfologia do pronoto é bastante variável especialmente em fêmeas de Zygoptera, devido ao acoplamento dos apêndices caudais do macho durante o acasalamento.



Figuras 15.9–12. Morfologia externa da cabeça de adultos de Odonata em vista dorsal. **9,** Zygoptera, Coenagrionidae, *Argia croceipennis* Selys; **10,** Anisoptera, Aeshnidae, *Triacanthagyna nympha* Navás; **11,** Anisoptera, Gomphidae, *Zonophora campanulata campanulata* (Burmeister); **12,** Anisoptera, Libellulidae, *Diastatops intensa* Montgomery.



Figuras 15.13–19. Morfologia externa do tórax de adultos de Odonata em vista lateral (13, 15–16, 18, 19) e dorsal (14, 17). **13–15,** Anisoptera, Libellulidae, *Erythemis vesiculosa* (Fabricius); **16,** Zygoptera, Lestidae, *Archilestes exoletus* (Hagen *in* Selys); **17–19,** Anisoptera, Gomphidae, *Phyllogomphoides annectens* (Selys).

Meso- e metatórax (Figs 15.15–19) fusionados em um sintórax grande e robusto, com tergitos e esternitos bastante reduzidos, em compensação os pleuritos são extremamente desenvolvidos. A pleura está subdividida lateralmente em episterno e epímero, e ventralmente em infraepisterno (catepisterno). Nas bases das asas há dois tubérculos antealares um em cada segmento (Fig. 15.18).

Devido ao grande desenvolvimento da pleura e inclinação do sintórax, as regiões dorsal e ventral são basicamente formadas por pleuritos, sendo a região dorsal do mesotórax (mesepisterno) muitas vezes chamada de umeral, consequentemente a sutura mesotorácica é chamada de sutura umeral (Figs 15.16, 18). As suturas meso- e metatorácicas são sempre distintas, enquanto

a intersegmental, pode ser distinta ao longo de toda a pleura, restrita a uma porção dorsal (em alguns zigópteros, Fig. 15.16) ou a metade ventral (nos anisópteros, Figs 15.15, 19).

As pernas (Figs 15.20–24) raptoras são dirigidas anteriormente acompanhando a inclinação do sintórax e formam um cesto para captura de presas. O emprego das pernas na locomoção é bastante limitado, mas outras funções como limpeza, pendurar ou empoleirar na vegetação ou se fixar à fêmea durante o acasalamento são realizadas ou auxiliadas por esses apêndices. Podem ser relativamente curtas ou extremamente longas, com as pernas anteriores (protorácicas) menores e as posteriores (metatorácicas) maiores. As bases das coxas são largas e curtas enquanto o restante dos artículos de modo geral cilíndricos e alongados. Trocanter subdividido em dois pseudoartículos que não se articulam entre si (Fig. 15.22), fêmur e tíbia longos, tarso trímero, pretarso basicamente formado pelo par de garras tarsais, que por sua vez podem apresentar um dente ventral de tamanho variável (Fig. 15.23). As pernas são armadas com cerdas, esporões e espinhos, em muitos casos organizadas em fileiras nas margens ântero- e póstero-ventral dos fêmures e tíbias. A armadura (Figs 15.20–21, 24) apresenta polimorfismos, podendo estar ligado ao sexo ou ao segmento torácico, comumente há conjuntos especializados de esporões para funções específicas em forma de pentes, por exemplo, na margem ântero-ventral das tíbias protorácicas há um conjunto modificado de esporões achatados (pente tibial) utilizados na limpeza dos olhos compostos e das peças bucais. Na superfície ventral das tíbias dos machos de Anisoptera (exceto nos libellulídeos) há uma quilha (quilha tibial, Fig. 15.23) com comprimento variável entre as pernas anterior, mediana e posterior.

As asas (Figs 15.25–28) anterior (meso-) e posterior (metatorácica) são membranosas nuas, retangulares e longas, com a área ântero-distal com uma célula esclerosada (pterostigma) na grande maioria das espécies e com tridimensionalidade acentuada (corrugadas) devido ao sentido das veias longitudinais, intercalares e setores suplementares que podem ser convexos (+) ou côncavos (-). As veias são cobertas por microtríquias, que entre outras funções, auxiliam na limpeza do abdômen. A membrana alar pode ser semitransparente (hialina, Figs 15.37–40), colorida (Figs 15.30, 49) ou mesmo iridescente (Fig. 15.41), diferenças de coloração que se devem a pigmentação, a organização nanoestrutural que resulta em reflectância seletiva ou mesmo a deposição de cera (pruinosidade). Possuem rica venação em comparação a maioria das ordens de insetos, podendo ser densa (fechada; Figs 15.41–44) ou menos reticulada, com menor número de veias transversais (aberta; Figs 15.35–36). A interpretação da morfologia das asas e venação, tem sido uma fonte importante para diversos estudos e essenciais na delimitação de categorias taxonômicas em níveis superiores ou mesmo ao nível específico. Contudo, existe um longo histórico de terminologias conflitantes adotadas contemporaneamente pelos especialistas. As hipóteses de homologia entre as veias são importantes para compreensão de processos evolutivos e, portanto, o emprego de um nome implica em uma hipótese sobre a história evolutiva destes insetos. Embora às discordâncias sobre qual terminologia deva ser utilizada estejam longe de serem encerradas, neste capítulo é adotada uma terminologia baseada nos trabalhos da paleontologista Jarmila Kukalová-Peck. Seu sistema se baseia na hipótese de que as asas tenham evoluído de apêndices pleurais (exitos) e que orginalmente em suas bases possuíam oito escleritos de onde cada um partem um ramo anterior convexo (+) e outro posterior côncavo (-), desse plano básico as veias se ramificaram, fusionaram ou mesmo desapareceram ao logo da história evolutiva. Na prática, as asas das libélulas são formadas por ramos longitudinais, intercalares, suplementares, setores e veias transversais. O estudante dos Odonata deve estar atento ao sistema empregado em cada fonte consultada, para então realizar a correta equivalência entre os nomes apresentados. A terminologia da venação adotada neste capítulo é apresentada nas Figs 15.25–28 e as abreviaturas na Tabela 15.1.

Abdômen (Figs 15.1–2, 50) longo e cilíndrico, com dez segmentos visíveis podendo ser extremamente delgado em alguns grupos. O tergo é o conjunto de escleritos mais desenvolvido, de fato o que se observa no abdômen das libélulas são tergitos. Os esternitos são reduzidos e os pleuritos de aparência membranosa. Os tergitos possuem carenas e sulcos que delimitam áreas dorsais, laterais e ventrais, sendo úteis em descrições tanto da morfologia externa, como dos padrões de coloração (Figs 15.60–62), padrões que podem ser inteiramente obliterados devido a densa cobertura de cera (pruinosidade) observada em muitas famílias. Machos de Anisoptera e mesmo algumas fêmeas de Gomphidae podem apresentar no segundo tergito abdominal uma projeção lateral denominada aurícula (Figs 15.51–54), esta geralmente é observada em conjunção ao triângulo anal na asa posterior (Figs 15.43–44, 46). Projeções tergais ventrais, com formato de expansões laminares, entre o 7º e 9º segmentos, são observados em alguns Gomphidae e Libellulidae, enquanto tuberculares dorsais no 10º segmento podem ocorrer em Aeshnidae, Gomphidae e 'Corduliidae' *s.l.* (Fig. 15.69). Na parte ventral do 10º segmento das fêmeas é comum portar espinhos e tubérculos (Fig. 15.72) que auxiliam durante a oviposição endofítica (veja a seção Biologia). Os esternitos podem apresentar saliências (Fig. 15.69), carenas ou conjuntos de pilosidades especializados. Projeções esternais são observadas no 1º segmento abdominal em gêneros de diversas famílias como Calopterygidae, Coenagrionidae e Aeshnidae (Fig. 15.52), e no 8º segmento em gêneros de 'Corduliidae' *s.l.* (Figs 15.69).

Entre as muitas sinapomorfias da ordem, está a genitália secundária única dos machos (Figs 15.50–59), localizada ventralmente entre o 2º e 3º segmentos, com uma cavidade no segundo segmento (fossa genital, Figs 15.52–53). A abertura das gônadas está localizada no 9º segmento nos machos (Figs 15.65, 68) e no 8º segmento nas fêmeas (Figs 15.72–74), enquanto o 10º segmento porta os apêndices caudais (Figs 15.50, 63–71). A complexa genitália secundária é composta de estruturas que derivam principalmente dos esternitos, embora pleuritos e tergitos também estejam envolvidos. A genitália difere entre as subordens Anisoptera e Zygoptera e varia ao nível de família, embora as mesmas estruturas estejam envolvidas, possuem forma e função bastante distintas de acordo com o grupo. Em um plano básico a genitália secundária é formada por uma lâmina anterior, um par de hâmulos anteriores e posteriores, uma lígula genital e associada ao esternito do 3º segmento está a vesícula espermática (*vesica spermalis*, Figs 15.51–59), algumas estruturas podem estar reduzidas ou mesmo ausentes. Muitos Anisoptera possuem ainda lobos genitais, uma projeção ventral pareada do

segundo tergito (Figs 15.50, 54). Um aspecto evolutivo significativo é o fato de o pênis não ser homólogo entre as subordens. Em Zygoptera corresponde a bissegmentada lígula genital e a vesícula espermática possui um segmento, já nos Anisoptera a vesícula espermática é um órgão com um complexo sistema hidráulico, dividido em quatro segmentos e além da função de armazenamento do esperma, atua como pênis (Figs 15.54–59). Entre as funções das estruturas da genitália estão a orientação para acoplamento das peças masculinas e femininas durante a cópula, armazenamento de esperma, retirada ou reposicionamento do esperma de machos rivais e fertilização.

Os Odonata possuem cinco apêndices caudais (Figs 15.63–71, 77, 80–81), um par de cercos uniarticulados, um epiprocto e um par de paraproctos (Figs 15.66, 69, 77, 81). Alguns autores separam esses apêndices entre superiores e inferiores, nesta terminologia os cercos sempre correspondam aos apêndices superiores, porém os inferiores podem fazer referência ao epiprocto ou aos paraproctos, portanto, seu uso deve ser evitado. Os apêndices caudais são utilizados pelo macho para se prender à fêmea durante o acasalamento, sendo essa fixação no protórax em Zygoptera e na cabeça nos Anisoptera. O formato, tamanho ou mesmo funções variam consideravelmente nas diferentes famílias, com apêndices mais ou menos laminares, cilíndricos, ramificados, longos, curtos etc., devido a isso são fontes de caracteres taxonômicos para a maioria dos grupos. Já nas fêmeas são mais uniformes, em geral menores e menos elaborados. Na maioria das famílias ocorrentes no Brasil, exceto os anisópteros de Gomphidae, 'Corduliidae' *s.l.* e Libellulidae, as fêmeas possuem ovipositor desenvolvido para oviposição endofítica, sendo formado por três pares de valvas (gonapófises do 8º e 9º e gonoplaca do 9º segmentos) situadas ventralmente no ápice do abdômen (Fig. 15.72). Os dois primeiros pares são estruturas perfurantes utilizadas para penetrar o substrato e permitir a inoculação individual dos ovos no interior do orifício formado. Em Gomphoidea e Libelluloidea as estruturas genitais femininas estão reduzidas a uma placa subgenital, também chamada de lâmina vulvar (Figs 15.73–74) originada no 8º segmento, com vestígios de outras estruturas como os estilos (Fig. 15.74). Alguns gêneros de Libelluloidea secundariamente desenvolveram estruturas semelhantes ao ovipositor.

Para maior profundidade sobre a morfologia de adultos de Odonata sugere-se consultar os textos que serviram de base para a descrição apresentada acima, desde os mais gerais (Calvert 1893; Tillyard 1917; Snodgrass 1935[1993]; Asahina 1954; Garrison *et al.* 2006, 2010), bem como específicos a regiões do corpo, como tórax e pernas (Cowley 1937, 1941; Gorb 2000), asas e venação (Riek & Kukalová-Peck 1984; Bechly 1995; 1996; Fleck *et al.* 2003; Trueman & Rowe 2019), genitália secundária masculina (Pfau 1971; 2011; Miller 1991) e terminália das fêmeas (Matushkina 2004, 2011).

Imaturos. Os ovos de espécies com postura endofítica, todos Zygoptera e Aeshnidae em Anisoptera, são comparativamente maiores, fusiformes e alongados, enquanto aqueles com postura exofítica, Gomphidae, 'Corduliidae' *s.l.* e Libellulidae, tendem a ser menores, ovalados e esféricos, mesmo que existam variações de acordo com a preferência de hábitat de cada espécie. Medem cerca de 0,5 a 0,7 mm de comprimento e 0,2 a 0,6 mm de diâmetro, possuem três camadas distintas: um envelope vitelínico, um exocórion elástico e um endocórion com múltiplas camadas (*cf.* Corbet 1999).

A terminologia dos estágios pós-embrionários em Odonata é bastante heterogênea. A despeito de serem insetos hemimetabólicos, os imaturos são designados de larva pela maioria dos especialistas, parcialmente devido a argumentação de Tillyard (1917) e porque a mais antiga sociedade internacional de odonatologia, que publica um periódico dedicado ao estudo das libélulas desde 1972 (*Odonatologica*), exigia que assim fossem nomeados. Recentemente houve uma tentativa de "padronização" com a opção pelo termo náiade, contudo, a proposta foi criticada em favor do uso do termo larva (*e.g.*, Sahlén *et al.* 2016). Com objetivo de preservar a consistência no emprego da terminologia, os termos utilizados para se referir ao desenvolvimento pós-embrionário seguem Corbet (2002), desse modo neste capítulo o termo larva é adotado em preferência à ninfa e náiade. Além disso, ao longo do desenvolvimento os imaturos sofrem drásticas modificações ontogenéticas (*e.g.*, Carvalho 2018), desse modo esta seção faz referência principalmente às larvas nos últimos estádios de desenvolvimento. O último estádio larval (Figs 15.76, 78–79, 85) pode ser identificado com base no comprimento das tecas alares, quando o comprimento da teca alar corresponde a uma distância igual ou superior a largura máxima da cabeça a larva está em seu último estádio de desenvolvimento (Carvalho 2007).

As larvas (Figs 15.75–85) possuem a tagmose semelhante aos adultos, entretanto, com maior variação no tamanho e forma dos segmentos. A morfologia externa é dissimilar entre as subordens, famílias e gêneros, isso se deve às incontáveis adaptações para a ocupação de hábitat e às especificidades de dieta e defesa à predação. O corpo é achatado dorso-ventralmente com cabeça, tórax e abdômen, distintos. O formato da cápsula cefálica é bastante variável, sendo trapezoidal, pentagonal, arredondada ou mesmo em forma de haltere em vista dorsal. Na cabeça (Figs 15.82, 85), embora claramente especializada para a captura de presas em meio aquático, são reconhecidas as mesmas estruturas, divisão de escleritos e apêndices dos adultos. A partir do sentido ventral ao póstero-dorsal é observado lábio, maxila, mandíbula, labro, clípeo, fronte, vértice, occipício e pós-occipício, além das antenas, três ocelos e os olhos compostos. As peças bucais são altamente especializadas e com uma tendência a prognatia. Lábio (Figs 15.82–83) modificado em uma estrutura preênsil retrátil é uma das características exclusivas dos Odonata. Utilizado na captura de presas é formado por peças uniarticuladas o pós-mento, premento e um par de palpos (Fig. 15.82), estes últimos portam uma garra móvel distalmente. Quando em repouso permanece flexionado junto ao corpo. O pós-mento é alongado e estreito, se articula com o premento para formar o mecanismo de captura (Figs 15.82). Premento com forma variável, peciolado em Lestidae (Zygoptera), achatado e espatular na maioria das famílias de Zygoptera e nos Aeshnidae e Gomphidae de Anisoptera; ou fortemente côncavo, formando claramente uma máscara ântero-ventral em formato de colher nos Libelluloidea (Figs 15.82–83). A superfície dorsal do premento porta um conjunto de cerdas (setas prementais) e a margem distal (lígula) pode ser fendida (fenda mediana), bem como portar cerdas (*e.g.*, Gomphidae), ou protuberâncias pequenas arredondadas a longas e robustos espinhos (*e.g.*, Aeshnidae). Os palpos podem ser estreitos, serri-

lhados e denteados nas margens distal (maioria dos Zygoptera) ou interna (alguns Gomphidae), acuminado em um robusto espinho (*e.g.*, Aeshnidae) ou espatulado com a margem distal retilínea ou com níveis distintos de ondulações (crênulas), estas podem ser bastante acentuadas em formato digitiforme (*e.g.*, Libellulidae). Na superfície dorsal há conjuntos específicos de cerdas, as setas palpais. Mandíbulas com dentição característica com especificidade associada ao grupo taxonômico, de tal modo que fórmulas mandibulares são utilizadas e permitem determinar categorias taxonômicas como família e gênero. Antenas com sete artículos (Figs 15.75–76), exceto nos Gomphidae (Anisoptera) que possuem apenas quatro antenômeros (Fig. 15.77). As antenas são relativamente uniformes na maioria das famílias, com pequenas diferenças na pilosidade ou no comprimento de artículos como nos Calopterygidae e Dicteriadidae, em que o escapo é extremamente longo. Contudo em Gomphidae há uma grande diversidade de formas e tamanhos. Olhos compostos (Figs 15.75–76, 78–79, 82, 85) com uma área funcional distintamente delimitada, geralmente arredondados lateralmente e projetados anteriormente, em alguns grupos dorsalmente ou mesmo pedunculados (*e.g.*, Libellulidae). O número de omatídios (área funcional do olho) aumenta gradualmente ao longo do desenvolvimento.

Tórax de configuração semelhante aos adultos (protórax distinto do sintórax), com três pares de pernas e dois pares de tecas alares que surgem após os estádios iniciais de desenvolvimento e gradualmente aumentam de tamanho. As pernas com coxa, trocanter, tíbia, tarso e pretarso. Projeções especializadas nas tíbias para cavar o substrato onde permanecem enterradas, bem como tarsos dímeros são observados em alguns Gomphidae.

Abdômen com dez segmentos distintos, com formato variável, desde cilíndrico nos Zygoptera (Fig. 15.76) a achatado em alguns gêneros de Gomphidae e Libellulidae (Fig. 15.85). Projeções tuberculares dorsais (espinhos dorsais) de formato arredondado a acuminado e com diversos tamanhos, bem como laterais (espinhos laterais), são observados na maioria dos Anisoptera (Figs 15.80–81, 84–85). Nas famílias em que as fêmeas possuem ovipositor desenvolvido (todos Zygoptera e Aeshnidae em Anisoptera), no ventre do abdômen, é possível distinguir o sexo pelos caracteres sexuais secundários em desenvolvimento, seja por impressões da genitália secundária no segundo e terceiro segmentos ou pela morfologia da abertura genital nos machos e pelas valvas do ovipositor das fêmeas no 8º e 9º segmentos (Fig. 15.77). Nos anisópteros de Aeshnidae, Gomphidae, Corduliidae *s.l.* e alguns Libellulidae pelo dimorfismo do epiprocto em que os machos possuem pequenos tubérculos (Fig. 15.81). No ápice do abdômen estão os apêndices caudais extremamente modificados que compõem os sistemas para realização de trocas gasosas diretamente de gases dissolvidos na coluna d'água. Nos Zygoptera (Figs 15.75–77) o epiprocto e os paraproctos são modificados em estruturas com maior superfície, as brânquias ou lamelas caudais, que possuem formato, traqueação, tamanho e ornamentação bastante variados entre as famílias. Por sua vez, nos Anisoptera (Figs 15.78–81, 84–85) as brânquias são internalizadas em uma câmara retal muscular e os apêndices caudais são denominados em conjunto de pirâmide anal. Em espécies que as larvas vivem enterradas no substrato o décimo segmento é prolongado em um longo sifão onde no ápice está localizada a pirâmide anal (Fig. 15.78). A câmara retal também é utilizada para o deslocamento por meio de um sistema de propulsão a jato com a contração da musculatura e expulsão com grande energia da água, já nos zigópteros as brânquias lamelares atuam como remos.

O texto desta seção foi baseado principalmente em Tillyard (1917), Corbet (1953), Snodgrass (1954), Watson (1955), Carvalho (1993, 2018), Suhling *et al.* (2014), Pessacq *et al.* (2018) e Tennessen (2019), publicações que a leitura é indicada aos estudantes para maiores detalhes sobre a morfologia dos imaturos de Odonata.

Biologia. A biologia e ecologia das libélulas, bem como diversos aspectos relacionados a seu modo de vida, como preferência de hábitat, interações bióticas, comportamento, período de emergência, alterações ontogenéticas, para mencionar apenas alguns tópicos, são bem estudadas especialmente na Europa e América do Norte. Para a maioria das espécies brasileiras ainda há poucos estudos, embora generalizações possam ser feitas. Existe um volume gigantesco de informações, há livros textos com grandes compilações sobre quase todos os temas, como as contribuições de Corbet (1999), Corbet & Brooks (2008), Córdoba-Aguilar (2008), Suhling *et al.* (2015) e Paulson (2019).

As libélulas possuem um ciclo de vida bimodal complexo, um aquático, de maior duração que ocorre durante o desenvolvimento larval e outro terrestre, de menor duração durante a fase da imago, ambas as fases com adaptações próprias para ocupar esses ambientes distintos. Fatores bióticos e abióticos regulam sua ocorrência, entre eles a presença de predadores, níveis de salinidade, acidez, incidência solar, vegetação, disponibilidade de alimentos, temperatura e altitude (Corbet 1999). Larvas e adultos são predadores generalistas vorazes. As larvas capturam suas presas com auxílio do lábio modificado, entre as quais estão desde diminutos invertebrados como crustáceos cladóceros, moluscos, larvas de insetos e até pequenos vertebrados como girinos e peixes. Os adultos geralmente capturam suas presas em voo com auxílio de suas pernas raptoras, preferencialmente outros insetos, sendo que de modo geral o tamanho da libélula determina o tamanho da presa. Alguns grupos têm preferência por presas específicas como borboletas, porém a maior especialização é observada nas espécies florestais de gêneros de Pseudostigmatinae, como *Mecistogaster* Rambur, que são especializadas na captura de aranhas em teias orbitais (Corbet 1999).

Dois tipos básicos de oviposição são observados a (1) endofítica, em que os ovos são depositados individualmente no interior ou entre tecidos vegetais ou material similar como lama e outros detritos; e (2) exofítica, quando os ovos são liberados em massa sobre diferentes substratos, na maioria das vezes isso ocorre diretamente na coluna d'água (Corbet 1999). Algumas espécies depositam os ovos em 'tiras' ligados a filamentos específicos (Trueman 1990) ou por uma massa gelatinosa (Winstanley 1981). No Brasil, pelo menos as fêmeas do corduliídeo *Cordulisantosia marshalli* Costa & T.C. Santos (Fig. 15.100) foram observadas realizando tipo semelhante oviposição (APP, obs. pess.). A duração da fase embrionária é variável conforme a espécie e devido a diversos fatores, assim a larva pode emergir dentro de cinco dias (*e.g.*, *Pantala flavescens* [Fabricius]) ou após 280 dias em espécies com diapausa ou até mesmo devido a outras modalidades de atraso no desenvolvimento (Corbet 1999).

O desenvolvimento pós-embrionário ocorre por meio de um número não fixo de estádios (ínstares), sendo variável inter- e intraespecificamente. Desse modo uma terminologia própria foi desenvolvida para se referir aos estádios de modo regressivo, sendo o último estádio de desenvolvimento denominado F-0, o penúltimo F-1, o antepenúltimo F-2 e sucessivamente até o primeiro estádio. A duração de cada estádio pode ser curta nos primeiros estádios (menos de 24h) ou longa (mais de um ano) nos estádios mais avançados de desenvolvimento, sendo o último de maior duração. O primeiro estádio pouco se parece com uma larva de Odonata, tem duração de poucos minutos ou horas e pode permanecer preso ao córion do ovo, sendo muitas vezes denominado pró-larva (*cf.* Corbet 1999). O número mínimo de mudas até a emergência do adulto é 7 e, de modo geral, as larvas completam o desenvolvimento entre 7 e 18 mudas (Corbet 2002). A duração do período larval está diretamente relacionada a um conjunto de fatores e processos incluindo sazonalidade, latitude, altitude e temperatura, que determinam o número de gerações ao ano, *i.e.*, voltinismo. Corbet *et al.* (2006) destacam que o número de gerações ao ano é determinado por dois fatores principais, (1) latitude e (2) tipo de hábitat. Nas comunidades em latitudes elevadas predominam espécies em que o ciclo ovo–larva–adulto tem duração de mais de um ano (semi- e partivoltinas), o mesmo fenômeno ocorre em comunidades em hábitat mais estáveis como rios perenes, enquanto comunidades em latitudes mais baixas e ambientes extremamente instáveis como poças temporárias, predominam espécies uni- e multivoltinas, com uma ou múltiplas gerações ao ano. A duração do período larval pode ser tão curta quanto 20 dias como em *Pantala flavescens* até oito anos no anisozigóptero *Epiophlebia superstes* (Selys) (Paulson 2019).

Durante o período larval, a preferência de mesohábitats é mais acentuada que nos adultos. As larvas evoluíram para ocupar tipos, seções e estratificações de ambientes aquáticos bastante específicos, com o desenvolvimento de inúmeras adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais. Com base nesses aspectos as larvas são classificadas em quatro categorias principais: (1) agarradoras/escaladoras; (2) reptantes; (3) semi-fossadoras; (4) fossadoras (Corbet 1999; Suhling *et al.* 2015). Espécies brasileiras foram classificadas quanto a preferência de hábitat de modo semelhante (Carvallho & Nessimian 1998).

Quando próximo a emergência o adulto farado, ainda preso internamente ao tegumento da larva, sai da água e pode percorrer grandes distâncias (quase 50 m) em busca do local para a emergência, esta pode ocorrer ao nível do solo, às margens do corpo d'água, agarrado a macrófitas emergentes ou mesmo em galhos e troncos à vários metros de altura. Aproximadamente no período de até 24h após a emergência, o tegumento do adulto está pouco rígido e a coloração mal definida e é denominado *teneral*. Após esse período a imago passa pelo período pré-reprodutivo com duração de dias a meses, quando adquire o padrão de coloração definitivo e ocorre a maturação das gônadas e finalmente tornando-se reprodutivamente viável (Corbet & Brooks 2008).

Adultos de Odonata podem ser encontrados virtualmente em qualquer local, mas quando sexualmente maduros a maioria retorna aos locais de criação considerado o ponto de encontro ou *rendezvous*, arena onde ocorrem inúmeras interações incluindo o comportamento reprodutivo (Corbet 1980). O pico de atividade, na maioria das comunidades, ocorre nos períodos com maior incidência solar, por isso são considerados amantes do sol (*e.g.*, Cordero-Rivera 2006). Em gêneros de Aeshnidae, como *Gynacantha,* as espécies são crepusculares (Williamson 1923). Sob o ponto de vista ecológico/comportamental, o tipo de comportamento quando em atividade permite classificar as espécies em voadoras (*fliers*) e pousadoras (*perchers*). As voadoras executam quase todas as suas atividades em voo e raramente são vistas pousadas. Por outro lado, as pousadoras passam o maior período ativo sobre poleiros, onde delimitam um território para a reprodução e alimentação, dos quais alçam voo por curtas distâncias (Corbet & May 2008). Exibem inúmeras modalidades de comportamento devido principalmente a mecanismos de termorregulação, deste modo posturas específicas podem ser assumidas para diminuir ou aumentar a irradiação da temperatura.

Durante o comportamento reprodutivo pode haver corte, nesses casos há exibição e sinalização entre machos e fêmeas (*e.g.*, Pestana *et al.* 2018, Pena-Firme & Guillermo-Ferreira 2020). Comportamentos agonistas inter- e intraespecíficos são comuns e os machos territoriais patrulham a área e defendem os sítios de oviposição ferozmente de rivais com mordidas (Rüppell & Hilfert-Rüppell 2013). Durante a cópula é assumida uma postura conhecida como roda, configuração única entre os insetos, em que a fêmea, presa pelo macho com o auxílio dos apêndices caudais, curva o abdômen anteriormente para posicionar as aberturas genitais (Corbet 2003). Essa postura, pode perdurar por menos de dez segundos até muitas horas, pelo menos em indivíduos de *Ischnura* foi registrada com 6 h de duração. A cópula se dá por dois momentos distintos: um para a retirada ou reposicionamento do esperma de machos rivais e outro para a fertilização em si. Durante essa competição espermática o volume retirado pode ser de até 100% do esperma rival (Córdoba-Aguilar *et al.* 2003). Recentemente tem havido um aumento expressivo no número de estudos de biologia, história natural e comportamento para as espécies ocorrentes no Brasil, cenário promissor comparado há três décadas quando havia alguns poucos estudos, entre eles os estudos pioneiros sobre espécies comuns em ambientes lênticos como *Diastatops intensa* Montgomery e *Perithemis mooma* Kirby (Wildermuth 1991, 1994).

A primeira grande publicação dedicada a todos os aspectos da ordem pode ser considerada a de Tillyard (1917), há mais de cem anos, contudo, o maior compêndio sobre todos os tópicos da biologia e ecologia das libélulas foi publicado por Corbet (1999), que continua sendo uma fonte essencial de consulta.

Classificação. A sistemática de Odonata alcançou um nível de conhecimento bastante elevado, mesmo que a classificação em subordens e famílias ainda seja controversa. As espécies viventes têm sido tradicionalmente divididas em três subordens: Zygoptera, Anisozygoptera e Anisoptera (*e.g.,* Fraser 1957; Davies & Tobin 1984, 1985). A subordem Zygoptera (Figs 15.2, 92–97) reúne libélulas delgadas, asas pecioladas (no plano básico), olhos compostos separados no topo da cabeça por uma longa distância e lígula genital como órgão copulador intromitente (pênis); subordem Anisozygoptera são libélulas relictuais de asas pecioladas, olhos separados dorsalmente por uma curta distância, hâmulo posterior como órgão copulador intromitente (pênis); subordem Anisoptera (Figs 15.1, 98–101) libélulas robustas com a base

Tabela 15.1. Sistema de venação e áreas da asa de Odonata com equivalência entre a terminologia adotada neste capítulo (baseada em Riek & Kukalová-Peck (1984) e Fleck *et al.* (2003) com os sistemas de Tillyard & Fraser (mais utilizado) e o mais recente proposto. n/a = não aplicável.

Veia, área ou setor	convexa (+); côncava (-)	Tillyard & Fraser (Fraser 1957)	Trueman & Rowe (2019)	Neste capítulo
Asa anterior	n/a	Fw	Fw	Fw
Asa posterior	n/a	Hw	Hw	Hw
Margem costal (fusão da pré-costa, costa e subcosta)	+	C	(Ev+CA)+CP+ScA	CA&CP&ScA
Subcosta posterior	-	Sc	ScP	ScP
Rádio anterior	+	R1	RA	RA
Rádio anterior e posterior fusionados	+	Rs+M	R+M+CuA	RA&RP
Setor radial	-	Rs	RP+M	RP1-2
Rádio posterior 1 (primeiro ramo o rádio posterior)	-	R2	RP1	RP1
Intercalar do rádio posterior 1	-	IR2	IR1	IRP1
Rádio posterior 2 (segundo ramo do rádio posterior)	-	R3	RP2	RP2
Intercalar do rádio posterior 2	+	IR3	MA	IRP2
Rádio posterior 3 e 4 (terceiro e quarto ramos do rádio posterior fusionados)	-	R4+5	MP	RP3-4
Suplemento radial	+	Rspl	-	Rspl
Média e Cúbito fusionados	+	CuP+AA	CuP	M&Cu
Média anterior	+	MA	CuA	MA
Média anterior b	+	-	-	MAb
Suplemento mediano	+	Mspl	CuS	Mspl
Média posterior		CuP	CuP	MP
Anal e Cúbito anteriores fusionadas	+	AA	-	AA ou AA&CuA
Cúbito anterior	+	A1	AA	CuA
Vestígio do cúbito posterior (veia transversal cúbito-anal)	-	AC	Ac (Anal-*crossing*)	CuP-*crossing*
Suplemento cubital (asa posterior)	-	Aspl	-	Cuspl
Anal Anterior	+	AA	AA	AA
Anal anterior 1a (primeira anal acessória na asa posterior)	+	-	-	AA1a
Anal anterior 1b (segunda anal acessória na asa posterior)	+	-	-	AA1b
Anal anterior 1b e Anal posterior fusionadas	+	-	AA+Ev	AAb&AP
Anal posterior	-	-	-	AP
Antenodais	n/a	Ax	Ax	Ax
Veia transversal basal	n/a	Ax0	Ax0	Ax0
Primeira antenodal primária	n/a	Ax1	Ax1	Ax1
Segunda antenodal primária	n/a	Ax2	Ax2	Ax2
Pós-nodais	n/a	Px	-	Px
Nó costal	-	N	N	N
Veia transversal subnodal (subnó)	n/a	sn	-	sbn
Setores do árculo (RP&MA)	+	arc	Arc	arc
Veia transversal da ponte	n/a	transversal da ponte	-	veia da ponte
Veia transversal oblíqua	n/a	o	-	ob
Veia de apoio do pterostigma (*brace vein*)	n/a	veia de apoio	-	veia de apoio
Triângulo discoidal	n/a	célula discoidal	triângulo	T
Subtriângulo	-	s	-	st
Supratriângulo (hipertriângulo)	n/a	h	hipertriângulo	ht
Quadrângulo	n/a			Qo
Campo discoidal	-	campo discoidal	campo cubital	df
Alça anal	n/a	alça anal	-	alça anal
Sole (“sola” da alça anal)	+	-	-	*sole*
Heel (“calcanhar” da alça anal)	+	-	-	*heel*
Gaff (parte proximal da alça anal)	+	-	-	*gaff*
Campo anal			campo neoanal	af
Pterostigma	n/a	pt	Pt	pt
Células paraanais	n/a		-	n, o, p, q, r, s,

das asas largas, a posterior mais larga, maioria com os olhos compostos em contato por uma longa distância dorsalmente (holópticos), *vesica spermalis* (vesícula espermática) como órgão copulador intromitente (pênis). O grupo monofilético formado pelos representantes viventes de Anisozygoptera + Anisoptera tem sido batizado de Epiprocta (Lohmann 1996a–c) ou Epiproctophora (Bechly 1996), devido aos apêndices caudais de Anisozygoptera serem similares aos de Anisoptera, porém, deve ser considerado um nome vernacular para se referir ao clado (*cf.* Dijkstra *et al.* 2013).

Os alicerces das classificações modernas das libélulas remetem a Michel Edmond de Selys Longchamps (1813–1900) que descreveu o maior número de espécies (Wasscher & Dumont 2013). Com base em sua importante coleção criada com a aquisição de outras igualmente relevantes, incluindo as de Pierre André Latreille (1762–1833) e Jules Pierre Rambur (1801–1870), monografou quase todas as famílias, entre as que não monografou está a extraordinariamente diversa Libellulidae, posteriormente revisada por Friedrich Ris (1867–1931). O sistema de classificação de Selys é anterior ao estabelecimento das regras e consequentemente ao Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, porém, até mesmo em sua época, o sistema por ele proposto era incomum. Suas categorias foram nomeadas em francês, i.e., *famille* (*e.g.*, Libellulines), seguida por *sous-famille*, *légions*, *genre*, *sous-genre* e *groupe*. Atualmente a equivalência dos níveis superiores até *genre* (gênero) como categorias do grupo da família (família, subfamília, tribo) e de seus *sous-genre* (subgêneros) como os gêneros atuais está consolidada (*cf.* Trueman 1999, 2007).

Após os trabalhos de Selys diversos pesquisadores propuseram sistemas de classificação profundamente baseados em caracteres da venação que formaram a espinha dorsal da classificação e hipóteses do relacionamento filogenético em Odonata. Coube a Tillyard (1917) ranquear formalmente todos os gêneros em categorias de família e tribo conforme as regras de nomenclatura vigentes, este sistema, atualizado em publicações posteriores (Fraser 1957), permaneceu estável, com pequenas modificações em catálogos posteriores como o de Bridges (1994).

A popularização das análises filogenéticas a partir da metade da década de 1990 trouxe desafios adicionais a classificação das libélulas em especial ao nível de subfamília, uma vez que muitas foram demonstradas não monofiléticas. Por esta razão as categorias menos inclusivas como subfamília e tribo, de modo geral são desconsideradas (*cf.* Pinto 2013). O acúmulo de dados sobre o relacionamento filogenético não convertido em classificações foi parcialmente suplantado no início da década de 2010 com a proposta de novos sistemas que conciliaram a classificação com as hipóteses de relacionamento filogenético vigentes (Dijkstra *et al.* 2013, 2014). Porém, a rapidez com que a sistemática molecular tem avançado, em especial a filogenômica, fez com que a classificação tivesse alterações significativas em grande parte em virtude do aumento no conjunto de dados e métodos de análises. Classificações recentes tiveram grande impacto devido ao restabelecimento e proposição de novas famílias, uma delas restrita aos Zygoptera utilizando três regiões do genoma (Dijkstra *et al.* 2014) e outra com dados genômicos envolvendo toda a ordem (Bybee *et al.* 2021). Para a fauna brasileira o maior impacto foi a ampliação do conceito da família de Zygoptera Coenagrionidae que passou a agrupar dois clados bastante característicos como subfamílias os Pseudostigmatinae e Protoneurinae (Dijkstra *et al.* 2014), ambos considerados com status de família há bastante tempo (Pinto & Kompier 2018).

A classificação utilizada neste capítulo segue os sistemas propostos por Dijkstra *et al.* (2013, 2014) para as categorias do grupo da família com as modificações em Bybee *et al.* (2021), mesmo que algumas possam ser consideradas prematuras. Exceto para os gêneros incluídos em 'Corduliidae' *s.l.*, que neste capítulo reúne os anisópteros de Corduliidae *s.s.* e os gêneros *incertae sedis Lauromacromia* Geijskes e *Neocordulia* Selys. As categorias em níveis inferiores, incluindo *status*, grafia e autoria, segue conforme o Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (Pinto 2022). Os dados do Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil são atualizados regularmente e devem ser consultados para a obtenção de números atuais. O número de espécies registradas para o Brasil segue entre parênteses. Táxons entre apóstrofes possivelmente não correspondem a grupos monofiléticos.

Segue a classificação das espécies viventes de Odonata baseado no sistema proposto por Bybee *et al.* (2021) com o número de espécies registradas no Brasil (918 spp.)entre parênteses retirados do Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (Pinto 2022).

Subordem Zygoptera

Lestoidea
- Hemiphlebiidae
- Lestidae (16)
- 'Perilestidae' (12)
- Synlestidae

Platystictoidea
- Platystictidae (1)

'Calopterygoidea'
- Amanipodagrionidae
- Amphipterygidae
- Argiolestidae
- Calopterygidae (38)
- Chlorocyphidae
- Devadattidae
- Dicteriadidae (2)
- Euphaeidae
- Heteragrionidae (37)
- Hypolestidae
- Lestoideidae
- Megapodagrionidae (3)
- Mesagrionidae
- Mesopodagrionidae
- Pentaphlebiidae
- Philogangidae
- Philogeniidae (2)
- Philosinidae
- Polythoridae (11)
- Priscagrionidae
- Protolestidae
- Pseudolestidae
- Rhipidolestidae
- Rimanellidae (1)
- Tatocnemididae
- Thaumatoneuridae

Coenagrionoidea
- Coenagrionidae (329)
- Isostictidae
- Platycnemididae

Epiproctophora

Subordem Anisozygoptera

Epiophlebioidea
- Epiophlebiidae

Subordem Anisoptera

Aeshnoidea
- Austropetaliidae
- Aeshnidae (62)

Petaluroidea
- Petaluridae

Gomphoidea
- Gomphidae (124)

Cordulegastroidea
- Chlorogomphidae
- Cordulegastridae
- Neopetaliidae

Libelluloidea
- Synthemistidae
- Macromiidae
- 'Corduliidae' *s.l.* (40; Corduliidae *s.s.* 22 + 18 *incertae sedis*)
- Libellulidae (240)

Relações filogenéticas. Diversas hipóteses sobre o relacionamento filogenético entre as subordens e níveis taxonômicos inferiores têm sido apresentadas, muitas com grandes incongruências entre

si, sem consenso sobre o monofiletismo e o relacionamento interno de muitos grupos. O monofiletismo das subordens é sustentado com suporte considerável na maioria das análises, apesar de Zygoptera ter sido suportada como parafilética em algumas delas (*e.g.*, Trueman 1996). Anisozygoptera se torna parafilética em relação aos Anisoptera quando, além das espécies viventes, há a inclusão de espécies fósseis. Para conciliar essa hipótese o clado Anisozygoptera + Anisoptera foi batizado com status de subordem por alguns autores (Epiprocta *sensu* Lohmann 1996 ou Epiproctophora *sensu* Bechly 1996). Os representantes viventes de Anisozygoptera formam o grupo-irmão dos Anisoptera, assim ambas têm sido mantidas como subordens independentes (Dijkstra *et al.* 2014). Análises com dados genômicos atribuem suporte à hipótese de divisão entre as três subordens (Bybee *et al.* 2021).

O interesse sobre o relacionamento filogenético de Odonata surgiu praticamente concomitante aos estudos modernos sobre a sistemática da ordem mesmo que sem métodos formais e objetivos de inferência. No entanto, importante notar que o odonatólogo inglês Robin John Tillyard (1881–1937) é considerado um dos precursores do uso de matrizes de caracteres para inferir árvores em um contexto filogenético (Williams & Ebach 2008). Desde as primeiras análises com critérios formais na década de 1980 inúmeras foram realizadas para diferentes níveis taxonômicos, tanto com base em dados morfológicos, bem como dados moleculares de diferentes regiões do genoma ou mesmo dados combinados. Em retrospecto, as inferências filogenéticas de Odonata passaram de poucos estudos com base em métodos intuitivos questionáveis, passando por análises essencialmente morfológicas com grande emprego de caracteres da venação e com base no critério da parcimônia para a era genômica em apenas três décadas.

Resultados das análises têm alterado a compreensão da filogenia de Odonata, principalmente dos Zygoptera com o reconhecimento do polifiletismo do heterogêneo grupo 'Calopterygoidea' e que muitas das similaridades na venação, como redução ou ausência de veias, se deve a convergência entre os membros de Coenagrionidae. O conhecimento recente sobre o relacionamento entre superfamílias e famílias em sua maioria refere-se a um cenário bastante sólido. Lestoidea é grupo-irmão dos demais Zygoptera, portanto, os zigópteros teriam evoluído de um ancestral de asas pecioladas (Fig. 15.87). Entre os Anisoptera, Aeshnoidea (Austropetaliidae e Aeshnidae) é a linhagem evolutiva que primeiro divergiu, desse modo a redução do ovipositor em Petaluroidea, Gomphoidea e Libelluloidea é uma sinapomorfia dos representantes dessas superfamílias (Fig. 15.87). Contudo, o estabelecimento do relacionamento interno em cada uma das famílias de Odonata está pendente de maiores investigações devido às hipóteses serem bastante divergentes em alguns casos. Estudos têm demonstrado que os agrupamentos de gêneros, como em subfamílias, são artificiais e precisam ser revistos (*e.g.*, von Ellenrieder 2002; Bybee *et al.* 2008; Pinto 2013). Dentre os Zygoptera, o complexo de gêneros de Coenagrionidae que reúne libélulas em que os adultos possuem a fronte angulada (*ridge-faced*) e que os grupos monofiléticos Pseudostigmatinae e Protoneurinae estão aninhados, tem sido um dos grandes desafios (*cf.* Dijkstra *et al.* 2014; Pimenta *et al.* 2019). Nos Gomphidae as análises são ainda mais incipientes, porém os Octogomphinae que aparentemente remetem a uma distribuição gondwânica, está pendente de muitas investigações (veja Ware *et al.* 2017). Provavelmente o gênero monotípico da Mata Atlântica, *Praeviogomphus* Belle seja o único representante dessa subfamília na fauna brasileira. Por fim, a inferência do relacionamento entre as linhagens superiores de Libelluloidea são as mais complexas, uma vez que o posicionamento das linhagens incluídas em 'Corduliidae' *s.l* formam um grupo parafilético em relação a Libellulidae, bem como os extremante diversos e heterogêneos Libellulidae possuem hipóteses de relacionamento bastante inconclusivas (Ware *et al.*, 2007; Fleck *et al.* 2008; Pinto 2013; Carle *et al.* 2015). Certamente, estão entre as maiores questões para investigações futuras sobre a filogenia de Anisoptera.

Uma árvore contendo um resumo do relacionamento filogenético entre as famílias de Odonata com base nas hipóteses com dados genômicos publicada por Bybee *et al.* (2021) é apresentada na Fig. 15.87. Ainda, muitos estudos trazem sinopses do conhecimento sobre as hipóteses de relacionamento e discutem possíveis cenários em cada grupo abordado (von Ellenrieder 2002; Ware *et al.* 2007, Bybee *et al.* 2008, 2021; Trueman 2007; Pinto 2013; Dijkstra & Kalkman 2012).

Importância. Na primeiríssima edição dos Insetos do Brasil, Ângelo Moreira da Costa Lima (1887–1964) destacou que devido ao hábito de predação generalista, as libélulas teriam pouca importância e de modo poético confortou os entusiastas que apesar da insignificância desses insetos para a humanidade, seu *design* serviu de inspiração ao modelo de avião *Demoiselle* (um dos nomes vernaculares para libélulas em francês) de Alberto Santos Dumont (1873–1932), pioneiro da aviação (Costa Lima 1938). Poucas declarações poderiam repercutir mais anacrônica no Antropoceno frente a atual crise da biodiversidade e aos desafios que a humanidade enfrentará nas próximas décadas. Costa Lima possivelmente foi refém de um dos pensamentos vigorantes em seu tempo, quando insetos extraordinários como as libélulas eram tidos como de pouca serventia por não gerarem nenhum produto direto que pudesse ser explorado economicamente.

As libélulas são modelos de pesquisa em diversos campos das ciências biológicas. O modo de vida complexo, com as larvas aquáticas e os adultos terrestres, história evolutiva, tamanho, abundância e fácil observação somados a quantidade de dados sobre aspectos da biologia, comportamento, desenvolvimento, ecologia, são excepcionais, mesmo que para as espécies brasileiras ainda seja bastante incipiente. Poucos insetos possuem tamanha presença na cultura popular quanto os Odonata, são encontrados em virtualmente todas as manifestações culturais imagináveis desde joias, poemas haiku (tradicionais na cultura japonesa), filmes da indústria cinematográfica de Hollywood, tatuagens, pinturas, rótulos de cerveja e até como títulos de canções ou álbuns de artistas de grande alcance como A-Ha, Paul McCartney & Wings e Ziggy Marley (*cf.* Carvalho 2014). O potencial de conversão desse interesse da sociedade em geral nas libélulas à agenda conservacionista é sem precedentes, tendo em vista que um dos alicerces da conservação reside na sensibilização ou em nosso amor inato aos seres vivos (Wilson 1984).

As libélulas prestam inúmeros serviços ecossistêmicos e são importantes bioindicadores da saúde de ecossistemas aquáticos (e.g., May 2019), neste último aspecto têm sido amplamente

utilizadas em estudos de integridade de hábitat (e.g., Oliveira-Junior *et al*. 2015; Oliveira-Junior & Juen 2019). Diversos estudos exaltam as qualidades das libélulas como potenciais organismos focais ou bandeira em planos de conservação de ecossistemas aquáticos continentais (Bried *et al.* 2007, 2015; Simaika & Samways 2008; Clausnitzer *et al*. 2017; Deacon & Samways 2021). Está entre as primeiras ordens de insetos a terem o estado de conservação avaliado em nível global na Lista Vermelha da União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN, Clausnitzer et al. 2009), sendo consideradas guardiãs, protetoras de bacias hidrográficas (Clausnitzer & Jödicke 2004). A ordem possui uma Comissão de Sobrevivência de Espécies (SSC) especial na IUCN, juntamente com grupos de igual apelo e importância, como anuros, aves e mamíferos. Há poucos insetos como borboletas e insetos polinizadores que recebem o mesmo tratamento. Uma lista vermelha da IUCN para as espécies das Américas Central e do Sul organizada em associação com a Sociedade de Odonatologia Latino-americana (https://www.odonatasol.org/) será disponibilizada em breve, enquanto as listas anteriores sobre o estado de conservação dos Odonata no Brasil (Machado et al. 2008; De Marco 2018) estão sendo atualizada conjuntamente ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio). Entre as espécies ameaçadas está o cenagrionídeo *Roppaneura beckeri*, habitante de fitotelmos e endêmico do Brasil, é única espécie associada exclusivamente a uma planta terrestre, as larvas se desenvolvem em *Eryngium floribundum*, tendo sido recentemente descoberta também em ambiente urbano (Polizeli & Pinto 2021). Ainda, pelo menos o estado de São Paulo tem mantido sua lista atualizada regionalmente (Pinto 2018) e o estado de Minas Gerais batizou uma de suas unidades de conservação de "Refúgio de Vida Silvestre Libélulas da Serra de São José", área que abriga espécies endêmicas e grande diversidade (Bedê *et al*. 2015).

Há poucos casos de prejuízos à saúde humana ou atividades econômicas quem sejam considerados resultantes das atividades das libélulas. Trematódeos parasitas do filo Platyhelminthes com ciclo de vida pelo menos digenético (com mais de um hospedeiro) em que vertebrados são hospedeiros definitivos, podem ter larvas e adultos de Odonata entre seus hospedeiros intermediários (Pinto & Melo 2013). Vertebrados como aves, anuros, répteis e mamíferos são infectados pela ingestão de larvas e adultos de Odonata com metacercárias. Casos de infecção de parasitas prevalentes em seres humanos a partir de odonatos são desconhecidos no Brasil, enquanto na Tailândia diversas espécies de Libellulidae, comuns em cultivos de arroz, foram identificadas como possivelmente os únicos hospedeiros de uma das fases de um parasita de seres humanos e morcegos (Corbet 1999), mesmo que infecções por esse Trematoda seja de pouca importância a saúde humana. Devido a voracidade das libélulas, potenciais danos das larvas foram relatados para a piscicultura (Santos et al. 1988; De Marco *et al.* 1999), já os adultos à apicultura, uma vez que podem se alimentar de abelhas operárias (May 2019). Há prejuízos a indústria automobilística causado pelo processo de decomposição das massas de ovos sobre superfície refletora dos automóveis em pátios de montadoras devido substâncias dos ovos reagirem com a pintura causando manchas de difícil remoção (Stevani *et al*. 2000). Podem ser consideradas situações eventuais, dificilmente representam problemas autênticas e os reais impactos devem ser investigados.

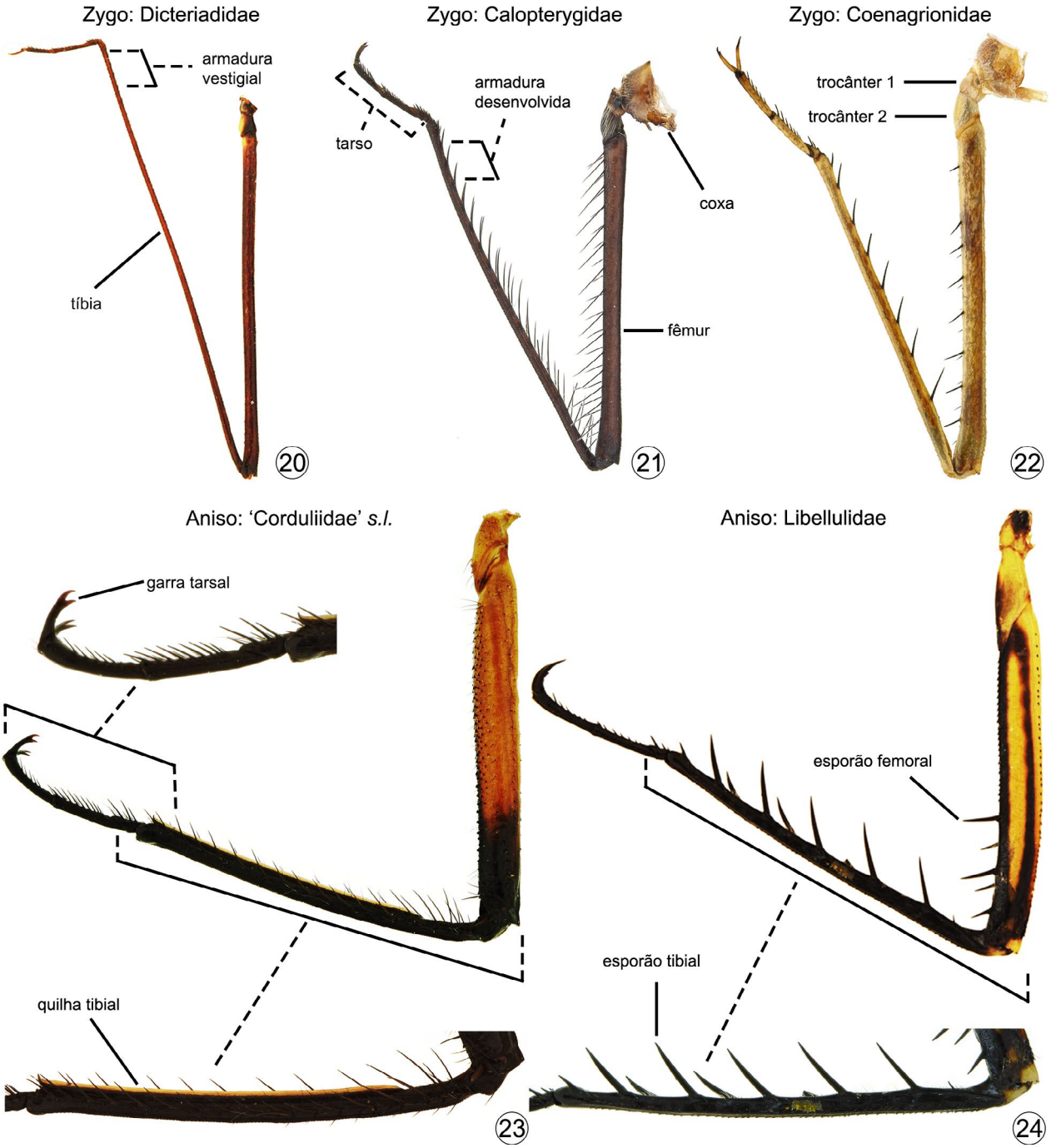
A combinação da história evolutiva, com a radiação ocorrida quando as linhagens de insetos alçavam seus primeiros voos, tamanho, abundância, fácil observação e apelo ao público faz com os Odonata reúnam propriedades únicas que os tornam modelos para pesquisas comportamentais, ecológicas e evolutivas (Corbet 1999; Córdoba-Aguilar 2008) e, portanto, apresentam condições sem precedentes para investigações integrando dados genômicos, comportamentais e no monitoramento dos impactos das mudanças climáticas (Bried *et al.* 2007, 2015, 2020; Bybee *et al.* 2016; Deacon & Samways 2021).

Coleta e fixação. A obtenção de material visando o depósito em coleções científicas requer cuidados e procedimentos especiais durante a captura, transporte e fixação, sobretudo em relação aos adultos. Especificações detalhadas sobre a coleta e curadoria de libélulas já são comuns em publicações do início do século XX, nas quais instruções sobre diversos aspectos como o tamanho e material adequado para a confecção de triângulos de papel (envelopes entomológicos), além de técnicas de criação são explorados (Williamson 1916; Tillyard 1917).

Incontáveis técnicas de coleta são exclusivas para os adultos da ordem, algumas folclóricas como o método tradicional japonês *toriko* ou *buri* praticado há pelo menos dois séculos, especialmente por crianças, que consiste em uma linha com um peso em cada extremidade, similar a uma pequena boleadeira, a qual é lançada no ar a frente da libélula, os pesos são então confundidos com presas e ao tentar capturá-los o indivíduo se enrosca e vem ao solo quando pode ser capturado (Hatto 1994). Métodos pouco seletivos como armadilhas de interceptação de voo, tipo Malaise (Flint 1996; Glotzhober & Riggs 1998), bem como técnicas variadas de armadilhas luminosas, incluindo Luiz de Queiroz, pennsilvânia, bandejas e pano branco podem produzir resultados significativos (De Almeida *et al.* 2013). Técnicas poucos usuais como rede de neblina (Baccetti *et al.* 1990) eventualmente podem ser adotadas para espécimes crepusculares maiores, os quais raramente são obtidos com o uso de outros métodos (Cook 1990, Theischinger 2010) e em alguns casos apenas por meio de disparos com arma de fogo, geralmente uma espingarda, com munição regular ou modificada (por exemplo sal), é possível obter indivíduos de espécies voando dezenas de metros acima do solo (*e.g.*, Needham *et al.* 2000). A soma de técnicas são complementares e influenciam na riqueza e abundância, além disso, diferentes horários ao longo dia, bem como distintos mesohábitats (banco de macrófitas, poça aberta ou riacho florestado) devem ser investigados (De Almeida *et al.* 2013). Técnicas de amostragem para libélulas foram revisadas por Cezário *et al.* 2020, sendo pertinente abordar os aspectos gerais para a captura, a fixação e a curadoria com a finalidade de depósito em coleções científica e posterior estudos em taxonomia.

A coleta ativa com emprego de redes entomológicas aéreas de diferentes tamanhos é o método mais efetivo, que rapidamente fornece uma amostra significativa de uma dada comunidade local (*pool* regional) e mais útil para estudos taxonômicos. Geralmente as coletas são concentradas nos locais de criação, uma vez que nesses locais há maior concentração de adultos. A oferta de redes comerciais é abundante, contudo, deve ser dada

preferência a materiais leves que possibilitem rapidez e precisão nos golpes e assim facilite a captura de indivíduos velozes ou que não permitam a fácil aproximação do coletor. Os sacos, sejam de tecido com fibras naturais ou sintéticas (*e.g.*, *voil* e náilon), devem ser resistentes para que não rasguem ao bater na vegetação e de aberturas entre 30 e 60 cm de diâmetro, além disso, com profundidade de pelo menos 80 cm. Redes pouco profundas facilitam a fuga de espécimes antes mesmo que possa ser fechada após cada golpe. Muitos odonatólogos preferem redes com grandes aberturas com diâmetro de cerca de 100 cm que facilita a entrada dos exemplares de voo ágil e rápido (*e.g.*, Cook 1990). No interior da rede o indivíduo capturado deve ser manipulado preferencialmente pelas asas que devem ser flexionadas e mantidas unidas dorsalmente. Devem ser acondicionados e mantidos vivos em envelopes entomológicos durante algumas horas, em geral até que possam ser processados após o dia de coleta. Devido ao hábito predador voraz, o tubo digestivo desses insetos se mantém preenchido de alimento, portanto, mantendo-os



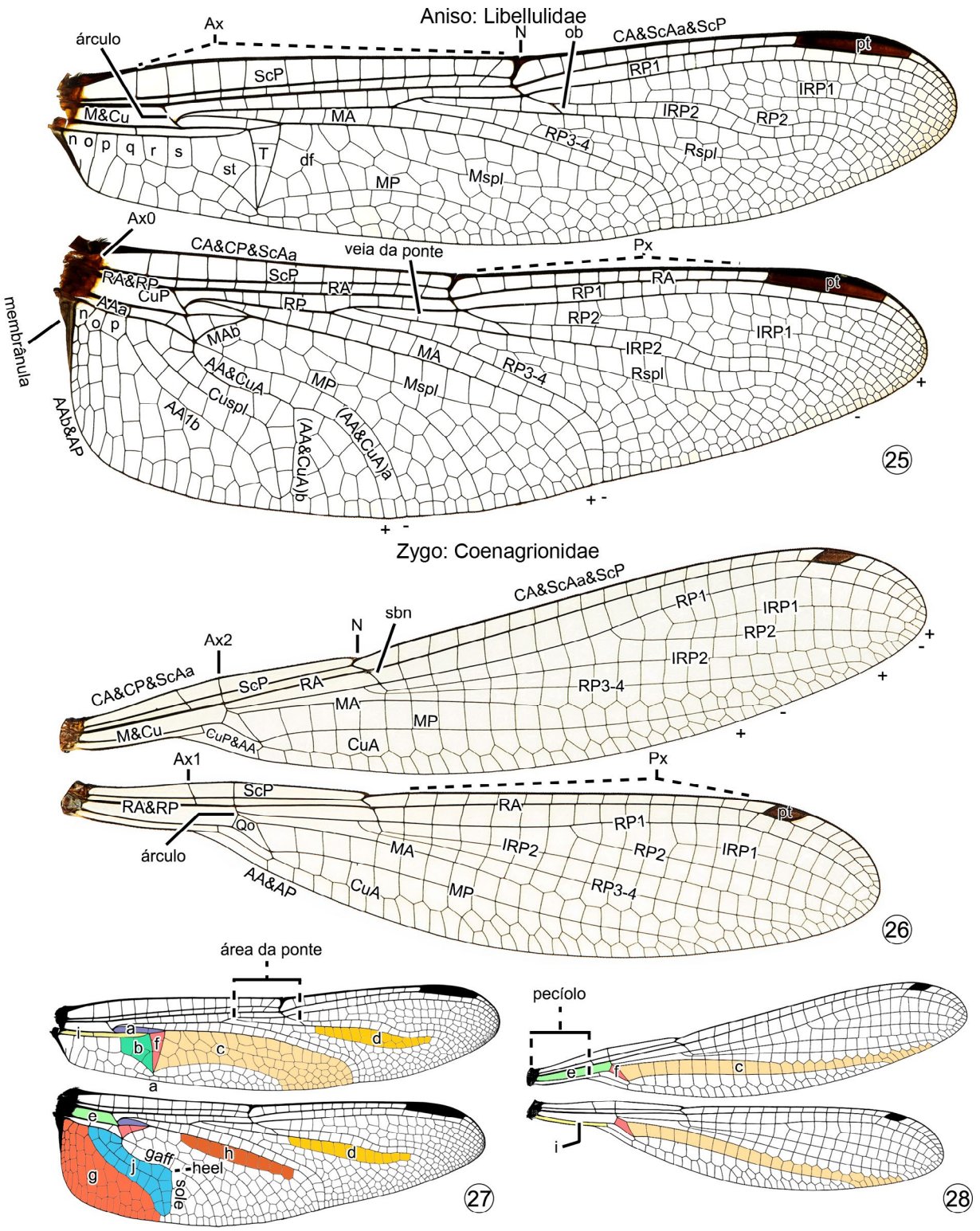
Figuras 15.20–24. Morfologia externa das pernas de machos de Odonata em vista lateral. **20,** Zygoptera, Dicteriadidae, *Dicterias atrosanguinea* Selys; **21,** Zygoptera, Calopterygidae, *Bryoplathanon globifer* (Hagen *in* Selys); **22,** Zygoptera, Coenagrionidae, *Oxyagrion hempeli* Calvert; **23,** Anisoptera, 'Corduliidae' *s.l.*, *Neocordulia matutuensis* Machado; **24,** Anisoptera, Libellulidae, *Erythemis vesiculosa* (Fabricius).

vivos permitirá que o material consumido seja excretado em forma de fezes (ou *pellets* conforme Tillyard 1917), resultando em espécimes mais bem preservados. Envelopes triangulares ou quadrangulares (Fig. 15.89) podem ser confeccionados de papel manteiga ou jornal em diferentes tamanhos. Tillyard (1917) propôs três tamanhos de envelopes triangulares suficientes para a maioria das localidades, sendo cada tamanho batizado conforme o grupo para o qual é mais adequado: Aeshnidae (15,2 x 10,2 cm), Libellulidae (11,4 x 7,6 cm) e Coenagrionidae (8,25 x 5 cm). No Brasil é recomendado acrescentar envelopes do tamanho Pseudostigmatinae (21 x 14,9 cm, metade de uma folha A4) para exemplares grandes como os crepusculares de *Neuraeschna* (Aeshnidae) e diurnas de *Mecistogaster* (Coenagrionidae: Pseudostigmatinae). Envelopes semitransparentes, em geral quadrangulares, utilizados em filatelia ou mesmo dedicados ao armazenamento de insetos (*glassine envelopes*) podem ser comprados em lojas especializadas e poupam tempo do coletor (Fig. 15.89). Cada exemplar deve ser acondicionado individualmente no interior do envelope para evitar que seja danificado ou devorado por outro indivíduo. Excepcionalmente indivíduos em *tandem* podem ser acondicionados em um mesmo envelope para que a correspondência seja mantida, porém com as cabeças posicionadas em sentidos opostos ou com o envelope dobrado ao meio com cada exemplar em seu espaço. Se exemplares do par forem colocados em envelopes distintos, anotações devem indicar que estavam em tandem ou cópula. No interior do envelope a cabeça deve ser virada lateralmente para que os olhos compostos não sejam comprimidos, geralmente essa torsão ocorre naturalmente quando o envelope é fechado lentamente. Deve-se ter cuidado para não pressionar, amassar, bem como submeter a temperaturas elevadas que resultem na morte indesejada do indivíduo, para tanto, preferencialmente uma caixa ou pote de material rígido preso à cintura deve ser utilizado (Fig. 15.88). A coleta de indivíduos jovens em período pré-reprodutivo ou mesmo *tenerals* deve ser evitada, uma vez que tendem a resultar em espécimes em mal estado para coleções, inviáveis para estudos morfológicos. Caso o material não seja trabalhado no mesmo dia da coleta, deve ser armazenado em geladeira (10°C) para ser processado em até 48h, se o tempo for superior deverá ser disposto em recipiente hermético e armazenado em freezer (-6 a -20°C) até que possa ser trabalhado. Dependendo dos objetivos, os adultos poderão ser também fixados e preservados em etanol em concentrações igual ou superior a 80%. Amostras de tecido para estudos moleculares poderão ser retiradas logo após o exemplar ser morto, geralmente uma perna mesotorácica é extraída juntamente com seu feixe muscular e posteriormente armazenada em etanol absoluto em frascos criogênicos e mantidos em temperaturas entre -20 e -80°C.

A correta fixação dos adultos é fundamental para a obtenção de exemplares testemunho de boa qualidade para as mais diversas finalidades. Devido a aspectos de sua morfologia, como a delicadeza e o longo abdômen, as libélulas apresentam dificuldades adicionais para a curadoria. Contrário ao proposto por grande parte dos livros texto em entomologia, exemplares de Odonata não devem ser montados em alfinetes, a maioria das grandes coleções, exceto pelos espécimes antigos, os mantêm em envelopes. Excepcionalmente, para finalidades especiais, os exemplares poderão ser transfixados com alfinetes, neste caso deve ser feito preferencialmente lateralmente com a inserção do alfinete no metepisterno e com as asas unidas dorsalmente.

As libélulas podem ser mortas por congelamento, ou com o uso de câmara mortífera contendo vapores de acetato de etila ou preferencialmente com emprego de técnicas com o uso de acetona absoluta (veja abaixo). Se for utilizada a câmara mortífera, o espécime deve ser retirado imediatamente após a morte, caso contrário a coloração poderá ser adulterada irreversivelmente. A preservação da coloração tem sido a maior dificuldade em coleções de Odonata e diversos métodos de fixação desde ciclos de resfriamento até diferentes estratégias de desidratação por substâncias dessecantes/adsorventes como sílica gel e zeólitas têm sido propostos com resultados satisfatórios (veja Young 1966 e Donnelly 1995). Porém, o método mais prático e eficaz, amplamente adotado, consiste na utilização de acetona pura (propanona). No Brasil o solvente vem sendo utilizado na preparação de espécimes de Odonata pelo menos desde o final da década de 1970 por Newton Dias dos Santos na coleção do Museu Nacional. Embora cada coletor tenha desenvolvido suas próprias técnicas, procedimentos gerais estão descritos em Paulson (2009) e Lencioni (2017). Paulson (2022) mantém um guia bastante útil em seu site há pelo menos duas décadas e informações úteis são também encontradas em literatura mais antiga (*e.g.*, Cook 1990, Barlow 1991).

A fixação por acetona consiste em um processo que inicia com a imersão do espécime no líquido e culmina com a evaporação completa do solvente que possibilita a incorporação definitiva em uma coleção. Esse processo tem duração variável podendo levar até uma semana. Os exemplares podem ser mortos por simples imersão na acetona ou por injeção da substância com o auxílio de uma seringa hipodérmica de 1 ml de volume e agulha ultrafina com 0,25 mm de calibre (utilizada para aplicação de insulina). A agulha deve ser inserida na membrana que conecta o protórax ao sintórax (entre o furcasterno e o basisterno) e com o êmbolo pressionado lentamente para evitar que o excesso de pressão no interior abdômen rompa o tegumento e extravase fluidos e tecidos, culminando na deformação do espécime. Após o exemplar estar morto e repousado lateralmente sobre a bancada, com auxílio de pinças, pincéis e agulhas histológicas os apêndices devem ser gentilmente orientados. Muita atenção nesta etapa que consiste na montagem do espécime, uma vez que após o tratamento o exemplar estará extremamente rígido e não poderá mais ser articulado. A cabeça deve estar à esquerda e posicionada com a superfície dorsal para cima, pernas flexionadas para frente, o pênis deve ser preferencialmente evertido para facilitar o exame posterior, abdômen com os segmentos alinhados de modo que as articulações fiquem retas, para os exemplares que possuem as bases das asas coloridas, recomenda-se que o abdômen seja levemente inclinado ventralmente e assim os primeiros segmentos abdominais permanecem visíveis. O passo seguinte com o exemplar já no interior do envelope consiste no tratamento em acetona por meio da imersão completa em um recipiente contendo a solução por um período de 12 a 48 horas, isso dependerá da quantidade de exemplares, tamanho e condição de uso da acetona. Para tratamento na acetona os exemplares devidamente orientados (montados) devem ser inseridos em envelopes perfurados nos cantos e nas margens, isso faz com que o exemplar permaneça inteiramente

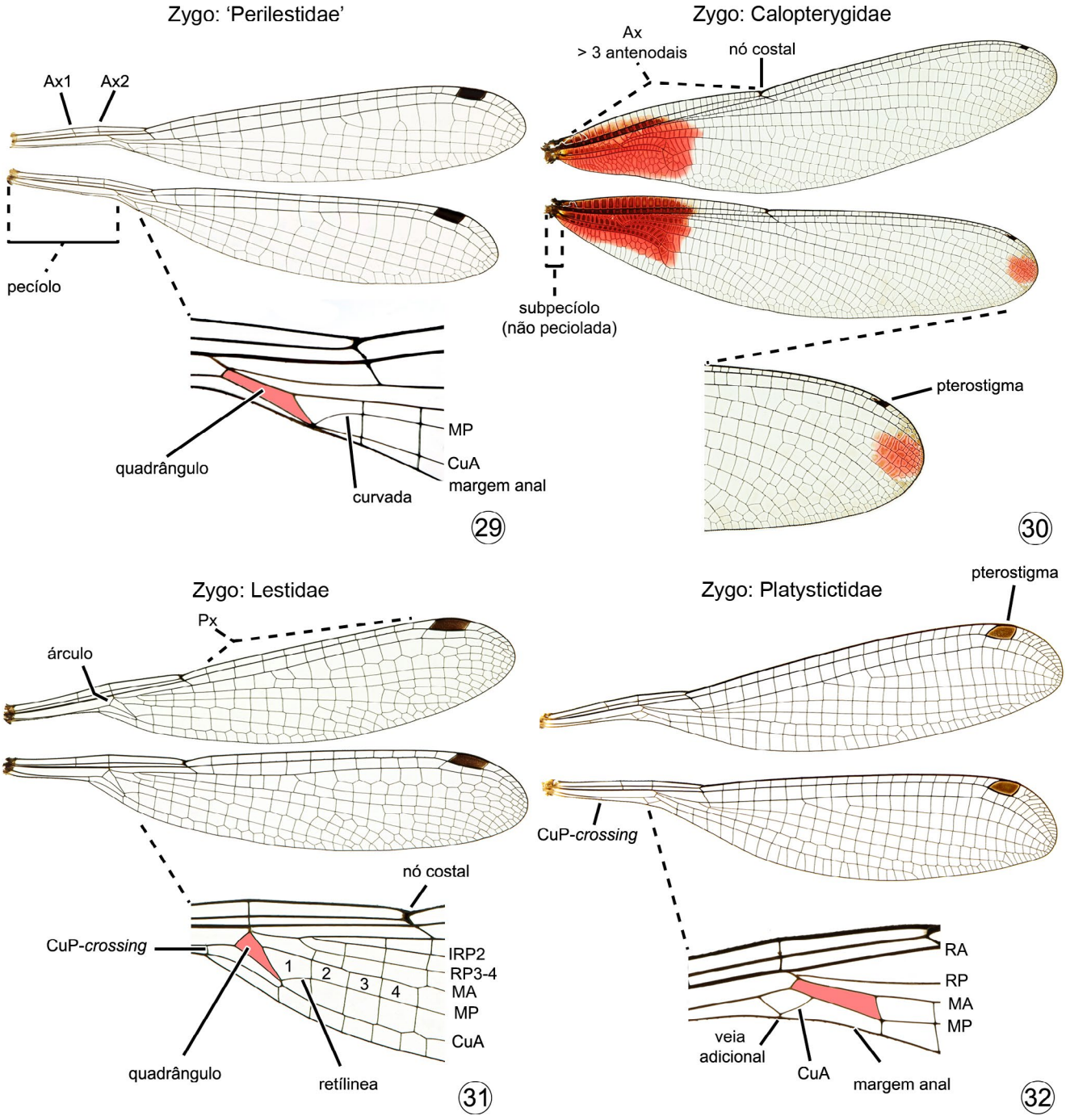


a supratriângulo (ht) b subtriângulos (st) c campo discoidal (df) d suplemento radial (Rspl) e espaço mediano (R-M&Cu)
f triângulos/quadrângulos discoidais (T/Qo) g campo anal (af) h suplemento medial (Mspl) i espaço cubito-anal (cu-a) j alça anal

Figuras 15.25–28. Asas de Odonata com a terminologia da venação. **25, 28,** Anisoptera, Libellulidae, *Libellula herculea* Karsch; **27, 28,** Zygoptera, Coenagrionidae, *Argia serva* Hagen *in* Selys. Consulte a Tabela 15.1 para as abreviaturas.

em contato com a substância e facilita a saída do líquido (Fig. 15.89). Após o tratamento os envelopes são retirados e quanto mais rápido a acetona evaporar melhor será a fixação, portanto, é indicado que o excesso da substância seja absorvido com a retirada do exemplar do envelope e repouso sobre um papel toalha ou absorvente, após este deve ser retornado ao envelope e permanecer em ambiente arejado para secar completamente. A acetona também pode ser utilizada na substituição de séries alcoólicas para exemplares fixados em etanol como em armadilhas Malaise, neste caso deverão permanecer imersos na acetona por um período maior, pelo menos 96h, assim garantirá tanto a preservação da coloração bem como a manutenção dos aspectos da morfologia sem enrugamento. A solução deverá ser substituída quando tiver uma tonalidade amarelada que indica altos níveis de lipídeos dissolvidos.

A acetona é um solvente polar potente e além de dissolver lipídeos (gordura), ela também "sequestra" a umidade devido a afinidade com as moléculas de água resultando na desidratação do exemplar e preservação do padrão de coloração embora algumas tonalidades não sejam facilmente preservadas como é o caso de tons de verde, azul e vermelho, os limites entre as cores de fundo e das manchas e faixas permanecem nítidos. Trata-se

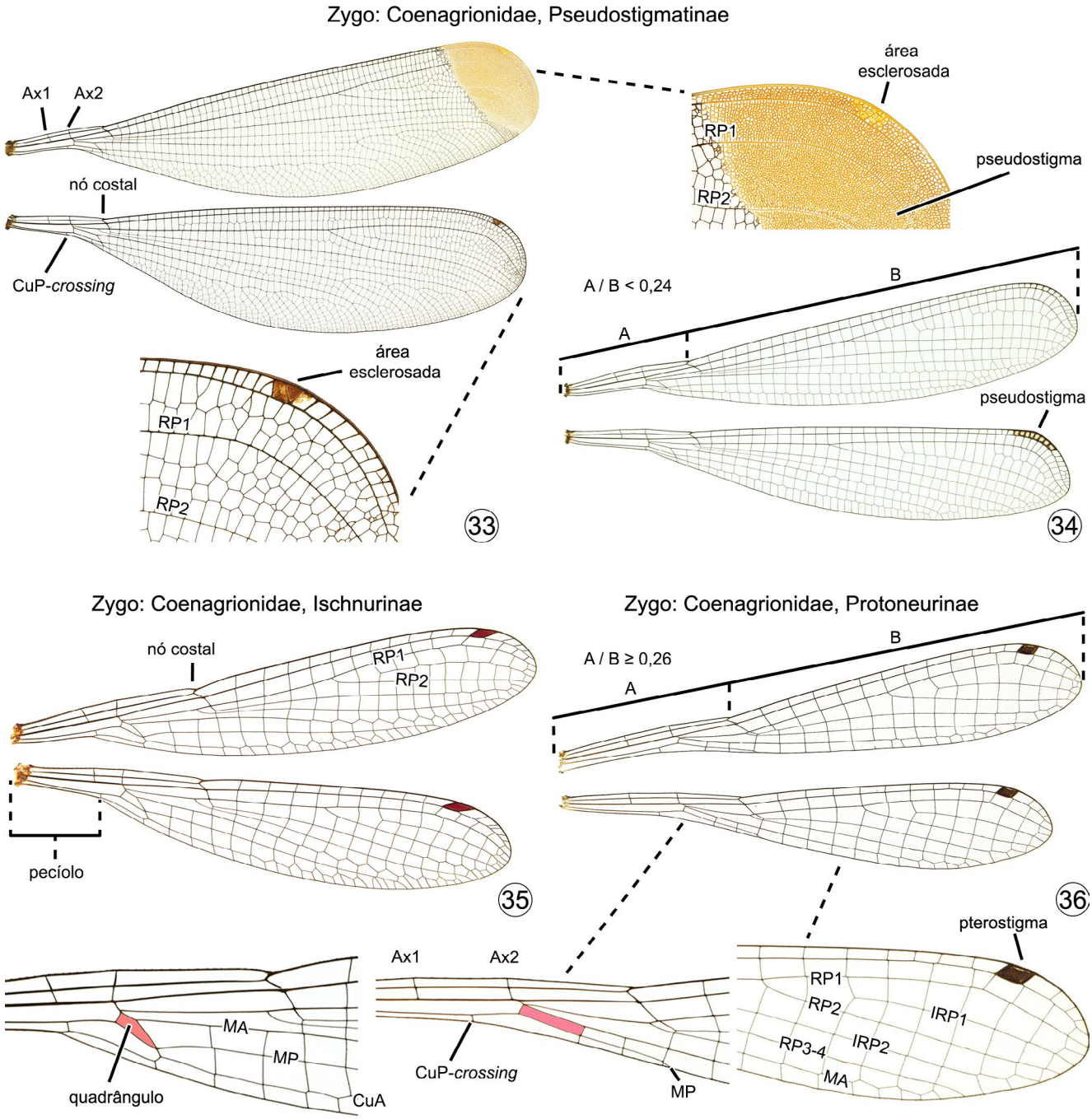


Figuras 15.29–32. Asas anterior e posterior de Odonata com a terminologia da venação. **29,** Zygoptera, 'Perilestidae', *Perilestes fragilis* Hagen *in* Selys; **30,** Zygoptera, Calopterygidae, *Hetaerina brightwelli* Kirby, **31,** Zygoptera, Lestidae, *Lestes pictus* Hagen *in* Selys; **32,** Zygoptera, Platystictidae, *Palaemnema nathalia* Selys. Consulte a Tabela 15.1 para as abreviaturas.

de um produto de uso controlado vendido mediante cadastro na polícia federal. Cuidado, a maior parte dos polímeros plásticos reagem com a substância, inclusive tampas de recipientes de vidro. Precauções na manipulação do produto devem ser adotadas. Não deve ser usado em ambientes fechados e o usuário dever utilizar EPIs como luva de látex, máscara com filtro para vapores e óculos protetor.

Na ausência de acetona, a técnica recomendável é que sejam mantidos vivos no envelope até que morram naturalmente e com os exemplares ainda flexíveis os apêndices e os segmentos orientados como indicados acima, após deve-se deixar secar no interior do envelope em temperatura ambiente em local seco e arejado por pelo menos uma semana. A desidratação em estufas não é recomendada acima de 30°C, pois pode causar escurecimento do exemplar. Embora possa resultar em exemplares em bom estado, essa técnica não substitui o método com acetona.

Após a fixação (desidratação) os exemplares devem ser transferidos para envelopes definitivos, podendo ser envelopes de papel translúcido confeccionados de modo similar ao de coleta (*glassine*). O uso de papel vegetal deve ser evitado, mesmo quando em baixas gramaturas, pois é comum causar danos ou perda de estruturas dos exemplares. O método de curadoria



Figuras 15.33–36. Asas anterior e posterior de Odonata da subordem Zygoptera com a terminologia da venação. **33,** Coenagrionidae, Pseudostigmatinae, *Microstigma anomalum* Rambur; **34,** Coenagrionidae, Pseudostigmatinae, *Platystigma asticta* (Selys); **35,** Coenagrionidae, Ischnurinae, *Oxyagrion hempeli* Calvert; **36**, Coenagrionidae, Protoneurinae, *Forcepsioneura sancta* (Hagen *in* Selys). Consulte a Tabela 15.1 para as abreviaturas.

mais adequado é a utilização de envelopes (sacos) de polímeros plásticos (polipropileno) ou de celulose (celofane) transparentes e com baixa eletricidade estática contendo etiquetas cartões (Figs 15.90–91). Dessa forma qualquer estrutura que acidentalmente venha ser destacada do corpo permanece no interior do envelope. Espécimes frágeis e pequenos como *Ischnura* e *Telebasis* Selys, ou mesmo quebrados, podem ser inseridos no interior de um envelope plástico cortado ao meio. Também se aplica as asas destacadas. Envelopes transparentes próprios para a curadoria da ordem são comercializados por lojas especializadas, mas grande variedade de plásticos que podem ser utilizados, desde que atendam as especificações e sejam testados quanto a transparência e reação a substâncias repelentes como a naftalina. Os envelopes plásticos devem ser apenas vincados, de modo algum colados termicamente ou com material adesivo, para que permita o estudo do exemplar no exterior do envelope sempre que necessário. Os dados de procedência, número tombo e determinação poderão ser escritos a mão com caneta indelével (*e.g.*, nanquim) ou impressos diretamente em folhas de papel do tipo vergê ou pérsico com gramatura de 180g/m^2 e o exemplar acondicionado no interior do envelope. Coleções no hemisfério norte adotaram o tamanho padrão de 5 por 8 polegadas que pode ser utilizado tanto para exemplares grandes como pequenos. No entanto, grande parte das coleções no Brasil adotaram tamanhos próprios para atender seus objetivos e normas de curadoria. Recomenda-se dois tamanhos de etiquetas cartão, um regular, adequado para a grande maioria das espécies que ocorrem no Brasil, estes com dimensões 7,5 por 9,4 cm e outro maior com 7,5 por 12,7 cm para exemplares grandes, longos ou robustos (Figs 15.90–91), como espécies de Pseudostigmatinae, assim como de Aeshnidae de *Staurophlebia* Brauer e Libellulidae de *Carajathemis* Machado, *Antidythemis* Kirby ou *Libellula* Linnaeus. Peças anatômicas extraídas para estudo mais minucioso como a vesícula espermática devem ser armazenadas no interior de micro-tubos de vidro contendo glicerol (C3H8O3) e vedados com rolha de silicone junto ao envelope do respectivo exemplar, sendo afixados na parte da dobra do envelope plástico com auxílio de um cartão adicional de menor gramatura. Preparações que visem manter a turgidez dos diferentes lobos e tecidos pouco esclerosados da vesícula espermática ou lígula genital requerem técnicas adicionais (*e.g.*, Pinto & Lamas 2011b), assim como para microscopia eletrônica de varredura que necessita de tratamento com hexametildisilazano (HMDS) e ou técnicas de ponto crítico (Del Palacio *et al.* 2017).

As larvas aquáticas (também designadas de ninfas, náiades ou odonáiades na literatura) podem ser coletadas utilizando diferentes métodos conforme os objetivos pretendidos, ecossistema, mesohábitat investigado etc. São sedentárias e apresentam grande preferência ou especificidade de hábitat, de tal modo que é possível prever os grupos taxonômicos a serem coletados em cada mesohábitat ou substrato. Devido a esses aspectos, estudos ecológicos e de biomonitoramento que avaliam a qualidade de ecossistemas aquáticos muitas vezes tem preferência por esta fase do desenvolvimento (*e.g.*, Mendes *et al.* 2017). A obtenção de imaturos de Odonata podem ser obtidos de modo manual, com auxílio de pinças, para espécimes que vivem embaixo de pedras ou nelas agarradas, em especial espécies madícolas, higropétricas (*e.g.*, Tennessen 2010). Na maioria dos ambientes e tipos de substratos o método qualitativo mais empregado é o uso de peneiras entre 30 e 60 cm de diâmetro e malhas de 0,5 a 1 mm, para espécimes que vivem na vegetação marginal, no folhiço de fundo, parcialmente ou completamente enterrados no substrato como os típicos fossadores dos gêneros *Progomphus* Selys (Gomphidae) e semifossadores de *Orthemis* Hagen (Libellulidae). Rapiché (rede triangular ou rede D) para coletas em locais com vegetação marginal e de difícil acesso. Amostradores diversos como Surber para coletas em água corrente de pouca profundidade. Para maior parte dos objetivos pretendidos, as larvas devem ser fixadas e preservadas em solução de etanol a 80%, o coletor deve ter o cuidado de renovar o álcool no laboratório, solução turva e com coloração escura indica deterioração e fixação ruim. Para criação em laboratório para posterior emergência de adultos deve priorizar as larvas de últimos estádios de desenvolvimento como F-0, F-1, ou mesmo adultos farados (*cf.* Carvalho 2000) e transportadas de modo muito similar ao transporte de peixes ornamentais.

Excelentes compêndios reúnem as mais diversas técnicas de coleta e amostragem de insetos aquáticos em geral, maioria se aplica as larvas de libélulas (*e.g.*, Kuhlmann *et al.* 2012, Oliveira & Pes 2019; Cezário *et al.* 2020). Além disso, uma sinopse dedicada exclusivamente a coleta, a criação, a fixação e a curadoria de imaturos de Odonata com a finalidade de estudos taxonômicos com base na adoção de material de fácil obtenção e baixo custo foi publicado por Carvalho (2007), mesmo que às vezes seja empregado com modificações (*e.g.*, Pinto 2019).

Chave para subordens e famílias

(baseada em Garrison *et al*. 2006, 2010; Costa *et al*. 2012)

1. Olhos compostos separados dorsalmente por uma distância maior ou igual 2x a largura máxima de um olho (Fig. 15.9); asas anterior e posterior similares, subiguais na forma e venação, membrânula indistinta; célula discoidal retangular a trapezoidal, denominada quadrângulo (Figs 15.26, 28) ... **Zygoptera** **2**

— Olhos compostos em contato dorsalmente (Fig. 15.10) ou separados por uma distância menor que 1,5x a largura máxima de um olho (Figs 15.11–12); asas anterior e posterior distintas na forma e venação, a posterior geralmente mais larga na metade basal, membrânula distinta; célula discoidal triangular a deltoide (formato de pipa), denominada triângulo (Figs 15.25, 27) ... **Anisoptera**..... **13**

2(1) Duas, raramente três, veias transversais antenodais (Ax); asas distintamente pecioladas (Figs 15.26, 29, 31-39) ... **3**

— Mais de três veias transversais antenodais (Ax); asas com pecíolo curto ou subpecioladas (Figs 15.30, 40–42) **11**

3(2) MP fortemente curvada na origem; ápice distal do quadrângulo fusionado a margem anal da asa (Fig. 15.29) ... **'Perilestidae'**

— MP aproximadamente retilínea na origem; ápice distal do quadrângulo separado da margem anal da asa por pelo menos uma célula (Figs 15.26, 28, 31–39) **4**

4(3). Origem das veias RP3-4 e IRP2 distintamente proximal ao subnó (sbn), mais próxima ao árculo (arc) que do nível do nó costal (N, Fig. 15.31) **5**

— Origem das veias RP3-4 e IRP2 sob ou levemente proximal ao subnó (sbn), distal ao árculo (arc), mais próxima ao nível do nó costal (N, Figs 15.33–39) **6**

5(4). Campo discoidal (df) com até cinco células entre o quadrângulo e o nível do nó costal (N); veias transversais

pós-nodais (Px) da primeira (espaço entre a margem costal e RA) e da segunda séries (espaço entre a RA e RP) alinhadas; pterostigma (pt) curto, com a margem costal até 3x mais longa que a margem distal (Fig. 15.31) ..... **Lestidae**

— Campo discoidal com seis ou mais células entre o quadrângulo e o nível do nó costal; veias transversais pós-nodais (Ax) da primeira (espaço entre a margem costal e RA) e da segunda séries (espaço entre a RA e RP) desalinhadas; pterostigma (pt) longo, com a margem costal pelo menos 6x mais longa que a margem distal ..... **Rimanellidae**

6(4). CuA reduzida, distalmente fusionada a MP; espaço cúbito-anal com uma veia transversal adicional, distal a CuP e sob a CuA, formando uma célula losângica com a MP (Fig. 15.32) ..... **Platystictidae**

— CuA indistinta (Fig. 15.36), reduzida ou longa (Figs 15.33–35, 37–39), quando distinta fusionada distalmente à margem anal da asa (Figs 15.33–39); espaço cúbito-anal sem veias transversais adicionais distais a CuP, raramente uma veia transversal formando uma célula retangular ou trapezoidal (Figs 15.35–39) **7**

7(6). Ápice da asa levemente a extremamente reticulado (anastomosado, Fig. 15.33), venação com níveis distintos de espessamento, tamanho e coloração, formando uma área multicelular difusa (pseudostigma, Figs 15.33–34); sem pterostigma (pt) verdadeiro, quando há uma estrutura semelhante ao pterostigma (pseudopterostigma), estas são formadas por mais de uma célula e com níveis de esclerose distintos (Figs 15.33–34); nó costal (N) distintamente basal, posicionado no quarto basal ou menos (< 0,24 do comprimento da asa; Fig. 15.34) .... **Coenagrionidae em parte** (maioria dos Pseudostigmatinae)

— Ápice da asa não reticulado, sem pseudostigma; com pterostigma (pt) esclerosado regular, unicelular (Figs 15.35–39); nó costal (N) posicionado aproximadamente no terço basal da asa (≥ 0,26 do comprimento total da asa; Fig. 15.36) **8**

8(7). Venação aberta, sem veias intercalares (suplementares) entre IRP1 e RP2; pterostigma (pt) raramente se estende por mais de uma célula do espaço da RP1 (Figs 15.35–36; exceto em *Argia* e *Dolonagrion*, Fig. 15.26), se o pt se estende por mais de uma célula então o comprimento da margem costal do quadrângulo é similar ao da margem proximal ou o pecíolo termina distintamente proximal ao CuP (Figs 15.26, 28) ... **Coenagrionidae em parte** (demais Coenagrionidae incluindo Pseudostigmatinae e Protoneurinae)

— Venação fechada, com uma ou mais veias intercalares (suplementares) entre IRP1 e RP2; pterostigma (pt) estendendo sobre pelo menos 2 células do espaço da RP1 (Figs 15.37, 39), se o pterostigma se estende por apenas uma célula (*e.g.*, *Allopodagrion*, Fig. 15.38) então o comprimento da margem costal do quadrângulo é pelo menos 1,5x maior que o comprimento da margem proximal e o pecíolo termina levemente proximal ao CuP (Fig. 15.38) ... **Megapodagrionidae *s.l.*** **9**

9(8). Comprimento da margem costal do pterostigma (pt) maior que a margem anal (Fig. 15.38) ... **Megapodagrionidae s.s.**

— Comprimento da margem costal do pterostigma (pt) menor (Fig. 15.37) ou similar (Fig. 15.39) à margem anal **10**

10(9). CuP-*crossing* distintamente distal a primeira veia transversal antenodal (Ax1), mais próxima da segunda veia transversal antenodal (Ax2); comprimento da margem costal do pterostigma (pt) geralmente menor que a margem anal (Fig. 15.37) ..... **Heteragrionidae**

— CuP-*crossing* sob ou levemente distal a primeira veia transversal antenodal (Ax1), mais próxima da primeira antenodal; comprimento da margem costal do pterostigma (pt) similar ao da margem anal (Fig. 15.39) .... **Philogeniidae**

11(2). Quadrângulo retangular, todas as margens retilíneas, com duas células (Fig. 15.40); pernas com armadura raptora vestigial (espinhos, cerdas e esporões, Fig. 15.20) ... **Dicteriadidae**

— Quadrângulo não retangular, margem costal curva (côncava ou convexa), com mais de duas células (geralmente mais que cinco, Figs 15.41–42); pernas com armadura raptora distinta (espinhos, cerdas e esporões, Fig. 15.21) **12**

12(11). Pterostigma (pt) estendendo sobre pelo menos 4 células do espaço da RP1; margem costal do quadrângulo côncava; asa com pecíolo distinto (Fig. 15.41) ..... **Polythoridae**

— Geralmente sem pterostigma (pt), quando presente, reduzido, não se estendendo por mais que uma célula do espaço da RP1 (Fig. 15.30); margem costal do quadrângulo convexa; asa não peciolada (pecíolo indistinto) (Figs 15.42) ... **Calopterygidae**

13(1). Triângulo discoidal (T) das asas anterior e posterior alongados longitudinalmente ao comprimento da asa (margem costal mais de 1,5x a margem proximal), semelhantes no formato e equidistantes ao árculo (arc) (Fig. 15.43); fêmeas com as valvas do ovipositor desenvolvidas e distintas (Fig. 15.72) ..... **Aeshnidae**

— Triângulo discoidal (T) da asa anterior não alongado longitudinalmente, levemente a fortemente perpendicular ao comprimento da asa (margem costal bem menor que 1,5x a margem proximal), com formatos semelhantes a bastante dissimilares, na asa anterior posicionado mais distal ao árculo (arc) que na asa posterior (Figs 15.44–49); fêmea com as valvas do ovipositor reduzidas a uma placa subgenital (Fig. 15.73) **14**

14(13). Olhos compostos separados dorsalmente por uma distância igual ou superior a distância entre os ocelos laterais (Fig. 15.11); alça anal, quando distinta, saciforme; triângulos discoidais (T) e subtriângulos similares nas asas anterior e posterior, na asa anterior o triângulo é levemente perpendicular ao comprimento da asa; veias antenodais primárias (Ax1 e Ax2) distintas das demais antenodais (Fig. 15.44) .. **Gomphidae**

— Olhos compostos em contato dorsalmente, geralmente contíguos (holópticos, Figs 15.1, 7), raramente separados por uma curta distância ou distintamente separados (*e.g.*, *Diastatops*, Fig. 15.12), neste caso a distância entre os olhos é menor que a distância entre os ocelos laterais e a alça anal é em formato de bota (Figs 15.12, 49); alça anal distinta, geralmente com formato alongado; triângulos discoidais (T) e subtriângulos diferentes, na asa anterior o triângulo discoidal é fortemente perpendicular ao comprimento da asa (Figs 15.25, 27, 45–49); antenodais primárias (Ax1 e Ax2) indistintas das demais antenodais (Ax, Figs 45–49), *se* Ax primárias são distintas (*e.g.*, *Zenithoptera*) então os olhos são contíguos ..... **Libelluloidea** **15**

15(14). Triângulo discoidal da asa anterior aproximadamente equilátero, margem costal pelo menos 4/5 (0,8) do comprimento da margem proximal (Figs 15.45–46)*. Machos. Superfície ventral das tíbias com projeção em forma de quilha (quilha tibial, Fig. 15.23); triângulo anal distinto na asa posterior (Fig. 15.46); segundo segmento abdominal (S2) com um par de aurículas (Figs 15.51–53) ... **'Corduliidae' *s.l.****

— Triângulo discoidal da asa anterior geralmente alongado posteriormente em formato isósceles, margem costal menor que 3/5 (0,6) do comprimento da margem proximal (Figs 15.25, 47–49), raramente equilátero (*e.g.*, *Perithemis*, Fig. 15.1), quando equilátero sem veia transversal adicional ao CuP-*crossing* ou as asas são pigmentadas, com áreas amarelo-avermelhadas (âmbar) ou manchas escuras ao nível dos triângulos e distal ao nó costal (Fig. 15.1)*.

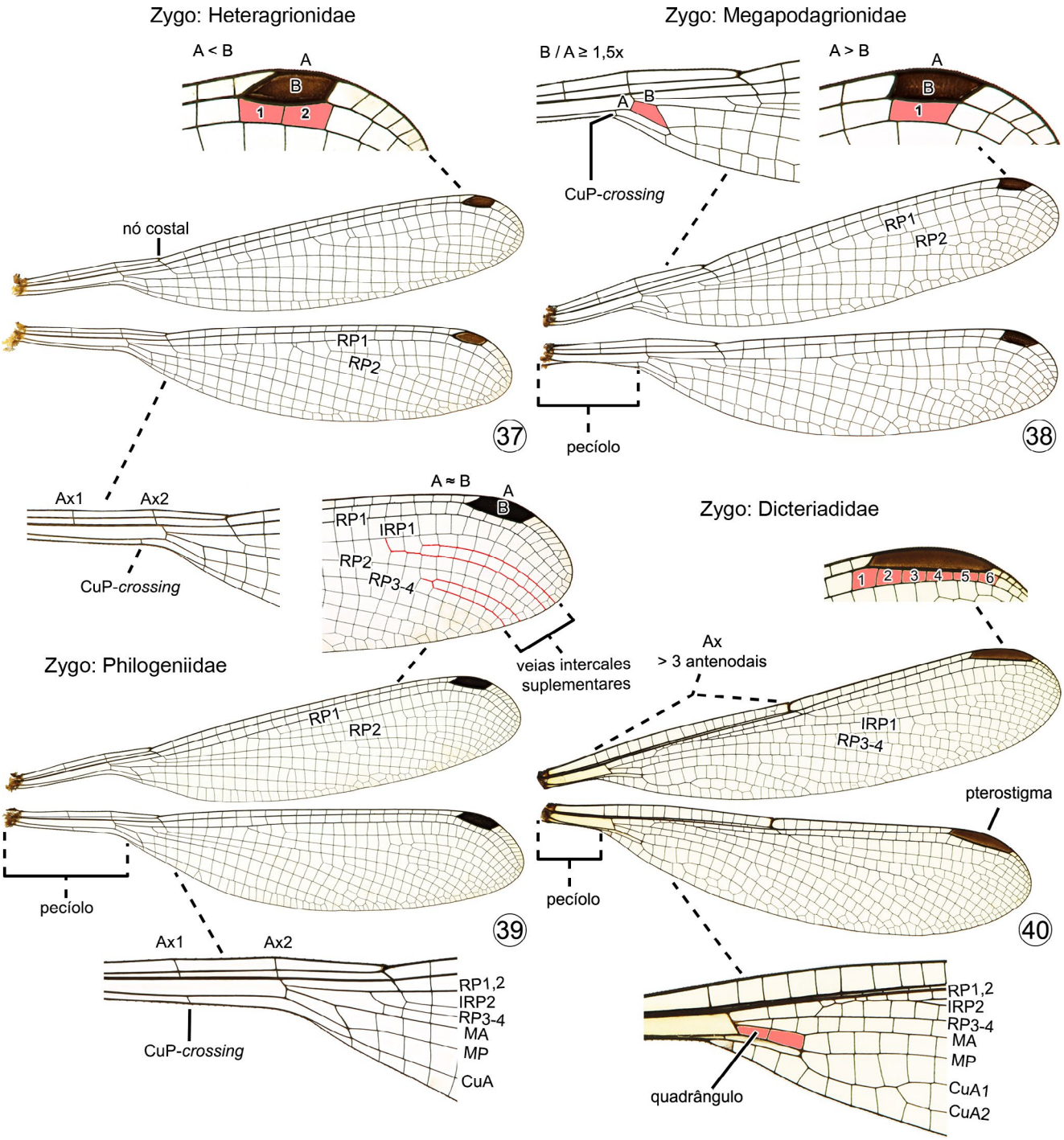
Machos. Superfície ventral das tíbias não projetada em forma de quilha (Fig. 15.24), triângulo anal indistinto na asa posterior (Figs 15.25, 47–49); segundo segmento abdominal (S2) carenado, mas sem protuberâncias como aurículas (Figs 15.50, 54) ..... **Libellulidae**

*Não há caráter diagnóstico que permita a identificação segura de adultos do sexo feminino entre os representantes de 'Corduliidae' *s.l.* e Libellulidae. 'Corduliidae' *s.l.* corresponde a um táxon parafilético, o que dificulta estabelecer limites para o grupo como todo, soma-se a isso a grande diversidade observada em Libellulidae. Para as espécies ocorrentes em território brasileiro o formato do triângulo na asa anterior parece ser diagnóstico, contudo, é fortemente indicado que a identificação de fêmeas seja realizada em associação aos machos.

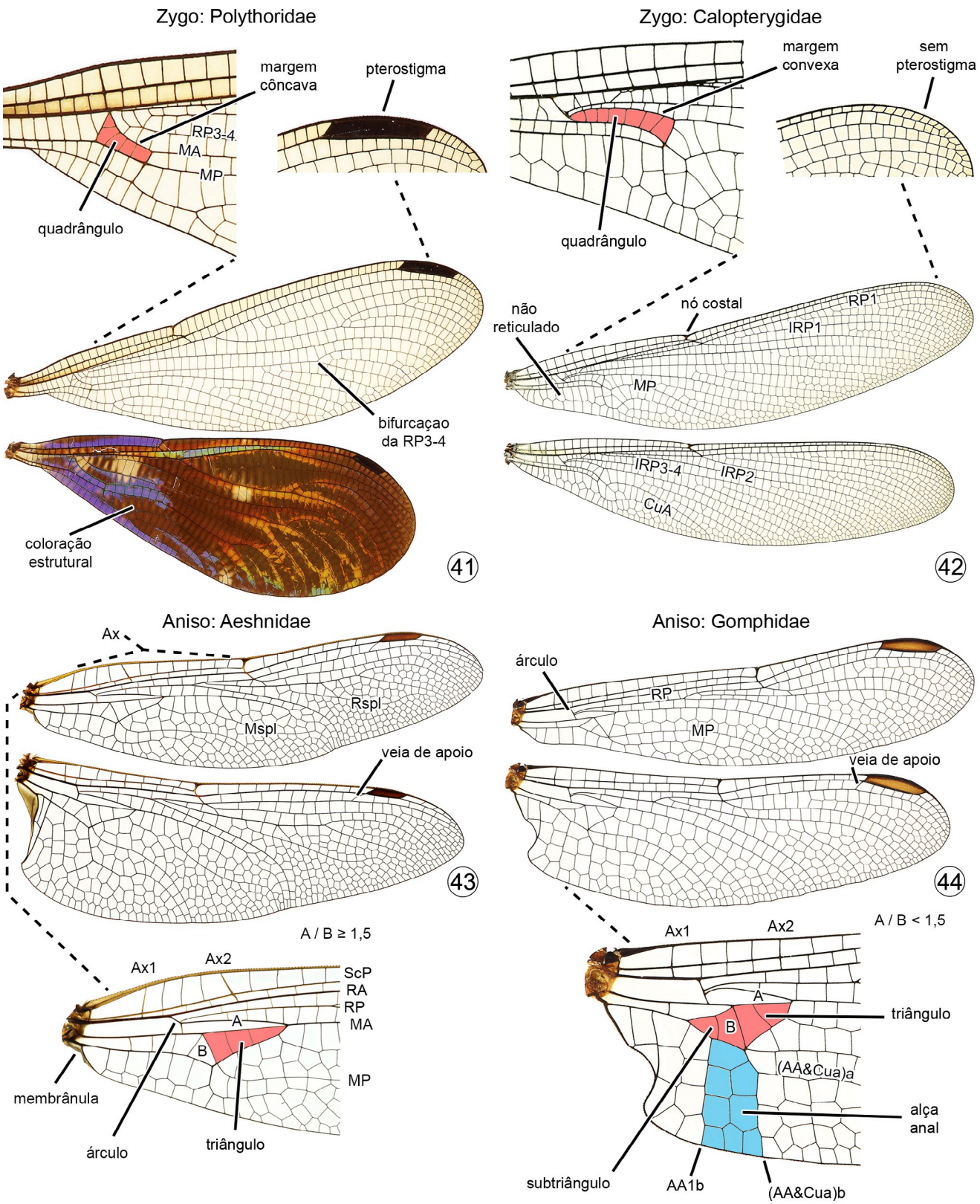
Tratamento das famílias

Subordem Zygoptera

Calopterygidae. Grupo de libélulas bastante distintivo e certamente entre os mais carismáticos. As espécies desta família se destacam pela base da asa larga, não peciolada, maioria das espé-

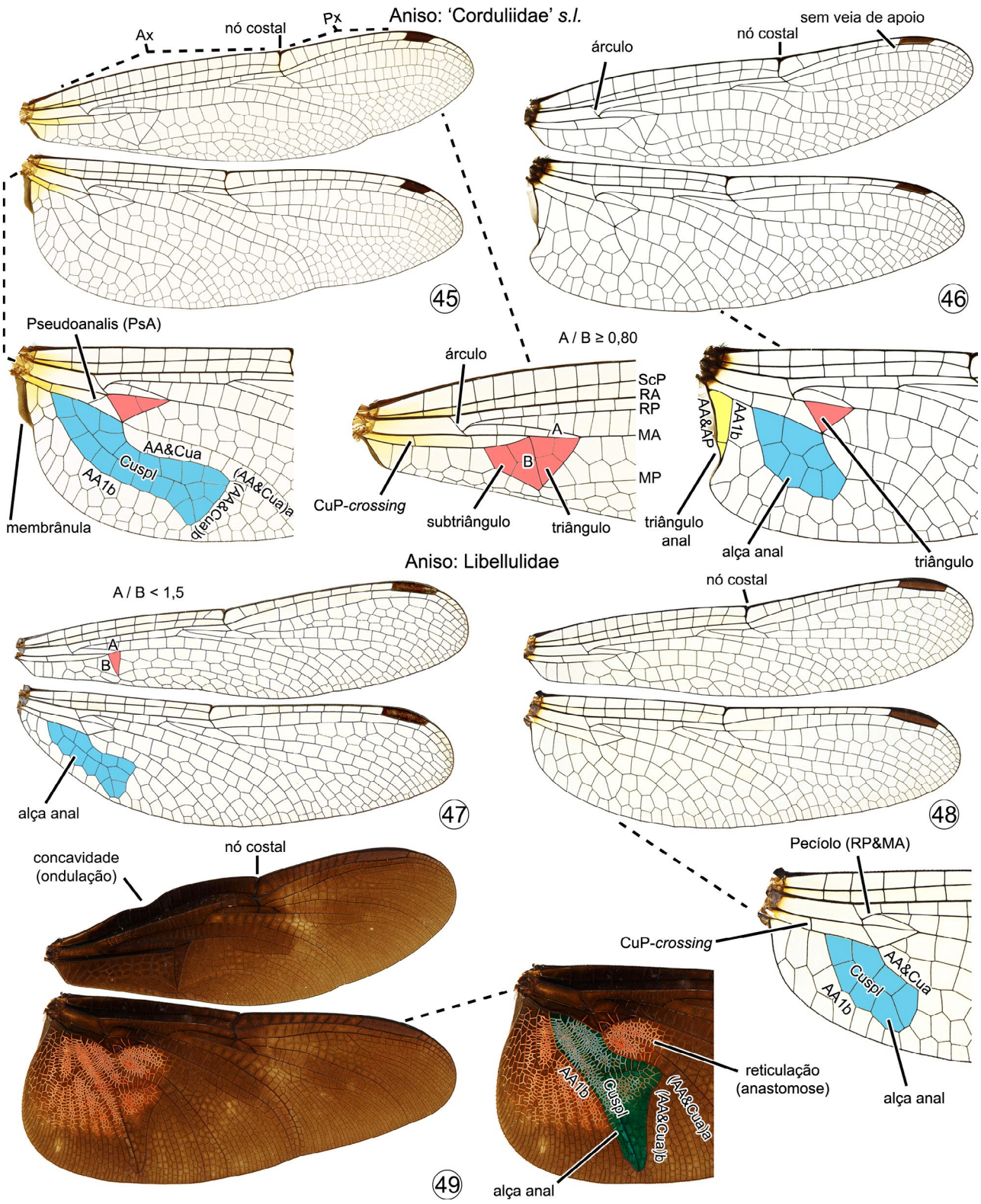


Figuras 15.37–40. Asas anterior e posterior de Odonata da subordem Zygoptera com a terminologia da venação. **37,** Heteragrionidae, *Heteragrion aurantiacum* Selys; **38,** Megapodagrionidae, *Allopodagrion contortum* (Hagen *in* Selys); **39,** Philogeniidae, *Philogenia* sp.; **40**, Dicteriadidae, *Heliocharis amazona* Selys. Consulte a Tabela 15.1 para as abreviaturas.



Figuras 15.41–44. Asas anterior e posterior de Odonata com a terminologia da venação. **41,** Zygoptera, Polythoridae, *Chalcopteryx rutilans* Rambur; **42,** Zygoptera, Calopterygidae, *Mnesarete pruinosa* (Hagen *in* Selys); **43,** Anisoptera, Aeshnidae, *Rhionaeschna bonariensis* (Rambur); **44,** Anisoptera, Gomphidae, *Progomphus gracilis* Hagen *in* Selys. Consulte a Tabela 15.1 para as abreviaturas.

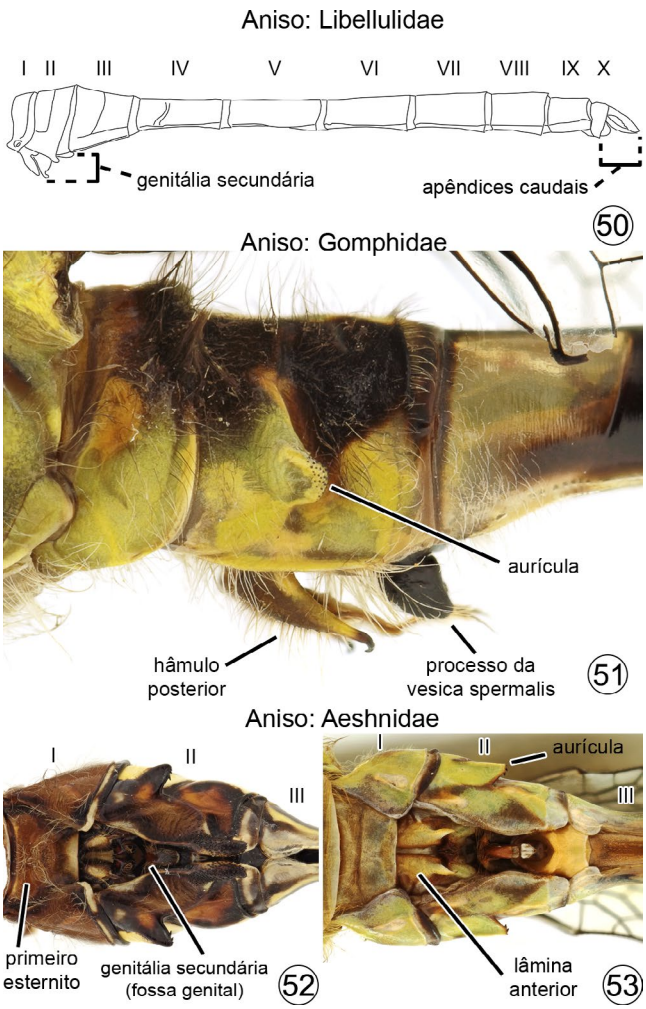
cies é inteiramente desprovida de pterostigma, possuem venação fechada, com inúmeras veias antenodais e transversais, muitas vezes formando densa reticulação (anastomosadas, Figs 15.30, 42). Com ocorrência em todos os continentes, Calopterygidae inclui pouco mais de 180 espécies em 21 gêneros (Dijkstra *et al.* 2013; Bybee *et al.* 2021), com maior diversidade nas regiões tropicais. São extremamente abundantes e comuns em sistemas lóticos das mais diversas formações no Brasil e muitas vezes,



Figuras 15.45–49. Asas anterior e posterior de Odonata da subordem Anisoptera com a terminologia da venação. **45,** Corduliidae *s.s.*, *Aeschnosoma forcipula* Hagen *in* Selys; **46,** 'Corduliidae' *s.l.*, *Lauromacromia picinguaba* Carvalho *et al.*; **47,** Libellulidae, *Anatya januaria* Ris; **48,** Libellulidae, *Dasythemis venosa* (Burmeister); **49,** Libellulidae, *Diastatops intensa* Montgomery. Consulte a Tabela 15.1 para as abreviaturas.

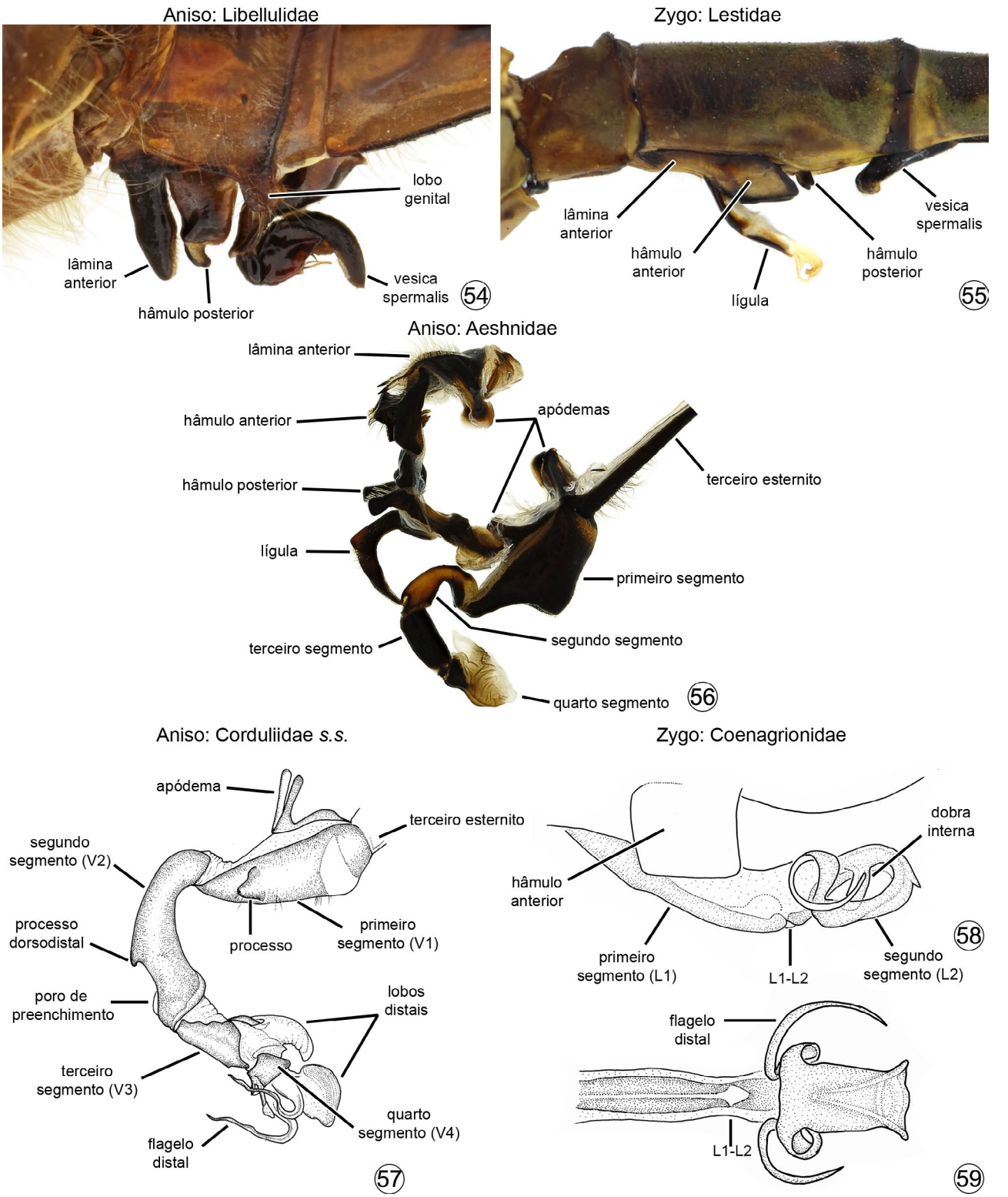
juntamente com espécies de Coenagrionidae, compõem a maior parcela das comunidades de Zygoptera em zonas ripárias. O relacionamento filogenético tem sido amplamente estudado e seu monofiletismo é bem sustentado em diferentes análises (Dumont *et al.* 2007; 2010; Dijkstra *et al.* 2014), incluindo inferências filogenômicas (Bybee *et al.* 2021). Os representantes dos quatro gêneros de Hetaerininae, subfamília endêmica das Américas, possui relacionamento incerto e algumas vezes tem sido sustentada ao nível de família (Dumont *et al.* 2010). No Brasil são registradas 38 espécies de Hetaerininae, distribuídas

nos seis domínios fitogeográficos brasileiros (Pinto 2022). Dentre os quatro gêneros desta subfamília três ocorrem no país: *Bryoplathanon* Garrison, contendo uma espécie de grande porte e restrita as cadeias de montanhas do sudeste do Brasil, *Hetaerina* (Figs 15.30, 93) e *Mnesarete* Cowley (Fig. 15.42), os dois últimos rivalizam em número de espécies e possuem delimitação genérica problemática (*cf.* Garrison *et al.* 2010). Muitas espécies possuem as asas densamente pigmentadas com funções distintas no comportamento territorial, corte e acasalamento (Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera 2005). Estudos sobre ecologia e comportamento de espécies brasileiras vem demonstrando que a coloração alar exerce diferentes sinalizações durante a defesa de território e diversos comportamentos que antecedem a cópula (*e.g.*, Pestana *et al.* 2018; Pena-Firme & Guillermo-Ferreira 2020). Os adultos de Calopterygidae medem de 30–80 mm, possuem dimorfismo cromático acentuado, os machos geralmente são de coloração escura contendo reflexos metálicos verdes, vermelhos, cobreados a púrpura, as fêmeas em geral são mais claras, com reflexos metálicos reduzidos e menor pigmentação nas asas. O grande número de antenodais, célula discoidal (quadrângulo) um pouco oblonga e com a margem costal convexa, sem pterostigma (exceto *Hetaerina brightwelli* (Kirby), *H. medinai* Rácenis, *H. moribunda* Hagen *in* Selys e *H. westfalli* Rácenis), bem como base da asa não peciolada permitem determinar os calopterigídeos adultos. As larvas, de hábito escalador/agarrador, habitam ambientes lóticos em locais com acúmulo de detritos, raízes, folhiço e macrófitas (Carvalho & Nessimian 1998). As lamelas caudais infladas e lanceoladas, o longo escapo, de comprimento maior que o comprimento dos demais antenômeros somados ao premento com uma grande fenda mediana e palpos longos permitem sua identificação (Anjos-Santos *et al.* 2018). Para identificação dos gêneros, bem como das espécies de *Bryoplathanon* e *Mnesarete* as chaves, diagnoses e ilustrações em Garrison (2006), enquanto as espécies de *Hetaerina*, apesar da sinopse de Garrison (1990) é necessário cautela já que algumas das espécies podem ser problemáticas devido à grande variação. As compilações e fotos organizadas em Lencioni (2005, 2017) também auxiliam nas identificações específicas.



Figuras 15.50–53. Abdômen de machos de Odonata. **50,** Anisoptera, Libellulidae, *Elasmothemis alcebiadesi* Santos, primeiro ao décimo segmentos em vista lateral; **51,** Anisoptera, Gomphidae, *Phyllogomphoides annectens* (Selys), primeiro ao terceiro segmentos em vista lateral; **52,** Anisoptera, Aeshnidae, *Rhionaeschna punctata* (Martin), primeiro ao terceiro segmentos em vista ventral; **53,** Anisoptera, Aeshnidae, *Triacanthagyna nympha* Navás, em vista ventral. I–X = segmentos.

Coenagrionidae (inclui os protoneuríneos e os pseudostigmatíneos). Compreende as espécies mais abundantes, amplamente distribuídas e com maior espectro de ocupação em ecossistemas, preferência de hábitat, altitude, entre outros fatores ecológicos, de toda a subordem. Sua diversidade é apenas desafiada pelos também extremamente ubíquos anisópteros de Libellulidae, por isso podem ser considerados os zigópteros mais típicos. Essa grande representatividade se deve em parte as recentes alterações na classificação dos Odonata (*e.g.*, Dijkstra *et al.* 2013, 2014) que ampliaram seu conceito para incluir os Pseudostigmatinae e Protoneurinae, até então considerados cada ao nível de família (*e.g.*, Bridges 1994; Garrison *et al.* 2010). Coenagrionidae *s.l.* reúne os indivíduos de menor tamanho e mais delicados dentre as libélulas, como as diminutas *Ischnura capreolus* (Hagen), *Nehalennia minuta selysi* Kirby e *Telebasis willinki* Fraser com 15–20 mm, mas também os mais longos e com grande envergadura como *Mecistogaster mielkei* Soldati & Machado com cerca de 150 mm de comprimento. Coenagrionoidea agrupa três famílias, dentre elas a cosmopolita Coenagrionidae é a mais rica de toda a ordem com pelo menos 1360 espécies viventes distribuídas em 120–122 gêneros (Bybee *et al.* 2021; Paulson *et al.* 2022), sendo um pouco mais de 20% da riqueza de Odonata. No Brasil é a família mais representativa, inclui 56 gêneros e pelo menos 329 espécies em todos os estados e domínios fitogeográficos (Pinto 2022). Dois dos gêneros com ocorrência no Brasil estão entre os dez de maior riqueza em toda a ordem, *Argia* Rambur (Figs 15.9, 26, 96), com 139 e *Ischnura* com 72 espécies, embora este último seja mal representado com apenas três espécies registradas no país (Lencioni 2017; Pinto 2022). Ocupam tanto ambientes lênticos, onde espécies de *Acanthagrion* Selys estão entre as mais abundantes, quanto ambientes lóticos, hábitats em que os representantes de *Argia* se destacam. Larvas de alguns gêneros se desenvolvem exclusivamente em fitotelmos como os Pseudostigmatinae *s.l.* de *Leptagrion s.l.* Selys (Santos 1966) que vivem em tanques de bromélias, enquanto outras espécies são preferencialmente florestais, ocorrendo em riachos sombreados a exemplo dos *Metaleptobasis* Calvert (*cf.* Paulson



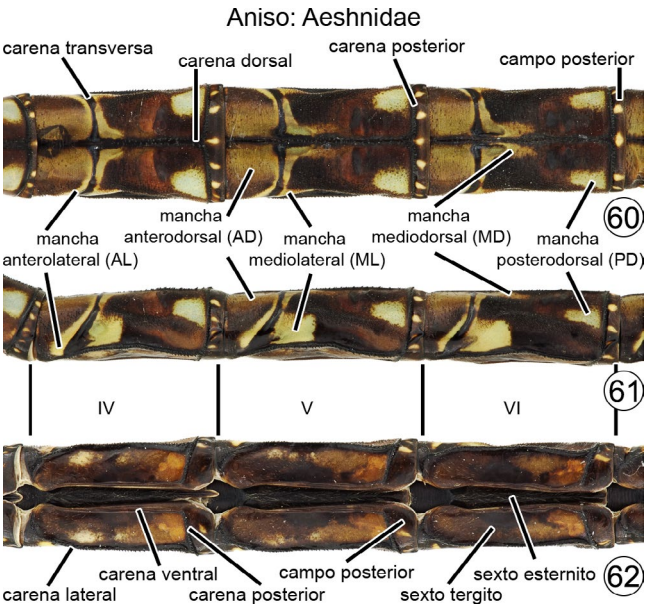
Figuras 15. 54–59. Genitália secundária de machos de Odonata em vista lateral (1–5) e ventral (6). **54,** Anisoptera, Libellulidae, *Elasmothemis cannacrioides* (Calvert); **55,** Zygoptera, Lestidae, *Archilestes exoletus* Hagen *in* Selys; **56,** Anisoptera, Aeshnidae, *Rhionaeschna punctata* (Martin); **57,** Corduliidae *s.s.*, *Navicordulia aemulatrix* Pinto & Lamas; **58–59**, Zygoptera, Coenagrionidae, Protoneurinae, *Forcepsioneura serrabonita* Pinto & Kompier.

2006; von Ellenrieder 2013). A margem anterior do premento (lígula) inteira, sem fenda mediana, e as lamelas caudais foliáceas, não infladas, permitem o reconhecimento das larvas da família, sendo as determinações ao nível de gênero possíveis de serem obtidas com o auxílio das chaves em Lozano *et al.* (2018). Muitos representantes de Coenagrionidae são polimórficos na fase adulta apresentando padrões de coloração distintos, podendo estar associados ao sexo, distribuição e a fatores ontogenéticos. A família (Coenagrionidae *s.l.*) inclui espécies em que os adultos apresentam asas distintamente pecioladas, com a venação aberta,

duas veias antenodais, pterostigma curto (cobrindo uma célula no espaço radial) e com a CuA longa (Figs 15.35–36) contudo os Protoneurinae têm a CuA curta ou indistinta (Fig. 15.36), e os Pseudostigmatinae (com exceção de *Bromeliagrion* De Marmels *in* De Marmels & Garrison e os gêneros de *Leptagrion s.l.*) possuem a venação fechada, veias intercalares suplementares e sem pterostigma verdadeiro (Figs 15.33–34, 97). A inclusão dos protoneurídeos e pseudostigmatídeos na família tornaram sua diagnose com base em um conjunto exclusivo de caracteres bastante difícil, sendo mais adequado serem tratados separadamente. O status e a circunscrição desses grupos estão pendentes de hipóteses filogenéticas mais robustas, bem como de estudos taxonômicos (*cf.* Pinto & Kompier 2018), portanto, o tratamento aqui apresentado deve ser considerado provisório. Nos últimos dez anos 7 gêneros novos e pelo menos 50 novas espécies com ocorrência no Brasil foram descritas em Coenagrionidae *s.l.*, o que corresponde mais de 15% da riqueza conhecida da família no país. Demonstrando claramente que uma grande parcela da diversidade permanece desconhecida. Neste sentido, embora as chaves e ilustrações em Garrison *et al.* (2010) permitam uma identificação precisa, a nível de gênero (atenção: Protoneurinae e Pseudostigmatinae são considerados como famílias distintas de Coenagrionidae) exige cautela devido tanto aos gêneros descritos posteriormente, bem como as mudanças de status em alguns grupos, que somados ao desconhecimento de parte da riqueza podem trazer obstáculos a seu reconhecimento.

Coenagrionidae *s.s.* Ocupam todos os tipos de ambientes e apresentam padrões de coloração que variam desde o amarelo, passando pelo verde, azul, vermelho até preto, raramente com reflexos metálicos, este último geralmente restrito ao mesepisterno. A morfologia externa é bastante diversa com configurações distintas de estruturas utilizadas como base para caracteres diagnósticos como os apêndices caudais. Há ocorrência de pelo menos 209 espécies em 34 gêneros em território brasileiro. Para maior parte dos gêneros há revisões, sinopses ou chaves relativamente recentes como *Calvertagrion* St. Quentin, *Cyanallagma* Kennedy, *Homeoura* Kennedy, *Minagrion* Santos e *Tuberculobasis* Machado (viz. von Ellenrieder 2008; Costa *et al.* 2009; Machado 2009a; Tennessen 2015; Vilela *et al.* 2020). Mesmo para gêneros diversos como *Acanthagrion* e *Oxyagrion* Selys, que embora as revisões completas sejam antigas (*i.e.*, Leonard 1977; Costa 1978), ainda são bastante úteis na identificação da maioria das espécies. Contudo, grupos diversos como *Telebasis*, em que revisões foram publicadas (Garrison 2009), a consulta a estudos mais recentes contendo descrições e mudanças de status se faz necessário (*e.g.*, Machado 2010a; Pinto & Carvalho 2012). As referências indicadas em Garrison *et al.* (2010) para cada gênero, bem como as compilações de Lencioni (2006, 2017) são excelentes pontos de partida para determinações seguras que exigem cautela devido à grande diversidade e táxons aguardando serem descritos.

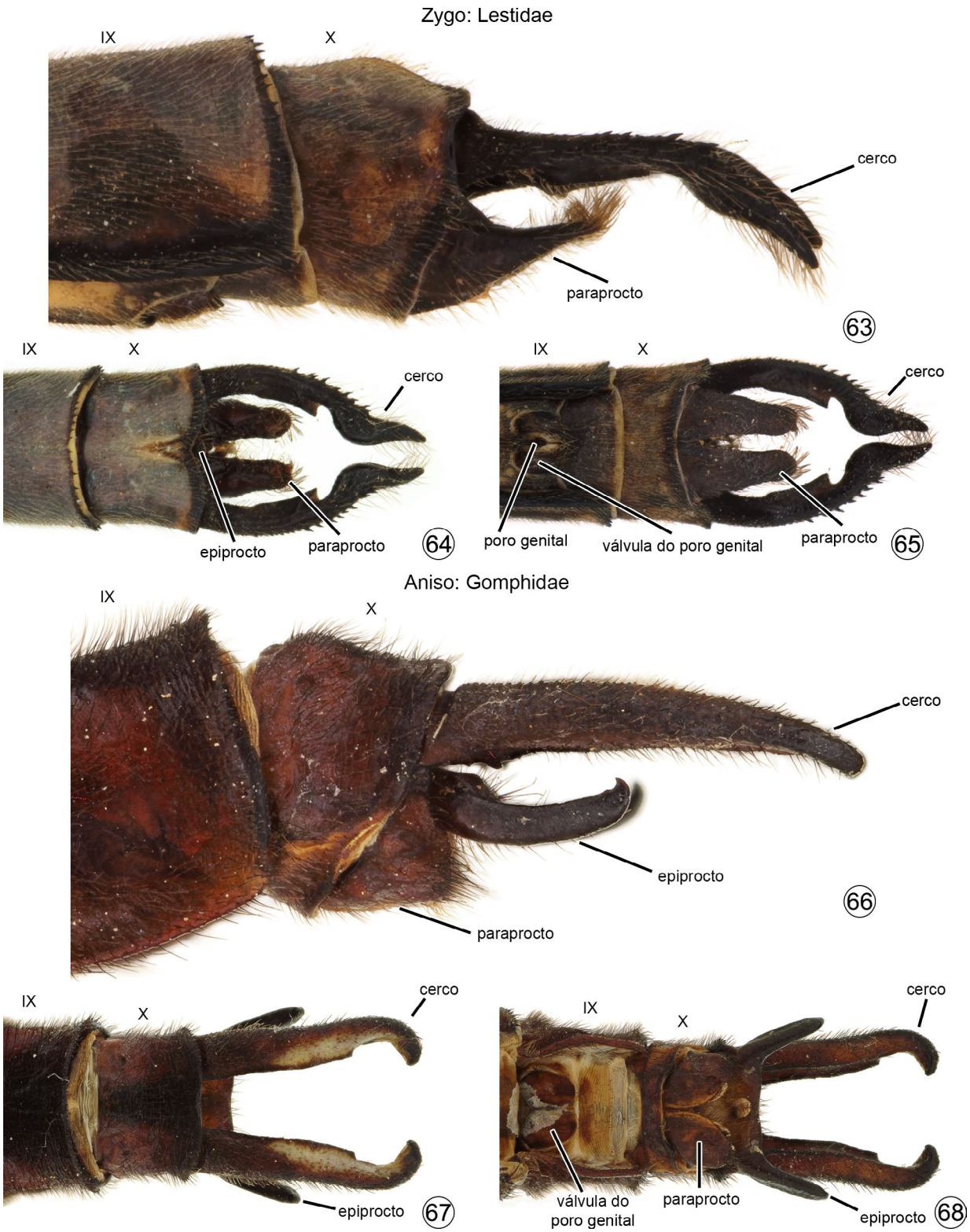
Protoneurinae. São libélulas de pequeno a médio porte, endêmicas das américas e predominantemente neotropicais de coloração que varia do amarelo claro, vermelho, azul ao preto, muitas vezes em extensas áreas ou o corpo inteiro com reflexos metálicos. No conceito mais estrito inclui apenas as espécies do Novo Mundo e, portanto, trata-se de um grupo



Figuras 15.60–62. Quarto ao sexto segmentos abdominais de Anisoptera, Aeshnidae, *Rhionaeschna punctata* (Martin), contendo o sistema de anotação de manchas (*pale spots*) de Walker (1912). **60,** vista lateral; **61,** dorsal, **62,** ventral. I–X = segmentos.

monofilético (Pessacq 2008; Dijkstra *et al.* 2014, Pimenta *et al.* 2019). O Brasil reúne a maior riqueza desse grupo de libélulas com cerca de 81 espécies em 12 gêneros, três deles endêmicos (Pinto 2022). Seus representantes são delicados, maioria com o voo considerado fraco, uma vez que se deslocam lentamente em curtas distâncias. Sobrevoam coleções de águas rasas com fluxo d'água rápido ou lento como riachos, charcos e poças no interior de áreas florestadas onde as larvas de desenvolvem e os adultos pousam na vegetação ripária. Alguns, como as *Neoneura* Selys, permanecem pairando no ar imediatamente sobre a lâmina d'água no meio da calha de rios pequenos ou de médio porte. Possuem grande especificidade de hábitat, a maior parte das espécies dependem de áreas com florestas bem preservadas e muito do conhecimento do grupo se deve a série "*Studies on Neotropical Protoneuridae*" de Angelo B.M. Machado (*cf.* Pinto 2016b; Pinto & Kompier 2018). Os gêneros podem ser reconhecidos com auxílio das chaves, ilustrações e diagnoses em Garrison *et al.* (2010) e para alguns gêneros há revisões ou compilações recentes (*e.g.*, von Ellenrieder & Garrison 2008 para *Epipotoneura*; Pessacq 2014 para *Epipleoneura*; Pimenta *et al.* 2019 para *Forcepsioneura*) contudo requer muita cautela devido à grande similaridade entre as espécies, muitas vezes delimitadas por detalhes sutis em algumas estruturas (Pimenta *et al.* 2019).

Pseudostigmatinae *s.l.* Grupo endêmico da região Neotropical caracterizado por espécies dendrolimnetobiontes, ou seja, que se desenvolvem obrigatoriamente em fitotelmos, além da fase adulta, algumas espécies as larvas também apresentam comportamento agonista intraespecífico durante o desenvolvimento (Fincke 1996). A composição atual dessa subfamília tem sido sustentada por dados moleculares embora a inclusão dos *Bromeliagrion* e *Leptagrion* s.l. seja questionável, uma vez que agrupam espécies de cenagrionídeos típicos, de venação mais aberta, sem veias intercalares suplementares e sem pseudostigma, portanto, sem os aspectos característicos dos pseudostigmatíneos. Tra-

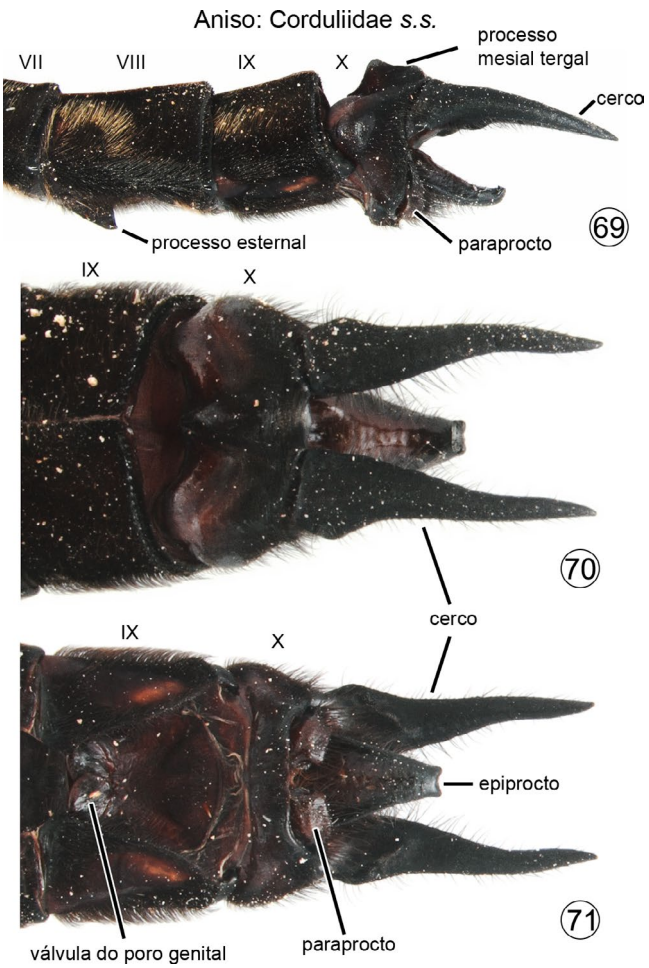


Figuras 15.63–68. Nono ao décimo segmentos abdominais de machos de Odonata. **63–65,** Zygoptera, Lestidae, *Archilestes exoletus* (Hagen *in* Selys) em vista lateral (1), dorsal (2) e ventral (3); **66–68,** Anisoptera, Gomphidae, *Zonophora campanulata campanulata* (Burmeister) em vista lateral (4), dorsal (5) e ventral (6). I–X = segmentos.

dicionalmente esses gêneros têm sido considerados como um grupo distinto dos Pseudostigmatinae *s.s.* e a circunscrição desse grupo ainda está pendente de estudados mais aprofundados. Os Pseudostigmatinae ocupam uma grande variedade de fitotelmos tanto ocos de árvores e entrenós de bambus (*Mecistogaster* spp.; Lencioni 2006) e em brácteas florais, as espatas, caídas de palmeiras de Arecaceae (*Microstigma maculatum* Hagen *in* Selys; Neiss *et al.* 2008), quanto tanques nas bainhas de Bromeliaceae (*Leptagrion* spp.; Santos 1966). São espécies florestais com abdômen longo, sendo as libélulas mais compridas, possivelmente

uma adaptação evolutiva associada a oviposição no interior de fitotelmos. Adultos de algumas espécies excepcionalmente são especialistas na captura de aranhas em teias orbitais. O Brasil possui a maior riqueza com 39 espécies em 10 gêneros. Embora as chaves e excelentes ilustrações em Garrison *et al.* (2010) ainda sejam úteis para identificação em nível de gênero, recentes modificações no status de alguns grupos podem trazer dificuldades. Os Pseudostigmatinae *s.l.*, a despeito dos avanços observado nos últimos anos, compõe um grupo bastante difícil, que certamente necessita ser revisado, devido a inúmeros problemas nomenclaturais e taxonômicos que trazem ambiguidades quanto a validade e nos limites dos nomes propostos. A maior parte das espécies podem ser identificadas com auxílio de Lencioni (2006, 2017; maioria das espécies), Machado & Soldati (2016, 2017; *Platystigma*), Soldati & Machado (2019; *Mecistogaster*), Lencioni (2022, *Leptagrion s.l.*); De Marmels & Garrison (2005, *Bromeliagrion* e *Leptagrion*), porém ainda é comum ser necessário consultar referências do século XIX (*e.g.*, Selys 1886).

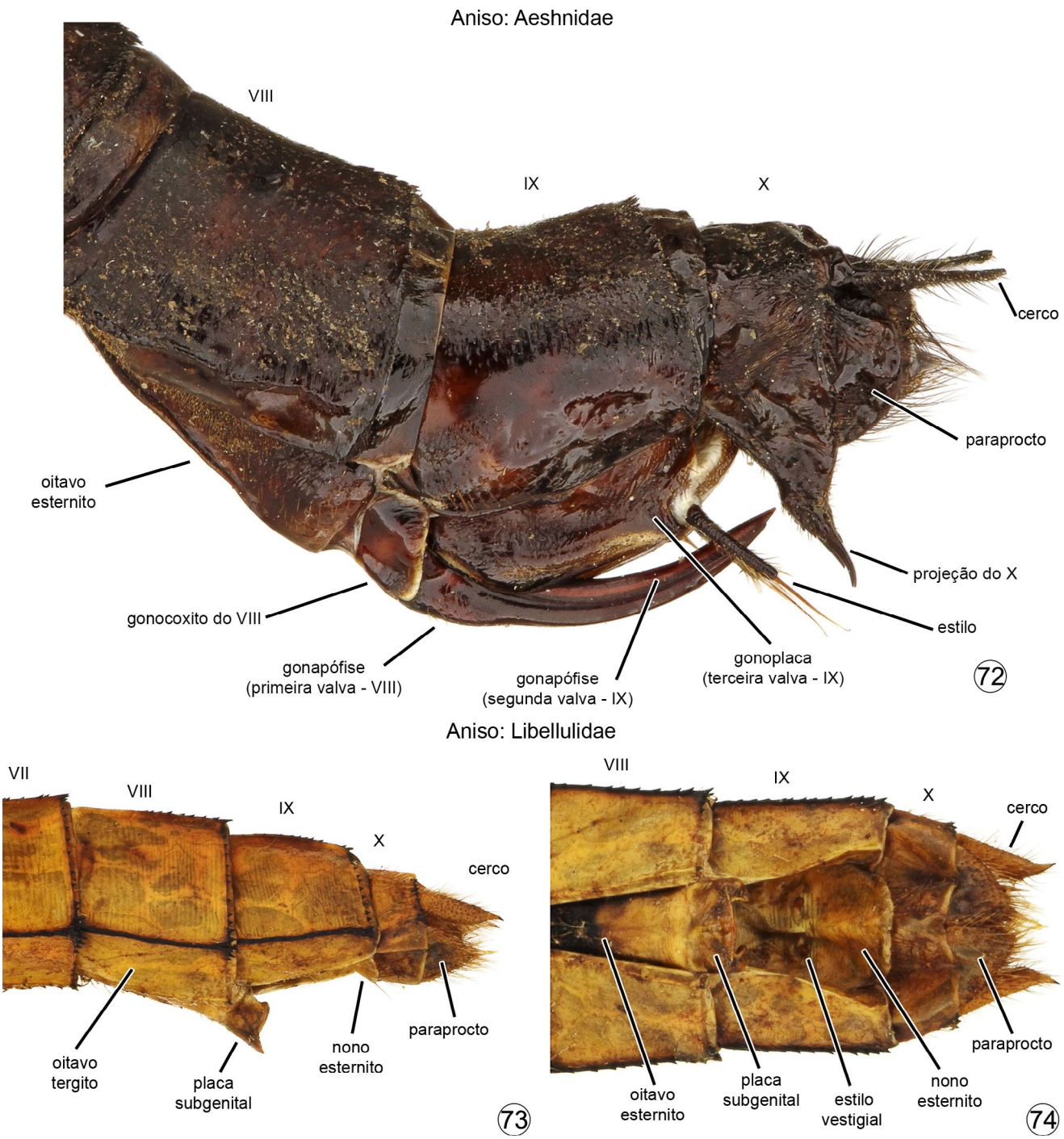
Dicteriadidae. Endêmica da América do Sul, inclui dois gêneros monotípicos *Heliocharis* Selys (Fig. 15.40) e *Dicterias* Selys (Fig. 15.20). *Heliocharis amazona* Selys apresenta ampla distribuição, desde a Venezuela até a Argentina, enquanto *Dicterias atrosanguinea* Selys, de muito menor porte, ocorre exclusivamente na planície amazônica brasileira entre os estados do Amazonas e Pará (Pinto 2022). São libélulas em que tanto os adultos como as larvas possuem pernas extremamente longas e inúmeros caracteres exclusivos como a cabeça pequena em relação ao sintórax, lábio com garra móvel longa, clípeo grande e quadrangular com a margem anterior mais larga que a posterior e longas pernas com esporões vestigiais (Garrison *et al.* 2010, Figs 15.20, 40). Os adultos com médio (*Dicterias*) a grande porte (*Heliocharis*) medem 34–58 mm, pousam com as asas abertas, podendo ser abundantes na vegetação ripária de riachos em áreas densamente florestadas (Dunkle 1991; Fleck *et al.* 2012). As larvas são encontradas em riachos com fundo arenoso, com sedimentos e substrato variável de detritos, raízes a macrófitas (Carvalho & Nessimian 1998; Fleck *et al.* 2012). As larvas, possivelmente de hábito escalador, são bastante similares as de Calopterygidae pelo escapo antenal longo, lábio com longa fenda mediana e lamelas caudais lanceoladas entumecidas, porém os dicteriadídeos possuem brânquias longas sendo o par de lamelas laterais (paraproctos) de comprimento igual ou maior que o corpo e processos tuberculares na cabeça. As espécies podem ser identificadas com base em Fleck *et al.* (2012) e na chave em Anjos-Santos *et al.* (2018). Adultos de ambos os gêneros são facilmente identificados com auxílio da chave em Garrison *et al.* (2010), enquanto a revisão de Dunkle (1991) e as ilustrações em Garrison *et al.* (2010) podem ser utilizadas para a identificação em nível específico. O nome da família não está livre de controvérsia, além de questões de validade e grafia (*cf.* Trueman 1999), há pelo menos três nomes disponíveis do grupo da família que, conforme a interpretação, faz com que o nome menos usado Heliocharitidae Tillyard & Fraser, teria prioridade sobre Dicteriadidae Selys (veja Trueman 1999). Neste capítulo foi adotado o nome Dicteriadidae (grafia de Dunkle 1991) com base em Trueman (1999) e Garrison *et al.* (2010),



Figuras 15.69–71. Sétimo ao décimo segmentos abdominais de machos de Odonata (Anisoptera). **69–71, '**Corduliidae' *s.l.*, *Lauromacromia picinguaba* Carvalho *et al.* em vista lateral (1) dorsal (2) e ventral (3). I–X = segmentos.

bem como as mais recentes classificações da ordem (Dijkstra *et al.* 2013, 2014; Bybee *et al.* 2021).

Heteragrionidae. Proposta por Rácenis (1959) como a tribo Heteragrionini, teve o status elevado a família (Dijkstra *et al.* 2014) e embora o relacionamento interno ainda seja bastante incerto (Bybee *et al.* 2021) reúne um pouco mais de 70 espécies em quatro gêneros (Paulson *et al.* 2022) com distribuição do México ao norte da Argentina. As espécies da família integram um grupo de libélulas conhecidas como "megápodes", os 'Megapodagrionidae' *s.l.*, grupo heterogêneo e diverso, com poucos estudos sobre seu relacionamento filogenético. Na circunscrição atual Heteragrionidae é a terceira família de Zygoptera mais rica no Brasil com 37 espécies distribuídas em todas as regiões do País (Pinto 2022). Apenas *Heteropodagrion* Selys, com espécies distribuídas entre os Andes equatoriano e colombiano ao Panamá, não ocorre em território brasileiro, sendo *Dimeragrion* Calvert (uma espécie) e *Oxystigma* Selys (duas espécies) representados por poucas espécies. A maior parte da riqueza dos heteragrionídeos está incluída em *Heteragrion* Selys (Figs 15.37, 94) com 34 espécies no Brasil (Pinto 2022), o que representa 60% da riqueza total do gênero. Os adultos de todas as espécies brasileiras pousam com as asas abertas e são estritamente florestais, ocupando vegetação ciliar e podendo ser extremamente abundantes



Figuras 15.72–74. Oitavo ao décimo segmentos abdominais de fêmeas de Odonata da subordem Anisoptera. **72,** Aeshnidae, *Neuraeschna costalis* (Burmeister) em vista lateral; **73–74,** Libellulidae, *Erythemis peruviana* (Rambur) em vista lateral (2) e ventral (3). I–X = segmentos.

nesses ambientes. Apresentam grande endemismo e associados a exigências/preferência de hábitat potencialmente existem inúmeras espécies aguardando a serem descritas, em especial em *Heteragrion*, uma vez que praticamente a metade das espécies ocorrentes no Brasil (16 no total) foram descritas nas últimas duas décadas (*e.g.*, Lencioni 2013; Vilela *et al.* 2019; Ávila-Junior *et al.* 2020). São zigópteros de médio a grande porte (30–65 mm) de coloração esverdeada a amarelada com pruinosidade em *Dimeragrion* e amarela, laranja e azul em *Oxystigma* e *Heteragrion*. Até recentemente uma espécie de *Heteragrion* de coloração azul era conhecida para o Brasil, contudo estudos demonstram que espécies azuis são muito mais diversas (*e.g.*, Machado & Souza 2014; Vilela *et al.* 2019) o que reforça o próximo relacionamento filogenético entre as espécies predominantemente alaranjadas de *Heteragrion* e as azuladas de *Oxystgma*. As libélulas de *Dimeragrion* são amazônicas, assim como as de *Oxystigma*, enquanto as de *Heteragrion* estão amplamente distribuídas. Os machos territoriais guardam o local de oviposição, são agressivos com rivais e tendem a persistentemente pousarem no mesmo poleiro (Loiola & De Marco 2011), enquanto as fêmeas são comumente observadas na vegetação marginal ou mesmo em trilhas no interior de florestas distante do local de oviposição.

Figuras 15.75–81. Larvas de Odonata em vistas dorsal (75, 76, 78–80) e lateral (77, 81). **75,** Zygoptera, Polythoridae, *Chalcopteryx* sp.; **76–77,** Zygoptera, 'Perilestidae', *Perilestes fragilis* Hagen *in* Selys, hábito em vista dorsal (76) e 8º ao 10º segmentos abdominais em vista lateral (77); **78,** Anisoptera, Gomphidae, *Phyllocycla* sp.;**79,** Anisoptera, Aeshnidae, *Limnetron* sp.; **80–81,** Anisoptera, Aeshnidae, *Rhionaeschna* sp. apêndices caudais em vista dorsal (80) e lateral (81). I–X = segmentos.

As larvas reptantes e agarradoras habitam águas correntes como riachos e cachoeiras, muitas vezes também associadas a poções em rios (Costa & Santos 1999) onde ocorrem substratos do mais variados como detritos e folhiço, bem como fundo com areia (Carvalho & Nessimian 1998). A morfologia das larvas é heterogênea, a maior parte das espécies possui lamelas caudais infladas com cristas longitudinais que formam três arestas e um filamento caudal em cada lamela (Anjos-Santos *et al.* 2018). Espécimes adultos podem ser identificados ao nível de gênero com as chaves em Garrison *et al.* (2010), enquanto as larvas com as chaves em Anjos-Santos *et al.* (2018), embora ambas as referências abordem o grupo sob um conceito de 'Megapodagrionidae' *s.l.* As espécies exclusivamente amazônicas de *Dimeragrion*, com uma espécie registrada no Brasil pode ser identificada com base em De Marmels (1999) e *Oxystigma* com a revisão de Garrison (2014). Por sua vez *Heteragrion* representa um dos grandes desafios taxonômicos, apesar do avanço no seu conhecimento (*cf.* Lencioni 2013). Muitas espécies são mal caracterizadas e dúvidas permanecem sobre a validade ou limites entre muitas delas (De Marmels 2004; von Ellenrieder & Garrison 2007), portanto, exige grande cautela na associação de nomes aos espécimes, devido a abundância ou raridade, desconhecimento das variações inter- e intraespecíficas que associadas geram a impressão de que individualmente cada população represente uma nova espécie. Lencioni (2013, 2017) forneceu fotos, incluindo do material-tipo, de caracteres diagnósticos da maior parte das espécies com registro no Brasil contudo consulta a estudos anteriores (*e.g.*, Williamson 1919; von Ellenrieder & Garrison 2007), bem como às descrições recentes (*e.g.*, Vilela *et al.* 2019; Ávila-Júnior *et al.* 2020) se faz necessário.

Lestidae. Grupo cosmopolita com ampla distribuição, sendo relativamente diverso tanto nos trópicos, bem como em regiões temperadas. São reconhecidas 153 espécies em 9 gêneros em toda a biosfera (Bybee *et al*. 2021; Paulson *et al.* 2022). No Brasil está representada pelos gêneros *Archilestes* Selys (Figs 15.3–5, 63–65), exclusivo das Américas e com uma espécie registrada para o país, e *Lestes* Leach *in* Brewster (Figs 15.31, 92), gênero cosmopolita com 16 espécies ocorrentes em território brasileiro (Lencioni 2021; Pinto 2022). As espécies apresentam grande distribuição e baixo nível de endemismo, provavelmente devido a preferência de hábitat por sistemas lênticos em áreas abertas. Desse modo, apenas *Lestes fernandoi* Costa *et al.*, *Lestes demarcoi* Lencioni *et al.* e *Lestes quadristriatus* Calvert são endêmicas do Brasil (Pinto 2022). Dentre as libélulas viventes, os Lestidae descendem de um dos primeiros eventos de diversificação ocorridos em Zygoptera e juntamente com os demais Lestoidea são considerados grupo-irmão do restante das espécies nesta subordem (*e.g.*, Dijkstra *et al.* 2014; Bybee *et al.* 2021). Os adultos são de médio (maioria dos *Lestes*) a grande porte (*Archilestes*), medindo cerca de 35–62 mm de comprimento, em campo podem ser distinguidos de indivíduos de outras famílias na mesma assembleia pela coloração verde opaca (*Archilestes*) a azul-esverdeada, com pequenas áreas com reflexos metálicos e os adultos senis com densa pruinosidade (*Lestes*), além do hábito "pousador" (*percher*) característico, em que as asas permanecem entreabertas quando empoleirados. A origem basal das veias RP3-4 e IRP2 sendo distintamente proximal ao subnó é também observada apenas na família amazônica monotípica de Rimanellidae, da qual os Lestidae diferem por inúmeros caracteres da venação incluindo o menor pterostigma (Fig. 15.31). As larvas apresentam o lábio com uma fenda mediana na lígula, sendo fortemente peciolado devido ao premento longo e estreitado na porção proximal, que se alarga distalmente. Os Lestidae são típicos ocupantes de ambientes de água parada, como poças, brejos, charcos, pântanos ou remansos de rios contendo macrófitas, as larvas são escaladoras, locomovem-se por movimentos ondulatórios com o auxílio das lamelas caudais fortemente deprimidas, que atuam como remos, exibindo um deslocamento similar à de alguns peixes (Carvalho & Nessimian 1998). Adultos de ambos os sexos podem ser identificados ao nível de gênero com auxílio das chaves, diagnoses e ilustrações disponíveis em Garrison *et al.* (2010) e Lencioni (2005, 2017). Para os estádios larvais (em especial F-0) a chave de Muzón (2018) possibilita a identificação dos gêneros. O conhecimento taxonômico pode ser considerado sólido, porém, apesar de ter avançado significativamente pelo menos nas últimas três décadas (*e.g.*, Costa *et al.* 2006), a ausência de revisões exige cautela. A recente sinopse de Lencioni *et al.* (2021), associada as ilustrações em publicações mais antigas (Lencioni 2005, 2017; Garrison *et al.* 2010) e às publicações específicas auxiliam na identificação.

Megapodagrionidae. Reúne os verdadeiros "megápodes", os Megapodagrionidae *s.s.* São libélulas com áreas claras de tons azulados e amarelo, muitas vezes com densa pruinosidade. Assim como os Dicteriadidae, tanto adultos, bem como as larvas, possuem longas pernas. São zigópteros endêmicos da América do Sul com cerca de 30 espécies distribuídas nos gêneros *Allopodagrion* Förster com 3 espécies (Fig. 15.38), *Megapodagrion* Selys com 1 espécie e *Teinopodagrion* De Marmels com 25 espécies (Bybee *et al.* 2021), este último com distribuição ao longo das cadeias de montanhas dos Andes no norte da América do Sul (De Marmels 2001). No Brasil é representada por duas espécies de *Allopodagrion* com ocorrência nos domínios Cerrado e Mata Atlântica e a espécie amazônica do gênero monotípico *Megapodagrion* (Pinto 2022). A ocorrência de *Megapodagrion megalopus* (Selys), espécie endêmica do norte amazônico, na Mata Atlântica de São Paulo foi considerado um equívoco (Pinto 2019). Os Megapodagrionidae possuem de médio a grande porte, medindo de 35 a 45 mm de comprimento, os adultos pousam com as asas entreabertas às margens de rios e riachos em áreas com feixes solares. As larvas de Megapodagrionidae se assemelham as de Dicteriadidae devido as lamelas caudais e as pernas longas, porém os tubérculos arredondados occipitais póstero-laterais na cabeça e o escapo antenal menor permitem separar os "megápodes" de Dicteriadidae (Neiss *et al.* 2011). As espécies são relativamente bem caracterizadas, os gêneros podem ser identificados com as chaves em De Marmels (2001) e Garrison *et al.* (2010), as larvas com base em Anjos-Santos *et al.* (2018). A revisão de De Marmels (2001), bem como as ilustrações em Lencioni (2005, 2017) e Garrison *et al.* (2010) podem auxiliar na identificação. As larvas conhecidas estão caracterizadas em Neiss *et al.* (2011) e Neiss & Hamada (2019).

'Perilestidae'. O status desse grupo como categoria de família é controverso. As libélulas endêmicas da Região Neotropical pertencentes aos gêneros *Perilestes* Hagen *in* Selys (Fig. 15.29) e *Perissolestes* Kennedy, que incluem espécies florestais com abdômen extremamente delgado e longo, têm sido reconhecidas como os únicos representantes de 'Perilestidae'. No entanto recentemente a família foi proposta como sinônimo júnior de Synlestidae (Simaika *et al.* 2020), um grupo de libélulas com distribuição em quatro continentes, incluindo uma espécie da Ilha de São Domingos (Hispaniola) nas Antilhas americanas, e outras 32 espécies distribuídas entre o extremo sul-africano, Austrália e China. Inferências filogenéticas mais robustas, contendo uma maior amostragem taxonômica e estudos morfológicos mais detalhados são necessárias para sustentar essa hipótese, portanto, o status mais amplamente aceito de 'Perilestidae' como família é mantido aqui. Assim como seus parentes próximos de Lestidae os 'Perilestidae' são libélulas com longos pecíolos na base das asas sendo reconhecidos dois gêneros e 19 espécies viventes (Bybee *et al.* 2021; Paulson *et al.* 2022) com distribuição muitas vezes alopátricas, descontínuas, ocorrendo entre o México, Bolívia e Brasil (Garrison *et al.* 2010). Todas as oito espécies de *Perilestes* ocorrem no Brasil, enquanto apenas quatro das 11 espécies de *Perissolestes* estão registradas em território brasileiro (Pinto 2022). A família compreende espécies dependentes de florestas e com maior diversidade na região amazônica, apenas duas espécies de *Perilestes* ocorrem mais ao sul em regiões do domínio Mata Atlântica, uma vez que a ocorrência do representante amazônico *Perilestes gracillimus* Kennedy em São Paulo foi considerado um erro de identificação (Pinto 2019). Exceto pela sua preferência de hábitat por riachos sombreados no interior de florestas, são espécies relativamente mal conhecidas, no que tange diversos aspectos de sua distribuição, biologia e comportamento. São zigópteros de médio a grande porte, com cerca de 40–60 mm de comprimento, pousam com asas parcialmente entreabertas

e com o longo abdômen pendente em posição vertical. As larvas (Figs 15.76–77) são escaladoras e nadadoras por meio de movimentos ondulatórios do corpo, se desenvolvem preferencialmente em sistemas lóticos em áreas de correnteza em pequenos riachos ou igarapés com fundo arenoso e com rochas fixas em áreas florestadas, muitas vezes em folhiço de fundo (Santos 1969; Carvalho & Nessimian 1998; Neiss & Hamada 2010). O lábio das larvas possui fenda mediana na lígula e lamelas caudais deprimidas, foliáceas (Santos 1969). A exemplo dos Lestidae, para a identificação dos gêneros de 'Perilestidae', pode ser utilizada as mesmas referências para adultos e larvas (*i.e.*, Lencioni 2005, 2017; Garrison *et al.* 2010, Muzón 2018). Os adultos das espécies de 'Perilestidae' são bastante semelhantes em relação ao tamanho e coloração, sendo diagnosticados principalmente pelos apêndices caudais e genitália secundária e podem ser identificados por meio das revisões de Williamson & Williamson (1924) e em especial pelos estudos de Kennedy (1937, 1941a,b) ainda, as ilustrações em Lencioni (2005, 2017) e Garrison *et al.* (2010) auxiliam nas identificações.

Philogeniidae. Este grupo de libélulas endêmicas da região Neotropical com ocorrência de Honduras ao norte da Bolívia (Garrison *et al.* 2010) é pobremente representando no Brasil. Das 42 espécies válidas nos gêneros *Archaeopodagrion* Kennedy (4 espécies) e *Philogenia* Selys (38 espécies) (Bybee *et al.* 2021), apenas *Philogenia margarita* Selys e *Philogenia marinasilva* Machado são registradas no país (Pinto 2022). Descrita em homenagem a ambientalista e ex-ministra do Meio Ambiente do Brasil, *P. marinasilva* tem validade questionável (*cf.* Pinto 2016b), uma vez que foi sugerida como sinônimo júnior de uma espécie equatoriana. Uma terceira espécie possui um registro duvidoso em território brasileiro, independentemente, o fato é que a baixa representatividade em comparação aos países circunvizinhos pode indicar que a riqueza na Amazônia brasileira está subestimada (*cf.* Machado 2010b). Com aspecto geral e ocupação de hábitat semelhantes aos Heteragrionidae, os Philogeniidae brasileiros apresentam grande porte com 45–48 mm de comprimento, são de coloração geral escura, do castanho-escuro a preto, com poucas áreas claras amarelas e muitas vezes cobertos com pruinosidade, o ápice das asas pode apresentar uma mancha escura (Calvert 1924; Machado 2010b). Entre os "megápodes" de 'Megapodagrionidae' *s.l.*, as larvas de Philogeniidae podem ser identificadas devido ao primeiro flagelômero longo, de tal modo que o terceiro artículo da antena é o mais longo dentre os demais (*cf.* Bybee & Tennessen 2008). As duas espécies com ocorrência no Brasil são conhecidas a partir de pouquíssimos exemplares e muito pouco é sabido de sua biologia. Conforme as demais espécies do gênero os adultos pousam com as asas abertas, sendo habitantes de trechos ritrais em riachos florestados (Dunkle 1990a,b; Bybee & Tennessen 2008). Adultos da família podem ser identificados ao nível de gênero com as chaves ilustradas disponíveis em Garrison *et al.* (2010). Considerando que a riqueza no Brasil possa estar bastante subestimada, bem como o elevado endemismo observado, além de descrição originais (*e.g.*, Machado 2010b), revisões e descrições isoladas são necessárias para identificações dos adultos (Calvert 1924; Bick & Bick 1988; Dunkle 1990a,b). Apenas larvas de *Philogenia* foram descritas e o gênero pode ser identificado com a chave para 'Megapodagrionidae' *s.l.* em Anjos-Santos *et al.* (2018).

Platystictidae. Pertencente a uma superfamília monotípica de libélulas florestais, contém 10 gêneros e pelo menos 270 espécies viventes em todo o mundo (Bybee *et al.* 2021; Paulson *et al.* 2022). A riqueza está distribuída em dois centros de diversidade, um deles entre China e sudeste asiático e outro nas Américas (van Tol *et al.* 2009), entre o sul dos Estados Unidos e noroeste da América do Sul (Garrison *et al.* 2010). A distribuição disjunta deste grupo de zigópteros remete a padrões gondwânicos sendo que os prováveis representantes do continente africano tenham sido extintos (van Tol *et al.* 2009). Dentre as três subfamílias reconhecidas os Palaemnematinae são exclusivos das Américas com todas as 43 espécies reunidas no gênero *Palaemnema* Selys (Fig. 15.32; Paulson *et al.* 2022). Uma espécie de *Palaemnema* é registrada no extremo norte do território brasileiro, *Palaemnema brasiliensis* Machado, endêmica do domínio amazônico nos estados do Amapá e Amazonas (Neiss & Hamada 2016). A baixa riqueza destes insetos no país é intrigante, uma vez que são bem representados em países circunvizinhos e entre as possíveis razões está o hábito furtivo e padrão de coloração disruptivo dos adultos (Machado 2009b). Os adultos da espécie brasileira possuem cerca de 36–43 mm, em geral de coloração bastante escura com variações de negro a castanho escuro com tons violáceos e reflexos metálicos esverdeados e poucas áreas claras (*pale spots*), esses aspectos associados ao voo próximo ao solo no interior de florestas úmidas (ombrófilas) com vegetação densa os torna de difícil visualização e consequentemente menos capturados (*cf.* Donnelly 1992, Machado 2009b). As asas pecioladas com duas veias antenodais (Ax) e a célula em forma de losango próximo a área anal da asa, resultante da extrema redução da CuA e sua fusão distal a MP, permitem a identificação de adultos dessa família (Fig. 15.32). As larvas são habitantes de seções de correntezas em pequenos riachos, rasos e sombreados com fundo rochoso de cascalho (Neiss & Hamada 2016). A forma não usual do lábio com o premento mais largo no terço proximal que distal, a lígula com fenda mediana e as lamelas caudais infladas (saciforme) permitem o reconhecimento das larvas do gênero. A identificação de adultos e larvas de ambos os sexos ao nível de gênero podem ser alcançadas com auxílio das chaves em Garrison *et al.* (2010) e Pessacq *et al.* (2018), respectivamente. Embora seja pobremente representado no Brasil e, portanto, a única espécie seja facilmente determinada com auxílio da descrição original (Machado 2009b), possivelmente trata-se de um grupo bastante negligenciado e mal amostrado na Amazônia brasileira, desse modo a consulta a revisão de Calvert (1931), bem como trabalhos posteriores com descrição de espécies (*e.g.*, Donnelly 1992) se faz necessário para determinações mais seguras.

Polythoridae. As espécies desta família se destacam pelos adultos apresentarem padrões intricados de coloração nas asas e corpo robusto, com o abdômen curto, de comprimento igual ou menor ao comprimento da asa anterior (Garrison *et al.* 2010). São reconhecidas 60 espécies viventes em 7 gêneros (Bybee *et al.* 2021; Paulson *et al.* 2022), com exceção de *Cora* Selys, os demais gêneros possuem distribuição restrita ao norte da América do Sul, do Panamá à Bolívia no extremo sul de sua distribuição. Alguns gêneros como *Euthore* Selys, as espécies

estão restritas as cadeias de montanhas dos Andes ou mesmo aos tepuis venezuelanos (*Chalcothore* De Marmels), no geral há um endemismo elevado entre os politorídeos. Os representantes brasileiros pertencem aos gêneros *Chalcopteryx* Selys (Figs 15.41, 75, 95) e *Polythore* Calvert, que juntos correspondem a 11 espécies predominantemente amazônicas, embora algumas como *Chalcopteryx rutilans* (Rambur) (Fig. 15.95), possuem registros extra-amazônicos (Pinto 2022). São espécies florestais que habitam preferencialmente riachos (igarapés) sombreados, os adultos são de pequeno a grande porte (20–65 mm de comprimento), com densa reticulação (venação fechada) e grande polimorfismo na coloração, esta última característica se deve tanto a pigmentação, bem como fenômenos de reflectância. Por exemplo, a iridescência observada nas asas posteriores de C. *rutilans* (Fig. 15.41) se deve a singular organização nanoestrutural que forma um cristal fotônico natural (Valeriano *et al.* 2021). Os adultos podem apresentar um comportamento bastante elaborado como observado em *Chalcopteryx,* em que o macho territorial possui comportamento agonístico e durante a corte se exibe para a fêmea em pleno voo com as asas posteriores mantidas flexionadas e praticamente imóveis (Garrison 1989). Pelo menos o comportamento de *C. scintillans* McLachlan, na Amazônia brasileira foi detalhadamente estudado (Resende & De Marco 2010; Guillermo-Ferreira *et al.* 2014). Os imaturos (Fig. 15.75) possuem morfologia bastante singular, dentre as famílias que ocorrem no Brasil, juntamente com a monotípica Rimanellidae, são as únicas larvas com projeções látero-ventrais de forma variada ao longo do abdômen, que tem sido regularmente considerada como brânquias (Anjos-Santos *et al.* 2018), embora sua fisiologia ainda não tenha sido profundamente estudada. As lamelas caudais se destacam por serem entumecidas muitas vezes cobertas por estruturas escamiformes e com projeções alongadas (Neiss & Hamada 2019). Trata-se de um grupo monofilético e com base em sua história evolutiva originou-se há pelo menos 33 milhões de anos com centro de diversificação localizado nos Andes (Sánchez-Herrera *et al.* 2018; 2020). Tem baixa representatividade no Brasil e é um grupo pouco estudado. Os adultos podem ser identificados ao nível de gênero com as chaves e ilustrações em Garrison *et al.* (2010), enquanto as larvas com base em Neiss & Hamada (2019) e Anjos-Santos *et al.* 2018). As espécies de *Chalcopteryx* podem ser identificadas com auxílio da revisão de Santos & Machado (1960) e a chave em Costa (2005), porém exige cautela, uma que vez que erros de identificação são observados (*cf.* Guillermo-Ferreira *et al.* 2014), talvez devido à má caracterização de algumas espécies e até mesmo com validade questionável. Adultos de *Polythore* apresentam enorme variação na coloração das asas, padrões distintos muitas vezes não estão associados a espécies distintas (veja Sánchez-Herrera *et al.* 2018) e esse aspecto, aliado aos poucos estudos, fazem com que a identificação deva ser feita com cautela, as revisões de Bick & Bick (1985, 1986) permitem a identificação das espécies brasileiras.

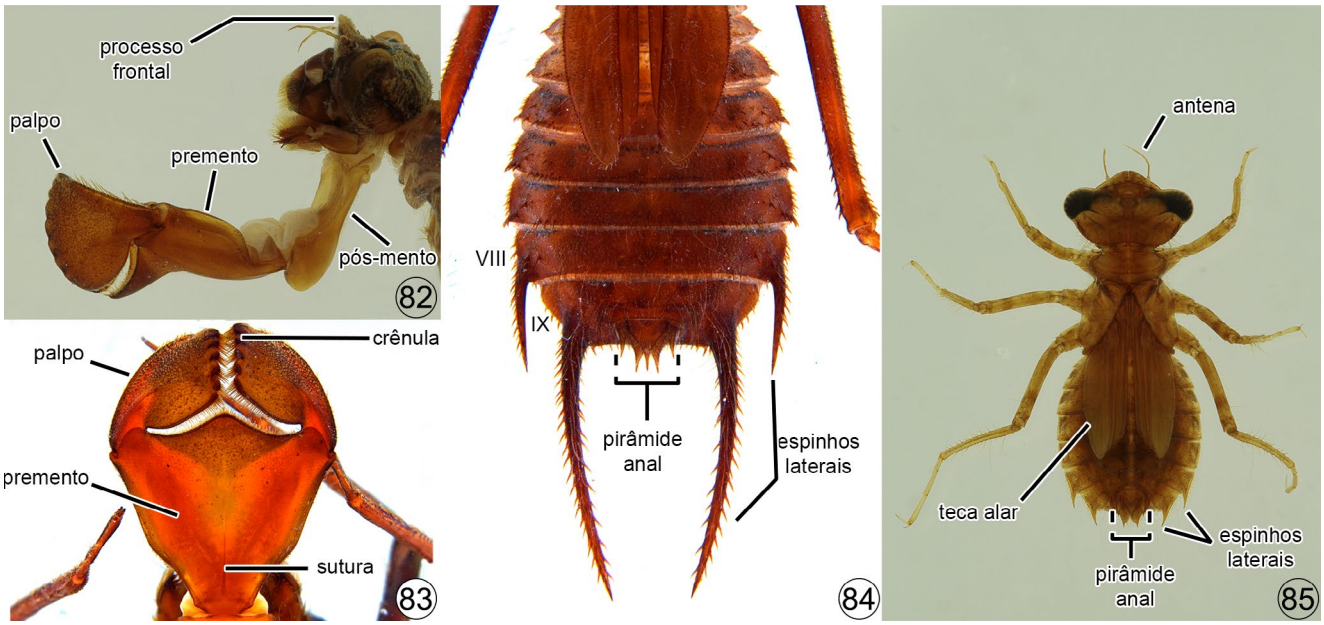
Rimanellidae. O status dessa família não é um consenso, embora tenha sido estabelecida há mais de três décadas (Davies & Tobin 1984), por vezes é incluída em Amphipterygidae (Garrison *et al.* 2010; Anjos-Santos *et al.* 2018; Neiss & Hamada 2019). Porém, nas classificações mais recentes é reconhecida como uma família à parte (Dijkstra *et al.* 2014; Bybee *et al.* 2021). Trata-se de um táxon monotípico, endêmico do escudo das Guianas no norte da América do Sul, na região amazônica entre a Venezuela e o Suriname (Garrison *et al.* 2010). No Brasil há registro de *Rimanella arcana* (Needham) para o estado do Amazonas, porém sua ocorrência em Roraima e no Pará é bastante provável. No Brasil os adultos são considerados raros e pouco abundantes (Neiss & Hamada 2019), porém na Venezuela e Suriname em regiões fronteiriças ao Amazonas e Pará, próximo as áreas brasileiras do Pico da Neblina e da Serra do Tumucumaque, têm sido considerados abundantes (Geijskes 1940; De Marmels 1989). São zigópteros de médio porte com cerca de 40–50 mm de comprimento, com coloração verde com tons amarelados e abdômen castanho-avermelhado (Geijskes 1940; Garrison *et al.* 2010). A morfologia das larvas está entre as mais extraordinárias, como destacado por Geijskes (1940), superficialmente remete aos perlídeos (Plecoptera) devido ao corpo fortemente achatado e os apêndices caudais modificados, com longos paraproctos e um tufo branquial abaixo do epiprocto entre os cercos e paraproctos (Novelo-Gutiérrez 1995). Diferentemente de todos zigópteros o epiprocto e os paraproctos não têm a forma de lamelas caudais e formam estruturas únicas. Habitam riachos com forte correnteza e leito rochoso, sendo mais abundantes em áreas acima de 800 m de altitude onde os adultos usam gravetos como poleiros (Geijskes 1940; De Marmels 1989), excepcionalmente podem permanecer pousados tanto com as asas abertas ou fechadas (De Marmels 1989). Um estudo com o trato digestório das larvas demonstrou que maior parte da dieta é composta de larvas de simuliídeos (Hamada & Oliveira 2003). Os adultos podem ser identificados aos níveis de gênero e espécie com as chaves e ilustrações em Garrison *et al.* (2010), embora descrições originais sejam necessárias para comparação mais detalhadas (e.g., Geijskes 1940). As larvas podem ser identificadas com auxílio das chaves em Anjos-Santos *et al.* (2018) e Neiss & Hamada (2019).

Subordem Anisoptera

Aeshnidae. Adultos de Aeshnidae (Fig. 15.98) estão entre os maiores e mais robustos de Odonata, com destaque aos indivíduos da espécie endêmica da Amazônia brasileira, *Neuraeschna maxima* Belle, que possuem cerca de 135 mm de envergadura e 100 mm de comprimento (Belle 1989), uma das maiores libélulas no país. O plano corporal básico dos Aeshnidae pode ser considerado conservado, sendo a morfologia externa dos adultos e das larvas bastante uniforme, o que permite o fácil reconhecimento de indivíduos pertencentes a esta família dentre os anisópteros. Os esnídeos pertencem a uma das linhagens mais antigas de Odonata, Aeshnoptera, com registro fóssil mais antigo há cerca de 165 milhões de anos de *Sinacymatophlebia mongolica* Nel & Huang, de depósitos do Jurássico Médio na China (Nel & Huang 2009). Porém, datações recentes indicam que o grupo-coroa de Aeshnidae já tenha se estabelecido ainda no Triássico há cerca de 200 milhões de anos, juntamente com os primeiros eventos de diversificação em Anisoptera (Kohli *et al.* 2020). Trata-se de um grupo cosmopolita com 490 espécies viventes em 55 gêneros em todo o mundo (Bybee *et al.* 2021; Paulson *et al.* 2022), sendo o segundo menor grupo de anisópteros no Brasil contendo 62 espécies distribuídas em 10 gêneros (Pinto 2022) e com similar abundância em todos os domínios fitogeográficos. Uma parcela significativa das espécies possui

ampla distribuição em todos os domínios do território brasileiro, embora existam centros de diversidade como a Amazônia para os *Neuraeschna* Hagen e a Mata Atlântica das regiões sul e sudeste para os *Rhionaeschna* Förster. Muitas espécies pertencem a gêneros com ampla distribuição, como o cosmopolita *Anax* Leach *in* Brewster, consequentemente não há nenhum com ocorrência exclusiva ao Brasil. Representantes de grande porte como os de *Castoraeschna* Calvert, podem possuir distribuição mais restrita que indivíduos menores como *Triacanthagyna* Selys. Além disso, as fêmeas de Aeshnidae são a únicas dentre os anisópteros ocorrentes no Brasil que possuem ovipositor desenvolvido, portanto, também são as únicas desta subordem a realizar postura endofítica. Com exceção das espécies de *Anax*, os machos possuem caracteres sexuais secundários como aurículas no tergito do segundo segmento abdominal e triângulo anal na asa posterior. As larvas vorazes se alimentam de uma grande variedade de presas desde gastrópodes até a pequenos peixes. Embora se desenvolvam em quase todos os tipos de ambientes apresentam relativa especificidade com preferência por sistemas lênticos em áreas abertas como em *Coryphaeschna* Williamson (Carvalho 1992a), sistemas lóticos em áreas florestadas como em *Castoraeschna* (Carvalho *et al.* 2009) ou até mesmo poças temporárias no interior de florestas densas no caso de algumas espécies de *Gynacantha* Rambur (De Marmels & Neiss 2011). O formato fusiforme, premento e palpos labiais achatados (espatulares) e antena com sete antenômeros permitem a identificação das larvas desta família. Os esnídeos são típicos "voadores", uma vez que a maioria raramente pousa quando em atividade, apresentado voo muito mais regular que o errático observado na maioria dos libellulídeos. Podem formar grandes nuvens (enxames) devido ao comportamento de agregação para forrageamento (De Marco & Santos-De-Marco 1998) ou migração (May 2013). Algumas espécies cruzam grandes obstáculos como oceanos (Alves *et al.* 2019). A maioria possui hábito diurno contudo, espécies de *Gynacantha* (Fig. 15.98), *Neuraeschna* e *Triacanthagyna* são crepusculares ou até mesmo noturnas (*e.g.*, Williamson 1923; Belle 1989). Adultos podem ser identificados ao nível de gênero com auxílio das chaves e ilustrações em Garrison *et al.* (2006), já as larvas com base em Carvalho & Pessacq (2018). O conhecimento taxonômico para a maioria dos gêneros é bastante sólido com chaves e revisões bem ilustradas (Williamson 1923; Belle 1989, Carvalho, 1992b; Tennessen 2001; von Ellenrieder 2003; von Ellenrieder & Garrison 2003). Porém espécies de alguns gêneros são pobremente caracterizadas, sendo necessário serem revisadas como *Gynacantha*, *Limnetron* Förster e *Staurophlebia*, portanto sugere-se maior cautela ao determinar suas espécies.

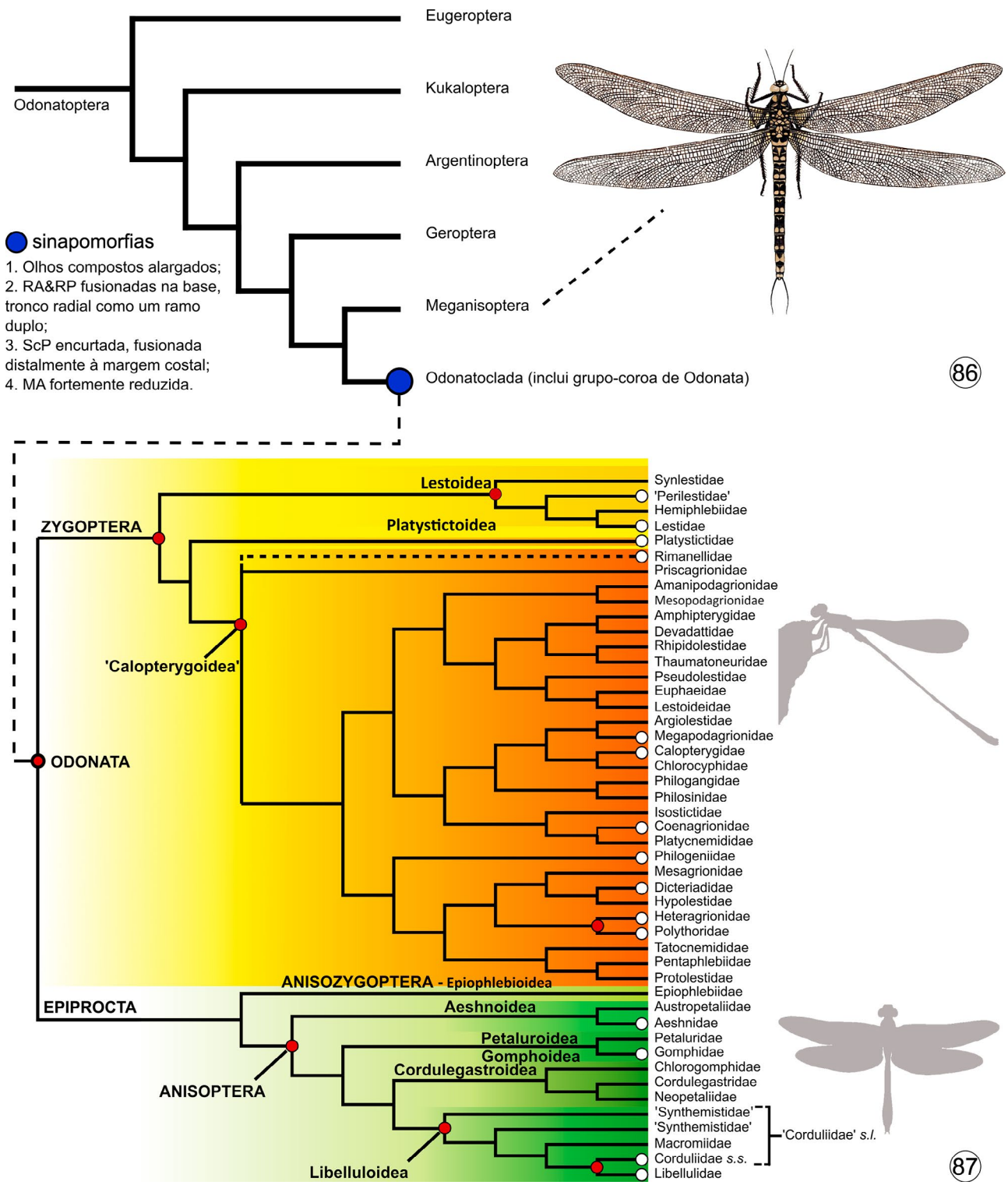
'Corduliidae' *s.l.* Grupo de libélulas heterogêneo, foi considerado uma família durante um longo período, porém seu monofiletismo não tem sido sustentado representando múltiplas linhagens e sendo que em um sentido mais estrito é parafilético em relação aos Libellulidae (Ware *et al.* 2007; Bybee *et al.* 2008; Dijkstra *et al.* 2013). Sob um conceito bastante amplo inclui gêneros posicionados atualmente em pelo menos três famílias, Macromiidae, 'Synthemistidae', Corduliidae *s.s.* e alguns com posição incerta (*incertae sedis*). Devido a classificação bastante inconsistente, neste capítulo adotou-se o conceito do Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (Pinto 2022) em que 'Corduliidae' *s.l.* inclui os integrantes de 'Synthemistidae', os Corduliidae *s.s.* e os grupos neotropicais de posição incerta. Os corduliídeos *s.l.* são essencialmente holárticos e representam cerca de 440 espécies em 54 gêneros em todo mundo, exceto na Antártica (Bybee *et al.* 2021; Paulson *et al.* 2022). Trata-se da família de anisópteros menos diversa da fauna brasileira, porém o número de espécies ocorrentes no Brasil se destaca pela maior riqueza dentre todos os países da Américas do Sul e Central com 40 espécies em seis ou sete gêneros, uma vez que a validade de *Schizocordulia* Machado é questionada (*cf.* Garrison *et al.* 2006; Fleck & Neiss 2012b; Pinto 2019). Adultos são de médio porte (cerca de 40 a 60 mm) e a maioria das espécies apresenta coloração estrutural com reflexos metálicos esverdeados no tórax e abdômen, aspecto bastante incomum aos anisópteros brasileiros, bem como olhos compostos verdes brilhantes (Fig. 15.100), de onde deriva o nome *emeralds* (esmeraldas) em inglês, pelo qual são popularmente designados. Os 'Corduliidae' *s.l.* da fauna Neotropical são raros em coleções científicas, geralmente não mais que uma dúzia de espécimes, representantes de alguns poucos táxons são mantidos em uma coleção (Pinto 2015). As espécies ocorrem em todos os domínios fitogeográfico, sendo a Mata Atlântica lar do maior número de espécies, uma relação dos registros a partir do século XX foi fornecida por Pinto & Lamas (2010). Apresentam elevado nível de endemismo, sendo *Cordulisantosia* Fleck & Costa exclusivo de montanhas da Mata Atlântica do sudeste do Brasil e a maioria das espécies de *Aeschnosoma* Selys, *Navicordulia* Machado & Costa e *Neocordulia* são endêmicas da Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica brasileira, respectivamente. Embora seja comum a alusão a atividade crepuscular dos adultos como justificativa da raridade (*e.g.*, Santos 1968; Fleck & Neiss 2012a), a maioria das espécies é tipicamente diurna, portanto, como observado por Geijskes (1970), esse fenômeno possivelmente está mais relacionado ao hábito furtivo, com duração da fase da imago curta, preferência de hábitat e inadequação dos esforços de coleta (Pinto & Carvalho 2010; Pinto 2019). Estes aspectos refletem em uma virtual ausência de informações básicas sobre sua biologia, ecologia e comportamento (cf. Pinto & Lamas 2010, 2011a). A formação de enxames (nuvens, revoada) devido ao comportamento de agregação para forrageamento foi observado pelo menos para *Lauromacromia*, *Navicordulia* e *Schizocordulia* (Pinto 2019). Machos adultos podem ser facilmente distinguidos de Libellulidae, com os quais podem ser confundidos, pelos caracteres sexuais secundários como as quilhas tibiais e o triângulo anal na asa posterior (Figs 15.23, 46). Contudo, a distinção das fêmeas tem se demonstrado mais difícil e apesar das tentativas de separação (*e.g.*, Garrison *et al.* 2006) não há um caráter ou mesmo conjunto de caracteres que permitam a sua identificação inequívoca, isso se deve em grande parte a enorme variedade de formas observadas em Libellulidae. As larvas ocorrem em riachos com folhiço de fundo, areia, sedimentos e raízes como substrato (Carvalho & Nessimian 1998) ou mesmo em ambientes semilóticos em áreas de drenagem em restingas (Pinto 2019). Assim como nos libellulídeos, possuem o lábio (premento e palpos) extremamente côncavo, por sua vez apresentam processos, espinhos e cerdas cefálicas no occipício e fronte que auxiliam na identificação, contudo uma sutura longitudinal na superfície ventral do premento é o único caráter que permite a identificação segura de larvas de corduliídeos (Figs 15.82–83;



Figuras 15.82–85. Larvas de Odonata, Anisoptera, em vistas lateral (82), ventral (83) e dorsal (84–85). **82, '**Corduliidae' *s.l.*, *Neocordulia* sp., cabeça em vista lateral; **83–84,** Corduliidae *s.s.*, *Aeschnosoma pseudoforcipula* Fleck *et al. in* Fleck, lábio em vista ventral (83) e abdômen em vista dorsal (84); **85,** Libellulidae, *Erythrodiplax* sp. I–X = segmentos.

Theischinger & Fleck 2003). As chaves em Garrison *et al.* (2006, tratadas como Corduliinae) e em Neiss *et al.* (2018) permite a identificação de adultos e larvas, respectivamente, na categoria de gênero. Para *Navicordulia* (Machado & Costa 1995; Pinto & Lamas 2010, 2011a; Fleck & Juillerat 2019) e *Lauromacromia* (Pinto & Carvalho 2010; Ehlert & Pinto 2020) o conhecimento taxonômico é relativamente sólido, porém os demais, incluindo *Neocordulia*, gênero mais rico, a profusão de novas espécies com validade duvidosa (*e.g.*, Costa & Machado 2007) resulta em obstáculos para a correta identificação específica.

Gomphidae. Existem cerca de 1010 espécies viventes em 103 gêneros em todo o mundo, exceto na Antártica (Bybee *et al.* 2021; Paulson *et al.* 2022). É a terceira família mais rica de toda a ordem, estando atrás apenas dos zigópteros de Coenagrionidae e dos anisópteros de Libellulidae. No Brasil são 22 gêneros e 124 espécies com ocorrência em todas os domínios fitogeográficos (Pinto 2022). Embora seu relacionamento filogenético com os Libelluloidea e Petaluridae permaneça duvidoso, seu monofiletismo tem sido muito bem suportado em análises baseadas em diferentes fontes de dados (Ware *et al.* 2017; Bybee *et al.* 2021). Grupo extremamente diverso e relativamente pouco estudado, muitos com abdômen em forma de clava, aspecto que deu origem ao apelido da família em inglês (*clubtails*). São bastante distintivos dentre os Anisoptera, devido aos hâmulos anteriores e posteriores da genitália secundária dos machos serem desenvolvidos. A diversidade de processos na cabeça, abdômen e nos apêndices caudais, muitas vezes com bifurcações, fazem com a aparência geral dê a impressão de insetos exóticos ou mesmo primitivos. Muitas espécies são conhecidas a partir de poucos exemplares ou mesmo exclusivamente de suas séries-tipo. Exceto por algumas espécies de gêneros como *Aphylla* Selys, *Progomphus* e *Zonophora* Selys (Fig. 15.99), os adultos são pouco abundantes em campo e consequentemente nos acervos científicos. A relativa raridade se deve a alguns fatores como o curto período de voo, vieses na amostragem, especificidade de hábitat e ao hábito furtivo de adultos de muitas espécies (De Almeida *et al.* 2013). Há grande diversidade de formas, cores e tamanhos, a extraordinária *Progomphus perithemoides* Belle, espécie endêmica do sul da Amazônia brasileira no Mato Grosso, é o menor representante da família com apenas 25,5 mm de comprimento e 28 mm de envergadura (Belle 1980), enquanto representantes de *Phyllogomphoides* Belle podem alcançar cerca de 80 mm de comprimento. São predominantemente habitantes de sistemas lóticos e apresentam maior endemismo a nível específico em comparação às demais famílias de Anisoptera, sendo o gênero amazônico *Mitragomphus* Needham e da Mata Atlântica do Rio de Janeiro, *Praeviogomphus* Belle, exclusivos do território brasileiro. Diversos aspectos sobre a biologia e comportamento da maioria das espécies são inteiramente desconhecidos. Os gonfídeos possuem características exclusivas que permitem sua distinção das demais famílias de Anisoptera, são os únicos em que os adultos de todas as espécies possuem olhos compostos separados dorsalmente por uma distância pelo menos igual a distância entre os ocelos laterais (Fig. 15.11), bem como as veias antenodais primárias Ax1 e Ax2 distintas e os triângulos discoidais (T) e subtriângulos de formato similares nos dois pares de asas (Fig. 15.44). Na maioria das espécies os machos possuem aurículas e triângulos anais distintos nas asas posteriores, porém em Epigomphinae os machos de diversos gêneros não têm o triângulo anal distinto. Apesar da diversidade de formas observadas nos adultos, são as larvas que se destacam pela multiplicidade de adaptações para ocupação dos variados mesohábitats, sendo facilmente identificadas devido ao número reduzido de quatro antenômeros. Adultos podem ser identificados ao nível de gênero com as chaves ricamente ilustradas em Garrison *et al.* (2006) enquanto as larvas com base em Novelo-Gutiérrez *et al.* (2018). O conhecimento taxonômico do grupo foi praticamente todo produzido pelo pesquisador holandês Jean Belle (1920–2001),



Figuras 15.86–87. Árvores contendo um resumo das hipóteses de relacionamento filogenético entre representantes fósseis e viventes de Odonatoptera. **86**, relacionamento de Odonatoptera incluindo grupos-tronco e coroa de Odonata (adaptado de Bechly *et al*. 2001; Petrulevičius & Gutiérrez 2016); **87**, hipótese com o relacionamento entre as famílias viventes de Odonata com base em dados genômicos com 478 loci usando enriquecimento por ancoramento híbrido (*anchored hybrid enrichment*, AHE) (adaptada de Bybee *et al.* 2021). Nós internos assinalados em vermelho correspondem a clados em que há representantes no Brasil, nós terminais assinalados em branco correspondem as famílias em que há representantes no Brasil. Rimanellidae não incluído na análise. Meganisóptero correspondne a reconstrução hipotética de *Meganeurites gracilipes* Handlirsch adaptado de Nel *et al.* (2018, *Creative Commons* atribuição 4.0 Internacional - CC BY 4.0).

que revisou e ilustrou material-tipo da maioria das espécies incluindo o segundo gênero mais rico de Anisoptera no Brasil, *Progomphus* (Belle 1973, 1994). Contudo, somada a baixa abundância, dois elementos adicionais trazem dificuldades aos estudantes do grupo, primeiro os limites específicos são enviesados pelos conceitos de um pesquisador e segundo devido a organização de seus trabalhos, que teve como marco principal sua excelente publicação de 1970 (Belle 1970), de tal modo que

Figuras 15.88–91. Técnicas de coleta e curadoria de espécies de Odonata. **88,** caixa para coleta, **89,** envelopes entomológicos para coleta, transporte e manutenção temporária, **90–91,** envelopes definitivos com respectivos dados de procedência, determinação e número tombo para depósito em coleções.

somente é possível estudar o grupo com todas as suas publicações disponíveis, devido as diagnoses e ilustrações estarem dispersas em inúmeras publicações (*e.g.*, Belle 1982, 1984, 1988, 1992, 1995). Recentemente a tribo Cyanogomphini foi revisada e sua circunscrição redefinida (Pinto & De Almeida 2016).

Libellulidae. Reúne o maior número de espécies de Anisoptera (> 33%) e estão entre os indivíduos mais frequentemente observados. Em geral os libellulídeos são as libélulas mais comuns e abundantes na maioria dos ecossistemas e hábitats. Ocupam com grande diversidade todos os tipos de ambientes desde poças com elevada radiação solar em zonas costeiras ao nível do mar, riachos densamente florestados em altitudes elevadas acima de 2.000 metros até as pequenas coleções de água extremamente exigentes como fitotelmos. O monofiletismo da família tem sido bem suportado (*e.g.*, Bybee *et al.* 2008; Dumont *et al.* 2010) e é considerado um grupo moderno de libélulas, com radiação ocorrida muito mais recentemente dentre todos os Anisoptera, sendo o registro fóssil mais antigo datado do Cretáceo Superior Turoniano, há cerca de 90 milhões de anos (Fleck *et al.* 1999). Possui pelo menos 1.040 espécies em 140 gêneros com distribuição cosmopolita, exceto no continente antártico (Bybee *et al.* 2021; Paulson *et al.* 2022). No Brasil ocorrem 240 espécies em 38 gêneros, o que representa 23% e 27% da riqueza mundial respectivamente. Parcela significativa das espécies com ocorrência em território brasileiro, em especial as que se desenvolvem em sistemas lênticos, possuem distribuição extremante ampla, com ocorrência do sul dos Estados Unidos da América até o noroeste da Argentina (*e.g.*, *Brachymesia* Kirby, *Erythemis* Hagen). Há espécies com adultos grandes como *Carajathemis simone* Machado, que estão restritas a pequenas áreas, neste caso a Serra dos Carajás na Amazônia do Pará (Machado 2012). Inclui ainda a Pantropical (virtualmente cosmopolita) *Pantala flavescens* conhecida por migrar longas distâncias (Samways & Osborn 1998). O endemismo tende a ser maior nos gêneros de sistemas lóticos como *Macrothemis* Hagen. Apenas três são endêmicos do Brasil, o amazônico *Carajathemis* e os também monotípicos *Orionothemis* Fleck *et al.* e *Garrisonia* Penalva & Costa, ambos da Bahia. Os adultos podem ser tão diminutos quanto os indivíduos de *Perithemis lais* (Perty) (Figs 15.1) com menos de 18 mm de comprimento a grandes com cerca de 65 mm de comprimento em *Brechmorhoga* Kirby e *Libellula*. A família é extremamente heterogênea, inclui espécies com comportamento diurno a crepuscular, hábito pousador (*percher*) e voador (*flier*), territoriais ou não territoriais e possuem coloração variada tanto no corpo quanto nas asas, algumas apresentam reflexos metálicos restrito a pequenas áreas na cabeça ou no corpo todo, muitos são densamente cobertos por depósitos de cera (pruinosidade). A venação pode ser extremamente aberta ou fechada, com a alça anal em forma de bota ou mesmo saciforme e bastante reduzida. Devido

Figuras 15.92–97. Adultos de Odonata, subordem Zygoptera. **92,** Lestidae, *Lestes auritus* Hagen *in* Selys, macho; **93,** Calopterygidae, *Hetaerina longipes* (Hagen), fêmea; **94,** Heteragrionidae, *Heteragrion rogertaylori* Lencioni, macho; **95,** Polythoridae, *Chalcopteryx rutilans* Rambur, fêmea; **96,** Coenagrionidae, *Argia croceipennis* Selys, casais; **97,** Coenagrionidae, Pseudostigmatinae, *Mecistogaster* sp., macho. Fotos: 92–93, 96–97, A.P. Pinto; 95, N. Ferreira-jr.

a diversidade da morfologia externa, formas, cores e tamanhos os Libellulidae não são facilmente caracterizados, porém a redução de estruturas sexuais secundárias dos machos como as quilhas tibiais e triângulo anal, bem como as veias transversais dos espaços costais (antenodais, Ax) e subcostais (antesubnodais) alinhadas e com as antenodais primárias indistintas (distintas em *Antidythemis* Kirby, *Tramea* Hagen e *Zenithoptera* Selys) permitem seu reconhecimento. Contudo muitos dos caracteres citados como diagnósticos da família como o desenvolvimento da alça anal em forma de bota e a disposição dos triângulos são compartilhados em maior ou menor grau com 'Corduliidae' *s.l.*, assim as fêmeas são mais difíceis de distinguir de modo inequívoco e os caracteres utilizados na chave deste capítulo devem ser empregados com cautela. As larvas podem ser fossadoras, reptantes ou mesmo escaladoras (Carvalho & Nessimian 1998). Os adultos podem ser identificados ao nível de gênero com auxílio das chaves em Garrison *et al.* (2006, tratados como Libellulinae) embora se deva considerar descrições posteriores (*e.g.*, Machado 2012), já

Figuras 15.98–101. Adultos machos de Odonata, subordem Anisoptera. **98,** Aeshnidae, *Gynacantha bifida* Rambur; **99,** Gomphidae, *Zonophora campanulata campanulata* (Burmeister); **100,** Corduliidae *s.s.*, *Cordulisantosia marshalli* (Costa & T.C. Santos); **101,** Anisoptera, Libellulidae, *Micrathyria hypodidyma* Calvert. Fotos: A.P. Pinto.

as larvas com base em Neiss *et al.* (2018). A grande diversidade impõe dificuldades a determinações ao nível específico. Por exemplo, a família inclui *Erythrodiplax* Brauer que é 13º gênero mais rico da ordem e o segundo de Libellulidae, no Brasil estão registradas 41 espécies que corresponde a 67% das espécies deste gênero. Em gêneros como *Macrothemis* e *Brechmorhoga,* os erros de identificação são comuns, até mesmo naqueles relativamente bem estudados como *Micrathyria* (Fig. 15.101), *Oligoclada*, *Orthemis* e *Perithemis*, muito embora existam chaves, sinopses e revisões completas ou regionais (*e.g.*, Ris 1930; Borror 1931; Santos 1953; Costa *et al.* 2002; Pinto & Lamas 2011b; von Ellenrieder 2012). Assim, publicações menores com descrições isoladas ou mesmo antigas como o monumental estudo publicado por Ris (1909–1919) se faz necessário, uma vez que para diversos gêneros não há revisões atualizadas.

Agradecimentos. Aos pesquisadores que auxiliaram com material e aos colegas odonatólogos que compartilharam seus conhecimentos sobre esse grupo fantástico de insetos: Alcimar L. Carvalho, Angelo B. M. Machado (*in memoriam*), Dennis R. Paulson, Gunther Theischinger, Jerry Daigle, Rosser W. Garrison e Thomas Donnelly. Aos editores, em especial a José Albertino Rafael pelo convite e sobretudo enorme paciência durante a elaboração deste capítulo.

Referências bibliográficas

Alves, R.J.V.; L.A.V. Costa; A. Soares; N.G. Silva & A.P. Pinto 2019. Open ocean nocturnal insect migration in the Brazilian South Atlantic with comments on flight endurance. **PeerJ** 7: e7583.

Anjos-Santos, D.; U.G. Neiss & P. Pessacq 2018. Superfamily Calopterygoidea (Chapter 14.4). p. 449–468. In: Hamada, N.; J.H. Thorp & D.C. Rogers (orgs). **Keys to Neotropical Hexapoda. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates** - Volume III, 4 ed. Londres, Academic Press, Elsevier, xxiii + 811 pp.

Asahina, S. 1954. **A morphological study of a relic dragonfly Epiophlebia superstes Selys (Odonata, Anisozygoptera).** Tokyo, The Japan Society for Promotion of Science, 153 pp.

Ávila-Junior, W.F.; F.A.A. Lencioni & M.A.A. Carneiro 2020. Heteragrion itacolomii sp. nov. (Odonata: Zygoptera: Heteragrionidae) from Itacolomi State Park, Ouro Preto, Minas Gerais, Brazil. **Zootaxa** 4779(1): 121–130.

Baccetti, N.; E. Perrotti & C. Utzeri 1990. Dragonflies captured by ornithological "mist nets" (Anisoptera). **Notulae Odonatologicae** 3(5): 65–68.

Barlow, Jr., A.E. 1991. New applications for the syringe. **Argia** 3(4): 18–19.

Bechly, G. 1995. Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der *Odonata. **Petalura, especial vol.** 1: 1–341.

Bechly, G. 1996. Morphologische Untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta; Pterygota; Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenetischen Systematik und des Grundplanes der Odonata. **Petalura, especial vol.** 2: 1–402.

Bechly, G.; C. Brauckmann; W. Zessin & E. Gröning 2001. New results concerning the morphology of the most ancient dragonflies (Insecta: Odonatoptera) from the Namurian of Hagen-Vorhalle (Germany). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** 39(4): 209–226.

Bedê, L.C.; A.B.M. Machado; W. Piper & M.M. Souza 2015. Odonata of the Serra de São José - Brazil's first Wildlife Reserve aimed at the conservation of dragonflies. **Notulae Odonatologica** 8: 117–155.

Belle, J. 1970. Studies on South American Gomphidae (Odonata) with special reference to the species from Surinam. **Studies on the fauna of Suriname and other Guyanas 11** (43): 1–158, pls. XIX

Belle, J. 1973. A revision of the New World genus *Progomphus* Selys, 1854 (Anisoptera: Gomphidae). **Odonatologica** 2(4): 191–308.

Belle, J. 1980. Two new gomphoidine species from Brazil (Anisoptera: Gomphidae). **Odonatologica** 9(2): 173–180.

Belle, J. 1982. A review of the genus *Archaeogomphus* Williamson (Odonata: Gomphidae). **Tijdschrift voor Entomologie** 125(3): 37–56.

Belle, J. 1984. A synopsis of the South American species of *Phyllogomphoides* (Odonata: Gomphidae). **Tijdschrift voor Entomologie** 127(4): 79–100.

Belle, J. 1988. A synopsis of the species of *Phyllocycla* Calvert, with descriptions of four new taxa and a key to the genera of Neotropical Gomphidae (Odonata, Gomphidae). **Tijdschrift voor Entomologie** 131: 73–102

Belle, J. 1989. A revision of the New World genus *Neuraeschna* Hagen, 1867 (Odonata: Aeshnidae). **Tijdschrift voor Entomologie** 132(2): 259–294.

Belle, J. 1992. Studies on ultimate instar larvae of Neotropical Gomphidae, with the description of *Tibiagomphus* gen. nov. (Anisoptera). **Odonatologica** 21(1): 1–24.

Belle, J. 1994. On five species of Progomphus Selys from Brazil with the descriptions of four new taxa (Odonata: Gomphidae). **Zoologische Mededelingen** 68(19): 203–214.

Belle, J. 1995. On the female sex of some elusive South-American Gomphidae with the descriptions of three new genera and four new species (Odonata). **Zoologische Mededelingen** 69(2): 1936.

Bick, G.H. & J.C. Bick 1985. A revision of the picta group of *Polythore*, with a description of a new species, *P. lamerceda* spec. nov., from Peru (Zygoptera: Polythoridae). Odonatologica 14(1): 1–28.

Bick, G.H. & J.C. Bick 1986. The genus *Polythore* exclusive of the picta group (Zygoptera: Polythoridae). **Odonatologica** 15(3): 245–273.

Bick, G.H. & J.C. Bick 1988. A review of males of the genus *Philogenia*, with descriptions of five new species from South America (Zygoptera: Megapodagrionidae). **Odonatologica** 17(1): 9–32.

Bomphrey, R.J.; T. Nakata;.P. Henningsson & H-T. Lin 2016 Flight of the dragonflies and damselflies. **Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences** 371(1704): 20150389.

Borror, D.J. 1931 The genus *Oligoclada* (Odonata). **Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology University of Michigan** 22: 1–42, pls. I–VII.

Brasil, L.S. & D.S. Vilela 2019. Peculiaridades regionales en la percepción de brasileños sobre las libélulas: nomenclatura popular y conservación. **Hetaerina** 1(1): 15–20.

Bridges, C.A. 1994. **Catalogue of the family-group, genus-group and species-group names of the Odonata of the world (Third Edition)**. Urbana, Privately published, xiv + 905 pp.

Bried, J.T.; B.D. Herman & G.N. Ervin 2007. Umbrella potential of plants and dragonflies for wetland conservation: A quantitative case study using the umbrella index. **Journal of Applied Ecology** 44: 833–842.

Bried, J.T.; C. Hassall; J.P.Simaika *et al.* 2015. Directions in dragonfly applied ecology and conservation science. **Freshwater Science** 34(3): 1020–1022.

Bried, J.; L. Ries; B. Smith *et al*. 2020. Towards global volunteer monitoring of odonate abundance. **BioScience** 10: 914–923.

Büsse, S. 2016. Morphological re-examination of *Epiophlebia laidlawi* (Insecta: Odonata) including remarks on taxonomy. **International Journal of Odonatology** 19(4): 221–238.

Bybee, S.M. & K.J. Tennessen 2008. Description of the female and nymph of *Philogenia mangosisa* from southern Ecuador (Odonata: Megapodagrionidae). **Zootaxa** 1787(1): 63–68.

Bybee, S.M.; T.H. Ogden; M.A. Branham & M.F. Whiting 2008. Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. **Cladistics** 24: 477–514.

Bybee, S.M.; A. Córdoba-Aguilar; M.C. Duryea *et al*. 2016. Odonata (dragonflies and damselflies) as a bridge between ecology and evolutionary genomics. **Frontiers in Zoology** 13(1):1–20.

Bybee, S.M.; V.J. Kalkman; R.J. Erickson *et al.* 2021. Phylogeny and classification of Odonata using targeted genomics. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 160: 107115.

Carle, F.L.; K.M. Kjer; & M.L. May 2015. A molecular phylogeny and classification of Anisoptera (Odonata). **Arthropod Systematics & Phylogeny** 73(2): 281–301.

Calvert, P.P. 1893. Catalogue of the Odonata, Dragonflies, of the Vicinity of Philadelphia: With an Introduction to the Study of this Group of Insects. **Transactions of the American Entomological Society** 20: 152[a]–272 + pls II–III.

Calvert, P.P. 1924. The generic characters and the species of *Philogenia* Selys (Odonata: Agrionidae). **Transactions of the American Entomological Society** 50: 1–56.

Calvert, P.P. 1931. The generic characters and the species of *Palaemnema* (Odonata: Agrionidae). **Transactions of the American Entomological Society** 57: 1–111.

Carvalho, A.L. 1992a. Aspectos da biologia de *Coryphaeschna perrensi* (McLachlan, 1887) (Odonata, Aeshnidae), com ênfase no período larval. **Revista Brasileira de Entomologia** 36(4): 791–802.

Carvalho, A.L. 1992b. Revalidation of the genus *Remartinia* Navás, 1911, with the description of a new species and a key to the genera of neotropical Aeshnidae (Anisoptera). **Odonatologica** 21(3): 289–298.

Carvalho, A.L. 1993. A morfologia externa da larva de último estádio de *Coryphaeschna perrensi* (McLachlan, 1887) (Odonata, Aeshnidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 37(1): 167–179.

Carvalho, A.L. 2000. Description of the last instar larva and some structures in the pharate male adult of *Praeviogomphus proprius* Belle, 1995, with notes on the occurrence and taxonomic status of the species (Anisoptera: Gomphidae, Octogomphinae). **Odonatologica** 29(3): 239–246.

Carvalho, A.L. 2007. Recomendações para a coleta, criação e colecionamento de larvas de Odonata. **Arquivos do Museu Nacional** 65: 3–15.

Carvalho, A.L. 2014. Rock and Roll Dragonfly: A preliminary study on the symbolism of dragonflies (Odonata) in the lyrics of Western contemporary popular songs. pp. 97–109. *In:* Costa-Neto, E.M. (org.) **Entomologia Cultural: Ecos do I Simpósio Brasileiro de Entomologia Cultural 2013**. Feira de Santana, UEFS Editora, 662 pp.

Carvalho, A.L. 2018. The larval ontogeny of *Coryphaeschna perrensi* (McLachlan, 1887): Supporting monophyletic groups in Aeshnidae dragonflies (Insecta: Odonata: Anisoptera). **Journal of Morphology** 279: 1321–1335.

Carvalho, A.L. & J.L. Nessimian 1998. Odonata do Estado do Rio de Janeiro, Brasil: hábitats e hábitos das larvas. *In:* J.L. Nessimian & A.L. Carvalho (eds). pp. 3–28. **Ecologia de Insetos Aquáticos. Series Oecologia Brasiliensis, vol. V.** Rio de Janeiro, PPGE-UFRJ, xvii + 310 pp.

Carvalho, A.L. & P. Pessacq 2018. Superfamily Aeshnoidea (Chapter 14.1). pp. 367–376. *In:* Hamada, N.; J.H. Thorp & D.C. Rogers (orgs). **Keys to Neotropical Hexapoda. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates - Vol. III, 4th edition. 1ed.** Londres: Academic Press, Elsevier, xxiii + 811 pp.

Carvalho, A.L.; A.P. Pinto & N. Ferreira-Jr. 2009. *Castoraeschna corbeti* sp. nov. from Floresta Nacional de Carajás, Pará state, Brazil (Odonata: Aeshnidae). **International Journal of Odonatology** 12(2): 337–346.

Cezário, R.R.; P.P. Firme; G.C. Pestana *et al.* 2020. Sampling methods for dragonflies and damselflies, p. 223–241. *In*: Santos, J.C. & G.W. Fernandes (eds.). **Measuring arthropod biodiversity: A handbook of sampling methods**. Springer Nature. . Springer, Cham., xvii + 600 pp.

Clausnitzer, V. & R. Jödicke 2004. Guardians of the watershed. Global status of dragonflies: critical species, threat and conservation. **International Journal of Odonatology** 7(2): 111.

Clausnitzer, V.; J.P. Simaika; M.J. Samways & B.A. Daniel 2017. Dragonflies as flagships for sustainable use of water resources in environmental education. **Applied Environmental Education & Communication** 16(3): 196–209.

Clausnitzer, V.; V.J. Kalkman; M. Ram *et al*. 2009. Odonata enter the biodiversity crisis debate: the first global assessment of an insect group. **Biological Conservation** 142(8): 1864–1869.

Cook, C. 1990. Field and cabinet techniques (or how to catch and prepare dragonflies in 101 easy lessens!). **Argia** 2(1–4): 20–23.

Corbet, P.S. 1953. A terminology for the labium of larval Odonata. **The Entomologist** 86: 189–217.

Corbet, P.S. 1980. Biology of Odonata. **Annual Review of Entomology** 25: 189–217.

Corbet, P.S. 1999. Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata. Ithaca, Cornell University Press. xxxii + 829 pp.

Corbet, P.S. 2002. Stadia and growth ratios of Odonata: a review. **International Journal of Odonatology** 5(1): 45–73.

Corbet, P.S. 2003. Reproductive behaviour of Odonata: the history of a mystery. **International Journal of Odonatology** 6(2): 185–193.

Corbet, P.S. & M.L. May 2008. Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. **International Journal of Odonatology** 11(2):155–171.

Corbet, P.S. & S.J. Brooks 2008. Dragonflies. New Naturalist Series. Collins: London. London, Collins, xvii = 454 pp.

Corbet, P.S.; F. Suhling & D. Soendgerth 2006. Voltinism of Odonata: a review. **International Journal of Odonatology** 9(1): 1–44.

Cordero-Rivera, A. 2006. Introduction: dragonflies as forest-dependent animal, p. 7–12. *In:* Cordero-Rivera A (ed.) **Forests and dragonflies**. Pensoft, Sofia, Series Faunistica, 299 pp. 7–12. [Fourth WDA International Symposium of Odonatology, Pontevedra (Spain), July 2005.]

Córdoba-Aguilar, A. 2008. **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutinary Research**. Oxford, Oxford University Press, XII + 290 pp.

Córdoba-Aguilar, A. & A. Cordero-Rivera 2005. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. **Neotropical Entomology** 34: 861–879.

Córdoba-Aguilar, A.; E. Uhía & A. Cordero-Rivera 2003. Sperm competition in Odonata (Insecta): the evolution of female sperm storage and rivals' sperm displacement. **Journal of Zoology** 261(4): 381–398.

Costa, J.M. 1978. Revisão do gênero *Oxyagrion* Selys, 1876(Odonata, Coenagrionidae). **Publicações Avulsas do Museu Nacional** 61: viii + 1–217, pls. i–xxxix.

Costa, J.M. 2005. *Chalcopteryx machadoi* sp. n. da região norte do Brasil (Zygoptera: Polythoridae) com uma chave para as espécies do gênero. **Lundiana** 6(supl.): 37–39.

Costa, J.M. & T.C. Santos 1999. Odonata da Marambaia (Ilha e Restinga), Rio de Janeiro, Brasil. Resultado das expedições do Museu Nacional pelo convênio entre a Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro e a Marinha do Brasil, com a descrição da larva de *Heteragrion consors* Hagen *in* Selys, 1862 (Zygoptera: Megapodagrionidae). **Contribuições Avulsas sobre a História Natural do Brasil. Série Zoológica** 5: 1–7.

Costa, J.M. & A.B.M. Machado 2007. Two new species of *Neocordulia* Selys, 1882 from southern Brazil (Anisoptera: Corduliidae). **Lundiana** 8: 143–146.

Costa, J.M.; A.N. Lourenço & L.P. Vieira 2002. *Micrathyria pseudhypodidyma* sp. n. (Odonata: Libellulidae), com chave das espécies do gênero que ocorrem no estado do Rio de Janeiro. **Neotropical Entomology** 31(3): 377–389.

Costa, J.M.; L.O.I. de Souza & J. Muzón 2006. Descriptions of three new species of Odonata from Brazil. **Zootaxa** 1314: 53–68.

Costa, J.M.; T.C. Santos & L.O.I. de Souza 2009. *Cyanallagma corbeti* sp. nov. from Brazil (Odonata: Coenagrionidae). **International Journal of Odonatology** 12(2): 323–329.

Costa, J.M.; T.C. Santos & B.B. Oldrini 2012. Capítulo 18: Odonata Fabricius, 1972 (sic), pp. 245–256. *In*: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto, Editora Holos, 796 pp.

Costa Lima, A.M. da 1938. **Insetos do Brasil.** 1º Tomo. Escola Nacional de Agronomia, Série Didática nº 2. Rio de Janeiro, x + 470 pp.

Cowley, J. 1937. Tibial and femoral combs, and a trochanteral brush, in the Odonata. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London** (A) 12(8–9): 123–125.

Cowley, J. 1941. The descriptive terms applied to the pterothorax and penis of Odonata. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London** (B) 10(1): 5–7.

Davies, D.A.L. & P. Tobin 1984. The dragonflies of the world: A systematic list of the extant species of Odonata. Vol. 1. Zygoptera, Anisozygoptera. **Societas Internationalis Odonatologica, Rapid Communications (Supplements)** 3: 1–127.

Davies, D.A.L. & P. Tobin 1985. The dragonflies of the world: a systematic list of the extant species of Odonata. Vol. 2. Anisoptera. **Societas Internationalis Odonatologica, Rapid Communications (Supplements)** 5: 1–151.

De Almeida, M.V.O.; A.P. Pinto; A.L. Carvalho & D.M. Takiya 2013. When rare is just a matter of sampling: unexpected dominance of clubtail dragonflies (Odonata, Gomphidae) through different collecting methods at Parque Nacional da Serra do Cipó, Minas Gerais State, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia 57**: 417–423.

De Marco Jr., P. (org.) 2018. Odonata. *In:* **Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção vol. I.** Brasília: ICMBio/MMA, 492 pp.

De Marco Jr., P. & T. Santos-De-Marco 1998. *Anax concolor* Brauer predation on dragonfly aggregations at a restinga habitat in southeastern Brazil (Anisoptera, Aeshnidae). **Notulae Odonatologica** 5(1): 2–3.

De Marco Jr., P.; A.O. Latini & A.P. Reis 1999. Environmental determination of dragonfly assemblage in aquaculture ponds. **Aquaculture Research** 30(5): 357–364.

De Marmels, J. 1989. Odonata or dragonflies from Cerro de la Neblina and the adjacent lowland between the Rio Baria, the Casiquiare and the Rio Negro (Venezuela). I. Adults. **Boletin de la Academia de Ciencias Fisicas, Matematicas y Naturales** 25: 11–78.

De Marmels, J. 1999. A new species of *Dimeragrion* Calvert 1913 from Pantepui, Venezuela (Odonata: Megapodagrionidae). **Boletín de Entomología Venezolana** 14(1): 27–36.

De Marmels, J. 2001. Revision of *Megapodagrion* Selys, 1886 (Insecta, Odonata: Megapodagrionidae). Ph.D. dissertation, Universität Zürich, Zurique, x + 295 pp.

De Marmels, J. 2004. *Heteragrion makiritare* sp. nov with descriptions of hitherto unknown females and larvae of other species from Venezuela (Odonata: Megapodagrionidae, Lestidae). **International Journal of Odonatology** 7(3): 439–458.

De Marmels, J. & R.W. Garrison 2005. Review of the genus *Leptagrion* in Venezuela with new synonymies and descriptions of a new genus, *Bromeliagrion*, and a new species, *B. rehni* (Zygoptera: Coenagrionidae). **The Canadian Entomologist** 137(03): 257–273.

De Marmels, J. & U.G. Neiss 2011. Description of the larva of *Gynacantha auricularis* Martin, 1909 (Odonata: Aeshnidae). **Zootaxa** 3137(1): 64–68.

Deacon, C & M.J. Samways 2021. A review of the impacts and opportunities for African urban dragonflies. **Insects** 12(3): 190 [1–15].

Del Palacio, A.; P.L. Sarmiento & J. Muzón 2017. A new method using Scanning Electron Microscopy (SEM) for preparation of anisopterous odonates. **Microscopy Research and Technique** 80(10): 1085–1088.

Dijkstra, K.-D.B.; & V.J. Kalkman 2012. Phylogeny, classification and taxonomy of European dragonflies and damselflies (Odonata): a review. **Organisms Diversity & Evolution** 12(3): 209–227.

Dijkstra, K.-D.B.; V.J. Kalkman; R.A. Dow *et al.* 2014. Redefining the damselfly families: the first comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). **Systematic Entomology** 39(1): 68–96.

Dijkstra, K.-D.B.; G. Bechly; S.M. Bybee *et al.* 2013. The classification and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). *In:* Zhang, Z.-Q.(ed.) Animal Biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (Addenda 2013). **Zootaxa** 3703 (1): 36–45.

Donnelly, T.W. 1992. The Odonata of Central Panama and their position in the Neotropical odonate fauna, with a checklist, and descriptions of new species. pp. 52–90. *In:* Quintero D. & A. Aiello, eds **Insects of Panama and Mesoamerica, Selected Studies**. New York, Oxford University Press, 720 pp.

Donnelly, T.W. 1995. *In:* Acetone and colors of collected dragonflies. **Argia** 7(4): 13.

Dumont, H.J.; A. Vierstraete & R. Vanfleteren 2007. A revised molecular phylogeny of the Calopteryginae (Zygoptera: Calopterygidae). **Odonatologica** 36(4): 365–372.

Dumont, H.J.; J.R. Vanfleteren & A. Vierstraete 2010. A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). **Systematic Entomology** 35: 6–18.

Dunkle, S. W. 1990a. *Philogenia iquita* spec. nov., a new damselfly from Peru (Zygoptera: Megapodagrionidae). **Odonatologica** 19(1): 85–89.

Dunkle, S. W. 1990b. *Philogenia compressa* spec. nov., a new damselfly from Peru (Zygoptera: Megapodagrionidae). **Odonatologica** 19(4): 381–384.

Dunkle, S. W. 1991. Review of the neotropical damselfly family Dicteriadidae (new spelling), with an annotated bibliography (Zygoptera). **Odonatologica** 20(4): 401–416.

Dunson, W.A. 1980. Adaptations of nymphs of a marine dragonfly, *Erythrodiplax berenice*, to wide variations in salinity. **Physiological Zoology** 53: 445–452.

Ehlert, J. & A.P. Pinto 2020. Additions to the dragonfly genus *Lauromacromia*, with description of the female of *Lauromacromia luismoojeni* and new distributional records (Odonata: Corduliidae *s.l.*). **International Journal of Odonatology** 23(2): 79–91.

Fabricius, J.C. 1793 **Entomologia systematica emendata et aucta: Secundun classes, ordines, genera, species, adjectis synonimis, locis, observationibus, descriptionibus. Tomo II**. Hafniae [Copenhagen], Christian Gottlob Proft, viii + 519 pp.

Fincke, O.M. 1996. Larval behaviour of a giant damselfly: territoriality or size-dependent dominance? **Animal Behaviour** 51(1): 77–87.

Fleck, G. & U.G. Neiss 2012a). The larva of the genus *Paracordulia* Martin, 1907 (Odonata: Corduliidae *s.s.*) and a generic key to the larvae of Corduliidae *s.l.* occuring [sic] in South America. **Zootaxa** 3412(1): 62–68.

Fleck, G. & U.G. Neiss 2012b). A new species of the genus Aeschnosoma Selys, 1870 (Odonata: Anisoptera: Corduliidae s.s.). **Zootaxa** 3159(1): 47–58.

Fleck, G. & L. Juillerat 2019. The genus *Navicordulia* Machado & Costa, 1995 (Insecta: Odonata: Corduliidae *s.str.*): new species, identification key for males and data on ecology and distribution. *In*: Touroult J. (Ed.), "Our Planet Reviewed" 2015 large-scale biotic survey in Mitaraka, French Guiana. **Zoosystema** 41(27): 553–565.

Fleck, G.; A. Nel & X. Martínez-Declòs 1999. The oldest record of libellulid dragonflies from the Upper Cretaceous of Kazakhstan (Insecta: Odonata, Anisoptera). **Cretaceous Research 20**: 655–658.

Fleck, G.; U.G. Neiss & N. Hamada 2012. The larva of *Dicterias* Selys, 1853 (Odonata: Heliocharitidae [= Dicteriadidae]), and taxonomic and phylogenetic notes on Heliocharitidae. **Zootaxa** 3164(1): 32–40.

Fleck, G.; B. Ullrich; M. Brenk; C. Wallnisch; M. Orland; S. Bleidissel & B. Misof 2008. A phylogeny of anisopterous dragonflies (Insecta, Odonata) using mtRNA genes and mixed nucleotide/doublet models. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** 46: 310–322.

Fleck, G.; G. Bechly; X. Martínez-Delclòs; E. Jarzembowski; R. Coram & A. Nel 2003. Phylogeny and classification of the Stenophlebioptera (Odonata: Epiproctophora). **Annales de la Société Entomologique de France, Nouvelle Série**: 39: 55–93.

Flint, O.S. 1996. Odonata taken in Malaise Traps, with special reference to Virginia. **Banisteria** 8: 37–43.

Fraser, F.C. 1957. **A reclassification of the order Odonata**. Publication of Royal Zoological Society of the New South Wales 12: 1–133.

Garrison, R.W. 1989. Brazil, Rondonia State. **Argia** 1 (Season Summary Supplement): 2–4.

Garrison, R.W. 1990. A synopsis of the genus *Hetaerina* with descriptions of four new species (Odonata: Calopterygidae). **Transactions of the American Entomological Society** 116(1): 175–259.

Garrison, R.W. 2006. A synopsis of the Genera *Mnesarete* Cowley, *Brioplathanon* gen. nov., and *Ormenophlebia* gen. nov. (Odonata: Calopterygidae). **Contributions in Science**, **Natural History Museum** 506: 1–84. [Serial Publication of the Natural History Museum of Los Angeles County].

Garrison, R.W. 2009. A synopsis of the genus *Telebasis* (Odonata: Coenagrionidae). **International Journal of Odonatology** 12(1): 1–121, pls I–II.

Garrison, R.W. 2014. Review of *Oxystigma* Selys with the synonymy of *Oxystigma williamsoni* Geijskes (Odonata: Heteragrionidae). **Zootaxa** 3780(2): 347–364.

Garrison, R.W.; N. von Ellenrieder & J.A. Louton 2006. **Dragonfly genera of the New Word: An illustrated and annotated key to the Anisoptera.** Baltimore, The Johns Hopkins University Press, xi +368 pp.

Garrison, R.W.; N. von Ellenrieder & J.A. Louton 2010. **Damselfly genera of the New World: An illustrated and annotated key to the Zygoptera**. Baltimore, The Johns Hopkins University Press, xi + 490.

Geijskes, D.C. 1940. Notes on the Odonata of Surinam. I. *Rimanella arcana* Needham and its nymph (Odon. Zyg.). **Revista de Entomologia** 11(1–2): 173–179.

Geijskes, D.C. 1970. Generic characters of the South American Corduliidae, with descriptions of the species found in the Guyanas. **Studies on the Fauna of Suriname and other Guianas** 12: 1–42.

Glotzhober, R.C. & D. Riggs 1998. Adapting the Townes Malaise trap for collecting live Odonata. **Bulletin of American Odonatology** 5: 43–48.

Gorb, S.N. 2000. Ultrastructure of the neck membrane in dragonflies (Insecta, Odonata). **Journal of Zoology** 250(4): 479–494.

Guillermo-Ferreira, R.; U.G. Neiss; N. Hamada & P.C. Bispo 2014. Behavior of the Amazonian damselfly *Chalcopteryx scintillans* McLachlan (Zygoptera: Polythoridae) and comments on its morphological distinction from *C. rutilans* (Rambur). **International Journal of Odonatology** 17(4): 251–258.

Hamada, N. & S.J. Oliveira 2003. Food items of larvae of Rimanella arcana (Needham, 1933) (Odonata: Amphipterygidae) in Central Amazonia, Brazil. **Entomotropica** 18(2): 153–155.

Hatto, Y. 1994. "Buri" or "Toriko", a traditional Japanese method of catching dragonflies. **Odonatologica** 23(3): 283–289.

Jarzembowski, E.A. & A. Nel 2002. The earliest damselfly-like insect and the origin of modern dragonflies (Insecta: Odonatoptera: Protozygoptera). **Proceedings of the Geologists' Association** 113(2): 165–169.

Kalkman, V.J.; V. Clausnitzer; K.-D.B. Dijkstra; A.G. Orr; D.R. Paulson & J. van Tol 2008. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. **Hydrobiologia** 595: 351–363.

Kennedy, C.H. 1937. *Perilestes castor* and *P. pollux*, new dragonflies from Ecuador, with notes on *P. kahli* (Odonata: Lestidae). **Annals of the Entomological Society of America** 30(2): 410–424.

Kennedy, C.H. 1941a. Perilestinae in Ecuador and Peru: revisional notes and descriptions (Lestidae: Odonata). **Annals Entomological Society of America** 34(3): 658–688.

Kennedy, C.H. 1941b. *Perissolestes paprzyckii*, a new perilestinae dragonfly from Peru (Lestidae: Odonata). **Annals Entomological Society of America** 34(4): 852–854.

Kohli, M.; H. Letsch; C. Greve *et al*. 2020. How old are dragonflies and damselflies? Odonata (Insecta) transcriptomics resolve familial relationships. **BioRxiv (preprint):** 1–15.

Kompier, T. 2015. **A guide to the dragonflies and damselflies of the Serra dos Orgaos [sic] South-easthern Brazil**. Brussels, REGUA Publications,xx + 379 pp.

Kuhlmann, M.L.; G. Johnscher-Fornasaro; L.L. Ogura & H.R.V. Imbimbo 2012. **Protocolo para o biomonitoramento com as comunidades bentônicas de rios e reservatórios do estado de São Paulo** [recurso eletrônico]. São Paulo, Companhia Ambiental do Estado de São Paulo (CETESB), 113 pp.

Lencioni, F.A.A. 2005. **Damselflies of Brazil, an illustrated identification guide, 1 – Non – Coenagrionidae families**. All Print, São Paulo, Brasil, 324 pp.

Lencioni, F.A.A. 2006. **Damselflies of Brazil, an illustrated identification guide, 2 –Coenagrionidae.** São Paulo, All Print, iv + 419 pp.

Lencioni, F.A.A. 2013. Diagnoses and discussion of the group 1 and 2 Brazilian species of *Heteragrion*, with descriptions of four new species (Odonata: Megapodagrionidae). **Zootaxa** 3685(1): 1–80.

Lencioni, F.A.A. 2017. **Damselflies of Brazil an illustrated identification guide: Southeast Region**. Jacareí, Editado pelo autor, viii + 544 pp.

Lencioni, F.A.A.; U.G. Neiss; S. Dutra; K. Furieri; L. Juen; J. Batista & D.S. Vilela 2021. Synopsis of Lestes from Brazil with description of Lestes demarcoi sp. nov. (Zygoptera: Lestidae). Zootaxa 4990(3): 511–541.

Lenko, K. & N. Papavero 1997. **Insetos no folclore**. São Paulo, Editora Pleiade/ Fapesp. 467 pp.

Leonard, J.W. 1977. A revisionary study of the genus *Acanthagrion* (Odonata: Zygoptera). **Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology University of Michigan** 153: 1–173. [com apêndice de Leonora K. Gloyd]

Lohmann, H. 1996. Das phylogenetische System der Anisoptera (Odonata). **Entomologische Zeitschrift mit Insekten-Börse** 106: 209–266, 360–367.

Loiola, G.R. & P. De Marco 2011. Behavioral ecology of *Heteragrion consors* Hagen (Odonata, Megapodagrionidae): a shade-seek Atlantic Forest damselfly. **Revista Brasileira de Entomologia** 55: 373–380.

Lozano, F.; J. Muzón; D. Anjos-Santos & P. Pessacq 2018. Superfamily Coenagrionoidea (Chapter 14.6). pp. 475–494. *In:* Hamada, N.; J.H. Thorp & D.C. Rogers (orgs). **Keys to Neotropical Hexapoda. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates - Vol. III, 4 ed.** Londres: Academic Press, Elsevier, xxiii + 811 pp.

Machado, A.B.M. 2009a. *Denticulobasis* and *Tuberculobasis*, new genera close to *Leptobasis*, with description of ten new species (Odonata: Coenagrionidae). **Zootaxa** 2108: 1–36.

Machado, A.B.M. 2009b. *Palaemnema brasiliensis* spec. nov., first Platystictidae record from Brazil (Zygoptera). **Odonatologica 38**(3): 255–260.

Machado, A.B.M. 2010a. Seven new species of *Telebasis* from Brazil (Odonata: Coenagrionidae). **Zootaxa 2384**: 53–64.

Machado, A.B.M. 2010b. *Philogenia marinasilva* sp. nov. from the state of Acre, Brazil (Odonata: Megapodagrionidae). **Odonatologica** 39(2): 149–152.

Machado, A.B.M. 2012. *Carajathemis simone*, new genus and species from Brazil (Odonata: Libellulidae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 84: 1039–1049.

Machado, A.B.M. & J.M. Costa 1995. *Navicordulia* gen. nov., a new genus of neotropical Corduliinae, with descriptions of seven new species (Anisoptera: Corduliidae). **Odonatologica** 24(2): 187–218.

Machado, A.B.M. & M.M. Souza 2014. A remarkable new species of *Heteragrion* from Brazil (Odonata: Megapodagrionidae). **International Journal of Odonatology** 17(2–3): 95–98.

Machado, A.B.M. & D.S. Soldati [Lacerda] 2017. Revalidation of *Platystigma* Kennedy, 1920, with a synopsis of the quadratum species group and the description of three new species (Odonata: Pseudostigmatidae). **Zootaxa** 4242 (3): 493–516.

Machado, A.B.M.; A.D. Brescovit; O.H. Mielke *et al*. 2008. Panorama Geral dos Invertebrados Terrestres Ameaçados de Extinção no Brasil, pp. 303–323. *In:* Machado A.B.M.; G.M. Drummond & A.P. Paglia (eds)., **Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção. Vol. 1.** Brasília/ Belo Horizonte, MMA/Fundação Biodiversitas.

Matushkina, N.A. 2004. Comparative morphology of ovipositor in some damselflies (Odonata, Zygoptera). **Vestnik Zoologii** 38(3): 53–66. [em Russo]

Matushkina, N.A. 2011. Morphology of exophytic ovipositors in dragonflies (Odonata: Gomphidae, Corduliidae, Libellulidae), with particular reference to ovipositor muscles and sensilla, **International Journal of Odonatology** 14(3): 233–248.

May, M.L. 2013. A critical overview of progress in studies of migration of dragonflies (Odonata: Anisoptera), with emphasis on North America. **Journal of Insect Conservation** 17(1): 1–15.

May, M.L. 2019. Odonata: who they are and what they have done for us lately: classification and ecosystem services of dragonflies. **Insects** 10(3): 62.

Mendes, T.P.; J.M.B. Oliveira-Junior; H.S.R. Cabette; J.D. Batista & L. Juen 2017. Congruence and the biomonitoring of aquatic ecosystems: are Odonate larvae or adults the most effective for the evaluation of impacts. **Neotropical Entomology** 46: 1–11.

Meyer, E.P. & T. Labhart 1993. Morphological specializations of dorsal rim ommatidia in the compound eye of dragonflies and damselfies (Odonata). **Cell and tissue research** 272(1): 17–22.

Mickel, C.E. 1934. The Significance of the Dragonfly Name "Odonata". **Annals of the Entomological Society of America** 27(3): 411–414.

Miller, P.L. 1991. The structure and function of the genitalia in the Libellulidae. **Zoological Journal of the Linnean Society** 102: 43–73.

Misof, B.; S. Liu; K. Meusemann et.al. 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science** 346(6210): 763–767.

Montgomery, B. E. 1972. Why snakefeeder? Why dragonfly? Some random observations on etymological entomology. **Proceedings of the Indiana Academy of Science** 82: 235–241.

Muzón, J. 2018. Superfamily Lestoidea (Chapter 14.5). pp. 469–473. *In:* Hamada, N.; J.H. Thorp & D.C. Rogers (orgs). **Keys to Neotropical**

Hexapoda. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates - Vol. III, 4 ed. Londres: Academic Press, Elsevier, xxiii + 811 pp.

Needham, J.G.; J.R.M.J. Westfall Jr. & M.L. May 2000. **Dragonflies of North America**. Gainesville: Scientific Publishers, XV + 939 pp.

Neiss, U.G. & N. Hamada 2010. The larva of *Perilestes attenuatus* Selys, 1886 (Odonata: Perilestidae) from Amazonas, Brazil. **Zootaxa** 2614(1): 53–58.

Neiss, U.G. & N. Hamada 2016. Larva of *Palaemnema brasiliensis* Machado (Odonata: Platystictidae), from Amazonas, Brazil. **Zootaxa** 4078(1): 70–77.

Neiss, U.G. & N. Hamada 2019. Ordem Odonata. pp. 213–280. *In:* Hamada, N.; J.L. Nessimian, & R.B. Querino (eds). **Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia.** [2 ed]. Manaus: Editora INPA, 719 pp.

Neiss, U.G.; G.L. Fiorentin; & J. de Marmels 2011. The larva of *Allopodagrion brachyurum* De Marmels, 2001 (Odonata: Zygoptera: Megapodagrionidae) from Southern Brazil. **Zootaxa** 2836(1): 44–50.

Neiss, U.G.; F.A. Lencioni; N. Hamada & R.L. Ferreira-Keppler 2008. Larval redescription of *Microstigma maculatum* Hagen in Selys, 1860 (Odonata: Pseudostigmatidae) from Manaus, Amazonas, Brazil. **Zootaxa** 1696(1): 57–62.

Neiss, U.G.; G. Fleck; K.J. Tennessen & P. Pessacq 2018. Superfamily Libelluoidea (Chapter 14.3). pp. 399–447. *In:* Hamada, N.; J.H. Thorp & D.C. Rogers (orgs). **Keys to Neotropical Hexapoda. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates - Vol. III, 4 ed.** Londres: Academic Press, Elsevier, xxiii + 811 pp.

Nel, A. & D.Y. Huang 2009. First Chinese Cymatophlebiidae from the Middle Jurassic of Inner Mongolia (Odonata: Anisoptera: Aeshnoptera). **Palaeodiversity** 2: 199–204.

Nel, A.; J. Prokop; M. Pecharová; M.S. Engel & R. Garrouste 2018. Palaeozoic giant dragonflies were hawker predators. **Scientific reports** 8(1): 1–5.

Nel, A.; G. Fleck; R. Garrouste; G. Gand *et al.* 2009. Revision of Permo-Carboniferous griffenflies (Insecta: Odonatoptera: Meganisoptera) based upon new species and redescription of selected poorly known taxa from Eurasia. **Palaeontographica Abteilung** A 289: 89–121.

Novelo-Gutiérrez, R. 1995. The larva of *Amphipteryx* and a reclassification of Amphipterygidae sense lato based upon the larvae (Zygoptera). **Odonatologica** 24(1): 73–87.

Novelo-Gutiérrez, R.; A. Ramírez & E. González-Soriano 2018. Superfamily Gomphoidea (Chapter 14.2). pp. 377–397. *In:* Hamada, N.; J.H. Thorp & D.C. Rogers (orgs). **Keys to Neotropical Hexapoda. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates - Vol. III, 4 ed.** Londres: Academic Press, Elsevier, xxiii + 811 pp.

Oliveira-Junior, J.M.B. & L. Juen 2019. The Zygoptera / Anisoptera Ratio (Insecta: Odonata): a New Tool for Habitat Alterations Assessment in Amazonian Streams. **Neotropical Entomology** 48: 552–560.

Oliveira-Junior, J.M.B.; Y. Shimano; T.A. Gardner *et al.* 2015. Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. **Austral Ecology** 40(6): 733–744.

Oliveira, V.C. & A.M.O. Pes 2019. Inventário da fauna de insetos aquáticos: coleta, preservação e criação. pp. 155–172. *In:* Hamada, N.; J.L. Nessimian & R.B. Querino (eds). **Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia** [2ed]. Manaus: Editora INPA, 719 pp.

Paulson, D.R. 2006. The importance of forests to neotropical dragonflies. *In:* Cordero-Rivera A (Ed.) Forests and dragonflies. Pensoft, Sofia, Series Faunistica, pp. 79–101. [Fourth WDA International Symposium of Odonatology, Pontevedra (Spain), July 2005.]

Paulson, D.R. 2009. **Dragonflies and damselflies of the west.** Princeton, Princeton University Press. 535 pp.

Paulson, D.R. 2019. **Dragonflies & damselflies: a natural history**. Princeton, Princeton University press, 224 pp.

Paulson, D.R. 2022. **Collecting & Preserving Specimens Collecting Dragonflies (Odonata) and Maintaining a Collection.** https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/collecting-preserving-specim/

Paulson, D.R. & S.W. Dunkle 1999. **A checklist of North American Odonata, including English name, etymology, type locality, and distribution.** USA, Edition published by Jim Johnson, [edição revisada da publicada em 1999 no Occasional Paper 56, Slater Museum of Natural History, University of Puget Sound].

Paulson, D.R.; M. Schorr & C. Deliry 2022. **World Odonata list:** https://www2.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/ Acesso: abril/2022.

Pena-Firme, P. & R. Guillermo-Ferreira 2020. Females of the red damselfly *Mnesarete pudica* are attracted to more ornamented males and attract rival males. **Scientific Reports** 10(1): 1–7.

Pessacq, P. 2008. Phylogeny of Neotropical Protoneuridae (Odonata: Zygoptera) and a preliminary study of their relationship with related families. **Systematic Entomology 33**(3): 511–528

Pessacq, P. 2014. Synopsis of Epipleoneura (Zygoptera, Coenagrionidae, "Protoneuridae"), with emphasis on its Brazilian species. **Zootaxa** 3872(3): 201–234.

Pessacq, P.; J. Muzón & U.G. Neiss 2018. Order Odonata (Chapter 14). pp. 355–366. *In:* Hamada, N.; J.H. Thorp & D.C. Rogers (orgs). **Keys to Neotropical Hexapoda. Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates - Vol. III, 4 ed.** Londres: Academic Press, Elsevier, xxiii + 811 pp.

Pestana, G.C.; T.G. Caromano & R. Guillhemo-Ferreira 2018. Sexual ornamentation triggers rival aggressiveness in the Neotropical damselfly *Hetaerina longipes* (Odonata: Calopterygidae). **Odonatologica** 47(1/2): 121–132.

Petrulevičius, J.F. & P.R. Gutiérrez 2016. New basal Odonatoptera (Insecta) from the lower Carboniferous (Serpukhovian) of Argentina. **Arquivos Entomolóxicos** 16: 341–358.

Pfau, H.K. 1971. Struktur und Funktion des sekundären Kopulations apparates der Odonaten (Insecta, Palaeoptera), ihre Wandlung in der Stammesgeschichte und Bedeutung für die adaptive Entfaltung der Ordnung. **Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere** 70: 281–371

Pfau, H.K. 2011. Functional morphology and evolution of the male secondary copulatory apparatus of the Anisoptera (Insecta: Odonata). **Zoologica** 156: 1–103.

Pimenta, A.L.A.; A.P. Pinto & D.M. Takiya 2019. Integrative taxonomy and phylogeny of the damselfly genus *Forcepsioneura* Lencioni, 1999 (Odonata: Coenagrionidae: Protoneurinae) with description of two new species from the Brazilian Atlantic Forest. **Arthropod Systematics & Phylogeny** 77(3): 397–415.

Pinto, A.P. 2013. **A cladistics analysis of Sympetrinae Tillyard, 1917 with an emphasis in the group of specialized femoral armature: the genera of 'Erythemismorpha' (Insecta: Odonata: Libellulidae).** USP / IB, São Paulo, xii, 187 pp. [Tese, PPG de Ciência Biológicas, Zoologia, IB-USP].

Pinto, A.P. 2015. We salute the renaissance! A brief history and the current status of the Brazilian odonatology. *In:* International Congress of Odonatology - ICO 2015. La Plata, WDA/SIO/MLP.

Pinto, A.P. 2016a. A fauna de libélulas da América do Sul: a última fronteira a ser desvendada. **Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Zoologia** 117: 7–9.

Pinto, A.P. 2016b. The dragonfly's face of the multidimensional Dr. Angelo Barbosa Monteiro Machado: a short bio-bibliography. **Zootaxa** 4078: 8–27.

Pinto, A.P. 2018. Odonata. *In:* **Espécies ou subespécies da fauna silvestre regionalmente extintas ou ameaçadas de extinção no estado de São Paulo**. Diário Oficial do Estado de São Paulo, vol. 128, nº 221, Decreto nº 63.853.

Pinto, A.P. 2019. First report on the dragonflies from Parque Estadual da Ilha do Cardoso, state of São Paulo, Brazil, with notes on the morphology and behavior of *Lauromacromia picinguaba* (Odonata: Corduliidae *s.l.*). **Studies in Neotropical Fauna and Environment 54** (1): 48–60.

Pinto, A.P. 2022. Odonata. *In:* **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. JBRJ. http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/171 Acesso: abr/2022.

Pinto, A.P. & A.L. Carvalho 2010. A new species of *Lauromacromia* (Odonata: Corduliidae) from Southeastern Brazil, with a cladistic analysis of the genus and comments on Neotropical dragonfly biogeography. **Zootaxa** 2425:45–68.

Pinto, A.P. & C.J.E. Lamas 2010. *Navicordulia aemulatrix* sp. nov. (Odonata: Corduliidae) from northeastern Santa Catarina State, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 54: 608–617.

Pinto, A.P. & C.J.E. Lamas 2011a. Description of the Female of *Navicordulia aemulatrix* Pinto & Lamas and Additional Notes on the Male (Odonata: Corduliidae). **Neotropical Entomology** 40, 698–703.

Pinto, A.P. & C.J.E. Lamas 2011b. Oligoclada mortis sp. nov. from Rondônia State, Brazil, and distributional records of other species of the genus (Odonata: Libellulidae). **International Journal of Odonatology** 14(4): 291–303.

Pinto, A.P. & A.L. Carvalho 2012. Taxonomic and distributional notes on *Telebasis* Selys, 1865, with a redescription of *T. pallida* Machado, 2010, and an evaluation of the *T. racenisi* Bick & Bick, 1995 complex of species (Odonata, Coenagrionidae). **Deutsche Entomologische Zeitschrift** 59(2): 189–200.

Pinto, H.A. & A.L. Melo 2013. Larvas de trematódeos em moluscos do Brasil: panorama e perspectivas após um século de estudos. **Revista de Patologia Tropical** 42(4): 369–386.

Pinto, A.P. & M.V.O. de Almeida 2016. A taxonomic synopsis of South American Cyanogomphini Carle with description of *Cyanogomphus angelomachadoi* sp. nov. from the Cerrado of Brazil (Odonata: Gomphidae). **Zootaxa** 4078(1): 38–69.

Pinto, A.P. & T. Kompier 2018. In honor of conservation of the Brazilian Atlantic Forest: description of two new damselflies of the genus Forcepsioneura

discovered in private protected areas (Odonata: Coenagrionidae). Zoologia 35(e21351): 1–19.
Polizeli, L. & A.P. Pinto 2021. Taxonomy and conservation concerns of the critically endangered *Roppaneura beckeri*, a phytotelm-breeding damselfly in the southern Brazilian Atlantic Forest. **Bulletin of Insectology** 74: 91–101.
Rácenis J. 1959. Notas taxonómicas sobre la familia Megapodagrionidae (Odonata: Zygoptera) con la sinopsis de las especies venezolanas. **Acta Biologica Venezuelica** 2(30): 335–367.
Resende, D. & P. de Marco Jr. 2010. First description of reproductive behavior of the Amazonian damselfly *Chalcopteryx rutilans* (Rambur) (Odonata, Polythoridae). **Revista Brasileira de Entomologia** 54: 436–440.
Riek, E.F. & J. Kukalová-Peck 1984. A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. **Canadian Journal of Zoology** 62: 1150–1166.
Ris, F. 1909–1919. Libellulines 1–3, Libellulinen 1–9. *In:* **Catalogue Systématique et Descriptif des Collections Zoologique Du Baron Edmond Selys de Longchamps** 9–16: 1–1278, pls. i–viii.
Ris, F. 1930. A revision of the libelluline genus *Perithemis* (Odonata). **Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology University of Michigan** 21: 1–50, pls. i–ix.
Rowe, R.J. 2020. History of dragonfly flight, **International Journal of Odonatology** 23(1): 9–11.
Rüppell, G. & D. Hilfert-Rüppell 2013. Biting in dragonfly fights.**International Journal of Odonatology** 16(3): 219–229.
Rüppell, G. & D. Hilfert-Rüppell 2020. Rapid acceleration in Odonata flight: highly inclined and in-phase wing beating. **International Journal of Odonatology** 23(1): 63–78.
Sahlén, G.; F. Suhling; A. Martens *et al.* 2016. For consistency's sake? A reply to Bybee *et al.* **Systematic Entomology** 41(2): 307–308.
Samways, M. & R. Osborn 1998. Divergence in a transoceanic circumtropical dragonfly on a remote island. **Journal of Biogeography** 25(5): 935–946.
Sánchez-Herrera, M.; C.D. Beatty; R. Nunes; E. Realpe; C. Salazar & J.L. Ware 2018. A molecular systematic analysis of the Neotropical banner winged damselflies (Polythoridae: Odonata). **Systematic Entomology** 43(1): 56–67.
Sánchez-Herrera, M.; C.D. Beatty; R. Nunes *et al.* 2020. An exploration of the complex biogeographical history of the Neotropical banner-wing damselflies (Odonata: Polythoridae). **BMC Evolutionary Biology** 20(1): 1–14.
Santos, N.D. 1944. Libellulidae coligidos em Ilha Sêca (Estado de São Paulo), Salobra e Bodoquena (Estado de Mato Grosso) pela Comissão Científica do Instituto Oswaldo Cruz (Insecta: Odonata). **Boletim do Museu Nacional, Nova Série. Zoologia** 16: 1–11.
Santos, N.D. 1953. Revisão crítica de *Micrathyria ungulata* Foster, 1907 (Odonata: Libellulidae). **Boletim do Museu Nacional, Nova Série. Zoologia** 119: 1–15.
Santos, N.D. 1966. Contribuição ao conhecimento da fauna do estado da Guanabara. 56 – Notas sobre coenagriídeos (Odonata) que se criam em bromélias. **Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro** 10(3): 83–85.
Santos, N.D. 1968. Notas sobre <<Dorocordulia errans>> Calvert, 1909 (Odonata, Corduliidae). **Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro** 11: 201–202.
Santos, N.D. 1969. Contribuição ao conhecimento da fauna do estado da Guanabara. 70. Descrição da ninfa de *Perilestes fragilis* Hagen *in* Selys, 1862 e notas sobre o imago (Odonata: Perilestidae). **Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro** 12(5–6): 303–304.
Santos, N.D. & A.B.M. Machado 1960. Contribuição ao conhecimento do gênero *Chalcopterix* Selys, 1853, com descrição de uma nova espécie (Polythoridae: Odonata). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Zoologia, Nova Série** 24: 1–17.
Santos, N.D.; J.M. Costa & J.R. Pujol-Luz 1988.Notas sobre a ocorrência de odonatos em tanques de piscicultura e o problema da predação de alevinos pelas larvas. **Acta Limonologica Brasiliensis** 11: 771–780.
Selys Longchamps, M.E. de 1886. Revision du Synopsis des Agrionines. Premiére partie comprenant les légions Pseudostigma – Podagrion – Platycnemis et Protonevra. **Mémoires Couronnés et Autres Mémoires publié par l'Académie Royale de Belgique de Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique** 38: IV + 1–233.
Silsby, J. 2001. **Dragonflies of the world**. CSlRO Publishing: Collingwood, Melbourne. CSIRO Publishing, viii + 216 pp.
Simaika, J.P. & M.J. Samways 2008. Valuing dragonflies as service providers, p. 109–123. *In:* Córdoba-Aguilar, A., (ed.). **Dragonflies & damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research.** Oxford University Press: Oxford, xii + 290 pp.
Simaika, J.P.; J.L. Ware; R.W. Garrison & M.J. Samways 2020. Phylogeny of the Synlestidae (Odonata: Zygoptera), with an emphasis on *Chlorolestes* Selys and *Ecchlorolestes* Barnard. **Scientific Reports** 10(1): 1–12.
Simon, S.; A. Blanke & K. Meusemann 2018. Reanalyzing the Palaeoptera problem–the origin of insect flight remains obscure. **Arthropod Structure & Development** 47(4): 328–338.
Snodgrass, R.E. 1935[1993]. **Principles of insect morphology**. Ithaca, Cornell University Press, 768 pp. [reedição de 1993 com prefácio de George C. Eickwort].
Snodgrass, R.E. 1954. The dragonfly larva. **Smithsonian Miscellaneous Collections** 123(1): III + 1–38.
Soldati, [Lacerda], D.S. & A.B.M. Machado 2019. The damselfly genus *Mecistogaster* (Odonata: Pseudostigmatidae) from the Brazilian Atlantic Forest with a description of three new species and a neotype designation for *M. amalia* (Burmeister, 1839). **Zootaxa** 4668(2): 207–228.
Song, N.; X. Li; X. Yin; X. Li; J. Yin & P. Pan 2019. The mitochondrial genomes of palaeopteran insects and insights into the early insect relationships. **Scientific Reports** 9(1): 1–11.
Stevani, C.V.; J.S. Porto; D.J. Trindade & E.J. Bechara 2000. Automotive clearcoat damage due to oviposition of dragonflies. **Journal of Applied Polymer Science 75**(13): 1632–1639.
Suhling, F.; O. Müller & A. Martens 2014. The dragonfly larvae of Namibia (Odonata). **Libellula Supplement** 13: 5–106.
Suhling, F.; G. Sahlén; S. Gorb; V.J. Kalkman; K-D.B. Dijkstra & J. van Tol 2015. Order Odonata, pp. 893–932. *In:* Thorp, J. & D.C , Rogers (eds). **Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates.** Londres, Academic Press, Elsevier, xxxiii + 1118 pp.
Tennessen, K.J. 2001. *Coryphaeschna huaorania* spec. nov. from central Ecuador with keys to all species in the genus (Odonata: Aeshnidae), **International Journal of Odonatology** 4(1): 71–81.
Tennessen, K.J. 2010. The madicolous nymph of *Heteropodagrion sanguinipes* Selys (Odonata: Megapodagrionidae). **Zootaxa** 2531(1): 29–38.
Tennessen, K.J. 2015. Four new species of *Calvertagrion* St. Quentin from South America (Odonata: Coenagrionidae). **Odonatologica** 44(3): 397–430.
Tennessen, K.J. 2019. **Dragonfly nymphs of North America: an identification guide**. Cham, Springer, ix + 620 pp.
Theischinger, G. 2010. Der GSI-Clade (Odonata, Libelluloidea) in Australien - Systematik im Fluss. **Entomologica Austriaca** 17: 49–66.
Theischinger, G. & G. Fleck 2003. A new character useful for taxonomy and phylogeny of Anisoptera (Odonata). **Bulletin de la Société Entomologique de France** 108: 409–412.
Tillyard, R.J. 1917. **The biology of dragonflies (Odonata or Paraneuroptera)**. Cambrige, University Press, 397 pp.
Trueman, J.W.H. 1990. Unusual eggshell structures in *Ictinogomphus australis* (Selys) (Anisoptera: Gomphidae). **Odonatologica** 19(3): 293–296.
Trueman, J.W.H. 1996. A preliminary cladistic analysis of odonate wing venation. **Odonatologica** 25: 59–72.
Trueman, J.W.H. 1999. The family-group names based on Selys' Légions. **International Journal of Odonatology** 2(2): 141–144.
Trueman, J.W.H. 2007. A brief history of the classification and nomenclature of Odonata. **Zootaxa** 1668: 381–394.
Trueman, J.W.H. & R.J. Rowe 2019. The wing venation of Odonata. **International Journal of Odonatology** 22(1): 73–88.
Valeriano, W.W.; R.R. Andrade; J.P. Vasco *et al.* 2021. Mapping the local dielectric constant of a biological nanostructured system. **Beilstein Journal of Nanotechnology** 12(1): 139–150.
van Tol, J.; B.T. Reijnen & H.A. Thomassen 2009. Phylogeny and biogeography of the Platystictidae (Odonata). pp. 3–70. *In:* van Tol, J. **Phylogeny and biogeography of the Platystictidae (Odonata).** PhD dissertation, Leiden University, Leiden, x + 295 pp.
Vilela, D.S.; R. Koroiva & R. Guillermo-Ferreira, R. 2019a. *Heteragrion denisye* sp. nov. (Odonata: Zygoptera: Heteragrionidae), a notable species from Serra da Canastra, Minas Gerais, Brazil. **Zootaxa** 4671(4): 589–594.
Vilela, D.S.; D. Anjos-Santos; R. Koroivo; A. Cordero-Rivera & R. Guillermo-Ferreira 2020. Revision of the genus *Minagrion* Santos, 1965 (Odonata: Coenagrionidae). **Zootaxa** 4786(2): 176–198.
von Ellenrieder, N. 2002. A phylogeny analysis of extant Aeshnidae (Odonata: Anisoptera). **Systematic Entomology** 27: 437–467.
von Ellenrieder, N. 2003. A synopsis of the neotropical species of *Aeshna* Fabricius: The genus *Rhionaeschna* Förster (Odonata: Aeshnidae). **Tijdschrift voor Entomologie** 146: 67–207.
von Ellenrieder, N. 2008. Revalidation of *Argentagrion* and redefinition of *Homeoura*, with the description of *H. obrieni* n. sp. (Odonata: Coenagrionidae). **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina** 67(1–2): 81–106.
von Ellenrieder, N. 2012. The levis group of *Orthemis* revisited: a synopsis including a synonymy and description of six new species of *Orthemis* from South America (Odonata: Libellulidae). **International Journal of Odonatology** 15(3): 115–207.

von Ellenrieder, N. 2013. A revision of *Metaleptobasis* Calvert (Odonata: Coenagrionidae) with seven synonymies and the description of eighteen new species from South America. **Zootaxa** 3738: 1–155.

von Ellenrieder, N. & R.W. Garrison 2003. A synopsis of the genus *Triacanthagyna* (Odonata: Aeshnidae). **International Journal of Odonatology** 4(2): 147–184.

von Ellenrieder, N. & R.W. Garrison 2007. Untangling some taxonomic riddles on damselfly genera (Zygoptera) from the neotropical region. **IDF-Report** 11: 1–34.

von Ellenrieder, N. & R.W. Garrison 2008. *Drepanoneura* gen. nov. for *Epipleoneura letitia* and *Protoneura peruviensis*, with descriptions of eight new Protoneuridae from South America (Odonata: Protoneuridae). **Zootaxa** 1842: 1–34.

Walker, E. M. 1912. **The North American dragonflies of the genus *Aeshna* (No. 11)**. University of Toronto Library, Biological Series 11: 1–213.

Ware, J.L.; M. May & K. Kjer 2007. Phylogeny of the higher Libelluloidea (Anisoptera: Odonata): An exploration of the most speciose superfamily of dragonflies. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 45: 289–310.

Ware, J.L.; E. Pilgrim; M.L. May; T.W. Donnelly & K. Tennessen 2017. Phylogenetic relationships of North American Gomphidae and their close relatives. **Systematic Entomology** 42(2): 347–358.

Wasscher, M.T. & H.J. Dumont 2013. Life and work of Michel Edmond de Selys Longchamps (1813–1900), the founder of odonatology. **Odonatologica** 42(4): 369–402.

Watson, J.A.L. 1982. A truly terrestrial dragonfly larva from Australia (Odonata: Corduliidae). **Journal of the Australian Entomological Society** 21: 309–311.

Watson, M.C. 1955. The utilization of mandibular armature in taxonomic studies of anisopterous nymphs. **Transactions of the American Entomological Society** 81(3/4): 155–202.

Wildermuth, H. 1991. Behaviour of *Perithemis mooma* Kirby at the oviposition site (Anisoptera: Libellulidae). **Odonatologica** 20(4): 471–478.

Wildermuth, H. 1994. Reproductive behaviour of *Diastatops intensa* Montgomery (Anisoptera: Libellulidae). **Odonatologica** 23(2): 183–191.

Williams, D.M. & M.C. Ebach 2008. **Foundations of Systematics and Biogeography**. New York, Springer, xvii + 308 pp.

Williamson, E.B. 1916. Directions for collecting and preserving specimens of dragonflies for museum purposes. **Miscellaneous Publications of The Museum of Zoology** 1: 1–15.

Williamson, E.B. 1919. Results of the University of Michigan-Williamson Expedition to Colombia, 1916–1917. III. *Archaeogomphus*, a new genus of dragon-flies (Odonata). **Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan** 63: 1–6, pl. I.

Williamson, E.B. 1923. Notes on American species of *Triacanthagyna* and *Gynacantha*. **Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology University of Michigan** 9: 1–81, pls. I–VII.

Williamson, E.B. & J.H. Williamson 1924. A remarkable new genus of Coenagrionidae from Brazil, with descriptions of three new species (Odonata). **Occasional Papers of the Museum of Zoology University of Michigan** 154: 1–24, pl. I.

Wilson, E.O. 1984. **Biophilia.** Cambridge, Harvard University Press, 157 pp.

Winstanley, W.J. 1981. A unique egg-strand in *Procordulia grayi* (Selys) (Anisoptera: Corduliidae). **Odonatologica** 10(1): 57–63.

Young, A.M. 1966. A new method for preserving color patterns and color brilliance in dragonflies. **Turtox News** 44(2): 58–59.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 16
ZORAPTERA SILVESTRI, 1913

Spiralizoridae: *Brazilozoros* sp. (forma alada)

Spiralizoridae: *Brazilozoros* sp. (forma áptera e ninfa)

José Albertino Rafael INPA, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0002-0170-0514

Sheila Pereira de Lima INPA, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0003-4414-413X

Etimologia. Do grego *zoros* = puro; *a* = sem; *pteron* = asa. Refere-se às primeiras espécies descritas, baseadas em espécimes ápteros, quando se acreditava que a ordem só incluía formas ápteras.

Diagnose. Insetos hemimetábolos, terrestres, medindo menos de 4 mm de comprimento. Antena moniliforme a submoniliforme, com nove artículos nos adultos e oito nos jovens. Mandíbula bem esclerosada. Palpo maxilar com cinco artículos e palpo labial com três. Fêmur posterior dilatado. Tarsos dímeros, o basal bem menor que o apical. Cerco com um artículo. Adultos dimórficos: uma forma áptera, sem olhos, marrom-clara, mais comum; outra forma alada, com olhos compostos e ocelos desenvolvidos, preta ou marrom-escura, com dois pares de asas decíduas.

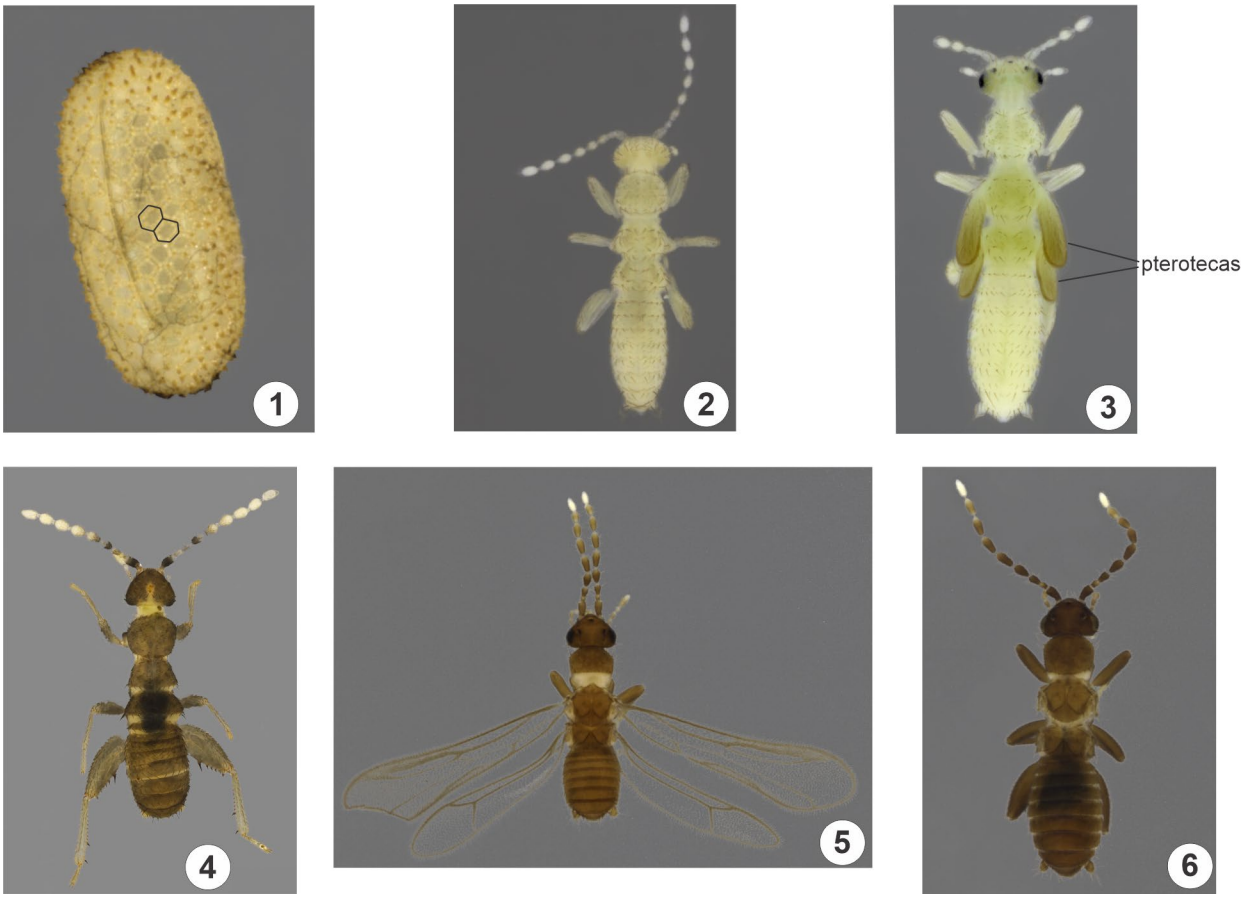
Introdução. Os zorápteros não têm nome popular no Brasil. Estão restritos às regiões tropicais e subtropicais do mundo (Mashimo *et al.* 2014) com exceção da Austrália. É a terceira menor ordem do mundo, com 44 espécies descritas (Matsumura *et al.* 2020), somente Grylloblattodea e Mantophasmatodea possuem menor número de espécies, mas nenhuma ocorre na região Neotropical. Nesta região, é a menor ordem de insetos, com 17 espécies descritas (Rafael *et al.* 2008). No Brasil, são conhecidas seis espécies (Rafael *et al.* 2008; Rafael & Lima 2022). A Reserva Ducke, em Manaus, é o local no país com maior número de espécies registradas, quatro (Rafael & Engel 2006; Rafael 2009). No mundo, estimam-se aproximadamente 100 espécies e, no Brasil, esse número deve atingir aproximadamente 30 espécies. Os zorápteros possuem corpo mole e são muito semelhantes a alguns psocópteros, diferenciando-se pela antena moniliforme com nove artículos nos adultos (filiforme em psocópteros) e cerco com um artículo (ausente em psocópteros).

Os fósseis mais antigos são de uma espécie do Cretáceo Inferior, em âmbar da Jordânia (Kaddumi 2005), de quatro espécies do Cretáceo Médio, em âmbar de Mianmar (Engel & Grimaldi 2002) e de duas espécies do Mioceno, em âmbar da República Dominicana (Poinar 1988; Engel & Grimaldi 2000).

Na internet, os endereços de Maehr & Hopkins (s.d.) e Engel (2005) são úteis para informações generalizadas e referências bibliográficas.

Morfologia (adultos). Os zorápteros (Figs 16.2–6) possuem cabeça hipognata e antena moniliforme a submoniliforme, com nove artículos. Aparelho bucal com mandíbula (Fig. 16.7) forte, com dentes distintos e área molar bem definida. Lacínia (Fig. 16.8) com escova de cerdas no ápice, como um pincel. Palpo maxilar (Fig. 16.9) com cinco artículos e palpo labial (Fig. 16.10) com três. Protórax desenvolvido. Forma alada (Fig. 16.5) com dois pares de asas membranosas que repousam sobre o abdômen e se estendem além de sua extremidade. A forma dealada (Fig. 16.6) se refere aos indivíduos alados que perderam as asas (decíduas) por um ponto de fraqueza próximo à base ficando apenas a escama alar implantada no tórax. Asa anterior (Fig. 16.12) estreita, com venação reduzida; asa posterior (Fig. 16.13) menor que a anterior, com venação ainda mais reduzida. Perna posterior (Fig. 16.14) com fêmur desenvolvido, espessado, às vezes com cerdas espiniformes (espinhos) na face póstero-ventral. O arranjo e a quantidade desses espinhos são importantes para identificação das espécies. Tíbia posterior com diferentes disposições de espinhos.

Como citar: Rafael, J.A.; Lima, S.P. 2024. Cap. 16, Zoraptera Silvestri, 1913, pp. 234-238. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c16

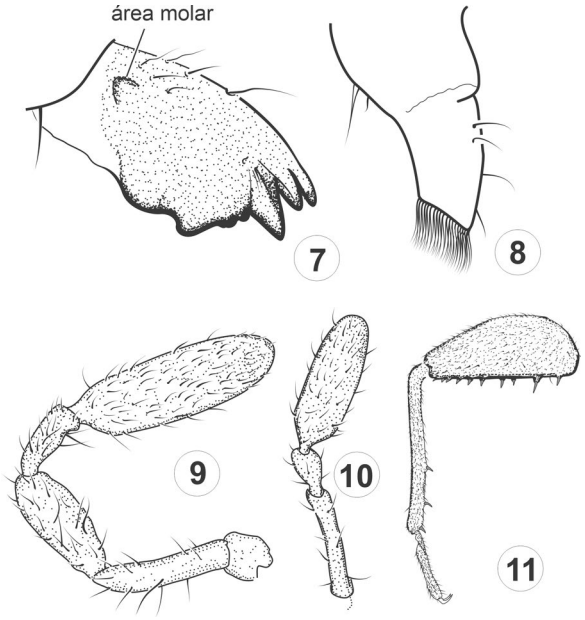


Figuras 16.1–6. Zoraptera, Spiralizoridae, ovo, ninfas e adultos. **1**, ovo de *Brazilozoros weidneri* (New), detalhe da forma hexagonal do exocórion realçada**; 2**, ninfa, *Brazilozoros huxleyi* (Bolivar y Pieltain & Coronado), vd; **3**, ninfa com broto alar, *Latinozoros barberi* (Gurney), vd; **4**, adulto áptero, *L. barberi,* vd; **5**, adulto alado, *B. huxleyi,* vd; **6**, adulto dealado, *B. huxleyi*, vd.

Tarsos dímeros, o primeiro tarsômero diminuto e o segundo alongado, com duas garras simples. Abdômen curto, oval, com onze segmentos, o último segmento com um par de cercos simples. Machos com cerdas sensoriais no tergo IX, cujo arranjo é importante para separação das espécies. Genitália masculina complexa, essencial para a identificação no nível de espécie. Genitália feminina sem ovipositor desenvolvido. Três trabalhos são essenciais para a morfologia do grupo, um sobre a cabeça (Beutel & Weide 2005), sobre o tórax (Friedrich & Beutel 2008) e outro sobre a morfologia da genitália (Hünefeld 2007).

Imaturos. Ovo (Fig. 16.1) com formato elíptico e exocórion com padrão hexagonal, perfurado por inúmeras aerópilas e por um par de micrópilas no lado dorsal (Mashimo *et al.* 2011). O embrião é formado no lado dorsal do ovo. A orientação do seu eixo ântero-posterior é oposta àquela do ovo. O embrião se desenvolve junto à superfície do ovo e após atingir seu comprimento máximo, migra para o vitelo, onde permanecerá até retornar à superfície, acompanhado de uma reversão do seu eixo ântero-posterior, permanecendo no lado ventral do ovo até o fechamento dorsal do embrião. A pré-larva perfura, então, o córion, com um longo ovirruptor, formado pela cutícula embrionária, e emerge (Mashimo *et al*. 2013). As ninfas (Figs 16.2–3) são pouco conhecidas, semelhantes aos adultos, com muitas cerdas recobrindo o corpo. São brancas, translúcidas, sendo possível visualizar o alimento no trato digestivo. Há autores que estimam cinco estádios ninfais (Choe 1992) e outros quatro (Riegel & Eystalis 1974). As ninfas de primeiro estádio não possuem olhos e a antena tem oito artículos (Fig. 16.2). As ninfas de último estádio e que darão origem a adultos alados possuem tecas alares (pterotecas) e olhos compostos desenvolvidos (Fig. 16.3).

Biologia. Pouco conhecida, é baseada principalmente em duas espécies panamenhas. São gregários, sem organização social, mas com cuidados maternais com a prole (Choe 1992). Vivem em colônias, geralmente de poucos indivíduos (2 a 10), raramente com centenas de indivíduos. São comuns sob a casca de árvores mortas. Em ambientes ou estações menos chuvosas já foram encontrados em caule de bananeira-brava (Strelitziaceae) e bainha de buriti, *Mauritia flexuosa* Linnaeus (Arecaceae) (observação pessoal dos autores). As formas ápteras são predominantes nas colônias. A escassez de recursos alimentares e o aumento na densidade populacional da colônia parecem estimular a produção de formas aladas, que se dispersam para novos locais de nidificação (Grimaldi & Engel 2005). Após encontrarem um local adequado para colonizarem, os espécimes perdem suas asas tornando-se dealado (Engel 2008). Alimentam-se de fungos, ácaros e matéria orgânica em decomposição. A coleta de mais de quatro mil exemplares no Brasil mostrou a proporção de 80% da forma áptera e 20% da forma alada, esta geralmente já sem asas (dealados). Apenas 2% da forma alada são encontrados com as asas. A proporção sexual é próxima de 1:1, com leve vantagem para as fêmeas.

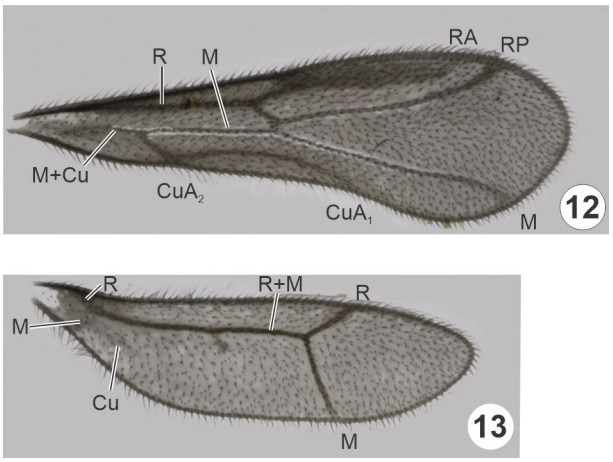


Figuras 16.7–11. Zoraptera, Zorotypidae, *Zorotypus amazonensis* Rafael & Engel. **7**, mandíbula; **8**, lacínia; **9**, palpo maxilar; **10**, palpo labial; **11**, perna posterior.

Classificação. Kukalová-Peck & Peck (1993) propuseram seis gêneros para o Novo Mundo, todos monotípicos, com base em características da venação alar e distribuição geográfica. Uma vez que as formas aladas de muitas espécies não são conhecidas, essa proposta de classificação não foi aceita por outros especialistas e os gêneros propostos foram sinonimizados por Engel & Grimaldi (2000). Chao & Chen (2000) descreveram um gênero monotípico de Taiwan com base na forma dos tarsômeros e dos cercos, mas essa proposta também não foi aceita e foi sinonimizada por Engel & Grimaldi (2000), uma vez que os caracteres utilizados pelos autores não são únicos dentro da ordem. Estudos moleculares**,** no entanto, mostram evidências da divisão de *Zorotypus* Silvestri em vários gêneros. A filogenia resultante da análise molecular realizada por Matsumura *et al.* (2020), mostrou que Zoraptera é dividida em três clados, suportados parcialmente por características da genitália masculina. Apesar das evidências moleculares e morfológicas, os autores não propuseram nenhuma mudança na classificação interna da ordem. A análise filogenética molecular realizada por Kočarek *et al.* (2020) resultou em dois clados tratados como famílias e suportados, principalmente, por características da tíbia posterior e da terminália masculina. Por isso, os autores propuseram uma nova classificação para Zoraptera, representada abaixo, com o número de espécies registrado para o Brasil entre parênteses.

Zorotypidae (3)
Spiralizoridae (3)

Relações filogenéticas. As propostas de afinidades entre grupo de espécies e entre espécies foram tentativas até o momento. A primeira, por Kukalová-Peck & Peck (1993), que basearam seus resultados nas poucas espécies com formas aladas conhecidas, foi discutida a polarização dos caracteres, mas não foi apresentada uma topologia. Isso resultou numa classificação com grupos parafiléticos. A segunda, de Engel & Grimaldi (2002), criou o gênero *Xenozorotypus* Engel & Grimaldi, baseado em material fóssil do Mesozoico. A terceira, de Engel (2003), criou o subgênero *Zorotypus* (*Octozoros*) Engel, também baseado em fóssil do mesmo período. Neste último trabalho, *Z.* (*Octozoros*) foi considerado intermediário entre *Xenozorotypus*, considerado grupo-irmão do restante da ordem, e *Zorotypus* (*Zorotypus*). Propôs, ainda, a afinidade entre algumas espécies recentes no subgênero nominal. A análise realizada por Matsumura *et al.* (2020) resultou em uma origem muito antiga da ordem, no Carbonífero. O trabalho de Kočarek *et al.* (2020) resultou em dois grandes clados, propostos como duas famílias: Zorotypidae Silvestri, com Zorotypinae Silvestri (*Zorotypus* Silvestri, *Usazoros* Kukalova-Peck & Peck) e Spermozorinae Kočarek, Horká & Kundrata (*Spermozoros* Kočarek, Horká & Kundrata) e Spiralizoridae Kočarek, Horká & Kundrata, com Spiralizorinae Kočarek, Horká & Kundrata (*Spiralizoros* Kočarek, Horká & Kundrata, *Scapulizoros* Kočarek, Horká & Kundrata, *Cordezoros* Kočarek, Horká & Kundrata, *Centrozoros* Kukalová-Peck & Peck, *Brazilozoros* Kukalová-Peck & Peck) e Latinozorinae (*Latinozoros* Kukalová-Peck & Peck).



Figuras 16.12–13. Zoraptera, Spiralizoridae, *Brazilozoros weidneri* (New) **12**, asa anterior; **13**, asa posterior.

Importância. Por serem pouco estudados, ainda não se conhece bem sua importância. São micetófagos, saprófagos e eventualmente predadores de ácaros, nematodeos e pequenos artrópodes. Servem de alimento para outros invertebrados maiores. São sensíveis às alterações ambientais e, por isso, podem ser utilizados como indicadores do grau de interferência antrópica nos ambientes naturais. Resultados preliminares em área de desmatamento seletivo em Itacoatiara, Amazonas, indicam o aumento populacional em face da disponibilidade de troncos.

Coleta e fixação. São encontrados principalmente sob casca de árvore em decomposição. Devem ser coletados com pincel fino umedecido em álcool ou, preferencialmente, com aspirador. Espécimes da serrapilheira podem ser coletados com funil de Berlese ou outro método extrator. As formas aladas são, eventualmente, coletadas com armadilhas de interceptação de voo, como a Malaise, ou armadilhas adesivas. É muito comum encontrar as ninfas sob as cascas das árvores em decomposição, de onde são coletadas com aspirador e mantidas entre pequenos pedaços de casca do mesmo tronco. As cascas com jovens vivos devem ser mantidas em recipientes fechados para manter a umidade da casca. As ninfas mais velhas rapidamente atingem a fase adulta. Não precisam ser alimentadas; a própria casca contém os nutrientes necessários para o desenvolvimento dos jovens. A manutenção

Figura 16.14–18. Zoraptera, **14**, Spiralizoridae, *Brazilozoros huxleyi* (Bolivar y Pieltain & Coronado). Perna posterior, vl**; 15–16**, Zorotypidae, *Zorotypus caxiuana* Rafael, Godoi & Engel; **15,** tíbia posterior, vl; **16**, ápice do abdômen do macho, vv; **17–18,** Spiralizoridae, *Brazilozoros weidneri* (New); **17,** tíbia posterior, vl; **18**, ápice do abdômen do macho, vv.

de colônias é excelente para a obtenção dos adultos e de formas aladas e já foram mantidas por mais de um ano em laboratório. A conservação dos espécimes fixados deve ser em álcool 80% ou mais. Para estudos morfológicos, devem ser montados em lâmina para microscopia ou mantidos em álcool para permitir a manipulação das peças e visualização em diferentes ângulos.

Chave para as famílias

1. Tíbia posterior com um espinho apical ventral (Figs 16.11, 15). Esterno 8 do macho assimétrico (Fig. 16.16) ... **Zorotypidae**

— Tíbia posterior com dois ou três espinhos apicais ventrais (Figs 16.14, 17). Esterno 8 do macho simétrico (Fig. 16.18) ..... **Spiralizoridae**

Uma lista das espécies neotropicais e o que se conhece de cada espécie foi publicada por Rafael & Engel (2006) e para o Brasil por Rafael *et al.* (2008). As espécies brasileiras são listadas na Tab. 16.1.

Spiralizoridae. São incluídas 22 espécies em duas subfamílias e seis gêneros. As espécies estão distribuídas nas regiões Australiana, Neotropical, Neártica e Oriental. No Brasil são conhecidas três espécies: *Brazilozoros brasiliensis* (Silvestri), *B. huxleyi* (Bolívar y Pieltain & Coronado) e *B. weidneri* (New). A primeira espécie descrita do Brasil foi *Brazilozoros brasiliensis* (Silvestri), partenogenética, registrada para as regiões sul e sudeste do país e conhecida, até o momento, apenas pelas fêmeas. O primeiro registro de ginandromorfismo para Zoraptera foi feito para *B. brasiliensis* (Rafael *et al.* 2017).

Zorotypidae. Atualmente compreende 14 espécies classificadas em duas subfamílias e quatro gêneros. Tem distribuição nas regiões Afrotropical, Neotropical, Neártica e Oriental. Está representada no Brasil por três espécies: *Zorotypus shannoni* Gurney, *Zorotypus amazonensis* Rafael & Engel e *Zorotypus caxiuana* Rafael, Godoi & Engel.

Agradecimentos. Ao CNPq, pelos recursos financeiros através dos projetos 155.674/2004–4, 470379/2006–5, 303.305/2007–9, 457.440/2012–0, 407.627/2013–8, 300.997/2016–7 e 141371/2019–6 e à FAPEAM, pelos projetos aprovados nos editais 016/2006 e 020/2013.

Referências bibliográficas.

Beutel, R.G. & D. Weide 2005. Cephalic anatomy of *Zorotypus hubbardi* (Hexapoda: Zoraptera): new evidence for a relationship with Acercaria. **Zoomorphology** 124: 121–136.

Chao, R.-F. & C.-S. Chen 2000. *Formosozoros newi*, a new genus and species of Zoraptera (Insecta) from Taiwan. **Pan-Pacifc Entomologist** 76: 24–27.

Choe, J.C. 1992. Zoraptera of Panama with a review of the morphology, systematics, and biology of the order, pp. 249–256. *In*: D. Quintero & A. Aiello (eds). **Insects of Panama and Mesoamerica. Selected Studies.** Oxford, Oxford University Press, xxii + 692 pp.

Engel, M.S. 2003. Phylogeny of the Zoraptera. **Entomologische Abhandlungen** 61(2): 147–148.

Engel, M.S. 2005. **Zoraptera Silvestri, 1913. Zorapterans**. Tree of Life Web Project. Version 19 January 2005. <http://tolweb.org/zoraptera/8252/>. Acesso: 5/fev/2022.

Engel, M.S. 2008. A new apterous Zorotypus in Miocene amber from the Dominican Republic (Zoraptera: Zorotypidae). **Acta Entomologica Slovenica** 16: 127–136.

Engel, M.S. & D.A. Grimaldi 2000. A winged *Zorotypus* in Miocene amber from the Dominican Republic (Zoraptera: Zorotypidae), with discussion on relationships of and within the order. **Acta geologica hispanica** 35 (1): 149–164.

Engel, M.S. & D.A. Grimaldi 2002. The first mesozoic Zoraptera (Insecta). **American Museum Novitates** 3362, 20 pp.

Friedrich, F. & R.G. Beutel 2008. The thorax of *Zorotypus* (Hexapoda, Zoraptera) and a new nomenclature for the musculature of Neoptera. **Arthropod Structure & Development** 37: 29–54.

Grimaldi, D. & M.S. Engel 2005. **Evolution of the Insects**. Cambridge University Press, Cambridge: xv +755 pp.

Hünefeld, F. 2007. The genital morphology of *Zorotypus hubbardi* Caudell, 1918 (Insecta: Zoraptera: Zorotypidae). **Zoomorphology** 126: 135–151.

Kaddumi, H. F. 2005. **Amber of Jordan, the Oldest Prehistoric Insects in Fossilized Resin.** Amman, Privately published, 224 pp.

Kočarek, P.; I. Horká & R. Kundrata 2020. Molecular phylogeny and infraordinal classification of Zoraptera (Insecta). **Insects** 11 (51): 1–28;. doi:10.3390/insects11010051

Kukalová-Peck, J. & S.B. Peck 1993. Zoraptera wing structures: evidence for new genera and relationship with blattoid orders (Insecta: Blattoneoptera). **Systematic Entomology** 18: 333–350.

Maehr, M.D. & H. Hopkins (s.d.). **Zoraptera Species File**. Version 5.0/5.0. <http://Zoraptera.SpeciesFile.org>. Acesso: 5/fev/2022.

Mashimo, Y.; R. Machida; R. Dallai *et al*. 2011. Egg structure of *Zorotypus caudelli* Karny (Insecta, Zoraptera, Zorotypidae). **Tissue and Cell** 43: 230–237.

Mashimo, Y.; Y. Matsumura; R. Machida *et al*. 2014. 100 years Zoraptera - a phantom in insect evolution and the history of its investigation. **Insect Systematics & Evolution** 45(4): 371–393.

Mashimo, Y.; R.G. Beutel; R. Dallai; C-Y. Lee & R. Machida 2013. Embryonic Development of Zoraptera with Special Reference to External Morphology, and Its Phylogenetic Implications (Insecta). **Journal of Morphology** 275: 295–312.

Matsumura, Y.; R.G. Beutel; J.A. Rafael *et al.* 2020. The origin and Evolution of Zoraptera. **Systematic Entomology** 45: 349–364.

Poinar, G.O., Jr. 1988. *Zorotypus palaeus*, new species, a fossil Zoraptera (Insecta) in Dominican amber. **Journal of New York Entomologica Society** 96(3): 253–259.

Rafael, J.A. 2009. Zoraptera, pp. 81–83. *In*: C.R.V. da Fonseca; C. Magalhães; J.A. Rafael & E. Franklin (orgs). **A fauna de artrópodes da Reserva Florestal Ducke. Estado atual do conhecimento taxonômico e biológico.** Manaus, Editora INPA, 307 pp.

Rafael, J.A. & M.S. Engel 2006. A new species of *Zorotypus* from Central Amazonia, Brazil (Zoraptera, Zorotypidae). **American Museum Novitates** 3528: 1–11.

Rafael, J.A. & S.P. Lima 2022. Zoraptera. *In*: **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/189>. Acesso: 2/Nov/2020.

Rafael, J.A.; F.S.P. Godoi & M.S. Engel 2008. A new species of *Zorotypus* from eastern Amazonia, Brazil (Zoraptera: Zorotypidae). **Transactions of the Kansas Academy of Science** 111(3/4): 193–202.

Rafael, J.A.; D.W.A. Marques & M.S. Engel 2017. The first gynandromorph of a zorapteran and potential thelytokous parthenogenesis in a population of *Zorotypus brasiliensis* Silvestri (Zoraptera: Zorotypidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 61: 318–322.

Riegel, G.T. & S.J. Eystalis 1974. The life studies on Zoraptera. **Proceedings North Central Branch, Entomological Society of America** 29: 106–107.

Tabela 16.1. Espécies de Zoraptera registradas para o Brasil.

Famílias / espécies	Registros geográficos
ZOROTYPIDAE	
Zorotypus amazonensis Rafael & Engel	AM
Zorotypus caxiuana Rafael, Godoi & Engel	PA
Zorotypus shannoni Gurney	AM, MT
SPIRALIZORIDAE	
Brazilozoros brasiliensis (Silvestri)	MG, ES, RJ, SP, PR, SC
Brazilozoros huxleyi (Bolivar y Pieltain & Coronado)	AM
Brazilozoros weidneri (New)	AM

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 17
DERMAPTERA DE GEER, 1773

Pygidicranidae: *Pygidicrana v-nigra*

Spongiphoridae: *Spongiphora croceipennis*

Diplatyidae: *Diplatys* sp., ninfa

Raphael Aquino Heleodoro UFAM, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0002-4146-371X

Etimologia. Do grego *derma* = pele e *pteron* = asas. Refere-se às tégminas (asas anteriores) grossas e coriáceas.

Diagnose. Insetos hemimetábolos, terrestres, de corpo alongado, com 3 a 85 mm de comprimento (a maioria entre 10 e 15 mm). Cabeça prognata, sem ocelos. Protórax livre e móvel, com pronoto discoidal, quadrangular ou hexagonal. Mesotórax curto, muito próximo do metatórax, mas não fundido. Pernas ambulatoriais, sem modificações; coxas curtas inseridas lateralmente. Tarsos trímeros, com ou sem pulvilos tarsais. Tégmina coriácea, frequentemente reduzida, raramente ausente; asa posterior membranosa, dobrável, sempre ultrapassando a tégmina quando distendida, raramente ausentes. Abdômen com oito segmentos visíveis nas fêmeas ou dez nos machos e ninfas; esterno VII maior que os demais. Em fêmeas, o tergo abdominal VII cobre os tergos VIII e IX. Cercos de adultos geralmente em forma de pinça. Coloração simples, com amarelo, marrom e tons de preto predominantes; tégminas raramente de cor azul, verde metálico ou iridescente.

Introdução. Os nomes comuns dos dermápteros usados no Brasil são tesourinhas e lacrainhas. Formam um grupo relativamente pequeno de insetos e são encontrados em todo o mundo (exceto na Antártica), com dominância nas regiões tropicais. No mundo há cerca de 2.200 espécies descritas, sendo que, para a América do Sul, foram registradas 303 espécies (Haas 2006) e, para o Brasil, 117 espécies distribuídas em 43 gêneros (Heleodoro & Chagas 2022). As estimativas são de cerca de 3.500 para o mundo e 500 para o Brasil.

Dermaptera é um grupo relativamente uniforme em aparência. São sempre alongados, com cercos geralmente em forma de pinça e pouca variação no hábito. Podem ser confundidos superficialmente com Staphylinidae (Coleoptera), que também possuem asas anteriores curtas, e com Japygidae (Diplura), que possuem cercos em forma de pinça. Outras características notáveis dos dermápteros são: o complexo dobramento da asa posterior, o cuidado materno com os ovos e ninfas de primeiro ínstar e cromossomos do tipo holocêntricos.

Muitas informações sobre todos os aspectos da biologia dos dermápteros foram feitas para a fauna da Guiana Francesa por Albouy & Caussanel (1990), mas que são também aplicáveis à fauna brasileira.

Quanto à origem da Ordem, os registros fósseis mais antigos são de impressões da tégmina de espécimes do Triássico superior, encontrados na formação *Blackstone*, *Denmark Hill*, Queensland, Austrália; fósseis que possuem corpo inteiro são datados do Jurássico inferior e é observado que se assemelham morfologicamente com as tesourinhas atuais (Kelly *et al.* 2017). As principais diferenças entre eles são a presença de características plesiomórficas nos fósseis, como: ocelos presentes e cercos multisegmentados em adultos (nas espécies recentes sem ocelos e os cercos não segmentados, exceto nas ninfas de Diplatyidae e Karschiellidae possuírem esse estado plesiomórfico). Outra diferença é a quantidade de tarsômeros dos registros fósseis: *Palaeodermapteron dicranum* Zhao, Shih & Ren possui fórmula tarsal 5–5–5, enquanto integrantes da família fóssil Protodiplatidae possuem fórmula tarsal 4–4–5 (nas espécies recentes a fórmula tarsal é 3–3–3). As asas já são dobráveis e sem diferenças visíveis em relação às espécies atuais. O catálogo taxonômico de Wappler *et al.* (2005) sobre fósseis informa todas as espécies e espécimes conhecidos até a data

Como citar: Heleodoro, R.A. 2024. Cap. 17, Dermaptera De Geer, 1773, pp. 239-248. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c17

da publicação. A origem e evolução dos dermápteros atuais é do Cretáceo inferior e, conforme Nel *et al.* (2012), as famílias atuais coexistiram com famílias consideradas "basais" e já extintas.

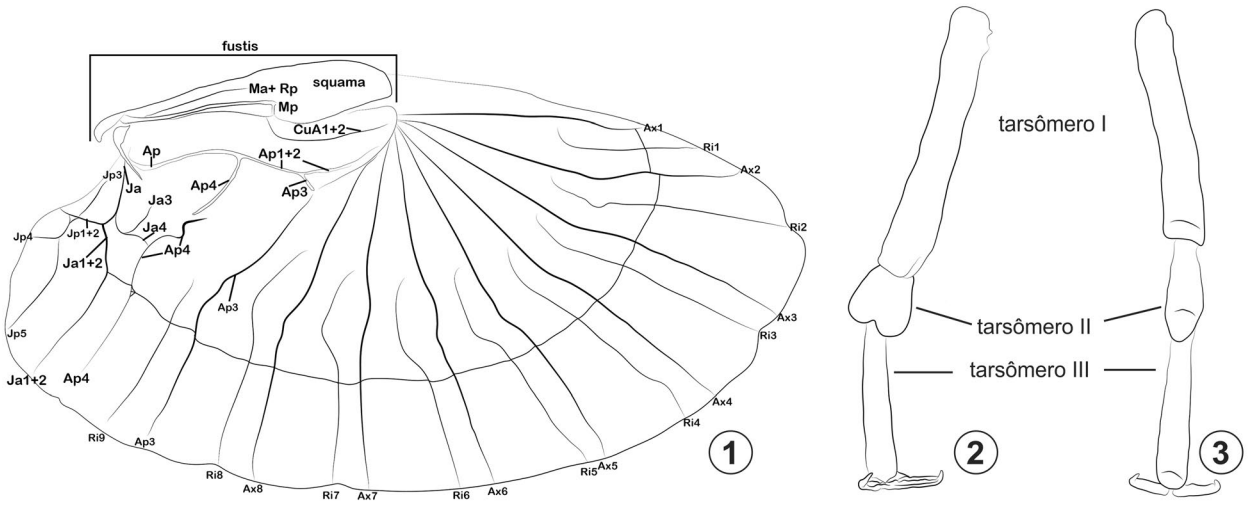
No Brasil foram encontrados vários fósseis na formação Santana (Bacia do Araripe, Ceará) do Cretáceo inferior que foram descritos por Popham (1990), Martins-Neto (1990), Engel & Chatzimanolis (2005) e Haas (2007).

Morfologia (adultos). Os dermápteros possuem poucas características morfológicas únicas. O sulco pleural metatorácico é quase paralelo ao eixo longitudinal do corpo. A asa posterior dobra-se de forma complexa, de modo que, quando se expande, possui uma área cerca de 10 vezes maior que a área da asa quando dobrada. Um guia ilustrado de como dissecar, distender e preservar as asas posteriores demonstrando detalhadamente cada dobra da asa foi publicado por Heleodoro & Rafael (2020). Os tergos e esternos abdominais sobrepõem-se lateralmente formando um padrão característico em ziguezague em vista lateral. O cerco dos adultos não é segmentado, geralmente em forma de pinça e com dimorfismo sexual acentuado em alguns casos.

A cabeça é prognata, larga e muito móvel. A redução do olho composto é rara, encontrada apenas em algumas espécies de cavernas. Os ocelos são sempre ausentes nas espécies atuais. As suturas frontal e coronal formam um "Y", conectando os olhos compostos e o vértice. A distinção do "Y" é, algumas vezes, usada como um caráter para identificação. Antena filiforme, sem modificações, com número variável de artículos (mais de 30 em grupos basais). Mandíbula bem desenvolvida, mastigadora, com cúspides de ponta fina. A estrutura da ampla região molar varia de acordo com a dieta. Maxila longa devido à condição prognata; cardo transverso, estipe longo. Palpo maxilar com cinco artículos, o apical com uma papila sensorial. Gálea e lacínia presentes. Lábio cobre todo o lado ventral da cabeça; paraglossa e glossa são fundidas em pares e o palpo labial possui três palpômeros. Gula presente. Um importante estudo sobre a cabeça dos dermápteros é o de Neubert *et al.* (2017), onde os autores detalharam e nomearam todas as estruturas com fotografias convencionais e de microscopia eletrônica, além de discutirem as suas implicações evolutivas.

Protórax muito móvel, com pronoto discoidal, quadrangular ou hexagonal. Mesotórax curto, ligado, mas não fundido ao metatórax. Metatórax muito inclinado, de modo que o sulco pleural é quase paralelo ao tergo e ao esterno correspondente. Em espécimes capazes de voar, os fragmas do meso e metatórax são bem desenvolvidos. Asa anterior modificada como tégmina curta, coriácea e sem veias, cobrindo pouco mais do que o primeiro tergo abdominal. As tégminas sobrepõem-se no meio (esquerda sempre sobre a direita) e conectadas ao metatórax através de linhas de cerdas. A tégmina e a asa posterior podem sofrer redução independente. Algumas espécies possuem tégmina normal, não reduzida, cobrindo a asa posterior reduzida. Em outros casos, a tégmina está presente como pequena aba, com ou sem sobreposição na região mediana, ou estão ausentes. A asa posterior é membranosa, com remígio reduzido a uma faixa estreita; a maior parte da sua superfície é formada pela área anal, em forma de leque, e inclui as veias radiando-se a partir do centro (Fig. 17.1). Através da combinação de várias dobras radiais, uma longitudinal e duas transversais, a asa posterior é dobrada num pacote com apenas um décimo da área da asa dobrada. A asa posterior é desdobrada com o auxílio dos cercos e é dobrada através da elasticidade intrínseca produzida pela resilina encontrada em muitas áreas da asa (Haas *et al.* 2000).

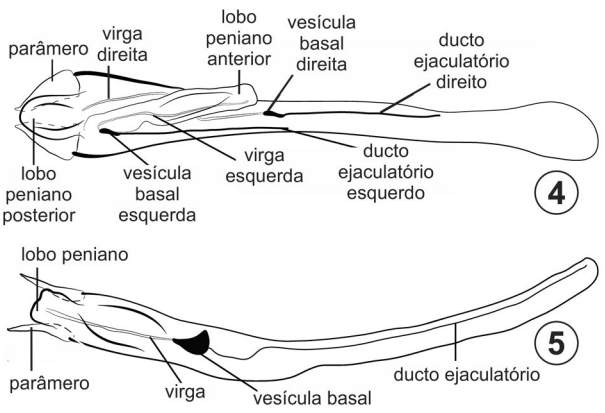
O sistema de veias da asa posterior é complexo e derivado (Fig. 17.1). De maneira geral, estão presentes as veias Costal, Medial, Radial, Cubital, Anal e Jugal, todas com as suas ramificações. Mais especificamente, diferentes táxons podem ter ou não uma determinada veia, como no exemplo de *Mecomera brunnea* Audinet-Serville, que não possui as ramificações da veia Cubital Anterior (CuA) (Heleodoro *et al.* 2019). Outra característica importante, é que diversas veias são fusionadas, como no exemplo da veia CuA1+2 (Fig. 17.1). Um caráter de identificação muito utilizado é a *fustis* (Fig. 17.1) localizada na porção anterior da área costal, que vai desde a base até a veia CuA1+2. A sua forma e as veias que a compõem são características de cada família. A



Figuras 17.1–3. Dermaptera, asa e tarsômeros. **1**, asa posterior; **2**, Forficulidae, tarsômeros I, II e III; **3**, Spongiphoridae, idem. Legendas para as veias: AP = Anal Posterior; Ax = Axilar; CuA = Cubital Anterior; JA = Jugal Anterior; JP = Jugal posterior; MA = Medial Anterior; MP = Medial Posterior; RI = Ramo intercalar; RP = Radial posterior.

asa posterior de Dermaptera também possui um sistema autapomórfico de veias axilares (Ax) e de ramos intercalares (Ri) (Fig. 17.1). Esse sistema é derivado de veias principais, a exemplo do Ax1, que é derivado das veias Radial e Medial, e estão envolvidos com o sistema de desdobramento da asa. Haas & Kukalová-Peck (2001) fizeram um trabalho detalhado sobre a evolução da asa em Dermaptera. As pernas são ambulatoriais e curtas, nunca modificadas para saltar ou cavar, e estão inseridas lateralmente no tórax, com coxas curtas. Em táxons basais, o fêmur tem duas carenas. Tarsos trímeros, com garras pretarsais fortes (Figs 17.2, 3). Arólios e garras tarsais podem estar presentes e podem ser muito importantes para a classificação superior.

Abdômen longo, estreito e muito móvel. Tergo abdominal I fundido com o metatórax e o esterno correspondente reduzido devido à inclinação do metatórax. Os tergos e esternos sobrepõem-se lateralmente aos tergos e esternos vizinhos, cobrindo a linha pleural e os espiráculos. Essa sobreposição forma um padrão característico de ziguezague em vista lateral. Em fêmeas, o tergo VII cobre os tergos VIII e IX, que são curtos. Consequentemente, oito tergos são visíveis nas fêmeas e dez nos machos e ninfas. Tergos III ao VI possuem dobras glandulares que liberam secreções defensivas. A placa subgenital cobre os três pares de valvas, exceto em alguns Pygidicranidae. Em *Tagalina* Dohrn e *Anataelia* Bolivar, as valvas são visíveis como um ovipositor longo, fino e curvado. A genitália do macho (Figs 17.4, 5) é bastante modificada em estrutura e função. A estrutura é subdividida e caracterizada nas seguintes partes (segundo Kamimura & Lee 2014): ductos ejaculatórios, vesícula(s) basal(is), virga(s), lobo(s) peniano(s) e parâmeros. Uma parte dos Dermaptera (Anisolabididae, Apachyidae, Diplatyidae, Karschielidae, Labiduridae e Pygidicranidae) possui todas essas estruturas pareadas, lado esquerdo e lado direito (Fig. 17.4), enquanto nos demais (Eudermaptera = Chelisochidae, Forficulidae e Spongiphoridae) apenas as estruturas do lado direito são funcionais ou presentes (Fig. 17.5), com exceção dos parâmeros que sempre estão presentes como um par em todos os dermápteros. Os ductos ejaculatórios são um par de ductos delgados, tão ou mais longos que o abdômen,



Figuras 17.4–5. Genitália masculina. **4**, Anisolabididae, com dois lobos penianos; **5**, Spongiphoridae, com estruturas do lado esquerdo reduzido, um lobo peniano.

que passam pela vesícula basal e terminam na(s) virga(s); em Eudermaptera, o ducto esquerdo está presente, porém atrofiado em sua parte distal. A vesícula basal é uma estrutura esclerosada, de forma muito variada e é um caráter muito utilizado para identificar as espécies. A vesícula consiste em uma dilatação na conexão entre o ducto ejaculatório e a virga, tendo sua função ainda não elucidada. Em táxons com dois ductos ejaculatórios funcionais, as vesículas também são pareadas, enquanto em Eudermaptera, apenas a do lado direito está presente, uma vez que o ducto ejaculatório esquerdo é atrofiado. A virga é um ducto esclerosado, localizado entre os parâmeros e dentro do lobo peniano, que transfere o sêmen diretamente para dentro da espermateca da fêmea. O lobo peniano consiste em uma porção inflável e eversível da membrana distal da genitália, onde, durante a cópula, ele é penetrado na fêmea, levando a virga para próximo da espermateca. Kamimura (2014) observou que algumas espécies de tesourinhas possuem espinhos no lobo peniano e machucam as fêmeas durante a cópula, um mecanismo que possivelmente potencializa a paternidade do macho copulante. Ainda, o autor faz um compilado de espécies de dermápteros que possuem espinhos no lobo peniano e discute a evolução da estrutura. Os parâmeros estão sempre presentes em um par, nas margens laterais; são estruturas esclerosadas que, ou são inseridas na abertura genital da fêmea, ou servem para agarrar o pigídio da fêmea durante a cópula, variando entre as espécies.

Kamimura (2006) estudando populações naturais de *Labidura riparia* (Pallas) do Japão verificou que, apesar de todas as estruturas da genitália do macho serem pareadas e funcionais, as tesourinhas têm a tendência de utilizar as estruturas do lado direito durante a cópula. Ainda, o autor verificou que é comum a virga (estrutura responsável pela transmissão do sêmen) direita quebrar durante a cópula, tornando assim as estruturas do lado esquerdo em um tipo de "reserva", uma vez que as estruturas desse lado são utilizadas apenas quando as do lado direito são danificadas. Kamimura & Lee (2014) observaram que essa pode ser uma explicação para a perda e atrofiamento das estruturas do lado esquerdo em Eudermaptera e realizaram uma extensa discussão acerca da evolução da genitália em Dermaptera. Cercos geralmente simples, não articulados e relativamente retos em fêmeas e ninfas, mas com enorme modificação em tamanho e forma nos machos. Às vezes, iguala-se ao comprimento do corpo e é muito curvado, tanto em vista lateral quanto em vista dorsal. Frequentemente possui dentes, dentículos ou flanges. Sua forma geralmente é característica em cada gênero, mas cercos semelhantes podem ocorrer em gêneros não diretamente relacionados. A forma do cerco frequentemente é usada para identificar espécies, embora ocorra considerável variação intraespecífica em forma e tamanho; muitas vezes existe uma forma macrolábica (grande) e uma microlábica (pequena).

A coloração é relativamente uniforme, com predomínio de tons de amarelo, marrom e preto, embora a cabeça, o protórax e as pernas tenham cores diferentes do resto do corpo. Padrões de coloração são raros, sendo mais comuns as manchas amarelas na tégmina e na parte visível da asa. Em casos raros ocorre verde, azul, verde metálico ou iridescente.

Imaturos. Os ovos são brancos e brilhantes, sem coloração e sem variação taxonômica significativa. São esféricos a ovalados e,

com poucas exceções, são depositados livremente no chão. Um dente oviruptor (quebra-ovo) ajuda na eclosão. O imaturo passa por quatro a seis ínstares, que lembram o adulto em morfologia e história natural. Existem poucas características que permitem reconhecer as ninfas. Tipicamente, linhas ecdisiais quase brancas são visíveis no tórax e no abdômen e, em espécies aladas, as pterotecas aparecem no penúltimo ou no último ínstar. O abdômen possui dez segmentos visíveis (como nos machos) e o cerco é simples e reto (como nas fêmeas).

Em ninfas de Karschiellidae e Diplatyidae (e adultos de algumas espécies fósseis), o cerco é longo, filiforme e multiarticulado. Após a muda final, apenas o artículo basal é mantido e os distais desaparecem.

Biologia. A biologia das espécies europeias e das espécies pragas é mais bem conhecida. Em geral, são insetos ágeis e noturnos. Algumas espécies, como *Labidura riparia*, *Diplatys ugandanus* (Hincks) e *Labia minor* (L.) voam em noites quentes. O voo geralmente é usado para dispersão e para acesso a novas fontes de alimento. Voo nupcial é desconhecido em Dermaptera. *Labia minor* alimenta-se e reproduz-se em montes de esterco.

As tesourinhas possuem tigmotaxia, isto é, preferem estar em contato com superfícies. Durante o dia, escondem-se em frestas e espaços estreitos, como axilas de folhas, sob casca de árvores, em inflorescências e sob pedras. Em alguns raros casos, entram acidentalmente no ouvido humano, um local quente e úmido.

Cerca de 40% das espécies da ordem são ápteras e muitas das espécies com asas bem desenvolvidas são incapazes de voar. Ainda mais complicada é a situação de espécies como *Forficula auricularia* L. e *Labidura riparia*, das quais alguns espécimes são capazes de voar e outros não. Isso parece estar relacionado a fatores genéticos e populacionais, mas existem influências ambientais sobre a capacidade de voo. Em *Paralabella dorsalis* (Burmeister) e *Pseudomarava prominens* Steinmann, sob condições inóspitas durante o desenvolvimento ninfal, há uma maior proporção de adultos capazes de voar do que em ambientes mais favoráveis (Briceño & Eberhard 1987). Numa mesma espécie, ocorrem espécimes com fragmas (apódemas) torácicos maiores e outros com fragmas menores. Os fragmas servem para inserção de músculos do voo. Em espécimes com fragmas menores, os músculos também são reduzidos e, consequentemente, são incapazes de voar. Existe pouca informação sobre a nutrição das tesourinhas. Em algumas espécies, o exame do conteúdo intestinal revelou a presença de fragmentos de artrópodes, como de formigas, aranhas, escamas de Lepidoptera, bem como pólen, esporos e fragmentos de plantas. Espécies de *Euborellia* Burr, *Forficula* L., *Labidura* Leach, *Marava* Burr e *Doru* Burr foram observadas predando lagartas e ácaros (Costa *et al.* 1994; Cruz *et al.* 1995). Alguns Spongiphoridae são fitófagos ou saprófagos. Espécimes de *Mecomera* Audinet-Serville, *Pygidicrana* Audinet-Serville, *Sparatta* Audinet-Serville e *Spongiphora* Audinet-Serville foram coletados em troncos de árvores caídos e criados em laboratório com ração de peixe comum (obs. pessoal do autor). Em campo, foi observado que *Pygidicrana* e *Spongiphora* são predadoras. As ninfas de *Pygidicrana*, em laboratório, muitas vezes canibalizaram umas às outras, o que talvez aconteça em situações de estresse.

Os dermápteros ocupam grande variedade de hábitats terrestres e mostram preferências específicas de hábitat e altitude. Entretanto, não tem necessidades específicas de alimento ou plantas hospedeiras para reprodução. Entre as exceções, destacam-se os Hemimeridae epizoicos que vivem na pelagem de hamsters, os Arixeniidae, que vivem associados a morcegos, e *Labia minor*, que se reproduz em montes de esterco. Não são conhecidos inimigos naturais específicos dos dermápteros, exceto uma formiga da Malásia, *Leptogenys* sp. (Formicidae: Ponerinae), que aparentemente é especializada em predar *Gonolabis electa* Burr e *Paralabis* sp. O cerco em forma de pinça desempenha um papel importante na biologia das espécies. Em espécies predadoras, como *Labidura riparia*, o cerco é usado como arma para atacar e capturar as presas, na defesa contra predadores, na interação entre machos, para desdobrar as asas (Haas *et al.* 2000) e durante a corte. Durante a cópula, os machos não prendem o abdômen da fêmea (Briceño & Eberhard 1995). Não existem registros de produção de som ou luz. Um comportamento de acasalamento complexo precede a corte. A corte, inseminação e oviposição desencadeiam mudanças específicas na fisiologia e comportamento da fêmea (Albouy & Caussanel 1990). Após a cópula, a fêmea torna-se agressiva e repele o macho. A fêmea guarda sozinha até 50 ovos, que são colocados de 1 a 30 dias após a cópula, os quais são ativamente limpos para prevenir apodrecimento, reorganizados após perturbações e defendidos contra predadores. Eclodem entre 8 a 20 dias após oviposição, onde as ninfas de primeiro ínstar, e em alguns casos as de segundo ínstar, permanecem sob os cuidados da fêmea, mas não são alimentados por ela (Albouy & Caussanel 1990).

Marava arachidis (Yersin) é ovovivípara e a fêmea ajuda as ninfas a saírem dos ovos logo após a oviposição. As ninfas dessa espécie são incapazes de romper a casca do ovo e morreriam sem ajuda. Os Hemimeridae e Arixeniidae, que não ocorrem no Brasil, são epizoicos e vivíparos.

Classificação. Tradicionalmente, a classificação era dividida em quatro subordens (Haas 1995): Archidermaptera (apenas famílias fósseis), Hemimerina (apenas Hemimeridae), Arixeniina (apenas Arixeniidae) e Forficulina (incluindo todas as famílias restantes dos Dermaptera atuais). Essa classificação considerava Arixeniina e Hemimerina como sendo os mais basais dentre os dermápteros atuais, pois as duas subordens possuem caracteres encontrados em fósseis (ausência de asas, cercos multiarticulados e retos nos adultos). Essa classificação foi revista por Engel & Haas (2007), que propuseram a ordem dividida em três subordens: Archidermaptera e Eodermaptera, compostas exclusivamente por famílias fósseis e Neodermaptera, incluindo todos os dermápteros atuais. Para que não haja dificuldade de entendimento, é importante pontuar que as famílias atuais de Dermaptera têm espécies fósseis descritas (ex. Spongiphoridae: *Marava neli* Engel) e, por isso, o destaque de Archidermaptera e Eodermaptera incluírem exclusivamente espécies fósseis.Apesar de a classificação de Engel & Haas (2007) ainda ser utilizada, adotada aqui, ela vem sendo refutada como artificial em estudos filogenéticos recentes. O número de espécies nas seis famílias registradas no Brasil segue entre parênteses.

Subordem Neodermaptera

Infraordem Protodermaptera

Diplatyidae (6)
Karschiellidae
Pygidicranidae (12)

Infraordem Epidermaptera

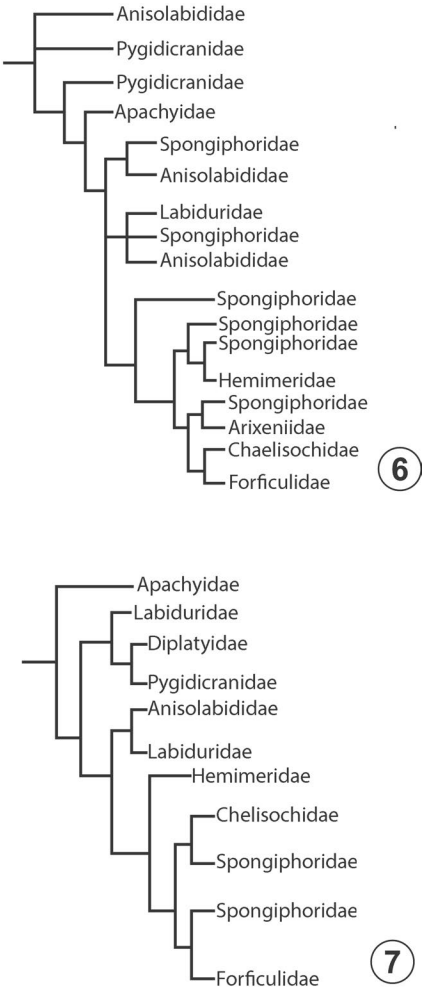
Anisolabididae (28)
Apachyidae
Arixeniidae
[Chelisochidae]
Forficulidae (22)
Hemimeridae
Labiduridae (2)
Spongiphoridae (47)

Relações filogenéticas. As duas hipóteses de relacionamentos internos mais recentes são as de Naegle *et al.* (2016) e Wipfler *et al.* (2020), ambas embasadas em dados moleculares, sendo a primeira a mais extensa em número total de táxons (47 espécies vs. 16 espécies da segunda) (Figs 17.6, 7). Ambos os estudos concordam nos seguintes resultados: Dermaptera, Nanordem Eudermaptera e Forficulidae são grupos monofiléticos; Hemimeridae está incluso em Eudermaptera; Anisolabididae, Labiduridae, Pygidicranidae e Spongiphoridae são parafiléticos da maneira como são configurados hoje. O monofiletismo de Eudermaptera também é corroborado pela condição apomórfica da genitália do macho: todos os espécimes têm as estruturas do lado esquerdo do pênis atrofiadas (Kamimura & Lee 2014).

O principal resultado de Naegle *et al.* (2016) é a descoberta de que os dermápteros epizoicos são, na realidade, muito derivados, contrariando a antiga hipótese de que Hemimeridae e Arixeniidae eram os grupos mais basais de Dermaptera. Além disso, os autores confirmaram que a transição da vida livre (caráter basal da ordem) para a vida epizoica em seus hospedeiros aconteceu de maneira independente e em momentos diferentes da evolução das duas famílias.

Os resultados de Wipfler *et al.* (2020) demonstraram que o entendimento acerca das relações filogenéticas entre as tesourinhas está apenas no começo. Apesar de termos dados robustos acerca do monofiletismo de alguns táxons (Dermaptera, Eudermaptera, Forficulidae, Hemimeridae, Arixeniidae), ainda não sabemos as relações entre todos os outros táxons propostos na classificação de Engel & Haas (2007), bem como se são agrupamentos naturais ou não.

Importância. Em geral, os dermápteros não possuem importância econômica. No entanto, *Forficula auricularia* pode se alimentar de inflorescências, comportamento que pode causar prejuízo a produtores de plantas, uma vez que plantas danificadas tem valor de mercado menor (Haas 2018). Controversamente, em orquidários e jardins, espécimes de *F. auricularia* são bem-vindos porque se alimentam de afídeos, que são pragas dessas plantas (Suckling *et al.* 2006). No Brasil, *Labidura riparia* foi registrada como possível predadora da broca da cana-de-açúcar, *Diatraea saccharalis* (Fabricius) (Lepidoptera: Pyralidae) (Bueno *et al.* 1983) e de larvas de moscas (Guimarães *et al.* 1992). Na Argentina, *Doru lineare* (Eschscholtz) é tido como um importante predador de mariposas. Apesar desses casos benéficos, os dermápteros têm pouco reconhecimento dentro do controle de pragas, devido ao longo ciclo de vida dos insetos, com apenas



Figuras 17.6–7. Hipótese de afinidades em Dermaptera. **6**, Cladograma de Naegle *et al.* (2016); **7**, Cladograma de Wipfler *et al.* (2020). Nota: Anisolabididae, Pygidicranidae e Spongiphoridae são parafiléticas em ambos os estudos.

um ou dois ciclos por ano, além de serem predadores generalistas (Haas 2018). No entanto, avanços no conhecimento acerca do uso de dermápteros em controle de pragas têm sido feitos nos últimos anos (Naranjo-Guevara *et al.* 2017; Bell *et al.* 2020). Os autores do primeiro trabalho demonstraram que *Doru luteipes* (Scudder) é ativamente atraído, durante a noite, por compostos voláteis emitidos por plantas que estão sofrendo herbivoria de larvas de Lepidoptera, indo ao encontro das plantas para então predar as larvas. Os autores do segundo trabalho encontraram resultados semelhantes com a mesma espécie de tesourinha, mas, além de associar a atração dos dermápteros a compostos voláteis produzidos por herbivoria, observaram a preferência dos mesmos por plantas que estavam inoculadas com rizobactérias promotoras de crescimento. Esses resultados representam um possível avanço para que os dermápteros possam ser utilizados efetivamente no controle biológico.

Outro aspecto importante é o mito de que as tesourinhas penetram no ouvido humano, perfuram o tímpano e ovipositam no cérebro. De fato, existem casos na literatura de dermápteros invadindo ouvidos de humanos, que tiveram de ir ao hospital para remoção dos insetos. No entanto, esses casos são raros e acidentais, e as tesourinhas somente entraram no ouvido por

se tratar de um local que atende às suas preferências, sendo escuro, apertado, quente e úmido. Mesmo com essas exceções, Dermaptera não tem importância médica.

Coleta e fixação. Tanto adultos como ninfas ocupam grande variedade de hábitats. São encontrados no folhiço, sob pedras, em arbustos e na grama, sob a casca de árvores vivas e mortas, em material vegetal em decomposição (frutas), em inflorescências e na bainha das folhas. Hábitats menos comuns incluem cavernas, termiteiros, montes de esterco e copas de árvores. Algumas espécies preferem substratos arenosos em praias e na margem de rios e lagos.

Para amostrar a fauna completa de Dermaptera em uma área, é necessário usar várias técnicas e armadilhas, como fumigação, redes, extração com Berlese, *pitfalls* e armadilhas do tipo Malaise são úteis, bem como armadilhas luminosas em noites quentes para espécies capazes de voar.

A preservação dos dermápteros é simples: são mortos em vapor de acetato de etila ou éter e devem ser alfinetados. Alternativamente, podem ser preservados diretamente em álcool 80–94%. Devido à evaporação e diluição, o álcool deve ser substituído periodicamente.

Chave para famílias.

1. Pescoço, em vista ventral, do tipo blatoideo: escleritos cervical anterior e posterior com largura e comprimento semelhantes; esclerito cervical mais largo que o posterior e este distintamente separado do prosterno (Fig. 17.8). Abdômen clavado, com terços basais e médios visivelmente mais estreitos que o terço apical dilatado, dando à base do abdômen um aspecto afilado (Figs 17.16, 18) **2**
— Pescoço, em vista ventral, do tipo forficuloideo: esclerito cervical anterior distintamente mais curto e estreito que o posterior (Fig. 17.9); esclerito cervical anterior mais estreito que o posterior e este projetando-se sob o prosterno, aparentando estar fusionado. Abdômen com a mesma largura ou levemente mais largo que o tórax, de lados paralelos ou ovalados (Figs 17.10, 13, 14, 20, 21, 22) **3**

2. Flagelômeros basais mais longos que largos (Figs 17.16, 17). Ninfa com cercos longos e filiformes, multiarticulados .... **Diplatyidae**
— Flagelômeros basais mais largos que longos (Figs 17.18, 19). Ninfa com cercos em forma de pinça ..... **Pygidicranidae**

3. Tégmina (asa anterior) ausente ou reduzida (Figs 17.10, 11) ..... **Anisolabididae** (parte) – Anisolabidinae
— Tégmina presente (Figs 17.13, 14, 20, 21, 22) **4**

4. Pigídio indistinto em vista dorsal (Figs 17.13, 14, 23) **5**
— Pigídio distinto (visível) em vista dorsal (Figs 17.20, 21) ... **7**

5. Tarsômero II projetado ventralmente sob o tarsômero III (melhor observado em vista lateral) (Fig.17.15) …… ..... [**Chelisochidae**]
— Tarsômero II sem projeção ventral **6**

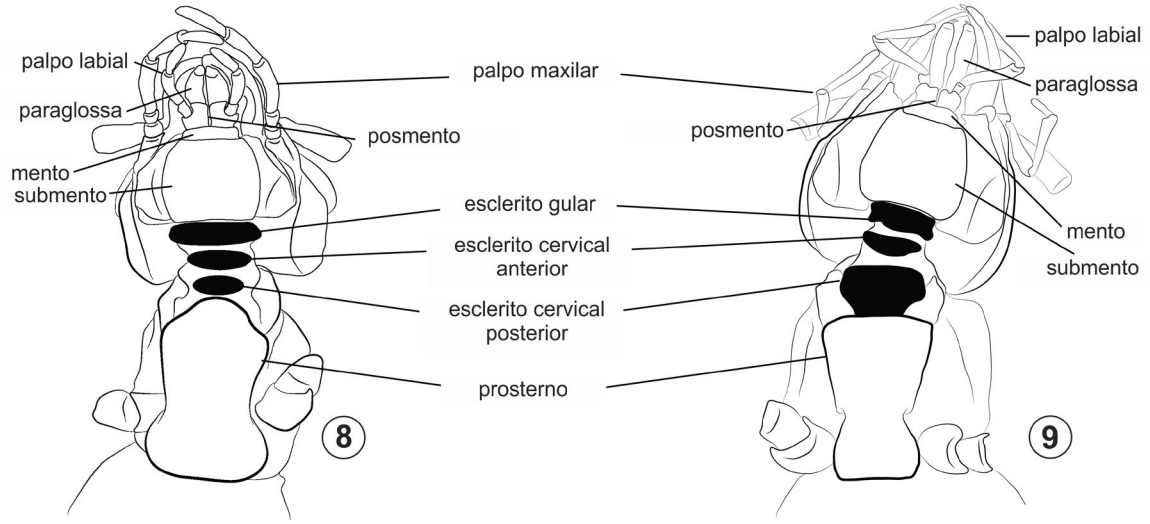
6. Cercos com margens laterais um tanto retas, notadamente a margem mesial, curvados no terço apical; conspicuamente assimétricos em comprimento (Figs 17.12, 13) …… ..... **Anisolabididae** (parte) – **Carcinophorinae**
— Cercos curvados da base ao ápice (Figs 17.22, 23) ……. ..... **Labiduridae**

7. Tarsômero II cordiforme (melhor visualizado em vista ventral) (Figs 17.2, 20) …… **Forficulidae**
— Tarsômero II semielipsoide (melhor visualizado em vista ventral) (Figs 17.3, 21) ..... **Spongiphoridae**

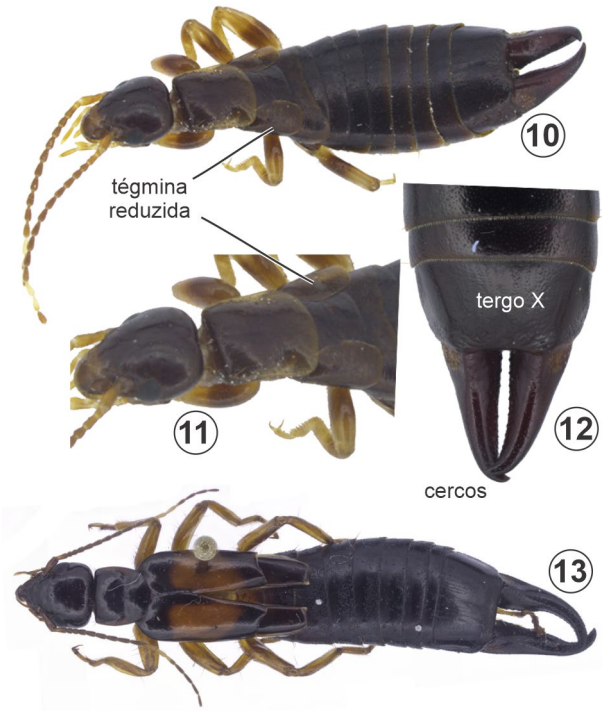
Anisolabididae (Figs 17.10, 13). A família, na composição em que se encontra, é sem dúvida parafilética (Naegle *et al.* 2016). Espécies de tamanho médio a grande, muitas ápteras. Dois lobos genitais, um orientado anteriormente e outro posteriormente, com uma virga cada. São frequentemente encontrados no solo e, devido a isso, as armadilhas tipo *pitfall* são as mais adequadas para coletá-los. Os membros incluídos nos vários gêneros, em geral, têm a morfologia externa muito parecida e com pouca variação, frequentemente com os dois pares de asas reduzidos. Os cercos são muito característicos em toda a família e facilitam o seu reconhecimento: assimétricos, de comprimentos diferentes; sempre, no mínimo, três vezes mais curtos que o abdômen; pouco curvados nos terços basais e mediais, conspicuamente curvados no terço apical. No Brasil, são registradas 28 espécies nos seguintes gêneros: *Anisolabis* Fieber, *Anisolabella* Zacher, *Carcinophora* Scudder, *Euborellia* Burr, *Brachylabis* Burr, *Ctenisolabis* Verhoeff e *Idolopsalis* Borelli. A taxonomia de Anisolabididae é quase inteiramente baseada na genitália masculina, tornando-a a família mais complicada, em termos taxonômicos, dentro de Dermaptera. Srivastava (1995) publicou uma chave para gêneros, que está disponível *online*, e que ainda é atual. A genitália masculina de *Euborellia plebeja* (Dohrn) foi estudada em detalhe por Kamimura & Iwase (2010) e pode ser uma base para trabalhos comparativos.

[**Chelisochidae**] (Figs 17.14, 15). *Chelisoches morio* (Fabricius) é uma espécie cosmopolita, sinantrópica, que ocorre no Novo Mundo. Foi registrada no Chile e nos EUA e é provável que possa ser registrada também para o Brasil. O tarsômero II de todas as pernas é alongado, estreito e projetado ventralmente sob o tarsômero III em todas as espécies (Fig. 17.15); é uma autapomorfia da família e um caráter útil para identificação, inclusive para ninfas. Algumas espécies possuem tégminas de cor metálica verde ou azul. No mundo, há cerca de 100 espécies, de distribuição principalmente Oriental e Australiana.

Diplatyidae (Figs 17.16, 17). Gêneros com distribuição circuntropical. Corpo alongado com 10–15 mm. Abdômen quase cilíndrico em seção transversal. Cercos curtos, com formato de pinça no adulto, longos, filiformes e multiarticulados em ninfas. Hábito muito semelhante entre espécies, mas genitália masculina muito variada. Dois lobos penianos, com quatro virgas presentes (Haas & Kukalová-Peck 2001). Kamimura & Ferreira (2017) analisaram pela primeira vez as estruturas da genitália feminina. No Brasil, são registradas as espécies *Cylindrogaster bicyclurus* (Ribeiro) *C. cavernicola* Kamimura, *C. gracilis* Stål, *C. sahlbergi* Dohrn, *C. thoracicus* Dohrn e *Mesodiplatys falcifer* Kamimura. O monofiletismo da família ainda é incerto, uma vez que foi pouco analisada filogeneticamente. Wipfler *et al.* (2020) foram os primeiros a estudar exemplares de Diplatyidae molecularmente. Os últimos trabalhos com Diplatyidae no Brasil foram os de Kamimura & Ferreira (2017) e Kamimura & Ferreira (2018), onde no primeiro os autores descreveram *Cylindrogaster cavernicola* e fizeram uma sinopse dos dermápteros cavernícolas do Brasil. O segundo trabalho descreveu *Mesodiplatys falcifer* e redescreveu o gênero.



Figuras 17.8–9. Cabeças e Protórax, vv. **8**, escleritos ventrais tipo blatoideo; **9**, escleritos ventrais tipo forficuloideo.

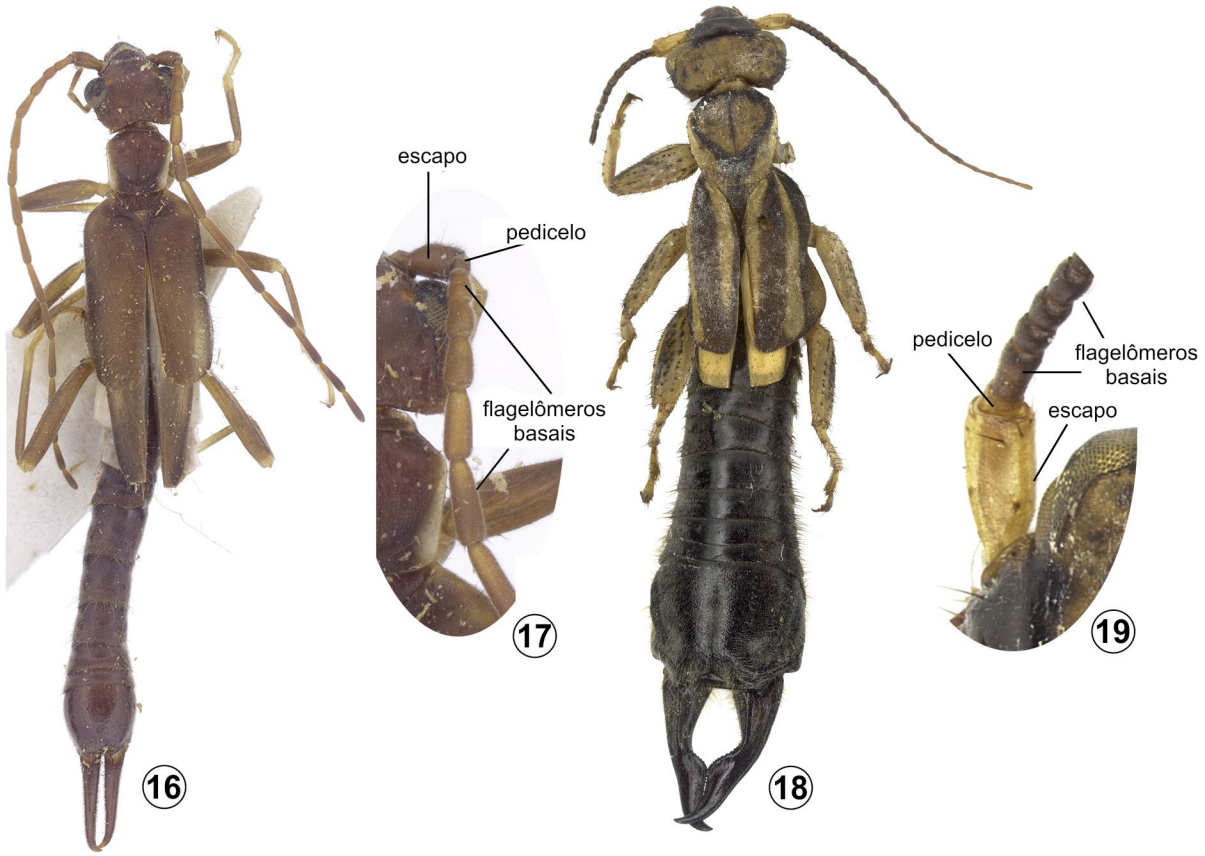


Figuras 17.10–13. **10–11**, Anisolabididae, *Neolabis* sp., vd; **12**, idem, vv; **13**, Carcinophorinae, *Carcinophora* sp.

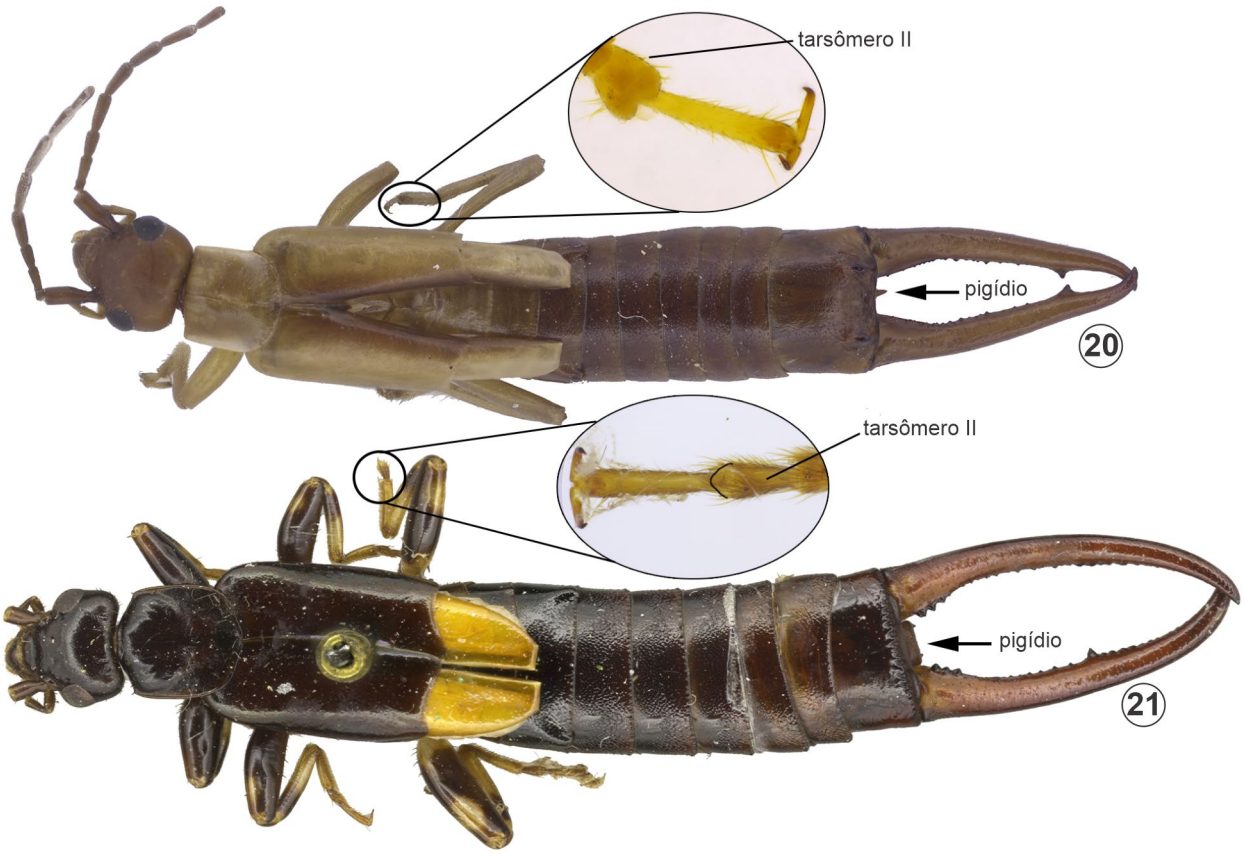
Figuras 17.14–15. Chelisochidae, *Chelisoches morio*. **14**, hábito, vd; **15**, tarsômeros, vl.

Forficulidae (Fig. 17.20). Possuem tamanho variado, sendo a maioria onívora, vivendo nos mais diversos micro-hábitats. A morfologia externa também é variada: podem ter manchas amarronzadas ou não, podendo ser mais lustrosas ou opacas. Os cercos também variam muito em forma, mas é muito comum serem estreitados na base. O tarsômero II é cordiforme, uma apomorfia do grupo que confirma sua monofilia (Haas & Kukalová-Peck 2001; Naegle *et al.* 2016; Wipfler *et al.* 2020). O pigídio é distinto em vista dorsal, localizado entre os cercos, mas nunca tão grande quanto o pigídio de Spongiphoridae. *Forficula auricularia*, a tesourinha europeia, é cosmopolita e atingiu esses status por meio do comércio de alimentos. Ainda hoje, é comum encontrar essa espécie em supermercados, andando pelos legumes e folhas. Chaves para gêneros estão disponíveis em Brindle (1970, 1971). No Brasil, são registradas 22 espécies em 12 gêneros: *Ancistrogaster* Stål, *Litocosmia* Hebard, *Praos* Burr, *Sarcinatrix* Rehn, *Doru* Burr, *Forficula* Linnaeus, *Skalistes* Burr, *Neolobophora* Scudder, 1875, *Opisthocosmia* Verhoeff, *Cosmiella* Verhoeff, *Forcepsia* Moreira e *Kleter* Burr.

Labiduridae (Figs 17.22, 23). São dermápteros robustos e grandes. Inclui a maior tesourinha conhecida, com 85 mm de comprimento incluindo os cercos, *Labidura herculeana* (Fabricius), espécie provavelmente extinta. Dois lobos genitais presentes, um orientado anteriormente e outro posteriormente, com uma virga cada. Naegle *et al.* (2016) e Wipfler *et al.* (2020) confirmaram o parafiletismo da família. Brindle (1965a, b, 1966) são dois trabalhos de revisão que são úteis para identificação no nível genérico. No Brasil ocorrem *Labidura riparia* e *L. xanthopus* (Stål). *L. riparia* é uma espécie cosmopolita, com cerca de 35 mm de comprimento, de coloração amarelada a marrom-avermelhada, que tem sido extensivamente utilizada em estudos de



Figuras 17.16–19. Hábitos e antenômeros basais. **16–17**, Diplatyidae, *Diplatys* sp.; **16**, hábito, vd; **17**, antenômeros; **18–19**, Pygidicranidae, *Pygidicrana v-nigra*, **18**, hábito, vd; **19**, antenômeros.



Figuras 17.20–21. Hábitos e tarsômeros. **20**, Forficulidae, *Doru* sp.; **21**, Spongiphoridae, *Spongiphora croceipennis*

Figuras 17.22–23. *Labidura riparia*, vd. **22**, hábito; **23**, tergo X e cercos. Fotos: João Felipe Herculano/Projeto Mantis.

fisiologia, comportamento e citologia (Albouy & Caussanel 1990). Kamimura & Lee (2014) descreveram minuciosamente a morfologia peniana e comportamento sexual de espécies de *Allostethus*, *Nala* e *Labidura* e discutiram seus resultados em um contexto filogenético.

Pygidicranidae (Fig. 17.18). Muitos gêneros com distribuição principalmente circuntropical; poucos gêneros ocorrem em regiões temperadas. A maioria das espécies é grande e robusta. Curiosamente, *Tagalina* tem o tarsômero II cordiforme, um caráter diagnóstico de Forficulidae. No entanto, nem Haas & Kukalová-Peck (2001) e nem Naegle *et al.* (2016) recuperaram *Tagalina* próximo de Forficulidae em suas filogenias, indicando que há necessidade de uma análise minuciosa nos tarsos desse gênero. Dois lobos penianos presentes, um direcionando anteriormente e o outro posteriormente, com cada lobo podendo ter uma ou duas virgas em Pyragrinae e Esphalmeninae. Esphalmeninae foi revisado por Brindle (1984) e catalogada por Reichardt (1968, 1971). No Brasil ocorrem 12 espécies nos seguintes gêneros: *Dracnodes* Burr, *Esphalmenus* Burr, *Pygidicrana* Serville, *Echinopsalis* Bormans, *Pyragra* Serville e *Pyragropsis* Borelli (Heleodoro & Chagas 2022). Pygidicranidae é polifilética da maneira como está constituída atualmente, onde, possivelmente, as suas subfamílias sejam famílias distintas (Haas & Kukalová-Peck 2001; Naegle *et al.* 2016; Wipfler *et al.* 2020). No Brasil, o último trabalho sobre Pygidicranidae foi o de Brindle (1984).

Spongiphoridae (Fig. 17.21). É tradicionalmente encontrada em coleções entomológicas como Labiidae (um sinônimo). São tesourinhas de tamanho variado, onde está inclusa a menor espécie da ordem, *Eugerax poecilium* Hebard com 3 mm de comprimento. A morfologia externa é variada, mas podem ser facilmente identificados pelo pigídio grande e distinto, localizado entre os cercos. Os espongiforídeos são comumente encontrados debaixo de cascas de árvores caídas, em diferentes níveis de apodrecimento e de exposição ao sol. Na Amazônia, *Spongiphora* e *Vostox* são frequentemente encontrados em troncos secos, com alta exposição ao sol, enquanto *Sparatta* e *Mecomera* são encontrados em locais sombreados e muito úmidos, com o tronco frequentemente coberto por líquens (obs. pessoal do autor). Os resultados de Naegle *et al.* (2016) e Wipfler *et al.* (2020) corroboram com o parafiletismo da família. No Brasil ocorrem 47 espécies em 15 gêneros: *Cosmogerax* Hebard, *Gerax* Hebard, *Circolabia* Steinmann, *Paralabella* Steinmann, *Mecomera* Audinet-Serville, *Sparatta* Audinet-Serville, *Filolabia* Steinmann, *Formicilabia* Rehn & Hebard, *Labia* Leach, *Marava* Burr, *Purex* Burr, *Spongiphora* Audinet-Serville, *Spongovostox* Burr, *Vostox* Burr e *Strongylopsalis* Burr. Steinmann (1990) possui chave de identificação para os gêneros. No Brasil, o gênero *Mecomera* foi revisado por Heleodoro *et al.* (2019), disponibilizando imagens da genitália masculina de todas as espécies e fotos dos tipos. O trabalho mais recente foi feito por Heleodoro (2022), descrevendo *Mecomera ze*, do estado de São Paulo, Piracicaba.

Agradecimentos. Ao Dr. Michael Engel e ao Dr. Fabian Haas por toda bibliografia e conhecimentos compartilhados. Ao Dr. Fabian Haas pelo incentivo e apoio após declinar da responsabilidade deste capítulo. Aos integrantes do Projeto Mantis, Leo Lanna e João Felipe Herculano, e Enio Branco (@eniobranco) pelas fotos compartilhadas. Diego M. M. Mendes, Larissa Queiroz, João Rafael e Rafael Sobral pela ajuda nas confecções das imagens.

Referências bibliográficas

Albouy, V. & C. Caussanel 1990. Dermaptères ou Perce-oreilles. **Faune de France** 75: 1–245.

Bell, K.; N. Naranjo-Guevara; R.C. dos Santos; R. Meadow & J.M.S. Bento 2020. Predatory Earwigs are Attracted by Herbivore-Induced Plant Volatiles Linked with Plant Growth-Promoting Rhizobacteria. **Insects** 11 (5): 1–12.

Briceño, R.D. & W.G. Eberhard 1987. Genetic and environmental effects on wing polymorphisms in two tropical earwigs (Dermaptera: Labiidae). **Oecologia** 74: 253–255.

Brindle, A. 1965a. A revision of the subfamily Apachyinae (Dermaptera, Labiduridae). **Annals and magazine of Natural History** 13(8): 435–446.

Brindle, A. 1965b. A revision of the subfamily Allostethinae (Dermaptera, Labiduridae). **Annals and magazine of Natural History** 13(8): 575–596.

Brindle, A. 1966. A revision of the subfamily Labidurinae (Dermaptera, Labiduridae). **Annals and magazine of Natural History** 13(9): 239–269.

Brindle, A. 1970. A key to the neotropical genus *Neolobophora* Scudder, and related genera (Dermaptera, Forficulidae). **Entomologist's Monthly Magazine** 106: 97–105.

Brindle, A. 1971. A revision of the genus *Doru* Burr (Dermaptera, Forficulidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 23: 173–196.

Brindle, A. 1984. The Esphalmeninae (Dermaptera: Pygidicranidae): a group of Andea and Southern African earwigs. **Systematic Entomology** 9: 281–292.

Bueno, V.H.P.; E. Berti Filho; M.T. Kozima & R.B. Sgrillo 1983. Ação predatória de *Labidura riparia* (Pallas) (Dermaptera: Labiduridae) sobre a broca da cana-de-açúcar, *Diatraea saccharalis* (Fabricius) (Lepidoptera: Pyralidae). **Revista de Agricultura** 58(4): 291–300.

Costa, V.A.; E. Berti Filho & M.F. Makhoul 1994. *Marava* sp. (Dermaptera: Labiidae), predador do ácaro hematófago em aviários. **Revista de Agricultura** 58: 291–300.

Cruz, I.; C.D. Alvarenga & P.E.F. Figueiredo 1995. Biologia de *Doru luteipes* (Scudder) e sua capacidade predatória de ovos de *Helicoverpa zea* (Boddie). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 24: 273–278.

Engel, M.S. & S. Chatzimanolis 2005. Early Cretaceous earwigs (Dermaptera) From the Santana Formation, Brazil. **Polskie Pismo Entomologiczne** 74: 219–226.

Engel, M.S. & F. Haas 2007. Family-Group Names for Earwigs (Dermaptera). **American Museum Novitates** 3567: 1–20.

Guimarães, J.H.; E.C. Tucci & J.P.C. Gomes 1992. Dermaptera (Insecta) associados a aviários industriais no estado de São Paulo e sua importância como agentes de controle biológico de pragas avícolas. **Revista Brasileira de Entomologia** 36: 527–534.

Haas, F. 1995. The phylogeny of the Forficulina, a suborder of the Dermaptera. **Systematic Entomology** 20: 85–98.

Haas, F. 2006. The Earwig Research Center (ERC). The site on earwig biology. <http://www.earwigs-online.de>. Acesso: 12/mai/2020.

Haas, F. 2007. Dermaptera: earwigs, pp. 222–234. *In*: D. Martill; G. Bechly & R. Loveridge (eds). **The Crato beds of Brazil: window into the ancient world**. Cambridge, Cambridge University Press, 219 pp.

Haas, F. 2018. Biodiversity of Dermaptera. *In*: R.G. Fottit & P.H. Adler (eds). **Insect Biodiversity: Science and Society vol. II**. Willey-Blackwell, 315 pp.

Haas, F. & J. Kukalová-Peck 2001. Dermaptera hindwing structure and folding: New evidence for familial, ordinal and superordinal relationships withing Neoptera (Insecta). **European Journal of Entomology** 98: 445–509.

Haas, F.; S. Gorb & R.J. Wootton 2000. Elastic joints in dermapteran hind wings: Materials and wing folding. **Arthropod Structure and Development** 29: 137–146.

Heleodoro, R.A. 2022. A new species of *Mecomera* Audinet-Serville earwig (Dermaptera: Spongiphoridae) from the Brazilian Atlantic Rainforest. **Zootaxa** 5047: 477–483.

Heleodoro, R.A. & J.A. Rafael 2020. Dermaptera (Insecta): a guide for hind wing stretching and hind wing preservation. **Zootaxa** 4732: 474–480.

Heleodoro, R.A. & C.B. Chagas 2022. Dermaptera. In: Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/> Acesso: 09/fev/2022.

Heleodoro, R.A.; J.R. Alves-Oliveira & J.A. Rafael 2019. *Mecomera* Audinet-Serville, 1839 (Dermaptera: Spongiphoridae): proposal of new diagnosis, descriptions and illustrations of all three-known species. **Zootaxa** 4577: 117–130.

Kamimura, Y. 2006. Right-handed penises of the earwig *Labidura riparia* (Insecta: Dermaptera: Labiduridae): Evolutionary relationships between structural and behavioral asymmetries. **Journal of morphology** 267: 1381–1389.

Kamimura, Y. 2014. Pre- and postcopulatory sexual selection and the evolution of sexually dimorphic traits in earwigs (Dermaptera). **Entomological Science** 17: 139–166.

Kamimura, Y. & R. Iwase 2010. Evolutionary genetics and lateral asymmetry in the earwig *Euborellia plebeja* (Dermaptera: Anisolabididae). **Biological Journal of the Linnean Society** 101: 103–112.

Kamimura, Y. & C. Lee 2014. Mating and genital coupling in the primitive earwig species *Echinosoma denticulatum* (Pygidicranidae): implications for genital evolution in dermapteran phylogeny. **Arthropod Systematics & Phylogeny** 72: 11–21.

Kamimura, Y. & R.L. Ferreira 2017. Earwigs from Brazilian caves, with notes on the taxonomic and nomenclatural problems of the Dermaptera (Insecta). **ZooKeys** 713: 25–52.

Kamimura, Y. & R.L. Ferreira 2018. Description of a second South American species in the Malagasy earwig genus *Mesodiplatys* from a cave habitat, with notes on the definition of Haplodiplatyidae (Insecta, Dermaptera). **ZooKeys** 790: 87–100.

Kelly, R.S.; A. J. Ross & E.A. Jarzembowski 2017. Earwigs (Dermaptera) from the Mesozoic of England and Australia, described from isolated tegmina, including the first species to be named from the Triassic. **Earth and Environmental Science Transaction of the Royal Society of Edinburgh** 107: 129–143.

Martins-Neto, R.G. 1990. Primeiro registro de Dermaptera (Insecta, Orthopteromorpha) na Formação Santana (Cretáceo inferior), Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** 34: 775–784.

Naegle, M.A.; J.D. Mugleston; S.M. Bybee & M.F. Whiting 2016. Reassessing the phylogenetic position of the epizoic earwigs (Insecta: Dermaptera). **Molecular Phylogenetics and Evolution 100**: 382–390.

Naranjo-Guevara, N.; M.F.G.V. Peñaflor; M.F. Cabezas-Guerrero & J.M.S. Bento 2017. Nocturnal herbivore-induced plant volatiles attract the generalist predatory earwig *Doru luteipes* Scudder. **The Science of Nature 104** (77): 1–11.

Nel, A.; C. Aria; R. Garrouste & A. Waller 2012. Evolution and palaeosynecology of the Mesozoic earwigs (Insecta: Dermaptera). **Cretaceous Research** 33: 189–195.

Neubert, D.; S. Simon; R.G. Beutel & B. Wipfler 2017. The head of the earwig *Forficula auricularia* (Dermaptera) and its evolutionary implications. **Arthropod Systematics & Phylogeny** 75(1): 99–124.

Popham, E.J. 1990. Dermaptera. **Bulletin of the American Natural History Museum** 195: 69–75.

Reichardt, H. 1968. Catalogue of new world Dermaptera (Insecta). Part II. Labioidea, Carcinophoridae. **Papéis Avulsos de Zoologia** 22: 35–46.

Reichardt, H. 1971. Catalogue of new world Dermaptera (Insecta). Part V. Additions, Corrections, Bibliography and Index. **Papéis Avulsos de Zoologia** 24: 221–257.

Srivastava, G.K. 1995. On the classification of Spongiphoridae (=Labiidae) with a list of species. **Zoological Survey of India** 95: 71–105.

Steinmann, H. 1990. Dermaptera: Eudermaptera I. **Das Tierreich – The Animal Kingdom**. Berlin, New York, de Gruyter, Part 106, 558 pp.

Suckling, D.M.; G.M. Burnip; J. Hackett & J.C. Daly 2006. Frass sampling and baiting indicate European earwig (*Forficula auricularia*) foraging in orchards. **Journal of Applied Entomology** 130: 263–267.

Wappler, T.; M.S. Engel & F. Haas 2005. The earwigs (Dermaptera: Forficulidae) from the middle Eocene Eckfeld maar, Germany. **Polskie Pismo Entomologiczne** 74: 227–250.

Wipfler, B.; W. Koehler; P.B. Frandsen; A. Donath; S. Liu; R. Machida; B. Misof; R.S. Peters; S. Shimizu; X. Zhou & S. Simon 2020. Phylogenomics changes our understating about earwig evolution. **Systematic Entomology** 45 (3): 516-526.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 18
PLECOPTERA BURMEISTER, 1839

Perlidae: *Macrogynoplax pulchra*

Perlidae: *Enderleina* sp.

Gripopterygidae: *Tupiperla* sp.

Pitágoras da Conceição Bispo UNESP, Faculdade de Ciências e Letras de Assis, Assis, SP. https://orcid.org/0000-0002-7356-8882

Cláudio Gilberto Froehlich *(in memorian)*

Etimologia. Do grego *pleco* = entrelaçar, dobrar; *pteron* = asa. Refere-se ao lobo anal da asa posterior, dobrado em forma de leque sobre o abdômen, quando em repouso.

Diagnose. Hemimetábolos, anfibióticos, variando de 4 a 60 mm de comprimento. Olhos compostos e dois ou três ocelos. Aparelho bucal mastigador, reduzido nos adultos de alguns grupos. Antena longa, multiarticulada. Pernas cursoriais, simples. Tarsos trímeros. Dois pares de asas membranosas, o par posterior com lobo anal grande, dobrado quando em repouso. Cerco multiarticulado.

Introdução. Os plecópteros são insetos anfibióticos (imaturos aquáticos e adultos terrestres) e não possuem nome comum no Brasil. Eles ocorrem em todos os continentes (exceto no continente Antártico) e os registros fósseis mais antigos datam do Carbonífero Superior, cerca de 300 milhões de anos atrás (Béthoux *et al.* 2011). Os adultos geralmente têm cores pouco vistosas, variando do amarelo, passando pelo marrom, até o preto; raramente são esverdeados ou têm cores mais vivas. O comprimento, da cabeça à ponta das asas, varia de 4 a 60 mm.

Plecoptera é uma pequena ordem de insetos aquáticos com mais de 3.700 espécies descritas (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008; Dewalt & Ower 2019), distribuídas em 17 famílias (Zwick 2000; South *et al.* 2021). Atualmente, a taxa de descrição de novas espécies é alta (maior que 40 espécies/ano) (Dewalt & Ower 2019), principalmente na China e na América do Sul (aproximadamente 9 espécies/ano para cada uma destas regiões). Isto sugere que ainda estamos longe de conhecermos a diversidade real da ordem. Neste cenário, é difícil prever quando a curva de descrição de novas espécies se estabilizará (Dewalt & Ower 2019), dificultando uma estimativa confiável do número total de espécies de Plecoptera no mundo. Apesar disso, Dewalt & Ower (2019), ajustando um modelo matemático à curva de descrição de espécies, estimaram que aproximadamente 1500 espécies serão descritas até 2050 e mais de 2000 até 2100.

A região Neotropical (*sensu lato*, incluindo a região Andina e transições) abriga aproximadamente 600 espécies de Plecoptera em 6 famílias (Froehlich 2010; Pessacq *et al.* 2019). Destas, aproximadamente 520 espécies ocorrem no continente sul-americano. A alta taxa de descrição de espécies deste continente sugere que muitas espécies novas serão descritas nos próximos anos. Apesar do conhecimento sobre a fauna de Plecoptera da América do Sul estar consistentemente avançado, a maior parte das espécies tem sido descrita com base em poucos indivíduos. Adicionalmente, sabemos muito pouco sobre as ninfas, a biologia, a real distribuição geográfica e o relacionamento filogenético das espécies. Portanto, ainda falta um longo caminho para que possamos ter um conhecimento mais completo sobre a diversidade da ordem nesta região. Para os interessados na fauna de Plecoptera da América do Sul, temos as chaves para ninfas e adultos, tanto para famílias quanto para gêneros, publicadas por Froehlich (2009). Adicionalmente, para aqueles que pretendem aprofundar-se, Stark *et al.* (2009) resumiram toda a informação disponível até aquele momento.

Em relação ao Brasil, o conhecimento sobre a diversidade de Plecoptera evoluiu lentamente. Por exemplo, as primeiras espécies brasileiras foram descritas por Burmeister em 1839 e por Pictet em 1841 (Stark *et al.* 2009). No entanto, a primeira contribuição de um pesquisador brasileiro ocorreu apenas em 1969 (Froehlich 1969). Felizmente, nos últimos 20 anos, esta situação tem

Como citar: Bispo, P.C.; Froehlich, C.G. 2024. Cap. 18, Plecoptera Burmeister, 1839, pp. 249-253. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c18

mudado. Atualmente, espécimes coletados em todas as regiões brasileiras têm sido estudados e, como resultado, novas espécies têm sido regularmente descritas e novas ocorrências têm sido documentadas (Froehlich 2002; Bispo & Froehlich 2011; Lecci & Froehlich 2011). Adicionalmente, ninfas de várias espécies têm sido descritas e notas biológicas têm sido levantadas (Bispo & Froehlich 2008; Bispo *et al.* 2012; Novaes *et al.* 2012; Almeida & Bispo 2020).

Informações em bases eletrônicas sobre a ordem podem ser encontradas em DeWalt *et al.* (2022) e, especificamente para a fauna brasileira, em Lecci & Duarte (2022).

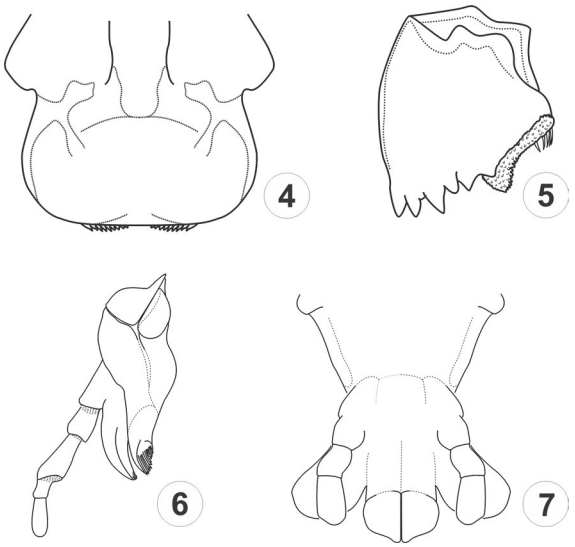
Morfologia (adultos). Cabeça distintamente prognata (Fig. 18.3). Antena longa, filiforme, inserida lateralmente na cabeça, perto da inserção da mandíbula. Olho composto bem desenvolvido, presença de dois ou três ocelos. Peças bucais mastigadoras (Figs 18.4–7), reduzidas nos adultos de Perlidae e funcionais em Gripopterygidae. Palpo maxilar com cinco artículos (Fig. 18.6), palpo labial com três (Fig. 18.7). Os três segmentos do tórax livres; protórax bem desenvolvido; pronoto com escudo simples, de oval a quadrangular. Dois pares de asas membranosas, sempre mais longas que o abdômen nas espécies brasileiras (Fig. 18.3). Em outras regiões, encontram-se formas ápteras ou braquípteras. Asa anterior estreita (Fig. 18.8). Asa posterior com lobo anal grande (Fig. 18.9), dobrado quando em repouso. Venação bem desenvolvida (Figs 18.8–9). Pernas cursoriais, tarsos trímeros, distalmente com um par de garras fortes e um empódio globoso. Espiráculos meso e metatorácicos presentes. Abdômen longo, com 10 segmentos. Tergos e esternos distintos, na maioria das espécies com metasterno fundido ao esterno I. Esterno X formando anel completo, ao menos nas fêmeas. Espiráculos nos segmentos I ao VIII do abdômen, na parte lateral dos tergos. No fim do abdômen, um par de cercos multiarticulados, ligado ao tergo X; um par de paraproctos látero-ventrais e um epiprocto dorsal. Abertura genital da fêmea geralmente atrás do esterno VIII; a do macho, atrás do esterno IX. No macho, o pênis é formado por eversão da câmara genital, a qual é totalmente membranosa em Gripopterygidae e possui estruturas esclerosadas em Perlidae. Fêmea sem ovipositor formado por valvas.

Imaturos. Os ovos variam muito quanto à forma e à ornamentação do córion. Nas espécies do Brasil, os ovos de Perlidae têm forma oval simples e córion liso. São depositados em cordões, com os ovos presos entre si por secreção do oviduto. Os ovos de Gripopterygidae variam de hemisféricos a elipsoidais e são lisos ou envolvidos por restos de células foliculares. As ninfas (Figs 18.1, 2) são aquáticas e, no Brasil, ocorrem principalmente em águas correntes limpas e bem oxigenadas. Como a taxonomia de Plecoptera é baseada na morfologia dos adultos machos, a descrição das ninfas é feita depois da associação com os adultos. Nos últimos anos, esta associação tem sido facilitada pelo uso de ferramentas moleculares (Avelino-Capistrano *et al.* 2014; Almeida *et al.* 2019; Almeida & Bispo 2020). As ninfas de Perlidae (Fig. 18.1) são predadoras; as de Gripopterygidae, detritívoras ou raspadoras. O número de ínstares é elevado, superior a dez. Ninfas de Perlidae têm brânquias torácicas, podendo também ter brânquias nos paraproctos. As ninfas de Gripopterygidae têm um tufo de brânquias anais. Para a muda final, deixam a água (Fig. 18.2).

Figuras 18.1–3. *Macrogynoplax* sp. (Perlidae). **1,** ninfa; **2**, muda ninfa-adulto; **3**, adulto. Fotos: J.A. Rafael.

Biologia. As ninfas de Plecoptera podem ser encontradas em diferentes ambientes aquáticos, no entanto, são mais comuns em riachos com águas limpas e bem oxigenadas, em áreas preservadas. Elas podem ser predadoras, raspadoras ou detritívoras. As ninfas podem ter mudança ontogenética da dieta, por exemplo, em alguns grupos predadores, os primeiros ínstares são detritívoros. Os adultos voam pouco e são encontrados próximos aos ambientes aquáticos onde vivem as ninfas. Os adultos de Perlidae possuem peças bucais reduzidas, quando muito, ingerem líquidos, enquanto os adultos de Gripopterygidae alimentam-se de flora epifílica, epilítica ou detritos (Froehlich 1969). O macho é, em geral, menor que a fêmea. Na cópula, fica sobre a fêmea e encurva o abdômen para baixo, para atingir sua abertura genital. Machos de Perlidae frequentemente batem no substrato ("drumming") em ritmo específico, sendo respondidos de modo semelhante pelas fêmeas virgens.

Classificação. A classificação de Zwick (2000), adotada aqui, divide os plecópteros em duas subordens. A Subordem Antarctoperlaria ocorre na região Australiana e no sul da América do Sul e compreende duas superfamílias, Eusthenioidea e Gripopterygoidea. A Subordem Arctoperlaria ocorre principalmente na Região Holártica e compreende duas infraordens, Euholognatha, cujos adultos têm peças bucais funcionais, e Systellognatha, com peças bucais atrofiadas nos adultos. Entre os Arctoperlaria, as famílias Perlidae (Systellognatha) e Notonemouridae (Euholognatha) também ocorrem no hemisfério sul. No Brasil, ocorrem



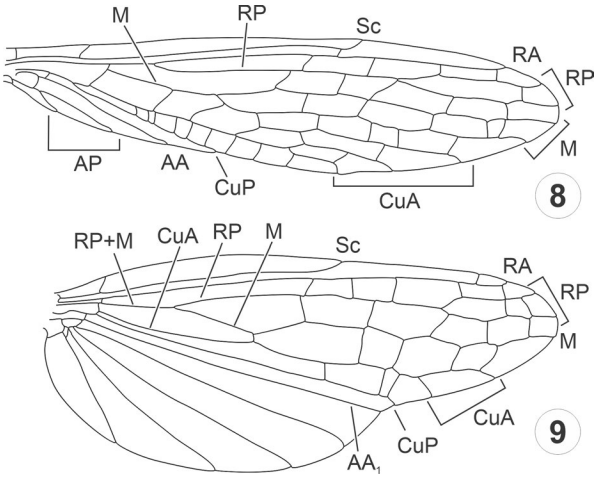
Figuras 18.4–7. Peças bucais de *Gripopteryx* sp. (Gripopterygidae), adultos. **4**, labro, vd; **5**, mandíbula direita, vv; **6**, maxila direita, vl; **7**, lábio, vv.

duas famílias: 1) Gripopterygidae (Antarctoperlaria) que ocorre do sul e sudeste até regiões montanhosas do nordeste e da parte central do Brasil; e 2) Perlidae (Arctoperlaria) que ocorre em todo o território brasileiro. A seguir, é apresentada uma lista com as famílias conhecidas e, entre parênteses, o número de espécies registrado para as duas famílias que ocorrem no Brasil.

Subordem Antarctoperlaria
Eusthenioidea
Eustheniidae
Diamphipnoidae
Gripopterygoidea
Austroperlidae
Gripopterygidae (59)

Subordem Arctoperlaria
Infraordem Euholognatha
Capniidae
Leuctridae
Nemouridae
Notonemouridae
Scopuridae
Taeniopterygidae
Infraordem Systellognatha
Chloroperlidae
Kathroperlidae
Perlidae (144)
Perlodidae
Peltoperlidae
Pteronarcyidae
Styloperlidae

Relações filogenéticas. A posição filogenética da ordem entre os insetos ainda é controversa (Zwick 2009), no entanto, estudos moleculares recentes têm adicionado evidências que a ordem Plecoptera se posiciona nas primeiras cladogêneses de Polyneoptera (Misof *et al*. 2014; Song *et al*. 2016; Wipfler *et al*. 2019). A proposta mais recente de filogenia morfológica de Plecoptera é a de Zwick (2000) (Fig. 18.10). Segundo essa filogenia, a monofilia da ordem é sustentada por alguns caracteres da anatomia interna, entre os quais: 1) gônadas de machos e fêmeas com extremidades anteriores fundidas medialmente, formando alças; 2) nos machos, arranjo complexo das duas vesículas seminais sobrepostas, cada uma delas formando uma alça anterior; 3) nas ninfas, presença de fortes músculos intersegmentares oblíquos, ventrolongitudinais (Zwick 2000). Segundo essa filogenia, a ordem divergiu em dois grandes clados (Antarctoperlaria e Arctoperlaria). As sinapomorfias que sustentam Antarctoperlaria



Figuras 18.8–9. Asas de *Gripopteryx* sp. (Gripopterygidae). **8**, asa anterior; **9**, asa posterior. Venação baseada em Béthoux (2005).

são baseadas na anatomia interna (1. músculo depressor do trocanter anterior exclusivo; 2. geralmente músculo depressor tergal ausente; e 3. presença de células de cloreto floriformes) (Zwick 2000). A sinapomorfia que sustenta Arctoperlaria é o sistema de comunicação entre machos e fêmeas adultos por percussão do substrato ou vibração do abdômen (Zwick 2000). Estudos moleculares (McCulloch *et al*. 2016; Ding *et al*. 2019) também têm suportado Antarctoperlaria e Arctoperlaria, reforçando a proposta de Zwick (2000).

Segundo a visão biogeográfica de Zwick (2000), Antarctoperlaria possui origem gondwânica e Arctoperlaria possui origem na Laurásia. Entre os Arctoperlaria, as famílias Perlidae (Systellognatha) e Notonemouridae (Euholognatha) colonizaram com sucesso o hemisfério sul. No entanto, em estudo recente, Letsch *et al.* (2021), baseados em uma filogenia datada combinando transcriptomas e sequências de nucleotídeos, contestam a visão biogeográfica de Zwick (2000) e adicionam evidências que Plecoptera se diversificou em três linhagens independentes (Antarctoperlaria, Euholognatha e Systellognatha) ainda na Pangeia, em sua parte norte. Segundo essa visão, Antarctoperlaria migrou para o sul, se diversificando na Gondwana e se extinguindo na Laurásia; posteriormente, Perlidae (Systellognatha) e Notonemouridae (Euholognatha) também migraram para o sul. Letsch *et al.* (2021) sugerem que a dispersão por longa distância, mais do que a vicariância, teve um importante papel na biogeografia de Plecoptera. Nos próximos anos, os novos dados permitirão avaliar a robustez das hipóteses levantadas por Letsch *et al.* (2021) e entender melhor os processos que resultaram no padrão de distribuição global de Plecoptera.

Importância. Os plecópteros têm grande importância ecológica, principalmente em riachos com águas limpas e bem oxigenadas, onde podem ter biomassa significativa. Eles ocupam diferentes níveis tróficos, uma vez que são principalmente predadores, raspadores ou detritívoros. Eles servem de hospedeiros de parasitos como ácaros e diversos parasitos internos, como fungos, protozoários, nematódeos e outros. Larvas de Chironomidae (Diptera), ciliados peritríquios e Temnocephala epoicos são encontrados sobre ninfas de Perlidae (Dorvillé *et al*. 2000; Avelino-Capistrano *et al.* 2009; Avelino-Capistrano *et al.* 2013). Os plecópteros não possuem predadores específicos. As ninfas

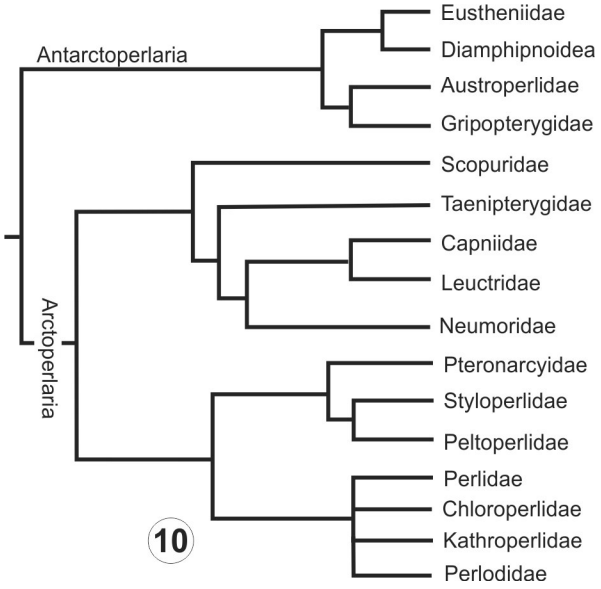


Figura 18.10. Cladograma representando as afinidades entre as famílias de Plecoptera. Fonte: Modificada de Zwick (2000).

servem de alimento para vários organismos (principalmente artrópodes predadores e peixes), conectando os recursos mais basais (detritos e algas) com níveis tróficos mais elevados. Os adultos conectam os ecossistemas aquáticos, onde as ninfas se desenvolvem, com os ecossistemas terrestres, uma vez que são predados por artrópodes terrestres, anuros, aves e morcegos.

Os plecópteros são altamente sensíveis às alterações ambientais, tanto do ambiente aquático quanto da bacia hidrográfica. Por isso, em geral, são encontrados apenas em águas limpas e em bacias com alta integridade ambiental. Em função disso, o monitoramento da sua fauna tem sido uma importante ferramenta de avaliação da qualidade ambiental de ecossistemas aquáticos, principalmente no hemisfério norte. O monitoramento, em geral, também inclui outras duas ordens de insetos aquáticos, Ephemeroptera e Trichoptera, formando o Índice EPT (= Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera).

Coleta e fixação. As ninfas são coletadas principalmente em rios e riachos. Elas são coletadas em corredeiras, perturbando-se o substrato e levantando pedras a montante de uma rede ou, em remansos, examinando-se amostras de pacotes de folhas. Os adultos são encontrados próximos a rios e riachos, sobre a vegetação ou escondidos entre pedras ou folhas caídas. Em geral, eles são mais facilmente coletados em períodos quentes e úmidos, usando rede entomológica, guarda-chuva entomológico ou armadilhas (Malaise, de emergência, de luz, etc.). Como muitos adultos são atraídos por luz, as armadilhas com luz mista ou ultravioleta, em bandejas ou lençóis brancos, são eficientes métodos de coleta. Detalhes sobre métodos de coleta podem ser encontrados em Merritt *et al.* (1996). Em geral, tanto os adultos quanto as ninfas são conservados em álcool etílico a 80%. Nos últimos anos, vários pesquisadores passaram a usar o álcool 100%, já que nesta concentração, o DNA é mais facilmente preservado, o que é essencial para estudos moleculares.

Chave para as famílias

1. Adultos com mandíbulas e maxilas reduzidas; clípeo fundido com a fronte; vestígios de brânquias torácicas, junto às coxas. Ninfas com brânquias torácicas; cercos mais longos que o abdômen (Fig. 18.1) ..... **Perlidae**

— Adultos com mandíbulas e maxilas funcionais; clípeo distinto; vestígios de brânquias torácicas ausentes. Ninfas com tufo de brânquias anais; cercos mais curtos que o abdômen ..... **Gripopterygidae**

A chave mais recente para os gêneros sul-americanos foi publicada por Froehlich (2009). Chave para os gêneros brasileiros, baseada nas ninfas, foi publicada por Olifiers *et al.* (2004). Abaixo, as famílias, os gêneros e o número de espécies que ocorrem no Brasil.

Gripopterygidae. É encontrada nas regiões Australiana e Neotropical. No Brasil, está representada por quatro gêneros. *Gripopteryx* Pictet (17 espécies) e *Tupiperla* Froehlich (25 espécies) ocorrem desde o sul passando pelo sudeste até áreas montanhosas do nordeste e do Brasil Central (Froehlich 1993, 1998, 2016; Bispo *et al.* 2002; Bispo & Lecci 2011; Lecci & Froehlich 2011; Duarte *et al.* 2014, 2019); *Paragripopteryx* Enderlein (14 espécies) possui distribuição similar àquela dos gêneros anteriores, porém não ocorre no Brasil Central (Froehlich 1994; Bispo & Lecci 2011; Duarte *et al.* 2022); *Guaranyperla* Froehlich (três espécies) ocorre em regiões montanhosas do sudeste do Brasil (Froehlich 2001, 2015).

Perlidae. Ocorre em todo o mundo, exceto na região Australiana. Os Acroneuriinae incluem os gêneros neotropicais e também são encontrados nas regiões Oriental e Neártica. No Brasil, é representada por quatro gêneros. *Anacroneuria* Klapálek (96 espécies) ocorre em todo o Brasil (Froehlich 2002; Stark *et al.* 2009); *Kempnyia* Illies (36 espécies) ocorre do sul, passando pelo sudeste até regiões montanhosas do Nordeste (Sul da Bahia) e do Brasil Central (Froehlich 1988; Bispo & Froehlich 2004); *Macrogynoplax* Enderlein (oito espécies) ocorre nas regiões sudeste, centro oeste e norte do Brasil (Froehlich 2003, Bispo *et al.* 2005); e *Enderleina* Jewett (quatro espécies) ocorre no norte do Brasil (Ribeiro-Ferreira & Rafael 2005; Hamada *et al.* 2016).

Referências bibliográficas

Almeida, L.H. & P.C. Bispo 2020. Perlidae (Plecoptera) from the Paranapiacaba Mountains, Atlantic Forest, Brazil: Diversity and implications of the integrative approach and teneral specimens on taxonomy. **Plos One** 15(12): e0243393.

Almeida, L.H.; M.C. Gonçalves; M.C. Novaes; R.C. Paresqui & P.C. Bispo 2018. *Anacroneuria flintorum* Froehlich 2002 (Plecoptera: Perlidae): notes, distribution, and life stages association using molecular tools. **Zootaxa** 4370: 409–420.

Avelino-Capistrano, F.S.; R.J.P. Dias; I.D. Silva-Neto & J.M. Costa 2009. Sítio de localização de protistas ciliados peritríquios (Ciliophora: Peritrichia) epibiontes sobre ninfas de *Kempnyia* Klapálek, 1914 (Insecta: Plecoptera: Perlidae). **Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil:** 1–3.

Avelino-Capistrano, F.; L.S. Barbosa & A.M. Cunha 2013. Occurrence of *Temnocephala* (Platyhelminthes: Temnocephalida) in Immatures of *Kempnyia reticulata* (Enderlein) (Insecta: Plecoptera: Perlidae). **EntomoBrasilis** 6 (1): 91–93.

Avelino-Capistrano, F.; J.L. Nessimian; J.R. Santos-Mallet & D.M. Takiya 2014. DNA-based identification and descriptions of immatures of *Kempnyia* Klapálek (Insecta: Plecoptera) from Macaé River Basin, Rio de Janeiro State, Brazil. **Freshwater Science** 331: 325–337.

Béthoux, O. 2005. Wing venation pattern of Plecoptera (Insecta: Neoptera). **Illiesia** 1(9): 52–81.

Béthoux, O.; Y. Cui; B. Kondratieff; B. Stark & D. Ren 2011. At last, a Pennsylvanian stem-stonefly (Plecoptera) discovered. **BMC Evolutionary Biology** 11: 248.

Bispo, P.C. & C.C. Froehlich 2004. The first records of *Kempnyia* (Plecoptera: Perlidae) from Central Brazil, with descriptions of new species. **Zootaxa** 530: 1–7.

Bispo, P.C. & C.G. Froehlich 2008. Description of the larva and redescription of the adult of *Kempnyia neotropica* Jacobsen & Bianchi (Plecoptera: Perlidae) with biological notes. **Aquatic Insects** 30: 61–67.

Bispo, P.C.; C.G. Froehlich & L.G. Oliveira 2002. Stonefly (Plecoptera) fauna in a mountainous area of Central Brazil: composition and adult phenology. **Revista Brasileira de Zoologia** 19 (suplemento 1): 317–323.

Bispo, P.C. & L.S. Lecci 2011. Gripopterygidae (Plecoptera) from Paranapiacaba mountains, southeastern Brazil. **Annales de Limnologie** 47: 373–385.

Bispo, P.C.; R.C Leite & L.S. Lecci 2012. Description of the larva of *Kempnyia colossica* (Navás) (Plecoptera: Perlidae) with biological notes. **Aquatic Insects** 34: 217–221.

Bispo, P.C.; C.O. Neves & C.G. Froehlich 2005. Two new species of Perlidae (Plecoptera) from Mato Grosso State, western Brazil. **Zootaxa** 795: 1–6.

DeWalt, R.E.; M.D. Maehr; H. Hopkins; U. Neu-Becker & G. Stueber 2022. ***Plecoptera Species File Online***. Version 5.0/5.0. <http://Plecoptera.SpeciesFile.org>. Acesso: 26.02.2022.

DeWalt, R.E. & G.D. Ower 2016. Ecosystem services, global diversity, and rate of stonefly species descriptions (Insecta: Plecoptera). **Insects** 10 (4), 99: 1–13.

Ding, S; W. Li; Y. Wang; S.L. Cameron; D. Murányi & D. Yang 2016. The phylogeny and evolutionary timescale of stoneflies (Insecta: Plecoptera) inferred from mitochondrial genomes. **Molecular and Phylogenetics Evolution** 135: 123–135.

Dorvillé, L.F.M.; J.L. Nessimian & A.M. Sanseverino 2000. First record of symphoresy between nymphs of the stonefly *Kempnyia tijucana*, and chironomid larvae, *Nanocladius* (*Plecopteracoluthus*) sp., in the Neotropics. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 35: 109–114.

Duarte, T.; P.C. Bispo & A.R. Calor 2014. A new of *Tupiperla* Froehlich, 1969 (Plecoptera: Gripopterygidae) from Serra da Jiboia, Bahia, Brazil. **Zootaxa** 3835: 140–144.

Duarte, T.; M.C. Novaes & P.C. Bispo 2019. Five new species of *Tupiperla* Froehlich, 1969 (Plecoptera: Gripopterygidae). **Zootaxa** 4671 (4): 511-526.

Duarte, T.; A.R. Calor & P.C. Bispo 2022. Systematic revision and phylogeny of *Paragripopteryx* Enderlein, 1909 (Plecoptera: Gripopterygidae). **PLoS ONE** 17(3): e0264264.

Fochetti, R. & J.M. Tierno De Figueroa 2008. Global diversity of stoneflies (Plecoptera; Insecta) in freshwater. **Hydrobiologia** 595: 365–377

Froehlich, C.G. 1969. Studies on Brazilian Plecoptera 1. Some Gripopterygidae from the Biological Station at Paranapiacaba, State of São Paulo. **Beiträge zur Neotropischen Fauna** 6: 17–39.

Froehlich, C.G. 1988. Brazilian Plecoptera 5. Old and new species of *Kempnyia* (Perlidae). **Aquatic Insects** 10: 153–170.

Froehlich, C.G. 1993. Brazilian Plecoptera 7. Old and new species of *Gripopteryx* (Gripopterygidae). **Aquatic Insects** 15: 21–38.

Froehlich, C.G. 1994. Brazilian Plecoptera 8. On *Paragripopteryx* (Gripopterygidae). **Aquatic Insects** 16: 227–239.

Froehlich, C.G. 1998. Seven new species of *Tupiperla* (Plecoptera: Gripopterygidae) from Brazil, with a revision of the genus. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 33: 19–36.

Froehlich, C.G. 2001. *Guaranyperla*, a new genus in the Gripopterygidae (Plecoptera), pp. 377–383. *In*: E. Dominguez (ed.). **Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera**. Nova York, Kluwer Academic/Plenum, 490 pp.

Froehlich, C.G. 2002. *Anacroneuria* mainly from southern Brazil and northeastern Argentina (Plecoptera: Perlidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington** 115: 75–107.

Froehlich, C.G. 2003. Stoneflies (Plecoptera: Perlidae) from the Brazilian Amazonia with the description of three new species and a key to *Macrogynoplax*. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 38: 129–134.

Froehlich, C.G. 2009. Plecoptera, pp. 93–109. *In*: E. Domínguez & H.R. Fernández (eds). **Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología.** Tucumán, Fundación Miguel Lillo, 654 pp.

Froehlich, C.G. 2010. Catalogue of Neotropical Plecoptera. **Illiesia** 6(12):118–205.

Froehlich, C.G. 2015. Taxonomic notes on *Guaranyperla* (Plecoptera: Gripopterygidae). **Illiesia** 11: 175–178.

Froehlich, C.G. 2016. *Tupiperla* (Plecoptera: Gripopterygidae) from southwestern Minas Gerais State, Brazil, with the description of *Tupiperla amorimi* n.sp.. **Zootaxa** 4103: 174–176.

Hamada, N.; J.O. Silva & M.K. Pedroza 2016. A new species of *Enderleina* Jewett (Plecoptera, Perlidae) from Amazonas State, Brazil. **Zootaxa** 4098 (2): 392–400

Lecci, L.S. & T. Duarte. 2022. Plecoptera in **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. JBRJ. http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/304 Acesso: 26/fev/2022.

Lecci, L.S. & C.G. Froehlich 2011. Taxonomic revision of *Gripopteryx* (Pictet, 1841) (Plecoptera: Gripopterygidae). **Zootaxa** 2792: 1–21.

Letsch, H.; S. Simon; P.B. Frandsen *et al.* 2021. Combining molecular datasets with strongly heterogeneous taxon coverage enlightens the peculiar biogeographic history of stoneflies (Insecta: Plecoptera). **Systematic Entomology** 46: 952–967.

McCulloch, G.A.; G.P. Wallis & J.M. Waters 2016. A time-calibrated phylogeny of southern hemisphere stoneflies: testing for Gondwanan origins. **Molecular and Phylogenetics Evolution** 96: 150–160.

Merritt, R.W.; V.H Resh & K.M Cummins 1996. Design of aquatic insects studies: collecting, sampling and rearing procedures, pp. 12–28. *In*: R.W. Merritt & K.W. Cummins (eds). **An introduction to the aquatic insects of North America**. 3ª ed. Dubuque, Kendall/Hunt.

Misof, B.; S. Liu; K. Meusemann et.al. 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science** 346(6210): 763–767.

Novaes, M. C.; P.C. Bispo & J. Higuti 2012. A description of the nymph of *Anacroneuria ofaye* (Plecoptera: Perlidae) and a rearing apparatus for rearing Neotropical stonefly species. **Zootaxa** 3547: 71–77.

Olifiers, M.H.; L.F.M. Dorvillé & J.L. Nessimian 2004. A key to Brazilian genera of Plecoptera (Insecta) based on nymphs. **Zootaxa** 651: 1–15.

Pessacq, P.; M.D.C Zuñiga & T. Duarte 2019. An updated checklist of Neotropical Plecoptera. **Zoosymposia** 16: 182-209.

Ribeiro-Ferreira, J.M. & J.A. Rafael 2005. A key to adult Amazonian stonefly genera with new geographical records of *Enderleina* Jewett for Brazil and first description of the *E. froehlichi* Ribeiro-Ferreira female (Insecta: Plecoptera). **Zootaxa** 1096: 61–67.

Song, N.; H. Li; F. Song & W. Cai 2016. Molecular phylogeny of Polyneoptera (Insecta) inferred from expanded mitogenomic data. **Scientific Reports** 6, 36175.

South, E.J.; R.K. Skinner; R.E. DeWalt *et al.* 2021. A new family of stoneflies (Insecta: Plecoptera), Kathroperlidae, fam. n., with a phylogenomic analysis of the Paraperlinae (Plecoptera: Chloroperlidae). **Insect Systematics and Diversity** 5 (4): 1-27.

Stark, B.P.; C.G. Froehlich & M.C. Zúñiga 2009. **South American Stoneflies (Plecoptera)**. Aquatic Biodiversity in Latin America. Sofia & Moscow, Pensoft, v.5, 154 pp.

Wipfler B.; H. Letsch; P.B. Frandsen; P. Kapli *et al.* 2016. Evolutionary history of Polyneoptera and its implications for our understanding of early winged insects. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States** 116: 3024–3029

Zwick, P. 2000. Phylogenetic system and zoogeography of the Plecoptera. **Annual Review of Entomology** 45: 709–746.

Zwick, P. 2009. The Plecoptera - who are they? The problematic placement of stoneflies in the phylogenetic system of insects. **Aquatic Insects** 31(Supplement 1):181–194.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 19
ORTHOPTERA OLIVIER, 1789

Tettigoniidae: *Paraphidnia* sp.

Pyrgomorphidae (casal): *Omura congrua*

Eumastacidae: *Arawakella unca*

Acrididae: *Monachidium lunum*

Pedro G.B. Souza-Dias Museu Nacional, UFRJ, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0002-7130-1324
Carlos Frankl Sperber UFV, Departamento de Biologia Geral, Viçosa, MG. https://orcid.org/0000-0002-0334-7216
Maria Kátia Matiotti da Costa PUC/RS, Porto Alegre, RS. https://orcid.org/0000-0003-2586-8052
Diego Matheus de Mello Mendes IDSM, Instituto Mamirauá, Tefé, AM. https://orcid.org/0000-0001-5037-9686
Lucas Denadai de Campos USP, Instituto de Biociências, PG em Zoologia, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0003-2922-1571
Renan da Silva Olivier UFMS, Instituto de Biociências, Campo Grande, MS. https://orcid.org/0000-0002-2787-7211
Daniela Santos Martins Silva UFV, Campus Rio Parnaíba, MG. https://orcid.org/0000-0002-5125-8197
Marcos Fianco UFPR, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Cutitiba, PR. https://orcid.org/0000-0001-6662-6311
Neucir Szinwelski UNIOESTE, Cascavel, PR. https://orcid.org/0000-0003-4049-3121
Márcio Perez Bolfarini UFSCAR, São Carlos, SP. https://orcid.org/0000-0002-4877-3569
Fernando Campos de Domenico USP, Museu de Zoologia, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0003-0121-3481
Juliana Chamorro-Rengifo Secretaria de Educación de Guadalajara de Buga, Valle del Cauca, Colômbia. https://orcid.org/0000-0003-0707-8268
Fabiene Maria de Jesus IFNMG, Montes Claros, MG. https://orcid.org/0000-0003-0707-8268

Etimologia. Do grego *orthos* = reto, plano; *pteron* = asas. Refere-se à presença de tégminas planas, não dobradas transversalmente e retas.

Diagnose. Insetos hemimetábolos, majoritariamente terrestres. Cabeça hipognata, raramente prognata ou opistognata, aparelho bucal mastigador em todas as fases do desenvolvimento. Antena multiarticulada. Pronoto conspícuo, com lobos laterais expandidos sobre a propleura, a qual é desclerosada (criptopleura). Asa anterior, quando presente, do tipo tégmina. Asa posterior, quando presente, membranosa, com lobo anal expandido, localizada abaixo da tégmina quando em repouso. Fêmur posterior dilatado, musculoso, adaptado para o salto. Articulação fêmuro-tibial dilatada. Tíbia posterior com duas fileiras de espinhos dorsais. Tímpano, quando presente, localizado na tíbia anterior na subordem Ensifera ou na região lateral do primeiro segmento do abdômen na subordem Caelifera.

Introdução. Orthoptera é a mais diversa ordem em Polyneoptera, com mais de 29 mil espécies descritas (Cigliano *et al*. 2022). São cosmopolitas, habitantes de regiões tropicais e subtropicais e encontradas também em grandes altitudes e latitudes. Suas populações geralmente são grandes e a abundância de indivíduos os torna um componente importante da fauna. Ortópteros são majoritariamente terrestres, com alguns grupos de hábito semiaquático, como gafanhotos da subfamília Leptysminae (Caelifera, Acrididae),

Como citar: Souza-Dias, P.G.B.; Sperber, C.F.; Costa, M.K.M.; Mendes, D.M.M.; Campos, L.D.; Olivier, R.S.; Silva, D.S.M.; Fianco, M.; Szinwelski, N.; Bolfarini, M.P.. Domenico, F.C.; Chamorro-Rengifo, J. & Jesus, F.M. 2024. Cap. 19, Orthoptera Olivier, 1789, pp. 254-290. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c19

e ocuparam uma ampla gama de ambientes, do subterrâneo ao dossel florestal. Algumas espécies são sinantrópicas.

Estes insetos possuem grande variedade de formas, com espécies variando em comprimento desde poucos milímetros, como tridactilídeos (Caelifera, Tridactyloidea) e mirmecofilídeos (Ensifera, Myrmecophilidae), até indivíduos de grande tamanho, com mais de 12 cm de comprimento, como os gafanhotos romaleídeos, *Tropidacris* Scudder e *Titanacris* Scudder (Caelifera, Romaleidae) e algumas esperanças, como as Steirodontini (Tettigoniidae, Phaneropterinae) e a esperança amazônica *Panoploscelis* Scudder (Tettigoniidae, Pseudophyllinae). A maior parte dos ortópteros é fitófaga, embora diversas espécies sejam predadoras ou onívoras.

Os ortópteros são conhecidos pela sua capacidade de locomoção através de saltos, o que levou a formulação do antigo termo Saltatoria para a ordem. Esse tipo de locomoção é facilitado pelo grande desenvolvimento das pernas posteriores, sobretudo os fêmures e as tíbias. Outra notável habilidade dos ortópteros é a capacidade de produção e propagação de sons, os quais são amplamente utilizados no comportamento reprodutivo. Em Orthoptera, o som tem papel fundamental na biologia e evolução de diversas linhagens, tornando-a a mais sonora das ordens de insetos. O som é produzido por estridulação, atritando-se regiões específicas de uma tégmina contra a outra, em Ensifera, ou outras partes do corpo, como fêmures posteriores e bordas de asas, em Caelifera.

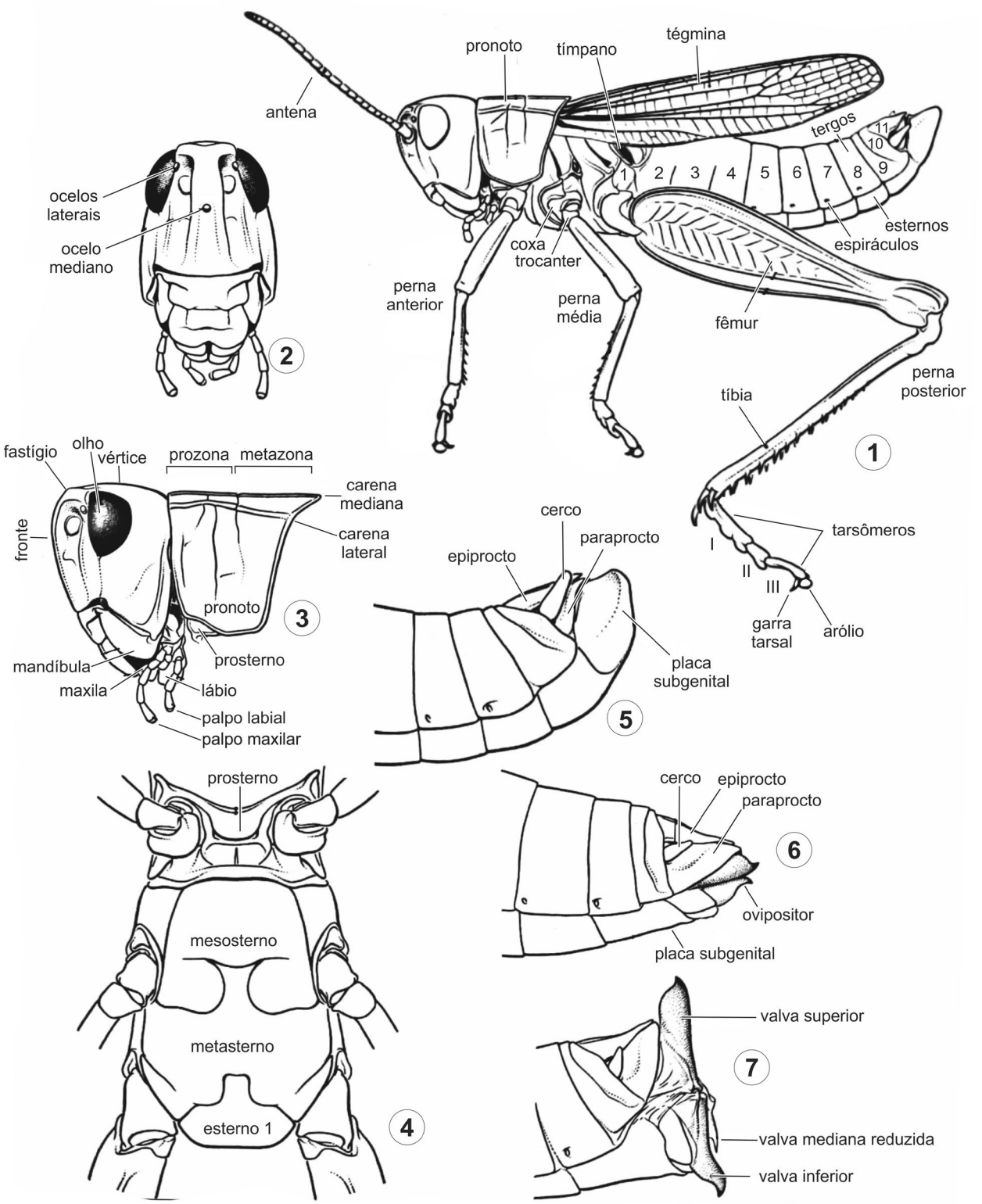
Os insetos desta ordem estão entre os insetos mais comuns e familiares ao homem. De pragas e maldições no Antigo Testamento bíblico, passando pelos eventos de disputas mortais entre grilos na China, à criação de grilos e esperanças em gaiolas para apreciação do canto e ao consumo de grilos e gafanhotos em diversas partes do mundo, estabelecemos uma longa e íntima relação com esses insetos ao longo de nossa história. No Brasil, o nome mais comum associado a um ortóptero é a palavra grilo. Entretanto, temos outros nomes populares para referir a Orthoptera, alguns dos quais são associados a linhagens específicas. Por exemplo, gafanhoto é o nome popular para os ortópteros da subordem Caelifera, principalmente os Acridoidea. Dentro de Caelifera, taquarinha, maria-seca ou mané-magro referem-se a gafanhotos da família Proscopiidae. Em Ensifera temos grilo para a superfamília Grylloidea; esperança, para a família Tettigoniidae; e paquinha, grilo-toupeira ou cachorrinho-da-areia, para a família Gryllotalpidae. Diversos outros termos regionais são conhecidos.

Na Região Neotropical, uma das regiões biogeográficas mais diversas, foram registradas 6.497 espécies até 2022, ou pouco mais de 20% da diversidade conhecida da ordem (Cigliano *et al*. 2022). Entretanto, o número real de espécies deve ser muito maior, uma vez que há uma grande carência de estudos e de pesquisadores na região. Enquanto alguns países desenvolvem estudos com Orthoptera e abrigam especialistas, como Argentina, Brasil e Uruguai, grandes áreas continentais permanecem praticamente desconhecidas, como Bolívia, Guiana, Suriname e Venezuela. No Brasil, até o ano de 2022 foram registradas 1.952 espécies de Orthoptera em 565 gêneros e 18 famílias, ou seja, cerca de 30% da diversidade conhecida na região Neotropical está no Brasil (Cigliano *et al*. 2022). A fauna brasileira de Caelifera é relativamente bem conhecida, com registros de 924 espécies. Para Ensifera são registradas 1028 espécies, número um pouco maior, mas longe de revelar a real diversidade da subordem. Esses dados refletem o estado da arte da pesquisa em Orthoptera no país: historicamente, diversos ortopteristas estrangeiros realizaram expedições em território brasileiro e descreveram a fauna de gafanhotos conhecida no país, o que não aconteceu para os Ensifera, consequência da carência histórica de especialistas no grupo. Essa falta de especialistas resultou na formação de poucos recursos humanos especializados no Brasil, tornando a descoberta de gêneros e espécies não descritos em Ensifera prática relativamente comum, principalmente em áreas pouco amostradas. Sendo assim, estimamos que a diversidade real de Orthoptera no Brasil seja pelo menos duas vezes maior e reforçamos a grande necessidade de especialistas em praticamente todas as famílias que ocorrem no país.

Orthoptera é uma ordem com uma longa história evolutiva e seus fósseis mais antigos, hoje agrupados na extinta infraordem Oedischiidea, datam do Carbonífero inferior, em torno de 355 milhões de anos (Sharov 1968; Song *et al.* 2015; Song *et al*. 2020). Tradicionalmente, a ordem é subdividida em duas subordens atuais, Caelifera e Ensifera, as quais divergiram no final do Carbonífero (320-308 ma), e uma subordem extinta, Titanoptera (Song *et al.* 2015; Song *et al*. 2020; Cigliano *et al*. 2022).

Morfologia (adultos). Os ortópteros frequentemente são utilizados como exemplo em livros de entomologia para a identificação de estruturas e regiões morfológicas importantes para o estudo da anatomia dos insetos. Nos ortópteros a cabeça geralmente é hipognata (Figs 19. 1–3), exceto em alguns grilos da subfamília Oecanthinae (Grylloidea, Oecanthidae, tribos Oecanthini e Xabeini) (Figs 19.26, 27), que são prognatos. Regiões como occipício, vértice, fastígio, fronte, gena, clípeo e labro, além de diversas suturas e sulcos cefálicos são relativamente fáceis de serem localizados (Figs 19.1–3). As antenas são de tamanho variável nas duas subordens: curta, com menos de 30 artículos em Caelifera (Fig. 19.1), e alongada, filiforme, com mais de 30 artículos em Ensifera (Fig. 19.8). Em muitos ensíferos a antena é muitas vezes mais longa que o comprimento do corpo. Os olhos são de tamanho médio a grande, reduzidos em espécies subterrâneas e, mais raramente, ausentes em espécies troglóbias (que ocorrem apenas no interior de cavernas). Três ocelos estão presentes, com reduções e perdas em diversos grupos. As mandíbulas são fortes, adaptadas ao tipo de alimentação, sendo maiores e às vezes assimétricas em espécies predadoras, como em esperanças Listroscelidinae (Tettigoniidae) (Figs 19.44, 45). As maxilas possuem dois artículos proximais (cardo e estipe) e dois distais (lacínia e gálea). Palpos maxilares apresentam cinco artículos, raramente seis. O lábio divide-se em submento, mento e premento, e os palpos labiais são trímeros.

O protórax é largo e conspícuo, assim como o pronoto, geralmente maior que os demais notos e com lobos laterais expandidos sobre a pleura protorácica (Figs 19.1, 8). Nesta região a pleura é desclerosada, constituindo uma criptopleura (ausente em Proscopiidae), uma das sinapomorfias morfológicas da ordem. A linha média dorsal do pronoto pode apresentar ornamentações como tubérculos, sulcos e cristas, como em várias espécies de gafanhotos Romaleidae (Figs 19.147–161). O



Figuras 19.1-7. Orthoptera, morfologia, (Caelifera, Acridoidea). **1**, hábito lateral de um gafanhoto adulto, vl; **2**, cabeça, vf; **3**, cabeça e pronoto, vl; **4**, esternos torácicos e primeiro esterno abdominal, vv; **5**, terminália masculina, vl; **6**, terminália feminina, detalhe para valvas do ovipositor fechadas, vl; **7**, terminália feminina, detalhe para valvas abertas, vl. Fonte: adaptado de Coray & Thorens (2001).

meso e o metatórax são amplamente conectados e mais curtos que o protórax. O metatórax geralmente é mais longo que o mesotórax e pode apresentar protuberâncias, sulcos e projeções, de natureza glandular ou não, em diversos grupos. O prosterno de algumas espécies pode apresentar um ou dois tubérculos ou ornamentações, importantes para a identificação de alguns táxons, considerando sua forma e tamanho. Espiráculos meso e metatorácicos estão presentes (Figs 19.1, 8).

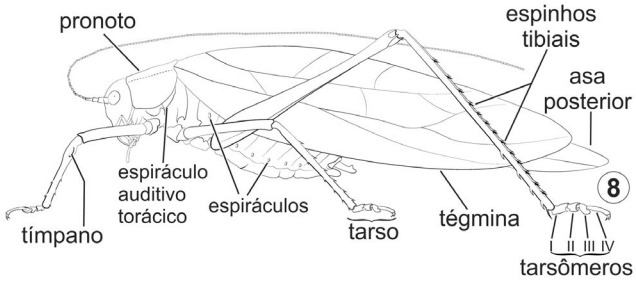


Figura 19.8. Orthoptera, Ensifera (Tettigoniidae), morfologia. Fonte: Marcos Fianco.

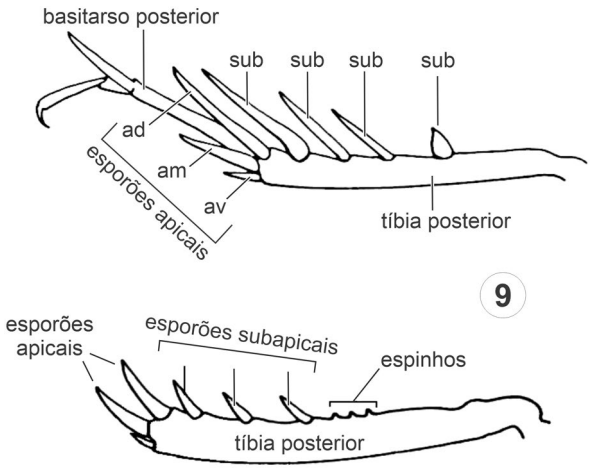


Figura 19.9. Orthoptera, Grylloidea, morfologia, desenho esquemático da tíbia posterior de dois grilos, evidenciando os espinhos e os esporões apicais e subapicais. Fonte: adaptado de Otte & Alexander (1983).

Em Orthoptera encontramos distintas adaptações morfológicas para as pernas, de acordo com os hábitos de alguns grupos. As pernas anteriores, geralmente cursoriais, podem apresentar espinhos fortes e alongados nas tíbias em espécies predadoras, como em esperanças Meconematinae e Listroscelidinae (Tettigoniidae) e vários grilacridídeos (Ensifera, Gryllacrididae) (Figs 19.12, 32–35, 44). Nos grupos cavadores, como paquinhas (Ensifera, Gryllotalpoidea) (Fig. 19.19) e gafanhotos tridactilídeos (Caelifera, Tridactylidae) (Fig. 19.63), as pernas anteriores são modificadas para a escavação: fêmures e tíbias são curtos e robustos, e na região apical da tíbia (também nos tarsos) encontram-se projeções alongadas e robustas, os dáctilos, observados em Gryllotalpidae, atuando como garras e auxiliando na escavação. Nas tíbias anteriores de Ensifera encontramos as aberturas dos órgãos timpânicos, localizadas em ambas as faces ou em apenas uma (interna/anterior ou externa/posterior) (Fig. 19.8).

Uma das características mais notáveis dos Orthoptera é o desenvolvimento das pernas posteriores, geralmente maiores que os pares anteriores e adaptadas para a locomoção por saltos. Os fêmures posteriores abrigam conjuntos musculares e geralmente são alongados, largos e robustos; a articulação fêmuro-tibial é dilatada na maior parte das espécies, pois abriga pontos de inserção dos grandes músculos extensores da tíbia, ampliando a extensão das pernas; as tíbias frequentemente são alongadas e providas de uma fileira dupla de espinhos dorsais, estruturas associadas a defesa (Figs 19.1, 2). Além dos espinhos, outras estruturas alongadas são observadas nas tíbias, os esporões (Fig. 19.9). Diferentemente dos espinhos, os esporões são móveis, inseridos em um soquete na cutícula e, em alguns táxons, podem ser glandulares. Espinhos e esporões geralmente são encontrados em todas as pernas, principalmente nas tíbias. Quanto a sua localização, os esporões podem ser divididos em subapicais e apicais (Fig. 19.9). Os primeiros localizam-se ao longo da tíbia posterior, intercalados com os espinhos, enquanto os apicais localizam-se no ápice das tíbias, adjacentes aos tarsos (Fig. 19.9). A localização dos tarsos e espinhos, seu número, formato, padrão (relação espinhos-esporões) e fórmula (relação internos-externos, para esporões apicais e subapicais) são variáveis e taxonomicamente informativos em diversas linhagens de Orthoptera. Em gafanhotos semiaquáticos (principalmente nos Leptysminae, Marelliinae e Pauliniinae (Acrididae)), as tíbias e os tarsos posteriores são expandidos lateralmente para deslocamento rápido sob ou sobre a superfície da água. Os tarsos são tetrâmeros nos Stenopelmatoidea e Tettigonioidea (Fig. 19.8), e trímeros nos Grylloidea e Acrididae (Fig. 19.1). O tarsômero basal geralmente é referido como basitarso e pode portar pulvilos em diversos grupos, sobretudo nos que se locomovem na vegetação. Os últimos tarsômeros podem apresentar uma ou duas garras curvas e arólio (presente apenas nos gafanhotos) (Fig. 19.1).

A maioria dos ortópteros possui asas desenvolvidas, embora a condição áptera ou braquíptera seja frequente nos dois sexos. Em diversos táxons, como em Phalangopsidae (Grylloidea), muitas espécies possuem machos braquípteros e fêmeas ápteras ou micrópteras (Figs 19.28, 29). O primeiro par de asas é do tipo tégmina e nos ortópteros suas funções vão além de auxiliar no voo e proteger o segundo par de asas, afinal Orthoptera não é uma ordem conhecida por possuir bons voadores como nas ordens holometábolas. A tégmina dos ortópteros é importante em dois aspectos evolutivos fundamentais na ordem: comunicação e coloração. Em diversas linhagens de Orthoptera, sobretudo nas esperanças (Tettigoniidae), as tégminas possuem uma notável coloração críptica, assemelhando-se a folhas (vivas, doentes ou mortas) (Figs 19.48–50, 52). Entretanto, a principal função das tégminas, sobretudo em Ensifera, é atuar na produção e propagação do som. Nos grilos (Grylloidea) e esperanças (Tettigoniidae), as asas anteriores de indivíduos adultos, sobretudo machos, são modificadas de modo a produzir, ampliar e propagar sinais acústicos. Nestes grupos, o padrão de venação forma regiões específicas, como harpa (ausente em Tettigoniidae) e espelho, com distintas terminologias para interpretação da venação (Fig. 19.10). O segundo par de asas é membranoso, responsável pelo voo e, em alguns grupos, sinalização. Nestes grupos as asas anteriores apresentam manchas, ocelos ou coloração específica. A maioria das espécies com o segundo par de asas desenvolvido possui a área anal expandida, dobrada em forma de leque, assim como os demais Polyneoptera.

O abdômen normalmente tem onze segmentos, sendo os segmentos VIII e IX visíveis e dois ou três segmentos distais reduzidos (Fig. 19.1). Tegumento liso, às vezes rugoso nas espécies ápteras ou braquípteras. Em Caelifera os órgãos timpânicos localizam-se nas laterais do primeiro segmento abdominal. O tergito X pode estar fundido com o epiprocto (tergito XI) e forma a placa supra-anal. O esternito XI forma os paraproctos ventralmente de cada lado da abertura anal (Fig. 19.5). Usual-

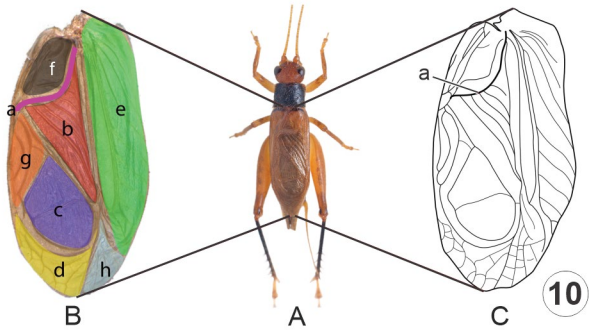


Figura 19.10. Orthoptera, Grylloidea, regiões das tégminas dos grilos envolvidas na comunicação acústica. **A**, macho adulto de *Diatrypa tuberculata* Saussure, vd; **B** e **C**, tégmina direita. Legendas: a, fileira estridulatória (veia PCu); b, harpa; c, espelho; d, campo apical; e, campo lateral; f, área anal; g, área cordal; h, *median fan*. Fonte: Lucas D. Campos.

mente há um par de cercos unissegmentados, mas alguns gêneros de gafanhotos tridactilídeos têm dois segmentos. O esternito IX forma a placa subgenital, provida de um par de estilos em Tettigoniidae e Anostostomatidae. A genitália masculina é invaginada entre a placa supra-anal e a subgenital (esternitos IX e X). Durante o acasalamento, a genitália pode ser evertida para transferir o espermatóforo. Os escleritos fálicos diferem bastante entre as diferentes famílias de Orthoptera (Ensifera: ver Desutter-Grandcolas 2003; Caelifera: ver Amédégnato 1976, Eades 2000). Na terminália feminina, o ovipositor compreende três pares de valvas, das quais a interior, ou média, é geralmente muito reduzida ou ausente. Nos grilos (Grylloidea), o ovipositor é tubular e, nos Tettigonioidea e Stenopelmatoidea, é comprimido lateralmente. Em Ensifera, o ovipositor pode ser mais longo que o corpo, como em Copiphorini (Tettigoniidae, Fig. 19.58), curto, como nos Phaneropterinae (Tettigoniidae, Fig. 19.55), ou reduzido como nas espécies de *Anurogryllus* Saussure (Gryllidae). Em Caelifera, o ovipositor é curto, constituído por três pares de valvas (um par dorsal, um par ventral e um par mediano), sendo as dorsais e ventrais fortes, articuladas e adaptadas para a oviposição no solo, em material vegetal e substratos submersos em água (Braker 1989) (Figs 19.6, 7).

Imaturos. Os ovos são cilíndricos na maioria de Ensifera e Caelifera, às vezes ligeiramente curvos ou achatados para facilitar a oviposição no interior de folhas, como nas esperanças Phaneropterinae. No nascimento, a cutícula externa do ovo rompe-se por uma ampola cervical eversível e geralmente auxiliada pela ação cortante de uma fileira de dentes na frente da cabeça da ninfa. Os jovens recém-nascidos têm o aspecto geral parecido ao adulto, mas sem asas e com menor quantidade de artículos antenais. Após uma série de mudas e crescimento, os rudimentos de asas, que nos primeiros estádios ocupavam uma posição lateral, migram para uma posição dorsal, com o segundo par de asas sobrepondo-se o primeiro par, em uma posição invertida. Na última muda, as posições se invertem. A reversão dos brotos alares é uma das principais características dos Orthoptera.

Biologia. A maioria das espécies de ortópteros (assim como os demais ortopteroides) tem um mecanismo X0♂/XX♀ de determinação do sexo (Mesa *et al.* 2004). Os ovos são postos

Figuras 19.11-12. Orthoptera, Stenopelmatoidea. **11**, Anostostomatidae, *Lutosa* sp., fêmea, vl. **12**, Gryllacrididae, fêmea, vl. Fonte: Pedro Souza-Dias.

isoladamente, em pequenos grupos (Ensifera) ou em blocos. Os ovos dos gafanhotos possuem coloração que varia do branco ao amarelo, geralmente envolvidos por substância espumosa, aparentemente ausente nas oviposições de Eumastacidae e Proscopiidae (Olivier *et al.* 2019). A maioria dos gafanhotos deposita os ovos diretamente no solo, fazendo movimentos alternados de contrações e expansões do abdômen e abertura e fechamento do ovipositor para cavar o solo. No momento da oviposição praticamente todo o abdômen é inserido no substrato e os ovos são depositados em uma massa de ovos, com ou sem proteção. Após a oviposição, a fêmea retrai o abdômen para seu comprimento normal e o retira da cavidade, movimentando o ovipositor, abdômen e pernas posteriores para empurrar o solo e tapar a abertura da cavidade. Algumas espécies fazem oviposição endofítica (Leptysminae) ou sob folhas (Pauliniinae e Marelliinae) (Stauffer & Whitman 1997; Olivier *et al.* 2019). As esperanças usualmente ovipõem no interior de folhas e galhos e, para isso, roem a superfície onde o ovo será depositado, de forma a facilitar a entrada do ovipositor, entretanto podem depositar sobre a superfície de folhas ou galhos, cimentando a superfície inferior dos ovos. Alguns grilos também ovipõem em troncos, porém o mais comum é a oviposição no solo, onde aparentemente há uma interessante relação das espécies com a umidade do ambiente, as quais preferem solos mais úmidos para deposição dos ovos.

Os ortópteros são solitários e, em algumas espécies, rotineiramente ou ocasionalmente gregários. Exemplo de gregarismo rotineiro são as espécies de gafanhotos *Chromacris* Walker (Fig. 19.154), com cores vistosas tanto no estágio de ninfas (preto e vermelho) quanto adultos (verde e amarelo), provavelmente coloração de advertência relacionada a acúmulo de toxinas a partir de sua dieta, usualmente folhas de solanáceas (Rowell 1978). Algumas espécies de gafanhotos têm surtos populacionais ocasionais, comportamento que pode ser desencadeado por condições ecológicas propícias ou por alterações ambientais. Associados a esses surtos, os gafanhotos sofrem uma série de alterações fenotípicas (polimorfismos), desencadeadas pelo aumento da densidade populacional, que resultam em indivíduos com duas fases distintas: "fase solitária" e "fase gregária". Nesta última fase, indivíduos, que normalmente são solitários, têm comportamento gregário e alterações na coloração, morfometria, dieta, fisiologia e exigências ecológicas, passando a ter comportamento migratório (Lecoq *et al.* 1999; Simpson & Sword 2008). Os gafanhotos com tais mudanças de fase são chamados "locustas", e no Brasil estão representados pela espécie *Schistocerca cancellata* (Serville), o gafanhoto-sul-americano, que já causou problemas econômicos na região sul do país. Não apenas surtos populacionais podem

causar gregarismo em gafanhotos, pois algumas espécies naturalmente têm uma fase ninfal gregária e fase adulta solitária, como é o caso de espécies de *Chromacris*, *Tropicadris* Scudder ou de *Rhammatocerus* Saussure. As espécies destes gêneros não apresentam a diferenciação característica de polimorfismo de fases solitária e gregária (Pierozzi & Lecoq 1998). Embora populações de espécies que realizam grandes migrações sejam registradas no Brasil, sobretudo de *S. cancellata*, não existem registros de nuvens de gafanhotos formadas em território nacional. Por outro lado, registros de entrada de nuvens vindas de países vizinhos, principalmente a Argentina, já foram reportados anteriormente.

Um comportamento subsocial ocorre em espécies de grilos *Anurogryllus* (Fig. 19.16), *Paranurogryllus* Mesa & Garcia (Grylloidea, Gryllidae) e em paquinhas (Gryllotalpoidea, Gryllotalpidae). O primeiro gênero é de presença frequente em território brasileiro e o segundo tem sido coletado em algumas localidades do estado de São Paulo. As fêmeas escavam tocas de quinze a vinte centímetros de profundidade, acumulam alimentos em forma de folhas cortadas e realizam a oviposição no fundo da toca. A fêmea cuida da prole recém-nascida e morre antes de as ninfas dispersarem. O ovipositor das fêmeas em espécies desses gêneros é atrofiado, com as valvas minúsculas.

O comportamento mais conspícuo dos ortópteros é o salto, provavelmente em resposta a vibração no substrato (Sperber *et al.* 2007), muitas vezes associado a voos mais ou menos longos. Algumas espécies de esperanças Pterochrozinae (Tettigoniidae) exibem comportamentos agressivos de alerta, levantando o primeiro par de asas e abrindo o segundo, muito colorido e com manchas ocelares. Tais espécies são, no entanto, completamente inofensivas.

Nas esperanças *Scaphura* Kirby e *Aganacris* Walker (Tettigoniidae, Phaneropterinae) (Fig. 19.55), os últimos estádios ninfais e adultos mimetizam himenópteros, possuem hábitos diurnos e comportam-se como vespas, movimentando rapidamente as antenas, escuras e grossas na parte basal, mas com a parte distal do flagelo fino, claro e inconspícuo. Essas mesmas espécies imitam formigas durante os primeiros estádios ninfais. Um comportamento similar pode ocorrer nos grilos *Adelosgryllus rubricephalus* Mesa & Zefa (Grylloidea, Phalangopsidae) e alguns gêneros de Paroecanthini (Grylloidea, Oecanthidae), como *Angustitrella* Gorochov e *Ectotrypa* Saussure.

Entre seus inimigos naturais, os principais predadores são aves, pequenos mamíferos, aracnídeos e himenópteros, além de parasitas externos, como ácaros, e internos, como nematódeos, nematomorfos, larvas de dípteros Tachinidae e bactérias.

Com relação à comunicação, a maioria das espécies de ortópteros tem a capacidade de emitir sons. Esses sons estão associados ao comportamento reprodutivo e são executados por indivíduos adultos (sobretudo machos), principalmente com a finalidade de atrair o sexo oposto, sendo subdivididos em som de chamado, corte, cópula e pós-cópula, sendo os dois últimos incomuns (Alexander 1957; Loher & Dambach 1989).

Os aparelhos de emissão de som são diversificados em sua localização e estrutura entre os diferentes grupos. Nos Ensifera, os machos produzem som por estridulação, raspando as asas anteriores. No Brasil, a fauna de ortópteros que "cantam" usando as asas inclui os grilos (Grylloidea) (Figs 19.13–18, 20–31), esperanças (Tettigoniidae) (Figs 19.32–62) e as paquinhas (Gryllotalpoidea) (Fig. 19.19). As asas desses ortópteros têm uma fileira de pequenos dentes esclerosados, denominada fileira estridulatória, na face ventral da tégmina superior. Estudos recentes demonstraram que em Grylloidea e Tettigonioidea a fileira localiza-se na face ventral da veia pós-cubital (PCu), enquanto em Gryllotalpoidea e Hagloidea localiza-se na face

Figuras 19.13-18. Orthoptera, Grylloidea, Gryllidae. **13**, Gryllidae (Gryllinae, Gryllini), *Gryllus* sp., macho, vd; **14**, Oecanthidae (Tafaliscinae, Tafaliscini), *Tafalisca elongata* (Chopard), macho, vd; **15**, Oecanthidae (Tafaliscinae, Paroecanthini), *Angustitrella* sp., macho, vd; **16**, Gryllidae (Gryllinae, Gryllini), *Anurogryllus* sp., macho, vl; **17**, Gryllidae (Landrevinae), *Odontogryllus* sp., macho, vl; **18**, Oecanthidae (Podoscirtinae, Aphonomorphini), vf. Fonte: figs 13, 14, 17, 18, Lucas D. Campos; 15, 16, Pedro Souza-Dias.

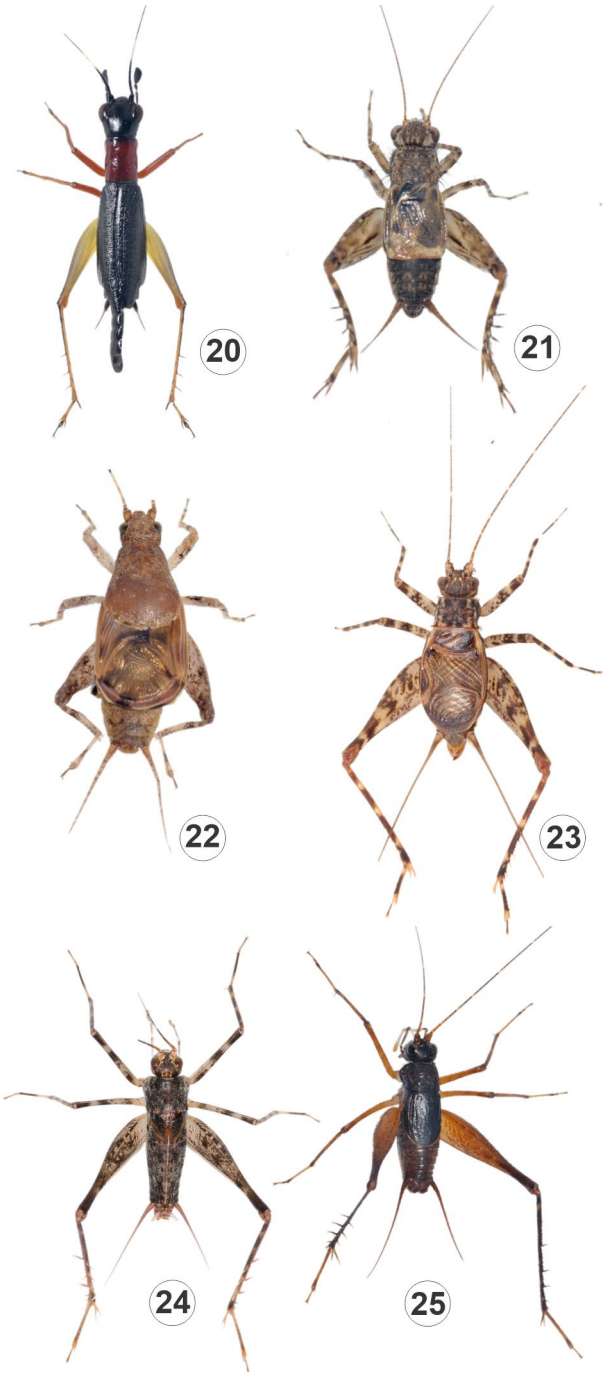
Figura 19.19. Orthoptera, Gryllotalpoidea, Gryllotalpidae, Scapteriscinae, *Neoscapteriscus* sp., macho, vl. Fonte: Lucas D. Campos.

ventral da veia cubital posterior (CuP) (Desutter-Grandcolas *et al*. 2017; Schubnel *et al*. 2019).

A tégmina inferior apresenta-se como uma imagem espelhada da superior, e possui uma região projetada e esclerosada denominada plectrum ou palheta. Durante o movimento de abrir e fechar as asas anteriores, a palheta é raspada nos dentes da fileira estridulatória durante a sua abertura (menos comum) ou seu fechamento (mais frequente), produzindo uma vibração mecânica que dá origem ao som. Além da fileira estridulatória e da palheta, as tégminas possuem estruturas ressonantes. Elas são células nas asas em contato com o estrídulo formadas por veias acessórias e que possuem a função de amplificar o som (Alexander 1962; Sharov 1968). Assim, aprimoram o sistema de produção e propagação do som, o que contribui para a comunicação intraespecífica a longas distâncias (Michelsen & Nocke 1974). Essas células são conhecidas como harpa e espelho (Ragge 1955) (Fig. 19.10). Nos grilos a harpa é o principal ressonador das tégminas, sendo o local de maior produção de som seguida pelo espelho, com função semelhante, porém não tão acentuada (Nocke 1971; Desutter-Grandcolas *et al*. 2017). Nas esperanças a harpa é ausente e o principal ressonador é o espelho. Nos Caelifera, os machos produzem som raspando a borda da tégmina na fileira estridulatória presente na face interna dos fêmures posteriores (Figs 19. 87, 101). Em Acrididae, o som é emitido esfregando uma fileira de pequenos dentes quitinizados, situados na lateral do abdômen, aos de estrutura similar situados na face interna do fêmur. Em gafanhotos Acridinae, um som crepitante é emitido quando as asas posteriores se esfregam entre si. No gafanhoto *Hyalopteryx rufipennis* Charpentier (Acridinae), de ocorrência relativamente comum em pradarias e vegetação aberta de Cerrado, um som muito estridente e audível a centenas de metros é emitido quando o inseto pousa, às vezes pairando sobre o solo durante alguns segundos. Em gafanhotos Gomphocerinae, a estridulação é produzida esfregando-se a face interna do fêmur posterior em veias da face externa da tégmina. Em Romaleidae a produção do som é realizada através da fricção de asa posterior contra a tégmina, o que a diferencia de Acrididae. Os machos estridulam durante o dia. As subfamílias Acridinae, Copiocerinae, Gomphocerinae (Acrididae) e Romaleinae (Romaleidae) emitem sinais acústicos. Cada subfamília apresenta um determinado mecanismo de produção de som e exibe o canto em diferentes contextos comportamentais. Em Leptysminae, Rhytidochrotinae, Ommatolampinae, Melanoplinae, Proctolabinae (Acrididae) e Bactrophorinae (Romaleidae) não existe a produção de som, porém observam-se sinais ópticos, produzidos por movimentos das pernas posteriores e agitação das antenas (Riede 1987).

Os sons emitidos são estudados por meio de sonogramas, em que o eixo vertical indica o nível do som expressado em quilohertz (kHz) e o eixo horizontal o tempo em segundos. Distintos tipos de sons são emitidos em cada espécie e há variações dentro da mesma espécie.

O hábito alimentar de Orthoptera é altamente diversificado, compreendendo desde espécies exclusivamente predadoras a espécies exclusivamente herbívoras. A onivoria é o hábito alimentar mais comum nos ensíferos, enquanto nos caelíferos prevalece a herbivoria (Gangwere 1961).



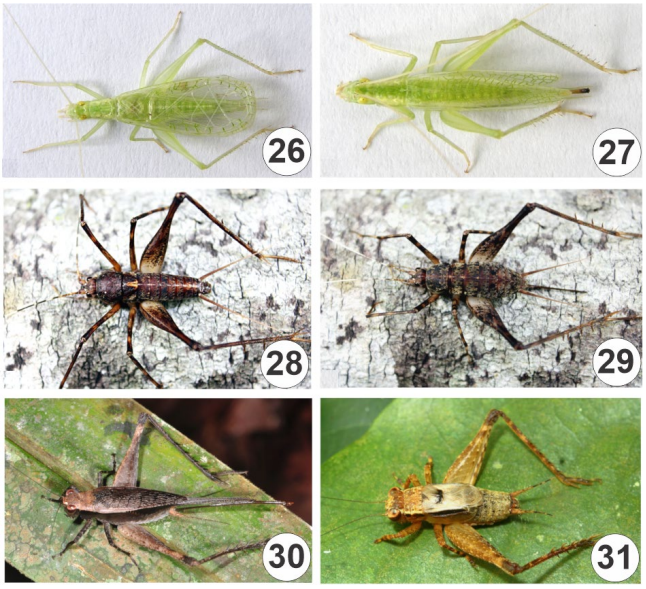
Figuras 19.20-25. Orthoptera, Grylloidea, vd. **20**, Trigonidiidae, Trigonidiinae, *Cranistus coliurides* Stål, fêmea; **21**, Trigonidiidae, Nemobiinae, *Hygronemobius* sp., macho; **22**, Mogoplistidae macho; **23-25**, Phalangopsidae **23**, Paragryllinae, *Ectecous* sp., macho; **24**, Luzarinae, *Eidmanacris desutterae* Campos, macho; **25**, Luzarinae, *Aracamby* sp., macho. Fonte: Lucas D. Campos.

Em esperanças (Tettigonioidea, Tettigoniidae), o hábito alimentar é altamente variado, havendo subfamílias que se alimentam de pólen ou néctar, como os representantes da subfamília australiana Zaprochilinae. Na fauna brasileira há representantes de subfamílias que se alimentam de flores e folhas (Phaneropterinae e Pseudophyllinae) e de artrópodes (Meconematinae e Listroscelidinae). As subfamílias Meconematinae e Listroscelidinae têm espinhos conspícuos nas tíbias anteriores, utilizadas para capturar suas presas, porém Listroscelidinae é a

única subfamília com hábito exclusivamente predador (Gwynne 2001; Rentz 2010; Fialho *et al*. 2014). A maioria das espécies de esperanças é onívora, com predominância de plantas em sua dieta. Tal tendência é associada a peças bucais com adaptações que permitem a trituração da vegetação ingerida (Gwynne 2001).

Os grilos (Grylloidea) são considerados, em sua grande maioria, onívoros, com base na aceitação de grande variedade de materiais orgânicos em laboratório (Walker & Masaki 1989), análise de conteúdo do tubo digestivo (Castner & Fowler 1984) e observações em campo (Desutter-Grandcolas 1995; Souza-Dias *et al*. 2014; Szinwelski *et al*. 2015; Santana *et al*. 2016). Embora a onivoria seja comum nos grilos, a dieta pode variar dentro do mesmo gênero ou entre espécies (Huber *et al*. 1989). As paquinhas (Gryllotalpoidea), são predominantemente herbívoras, com exceções: em paquinhas do gênero *Neoscapteriscus* Cadena-Castañeda (Gryllotalpidae), as espécies *N. borellii* Giglio-Tos e *N. vicinus* Scudder apresentam hábitos alimentares distintos. A primeira é predominantemente predadora, embora possa se alimentar esporadicamente de plantas, enquanto a segunda é herbívora, mas pode se alimentar esporadicamente de artrópodes (Matheny *et al*. 1981).

Os gafanhotos (Caelifera, Acridomorpha) são quase exclusivamente folívoros, ou seja, se alimentam de folhas, através de mordida e mastigação, e retiram seus nutrientes do conteúdo celular (citoplasma), não sendo capazes de digerir as paredes celulares (Gangwere 1966; Abe & Higashi 1991). Geralmente sua dieta é menos especializada que nos demais insetos fitófagos, pois são polífagos, ou seja, se alimentam de várias espécies de plantas (Mulkern 1967; Bernays & Chapman 1978). Neste grupo estão os forbívoros, que se alimentam de herbáceas não-gramíneas, geralmente dicotiledôneas, e os oligófagos, como as espécies graminívoras, que consomem gramíneas e ciperáceas. Existem ainda espécies de "dieta mista", que se alimentam tanto de gramíneas quanto de eudicotiledôneas (Le Gall & Gillon 1989). A morfologia da maxila dos gafanhotos é característica do tipo de alimentação, distinguindo-se maxilas graminívoras, mais robustas e achatadas, das maxilas forbívoras, com dentes, e de dieta mista, com ambas as características (Gangwere 1961). O gafanhoto *Abracris dilecta* Walker (Acrididae), por exemplo, é um herbívoro que se alimenta de pelo menos 14 espécies vegetais, de 11 famílias diferentes (Sperber 1996). Os regimes alimentares graminívoro/forbívoro/misto estão associados a adaptações morfológicas da mandíbula (Isley 1944; Chapman 1964; Gangwere & Ronderos 1975). Gafanhotos monófagos (que se alimentam de uma espécie de planta) são raros (Le Gall & Gillon 1989). Em gafanhotos de grupos taxonômicos menos derivados predominam hábitos não-graminívoros, possivelmente refletindo uma provável coevolução com plantas alimentares anteriores ao surgimento das gramíneas (Bernays & Chapman 1978). Gafanhotos eumastacídeos (Caelifera, Eumastacoidea), por exemplo, foram observados se alimentando de pteridófitas, o que pode indicar um resquício da dieta que tinham quando surgiram, que foi concomitante com o predomínio dessas plantas (Blackith 1973; Descamps 1973a, 1979, 1982). Mesmo gafanhotos polífagos são seletivos, apresentando preferência alimentar dentre as plantas de sua dieta, e podem não se alimentar de determinadas plantas mesmo que morram de inanição (Mulkern 1967; Bernays & Chapman 1978; Sperber 1996).



Figuras 19.26-31. Orthoptera, Grylloidea, vd. **26-27**, Gryllidae, Oecanthinae, *Oecanthus lineolatus* Saussure, macho e fêmea; **28-29**, Phalangopsidae, Luzarinae, *Eidmanacris caipira* Souza-Dias, Campos & Nihei, macho e fêmea; **30**, Gryllidae, Eneopterinae, *Eneoptera surinamensis* (De Geer), fêmea; **31**, *Ligypterus* sp., macho. Fonte: 26, 27, Edison Zefa; 28, 29, Pedro Souza Dias; 30, Arthur Anker; 31, Francisco de A.G. de Mello.

Grilos são componentes importantes da macrofauna de serapilheira em florestas tropicais e respondem à regeneração florestal com aumento assintótico da riqueza e alteração da composição de espécies (Szinwelski *et al*. 2012a). Estes organismos são sensíveis à perturbação por vibração do substrato (Sperber *et al*. 2007), aumentando o número de indivíduos coletados em frequências baixas a intermediárias de perturbação, e reduzindo seu número em altas frequências de perturbação. A resposta da diversidade de grilos à área de fragmentos florestais é dependente da escala espacial: em uma escala pequena, a diversidade não varia entre muitos fragmentos pequenos, porém em escala espacial maior (dezenas de hectares), muitos fragmentos menores abrangem uma maior riqueza de espécies do que um fragmento grande (Ribas *et al*. 2005). Grilos de serapilheira florestal também respondem à disponibilidade de recursos e condições ambientais: a adição de recursos promove um aumento na diversidade e abundância (Szinwelski *et al*. 2015), indicando uma agregação dos indivíduos em áreas com mais recurso. A frequência de oviposição de grilos de serapilheira florestal aumenta com a umidade do substrato (Farias-Martins *et al*. 2017), evidenciando a importância da qualidade do substrato para suas populações.

Classificação. A ordem possui um longo histórico de debate sobre a classificação de táxons superiores, com distintos sistemas propostos, sobretudo para Ensifera (por ex., Chopard 1968; Desutter 1987, 1988; Otte 1994; Desutter-Grandcolas 2003; Gorochov 1986a, b, 1988, 1995b; Legendre *et al*. 2010; Song *et al*. 2015; Chintauan-Marquier *et al*. 2016; Cigliano *et al*. 2022). Avanços recentes na sistemática de Orthoptera ampliaram a compreensão das relações evolutivas entre as principais linhagens da ordem e fundamentaram o atual sistema de classificação para subfamílias, famílias e superfamílias (Song *et al*. 2015, 2020; Chintauan-Marquier *et al*. 2016; Mugleston *et al*. 2018; Campos

et al. 2022). Este sistema é aceito pela maioria dos pesquisadores e adotado pelo Orthoptera Species File Online (Cigliano *et al.* 2022). Adotamos esta classificação na elaboração das chaves taxonômicas deste capítulo.

A seguir, apresentamos todas as famílias conhecidas nas duas subordens atuais de Orthoptera. As 18 famílias registradas para o Brasil seguem com número de espécies registradas para o país entre parênteses. Dados de diversidade foram retirados do Orthoptera Species File (Cigliano *et al*. 2022) e do Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (Lhano 2022).

Subordem Caelifera
Infraordem Acrididea
Grupo Acridomorpha
Acridoidea
Acrididae (476)
Dericorythidae
Lathiceridae
Lenthulidae
Lithidiidae
Ommexechidae (13)
Pamphagidae
Pyrgacrididae
Romaleidae (192)
Tristiridae
Eumastacoidea
Chorotypidae
Episactidae
Eumastacidae (43)
Euschmidtiidae
Mastacideidae
Morabidae
Thericleidae
Pneumoroidea
Pneumoridae
Proscopioidea
Proscopiidae (108)
Pyrgomorphoidea
Pyrgomorphidae (3)
Tanaoceroidea
Tanaoceridae
Trygonopterigoidea
Trygonopterigidae
Xyronotidae
Tetrigoidea
Tetrigidae (62)
Infraordem Tridactylidea
Tridactyloidea
Cylindrachetidae
Ripipterygidae (12)
Tridactylidae (21)

Subordem Ensifera
Infraordem Gryllidea
Grylloidea
Gryllidae (40)
Mogoplistidae (2)
Oecanthidae (62)
Phalangopsidae (126)
Trigonidiidae (47)
Gryllotalpoidea
Gryllotalpidae (13)
Myrmecophilidae*
Infraordem Tettigoniidea
Hagloidea
Prophalangopsidae
Stenopelmatoidea
Anostostomatidae (9)
Cooloolidae
Gryllacrididae (26)
Stenopelmatidae
Tettigonioidea
Tettigoniidae (703)

* (um registro fóssil)

Relações filogenéticas. Orthoptera subdivide-se em duas subordens monofiléticas atuais, Caelifera e Ensifera. Embora o status e o monofiletismo de Caelifera e Ensifera tenham sido questionados por alguns autores no passado, ambas são atualmente reconhecidas como grupos monofiléticos estáveis na maior parte dos estudos sistemáticos. A ordem tem um longo histórico de hipóteses evolutivas (por ex., Chopard 1920; Walker 1922; Ander 1939; Zeuner 1942; Blackith & Blackith 1968; Sharov 1968; Dirsh 1975; Gorochov 1995a) e apenas recentemente, com o advento da sistemática molecular, filogenias cladísticas envolvendo as duas subordens foram propostas (Flook *et al*. 1999; Sheffield *et al*. 2010; Song *et al*. 2015; Song *et al*. 2020). As subordens Caelifera e Ensifera também tem um longo histórico de hipóteses taxonômicas e sistemáticas conflitantes, baseadas em distintos conjuntos de caracteres: para Caelifera, ver, por exemplo, Roberts (1941), Dirsh (1961), Amédégnato (1974), Flook & Rowell (1997), Eades (2000), Flook *et al*. (2000), Leavitt *et al*. (2013), Song & Mariño-Perez (2013); para Ensifera, ver, por exemplo Ander (1939), Judd (1948), Ragge (1955), Sharov (1968), Gwynne (1995), Gorochov (1995b), Desutter-Grandcolas (2003), Jost & Shaw (2006), Zhou *et al*. (2014). Atualmente, além das duas subordens atuais, Caelifera e Ensifera, uma terceira subordem é reconhecida, a extinta Titanoptera (Cigliano *et al*. 2022).

Importância. A importância ecológica dos gafanhotos está baseada no fato de serem importantes desfolhadores e ocuparem, ainda, outros nichos consideráveis, como comedores de matéria orgânica vegetal em decomposição, musgos, entre outros, auxiliando na reciclagem da matéria vegetal (Amédégnato 1977).

Os ortópteros têm importante papel no funcionamento de ecossistemas, como recurso alimentar para anuros, peixes de água doce, lagartos, morcegos, aves, raposas e artrópodes no geral. No sul do Brasil, Cappellari *et al*. (2007) encontraram ortópteros como principal componente da dieta de uma população de lagartos *Teius oculatus* (D'Orbigny & Bibron) (Sauria, Teiidae). Recentemente, os grilos foram classificados como importantes dispersores de sementes na Amazônia. Na serapilheira amazônica, grilos são dispersores de sementes tão eficientes quanto formigas, porém com um diferencial: grilos dispersam sementes com tamanhos maiores (Santana *et al*. 2016). Essa dispersão ocorre principalmente à noite, período de maior atividade desses insetos, e deixa evidente que esse importante papel dos grilos como dispersores pode estar sendo negligenciado ou atribuído erroneamente a outros grupos de invertebrados.

Os ortópteros, em geral, não são reconhecidos como uma ordem de importância econômica no Brasil, especialmente porque menos de 5% de suas espécies apresentam surtos populacionais capazes de superar os níveis econômicos de dano (Gangwere *et al*. 1997; Guerra *et al.* 2012). Entretanto, tanto os gafanhotos (Caelifera) quanto os grilos, esperanças e paquinhas (Ensifera) apresentam algumas espécies de importância econômica devido aos danos que são capazes de causar. No Brasil, a esperança *Meroncidius intermedius* Brunner von Wattenwyl (Tettigoniidae, Pseudophyllinae), tem gerado danos econômicos em plantações de banana no estado do Espírito Santo (Zanuncio-Junior *et al*. 2017). Algumas espécies de grilos dos gêneros *Gryllus* L. e *Anurogryllus* (Gryllidae) podem ocasionar danos em cultivos, como algodão e canola, e atacam raízes e roem o caule de hortaliças, plântulas de eucaliptos, soja, café e banana. Algumas espécies de *Anurogryllus* e paquinhas, principalmente os gêneros *Neocurtilla* Kirby e *Scapteriscus* Scudder, são importantes pragas em campos de golfe devido aos túneis que escavam sob a grama (Fowler & Costa 1986; Frank & Walker 2006).

Os gafanhotos (Caelifera) merecem destaque devido aos seus surtos populacionais, quando são capazes de dizimar plantações inteiras e são tratados como importantes pragas agrícolas (Joern & Gaines 1990; Barrientos 1995; Jago 1989). Esse é o caso

recorrente de *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn) (Acrididae, Gomphocerinae) em áreas de cerrado do Brasil Central e em zonas de fronteira agrícola na Amazônia, e *Schistocerca pallens* (Thunberg) (Acrididae, Cyrtacanthacridinae) em áreas do nordeste do Brasil (Carbonell 1988; Lecoq 1991; Lecoq & Pierozzi 1995). A espécie *Baeacris punctulatus* Thunberg (Acrididae Melanoplinae) também é considerada uma praga das lavouras mato-grossenses, em especial no município de Campo Novo do Parecis, onde ataca diversos cultivares (Guerra *et al*. 2010, 2012). Entre os proscopídeos (Proscopioidea, Proscopiidae), têm impacto econômico as espécies dos gêneros *Cephalocoema* Serville*, Proscopia* Klug*, Tetanorhynchus* Brunner von Wattenwyl e *Stiphra* Brunner von Wattenwyl, podendo provocar danos significativos em plantas nativas e cultivadas, como pomares de árvores frutíferas e plantações comerciais de eucalipto (Silva 1962, 1966; Moraes 1982; Souza *et al.* 1983; Lecoq 1986; Flechtmann & Ottati 1997). O gafanhoto *Tropidacris collaris* (Stoll) (Caelifera, Romaleidae) é uma praga conhecida, especialmente na região nordeste do Brasil, causando danos em plantações de mandioca, plantas ornamentais (Roel 2001; Ribeiro *et al*. 2013) e cajueiro (*Anacardium occidentale*) (Lhano *et al*. 2019). Além disso, *Prionolopha serrata* L. e *Chromacris speciosa* Thunberg (Romaleidae, Romaleinae) são reportados como causadores de danos severos em plantas cultivadas de *Heliconia* spp. na região amazônica (Ribeiro *et al*. 2013). A espécie *Cornops frenatum frenatum* (Marshall) (Orthoptera, Leptysminae) também causa danos em plantações de *Heliconia* spp. no Amazonas (Braga *et al*. 2007; Ribeiro *et al.* 2013) e na Bahia (Oliveira *et al*. 2018), especialmente as ninfas, que raspam o tegumento foliar. O gafanhoto *C. frenatum frenatum* é o principal inseto que causa devastações em cultivos de *Heliconia* no estado do Pará, ocasionando avarias foliares que refletem na produção final e na qualidade das flores para a sua comercialização (Lemos *et al*. 2010). A associação de *C. frenatum frenatum* a *Heliconia* spp. é íntima, pois esse gafanhoto também ovipõe endofiticamente nestas plantas (Braga *et al*. 2007).

Populações autóctones de várias espécies de gafanhotos crescem descontroladamente em número no sul do Brasil, assim como nos pampas argentinos e uruguaios, após sequências de anos com verões secos, e liquidam a cobertura vegetal das pradarias. A densidade populacional chega, nessas condições, até perto de cem indivíduos por metro quadrado. Com essa densidade, as pradarias ficam totalmente desprovidas de cobertura vegetal e o gado, uma das principais atividades econômicas, precisa ser deslocado para outras regiões (Barrientos 1995). O primeiro registro de surtos de gafanhotos no Brasil data de 1938-1946, quando pululações de *S. cancellata* migraram da Argentina e Paraguai para o Brasil, invadindo os estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Paraná (Duranton *et al*. 1987; Cosenza 1987; Barrientos 1995). Mesmo assim, a ocorrência de surtos de gafanhotos no Brasil deve ser bem mais antiga, como evidenciam dados antropológicos sobre várias tribos indígenas, que incorporaram gafanhotos em sua dieta e mitologia (Lecoq & Pierozzi 1995). Em meados de abril de 2020, foi registrado novo surto de *S. cancellata* que se deslocou do Paraguai para a Argentina e Uruguai, alcançando a região de fronteira e quase adentrando o território brasileiro.

No Brasil há relatos de ortópteros com importância econômica em diferentes regiões geográficas e embora sejam estimadas pelo menos 20 espécies de gafanhotos economicamente importantes (Lecoq 1991; Guerra 2001), ainda não há um consenso sobre quantas espécies de fato são causadoras de danos econômicos. Portanto, devemos ter cautela ao analisar listas de espécies de importância econômica porque elas podem conter tanto espécies que efetivamente apresentam populações em que suas densidades superam os níveis de dano econômico, quanto espécies que se alimentam esporadicamente de cultivares, porém com densidades abaixo do nível de dano. Nesse último caso, o uso indiscriminado de inseticidas, ou outras medidas de controle, podem desestruturar os mecanismos prístinos de regulação populacional, levando a surtos de espécies que não provocavam prejuízos antes dessas medidas (Barbosa & Schulz 1987; Barbosa *et al.* 2012).

Coleta e fixação. Os ortópteros são encontrados em praticamente todos os hábitats disponíveis em ecossistemas terrestres. Alguns habitam zonas ripárias, como brejos, margens de rios e lagoas, sendo considerados semiaquáticos. Possuem hábitos tanto diurno como noturno. Os hábitos alimentares dos ortópteros são diversificados e a ampla gama de hábitats e hábitos torna a coleta de Orthoptera um tanto quanto desafiadora, porque não existem armadilhas específicas para este grupo. Portanto, para um evento de coleta generalista de ortópteros todos os ambientes possíveis deverão ser amostrados, tanto durante o dia quanto durante a noite, e métodos de coleta ativa e passiva deverão ser empregados.

A maioria dos Caelifera é diurna, embora atividades como alimentação, acasalamento e muda também sejam realizadas durante a noite. Para a coleta ativa de gafanhotos (Acridomorpha) terrestres e semiaquáticos o método mais comum é a coleta ativa com rede entomológica (puçá), batendo na vegetação e capturando os espécimes diretamente. Uma variação da rede entomológica, mais reforçada para aguentar o impacto na vegetação, é a rede de varredura. Outros Caelifera, como os Tridactylidae e Tetrigidae são encontrados em áreas úmidas, como beiras de rios e lagoas, e solos úmidos de areia ou barro. Estes grupos também são atraídos por focos de luz.

Em Ensifera o hábito noturno é mais frequente, embora algumas espécies de grilos e esperanças sejam diurnas. Ainda que a rede entomológica ou rede de varredura seja um equipamento importante, grilos e esperanças são frequentemente coletados manualmente. Os grilos (Grylloidea) e os Anostostomatidae (Stenopelmatoidea) são capturados com auxílio de frascos de boca larga – redes de varredura não são muito indicadas para este grupo. Pode-se utilizar, além dos potes, pequenas redes de captura de peixes, utilizados em aquarismo, para captura de grilos de solo.

A coleta ativa pode ser direcionada pelo som produzido pelos grilos e esperanças adultos, otimizando-se a captura de indivíduos machos, fundamentais para estudos taxonômicos. Algumas iscas, como aveia, banana e melaço de cana podem ser utilizadas para atrair indivíduos, sobretudo grilos.

Outros métodos de coleta ativa de ortópteros incluem o guarda-chuva entomológico e o pano branco iluminado, indicado para grupos habitantes de arbustos e folhagens, como alguns

grilos (Gryllidae e Trigonidiidae) e esperanças. O segundo método consiste na instalação de uma lâmpada forte associada a um pano branco, com o intuito de ampliar a luminosidade. Diversos grupos noturnos, como Gryllidae, Oecanthidae, Tettigoniidae, Trigonidiidae e Tridactylidae, são atraídos por focos de luz e este tipo de coleta é eficiente, sobretudo para esperanças. Outros pontos de luz que podem ser explorados são postes e lâmpadas em paredes e varandas de casas, em localidades próximas à mata.

O principal método de coleta passiva de Orthoptera, sobretudo ortópteros de solo, é a armadilha de queda (pitfall). A principal vantagem dessas armadilhas é seu baixo custo e facilidade de operação. Pitfalls podem ser construídas com diversos tipos de material, de copos descartáveis a grandes baldes e utilizadas desde inventários a estudos ecológicos. Geralmente cada pitfall é preenchida com um líquido que deve ao mesmo tempo matar e preservar os indivíduos. A quantidade, disposição e tamanho das pitfalls são variáveis, assim como o líquido conservante (que deverá preservar os espécimes, principalmente o DNA). A escolha do conservante dependerá do período em que a armadilha ficará em campo. Para períodos curtos (~24h) podem ser utilizados água + detergente ou água + sal + detergente (o sal auxilia na preservação do DNA desidratando rapidamente os espécimes). Para períodos mais longos, recomenda-se o etanol. O etanol acima de 70% é o líquido mais indicado para armadilhas, pois conserva o material genético. Etanol combustível também tem se revelado uma boa alternativa ao etanol (Szinwelski *et al*. 2012b). Algumas iscas também podem ser utilizadas nas pitfalls, como melaço de cana diluído em água. Estas iscas tendem a ampliar a captura de grilos (assim como outros insetos, como formigas), porém devem permanecer até 24 horas, para evitar que o DNA seja degradado rapidamente.

Armadilhas luminosas (modelo Luiz de Queiroz, por exemplo), também são eficientes para capturas de ortópteros noturnos, sobretudo esperanças. Estas armadilhas podem ser dispostas a altura do solo ou suspensas, de preferência em uma clareira próxima a vegetação, de modo que a luminosidade se espalhe o máximo possível. O líquido conservante também é o etanol (acima de 70%).

Outras armadilhas utilizadas para captura de Orthoptera são: 1) Moericke – bandejas amarelas dispostas no solo contendo em seu interior água + detergente, as quais devem permanecer por 24 horas em campo; 2) Malaise – armadilha amplamente utilizada para diversos grupos de insetos, embora não muito eficiente para ortópteros por ser generalista, possibilita a captura de alguns indivíduos, principalmente esperanças e grilos.

O método de preservação depende do grupo e do propósito da coleta. Geralmente ortópteros mais frágeis, principalmente em Ensifera, especialmente os grilos, são preservados em via úmida, de preferência etanol 80-85%. O etanol levemente hidratado confere flexibilidade aos espécimes, evitando a queda de apêndices e facilitando o manuseio para observações taxonômicas. Por outro lado, o etanol promove a perda da coloração, mesmo se mantido por pouco tempo, principalmente em espécimes com tons de verde, padrões de coloração (manchas, listras) ou cores vivas. Tradicionalmente gafanhotos e esperanças são mantidos em via seca, montados em caixas entomológicas e de acordo com a montagem padrão para a ordem: o alfinete é inserido na parte posterior do pronoto, à direita da linha mediana; as pernas anteriores devem ser posicionadas para frente, e as médias e posteriores para trás. Estes grupos devem ser secos rapidamente, assim evitando-se a proliferação de fungos e a perda de coloração do tegumento. Em espécimes grandes recomendamos a evisceração, através de um pequeno corte na membrana cervical entre a cabeça e o pronoto. Em seguida, com uma pinça de ponta fina retira-se o conteúdo digestivo e aplica-se uma solução de ácido bórico e talco (50% cada) no interior do espécime. Essa solução irá secar o interior do espécime e evitar a proliferação de fungos (Rosas-Costa 1966), preservando-se assim a coloração original.

A manutenção dos espécimes em via seca ou úmida é uma escolha do pesquisador, sendo ambos os métodos utilizados em coleções no mundo todo. A despeito do método de preservação, destacamos a importância de ser manter indivíduos ou tecidos conservados em etanol para estudos moleculares. Geralmente o fêmur posterior é dissecado, pois são grandes e com musculatura bem desenvolvida. Em seguida, são armazenados em etanol 100% e mantidos à -20°C. Em indivíduos grandes é recomendado a retirada de uma perna mediana, uma vez que as pernas posteriores são taxonomicamente informativas entre os ortópteros. Material conservado em via seca, o qual foi desidratado em temperatura ambiente ou com o auxílio de sílica gel mantém grande parte do DNA intacto e poderá ser utilizado para essa finalidade, desde que tenha sido coletado recentemente (aproximadamente 5 anos). Material seco em estufa, devido às temperaturas elevadas, não são aconselhados para uso em estudos moleculares pois o DNA fragmenta-se nestas condições.

Chave para as subordens de Orthoptera

1. Antena longa, com mais de 30 artículos, geralmente mais longa que o corpo; tímpano, quando presente, na base da tíbia anterior (Fig. 19.8); aparelho estridulatório, quando presente, localizado na região proximal das tégminas, na região das veias medianas, cubitais e anais (Fig. 19.10), exceto Stenopelmatoidea, em que o aparelho estridulatório consiste em rugosidade nos fêmures posteriores e abdômen. Ovipositor, quando presente, geralmente alongado, com as valvas conectadas entre si ao longo do comprimento para formar uma estrutura laminar ou ensiforme (Figs 19. 11, 12, 27, 29, 58–60) exceto Gryllotalpidae, que não têm ovipositor, ou táxons que possuem ovipositor reduzido, como *Anurogryllus* (Gryllidae) (Fig. 19.16) .....**Ensifera** ... **2**

— Antena com menos de 30 artículos, mais curta que o corpo (exceto Tanaoceridae) (Fig. 19.1). Tímpano, quando presente, na lateral do primeiro tergito abdominal (Fig. 19.1). Aparelho estridulatório, quando presente, não localizado na região proximal das asas anteriores e geralmente observado na parte interna dos fêmures posteriores e a borda das tégminas ou abdômen. Ovipositor, quando presente, curto e formado por três pares de valvas independentes, articuladas na sua região proximal (Figs 19. 6, 7) .....**Caelifera** … **42**

Subordem Ensifera Chopard, 1921

Pedro G.B. Souza-Dias Museu Nacional, UFRJ, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0002-7130-1324
Diego Matheus de Mello Mendes IMDS, Instituto Mamirauá, Tefé, AM. https://orcid.org/0000-0001-5037-9686
Lucas Denadai de Campos USP, Instituto de Biociências, PG em Zoologia, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0003-2922-1571
Marcos Fianco UFPR, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Cutitiba, PR. https://orcid.org/0000-0001-6662-6311
Juliana Chamorro-Rengifo Secretaria de Educación de Guadalajara de Buga, Valle del Cauca, Colômbia. https://orcid.org/0000-0003-0707-8268

Ensifera é uma subordem monofilética, representada pelos insetos popularmente conhecidos como grilos, esperanças ou paquinhas. Os ensíferos geralmente são de hábitos noturnos, embora algumas espécies sejam ativas durante o dia e são encontrados em praticamente todos os ambientes terrestres, do interior de cavernas ao dossel florestal.

Os Ensifera diferenciam-se dos Caelifera por apresentarem antenas longas, filiformes, em algumas espécies muitas vezes maior que o comprimento do corpo; tímpano, quando presente, localizado na tíbia anterior, em uma ou em ambas as faces; produção de som por estridulação, atritando-se as tégminas, as quais são inteiramente (Grylloidea) ou parcialmente (Tettigoniidae) modificadas para produção e propagação de sons, com uma fileira estridulatória e regiões ressonantes distintas; e ovipositor alongado e evidente, exceto em algumas espécies onde houve grande redução.

Atualmente considera-se Ensifera dividida em quatro infra-ordens (duas extintas), sete superfamílias atuais (e sete extintas) e 16.334 espécies descritas, abrangendo a maior diversidade em Orthoptera. No Brasil ocorrem 1028 espécies em 9 famílias (4 superfamílias) e 299 gêneros (Cigliano *et al.* 2022).

Chave de identificação para superfamílias, famílias, subfamílias e alguns grupos de espécies de Ensifera que ocorrem no Brasil.

2 (1). Tarsos tetrâmeros (Fig. 19.8). Cercos curtos ……..…….. **3**
— Tarsos trímeros. Cercos longos ..…….....…….. **5**

3 (2). Tíbia anterior com ou sem tímpano; se presente, em apenas uma face. Asas ausentes (Anostostomatidae) (Fig. 19.11); se presentes, tégminas sem aparelho estridulatório (Gryllacrididae) (Fig. 19.12). Corpo pequeno a robusto, com cores em tons de amarelo, marrom ou cinza ..... **Stenopelmatoidea** ... **4**
— Tíbia anterior com ou sem tímpano; se presente, desenvolvido em uma ou ambas as faces. Diversos graus de desenvolvimento das asas: espécies macrópteras, braquípteras ou ápteras; quando presentes, tégminas com aparelho estridulatório. Corpo pequeno a robusto, com diversos padrões de coloração e mimetismo; muitas espécies esverdeadas e com tégminas que mimetizam folhas . **Tettigonioidea: Tettigoniidae** ….. **16**

4 (3). No Brasil, espécies ápteras (subfamília Lutosinae). Tímpano presente. Primeiro tarsômero com dois pulvilos. Corpo geralmente convexo em vista lateral, como em *Lutosa* Walker. Tegumento brilhante e glabro. Fêmur posterior ornamentado com distintos *chevrons* ao longo da face externa. Tíbia anterior sem espinhos proeminentes (Fig. 19.11) ..... **Anostostomatidae**
— Espécies ápteras, braquípteras ou macrópteras. Tégminas, quando presentes, sem aparelho estridulatório. Tímpano ausente. Fêmur posterior sem *chevrons*. Tíbia anterior com espinhos proeminentes na face interna (espécies predadoras). Primeiro tarsômero com dois pulvilos, o distal às vezes dividido em dois, ou sem pulvilos. Tegumento opaco e com cerdas (Fig. 19.12) ……..……. **Gryllacrididae**

5 (2). Pernas anteriores fossoriais, modificadas para escavação: fêmures e tíbias anteriores curtos e robustos; tíbias e tarsos com projeções pontiagudas, os dáctilos. Fêmeas sem ovipositor (Fig. 19.19) …….....…. **Gryllotalpoidea: Gryllotalpidae**
— Pernas anteriores normais, sem modificações para escavar. Fêmeas com ovipositor alongado, com ápice dilatado (exceto *Anurogryllus*) (Figs 19. 13–18, 20–25, 26–31) .. .. **Grylloidea** **6**

6 (5). Corpo geralmente coberto por cerdas, tamanho variável. Relação comprimento/largura do pronoto, em vista dorsal, variável; borda posterior do pronoto dos machos não projetada para trás. Esporões subapicais presentes na tíbia posterior, espinhos presentes ou ausentes **7**
— Corpo coberto por pequenas escamas, pequenos (menos de 20 mm). Pronoto distintamente mais longo que largo; borda posterior do pronoto dos machos expandida, cobrindo parcialmente ou inteiramente as tégminas (quando presentes); esporões subapicais ausentes na tíbia posterior, espinhos presentes (Fig. 19.22) ..... **Mogoplistidae**

7 (6). Cabeça vertical, hipognata. Pronoto com largura e comprimento iguais ou mais largo que longo. Corpo robusto, em tons de bege, marrom, cinza ou preto. Tégmina pouco flexível e opaca **8**
— Cabeça horizontal, prognata (exceto Diatrypini). Pronoto retangular, distintamente mais alongado do que largo. Corpo delicado e frequentemente verde pálido. Tégmina flexível e translúcida (Figs 19.26, 27) ..... **Oecanthidae: Oecanthinae (Oecanthini e Xabeini)**

8 (7). Tamanho reduzido (menores que 15 mm); presença de esporões subapicais longos e finos na tíbia posterior, geralmente sem espinhos; esporões subapicais da tíbia posterior dispostos em três internos (raramente quatro) e três externos (raramente quatro); esporões apicais internos dorsal e mediano da tíbia posterior muito mais longos que o ventral (3x ou mais) (Figs 19.20, 21) ..... **Trigonidiidae** **9**
— Tamanho raramente reduzido; tíbia posterior com ou sem espinhos, esporões subapicais presentes, geralmente robustos; esporões subapicais dispostos em três ou mais na face interna e quatro ou mais na face externa; esporões apicais internos dorsal e mediano da tíbia posterior não muito mais longos que o ventral **10**

9 (8). Geralmente macrópteros (machos e fêmeas); algumas espécies braquípteras, principalmente fêmeas; nos machos, as tégminas geralmente são ovaladas em vista dorsal, com aparelho estridulatório bem desenvolvido; espelho presente. Tíbia e fêmur posteriores de comprimento semelhantes; segundo tarsômero com pulvilo; ovipositor curvado para cima, não serrilhado (Fig. 19.20) ..... **Trigonidiinae**
— Geralmente braquípteros, sobretudo os machos, com aparelho estridulatório reduzido: espelho reduzido ou ausente; algumas espécies macrópteras (com tégminas e

asas posteriores bem desenvolvidas, como em *Argizala* Walker) ou ápteras; tégminas, quando presentes, truncadas distalmente; fêmeas geralmente ápteras. Fêmur visivelmente mais longo que tíbia posterior; segundo tarsômero sem pulvilo; ovipositor não curvado para cima, serrilhado dorsalmente (Fig. 19.21) ….....….....**Nemobiinae**

10 (8). Pernas, principalmente as posteriores, alongadas em relação ao corpo (aspecto araneiforme). Desenvolvimento das asas: geralmente braquípteros (tégmina reduzida) com asa posterior ausente (Figs 19.23–25, 28); poucas espécies são macrópteras (tégmina e asa posterior desenvolvidas) ou ápteras; fêmeas geralmente micrópteras (tégmina reduzida a uma pequena escama, asa posterior ausente) ou ápteras (Fig.19.29. Escapo antenal largo, proeminente (Figs 19. 23–25, 28, 29) ..... **Phalangopsidae** **11**

— Apêndices não especialmente alongados em relação ao corpo. Grande diversidade morfológica e de desenvolvimento das tégminas e asas posteriores: espécies macrópteras, braquípteras e ápteras. Escapo antenal pequeno **12**

11 (10). Apêndices, como pernas, cercos, palpos maxilares e antenas distintamente alongados em comparação aos Paragryllinae. Geralmente braquípteros, com asa posterior ausente, exceto *Lerneca* Walker; tégminas pergaminosas ou coriáceas, como em *Eidmanacris* Chopard; fêmeas geralmente micrópteras ou ápteras, exceto *Lerneca*. Basitarso posterior com uma fileira dupla de espinhos dorsais na maior parte das espécies. Fastígio pouco desenvolvido, em vista lateral, transição vértice-fastígio pouco perceptível. Ocelos laterais distantes, ou com a mesma distância entre um lateral e o mediano. Espécies terrícolas (Figs 19. 24, 25, 28, 29) ..... **Luzarinae**

— Apêndices não especialmente alongados em relação ao corpo, palpos maxilares curtos. Geralmente braquípteros, exceto *Paragryllus* Guérin-Méneville e *Rumea* Desutter-Grandcolas. Fastígio desenvolvido, com um sulco entre o fastígio e o vértice, em vista lateral, fastígio abaixo do vértice. Basitarso posterior com espinhos esparsos, não arranjados em uma fileira dupla. Ocelos laterais mais próximos entre si do que entre um lateral e o mediano. Espécies dendrófilas (Fig. 19.23) ..... **Paragryllinae**

12 (10). Cabeça globosa em vista frontal, sem cerdas (Figs 19. 13, 16). Fêmur posterior mais longo do que a tíbia posterior. Tíbias posteriores com espinhos dorsais ausentes ou presentes apenas anteriormente aos esporões subapicais. Sem pulvilos nos tarsômeros I e II das pernas anteriores e medianas e no tarsômero II das pernas posteriores. Tarsômero II não achatado dorso-ventralmente. Espécies terrícolas ..... **Gryllidae (em parte: Gryllinae e Landrevinae)** **13**

— Cabeça subtriangular em vista frontal, com cerdas (Fig. 19.18). Tíbias posteriores com espinhos dorsais anteriormente e entre os esporões subapicais. Fêmur posterior do mesmo tamanho ou mais curto que tíbia posterior. Com pulvilos nos tarsômeros I e II das pernas anteriores e medianas e no tarsômero II das pernas posteriores. Tarsômero II achatado dorso-ventralmente. Espécies terrícolas ou dendrófilas ….... **14**

13 (12). Corpo achatado dorso-ventralmente. Braquípteros, com aparelho estridulatório (exceto *Odontogryllus* Saussure e *Xulavuna* de Mello & Campos); asas posteriores ausentes. Fêmeas ápteras. Tíbia posterior com espinhos dorsais anteriores aos esporões (Fig. 19.17) ..... **Landrevinae**

— Corpo não achatado dorso-ventralmente. Espécies macrópteras, com aparelho estridulatório bem desenvolvido, ou braquípteras. Asas posteriores frequentemente presentes. Fêmeas macrópteras ou braquípteras. Tíbia posterior sem espinhos dorsais (Figs 19. 13, 16) ..... **Gryllidae (Gryllinae)**

14 (12). Macrópteros (*Eneoptera* Burmeister) ou braquípteros (*Ligypterus* Saussure); fastígio bem desenvolvido, quase no mesmo nível do vértice, mais largo que longo em vista dorsal; vértice achatado em vista frontal; escapo mais estreito que o fastígio. Esporões subapicais internos da tíbia posterior mais longos que os externos. Tarsômero I alongado, pelo menos duas vezes mais longo que tarsômero II das pernas anteriores e medianas. Habitantes de serapilheira ou arbustos baixos (Figs 19. 30, 31) ..... **Gryllidae (Eneopterinae)**

— Muitas espécies macrópteras, com aparelho estridulatório bem desenvolvido ou ausente; algumas espécies braquípteras ou ápteras. Fastígio geralmente mais longo que largo ou tão longo quanto largo em vista dorsal; vértice arredondado em vista frontal. Escapo tão ou mais largo que o fastígio. Esporão apical dorsal interno da tíbia posterior 3x ou mais longo que o esporão apical dorsal externo. Tarsômero I e II das pernas anteriores e medianas curtos, de mesmo tamanho. Habitantes de vegetação arbustiva a dossel ……. **Oecanthidae** ….... **15**

15 (14). Geralmente macrópteros ou braquípteros, com aparelho estridulatório ausente (Aphonomorphini e Cearacesaini) ou presente (Hapithini e Phyllogryllini). Ocelos laterais e mediano geralmente alinhados (Fig. 19.18). Espécies com aparelho estridulatório ausente geralmente apresentando bandas horizontais nos olhos. Margem posterior do pronoto convexa no centro. Fileira estridulatória (veia PCU) curvada, sinuosa. Fronte achatada. Tíbia posterior com no mínimo cinco esporões dorsais internos e cinco externos (5/5). Ovipositor não achatado dorso-ventralmente, ápice geralmente bem esclerosado, mais escuro que o restante do ovipositor, com as laterais fortemente serrilhadas, às vezes com pequenas projeções distais. Ápice das valvas dorsais envolvendo as valvas ventrais lateralmente (Fig. 19. 18) ….... **Podoscirtinae**

— Macrópteros, braquípteros ou ápteros; tégminas, quando presentes, com ou sem aparelho estridulatório (Figs 19. 14, 15) ausente (Tafaliscini, Neometrypini) ou presente (Paroecanthini) (Figs 19.14,15). Ocelos laterais e mediano não alinhados. Olhos sem bandas horizontais. Margem posterior do pronoto inteiramente convexa. Fileira estridulatória (veia PCU) ondulada (em forma de S). Tíbia posterior com cinco esporões dorsais internos e quatro externos (5/4) (exceto em alguns Paroecanthina 4/4 e *Perutrella* Gorochov 4/3). Ovipositor achatado dorso-ventralmente; ápice da mesma cor que o ovipositor, com as laterais do ápice lisas ou levemente serrilhadas; ápice das valvas dorsais sobre as valvas ventrais (Figs 19. 14, 15) ……... **Tafaliscinae**

16 (3). Tíbia anterior armada, na margem ventral, com quatro a oito pares de esporões longos, opostos entre si (Figs 19.32–35, 44) ... **17**

— Tíbia anterior armada com número variável de espinhos, nenhum deles notavelmente compridos, e usualmente mais curtos que os da margem dorsal das tíbias posteriores (Figs 19. 46–60) **18**

17 (16). Pequenas e delicadas. Probasisterno sem espinhos. Tímpano na tíbia anterior usualmente aberto (Figs 19. 32–35) ..... **Meconematinae** ….. **21**

— Geralmente grandes e robustas. Probasisterno usualmente com um par de espinhos. Tímpano na tíbia anterior usualmente coberto pela cutícula (parcialmente tampado) (Figs 19. 44,45) ..... **Listroscelidinae**

18 (16). Espiráculo auditivo torácico pequeno, ovalado ou circular, exposto debaixo da margem ventral do lobo lateral do pronoto **19**

— Espiráculo auditivo torácico grande, elíptico, visível na vista póstero-lateral, atrás da margem posterior do lobo lateral do pronoto (Fig. 19.8) **20**

19 (18). Fileiras estridulatórias das tégminas direita e esquerda assimétricas, a fileira direita não funcional, na tégmina esquerda, pouco desenvolvida, com poucos dentes ou quase sem nenhum dente. Tégminas sem formato de folhas; região mais larga usualmente menores que a altura do tórax; espécies macrópteras ou braquípteras. Ovipositor quase reto, altura diminuindo gradativamente do terço final ao ápice, fortemente esclerosado em quase metade de sua extensão (Figs 19. 46, 47) ..... **Pseudophyllinae**

— Fileiras estridulatórias das tégminas direita e esquerda simétricas, a fileira direita não funcional, porém bem desenvolvida, com número de dentes similar à fileira esquerda. Tégminas mimetizando folhas vivas, mortas ou com doenças foliares; região mais larga das tégminas maiores que a altura do tórax, exceto *Asbolomma* Beier; asas posteriores geralmente com manchas ocelares; espécies macrópteras, exceto *Asbolomma* e *Tanusiella* Enderlein. Ovipositor curvado para cima, altura diminuindo abruptamente do quinto final para o ápice; esclerosação mais forte restrita ao ápice (Figs 19. 48, 49) ..... **Pterochrozinae**

20 (18). Fastígio usualmente pouco evidente e não desenvolvido anteriormente, usualmente sulcado. Probasisterno desarmado de espinhos. Primeiro tarsômero cilíndrico, não sulcado bilateralmente. Tímpano da tíbia anterior geralmente aberto. Tégminas, quando desenvolvidas, não recobrindo totalmente as asas posteriores quando em repouso, exceto no grupo Cosmophylla Brunner von Wattenwyl, Itarissa Walker e *Metaprosagoga* Vignon (Fig. 19.50). Ovipositor usualmente curto, curvado para cima (exceto em algumas espécies de *Anaulacomera* Stål), serrilhado na margem apical (Fig. 19.55) (Figs 19. 50–55) .... **Phaneropterinae** **26**

— Fastígio usualmente evidente e desenvolvido anteriormente, nunca sulcado. Probasisterno geralmente armado com dois espinhos. Primeiro tarsômero com seção transversal quadrangular, bilateralmente sulcado. Tímpano da tíbia anterior geralmente coberto pela cutícula (parcialmente tampado). Tégminas usualmente encobrindo as asas posteriores quando em repouso. Ovipositor usualmente comprido, estreito e reto, não serrilhado na margem apical (Figs 19. 58, 60) (Figs 19. 56–60) ..... **Conocephalinae**

Chave para machos dos gêneros brasileiros de Meconematinae. Adaptado de Mendes *et al.* (2018).

21. Tégmina ausente ou reduzida; quando reduzida, o ápice não excede o terceiro tergito abdominal (Fig. 19.35) ……..... **22**

— Tégmina presente e longa, com o ápice ultrapassando o ápice do terceiro tergito abdominal (Figs 19. 32–34) **23**

22 (21). Mandíbulas muito assimétricas (Figs 19. 36, 37). Pronoto com porção posterior expandida e projetada para cima (Fig. 19.40) ..... ***Anisophlugis*** Chamorro-Rengifo & Olivier

— Mandíbulas quase simétricas ou ligeiramente assimétricas (Fig. 19.38). Pronoto com porção posterior não expandida (Fig. 19.39) ..... ***Phlugiola*** Karny

23 (21). Mandíbulas muito assimétricas (Fig. 19.37) ..... ***Arboraptor*** Mendes, Oliveira, Chamorro-Rengifo & Rafael

— Mandíbulas simétricas (Fig. 19.38) **4**

24 (23). Cercos ultrapassando o ápice dos estilos; cerco sinuoso em vista dorsal e apicalmente com margem interna serrilhada (Fig. 19.41) ..... ***Tyrannoraptor*** Mendes, Oliveira, Chamorro-Rengifo & Rafael

— Cercos não ultrapassando o ápice dos estilos; cerco curvo em vista dorsal e sem serrilhas (Figs 19. 42, 43) **5**

25 (24). Estilos longos, delgados e achatados dorso-ventralmente (Fig. 19.43) ..... ***Cephalophlugis*** Gorochov

— Estilos curtos, alargados e achatados lateralmente (Fig. 19.42) ..... ***Phlugis*** Stål

Chave para as tribos e grupos de gêneros dos Phaneropterinae brasileiros. Adaptado de Bruner (1915).

26 (20). Coxa anterior desprovida de espinho ……..... **27**

— Coxa anterior dotada de um distinto espinho ……..... **29**

27 (26). Pronoto afunilado, geralmente rugoso, sem *sinus* humeral (Fig. 19.62); tégminas reduzidas em forma de lóbulos; espécies braquípteras ou micrópteras ……..... **Odonturini**

— Pronoto quadrangular, com um distinto *sinus* humeral (Fig. 19.61); tégminas totalmente desenvolvidas ….. **28**

28 (27). Tégminas pouco largas e acuminadas, menores que as asas posteriores, quando estas estão presentes ……..... **Aniarae**

— Tégminas amplas, com ápice truncado, maiores que as asas posteriores ……..... **Cosmophylla**

29 (26). Fastígio da fronte laminado e muito pronunciado; asas muito largas; fêmur e tíbias posteriores laminadas e dilatadas ……..... ***Aegimia*** Stål

— Fastígio da fronte pequeno ou formando uma curta placa transversal ……..... **30**

30 (29). Vértice elevado em um dente ou uma crista dentiforme; fêmur posterior geralmente dotado de espinhos lamelares (Fig. 19.54) ……..... **Dysoniini**

— Vértice plano ou intumescido, sem espinho; fêmur posterior nunca com espinhos lamelares ……..... **31**

31 (30). Tíbia média laminada e dilatada apicalmente ……..... ..... ***Centrofera*** Brunner von Wattenwyl

— Tíbia média não dessa forma ……..... **32**

32 (31). Ovipositor curto, menor que o pronoto em comprimento, valvas livres ou separadas, lisas e dentes marginais reduzidos; placa subgenital do macho pronunciada em estreitos lobos (processos estiliformes) ou subtruncados no ápice …….. **Phyllopterini em parte (Uberabina)**

— Ovipositor tão ou mais longo que o pronoto, margens crenuladas ou serrilhada; placa subgenital do macho não dessa forma ……..…… **33**

33 (32). Tíbia anterior sulcada na margem dorsal, ou plana, mas angulada, margem externa geralmente com espinhos; lóbulos meso e metabasisternais curtos …….…… **34**

— Tíbia anterior e média arredondada na margem dorsal, geralmente totalmente desprovida de espinhos, quando sulcada o espinho apical está ausente; lóbulos meso e metabasisternais curtos ou longos ……..…… **39**

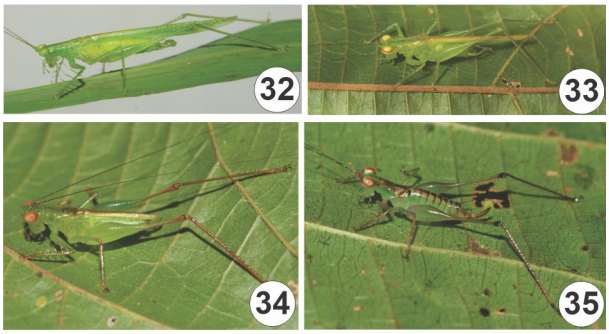
34 (33). Fastígio do vértice um acuminado ou truncado, menos largo que o primeiro segmento antenal ……..…. **35**

— Fastígio do vértice obtuso, muito mais amplo que o primeiro segmento antenal ……..…… **Amblycoryphini**

35 (34). Pronoto em formato de sela, com disco elevado posteriormente; tégmina com a margem anal sinuada; tímpanos pouco abertos …….…… **Percynini**

— Pronoto não dessa forma, não elevado posteriormente; tégmina não dessa forma; tímpanos muito aberto ….. **36**

36 (35). Tégmina baixa, margem costal geralmente sinuosa; fêmur anterior comprimido no ápice; fêmur posterior com lobos geniculares com longos espinhos ……..…… **Insarini**



Figuras 19.32–35. Orthoptera, Tettigoniidae, Meconematinae, vl. **32**, *Phlugis gracila* Nickle; **33**, *Tyrannoraptor arboreus* (Nickle); **34**, *Arboraptor viridis* Mendes, Oliveira, Chamorro-Rengifo & Rafael; **35**, *Phlugiola igarape* Mendes, Oliveira, Alves-Oliveira & Rafael. Fonte: Diego M.M. Mendes.

— Tégmina ampla, margem costal reta; fêmur anterior arredondado no ápice; fêmur posterior com lobos geniculares obtusos ou com pequenos espinhos ……..... **37**

37 (36). Carena pronotal nunca elevada, dentada ou crenulada ... **38**
— Carena pronotal elevada, dentada ou crenulada (Fig. 19.53) ..... **Steirodontini**

38 (37). Vértice plano; pronoto com o disco plano, lobos laterais inseridos em ângulo reto; região proximal das antenas não entumecidas; tégminas usualmente verdes (Figs 19. 51, 55) ..... **Scudderiini**
— Vértice arredondado; pronoto com disco em forma similar a uma sela; lobos laterais do pronoto inseridos em curvatura obtusa; região proximal das antenas entumecidas; tégminas nunca verdes ……..... ***Scaphura* Kirby**

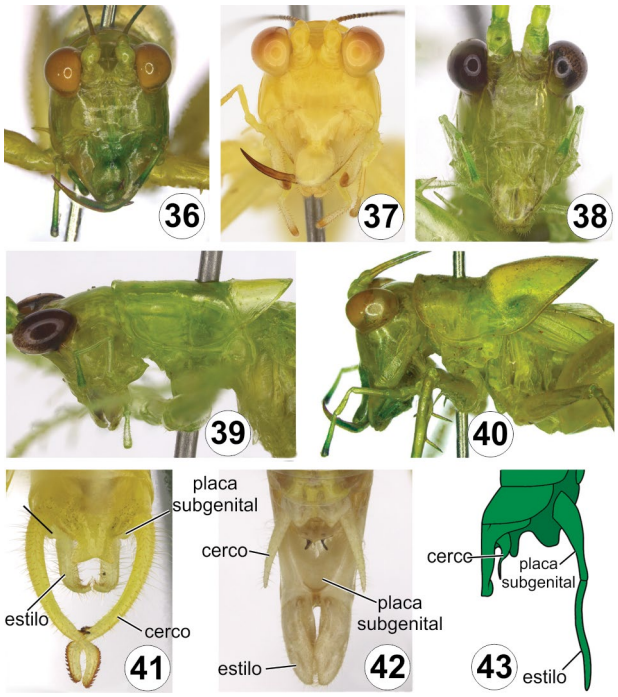
39 (33). Fêmur médio arredondado na margem ventral; fêmur posterior aplanado na margem ventral; placa subgenital dos machos nunca com estilos; ovipositor mais longo que o pronoto, geralmente pouco curvado …. **Phaneropterini**
— Todos os fêmures sulcados na margem inferior; placa subgenital dos machos usualmente com estilos; ovipositor raramente maior que o pronoto, amplamente curvado …….. **40**

40 (39). Lobos laterais do mesobasisterno triangulares, não pronunciados; lobos metabasisternais arredondados; ovipositor acuminado **41**
— Lobos meso e metabasisternais triangulares e pronunciados; ovipositor truncado, ou acuminado, mas com as valvas separadas e lisas……..…**Microcentrini**

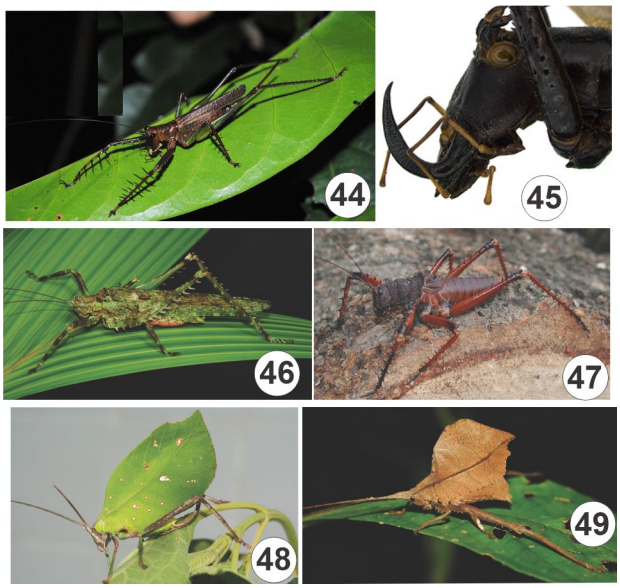
41 (40). Fastígio da fronte sem tocar o fastígio do vértice; fronte intumescida (Fig. 19.50) .... **Phyllopterini em parte (Phyllopterina)**
— Fastígio da fronte em continuidade com o fastígio do vértice; fronte não intumescida (Fig. 19.52) ……. **Pycnopalpini**

Famílias de Ensifera em ordem alfabética

Anostostomatidae (Stenopelmatoidea) (Fig. 19.11). São conhecidas 277 espécies, distribuídas ao longo das regiões tropicais e subtropicais do mundo. No Brasil, apenas a subfamília Lutosinae é encontrada, com 9 espécies descritas em quatro gêneros, *Apotetamenus* Brunner von Wattenwyl, *Lutosa* (Fig. 19.11), *Neolutosa* Gorochov e *Tintiyakus* Cadena-Castañeda, Mendes & Heleodoro (Cigliano *et al.* 2022). São facilmente identificáveis pelo corpo convexo em vista lateral, tegumento brilhante, glabro, ausência de asas nos dois sexos e os fêmures posteriores muito robustos e com distintos *chevrons* na face externa.



Figuras 19.36–43. Orthoptera, Tettigoniidae, Meconematinae. **36**, *Anisophlugis appendicula* (Gorochov), cabeça do macho, vf; **37**, *Arboraptor viridis* Mendes, Oliveira, Chamorro-Rengifo & Rafael, cabeça do macho, vf; **38**, *Phlugis* sp., cabeça do macho, vf; **39**, *Phlugis* sp., cabeça e pronoto, vl; **40**, *Anisophlugis appendicula* (Gorochov), cabeça e pronoto, vl; **41-43**, terminália; **41**, *Tyrannoraptor arboreus* (Nickle), vd; **42**, *Phlugis* sp., vd; **43**, *Cephalophlugis cephalotes* (Bolívar), vl. Fonte: figs 36, 40, Renan S. Olivier & Juliana Chamorro-Rengifo; 37-39, 41-42, Diego M.M. Mendes; 43, adaptado de Gorochov (1998).



Figuras 19.44–49. Orthoptera, Tettigoniidae, **44–45**, Listroscelidinae, vl. *Venatorellus viridipedes* Mendes, Chamorro-Rengifo & Rafael; **45**, Mandíbulas assimétricas de macho de *Cerberodon* sp. **46–47**, Pseudophyllinae, vl. **46**, *Acanthodis* sp.; **47**, *Panoploscelis* sp. **48–49.** Pterochrozinae, vl. **48**, *Cycloptera* sp.; **49**, *Typophyllum* sp. Fonte: Diego M.M. Mendes.

Gryllacrididae (Stenopelmatoidea) (Fig. 19.12). São conhecidas 884 espécies, distribuídas ao longo das regiões tropicais e subtropicais do mundo. No Brasil, ocorrem 26 espécies em

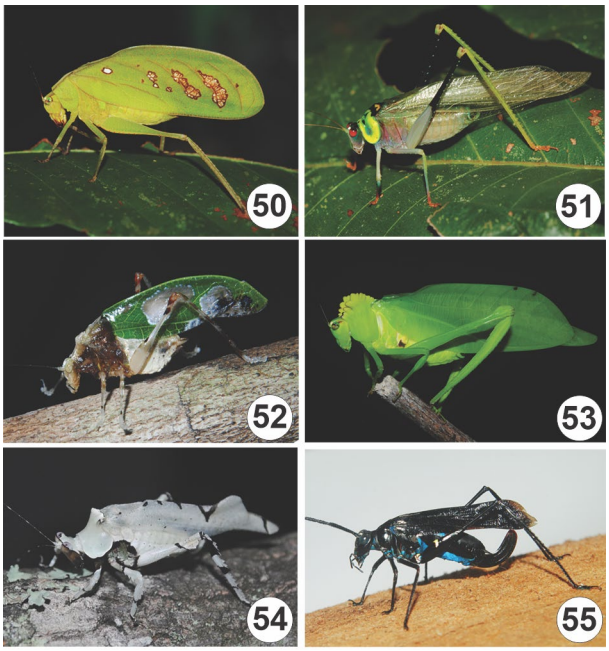
9 gêneros (Cigliano *et al.* 2022). São ápteros, braquípteros ou macrópteros. Tégminas, quando presentes, sem aparelho estridulatório. Tímpano ausente. Fêmur posterior sem *chevrons*. São predadores, a tíbia anterior armada com espinhos proeminentes na face interna. Primeiro tarsômero com dois pulvilos, o distal às vezes dividido em dois, ou sem pulvilos. Tegumento opaco, em relação aos Anostostomatidae e com cerdas. São noturnos e muitas espécies são encontradas deslocando-se ativamente na vegetação. São capazes de produzir seda a partir de glândulas labiais e utilizam as peças bucais para construir abrigos, enrolando ou juntando duas folhas vivas e prendendo as extremidades com a seda, onde passam o dia. Outras espécies constroem abrigos semelhantes em troncos ou no solo.

Gryllidae (Grylloidea) (Figs 19.13, 16, 17, 30, 31). Família mais diversa em Grylloidea, com cerca de 1.970 espécies distribuídas mundialmente. No Brasil são registradas 40 espécies, em 16 gêneros, agrupadas nas subfamílias Eneopterinae, Gryllinae, e Landrevinae (Cigliano *et al.* 2022). Esta família vem sendo estudada sistematicamente, principalmente a partir do trabalho de Chintauan-Marquier *et al.* (2016), que demonstrou que as relações internas desta família não refletem a classificação tradicional. Recentemente, um dos clados de Gryllidae foi formalmente elevado a nível de família, os Oecanthidae (Campos *et al.* 2022).

Eneopterinae (Figs 19. 30, 31). Formato geral do corpo frequentemente fusiforme. Olho pequeno a moderado. Vértice achatado em vista frontal; fastígio mais largo que longo em vista dorsal. Tíbia posterior com quatro a cinco esporões dorsais internos e externos e espinhos entre os esporões. Segundo tarsômero achatado dorso-ventralmente, com pulvilo. Macrópteros, como *Eneoptera* (Fig. 19.30), ou braquípteros, como *Ligypterus* (Fig. 19.31); aparelho estridulatório presente nos machos. Ovipositor usualmente longo, reto, tão comprido quanto o resto do corpo; porção final do ovipositor esclerosada. São registradas cinco espécies em dois gêneros no país, a mais amplamente distribuída é *Eneoptera surinamensis* (De Geer) (Fig. 19.30), ocorrendo em todo o território nacional. São encontrados sobre arbustos baixos e serapilheira, tanto em florestas como em áreas abertas.

Gryllinae (Figs 19.13, 16). São terrícolas, raramente arborícolas, muitas espécies semifossoriais. Variam de menos de 20 mm a mais de 50 mm de comprimento. A maioria possui cor escura, variando do preto ao marrom. Cabeça globular, sem cerdas. Tíbia posterior com pelo menos quatro esporões dorsais internos e quatro externos, sem espinhos entre eles. Em geral, macrópteros, com tégminas e asas posteriores bem desenvolvidas; algumas espécies são braquípteras, principalmente as fêmeas. Aparelho estridulatório bem desenvolvido, com harpa e espelho evidentes; campo apical geralmente presente. Ovipositor tubular, esclerosado, na maioria das espécies, rudimentar em *Anurogryllus* e *Paranurogryllus* Mesa & Garcia. As espécies mais frequentes em ambientes urbanos pertencem a esta subfamília, como *Anurogryllus* (Fig. 19.16), *Gryllus* L. (Fig. 19.13) e *Gryllodes* Saussure. São registradas 21 espécies em nove gêneros no Brasil (Cigliano *et al.* 2022).

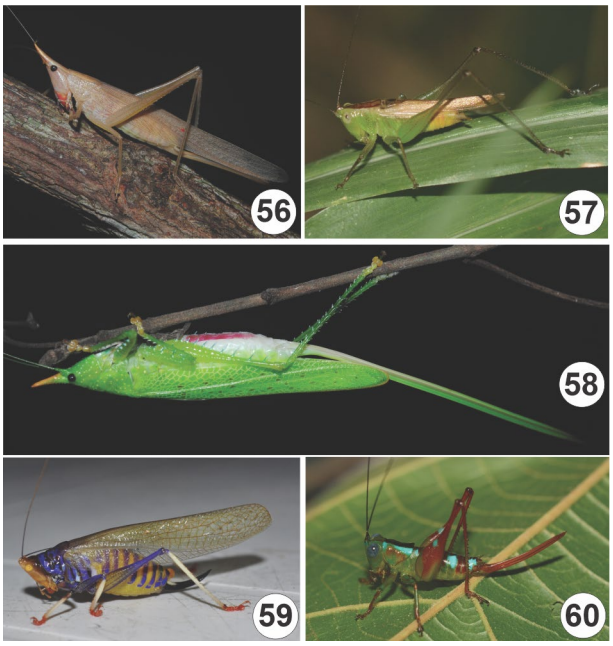
Landrevinae (Fig. 19.17). Grilos encontrados na serapilheira (hábito estraminícola) ou sob troncos mortos, semelhantes aos



Figuras 19.50-55. Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae, vl. **50**, *Metaprosagoga insignis* (Vignon); **51**, *Euceraia insignis* Hebard; **52**, *Pycnopalpa* sp.; **53**, *Cnemidophyllum* sp.; **54**, *Lichenomorphus* sp.; **55**, *Aganacris nitida* (Perty). Fontes: Diego M.M. Mendes.

Gryllinae. No geral são braquípteros; aparelho estridulatório presente, exceto em *Odontogryllus* (Fig. 19.17) e *Xulavuna*. Tíbia posterior com espinhos anteriores aos esporões. Subfamília com quase 200 espécies descritas, a maior parte delas do sudeste asiático e ilhas do Pacífico. No Brasil, Landrevinae abrange 11 espécies, em cinco gêneros, todos pertencentes a tribo Odontogryllini.

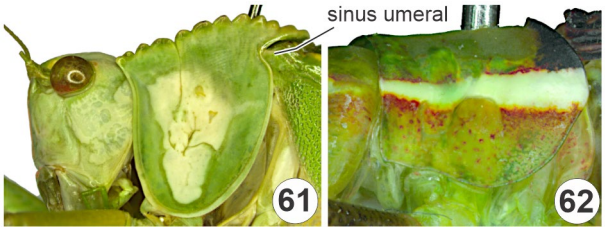
Tafaliscinae (Figs 19.14, 15). Dendrófilos, de hábitos noturnos, sendo encontrados deslocando-se sobre a vegetação. Apresenta uma diversidade morfológica notável, como tégminas desenvolvidas, reduzidas ou ausentes, com estruturas genitais regredidas ou não, pernas posteriores curtas ou longas. Todas as espécies possuem ovipositor achatado dorso-ventralmente, além de apresentarem, em sua maioria, cinco esporões subapicais internos e quatro externos (exceto alguns gêneros em Paroecanthini com cinco esporões subapicais internos e cinco externos e o gênero *Perutrella* com 4 esporões subapicais internos e 3 externos). Corpos robustos a longilíneos. Quarto e quinto artículos dos palpos maxilares de tamanho similar, o quinto levemente curvado para cima. Quando o aparato estridulatório está presente nos machos, a fileira estridulatória pode ser sinuosa ou em formato de "s" (Paroecanthini). Tíbia posterior geralmente mais longa que o fêmur posterior. Além do ovipositor ser achatado dorso-ventralmente (sinapomorfia do clado), ele é curvado para cima em vista lateral; com o ápice das valvas dorsais sobre as valvas ventrais. Está dividido em duas supertribos, Paroecanthidi com Paroecanthini e Neometrypini e Tafaliscidi com apenas a tribo Tafaliscini. Apesar desse grupo ser exclusivamente neotropical, ele foi pouco estudado no Brasil, principalmente pela dificuldade de coleta; devido sua afinidade com a vegetação, são encontrados de arbustos baixos ao dossel e poucos métodos de coleta são eficientes para o grupo. No Brasil, os Tafaliscinae possuem nove gêneros e 36 espécies descritas.



Figuras 19.56-60. Orthoptera, Tettigoniidae, Conocephalinae, vl. **56**, *Neoconocephalus* sp.; **57**, *Conocephalus* sp.; **58**, *Copiphora longicauda* Serville; **59**, *Vestria* sp.; **60**, *Paraxiphidium iriodes* Mendes & Oliveira. Fonte: Diego M.M. Mendes.

Gryllotalpidae (Gryllotalpoidea) (Fig. 19.19). São conhecidos popularmente como paquinhas. A principal característica é a presença de pernas anteriores fossoriais, modificadas para escavação, com fêmures e tíbias curtos e robustos e tíbias e tarsos com projeções pontiagudas, os dáctilos. Corpo geralmente marrom-claro, cilíndrico, cabeça pequena, pronoto formando um escudo dorsal robusto, auxiliando na escavação. Pernas posteriores não adaptadas para o salto e menos robustas que outros ortópteros. Asas desenvolvidas, às vezes reduzidas, raramente ausentes. Machos com aparelho estridulatório. Fêmeas com ovipositor reduzido ou ausente. Passam a maior parte da vida em túneis superficiais, em solos arenosos e úmidos na beira de rios, lagos e lagoas, saindo a noite para acasalar, voando distâncias razoáveis. Alimentam-se de detritos vegetais e raízes que encontram em seus túneis, provavelmente também predando pequenos animais. São conhecidas 133 espécies, distribuídas mundialmente e no Brasil são 12 espécies em 4 gêneros (Cigliano *et al.* 2022).

Mogoplistidae (Grylloidea) (Fig. 19.22). Também chamados de grilos com escamas, porque têm o corpo coberto por pequenas escamas. Pequenos, raramente excedem 15 mm de comprimento. Cabeça com fronte curta e achatada entre as antenas, estas separadas da fronte por um sulco transversal. Pronoto, em vista dorsal, mais longo do que largo; borda posterior do pronoto dos machos expandida, com a margem posterior convexa e mais larga que a anterior. Segundo tarsômero muito curto, comprimido lateralmente. Tíbia posterior tipicamente serrilhada por todo comprimento e sem esporões. Fêmeas ápteras. Machos com tégminas desenvolvidas ou reduzidas, escondidas sob o pronoto e sem o segundo par de asas, ou ápteros; tégminas, quando presentes, com aparelho estridulatório. Ovipositor reto, em forma de agulha. Apenas duas espécies registradas para o Brasil, pertencentes ao gênero *Ornebius* Guérin-Méneville. Grupo amplamente subamostrado no país.



Figuras 19.61-62. Orthoptera, Tettigoniidae, Phaneropterinae, detalhes do pronoto, vl; **61**, *Steirodon dentiferoides* Emsley; **62**, *Xenicola xukrixi* Fianco, Faria & Braun. Fonte: Marcos Fianco.

Oecanthidae (Grylloidea) (Figs 19.10, 14, 15, 18, 26, 27). Recentemente definida por Campos *et al.* (2022), é a segunda família em diversidade no país, com 62 espécies registradas em 3 subfamílias (Oecanthinae, Podoscirtinae e Tafaliscinae). Até o momento, não existe registro da subfamília Euscyrtinae em território nacional. Mundialmente, são 1.423 espécies em 153 gêneros. São grilos habitantes da vegetação, de arbustos ao dossel, e possuem uma ampla diversidade de desenvolvimento de tégminas, de espécies ápteras a macrópteras. A presença e o desenvolvimento do aparelho estridulatório também é variável dentro do grupo. A família é caracterizada pelos primeiro e segundo tarsômeros das pernas anteriores e medianas achatados dorsoventralmente (exceto alguns Oecanthidi), curtos e de mesmo tamanho, com a presença de pulvilo. Esporões apicais internos da tíbia posterior três ou mais vezes longos que os esporões apicais externos (principalmente os dorsais). Ápice do ovipositor geralmente com projeções, protuberâncias e/ou serrilhados laterais.

Oecanthinae (Figs 19.10, 26, 27). São chamados de grilos-arborícolas, devido a seu hábito, mas ocorrem também sobre vegetação baixa. Composta atualmente por duas supertribos, todas encontradas no Brasil: Oecanthidi e Diatrypidi. Dentro de Oecanthidi, Oecanthini e Xabeini variam de 10 a 15 mm de comprimento, são delicados e de coloração pálida, usualmente verde ou amarelo claros, com asas translúcidas; cabeça prognata (Figs 19. 26, 27); ocelos ausentes; pronoto distintamente mais alongado do que largo, retangular (Figs 19. 26, 27). Pernas delicadas; fêmur posterior longo, mas não muito dilatado na base; tíbia posterior adornada com cinco esporões dorsais internos e cinco externos, com espinhos entre eles, ou totalmente lisa; segundo tarsômero pequeno, comprimido lateralmente, garras bífidas. Macrópteros, com aparelho estridulatório bem desenvolvido nos machos. Ovipositor em forma de agulha, valvas dorsais denticuladas no ápice, característica para a oviposição endofítica. Diatrypidi, representada apenas por Diatrypini com o gênero *Diatrypa*, é caracterizada por um tamanho diminuto, tanto as tégminas como as asas posteriores desenvolvidas e aparato estridulatório presente (Fig. 19.10). Campo apical das tégminas geralmente mais curto que o espelho, tímpanos internos e externo presentes; esporões subapicais da tíbia posterior 5/5. Ápice do ovipositor globoso com projeções distais.

Podoscirtinae (Fig. 19.18). Dendrófilos, de hábitos noturnos, sendo encontrados deslocando-se sobre a vegetação. O formato das asas confere ao corpo um formato fusiforme. Tíbia posterior com no mínimo cinco esporões dorsais internos e cinco externos, e com três esporões apicais externos muito curtos. Primeiro tarsômero curto, com espinhos dorsais fortes

e irregularmente distribuídos; segundo tarsômero comprimido dorso-ventralmente, com pulvilo; terceiro tarsômero curto. As fêmeas geralmente apresentam o ápice do ovipositor fortemente esclerosado, de coloração mais escura; o ápice das valvas dorsais envolve lateralmente o ápice das valvas ventrais, sendo serrilhados e com pequenas projeções. Atualmente está dividida em 7 tribos e duas supertribos (Podoscirtidi e Hapithidi). No Brasil, encontramos apenas o clado Hapithidi com quatro tribos: Aphonomorphini, Cearacesaini, Hapithini e Phyllogryllini. No total, são 24 espécies distribuídas em 7 gêneros.

Phalangopsidae (Grylloidea) (Figs 19. 23–25, 28, 29). Família distribuída ao longo das regiões tropicais e subtropicais do mundo, com quase 1.100 espécies descritas (Cigliano *et al*. 2022). No Brasil, assim como na região Neotropical, Phalangopsidae é notavelmente diversa, sendo a família com maior número de espécies registradas para o país: 126. Os grilos desta família destacam-se por apresentarem apêndices alongados, sobretudo as pernas, conferindo um aspecto araneiforme. Suas espécies geralmente são braquípteras, com asas posteriores ausentes, ou ápteras; poucas espécies são macrópteras. Os escapos antenais são notavelmente desenvolvidos, mais largos que o fastígio. Muitas espécies com padrão de coloração marmoreado em diversos tons de marrom, com pernas aneladas; poucas espécies, como em *Phalangopsis* Serville, *Endecous* Saussure ou *Laranda* Walker possuem coloração uniforme. São majoritariamente noturnos, habitantes da serapilheira; cavidades diversas (fendas e frestas em barrancos, tocas e cavernas) ou troncos vivos; algumas espécies são troglóbias. A filogenia mais recente publicada para a superfamília (Chintauan-Marquier *et al*. 2016) recuperou Phalangopsidae como uma das famílias monofiléticas de Grylloidea, mas suas relações internas mostraram-se amplamente instáveis, com as três subfamílias tradicionalmente conhecidas na região Neotropical (Luzarinae, Paragryllinae e Phalangopsinae) para ou polifiléticas. Esta família também vem sendo investigada sistematicamente e, para fins práticos, consideraremos duas subfamílias no país: Luzarinae e Paragryllinae.

Luzarinae (Figs 19.24, 25, 28, 29). Subfamília endêmica da região Neotropical, com quase 300 espécies descritas, das quais 69 ocorrem no país (Cigliano *et al*. 2022). Seus apêndices, como pernas, cercos, palpos maxilares e antenas são ainda mais alongados em relação ao corpo do que nos demais táxons de Grylloidea. Geralmente braquípteros, com asa posterior ausente (Fig. 19.25), exceto *Lerneca* (macrópteros); tégminas pergaminosas ou coriáceas, como em *Eidmanacris* Chopard (Figs 19. 24, 28); fêmeas geralmente micrópteras ou ápteras (Fig. 19.29), exceto *Lerneca*. Basitarso posterior com uma fileira dupla de espinhos dorsais na maior parte das espécies. Fastígio pouco desenvolvido, em vista lateral, transição vértice-fastígio pouco perceptível. Ocelos laterais distantes, ou com a mesma distância entre um lateral e o mediano. São noturnos (exceto *Lerneca*) e terrestres, com espécies cavícolas (habitantes de cavidades naturais, como fendas e frestas em barrancos, tocas, grutas e cavernas), estraminícolas (habitantes de serapilheira) ou troglóbias (ocorrem exclusivamente no interior de cavernas).

Paragryllinae (Fig. 19.23). Subfamília de distribuição Pantropical. No Brasil, são 18 espécies conhecidas (Cigliano *et al*. 2022). Os Paragryllinae são noturnos, dendrófilos, encontrados em troncos, principalmente troncos vivos. Os apêndices não especialmente alongados em relação ao corpo; palpos maxilares curtos. Geralmente braquípteros, exceto *Paragryllus* Guérin-Méneville e *Rumea* Desutter-Grandcolas (macrópteros). Fastígio desenvolvido, com um sulco entre o fastígio e o vértice; em vista lateral, fastígio abaixo do vértice. Ocelos laterais mais próximos entre si do que entre um lateral e o mediano. Basitarso posterior com espinhos esparsos, não arranjados em uma fileira dupla.

Tettigoniidae (Tettigonoidea) (Figs 19. 8, 32–62). A superfamília Tettigonioidea inclui apenas uma família atual, Tettigoniidae, os insetos popularmente conhecidos como esperanças. A família é mais diversa em Orthoptera, com quase oito mil espécies descritas (Cigliano *et al*. 2022). Também é a mais diversa no Brasil, com 668 espécies descritas em 191 gêneros (Cigliano *et al*. 2022). A esta família pertencem os insetos popularmente conhecidos como esperanças. Possuem grande diversidade morfológica e de hábitos. Muitas espécies mimetizam folhas secas, vivas ou doentes, e algumas mimetizam líquens; algumas espécies ainda mimetizam outros insetos, como em *Aganacris* (Fig. 19.55) e *Scaphura*. Tarsos tetrâmeros. Tíbia anterior com ou sem tímpano; se presente, desenvolvido em uma ou ambas as faces. Em repouso, tégmina esquerda sobre a tégmina direita; fileira estridulatória pode estar presente em ambas as tégminas; em algumas espécies, as fêmeas também possuem aparelho estridulatório; harpa ausente, espelho como principal estrutura ressonante. Tettigoniidae abriga 19 subfamílias atuais, seis ocorrendo no Brasil. Tettigoniidae vem sendo estudada sistematicamente (Mugleston *et al*. 2013, 2018) e o monofiletismo de algumas subfamílias tradicionais vêm sendo contestado em filogenias recentes.

Conocephalinae (Figs 19. 56–60). Aparência delicada a robusta, e coloração geralmente verde (Figs 19.57, 58), mas com variações entre marrom, azul, vermelho e amarelo (Figs 19. 59, 60). Muitas espécies com fastígio desenvolvido, coniforme. Probasisterno com um par de espinhos. Tíbia anterior sem espinhos apicais dorsais. Tíbia posterior com um ou dois espinhos dorsais distais. Tímpano usualmente coberto. Tégminas desenvolvidas ou reduzidas, raramente ausentes, como em *Dectinomima* Caudell; longas e relativamente estreitas. Machos com aparelho estridulatório bem desenvolvido. Ovipositor longo, algumas vezes maior que o comprimento do corpo (Fig. 19.58). Algumas espécies são comumente encontradas em ambientes urbanos, principalmente em *Conocephalus* Thunberg (Fig. 19.57) e *Neoconocephallus* Karny (Fig. 19.56). Compreende os grupos tradicionalmente tratados como Conocephalinae, Copiphorinae e Agraeciinae, atualmente reconhecidos como tribos. Habitam vegetação arbustiva, árvores e gramíneas. A maioria é fitófaga, mas há espécies predadoras. No Brasil são registradas 147 espécies, em 36 gêneros.

Listroscelidinae (Figs 19. 44, 45). De aparência forte e robusta, e coloração variável, desde verde até marrom. Fastígio estreito, menor que a largura do escapo, lateralmente comprimido e frequentemente sulcado. Margem interna da tíbia anterior com cinco a sete esporões grandes, curvos e móveis, sendo o maior esporão tão ou mais longo que a soma do primeiro e segundo tarsômero. Muitas espécies com o fêmur anterior e médio com fortes espinhos. Geralmente com espinhos ou tubérculos no

pro, meso e metabasisterno. Tégminas e asas bem desenvolvidas, raramente reduzidas. O gênero endêmico *Hamayulus* Fialho, Chamorro-Rengifo & Lopes-Andrade é notável por ter machos com as tégminas extremamente reduzidas, restando apenas a região da fileira estridulatória e fêmeas ápteras. Algumas espécies com mandíbulas superdesenvolvidas, como em *Carliella* Karny, *Monocerophora* Walker e *Cerberodon* Perty (Fig. 19.45). Todas as espécies são predadoras de outros insetos e utilizam os espinhos das pernas anteriores para subjugar as presas. No Brasil existem 23 espécies em 10 gêneros, a maior diversidade conhecida é da Mata Atlântica.

Meconematinae. (Figs 19. 32–43). De aparência delicada e fina, em geral com coloração verde-clara, algumas amareladas. Comprimento variando de 9 a 25 mm. Fastígio usualmente sulcado, estreito e lateralmente comprimido. Olhos alongados longitudinalmente e, protuberantes e muitas vezes com um colorido vivo (Figs 19. 33, 35). Extremidade da mandíbula afilada. Prosterno sem espinhos. Tíbia anterior com esporões longos. Tímpano da tíbia anterior exposto. Assim como em Listroscelidinae, nos gêneros *Anisophlugis* Chamorro-Rengifo & Olivier e *Arboraptor* Mendes, Oliveira, Chamorro-Rengifo & Rafael os machos possuem mandíbulas assimétricas e superdesenvolvidas (Figs 19. 36, 37). Em alguns gêneros os adultos são braquípteros e facilmente confundidos com imaturos, como em *Phlugiola* Karny (Fig. 19.35). São predadoras de outros insetos, mas podem se alimentar de folhas e sementes de gramíneas. Ágeis, habitam florestas e áreas abertas, vegetação aquática e algumas espécies ocorrem no dossel, estas últimas em geral com aparência mais robusta e olho mais desenvolvido. No Brasil existem 18 espécies em seis gêneros, a maior diversidade em *Phlugis* (Fig. 19.32) (11 espécies).

Phaneropterinae. (Figs 19. 50–55). Morfologicamente diversos, com aparência delicada ou robusta. Grande diversidade de cor, de verde a preto, acompanhados por tons de amarelo, vermelho, azul e prateado, cores opacas e brilhantes. Alguns com aspecto de folhas (Figs 19. 50, 53) e, às vezes, com texturas com aparência de fungos ou líquens (Fig. 19.54). Algumas são miméticas de vespas caçadoras, como em *Aganacris* (Fig. 19.55) e *Scaphura*. Cabeça relativamente pequena e arredondada. Probasisterno desprovido de espinhos. Tíbia anterior deprimida dorso-ventralmente, com seção transversal quase quadrada na região distal. Primeiro e segundo tarsômeros subcilíndricos, não sulcados lateralmente. Tégminas presentes ou ausentes; quando totalmente desenvolvidas e em repouso, não sobrepassam as asas posteriores, com exceção às espécies de Cosmophylla Brunner von Wattenwyl, Itarissa Walker e *Metaprosagoga* Vignon. Aparelho estridulatório bem desenvolvido, mesmo nas espécies com tégmina reduzida. Ovipositor geralmente curto, em forma de foice, exceto em alguns Phaneropterini e em *Xenicola* Uvarov, muito comprimido lateralmente e com as bordas serrilhadas. Ocorrem nas florestas tropicais e subtropicais, em vegetação de Cerrado e em regiões semiáridas, em arbustos e no dossel. São quase inteiramente fitófagas. É a maior subfamília de Tettigoniidae, com 293 espécies registradas para o Brasil, em 70 gêneros.

Pseudophyllinae (Figs 19. 46, 47). Geralmente verdes ou marrons, de tons geralmente escuros e tamanho médio a grande (30-100 mm). A maioria mimetiza folhas em diferentes estados, desde folhas jovens até em decomposição. Algumas com texturas mimetizando galhos secos, líquens ou fungos (Fig. 19.46). Cabeça arredondada. Antena grossa. Escleritos antenais bem desenvolvidos, especialmente na margem interna. Probasisterno usualmente com um par de espinhos. Tíbias sem espinhos apicais. Tíbia anterior com seção transversal cilíndrica ou oval. Tímpano comumente encoberto pela cutícula. Primeiro e segundo par de tarsos sulcados lateralmente. Tégmina e asas posteriores reduzidas a completamente desenvolvidas. Aparelhos estridulatórios bem desenvolvidos. Ovipositor usualmente de comprimento moderado, em alguns casos muito curvados para cima e com pequenos dentes. A maioria habita florestas tropicais, são fitófagas e algumas provavelmente predadoras. Durante o dia encostam o corpo contra os ramos de árvores, sendo quase imperceptíveis. Algumas espécies são notáveis pela grande quantidade de espinhos defensivos presentes nas pernas e corpo, como em *Panoploscelis* (Fig. 19.47). É a segunda maior subfamília de Tettigoniidae, com 110 espécies para o Brasil, em 50 gêneros.

Pterochrozinae (Figs 19. 48, 49). A maioria das espécies apresentam tégminas arredondadas ou ovaladas com aparência de folha verde (Fig. 19.48), seca ou com manchas de aparência necrótica (Fig. 19.49). Algumas espécies, como nos gêneros *Pterochroza* (L.), *Ommatoptera* Pictet e *Tanusia* Stål, possuem um display defensivo incomum, abrindo as asas e exibindo colorações de advertência e manchas ocelares. Essa subfamília era considerada como uma tribo de Pseudophyllinae e atualmente é reconhecida como uma subfamília monofilética, sendo mais proximamente relacionada aos Phlugidini (Meconematinae) e a Conocephalinae, do que aos Pseudophyllinae (Mugleston *et al.* 2013, 2018). São esperanças de hábitos florestais, geralmente encontradas na vegetação arbustiva. São reconhecidas 161 espécies e no Brasil ocorrem 37 em 10 gêneros.

Trigonidiidae (Grylloidea) (Figs 19. 20, 21). Os grilos desta família são pequenos, menores do que 15 mm. Família diversa, com mais de mil espécies distribuídas mundialmente, 47 no Brasil (Cigliano *et al.* 2022). Espécies ápteras, braquípteras ou macrópteras. Tíbia posterior com esporões apicais longos e finos, geralmente sem espinhos entre os esporões subapicais.

Nemobiinae (Fig. 19.21). São conhecidas 364 espécies, distribuídas mundialmente. No Brasil ocorrem 33 espécies em 12 gêneros (Cigliano *et al.* 2022). Geralmente braquípteros, sobretudo os machos, com aparelho estridulatório desenvolvido ou reduzido; espelho geralmente ausente; algumas espécies macrópteras (com tégminas e asas posteriores bem desenvolvidas, como em *Argizala* Walker) ou ápteras; fêmeas geralmente ápteras. Mais robustos que os Trigonidiinae. Fêmur visivelmente mais longo do que a tíbia posterior; segundo tarsômero sem pulvilo. Ovipositor não curvado, serrilhado dorsalmente. Noturnos ou diurnos, habitantes da serapilheira.

Trigonidiinae (Fig. 19.20). São conhecidas 661 espécies, distribuídas mundialmente. No Brasil são conhecidas 19 espécies em 6 gêneros (Cigliano *et al.* 2022). Corpo delgado, geralmente macrópteros (machos e fêmeas); algumas espécies braquípteras, principalmente fêmeas; nos machos, as tégminas geralmente são ovaladas em vista dorsal, com aparelho estridulatório bem desenvolvido, com espelho presente. Tíbia e fêmur posteriores de comprimento semelhantes; segundo tarsômero com pulvilo. Ovipositor curvado para cima, não serrilhado. Geralmente diurnos, habitantes de vegetação arbustiva e arbórea.

Subordem Caelifera Ander, 1936

Maria Kátia Matiotti da Costa PUC/RS, Porto Alegre, RS. https://orcid.org/0000-0003-2586-8052
Daniela Santos Martins Silva UFV, Campus Rio Parnaíba, MG. https://orcid.org/0000-0002-5125-8197
Renan da Silva Olivier UFMS, Instituto de Biociências, Campo Grande, MS. https://orcid.org/0000-0002-2787-7211
Fernando Campos de Domenico USP, Museu de Zoologia, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0003-0121-3481

A subordem Caelifera é monofilética representada pelos gafanhotos, os quais geralmente possuem hábitos diurnos, embora muitas atividades como alimentação, acasalamento e muda sejam realizadas à noite. Preferem ambientes abertos, embora muitas espécies ocorram em florestas, da serapilheira ao dossel. A subordem é dividida em 11 superfamílias (nove atuais e três extintas), 35 famílias, 97 subfamílias, 222 tribos, mais de 2.500 gêneros e mais de 12.400 espécies, das quais 924 são registradas no Brasil (Cigliano *et al.* 2022).

Essa subordem se diferencia de Ensifera por geralmente apresentar antenas curtas (com exceção de Tanaoceridae), com menos de 30 segmentos antenais (Fig. 19.1); segmentos antenais filiformes, em alguns grupos achatados e raramente clavados distalmente; alados, embora alguns grupos sejam ápteros; tégmina, quando presente, do tipo pergaminosa cobrindo (Fig.19.1) as asas ou dispostas lateralmente ao corpo (em tetrigídeos) (Fig. 19.63); produção de sons quando presente, geralmente ocorre devido à fricção fêmur-tégmina, fêmur-abdômen (Pneumoridae) e tégmina-asa; tímpanos quando presentes posicionados lateralmente no primeiro segmento do abdômen (Fig. 19.1); ovipositor formado por seis valvas curtas, duas superiores, duas inferiores e duas medianas reduzidas (Figs 19. 6, 7); fórmula tarsal variando de 3-3-3 (Fig. 19.1), 2-2-3 (Tetrigidae) (Fig. 19.63) e 1-1-1 (Cylindrachetidae); cercos curtos e não articulados (com exceção de Tridactyloidea) (Fig. 19.5); placa subgenital dos machos sem estilos (Fig. 19.5) (Rehn & Grant 1961; Otte 1979).

Chave de identificação para superfamílias, famílias, subfamílias e alguns grupos de espécies de Caelifera que ocorrem no Brasil

42 (1). Tarsos do primeiro e segundo par de pernas com, no máximo, dois segmentos (Fig. 19.63) **43**
— Tarsos trímeros em todas as pernas (Fig. 19.1) **45**

43 (42). Pronoto distintamente prolongado posteriormente, cobrindo completamente ou parcialmente o tórax e os segmentos abdominais. Tarsos posteriores trímeros (Fig. 19.63) ..... **Tetrigoidea: Tetrigidae**
— Pronoto cobrindo no máximo o tórax. Tarsos posteriores reduzidos, com apenas um segmento (Figs 19. 64, 65) ..... **Tridactyloidea** **44**

44 (43). Primeiro par de pernas normal, não adaptados a escavação. Cercos com um segmento. Tíbias posteriores sem lâminas tibiais. Paraprocto sem expansões. Valvas do ovipositor ultrapassam a placa subgenital ..... **Ripipterygidae**
— Primeiro par de pernas adaptados para escavação. Cercos com dois segmentos. Tíbias posteriores com lâminas tibiais. Machos com dois apêndices expandidos no paraprocto, semelhantes a um par de cercos. Ovipositor rudimentar, completamente coberto pela placa subgenital (Figs 19. 64, 65) ..... **Tridactylidae**

45 (42). Antenas mais curtas que os fêmures anteriores. Membrana cervical exposta **46**
— Antenas iguais ou mais longas que os fêmures anteriores. Membrana cervical não exposta **50**

46 (45). Gafanhotos de pequeno a médio porte. Protórax mais curto que o fêmur anterior. Espécies ápteras, micrópteras, braquípteras ou macrópteras (Figs 19. 66–74) .... **Eumastacoidea: Eumastacidae** **47**
— Gafanhotos de médio a grande porte, corpo alongado (semelhantes aos Phasmatodea). Protórax distintamente alongador. Ápteros. Cabeça cônica e alongada (Figs 19.75, 76) ..... **Proscopioidea: Proscopiidae**

47 (46). Antenas com 14 segmentos; olhos globosos e bicolores; fastígio pouco saliente; macróptero com tégminas translúcidas; cerco masculino cônico (Amazônia) (Fig. 19.66) ..... **Eumastacinae**: ***Eumastax*** Burr
— Antenas com 14 segmentos ou menos; olhos elipsoides e monocromáticos (raramente bicolores em alguns Eumastacopini); fastígio de pouco a muito saliente; áptero, micróptero, braquíptero ou macróptero; cerco masculino com diversas formas **48**

48 (47). Tegumento corporal rugoso; fastígio muito saliente e com carenas centrais bem marcadas; antenas com 13 segmentos; áptero; cerco masculino cônico (Caatinga) (Fig. 19.68) ..... **Parepisactinae**: ***Chapadamastax*** Descamps
— Tegumento corporal predominantemente liso; fastígio pouco ou muito saliente, mas nunca tão distintamente carenado; antenas com 13 segmentos ou menos; cerco masculino geralmente especializado, raramente cônico **49**

49 (48). Antenas com 12 segmentos; fastígio pouco saliente; braquíptero ou macróptero com tégminas enegrecidas e asas membranosas amareladas; cerco masculino comumente ramificado, comprimido lateralmente e bi ou trilobado, nunca em forma de gancho (Amazônia) (Fig. 19.67) ..... **Pseudomastacinae**: ***Pseudomastax*** Bolívar
— Antenas com 12 a 14 segmentos; fastígio muito saliente; asas presentes ou ausentes; cerco masculino de várias formas, podendo apresentar forma de gancho (Cerrado, Caatinga, Mata Atlântica) (Figs 19. 69-74) .... **Temnomastacinae**

50(45). Fastígio com sulco mediolongitudinal (Figs 19. 77, 78) .... **Pyrgomorphoidea: Pyrgomorphidae**..**51**
— Fastígio sem sulco mediolongitudinal na região anterior **53**

51 (50). Tégminas sempre presentes, pouco ou muito desenvolvidas; cabeça com menos de 2x o comprimento do pronoto; epiprocto do macho longo, com aproximadamente 2x o comprimento dos cercos ..... ***Minorissa*** Walker
— Ápteros; cabeça com aproximadamente 2x o comprimento do pronoto; epiprocto do macho curto, pouco maior que os cercos **52**

52 (51). Gafanhotos de grande porte, machos acima de 30 mm e fêmeas acima de 45 mm de comprimento; margem inferior dos lobos laterais do pronoto ornamentada por tubérculos bem evidentes, os quais se prolongam pela

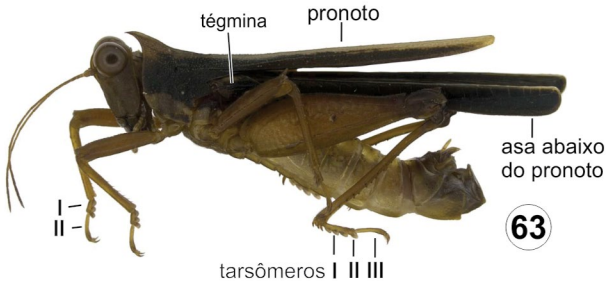


Figura 19.63. Orthoptera, Tetrigidae, *Scaria jonasi* Cadena-Castañeda, Mendes & Silva, vl. Fonte: Diego M.M. Mendes.

gena em direção a margem inferior dos olhos (ocorrência Amazônia) (Figs 19. 77, 78) ..... ***Omura*** Walker

— Gafanhotos de médio porte, machos com no máximo 25 mm e fêmeas com no máximo 40 mm de comprimento; margem inferior dos lobos laterais do pronoto não ornamentada por tubérculos, e linha de tubérculos que passa pela gena até a margem inferior dos olhos pouco marcada (ocorrência nordeste do Brasil) ..... ***Algete*** Bolívar

53 (50). Cabeça e pronoto com tegumento ornamentado por tubérculos ou rugosidades (Figs 19. 79, 80) .... **Acridoidea, em parte: Ommexechidae**

— Cabeça e pronoto sem ornamentação, liso **54**

54 (53). Espinho apical na face lateral externa da tíbia posterior geralmente presente (Fig. 19.81), quando ausente o ápice da tégmina é trapezoidal (Fig. 19.82) (exceto em *Maculiparia* Jago); tubérculo prosternal sempre presente, saliente ou em forma de colar; tíbias posteriores simples (Fig. 19.83), não especializadas (não alargadas lateralmente); mecanismo estridulatório, se presente, tipo asa/asa sobre a primeira área anal da asa (Fig. 19.84) .. .. **Acridoidea: Romaleidae**.....**55**

— Espinho apical na face lateral externa da tíbia posterior ausente (Fig. 19.85); (exceto em alguns Melanoplinae); tubérculo prosternal presente ou ausente; tíbias posteriores simples ou especializadas, alargadas lateralmente e adaptadas para nadar (Fig. 19.86); mecanismo estridulatório, se presente, tipo fêmur/asa (Fig. 19.87) ..... **Acridoidea: Acrididae** **56**

55 (54). Macrópteros, braquípteros, ou raramente, ápteros; presença (Fig. 19.88) ou ausência (Fig. 19.89) de carenas laterais no pronoto; segundo tarsômero dos tarsos posteriores menores que o primeiro tarsômero (Fig. 19.90); presença de mecanismo estridulatório asa/asa ..... **Romaleinae**

— Braquípteros ou micrópteros; ausência de carenas medianas (Fig. 19.91) e laterais no pronoto (Fig. 19.92), fêmur posterior distintamente robusto (Fig. 19.93); segundo tarsômero dos tarsos posteriores de comprimento igual ou maior ao primeiro tarsômero (Fig. 19.94); ausência de mecanismo estridulatório asa/asa .....**Bactrophorinae**

56 (54). Tubérculo prosternal ausente (Fig. 19.95) **57**

— Tubérculo prosternal presente (Fig. 19.96) **58**

57 (56). Extremidade da tégmina obliquamente truncada (Fig. 19.97). Antenas ensiformes (Fig. 19.98). Mecanismo estridulatório ausente, fêmures posteriores sem pente estridulatório na face interna; asas posteriores não esfumaçadas e nervura intercalada da área mediana da tégmina ausente ou não serrilhada. Asas posteriores usualmente hialinas, em algumas espécies com a base levemente avermelhada ou com presença de pequena faixa escura marginal em alguns táxons.....**Acridinae**

— Extremidade da tégmina arredondada (Fig. 19.99). Antenas filiformes (Fig. 19.100). Mecanismo estridulatório presente, fêmures posteriores com pente estridulatório na face interna consistindo em uma fileira de pequenos dentes (Fig. 19.101). Asas posteriores usualmente hialinas ou um pouco esfumaçadas, nunca com uma faixa escura marginal 19.102).....**Gomphocerinae**

58 (56). Tubérculo prosternal comprimido frontalmente; carenas laterais do pronoto ausentes (Figs 19. 103,106); macrópteros ou braquípteros; tíbias posteriores alargadas na extremidade adaptadas para nadar (Figs 19. 105, 106) **59**

— Tubérculo prosternal não comprimido frontalmente; macrópteros ou braquípteros; tíbias posteriores não adaptadas para nadar, exceto em Leptysminae **60**

59 (58). Olhos redondos e salientes (Fig. 19.103). Tíbias posteriores alargadas gradualmente a partir da base apical (Fig. 19.105); gafanhotos macrópteros; asas ultrapassando o final do abdômen ..... **Pauliniinae**

— Olhos ovais e não salientes. (Fig. 19.104). Tíbias posteriores alargadas a partir do terço distal (Fig. 19.106); machos macrópteros e fêmeas macrópteras ou braquípteras; asas ultrapassando ou não o final do abdômen ..... **Marelliinae**

60 (58). Insetos longilíneos e/ou robustos. Ápteros, macrópteros, braquípteros ou micrópteros. Cercos dos machos fortemente curvados para cima (Fig. 19.107); fêmur posterior levemente achatado dorso-ventralmente; tíbias posteriores alargadas lateralmente (espécies semiaquáticas) ou normais (espécies terrestres). Extremidades abdominais dos machos dilatadas, com o pálio espesso, rugoso e coriáceo (Fig. 19.107). Valvas inferiores do ovipositor com bordas denteadas (Fig. 19. 108) ..... **Leptysminae**

— Insetos não longilíneos. Cercos e extremidade abdominal do macho não como acima. Valvas inferiores do ovipositor sem bordas denteadas **61**

61 (60). Pronoto curto deixando os tergitos do metátorax expostos. Insetos sempre ápteros, usualmente pequenos, ausência de tímpano; cercos dos machos curtos e cônicos; mesonoto geralmente achatado .....**Rhytidochrotinae**

— Pronoto cobrindo os tergitos do metatórax **62**

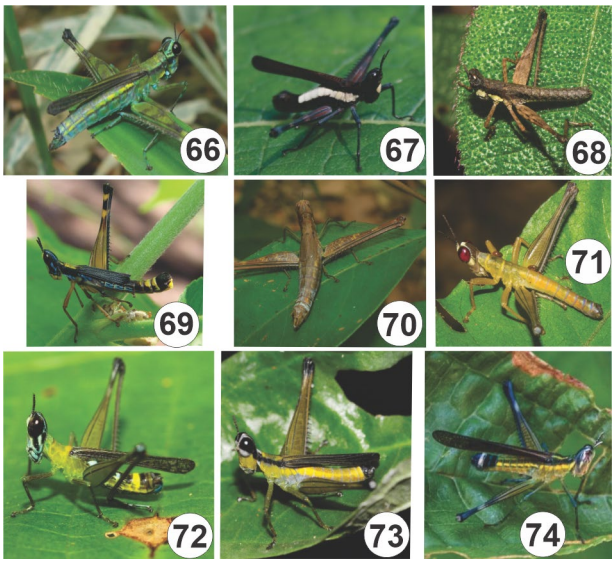
62 (61). Placa subgenital dos machos com extremidade bífida (Fig. 19.109). Tubérculo prosternal longo e pontiagudo. Insetos macrópteros, grandes. Pronoto geralmente tectiforme (Fig. 19.110) e ausência de carenas laterais do pronoto; cercos dos machos subquadrados (Fig. 19.111) ... **Cyrtacanthacridinae**

— Placa subgenital do macho não como acima **63**

63 (62). Insetos macrópteros, ápteros ou micrópteros. Placa subgenital do macho não cupuliforme. Mesonoto geralmente não visível ou somente na região posterior. Tubérculo prosternal geralmente espiniforme (Fig. 19.96). Cercos dos machos cônicos (Fig. 19.112), longos e delgados (Fig. 19.113), ou bifurcados (Fig. 19.114), apófise interna presente (Fig. 19.115), vestigial ou ausente. Presença ou ausência de fúrcula ..... **Ommatolampidinae**

— Insetos macrópteros. Placa subgenital do macho cupuliforme (Fig. 19.117), dorsalmente aberta. Tubérculo prosternal de forma variada **64**

Figuras 19.64–65. Orthoptera, Tridactylidae, vl. Fonte: Diego M.M. Mendes.



Figuras 19.66–74. Orthoptera, Eumastacidae, vdl. **66**; Eumastacinae, *Eumastax* sp.; **67**, Pseudomastacinae, *Pseudomastax personata* (Bolívar); **68**, Parepisactinae, *Chapadamastax diamantina* Descamps; **69**, Temnomastacinae (Temnomastacini), *Temnomastax tigris* (Burr). **70-74,** Temnomastacinae, Eumastacopini; **70**, *Arawakella unca* Rehn & Rehn; **71**, *Bahiamastax dendrophila* Descamps; **72**, *Eumastacops parishi* Rehn & Rehn; **73**, *Pareumastacops vismiae* Descamps; **74**, *Pseudeumastacops sinopensis* Descamps. Fonte: figs 66, 70, José A. Rafael; 67, Carlos J. Arango; 68, 71, André Amaral; 69, Camila Aoki; 72, Luciano Martins; 73, Diego M.M. Mendes; 74, Augusto Froehlich.

64 (63). Gafanhotos longilíneos. Tubérculo prosternal trapeziforme (Fig. 19.116), espiniforme ou com outro formato. Presença de sulco transversal separando o vértice do fastígio. Extremidade abdominal do macho não dilatada (Fig. 19.117). Pálio liso (Fig. 19.117). Presença de fúrcula (Fig. 19.118). Cercos dos machos estiliformes, longos ou curtos, cônicos, mas, jamais bifurcados (Figs 19. 117, 118). Pronoto geralmente sem carenas laterais ..... **Copiocerinae**

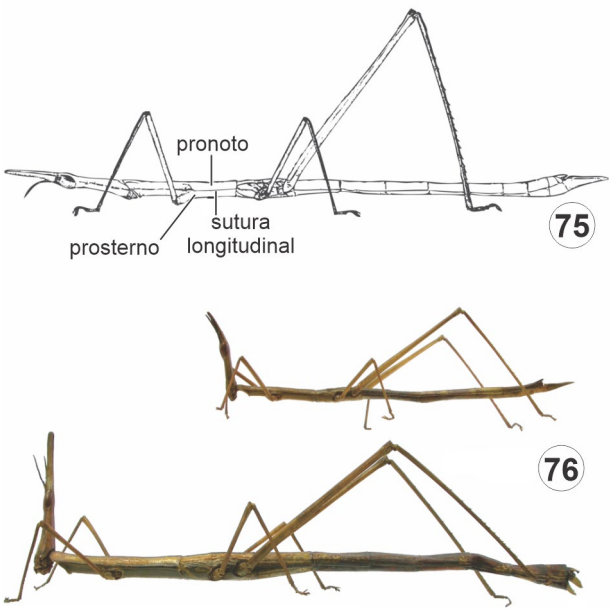
— Gafanhotos não longilíneos. Tubérculo prosternal espiniforme. Ausência de sulco transversal separando o vértice do fastígio. Extremidade abdominal do macho dilatada (Fig. 19.119). Pálio engrossado e enrugado (Fig. 19.119). Cercos dos machos frequentemente de forma mais especializada, não estiliformes (Fig. 19.119). Pronoto sem carenas laterais (Fig. 19.120) **65**

65 (64). Presença de carena transversal na extremidade do fastígio; ápice do fastígio reto (Fig. 19.120); fronte plana (Fig. 19.121) ou côncava; segundo tarsômero dos tarsos posteriores alongado de comprimento maior ou igual ao primeiro tarsômero (Fig. 19.122). Insetos macrópteros, braquípteros ou micrópteros ..... **Proctolabinae**

— Ausência de carena transversal na extremidade do fastígio (Fig. 19.123); ápice arredondado; fronte convexa (Fig. 19.124); perfil da fronte e do fastígio compostos por uma mesma curvatura (Fig. 19.124); segundo tarsômero dos tarsos posteriores curtos (Fig. 19.125). Insetos macrópteros ou braquípteros, mas não micrópteros .... **Melanoplinae**

Famílias de Caelifera em ordem alfabética

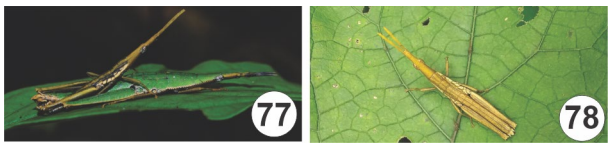
Acrididae (Acridoidea) (Figs 19. 126–140). É a mais numerosa e amplamente distribuída família de Acridoidea, sendo conhecidas 6.775 espécies válidas, em 1.409 gêneros. A família divide-se em 12 subfamílias neotropicais: Acridinae, Copiocerinae, Cyrtacanthacridinae, Gomphocerinae, Leptysminae, Marellinae, Melanoplinae, Oedipodinae, Ommatolampidinae, Pauliniinae, Proctolabinae e Rhytidochrotinae (Amédégnato 1974; Cigliano *et al*. 2022).



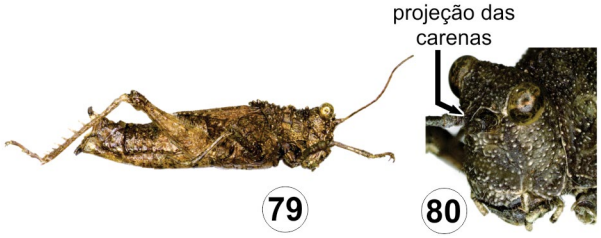
Figuras 19.75–76. Orthoptera, Proscopiidae, vl. **75**, macho; **76**, casal de *Pseudastroma perducta* (Mello-Leitão), macho acima. Fonte: Fernando Domenico.

No Brasil, os acridídeos apresentam uma grande diversidade de formas, cores e tamanhos, e ocorrem em ambientes diversos, como florestas, vegetação aquática, gramíneas, campos e cerrados, além de ambientes xéricos. Muitas espécies ocorrem apenas no dossel florestal. A maior parte de suas espécies são herbívoras e alimentam-se de gramíneas. São registradas 476 espécies em 147 gêneros no país (Cigliano *et al*. 2022).

No geral possuem uma coloração variando do verde-claro ao castanho-escuro e ao amarelado. As asas posteriores de algumas espécies são coloridas na base, as quais se apresentam vistosas durante o voo e auxiliam no reconhecimento de algumas espé-



Figuras 19.77–78. Orthoptera, Pyrgomorphidae, *Omura congrua* Walker. **77**, casal em cópula, vl; **78**, macho, vd. Fonte: fig. 77, Diego M.M. Mendes; 78, César Favacho.

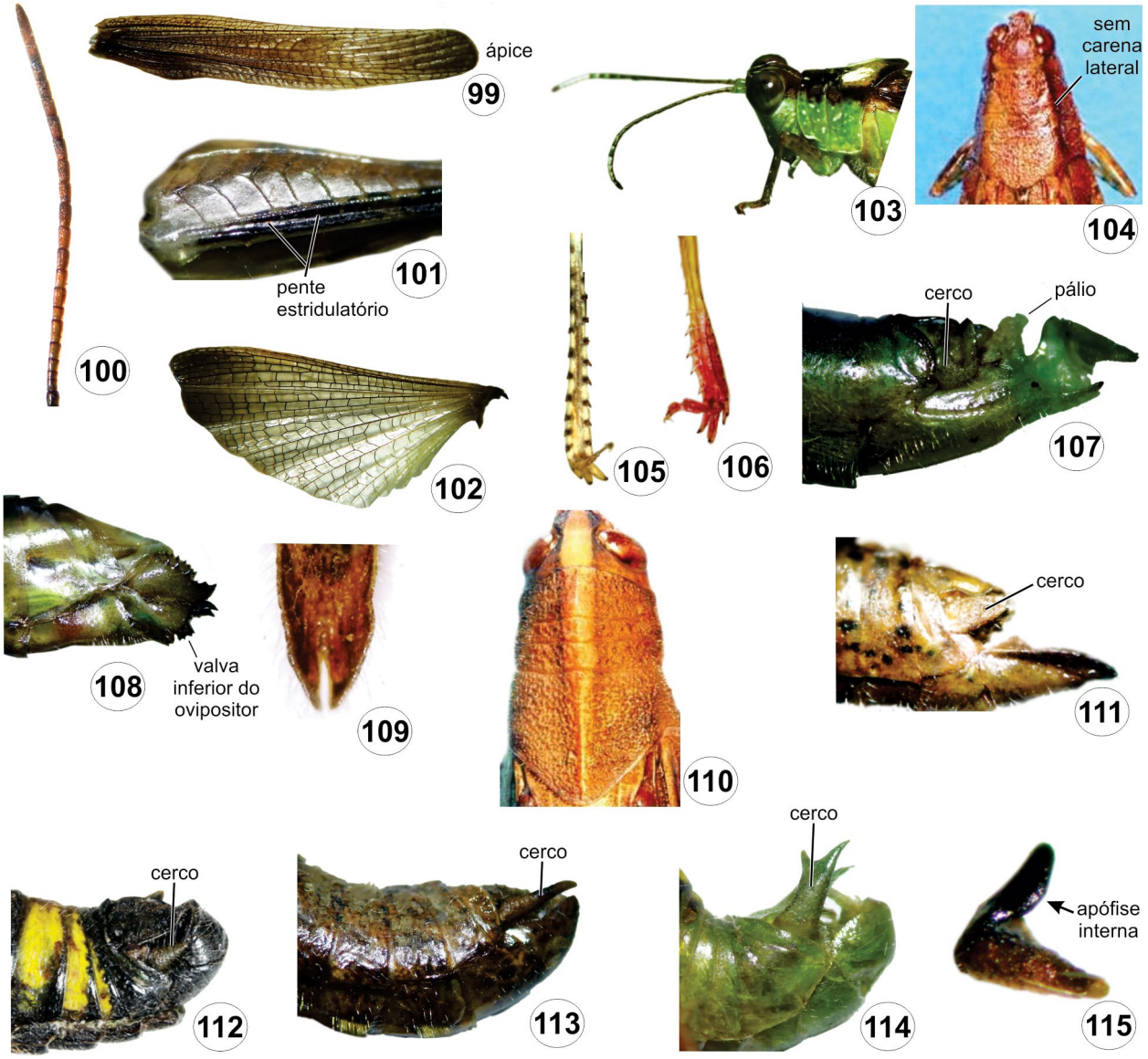


Figuras 19.79–80. Orthoptera, Ommexechidae, Ommexechinae, **79**, *Ommexecha virens* Serville, vl; **80**, *Descapsacris serrulatum* (Thunberg). Fonte: Fernando Domenico.

Figuras 19.81–98. Orthoptera, morfologia, Acridoidea. **81-84**, Romaleidae, Romaleinae; **81**, ápice da tíbia posterior, vd; **82**, tégmina, vl; **83**, tíbia posterior, vd; **84**, microscopia eletrônica de veias alares; **85-87**, Acrididae; **85**, Ommatolampidinae, ápice da tíbia posterior, vd; **86**, Leptysminae, tíbia posterior, vd; **87**, Gomphocerinae, fêmur posterior, microscopia eletrônica do pente estridulatório na face interna, vl; **88-90**, Romaleidae, Romaleinae; **88**, cabeça e pronoto, vl; **89**, cabeça e pronoto, vl; **90**, tarsômeros posteriores, vd; **91-94**, Romaleidae, Bactrophorinae; **91**, pronoto, vd; **92**, pronoto, vl; **93**, fêmur posterior, vl; **94**, tarsômeros posteriores, vl; **95-98**, Acrididae; **95**, Gomphocerinae, cabeça e esternos torácicos, vv; **96**, Ommatolampidinae, cabeça e esternos torácicos, vv; **97**, Acridinae, tégmina, vl; **98**, Acridinae, antenas ensiformes, vd. Fonte: Kátia Matiotti.

cies. A maioria das espécies de Acrididae é terrestre, mas algumas subfamílias como Leptysminae, Marelliinae e Pauliniinae exploram ambientes úmidos associados à vegetação de bordas de corpos d'água ou ilhas flutuantes de macrófitas aquáticas (camalotes ou baceiros), sendo por isso, consideradas semiaquáticas (Amédégnato 1977; Eades 2000; Carbonell 2000).

Os representantes dessa família apresentam o corpo robusto e alongado; cabeça de formato bastante variável; antenas filiformes ou ensiformes. Tegumento raramente rugoso ou tuberculado. Pronoto usualmente mais estreito que longo, subcilíndrico, em forma de sela ou crestado. Tubérculo prosternal presente ou ausente. Asas macrópteras, braquípteras, micrópteras ou ápteras. Tímpano presente. Lóbulo basal inferior do fêmur posterior mais curto do que o superior ou ambos de comprimento igual. Margens laterais das tíbias posteriores simples ou alargadas (Leptysminae, Paulininae e Mareliinae). Tarsos trímeros. Ovipositor curto. Presença, na face interna do fêmur posterior, de um pente estridulatório, o qual é composto por uma fileira de 90-120 dentes que possibilitam a estridulação. A estridulação ocorre com a flexão das tégminas com a face interna do fêmur



Figuras 19.99–115. Orthoptera, morfologia, Acridoidea, Acrididae. **99-102**, Gomphocerinae; **99**, tégmina, vl; **100**, antena filiforme, vl; **101**, face interna do fêmur posterior com pente estridulatório composto por vários dentes, vl; **102**, asa posterior, vd; **103-105**, Pauliniinae; **103**, cabeça e pronoto, vl; **104**, Marellinae, cabeça e pronoto, vd; **105**, Pauliniinae, tíbia posterior, vd; **106**, Marellinae, tíbia posterior, vld; **107-108**, Leptysminae; **107**, extremidade abdominal do macho, vl; **108**, extremidade abdominal da fêmea, vl; **109-111**, Cyrtacanthacridinae; **109**, placa subgenital, vv; **110**, cabeça e pronoto, vd; **111**, placa subgenital do macho, vl; **112-115**, Ommatolampidinae; **112-114**, extremidades abdominais de machos, vl; **115**, cerco vl. Fonte: Kátia Matiotti.

posterior (asa/fêmur). Os membros de Acrididae distinguem-se morfologicamente de Romaleidae pela ausência do espinho apical externo nas tíbias posteriores.

Acridinae (Fig. 19.126). Subfamília numerosa e cosmopolita, distribuída em todas as regiões biogeográficas e constituída de 140 gêneros com 478 espécies. No Brasil, apenas 12 espécies são registradas (Cigliano *et al.* 2022).

As características típicas dessa subfamília, como ausência de tubérculo prosternal e de estruturas para produção de sons, torna complexa a distinção entre os acridíneos dos membros das subfamílias Gomphocerinae e Oedipodinae (Rowell 2013). Os Acridinae alimentam-se de gramíneas (Poaceae) (Capinera *et al*. 2001).

Apresentam o corpo delgado, lateralmente comprimido; face mais inclinada que os Gomphocerinae. Cabeça usualmente aguda, às vezes cônica. Fronte oblíqua. Fastígio com leve declive para frente; fovéolas do vértice presentes ou ausentes. Olhos grandes. Antenas ensiformes. Metatórax menor que o protórax; sulcos transversais não encurvados e afastados; lóbulos laterais do pronoto mais largos que altos; carena mediana nunca elevada em crista, margem posterior do pronoto truncada ou arredondada; carena lateral do pronoto presente. Tubérculo prosternal ausente. Lóbulos mesosternais pouco afastados. Tégminas e asas posteriores completamente desenvolvidas, reduzidas ou ausentes; geralmente não coloridas e as asas posteriores hialinas. Extremidade das asas obliquamente truncadas. Nervura intercalada da área mediana da tégmina ausente ou não serrilhada. Tímpano presente. Mecanismo estridulatório ausente. Fêmures posteriores muito alargados em sua base e sem pente estridulatório na face interna. Lóbulo basal inferior do fêmur posterior mais curto

do que o superior. Presença de arólio entre as garras tarsais nas espécies neotropicais.

Copiocerinae (Figs 19. 127, 128). Esta subfamília de gafanhotos arborícolas é endêmica da região Neotropical, constituída por 22 gêneros e 91 espécies (Cigliano *et al.* 2022). Os Copiocerinae compartilham várias características com Melanoplinae e Proctolabinae. Para o Brasil há registro de 41 espécies (Cigliano *et al.* 2022). Alguns representantes de Copiocerini estão associados a palmeiras (Arecaceae) das quais se alimentam (Descamps 1984).

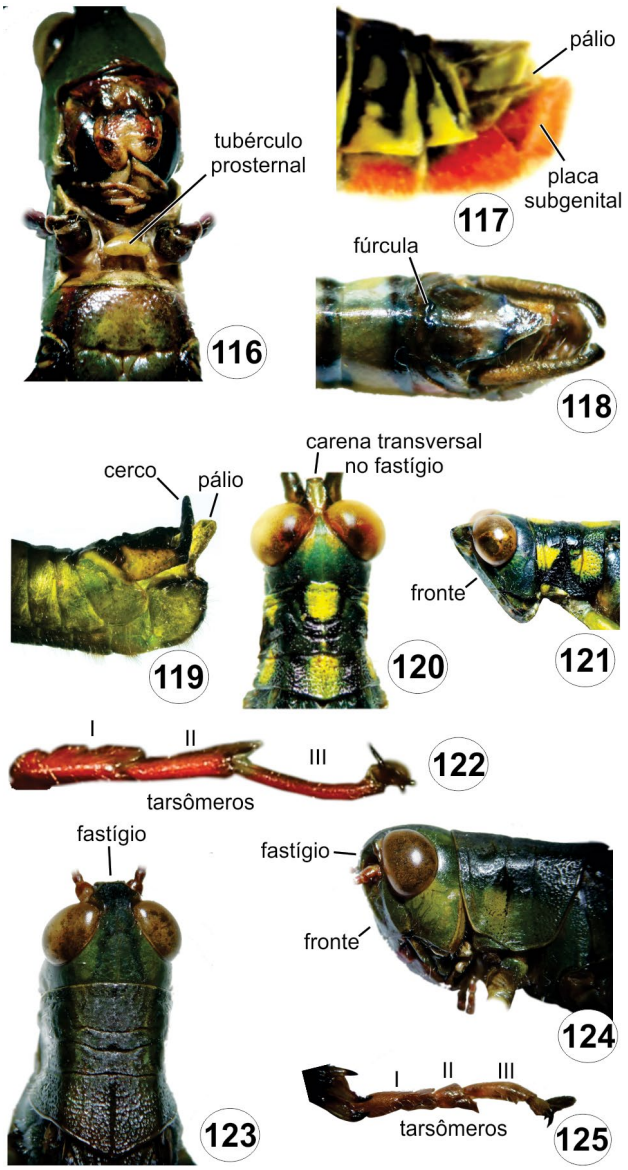
Segundo Amédégnato (1977) são macrópteros, de grande porte e corpo relativamente alongado. Tegumento liso. Cabeça opistognata em alguns táxons; fronte sub-retilínea; fastígio curto e alargado, separado do vértice por um sulco transversal. Antenas filiformes. Olhos geralmente ovais, pouco salientes; espaço interocular largo. Costa frontal bem-marcada a ausente. Presença de sulco transversal separando o vértice do fastígio. Pronoto cilíndrico, sem carena longitudinal; prozona no mesmo plano que a metazona, às vezes claramente mais elevada, côncava ou convexa. Carena mediana do pronoto presente, ligeiramente visível somente na metazona; carenas laterais ausentes. Tubérculo prosternal de formas variadas, base larga, protuberância espiniforme, em forma de tubérculo elevado e cônico, ou cilíndrico mais ou menos achatado, bilobado na extremidade ou trapeziforme. Espaço mesosternal geralmente estreito. Tímpano presente. Fêmures posteriores mais curtos que o abdômen, comprimidos lateralmente. Tíbias posteriores com 4-10 espinhos na borda externa. Pálio (membrana externa que recobre o complexo fálico, visível em diversos grupos de gafanhotos) liso. Epiprocto subtriangular a quadrangular. Placa subgenital comprimida lateralmente e dorsalmente aberta; larga e cupuliforme na maioria dos Copiocerini. Extremidade abdominal dos machos com fúrcula. Cercos dos machos curtos, cônicos e estiliformes. Valvas do ovipositor robustas, pouco ou não denteadas, são retraídas e adaptadas para depósito de ovos em epífitas.

Cyrtacanthacridinae (Fig. 19.129). A subfamília Cyrtacanthacridinae é constituída por 38 gêneros e 170 espécies de gafanhotos. No Brasil, apenas sete espécies são conhecidas (Cigliano *et al.* 2022). Possui uma ampla distribuição em regiões tropicais e subtropicais e são encontrados em quase todos os hábitats, exceto em pântanos, grandes altitudes e floresta úmida densa (Rowell 2013).

Essa subfamília inclui espécies de gafanhotos migratórios e danosos à agricultura, como *S. cancellata.* São polífagos, ocasionando danos a cultivos de trigo, cebola, milho, feijão, algodão, sorgo, cana de açúcar, eucalipto, cítricos e pastagens no geral (Dirsh 1974). A espécie *S. cancellata* é a responsável pela formação da nuvem de gafanhotos registrada em maio de 2020 na Argentina e Paraguai. Essa espécie é conhecida popularmente por gafanhoto-sul-americano e prefere áreas mais secas e com temperaturas relativamente elevadas.

Em algumas espécies deste grupo e em algumas espécies de Calliptaminae, Gomphocerinae e Oedipodinae ocorre um fenômeno denominado polimorfismo de fases, no qual dois ou mais fenótipos são produzidos pelo mesmo genótipo. Embora esse fenômeno seja comum a diversos grupos de insetos, os juvenis desses gafanhotos, em determinadas condições ambientais e de densidades populacionais, apresentam alterações comportamentais, morfológicas e fisiológicas que os distinguem e permitem a formação de aglomerações e posteriormente de nuvens (pululações).

São gafanhotos de grande porte. Antenas filiformes, cabeça subglobular; fronte vertical; olhos geralmente listrados. Pronoto geralmente tectiforme. Carenas laterais do pronoto ausentes, dorso do pronoto cortado por três sulcos. Tubérculo prosternal pontiagudo. Espaço mesosternal aberto com os lóbulos do mesotórax retangulares ou em ângulo agudo. Tégminas e asas posteriores completamente desenvolvidas e usualmente hialinas, raramente reduzidas. Tímpano presente. Lóbulos basais



Figuras 19.116–125. Orthoptera, morfologia, Acridoidea, Acrididae. **116-118**, Copiocerinae; **116**, tubérculo prosternal, vv; **117**, extremidade abdominal do macho, vl; **118**, extremidade abdominal do macho, vd; **119-122**, Proctolabinae; **119**, extremidade abdominal do macho, vl; **120**, cabeça e pronoto, vd; **121**, cabeça e pronoto, vl; **122**, tarsômeros posteriores, vl; **123-125,** Melanoplinae; **123**, cabeça e pronoto, vd; **124**, cabeça e pronoto, vl; **125**, tarsômeros posteriores, vl. Fonte: Kátia Matiotti.

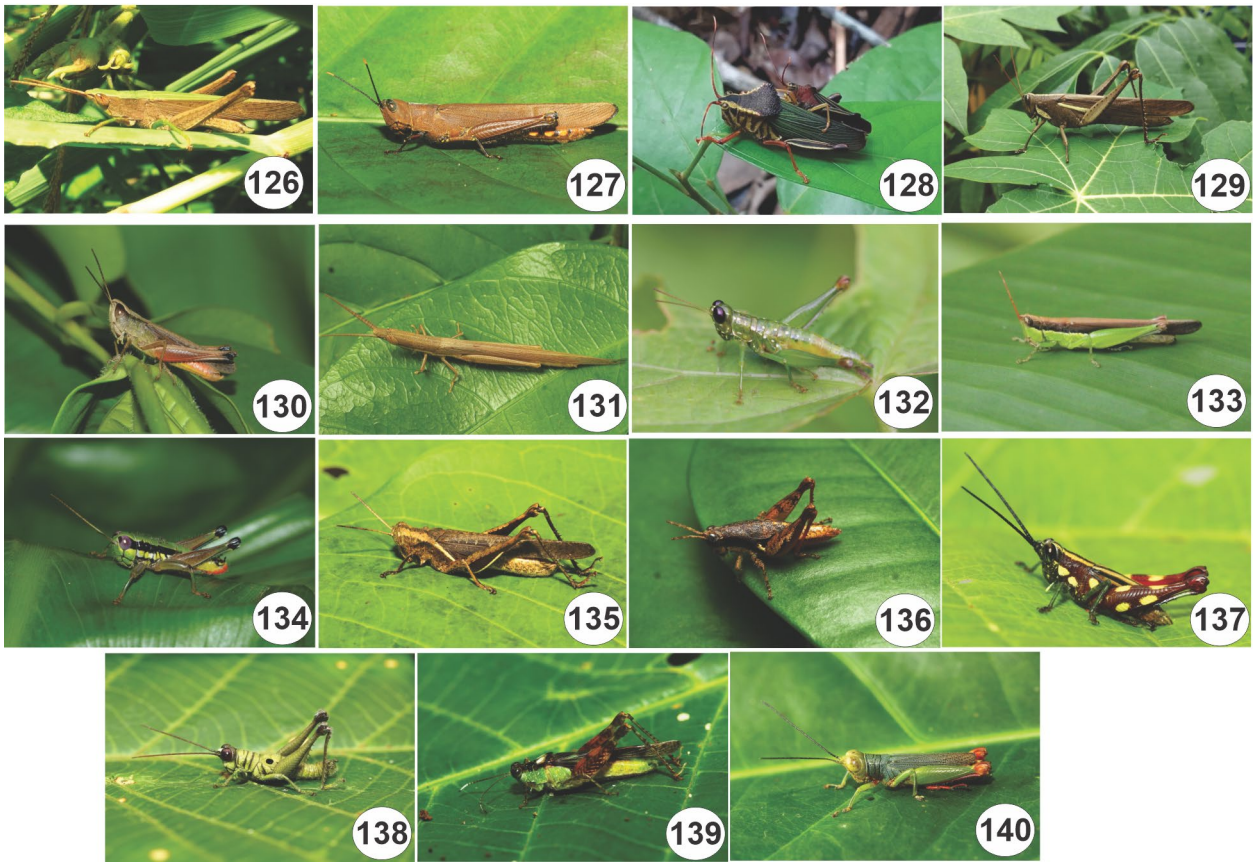


Figura 19.126–140. Orthoptera, Acrididae, hábitos, vl. **126**, Acridinae, *Metaleptea adspersa* (Blanchard); **127-128**, Copiocerinae; **127**, *Copiocera surimamensis* Rehn; **128**, *Hippacris immaculata* Decamps; **129**, Cyrtacanthacridinae, *Schistocerca flavofasciata* (De Geer); **130**, Gomphocerinae, *Amblytropidia robusta* Bruner; **131-133**, Leptysminae; **131**, *Cylindrotettix* sp.; **132**, *Chloropseustes* sp.; **133**, *Cornops* sp.; **134**, Melanoplinae, *Parascopas monnei* Ronderos; **135-138**, Ommatolampidinae**; 135**, *Abracris flavolineata* (De Geer); **136**, *Eujivarus fusiformis* Bruner; **137**, *Syntomacris guttulosa* Descamps & Amédégnato; **138**, *Ommatolampis perspicillata* (Johannson); **139**, Pauliniinae, *Paulinia acuminata* (De Geer); **140**, Proctolabinae, *Poecilocloeus prasinatus* Descamps. Fonte: fig. 126, Melina Moraes; 127, 131, 135-140, Luciano Martins; 128, F.F. Xavier-Filho; 129, 132-133, César Favacho; 130, 134, J. Chamorro-Rengifo.

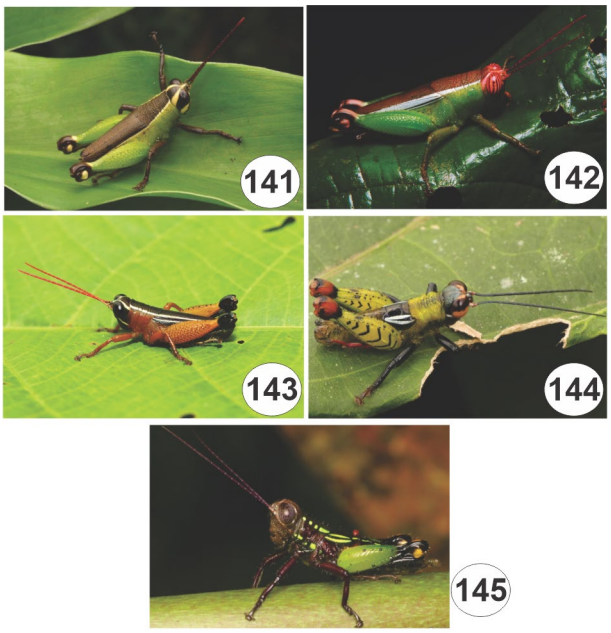
inferiores do fêmur mais curtos do que os superiores. Ausência de fileira estridulatória nos fêmures posteriores do macho. Placa subgenital dos machos com extremidade bífida. Cercos dos machos subquadrados.

Gomphocerinae (Fig. 19.130). Os integrantes desta subfamília são distribuídos mundialmente e habitam um amplo espectro de ambientes, desde tundra boreal e ambiente de selvas tropicais até desertos. São encontrados em campos abertos e de gramíneas altas, onde encontram proteção ao se camuflarem entre os caules das plantas, as quais utilizam como fontes de alimento (Capinera *et al*. 2001). É constituída por 192 gêneros e 1.280 espécies, das quais 52 são registradas para o Brasil (Cigliano *et al.* 2022). A principal característica dos Gomphocerinae é a diferenciação fêmur-tegminal para estridulação em ambos os sexos.

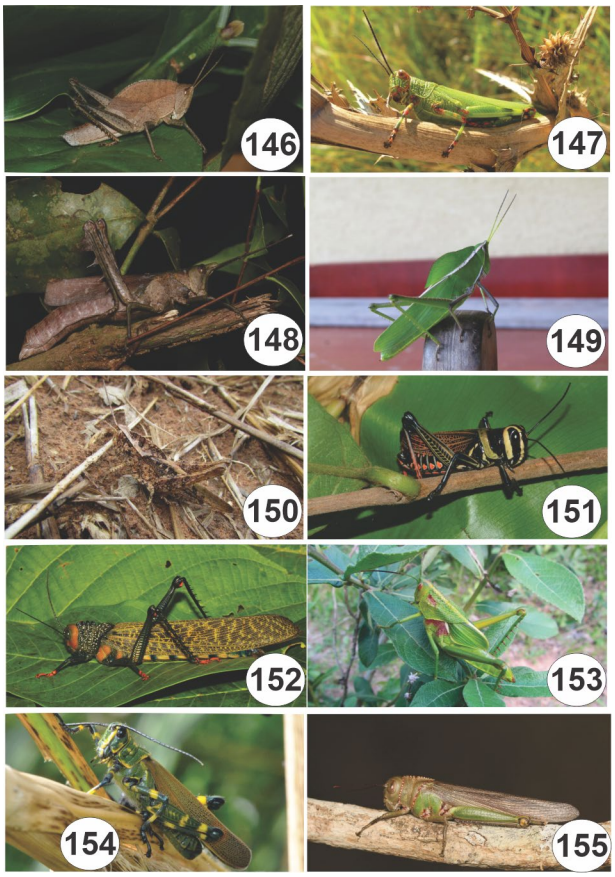
Gomphocerinae apresenta corpo pequeno a médio, moderadamente esguio e lateralmente comprimido. Face ligeiramente inclinada. Antenas filiformes que tendem a ser comprimidas e ensiformes. Os integrantes dessa subfamília apresentam uma carênula mediana no vértice do fastígio. Pronoto cortado por três carenas longitudinais; carena lateral do pronoto usualmente distinta, e em algumas espécies distinta somente na metazona. Margem posterior do disco do pronoto angulada. Tubérculo prosternal ausente. Tímpano presente. Apenas os machos apresentam o pente estridulatório na carena interna do fêmur posterior, formado por uma fileira de pequenos dentes estridulatórios que são flexionados contra a veia radial da tégmina. Espaço mesosternal aberto ou, raramente, fechado. Asas posteriores usualmente claras ou um pouco esfumaçadas, nunca com uma faixa escura marginal e extremidade da tégmina arredondada.

Leptysminae (Figs 19. 131-133). Leptysminae é constituída por 21 gêneros e 76 espécies válidas, 60 ocorrendo no Brasil (Cigliano *et al*. 2022). Ocorre do norte dos Estados Unidos ao sul da Argentina. Esta subfamília compartilha muitos caracteres morfológicos com Ommatolampidinae, especialmente da genitália masculina e feminina (Rowell 2013).

São gafanhotos pequenos ou médios, de corpo alongado, longilíneo e tegumento liso. Coloração dominante marrom-amarelada, esverdeada, com presença frequente de listras longitudinais claras, lateralmente da cabeça até o tórax. Algumas espécies apresentam colorações vistosas. São gafanhotos que vivem associados a espécies de macrófitas aquáticas pertencentes principalmente às famílias Poaceae, Pontederiaceae, Araceae, Cyperaceae e Nymphaceae, das quais se alimentam. As espécies que vivem em ambientes aquáticos fazem a oviposição endofítica nos talos das plantas.



Figuras 19.141-145. Orthoptera, Romaleidae, Bactrophorinae, hábitos, vl. **141**, *Adrolampis* sp.; **142**, *Ophthalmolampis* sp.; **143**, *Ophthalmolampis picea* Descamps; **144**, *Helolampis* sp.; **145**, *Pseudonautia* sp. Fonte: 141, 144-145, Andreas Kay; 142, Diego M.M. Mendes; 143, Luciano Martins.



Figuras 19.146–155. Orthoptera, Romaleidae, Romaleinae, hábitos, vl. **146**, *Eidalcamenes* sp.; **147**, *Zoniopoda tarsata* (Serville); **148**, *Aeolacris caternaultii* (Feisthamel); **149**, *Prionolopha serrata* (L.); **150**, *Xyleus* sp.; **151**, *Xestotrachelus robustus* (Bruner); **152**, *Tropidacris descampsi* Carbonell; **153**, *Staleochlora humilis* (Rehn); **154**, *Chromacris speciosa* (Thunberg); **155**, *Prionacris cantans* Descamps. Fonte: 146, 151, J. Chamorro-Rengifo; 147, Andressa Paladini; 148, 155, César Favacho; 149, 150, 153, Renan S. Olivier; 152, Luciano Martins; 154, Estevam da Silva Cruz.

Atualmente a subfamília possui três tribos: Chloropseustini, Leptysmini e Tetrataeniini (Cigliano *et al.* 2022). As diferenças nas ornamentações da terminália, principalmente do epiprocto e cercos em Leptysminae permitem distinguir as tribos desta subfamília. Leptysmini são macrópteros, com antena ensiforme ou subensiforme, epiproctro com nódulos melanizados; Tetrataeniini são macrópteros com antenas filiformes (exceto em *Guetaresia* Rehn), epiproctro geralmente sem nódulos melanizados (Rowell 2013); e Chloropseustini são gafanhotos ápteros e arborícolas, tipicamente encontrados na região amazônica, com antenas filiformes, tímpanos ausentes e epiproctro triangular com alguma ornamentação (Amédégnato 1977).

Apresentam a cabeça geralmente opistognata em alguns táxons e a fronte retilínea ou levemente curvada internamente. Costa frontal presente ou não, raramente muito marcada. Espaço interocular dos machos, mais ou menos largo, mas frequentemente muito estreito. Fastígio do vértice horizontal, de forma triangular até arredondado, curto até muito longo, em função do alongamento do corpo. Antenas filiformes a ensiformes, com 17 a 25 segmentos. Olhos de salientes e globosos a oval ou não salientes. Disco do pronoto com seção arredondada, sem carenas laterais, carena mediana ausente ou presente, levemente perceptível, com três sulcos principais; quarto anterior mais ou menos evidente dorsalmente. Prozona frequentemente desenvolvida em relação à metazona. Podem ser macrópteros, braquípteros ou ápteros. Tubérculo prosternal com base pontiaguda cônica, ou em forma de um tubérculo subcilíndrico até a extremidade final, ou arredondada e mais ou menos inclinada para trás. Tímpano presente. Fêmures posteriores desde desenvolvidos até delgados, desde longos até iguais ao comprimento do abdômen; tíbias achatadas distalmente, as bordas laterais frequentemente franjadas por cerdas; borda externa com sete espinhos, dilatada e achatada; esporões, às vezes, alargados e cônicos; primeiro tarsômero mais achatado que os demais. Extremidade abdominal muitas vezes dilatada, com pálio espesso, rugoso e coriáceo. Epiprocto geralmente cortado lateralmente ao nível do terço posterior, a parte anterior marcada ou não por calosidades escuras. Cercos dos machos largos na base, estreitos, truncados ou pontiagudos na extremidade e curvados para cima. Placa subgenital do macho geralmente curta, simples, mas podendo ser muito ornamentada em algumas espécies. Valvas do ovipositor curtas, largas em perfil e denteadas, constituindo uma importante característica taxonômica.

Marelliinae. Subfamília endêmica da América do Sul com apenas um gênero *Marellia* Uvarov e uma espécie *M. remipes* Uvarov registrada para o Brasil (Cigliano *et al.* 2022). São gafanhotos semiaquáticos, associados à vegetação flutuante, mais especificamente às colônias de macrófitas aquáticas ou em vegetação de ambientes parcialmente encharcados. Os machos apresentam a cabeça cônica. Possuem olhos ovais e não salientes; antenas curtas; carena lateral ausente; tíbias posteriores alargadas a partir do terço distal; asas ultrapassando ou não o final do abdômen; machos macrópteros e fêmeas macrópteras

ou braquípteras. O abdômen é mais estreito nos machos do que nas fêmeas. Nas pernas posteriores o primeiro tarsômero é maior que o terceiro; o segundo tarsômero menor que o terceiro; já o terceiro tarsômero é grande e comprimido, mostrando uma peculiar expansão na margem superior. O primeiro e terceiro tarsômero são expandidos lateralmente, auxiliando o nado no deslocamento em ambientes aquáticos.

Melanoplinae (Fig. 19.134). Constitui-se em uma subfamília importante na região Neotropical, onde reúne 1.201 espécies de gafanhotos agrupados em 147 gêneros (Cigliano *et al.* 2022). Nesta subfamília estão as espécies que ocasionam os maiores danos na agricultura no sul da região Neotropical (Cigliano & Lange 1998). Muitas espécies são modelos de estudos biogeográficos, devido a seus mecanismos de especiação e padrões de dispersão. Os melanoplíneos são muito semelhantes morfologicamente. No Brasil, há registro de 110 espécies.

São gafanhotos de pequeno a médio porte, robustos, macrópteros ou braquípteros, nunca micrópteros. Coloração geral do corpo verde-escuro ao castanho-escuro. Tegumento liso. Fronte convexa lateralmente. Cabeça ligeiramente opistognata; arredondada; fastígio curto, unido à fronte por uma curva; sem carena transversal na extremidade do fastígio; olhos pequenos, ovais ou arredondados e pouco salientes; espaço interocular de grande a estreito, não linear; antenas filiformes curtas ou médias, com 18 a 24 segmentos. Pronoto lateralmente arredondado; carenas laterais ausentes; carena mediana pouco visível ou ausente. Tubérculo prosternal, geralmente espiniforme. Mecanismo estridulatório ausente. Tímpano presente. Pernas posteriores com fêmur robusto; algumas espécies apresentam a coloração vermelha na face interna do fêmur posterior; 8 a 14 espinhos na face externa. Segundo segmento do tarso posterior curto. Extremidade abdominal do macho larga e volumosa; pálio grosso e coriáceo; placa subgenital do macho larga, curvada para cima, cupuliforme, arredondada ou levemente alongada até o ápice, ultrapassando claramente o epiprocto; a face ventral da placa subgenital do macho frequentemente de coloração intensa. Último tergito abdominal com pequena fúrcula, às vezes presente; epiprocto subtriangular, sem calosidade, com depressão longitudinal mais ou menos marcada, às vezes, ligeiramente dividida transversalmente; cercos dos machos de forma variada, curtos, cônicos, longos, sinuosos ou largos, achatados, às vezes, bifurcados. Valvas do ovipositor curtas e robustas.

Ommatolampidinae (Figs 19. 135–138). É considerada uma subfamília diversificada, com 115 gêneros e 298 espécies, proximamente relacionada com Rhytidochrotinae e Leptysminae, distribuída por grande parte da América do Sul e Central (Cigliano *et al.* 2022). São registradas 101 espécies para o Brasil, agrupadas em muitas tribos que possuem características genitais homogêneas, porém, morfologia externa variada.

Os gafanhotos desta subfamília são de pequeno a médio porte, morfologicamente homogêneos, robustos, exceto poucos gêneros com tendência delgada. São ápteros, micrópteros ou macrópteros. Apresentam a cabeça opistognata em alguns táxons, fastígio subtriangular a arredondado. Olhos globosos, salientes; espaço interocular estreito. Antenas curtas ou longas com 10 a 23 artículos, filiformes ou ensiformes. Pronoto recobrindo geralmente grande parte do mesonoto. Disco pronotal com seção arredondada, transversal em raras exceções, percorridos por três sulcos. Carena mediana raramente muito marcada; carenas laterais pouco visíveis, ausentes ou incompletas. Metazona com borda posterior curva, arredondada ou angulosa nas formas braquípteras ou ápteras. Tubérculo prosternal tipicamente com projeção grande, região apical cônica, arredondado, bilobado ou fortemente inclinado. Tímpano geralmente presente. Pernas posteriores com fêmures robustos. Presença ou ausência de fúrcula. Tíbias posteriores nem alargadas, nem achatadas na extremidade; com 6-8 espinhos na face externa. Segundo artículo dos tarsos posteriores muito mais curto do que o primeiro. Cercos dos machos de várias formas, raramente curvados para cima; apófise interna dos cercos vestigial ou ausente (Abracrini). Placa subgenital do macho curta e não cupuliforme e geralmente não dilatada; o pálio levemente saliente. Borda posterior do décimo tergito com fúrcula quase sempre presente e com ornamentações escuras. Epiprocto simples (Clematodinini, Dellini, Pycnosarcini e Abracrini), especializada em outras tribos (com calosidades escuras, Syntomacrini e Ommtolampidiini). Valvas do ovipositor geralmente robustas, bem denteadas, às vezes mais finas.

Pauliniinae (Fig. 19.139). A subfamília Pauliniinae é constituída apenas por um gênero monotípico *Paulinia* Blanchard (Cigliano *et al*. 2022). É endêmica da América do Sul, com registro para o Brasil. A única espécie *P. acuminata* (De Geer) apresenta um padrão cromático diferenciado que varia de indivíduos totalmente verde-claros ao verde-escuro, ou verde-claro com faixas pós-oculares escuras, tégminas com bandas escuras ou sem estas. Esta subfamília possui hábitos subaquáticos, com tíbias posteriores dilatadas, gradualmente a partir da base apical como adaptação para a locomoção aquática, facilitando a submersão.

Esses gafanhotos vivem e flutuam sobre vegetação aquática, especialmente *Salvinia* e *Azolla* (Salviniaceae) (Rowell 2013). São encontradas exclusivamente em pântanos com vegetação flutuante. As formas macrópteras voam prontamente à noite e são atraídas pela luz. As formas de braquípteras são provavelmente dispersas principalmente pela vegetação flutuante.

São gafanhotos de pequeno a médio porte e com tegumento liso. Olhos pequenos, arredondados e salientes, espaço interocular largo. Antenas filiformes. Pronoto dorsalmente achatado com o disco alargado. Carena mediana e lateral ausentes; sulcos transversais pouco marcados. Tubérculo prosternal com espinho comprimido frontalmente. Tímpano presente. Mecanismo estridulatório ausente. Fêmures posteriores bem desenvolvidos, robustos. Tíbias posteriores alargadas gradualmente a partir da base apical. Primeiro e terceiro tarsômero dos tarsos posteriores igualmente achatados. Placa subgenital do macho alongada e truncada. Cercos do macho curtos e cônicos. Valvas do ovipositor curtas, lisas; as valvas superiores são delgadas e sulcadas dorsalmente (Carbonell 2000).

Proctolabinae (Fig. 19.140). Subfamília endêmica da região Neotropical, constituída por 29 gêneros e 215 espécies descritas (Cigliano *et al*. 2022). No Brasil são registradas 62 espécies. Os proctolabíneos são encontrados em ambientes florestais, pois são dendrófilos e arborícolas.

Segundo Rowell (2013) essa subfamília se divide em duas categorias, a primeira composta por gafanhotos alados e de

maioria arborícola, com ocorrência em florestas primárias e secundárias. A segunda consiste em sua maioria de gêneros micrópteros e braquípteros, encontrados em arbustos ou espécies de árvores colonizadoras em áreas secundárias dentro de floresta, como em clareiras ou em bordas de floresta. O porte do corpo varia de pequeno a médio. Face em perfil plana ou côncava. Olhos salientes e coloração brilhante; espaço interocular estreito. Antenas longas, filiformes; escapo antenal frequentemente mais alongado. Fronte plana ou côncava. Presença de uma carena transversal na extremidade do fastígio; ápice do fastígio reto. Pronoto arredondado; ausência de carenas laterais. Tubérculo prosternal com base larga, espiniforme. Tímpano presente. Fêmures posteriores moderadamente robustos. Segundo tarsômero dos tarsos posteriores alongado de comprimento maior ou igual ao primeiro tarsômero. Epiprocto do macho triangular e dividido transversalmente.

Rhytidochrotinae. Subfamília neotropical, cuja maior diversidade é encontrada na costa do Pacífico e no oeste dos Andes da Colômbia, constituída por 20 gêneros e 46 espécies (Cigliano *et al*. 2022). A maioria das espécies é distribuída em florestas montanhosas, de 1.000m a 2.500m de altitude, vivendo em arbustos densos. Com exceção de *Paropaon* Hebard, *Lathacris* e *Oedalacris* Descamps & Amédégnato, todas vivem em regiões de baixa altitude. Possui muitas espécies registradas para a Colômbia, enquanto para o Brasil há registro de apenas uma espécie, *Lathacris rubriventris* Descamps & Amédégnato, para o estado de Minas Gerais (Cigliano *et al*. 2020).

Amédégnato (1977) mencionou que todos os representantes desse grupo são ápteros. São frequentemente brilhantes e coloridos, especialmente os machos, às vezes em tons incomuns de vermelho, alaranjado ou até mesmo azul metálico. São pequenos, com tegumento liso a rugoso. Fastígio do vértice subtriangular. Olhos salientes, globosos, principalmente nos machos. Espaço interocular estreito. Pronoto curto, deixando os tergitos do metatórax expostos. Mesonoto geralmente achatado. Carenas medianas e laterais ausente, exceto em *Lathacris*. Disco do pronoto com borda posterior sub-retilínea, transversal com três a quatro sulcos. Tubérculo prosternal com espinho ou protuberância posterior cônica. Espaço mesosternal transversal. Ausência de tímpano. Último tergito abdominal do macho com fúrcula ou com borda posterior curvada internamente. Pernas posteriores notavelmente mais alongadas. Tíbias posteriores com 6-8 espinhos externos. Tarsos posteriores com o terceiro artículo mais longo ou subigual aos dois primeiros reunidos. Arólio grande. Epiprocto dos machos triangular e geralmente liso (pode haver a presença de ornamentações escuras), presença de fúrcula no décimo tergito abdominal. Placa subgenital do macho curta e simples. Cercos curtos e cônicos.

Eumastacidae (Eumastacoidea) (Figs 19. 66–74). Gafanhotos de pequeno a médio porte, com comprimento do corpo variando entre menos de 10 mm até aproximadamente 40 mm em algumas fêmeas de *Pseudomastax* Bolívar (Olivier 2018). São identificados pelo corpo delgado; pernas posteriores abertas perpendicularmente ao eixo corporal; antenas menores que os fêmures anteriores (exceto em Gomphomastacinae) e geralmente com um ou dois órgão(s) antenal(is); membrana cervical evidente; asas ausentes ou presentes (micrópteros, braquípteros ou macrópteros); órgão timpânico ausente, assim como aparelho estridulatório; órgão de Brunner presente na face ventral dos fêmures posteriores; e tíbias posteriores armadas com quatro esporões apicais (Dirsh 1961; Descamps 1973a; Song 2018). As principais estruturas utilizadas para a identificação específica são os cercos masculinos, complexo fálico, placa subgenital feminina e o padrão de coloração; adicionalmente também são utilizadas algumas medidas, como os comprimentos do pronoto, tégminas e fêmures posteriores (Olivier & Aranda 2018).

São gafanhotos primariamente herbívoros, entretanto, existem registros esporádicos de espécies se alimentando em carcaças e excrementos de vertebrados (Olivier *et al*. 2019). Embora fósseis desses gafanhotos sejam raros, estudos indicam que o ancestral comum dos eumastacoideos atuais teve origem no Mesozoico (aproximadamente 165ma) o que possibilitou uma evolução simultânea às pteridófitas, de modo que atualmente é notória a relação entre algumas espécies de Eumastacidae e esse grupo vegetal (Blackith 1973; Descamps 1973a; Song *et al*. 2015); no Brasil dois registros dessa relação são conhecidos, para *Eutemnomastax saurus* (Burr) e *Chapadamastax diamantina* Descamps (Descamps 1979).

É uma família monofilética (Song *et al*. 2015) e que atualmente contém 8 subfamílias, 55 gêneros e 254 espécies válidas. Sete das oito subfamílias estão presentes no Novo Mundo, principalmente na região Neotropical, e apenas uma, Gomphomastacinae, ocorre no Velho Mundo (Descamps 1973a; Cigliano *et al*. 2022). No Brasil há registros de quatro dessas subfamílias, as quais se distribuem por praticamente todos os biomas, com exceção do Pampa; entretanto é na Amazônia que se encontra a maior riqueza de espécies (Cigliano *et al*. 2022). Eumastacinae é aqui representada apenas por *Eumastax* Burr (Fig. 19.66); Pseudomastacinae, monogenérica, possui registros de seis espécies de *Pseudomastax* Bolívar (Fig. 19.67); Parepisactinae é representada apenas por *C. diamantina* (Fig. 19.68); também são registrados oito diferentes gêneros de Temnomastacinae, sendo dois da tribo Temnomastacini, *Temnomastax* Rehn & Rehn (Fig. 19.69) e *Eutemnomastax* Descamps, comuns em regiões mais secas, como o Cerrado e Caatinga, e seis de Eumastacopini, *Arawakella* Rehn & Rehn (Fig. 19.70), *Bahiamastax* Descamps (Fig. 19.71), *Eumastacops* Rehn & Rehn (Fig. 19.72), *Maripa* Descamps & Amédégnato, *Pareumastacops* Descamps (Fig.19.73), *Pseudeumastacops* Descamps (Fig. 19.74), comuns nas regiões da Amazônia e de Mata Atlântica. Atualmente para o Brasil, são conhecidos 11 gêneros, 43 espécies e 3 subespécies (Rehn & Rehn 1942; Descamps 1982; Cigliano *et al*. 2022). Os gêneros mais representativos são *Pseudeumastacops* (Fig. 19.74) e *Temnomastax* (Fig. 19.69) com oito espécies cada e *Pseudomastax* (Fig. 19.67) com seis espécies. Chaves de identificação para gêneros e espécies que ocorrem no Brasil podem ser consultadas em Descamps (1970, 1971, 1973b, 1979, 1982), Olivier (2014, 2019) e Olivier & Aranda (2018).

Ommexechidae (Acridoidea) (Figs 19. 79, 80). Gafanhotos de tamanho médio, a maioria das espécies apresentando cerca de 1,5 cm de comprimento. São geralmente mais achatados dorso-ventralmente que os outros gafanhotos, com olhos protuberantes e tegumento rugoso com espinhos e tubérculos (Figs 19. 79, 80). São encontrados sobre o chão da mata em locais secos, arenosos

ou rochosos, apesar de algumas espécies serem encontradas em locais mais úmidos. Trata-se de um grupo exclusivamente neotropical e sabe-se muito pouco sobre sua biologia. De acordo com a definição atual da família, o grupo engloba 33 espécies agrupadas em 13 gêneros e três subfamílias: Ommexechinae, Aucacridinae e Illapelinae sendo que existem registros para o Brasil somente de espécies da primeira subfamília (Cigliano *et al*. 2022). Os Ommexechinae estão classificados nos gêneros *Calcitrena* Eades, *Clarazella* Pictet & Saussure, *Descampsacris* Ronderos, *Graea* Philippi, *Ommexecha* Serville, *Pachyossa* Rehn, *Spathalium* Bolívar e *Tetrixocephalus* Gurney & Liebermann. São os omexequídeos mais típicos e se caracterizam pela ausência de um fastígio projetado, sendo que algumas espécies apresentam uma projeção das carenas da costa frontal, a qual pode ser confundida com o fastígio (Fig. 19.80).

Proscopiidae (Proscopioidea) (Figs 19. 75, 76). Popularmente conhecidos como manés-magros, chicos-magros, marias-moles, gafanhotos-de-marmeleiro, gafanhotos-de-jurema, cavalos-de-judeu (Mello-Leitão 1939) ou taquarinhas (Flechtmann & Ottati 1997), formam um grupo de distribuição exclusivamente Neotropical (Bruner 1913, Mello-Leitão 1939, Descamps 1973c, Amédégnato 1985), ocorrendo nos mais variados ambientes, como florestas, bosques, áreas abertas e regiões áridas (Mello-Leitão 1939; Rehn 1952). Atualmente, a família Proscopiidae inclui 229 espécies agrupadas em 35 gêneros e três subfamílias: Proscopiinae, Hybusinae e Xeniinae (Cigliano *et al*. 2022). No Brasil ocorrem 106 espécies em 15 gêneros.

As características mais marcantes dos proscopiídeos são o corpo alongado, semelhante a um graveto; cabeça cônica, com o fastígio geralmente bem desenvolvido; e a forma do protórax, normalmente cilíndrico, sendo que o pronoto pode estar totalmente fundido ao prosterno ou separado por uma sutura longitudinal (Fig. 19.75). Os proscopiídeos exibem, em geral, uma coloração castanho-escuro ou verde-oliva, com algumas manchas mais escuras espalhadas pelo corpo. No entanto, algumas espécies possuem cores vivas, podendo apresentar linhas negras sobre um corpo amarelado, faixas verticais escuras e amarelas, ou um padrão marmoreado de preto e amarelo (Mello-Leitão 1938).

Em relação ao tamanho, são gafanhotos de tamanho variado. Algumas espécies alcançam cerca de 3 cm quando adultas, enquanto outras podem atingir até 20 cm de comprimento. Existe um dimorfismo sexual acentuado em grande parte das espécies, as fêmeas sendo bem maiores que os machos, o que levou alguns autores a descreverem os machos e fêmeas de uma mesma espécie em espécies, ou mesmo gêneros diferentes (Fig. 19.76) (Bentos-Pereira 1998). A quase totalidade das espécies são ápteras, mas algumas espécies apresentam brotos alares em ambos os sexos ou somente nas fêmeas. Esse é um fato interessante, visto que na maioria das espécies de Orthoptera em que existe um dimorfismo sexual em relação à presença de asas, essas são encontradas apenas nos machos (Mello-Leitão 1939). Nenhuma espécie de Proscopiidae é capaz de voar, mesmo aquelas que apresentam brotos alares mais desenvolvidos. Acredita-se que essas espécies possam utilizar essas estruturas para defesa ou para display sexual (Jago 1989), mas quase nada é conhecido sobre a biologia e ecologia desses insetos.

Apesar de suas tégminas e asas aparentemente não apresentarem especializações para a estridulação, os fêmures de algumas espécies apresentam uma série de cerdas rígidas ou saliências na sua face interna, sugerindo a possibilidade de que haja produção de som, apesar disso nunca ter sido observado (Jago 1989). Os proscopiídeos não possuem tímpano abdominal, mas algumas espécies apresentam o metatórax e o primeiro segmento abdominal bastante inflados e essa modificação poderia estar de alguma forma relacionada com a audição (Jago 1989). Os fêmures posteriores dos Proscopiidae, assim como em diversas espécies de Acridinae, Cyrtacanthacrinae, Romaleinae e Pyrgomorphidae, são, em geral, alongados e não apresentam a base muito dilatada (Rehn 1952). Isso levou alguns autores a afirmarem que esses insetos seriam lentos e se movimentariam de forma desajeitada e sem graça (Mello-Leitão 1938, 1939; Liana 1972), ou mesmo que eles não apresentavam as pernas posteriores modificadas para o salto (Brunner von Wattenwyl 1890). Entretanto, quando observados em campo, os proscopiídeos demonstram ser plenamente capazes de realizar saltos assim como qualquer outro gafanhoto saltador (Rehn 1952), sendo inclusive "bastante ágeis ao se moverem entre os ramos de suas plantas hospedeiras, a ponto de ser muito difícil de capturá-los" (Bentos-Pereira 2003).

Pyrgomorphidae (Pyrgomorphoidea) (Figs 19. 77, 78). Gafanhotos de médio a grande porte, com comprimento do corpo variando entre 20 mm e 50 mm nas espécies que ocorrem no Brasil (Alves dos Santos 2005). Embora existam espécies de coloração muito contrastante, a grande maioria apresenta coloração críptica (Mariño-Perez & Song 2017). O grupo pode ser identificado pela cabeça cônica, fastígio dividido por um sulco mediolongitudinal, fovéolas aparentes em vista dorsal, antenas ensiformes, prosterno com pequeno tubérculo cônico ou com borda anterior laminar, complexo fálico com esclerito ectofálico capsular e saco ejaculatório aberto (Alves dos Santos 2005; Song 2018). As asas podem estar presentes como em *Minorissa* Walker ou ausentes como em *Omura* Walker (Figs 19. 77, 78). Algumas espécies como, por exemplo, as de *Phymateus* Thunberg encontradas nos continentes africano e asiático possuem glândulas de defesa abdominais e são capazes de expelir compostos químicos impalatáveis quando incomodadas, tais compostos são obtidos de plantas tóxicas durante a alimentação (Rowell 1967; Whitman 1990; Seibt *et al*. 2000). Outras espécies são consideradas importantes por causarem sérios danos em cultivos e plantas ornamentais (COPR 1982); no Brasil, *Omura congrua* Walker foi identificada como praga no cultivo de ipecacuanha (*Psychotria ipecacuanha* (Rubiaceae)), uma importante planta medicinal (Silva 2000).

Os pirgomorfídeos são amplamente distribuídos nas regiões tropicais e subtropicais e atualmente contém 489 espécies válidas, distribuídas em 150 gêneros e duas subfamílias (Orthocridinae e Pyrgomorphinae) (Cigliano *et al.* 2022). Análises filogenéticas recentes baseadas em caracteres morfológicos e moleculares sustentam o monofiletismo da família e sustentam a divisão desta nas duas subfamílias previamente mencionadas (Song *et al*. 2015; Mariño-Perez & Song 2017). Para o Brasil são registrados três gêneros e três espécies, todas pertencentes à Pyrgomorphinae (Omurini). *Algete* Bolívar é monoespecífico (*A. brunneri* Bolívar) e ocorre na região Nordeste; *Omura* também é monoespecífico

(*O. congrua*) (Figs 19. 77, 78), sendo amplamente distribuído pela região amazônica; e *Minorissa* contém apenas duas espécies sendo uma delas registrada na região centro-oeste do Brasil, *M. volxemi* (Bolívar), e outra registrada na Colômbia e Venezuela, *M. pustulata* Walker (Alves dos Santos 2005; Cigliano *et al.* 2022). Para identificação das espécies que ocorrem no Brasil, ver Alves dos Santos (2005).

Romaleidae (Acridoidea) (Figs 19. 141–155). Romaleidae representa a mais numerosa e diversificada família de acridoideos endêmicos neotropicais, possuindo as espécies de maior tamanho, além de apresentarem uma coloração intensa e brilhante nas asas posteriores. Ocorrem em ambientes muito diversos, desde regiões xéricas até selvas tropicais (Carbonell 1978). A família é constituída por 112 gêneros e 482 espécies descritas, distribuídas em duas subfamílias: Bactrophorinae (Figs 19. 141–145) e Romaleinae (Figs 19. 146–155). No Brasil, há registro de 192 espécies e os gêneros brasileiros mais representativos são *Adrolampis* Descamps (10 espécies) (Fig. 19.141), *Ophthalmolampis* Saussure (28) (Fig. 19.142, 143), *Pseudonautia* Descamps (15) (Fig. 19.145) e *Trybliophorus* Serville (9) (Cigliano *et al*. 2022).

São gafanhotos de pequeno a grande porte, atingindo mais de 120 mm de comprimento e o dobro de envergadura das asas. Apresentam o corpo robusto e a cabeça de formas variáveis (Dirsh 1961). Ausência do sulco fastigial. Tegumento liso ou rugoso, raramente espinhoso ou tuberculado. Protórax de forma variável, dorsalmente plano a crestado. Carena mediana do pronoto de forma variável ou ausente. Tubérculo prosternal saliente ou em forma de colar. Asas totalmente desenvolvidas na maioria das espécies ou curtas, raramente ausentes. Tégminas braquípteras em fêmeas de alguns táxons. Tímpano geralmente presente, ausente apenas nas espécies ápteras. Tíbias posteriores simples, não especializadas (não alargadas). A fileira estridulatória é altamente especializada, presente na primeira área anal da asa posterior, e se encontra coberta com veias transversais fortemente serrilhadas, arqueadas e paralelas. O som é produzido pelo movimento de abertura de ambas as asas, esfregando as veias da asa posterior contra uma forte veia no lado inferior da tégmina. Lóbulo basal inferior do fêmur posterior tão longo como o superior. Presença do espinho apical na face externa da tíbia posterior, diferenciando-os dos acridídeos (Fig. 19.85).

Bactrophorinae (Figs 19. 141–145). Essa subfamília reúne 43 gêneros e 217 espécies (Cigliano *et al*. 2022). Representa um grupo distinto de gafanhotos neotropicais, a grande maioria distribuída na América do Sul. O hábito alimentar, o comportamento reprodutivo e a biologia geral destes gafanhotos são pouco conhecidos. São difíceis de serem capturados ao nível do solo, sendo mais frequentemente encontrados no dossel. Amédégnato (1977) dividiu esta subfamília em três tribos: Bactrophorini, Taeniophorini e Ophthalmolampini, essa última com quatro subtribos: Ophtalmolampina, Nautiina, Lagarolampinae e Helicopacrina (Cigliano *et al*. 2022).

No Brasil, há o registro de 58 espécies conhecidas para esse grupo. São gafanhotos arborícolas (exceto *Megacheilacris* Descamps). Porte do corpo de pequeno a médio. Usualmente são braquípteros ou micrópteros. Alguns são crípticos, mas muitos são coloridos, e provavelmente desenvolvem comunicação visual intraespecífica. Mecanismo estridulatório e tímpano ausentes (Rowell 2013). Olhos grandes, protuberantes e globulares; espaço interocular estreito. Antenas longas. Pronoto sem carena mediana e lateral, disco com borda posterior curvada. Tubérculo prosternal subpiramidal ou transversal com protuberância espiniforme, raramente lisa. Pernas e alguns esternitos abdominais com tufos de cerdas sensoriais. Fêmures posteriores robustos, os anteriores hipertrofiados nos machos (*Megacephalacris* Descamps & Amédégnato*, Megacheilacris* Descamps, e *Pouplainiella* Cadena-Castañeda & Cardona). Tíbias posteriores com 6-9 espinhos na borda externa. Segundo tarsômero dos tarsos posteriores de comprimento igual ou maior ao primeiro tarsômero. Epiprocto apresenta-se de três formas: com lóbulos e listras escuras; com uma divisão transversal além do meio da placa, ou com projeções mucroniformes (Cadena-Castañeda *et al*. 2015). Cercos dos machos, curtos e estiliformes.

Romaleinae (Figs 19. 146–155). Os Romaleinae constituem uma das subfamílias mais heterogêneas de Acridoidea, constituída por 69 gêneros e 265 espécies descritas (Cigliano *et al.* 2022; Amédégnato 1977). Constituem uma grande e diversa subfamília, cuja maioria dos representantes distribui-se do sul da América do Sul até o sul dos Estados Unidos. Os Romaleinae incluem formas que se adaptaram a quase todos os nichos disponíveis para um gafanhoto, por isso são encontrados em gramíneas, savanas, desertos, florestas tropicais, florestas secas, no dossel da floresta tropical, entre arbustos, ervas ou na superfície do solo. Algumas espécies são generalistas e outras especializadas.

Romaleíneos apresentam médio a grande porte. Forma do corpo e da cabeça muito variada. Geralmente alados, braquípteros, raramente ápteros. Cabeça arredondada, sem fastígio ou com fastígio pequeno; a cabeça pode ser opistognata em alguns táxons, então o fastígio é mais desenvolvido. Antenas filiformes a ensiformes, curtas ou longas. Espaço interocular grande, geralmente superior a duas vezes à largura do escapo antenal. Pronoto de forma muito variada, sem carenas marcadas a fortemente tectiforme. Disco pronotal bem marcado, com três sulcos transversais. Presença ou ausência de carenas laterais. Tubérculo prosternal, geralmente espiniforme e espaço intermesosternal aberto. Tímpano presente (Amédégnato 1977). Nessa subfamília como mencionado por Dirsh (1961), o mecanismo estridulatório localiza-se sobre a primeira área anal da asa posterior, que é fortemente serrilhada; geralmente presente no macho. Fêmures posteriores desenvolvidos. Tíbias posteriores não curvadas, com espinho apical externo, entre 8-14 espinhos geralmente muitos bem desenvolvidos e robustos na borda externa. Tarsos posteriores com o segundo tarsômero curto. Epiprocto frequentemente dividido por uma sutura transversal, algumas vezes dividido longitudinalmente. Borda posterior do décimo tergito com fúrcula presente ou não. Placa subgenital do macho geralmente mais longa e estreita, comprimida lateralmente, algumas vezes ligeiramente bilobada até o ápice. Cercos do macho, geralmente curtos, setiformes. Valvas do ovipositor robustas.

Ripipterygidae (Tridactyloidea). Conhecidos como '*mud crickets*' (sem nome específico na língua portuguesa), são pouco conhecidos e as espécies deste grupo são caracterizadas por apresentar as peças bucais hipognatas; modificações nas tíbias anteriores para a escavação não evidentes como em Tridactylidae; tégminas e asas dos machos aparentemente sem mecanismos

adaptados para a estridulação e cercos com apenas um segmento (Günther 1969). É uma família monofilética (Song *et al*. 2015), endêmica da região Neotropical e que conta atualmente com apenas uma subfamília (Ripipteryginae) e 74 espécies distribuídas em dois gêneros, *Mirhipipteryx* Günther e *Ripipteryx* Newman. Para o Brasil são registradas 12 espécies, sendo quatro pertencentes à *Mirhipipteryx* e oito a *Ripipteryx* (Cigliano *et al*. 2022). São encontrados principalmente em bancos de areia próximos a corpos d'água e locais úmidos, entretanto algumas espécies podem ser encontradas sobre folhas de vegetação herbácea (Baena-Bejarano 2015). Além disso, embora sejam mais observados durante as horas mais frescas (do anoitecer ao amanhecer), existem registros de espécies em atividade sob sol pleno (Baena-Bejarano 2015). Excetuando-se esses poucos dados, poucas são as informações referentes à distribuição e biologia, uma vez que este grupo é também pouco amostrado. Chaves de identificação para espécies que ocorrem no Brasil podem ser consultadas em Günther (1969).

Tetrigidae (Tetrigoidea) (Fig. 19.63). Os tetrigídeos são caracterizados por possuírem o pronoto cobrindo parcialmente ou completamente o abdômen; prosterno disposto como um colar que envolve as peças bucais (esternomento); tégmina, quando presente, reduzida e disposta lateralmente ao corpo; asas, quando presentes, com região anal expandida; tímpano ausente; fórmula tarsal 2-2-3; arólio ausente e complexo fálico composto por duas camadas que estão alojadas abaixo de placas quitinosas pareadas (Fig. 19.63).

Atualmente Tetrigidae é composta pelas subfamílias Batrachideinae, Cladonotinae, Lophotettiginae, Metrodorinae, Scelimeninae, Tetriginae e Tripetalocerinae, porém essa classificação não representa um consenso entre os pesquisadores visto que está ultrapassada, e a definição atual das subfamílias é limitada, não contemplando a diversidade atualmente conhecida. Assim, novas propostas de classificação estão em fase de elaboração para melhor organizar e comportar os membros desse grupo.

Os tetrigídeos têm uma história taxonômica complexa, repleta de sinônimos e táxons que foram descritos em outras ordens devido a aspectos morfológicos únicos presentes nesse grupo. O pronoto é considerado a principal característica para a distinção dos tetrigídeos em comparação aos demais ortópteros e devido ao seu formato foliáceo em algumas espécies, pesquisadores pretéritos os confundiram com membracídeos (Hemiptera: Membracidae), como ocorreu com *Phyllotettix rhombeus* (Felton) e espécies do gênero *Xerophyllum* Fairmaire. Esses táxons foram realocados junto aos demais ortópteros após análises morfológicas feitas a partir do aparelho bucal que se mostrou ser do tipo mastigador, que difere do tipo presente nos Hemiptera.

Os tetrigídeos estão amplamente distribuídos pelos continentes, com exceção dos desertos, Nova Zelândia e regiões Ártica e Antártica onde ainda não houve registro de ocorrência desse grupo (Cigliano *et al*. 2022). São encontrados em microambientes próximos a corpos d'água, musgos, líquens, solo em decomposição e serapilheira (Amédégnato & Devriese 2008). A diversidade presente na região Neotropical se destaca, visto que das sete subfamílias conhecidas atualmente, cinco possuem representantes nessa região, e a maioria dos grupos ocorre no Brasil. Batrachideinae é um grupo Pantropical que apresenta uma intensa diversificação na região Neotropical, onde se encontra a maioria dos gêneros conhecidos: *Batrachidea* Serville, *Cranotettix* Grant, *Eutettigidea* Hancock, *Halmatettix* Hancock, *Lophoscirtus* Bruner, *Paurotarsus* Hancock, *Plectronotus* Morse, *Puiggaria* Bolívar, *Rehnidium* Grant, *Scaria* Bolívar, e *Tettigidea* Scudder (Cigliano *et al*. 2020). Essa subfamília é facilmente reconhecível principalmente pela presença de cristas dorsais em pelo menos metade do comprimento dos fêmures anteriores e por cristas dorsais em toda a extensão dos fêmures medianos (Grant 1955a, b, 1956, 1966).

Cladonotinae é caracterizada pela carena fascial da costa frontal ampla e, consequentemente, escutelo mais largo que o escapo. Esse grupo Pantropical é considerado polifilético e necessita de profunda revisão. Na região Neotropical, a maior diversidade de espécies é restrita às sub-regiões das Grandes Antilhas (Cuba, Jamaica, Hispaniola (formado pelo Haiti e República Dominicana e Porto Rico) com treze gêneros conhecidos. Apenas duas ocorrem no Brasil: *Eleleus curtus* Bolívar e *Cota strumosa* Bolívar (Silva *et al.* 2019a; Cigliano *et al*. 2022).

Lophotettiginae é uma subfamília exclusivamente Neotropical, com dois gêneros, *Lophotettix* Hancock e *Phelene* Bolivar. No Brasil ocorrem as espécies *L. alticristatus* Hancock, *L. brevicristatus* Hancock e *L. hancocki* (Bruner) (Cigliano *et al*. 2022). Essa subfamília é caracterizada por possuir 11-14 segmentos antenais comprimidos (com um segmento apical agudo), expandindo-se da base em direção ao ápice de cada segmento ou pelo menos os três últimos segmentos antenais expandidos; carena facial fusiforme formando um escutelo amplo; pronoto com diferentes graus de desenvolvimento da crista mediana, sendo elevado e comprimido, formando uma crista com formato foliáceo (achatado lateralmente) ou até mesmo com a carena mediana levemente elevada em forma de corcunda, ambos formatos não recobrindo a cabeça (Silva *et al*. 2019b; Cadena-Castañeda *et al.* 2021).

Metrodorinae é um dos maiores grupos de tetrigídeos em número de espécies, com 14 gêneros ocorrendo na região Neotropical: *Allotettix* Hancock, *Amorphopus* Serville, *Chiriquia* Morse, *Cotys* Bolívar, *Crimisus* Bolívar, *Eomorphopus* Hancock, *Hancockiella* Cadena-Castañeda & Cardona, *Metrodora* Bolívar, *Metopomystrum* Günther, *Miriatra* Bolívar, *Otumba* Morse, *Platythorus* Morse, *Plesiotettix* Hancock, e *Trigonofemora* Hancock das quais apenas *Cotys*, *Hancockiella*, *Platythorus* e *Trigonofemora* não ocorrem no Brasil (Cigliano *et al*. 2020). Esse grupo é caracterizado por apresentar antenas filiformes, com número variável de segmentos, posicionadas abaixo da margem dos olhos compostos; ocelo mediano também posicionado abaixo dos olhos; lobos laterais do pronoto direcionados lateralmente em vista dorsal e primeiro e terceiro segmentos dos tarsos posteriores com tamanho similares. Contudo, todas essas características não são exclusivas da subfamília, uma vez que os grupos que compõem Metrodorinae são muito variáveis e não possuem sinapomorfias conhecidas (Pavón-Gozalo *et al*. 2012).

Tetriginae é um grupo que se encontra em situação taxonômica similar a Metrodorinae, visto que também não possui uma diagnose definida, apenas a combinação de algumas características que não são exclusivas a esse grupo os mantém unidos como um táxon. Na região Neotropical, podemos encontrar oito gêneros,

com apenas três ocorrendo no Brasil: *Liotettix* Bolívar, *Micronotus* Hancock e *Paratettix* Bolívar (Cigliano *et al*. 2022).

Existem poucas informações referentes aos aspectos biológicos e comportamentais neste grupo visto que a maioria das informações disponíveis são oriundas de trabalhos realizados com fauna das regiões Neártica e Paleártica. No geral, os tetrigídeos apresentam padrões variados de coloração entre membros de uma mesma população, resultado de fatores genéticos, epigenéticos, seleção de hábitats, mudanças ambientais, capacidade de camuflagem e fuga de predadores (Nabours 1929). Esse polimorfismo e o dimorfismo sexual também acentuado neste grupo, causou várias descrições errôneas, onde machos e fêmeas de uma mesma espécie eram descritos em táxons diferentes.

A comunicação relacionada ao comportamento sexual ocorre por exibições visuais sincronizadas durante a corte, como as realizadas por machos de *Tetrix* Latreille. Quanto à percepção dos estímulos externos, diferentemente da maioria dos ortópteros, devido à ausência de órgãos para a produção e percepção de sons os tetrigídeos se comunicam por meio de contrações rítmicas dos músculos (não perceptíveis a olho nu) no substrato e tremulação das asas. Esses micro-movimentos produzem vibrações em forma de sinais de baixa frequência que são transmitidas para o substrato através dos tarsos. Os mecanismos que direcionam a produção e percepção desses sinais ainda não estão completamente esclarecidos (Benediktov 2014; Benediktov *et al*. 2020). O complexo fálico nesse grupo foi por muito tempo negligenciado por historicamente ter sido considerado simples e pouco informativo. Porém, a possibilidade da utilização desses dados para auxiliar na diagnose e delimitação de espécies vem sendo investigada.

Tridactylidae (Tridactyloidea) (Figs 19. 64–65). Os Tridactylidae são conhecidos como '*pygmy mole crickets*' e '*pygmy sand crickets*' (sem termo específico na língua portuguesa), membros desse grupo são pequenos e pouco conhecidos, sendo caracterizados por diversas adaptações morfológicas relacionadas ao hábito fossorial e semiaquático. São prognatos; possuem o primeiro par de pernas adaptadas para escavação, com tíbia anterior robusta e com numerosas projeções semelhantes a esporões; terceiro par de tíbias em algumas espécies lamelada, cuja estrutura favorece o salto e o nado na superfície da água; tégmina e asas dos machos com mecanismos adaptados a estridulação e cercos com dois segmentos (Günther 1989, 1994, 1995). É considerada uma família monofilética (Song *et al*. 2015), com distribuição mundial. Atualmente possui duas subfamílias com espécies viventes, Dentridactylinae e Tridactylinae. A primeira contém apenas um gênero e espécie com ocorrência para o Brasil, *Dentridactylus denticulatus* (Saussure), enquanto a segunda possui dois gêneros com registro para o Brasil, *Ellipes* Scudder (oito espécies) e *Neotridactylus* Günther (doze espécies) (Cigliano *et al*. 2022). Embora tenham suas características morfológicas bem definidas, pouco se sabe sobre sua biologia ou ecologia. Chaves de identificação para espécies que ocorrem no Brasil podem ser consultadas em Günther (1975, 1977).

Referências bibliográficas

Abe, T. & M. Higashi 1991. Cellulose centered perspective on terrestrial community structure. **Oikos** 60: 127–133.

Alexander, R.D. 1957. Sound production in associated behavior in insects. **Ohio Journal of Science** 57: 101–13.

Alexander, R.D. 1962. Evolutionary change in cricket acoustical communication. **Evolution** 16: 443–467.

Alves dos Santos, C.M. 2005. Revisão das espécies sul-americanas de Pyrgomorphidae (Orthoptera, Acridoidea). **Arquivos do Museu Nacional** 63 (4): 647–668.

Amédégnato, C. 1974. Les genres d' Acridiens néotropicaux leur classification par familles sous-familles et tribus. **Acrida** 3: 193–204.

Amédégnato, C. 1976. Structure et évolution des genitalia chez les Acrididae et familles apparentées. **Acrida** 5: 1–15.

Amédégnato, C. 1977. **Étude des Acridoidea centre et sud américains (Catantopinae sensu lato). Anatomie des genitalia, classification, répartition et phylogénie**. Thèse de Doctorat d'Etat en Sciences Naturelles, Paris, France, 385 pp.

Amédégnato, C. 1985. *Cephalocoema protopeirae* n. sp. Proscopiidae nuisible aux cultures, au Brésil [Orthoptera: Proscopioidea]. **Revue Française d'Entomologie** (N.S.) 7: 71–75.

Amédégnato, C. & H. Devriese 2008. Global diversity of true and pygmy grasshoppers (Acridomorpha, Orthoptera) in freshwater, pp. 535–543. *In*: E.V. Balian; C. Lévêque; H. Segers & K. Martens (eds). **Freshwater animal diversity assessment**. Netherlands, Springer, 656 pp.

Ander, K. 1939. Vergleichend-Anatomische und phylogenetische studien uber die Ensifera (Saltatoria). **Opuscula Entomologica, Supplementum** 2: 1–306.

Baena-Bejarano, N. 2015. Aspects of the natural history of *Ripipteryx* (Orthoptera: Ripipterygidae) species in Colombia. **Journal of Insect Behavior** 28 (1): 44–54.

Barbosa, P. & J.C. Schultz 1987. **Insect outbreaks**. London, United Kingdom & New York, United States, Academic Press, 578 pp.

Barbosa, P.; D.K. Letourneau & A.A. Agrawal 2012. **Insect outbreaks revisited**. New Jersey, United States, Wiley-Blackwell, 480 pp.

Barrientos, L.L. 1995. The present state of the locust and grasshopper problem in Brazil. **Journal of Orthoptera Research** 4: 61–64.

Benediktov, A. 2014. The new data on distribution of the pygmy grasshopper *Tetrix tartara* s.l. (Orthoptera: Tetrigoidea: Tetrigidae) and its vibrational signals. **Russian Entomological Journal** 23 (1): 1–4.

Benediktov, A.; O. Korsunovskaya; A. Polilov & R. Zhantiev 2020. Unusual mechanism of emission of vibratory signals in pygmy grasshoppers *Tetrix tenuicornis* (Sahlberg, 1891) (Orthoptera: Tetrigidae). **The Science of Nature** 107: 11.

Bentos-Pereira, A. 1998. The genus *Nodotus* Liana 1972, with descriptions of a new species (Orthoptera: Proscopiidae). **Journal of Orthoptera Research** 7: 245–252.

Bentos-Pereira, A. 2003. *Mariascopia* n. gen. (Orthoptera, Eumastacoidea, Proscopiidae). **Journal of Orthoptera Research** 12: 149–157.

Bernays, E.A. & R.F. Chapman 1978. Plant chemistry and acridoid feeding behaviour, pp. 99–141. *In*: J.B. Harborne (ed.). **Biochemical aspects of plant and animal coevolution.** London, United Kingdom, Academic Press, 435 pp.

Blackith, R.E. 1973. Clues to the Mesozoic evolution of the Eumastacidae. **Acrida** 2: 5–18.

Blackith, R.E. & R.M. Blackith 1968. A numerical taxonomy of orthopteroid insects. **Australian Journal of Zoology** 16: 111–131.

Braga, C.E.S.; A.L. Nunes & J.U. Adis 2007. *Cornops frenatum frenatum* (Marschall, 1836) (Orthoptera, Acrididae, Leptysminae): Ocorrência e oviposição em quatro espécies de *Heliconia* (Heliconiaceae) na Amazônia Central, Brasil. **Amazoniana** 19 (3–4): 227–231.

Braker, H.E. 1989. Evolution and ecology of oviposition on host plants by acridoid grasshoppers. **Biological Journal of the Linnean Society** 38, 4: 389–406.

Bruner, L. 1913. South American locusts (Acridoidea). II. **Annals of the Carnegie Museum** 8 (3–4): 423–506.

Brunner von Wattenwyl, C. 1878. **Monographie der Phaneropteriden.** Vienna, Austria, Verhandlungen der Kaiserlich Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, 401 pp.

Cadena-Castañeda, O.J.; J.M. Cardona-Granda & A. Bentos-Pereira 2015. **Introducción a los saltamontes de Colombia (Orthoptera: Caelifera, Acridomorpha, Tetrigoidea & Tricatyloidea).** Raleigh, United States, 534 pp.

Cadena-Castañeda, O.J.; C.J.A. Diaz; D.S.M. Silva *et al*. 2021. Review of the status of the genus Phelene stat. resurr. (Orthoptera: Tetrigidae: Lophotettiginae) and description of a new species. **Zootaxa** 4980 (2): 355–365.

Campos, L.D.; P.G.S. Souza-Dias; J.A. Audino; L. Desutter-Grandcolas; S.S. Nihei 2022. The fifth family of the true crickets (Insecta: Orthoptera: Ensifera: Grylloidea), Oecanthidae defin. nov.: phylogenetic relationships

and divergence times. **Zoological Journal of the Linnean Society**, XX: 1–44.

Capinera, J.L.; C.W. Scherer & J.M. Squitier 2001. **Grasshoppers of Florida**. Invertebrates of Florida series. Gainesville: University Press of Florida. <http://entnemdept.ifas.ufl.edu/ghopper/ghopper.html>.

Cappellari, L.H.; T. Lema; P. Prates & C.F.D. Rocha 2007. Diet of *Teius oculatus* (Sauria, Teiidae) in southern Brazil (Dom Feliciano, Rio Grande do Sul). **Iheringia, S**érie **Zoologia** 97 (1): 31–35.

Carbonell, C.S. 1978. Origin, evolution and distribution of the neotropical acridomorph fauna (Orthoptera): a preliminary hypothesis. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina** 36 (1–4): 153–175.

Carbonell, C.S. 1988. *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906), especie perjudicial para la agricultura en la región centro oeste de Brasil (Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae). **Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Zoologia** 318: 1–17.

Carbonell, C.S. 2000. Taxonomy and a study of the phallic complex, including its muscles, of *Paulinia acuminata* (Acrididae, Pauliniinae) and *Marellia remipes* (Acrididae, incertae sedis). **Journal of Orthoptera Research** 9: 161-180.

Castner, J.L. & H.G. Fowler 1984. Distribution of mole crickets (Orthoptera: Gryllotalpidae: *Scapteriscus*) and the mole cricket parasitoid *Larrci bicolor* (Hymenoptera: Sphecidae) in Puerto Rico. **Florida Entomologist** 67: 481–484.

Chapman, R.F. 1964. The structure and wear of mandibles in some African grasshoppers. **Proceedings of the Zoological Society of London** 143: 305–320.

Chintauan-Marquier, I.C.; F. Legendre; S. Hugel *et al*. 2016. Laying the foundations of evolutionary and systematic studies in crickets (Insecta, Orthoptera): a multilocus phylogenetic analysis. **Cladistics** 32: 54–81.

Chopard, L. 1920. Recherches sur la conformation et le développement des derniers segments abdominaux chez les Orthoptères. Thèse de la Faculté des Sciences de Paris. Rennes, France, 1–352, pls 1–7, figs i–xiv, 1–623.

Chopard, L. 1968. Gryllides (2). Fam. Gryllidae Subfam. Mogoplistinae, Myrmecophilinae, Scleropterinae, Cachoplistinae, Pteroplistinae, Pentacentrinae, Phalangopsinae, Trigonodiinae, Eneopterinae; Fam. Oecanthidae, Gryllotalpidae, pp. 213–500. *In*: M. Beier (ed.). **Orthopterum catalogus** 12. Netherlands, W. Junk, The Hague, 287 pp.

Cigliano, M.M. & C.E. Lange 1998. Orthoptera, pp. 67–83. *In*: J.J. Morrone & S. Coscarón (eds). **Biodiversidad de artrópodos Argentinos**. Argentina, Ediciones Sur. La Plata.

Cigliano, M.M.; H. Braun; D.C. Eades & D. Otte 2022. **Orthoptera Species File Online**. Versão 5.0/5.0. <http://orthoptera.speciesfile.org >. Acesso: 09/fev/2022.

COPR. 1982. **The locust and grasshopper agricultural manual**. London, Centre for Overseas Pest Research, 690 pp.

Coray, A. & P. Thorens 2001. Heuschrecken der schweiz: bestimmungsschlüssel. **Fauna Helvetica** 5: 1–235.

Cosenza, G.W. 1987. **Biologia e controle do gafanhoto *Rhammatocerus* sp.. Embrapa Cerrados-Documentos (INFOTECA-E/Documentos 25)**. Planaltina, Distrito Federal, Brasil, 23 pp.

Descamps, M. 1970. Révision des Pseudomastacinae (Orth. Eumastacidae). **Annales de la Société Entomologique de France** 6 (3): 613–635.

Descamps, M. 1971. Les Eumastacidae de Colombie. Revision des Eumastacinae et Paramastacinae. **Caldasia** 11 (51): 99–192.

Descamps, M. 1973a. Révision des Eumastacoidea (Orthoptera) aux échelons des familles et des sous-familles (genitalia, répartition, phylogénie). **Acrida** 2: 161–298.

Descamps, M. 1973b. Diagnoses et signalisations d'Eumastacoidea [Orth.]. IV. Amérique. **Annales de la Société Entomologique de France** 9 (4): 943–974.

Descamps, M. 1973c. Notes preliminaires sur les genitalia de Proscopoidea (Orthoptera, Acridomorpha). **Acrida** 2: 77–95.

Descamps, M. 1979. Eumastacoidea néotropicaux, diagnoses, signalisations, notes biologiques. **Annales de la Société Entomologique de France** 15 (1): 117–155.

Descamps, M. 1982. Eumastacoidea néotropicaux, diagnoses, signalisations, notes biologiques, II. **Bulletin de la Société Entomologique de France** 87 (5–6): 141–180.

Descamps, M. 1984. Revue préliminaire de la tribu des Copiocerini (Orth. Acrididae). **Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (Série A, Zoologie)** 130: 1–72.

Desutter, L. 1987. Structure et évolution du complexe phallique des Gryllidea (Orthoptères) et classification des genres Néotropicaux de Grylloidea. Première partie. **Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)** 23 (3): 213–239.

Desutter, L. 1988. Structure et évolution du complexe phallique des Gryllidea (Orthoptères) et classification des genres Néotropicaux de Grylloidea. Deuxième partie. **Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)** 24 (3): 343–373.

Desutter-Grandcolas, L. 1995. Le genre *Eidmanacris* Chopard (Orthoptera: Grylloidea, Phalangopsidae, Luzarinae): habitat, répartition et espèces nouvelles. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle** 16 (2–4): 453–474.

Desutter-Grandcolas, L. 2003. Phylogeny and the evolution of acoustic communication in extant Ensifera (Insecta, Orthoptera). **Zoologica Scripta** 32: 525–561.

Desutter-Grandcolas, L.; L. Jacquelin; S. Hugel *et al*. 2017. 3-D imaging reveals four extraordinary cases of convergent evolution of acoustic communication in crickets and allies (Insecta). **Scientific Reports** 7 (7099): 1–8.

Dirsh, V.M. 1961. A preliminary revision of the families and subfamilies of Acridoidea (Orthoptera, Insecta). **Bulletin of the British Museum of Natural History (Entomology)** 10: 351–463.

Dirsh, V.M. 1974. Genus *Schistocerca* (Acridomorpha, Insecta). Netherlands, Series Entomologica V.10, W. Junk, The Hague, 238 pp.

Dirsh, V.M. 1975. **Classification of the Acridomorphoid Insects.** E.W. Faringdon, England, Classey Ltd, 171 pp.

Duranton, J.F.; M. Launois; H.L. Luongand & M. Lecoq 1987. **Guia prático de luta contra os gafanhotos devastadores no Brasil**. Fao-Cirad-Prifas, Roma, Italia, 343 pp.

Eades, D.C. 2000. Evolutionary relationships of phallic structures of Acridomorpha (Orthoptera). **Journal of Orthoptera Research** 9: 181–210.

Farias-Martins, F.; C.F. Sperber; D. Albeny-Simões *et al*. 2017. Forest litter crickets prefer higher substrate moisture for oviposition: Evidence from field and lab experiments. **PLoS One** 12 (10): e0185800.

Fialho, V.; J. Chamorro-Rengifo; C. Lopes-Andrade & K. Yotoko 2014. Systematics of spiny predatory katydids (Tettigoniidae: Listroscelidinae) from the Brazilian Atlantic Forest based on morphology and molecular data. **PLoS One** 9 (8): 1–43.

Flechtmann, C.A.H. & A.L.T. Ottati 1997. *Tetanorhynchus leonardosi* (Mello-Leitão) (Orthoptera: Proscopiidae), nova praga em eucaliptos. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 26 (3): 583–587.

Flook, P.K. & C.H.F. Rowell 1997. The phylogeny of the Caelifera (Insecta, Orthoptera) as deduced from mtRNA gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 8: 89–103.

Flook, P.K.; S. Klee & C.H.F. Rowell 1999. Combined molecular phylogenetic analysis of the Orthoptera (Arthropoda, Insecta) and implications for their higher systematics. **Systematic Biology** 48 (2): 233–253.

Fowler, H.G. & M.M.L. Costa 1986. Paquinhas do gênero *Scapteriscus* (Orthoptera, Gryllotalpidae) como pragas em campo de golfe das Américas. **Revista Brasileira de Entomologia** 30 (2): 271–275.

Frank, J.H. & T.J. Walker 2006. Permanent control of pest mole crickets (Orthoptera: Gryllotalpoidea: *Scapteriscus*) in Florida. **American Entomologist** 52 (3): 138–144.

Gangwere, S.K. 1961. A monograph on food selection in Orthoptera. **Transactions of the American Entomological Society** 87: 67–230.

Gangwere, S.K. 1966. Relationships between mandibles, feeding behavior and damage inflicted on plants by the feeding of certain acridids (Orthoptera). **The Great Lakes Entomologist** 1 (1): 13–16.

Gangwere, S.K. & R.A. Ronderos 1975. A synopsis of food selection in Argentine Acridoidea. **Acrida** 4 (4): 173–194.

Gangwere, S.K.; M.C. Muralirangan & M. Muralirangan 1997. **The binomics of grasshoppers, katydids and their kin.** Wallingford, United Kingdom, CAB International, 529 pp.

Gorochov, A.V. 1986a. System and morphological evolution of crickets from the family Gryllidae (Orthoptera) with description of new taxa. Communication 1. **Zoologicheskii Zhurnal** 65 (4): 516–527.

Gorochov, A.V. 1986b. System and morphological evolution of crickets from the family Gryllidae (Orthoptera) with description of new taxa. Communication 2. **Zoologicheskii Zhurnal** 65 (6): 851–858.

Gorochov, A.V. 1988. The classification and phylogeny of Tettigonioidea (Gryllida = Orthoptera, Tettigonioidea), pp. 145–190. *In*: A.G. Ponomarenko (ed.). **Cretaceous biocoenotic crisis and insect evolution**. Moscow, Russia, Academy of Sciences, 230 pp.

Gorochov, A.V. 1995a. System and evolution of the suborder Ensifera (Orthoptera) – Part 1. **Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences** 260 (1): 3–224.

Gorochov, A.V. 1995b. System and evolution of the suborder Ensifera (Orthoptera) – Part 2. **Proceedings of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences** 260 (2): 1–212.

Grant, H.J. 1955a. Notes on the Neotropical tetrigid genus *Paurotarsus* Hancock, including the description of the new subspecies (Orthoptera: Acridoidea). **Notulae Naturae** 275: 1–14.

Grant, H.J. 1955b. Systematics of the Neotropical Batrachideine genera *Plectronotus*, *Halmatettix* and *Cranotettix* gen. nov. (Orthoptera: Acridoidea:

Tetrigidae). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 107: 57–74.

Grant, H.J. 1956. The taxonomy of *Batrachidea*, *Puiggaria*, *Lophoscirtus*, *Eutettigidea* and *Rehnidium* n. gen. (Orthoptera: Acridoidea: Tetrigidae). **Transactions of the American Entomological Society** 82 (2): 67–108.

Grant, H.J. 1966. The Pacific genera of the subfamily Batrachideinae (Orthoptera: Tetrigidae). **Pacific Insects** 8 (3): 579–601.

Grimaldi, D. & M.S. Engel 2005. **Evolution of the Insects**. Cambridge, United Kingdom, Cambridge University Press, 755 pp.

Guerra, W.D.; P.C. Oliveira & J.R. Pujol-Luz 2012. Gafanhotos (Orthoptera, Acridoidea) em áreas de cerrados e lavouras na Chapada dos Parecis, Estado de Mato Grosso, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** 56 (2): 228–239.

Guerra, W.D. 2001. *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) y otros acridoideos de importância econômica em Brasil, pp. 19–32. *In*: **I Curso internacional sobre ecología, manejo y control de langosta voladora**. Ciudad Victoria, Tamaulipas, Dinámica Impresa, 232 pp.

Guerra, W.D.; P.C. Oliveira & L. Barrientos-Lozano 2010. Life history and population dynamics of *Baeacris punctulatus* (Thunberg, 1824) (Orthoptera: Acrididae) in the state of Mato Grosso, Brazil. **Journal of Orthoptera Research** 19: 333–340.

Günther, K. 1969. Revision der familie Rhipipterygidae Chopard, 1949 (Saltatoria, Insecta). **Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin** 45: 259–425.

Günther, K. 1989. Neue und wenig bekannte Tridactyloidea aus Mittel- und Südamerika (Orthoptera: Caelifera). **Deutsche Entomologische Zeitschrift** 36 (4–5): 347–379.

Günther, K. 1994. Die Tridactyloidea-Fauna Kolumbiens † (Orthoptera, Caelifera) 'The Tridactyloidea of Colombia (Orthoptera, Caelifera)'. **Deutsche Entomologische Zeitschrift** 1: 1–56.

Günther, K. 1995. Die Tridactyloidea des sudlichen Afrika (Orthoptera, Caelifera). **Deutsche Entomologische Zeitschrift** 42 (2): 213–286.

Günther, K.K. 1975. Das Genus *Neotridactylus* Günther, 1972 (Trydactylidae, Saltatoria, Insecta). **Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin** 51: 305–365.

Günther, K.K. 1977. Revision der Gattung *Ellipes* Scudder, 1902 (Saltatoria, Tridactylidae) **Deutsche Entomologische Zeitschrift, neue Folge** 24: 47–122.

Gwynne, D.T. 1995. Phylogeny of the Ensifera (Orthoptera): a hypothesis supporting multiple origins of acoustical signaling, complex spermatophores and maternal care in crickets, katydids and weta. **Journal of Orthoptera Research** 4: 203–218.

Gwynne, D.T. 2001. **Katydids and bush-crickets. Reproductive behavior and evolution of the Tettigoniidae**. Ithaca, New York, Cornell University Press, 317 pp.

Hennig, W. 1969. **Die stammesgeschichte der Insekten**. Kramer, Frankfurt, Deutschland, 436 pp.

Isley, F.B. 1944. Correlation between mandibular morphology and food specificity in grasshoppers. **Annals of the Entomological Society of America** 37: 47–67.

Jago, N.D. 1989. The genera of the Central and South American grasshopper family Proscopiidae (Orthoptera: Acridomorpha). **Eos** 65: 249–307.

Joern, A. & S.B. Gaines 1990. Population dynamics and regulation in grasshoppers, pp. 415– 482. *In*: Chapman, R.F. & A. Joern (eds). **Biology of grasshoppers**. New Jersey, United States, Wiley-Blackwell, 576 pp.

Jost, M.C. & K.L. Shaw 2006. Phylogeny of Ensifera (Hexapoda: Orthoptera) using three ribosomal loci, with implications for the evolution of acoustic communication. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 38: 510–530.

Judd, W.W. 1948. A comparative study of the proventriculus of orthopteroid insects with reference to its use in taxonomy. **Canadian Journal of Research** 26: 93–161.

Le Gall, P. & Y. Gillon 1989. Partage des ressources et spécialisation trophique chez les acridiens (Insecta: Orthoptera: Acridomorpha) non graminivores dans une savane préforestière (Lamto, CBte-D'Ivoire). **Acta Oecologica, Oecologia generalis** 10 (l): 51–74.

Leavitt, J.R.R.; K.D. Hiatt; M.F. Whiting & H. Song 2013. Searching for the optimal data partitioning strategy in mitochondrial phylogenomics: a phylogeny of Acridoidea (Insecta: Orthoptera: Caelifera) as a case study. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 67: 494–508

Lecoq, M. 1986. **Les acridiens du Nordeste du Brésil: bilan des études effectuées en 1985-86 pour la réalisation d'une collection de référence et considérations sur les recherches en acridologie opérationnelle au Brésil**. CIRAD/PRIFAS, Montpellier, France, 119 pp.

Lecoq, M. 1991. **Gafanhotos do Brasil: natureza do problema e bibliografia**. EMBRAPA/NMA, Campinas, Brasil & CIRAD/PRIFAS, Montpellier, France, 157 pp.

Lecoq, M. & I.Jr. Pierozzi 1995. *Rhammatocerus schistocercoides* locust outbreaks in Mato Grosso (Brazil): a long-standing phenomenon. **The International Journal of Sustainable Development and World Ecology** 2: 45–53.

Lecoq, M.; A. Foucart & G. Balança 1999. Behaviour of *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) hopper bands in Mato Grosso, Brazil (Orthoptera: Acrididae: Gomphocerinae). **Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)** 35 (2): 217–228.

Legendre, F.; T. Robillard; H. Song *et al*. 2010. One hundred years of instability in ensiferan relationships**. Systematic Entomology** 35: 475–488.

Lhano, M.G. 2020. Orthoptera. *In*: **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil.** JBRJ**.** <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/294>. Acesso: 20/set/2020.

Lhano, M.G.; L.A. Serrano; F.C. Vidal-Neto & N.S. Dias-Pini 2019. *Tropidacris collaris* (Orthoptera: Romaleidae) expands its damage in orchards of the dwarf cashew, *Anacardium occidentale* (Anacardiaceae). **Entomological Science** 22 (2): 151–156.

Liana, A. 1972. Etudes sur les Proscopiidae (Orthoptera). **Annales Zoologici** 29: 381–459.

Loher, W. & M. Dambach 1989. Reproductive behavior, pp. 43–82. *In*: T. Huber; T.E. Moore & W. Loher (eds). **Cricket behavior and neurobiology**. Ithaca, New York, Cornell University, 536 pp.

Lopes-Andrade, C. & S.M. Soares 2005. How large is large enough for insects? Forest fragmentation effects at three spatial scales. **Acta Oecologica** 27: 31–41.

Mariño-Perez, R. & H. Song 2017. Phylogeny of the grasshopper family Pyrgomorphidae (Caelifera, Orthoptera) based on morphology. **Systematic Entomology** 43 (1): 90–108.

Matheny, Jr. E.L.; A. Tsedeke & B.J. Smittle 1981. Feeding response of mole cricket nymphs (Orthoptera: Gryllotalpidae: *Scapteriscus*) to radiolabeled grasses with, and without, alternative foods available. **Journal of the Georgia Entomological Society** 16: 492–495.

Mello-Leitão, C. 1938. Notes sur les Proscopides. **VII Internationaler Kongress für Entomologie**: 292–302.

Mello-Leitão, C. 1939. Estudio monográfico de los proscópidos. **Revista del Museo de La Plata, Sección Zoología** (NS) 1: 279–450.

Mendes, D.M.M.; J.C. Oliveira; J. Chamorro-Rengifo & J.A. Rafael 2018. Two new genera of predatory katydid (Orthoptera: Tettigoniidae: Meconematinae) from the Amazon rainforest. **Zootaxa** 4438 (2): 261–282.

Mesa, A.; P. García-Novo; T. Roat & C. Portugal 2004. Morphological characters and karyology of *Miogryllus piracicabensis* Piza (Orthoptera, Gryllidae). **Neotropical Entomology** 33: 337–340.

Michelsen, A. & H. Nocke 1974. Biophysical aspects of sound communication in insects. **Advances in Insect Physiology** 10: 247–296.

Moraes, G.J. 1982. Sinonímia do gênero *Stiphra robusta* (Orthoptera: Proscopiidae). **Revista Brasileira de Biologia** 42: 229–232.

Mugleston, J.D.; H. Song & M.F. Whiting 2013. A century of paraphyly: a molecular phylogeny of katydids (Orthoptera: Tettigoniidae) supports multiple origins of leaf-like wings. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 69 (3): 1120–1134.

Mugleston, J.D.; M. Naegle; H. Song & M.F. Whiting 2018. A comprehensive phylogeny of Tettigoniidae (Orthoptera: Ensifera) reveals extensive ectomorph convergence and widespread taxonomic incongruence. **Insect Systematics and Diversity** 2 (4):1–27.

Mulkern, G.B. 1967. Food selection by grasshoppers. **Annual Review of Entomology** 12: 59–78.

Nocke, H. 1971. Biophysik der Schallerzeugung durch die vorderflügel der Grillen (Biophysics of sound production by the tegmina of crickets). **Zeitschrift für vergleichende Physiologie** 74: 272–314.

Oliveira, D.J.; D.S. Silva & M.G. Lhano 2018. Hábito alimentar de *Cornops frenatum frenatum* (Marshall, 1836) (Orthoptera, Leptysminae) e aceitabilidade em relação a duas variedades de *Heliconia* sp. no Recôncavo da Bahia. Magistra 29 (3–4): 356–363.

Olivier, R.S. 2014. Uma nova espécie do gênero *Temnomastax* (Temnomastacinae, Eumastacidae, Orthoptera) para a Amazônia brasileira. **Iheringia (Série Zoologia)** 104 (4): 457–461.

Olivier, R.S. 2018. *Pseudomastax graciollii* sp. nov., a new monkey-grasshopper species from the Amazon and comments on other species of the genus (Orthoptera: Eumastacidae: Pseudomastacinae). **Zootaxa** 4514 (4): 529–541.

Olivier, R.S. & R. Aranda 2018. Are anatomical measurements useful for identification and sexual differentiation of *Temnomastax* (Orthoptera: Eumastacidae) species? **Zoological Science** 35 (3): 268–275.

Olivier, R.S.; C.V.A. Pujol-Luz & G. Graciolli 2019. Review of *Temnomastax* Rehn & Rehn, 1942 (Orthoptera, Caelifera, Eumastacidae, Temnomastacinae). **Zootaxa** 4593 (1): 1–78.

Otte, D. 1979. Revision of the grasshopper tribe Orphulellini (Gomphocerinae: Acrididae). **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 131: 52–88.

Otte, D. 1994. **Orthoptera Species File. Number 1 – Crickets (Grylloidea)**. The Orthopterist's Society & The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, United States, 120 pp.

Otte, D. & R.D. Alexander 1983. **The Australian crickets (Orthoptera: Gryllidae)**. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, United States, 477 pp.

Pavón-Gozalo, P.; J. Manzanilla & M. García-París 2012. Taxonomy and morphological characterization of *Allotettix simoni* (Bolívar, 1890) and implications for the systematics of Metrodorinae (Orthoptera: Tetrigidae). **Zoological Journal of the Linnean Society** 164: 52–70.

Pierozzi, I. & M. Lecoq 1998. Morphometric studies on *Rhammatocerus schistocercoides* (Rehn, 1906) Orthoptera, Acrididae, Gomphocerinae in Brazilian and Colombian populations. **Transactions of the American Entomological Society** 124 (1): 25–34.

Ragge, D.R. 1955. **The wing-venation of the Orthoptera Saltatoria: with notes on dictyopteran wing-venation**. London, United Kingdom, Trustees of the British Museum, 160 pp.

Rehn, J.A.G. 1952. **The grasshopper and locust (Acridoidea) of Australian. Vol. I. Families Tetrigidae and Eumastacidae.** Melbourne, Australia, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, 193 pp.

Rehn, J.A.G. & H.J. Grant 1961. **A monograph of the Orthoptera of North America (North of Mexico).** Monographs of Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Printed by the George W. Carpenter Fund for the Encouragement of Original Scientific Research, 12, 160 pp.

Rentz, D.C. 2010. **A guide to the katydids of Australia.** Australia, Collingwood, CSIRO Publishing, 214 pp.

Ribeiro, R.C.; W.P. Lemos; J.C.M. Poderoso *et al*. 2013. New record of grasshopper (Orthoptera: Acrididae & Romaleidae) defoliators and population dynamics of insects on crops of *Heliconia* spp. in the Amazon. **Florida Entomologist** 96 (1): 225–228.

Riede, K.A. 1987. Comparative study of mating behavior in some neotropical grasshoppers (Acridoidea). **Ethology** 76: 265–296.

Roberts, H.R. 1941. A comparative study of the subfamilies of the Acrididae (Orthoptera) primarily on the basis of their phallic structures. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 93: 201–246.

Roel, A.R. 2001. Utilização de plantas com propriedades inseticidas: uma contribuição para o desenvolvimento rural sustentável. **Revista Internacional de Desenvolvimento Local** 1 (2): 43–50.

Rosas-Costa, J.A. 1966. Preparación de Acridoidea y Tettigonoidea. **Geotrópica** 12 (39): 110–112.

Rowell, C.H.F. 1967. Experiments on aggregations of *Phymateus purpurascens* (Orthoptera, Acrididae, Pyrgomorphidae). **Journal of Zoology** 152: 179–193.

Rowell, C.H.F. 1978. Food plant specificity in neotropical rain-forest acridids. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 24 (3): 651–662.

Rowell, C.H.F. 2013. **The Grasshoppers (Caelifera) of Costa Rica and Panama**. Publications on Orthoptera Diversity, The Orthopterists' Society, 611 pp.

Santana, F.D.; F.B. Baccaro & F.R.C. Costa 2016. Busy nights: high seed dispersal by crickets in a Neotropical forest. **The American Naturalist** 188 (5): 126–133.

Schubnel, T.; L. Desutter-Grandcolas; F. Legendre; J. Prokop; A. Mazurier; R. Garrouste; P. Grandcolas & A. Nel 2019. To be or not to be: postcubital vein in insects revealed by microtomography. **Systematic Entomology** 45(2): 327–336.

Seibt, U.; G. Kasang & W. Wickler 2000. Suggested pharmacophagy of the african bushhopper *Phymateus leprosus* (Fabricius) (Pyrgomorphidae, Orthoptera). **Zeitschrift Für Naturforschung C** 55 (5–6): 442

Sharov, A.G. 1968. Phylogeny of the Orthopteroidea. **Transactions of the Institute of Paleontology** 117: 1–216.

Sheffield, N.C.; K.D. Hiatt; M.C. Valentine *et al*. 2010. Mitochondrial genomics in Orthoptera using MOSAS. **Mitochondrial DNA** 21: 87–104.

Silva, A.B. 2000. Ocorrência de *Omura congrua* Walker 1970, inseto-praga da ipecacuanha (*Psychotria ipecacuanha* (Stokes) no estado do Pará. **Embrapa Amazônia Oriental – Comunicado Técnico (INFOTECA-E)** 35: 1–4.

Silva, A.G. 1962. Segunda contribuição ao conhecimento bio-cronológico da ocorrência de pragas agrícolas, no Ceará. **Boletim da Sociedade Cearense de Agronomia** 3: 77–79.

Silva, A.G. 1966. Índice bio-cronológico da ocorrência de pragas agrícolas no Ceará. **Boletim da Sociedade Cearense de Agronomia** 7: 43–48.

Silva, D.S.M.; O.J. Cadena-Castaneda, O.J.; M.R. Pereira; F.C. Domenico & C.F. Sperber 2019a. New tribes, overview and checklist of Neotropical Cladonotinae (Orthoptera: Caelifera: Tetrigidae). **Insecta Mundi** 0723: 1–38.

Silva, D.S.M.; O.J. Cadena-Castaneda; M.R. Pereira; F.C. Domenico & C.F. Sperber 2019b. Review of *Lophotettix*, the sole member of the subfamily Lophotettiginae Hancock, 1909 (Insecta: Orthoptera: Caelifera: Tetrigidae). **Zootaxa** 4686: 346–360.

Simpson, S.J. & G.A. Sword 2008. Locusts. **Current Biology** 18 (9): 364–366.

Song, H. 2018. Biodiversity of Orthoptera, pp. 245–279. *In*: F.G. Footit & P.H. Adler (eds). **Insect Biodiversity: Science and Society**. Hoboken, New Jersey, Wiley-Blackwell, v.2, 904 pp.

Song, H. & R. Mariño-Perez 2013. Re-evaluation of taxonomic utility of male phallic complex in higher-level classification of Acridomorpha (Orthoptera: Caelifera). **Insect Systematics & Evolution** 44: 241–260.

Song, H.; C. Amédégnato; M.M. Cigliano *et al*. 2015. 300 million years of diversification: elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling. **Cladistics** 31 (6): 621–651.

Song, H.; O. Béthoux; S. Seunggwan *et al*. 2020. Phylogenomic analysis sheds light on the evolutionary pathways towards acoustic communication in Orthoptera. **Nature Communications** 11: 4939

Souza, S.M.; G.J. Moraes & C.A.O. Mello 1983. Oviposição e eclosão de *Stiphra robusta* Mello-Leitão, 1939 (Orthoptera: Proscopiidae) no trópico semi-árido do Brasil. **Silvicultura** 8: 511–512.

Souza-Dias, P.G.B.; M.P. Bolfarini; S.S. Nihei & F.A.G. de Mello 2014. *Endecous apterus*: a new species of cave cricket from northeast Brazil, with comments on the use of subterranean habitats by Luzarinae crickets (Orthoptera: Grylloidea: Phalangopsidae: Luzarinae). **Zootaxa** 3784 (2): 120–130.

Sperber, C.F. 1996. Field diet of the grasshopper *Abracris dilecta* walker (Orthoptera, acrididae). **Revista Brasileira de Zoologia** 13: 127–135.

Stauffer, T.W. & D.W. Whitman 1997. Grasshopper oviposition, pp. 231–280. *In*: S.K. Gangwere; M.C. Muralirangan & M. Muralirangan (eds). **Bionomics of grasshoppers, katydids, and their kin**. Wallingford, United Kingdom. CAB international, 528 pp.

Szinwelski, N.; C.S. Rosa; J.H. Schoerewder; C.M. Mews & C.F. Sperber 2012a. Effects of forest regeneration on crickets: evaluating environmental drivers in a 300-year chronosequence. **International Journal of Zoology** 793419: 1–13.

Szinwelski, N.; V.S. Fialho; K.S.C. Yotoko *et al*. 2012. Ethanol fuel improves arthropod captures in pitfall traps and preserves DNA. **Zookeys** 196: 11–22.

Sperber, C.F.; L.G.S. Soares & M.R. Pereira 2007. Litter disturbance and trap spatial positioning affects the number of captured individuals and genera of crickets (Orthoptera: Grylloidea). **Journal of Orthoptera Research** 16: 77–83.

Szinwelski, N.; C.S. Rosa; R.R.C Solar & C.F. Sperber 2015. Aggregation of cricket activity in response to resource addition increases local diversity. **PLoS One** 10: e0139669.

Walker, E.M. 1922. The terminal structures of Orthopteroid insects: A phylogenetic study (Part II). **Annals of the Entomological Society of America** 15: 1–76.

Walker, T. J. & S. Masaki 1989. Natural history, pp. 1–42. *In*: F. Huber; T.E. Moore & W. Loher (eds). **Cricket behaviour and Neurobiology**. Nova York, Ithaca, Cornell University, 536 pp.

Wheeler, W.C.; M. Whiting; Q.D. Wheeler & J.M. Carpenter 2001. The phylogeny of extant hexapod orders. **Cladistics** 17: 113–169.

Whitman, D.W. 1990. Grasshopper chemical communication, pp. 357–391. *In*: R.F. Chapman & A. Joern (eds). **Biology of grasshoppers**. New York, New York, John Wiley & Sons, 576 pp.

Zanuncio-Junior, J.S.; M.J. Fornazier; D.S. Martins *et al*. 2017. *Meroncidius intermedius* (Orthoptera: Tettigoniidae): a threat to Brazilian banana. **Florida Entomologist** 100 (3): 669–671.

Zeuner, F.E. 1942. The Locustopsidae and the phylogeny of the Acridodea (Orthoptera). **Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series B, Taxonomy** 11: 1–18.

Zhou, Z.; F. Shi & L. Zhao 2014. The first mitochondrial genome for the superfamily Hagloidea and implications for its systematics status in Ensifera. **PLoS One** 9: e86027.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 20
EMBIOPTERA SHIPLEY, 1904

(Embiidina Enderlein, 1909; Embiodea Kuznezov, 1903)

Archembiidae: *Pararhagadochir trachelia*, fêmea

Archembiidae: *P. trachelia*, ninho em folhiço

Clothodidae: *Clothoda nobilis*, fêmea

Claudia Szumik Unidad Ejecutora Lillo (Conicet – Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. https://orcid.org/0000-0001-5361-0580

Paula Jéssica Costa Pinto UFPR, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Cutitiba, PR. https://orcid.org/0000-0002-4619-6817

María Laura Juárez Unidad Ejecutora Lillo (Conicet – Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. https://orcid.org/0000-0002-4563-5080

Etimologia. Do grego *embios* = vivo, vivaz; *pteron* = asa.

Diagnose. Insetos hemimetábolos, terrestres, variando de 4 a 30 mm de comprimento. Corpo tubular, achatados dorso-ventralmente, adaptado ao seu modo de vida nos tubos de seda. São gregários, durante os primeiros estágios ninfais convivem com as fêmeas adultas. Vivem confinados nas galerias de seda que constroem por meio das glândulas de seda localizadas nos basitarsos anteriores. Ocelos ausentes. Antenas moniliformes. Prognatos, mandíbulas robustas nas fêmeas, nos machos tendem a redução do número de dentes incisivos e molares. Fêmeas ápteras, machos alados ou ápteros a nível de família (p. ex. Australembiidae), gênero (p. ex. *Paedembia* Ross), espécie (p. ex. *Bulbocerca sini* (Chamberlin)) ou populacional (p. ex. *Pararhagadochir trachelia* (Navás)). Órgão timpânico presente nos fêmures das pernas anteriores e médias em todos os embiópteros, nos fêmures das pernas posteriores presente somente nas famílias Anisembiidae e Australembiidae. Fêmur posterior bastante desenvolvido. Dimorfismo sexual acentuado a partir do terceiro estágio ninfal. Ovipositor reduzido. Aparelho copulador secundário formado por modificações dos últimos segmentos abdominais, incluindo os cercos. Cercos bissegmentados, segmento apical esquerdo nos machos reduzidos ou modificados em algumas famílias como em Anisembiidae e Australembiidae.

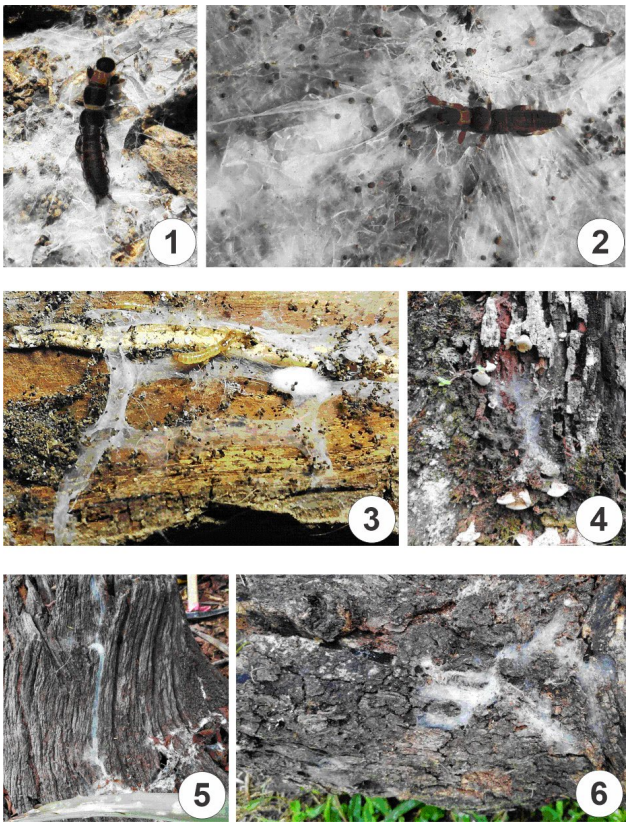
Introdução. Os embiópteros contam com uma apomorfia muito chamativa, possuem a capacidade de produzir seda em todos os estágios ninfais. A seda é utilizada para a construção dos ninhos, em galerias (Figs 20.1–6) onde vivem confinados, uma vez que são insetos gregários, com certo cuidado dos ovos e juvenis por parte das fêmeas adultas. Dada a sua forma de vida, possuem um aspecto cilíndrico (Figs 20.7–8). Vivem em regiões temperadas e quentes do planeta. É uma ordem pequena se a compararmos com outros grupos, uma vez que existem cerca de 500 espécies conhecidas no mundo inteiro; muito embora este número deva provavelmente duplicar ou triplicar, uma vez que há poucos especialistas.

Em termos de taxonomia alfa e classificação superior de Embioptera, temos a forte influência de Edward S. Ross (1915–2016), especialista do grupo, que publicou cerca de 40 a 50 artigos entre 1940 e 2007. As suas contribuições foram enormes em termos de espécies e táxons descritos para todas as regiões do planeta. Ao longo da sua carreira ele realizou viagens a todos os continentes, e é de se destacar que ele criava em seu laboratório os espécimes coletados, de modo que, geralmente, tinha um bom número de espécimes quando descrevia uma espécie.

Até há pouco tempo a classificação dos embiópteros era baseada exclusivamente na terminália masculina (Ross 2000a). Os machos de Embioptera têm um órgão copulador secundário com uma grande variedade de processos e formas, muito fácil de se observar. Foi durante muito tempo a única evidência utilizada na taxonomia alfa, bem como na construção dos agrupamentos da Ordem (Szumik 1996). Em suma, muitas das famílias e gêneros atuais foram descritos baseadas nesta estrutura.

Um princípio básico da sistemática é conseguir uma classificação estável onde os agrupamentos são apoiados por todas as evidências. Isto é demonstrado pelos estudos cladísticos que foram realizados para o grupo (Szumik 1996; Szumik *et al.* 2008, 2019;

Como citar: Szumik, C.; Pinto, P.J.C.; Juárez, M.L. 2024. Cap. 20, Embioptera Shipley, 1904, pp. 291-301. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c20



Figuras 20.1–6. Embioptera, ninhos tecidos com seda.

Miller *et al.* 2012) onde várias famílias resultaram polifiléticas (p. ex. Notoligotomidae, Embiidae) e muitos dos gêneros parafiléticos ou polifiléticos (p. ex. *Australembia* Ross, *Stenembia* Ross). Atualmente, outros caracteres utilizados em ambos os sexos, na taxonomia e na reconstrução das relações de parentesco são: coloração, suturas na cabeça, presença, forma e posição do órgão timpânico nos fêmures, forma e quetotaxia do basitarso posterior, ovipositor nas fêmeas, várias estruturas do aparelho bucal, asas e terminália nos machos. A terminália masculina continua sendo a condição com a maior variedade de processos e formas da ordem.

Atualmente, os nomes mais utilizados para a ordem são: Embioptera, Embiidina e Embiodea. Até aos anos 80, o grupo era referido quase exclusivamente como Embioptera. Ross, em uma revisão da ordem para os EUA (1984a), propôs a sua substituição por Embiidina, argumentando que o nome Embidina (com um i) foi o primeiro nome pelo qual este grupo foi conhecido (Hagen 1862 "Fam. Embiidina" de Neuroptera). O Código Internacional de Nomenclatura Zoológica não regulamenta os nomes acima da categoria de família, ou seja, não existe um princípio de prioridade, único argumento apresentado por Ross (1984a) para usar Embiidina. Posteriormente, Engel & Grimaldi (2006) realizaram uma revisão a respeito dos nomes utilizados para o grupo e sugeriram utilizar Embiodea, originalmente proposto como subordem de Neuroptera por Kusnezov (1903). Engel & Grimaldi (2006) rejeitaram o nome Embiidina, dado que o final "ina" pode causar confusão, uma vez que é sufixo de subtribos. Os mesmos autores também rejeitaram o nome Embioptera porque a etimologia não representa o grupo como tal, causando, segundo eles, críticas por parte dos especialistas do grupo. Como especialistas da ordem nunca vimos uma citação da crítica que estes autores afirmam. Além disso, assim como Embiidina deve ser rejeitada, o mesmo argumento aplica-se a Embiodea, cujo sufixo é muito parecido com "oidea" usado para superfamílias. Aqui, propõe-se continuar a usar o nome Embioptera por ser o nome mais usado e conhecido para o grupo. Em uma busca no Google Acadêmico (março 2021) observamos os seguintes resultados: Embioptera: 8.000 citações; Embiidina: 900 citações; Embiodea: 300 citações. Em relação aos nomes vernaculares, é conhecido apenas em inglês (talvez em alemão) como "webspinners" referente sua capacidade de produzir seda, no entanto, é um termo utilizado apenas no meio acadêmico. Com o propósito de facilitar a popularização da ciência, propomos a utilização do nome vernacular insetos-tecelões para referenciar os insetos pertencentes a esta ordem.

Os embiópteros distribuem-se exclusivamente nas áreas quentes e temperadas do mundo. São conhecidas 476 espécies em 94 gêneros e treze famílias (Tab. 20.1). No continente americano são reconhecidas seis famílias (Andesembiidae, Anisembiidae, Archembiidae, Clothodidae, Teratembiidae, Oligotomidae) com aproximadamente 260 espécies e 48 gêneros (Tab. 20.1). Oligotomidae é representada no continente por espécies introduzidas pertencentes aos gêneros *Haploembia* Verhoeff e *Oligotoma* Westwood (ver 'Espécies introduzidas' abaixo). A única família entre as mencionadas anteriormente que não ocorre no Brasil é Andesembiidae, descrita para áreas relativamente altas dos Andes na Colômbia, Equador e Peru (Ross 2003a).

Nos últimos 20 anos (2000–2020) foram descritas para o Brasil: 21 espécies para Archembiidae (Ross 2001; Szumik *et al.* 2017; Costa Pinto *et al.* 2021; Szumik *et al.* 2022; Salvatierra 2020); 10 espécies para Anisembiidae (Ross 2003b; Szumik *et al.* 2022) e duas espécies de Clothodidae (Krolow & Valadares 2016; Szumik *et al.* 2022). Além disso, também foram feitos novos registros de táxons descritos para outros países e encontrados pela primeira vez no Brasil: *Platyembia tessellata* Ross (Anisembiidae), *Pararhagadochir confusa* Ross (Archembiidae) *e Teratembia bancksi* (Davis) (Teratembiidae) (Teixeira *et al.* 2018a, b; Szumik *et al.* 2022). A maior parte das espécies conhecidas no Brasil foram registradas na bacia amazônica e na costa leste, desta maneira, existem áreas enormes onde a fauna deste grupo é ainda desconhecida.

Para o Brasil estão registradas 56 espécies em 22 gêneros, incluindo as espécies introduzidas (Tab. 20.2). Entretanto, a estimativa é de 1 a 2 mil espécies no mundo e cerca de 300 para o Brasil.

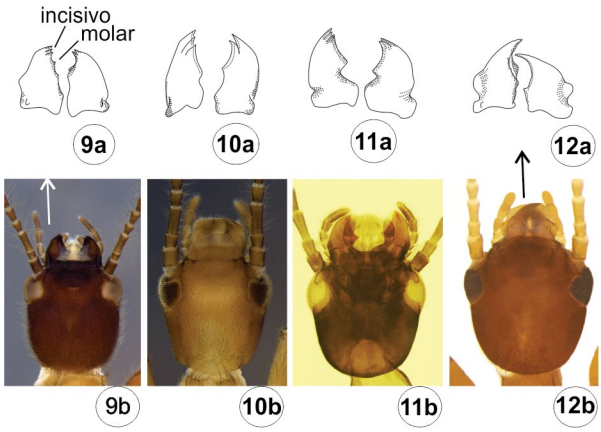
Dada a especificidade do hábitat, é um grupo pouco conhecido e, em geral, mal representado nas coleções entomológicas, exceto por machos alados coletados em armadilhas de luz e armadilhas Malaise.

São conhecidas 20 espécies fósseis (Engel *et al.* 2011, 2016; Aristov 2017; Cui *et al.* 2020), cinco delas do continente americano: *Lithembia florissantensis* (Cockerell) em rochas do Mioceno de Florissant, Colorado, EUA (Archembiidae); *Oligembia vetusta* Szumik (Teratembiidae); *Glyphembia vetehae* (Szumik), *Glyphembia amberica* Ross e *Poinarembia rota* Ross (Anisembiidae), em âmbar dominicano do Terciário Inferior (Szumik 1994, 1998; Ross 2003b).

Morfologia (adultos). Corpo cilíndrico, um tanto achatado dorso-ventralmente. Medem entre 4 e 30 mm de comprimento. Coloração com tonalidades negra, castanha e âmbar, com combinações dessas com vermelho e alaranjado, bem como iridescentes. Dimorfismo sexual acentuado a partir do terceiro ínstar ninfal (Figs 20.7–8). Olho composto pequeno nas fêmeas; volumoso, normal ou reduzido nos machos. Ocelos ausentes, exceto em alguns Clothodidae com um par de ocelos rudimentares. Antena moniliforme. Aparelho bucal tipicamente ortopteroide, prognato. Gula presente, mandíbula muito robusta nas fêmeas; robusta ou com redução ou ausência de dentes nos machos (Figs 20.9a, b; 10a ,b; 11a, b; 12a, b). Palpo maxilar com cinco artículos e palpo labial com três. Paraglossa pequena e aguda. Pescoço com dois escleritos cervicais. Pernas relativamente curtas, adaptadas à vida em túneis. Tarsos trímeros. Basitarso anterior muito desenvolvido, globoso, com numerosas glândulas produtoras de seda. Fêmur posterior muito desenvolvido face à hipertrofia dos músculos depressores tibiais. Machos geralmente alados. Asas subiguais, de coloração pardacenta com bandas longitudinais despigmentadas muito características do grupo (Figs 20.13–16). Região anal da asa geralmente reduzida. Venação simples com veias longitudinais simples ou bífidas quase paralelas à margem da asa e numerosas veias transversais; com forte tendência à redução das veias longitudinais M, Cu e das veias transversais (Figs 20.13–16). Apterismo e braquipterismo são frequentes em diferentes níveis (família, gêneros, espécies e populacional). Fêmeas sempre ápteras. Abdômen com dez segmentos. Cerco com dois artículos, o basal com vários mecanorreceptores e o distal com um mecanorreceptor. Ovipositor muito reduzido. Margem distal do esterno VIII parcialmente dividido em dois lóbulos laterais (valvíferos primários) e uma placa central despigmentada e rugosa (Figs 20.17a, b; 18a, b; 19a, b), por baixo desta se encontra a abertura genital feminina. Posterior à margem do esterno VIII se encontra a segunda placa muito membranosa com forma de bolso (valvíferos secundários); essa banda membranosa cobre parcialmente uma glândula secundária posicionada na base do esterno IX (Figs 20.17a, b; 18a, b; 19a, b). Para a cópula, o macho se posiciona à direita da fêmea, retendo-a pelo tórax com as mandíbulas e pelo abdômen com os cercos. Os machos possuem um aparelho copulador secundário bastante complexo formado pelo tergo X, esterno IX, paraproctos, epiprocto e cercos (Figs 20.20a, b; 21; 22a, b; 23a, b; 24a, b; 25a, b). Esses escleritos podem ser divididos, fundidos, com cerdas, carenas, ou microtríquias, bem como numerosas protuberâncias (Figs 20.20a, b; 21; 22a, b; 23a, b; 24a, b; 25a, b).

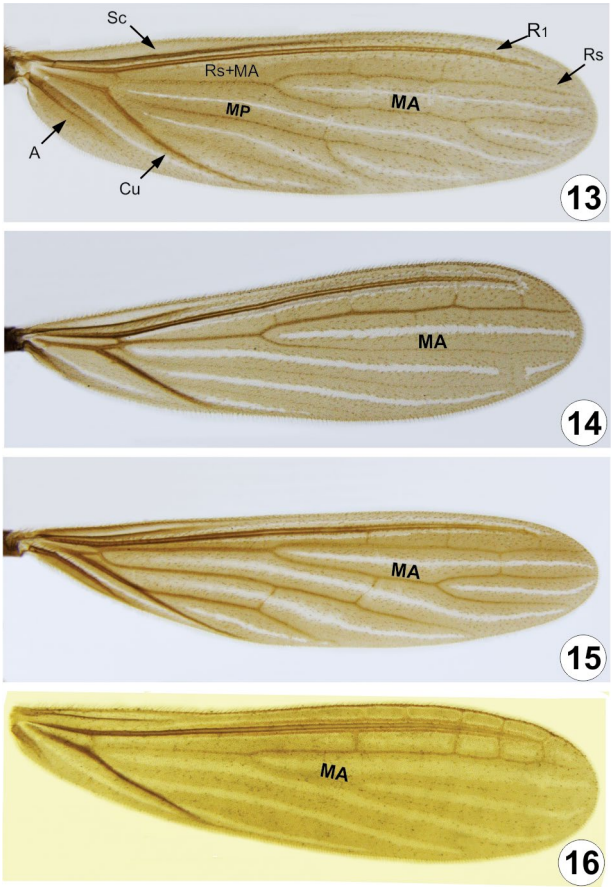
Uma das autoapomorfias mais chamativas da ordem é a capacidade de produzir seda a partir das glândulas produtoras de seda localizadas no basitarso anterior. A primeira descrição mais detalhada das glândulas, ductos e das cerdas envolvidas é a de Rimsky-Korsakow (1905). Posteriormente, encontramos estudos morfológicos, fisiológicos e histológicos para uma determinada espécie (Mukerji 1927; Barth 1954; Alberti & Storch 1976; Nagashima *et al.* 1991; Dubitzky & Melzer 1999) e estudos comportamentais do tecer dos fios e as propriedades da seda (Edgerly *et al.* 2002, 2012; Okada *et al.* 2008; Collin *et al.* 2009; Büsse *et al.* 2015; McMillan *et al.* 2016). Mais recentemente contamos com o estudo da ultraestrutura para um grupo de diversos táxons (Szumik *et al.* 2019). O aparato

Figuras 20.7–8. Embioptera, Anisembiidae, *Chelicerca nodulosa,* aspecto cilíndrico e dimorfismo sexual, vd. **7**, fêmea áptera; **8**, macho alado.

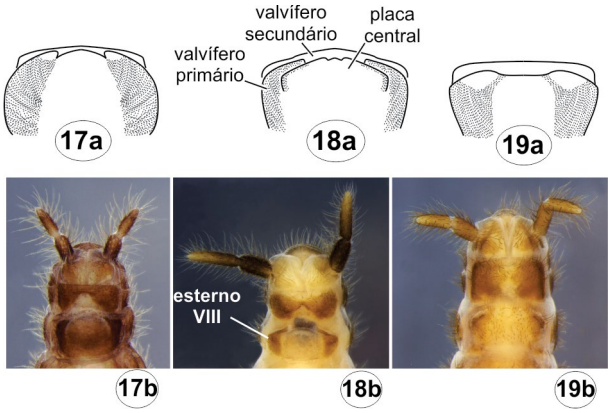


Figuras 20.9–12. Embioptera, mandíbulas dos embiópteros machos: **9a–b**, Clothodidae, *Chromatoclothoda elegantula*; **10a–b**, Archembiidae, *Archembia batesi*; **11a–b**, Teratembiidae, *Teratembia producta*; **12a–b**, Anisembiidae, *Chelicerca tigre*.

utilizado para tecer os fios é composto por glândulas no basitarso anterior. Cada glândula consiste em um reservatório rodeado por tecido glandular que secreta a seda para o reservatório. A secreção passa através de um condutor ligado a um ejetor de seda (cerda oca modificada), através da qual é liberada (Nagashima *et al.* 1991). O lado ventral do basitarso é sempre despigmentado, pouco esclerosado, e normalmente esbranquiçado, amarelado ou alaranjado. Nesta superfície macia existem muitas variedades de cerdas e microtríquias modificadas (p. ex. ejetores de sedas e microtríquias modificadas: pente de cerdas, Figs 20.26–30). Os ejetores são filamentos mais ou menos curvados (Fig. 20.26), ocos, com uma abertura apical. Existem dois tipos de ejetores de seda (Szumik *et al.* 2019): ejetores Tipo I são os mais abundantes, longos, robustos e estriados longitudinalmente, com cristas serrilhadas em toda sua extensão, terminando em um cone espiral com duas ou três pontas agudas (Fig. 20.26a); e ejetores Tipo II, que são menos comuns e escassos, são mais finos e quase retos (Fig. 20.26b). Ambos os tipos de ejetores de seda estão dispostos quase em fileiras longitudinais e são mais densos distalmente em ambos os segmentos do tarso. O número de fileiras e cerdas aparentemente não está relacionado com o tamanho do espécime (Szumik *et al.* 2019). Os pentes de cerdas, que ajudam na tecelagem das paredes de seda (Ross 2000a: 23), distribuem-se mais ou menos densamente entre os ejetores de seda (Fig. 20.26c), nas extremidades do basitarso, são quase triangulares, largas na base e estendem-se sobre a superfície



Figuras 20.13–16. Embioptera, asas de machos: **13**, Archembiidae, *Archembia batesi*; **14**, Anisembiidae, *Brasilembia beckeri*; **15**, Clothodidae, *Chromatoclothoda elegantula*; **16**, Teratembiidae, *Teratembia producta*.



Figuras 20.17–19. Embioptera, genitália feminina. **17a–b**, Anisembiidae, *Brasilembia beckeri*; **18a–b**, Archembiidae, *Archembia kotzbaurei*; **19a–b**, Clothodidae, *Chromatoclothoda elegantula*.

do basitarso (Fig. 20.27) ou delicadas e eretas (Fig. 20.28). No centro do basitarso os pentes de cerdas são minúsculos, tubulares e com ápice bífido (Figs 20.29–30), onde uma das pontas é normalmente mais curta e mais fina do que a outra, ambas terminando numa pequena esfera (Fig. 20.30).

O órgão timpânico, recentemente descrito para Embioptera, consiste em uma área deprimida, pouco esclerosada e claramente diferenciada do resto do fêmur (Figs 20.31–35). Está posicionado na face anterior proximal dos fêmures anterior e médio (Figs 20.31–32) e na face dorsal proximal do fêmur posterior (Fig. 20.32). A forma mais frequente do órgão timpânico é um semicírculo com uma pequena projeção (Fig. 20.33), mas há formas mais estilizadas como apenas uma pequena depressão (Figs 20.34–35). Existem diferenças entre os grupos quanto a sua forma, extensão e presença (nas famílias Anisembiidae e Australembiidae também está presente nos três pares de pernas), o que indica seu grande potencial para uso na reconstrução filogenética do grupo (Szumik *et al.* 2019). A vida nas galerias e os estudos realizados sobre a comunicação auditiva e vibratória entre espécimes indicam a ligação desta descoberta com estudos comportamentais (Choe 1994; Proaño *et al.* 2012).

Os tarsos posteriores em Embioptera são utilizados para se fixarem à parede de seda, o que ajuda o inseto a se movimentar rapidamente para frente, para trás, ou para virar. Estas ações são possíveis devido aos fêmures posteriores muito desenvolvidos e ao grande tamanho do músculo depressor (Ross 2000a), que é outra sinapomorfia da ordem (Szumik 1996). Os detalhes das ampolas médias (euplantulae) e as cerdas do basitarso foram descritas pela primeira vez por Silvestri (1912). O número, a disposição e a direção das cerdas nas superfícies laterais e ventrais, assim como outros tipos de cerdas e microtríquias no segmento basal do tarso posterior são úteis na taxonomia e classificação superior (Szumik 1996). Szumik *et al.* (2019) descreveram uma diversidade de cerdas e microtríquias, assim como alguns detalhes das ampolas médias. Foram identificados cinco tipos básicos: cerdas largas e robustas, cerdas com dentes laterais, cerdas serrilhadas, cerdas trífidas no ápice e cerdas finas com ápice em gancho (Figs 20.36–40). Observou-se que as ampolas não são esclerosadas, são esbranquiçadas e globosas, podem ser assimétricas ou perfeitamente simétricas e podem ser rodeadas por microtríquias (Figs 20.41–42). Todas estas condições possuem grande potencial para uso na taxonomia e filogenia do grupo (Szumik *et al.* 2019).

Deve-se destacar que os trabalhos sobre os embiópteros do Brasil (Ross 1943; Costa Lima 1955), de morfologia geral (Ross 2000a, b) e de anatomia interna e histologia com *Archembia kotzbaueri* (Navás) realizados por Lacombe (1964, 1965) são de grande utilidade para começar a estudar a ordem.

Imaturos. Ovos de formato oval, em geral branco-amarelados, com opérculo piriforme (Fig. 20.43). Córion com microesculturas hexagonais irregulares. O tempo de desenvolvimento de ovo a adulto varia de 70 a 350 dias (Edgerly 1988; Szumik 1997, 1999). Aparentemente, os ovos entre as espécies de Embioptera são notavelmente semelhantes (Ross 2000b: 13), no entanto, existem diferenças surpreendentes entre os ovos pertencentes a outras famílias tais como a forma geral do ovo, a crista cuticular do opérculo, o opérculo, entre outros (Figs 20.44–45). Isso sugere que a forma dos ovos pode refletir a história evolutiva do grupo (Edgerly *et al.* 2007). O mesmo é válido para a grande variedade de formas de colocar os ovos (Ross 2000b; Edgerly *et al.* 2007). O tempo de desenvolvimento das ninfas varia com a estação do ano e o tamanho do indivíduo adulto (obs. pessoal de Claudia Szumik). Passam por cinco ínstares ninfais (Szumik 1999) os quais são distinguidos com base no grau de esclerosação, coloração, número e demarcação dos flagelômeros e produção de seda. A presença e grau de complexidade das pterotecas e das extremidades abdominais são úteis para distinguir os últimos

três ínstares ninfais. As ninfas são menores, mas semelhantes aos adultos.

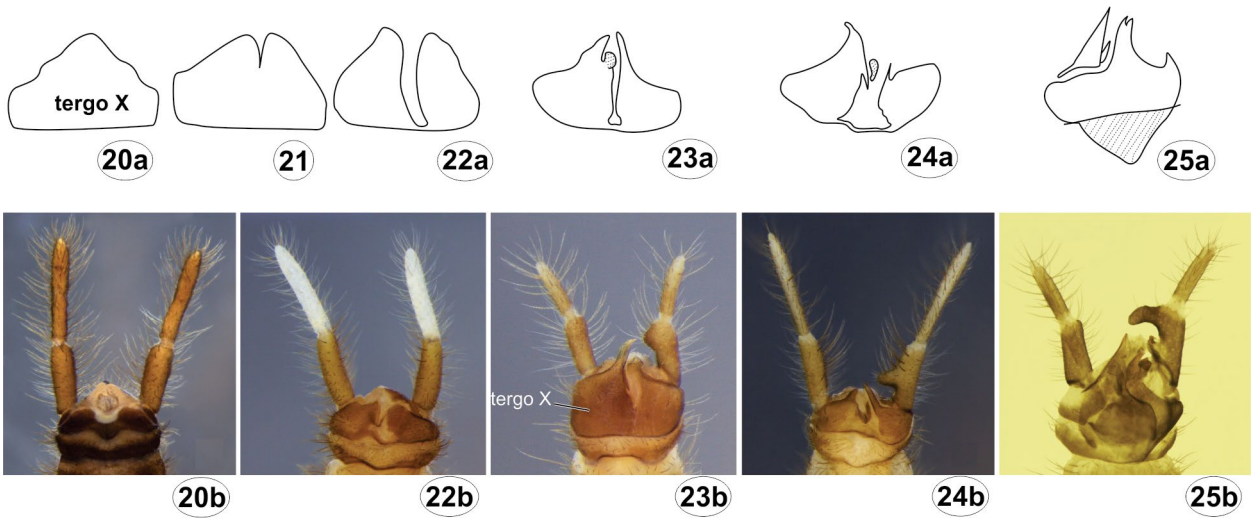
Biologia. A vida nas galerias explica o aspecto cilíndrico dos embiópteros (Figs 20.1–8), onde a posição dos três pares de pernas está intimamente relacionada com a construção das paredes de seda e para facilitar fazer curvas rápidas, avanços e recuos dentro dos tubos de seda. Considerando este modo de vida, deve-se destacar a diversidade de cerdas, tanto do aparato da glândula produtora de seda quanto das pernas posteriores, que atuam como ancoragem. Além disso, a recente descoberta do órgão timpânico em Embioptera (Szumik *et al*. 2019) explicaria a comunicação através das vibrações das paredes de seda (Edgerly 1987; Choe 1994; Proaño *et al*. 2012).

Os ninhos dos embiópteros consistem em poucos tubos de seda até construções muito complexas e intrincadas de tubos e câmaras. São encontrados no solo (até 30 cm de profundidade), em fendas, na serapilheira, sob troncos, sob pedras, na base de árvores, arbustos, cactáceas, na casca de árvores, independentemente do ambiente; inclusive em áreas urbanizadas, em postes de luz e em construções velhas (Figs 20.1–6). A escolha do microambiente está mais relacionada à disponibilidade de recursos do que com a especificidade de um determinado ambiente, ou seja, não existem táxons que constroem seus ninhos exclusivamente em troncos ou no solo. Entretanto, existem características que diferem o ninho de acordo com o grupo taxonômico (Figs 20.1–6). Infelizmente observações dos ninhos são escassas e muitas vezes esporádicas, mas algum método deve ser proposto para quantificar e descrever essas condições e, assim, analisá-las cladisticamente. São gregários dado que um mesmo ninho é compartilhado por várias fêmeas adultas e suas ninfas. Excepcionalmente foram observados indivíduos solitários. A condição mais generalizada no grupo é o cuidado maternal das fêmeas adultas com a massa de ovos e em muitos casos o cuidado e alimentação de suas ninfas.

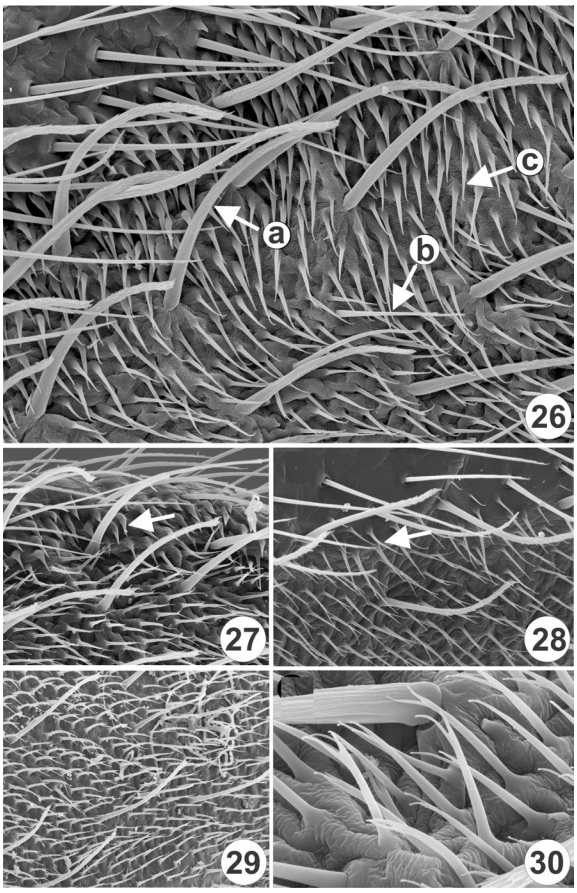
Classificação. Davis (1938, 1942), em cerca de vinte artigos publicados, gerou a base de famílias e a delimitação e criação de gêneros na Ordem, muitas das quais se mantêm atualmente (Davis 1938, 1942). Graças aos estudos cladísticos realizados tanto para a Ordem quanto para grupos inferiores (Szumik 1996, 2004; Szumik *et al.* 2008, 2017, 2019; Miller *et al*. 2012) contamos atualmente com agrupamentos estáveis. Seguimos aqui o estudo cladísticos mais recente para a Ordem, que possui uma grande representação de táxons e é apoiado por uma grande quantidade de caracteres tradicionais e não tão tradicionais, como os descritos anteriormente para a biologia (Szumik *et al.* 2019). Atualmente, a ordem possui 13 famílias (ver mais abaixo), uma delas, Alexarasniidae, apenas com representantes fósseis (Gorochov 2011; Aristov 2017). A família Sinembiidae proposta por Huang & Nel (2009) com espécies fósseis do Jurássico é atualmente considerada como '*incertae sedis*' até que seu status taxonômico seja estabelecido (Engel *et al*. 2011) e, portanto, não está incluída aqui. A família Scelembiidae, sugerida por Miller *et al.* (2012), sem apoio taxonômico e filogenético, é considerada uma subfamília de Archembiidae (Szumik *et al.* 2019; Szumik *et al*. 2022). Números entre parênteses referem-se às espécies registradas para o Brasil.

Embioptera
- Alexarasniidae
- Andesembiidae
- Anisembiidae (13)
- Archembiidae (30)
- Australembiidae
- Clothodidae (5)
- Embiidae
- Embonychidae
- Notoligotomidae
- Oligotomidae (1)
- Paedembiidae
- Ptilocerembiidae
- Teratembiidae (7)

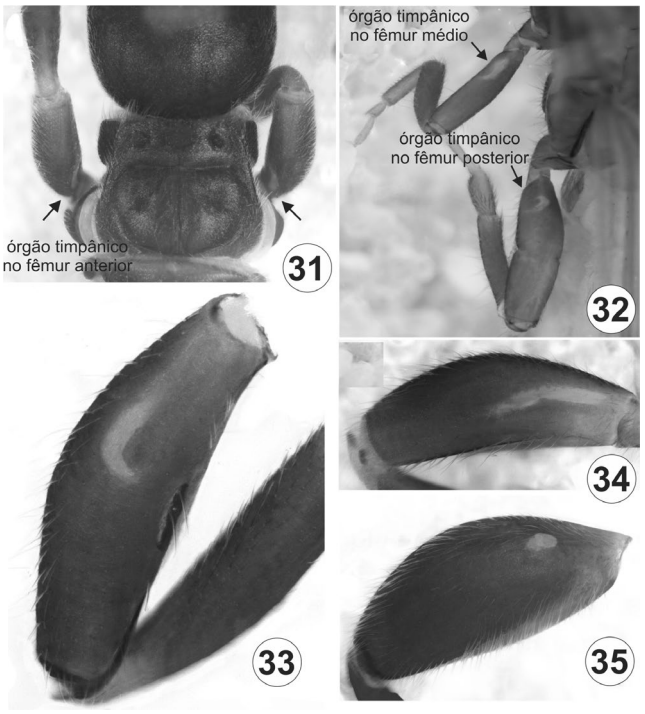
Relações filogenéticas. A análise geral de Embioptera feita por Miller *et al*. (2012) mostra alguns clados inconsistentes e não resolvidos, possivelmente devido ao uso de uma quantidade pequena de espécies e/ou ao uso de um subconjunto modificado de dados morfológicos da matriz de Szumik *et al*. (2008), somado ao fato de terem sido encontrados erros de identificação



Figuras 20.20–25. Embioptera, genitália masculina, tergo X acima; detalhe do ápice do abdômen, abaixo mostrando o tergo X. **20a–b**, Clothodidae, *Clothoda nobilis*; **21**, Clothodidae, *Antipaluria* sp.; **22a–b**, Clothodidae, *Chromatoclothoda elegantula*; **23a–b**, Anisembiidae. *Isosembia aequalis*; **24a–b**, Archembiidae, *Archembia batesi*; **25a–b**, Teratembiidae, *Teratembia producta*.

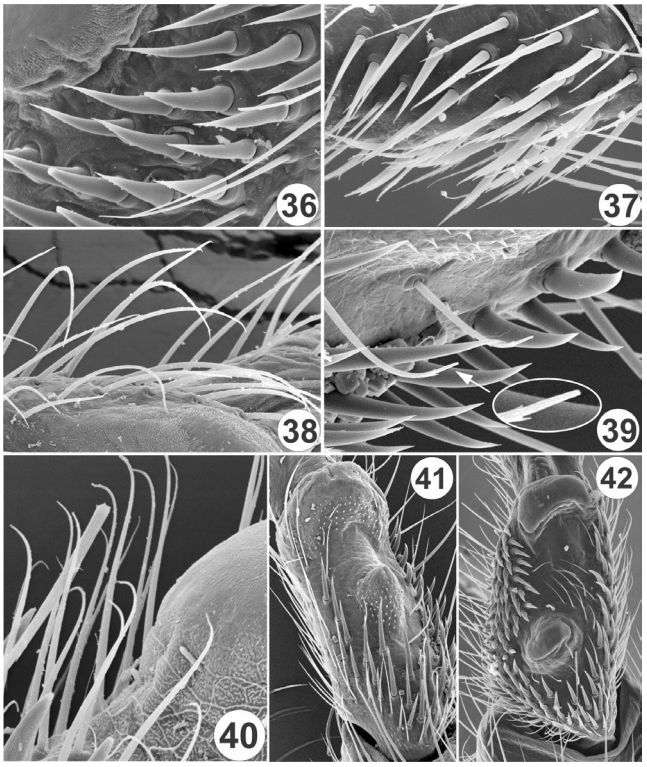


Figuras 20.26–30. Embioptera, basitarso da perna I, ejetores de seda e pente de cerdas. **26**, a **seta a** indica ejetores de seda Tipo I; **seta b** indica ejetores de seda Tipo II; **seta c** indica o pente de cerdas; **27**, pente com cerdas triangulares e largas na base; **28**, pente com cerdas delicadas e eretas; **29**, pente com cerdas minúsculas e cilíndricas; **30**, pente com cerdas bífidas apicalmente. Fonte: Szumik *et al.* (2019).

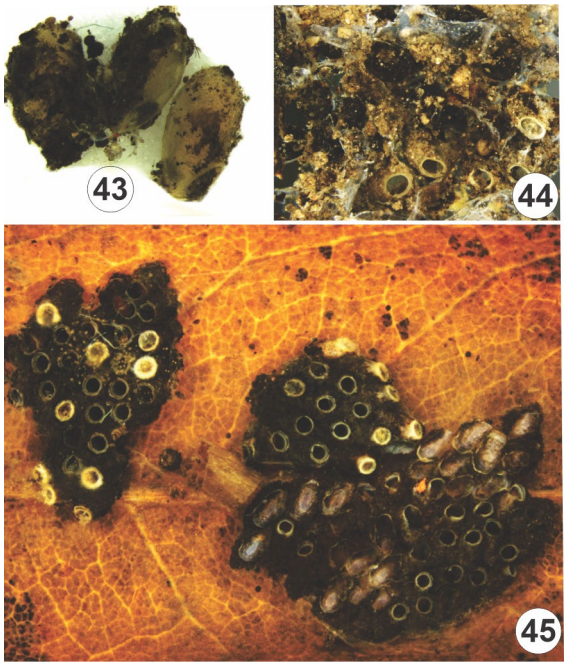


Figuras 20.31–35. Embioptera, fêmures, com setas indicando os órgãos timpânicos: **31**, protórax, vista do fêmur anterior; **32**, perna média e posterior; **33**, órgão timpânico em forma de semicírculo no fêmur anterior; **34**, órgão timpânico em forma estilizadas no fêmur médio; **35**, órgão timpânico em forma de pequena depressão no fêmur posterior. Fonte: Szumik *et al.* (2019).

nas sequências moleculares. Embora a abordagem de Miller e colaboradores seja válida, seus resultados e conclusões para a ordem Embioptera devem ser considerados com cuidado (Szumik *et al.* 2019). Podemos afirmar que Clothodidae é grupo-irmão dos demais embiópteros (Fig. 20.46), tanto a família como os gêneros que a compõe são monofiléticos. Esta família resultava parafilética nos primeiros estudos (p. ex. Szumik 1996), e se estabilizou quando foi incluída quase a totalidade das espécies que possui (Szumik *et al.* 2019). Os teratembiídeos e oligotomídeos formam o próximo grupo mais basal após os clotodídeos. Essa hipótese está bem suportada por caracteres tradicionais da mandíbula, terminália masculina e feminina e, também, por caracteres de ultraestruturas de cerdas nas pernas (Szumik *et al.* 2019). Graças a inclusão destas novas evidências foi possível estabilizar as relações entre as demais famílias da ordem (Fig. 20.46). Assim, ainda se confirma que Anisembiidae é o grupo-irmão das demais famílias de Embioptera (Archembiidae, Australembiidae, Embiidae e Notoligotomidae). Embiidae deve ser redelimitada uma vez que alguns gêneros ainda seguem aparecendo mais próximos à Archembiidae (p. ex. *Machadoembia* Ross, da África). Contudo, a grande maioria dos gêneros de Embiidae forma um grupo monofilético que é grupo-irmão de Australembiidae (Fig. 20.46). Archembiidae é um grupo



Figuras 20.36–42. Embioptera, cerdas e microtríquias no tarsômero basal posterior. **36**, cerdas largas e robustas; **37**, cerdas com dentes laterais; **38**, cerdas serrilhadas; **39**, cerdas trífidas; **40**, cerdas com ápice em gancho; **41**, ampolas simétricas rodeadas por microtriquias; **42**, ampolas assimétricas. Fonte: Szumik *et al.* (2019).



Figuras 20.43–45.. Embioptera, ovos dos embiópteros.

bastante estável desde o início dos estudos cladísticos, com exceção do estudo de Miller *et al.* (2012). Em relação à Notoligotomidae é evidente que esta família deve ser sinonimizada e os gêneros que a compõe serão incluídos em outras famílias como Archembiidae e Anisembiidae. Também, é provável que Andesembiidae seja sinonimizada uma vez que na realidade são gêneros de Anisembiidae; isto se baseia, principalmente, na nova evidência que o órgão timpânico oferece e outros caracteres das pernas (Szumik *et al*. 2019). Finalmente, Paedembiidae (Ross 2006; Gorochov & Anisyutkin 2006; Blyummer 2017) da Ásia central seria grupo-irmão de todos os Embioptera ou parte de Clothodidae (Szumik *et al*. 2008), no entanto, esta análise incluiu um conjunto pequeno de caracteres da publicação de Ross (2006) que não foram necessariamente os mais relevantes. As únicas famílias que ainda não foram avaliadas em um contexto cladístico são: Alexarasniidae, composta por três espécies fósseis sendo registrada para o Quirguistão e Rússia e, Embonychidae com uma espécie atual do Vietná.

Importância. Os embiópteros não possuem importância econômica, e apesar de serem encontrados ocasionalmente em cultivo de flores ornamentais, não causam danos prejudiciais ao cultivo, tratando-se apenas de uma questão estética pela presença de tubos de seda. Deve-se destacar que, com poucas exceções (p. ex. espécies de *Pararhagadochir*), os embiópteros são muito sensíveis à degradação ambiental e, por isso, são potenciais indicadores da qualidade ambiental.

Coleta e fixação. Os machos alados são coletados ocasionalmente com armadilhas de luz e armadilhas Malaise. A coleta de colônias com todos os indivíduos e a sua criação em laboratório é o método mais apropriado e frutífero. Podem ser mantidas em placas de Petri ou frascos de vidro. O cuidado em laboratório é simples, devendo manter a temperatura e a umidade estáveis. Dessa maneira obtém-se bom número de adultos e jovens em cada colônia. Os exemplares devem ser fixados em álcool 70º.

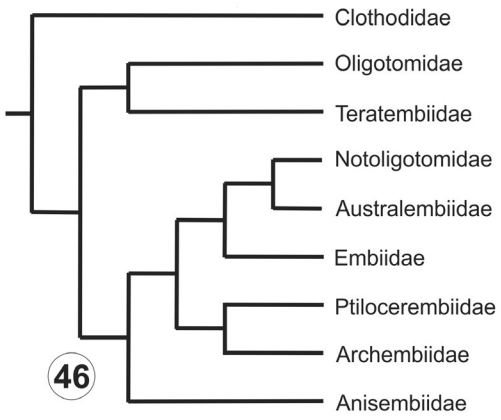


Figura 20.46. Embioptera, hipótese filogenética de afinidades entre as famílias.

A montagem em lâminas de microscopia não é recomendável porque é necessário observar os espécimes em várias posições, inclusive lateral.

Chave para famílias de Embioptera presentes no Brasil. Machos.

1. Veia MA simples (Figs 20.14, 47) **2**
— Veia MA bífida (Figs 20.13, 15–16) **3**

2(1). Mandíbula em forma de estilete (Figs 20.12a,b), com um ou dois dentes incisivos e um ou nenhum dente molar. Fêmur posterior com órgão timpânico (Fig. 20.32, mancha clara). Hp longo, mas não tubular (Figs 20.23a-b). Lpp imperceptível ou em forma de esclerite. LC1 sem processo basal (Fig. 20.23b) ..... **Anisembiidae**
— Mandíbula robusta (Fig. 20.48), com dois a três dentes incisivos e molares bem desenvolvidos. Fêmur posterior sem órgão timpânico. Hp terminando em forma de tubo (Figs 20.49, 50). Lpp em forma de estilete-gancho (Fig. 20.50). LC1 com processo basal (Fig. 20.49) ..... ***Oligotoma saundersii***, espécie introduzida. **Oligotomidae**

3(1). Cercômero basal esquerdo subcilíndrico, sem protuberância nem cerdas na face interna (Fig. 20.52). Tergo X não dividido medianamente e sem protuberâncias (Figs 20.20a–b) ou dividido longitudinalmente formando lóbulos pouco esclerosados (Figs 20.21, 22a–b) ..... **Clothodidae**
— Cercômero basal esquerdo assimétrico, com uma protuberância ou saliência apical, com ou sem cerdas (Figs 20.53–57). Tergo X dividido (Figs 20.23–25) e com protuberâncias simples ou complexas, mas bem esclerosadas **4**

4(3). Basitarso posterior sem ampola média (como na Figs 20.58c–d, 59). Protuberância apical do cercômero basal esquerdo sem cerdas; protuberância basal sempre presente, com uma, duas ou três cerdas (Fig. 20.53). Tergo X como na Figs 20.25a–b ..... **Teratembiidae**
— Basitarso posterior com ampola média (Figs 20.58a–b, 60). Se ausente (Figs 20.58c–d), protuberância apical do cerco esquerdo com cerdas (Fig. 20.55); se protuberância basal presente com numerosas cerdas (Fig. 20.54). Tergo X como na Figs 20.24a–b ..... **Archembiidae**

Chave para fêmeas.

1. Valvífero primário e placa central bem diferenciados (Figs 20.17a,b, 18a,b) **2**
— Valvífero primário e placa central inconspícuos ou levemente diferenciados pela coloração (Figs 20.19a–b, 51) **3**

2(1). Basitarso posterior sem ampola média (Figs 20.58c–d, 61–62). Fêmur posterior com órgão timpânico ... **Anisembiidae**

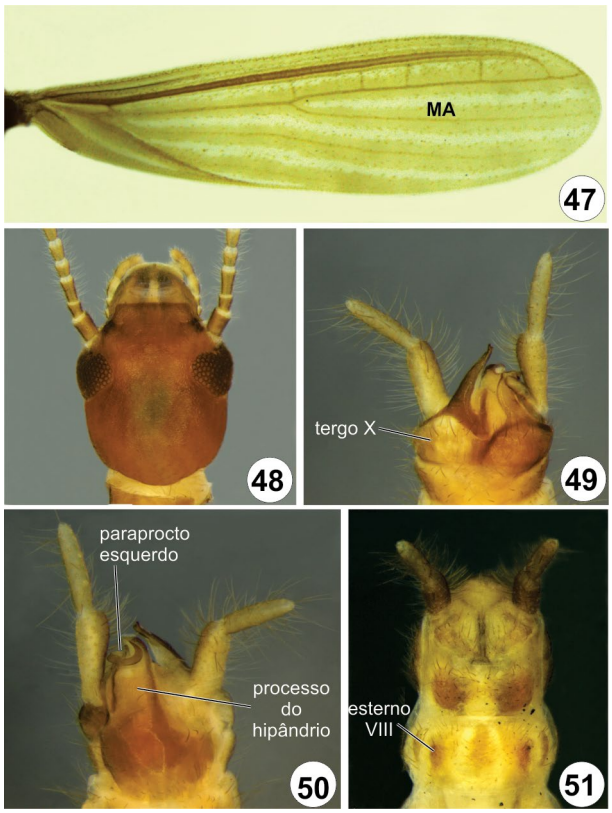
— Basitarso posterior com ampola média (Figs 20.58a–b, como na 60). Fêmur posterior sem órgão timpânico ... **Archembiidae**

3(1). Basitarso posterior sem ampola média (Figs 20.58c–d, como na 59) ..... **Teratembiidae ou *Oligotoma saundersii***, espécie introduzida. **Oligotomidae**

— Basitarso posterior com ampola média (Figs 20.58a–b, 63–64) ..... **Clothodidae**

Anisembiidae. Família exclusivamente americana com 116 espécies conhecidas o que representa quase 25% das espécies de Embioptera. Um pouco mais da metade destas espécies foram descritas por Ross (2003b); neste trabalho foram descritos 15 gêneros, 40 grupos de espécies, 6 tribos e 7 subfamílias. A maioria desses agrupamentos é para ou polifilético (Szumik *et al*. 2008, 2019). Atualmente, o monofiletismo da família é indiscutível.

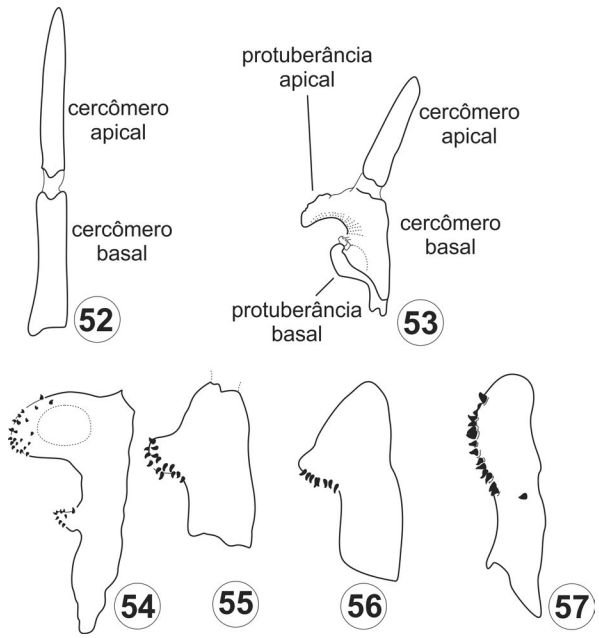
Anisembiidae está em processo de revisão e aqui é apresentada uma lista composta pelos 19 gêneros válidos com suas sinonímias: *Anisembia* Krauss; *Aporembia* Ross; *Brasilembia* Ross; *Bulbocerca* Ross; *Chelicerca* Ross (=*Dactylocerca* Ross; =*Schizembia* Ross; =*Pelorembia* Ross; =*Cryptembia* Ross); *Chorisembia* Ross; *Ectyphocerca* Ross; *Exochosembia* Ross; *Glyphembia* Ross; *Isosembia* Ross; *Mesembia* Ross; *Microembia* Ross; *Oncosembia* Ross; *Phallosembia* Ross; *Platyembia* Ross; *Pogonembia* Ross; *Poinarembia* Ross; *Saussurembia* Davis (=*Stenembia* Ross); *Scolembia* Ross. São conhecidas 13 espécies pertencentes a 6 gêneros para o Brasil (Tab. 20.2).



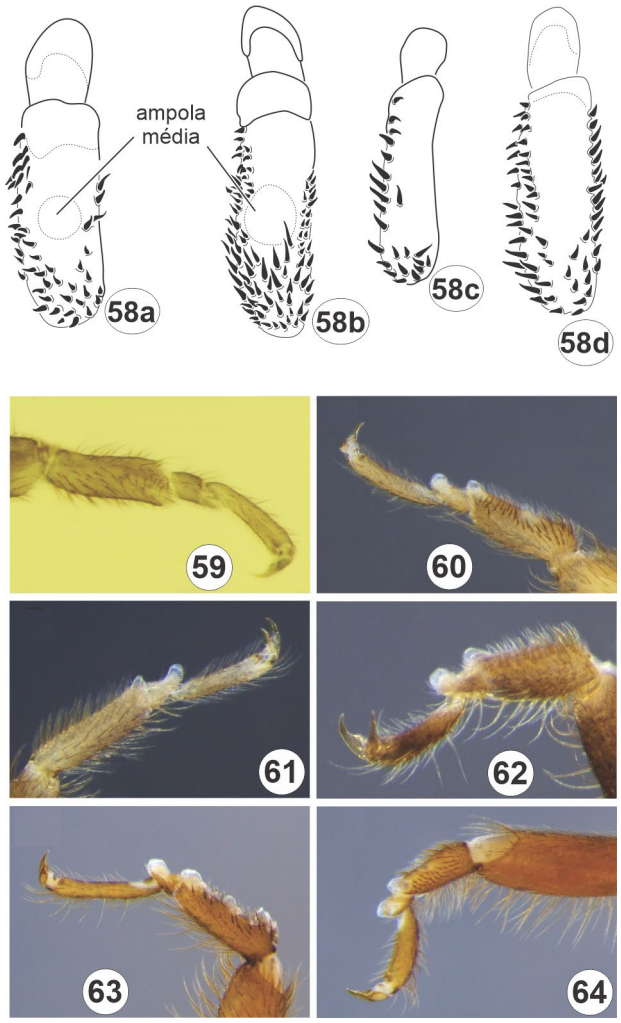
Figuras 20.47–51. Embioptera, *Oligotoma saundersii*, espécie introduzida (Oligotomidae). **47**, asa de macho; **48**, mandíbulas de macho; **49**, genitália masculina: tergo X, detalhe do LC1 com processo basal; **50**, genitália masculina, visão ventral: detalhe do Hp em forma de tubo, Lpp em forma de estilete-gancho; **51**, genitália feminina.

Archembiidae. Foi redefinida e elevada ao nível de família com base em um estudo cladísticos (Szumik 2004). As análises filogenéticas subsequentes (Szumik *et al*. 2008, 2019, 2022) corroboraram o status taxonômico da família, e suas três subfamílias foram recuperadas, mantiveram tanto a estabilidade do grupo como também as relações entre seus gêneros. Archembiidae é composta por 17 gêneros no continente americano e 68 espécies, muitas delas descritas por Ross (2001), dois gêneros africanos (16 espécies, para mais detalhes ver Szumik (2004) e Szumik *et al*. (2022)), e dois gêneros de Índia e Birmânia (2 espécies; para mais detalhes ver Engel *et al*. 2011). Incluímos aqui a lista com os gêneros e sinonímias da família: Subfamília Archembiinae: *Archembia* Ross; *Calamoclostes* Enderlein; *Ecuadembia* Szumik; Subfamília Pachylembiinae: *Conicercembia* Ross; *Neorhagadochir* Ross (= *Brachypterembia* Ross); *Pachylembia* Ross; *Sorellembia* Engel & Grimaldi; Subfamília Scelembiinae: *Ambonembia* Ross (=*Ischnosembia* Ross); *Biguembia* Szumik; *Chirembia* Davis (= *Navasiella* Davis); *Dolonembia* Ross; *Embolyntha* Davis (=*Argocercembia* Ross); *Gibocercus* Szumik; *Kumarembia* Engel & Grimaldi; *Lithembia* Ross; *Litosembia* Ross; *Malacosembia* Ross; *Ochrembia* Ross; *Pararhagadochir* Davis; *Rhagadochir* Enderlein (=*Scelembia* Ross); *Xiphosembia* Ross. Das 68 espécies americanas, 30 foram descritas ou são conhecidas para o Brasil (Tab. 20.2). Os gêneros *Ambonembia*, *Archembia*, *Biguembia*, *Embolyntha*, *Gibocercus* e *Pararhagadochir*, presentes no Brasil, são exclusivamente sul-americanos. *Dolonembia*, *Litosembia* e *Xiphosembia* são monotípicos e exclusivos do Brasil.

Clothodidae. Majoritariamente sul-americana, porém com uma espécie proveniente do Panamá. É considerada como o grupo "mais simples" (Davis 1939b, 1942; Ross 1987; Szumik 1996). Nas primeiras análises da Ordem, Clothodidae resultava parafilética (Szumik 1996), porém em estudos subsequentes resultou monofilética e grupo-irmão dos demais embiópteros



Figuras 20.52–57. Embioptera, cercos esquerdos de machos. **52–53**, cercômeros basais e distais; **52**, Clothodidae; **53**, Teratembiidae; **54–57**, cercômeros basais; **54**, Archembiidae, tipo *Gibocercus*; **55**, Archembiidae, tipo *Archembia*; **56–57**, Anisembiidae.



Figuras 20.58–64. Embioptera, ampolas. **58a–d**, basitarso posterior de fêmea; **58a–b**, com ampola média; **58c–d**, sem ampola média; **59–64**, tarsos; **59**, Teratembiidae, *Teratembia producta*, macho; **60**, Archembiidae, *Archembia batesi*, macho; **61–62**, Anisembiidae, *Brasilembia beckeri,* macho e fêmea, respectivamente; **63–64**, Clothodidae, *Chromatoclothoda elegantula*, macho e fêmea, respectivamente.

(Fig. 20.46) (Szumik *et al*. 2008, 2019). É composta por cinco gêneros americanos e 19 espécies: *Antipaluria* Enderlein (7 espécies); *Chromatoclothoda* Ross (5 espécies); *Clothoda* Enderlein (4 espécies), *Cryptoclothoda* Ross (1 espécie) e *Nonaia* Engel (2 espécies). Mais recentemente, três gêneros e quatro espécies fósseis foram descritas para o Mianmar (Cui *et al.* 2020). São conhecidas cinco espécies para o Brasil (Tab. 20.2) sendo uma delas no gênero monotípico *Cryptoclothoda*.

Oligotomidae. Está presente em várias regiões biogeográficas do globo (Paleártica, Australásia, Indo-Malaia e Oceânica). Isto se deve ao movimento comercial e ao baixo controle das fronteiras no final do século XIX. São reconhecidas quatro espécies para o continente sul-americano, todas introduzidas: *Haploembia solieri* (Rambur), *Oligotoma saundersii* (Westwood), *O. nigra* Hagen e *O. humbertiana* (Saussure). Até o momento, somente *O. saundersii* possui registro para o Brasil. Acredita-se que esta espécie se dispersou para muitas regiões quentes através do comércio (Ross 1984b). Para o Brasil houve a descrição da espécie *Oligotoma rochai* Navás com ocorrência para o Ceará, porém Davis (1939a) contestou sua validade e a colocou sob sinonímia com *O. saundersii*. Existem muitas publicações redescrevendo esta espécie, para confirmar identificação ver Poolprasert (2012).

Teratembiidae. Seu monofiletismo tem sido consistente em diferentes estudos cladísticos (Szumik 1994, 1996; Szumik *et al.* 2008, 2019; Miller *et al.* 2012), assim como sua posição como grupo-irmão de Oligotomidae (Fig. 20.46). Conta com um gênero monotípico na África, *Paroligembia* Ross (Ross 1952), um gênero monotípico na Tailândia, *Dachtylembia* Poolprasert (Poolprasert 2014) e três gêneros no continente americano: *Teratembia* Krauss; *Oligembia* Davis e *Diradius* Friederichs, dos quais *Oligembia*, o mais basal, é parafilético (Szumik 1994; Szumik *et al.* 2008). Os espécimes são notavelmente pequenos e frágeis. Atualmente, para o continente americano são conhecidas 46 espécies. Esta família requer uma revisão profunda no que diz respeito aos limites dos gêneros *Oligembia* e *Diradius*. Os teratembiídeos americanos distribuem-se desde o sul dos EUA, ilhas do Caribe, até o centro da Argentina. São conhecidas sete espécies para o Brasil (Tab. 20.2).

Agradecimentos. Aos Drs. José Albertino Rafael e Pablo Goloboff pelos comentários e críticas feitos. CS e MLJ agradecem os recursos financeiros recebidos do CONICET: PIP110 e PUE 0070.

Referências bibliográficas.

Alberti, G. & V. Storch 1976. Transmissions – und rasterelektronenmikroskopische untersuchung der spinndrüsen von Embien (Embioptera, Insecta). **Zoologischer Anzeiger** 197: 179–186.

Barth, R. 1954. Untersuchugen an den tarsaldrüsen von *Embolyntha batesi* McLachlan, 1877 (Embioidea). **Zoologische Jahrbuecher (Anatomie)** 74: 172–188.

Büsse, S.; T. Hörnschemeyer; K. Hohu *et al.* 2015. The spinning apparatus of webspinners – functional–morphology, morphometrics and spinning behaviour. **Scientific Reports** 5: 9986.

Choe, J.C. 1994. Communal nesting and subsociality in a wbspinner, *Anisembia texana* (Insecta: Embiidina: Anisembiidae). **Animal Behavior** 47: 971–973.

Collin, M.A; J.S. Edgerly & C.Y. Hayashi 2011. Comparison of fibroin cDNAs from webspinning insects: insight into silk formation and function. **Zoology** 114: 239–246.

Costa Lima, A.M. da 1955. Embioptera do Brasil. **Agronomia,** Rio de Janeiro 14: 207–212.

Costa-Pinto, P.J.; R.S. Olivier & J.A. Rafael 2021. The first species of Embioptera (Insecta) from the archipelago of Fernando de Noronha (Pernambuco: Brazil). **Zootaxa** 4941: 142–150.

Cui, Y.; Z.-T. Chen & M.S. Engel 2020. New species of webspinners (Insecta: Embiodea) from mid-Cretaceous amber of northern Myanmar. **Cretaceous Research** 113: 104457.

Davis, C. 1938. Studies in Australian Embioptera. Part III: Revision of the Genus *Metoligotoma*, with descriptions of new species, and other notes on the family Oligotomidae. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales** 63: 226–272.

Davis, C. 1939a. Taxonomic notes on the Order Embioptera. Part I. The genotype of *Oligotoma* Westwood. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales** 64: 181–190.

Davis, C. 1939b. Taxonomic notes on the Order Embioptera. Part IV. The genus *Clothoda* Enderlein. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales** 64: 373–380.

Davis, C. 1942. Report on a collection of Embioptera from Trinidad and Guiana. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London** 11: 111–119.

Dubitzky, A. & R.R. Melzer 1999. Untersuchung des spinnvorgangs bei *Haploembia solieri* (Rambur) im REM (Insecta, Embioptera, Oligotomidae). **Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen** 48: 97–103.

Edgerly, J.S. 1987. Maternal behavior of a webspinner (Order Embiidina). **Ecological Entomology** 12: 1–12.

Edgerly, J.S. 1988. Maternal behavior of a webspinner (Order Embiidina): mother-nimph associatons. **Ecological Entomology** 13: 263–272.

Edgerly, J.S.; J.A. Davilla & N. Schoenfeld 2002. Silk spinning behavior and domicile construction in webspinners. **Journal of Insect Behavior** 15: 219–242.

Edgerly, J.S.; C. Szumik & C.N. McCreedy 2007. On new characters of the eggs of Embioptera with the description of a new species of *Saussurembia* (Anisembiidae). **Systematic Entomology** 32: 387–395.

Edgerly, J.S.; S. Büsse & T. Hornschemeyer 2012. Spinning behaviour and morphology of the spinning glands in male and female *Aposthonia ceylonica* (Enderlein, 1912) (Embioptera: Oligotomidae). **Zoologischer Anzeiger** 251: 297–306.

Engel, M.S. & D.A. Grimaldi 2006. The Earliest Webspinners (Insecta: Embiodea). **American Museum Novitates** 3514: 1–15.

Engel, M.S.; D.A. Grimaldi; H. Singhm & P.C. Nascimbene 2011. Webspinners in Early Eocene amber from western India (Insecta, Embiodea). **Zookeys** 148: 197–208.

Engel, M.S.; D. Huang; L.C.V. Breitkreuz *et al*. 2016. Two new species of mid–Cretaceous webspinners in amber from northern Myanmar (Embiodea: Clothodidae, Oligotomidae). **Cretaceous Research** 58: 118–124.

Gorochov, A.V. & L.N. Anisyutkin 2006. A new genus and species of Paedembiidae from Turkmenistan. **Proceedings of the California Academy of Science** 57: 795–798.

Hagen, H.A. 1862. Synopsis of the described Neuroptera of North America with a list of South America species. **Smithsonian miscellaneous collections** 4: 5–7, 301.

Krolow, T.K. & A.C.B. Valadares 2016. First record of order Embioptera (Insecta) for the State of Tocantins, Brazil, with description of a new species of *Clothoda* Enderlein. **Zootaxa** 4193: 184–188.

Kusnezov, N.J. 1903. A new species of *Embia* Latr. from the Crimea (Neuroptera, Embiodea). **Revue Russe d'Entomologie** 3: 208–210.

Lacombe, D. 1964. Contribuição ao estudo dos Embiidae. VII. Musculatura da região cefálica de *Embolyntha batesi* Mac Lachlan 1877. **Boletim do Museu Nacional, Zoologia** 245: 1–20.

Lacombe, D. 1965. Contribuição ao estudo dos Embiidina. VIII: Anatomia, histologia e excreção de corantes pelos tubos de Malpighi de *Embolyntha batesi* Mac Lachlan, 1877 (Embioptera). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 37: 503–517.

McMillan, D.; K. Hohu & J.S. Edgerly 2016. Choreography of silk spinning by webspinners (Insecta: Embioptera) reflects lifestyle and hints at phylogeny. **Biological Journal of the Linnean Society** 118: 430–442.

Miller, K.B.; C. Hayashi; M.F. Whiting *et al*. 2012. The phylogeny and classification of Embioptera (Insecta). **Systematic Entomology** 37: 550–570.

Mukerji, S. 1927. On the morphology and bionomics of *Embia minor* sp. n., with special reference to its spinning organs. A contribution to our knowledge of the Indian Embioptera. **Records Indian Museum, Calcutta** 29: 253–282.

Nagashima, T.; N. Niwa; S. Okajima & T. Nonaka 1991. Ultraestructure of silk gland of webspinner, *Oligotoma japonica* (Insecta: Embioptera). **Cytologia (Tokyo)** 56: 679–685.

Okada, S.; S. Weisman; H.E. Trueman *et al*. 2008. An Australian webspinner species makes the finest known insect silk fibers. **International Journal of Biological Macromolecules** 43: 271–275.

Poolprasert, P. 2012. The Embiopteran genus *Oligotoma* Westwood, 1837 (Embioptera: Oligotomidae), with three new recorded species from Thailand. **Kasetsart Journal (Natural Science)** 46: 408–417.

Poolprasert, P. 2014. *Dachtylembia*, a new genus in the family Teratembiidae (Embioptera) from Thailand. **Zootaxa** 3779: 456–462.

Proaño, C.; S. Cruz; D.M. McMillan & J.S. Edgerly 2012. Exploration of substrate vibrations as communication signals in a webspinner from Ecuador (Embioptera: Clothodidae). **Neotropical Entomology** 41: 196–203.

Ross, E.S. 1943. Metodos de recolecção, crianza e estudio de los embiópteros. **Revista de Entomologia, Rio de Janeiro** 14: 441–446.

Ross, E.S. 1952. The Embioptera of Angola. **Publicações Culturais da Companhia de Diamantes de Angola** 14: 41–54.

Ross, E.S. 1984a. A synopsis of the Embiidina of the United States. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 86: 82–93.

Ross, E.S. 1984b. A Classification of the Embiidina of Mexico with descriptions of new taxa. **Occasional Papers of the California Academy of Sciences** 140: 1–56

Ross, E.S. 1987. Studies in the Insect Order Embiidina: A revision of the family Clothodidae. **Proceedings of the California Academy of Sciences** 45: 9–34.

Ross, E.S. 2000a. *Embia.* Contributions to the Biosystematics of the Insect Order Embiidina. Part 1. Origin, relationships and integumental anatomy of the insect order Embiidina. **Occasional Papers of the California Academy of Sciences** 149: 1–53.

Ross, E.S. 2000b. *Embia*. Contributions to the Biosystematics of the Insect Order Embiidina. Part 2. A Review of the Biology of Embiidina. **Occasional Papers of the California Academy of Sciences** 149: 1–36.

Ross, E.S. 2001. *Embia.* Contributions to the Biosystematics of the Insect Order Embiidina. Part 3. The Embiidae of the Americas (Order Embiidina). **Occasional Papers of the California Academy of Sciences** 150: 1–86.

Ross, E.S. 2003a. *Embia.* Contributions to the Biosystematics of the Insect Order Embiidina. Part 4. Andesembiidae, a new Andean family of Embiidina. **Occasional Papers of the California Academy of Sciences** 153: 1–13.

Ross, E.S. 2003b. *Embia.* Contributions to the Biosystematics of the Insect Order Embiidina. Part 5. A review of the family Anisembiidae with descriptions of new taxa. **Occasional Papers of the California Academy of Sciences** 154: 1–123.

Ross, E.S. 2006. Paedembiidae, a remarkable new family and infraorder of Embiidina of Afghanistan. **Proceedings of the California Academy of Sciences** 57: 785–794.

Salvatierra, L. 2020. New species of *Pararhagadochir* Davis, 1940 (Insecta: Embioptera: Scelembiidae) from Brazil. **Zootaxa** 4816: 383–388.

Silvestri, F. 1912. Embiidae from Java and Krakatau. **Tijdschrift voor entomologie** 55: 333–335.

Szumik, C. 1994. *Oligembia vetusta*, a new fossil Teratembiid (Embioptera) from Dominican Amber. **Journal of the New York Entomological Society** 102: 67–73.

Szumik, C. 1996. The higher classification of the order Embioptera: a cladistic analysis. **Cladistics** 12: 41–64.

Szumik, C. 1997. Two new neotropical genera of Embiidae (Embioptera, Insecta). **Journal of the New York Entomological Society** 105: 140–153.

Szumik, C. 1998. Una nueva especie de *Anisembia* (Embioptera, Anisembiidae) en Ambar Dominicano. **Revista Brasileira de Entomologia** 42: 7–8.

Szumik, C. 1999. Avances sobre la biología de *Pararhagadochir trachelia* (Navás) (Embioptera: Embiidae). **Boletín de Entomologia Venezolana** 14: 81–85.

Szumik, C. 2004. Phylogenetic systematics of Archembiidae (Embiidina, Insecta). **Systematic Entomology** 29: 215–237.

Szumik, C.; J. S. Edgerly & C. Hayashi 2008. Phylogeny of Embiopterans (Insecta). **Cladistics** 24: 993–1005.

Szumik, C.; R. Gandolfo & V. Pereyra 2017. *Gibocercus* Szumik and *Biguembia* Szumik (Embioptera, Archembiidae): new species and the potentiality of female traits. **Zootaxa** 4317: 338–354.

Szumik, C.; M.L. Juárez; M.J. Ramirez; P. Goloboff & V. Pereyra 2019. Implications of the tympanal hearing organ and ultrastructure of chaetotaxy for the higher classification of Embioptera. **American Museum Novitates** 3933: 1–31.

Szumik, C.; V. Pereyra; P.J. Costa Pinto; V.E. Goloboff & M.L. Juárez 2022. Embioptera (Insecta) from Brazil: New species and a taxonomic update. **Zookeys 1088**: 129-171.

Teixeira, C.M.; M.B. Araujo & F.R.M. Garcia 2018a. Primeiro registro da família Scelembiidae (Embioptera) para o Brasil. **Biodiversidade** 17: 131–138.

Teixeira, C.M.; L.E. Garcia & C.H.V. Rios 2018b. Primeiro registro de *Platyembia tessellata* Ross, 2003 (Embioptera: Anisembiidae) para o estado de Rondônia, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências** 16: 120–121.

Tabela 20.1. Número de gêneros (gen.) e espécies (spp.) conhecidas para as famílias de Embioptera para diferentes regiões. (*) Famílias contendo exclusivamente espécies fósseis.

	Brasil		México		Argentina		América Continental		Global	
Famílias	gen.	spp.	gen.	spp.	gen.	spp.	gen.	spp.	gen.	spp.
Alexarasniidae*	-	-	-	-	-	-	-	-	4	6
Andesembiidae	-	-	-	-	-	-	2	7	2	7
Anisembiidae	6	13	5	39	1	3	19	116	19	116
Archembiidae	9	30	3	8	6	10	17	68	21	86
Australembiidae	-	-	-	-	-	-	-	-	1	18
Clothodidae	3	5	-	-	-	-	5	19	8	23
Embiidae	-	-	-	-	-	-	-	-	20	94
Embonychidae	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Notoligotomidae	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3
Oligotomidae	1	1	2	4	1	1	2	4	7	65
Paedembiidae	-	-	-	-	-	-	-	-	3	3
Ptilocerembiidae	-	-	-	-	-	-	-	-	1	5
Teratembiidae	3	7	2	11	3	10	3	46	5	49
Total	22	56	12	62	11	24	48	260	94	476

Tabela 20.2. Lista de espécies de Embioptera registrados para o Brasil.

Família / espécie	Registros geográficos
Anisembiidae	
Brasilembia beckeri Ross	RJ, SC
Chelicerca achilata Szumik *et al*.	RJ
Chelicerca amazonica (Ross)	AP
Chelicerca manauara (Ross)	AM
Chelicerca paraense (Ross)	PA
Chelicerca rioensis Ross	RJ
Chelicerca rondonia (Ross)	RO
Chelicerca rossi Szumik *et al*.	RO
Isosembia aequalis (Ross)	SC
Oncosembia biarmata Ross	BA
Platyembia tessellata Ross	RO
Saussurembia borba Szumik *et al*.	AM
Saussurembia exigua (Ross)	PA
Archembiidae	
Ambonembia amazonica (Ross)	AP, RO
Archembia bahia Ross	BA, ES
Archembia batesi (Mac Lachlan)	AM, AP, ES, RO; Colômbia, Equador, Peru
Archembia dilata Ross	BA, PR, Argentina
Archembia kotzbaurei (Navás)	BA, ES, MG, RJ, SP
Archembia paranae Ross	PR
Archembia oruma Szumik	MT
Biguembia cocum Szumik	MS
Biguembia mirador Szumik *et al.*	MA
Biguembia multivenosa Ross	PI
Biguembia obscura (Ross)	AM, RO, Peru
Biguembia troncol Szumik *et al.*	AM
Dolonembia tapirape Ross	MS
Embolyntha braziliensis (Gray)	RJ
Embolyntha guyana (Ross)	AP, PA, Guiana
Embolyntha oriximina Szumik *et al*.	PA
Gibocercus urucumi Szumik	MT
Gibocercus podamita Szumik *et al.*	AM
Litosembia oligembiodes Ross	PA
Pararhagadochir balteata Ross	SP
Pararhagadochir bonita Szumik *et al*.	BA
Pararhagadochir bicingillata (Enderlein)	PA, AM, GO, Guyana
Pararhagadochir castaneus Salvatierra	TO
Pararhagadochir christae Ross	PA
Pararhagadochir confusa Ross	RS, Argentina, Paraguai
Pararhagadochir marielleae Szumik *et al*.	SP
Pararhagadochir minuta Ross	CE, PB, BA
Pararhagadochir para Szumik *et al*.	PA
Pararhagadochir noronhensis Costa-Pinto *et al*.	PE
Xiphosembia amapae Ross	AP
Clothodidae	
Chromatoclothoda elegantula Ross	AM
Chromatoclothoda langa Szumik *et al*.	PA
Clothoda nobilis (Gerstaecker)	AM, AP, PA
Clothoda tocantinensis Krolow & Valadares	TO
Cryptoclothoda spinula Ross	PA
Oligotomidae	
Oligotoma saundersii (Westwood)	Brasil
Teratembiidae	
Diradius plaumanni (Ross)	SC, SP, Argentina
Diradius pusillus Friederichs	SC
Oligembia bicolor Ross	SC, TO
Oligembia unicolor Ross	DF, SC, SP
Oligembia versicolor Ross	AM
Teratembia bancksi (Davis)	DF, Argentina, Paraguai
Teratembia producta (Ross)	SC, SP, RS, Argentina

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 21

PHASMATODEA JACOBSON & BIANCHI, 1902

(= Phasmida Leach, 1815)

Heteronemiidae: *Ceroys cristatus*

Pseudophasmatidae: *Tithonophasma tithonus*

Prisopodidae: *Prisopus sacratus*

Raphael Aquino Heleodoro UFAM, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0002-4146-371X

Pedro Ivo Chiquetto-Machado USP, Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0002-3966-3202

Etimologia. Do grego *phasma*, *phasmatis* = fantasma. Refere-se ao hábito noturno e semelhança com galhos, troncos e folhas.

Diagnose. Hemimetábolos, fitófagos, variando de 17 a 380 mm de comprimento (17 a 260 mm nas espécies sul-americanas). Coloração geral verde ou marrom, mas algumas poucas espécies aladas são muito coloridas. Corpo geralmente muito alongado. A maioria dos espécimes com aparência de gravetos ou de folhas. Cabeça prognata, mais longa que alta ou tão longa quanto alta. Pronoto com duas glândulas defensivas ântero-laterais. Mesonoto mais longo do que o pronoto. Metanoto fundido ao segmento abdominal I (= segmento mediano). Espécies ápteras, braquípteras ou aladas. Tégmina com veia costal curta. Fêmur anterior frequentemente curvo e comprimido na base, raramente reto. Tarsos pentâmeros. Terminália masculina frequentemente com vômer. Cerco simples. Ovo com cápsula muito esclerosada, com uma placa micropilar na região dorsal e um opérculo destacável.

Introdução. Os fasmatódeos são conhecidos popularmente como bicho-pau, chico-magro, mané-magro, cipó-seco, maria-seca, taquarinha, taquara-seca e treme-treme (Lenko & Papavero 1996). Várias espécies atuais estão entre os maiores insetos em comprimento e peso. O maior espécime conhecido foi identificado como uma fêmea de *Phryganistria* Stål, coletada na China, com o corpo medindo 38,2 cm de comprimento (medido da porção anterior da cabeça até o ápice do abdômen, excluindo cercos) (Zhao 2017). A menor espécie do mundo é sul-americana, *Pachyphloea minima* (Zompro), com 1,75 cm de comprimento (Zompro 1998).

São bem conhecidos pela semelhança com gravetos ou folhas, tanto na aparência quanto em movimentos que simulam o balançar de galhos pelo vento, conferindo assim uma ótima capacidade de se camuflar no ambiente. São conhecidas cerca de 3.300 espécies no mundo, mais de mil no Novo Mundo (Brock *et al.* 2022) e 231 no Brasil, estas distribuídas em 43 gêneros (Heleodoro & Rafael 2022). O número de espécies brasileiras descritas está provavelmente muito aquém da diversidade real, o que é uma consequência da escassez histórica de estudos com Phasmatodea no país. Também por esse motivo, as coleções de bichos-pau em instituições brasileiras são pequenas, o que ainda é agravado pelo fato de que muitas espécies vivem no dossel e raramente são encontradas

A monografia em três volumes de Redtenbacher (1906, 1908) e Brunner von Wattenwyl (1907), na qual mais de mil espécies foram descritas, está até hoje entre as referências mais importantes sobre Phasmatodea. Após essa obra, um sistema de classificação mais completo foi proposto por Günther (1953) e aperfeiçoado por Bradley & Galil (1977), com a divisão nos dois grandes grupos, Areolatae e Anareolatae. Mais recentemente, estes e outros agrupamentos tradicionais dentro da ordem vêm sendo contestados por diversos estudos filogenéticos baseados em dados moleculares (Whiting *et al.* 2003; Buckley *et al.* 2009; Kômoto *et al.* 2011; Bradler *et al.* 2014, 2015; Goldberg *et al.* 2015; Robertson *et al.* 2018; Simon *et al.* 2019), evidenciando que Phasmatodea figura entre as ordens de insetos que carecem de uma classificação norteada filogeneticamente (Robertson *et al.* 2018). O catálogo *online* Phasmida Species File (Brock *et al.* 2022) é uma importante referência para o estudo do grupo, disponibilizando diversas informações sobre as espécies, como referências bibliográficas, sinonímias, e repositórios e fotografias de tipos.

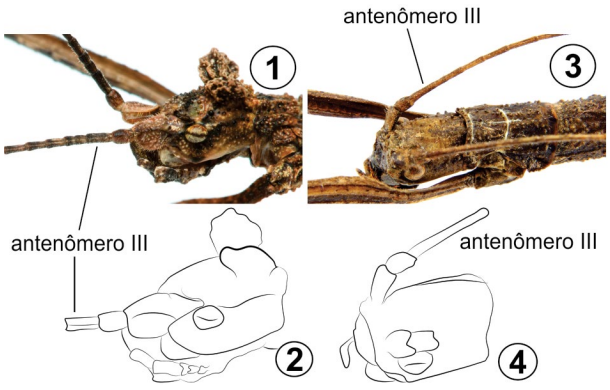
Como citar: Heleodoro, R.A.; Chiquetto-Machado, P.I. 2024. Cap. 21, Phasmatodea Jacobson & Bianchi, 1902, pp. 302-314. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.

https://doi.org/10.61818/56330464c21

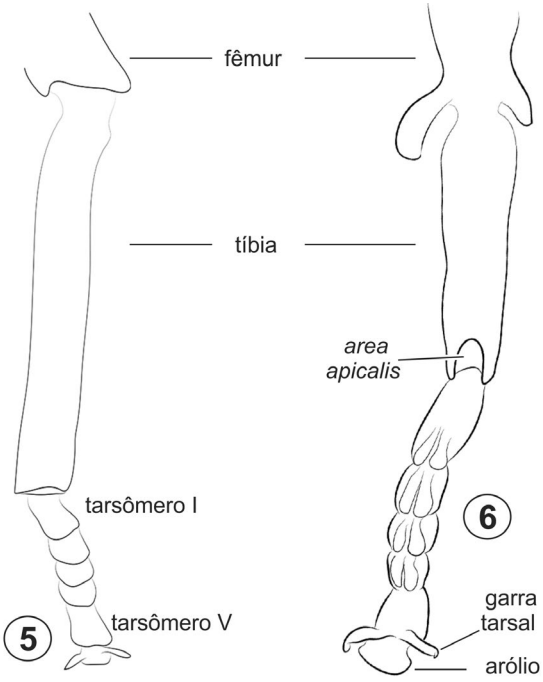
Os fósseis de Phasmatodea são poucos, uma vez que seu corpo longo e frágil não favorece uma boa preservação e, consequentemente, não favorece a formação de fósseis. Os registros começam no Jurássico Médio, na formação Jiulongshan, Mongólia Interior, China, e se estendem até o Eoceno Inferior, com registros na América do Norte (Shang *et al.* 2011; Archibald & Bradler 2015). Excetuando-se alguns fósseis incluídos em grupos atuais, o registro fóssil de Phasmatodea é distribuído em três famílias: Archipseudophasmatidae, Pterophasmatidae e Susumaniidae. A relação filogenética entre essas famílias ainda é incerta, mas é possível que as três juntas representem o grupo-irmão dos Phasmatodea atuais (Yang *et al.* 2019). Existe muita variação na morfologia dos fasmatódeos fósseis, com os registros indo desde espécimes com corpo curto e robusto até com o corpo delgado, bem como totalmente ápteros e alados, e até espécimes com espinhos longos e conspícuos espalhados pelo corpo (Shang *et al.* 2011; Engel *et al.* 2016; Yang *et al.* 2019). No entanto, apesar de tal variação, os fósseis já possuem características das espécies atuais, como: espécies aladas com três ocelos na fronte, quando presentes; tégminas com elevações na porção basal; tarsos pentâmeros; presença de vômer e almofadas espinhosas (Yang *et al.* 2019).

Recentemente, Ghirotto *et al.* (2022a) revisaram o fóssil mais antigo de Euphasmatodea, *Araripephasma reliquum*, estimado em, aproximadamente, 115 milhões de anos e proveniente da Formação Crato (Ceará, Brasil). Essa espécie foi originalmente descrita em Orthoptera, Proscopiidae, e possui importantes implicações para o estudo da história evolutiva de Phasmatodea.

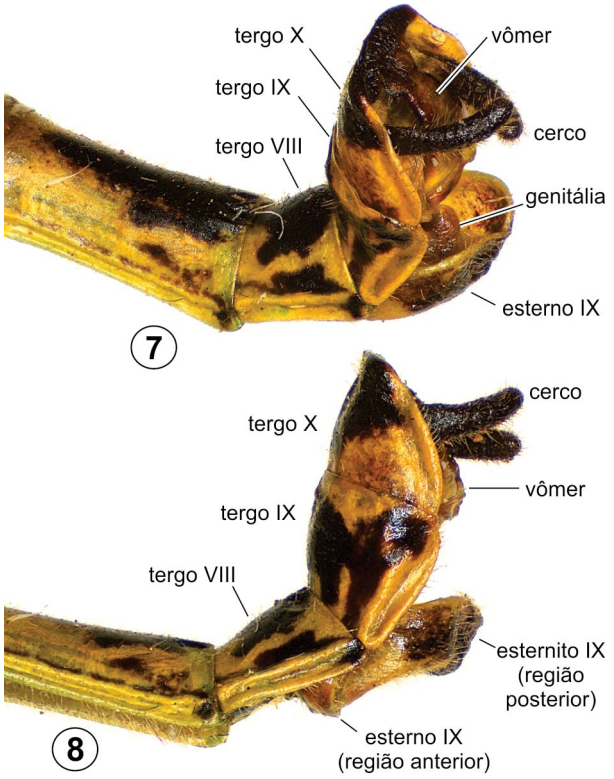
Morfologia (adultos). A maioria das espécies possui coloração esverdeada ou marrom, mas algumas são bastante coloridas. A cabeça é prognata (Figs 21.1, 3) e em alguns grupos ventralmente fechada pela gula, pelo menos parcialmente. Ocelos são frequentes nas espécies aladas, especialmente nos machos. Antena filiforme, geralmente com muitos artículos, frequentemente com articulação indistinta (Figs 21. 1, 3, 32–35)). Aparelho bucal do tipo ortopteroide. Palpo maxilar com cinco artículos e palpo labial com três. Tórax em algumas espécies com os três segmentos aproximadamente iguais no comprimento, enquanto em outras o meso e o metanoto podem ser muito alongados, com o mesonoto sempre mais longo que o metanoto. Protórax com um par de glândulas defensivas localizadas ântero-lateralmente a submedianamente; em muitas espécies, porém, não funcionais. Fêmur anterior frequentemente curvo e comprimido, às vezes reto. Tíbias em muitas espécies com uma área pequena e aproximadamente triangular ventro-apicalmente, denominada "*area apicalis*" (Fig. 21.6). Tarsos pentâmeros (Figs 21.5, 6). Asa anterior do tipo tégmina, podendo ser alongada e espessa (Figs 21.52, 55), mas frequentemente reduzida, com ou sem veias desenvolvidas (Figs 21.44, 54, 57). Asa posterior membranosa, frequentemente estendendo-se além da tégmina, com área anal em forma de leque; sua coloração pode variar desde hialina, tesselada em tons de marrons e verdes, até muito coloridas com tons amarelos, verdes e vermelhos (Figs 21.44, 52, 54, 55). Alguns grupos são completamente ápteros, existindo também espécies com diferentes graus de braquipteria (Figs 21.32, 38, 54, 57). Abdômen com onze segmentos, o primeiro segmento fundido ao metanoto e denominado "segmento mediano"; segmento XI muito reduzido, formando a placa supra-anal. Tergito X do macho com almofadas espinhosas em sua porção ventro-apical. Macho com esternito IX dividido transversalmente, com a genitália conectada em sua face dorsal, conhecido como placa subgenital; região posterior do esternito usualmente convexa e tradicionalmente chamada de "póculo" (Figs 21.7, 8). Esternito X do macho frequentemente modificado em um esclerito geralmente triangular e móvel, o vômer, com partes internas e externas, às vezes reduzidas (Fig. 21.7). Fêmea com esternito VII frequentemente com uma região médio-posterior modificada para se conectar ao vômer do macho durante a cópula, chamada de órgão pré-opercular (Figs 21.37, 48); esternito VIII formando a placa subgenital, frequentemente muito alongada e projetada além do ápice do abdômen, podendo ser modificada para lançar ou colar os ovos (Figs 21.36, 37, 47, 48). Cerco simples, não segmentado (Figs 21.7, 8). Genitália masculina assimétrica, com morfologia geral e grau de esclerosação muito variados, podendo



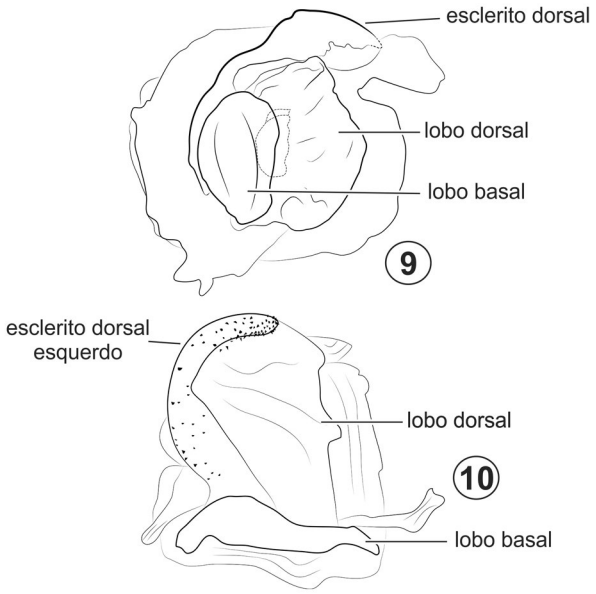
Figuras 21.1-4. Cabeça e antena de Phasmatodea. **1-2,** Heteronemiidae, antenômero III prismático, com carena longitudinal lateral; **3-4,** Pseudophasmatidae, antenômero III cilíndrico, sem carena. Foto 1: Pedro A.B.A. Neves.



Figuras 21.5-6. Pernas anteriores de Phasmatodea, vv. **5,** tíbia sem "*area apicalis*"; **6**, tíbia com "*area apicalis*".



Figuras 21.7-8. Pseudophasmatidae, ápice do abdômen de *Tithonophasma tithonus* (Gray). **7,** vd; **8,** vl.



Figuras 21.9-10. Genitália masculina de Phasmatodea, vd. **9,** Prisopodidae, *Dinelytron betinho* Heleodoro & Rafael; **10,** Pseudophasmatidae, *Creoxylus spinosus* (Fabricius).

ser majoritariamente membranosa com estruturas esclerosadas ou fortemente esclerosada com porções membranosas. As regiões e estruturas que compõem a genitália masculina são ainda pouco estudadas, porém algumas já foram descritas para um certo número de espécies e são mais amplamente reconhecidas. Na face dorsal encontra-se um esclerito de tamanho e forma bastante variados, chamado de esclerito dorsal, podendo apresentar processos e ter regiões cobertas por espinhos; o esclerito dorsal pode ser, por exemplo, longo e sinuoso, estendendo-se da porção anterior até a posterior da genitália, ou bastante amplo, cobrindo grande parte da genitália, ou ainda pequeno e inconspícuo. Algumas espécies apresentam também um esclerito interno, muito esclerosado e pigmentado. A porção ventral da genitália tem morfologia mais variável e poucas estruturas reconhecidas, com exceção de projeções digitiformes membranosas que são encontradas em diversos táxons. As funções das estruturas da genitália masculina ainda são pouco conhecidas, mas a genitália tem sido estudada em mais detalhes por alguns autores e usada como fonte de caracteres taxonômicos e filogenéticos (Helm *et al.* 2011; Heleodoro & Rafael 2019, 2020; Chiquetto-Machado & Cancello 2021; Ghirotto 2021; Heleodoro 2022).

Imaturos. Os ovos (Figs21. 11–29) são característicos e únicos entre os insetos, e considerados de grande importância taxonômica. Assemelham-se a sementes de plantas, com grande variação morfológica (Figs 21.11–25). A cápsula é muito esclerosada, com superfície variando de lisa (Figs 21.12, 13, 19, 20) a muito esculturada (Figs 21.15, 17, 22), podendo possuir cerdas (Fig. 21.14) e às vezes modificada ventralmente para fixação com substância adesiva. A cápsula tem dorsalmente uma placa micropilar interna e outra externa com um copo micropilar (Figs 21.26, 27). A placa micropilar interna pode ser do tipo aberta ou fechada, dependendo da posição da micrópila (Figs 21.28, 29). A cápsula é fechada pelo opérculo anteriormente (Figs 21.26, 27), o qual é retirado pela ninfa ao emergir. O opérculo pode ter um capítulo, facilmente reconhecido porque se expande quando colocado em solução de hidróxido de potássio. Quando não se expande nessa solução é porque o capítulo faz parte do opérculo e, neste caso, é denominado pseudocapítulo.

As ninfas diferem dos adultos principalmente pelo tamanho e, nas espécies aladas, pela ausência de asas desenvolvidas. Machos passam normalmente por cinco mudas e fêmeas por seis, mas alguns autores registraram até oito mudas (Bedford 1978). Nas espécies aladas, os brotos alares tornam-se visíveis a partir do terceiro ínstar nos machos e terceiro ou quarto ínstar nas fêmeas. Em ambos os sexos a placa subgenital e os cercos atingem desenvolvimento completo somente na fase adulta.

Biologia. Os fasmatódeos são exclusivamente fitófagos e predominantemente noturnos. As espécies coloridas normalmente possuem glândulas protorácicas bem desenvolvidas, que também podem estar presentes em espécies com coloração críptica. Quando ameaçados, eles pulverizam uma substância defensiva a partir dessas glândulas, que pode ser cáustica, causando grande irritação em contato com mucosas, como em espécies de *Pseudophasma* Kirby, ou muito grudenta, como em *Parastratocles multilineatus* (Rehn). Como outros mecanismos de defesa, algumas espécies podem se lançar ao solo, permanecendo em tanatose, ou realizar uma exibição deimática, revelando regiões do corpo com cores vivas que permanecem normalmente ocultas, como na área anal da asa posterior ou na região ventral do corpo. Muitas espécies perdem as pernas (autotomia) quando tocadas ou perturbadas. As ninfas podem regenerar as pernas nas mudas subsequentes, as quais são reconhecidas por possuírem somente quatro tarsômeros. Algumas espécies, como *Pterinoxylus* spp., também produzem sons com as asas como forma de defesa.

A maioria das espécies reproduz-se sexuadamente, mas a partenogênese foi observada em muitas espécies criadas em laboratório. O macho quase sempre é bem menor que a fêmea e a cópula ocorre normalmente com o macho permanecendo dorsalmente sobre a fêmea, como no caso de *Creoxylus duckei* Heleodoro & Rafael (Heleodoro & Rafael 2019), mas também em outras posições, como em *Tithonophasma cancellatum* (Redtenbacher), onde o macho permanece agarrado à fêmea em sua porção ventral (Heleodoro *et al.* 2017a). O esperma é transferido por meio do espermatóforo. Dependendo da espécie, a quantidade de ovos varia de algumas dúzias até mais de mil ovos produzidos durante a vida da fêmea. Na maioria dos casos as fêmeas apenas deixam os ovos cair, mas algumas espécies colam os ovos no substrato, como *Prisopus* spp., ou os inserem em frestas ou no solo, como *Pygirhynchus* spp. O capítulo de algumas espécies atrai formigas que dispersam os ovos. As ninfas emergem após algumas semanas ou vários meses, chegando a vários anos em alguns casos extremos. A última muda pode demorar até seis horas em espécies grandes.

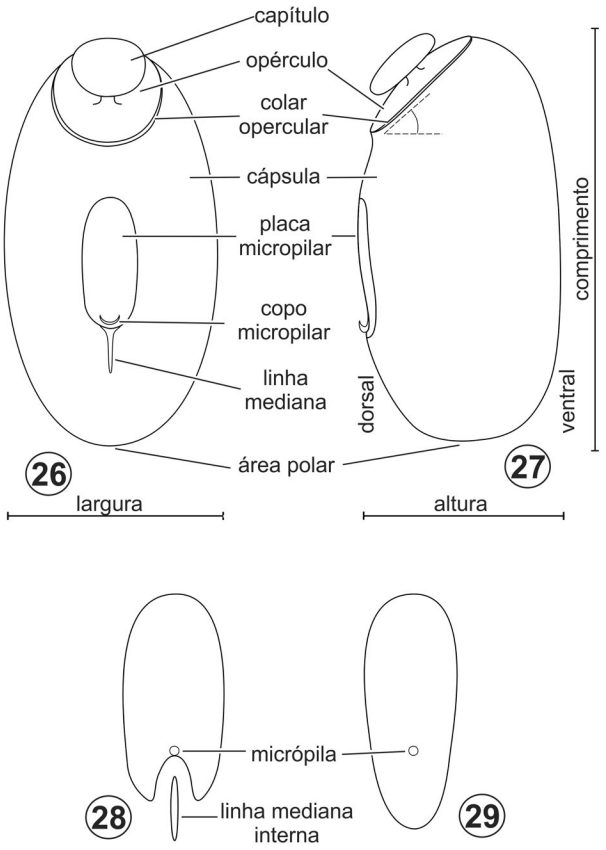
Classificação. O sistema de classificação segue o utilizado no projeto Phasmida Species File Online (Brock *et al.* 2022), que subdivide a ordem em 14 famílias, ainda que esse arranjo taxonômico seja artificial, como demonstrado em estudos recentes (Bradler *et al.* 2014, 2015; Goldberg *et al.* 2015; Robertson *et al.* 2018; Simon *et al.* 2019). São mostradas entre aspas as famílias polifiléticas de acordo com os resultados de Robertson *et al.* (2018). A organização taxonômica suprafamiliar se baseia na hipótese filogenética de Simon *et al.* (2019), a partir de dados moleculares, sendo a ordem dividida em duas subordens, Timematodea e Euphasmatodea, e esta última em duas infraordens, Aschiphasmatodea e Neophasmatodea. A infraordem Neophasmatodea, que inclui a maior parte da diversidade dos Phasmatodea, é dividida em dois grandes grupos, Occidophasmata e Oriophasmata, que não possuem *ranking* taxonômico definido. As famílias Damasippoididae, Heteronemiidae e Prisopodidae, não amostradas por Simon *et al.* (2019), são aqui classificadas como Neophasmatodea *incertae sedis*. Para as famílias presentes na fauna brasileira, os números de espécies registradas para o Brasil são indicados entre parênteses.

Timematodea
- Timematidae

Euphasmatodea
- **Aschiphasmatodea**
  - Aschiphasmatidae
- **Neophasmatodea**
  - **Occidophasmata**
    - Agathemeridae
    - "Diapheromeridae" (59)
    - Pseudophasmatidae (80)
  - **Oriophasmata**
    - Anisacanthidae
    - "Bacillidae"
    - Heteropterygidae
    - "Lonchodidae"
    - "Phasmatidae" (22)
    - Phylliidae
  - ***Incertae sedis***
    - Damasippoididae
    - Heteronemiidae (46)
    - "Prisopodidae" (24)

Relações filogenéticas. A classificação de Phasmatodea permaneceu por muito tempo destituída de bases filogenéticas. As primeiras análises cladísticas no grupo foram publicadas somente no século XXI, com base em dados morfológicos (Bradler 2009) e, principalmente, moleculares (*e.g.* Whiting *et al.* 2003; Buckley *et al.* 2009; Kômoto *et al.* 2011; Bradler *et al.* 2014, 2015; Goldberg *et al.* 2015). Duas propostas filogenéticas recentes (Robertson *et al.* 2018; Simon *et al.* 2019), também baseadas em dados moleculares, merecem destaque e são comentadas a seguir.

Figuras 21.11-25. Ovos de Phasmatodea, vd. **11–13,** Diapheromeridae: **11,** *Otocrania pleuracantha* Redtenbacher; **12,** *Phantasca phantasma* (Westwood); **13,** *Exocnophila* sp.; **14–16**, Heteronemiidae: **14,** *Canuleius similis* Redtenbacher; **15,** *Ceroys spinosus* Zompro; **16,** *Pygirhynchus vigilans* (Westwood); **17–18,** Prisopodidae: **17,** *Dinelytron* sp.; **18,** *Prisopus sacratus* (Olivier); **19–21,** Phasmatidae: **19,** *Cladomorphus phyllinus* Gray; **20,** *Otocraniella flagelloantennata* Zompro; **21,** *Cladoxerus cryphaleus* (Westwood); **22–25,** Pseudophasmatidae: **22,** *Isagoras melzeri* (Piza); **23,** *Paraphasma laterale* (Fabricius); **24,** *Prexaspes paulensis* (Rehn); **25,** *Metriophasma pericles* (Redtenbacher). Fotos: Figs 11, 13, 14, 16, 19, 21, 25, Victor M. Ghirotto; 17, Phillip W. Engelking; Fig. 18, Pedro A. B. A. Neves e foto 20, Edgar B. Crispino.



Figuras 21.26-29. Morfologia do ovo de Phasmatodea. **26,** vd; **27,** vl; **28–29,** placa micropilar interna; **28**, tipo aberta; **29,** tipo fechada (**29**).

A análise filogenética de Robertson *et al.* (2018) (Fig. 21.30), baseada em três genes nucleares e quatro mitocondriais, incluiu a maior amostragem de táxons na ordem até hoje (mais de 250 espécies, representando todas as principais linhagens de Phasmatodea e quase um terço dos gêneros conhecidos). O estudo corroborou a tradicional divisão, na base de Phasmatodea, entre Timematodea (um pequeno grupo neártico com 21 espécies em um gênero, *Timema* Scudder) e Euphasmatodea (todos os demais representantes da ordem). Dentro deste último grupo, Robertson *et al.* (2018) recuperaram uma divisão basal entre Aschiphasmatodea, contendo apenas a subfamília asiática Aschiphasmatinae, e Neophasmatodea, que inclui a maior parte da diversidade da ordem. Dentro de Neophasmatodea, as famílias com representantes brasileiros Diapheromeridae e Pseudophasmatidae ocuparam posição basal, formando dois grupos monofiléticos, enquanto os Cladomorphinae (outro grupo com representantes brasileiros, tradicionalmente incluído na família Phasmatidae) formaram outro clado em posição muito mais derivada. Os Prisopodidae, aqui tratados como uma família separada, foram incluídos por Robertson *et al.* (2018) em Pseudophasmatidae, devido ao fato de terem sido recuperados como grupo-irmão dos representantes desta última família. Já Heteronemiidae, também presente na fauna brasileira, foi representada na análise somente pela espécie chilena *Spinonemia chilensis* (Westwood) e resultou como grupo-irmão de Pseudophasmatidae.

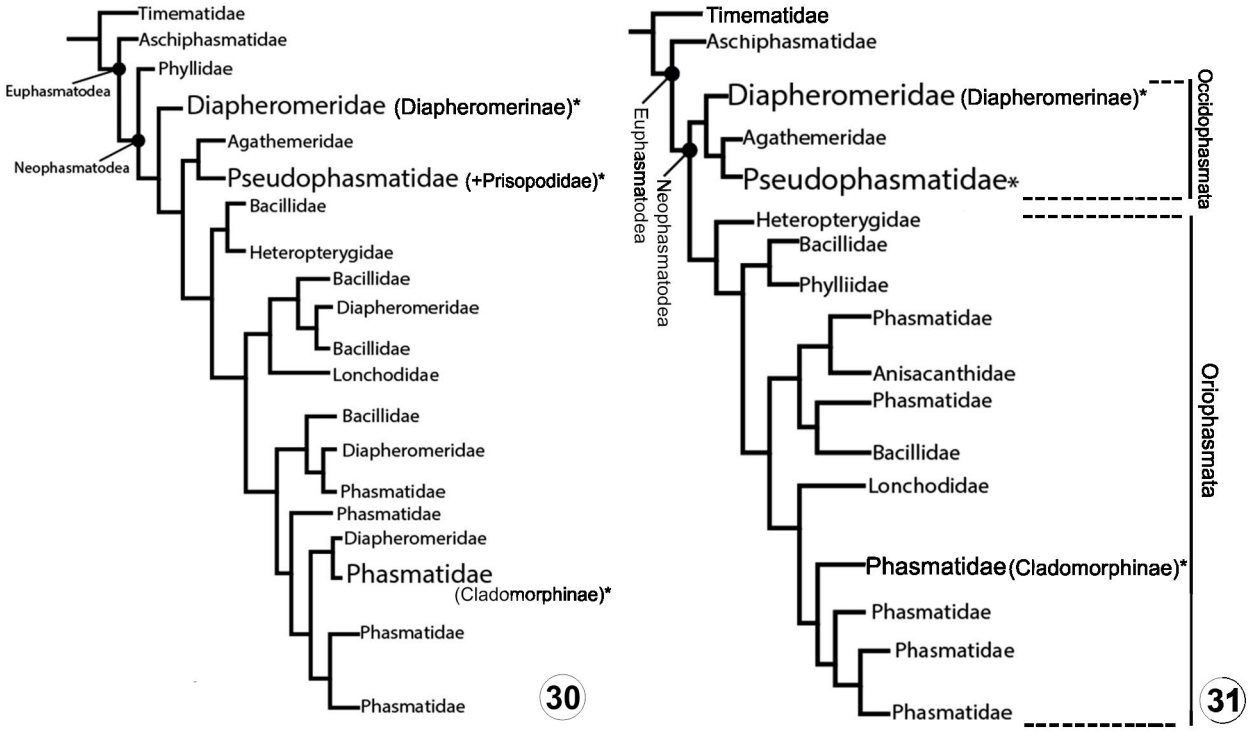
Simon *et al.* (2019) (Fig. 21.31) utilizaram filogenômica para reconstruir a história evolutiva de Phasmatodea, com base em transcriptomas de 38 espécies, incluindo representantes da maioria das famílias. A hipótese filogenética desses autores corroborou os resultados de Robertson *et al.* (2018) em relação às divisões mais basais de Phasmatodea, com Timematodea e Aschiphasmatodea sendo as duas primeiras linhagens a divergir e todos os demais representantes da ordem compondo o grande clado Neophasmatodea. Dentro de Neophasmatodea, porém, Simon *et al.* (2019) obtiveram um resultado inédito, com o grupo dividido em duas grandes linhagens: Occidophasmata, correspondendo aos Phasmatodea do Novo Mundo (incluindo Diapheromeridae e Pseudophasmatidae), e Oriophasmata, que inclui os representantes do Velho Mundo e da Oceania, além dos Cladomorphinae, que teriam colonizado secundariamente a região Neotropical. As famílias Heteronemiidae e Prisopodidae não foram amostradas na análise de Simon *et al.* (2019).

Assim, apesar de divergências a respeito das relações internas de Neophasmatodea, as hipóteses filogenéticas de Robertson *et al.* (2018) e Simon *et al.* (2019) concordam em apontar as famílias Diapheromeridae e Pseudophasmatidae como os Phasmatodea neotropicais mais antigos, presentes no Novo Mundo há mais de 50 milhões de anos, e em considerar os Cladomorphinae como um grupo mais recente e filogeneticamente mais próximo das faunas indo-malaia e australasiana. Como sugerido pelos resultados de Robertson *et al.* (2018), é provável que os Prisopodidae e Heteronemiidae também estejam entre os representantes antigos da fauna neotropical. É necessária, porém, a ampliação da amostragem dessas duas famílias em análises cladísticas futuras, especialmente no caso de Heteronemiidae, para um melhor entendimento de suas relações filogenéticas.

Importância. Em geral possuem pouca importância econômica devido à baixa densidade populacional, mas existem episódios registrados de explosões populacionais esporádicas (Bedford 1978). No Brasil, *Candovia evoneobertii* (Zompro & Adis) já foi relatada como tendo importância econômica pelos danos causados em plantações de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake (Myrtaceae) (Zompro & Adis 2001). Os bichos-paus servem de alimento para pássaros, macacos, morcegos, répteis e aranhas. Alguns himenópteros são parasitoides de ovos. No Brasil, *Amisega* (*Mesitiopterus*) sp. (Hymenoptera: Chrysididae) foi identificada como parasitoide de ovos de *Candovia evoneobertii*.

Cerca de 200 espécies são mantidas em cativeiro como animais de estimação em todo o mundo. Elas têm um papel educativo importante ao permitir um contato próximo e positivo com os insetos, geralmente rejeitados pelos humanos.

Coleta e fixação. Os fasmatódeos são encontrados principalmente em florestas primárias e secundárias, mas também em ambientes mais abertos e eventualmente em parques e jardins. São em geral noturnos, mas alguns espécimes podem ser encontrados durante o dia. Normalmente são coletados por meio de busca ativa, principalmente à noite, utilizando lanternas para encontrá-los na vegetação. Também é possível procurar por danos causados nas folhas durante o dia, em local com grande variedade de plantas, e retornar à noite para localizar os insetos em atividade. As coletas costumam ter melhores resultados quando realizadas em épocas mais úmidas. Os espécimes encontrados devem ser transportados em uma caixa ou saco grande inflado com ar, com espaço suficiente para se movimentarem e de preferência contendo alguns ramos como substrato. Se forem



Figuras 21.30-31. Hipóteses de afinidade em Phasmatodea. **30,** representação simplificada do cladograma de Robertson *et al*. (2018); **31,** representação simplificada do cladograma de Simon *et al*. (2019). Grupos presentes na fauna brasileira são indicados por asterisco.

sacudidos dentro de um frasco pequeno geralmente perdem as pernas.

Para a montagem a seco o procedimento consiste em fixá-los em uma placa de isopor com as pernas arranjadas junto ao corpo, com auxílio de alfinetes de escora; após o arranjo colocá-los com a cabeça para cima em uma mistura de 1000 ml de álcool isopropílico e 40 ml de formol (37%). Após dez dias retirar os espécimes do líquido e deixar secar em ambiente escuro e arejado. Após uma semana retirar os alfinetes de escora; se retirados antes a conformação pode se alterar. Fasmatódeos preservados assim não são atacados por pragas de coleções, como besouros Dermestidae. Espécimes de menor porte podem, também, ser secados diretamente em estufa, com temperatura moderada (por volta de 40ºC), sem a necessidade de tratamento químico prévio. Os ovos devem ser secos ao sol ou estufa por no mínimo seis semanas e armazenados em sacos ou recipientes plásticos.

Criação. Frequentemente são encontrados espécimes únicos de fasmatódeos, ou em pequena quantidade. Para estudo taxonômico é recomendável fazer criação a partir dos exemplares coletados, para obtenção de muitos indivíduos e de ovos. Podem ser criados em caixas de tamanhos diferentes, dependendo da espécie, e com variados graus de ventilação. Caixas mais fechadas e menos ventiladas devem ser usadas para espécies que vivem em ambientes mais úmidos, e caixas teladas, mais arejadas, para espécies que vivem na copa das árvores ou em ambientes mais abertos. No início se deve oferecer as plantas de onde foram coletados e posteriormente podem ser testadas outras plantas semelhantes ou próximas. A criação deve ser borrifada regularmente para suprimento de água. Os ovos devem ser retirados da caixa e mantidos sobre vermiculita ou outro substrato, em pequenos recipientes plásticos ventilados e borrifados com água regularmente. As ninfas podem ser criadas com os adultos.

Chave para famílias com base nos adultos

1. Tíbias com *area apicalis* (Fig. 21.6) ……..…..…… **2**
— Tíbias sem *area apicalis* (Fig. 21.5) ……..…… **5**

2. Asas presentes (completamente desenvolvidas ou braquípteros) (Figs 21.50, 52, 54, 55, 57) ……..…… **3**
— Asas ausentes (Figs 21.38–41) ……..…..…..… **4**

3. Tégminas alongadas, estendendo-se pelo menos até o tergito abdominal III (Figs 21.50, 52). Ventre côncavo (Fig. 21.51) …… **Prisopodidae: Prisopodinae**
— Tégminas curtas, raramente ultrapassando o segmento mediano e nunca ultrapassando o tergito abdominal II (Figs 21.54, 55, 57). Ventre convexo (Fig. 21.56) ……... ...….....…… **Pseudophasmatidae** (parte)

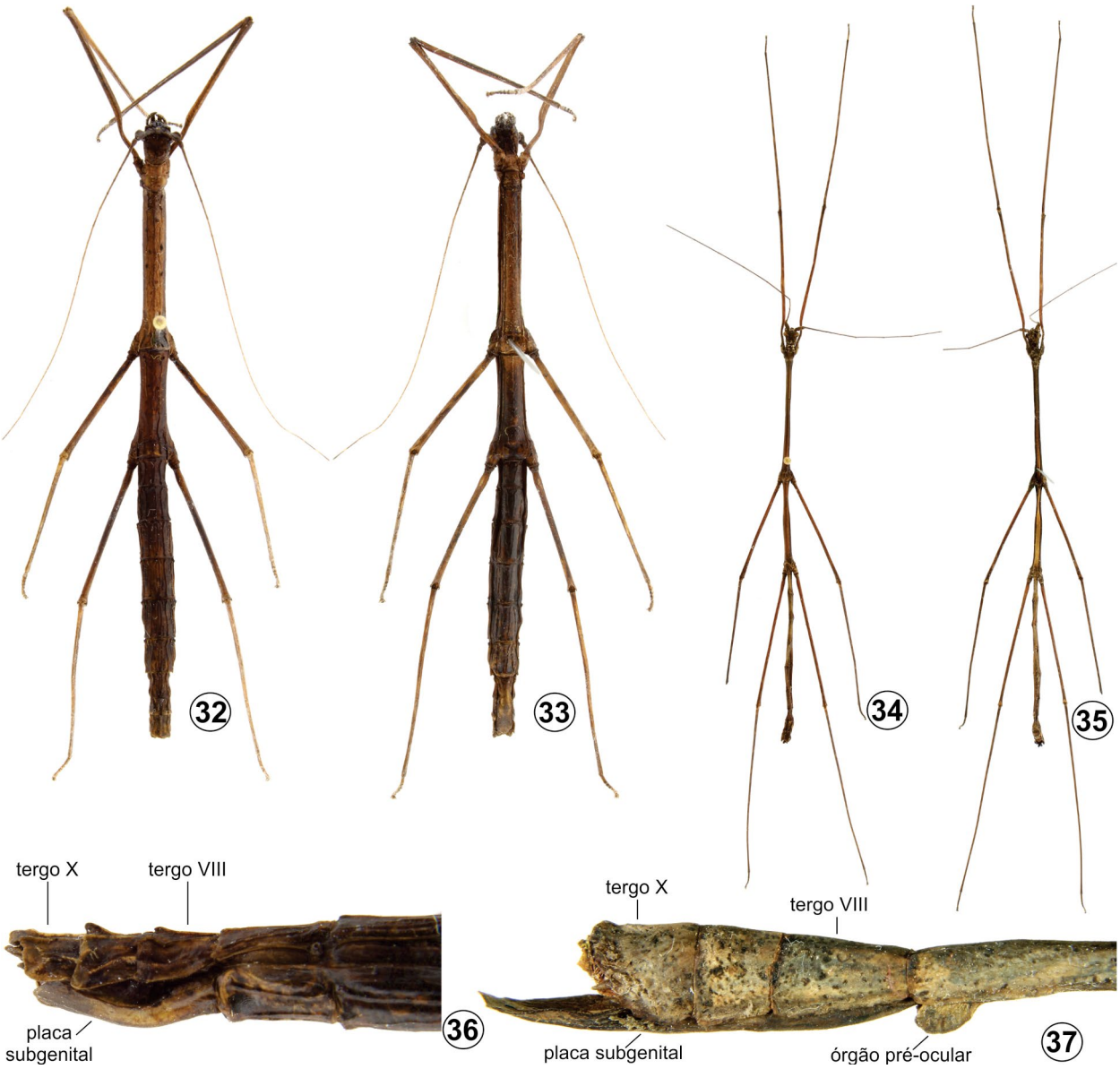
4. Terceiro antenômero prismático (triangular em corte transversal, reconhecível por presença de carena em vista lateral) (Figs 21.1, 2). Mesotórax ao menos três vezes mais longo que o protórax; frequentemente 4 a 8 vezes mais longo (Figs 21.38–41) …… **Heteronemiidae: Heteronemiinae**
— Terceiro antenômero cilíndrico (circular em corte transversal, reconhecível por ausência de carena) (Figs 21.3, 4). Mesotórax no máximo três vezes mais longo que o protórax ……..……. **Pseudophasmatidae** (parte)

5. Antena ultrapassando o metatórax (Figs 21.32, 33). Tórax frequentemente mais estreito que a cabeça em seu ponto mais largo. Pernas em geral lisas ou, se ornamentadas, de maneira discreta (Figs 21.32–35). Placa subgenital da fêmea com até 1,5 vezes o comprimento dos tergitos VIII, IX e X somados (Figs 21.36, 37), com algumas poucas exceções. Machos geralmente ápteros (Figs 21.34, 35) …… **Diapheromeridae: Diapheromerinae**

— Antena raramente ultrapassando o metatórax (Figs 21.42–45). Tórax tão largo quanto ou mais largo que a cabeça. Carena ântero-dorsal do profêmur muitas vezes lamelada (Fig. 21.46) ou serrilhada; pernas frequentemente com lobos ou espinhos conspícuos, especialmente na fêmea (Fig. 21.45). Placa subgenital da fêmea normalmente ultrapassando distintamente o tergito X, ao menos duas vezes mais longa que o comprimento dos tergitos VIII, IX e X somados (Figs 21.47, 48). Machos frequentemente alados (Fig. 21.44) …… **Phasmatidae: Cladomorphinae**

Diapheromeridae (Figs 21.32–37). Atualmente é composta por três subfamílias, Diapheromerinae, Pachymorphinae e Palophinae, tratando-se provavelmente de um grupo artificial (Bradler *et al.* 2015; Büscher *et al.* 2018; Robertson *et al.* 2018). Excetuando-se duas espécies brasileiras de *Phthoa* Karsch (Pachymorphinae), que provavelmente foram alocadas de forma errada nesse gênero africano, todos os Diapheromeridae brasileiros pertencem a Diapheromerinae. Essa subfamília neotropical foi recuperada por Simon *et al.* (2019) como filogeneticamente próxima dos (também neotropicais) Pseudophasmatidae, enquanto os representantes das duas subfamílias do Velho Mundo, Pachymorphinae e Palophinae, são provavelmente mais relacionados a grupos africanos ou asiáticos (Robertson *et al.* 2018).

Os Diapheromerinae contém aproximadamente 390 espécies, distribuídas em 43 gêneros. Não são conhecidas sinapomorfias morfológicas para a subfamília, e por se tratar de um grupo morfologicamente muito heterogêneo, os caracteres diagnósticos são praticamente inexistentes. Devido a essa heterogeneidade e carência de estudos taxonômicos e filogenéticos, é possível que exceções sejam encontradas na chave de identificação proposta acima, assim como em Phasmatidae. As espécies possuem tamanho corpóreo muito variado, normalmente com corpo alongado e esguio, com aspecto de graveto, e antena mais longa que o profêmur. A maioria das espécies é áptera, embora em algumas o macho seja alado. As tíbias não possuem *area apicalis*, o que



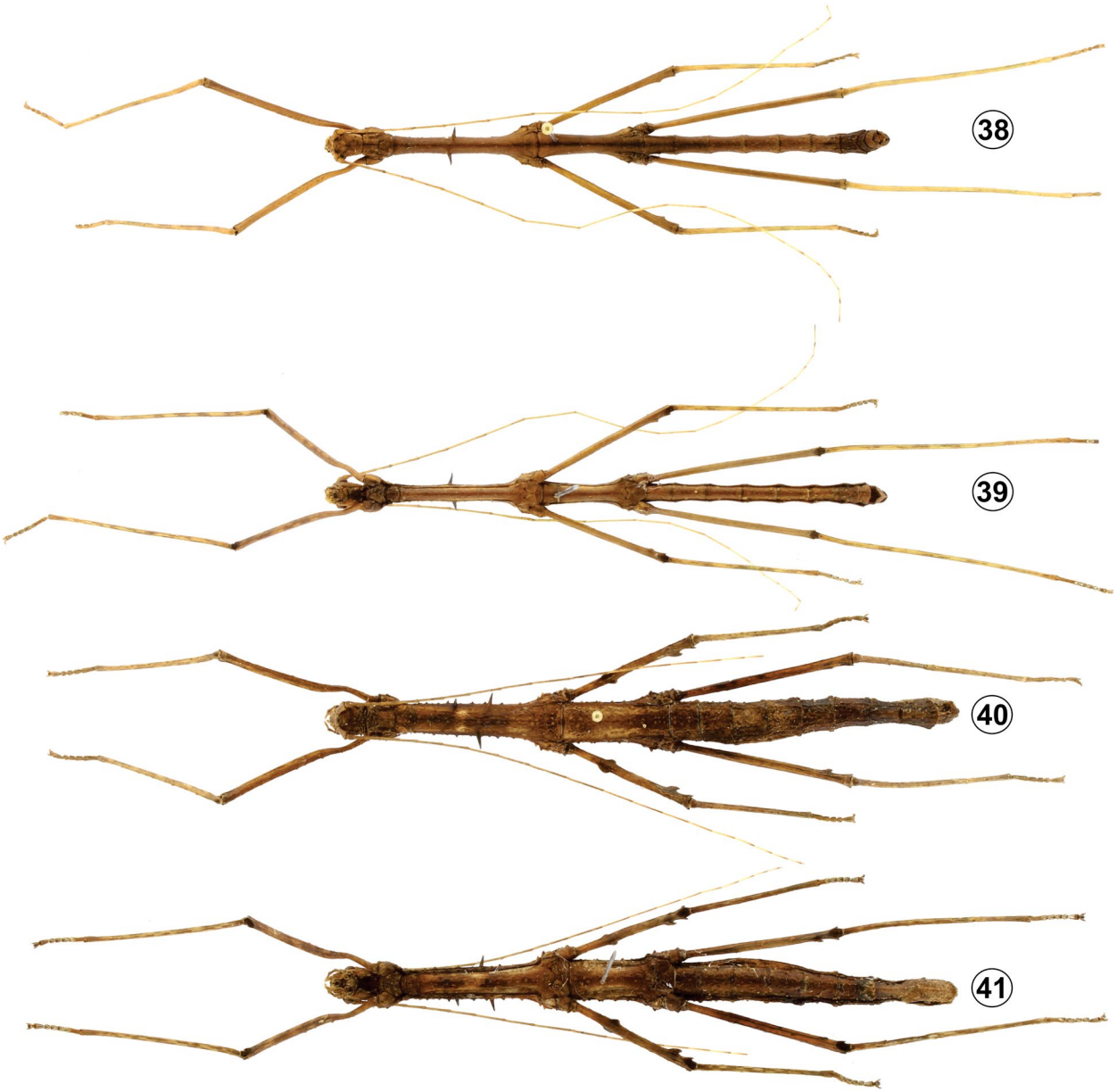
Figuras 21.32-37. Adultos de Diapheromeridae. **32–36,** *Exocnophila* sp.: **32,** fêmea, vd; **33,** fêmea, vv; **34,** macho, vd; **35,** macho, vv; **36,** ápice do abdômen da fêmea, vl; **37,** ápice do abdômen de fêmea de *Otocrania pleuracantha* Redtenbacher, vl.

permite que sejam diferenciados de Heteronemiidae, família com a qual os Diapheromerinae são frequentemente confundidos.

Os Diapheromerinae brasileiros são muito pouco conhecidos, com os gêneros mal definidos e havendo grande necessidade de revisões taxonômicas. As publicações recentes sobre o grupo no Brasil incluem uma revisão taxonômica do gênero *Phantasca* Redtenbacher (Hennemann *et al.* 2018) e a uma nota científica, complementar a essa revisão, na qual foram descritos a fêmea e o ovo da espécie-tipo de *Phantasca* (Chiquetto-Machado *et al.* 2018). Além disso, Ghirotto *et al.* (2022b) descreveram o gênero *Arumatia* incluindo sete espécies, das quais cinco eram novas.

Heteronemiidae (Figs 21.38–41). Embora o nome Heteronemiidae já tenha sido usado com um sentido muito mais amplo, incluindo diversos gêneros hoje pertencentes a Diapheromeridae (ver Zompro 2001, 2004), atualmente trata-se de uma família pequena, restrita ao Novo Mundo, com aproximadamente 80 espécies em 14 gêneros (Brock *et al.* 2022). É também uma das famílias menos conhecida, tanto da perspectiva biológica quanto filogenética (Crispino *et al.* 2020), tendo sido representada por apenas uma espécie (*Spinonemia chilensis*) nas análises cladísticas de Buckley *et al.* (2009), Bradler *et al.* (2015), Goldberg *et al.* (2015) e Robertson *et al.* (2018). Sua posição filogenética e seu monofiletismo permanecem incertos, e nenhuma sinapomorfia clara é conhecida. Os únicos estudos recentes sobre a fauna brasileira de Heteronemiidae foram publicados por Crispino *et al.* (2020) e Ghirotto (2021), abordando aspectos de morfologia, taxonomia e biologia de algumas espécies de *Canuleius* e *Ceroys*.

Os Heteronemiidae são ápteros e normalmente possuem o corpo longo e delgado, assemelhando-se bastante a um graveto. Algumas das características mencionadas por Zompro (2004, 2012) são: ocelos ausentes; terceiro antenômero triangular em corte transversal (Figs 21.1, 2); mesonoto várias vezes mais longo que o pronoto; profêmur curvado e achatado basalmente, triangular em corte transversal; fêmures com carena ventro-mediana;

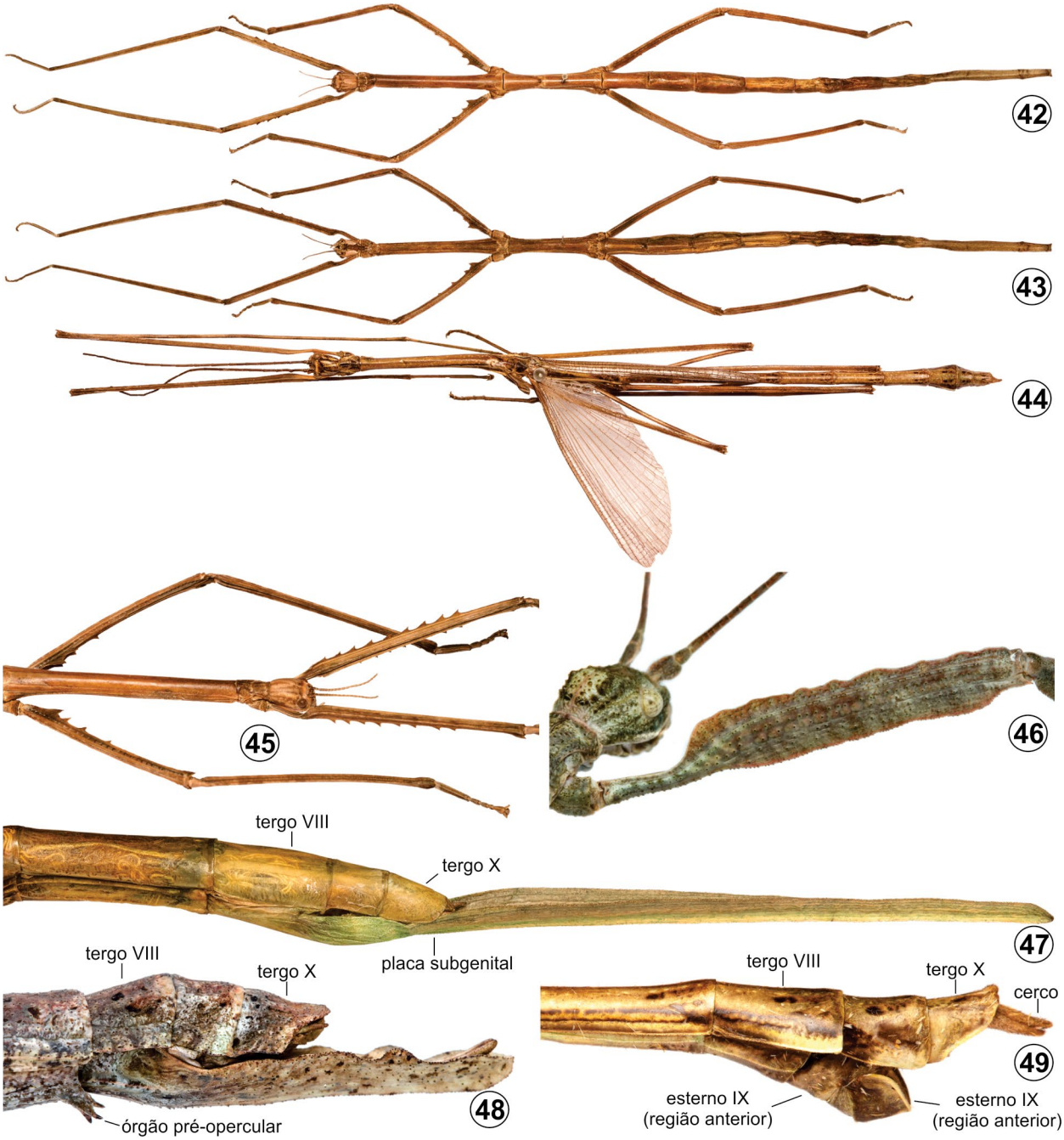


Figuras 21.38-41. Adultos de Heteronemiidae, *Ceroys spinosus* Zompro. **38,** macho, vd; **39,** macho, vv; **40,** fêmea, vd; **41,** fêmea, vv.

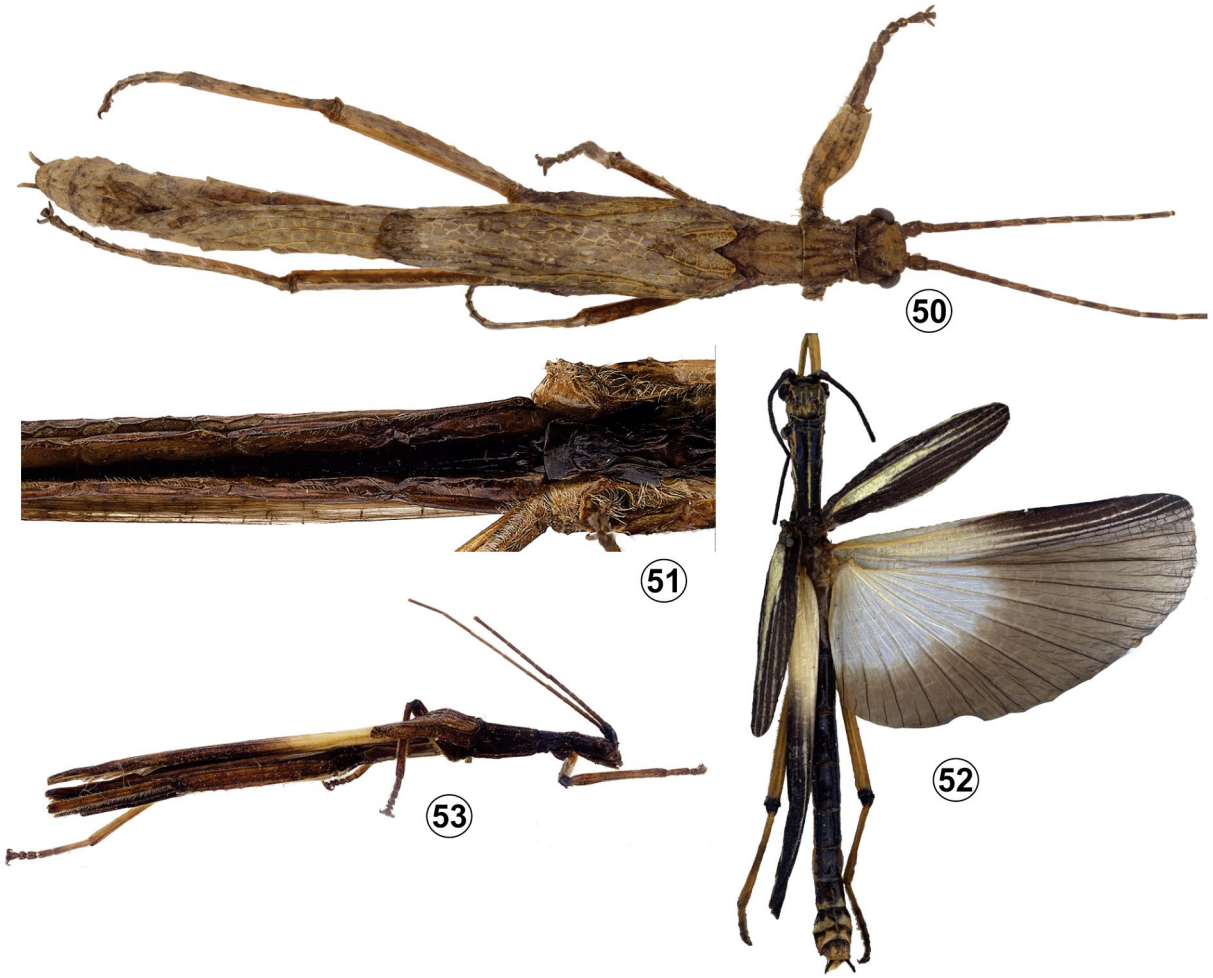
area apicalis presente em todas as tíbias; segmento abdominal IX do macho tão longo quanto o segmento VIII; placa subgenital da fêmea podendo ultrapassar consideravelmente o ápice do abdômen; ovo com placa micropilar próxima à área polar (Figs 21.14–16), circundada por uma margem larga, e placa micropilar interna fechada.

Phasmatidae (Figs 21.42–49). A família, tradicionalmente contendo diversas subfamílias (*e.g.* Phasmatinae, Cladomorphinae, Clitumninae, Platycraninae, Tropiderinae, Xeroderinae), tem sido demonstrada como um agrupamento artificial (Goldberg *et al.* 2015; Büscher *et al.* 2018; Robertson *et al.* 2018). A única subfamília do Novo Mundo, Cladomorphinae, foi apontada por esses autores como um grupo separado dos representantes orientais, que em sua maioria formam o clado Lanceocercata.

Os Cladomorphinae incluem 97 espécies em 29 gêneros. São, em sua maioria, bichos-paus grandes e robustos, com dimorfismo sexual acentuado. As fêmeas são ápteras ou braquípteras, enquanto em muitas espécies os machos possuem asas posteriores bem desenvolvidas (Figs 21.42–44). Com base no estudo de Hennemann *et al.* (2016), algumas características comuns aos representantes brasileiros de Cladomorphinae são: ausência de ocelos; presença de gula; antena filiforme; tíbias sem *area*



Figuras 21.42-49. Adultos de Phasmatidae. **42–45,** *Cladoxerus cryphaleus* (Westwood): **42,** fêmea, vd; **43,** fêmea, vv; **44,** macho, vd **45,** cabeça, protórax, mesotórax, fêmures anteriores e pernas médias da fêmea, vdl; **46,** *Cladomorphus phyllinus* Gray, profêmur e cabeça, vista pd; **47–48,** Ápice do abdômen da fêmea, vl: **47,** *Cladoxerus cryphaleus*; **48,** *Cladomorphus phyllinus*; **49,** *Cladoxerus cryphaleus*, ápice do abdômen do macho, vl. Fotos: 42–45, 47, 49, Phillip W. Engelking; 46, 48, Pedro A. B. A. Neves.



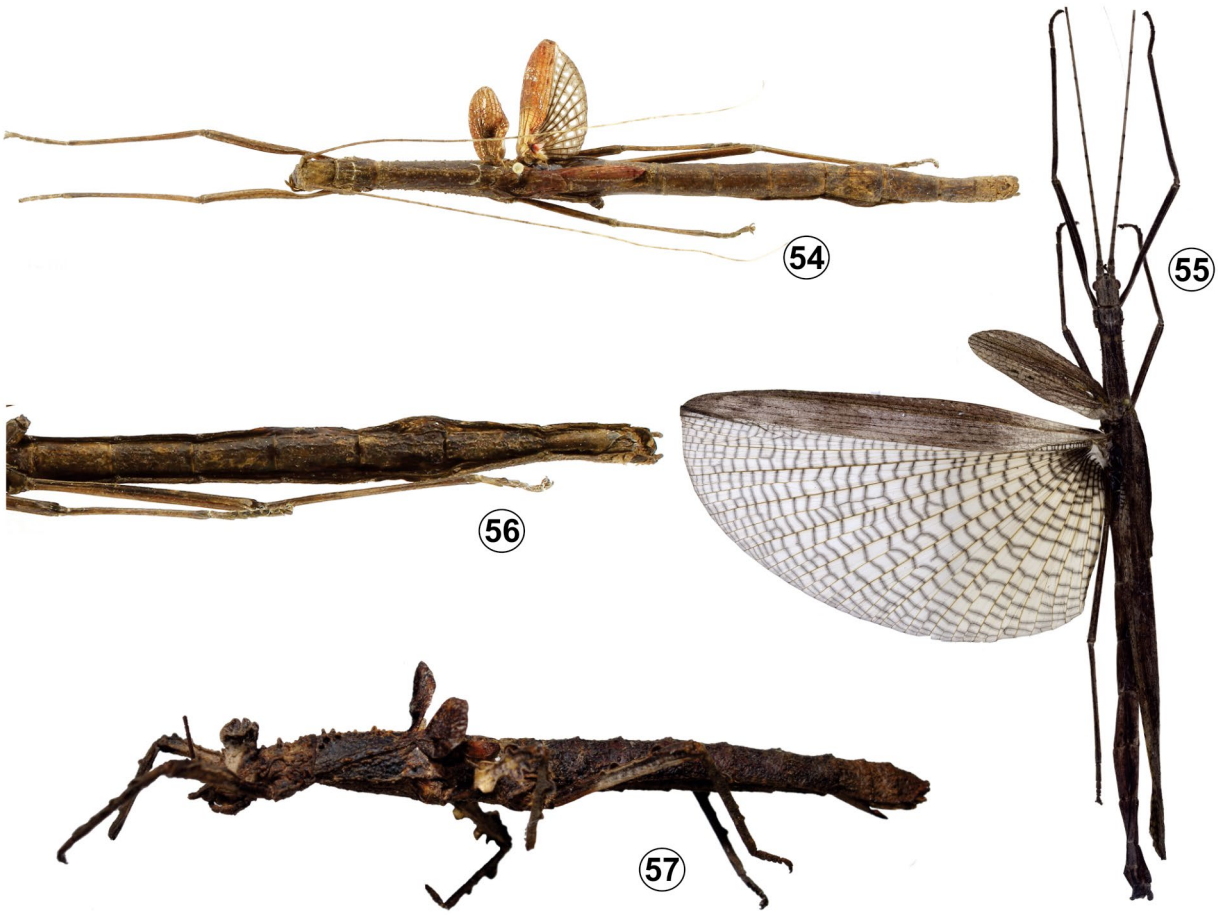
Figuras 21.50-53. Adultos de Prisopodidae. **50**, macho de *Prisopus brunnescens* (Heleodoro & Rafael), vd; **51**, metasterno – esternito IV de *Prisopus atrobrunneus* (Heleodoro & Rafael), vv; **52**, macho de *Damasippus discoidalis* Redtenbacher, vd; **53**, macho de *Dinelytron ramusculus* Heleodoro & Rafael, vl.

apicalis; vômer alongado e aproximadamente triangular; placa subgenital da fêmea longa, ultrapassando o ápice do abdômen (Figs 21.47, 48). Além disso, a maioria das espécies da fauna brasileira possui os segmentos torácicos e o segmento mediano bastante alongados, profêmur com carena ântero-dorsal lamelada (Fig. 21.46) ou serrilhada, pernas medianas e posteriores com lobos ou espinhos, e ovo com linha mediana distinta. Com exceção do gênero *Pterinoxylus* Serville, as fêmeas são ápteras nas espécies brasileiras.

A família Phasmatidae inclui a espécie de bicho-pau mais bem conhecida da fauna brasileira, *Cladomorphus phyllinus* Gray, que é comumente criada em cativeiro e já teve aspectos de sua biologia e morfologia investigados em diversos estudos, incluindo os trabalhos recentes de Alvarenga *et al.* (2018) e Costa *et al.* (2019). Outra espécie brasileira, *Cladoxerus cryphaleus* (Westwood), teve aspectos de sua biologia reprodutiva estudados por Chiquetto-Machado *et al.* (2020). Por fim, merece destaque o extenso estudo de Hennemann *et al.* (2016), que embora se trate de uma revisão taxonômica da tribo centro-americana Haplopodini (Cladomorphinae), também abordou aspectos taxonômicos dos Phasmatidae brasileiros.

Prisopodidae (Figs 21.50–53). A família tem sido demonstrada como um grupamento artificial (Goldberg *et al.* 2015; Büscher *et al.* 2018; Robertson *et al.* 2018), com a subfamília asiática Korinninae correspondendo na verdade a um subgrupo de Necrosciinae (Lonchodidae), e o grupo neotropical Prisopodinae sendo filogeneticamente próximo de Pseudophasmatidae (e considerado por alguns autores como pertencente a essa família – *e.g.* Robertson *et al.* 2018).

Prisopodinae inclui somente três gêneros (*Damasippus* Stål, *Dinelytron* Gray e *Prisopus* Fargeau & Serville) e 45 espécies, muitas delas com corpo achatado dorso-ventralmente e aspecto característico lembrando líquen ou madeira, o que lhes confere uma notável capacidade de camuflagem. Todas as espécies são marcadas pelo ventre côncavo (Fig. 21.51), uma sinapomorfia que possivelmente surgiu em decorrência do comportamento desses insetos tentarem aumentar a superfície de contato do corpo com o substrato para obterem uma melhor aderência em repouso (Heleodoro & Rafael 2020). Büscher & Gorb (2017) demonstraram que a micromorfologia do tarso de algumas dessas espécies também evoluiu para uma adesão mais forte ao substrato. Outras características marcantes do grupo são: dimorfismo sexual moderado, com ambos os sexos alados; tégmina longa, ultrapassando o segmento mediano (Figs 21.50, 52); *area*



Figuras 21.54-57. Adultos de Pseudophasmatidae. **54**, fêmea de *Isagoras melzeri*, vd; **55**, macho de *Metriophasma diocles* (Westwood), vd; **56**, abdômen e pernas média e posterior de *Isagoras melzeri*, vv; **57**, fêmea de *Creoxylus duckei* Heleodoro & Rafael, vl.

apicalis presente em todas as tíbias; profêmur frequentemente com expansões lameladas conspícuas; mesonoto relativamente curto, não ultrapassando 1,5 vez o comprimento do pronoto; ovo com a região ventral da cápsula modificada para fixação no substrato e placa micropilar interna aberta.

Heleodoro & Rafael (2020) publicaram o único estudo recente sobre os Prisopodinae brasileiros. O trabalho teve como objeto de estudo a tribo Prisopodini, incluindo uma análise filogenética, chegando à conclusão de que a mesma é monofilética, e uma revisão taxonômica do gênero *Dinelytron*, com a descrição de oito espécies.

Pseudophasmatidae (Figs 21.54–57). Após Bradley & Galil (1977) terem atribuído um conceito bastante amplo a Pseudophasmatidae, Zompro (2004) reduziu a abrangência da família, que passou a incluir somente as subfamílias Pseudophasmatinae, Stratocleinae e Xerosomatinae. Com essa configuração, o grupo tem sido sustentado em análises filogenéticas baseadas em dados moleculares (Buckley *et al.* 2009; Bradler *et al.* 2015; Goldberg *et al.* 2015; Robertson *et al.* 2018; Simon *et al.* 2019), mas não são conhecidas sinapomorfias morfológicas para a família. Nos estudos de Goldberg *et al.* (2015) e Robertson *et al.* (2018), os Prisopodinae resultaram como grupo-irmão do clado formado por Pseudophasmatinae, Stratocleinae e Xerosomatinae, e foram tratados por esses autores como membros de Pseudophasmatidae.

Pseudophasmatidae é restrita às Américas (Zompro 2004) e inclui pouco mais de 300 espécies, distribuídas em 48 gêneros. Embora existam representantes ápteros e braquípteros, a maioria das espécies possui asas posteriores bem desenvolvidas (Fig. 21.55). Zompro (2004) mencionou as seguintes características para a família: *area apicalis* presente em todas as tíbias; face ventral dos fêmures desprovidas de cerdas e de expansões distintas; profêmur com quatro arestas bem-marcadas; veia radial da asa posterior ramificada; ovo com placa micropilar posicionada medianamente na cápsula (Figs 21.22–25) e placa micropilar interna aberta. Muitas espécies, principalmente nas subfamílias Pseudophasmatinae e Stratocleinae, borrifam uma secreção defensiva pelas glândulas do protórax, cuja composição foi estudada por Dossey *et al.* (2006, 2008) em duas espécies de Pseudophasmatinae.

Pseudophasmatidae é a família que tem sido abordada com maior frequência em estudos sobre a fauna brasileira de Phasmatodea. Chiquetto-Machado & Albertoni (2017), Heleodoro *et al.* (2017a, b), Chiquetto-Machado (2018) e Heleodoro & Rafael (2018, 2019) trataram de aspectos taxonômicos e morfológicos de algumas espécies da família, incluindo as descrições de três espécies. Além desses três trabalhos recentes merecem destaque. Chiquetto-Machado & Cancello (2021) descreveram e ilustraram os principais elementos da genitália masculina de diversas espécies de Pseudophasmatidae e realizaram uma análise filogenética do gênero *Paraphasma* Redtenbacher, evidenciando

a importância da genitália masculina para a sistemática de Phasmatodea. No ano seguinte, Chiquetto-Machado *et al.* (2022) realizaram uma revisão taxonômica desse gênero, incluindo a descrição de três espécies novas. No trabalho mais recente sobre a família, Heleodoro (2022) redescreveu *Isagoras paxillus* (Westwood), descreveu *I. sobrali* Heleodoro e reportou o primeiro caso de antissimetria na genitália masculina de Phasmatodea, propondo e discutindo uma hipótese para origem da assimetria no complexo fálico dos fasmatódeos.

Agradecimentos. À Prof. Dra. Eliana Marques Cancello, Museu de Zoologia da Universidade São Paulo, pelo suporte ao trabalho com os fasmatódeos sul-americanos. A Phillip Watzke Engelking, Victor Morais Ghirotto, Pedro Alvaro Neves e Edgar Blois Crispino, integrantes do Projeto Phasma (@projetophasma; pjphasma@gmail.com), pelo fornecimento de diversas imagens e informações para este capítulo.

Referências bibliográficas

Alvarenga, C.D.; H.R. Souza; T.A. Giustolin *et al.* 2018. Biologia de *Cladomorphus phyllinus* Gray (Phasmatodea: Phasmatidae) em folhas de goiabeira (*Psidium guajava*). **EntomoBrasilis** 11: 65-69.

Archibald, S.B. & S. Bradler 2015. Stem-group stick insects (Phasmatodea) in the early Eocene at McAbee, British Columbia, Canada, and Republic, Washington, United States of America. **The Canadian Entomologist** 147: 744-753

Bedford, G.O. 1978. Biology and ecology of the Phasmatodea. **Annual Review of Entomology** 23: 125-149.

Bradler, S. 2009. Die Phylogenie der Stab- und Gespenstschrecken (Insecta: Phasmatodea). **Species, Phylogeny and Evolution** 2: 3-139.

Bradler, S.; J.A. Robertson & M.F. Whiting 2014. A molecular phylogeny of Phasmatodea with emphasis on Necrosciinae, the most species-rich subfamily of stick insects. **Systematic Entomology** 39: 205-222.

Bradler, S.; N. Cliquennois & T.R. Buckley 2015. Single origin of the Mascarene stick insects: ancient radiation on sunken islands? **BMC Evolutionary Biology** 15: 196.

Bradley, J. C. & B.S. Galil 1977. The taxonomic arrangement of the Phasmatodea with keys to the subfamilies and tribes. **Proceedings of the Entomological Society** 79: 176-208.

Brock, P.D.; T. Büscher & E. Baker 2022. **Phasmida Species File Online**. Version 5.0/5.0. http://phasmida.speciesfile.org Acesso: 17/fevereiro/2022.

Brunner von Wattenwyl, C. 1907. **Die Insektenfamilie der Phasmiden. II. Phasmidae Anareolatae (Clitumnini, Lonchodini, Bacunculini).** Leipzig, W. Engelmann, pp. 181-338, pls. VII-XV.

Buckley, T.R.; D. Attanayake & S. Bradler 2009. Extreme convergence in stick insect evolution: phylogenetic placement of the Lord Howe Island tree lobster. **Proceedings of the Royal Society B** 276: 1055–1062.

Büscher, T.H. & S.N. Gorb 2017. Subdivision of the neotropical Prisopodinae Brunner von Wattenwyl, 1893 based on features of tarsal attachment pads (Insecta, Phasmatodea). **ZooKeys** 645: 1–11.

Büscher, T.H.; T.R. Buckley; C. Grohmann *et al.* 2018. The evolution of tarsal adhesive microstructures in stick and leaf insects (Phasmatodea). **Frontiers in Ecology and Evolution** 6: 69.

Chiquetto-Machado, P.I. 2018. Redescription of the Brazilian stick insect *Pseudophasma cambridgei* Kirby (Phasmatodea: Pseudophasmatidae), with first description of the female and egg. **Austral Entomology** 57: 392-402.

Chiquetto-Machado, P.I. & F.F. Albertoni 2017. Description of the female, egg and first instar nymph of the stick insect *Paraphasma paulense* (Phasmatodea: Pseudophasmatidae) from Southeast Brazil. **Journal of Orthoptera Research** 26: 91-101.

Chiquetto-Machado, P.I. & E.M. Cancello 2021. Cladistic analysis of *Paraphasma* (Phasmatodea: Pseudophasmatidae) highlights the importance of the phallic organ for phasmid systematics. **Zoological Journal of the Linnean Society** 193: 158-198.

Chiquetto-Machado, P.I.; F.H. Hennemann & O.V. Conle 2018. Description of the female and egg of *Phantasca phantasma* (Westwood, 1859) (Phasmatodea: Diapheromeridae: Diapheromerinae). **Zootaxa** 4486: 89-92

Chiquetto-Machado, P.I.; L. Torres & J. Costa 2020. Bionomic notes on parthenogenetic females and a record of parasitism by *Forcipomyia* Meigen (Diptera: Ceratopogonidae) in the stick insect *Cladoxerus cryphaleus* (Westwood) (Phasmatodea: Phasmatidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 64: e20200086.

Chiquetto-Machado, P.I.; A.C. Morales & E.M. Cancello 2022. Taxonomic revision of *Paraphasma* Redtenbacher, 1906 (Phasmatodea, Pseudophasmatidae) based on phallic and external morphology. **Zootaxa** 5122: 1-80.

Crispino, E.B.; P.I. Chiquetto-Machado; P.W. Engelking & E.M. Cancello 2020. Contributions to the knowledge of *Canuleius* Stål (Phasmatodea: Heteronemiidae): taxonomy, morphology and notes on the biology of two species. **Zootaxa** 4743: 511-535.

Costa, J.; L. Torres; D.W. Provance; R. Brugnera & J. Grazia 2019. First report of predation by a stink bug (*Supputius cincticeps* Stål) on a walking-stick insect (*Cladomorphus phyllinus* Gray), with reflections on evolutionary mechanisms for camouflage. **Acta Biológica Paranaense** 48: 5-15.

Dossey, A.T.; S.S. Walse; J.R. Rocca & A.S. Edison 2006. Single-insect NMR: a new tool to probe chemical biodiversity. **ACS Chemical Biology** 1: 511-514.

Dossey, A.T.; S.S. Walse & A.S. Edison 2008. Developmental and geographical variation in the chemical defense of the walkingstick insect *Anisomorpha buprestoides*. **Journal of Chemical Ecology** 34: 584-590.

Engel, M.S.; B. Wang & A.S. Alqarni 2016. A thorny, 'anareolate' stick-insect (Phasmatidae s.l.) in Upper Cretaceous amber from Myanmar, with remarks on diversification times among Phasmatodea. **Cretaceous Research** 63: 45-53.

Ghirotto, V.M. 2021. Unmasking a master of camouflage: The rich morphology, taxonomy, and biology of the Brazilian stick insect *Canuleius similis* (Phasmatodea: Heteronemiidae), with general considerations on phasmid genitalia. **Zoologischer Anzeiger** 292: 30-57.

Ghirotto, V.M.; E.B. Crispino; P.I. Chiquetto-Machado; P.A.B.A. Neves; P.W. Engelking & G.C. Ribeiro 2022a. The oldest Euphasmatodea (Insecta, Phasmatodea): modern morphology in an Early Cretaceous stick insect fossil from the Crato Formation of Brazil. **Papers in Palaeontology** e1437: 1-17.

Ghirotto V.M.; E.B. Crispino; P.W. Engelking; P.A.B.A Neves; J. Góis & P.I. Chiquetto-Machado 2022b. **Arumatia**, a new genus of Diapheromerinae stick insects (Inecta, Phasmatodea) from Brazil, with the description of five new species and a reassessment of species misplaced in Australian genera. **European Journal of Taxonomy** 827: 1-85.

Goldberg, J.; J. Bresseel; J. Constant *et al.* 2015. Extreme convergence in egg-laying strategy across insect orders. **Scientific Reports** 5: 7825.

Günther, K. 1953. Über die taxonomische Gliederung und die geographische Verbreitung der Insektenordnung der Phasmatodea. **Beitrage zur Entomologie** 3: 541-563.

Heleodoro, R.A. 2022. The first two cases of antisymmetry in the male genitalia of Phasmatodea reveal a new species of *Isagoras* Stål, 1875 (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Xerosomatinae) from the Brazilian Atlantic Forest. **Zoologischer Anzeiger** 296: 161-178.

Heleodoro, R.A. & J.A. Rafael 2018. Description of a new species of *Isagoras* Stål (Phasmatodea: Pseudophasmatidae: Xerosomatinae: Prexaspini) from the State of Minas Gerais, Brasil. **Zootaxa** 4378: 595-600.

Heleodoro, R.A. & J.A. Rafael 2019. Is the Phasmatodea male genitalia useful for systematics? A case study in *Creoxylus* and *Prexaspes* (Insecta: Phasmatodea) from the Brazilian Amazon Basin. **Zoologischer Anzeiger** 278: 66-79.

Heleodoro, R.A. & J.A. Rafael 2020. Review of the genus *Dinelytron* (Prisopodidae: Prisopodinae: Prisopodini), with a phylogenetic analysis of the genera of the Prisopodini, including the description of a new genus. **Zoologischer Anzeiger** 285: 37-80.

Heleodoro, R.A.; R. Andreazze & J.A. Rafael 2017a. Redescription of *Malacomorpha cancellata* (Phasmatodea: Pseudophasmatidae): a geographically misplaced neotropical species. **Zoologia** 34: e20476.

Heleodoro, R.A.; D.M.M. Mendes & J.A. Rafael 2017b. Studies on Brazilian Pseudophasmatidae (Phasmatodea) with the description of a new species of *Agrostia* Redtenbacher and new records for *Metriophasma* Uvarov and *Parastratocles* Redtenbacher. **Revista Brasileira de Entomologia** 61: 170-177.

Helm, C.; S. Treulieb; K. Werler *et al.* 2011. The male genitalia of *Oxyartes lamellatus* – phasmatodeans do have complex phallic organs (Insecta: Phasmatodea). **Zoologischer Anzeiger** 250: 223-245.

Hennemann, F.H.; O.V. Conle & D.E. Perez-Gelabert 2016. Studies on neotropical Phasmatodea XVI: Revision of Haplopodini Günther, 1953 (rev. stat.), with notes on the subfamily Cladomorphinae Bradley & Galil, 1977 and the descriptions of a new tribe, four new genera and nine new species (Phasmatodea: "Anareolatae": Phasmatidae: Cladomorphinae). **Zootaxa** 4128: 1-211.

Hennemann, F.H.; O.V. Conle; Y. Bellanger *et al.* 2018. Studies on neotropical Phasmatodea XVII: Revision of *Phantasca* Redtenbacher, 1906, with the descriptions of six new species (Phasmatodea: Diapheromeridae: Diapheromerinae). **European Journal of Taxonomy** 435: 1-62.

Kômoto, N.; K. Yukuhiro; K. Ueda & S. Tomita 2011. Exploring the molecular phylogeny of phasmids with whole mitochondrial genome sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 58: 43-52.

Lenko, K. & N. Papavero 1996. **Insetos no Folclore**. 2ª ed. São Paulo, Ed. Plêiade e Fapesp, 468 pp.

Redtenbacher, J. 1906. **Die Insektenfamilie der Phasmiden. I. Phasmidae Areolatae**. Leipzig, W. Engelmann, pp. 1-180, pls. I-VI.

Redtenbacher, J. 1908. **Die Insektenfamilie der Phasmiden. III. Phasmidae Anareolatae (Phibalosomini, Acrophyllini, Necrosciini)**. Leipzig, W. Engelmann, pp. 339-589, pls. XVI-XXVII.

Robertson, J.A; S. Bradler & M.F. Whiting 2018. Evolution of oviposition techniques in stick and leaf insects (Phasmatodea). **Frontiers in Ecology and Evolution** 6: 216.

Shang, L.; O. Béthoux & D. Ren 2011. New stem-Phasmatodea from the Middle Jurassic of China. **European Journal of Entomology** 108: 677-685.

Simon, S.; H. Letsch; S. Bank *et al*. 2019. Old World and New World Phasmatodea: phylogenomics resolve the evolutionary history of stick and leaf insects. **Frontiers in Ecology and Evolution** 7: 345.

Whiting, M.F.; S. Bradler & T. Maxwell 2003. Loss and recovery of wings in stick insects. **Nature** 421: 264-267.

Yang, H.; X. Yin; X. Lin *et al*. 2019. Cretaceous winged stick insects clarify the early evolution of Phasmatodea. **Proceedings of the Royal Society B** 286: 1-10.

Zhao, L. 2017. **The Discovery of the World's Longest Insect: Crawling "Tree Branches"**. <https://artsandculture.google.com/exhibit/the-discovery-of-the-worlds-longest-insect-crawling-tree-branches-%C2%A0/bwIi5A_WKoT6Jg> Acesso: 01/setembro/2020.

Zompro, O. 1998. Neue Phasmiden aus Venezuela und Ecuador (Phasmatodea). **Entomologische Zeitschrift** 108: 456-459.

Zompro, O. 2001. Redescription and new synonymies of *Heteronemia* Gray, 1835 (Insecta: Phasmatodea) transferred to the suborder Areolatae. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 36: 221-225.

Zompro, O. 2004. Revision of the genera of the Areolatae, including the status of *Timema* and *Agathemera* (Insecta: Phasmatodea). **Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg** (NF) 37: 1-327.

Zompro, O. 2012. Phasmatodea, pp. 289-295. *In*: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. de Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino (eds). **Insetos do Brasil. Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto, Holos Editora, 796 pp.

Zompro, O. & J. Adis 2001. A new species of Phasmatodea of the genus *Echetlus* Stål. **Revista de Agricultura, Piracicaba** 76: 291-297.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 22

MANTODEA LATREILLE, 1802

Chaeteessa sp.

Metaphotina austri

Microphotina vitripennis

Pizaia seabrai

Antonio A. Agudelo Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Facultad de Ciencias y Educación, Bogotá, Colombia. https://orcid.org/0000-0001-6272-2146

Marcus V. Scherrer IFES, Campus Vitória, Vitória, ES. https://orcid.org/0000-0002-4202-4540

César A. Favacho MPEG, Belém, PA. https://orcid.org/0000-0003-2581-7183

Etimologia. Do grego *mantis* = profeta. Refere-se à antiga crença de que esses insetos possuem poderes proféticos e conseguem adivinhar situações.

Diagnose. Insetos hemimetábolos, predadores, terrestres. Corpo geralmente alongado a muito alongado e estreito (baciliforme), variando de 8 a 170 mm de comprimento (até 140 mm de comprimento em alguns espécimes da região Neotropical) (Figs 22.1–6). Cabeça muito móvel. Antenas multiarticuladas, geralmente filiformes. Pós-clípeo bem definido. Aparelho bucal com mandíbulas fortes. Protórax geralmente alongado. Pernas anteriores raptoriais com coxas longas e fêmures e tíbias com espinhos alinhados nas margens póstero-ventral e ântero-ventral; fêmures anteriores com área de cerdas (escova) na parte anterior distal. Tarsos pentâmeros (espécies neotropicais). Asa anterior, denominada tégmina, mais esclerosada e mais estreita que a asa posterior, membranosa. Asas reduzidas ou ausentes em algumas fêmeas. Metatórax com órgão auditivo ventral na maioria das espécies. Cerco multiarticulado. Genitália masculina assimétrica, genitália feminina com ovipositor internalizado. Ovos em ooteca geralmente fixada sobre um substrato.

Introdução. Os mantódeos são conhecidos popularmente como louva-a-deus (ou louva-deus). O hábito, na maioria das espécies, de deixar as pernas anteriores retraídas como em posição de louvor, fez com que recebessem nomes comuns em referência à sua postura. Dependendo da região, estes insetos podem receber outros nomes como põe-mesa (ou ponhamesa), bendito, cavalinho de nosso senhor, pai-de-cobra ou rezadeira (Lenko & Papavero 1996).

Não são raros, mas, face a baixa densidade populacional e grande capacidade de camuflagem, não são vistos com frequência pelo observador comum.

São predadores encontrados em quase todo o mundo, mas a maioria ocorre nas regiões tropicais. No mundo foram descritas 2.494 espécies/subespécies (Wieland & Svenson 2018) e no Brasil, 259 espécies (Agudelo 2022). Estima-se que o número de espécies registradas para o Brasil pode dobrar nas próximas décadas.

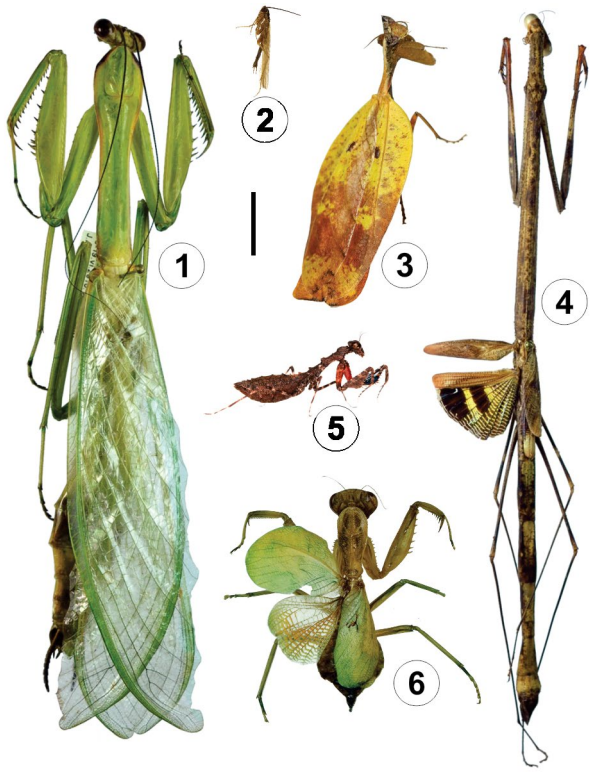
Os machos geralmente são menores e menos robustos do que as fêmeas, em alguns casos menos da metade de seu comprimento. Em *Photiomantis* Piza, *Cardioptera* Burmeister e diversos outros Photinaidae, é comum as fêmeas serem menores que os machos. A maioria das espécies possui cabeça com acentuada mobilidade, o que os tornam alguns dos únicos insetos hipognatos capazes de olhar para trás em posição prognata. Apresentam variedade de formas, que incluem adaptações para vários tipos de camuflagem e mimetismo. Podem se assemelhar a folhas vivas, mortas ou até gemas foliares. Espécies que vivem em troncos costumam possuir coloração semelhante a fungos liquenizados. Algumas formas baciliformes se camuflam como galhos e podem ser confundidas com bichos-pau (Phasmatodea) pelo observador pouco experiente. Ninfas de várias espécies mimetizam formigas ou vespas.

Como citar: Agudelo, A.A.; Scherrer, M.V.; Favacho, C.A. 2024. Cap. 22, Mantodea Latreille, 1802, pp. 315-328. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c22

Em florestas tropicais, os louva-a-deus estão distribuídos por todos os estratos, do folhiço à copa das árvores. O comportamento no grupo é complexo, parecendo haver grande capacidade de memorização e de aprendizagem. O comportamento de corte difere entre algumas espécies tropicais.

Os registros fósseis indicam a presença da ordem no Cretáceo, como acontece com os cupins (Grimaldi 1997). A Formação Crato, na Bacia do Araripe, no nordeste brasileiro, é uma importante fonte de espécimes desse período (Grimaldi 2003). Estima-se que a origem do grupo tenha ocorrido no final do Carbonífero, mas com diversificação da fauna atual apenas na transição do Triássico para o Jurássico (Béthoux & Wieland 2009; Legendre *et al.* 2015).

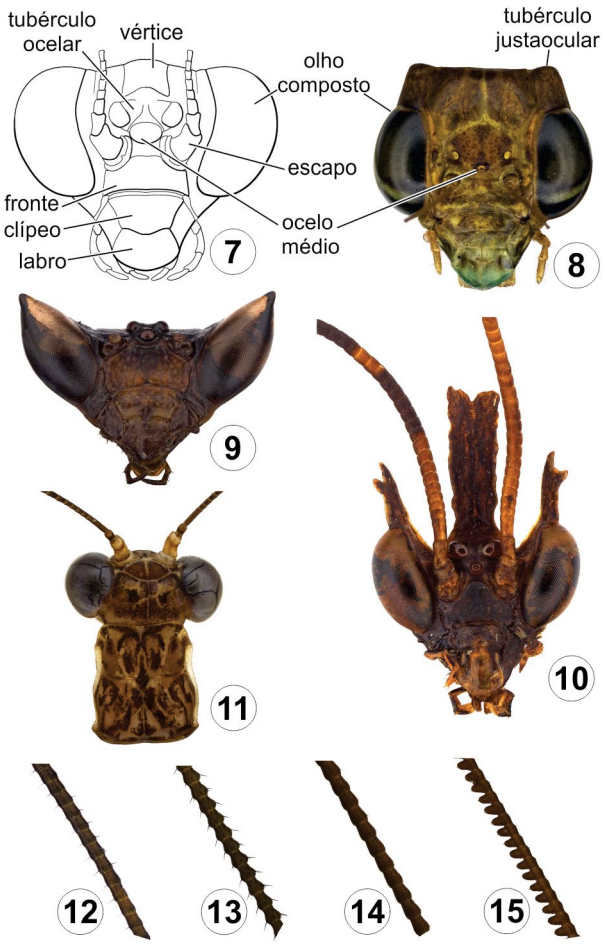
Dentre as publicações disponíveis mais relevantes para introdução ao estudo dos Mantodea se destacam algumas listas: de referências bibliográficas sobre a ordem (Ehrmann 2005), de espécies mundiais (Otte & Spearmann 2005), cuja versão atualizada pode ser consultada no *site* mantodea.speciesfile.org (Otte *et al.* 2022), e de espécies neotropicais, com informações sobre a distribuição no Brasil (Agudelo *et al.* 2007); revisões históricas: da taxonomia dos louva-a-deus neotropicais (Rivera 2010) e da classificação de Mantodea (Roy 2014); e um manual de morfologia, nomenclatura e práticas para o estudo dos louva-a-deus (Brannoch *et al.* 2017). Uma proposta de classificação foi fornecida com base na revisão de várias fontes de dados (Schwarz & Roy 2019).



Figuras 22.1–6. Comprimentos de alguns louva-a-deus brasileiros: **1**, *Macromantis hyalina* De Geer (macho do Amazonas) de 95 mm; **2**, *Mantoida luteola* Westwood (macho do Maranhão) de 8,5 mm; **3**, *Metilia brunneri* (Saussure) (macho do Pará) de 43 mm; **4**, *Angela guianensis* Rehn (fêmea do Amazonas) de 105 mm; **5**, *Pseudomiopteryx spinifrons* Saussure (fêmea do Pará); **6**, *Photiomantis planicephala* (Rehn) (fêmea do Rio Grande do Norte) de 33 mm. Escala 10 mm. Fotos: 1–4 e 6, A. Agudelo; 5, C. Favacho.

Na internet, além do catálogo virtual *mantodea species file online* (Otte *et al.* 2022), é possível encontrar informações acuradas em sítios mantidos por instituições ou especialistas. O Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (fauna.jbrj.gov.br) fornece a lista atualizada das espécies registradas no Brasil (Agudelo 2022). O sítio www.mantodearesearch.com fornece informações gerais e literatura.

Morfologia (adultos). Cabeça normalmente subtriangular em vista frontal (Fig. 22.7), mais raramente pentagonal (Fig. 22.8). Vértice geralmente mais alto que os olhos, geralmente com pequena elevação arredondada próxima aos olhos, denominada de tubérculo justaocular (Fig. 22.8). Olhos compostos grandes, bem desenvolvidos, com frequência globosos (Figs 22.7, 11), mais raramente cônicos ou com processo cônico apical (Fig. 22.9). Tubérculo ocelar com três ocelos, geralmente mais desenvolvidos nos machos (Fig. 22.7). Há grupos com diferentes projeções cefálicas, restritas ao tubérculo ocelar ou espalhadas por toda a cabeça (Fig. 22.10). Antenas longas (Figs 22.12–15), geralmente filiformes (Fig. 22.12), às vezes serrilhadas (Fig. 22.15). Abaixo

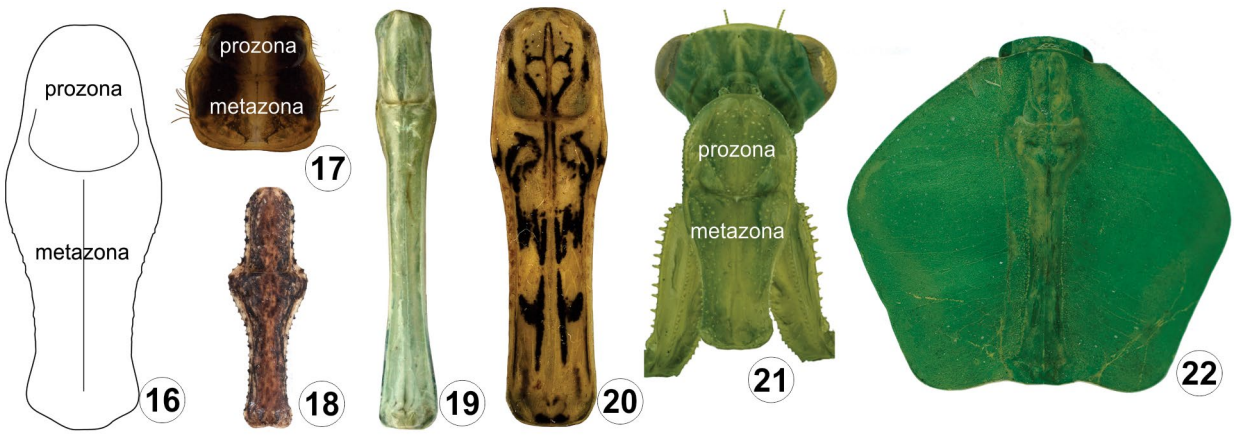


Figuras 22.7–15. Partes e formas de cabeças em louva-a-deus brasileiros, machos. **7**, *Raptrix perspicua* (Fabricius), cabeça, vf; **8**, *Orthoderella major* (Piza) (São Paulo), cabeça, vf; **9**, *Metacanthops amazonica* (Beier) (Amazonas), cabeça, vf; **10**, *Sthenophylla cornigera* Westwood (São Paulo) cabeça, vf; **11**, *Chaetessa valida* (Perty) (Amazonas), cabeça e pronoto, vd; **12–15**, antenas de machos; **12**, tipo filiforme de *Photina pilosella* (Giglio-Tos); **13**, *Hicetia breviceps* (Stål); **14**, *Photina brevis* Rehn; **15**, tipo serrilhada de *Cardioptera brachyptera* Burmeister. Fotos: A. Agudelo.

do alvéolo antenal está o escudo frontal ou fronte inferior, às vezes usado para identificação de gêneros. Tórax com protórax alongado na maioria das espécies. Pronoto (Figs 22.16–22) com uma carena longitudinal mediana e dividido em duas áreas: prozona, mais próxima da cabeça e metazona; separadas por uma fina depressão transversal denominada fissura ou sulco supracoxal (Fig. 22.16). Porção anterior da metazona larga, denominada dilatação supracoxal. Porção terminal da metazona, em posição mediana, com uma elevação denominada de tubérculo terminal. Disco do pronoto geralmente liso, às vezes coberto de projeções variadas quanto à forma, número e posição. Pronoto às vezes com bordas laterais expandidas, ocasionalmente com formas romboides ou pentagonais (Fig. 22.22). Perna anterior raptorial (Figs 22.23–27). Coxa sem ou com espinhos, neste último caso geralmente na borda dorsal (Fig. 22.27) e, às vezes, na ventral. Fêmur geralmente triangular, com três fileiras de espinhos: póstero-ventral, ântero-ventral e intermediária, esta última composta pelos espinhos discoidais (Fig. 22.23). Face anterior do fêmur com um conjunto de cerdas distal denominado escova, utilizado para limpar a cabeça, e, na metade basal, uma depressão chamada canaleta da garra (Fig. 22.25). Tíbia com duas fileiras de espinhos, póstero-ventral e ântero-ventral, além da garra tibial no ápice. Perna média e posterior ambulatoriais, em algumas espécies com lobos no fêmur e na tíbia ou somente no fêmur. Asa anterior (mesotorácica) (Figs 22.28–30) denominada tégmina, geralmente mais espessa que a posterior ou (metatorácica), que é de tipo membranosa. Ambas podem variar de hialinas a intensamente coloridas. Ocasionalmente as tégminas podem ter forma e aparência de folhas secas. Muitas espécies com fêmeas braquípteras, ápteras ou somente com as tégminas presentes; machos adultos neotropicais sempre com asas desenvolvidas. Tégmina com pterostigma próximo à base, de forma aproximadamente elíptica. Abdômen cilíndrico, normalmente liso, às vezes com expansões; termina com uma placa supra-anal, triangular ou linguiforme (Fig. 22.31) abaixo da qual estão dois cercos multiarticulados que podem ser cilíndricos ou laminares (Figs 22.31–33).

Imaturos. A fecundação dos ovos é interna, mas o desenvolvimento embrionário é caracteristicamente ovíparo. Existem registros de espécies partenogenéticas, algumas brasileiras (Hathaway 1943; Travassos Filho & Heitzmann 1960). Os ovos são colocados em estruturas complexas, as ootecas, de forma típica para cada família (Figs 22.34–41). Fêmeas de espécies de grande porte elaboram ootecas com até mais de uma centena de ovos. O número de ootecas ovipositadas depende da alimentação e das condições ambientais favoráveis. É comum encontrar ootecas com ovos não fertilizados. Em ootecas deixadas em substratos elevados, as pré-ninfas ficam penduradas por um par de fios cercais onde fazem a primeira muda para a ninfa verdadeira, logo após a emergência. Os imaturos são semelhantes aos adultos, exceto pela ausência de asas e aparelho reprodutor não desenvolvido (Figs 22.42–45). O dimorfismo sexual não é facilmente perceptível nos estados imaturos. A coloração das ninfas pode ser diferente daquela que é finalmente fixada no adulto (Fig. 22.44). As ninfas podem permanecer perto da ooteca várias horas ou dias e depois se dispersar para começar sua vida solitária habitual (Fig. 22.45). Tornam-se caçadores poucos dias depois do nascimento. O número de ínstares para atingir a idade adulta varia, geralmente, entre cinco e nove. As ninfas podem ter número menor de espinhos, tanto nos fêmures quanto nas tíbias das pernas raptoriais. Além do tamanho, geralmente o número de antenômeros e cercômeros aumenta em cada muda.

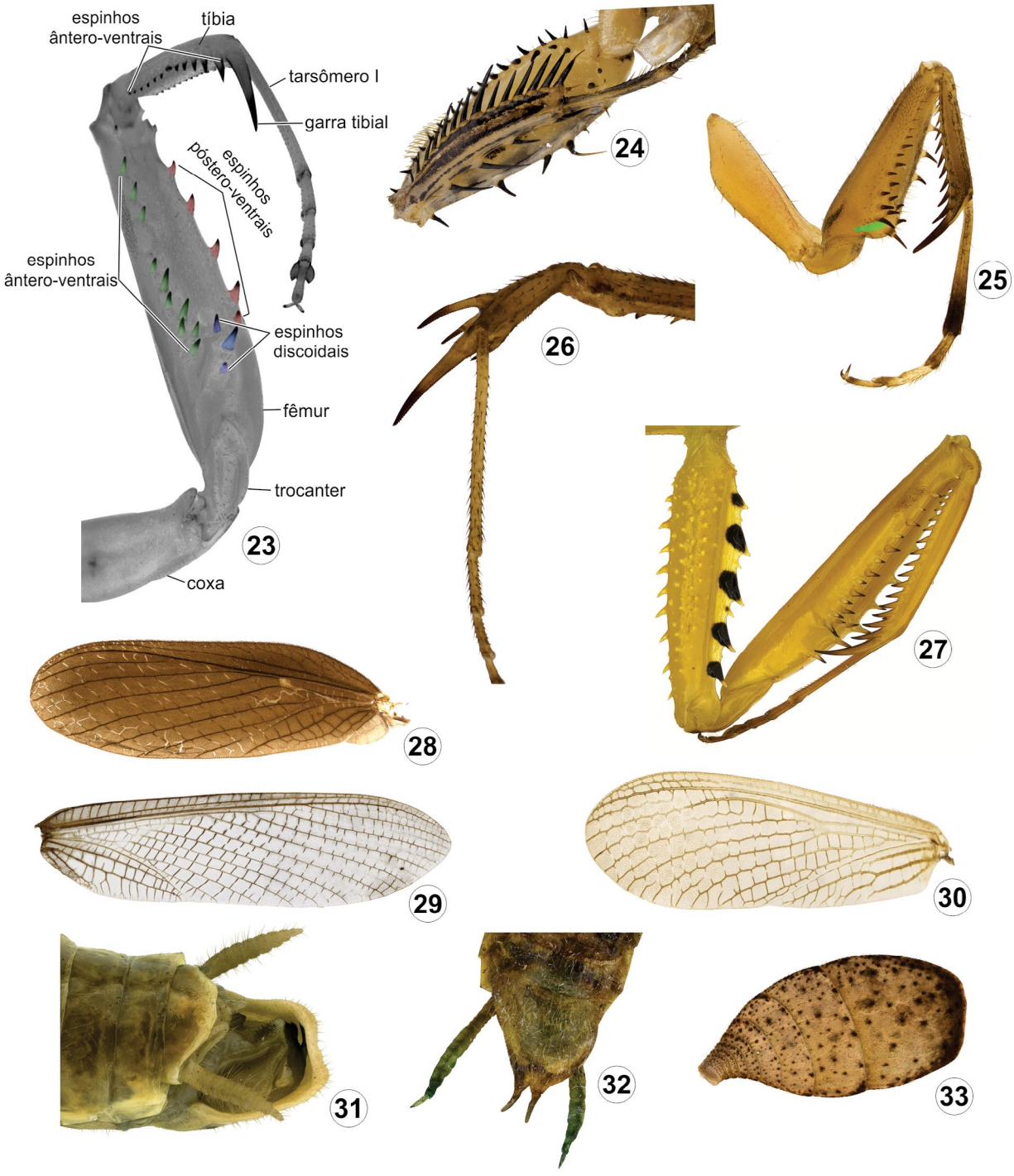
Biologia. Os mantódeos são predadores generalistas e solitários. Sua alimentação constitui-se quase exclusivamente de presas vivas capturadas com as pernas anteriores e devoradas imediatamente (Fig. 22.42). Alimentam-se predominantemente de insetos, mas algumas espécies de grande porte às vezes incluem pequenos vertebrados em sua dieta (Jehle *et al.* 1996; Rocha *et al.* 2012; Nyffeler *et al.* 2017). Existem alguns registros de espécimes alimentando-se de pólen ou glândulas nectaríferas (Fig. 22.43). São predados principalmente por outros louva-a-deus, aranhas, répteis, aves e morcegos. Alguns ortópteros, coleópteros, aves e mamíferos podem se alimentar das ootecas. As ootecas, ninfas ou adultos podem sofrer ataques de parasitoides como nematomorfos, himenópteros calcidoideos e esfecídeos, dípteros



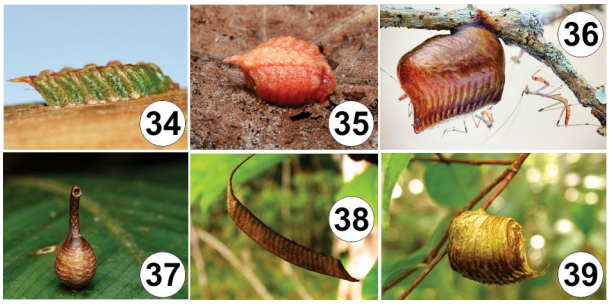
Figuras 22.16–22. Pronotos de alguns louva-a-deus brasileiros, vd. **16**, *Metilia* sp. (fêmea do Amazonas); **17,** *Mantoida luteola* Westwood (macho do Pará); **18,** *Chloromiopteryx mirim* (Terra) (fêmea do São Paulo); **19,** *Hicetia breviceps* (Stål) (macho do Paraná); **20,** *Paraphotina occidentalis* Lombardo (macho do Amazonas); **21,** *Photiomantis planicephala* (Rehn) (fêmea do Rio Grande do Norte); **22,** *Choeradodis rhomboidea* (Stoll) (fêmea do Amazonas). Fotografias: A. Agudelo.

taquinídeos e sarcofagídeos. Ninfas e adultos também podem ser parasitados por ácaros e estresípteros.

Os Mantodea não são insetos estritamente estridulatores. No entanto, existem relatos de algumas espécies que podem estridular como mecanismo de defesa. Os mecanismos de produção desses sons são variados, embora as asas estejam envolvidas na maioria dos casos. No entanto, o fenômeno não possui a complexidade encontrada em Orthoptera. A estridulação dos mantódeos neotropicais tem sido pouco estudada e existem poucos registros em comparação com os registros para o "velho mundo". Robinson (1969) relata a produção de ruído por indivíduos de *Choeradodis* Audinet-Serville, quando esfregavam a



Figuras 22.23–33. Estruturas em louva-a-deus brasileiros. **23–27,** perna anterior esquerda **23,** *Acontista* sp. (macho do Amazonas); **24,** *Chaeteessa valida* (Perty) (fêmea do Amazonas); **25,** *Mantoida luteola* Westwood (macho do Pará), realce no fêmur do sulco da garra tibial; **26,** tíbia com espinhos dorsais de *Thesprotia* sp.; **27,** *Cardioptera nigridens* Werner (macho do Amazonas); **28,** asa direita de *Thrinaconyx* sp. (macho do Amazonas); **29,** asa direita de *Orthoderella major* (Piza) (macho do São Paulo); **30,** asa esquerda de *Mantoida luteola* Westwood (macho do Pará); **31,** parte distal do abdômen em vista dorsal de *Acontista* sp. (macho do Amazonas); **32,** placa subgenital, cercos e estilos em vista ventral de *Photina pilosella* (Giglio-Tos) (macho do Roraima); **33,** cerco de *Angela guiannesis* Rehn (macho do Roraima). Fotos: A. Agudelo.



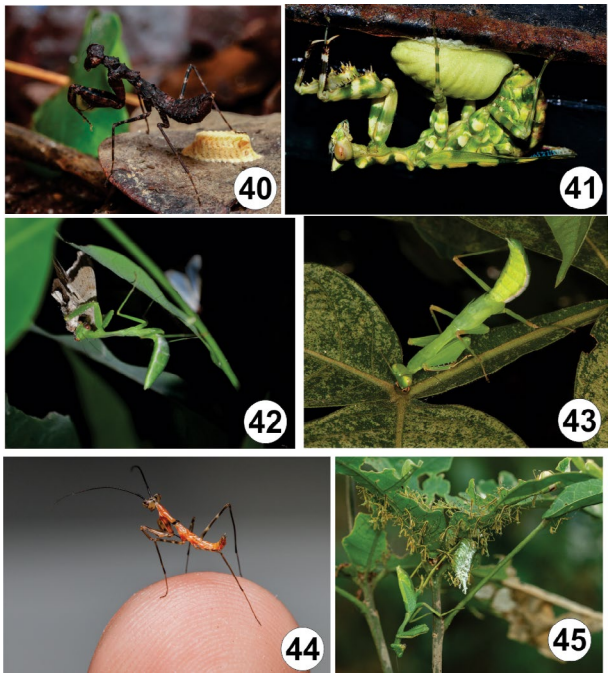
Figuras 22.34–39. Ootecas de louva-a-deus brasileiros: **34,** Chaeteessidae; **35,** Thespidae; **36,** Photinaidae; **37,** Liturgusidae; **38,** Acanthopidae; **39,** Mantidae (Vatinae). Fotos: 34, 38 e 39, A. Agudelo; 35, 36 e 37, C. Favacho.

parte dorsal do fêmur anterior com a borda anterior da dilatação do pronoto. O mesmo autor assume a capacidade de estridulação em *Angela guianensis* Rehn, baseado em uma análise detalhada das tégminas. É possível que fêmeas de *Angela* Audinet-Serville, possam estridular. As experiências em campo ainda não foram conclusivas, embora a estridulação tenha sido percebida no momento da captura manual de uma fêmea de *A. purpurascens* (Olivier) na Amazônia, mas sem outros eventos sob estímulos laboratoriais (Agudelo, A., observação pessoal).

Os louva-a-deus têm visão tridimensional ou binocular (Maldonado *et al*. 1970; Kral 1999), o que permite aferir o espaço e a distância das presas. Sua atenção é despertada pelo movimento. Presas muito pequenas geralmente são rejeitadas. Aparentemente há capacidade de memória para evitar presas com características desagradáveis após experiência de alimentação mal-sucedida. Discute-se se o louva-a-deus começa a devorar sua presa pela cabeça. As evidências que apoiam essa hipótese sugerem que o dispêndio de energia envolvido no ato de predação seja menor, visto que a presa decapitada se debate por menos tempo.

Uma grande parte dos mantódeos desenvolveu a capacidade de evitar o ataque dos morcegos em voo, graças ao fato de poderem perceber as frequências de ultrassom emitido pelos morcegos no exercício da ecolocalização das presas. A presença de um órgão sensível ao ultrassom em Mantodea foi descoberta por Yager & Hoy (1986) depois de estudar a região metatorácica desses animais. A audição nos Mantodea com essa capacidade é mais sensível ao ultrassom na frequência entre 25 e 50 kHz; algumas espécies podem ser sensíveis até 10 kHz. Uma característica desse sistema auditivo é a velocidade de transmissão do órgão auditivo até o cérebro, entre 8 e 10 ms. Essa supercondutividade é ideal para reações imediatas. Outra estrutura que os louva-a-deus parecem usar para detectar morcegos em voo são os cercos. Estes parecem ter uma função mecânica na percepção do fluxo de ar gerado pelos morcegos em busca de presas (Triblehorn & Yager 2006).

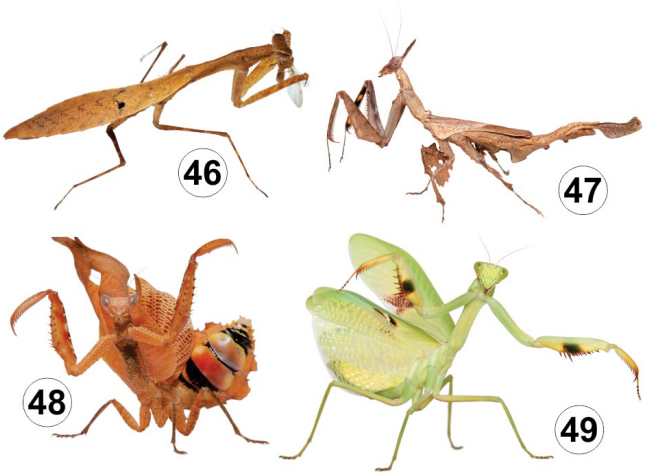
Os louva-a-deus são, em sua maioria, predadores passivos. Utilizam a estratégia de esperar camuflados até a aproximação das presas, também conhecida como técnica da emboscada. As famílias Chaeteessidae, Mantoididae e Liturgusidae são compostas de espécimes que caçam ativamente correndo pelos troncos e galhos da vegetação. As demais famílias normalmente esperam pacientemente até as presas se aproximarem para então efetuar o bote. Watanabe & Yano (2013) realizaram um experimento que mostrou que mesmo louva-a-deus passivos também perseguem as presas, porém eles utilizam o momento em que o vento balança as folhas para se moverem balançando no mesmo ritmo. Quando não há vento, eles permanecem imóveis. Grande parte dos gêneros são generalistas, porém Chaeteessidae e Mantoididae aparentemente possuem uma preferência maior por formigas.



Figuras 22.40–45. Oviposição e imaturos. **40,** *Pseudomiopteryx spinifrons* com ooteca (fêmea do Pará); **41,** *Callibia diana* ovipositando (fêmea do Amazonas). **42,** *Photina pilosella* predando mariposa (ninfa do Amazonas); **43,** *Photina pilosella* alimentando-se em nectário (subadulto do Amazonas); **44,** *Photina* sp., mimetizando reduviídeo (Hemiptera) (ninfa do Pará); **45,** *Cardioptera brachyptera*, cuidado parental (fêmea e ninfas do Pará); Fotos: 40, 44, 45, C. Favacho; 41 e 43, V. Gama; 42, A. Agudelo.

Há uma crença popular generalizada de que a fêmea de louva-a-deus devora o macho durante ou após o acasalamento, comportamento conhecido como canibalismo sexual ou androfagia (Prete & Wolfe 1992). No entanto, há indícios de que esse comportamento não é frequente em ambiente natural tropical. O fenômeno é bem documentado para espécimes em cativeiro, como observado nos trabalhos de Hathaway (1946), com *Stagmatoptera precaria* Linné, de Salazar (2008), com *Stagmatoptera septentrionalis* Saussure & Zehntner, e vários outros. Contudo, é possível que em muitos desses casos o confinamento tenha sido principal desencadeador desse comportamento, como sugerido por Fletchmann & Rodrigues (1994) para *Thesprotia macilenta* Saussure e *Orthoderella major* (Piza) (*Tithrone major*) e Terra (1992) para *Cardioptera brachyptera* Burmeister.

As fêmeas elaboram ootecas que geralmente são abandonadas após a oviposição (Figs 22.40, 41). Em algumas espécies, todavia, a fêmea permanece ao lado da ooteca, ou sobre ela, durante o período de incubação e por mais alguns dias depois do nascimento das ninfas, que também permanecem nas proximidades (Fig. 22.45). Esse comportamento de cuidado parental parece proteger a ooteca do ataque de micro-himenópteros parasitoides, que talvez sejam os maiores inimigos naturais no período de desenvolvimento embrionários (Terra 1992). A deposição de



Figuras 22.46–49. Comportamentos em louva-a-deus brasileiros, fêmeas do Pará: **46,** *Leptomiopteryx* sp.; **47,** *Stenophylla* sp.; **48,** display de defesa em *Acanthops* sp.; **49,** display de defesa em *Stagmatoptera biocellata* Saussure; Fotografias: C. Favacho.

ootecas ocorre geralmente sobre a vegetação, porém ao menos algumas espécies de Thespidae e Angelidae possuem preferência por depositá-las em locais de menor exposição, como orifícios ou folhas enroladas (vivas ou mortas) (Fig. 22.40). Mantoididae deposita ootecas no interior de buracos feitos pela emergência de coleópteros ou sob cascas de árvores (Wieland & Schütte 2011; César Favacho, observação pessoal). Dependendo da espécie, a quantidade de ovos por ooteca produzida varia de cerca de uma dezena até mais de uma centena.

Muitas ninfas recém-emergidas possuem algum grau de mimetismo com formigas, especialmente as espécies de Acontistidae. Ninfas de algumas espécies de *Photina* Burmeister, por outro lado, possuem grande semelhança com percevejos predadores da família Reduviidae (Fig 22.44).

A camuflagem é um dos principais recursos de proteção dos louva-a-deus contra os predadores. Em geral, são castanhos ou verdes e, assim, confundem-se de uma ou de outra maneira com a vegetação (Figs 22.46–49). Algumas espécies possuem expansões ou projeções corpóreas que parecem lhes conferir silhueta pouco usual para um inseto e, assim, confundir potenciais predadores (Figs 22.47, 48). Também possuem formas de defesa ativa, que incluem os comportamentos de correr, saltar ou voar. Espécies maiores exibem posturas de intimidação que é capaz de afugentar até grandes predadores (Maldonado *et al.* 1970; Crane 1952). O *display* deimático (Figs 22.48, 49) consiste em abrir rapidamente as tégminas e as asas e expandir lateralmente as pernas anteriores. Algumas espécies têm manchas coloridas nas pernas, na parte ventral do pronoto e nas asas que parecem olhos de um animal maior, característica que aumenta o efeito deimático. Podem usar as pernas anteriores para golpear vigorosamente animais hostis ou as presas rejeitadas. A tanatose também é uma tática comum em Mantodea, especialmente em algumas espécies de Acanthopidae, eficiente quando caem em meio à vegetação rasteira.

Classificação. A subdivisão taxonômica de Mantodea é ainda objeto de estudos. As classificações clássicas de Chopard (1949); Beier (1964, 1968) e Roy (1999) estão sendo modificadas a luz dos novos estudos filogenéticos. A classificação de famílias, especialmente aquelas de ocorrência Neotropical, tem passado por alterações frequentes nos últimos anos e um arranjo consensual parece ainda não ter sido alcançado. Assim, o sistema taxonômico adotado neste capítulo segue a proposta de Schwarz & Roy (2019) para os grupos não-neotropicais e uma síntese das propostas de Agudelo (2015) e Rivera & Svenson (2016, 2020) para os neotropicais. Pontos dissonantes entre essas propostas são abordados no tópico "Relações filogenéticas" a seguir. Trinta e uma famílias são reconhecidas aqui para a ordem, 12 das quais ocorrem no Brasil.

Chaeteessoidea
Chaeteessidae (6)

Mantoidoidea
Mantoididae (8)

Metallyticoidea
Metallyticidae

Thespoidea
Thespidae (81)

Acanthopoidea
Angelidae (8)
Coptopterygidae (18)
Liturgusidae (16)
Photinaidae (31)
Acanthopidae (18)
Acontistidae (16)
Stenophyllidae (2)

Chroicopteroidea
Chroicopteridae

Nanomantoidea
Leptomantellidae
Amorphoscelidae
Nanomantidae

Gonypetoidea
Gonypetidae

Epaphroditoidea
Majangidae
Epaphroditidae

Haanioidea
Haaniidae

Eremiaphiloidea
Rivetinidae
Amelidae
Eremiaphilidae
Toxoderidae

Hoplocoryphoidea
Hoplocoryphidae

Miomantoidea
Miomantidae

Galinthiadoidea
Galinthiadidae

Hymenopoidea
Empusidae
Hymenopodidae

Mantoidea
Dactylopterygidae
Deroplatyidae
Mantidae (55)

Relações filogenéticas. As relações filogenéticas internas de Mantodea ainda não estão bem esclarecidas. Os trabalhos de Svenson & Whiting (2004, 2009) e Legendre *et al.* (2015), com dados moleculares, revelaram que muitas famílias e subfamílias das classificações tradicionais não correspondem a grupos monofiléticos. Seus resultados indicaram que muitos agrupamentos foram definidos com base em homoplasias decorrentes de evolução convergente. Linhagens distintas de Mantodea ocuparam

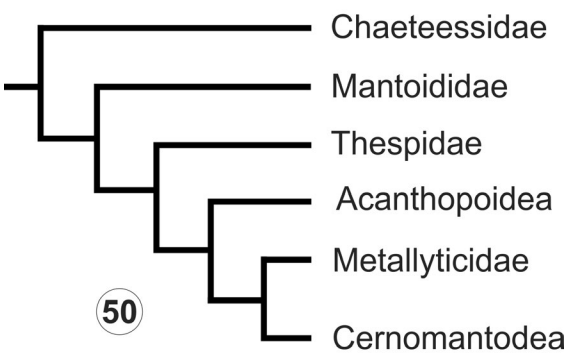


Figura 22.50. Cladograma simplificado apresentando uma hipótese filogenética baseada nos resultados de Svenson & Whiting (2009) e Agudelo (2015).

nichos semelhantes em diferentes regiões do planeta e, assim, desenvolveram características ecomórficas equivalentes, mas com origens independentes (Svenson & Whiting 2009). Wieland (2013) conduziu análise cladística baseada em extensa codificação da morfologia externa e encontrou resultados que corroboram essa hipótese. Desde então, todo arranjo supragenérico da ordem passa por exame filogenético minucioso e as hipóteses de relações evolutivas entre algumas famílias e superfamílias ainda parecem pouco estáveis (Fig. 22.50).

Integrantes de Chaeteessidae e Mantoididae têm sido consistentemente recuperados como basais, confirmando estudos anteriores que já indicavam condições plesiomórficas da morfologia dessas famílias (Klass 1997; Roy 1999). Uma outra linhagem neotropical de origem basal, formado por louva-a-deus bastante heteromórficos, teve suas relações filogenéticas estudadas por Agudelo (2015) e Rivera & Svenson (2016). Estes últimos formalizaram ampla reforma taxonômica das famílias envolvidas, organizando-as como Acanthopidae, Acontistidae, Angelidae, Coptopterygidae, Liturgusidae, Photinaidae, Stenophyllidae e Thespidae. Rivera & Svenson (2016) nomearam todo o grupo de Acanthopoidea. Schwartz & Roy (2019), no entanto, desconsideram o agrupamento e, em concordância com as análises de Agudelo (2015), separaram os Thespidae em uma superfamília própria, Thespoidea.

O posicionamento dos Metallyticidae, de ocorrência asiática, ainda é controverso. Já foram propostas topologias contendo diversas variações de arranjos entre eles e os Chaeteessidae, Mantoididae e os demais Mantodea (Klass 1997; Grimaldi 2003; Yager & Svenson 2008; Svenson & Whiting 2009; Wieland 2013).

Cernomantodea compreende todos os demais Mantodea. O grupo deriva de uma diversificação mais recente que ocorreu no Velho Mundo com dispersões posteriores para outras regiões, incluindo o surgimento de linhagens no continente americano (Svenson & Whiting 2009; Svenson & Rodrigues 2017). Representam a maior diversidade da ordem, incluindo as famílias Amorphoscelidae, Empusidae, Epaphroditidae, Eremiaphilidae, Galinthiadidae, Hymenopodidae, Mantidae e Toxoderidae. No entanto, resultados de análises filogenéticas nas quais representantes dos gêneros vatíneos foram incluídos (Svenson & Withing 2004; Yager & Svenson 2008; Svenson & Withing 2009; Agudelo 2015) demostraram seu consistente posicionamento dentro de uma linhagem independente e exclusivamente neotropical. A posição de *Choeradodis* dentro de Mantoidea ainda não é clara, mas é provável que seja parte de uma linhagem originada no velho mundo com dispersão americana. Estudos específicos sobre as relações evolutivas entre os táxons da superfamília Mantoidea são esperados em um horizonte próximo e deverão auxiliar na reorganização taxonômica do grupo.

Os últimos anos foram acompanhados de crescente proliferação de estudos envolvendo sequenciamento de genomas mitocondriais de mantódeos (Wang *et al.* 2014; Tian *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2018a). Estudos filogenéticos com base nessas sequências são um campo promissor para o avanço da compreensão das relações filogenéticas internas de Mantodea (Ye *et al.* 2016; Zhang & Ye 2017; Zhang *et al.* 2018b).

Importância. Praticamente sem importância econômica. Por serem predadores generalistas e possuírem densidade populacional relativamente baixa, exercem papel apenas coadjuvante no elenco de predadores que compõem os sistemas naturais de regulação de pragas. No entanto, há carência de estudos pormenorizados que avaliem o potencial de predação dos louva-a-deus em ambientes de interesse econômico.

Coleta e fixação. O método mais eficiente de coletar ninfas e adultos é o guarda-chuva entomológico (ou pano de bater). A catação direta é o método mais adequado para a obtenção de alguns espécimes sobre troncos de árvores, por exemplo, os liturgusídeos. A rede entomológica é útil em alguns casos, sobretudo em varredura sobre vegetação baixa.

A armadilha luminosa é de grande ajuda na coleta, principalmente de machos, mas não de todas as espécies. Fêmeas adultas podem ser mantidas no campo engaioladas para atrair machos, permitindo estudar o comportamento sexual.

A conservação dos adultos faz-se tanto a seco quanto em álcool 70–99%. Dependendo do interesse, pode se conservar os espécimes inteiros ou uma parte (por exemplo, uma coxa das pernas ambulatoriais) para extração de tecidos para utilização em análises moleculares. No álcool, os espécimes de coloração verde perdem a cor. Para a conservação a seco, a inserção do alfinete deve ser entre as bases das tégminas. Convém tomar o cuidado de não deixar as tíbias e fêmures anteriores justapostos, pois o exame dos espinhos é importante para as identificações taxonômicas. É conveniente também distender tégminas e asas quando seja possível, pelo menos de algum dos lados. As ninfas são mais bem preservadas em álcool 70%. As exúvias devem ser guardadas individualmente em envelopes entomológicos e armazenadas em frascos de vidro ou diretamente em frascos individuais devidamente identificados. Não convém alfinetá-las ou colá-las em triângulos.

Criação. Os mantódeos são animais relativamente simples de se manter em cativeiro. Podem ser armazenados em recipientes de vidro ou plástico com a tampa e, opcionalmente, as laterais teladas. É recomendável colocar alguns gravetos ou ramos diagonais no recinto para facilitar a movimentação e permitir a escolha do local de repouso do espécime, porém o uso de material vegetal vivo pode ocasionar o aparecimento de fungos que podem prejudicar o animal. Papel absorvente pode ser utilizado como substrato pois permite uma limpeza rápida e mantém umidade por um tempo prolongado quando umedecido. O terrário precisa ser limpo sempre que se notar a presença de fungos em restos de alimento ou fezes. O recipiente precisa permitir o inseto se movimentar com facilidade e, no caso de ninfas, possuir altura de no mínimo 2x o comprimento do seu corpo para evitar problemas durante a ecdise.

A temperatura, umidade e fotoperíodo precisam ser similares às do local de origem, sendo a umidade também de grande importância para evitar problemas na troca de exoesqueleto. É aconselhável borrifar água no terrário em dias alternados, mas essa necessidade deve ser avaliada com cuidado em regiões de elevada umidade relativa no ar para evitar proliferação de

micro-organismos. Para a alimentação deve-se inserir presas vivas no recipiente, de preferência colêmbolos, drosófilas, moscas domésticas, pequenos grilos, baratas ou similares. Deve-se evitar presas que possam ter substâncias impalatáveis ou causar danos aos louva-a-deus. É aconselhável que as presas administradas não excedam o comprimento do fêmur do louva-a-deus. Convém verificar se a movimentação das presas nos criatórios não está perturbando o mantódeo. Caso o mantódeo recuse comer ou se mostre estressado, recomenda-se a retirada das presas e a realização de nova tentativa alimentar em outro momento. Se o louva-a-deus está bem alimentado, ele tende a ficar imóvel no poleiro. O volume do abdômen indica também se o exemplar está adequadamente nutrido ou não.

Mais informações sobre criação de Mantodea em cativeiro podem ser encontrados em Hathaway (1946); Robinson & Robinson (1978), Yager (1999) e Scherrer & Aguiar (2019).

Chaves para as famílias de Mantodea presentes no Brasil

Esta chave também pode ser usada para identificar as famílias de louva-a-deus presentes na região continental da América Central e do Sul.

Esta chave se aplica também às ninfas, o que deve ser feito considerando as diferenças em relação aos adultos, sobretudo quanto à estrutura das pernas raptoriais e a ausência das asas. Além das recentes revisões taxonômicas que fornecem chaves para espécies e alguns trabalhos com chaves genéricas parciais, as chaves para espécies de Giglio-Tos (1927) e as genéricas de Terra (1995) ainda podem ser usadas, considerando, todavia, que a fauna neotropical está passando por uma rigorosa revisão em todos os níveis.

1 Garra tibial desenvolvida (Figs 22.23, 25–27). Tíbias meso e metatorácicas com cerdas finas e espalhadas. Machos com ocelos bem desenvolvidos. Fêmeas com o abdômen cilíndrico ou elipsoidal (Figs 22.40, 41, 46, 48, 55–60, 63, 65). Comprimento do corpo entre 08–110 mm. Fêmeas ápteras, braquípteras ou macrópteras **2**

— Garra tibial reduzida (Fig. 22.24). Tíbias meso e metatorácicas com fileira de espinhos robustos. Machos com os ocelos reduzidos. Fêmeas com o abdômen cônico. Comprimento do corpo inferior a 20 mm. Fêmeas macrópteras .... **Chaeteessidae** (***Chaeteessa***)

2(1). Machos delgados ou robustos, quando baciliformes, geralmente superam 50 mm de comprimento. Superfície das asas dos machos com poucas cerdas espalhadas e pouco evidentes (Figs 22.29, 30). Fêmeas braquípteras ou macrópteras. Quando a prozona é aproximadamente do tamanho da metazona, o pronoto é quadrangular e a área supracoxal pouco desenvolvida (Fig. 22.17) Coloração variada **3**

— Machos delgados, geralmente não superam os 50 mm de comprimento (Figs 22.53–55). Superfície das asas dos machos com numerosas cerdas diminutas (Fig. 22.28). Fêmeas ápteras (Figs 22.5, 40, 46). Quando a prozona é aproximadamente do tamanho da metazona, o pronoto é losangular e a área supracoxal é dilatada. Coloração geralmente com tons de marrom-claro a marrom-escuro, poucas vezes verde ..... **Thespidae**

3(2). Pronoto alongado, às vezes com expansões lamelares; metazona mais comprida do que a prozona. Cabeça com o vértice estreito. Antenas geralmente mais curtas que o corpo, quando são mais compridas, o comprimento do corpo é superior a 20 mm. Comprimento entre 15–110 mm **4**

— Pronoto curto, quadrangular e sem expansões lamelares; metazona só um pouco maior que a prozona (Fig. 22.17). Cabeça com o vértice largo. Antenas mais compridas do que o corpo. Comprimento do corpo inferior a 21 mm (Figs 22.2, 52) ..... **Mantoididae**

4(3). Cercos laminares, último cercômero dilatado (Figs 22.33, 47) **5**

— Cercos cilíndricos ou comprimidos lateralmente, mas não laminares (Figs 22.31, 32). Último cercômero cônico ou lobulado **6**

5(4). Cabeça com projeções (Fig. 22.10). Fêmures e tíbias meso e metatorácicos lobulados. Cercos mais compridos do que o pronoto (Fig. 22.47) .... **Stenophyllidae (*Stenophylla*)**

— Cabeça sem projeções. Fêmures e tíbias meso e metatorácicos sem lobos. Cercos mais curtos do que o pronoto (Figs 22.4, 56) ..... **Angelidae** (***Angela***)

6(4). Fêmures protorácicos geralmente com 5–7 espinhos póstero-ventrais. Comprimento entre 18 mm e 110 mm, verdes ou de tons marrons **7**

— Fêmures protorácicos geralmente com 4 espinhos póstero-ventrais. Comprimento entre 20 mm e 90 mm. Geralmente verdes, às vezes marrons e com manchas escuras nas asas **10**

7(6). Corpo robusto ou alongado. Fêmures com 5–7 espinhos póstero-ventrais e 3–4 discoidais; se 3 espinhos discoidais nos machos, então com antenas filiformes ou serreadas (Figs 22.12,15). Fêmeas com asas metatorácicas desenvolvidas **8**

— Corpo de formas alongadas. Fêmures com 5 espinhos póstero-ventrais e 3 discoidais. Machos com antenas submoniliformes. Fêmeas com asas metatorácicas ausentes (Fig. 22.57) ..... **Coptopterygidae**

8(7). Olhos pontiagudos ou com processo cônico apical (Fig. 22.9). Corpo com aparência de graveto seco, folha seca ou em decomposição (Figs 22.3, 48, 61, 62). Comprimento do corpo superior a 30 mm ..... **Acanthopidae**

— Olhos globosos, às vezes cônicos, mas não pontiagudos. Corpo geralmente verde ou castanho. Comprimento do corpo entre 20 e 110 mm **9**

9(8). Comprimento do corpo menor que 30 mm. Machos sem estilos desenvolvidos (Fig. 22.31) .... **Acontistidae** (As características não incluem *Ovalimantis* da Guiana Francesa).

— Comprimento superior a 30 mm (raramente menor). Machos com estilos (Fig. 22.32) ..... **Photinaidae**

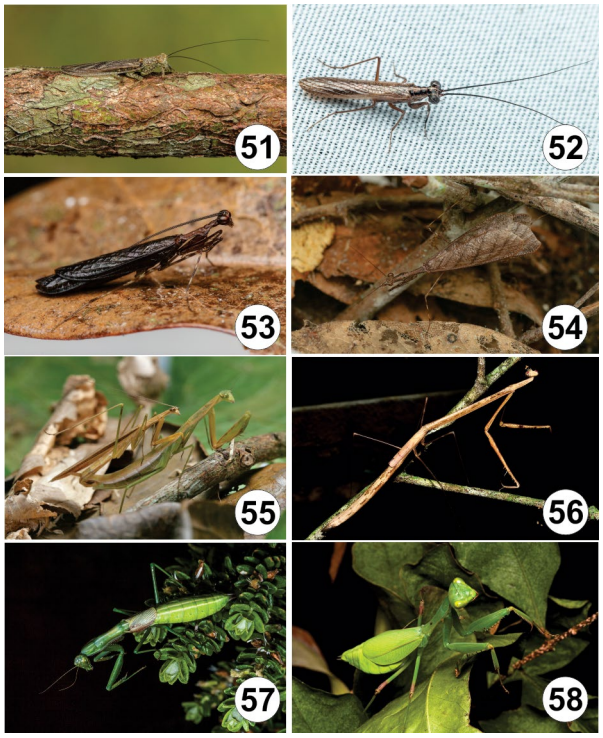
10(6). Comprimento das antenas nos machos menor do que o corpo. Fêmur anterior com espinhos póstero-ventrais curtos e eretos. Coloração geral marrom ou verde; raramente em homocromia com líquens. ..... **Mantidae** ... **11**

— Comprimento das antenas nos machos aproximadamente igual ou mais compridas do que o corpo. Fêmur anterior com espinhos póstero-ventrais longos, um tanto curvos. Geralmente homocromos com líquens (Fig. 22.59) ..... **Liturgusidae**

11(10). Pronoto com margens das expansões lamelares com forma romboidal ou pentagonal (Figs 22.22, 64) .... **Mantidae (Choeradodinae)**

— Pronoto sem expansões lamelares .... **Mantidae (Vatinae)**

Acanthopidae (Figs 22.3, 9, 16, 38, 48, 61, 62). É uma das famílias singulares da fauna americana. Caracterizados por sua



Figuras 22.51–58. Representantes de famílias de louva-a-deus brasileiras: **51,** Chaeteessidae, *Chaeteessa* sp. (fêmea do Pará); **52,** Mantoididae, *Mantoida* sp. (macho do Pará); **53,** Thespidae, *Leptomiopteryx* sp. (macho do Pará); **54,** *Thrinaconyx* sp. (macho do Pará); **55,** *Eumusonia* sp. (macho e fêmea em cópula do Espírito Santo); **56,** Angelidae, *Angela* sp. (fêmea do Amazonas); **57,** Coptopterygidae, *Coptopteryx* sp. (fêmea do Rio de Janeiro); **58,** Photinaidae, *Photina vitrea* Burmeister (fêmea do Rio de Janeiro). Foto: 51–54, C. Favacho; 55, H. Yoji; 56, V. Gama; 57 e 58, L. Lanna (Projeto mantis).

coloração e morfologia crípticas, além do acentuado dimorfismo sexual. Possuem aspecto de folha morta, sendo as fêmeas muito semelhantes a folhas secas e curvadas (Fig. 22.61), enquanto os machos são achatados (Fig. 22.62). A coloração normalmente varia entre tons de marrom e preto, porém alguns gêneros possuem algumas tonalidades esverdeadas ou amareladas no corpo ou tégminas, como *Pseudacanthops* Saussure ou os machos de *Metilia* Stål (Fig. 22.3). O comprimento corporal varia de 25 a 55 mm. As fêmeas possuem asas desenvolvidas que ficam dobradas em um ângulo de quase 90° em relação ao pronoto, e os machos possuem as asas estendidas no plano horizontal. As fêmeas de alguns gêneros como *Decimiana* Uvarov e *Metilia* possuem as asas de extremidade arredondada e mais curtas que o abdômen, enquanto nos demais as asas normalmente são mais compridas que o abdômen e possuem lóbulos distais ondulados onde o tamanho e forma é diferente entre as espécies. Possuem olhos cônicos com um processo apical sem função visual ainda conhecida (Fig. 22.9). As pernas raptoriais são robustas e ficam perfeitamente encaixadas quase perpendiculares ao pronoto. Algumas espécies possuem um lóbulo dorsal proximal no fêmur. As ootecas são únicas dentre toda a ordem, possuindo um formato afilado e coloração castanha, com aparência de vagem. É fixada por um filamento ou pedúnculo que pode ser curto e espesso ou bastante longo, excedendo 100 mm, e que mantém a ooteca isolada do substrato (Fig. 22.38). A biologia de grande parte dos gêneros é pouco conhecida, porém, Robinson & Robinson (1978, 1979) realizaram trabalhos com *Acanthops falcata* Stål onde conseguiram manter uma população cativa estável e observaram o comportamento reprodutivo da mesma. De acordo com os autores, *Acanthops* Audinet-Serville acasala no alvorecer, com as fêmeas iniciando a liberação de feromônios. É possível que o padrão se repita no restante da família.

Acanthopidae possui 8 gêneros conhecidos. *Acanthops* apresenta distribuição mais ampla, ocorrendo desde o sul do México até o sul da América do Sul. *Decimiana* ocorre principalmente no litoral atlântico do Brasil, porém também é registrado para o centro-oeste. Os demais gêneros são principalmente encontrados na América Central e Amazônia. Uma chave das espécies de *Acanthops* pode ser encontrada na revisão realizada por Lombardo & Ippolito (2004). Chaves para as espécies de *Pseudacanthops* em Lombardo *et al.* (2013). Descrição detalhada das espécies de *Decimiana* em Lombardo (2000). Chave para os gêneros em Terra (1995) e Rivera & Svenson (2020). Uma lista das espécies é encontrada no mesmo trabalho, em Erhmann (2002) e Agudelo *et al.* (2007). Lista para espécies brasileiras em Agudelo (2022).

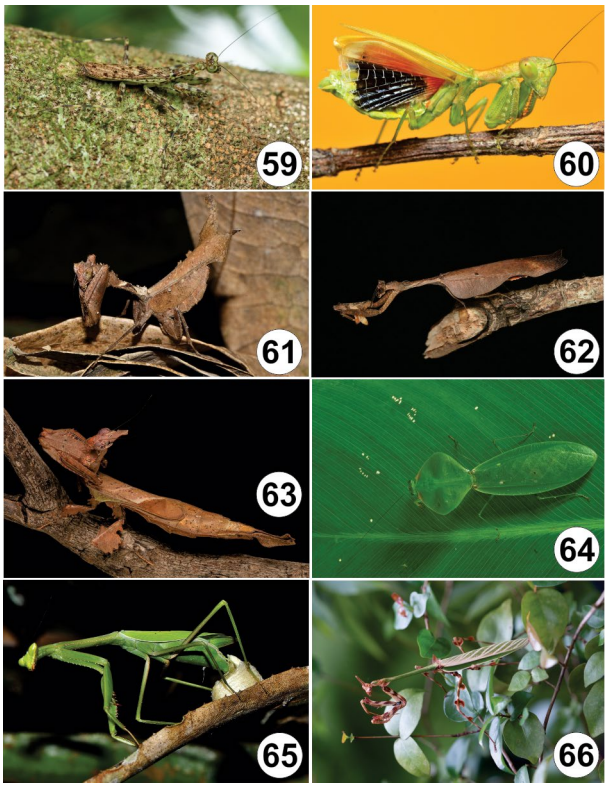
Acontistidae (Figs 22.7, 23, 31, 41, 60). Eram, até recentemente, classificados como subfamília de Acanthopidae. É um grupo neotropical com corpo pequeno e aspecto geralmente robusto e compacto, com no máximo 30 mm de comprimento. Apresentam coloração geral verde ou castanha, às vezes com regiões amarelas, alaranjadas ou brancas. Fêmures anteriores com três espinhos discoidais e cinco póstero-ventrais. Machos geralmente sem estilos (Fig. 23.31). As fêmeas possuem tégminas opacas, às vezes mais curtas que o abdômen, e asas posteriores muito pigmentadas com grande diversidade de cores (Fig. 22.60). Produzem ootecas de formato mais longo do que largo, com processo residual filiforme distal, e são fixadas na vegetação por sua porção posterior ou dorsal (Rivera & Svenson 2016) (Fig. 22.41). Cinco dos sete gêneros da família ocorrem no Brasil, com maior diversidade concentrada na região amazônica. Os *Acontista* Saussure são os mais diversos e amplamente distribuídos, sendo relativamente comuns em todo o país. Possuem cabeça subtriangular em vista frontal (Fig. 22.7) e metazona do pronoto pouco mais longa que a prozona. Ninfas mais jovens de *A. aurantiaca* (Burmeister), *A. concinna* (Perty) e *A. multicolor* Saussure apresentam mimetismo com formigas (Salazar 2003; Schwarz *et al.* 2020; Scherrer & Aguiar 2021) e registros informais indicam que essa característica também pode ser observada em outras espécies desse e de outros gêneros da família. *Raptrix* Terra, de aparência geral muito semelhante a *Acontista*, também possui registros de ocorrência para além da região amazônica. Dentre todos os membros conhecidos da família, espécimes de *Callibia diana* Stål (Fig. 22.41) são os mais peculiares. Possuem o vértice da cabeça com projeção mediana de aspecto cônico e ápice bífido, além de fêmures das pernas médias e posteriores com lobo distal póstero-ventral. Os machos apresentam coloração geral marrom-escura, mas as fêmeas são notavelmente multicoloridas, com muitas manchas verdes, brancas e amareladas pelo corpo. Rivera & Svenson (2016) elevaram o grupo à categoria de família com base em resultados de estudos filogenéticos. Chave para os gêneros neotropicais em Terra (1995) e Rivera & Svenson (2020). Lombardo & Marletta (2004) revisaram as espécies de *Raptrix*.

Roy (2006) forneceu chave atualizada para os gêneros e sinopse taxonômica para os gêneros e para as espécies de *Acontista*. Uma lista das espécies é encontrada no mesmo trabalho, em Erhmann (2002) e Agudelo *et al.* (2007). Agudelo (2022) listou as espécies com ocorrência registrada para o Brasil.

Angelidae (Figs 22.4, 33, 56). Seu único gênero, *Angela*, era tradicionalmente alocado em Thespidae ou Mantidae, dentro de uma subfamília exclusiva, Angelinae. Recentes estudos filogenéticos, no entanto, identificaram o táxon como uma linhagem independente, o que tornou necessário elevar o status de Angelinae a família (Rivera & Svenson 2016). Geralmente com coloração marrom-escura, mas tonalidades mais claras também podem ser encontradas. Possuem corpo esbelto e incluem as espécies com os exemplares mais longos no Brasil**,** como as fêmeas de *Angela purpurascens* que podem atingir até 130 mm (Fig. 22.56). Podem ser confundidos com bichos-pau (Phasmatodea) por sua estrutura corporal baciliforme (comprida e delgada) e pelo hábito de esticarem as pernas anteriores em posição anterior ao corpo, colocando a cabeça em posição prognata, o que lhes confere aparência ainda mais alongada. As fêmeas são braquípteras (Figs 22.4, 56) e os machos macrópteros. Como característica marcante, os angelídeos possuem cercos laminares, não muito alongados (Fig. 22.33). Segundo Agudelo (2022), *Angela* tem representatividade no Brasil de oito espécies, a grande maioria da região norte. No entanto, uma revisão taxonômica do gênero é necessária para avaliar sua verdadeira diversidade.

Chaeteessidae (Figs 22.11, 24, 34, 51). São os únicos mantódeos da fauna mundial a possuírem pernas raptoriais sem garra tibial desenvolvida e com os demais espinhos muito longos e finos (Fig. 22.24), características aparentemente primitivas para a ordem. Cabeça robusta (Fig. 22.11), quase sem movimentos laterais. São castanhos e levemente achatados dorso-ventralmente, embora o abdômen nas fêmeas possa ser cônico. Machos e fêmeas muito semelhantes, mas os machos são um pouco menores e com ocelos menos desenvolvidos. As antenas são mais longas que o corpo. Os cercos são alongados (Fig. 22.51). Juntamente com as espécies de Mantoididae, parecem preferencialmente perseguir a presa ao invés de esperar por ela. O observador comum pode confundi-los com pequenos grilos ou mesmo pequenas baratas. A família possui apenas um gênero válido, *Chaeteessa* Burmeister, que é restrito à região Neotropical e inclui quatro espécies que ocorrem ao longo do Brasil, principalmente na Amazônia. Entretanto, uma ampla revisão taxonômica de *Chaeteessa* é necessária. As espécies foram listadas por Terra (1995), Erhmann (2002) e Agudelo *et al.* (2007). Agudelo (2022) listou as espécies registrada para o Brasil.

Coptopterygidae (Fig. 22.57). Anteriormente listados entre os Mantidae, associados aos Photinainae. São caracterizados por fêmeas com asas posteriores ausentes e tégminas reduzidas (Fig. 22.57), porém os machos possuem asas totalmente desenvolvidas. Comprimento do corpo geralmente entre 60 e 100 mm e coloração tipicamente verde ou, mais raramente, castanha. Ootecas mais longas do que largas, com projeção distal curta por onde as ninfas emergem, tipicamente depositadas em estruturas caulinares da vegetação (Rivera & Svenson 2016). A família é representada por apenas dois gêneros de aparência geral



Figuras 22.59–66. Representantes de famílias de louva-a-deus brasileiras: **59,** Liturgusidae, *Liturgusa* sp. (macho do Pará); **60,** Acontistidae, *Acontista* sp. (fêmea do Pará); **61,** Acanthopidae *Plesiacanthops tuberculata* Saussure (fêmea do Amazonas); **62,** Acanthopidae, *Acanthops* sp. (macho do Pará); **63,** Stenophyllidae, *Stenophylla* sp. (fêmea do Pará); **64,** Mantidae (Choeradodinae), *Choeradodis rhomboidea* (macho do Pará); **65,** Vatinae, *Oxyopsis* sp. (fêmea do Amazonas); **66,** Vatinae, *Zoolea* sp. (fêmea do Pará). Fotos: 59, 60, 62 e 63, C. Favacho; 64 e 66, F. Carvalho; 61 e 65, V. Gama.

muito distinta. *Brunneria* Saussure possui corpo baciliforme e pode ser encontrado em diversas localidades de norte a sul do Brasil. Já os *Coptopteryx* Saussure possuem morfologia mais robusta, semelhante a formas corporais generalistas da ordem e são registrados apenas para regiões mais ao sul do país. Rivera & Svenson (2016) formalizaram o grupo em categoria de família com base em dados filogenéticos. Chave para os gêneros em Terra (1995) e Rivera & Svenson (2020). Uma lista das espécies é encontrada no mesmo trabalho, em Erhmann (2002) e Agudelo *et al.* (2007). Agudelo (2022) listou as espécies com ocorrência registrada para o Brasil.

Liturgusidae (Figs 22.37, 59). Grupo neotropical de louva-a-deus que habitam e se movem habilmente em troncos de árvores. Os liturgusídeos são muito conspícuos em sua morfologia. Todas as espécies conhecidas têm corpo achatado dorso-ventralmente e coloração geral em tons de verde, marrom, preto e cinza, que lhes confere camuflagem com troncos liquenizados (Svenson 2014) (Fig. 22.59). Essa camuflagem é tão eficiente que mesmo um observador mais experiente encontra certa dificuldade em localizá-los quando não os flagra em movimento. São corredores de velocidade notável e se movem com grande agilidade. Comprimento do corpo varia de 15 a 50 mm. Pernas raptoriais com espinhos mais longos que os habitualmente exibidos pelos demais mantódeos. Machos e fêmeas alados,

com tégminas que tendem a ter o mesmo colorido do restante do corpo. Ootecas tipicamente esféricas, com projeção tubular que termina em uma abertura única para emergência das ninfas, geralmente fixadas nos troncos, galhos ou folhas de árvores (Rivera & Svenson 2016) (Fig. 22.37). Rivera & Svenson (2016) reavaliaram a composição taxonômica da família com base em dados filogenéticos e a restringiram a linhagens neotropicais. Em sua classificação atual, Liturgusidae é composta por cinco gêneros, quatro desses registrados para o Brasil. *Hagiomantis* Saussure & Zehntner e *Liturgusa* Saussure possuem distribuição amazônica. *Fuga* Svenson e *Velox* Svenson são encontrados na Mata Atlântica e regiões associadas. Svenson (2014) forneceu tratamento taxonômico revisado e chave para as espécies (exceto *Hagiomantis* spp.). Chave para os gêneros e lista atualizada de espécies são encontradas no mesmo trabalho e em Rivera & Svenson (2020).

Mantidae (Choeradodinae) (Figs 22.22, 64). *Choeradodis* Serville é o único gênero de Choeradodinae com ocorrência conhecida para o Brasil. De distribuição tropical, difere de todos os outros louva-a-deus americanos por apresentar o pronoto com grandes expansões laterais com aparência de uma folha verde. Mantém as pernas raptoriais pressionadas contra o tórax quando em repouso. O comprimento corporal varia entre 60 a 80 mm de comprimento. Macho e fêmea com asas totalmente desenvolvidas, e seu dimorfismo se dá pelo formato diferenciado do pronoto, sendo romboidal nos machos e pentagonal nas fêmeas (Fig. 22.22). As asas são mais compridas que o abdômen e opacas em ambos os sexos. Na natureza, normalmente são encontrados camuflados na região adaxial/superior das folhas com o corpo comprimido contra a superfície da mesma (Fig. 22.64). Possuem as expansões pronotais desde os primeiros ínstares, o que lhes confere uma camuflagem excelente. As ootecas são semicilíndricas e normalmente são depositadas em estruturas caulinares da vegetação. Uma chave para as cinco espécies do gênero pode ser encontrada em Roy (2004).

Mantidae (Vatinae) (Figs 22.39, 49, 65, 66). Dentre os Mantodea neotropicais, os vatíneos possuem a aparência geral mais próxima àquela popularmente reconhecida para a ordem. Apresentam coloração verde ou castanha, pronoto alongado e corpo relativamente robusto de tamanho médio a grande, a maioria entre 40 e 100 mm de comprimento. As tégminas das fêmeas são opacas, ao menos em sua maior parte, e as dos machos hialinas, mas geralmente com a área costal opaca e verde. Parte do grupo possui um par de projeções cefálicas de tamanho variado associado aos ocelos, como em *Alangularis* Svenson, Medellín & Sarmiento, *Pseudovates* Saussure e *Vates* Burmeister. Muitos destes também exibem lobos expandidos nas pernas médias e posteriores. Ambas as estruturas são especialmente desenvolvidas nos *Zoolea* Serville. Juntamente com seu pronoto afilado e fêmures anteriores com lobo dorsal pontiagudo (Fig. 22.66), tais características conferem aparência notavelmente peculiar a este gênero. Alguns dos louva-a-deus mais comuns em todo Brasil pertencem ao gênero *Stagmatoptera* Burmeister (Fig. 22.49). Eles são facilmente reconhecidos por sua coloração geral verde, corpo grande e robusto, fêmures anteriores com forte mancha negra na face anterior e tégminas com característica mancha branca de bordas escuras cobrindo os estigmas. Os *Parastagmatoptera* Saussure possuem aparência relacionada e, também, estão amplamente distribuídos pelo país. No entanto, possuem estrutura menor e mais delicada e se destacam por exibirem um colorido intenso na face interna de suas coxas anteriores. Alguns vatíneos têm olhos cônicos, como em *Pseudoxyops* Saussure & Zehntner e *Oxyopsis* Caudell (Fig. 22.65). Chave para os gêneros neotropicais em Terra (1995). Uma lista das espécies é encontrada no mesmo trabalho, em Erhmann (2002) e Agudelo *et al*. (2007). Svenson *et al.* (2016) revisaram a configuração genérica de Vatinae, fornecendo chave para os gêneros abordados e lista atualizada de suas espécies. Uma lista das espécies com ocorrência registrada no Brasil é encontrada em Agudelo (2022).

Mantoididae (Figs 22.2, 17, 25, 30, 52). Assemelham-se aos Chaeteessidae no tamanho, comprimento das antenas e na movimentação rápida. Possuem, no entanto, garra tibial desenvolvida e espinhos curtos na tíbia anterior (Fig. 22.25). São pequenos, não mais que 20 mm de comprimento. Alguns espécimes de *Mantoida luteola* Westwood do Maranhão possuem apenas 8 mm, o que os tornam os menores louva-a-deus do mundo (Fig. 22.2). Machos e fêmeas com poucas diferenças aparentes. Cabeça robusta, mais móvel que a dos quetessídeos. Pronoto curto (Fig. 22.17). Sua coloração inclui tons castanhos, negros ou alaranjados. As ninfas são miméticas de formigas e os adultos de vespas. A família tem três gêneros, todos de ocorrência Neotropical, mas há alguns relictos conhecidos na Flórida (EUA). As espécies foram listadas por Agudelo (2014) e aquelas com ocorrência registrada para o Brasil por Agudelo (2022).

Photinaidae (Figs 22.1, 6, 7, 12–15, 19–21, 27, 29, 32, 36, 42–45, 58). Já foi tratada dentro de Mantidae. Caracterizada por ter cinco ou mais espinhos póstero-ventrais no fêmur ou, muito raramente, 4. Geralmente de cores verdes, embora alguns grupos sejam caracterizados por seus tons marrons e até por alguma homocromia com líquens. Contém indivíduos grandes, como em *Macromantis* Saussure (Fig. 22.1), cujas fêmeas são as que apresentam a maior biomassa dentre os louva-a-deus neotropicais, e outros relativamente menores, como os *Microphotina* Beier. Diferente do que é comum para a relação de tamanho entre machos e fêmeas nos louva-a-deus, algumas espécies têm machos proporcionalmente maiores do que as fêmeas. As fêmeas possuem asas geralmente mais curtas do que o abdômen quando em repouso, poucas vezes cobrindo totalmente essa estrutura (Fig. 22.58). Alguns indivíduos podem direcionar a cabeça para frente como em posição prognata (*Orthoderella* Giglio-Tos e *Paraphotina* Giglio-Tos), outros para baixo e para trás (*Photiomantis*). Diferentes casos de cuidados maternos foram registrados em espécies dessa família. Vários gêneros, ou ao menos suas espécies, parecem ter uma distribuição endêmica nos biomas brasileiros. Chave para os gêneros em Rivera & Svenson (2020). Lista das espécies com ocorrência registrada para o Brasil em Agudelo (2022).

Stenophyllidae (Figs 22.10, 47, 63). Anteriormente classificada dentro de Acanthopidae, possui apenas um gênero, *Stenophylla* Westwood. Possuem uma das mais eficientes camuflagens dos mantódeos americanos, sendo muito parecidos com folhas mortas e contorcidas que ficam penduradas na vegetação. As fêmeas são mais robustas, suas projeções corporais são bastante

desenvolvidas e possuem asas mais curtas que o abdômen. Os machos são mais delgados, com projeções corporais menores, e possuem asas quase tão compridas quanto o abdômen que os permitem voar bem. O comprimento varia entre 30 e 50 mm, e são facilmente identificáveis por possuírem três projeções na cabeça, uma central (mais desenvolvida nas fêmeas) e duas laterais justaoculares (Fig. 22.10). O pronoto é mais curto que os fêmures e a prozona e metazona possuem comprimentos similares. Quando em repouso, as pernas raptoriais permanecem em um ângulo reto em relação ao pronoto (Fig. 22.63). Os fêmures anteriores são marcadamente triangulares e podem possuir entre 6–10 espinhos póstero-ventrais. As tíbias possuem 25–41 espinhos póstero-ventrais e 20–21 ântero-ventrais. A face ventral das tíbias anteriores é listrada de amarelo e preto e provavelmente faz parte do *display* deimático (Fig. 22.47). Pernas médias e posteriores com projeções foliáceas bastante desenvolvidas, assim como algumas projeções centrais nos esternitos abdominais. Cercos quase tão compridos quanto o pronoto, com os primeiros segmentos cilíndricos e os demais achatados e foliáceos (Figs 22.47, 63). A ooteca é depositada sobre a vegetação e possui formato retangular e com pouca cobertura, o que deixa os ovos bastante evidenciados, além de possuir pouco processo residual. As ninfas são bastante semelhantes aos adultos, com projeções visíveis na cabeça, pernas e abdômen. O abdômen é cilíndrico e delgado, levemente ondulado em formato de S. Assim como as ninfas de Acanthopidae, permanecem com o abdômen paralelo ao pronoto quando em repouso.

Pouco se conhece da biologia desse grupo. Os poucos registros que existem são de exemplares encontrados camuflados como folhas secas em meio à vegetação do sub-bosque. Há registros tanto para a Mata Atlântica quanto para a Amazônia. As fêmeas parecem exibir cuidado parental, ficando juntas da ooteca durante o período de incubação sem sinais de canibalismo nos dias seguintes após a emergência. Em repouso e movimento, os estenofilídeos realizam oscilações horizontais em cada passo dado. Suas antenas, assim como Mantoididae e Acanthopidae, ficam constantemente vibrando (César Favacho, observação pessoal). Rivera e Svenson (2016) elevaram o grupo à categoria de família com base em dados filogenéticos. Uma chave para as três espécies conhecidas pode ser encontrada em Roy (2005) e uma lista da distribuição das espécies é encontrada no mesmo trabalho, em Erhmann (2002) e Agudelo *et al.* (2007).

Thespidae (Figs 22.5, 18, 26, 28, 35, 40, 46, 53–55). De ocorrência majoritariamente neotropical, com poucas espécies no sul da região Neártica. É a família com maior número de espécies registradas para o Brasil, representando um total de 23 gêneros. Possuem coloração geralmente escura, variando de castanho a acinzentado, mas alguns são esverdeados. O dimorfismo sexual é acentuado. Todas as fêmeas são ápteras e todos os machos possuem asas bem desenvolvidas, membranosas e bastante delicadas. Exibem grande variedade de forma e tamanho. A família inclui alguns dos menores louva-a-deus das Américas, como os *Bantia* Stål e *Thrinaconyx* Saussure de aproximadamente 10 mm de comprimento, até espécies maiores e baciliformes, como os *Macromusonia* Hebard, que podem medir cerca de 60 mm. Alguns gêneros apresentam espinhos dorsais nas tíbias anteriores (Fig. 22.26), em alguns casos presentes apenas em estágios imaturos. As ootecas dos Thespidae são retangulares e geralmente fixadas por toda sua região ventral em superfícies planas (Rivera & Svenson 2016) (Fig. 22.40). Grande parte dos representantes dessa família está associada aos estratos florestais mais baixos. Por exemplo, fêmeas e ninfas de *Mantillica* Westwood e *Pseudomiopteryx* Saussure, na Amazônia e *Miobantia* Giglio-Tos, na Mata Atlântica, são comumente encontradas no folhiço ou em vegetação próxima ao solo. Já os machos dessas espécies são voadores ativos, sendo frequentemente capturados por armadilhas Malaise (Agudelo & Rafael 2014; Scherrer 2014; Rivera & Svenson 2016). São comuns as espécies de corpo baciliforme de *Thesprotia* Stål, que se destacam por exibir tíbias anteriores muito modificadas em relação ao padrão dos mantódeos, visto que são pequenas em relação ao fêmur e dotadas apenas da garra tibial e outros poucos espinhos (Fig. 22.26). Chave para os gêneros em Terra (1995). Uma lista das espécies é encontrada no mesmo trabalho, em Erhmann (2002) e Agudelo *et al.* (2007). Rivera & Svenson (2016, 2020) revisaram a classificação supragenérica e forneceram chaves para as subfamílias e gêneros e lista atualizada de espécies. Agudelo (2022) listou as espécies com ocorrência registrada para o Brasil.

Agradecimentos. Ao Dr. Alexandre P. Aguiar (UFES), Dr. Fernando S. Carvalho-Filho (MPEG) e Dr. José A. Rafael (INPA) pelo apoio e suporte constantes aos autores nos estudos sobre os Mantodea no Brasil. Ao Mello-Leitão, Lauro Travassos Filho, Therezinha Heitzmann-Fontenelle, Ângelo M. da Costa Lima, Salvador de Toledo Piza, Lauro S. Jantsch, Paulo S. Terra e a nova geração de mantodólogos brasileiros por suas contribuições ao longo da história da pesquisa dos louva-a-deus no Brasil.

Referências bibliográficas

Agudelo, A.A. 2014. A new genus and species of Mantoididae (Mantodea) from the Brazilian and Venezuelan Amazon, with remarks on *Mantoida* Newman, 1838. **Zootaxa** 3797 (1): 194-206.

Agudelo, A.A. 2015. **Filogenia de Photininae (Dictyoptera: Mantodea: Mantidae) baseada em dados morfológicos e moleculares**. Tese de doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 223 pp.

Agudelo, A.A. 2022. Mantodea. *In*: Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/348 Acesso: Nov/2022.

Agudelo, A.A.; F. Lombardo & L.J. Jantsch 2007. Checklist of the Neotropical mantids (Insecta, Dictyoptera, Mantodea). **Biota Colombiana** 8(2): 105-158.

Agudelo, A.A. & J.A. Rafael 2014. Genus *Mantillica* Westwood, 1889: rediscovery and review of the Amazonian "ant-mantis" (Mantodea: Thespidae: Oligonicinae). **Entomological Science** 17: 400-408.

Beier, M. 1964. Ordnung Mantodea Burmeister, 1838. *In*: H.G. Bronns (org.). **Klassen und Ordnung des Tierreichs,** Leipzig 5(3), Abteilung Insecta 6, Buch 5: 849-970.

Beier, M. 1968. 12. Ordnung Mantodea (Fangheuschrecken). *In*: J.-G. Helmcke; D. Starck & H. Wermuth (eds). De Gruyter, Berlin. **Handbuch der Zoologie** 4(2) 2/12: 1-47.

Béthoux, O. & F. Wieland 2009. Evidence for Carboniferous origin of the order Mantodea (Insecta: Dictyoptera) gained from forewing morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society** 156: 79-113.

Brannoch, S.K.; F. Wieland; J. Rivera *et al*. 2017. Manual of praying mantis morphology, nomenclature, and practices (Insecta, Mantodea). **ZooKeys** 696: 1-100; 10.3897/zookeys.696.12542

Chopard, L. 1949. Ordre dês Dictyopteres Leach, 1818, pp. 353-407. *In*: P.P. Grassé (org.). **Traité de Zoologie**, Tome IX, 1117 pp.

Crane, J. 1952. A comparative study of innate defensive behavior in Trinidad mantids (Orthoptera: Mantoidea). **Zoologica** (New York) 37(20): 259-294.

Ehrmann, R. 2002. **Mantodea–Gottesanberinnen der Welt**. Natur und Tier-Verlag, Münster. 519 pp.

Ehrmann, R. 2005. **Mantodea. Bibliographie zum Thema Mantodea**. Verlag Goecke & Evers, Keltern. 432 pp.

Flechtmann, C.A. & S. Rodrigues 1994. Aspectos biológicos de *Thesprotia macilenta* Sauss. & Zehnt. e *Tithrone major* Piza (Mantodea). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 23 (3), 479-486.

Giglio-Tos, E. 1927. Orthoptera: Mantidae. **Das Tierreich**. Walter de Gruyter & Co., Berlin, Leipzig, 50: 707 pp.

Grimaldi, D. 1997. A fossil mantis (Insecta: Mantodea) in Cretaceous amber of New Jersey, with comments on the early history of the Dictyoptera. **American Museum Novitates** 3204: 1-11.

Grimaldi, D. 2003. A revision of Cretaceous mantises and their relationships, including new taxa (Insecta: Dictyoptera: Mantodea). **American Museum Novitates** 3412: 1-47.

Hathaway, C. 1943. Partenogêneses em Mantodea. Memorias do Instituto Oswaldo Cruz 38(1), 81-83.

Hathaway, C. 1946. Considerações sobre a biologia de *Stagmatoptera precaria* (Linné, 1758) (Mantodea: Mantidae: Vatinae). **Memorias do Instituto Oswaldo Cruz** 44(1): 105-116.

Jehle, R. A.; F.A. Kapfer; M. Schramm & H.G. Tunner 1996. Lizards as prey of arthropods: Praying Mantis *Mantis religiosa* (Linnaeus, 1758) feeds on juvenile Sand Lizard *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 (Squamata: Sauria: Lacertidae). **Herpetozoa** 9: 157-159.

Klass, K.D. 1997. The external male genitalia and the phylogeny of Blattaria and Mantodea. **Bonner zoologische Monographien** 42: 1-341.

Kral, K. 1999. Binocular vision and distance estimation, pp. 114-140. *In*: F.R. Prete; H. Wells; P. Wells & L. Hurd (eds). **The Praying Mantids**. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, London. 362 pp.

Legendre, F.; A. Nel; G.J. Svenson *et al*. 2015. Phylogeny of Dictyoptera: dating the origin of cockroaches, praying mantises and termites with molecular data and controlled fossil evidence. **Plos one** 10(7): e0130127.

Lenko, K. & N. Papavero 1996. **Insetos no Folclore**. 2ª ed. São Paulo, Ed. Pleiáde, Fapesp, 468 pp.

Lombardo, F. 2000. A review of the genus *Decimiana* Uvarov, 1940 (Insecta: Mantodea), with description of a new species. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia** 150: 159-171.

Lombardo, F. & A. Marletta 2004. Remarks on the genus *Raptrix* Terra 1995 (Mantodea, Acontithespinae) with a description of two new species. **Journal of Orthoptera Research** 13(1): 21-33.

Lombardo, F. & S. Ippolito 2004. Revision of the species of *Acanthops* Serville, 1831 (Mantodea, Mantidae, Acanthopinae) with comments on their phylogeny. **Annals of the Entomological Society of America** 97(6): 1076-1102.

Lombardo, F.; S. Ippolito & J. Rivera 2013. Synopsis of the Neotropical mantid genus *Pseudacanthops* Saussure, 1870, with the description of three new species (Mantodea: Acanthopidae). **Revue suisse de Zoologie** 120 (3): 373-403.

Maldonado, H.; M. Benko & M. Isern 1970. A study of the role of the binocular visions in mantids to stimate long distances, using the deimatic reaction as experimental situation. **Zeitschrift** für **vergleichen Physiologie** 67: 72-83.

Nyffeler, M.; M. Maxwell & J. Remsen Jr. 2017. Bird predation by praying mantises: a global perspective. **The Wilson Journal of Ornithology** 129(2): 331-344.

Otte, D. & L. Spearman 2005. Mantida Species File Catalog of the Mantids of the World. **Association of the Insect Diversity**, 489 pp.

Otte, D.; L. Spearman & M. Stiewe 2022. Mantodea Species File Online. Version 5.0/5.0. <http://Mantodea.SpeciesFile.org>. Acesso: Mai/2022.

Prete, F.R. & M.M. Wolfe 1992. Religious supplicant, seductive cannibal, or reflex machine? In search of the praying mantis. **Journal of the History of Biology** 25(1): 91-136.

Rivera, J. 2010. A historical review of praying mantid taxonomy and systematics in the Neotropical Region: State of knowledge and recent advances (Insecta: Mantodea). **Zootaxa** 2638, 44-64.

Rivera, J. & G.J. Svenson 2016. The Neotropical 'polymorphic earless praying mantises' – Part I: molecular phylogeny and revised higher-level systematics (Insecta: Mantodea, Acanthopoidea). **Systematic Entomology** 41: 607-649.

Rivera, J. & G.J. Svenson 2020. **The Neotropical "Polymorphic Earless Praying Mantises"–Part II: Taxonomic Review of the Genera and Checklist of Species (Insecta: Mantodea, Acanthopoidea)**. Entomological Society of America (Thomas Say Publications in Entomology: Monographs). Annapolis, MD. 231 pp.

Robinson, M.H. 1969. The defensive behaviour of some orthopteroid insects from Panama. **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 121(7): 281-303.

Robinson, M.H. & B. Robinson 1978. Culture techniques for *Acanthops falcata*, a Neotropical mantid suitable for biological studies (with notes on raising web building spiders). **Psyche** 85: 239-247

Robinson, M.H. & B. Robinson 1979. By dawn's early light: Matutinal mating and sex attractants in a Neotropical mantid. **Science** 205: 825-827.

Rocha, R.; I. Silva; A.M. dos Reis & G. Rosa 2012. Another frog on the menu: predation of *Trachops cirrhosus* (Chiroptera: Phyllostomidae) upon *Osteocephalus oophagus* (Anura: Hylidae). **Chiroptera Neotropical** 18(2): 1136-1138.

Roy, R. 1999. Morphology and Taxonomy, p 19-40. *In*: F.R. Prete; P.H. Wells & L.E. Hurd (orgs). **The praying mantids**. Baltimore, London, John Hopkins University Press, 362 pp.

Roy, R. 2004. Révision et phylogénie des Choeradodini Kirby, 1904 (Dictyoptera, Mantidae). **Bulletin de la Société entomologique de France** 109(2): 113-128.

Roy, R. 2005. Mises au point sur le genre *Stenophylla* Westwood (Dictyoptera, Acanthopidae). **Bulletin de la Société entomologique de France** 110(3): 225-232.

Roy, R. 2006. Vue d'ensemble sur les Acontistinae Giglio-Tos, 1919 (Dictyoptera, Acanthopidae). **Bulletin de la Société entomologique de France** 111(3): 327-338.

Roy, R. 2014. A historical review of nomenclature and high-level classification of praying mantises (Mantodea), including a provisional checklist of the names associated to suprageneric ranks. **Zootaxa** 3797 (1): 9-28. 10.11646/zootaxa.3797.1.5

Salazar, J.A. 2003. On some mimetic resemblances of *Acontista multicolor* Saussure, 1870 in Colombia (Insecta: Mantodea). **Lambillionea** 53: 649-654.

Salazar, J.A. 2008. Notas sobre el cortejo sexual y apareamiento de *Stagmatoptera septentrionalis* Saussure & Zehntner, 1894 en Colombia (Mantodea). **Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural** 12, 238-246.

Scherrer, M.V. 2014. A revision of *Miobantia* Giglio-Tos, 1917 (Mantodea: Thespidae, Miobantiinae), with molecular association of dimorphic sexes and immature stages. **Zootaxa** 3797: 207-268.

Scherrer, M.V. & A.P. Aguiar 2019. A new device to autonomously feed individualized mantids on extended periods of time. **Revista Brasileira de Entomologia** 63(4): 316-321.

Scherrer, M.V. & A.P. Aguiar 2021. Myrmecomorphy in early nymphs of *Acontista concinna* (Perty) (Mantodea: Acanthopidae: Acontistini), with notes on a new chromatic form. **Annales de la Société entomologique de France (NS)** 57(5): 379-390.

Schwarz, C.J.; R. Ehrmann; M. Stiewe *et al*. 2020. Mantodea of Panguana (Insecta: Dictyoptera). **Zootaxa** 4824(1):1-65.

Schwarz, C.J. & R. Roy 2019. The systematics of Mantodea revisited: an updated classification incorporating multiple data sources (Insecta: Dictyoptera). **Annales de la Société entomologique de France (NS)** 55(2):101-196

Svenson, G.J. 2014. Revision of the neotropical bark mantis genus *Liturgusa* Saussure, 1869 (Insecta, Mantodea, Liturgusini). **ZooKeys** 390: 1-214.

Svenson, G.J. & H.M. Rodrigues 2017. A Cretaceous aged Palaeotropical dispersal established an endemic family of Caribbean praying mantises. **Proceedings of the Royal Society B** 284: 20171280.

Svenson, G.J.; C. Medellin & C.E. Sarmiento 2016. Re-evolution of a morphological precursor of crypsis investment in the newly revised horned praying mantises (Insecta, Mantodea, Vatinae). **Systematic Entomology** 41: 229-255.

Svenson, G.J. & M.F. Whiting 2004. Phylogeny of Mantodea based on molecular data: evolution of a charismatic predator. **Systematic Entomology** 29(3): 359-370.

Svenson, G.J. & M.F. Whiting 2009. Reconstructing the origins of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea): the roles of Gondwanan vicariance and morphological convergence. **Cladistics** 25 468-514.

Terra, P.S. 1992. Zelo materno em *Cardioptera brachyptera* (Mantodea, Vatidae, Photininae). **Revista Brasileira de Entomologia** 36: 493-503.

Terra, P.S. 1995. Revisão sistemática dos gêneros de louva-a-deus da região Neotropical (Mantodea). **Revista Brasileira de Entomologia** 39(1): 13-94.

Tian, X.; J. Liu; Y. Cui *et al*. 2017. Mitochondrial genome of one kind of giant Asian mantis, Hierodula formosana (Mantodea: Mantidae). **Mitochondrial DNA Part A** 28: 11-12.

Travassos Filho, L. & T.J. Heitzmann 1960. Bionomia de Mantodea (Insecta) em Laboratorio. *Parastagmatoptera unipunctata* (Burm., 1838). Mantidae-Vatinae. **Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo** 11: 171-192.

Triblehorn, J.D.; D.D. Yager 2006. Wind generated by an attacking bat: anemometric measurements and detection by the praying mantis cercal system. **The Journal of Experimental Biology** 209: 1430-1440.

Wang, T.; P. Yu; Y. Ma *et al*. 2014. The complete mitochondrial genome of *Leptomantella albella* (Mantodea: Iridopterygidae). **Mitochondrial DNA Part A** 27: 465-466.

Watanabe, H. & E. Yano 2013. Behavioral response of mantid *Tenodera aridifolia* (Mantodea: Mantidae) to windy conditions as a cryptic approach strategy for approaching prey. **Entomological Science** 16: 40-46.

Wieland, F. 2013. The phylogenetic system of Mantodea (Insecta: Dictyoptera). **Species, Phylogeny and Evolution** 3(1): 3-222.

Wieland, F. & K. Schütte 2011. Unrecognized museum specimen expands distribution of *Mantoida* (Insecta: Mantodea) into the central Caribbean. **Entomologische Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum Hamburg** 15(186): 305-315.

Wieland, F. & G.J. Svenson 2018. Biodiversity of Mantodea. (pp. 389-416). In: Foottit, R.G. and P.H. Adler (eds). **Insect Biodiversity: Science and Society**, Vol. II. New Jersey, United States.

Yager, D.D. 1999. Comparative Aspects of Rearing and Breeding Mantids, p: 311-317. *In*: F.R. Prete; P.H. Wells & L.E. Hurd (orgs). **The praying mantids**. Baltimore, London, John Hopkins University Press, 362 pp.

Yager, D.D. & R.R. Hoy 1986. The cyclopean ear: a new sense for the praying mantis. **Science, New Series** 231(4739): 727-729.

Yager, D.D. & G.J. Svenson 2008. Patterns of praying mantis auditory system evolution based on morphological, molecular, neurophysiological, and behavioral data. **Biological Journal of the Linnean Society** 94: 541-568.

Ye, F.; X.E. Lan; W.B. Zhu & P. You 2016. Mitochondrial genomes of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea): rearrangement, duplication, and reassignment of tRNA genes. **Scientific Reports** 6: 25634.

Zhang, H.L. & F. Ye 2017. Comparative mitogenomic analyses of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea): origin and evolution of unusual intergenic gaps. **International Journal of Biological Sciences** 13: 367.

Zhang, L.P.; Y.Y. Cai; D.N. Yu *et al*. 2018a. The complete mitochondrial genome of Psychomantis borneensis (Mantodea: Hymenopodidae). **Mitochondrial DNA Part B** 3: 42-43.

Zhang, L.P.; D.N. Yu; K.B. Storey *et al*. 2018b. Higher tRNA gene duplication in mitogenomes of praying mantises (Dictyoptera, Mantodea) and the phylogeny within Mantodea. **International Journal of Biological Macromolecules** 111: 787-795.h

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 23

BLATTARIA BURMEISTER, 1829

(baratas + cupins)

Blaberidae: *Monastria biguttata*, com ninfas jovens

Blattellidae: *Pseudomops* sp.

Serritermitidae: *Serritermes serrifer* (soldado)

Termitidae: *Amitermes excellens* (ninho)

Philippe Grandcolas Institut de Systématique Evolution et Biodiversité, Muséum national d´Histoire Naturelle, Sorbonne Université, CNRS, Ecole Pratique de Hautes Etudes, Université des Antilles. https://orcid.org/0000-0003-1374-1222

Reginaldo Constantino UnB, Departamento de Zoologia, Brasília, DF. https://orcid.org/0000-0003-2060-6723

Roseli Pellens Institut de Systématique Evolution et Biodiversité, Muséum national d´Histoire Naturelle, Sorbonne Université, CNRS, Ecole Pratique de Hautes Etudes, Université des Antilles. https://orcid.org/0000-0002-2996-3957

Etimologia. Do latim *blatta* = barata.

Diagnose. Insetos hemimetábolos terrestres com tamanho variando entre 3 e 90 mm de comprimento. Aparelho bucal mastigador. Antenas filiformes ou moniliformes. Asas presentes ou ausentes. Pernas cursoriais ou fossoriais, com coxas grandes e alongadas; tarsos com 3-5 artículos. Cercos presentes, segmentados.

Introdução. Na primeira edição deste livro, cupins e baratas foram tratados como ordens separadas (Blattaria e Isoptera), seguindo a classificação predominante. No entanto, filogenias recentes indicam que as baratas formam um grupo parafilético em relação aos cupins (ver filogenia, discussão e referências no Capítulo 3 deste livro) e a tendência atual é a de tratar cupins como parte da ordem Blattaria. Porém, como não existe consenso sobre como acomodar os cupins na classificação interna de Blattaria, esses dois grupos são tratados separadamente no presente capítulo. Além disso, embora pertencentes ao mesmo clado, cupins e baratas apresentam grandes diferenças morfológicas e biológicas, o que se reflete também em diferenças em métodos de coleta, estudo e terminologia. A diagnose acima aplica-se à ordem toda, com caracteres comuns a baratas e cupins. Diagnoses específicas e mais detalhadas são apresentadas separadamente abaixo. Nesta nova classificação, a ordem Blattaria inclui perto de 8200 espécies atuais no mundo e 1118 no Brasil.

Como citar: Grandcolas, P.; Pellens, R.; Constantino, R. 2024. Cap. 23, Blattaria Burmeister, 1829, pp. 329-351. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c23

Baratas (Blattaria excluindo térmitas)

Philippe Grandcolas Institut de Systématique Evolution et Biodiversité, Muséum national d´Histoire Naturelle, Sorbonne Université, CNRS., Ecole Pratique de Hautes Etudes, Université des Antilles. https://orcid.org/0000-0003-1374-1222

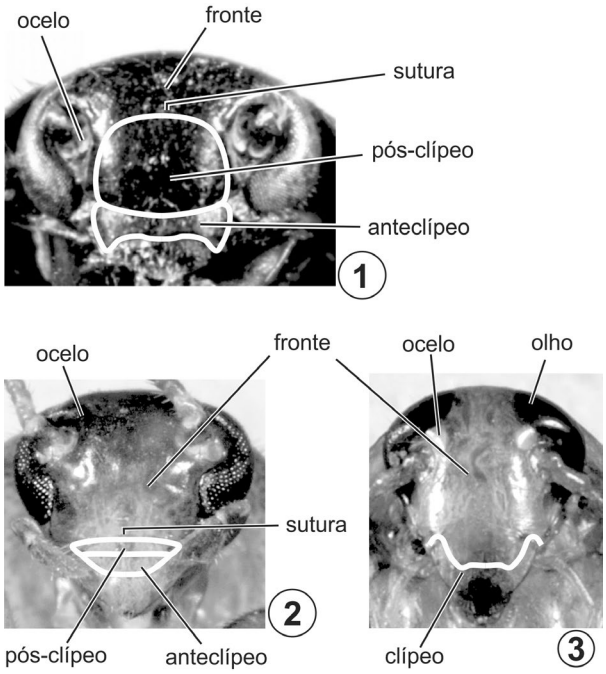
Roseli Pellens Institut de Systématique Evolution et Biodiversité, Muséum national d´Histoire Naturelle, Sorbonne Université, CNRS. Ecole Pratique de Hautes Etudes, Université des Antilles. https://orcid.org/0000-0002-2996-3957

Diagnose. Insetos hemimetábolos, terrestres. Variam de 5-90 mm de comprimento. Corpo geralmente achatado dorso-ventralmente. Cabeça opistognata, quase totalmente coberta pelo pronoto em forma de escudo, com aparelho bucal mastigador, dois ocelos, olhos grandes e antenas longas, filiformes ou moniliformes (Figs 23.1-6). Tégminas (asas anteriores) e asas (asas posteriores) presentes, reduzidas ou ausentes. A maioria das espécies com tégminas não especializadas e asas membranosas com remígio (campo anterior) e área anal (campo posterior), este último geralmente com área anal plissada (em forma de leque) (Fig. 23.7); área plissada às vezes reduzida (Figs 23.9-11) ou ausente (Fig. 23.8). Pernas cursoriais ou fossoriais, voltadas para trás, com coxa larga a alongada e tarso pentâmero. Abdômen com tergitos e esternitos não especializados, exceto os últimos, em forma de placa supra-anal e de placa subgenital da fêmea, com (Fig. 23.13) ou sem válvulas (Fig. 23.14), e de placa subgenital do macho muito frequentemente com estilos (Fig. 23.15). Cercos multiarticulados (Figs 23.14-15). Genitália do macho assimétrica, genitália da fêmea com o ovipositor escondido. Ovos postos em ooteca depositada diretamente sobre um substrato ou retraída numa bolsa incubadora abdominal.

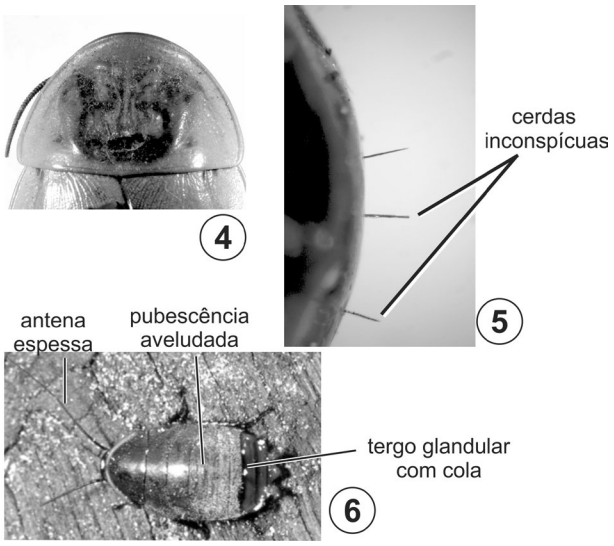
Introdução. Os insetos Blattaria ou Blattodea são conhecidos popularmente como baratas. Poucas espécies têm nomes vernaculares mais específicos, como francesinha, para as ninfas de *Blattella germanica* (L.), e "tatuzinho", para ninfas de Blaberidae, que parecem um pequeno tatu (por exemplo, ninfas de *Monastria* Saussure e de *Minablatta* Rehn).

As baratas têm distribuição cosmopolita tropical e subtropical, com poucas espécies em regiões temperadas. Todas as famílias encontradas no Brasil têm distribuição cosmopolita e apenas as subfamílias são limitadas a certos continentes ou amplas áreas geográficas. Por exemplo, Blaberinae e Zetoborinae são subfamílias neotropicais de Blaberidae, que é distribuída mundialmente.

Existem cerca de 4.600 espécies descritas (Princis 1962-1971; Beccaloni 2014), e nossas estimativas indicam que este valor corresponde a cerca de um quarto da riqueza total (Pellens & Grandcolas 2008). Destas, 770 espécies foram registradas no Brasil (Pellens & Grandcolas 2008; Pellens *et al.* 2023), 12 das quais são exóticas, sendo 10 domésticas e duas peridomésticas (Princis 1962-1971). A riqueza local de um sítio varia de algumas poucas dezenas em ecossistemas mais abertos, como as savanas (Evangelista *et al.* 2017), a várias dezenas e mesmo mais de uma centena de espécies em florestas tropicais, como a Amazônia e a Mata Atlântica (Grandcolas 1994c; Pellens *et al.* 2011). Como regra, um elevado número de espécies novas é encontrado a cada nova região pesquisada. Na Mata Atlântica brasileira, mesmo com o trabalho intenso de Isolda Rocha e Silva Albuquerque (de 1960 à 1980) e de Sonia Maria Lopes (de 2000 aos dias atuais), nossas observações indicam que cerca de 50% das espécies atualmente amostradas ainda são desconhecidas da ciência (Pellens *et al.* 2011; Tarli *et al.* 2018). Esta tendência é similar à observada em lugares como a Guiana Francesa (Grandcolas 1994c; Evangelista *et al.* 2017) e Nova Caledônia (Grandcolas 1997a). A partir destas informações, e considerando que a fauna de muitos ecossistemas reconhecidos pela alta diversidade biológica ainda é pouco conhecida, é razoável estimar que existam cerca de 20 mil espécies de baratas. Da mesma maneira, com base na proporção de espécies novas encontradas em diversas regiões, estimamos em torno de 3 mil o número total de espécies existentes no Brasil (Pellens & Grandcolas 2008). As baratas são encontradas na maioria dos ecossistemas — florestas, desertos, cerrados, caatingas, mas com uma riqueza e diversidade maior nas florestas tropicais (Grandcolas 1994b; Pellens *et al.* 2011). Nas florestas, habitam todos os estratos, do solo à copa das árvores, em lugares com alguma matéria orgânica acumulada (Grandcolas 1994c). Poucas espécies conhecidas de cavernas



Figuras 23.1-3. Baratas, cabeça, vf. **1**, *Hypercompsa fieberi* (Brunner von Wattenwyl) (Corydiidae, Holocompsinae) com realce (linha branca) para as divisões do clípeo e para a sutura que separa o pós-clípeo da fronte; **2**, *Latindia dohrniana* Saussure & Zehntner (Corydiidae, Latindiinae) com realce indicando as mesmas estruturas da figura anterior; **3**, *Xestoblatta amaparica* Rocha e Silva Albuquerque & Gurney (Ectobiidae, Blattellinae) com clípeo em peça única.



Figuras 23.4-6. Baratas**. 4**, pronoto de *Hormetica laevigata* Burmeister (Blaberidae); **5**, margem anterior do pronoto de *Anaplecta pulchella* Rehn (Ectobiidae, Anaplectinae) com cerdas retas; **6**, ninfa de *Nyctibora* sp. (Blattellidae).

são verdadeiramente troglomórficas, a maioria de Nocticolidae (Família *incertae sedis*, provavelmente espécies de Corydiidae). Existem algumas espécies cavernícolas de Blaberinae que são encontradas em cavernas com guano, mas normalmente vivem em troncos ocos. Nenhuma espécie é conhecida de praias, mas podem ser encontradas em áreas adjacentes sobre terreno arenoso, como nas moitas da vegetação de restinga em Maricá, no Estado do Rio de Janeiro (Blattellinae e Epilamprinae) (Grandcolas & Pellens, obs. pessoal), ou na vegetação de Los Molles e Pichidangui na parte central do Chile (Villagra & Schapheer 2016; Schapheer *et al.* 2017).

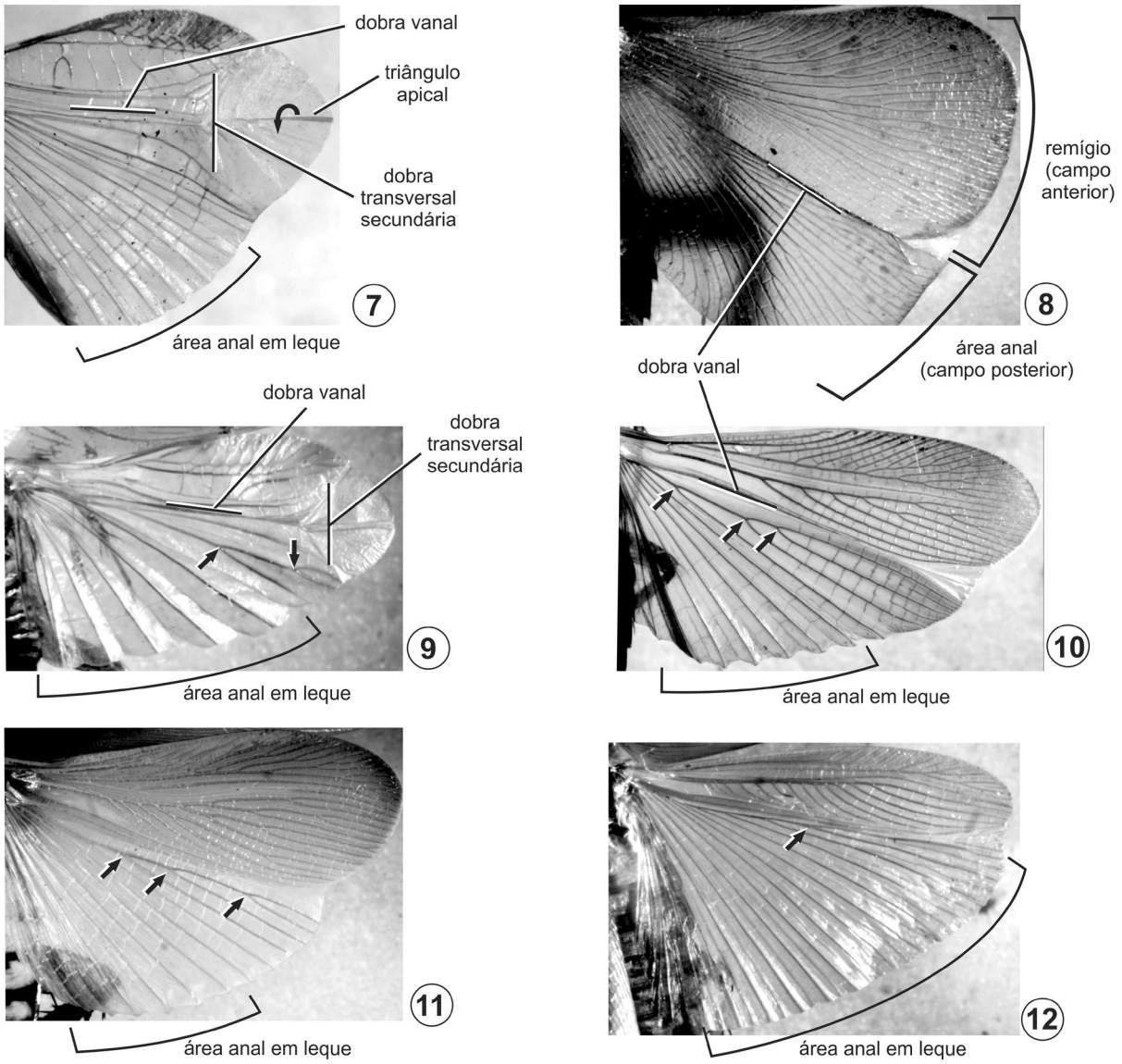
As baratas são bem conhecidas no registro fossilífero e muitos fósseis "rochoides", com ou sem ovipositor externo, são conhecidos do carbonífero (cerca de 315 Ma). Muitos livros de Entomologia mencionam sua abundância e riqueza no Paleozoico (Cornwell 1968; Guthrie & Tindall 1968). Essa visão, no entanto, não é correta. Ela é baseada na hipótese de que os Dictyoptera paleozoicos com ovipositores realmente formam um grupo monofilético com as baratas modernas (Roth 1970). As baratas modernas não têm ovipositor externo e os fósseis mais antigos datam do Cretáceo Inferior (~ 120 Mya). Um estudo recente utilizando vários fósseis para a calibração da evolução de Dictyoptera (Mantodea, Blattaria e Isoptera), mostra que a amplitude temporal da origem de Blattaria moderna é muito mais ampla do que suposta anteriormente (Legendre *et al.* 2015). Este estudo postula uma origem no carbonífero superior ou permiano inferior.

Três livros têm sido referências para estudo de Blattaria (baratas) (Cornwell 1968; Guthrie & Tindall 1968; Bell & Adiyodi 1981). A monografia de Roth & Willis (1960) é uma fonte útil sobre ecologia e comportamento, como também as revisões de Schal *et al.* (1984) e de Grandcolas (1999). O catálogo de Princis (1962-1971) é inestimável para o estudo taxonômico. O catálogo de Pellens e Grandcolas (2008) e sua recente atualização (Pellens *et al.* 2023) são referências indispensáveis para o estudo de Blattaria no Brasil. Roth (2003a) sintetizou a maior parte de seu trabalho taxonômico e conceitual numa monografia muito informativa. Os estudos de Grandcolas (1994c, 1996, 1997a, 1999) são fundamentais para a compreensão da filogenia, sistemática, taxonomia e biologia. O estudo de Legendre *et al.* (2015) é a referência mais completa de datação molecular calibrada com vários registros fósseis. O artigo de Beccaloni & Eggleton (2011) sintetizou a taxonomia dos grandes grupos. Finalmente, o catálogo das baratas da Austrália é um estudo completo de uma outra região com alta diversidade biológica (Rentz 2014).

Recursos de internet incluem o Cockroach Species File Online (Beccaloni 2014), a referência de tipos de Dictyoptera do MNHN (MNHN 2021), o Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (Pellens & Grandcolas 2023) e, finalmente, o site do GBIF (2023) que integra informações de taxonomia e ocorrência.

Morfologia (adultos). Cabeça opistognata, geralmente com olhos bem desenvolvidos. Dois ocelos laterais (Figs 23.1-3). Antena filiforme ou moniliforme. Aparelho bucal mastigador com mandíbula forte. Palpo maxilar com cinco artículos e palpo labial com três. Tórax em forma de escudo, frequentemente achatado e mais largo do que longo. Pernas cursoriais ou fossoriais com coxas largas e tíbias com espinhos bem desenvolvidos. Fêmur com espinhos peculiares na margem ântero-ventral. Tarsos pentâmeros, frequentemente com pulvilos e quase sempre duas garras, com ou sem arólio. Tégmina e asa posterior de vários tamanhos. Quando totalmente desenvolvidas, tégmina mais esclerosada e, na maioria das vezes, cobrindo totalmente a asa membranosa. Asas dobradas de maneiras diferentes, com uma área anal bem desenvolvida dobrada sobre o remígio, plissada em toda a área anal ou em parte dela (Figs 23.7, 9-12), ou não plissada (Fig. 23.8). Há espécies com tégmina e asa reduzidas ou ausentes, e a tégmina sempre está presente quando a asa está presente. Abdômen com dez tergitos bem desenvolvidos e o segmento XI em forma de uma placa supra-anal. Esternitos bem desenvolvidos: oito nos machos, com o esternito IX em forma de placa subgenital portando um par de estilos (Fig. 23.15); seis na fêmea, com o esternito VII em forma de placa subgenital, com (Fig. 23.13) ou sem válvulas (Fig. 23.14). Tergos frequentemente com glândulas conspícuas (Fig. 24.6), mas com muitas outras aberturas glandulares, embora não visíveis a olho nu. Genitália do macho assimétrica, geralmente com três falômeros e com muitos escleritos pequenos e complicados (Grandcolas 1996). Genitália da fêmea com ovipositor curto, com três pares de válvulas escondidas no interior da cripta genital. Cercos multiarticulados, com várias cerdas diferentes envolvidas na locomoção e fuga; reduzido em espécies escavadoras.

Imaturos. Os ovos são encapsulados em ootecas, que são postas e às vezes coladas a um substrato ou enterradas, ou retraídas numa bolsa incubadora abdominal (ovoviparidade ou viviparidade). Também existem formas intermediárias, com a ooteca mantida na extremidade do abdômen da fêmea até a eclosão dos ovos (Roth 1970). As ootecas são muito diversas em tamanho e forma, podendo ser mantidas na vertical com a quilha na posição dorsal ou serem rotacionadas lateralmente antes da deposição ou da eclosão na extremidade do abdômen (Roth 1971). As ninfas são similares aos adultos, exceto pela ausência de asas e de peças genitais. Nas fêmeas, as peças genitais e especialmente as valvas

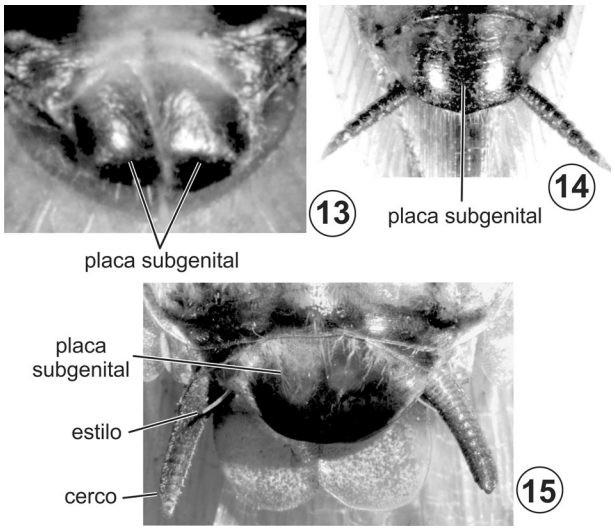


Figuras 23.7-12.Baratas**.** Asas posteriores. **7**, *Oulopteryx meliponarum* Hebard (Corydiidae), triângulo apical ou campo apendicular enrolado (representado pela seta curva); **8**, *Pelmatosilpha guianae* Hebard (Blattidae); **9**, *Anaplecta pulchella* Rehn (Ectobiidae Anaplectinae); **10**, *Neoblattella poecilops* Hebard (Ectobiidae Pseudophyllodromiinae); **11**, *Periplaneta australasiae* (Fabricius) (Blattidae); **12**, *Epilampra amapae* Rocha e Silva Albuquerque & Gurney (Blaberidae). As setas nas figuras 9-12 indicam dicotomias nas veias.

do ovipositor são moldadas pela divisão e retração progressiva no átrio do último esterno ninfal.

Biologia. O grupo é conhecido por habitar todos os ecossistemas (Roth & Willis 1960; Grandcolas 1999) e as guildas ecológicas geralmente estão associadas aos diferentes tipos de matéria orgânica em decomposição onde se encontram, do solo à copa das árvores incluindo todo tipo de folhiço suspenso, como na bainha de palmeiras e de outras plantas epífitas, nos tanques de bromélias, no folhiço acumulado nos ninhos de aves e também nas grutas, cavidades em troncos ocos, casca solta de troncos mortos sobre o solo ou ainda em pé. Na Amazônia Guianense, por exemplo, foram inferidas onze guildas (Grandcolas 1994b). Em certa medida, os hábitats estão associados com dietas específicas, cuja especialização não deve ser subestimada: baratas alimentam-se de folhas mortas (*Epilampra* spp., Blaberidae), fungos, microrganismos e diversos itens ricos em nitrogênio (muitas espécies de Blattellidae, algumas Blaberidae subcortícolas), ou madeira em decomposição (*Parasphaeria* spp., Blaberidae). A maioria das espécies é noturna, ativa desde o crepúsculo até por volta da meia noite, embora algumas espécies de Anaplectinae e Pseudophyllodromiinae sejam diurnas no folhiço terrestre de florestas perenifólias (Schal & Bell 1986; Grandcolas 1994b, c). Para algumas espécies, o hábitat de refúgio durante o dia não é o mesmo que o hábitat utilizado para forragear durante a noite como, por exemplo, espécies de *Lamproblatta* Hebard, que se refugiam em troncos mortos no solo e forrageiam no folhiço (Gautier & Deleporte 1986; Grandcolas 1994b).

Os comportamentos reprodutivos são diversos (veja "Imaturos"). A comunicação por feromônio está envolvida na reprodução, modulando o comportamento das espécies no sub-bosque florestal (Schal & Bell 1986; Schal *et al.* 1984).



Figuras 23.13-15. Baratas**.** Placa subgenital, vv. **13**, *Latindia dohrniana* Saussure & Zehntner (Corydiidae, Latindiinae) com duas válvulas, fêmea; **14**, *Xestoblatta amaparica* Rocha e Silva Albuquerque & Gurney (Ectobiidae, Blattellinae), fêmea, placa em peça única; **15**, *Blaberus giganteus* (L.) (Blaberidae, Blaberinae), macho.

Os comportamentos sociais também são diversos, variando de solitário, como as espécies de *Epilampra* Burmeister (Blaberidae) no folhiço do solo na floresta, a gregário, como algumas espécies cavernícolas de *Xestoblatta* Hebard da Amazônia (Blattellidae) em troncos ocos, ou como algumas espécies de *Lanxoblatta* Hebard (Blaberidae, Zetoborinae) sob as cascas soltas. Existem também espécies subsociais, como, por exemplo, as espécies xilófagas de *Parasphaeria* Brunner von Wattenwyl (Blaberidae). As fêmeas de *Parasphaeria boleiriana* Grandcolas & Pellens cuidam das ninfas durante cerca de duas semanas em uma câmara nas galerias que elas escavam no interior de troncos mortos. Nestas galerias observamos a coexistência de indivíduos de diferentes gerações, uma premissa fundamental para a origem do comportamento social em Dictyoptera (Pellens *et al.* 2007b). Esses comportamentos sociais também são mediados por feromônios, entre outros modos de comunicação.

Baratas são predadas por um vasto número de invertebrados e vertebrados. Entretanto, formigas, em particular formigas-de-correição (Ecitoninae), são provavelmente os mais importantes predadores, atacando todas as espécies do sub-bosque, exceto aquelas que ficam imóveis (tanatose) (Grandcolas & Deleporte 1994). Por essa razão, correições são tradicionalmente conhecidas como aliadas nas residências do interior, pois geralmente exterminam temporariamente os insetos que vivem escondidos nas casas ou nos ranchos (Costa Lima 1938). As vespas *Podium* Fabricius e *Trigonopsis* Perty (Hymenoptera, Sphecidae) aprovisionam seus ninhos, construídos de lama, com ninfas de Blaberidae, Epilamprinae (Roth & Willis 1960). Parasitas ou parasitoides de ovos também são conhecidos por terem importante impacto nas populações de baratas (Roth & Willis 1960). Nos desertos da Arábia Saudita, larvas de moscas Bombyliidae (Diptera) foram observadas dentro das ootecas de *Heterogamisca chopardi* Uvarov (Grandcolas 1995). Este tipo de predação ou de parasitismo ainda é pouco documentado e precisaria ser pesquisado em outras espécies e regiões. Baratas são frequentes na dieta de vários pequenos mamíferos didelfídeos (Santori *et al.* 1995, 1997).

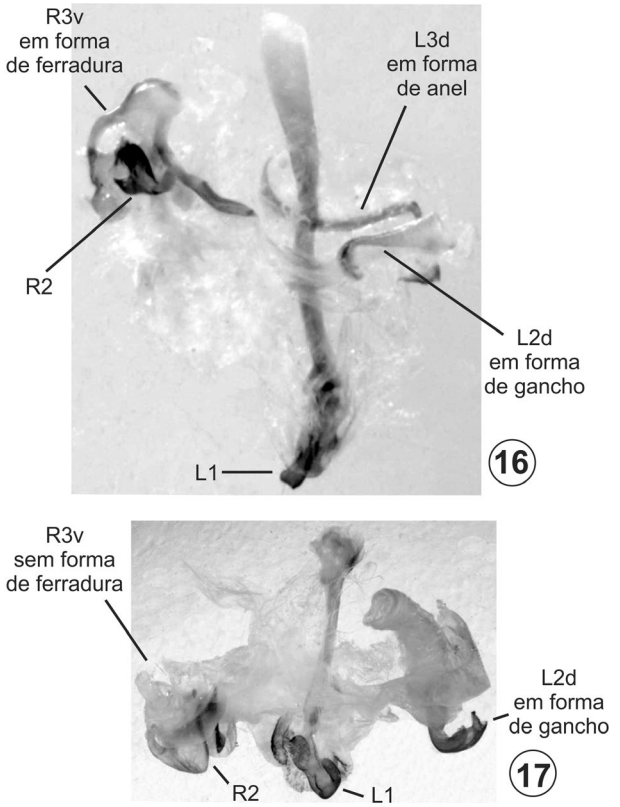
Existem vários comportamentos para evitar a predação: secreção de alomônios, como em algumas espécies de Blaberinae ou Zetoborinae (Blaberidae) (Grandcolas 1998a), tanatose, em Zetoborinae e Blaberinae (Blaberidae) (Grandcolas & Deleporte 1994; Pellens & Grandcolas 2003), colas produzidas por glândulas tergais, em Nyctiborinae (Ectobiidae) (Schal *et al.* 1982), e também o ato de se enterrar nos detritos de troncos ocos ou sob troncos caídos, como em ninfas de *Blaberus* Serville, *Eublaberus* Hebard ou *Minablatta* Rehn (Blaberidae).

As baratas domésticas compartilham as características comuns de serem pequenas, noturnas, rápidas, gregárias, prolíficas e resistentes ao ressecamento. Um estudo de Grandcolas (1998a) mostrou que estas características estão dentro da amplitude das variações observadas para todas as espécies, mas que são mais restritas. O tamanho pequeno e a resistência ao ressecamento facilitam a vida em lugares pequenos e mais secos, comuns em casas; o hábito noturno protege-as de serem detectadas; o desenvolvimento rápido e o gregarismo permitem a rápida reprodução e permanecer juntas em espaços pequenos durante o dia, sem serem afetadas pela superpopulação (Grandcolas 1998b).

Classificação. A classificação usada neste capítulo segue Grandcolas (1993b, 1994a, 1996, 1997a, b), que revisou os esquemas anteriores de Princis (1962-1971), McKittrick (1964) e Roth (1970), ajustada à proposição de Beccaloni & Eggleton (2011), que trouxe à utilização as famílias Ectobiidae e Corydiidae, que haviam caído no esquecimento. A classificação de Grandcolas foi corroborada por Roth (1970) com seus próprios resultados sobre a evolução do comportamento reprodutivo, generalizando-a em uma série de artigos taxonômicos. Mais tarde, Grandcolas (1996) analisou cladisticamente esses grupos usando uma amostragem maior de táxons e caracteres (221 gêneros). Legendre *et al.* (2015) encontrou a mesma resolução para a maior parte das famílias, no mais completo estudo sobre Dictyoptera realizado até agora. Esta classificação não é apenas baseada numa maior amostragem taxonômica, mas também a única que inclui espécies de todas as subfamílias descritas até agora. Infelizmente, no nível de famílias, a classificação em vigor (Beccaloni & Eggleton 2011) inclui subfamílias bem conhecidas por serem parafiléticas nas famílias Ectobiidae e Corydiidae (ver detalhes, em seguida, no item Relações Filogenéticas). Na classificação de Beccaloni & Eggleton (2011), Blattaria (baratas) contém oito famílias sendo que cinco têm espécies com registro para o Brasil (Grandcolas & Pellens 2021), cujos números são informados entre parênteses, mais três espécies *incertae sedis*.

Blaberidae (238)
Blattidae (17)
Corydiidae (19)
Cryptocercidae
Ectobiidae (488)
Lamproblattidae (4)
[Nocticolidae]
Tryonicidae
Incertae sedis (3)

Relações filogenéticas. A filogenia de Blattaria (baratas) tem uma história recente, que certamente ainda não encontrou a



Figuras 23.16-17. Baratas**.** Genitália do macho, vd. **16**, *Anisopygia decora* Hebard (Ectobiidae, Pseudophyllodromiinae); **17**, *Blaberus giganteus* (L.) (Blaberidae, Blaberinae). Nomes dos escleritos de acordo com McKittrick (1964) modificado por Grandcolas (1996).

resolução final da história evolutiva do grupo. Os primeiros estudos, baseados na morfologia, confirmaram a existência de seis famílias monofiléticas (Grandcolas 1996), corrigindo assim as proposições anteriores de Princis (1962-197); McKittrick (1964) e Roth & Willis (1960). A chegada dos estudos moleculares trouxe suporte significativo para várias famílias identificadas por Grandcolas (1996). Mas também introduziu dúvidas e incertezas neste esquema (Inward *et al.* 2007; Legendre *et al.* 2015; Wang *et al.* 2017; Evangelista *et al.* 2019), principalmente devido ao pequeno número e à distribuição agregada de táxons e caracteres. Estes estudos frequentemente utilizaram muitos espécimes de algumas famílias e poucos ou nenhum de outras, introduzindo parafilias ou monofilias que podem ser artefatos. Uma síntese das relações filogenéticas entre as famílias é apresentada na (Fig. 23.18).

Baseado nestas informações, Beccaloni & Eggleton (2011) propuseram mudanças significativas na hierarquia taxonômica para correlacionar com os principais grupos propostos pela filogenia molecular inferida com poucos marcadores por Inward *et al.* (2007), que indica a parafilia das baratas em relação aos cupins (dos quais o gênero norte-americano e do leste asiático *Cryptocercus* Scudder seria o parente próximo). As outras modificações principais têm consequências taxonômicas mais gerais, envolvendo conceitos diferentes daqueles utilizados por Grandcolas & Pellens (2012). A eles pertencem os nomes de Polyphagidae alterados para Corydiidae, e de Pseudophyllodromiidae (ex-Blattellidae) que passou a subfamília em Ectobiidae. Eles restabeleceram um conceito de Ectobiidae que inclui

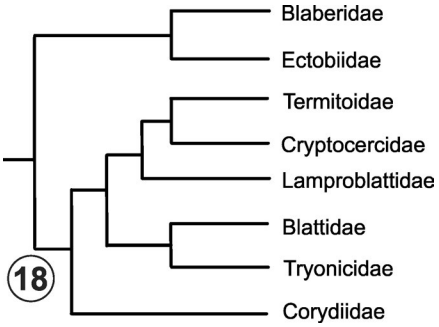


Figura 23.18. Baratas**.** Cladograma das famílias mostrando uma síntese de duas filogenias mais completas e recentes (Legendre *et al.* 2015 e Evangelista *et al.* 2019). Observe que este cladograma é simplificação destas grandes filogenias moleculares. Assim, ele não mostra os detalhes, que são parcialmente incongruentes nas reconstruções recentes, especialmente no que concerne as monofilias dúbias de Ectobiidae e Tryonicidae, respectivamente. Note, também, que os térmitas são considerados como uma família no interior de Blattaria. Nocticolidae, não apresentado nesta figura, é parafilético de Corydiidae, mostrando a necessidade de estudos incluindo mais espécimes desta família para definir sua posição.

implicitamente cinco subfamílias, Anaplectinae, Blattellinae, Ectobiinae (exclusivamente do Velho Mundo), Nyctiborinae e Pseudophyllodromiinae. Por uma questão de consistência, daqui por diante, neste texto, empregaremos a proposta de Beccaloni & Eggleton (2011) mesmo que este novo conceito não se correlacione com todas as hipóteses moleculares recentes (de toda maneira, elas são inconsistentes entre si) e tenha o inconveniente de colocar famílias anteriores como subfamílias brutas em uma mesma família, assumindo implicitamente a monofilia, em contradição com Grandcolas (1996) e estudos subsequentes.

Importância. A importância econômica das baratas está relacionada com infestações que provocam baixo nível de higiene e doenças, principalmente alergias, bem como com a destruição e depreciação de vários produtos industriais em todo o mundo. Infestações são causadas por não mais que vinte espécies de baratas que são domésticas. Menos de dez dessas são pragas e apenas cinco, *Blattella germanica* (L.), *Supella longipalpa* (Fabricius), *Periplaneta americana* (L.), *Periplaneta australasiae* (Fabricius) e *Blatta orientalis* L., são ubíquas e presentes em todos os estabelecimentos humanos. O custo real das infestações de baratas no Brasil é difícil ou quase impossível de avaliar neste momento devido à falta de estatísticas apropriadas, mas é certamente alto. Para exemplificar, o custo do controle de baratas em um apartamento de 100 m^2 na cidade do Rio de Janeiro ou de São Paulo é de aproximadamente 100 dólares americanos (P. Grandcolas e R. Pellens, inf. pess.).

Os estabelecimentos humanos proporcionam uma situação propícia para infestações de baratas, visto que com frequência têm espaços intersticiais e resíduos alimentares. Além disso, o transporte de alimentos, terra, estrume e bens, tão comum nas sociedades humanas, proporcionam condições ideais para a dispersão para outras partes do planeta e novas recolonizações (Grandcolas 1998b; Pellens & Grandcolas 2002).

A importância médica das baratas geralmente é associada com a dispersão de agentes patogênicos causadores de doenças pelas espécies domésticas, particularmente devido ao hábito de se alimentarem de todo tipo de matéria orgânica (de alimentos

a fezes) e assim transportarem uma ampla gama de patógenos. As baratas são hospedeiras de bactérias e helmintos patogênicos, transportam ovos de helmintos, vírus, protozoários e fungos. São capazes de contaminar alimentos ao transportarem organismos patogênicos em residências, restaurantes e hospitais (Roth & Willis 1957). Em casos de infestações, tem sido relatado frequentemente que baratas caminham pelo rosto de pessoas dormindo (adultos, crianças e bebês), atraídas por secreções nasais e orais. Com o contato direto, provocam edemas oculares e dermatites, entre as quais uma erupção de bolhas no rosto em torno da boca, denominada herpes blattae, provavelmente causada por secreções liberadas na pele (Roth & Willis 1957). Elas também podem entrar nas orelhas e nas narinas, onde, se retidas, causam infecções que requerem tratamento de emergência ou hospitalização para serem removidas (Figueiredo *et al.* 2002).

Alergias, particularmente respiratórias, que aumentam a sensibilidade à asma, estão se tornando reconhecidas como doenças importantes associadas às baratas. A asma de barata tem sido descrita como uma doença mais severa, associada com sintomas perenes e altos níveis de imunoglobulina (IgE) total. É causada por vários alergênicos derivados que se encontram na saliva, nas fezes, em secreções, nas exúvias, nos detritos e nos corpos mortos. A exposição a altos níveis de alergênicos de baratas em casa é o maior fator de risco para sintomas em indivíduos sensibilizados. A importância de alergias respiratórias causadas por baratas está aumentando em todo o mundo, particularmente devido à tendência da população permanecer mais tempo em casa para trabalho e lazer. No Brasil, contudo, alergias respiratórias causadas por baratas são mais comuns em habitações de populações de baixa renda, o tipo de estabelecimento mais exposto às infestações em regiões tropicais.

A importância ecológica das baratas é pouco estudada e compreendida. Em um estudo sobre a produtividade, energia e ciclagem de nutrientes de *Epilampra irmleri* Rocha e Silva & Aguiar, a espécie de barata mais abundante em floresta inundada na Amazônia Central, foi mostrado que somente essa espécie consome 5.6% do folhiço produzido anualmente. No entanto, o seu papel indireto na decomposição foi estimado como muito maior, uma vez que elas fragmentam pelo menos duas vezes a quantidade de folhiço consumido e suas fezes contêm uma concentração maior de minerais (Irmler & Furch 1979). Na Amazônia, em áreas de floresta com alto teor de fósforo, foi registrada maior riqueza específica de Blattaria (baratas), sugerindo que pode haver uma relação entre a ação de baratas e a disponibilidade deste nutriente (Tarli *et al.* 2014). *Parasphaeria boleiriana* Grandcolas & Pellens, na floresta Atlântica brasileira, certamente causa um forte impacto na fragmentação de madeira morta, um problema que precisa ser mais bem estudado (Pellens *et al.* 2002).

Na realidade, o papel dos macroartrópodes na decomposição é bastante complexo e principalmente indireto. Ao morder e beliscar o folhiço e a madeira morta, eles aumentam a superfície específica da matéria orgânica a ser atacada pelos microrganismos. A matéria orgânica que constitui as fezes é usualmente mais rica em nutrientes, mesmo que não esteja realmente decomposta. O seu papel na dispersão e no controle das populações de microrganismos também é certamente alto. Conforme mostrado para espécies domésticas, as baratas podem transportar microrganismos, movendo-os para qualquer lugar em um ecossistema, incluindo para interstícios no folhiço, na copa, no interior de troncos ocos, galerias etc. Seu papel no controle de populações de microrganismos está associado ao fato de que eles também ingerem os microrganismos que se desenvolvem na matéria orgânica em decomposição ou nas folhas. Num estudo recente com o qual colaboramos, mostramos a importância destes sistemas de interações complexas, chamados holobiontes ecossistêmicos, para a ciclagem de nutrientes ao nível global (Schapheer *et al.* 2021).

Outro assunto que permanece a ser explorado é a importância das baratas enquanto polinizadores de plantas, conforme mostrado por Nagamitsu & Inoue (1997) e Schapheer *et al.* 2017. Considerando a alta diversidade de espécies em florestas tropicais, não seria surpreendente se mais espécies de baratas polinizadoras fossem encontradas. Igualmente, apenas começa-se a conhecer como as populações são afetadas por perturbações e a importância de pequenos fragmentos florestais para a conservação das espécies (Pellens & Grandcolas 2007).

Coleta e fixação. Tradicionalmente, as baratas são capturadas com armadilhas luminosas ou Malaise. Mas essas são extremamente ineficientes para muitas espécies, inclusive a maioria das espécies do sub-bosque, particularmente aquelas que vivem em hábitats específicos. O melhor método de coleta é por meio de amostragem direta, especialmente durante o início da noite usando um puçá especial para capturar insetos, ou um tubo acrílico para a captura ativa dos indivíduos. Para capturar com o tubo, coloca-se a abertura sobre o indivíduo e deixando-o mover-se para o interior. Atenção para sacudir bem o tubo antes de abrir, para evitar que elas escapem. As baratas são detectadas sem necessidade de instrumentos ópticos e a busca deve ser feita por exploração direta nos hábitats potenciais, como troncos mortos, sob cascas soltas, entre pedaços de madeira morta, na poeira sob troncos, ou em buracos e cavernas etc. Armadilhas pitfall (feitas com qualquer tipo de óleo espalhado em quantidades mínimas na parede de um tubo ou de uma lata) são úteis para capturar espécies que vivem em troncos ocos e em pequenas cavernas.

Para uma amostragem geral da comunidade, a abordagem mais compreensiva é através da observação direta e captura dos indivíduos detectados no folhiço, nos troncos ou pousados sobre as folhas e troncos de plantas do sub-bosque, ou em qualquer outro hábitat durante as primeiras quatro horas da noite (Schal & Bell 1986; Grandcolas 1994b, c). Nesse caso, cada hora de amostragem pode ser tomada como uma unidade amostral e pode ser usada para estudos comparativos de diversos parâmetros da comunidade (Pellens *et al.* 2011). Além disso, para ser completo, esse tipo de busca direta também permite observar o hábitat e o comportamento.

Uma vez coletados, utiliza-se frascos com fitas impregnadas com piretroide, tipo "Vaportape II", ou vidros com algodão e acetato de etila, para matar os espécimes. A melhor maneira de transportar do campo para o laboratório é colocando os espécimes em camadas de algodão, onde são mantidos até serem finalmente preparados para as coleções. Amostras em álcool (por exemplo, a metade de uma perna) podem ser guardadas para futuros estudos de DNA. A genitália pode ser dissecada em espécimes reidratados e, então, mantida em glicerina em peque-

nos frascos de genitália fechados com tampas, preferencialmente de cortiça e alfinetados sob o espécime. Na medida do possível, evitar tampas plásticas ou de polipropileno, que reagem com a glicerina com o tempo. Materiais permanentes devem ser alfinetados e mantidos em coleções de Museus, incluindo etiquetas preferencialmente com tintas permanentes (tipo nanquim), evitando impressoras jato de tinta ou laser.

Chave para as famílias (as ninfas não têm a maioria dos caracteres para identificação ao nível de família ou subfamília e devem ser cuidadosamente comparadas com adultos identificados).

1. Preto-brilhante, áptera. Placa subgenital da fêmea com duas válvulas (Fig. 23.13). Genitália do macho bem esclerosada, visível na extremidade do abdômen sob a placa subgenital. Clípeo em peça única, não separado da fronte por uma sutura (Fig. 23.3). Tamanho médio (10-25 mm) …… **Lamproblattidae**

— Com outra combinação de caracteres ……..... **2**

2(1). Clípeo em duas partes, com o pós-clípeo separado da fronte por uma sutura (Figs 23.1-2). Quando alado, área anal da asa não plissada e remígio sem dobras transversais secundárias (Fig. 23.8). Placa subgenital da fêmea sempre com duas válvulas (Fig. 23.13) ……..…. **Corydiidae** (parte)

— Clípeo em peça única, pequeno, sem sutura com a fronte (Fig. 23.3). Quando alado, área anal da asa plissada ou não. Placa subgenital da fêmea com duas válvulas ou não ……..…. **3**

3(2). Asa em repouso com a área anal plissada dobrada sobre o remígio e com um triângulo apical (= campo apendicular) enrolado sobre o restante (Fig. 23.7) …… **Corydiidae** (parte)

— Área anal da asa plissada ou não. Se tiver um triângulo apical conspícuo, nunca enrolado (Figs 23.8-12) ……..…. **4**

4(3). Área anal da asa não plissada, mas dobrada sobre o remígio em repouso (Fig. 23.8), ou com uma dobra em leque, mas não incluindo as seis primeiras veias da área anal (Fig. 23.11). Sempre com coloração escura ou castanho-ferruginosa, com tegumento não pubescente. Tamanho médio a grande (10-50 mm). Placa subgenital da fêmea com duas válvulas proeminentes (Fig. 23.13) …… **Blattidae**

— Área anal da asa plissada (exceto *Hormetica* Burmeister; ver a forma do pronoto na Fig. 23.4). Coloração diversa. Tamanho médio a grande (10-50 mm). Placa subgenital da fêmea sem válvulas ou com válvulas não proeminentes (em vista lateral) (Fig. 23.14) …..... **5**

5(4). Asa com dobra transversal secundária (Fig. 23.9), que se dobra sobre o restante da asa. Primeira veia da área anal com duas dicotomias, com veias curtas a partir da bifurcação (Fig. 23.9). Área plissada nunca inclui as três ou quatro primeiras veias dessa área. Tamanho pequeno (<10 mm). Margem anterior do pronoto com cerdas cilíndricas, grandes, longas e retas, direcionadas para cima e para frente (Fig. 23.5). Ooteca nunca rotacionada, mas mantida pela fêmea com a quilha para cima ….....…… **Ectobiidae, Anaplectinae**

— Asa sem dobra transversal secundária (Figs 23.10-12, exceto *Riatia* Walker, que tem outros caracteres, por exemplo, genitália do macho, como os de Ectobiidae Pseudophyllodromiinae, Fig. 23.16). Dobra do vanus em leque, com várias ramificações, todas resultando de longas dicotomias a partir da bifurcação da primeira veia da área anal (Figs 23.10-12). Toda área anal plissada (Fig. 23.12) ou plissada na quarta veia (Fig. 23.10) ou a partir da sexta veia (Fig. 23.11). Tamanho pequeno a muito grande (5-90 mm). Se com cerdas na margem anterior do pronoto (Fig. 23.5), pequenas ou não cilíndricas. Ooteca rotacionada ou não antes da postura …….. **6**

6(5). Alados: toda área anal plissada (Fig. 23.12) (exceto *Hormetica*, Blaberinae, sem área plissada, nesse caso com pronoto como na Fig. 23.4). Primeira veia da área anal com várias dicotomias basais, resultando em veias longas a partir das bifurcações. Genitália do macho com o esclerito L2d (Fig. 23.17) em forma de gancho no lado direito em vista dorsal. Fêmea com uma grande bolsa incubadora ventral, onde a ooteca é incubada após rotação e retração. Cerco usualmente mais curto ou não muito mais longo do que a margem posterior da placa subgenital (Fig. 23.15). Tamanho médio a muito grande (15 mm a 90 mm) …… **Blaberidae**

— Alados: área anal plissada pelo menos a partir da quarta veia longitudinal (Fig. 23.10). Primeira veia da área anal sem dicotomias. Genitália do macho com o esclerito L2d em forma de gancho no lado direito ou esquerdo. Fêmea sem bolsa incubadora. Ooteca rotacionada ou não. Cerco usualmente longo ou direcionado para cima ou delgado e voltado para trás, estendendo-se além da placa supra-anal. Tamanho entre 5-50 mm ……..…. **7**

7(6). Tegumento aveludado, com pubescência dourada (Fig. 23.6). Antena geralmente escura e espessa (Fig. 23.6). Tergo ninfal frequentemente glandular (Fig. 23.6). Genitália do macho com o esclerito L2d em forma de gancho no lado esquerdo (Fig. 23.17). Tamanho médio a muito grande (15-60 mm) ..... **Ectobiidae, Nyctiborinae**

— Tegumento liso ou rugoso, possivelmente pubescente, mas não aveludado. Antena raramente espessa em todo o comprimento. Tergo ninfal raramente produz cola. Genitália do macho com o esclerito L2d em forma de gancho no lado direito ou esquerdo (Fig. 23.16). Tamanho médio a pequeno (5-30 mm) …… **8**

8(7). Genitália do macho (Fig. 23.16) com o esclerito L2d em forma de gancho no lado direito, esclerito L3d arredondado, R3v em forma de ferradura. Ooteca nunca rotacionada antes da postura ….....……. **Ectobiidae, Pseudophyllodromiinae**

— Genitália do macho com o esclerito L2d em forma de gancho no lado esquerdo e os outros escleritos não como acima. Ooteca rotacionada antes da postura (quilha lateral) .... **Ectobiidae, Blattellinae**

Famílias em ordem alfabética. Para cada família, informações taxonômicas e registros biológicos mais precisos, se não mencionados abaixo, podem ser encontrados respectivamente no catálogo de Princis (1962-1971) e na monografia de Roth & Willis (1960) e Roth (2003a). Apesar do trabalho importante e de longa duração de Rocha e Silva Albuquerque e seus alunos (Lopes & Oliveira 2000), a fauna do Brasil ainda está longe de ser razoavelmente inventariada e muitos táxons serão encontrados no futuro, incluindo alguns já conhecidos em países vizinhos.

Táxons representados no Brasil exclusivamente por espécies domésticas ou peridomésticas estão indicados com asterisco (*).

Blaberidae. Inclui seis subfamílias que ocorrem no Brasil. Vários caracteres são comuns a essas subfamílias, incluindo tamanho do corpo de médio a grande, ovoviviparidade com uma bolsa incubadora da ooteca (Roth 1970) e ocorrência de comportamentos sociais elaborados. Alguns registros filogenéticos e taxonômicos recentes para as subfamílias são encontrados em Grandcolas (1993b, 1997b, 1998a), Roth (2003a) e Pellens *et al.* (2007a). A identificação ao nível de subfamília é difícil, com

frequente referência às partes genitais do macho. Ela contém as subfamílias apresentadas em seguida e o gênero *Mioblatta* Saussure & Zehntner que permanece *incertae sedis*.

Chave para as subfamílias

1. Genitália do macho com uma série de espinhos na extremidade do esclerito mediano L1 (Fig. 23.17) …**Blaberinae**

— Genitália do macho sem espinhos na extremidade do esclerito mediano L1 ..... **2**

2(1). Genitália do macho com o esclerito apical de L1 dividido em duas partes alongadas, uma geralmente curvada para trás ..... **Zetoborinae**

— Genitália do macho com esclerito L1 inteiro ….…… **3**

3(2). Placa subgenital do macho com a margem posterior proeminente e arredondada, com uma projeção para trás em cada lado próximo dos estilos curtos. Espécie doméstica ..... **Oxyhaloinae***

— Placa subgenital diferente …….....…….. **4**

4(3). Adultos verde-claros, verde-amarelados, azul-claros, com aspecto transparente e pálido, e com com antena bicolor ..... **Panchlorinae**

— Outras cores e formas de corpo ……....…..…. **5**

5(4). Pronoto castanho, enegrecido, com uma margem amarelo-ferruginosa. Asa bege-clara ou bege-escura e transparente, não mais longa ou não muito mais longa que o corpo. Espécie peridoméstica e partenogenética ….....
..... **Pycnoscelinae***

— Sem esses caracteres. Genitália do macho com a parte interior do esclerito R2 mais curta que a parte exterior ..... **Epilamprinae**

Blaberinae. Essa subfamília, juntamente com seu grupo-irmão, Zetoborinae, é uma das mais diversificadas na região Neotropical (Grandcolas 1993b, c, 1998a; Pellens *et al.* 2007a). Possui espécies de tamanho médio a grande e está bem definido por diversos caracteres muito distintivos das peças genitais do macho, incluindo um esclerito mediano circundado por uma série de espinhos (Grandcolas 1993b). *Hormetica* Burmeister não tem dobra anal plissada na área anal da asa e possui um pronoto de forma peculiar. O grupo tem gêneros endêmicos de diversas regiões florestais, incluindo a Mata Atlântica, com *Hiereoblatta* Rehn, *Monachoda* Burmeister, *Petasodes* Saussure, *Minablatta* Rehn e Monastria Saussure, da qual várias espécies do Brasil foram descritas (Tarli *et al.* 2018), incluindo uma chave para a identificação das ninfas destes cinco gêneros. O grupo é ecologica e comportamentalmente diverso, ocupando diferentes hábitats (Grandcolas 1993c, 1998a; Pellens *et al.* 2007a), da copa — adultos de *Blaberus* Serville ou de *Eublaberus* Hebard — ao sub-bosque florestal, de troncos ocos (*Paradicta* Grandcolas, *Neorhicnoda* Grandcolas, *Minablatta*, ninfas de *Blaberus* ou *Eublaberus*) a cascas soltas (*Petasodes*), epífitas (*Hormetica*) e agarradas à casca sob troncos mortos (*Monastria*; Pellens & Grandcolas 2003). A maioria desses gêneros tem espécies gregárias no Brasil. A ocorrência de espécies grandes em cavernas é um fato muito localizado, pois essas espécies não são troglobíticas. Elas se encontram em cavernas somente quando o guano de morcegos frugívoros é suficientemente abundante para atrair indivíduos que normalmente vivem em troncos ocos. Zompro & Fritzsche (1999) descobriram que uma espécie de *Hormetica* (descrita originalmente como *Lucihormetica*) é luminescente, sendo o primeiro registro de tal caráter para insetos polineópteros. A luminescência é supostamente uma autapomorfia muito plástica, o que não valida que as outras espécies de *Hormetica* (cuja biologia é muito pouco conhecida) formem um grupo monofilético. *Paradicta* e *Neorhicnoda*, descritos da Guiana Francesa, estão provavelmente presentes no Brasil. *Phoetalia* Stål (=*Leurolestes* Rehn & Hebard) compreende espécies que são peridomésticas em todo o mundo e sua presença na fauna brasileira (para um registro recente ver Lopes *et al.* 2004) deve ser por introdução humana (Princis 1962-1971; Roth & Willis 1960). Outros gêneros são *Archimandrita* Saussure, *Bionoblatta* Rehn, *Blaptica* Stål, *Brachycola* Serville, *Hemiblabera* Saussure, *Mesoblaberus* Princis, *Parahormetica* Brunner von Wattenwyl e *Proscratea* Burmeister.

Epilamprinae. É um grupo de espécies de coloração marrom-bege e de tamanho médio, presente em toda a floresta tropical, com importante diversificação filogenética e ecológica na América do Sul e na Ásia. Várias espécies, especialmente de *Epilampra* Burmeister, são baratas grandes muito abundantes do folhiço em termos de densidade e biomassa (Irmler & Furch 1979). *Epilampra* é o gênero de Blaberidae mais diversificado no Brasil, com 40 espécies registradas. Algumas são mais especializadas no folhiço suspenso, como o gênero sexualmente dimórfico *Galiblatta* Hebard, com registros para a Guiana Francesa e Brasil, ou *Pinaconota* Saussure, do folhiço acumulado pela água de pequenas fontes florestais (Rocha e Silva Albuquerque *et al.* 1976). A monofilia da subfamília não está bem definida. É caracterizada pela coloração pontilhada de castanho enegrecido nas asas e no pronoto nas espécies do folhiço (Princis 1960). O grupo inclui também espécies que não se ajustam a essa definição e, até agora, apenas uma apomorfia na genitália do macho foi encontrada para caracterizá-lo (Grandcolas 1993a). Pode-se suspeitar da existência de comportamento subsocial em *Notolampra* Saussure, gênero que ainda compartilha com *Thorax* Saussure, da Ásia, entre outros, a peculiaridade de ter tégminas curvadas, delimitando um espaço sobre o dorso abdominal onde as ninfas jovens de *Thorax* se refugiam após a emergência (Bhoopathy 1998). Outros gêneros da subfamília são *Alphelixia* Roth, *Audreia* Shelford, *Gurneya* Roth, *Litopeltis* Hebard, *Phoraspis* Serville e *Poeciloderrhis* Burmeister.

Oxyhaloinae*. Esta subfamília originalmente de Madagascar e da África está representada no Brasil por duas espécies domésticas, *Rhyparobia maderae* Fabricius (=*Leucophaea maderae*) e *Nauphoeta cinerea* (Olivier). São espécies grandes, domésticas ocasionais, geralmente não encontradas em apartamentos modernos de grandes áreas urbanas.

Panchlorinae. Esse grupo neotropical é denominado segundo a cor esverdeada (algumas vezes azulada dos adultos). As ninfas, no entanto, são castanho-escuras e parecem com as de *Pycnoscelus* Scudder ou de *Parasphaeria* Brunner von Wattenwyl. Em *Panchlora* Burmeister, as ninfas são encontradas nos detritos sob as cascas soltas de troncos mortos ou ainda dentro de galerias de besouros na madeira morta. Outros gêneros da subfamília, como *Achroblatta* Saussure, têm modos de vida muito pouco conhecidos, provavelmente ocorrendo majoritariamente na copa das árvores. O comportamento de acasalamento de algumas espé-

cies de *Panchlora* é anômalo, sem cavalgadura, indo diretamente para a posição de união entre as extremidades posteriores, que é deflagrada com a emissão de som e a reduzida genitália do macho, geralmente sem um gancho.

Pycnoscelinae*. Essa subfamília do sudoeste asiático (Princis 1962-1971) está representada no Brasil apenas com os clones partenogenéticos e sinantrópicos de *Pycnoscelus surinamensis* L. Foi demonstrado que estão presentes em vários lugares perturbados pelo homem (Roth & Willis 1960), incluindo diferentes tipos de plantações como bananeiras, cafezais, onde se enterram na poeira ou na areia à sombra das plantas. Não tem propensão para invadir ambientes naturais adjacentes às plantações (Grandcolas *et al.* 1996; Pellens & Grandcolas 2002).

Zetoborinae. Este grupo foi inicialmente definido com base na forma do corpo alargada e achatada das espécies subcortícolas e, mais tarde, com base na forma alongada e apicalmente encurvada do esclerito genital mediano do macho (Rocha e Silva Albuquerque & Aguiar 1977; Lopes 1978). Seu comportamento social foi estudado em mais detalhes (Van Baaren *et al.* 2002b, 2003) e sintetizado no quadro evolutivo estabelecido por Grandcolas (1998a) e Pellens *et al.* (2007a, b). Muitas espécies têm o comportamento de tanatose, que as permite escapar à predação por formigas-de-correição (Grandcolas & Deleporte 1994). Esse é outro grupo neotropical grande e muito diversificado (Grandcolas 1993b, 1998a) com modo de vida bem diversificado. O modo de vida inclui espécies solitárias do folhiço, como *Thanatophyllum* Grandcolas, provavelmente presente no Brasil (Grandcolas 1993b); espécies gregárias especializadas em casca solta, como em *Lanxoblatta* Hebard, *Phortioeca* Saussure, *Tribonium* Saussure e *Zetobora* Burmeister (Grandcolas 1993c, d); espécies de ninhos de pássaros do gênero *Cacicus* Lacépède (Aves, Fringillidae), como em *Schultesia* Roth (Roth, 1973; Grandcolas 1993d; Van Baaren *et al.* 2002a); e até espécies subsociais xilófagas abrigando flagelados intestinais, como no gênero *Parasphaeria* Brunner von Wattenwyl (Grandcolas & Pellens 2002; Pellens *et al.* 2002; Pellens *et al.* 2007b). Outros gêneros são *Alvarengaia* Rocha e Silva (Albuquerque) & Aguiar; *Phortioecoides* Rehn, *Schistopeltis* Rehn e *Schizopilia* Saussure.

Blattidae. Geralmente caracterizada por caracteres plesiomórficos, como as válvulas da placa subgenital da fêmea ou oviparidade (Princis 1960, 1962-1971). Na realidade, as peças genitais com vários caracteres apomórficos (Grandcolas 1996) e os túbulos de Malpighi estão reunidos em cinco grupos (Leconte *et al.* 1967). Contém poucos representantes na região Neotropical.

Chave para as subfamílias

1. Frequentemente alado, com a área anal não plissada, mas dobrada quando em repouso (Fig. 23.8). Geralmente de coloração castanho-escura ou preta, às vezes com pintas amarelas. Tamanho médio a grande (10-50 mm). Palpo maxilar com o último artículo delgado e com a parte membranosa apical truncada transversalmente; ou com o último artículo arredondado, com a parte apical membranosa truncada obliquamente, mas não alcançando a base do artículo. Ocelos sem delimitação clara nos machos, parecendo pontos brancos cremosos. Espécies silvestres ... **Polyzosteriinae**

— Alado, com a área anal da asa (ausente em algumas fêmeas de *Blatta orientalis*) plissada a partir da sexta veia longitudinal (Fig. 23.11). Coloração geralmente castanha, com pintas mais claras. Tamanho médio a grande (30 mm). Palpo maxilar com o último artículo delgado e com a parte apical membranosa truncada obliquamente e muito próxima de alcançar a base do artículo. Ocelos bem delimitados nos machos, não no mesmo nível da fronte, com uma forma poligonal. Espécies domésticas …….. **Blattinae***

Blattinae*. Essa subfamília é originalmente paleotropical e está presente no Brasil apenas com espécies domésticas — *Blatta orientalis* L., *Periplaneta americana* (L.), *Periplaneta australasiae* (Fabricius), *Periplaneta brunnea* Burmeister e *Periplaneta fuliginosa* (Serville) e *Neostylopyga rhombifolia* (Stoll). Dessas cinco espécies cosmopolitas, *Blatta orientalis* é bem rara e *P. americana* é a mais comum, sendo ubíqua em qualquer sistema urbano.

Polyzosteriinae. Dois gêneros, *Eurycotis* Stål e *Pelmatosilpha* Dohrn, são encontrados no Brasil, com duas e sete espécies descritas, respectivamente. Geralmente se abrigam em epífitas das copas (Rocha e Silva Albuquerque & Lopes 1976; Grandcolas 1994b). A recente observação de alguns caracteres morfológicos indica que esse grupo pode ser parafilético e deve ser restrito aos táxons da Austrália e da Oceania, sendo que os dois gêneros da América do Sul devem ser transferidos para Lamproblattinae (Grandcolas 1997a). Se isso for confirmado, haverá, então, um grupo monofilético de Blattidae sul-americano.

Corydiidae. Da mesma maneira que Blattidae, a família Corydiidae foi tradicionalmente caracterizada com plesiomorfias, como a asa não plissada na área anal ou o clípeo dividido em duas partes. Na realidade, o grupo é caracterizado por diversas características apomórficas nas peças genitais (Grandcolas 1996) e pela presença de um ou dois grupos de túbulos de Malpighi (Leconte *et al.* 1967). Esta família é bem conhecida pelas grandes e notáveis espécies do deserto (Grandcolas 1994a). Mas ela engloba várias subfamílias menores que são mais amplamente distribuídas, porém menos conhecidas (Princis 1962-1971). São notáveis pela retenção de várias características plesiomórficas, como clípeo em duas partes, a dobradura simples das asas e algumas peças genitais muito esclerosadas (Grandcolas 1996). Corydiidae contém as seis subfamílias apresentadas a seguir e o gênero *Melyroidea* Shelford, que permanece como *incertae sedis* quanto à subfamília.

Chave para as subfamílias

1. Asa, quando em repouso, com a área plissada dobrada sobre o remígio (campo anterior) e com um triângulo apical enrolado sobre o restante (Fig. 23.7) …….…… **Oulopteryginae**

— Asa não dobrada dessa maneira ……. **2**

2(1). Pós-clípeo muito grande, com a margem superior alcançando a base das inserções antenais (Fig. 23.1). Válvulas da placa subgenital da fêmea geralmente em proeminência aguda ... **3**

— Pós-clípeo pequeno, com margem superior no máximo tão alta quanto as outras peças bucais (Fig. 23.2). Válvulas da placa subgenital da fêmea geralmente globular (Fig. 23.13). Geralmente de coloração ferrugínea clara, castanha enegrecida ou acinzentada ..... **Latindiinae**

3(2). Asa negra, com ou sem uma mancha amarela e sem venação visível. Espécies domésticas na região Neotropical .... **Euthyrrhaphinae***

— Asa nunca negra, de cores brilhantes ou transparentes e no máximo a primeira metade sem venação visível .... **Holocompsinae**

[Corydiinae]. Tem registro duvidoso para o Brasil. Algumas ninfas de *Homoeogamia* Burmeister, gênero conhecido apenas no México, haviam sido identificadas no século XIX como sendo do Brasil (Princis 1962-71).

Euthyrrhaphinae*. A espécie peridoméstica exótica *Euthyrrhapha pacifica* (Coquebert) foi encontrada no Brasil (Rocha e Silva Albuquerque 1972).

Holocompsinae. Os gêneros *Hypercompsa* Saussure e *Holocompsa* Burmeister têm espécies conhecidas no Brasil. São caracterizados pelo tamanho pequeno, venação da asa muito derivada e ecologia peculiar. São encontrados nas galerias pequenas e vazias das partes mortas de velhos ninhos de cupins, de maneira semelhante à subfamília africana Euthyrrhaphinae.

Latindiinae. Estão associados a troncos e cascas. As espécies de *Latindia* Stål abrigam-se e põem suas ootecas sob a casca solta de troncos mortos (Grandcolas 1994b), e às vezes sob pedras. Espécies de *Bucolion* Rehn, *Melestora* Stål e *Stenoblatta* Walker são encontradas durante a noite em troncos sobre a casca de árvores vivas.

Oulopteryginae. É um grupo enigmático. As espécies de *Oulopteryx* Hebard têm a asa dobrada de uma forma única e complicada: quando em repouso, fica com a área anal plissada dobrada sobre o remígio e com o triângulo apical enrolado sobre o restante (Fig. 23.7) (Princis 1960). Foram descritas de ninhos de abelhas Meliponini e nunca mais foram coletadas.

Ectobiidae. Tradicionalmente contém as subfamílias Pseudophyllodromiinae, Blattellinae, Nyctiborinae e incluímos aqui a subfamília Anaplectinae. Gêneros *incertae sedis*, incluindo algumas formas assim chamadas de Atticolidae são: *Atticola* Bolivar, *Caloblatta* Saussure, *Ceuthobiella* Hebard, *Liosilpha* Stål, *Lophometopum* Hebard, *Myrmeblattina* Chopard, *Phorticolea* Bolivar (=*Nothoblatta* Bolivar) e *Sciablatta* Hebard e *Macrophyllodromia* Saussure & Zehntner. A chave para as subfamílias de Ectobiidae estão diretamente na chave principal.

Anaplectinae. Representada por *Anaplecta* Burmeister e *Maraca* Hebard. Compreende espécies pequenas (menos de 10 mm) e sempre foi bem caracterizada pela dobra da asa, que é complicada, com uma dobra transversal secundária após as dobras longitudinais usuais (Princis 1960, 1962-1971; McKittrick 1964). Vários outros caracteres foram encontrados, sendo o mais evidente a presença de cerdas notavelmente retas, longas e cilíndricas na borda do pronoto (Fig. 23.5) (Grandcolas 1996). É mais diversa do que o pequeno número de gêneros leva a imaginar. Existem muitas espécies que diferem pela forma, coloração e venação das asas e por modificações profundas na morfologia da genitália. Têm modos de vida contrastantes e diferentes espécies são especializadas em diversos hábitats, como cavernas, folhiço sobre o solo, troncos ocos e ninhos de aves (Grandcolas 1994c). *Riatia* Walker (Ectobiidae: Pseudophyllodromiinae) apresenta várias convergências com espécies de Anaplectinae do ponto de vista da morfologia externa, até mesmo em termos de dobra das asas, mas a genitália possui muitas diferenças.

Blattellinae. É uma enorme subfamília cosmopolita, mas ainda pouco conhecida, necessitando vários estudos de revisão. Como consequência desse pouco conhecimento, o número de gêneros e espécies registradas é certamente subestimado. Mesmo assim, Blattellinae corresponde à segunda subfamília mais diversa no Brasil, com 168 espécies registradas. As espécies são muito semelhantes às de Pseudophyllodromiinae, embora filogeneticamente bem distintas, ao contrário do que era assumido em esquemas taxonômicos anteriores (McKittrick 1964; Roth 1970). O grupo é difícil de caracterizar morfologicamente, com poucas apomorfias morfológicas, mas sua monofilia ainda não foi refutada (Grandcolas 1996). A placa subgenital geralmente é menos complicada que em Pseudophyllodromiinae. Compreendem principalmente espécies delgadas de tamanho pequeno e médio com pernas longas, especializadas em todo tipo de folhiço, tanto suspenso (*Cahita* Hebard, *Dasyblatta* Hebard, *Dendroblatta* Rehn e o super-diversificado gênero *Ischnoptera* Burmeister, que tem 50 espécies registradas no Brasil), quanto terrestre (*Xestoblatta* Hebard) ou raramente troncos ocos (*Xestoblatta*). As espécies são gregárias (agregados de ninfas e adultos) ou solitárias, mesmo em *Xestoblatta*. Outros gêneros têm modos de vida bem distintos, como *Calhypnorna* Saussure & Zehntner ou *Hypnorna* Stål, que parecem com besouros e são encontrados em casca de troncos, *Lanta* Hebard, que parece com Latindiinae forrageadoras de cascas, ou *Attaphila* Wheeler, que vive em ninhos de formigas *Atta*. Outros gêneros são *Aseucina* Rocha e Silva Albuquerque & Gurney, *Blattella* Caudell, *Chromatonotus* Hebard, *Eudromiella* Hebard, *Hypnornoides* Rehn, *Moluchia* Rehn e *Pseudomops* Serville.

O grupo é predominantemente ovíparo, mas a ooteca é frequentemente mantida na extremidade do abdômen da fêmea até a emergência das ninfas, como em *Blattella germanica,* a espécie doméstica mais comum (Roth 1970). Por isso, esse grupo foi erroneamente suposto como intermediário evolutivo entre os grupos ovíparos como em Pseudophyllodromiinae e as Blaberidae ovovivíparas (McKittrick 1964; Roth 1970). Muitas ootecas de espécies de Blattellinae foram descritas em Roth (1971).

Nyctiborinae. É um grupo neotropical com indivíduos de tamanho médio a muito grande, diagnosticável por vários caracteres, o mais conspícuo sendo a ocorrência de cerdas achatadas com um padrão de espinha-de-peixe (Grandcolas 1996). Essas cerdas, quando vistas a olho nu ou com pequena ampliação em lupas binoculares, parecem uma extensa pubescência quase dourada cobrindo a maior parte da superfície do corpo em diferentes densidades. Elas dão aspecto aveludado e dourado ao tegumento. Possuem glândulas dorso abdominais conspícuas que são particularmente desenvolvidas nas ninfas de *Nyctibora* Burmeister (=*Heminyctibora* Saussure & Zehntner) (Fig. 23.6) ou *Megaloblatta* Dohrn (Schal *et al.* 1982). Deve- se notar que *Paramuzoa* Roth compreende espécies xilófagas e sexualmente dimórficas muito discretas (Grandcolas, 1993e). Alguns gêneros parecem especializados na copa, incluindo gêneros com cores brilhantes, como *Eushelfordia* Hebard e *Paratropes* Serville. Outros gêneros nesse grupo são *Eunyctibora* Shelford, *Pseudischnoptera* Saussure e *Eushelfordiella* Lopes & Oliveira.

Pseudophyllodromiinae. É uma subfamília muito grande, cosmopolita, com 24 gêneros registrados e 238 espécies no Brasil. Compreende majoritariamente espécies ovíparas que foram consideradas basais dentro de Blattellidae sensu McKittrick

(1964) e Roth (1970). Atualmente é aceita como grupo-irmão de Blaberidae, com a qual compartilha a cinética da troca de água na ooteca (Roth 1967). Essa relação é bem contraintuitiva, pois associa algumas baratas pequenas e ovíparas, semelhantes a Blattellidae, com Blaberidae, caracterizada por espécies grandes e ovovivíparas. O desafio intelectual para resolver esta situação é ainda maior devido ao fato de que Pseudophyllodromiinae é caracterizada por duas, ainda que muito claras, apomorfias na genitália do macho (Grandcolas 1996). De modo geral, a família compreende principalmente espécies delgadas, com pernas longas, ainda que em alguns gêneros, como *Chorisoneura* Brunner von Wattenwyl ou *Plectoptera* Saussure, sejam mais especializadas e se agarrem às folhas com pernas curtas. Esse grupo também é muito diverso com respeito à placa subgenital do macho, tanto os estilos quanto a margem posterior (por exemplo os estilos muito desenvolvidos das espécies de *Riatia* Walker (Rocha e Silva Albuquerque & Aguiar 1976). No Brasil, o grupo compreende algumas espécies de tamanho pequeno a médio, especializadas no folhiço suspenso (*Cariblatta* Hebard, *Cariblattoides* Rehn & Hebard, *Neoblattella* Shelford), algumas espécies pequenas encontradas em números muito elevados nas folhas da copa (*Chorisoneura*) e outras do folhiço terrestre (*Euphyllodromia* Shelford, *Trioblattella* Bruijning) (Rocha e Silva Albuquerque 1984), algumas das quais são inclusive diurnas. Espécies de *Amazonina* Hebard são encontradas à noite, pousadas em gramíneas ou em pequenas plantas em lugares abertos ou em bordas de florestas. Outra menção particular é para *Isoldaia* Gurney & Roth, abundante e diverso na Mata Atlântica. É o único gênero da subfamília que tem tanto espécies do folhiço suspenso quanto do folhiço terrestre. Em geral, a subfamília é muito rica, inclusive muitas espécies descritas do Brasil (Lopes & Oliveira 2000, 2001, 2002a, b). Desse ponto de vista, deve ser notado que *Chorisoneura* é provavelmente o gênero mais rico da subfamília, com elevado número de espécies na copa, diversificadas em tamanhos e cores (Rocha e Silva Albuquerque & Aguiar 1977). Somente no Brasil, 59 espécies foram registradas. A subfamília inclui *Supella longipalpa*, uma espécie doméstica rara no Brasil (Rocha e Silva Albuquerque 1972). Descrições da ooteca podem ser encontradas em Roth (1971). Outros gêneros são *Ceratinoptera* Brunner von Wattenwyl, *Doradoblatta* Bruijning, *Euthlastoblatta* Hebard (=*Aglaopteryx* Hebard); *Helgaia* Rocha e Silva Albuquerque & Gurney, *Imblattella* Bruijning, *Lophoblatta* Hebard, *Nahublattella* Bruijning, e *Riatia* Walker.

Lamproblattidae. Representada no Brasil apenas pela subfamília Lamproblattinae, com dois gêneros e quatro espécies. Esta subfamília é caracterizada pela coloração preto brilhante, totalmente áptera, margens posteriores do mesonoto e metanoto completamente transversas, corpo arredondado, palpo maxilar frequentemente esbranquiçado e comprimento variando de 10 a 25 mm. O gênero *Lamproblatta* Hebard foi descrito para a América Central e possui três espécies descritas para o Brasil (Princis 1962-1971). As espécies desse gênero têm uma maneira peculiar de pôr a ooteca: primeiro cavam um buraco, em seguida liberam a ooteca no ambiente e a envolvem com detritos e saliva, e por fim a apanham com a boca para enterrá-la no buraco (McKittrick 1964). São conhecidas por habitarem troncos mortos no sub-bosque de florestas perenifólias (Gautier & Deleporte 1986; Grandcolas 1994b). Roth (2003b) descreveu *Lamproglandifera* Roth, com uma espécie da Amazônia, baseado na existência em uma especialização da placa supra-anal do macho, uma concavidade preenchida por um denso grupo de cerdas amareladas. Grandcolas (1994c) já havia assinalado a existência desse gênero para a Guiana Francesa.

[**Nocticolidae**]. É uma família parafilética de Corydiidae, mostrando a necessidade de estudos incluindo mais espécimes para definir suas afinidades filogenéticas. Inclui apenas espécies com hábitos troglomórficos e atualmente tratadas em Latindiinae (Corydiidae). Estudos com mais exemplares certamente confirmarão que as espécies antes tratadas em Nocticolidae pertencem à Corydiidae. Nenhuma ocorrência de Nocticolidae é conhecida para o Brasil, exceto pela inserção de espécies que hoje são consideradas *incertae sedis* em Blattaria, como *Oxycercus peruvianus* Bolivar e *Eurycanthablatta pugionata* Fritzsche, Zompro & Adis.

Cupins ou térmitas (Infraordem Isoptera)

Reginaldo Constantino UnB, Departamento de Zoologia, Brasília, DF. https://orcid.org/0000-0003-2060-6723

Etimologia. Do grego *isos* = igual; *pteron* = asa. Refere-se à semelhança das asas anteriores com as posteriores na maioria das espécies atuais.

Diagnose. Insetos hemimetábolos, terrestres, variando de 3 a 25 mm de comprimento, excluindo as asas. São sociais e polimórficos, vivendo em colônias de tamanho variável, com formas ápteras estéreis (operários e soldados) e reprodutores alados (imagos). Olho composto presente nos adultos, vestigial ou ausente nos operários e soldados. Aparelho bucal mastigador. Antena moniliforme ou filiforme, com 10 a 32 artículos (até 21 nas espécies brasileiras). Tarsos com três a cinco tarsômeros; quatro em todas as espécies brasileiras. Asa anterior e posterior semelhantes, exceto em *Mastotermes darwiniensis* Froggatt, da Austrália, que possui o lobo anal da asa posterior desenvolvido. Asas com linha basal, onde se quebram após a revoada. Cerco geralmente curto, com dois artículos em todas as espécies brasileiras; longo, com até oito artículos em Archotermopsidae. Genitália externa ausente ou reduzida, exceto em *Stolotermes inopinus* Gay, da Nova Zelândia.

Introdução. Existem dois nomes mais comuns para as espécies do grupo no Brasil, cupim e térmita. As formas aladas também são chamadas de siriris ou aleluias. São cosmopolitas. A região Neotropical é a terceira em número de espécies conhecidas, sendo superada pelas regiões Etiópica e Oriental. Existem cerca de 3 mil espécies no Mundo e perto de 350 registradas para o Brasil. Estima-se que o número total de espécies existentes pode chegar a 5 mil no mundo (Constantino 2018) e 600 no Brasil. Os cupins são mais conhecidos como pragas de madeira, mas chamam a atenção também pelo seu complexo sistema social, sua capacidade incomum de digerir celulose e pelo seu efeito sobre os processos de decomposição, reciclagem de nutrientes minerais e formação do solo. São particularmente abundantes e diversificados em florestas e savanas tropicais.

Os fósseis mais antigos conhecidos datam do Cretáceo, com cerca de 135 milhões de anos (Krishna *et al.* 2013). Os principais tratados gerais sobre cupins são Krishna & Weesner (1969, 1970), Grassé (1982, 1984, 1986), Abe *et al*. (2000), Bignell *et al.* (2011) e Krishna *et al*. (2013). Os principais livros em português são os de Berti-Filho & Fontes (1995), Fontes & Berti Filho (1998) e Costa-Leonardo (2002). Para localizar bibliografia mais antiga existem as compilações de Snyder (1956, 1961, 1968) e Ernst & Araujo (1986). Entre 1980 e 1993, o Centre for Overseas Pest Research, Londres, publicou o periódico "Termite Abstracts", com resumos das publicações correntes sobre Isoptera. Chaves para gêneros podem ser encontradas em Constantino (1999, 2002). Um catálogo taxonômico *online* em Constantino (2020).

Morfologia (imagos) (Figs 23.19-20). Cabeça arredondada, prognata, achatada dorso-ventralmente. Olho composto sempre presente, geralmente grande e arredondado ou ovalado. Um par de ocelos geralmente presente próximo dos olhos; ausente em algumas espécies. Antena moniliforme ou filiforme, originando-se lateralmente próxima aos olhos, com o número de artículos variando de 13 a 21 nas espécies brasileiras. Fontanela, de tamanho e forma variáveis, presente na região frontal de Rhinotermitidae, Serritermitidae e Termitidae. Clípeo dividido em um anteclípeo membranoso e um pós-clípeo esclerosado. Labro largo, recobrindo as mandíbulas em vista dorsal. Mandíbula do tipo mastigador-triturador (Figs 23.25-31), ambas com um dente apical, dentes marginais e uma região molar proximal. Mandíbula esquerda com um a três dentes marginais e um dente molar geralmente localizado sob a proeminência molar (também chamado de dente subsidiário marginal ou quarto dente marginal). Mandíbula direita com um a dois dentes marginais, algumas espécies portando um pequeno dente subsidiário entre o primeiro dente marginal e o apical (Fig. 23.36). Região molar com ranhuras bem desenvolvidas em espécies xilófagas, menos desenvolvidas ou ausentes nas demais. Asas anteriores e posteriores semelhantes, membranosas e com venação fraca. As asas possuem uma linha basal onde se quebram após a revoada. A venação das asas tem pouca importância taxonômica em Isoptera.

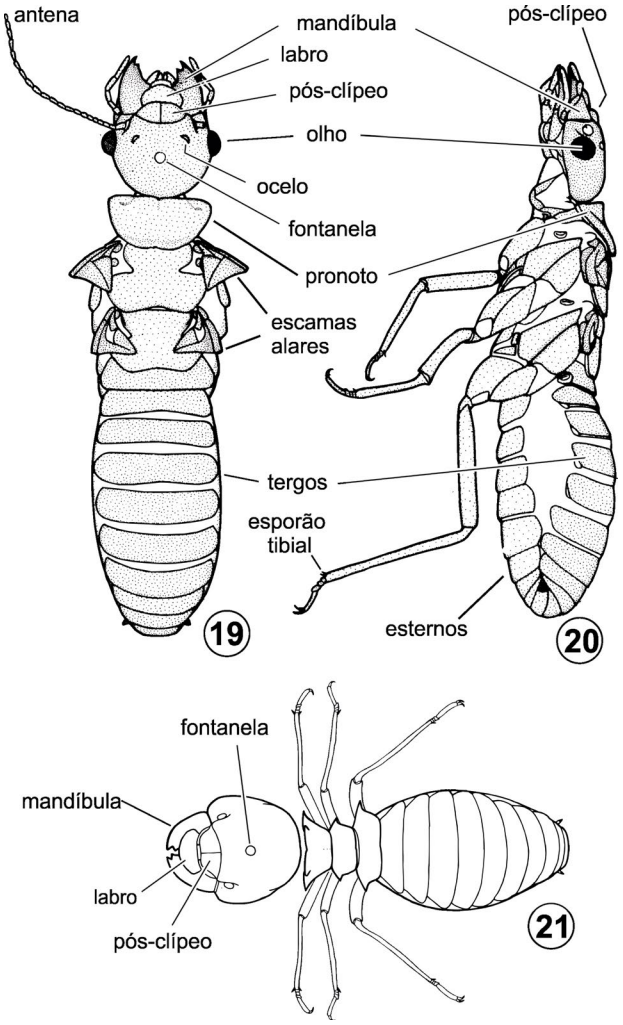
Soldados (Figs 23.22-24). Possuem enorme variação morfológica, especialmente na cabeça, em função dos vários mecanismos de defesa presentes em diferentes espécies. As mandíbulas são muito grandes e de muitas formas diferentes, ou atrofiadas e vestigiais. Soldados de Rhinotermitidae, Serritermitidae e Termitidae possuem uma glândula frontal responsável pela produção de uma secreção defensiva, armazenada num reservatório no interior da cápsula cefálica, estendendo-se ao abdômen em algumas espécies. A secreção dessa glândula geralmente é liberada através de um poro frontal na cabeça, mas algumas espécies não possuem poro (e.g. *Serritermes serrifer*) e nesses casos a secreção é liberada apenas através de rompimento do abdômen (autótise). Em Nasutitermitinae, o poro é estreito e está localizado na ponta de um tubo longo, cônico ou cilíndrico. Em Syntermitinae, o poro é largo e pode estar localizado na ponta de um tubo de tamanho variável. A glândula frontal é muito ou pouco desenvolvida, dependendo da espécie. Olhos sempre vestigiais ou ausentes. Os Apicotermitinae neotropicais não possuem soldados.

Operários (Fig. 23.21). Têm pouca variação morfológica em comparação com os soldados. Olhos sempre ausentes ou vestigiais. Cabeça ovalada ou arredondada. As mandíbulas variam bastante em função da dieta (Figs 23.25-31). Xilófagos possuem mandíbulas com dente apical curto e placa molar reta com ranhuras salientes. Humívoros possuem mandíbulas com dente apical grande e placa molar côncava sem ranhuras. Entre esses dois extremos, existem várias formas intermediárias e algumas especializadas. O tubo digestivo também varia bastante entre diferentes grupos, especialmente o proctodeu. A morfologia do tubo digestivo é importante na taxonomia de Termitidae. A válvula entérica, que separa o primeiro segmento do proctodeu da parte posterior, frequentemente tem uma armadura esclerosada, com placas e espinhos de formas variadas. Essa armadura é usada como caráter taxonômico em muitos grupos.

Imaturos. Os imaturos de cupins são encontrados apenas dentro das colônias, protegidos e alimentados pelos operários. Os indivíduos de primeiro ínstar são todos iguais. A partir do segundo ínstar, é possível distinguir indivíduos que dão origem às castas estéreis e os que darão origem aos reprodutores. Na tradição da Termitologia, os imaturos da linha estéril, sem tecas alares, são chamados de "larvas", enquanto os com tecas alares são chamados de ninfas. O número de mudas varia entre castas e entre espécies. O operário surge geralmente a partir do terceiro ínstar, mas pode sofrer mudas adicionais. Os adultos imaginais são geralmente do 7º ou 8º ínstar, mas em Mastotermitidae são do 13º ínstar. Os soldados podem ser formados a partir do 5º ínstar, originando-se de larvas, operários ou ninfas, dependendo da espécie. O ínstar anterior ao soldado é chamado de pré-soldado ou soldado branco. O padrão de formação das castas é mais rígido em Termitidae e mais flexível nas outras famílias. Em Kalotermitidae, ocorrem ninfas grandes, com tecas alares pouco desenvolvidas, chamadas de falsos operários ("*pseudergates*"), que podem sofrer mudas estacionárias ou regressivas, mantendo indefinidamente a morfologia de "operário", mas retendo a capacidade de se transformar em um reprodutor ou um soldado.

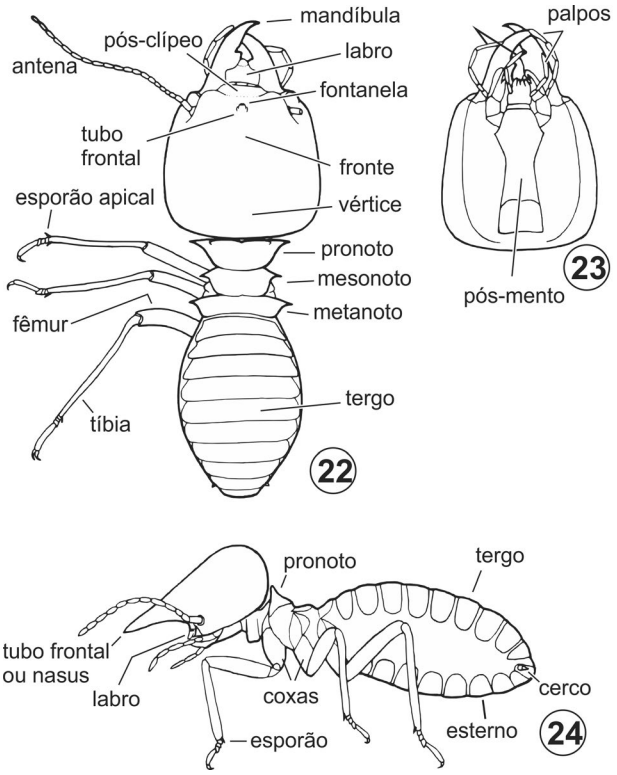
Biologia. Todos os cupins são eussociais, vivendo em colônias de tamanho variável, com castas estéreis. A colônia típica é composta por um casal de reprodutores - rei e rainha - e grande número de operários, soldados e imaturos (Fig. 23.34). Ao contrário das sociedades de Hymenoptera, formadas apenas por fêmeas, todas as castas de cupins podem ser formadas por machos e fêmeas. Periodicamente formam-se alados, que saem em revoada e tentam fundar novas colônias, geralmente na estação chuvosa. Macho e fêmea alados encontram-se, perdem as asas e procuram um local apropriado para iniciar a colônia, que pode ser um buraco cavado no chão ou uma fresta em madeira. O ninho começa como uma célula simples, onde o casal permanece e a fêmea coloca os primeiros ovos. A eclosão dos ovos ocorre após 15 a 80 dias, dependendo da espécie. Após algum tempo, surgem os primeiros operários e a colônia passa a crescer.

As castas são os vários tipos de indivíduos com funções diferentes presentes numa colônia. A formação de castas em cupins é determinada fisiologicamente pelos hormônios da muda, em especial o hormônio juvenil. Reprodutores ativos inibem a formação de outros reprodutores na colônia, supostamente através da liberação de feromônio. No entanto, a natureza química e modo de transmissão desses feromônios ainda são pouco conhecidos. A proporção de soldados na colônia também é controlada por mecanismos inibidores, mas essa inibição é proporcional. Em situação de equilíbrio, os soldados produzem feromônio suficiente para inibir a formação de novos soldados. Quando alguns morrem ou a colônia cresce, a inibição é reduzida e formam-se alguns novos soldados até restabelecer o equilíbrio em uma proporção soldados/operários típica da espécie. Os operários são a casta mais numerosa. São responsáveis pela construção do ninho, coleta de alimento e alimentação de todos os outros indivíduos. Em muitos casos, os operários também têm papel importante na defesa da colônia. Operários verdadeiros são normalmente estéreis e nunca se transformam em imagos, embora possam sofrer mudas e transformar-se em soldados. A presença de operários verdadeiros está associada ao forrageamento fora do

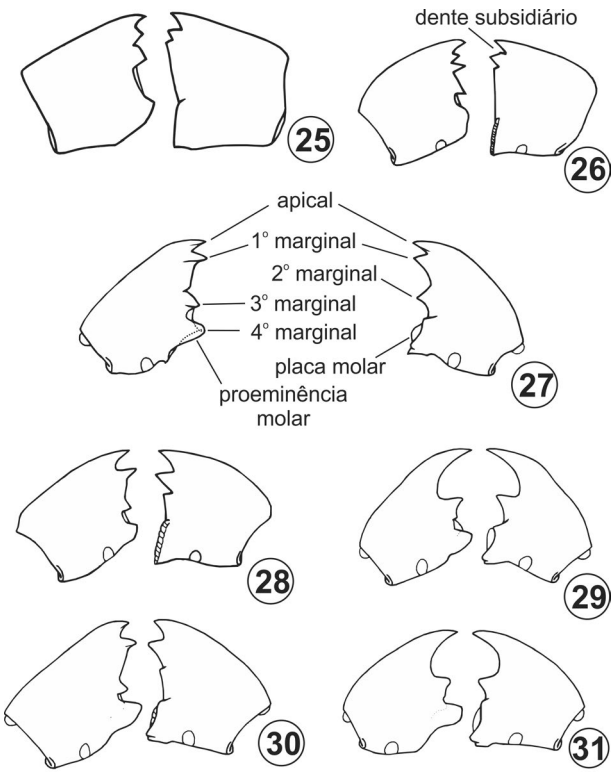


Figuras 23.19-21. Cupins. Morfologia externa de um adulto (imago) e de um operário. **19-20**, macho dealado de *Syntermes* sp.; **21**, operário de *Syntermes* sp., vd. Cerdas omitidas no desenho.

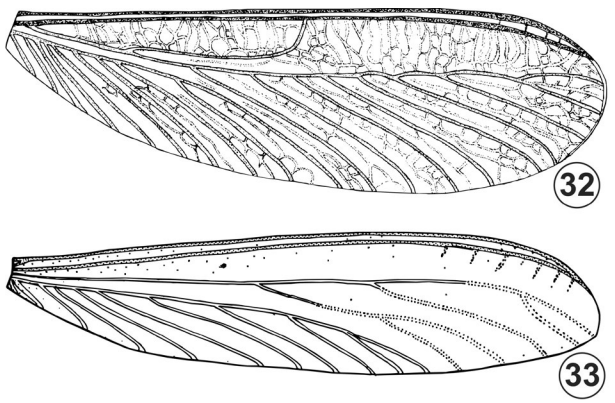
ninho. Soldados são indivíduos com a cabeça muito modificada e esclerosada, e com adaptações defensivas. Soldados nunca sofrem mudas, são quase sempre estéreis e são incapazes de alimentar-se por conta própria. A proporção de soldados na colônia varia entre 0 e 25% entre diferentes espécies, mas a maioria está na faixa entre 1 e 6%. Reprodutores primários são adultos imaginais que fundaram a colônia após o voo nupcial, chamados de rei e rainha. A rainha geralmente desenvolve bastante os ovários, o que resulta em considerável aumento no volume do abdômen, chamado de fisogastria (Fig. 23.38). Reprodutores secundários são indivíduos que assumem o papel de reprodutores na própria colônia onde nasceram. Em caso de morte de um reprodutor, podem surgir reprodutores secundários de substituição. Reprodutores secundários também podem surgir na presença dos primários e, nesse caso, são chamados de suplementares. Os reprodutores secundários são classificados em três tipos, de acordo com sua origem: ninfoides, ergatoides e adultoides. Os neotênicos ninfoides são originados a partir de uma ninfa que interrompe seu desenvolvimento normal. São reconhecidos facilmente pela presença de tecas alares e pela esclerosação menor que a dos adultos. Neotênicos ergatoides (*ergates* = operário em grego) são formados a partir da linha áptera, que normalmente



Figuras 23.22-24. Cupins. Morfologia externa de soldados. **22**, *Syntermes wheeleri* Emerson, vd; **23**, idem, cabeça, vv; **24**, *Nasutitermes* sp., vl. Cerdas omitidas nos desenhos.



Figuras 23.25-31. Cupins. Morfologia de mandíbulas de operários ou falsos operários. **25**, Kalotermitidae; **26**, Rhinotermitidae; **27**, Termitidae: Apicotermitinae: *Anoplotermes* sp.; **28**, Termitidae: Nasutitermitinae: *Nasutitermes* sp.; **29**, Termitidae: Nasutitermitinae: *Cyranotermes* sp.; **30**, Termitidae: Termitinae: *Neocapritermes* sp.; **31**, Serritermitidae: *Serritermes serrifer*.



Figuras 23.32-33. Cupins. Asas. **32**, asa reticulada de Serritermitidae; **33**, asa de Termitidae.

daria origem a operários. Possuem características de operário, com asas e tecas alares totalmente ausentes. Reprodutores secundários adultoides são formados a partir de adultos alados, morfologicamente idênticos aos primários.

Os ninhos de cupins são chamados de cupinzeiros ou termiteiros e variam desde simples túneis escavados em madeira até estruturas muito grandes e complexas. O ninho mais simples é escavado numa peça de madeira, na qual a colônia vive até esgotar os recursos disponíveis e depois morre. Isso ocorre em todos os Kalotermitidae, que nunca saem da madeira. seus ninhos são compostos de túneis escavados, sem nenhum tipo de construção nem revestimento interno (Fig. 23.35). Um tipo intermediário ocorre em Rhinotermitidae, em que os ninhos ficam dentro de madeira, mas os cupins fazem túneis pelo solo e colonizam novas peças. Os ninhos de tipo separado ocorrem em Termitidae e alguns Rhinotermitidae, são independentes do alimento e podem ser estruturas subterrâneas, epígeas ou arborícolas. Os ninhos subterrâneos podem ser: a) difusos, com um simples conjunto de túneis escavados e revestidos com material fecal; b) intermediários, consistindo de conjunto concentrado de túneis e galerias sem limites discretos; c) ninhos discretos envolvidos por uma parede contínua, como em *Cyranotermes timuassu* Araujo e *Procornitermes lespesii* (Müller) (Figs 23.41-42). Os ninhos epígeos geralmente se iniciam com uma fase subterrânea, que cresce em direção à superfície (Figs 23.43-44). Já os ninhos arborícolas geralmente se iniciam em alguma fresta na casca da árvore onde o casal reprodutor se instala. Mas em alguns casos, suspeita-se que o ninho se inicie no solo e depois migra para a árvore, como em *Constrictotermes cavifrons* (Holmgren), sempre fixado sobre casca lisa. Os ninhos são construídos com solo, saliva e material fecal, em proporções variáveis. Os ninhos arborícolas de *Nasutitermes* spp. (Fig. 23.36) são feitos inteiramente de material fecal. Os cupins podem cavar túneis profundos para buscar material argiloso para a construção do ninho, que frequentemente tem proporção de areia e argila diferente do solo superficial. Alguns ninhos epígeos, como o de *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Figs 23.37, 44), são claramente divididos em três partes: uma parede externa dura, uma parte central diferenciada, mais escura, com muitas células e onde se localizam os reprodutores e os imaturos (endoécio) e um espaço vazio entre as duas partes anteriores (paraécio). Além disso, existe

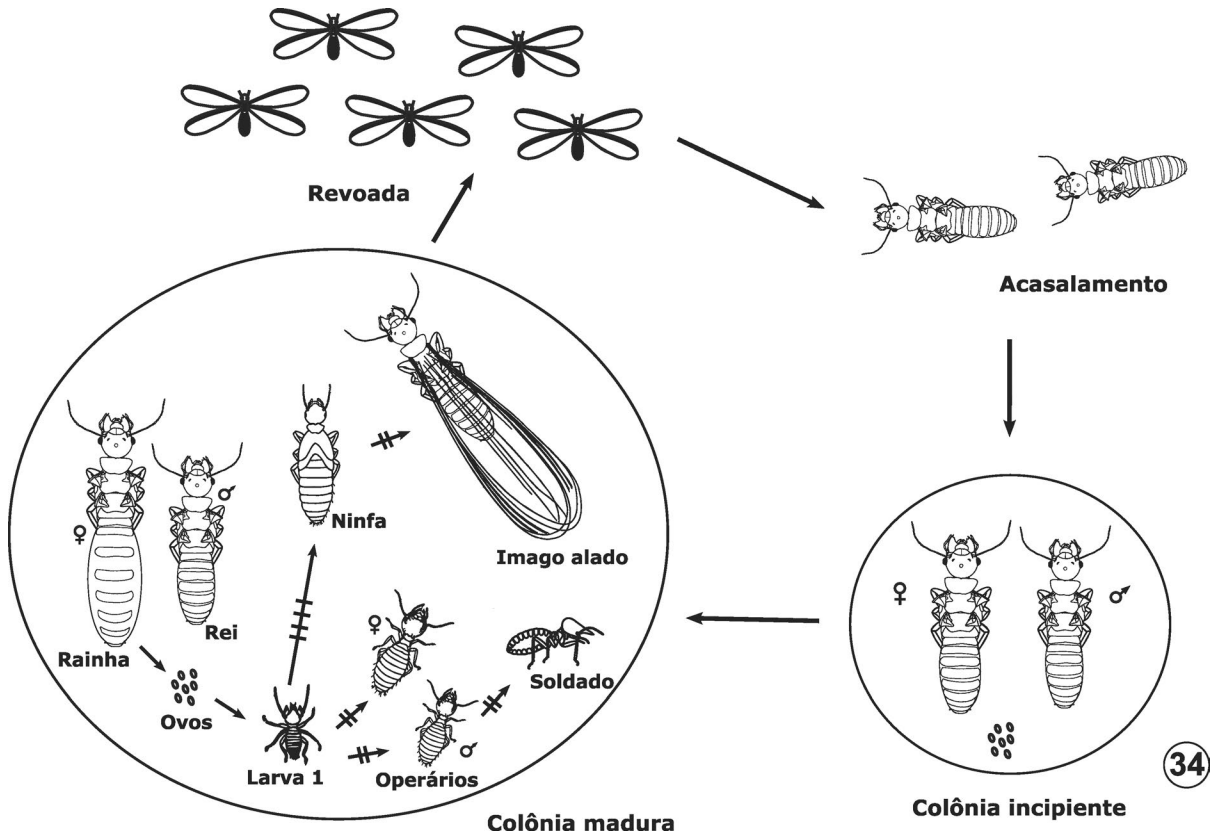


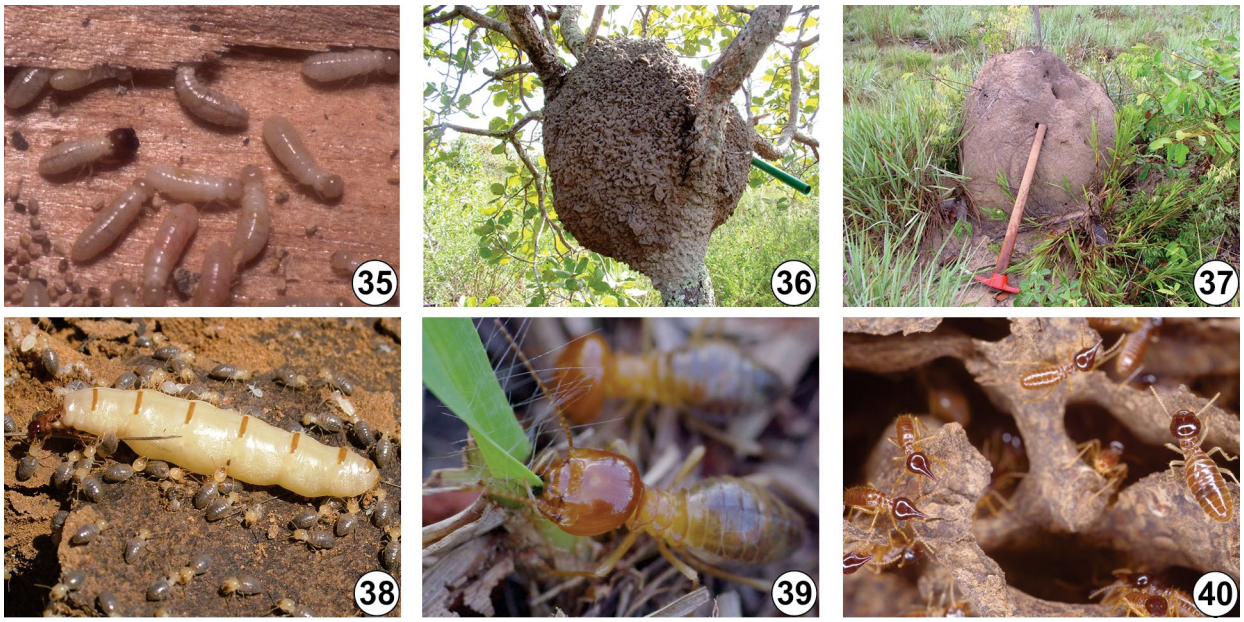
Figura 23.34. Cupins. Esquema simplificado do ciclo de vida (*Nasutitermes* sp.). A larva de primeiro ínstar é indiferenciada. A partir do segundo ínstar inicia-se a diferenciação morfológica em duas linhas distintas: a linha imaginal, que dá origem aos reprodutores alados, e a linha estéril, que dá origem aos operários e soldados. Cada traço nas setas corresponde a uma muda.

uma rede de túneis no solo ao redor do ninho (periécio). Muitas espécies, no entanto, constroem um ninho com estrutura mais homogênea. Dependendo da espécie, os ninhos têm ou não uma câmara real definida, onde fica o casal reprodutor. Ninhos epígeos frequentemente possuem sistemas de ventilação, que podem ser abertos ou fechados. Nos sistemas abertos, existem buracos externos ligados ao espaço interno de ventilação, como em *Cornitermes bequaerti* Emerson.

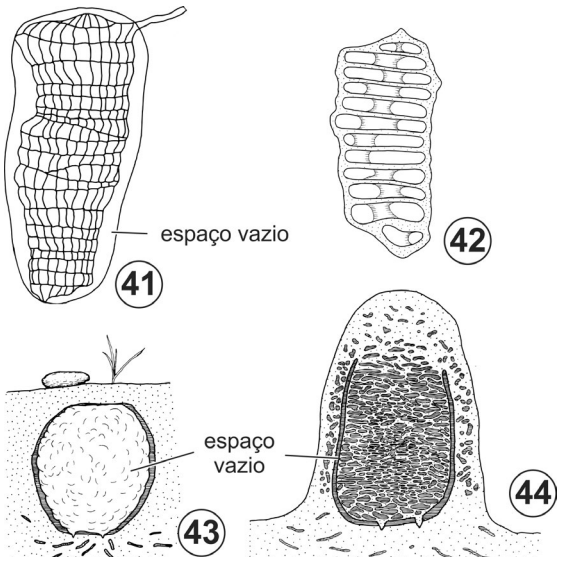
Os termiteiros costumam abrigar uma fauna associada que inclui insetos e outros artrópodes, cobras, lagartos, sapos, pequenos mamíferos e aves, entre outros. Alguns desses organismos convivem diretamente com os cupins dentro das mesmas galerias, chamados de termitófilos. Outros apenas utilizam o ninho como abrigo. Alguns desses ocupantes são cupins de outras espécies, que são chamados de inquilinos. Algumas espécies de cupins são inquilinos obrigatórios, como *Inquilinitermes* spp., só encontrados em ninhos de *Constrictotermes* spp., e *Serritermes serrifer* (Hagen & Bates), só encontrado em ninhos de *Cornitermes* spp. Informações adicionais sobre ninhos podem ser encontradas em Grassé (1984) e Noirot & Darlington (2000).

Os cupins alimentam-se geralmente de material vegetal morto, mas podem também comer plantas vivas. São classificados em cinco ou seis grupos, de acordo com as preferências alimentares: 1) xilófagos, alimentam-se exclusivamente ou principalmente de madeira; 2) geófagos, alimentam-se de matéria orgânica do solo, ingerindo grande quantidade de solo mineral; 3) intermediários, alimentam-se de matéria vegetal semidecomposta, especialmente madeira podre; 4) comedores de serrapilheira ou ceifadores ("harvester termites"); 5) especializados, no caso de algumas espécies de *Constrictotermes* Holmgren que parecem alimentar-se predominantemente de líquens; 6) cultivadores de fungos, caso dos Macrotermitinae, que ocorrem apenas na África e na Ásia. Livros-texto de Biologia com frequência citam os cupins como exemplo de simbiose, como se todos eles fossem xilófagos e dependessem de protozoários simbiontes localizados no intestino. Na verdade, os xilófagos não chegam à metade das espécies e nem todos dependem de simbiontes para digerir celulose. Os protozoários simbiontes não ocorrem em Termitidae, que corresponde a 70% das espécies conhecidas. Os cupins xilófagos dessa família são capazes de digerir celulose com suas próprias enzimas. Os humívoros provavelmente se alimentam de polissacarídeos, resíduos da degradação de lignina, proteínas e polipeptídeos imobilizados por taninos presentes na matéria orgânica do solo. O intestino posterior dos humívoros é maior e mais subdividido que nos xilófagos, e ocorre uma forte elevação do pH no primeiro segmento do proctodeo. Muito provavelmente existem simbioses complexas com várias bactérias, mas a maioria é muito difícil de isolar em cultura (Breznak 2000). Em vários cupins, foi demonstrada a fixação de nitrogênio (N_2) em quantidades significativas. Essa fixação é efetuada por bactérias simbiontes e provavelmente é importante na complementação da dieta, que é rica em carbono e pobre em nitrogênio.

Origem da socialidade nos cupins. Segundo a hipótese dominante atualmente, o ancestral dos cupins vivia e se alimentava dentro de madeira, de modo semelhante às baratas atuais do gênero *Cryptocercus* Scudder. A dieta pobre em nitrogênio



Figuras 23.35-40. Cupins, ninhos e hábitos. **35**, cupim-de-madeira-seca, *Cryptotermes brevis* (Walker); **36**, ninho arborícola de *Nasutitermes macrocephalus* (Silvestri); **37**, ninho epígeo de *Cornitermes silvestrii* Emerson; **38**, rainha fisogástrica de *C. silvestrii* cercada de operários; **39**, operário de *Syntermes wheeleri* Emerson cortando gramíneas; **40**, soldados e operários de *Nasutitermes obscurus* (Holmgren) no interior do ninho.



Figuras 23.41-44. Cupins, estrutura de ninhos. **41**, ninho subterrâneo de *Procornitermes lespesii* (Mueller); **42**, idem, corte de outro ninho mostrando a estrutura interna; **43**, fase inicial subterrânea do ninho de *Cornitermes cumulans*; **44**, idem, ninho epígeo completamente desenvolvido.

teria resultado em um período longo de desenvolvimento dos imaturos, e a convivência no ninho teria favorecido a origem de cuidado parental. A necessidade de trofalaxia anal para a manutenção da fauna de simbiontes intestinais também pode ter favorecido a origem do comportamento social. Posteriormente as ninfas mais velhas passaram a ajudar os pais a cuidar das mais jovens. E finalmente surgiram indivíduos especializados, as castas estéreis ou quase estéreis, imaturos que assumem o papel permanente de ajudantes, com pequena ou nenhuma chance de reprodução. Morfologicamente, acredita-se que a evolução da socialidade foi acompanhada de retenção de características de imaturos nos adultos (pedomorfose), com redução de pigmentação, olhos, genitália, pronoto etc. Revisões sobre esse tema foram apresentadas por Nalepa & Bandi (2000), Higashi *et al.* (2000) e Howard & Thorne (2011).

Classificação. A classificação mais usada atualmente é a de Krishna *et al.* (2013), representada abaixo. A classificação dos cupins sofreu várias mudanças recentes em nível de famílias e subfamílias, mas essas mudanças não afetaram as famílias que ocorrem no Brasil. Classificações anteriores tratavam Stolotermitidae e Archotermopsidae como parte de Termopsidae ou de Hodotermitidae. No esquema atual, Termopsidae inclui apenas fósseis. A família Stylotermitidae era incluída em Rhinotermitidae. O número de espécies registrado no Brasil está indicado entre parênteses.

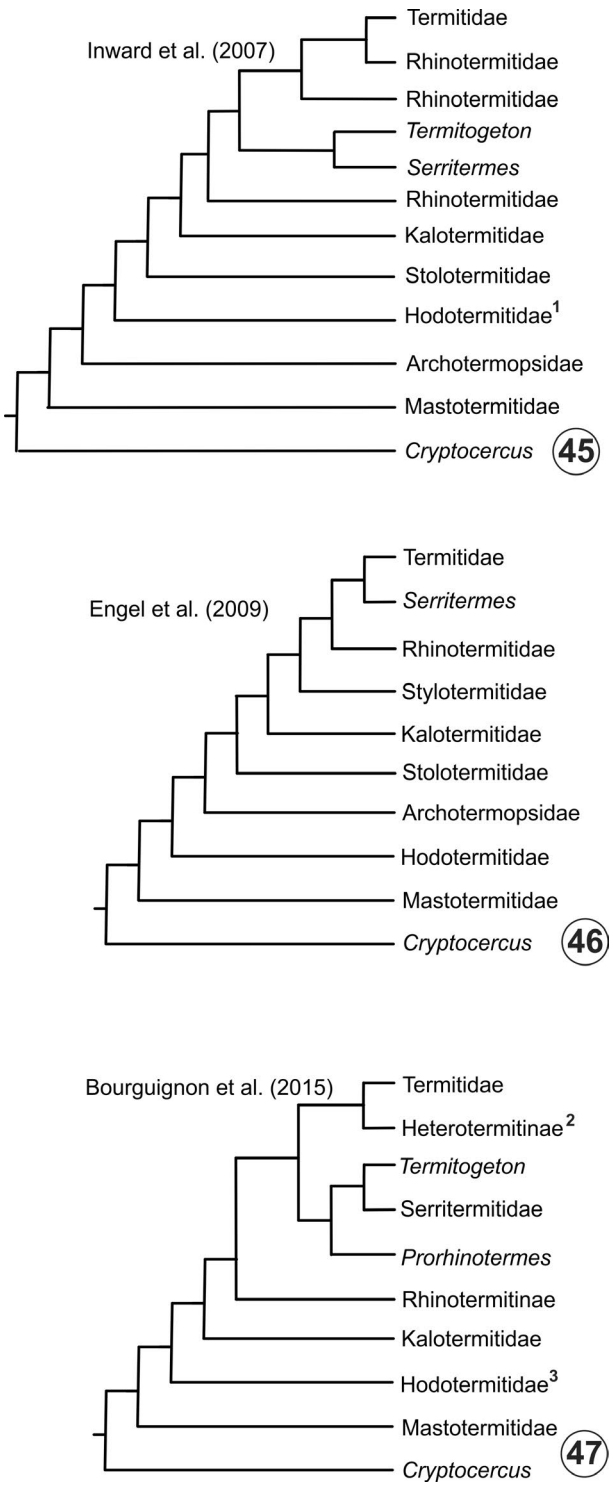
Infraordem Isoptera
- Archotermopsidae
- Hodotermitidae
- Hodotermopsidae
- Kalotermitidae (28)
- Mastotermitidae
- Rhinotermitidae (14)
- Serritermitidae (2)
- Stolotermitidae
- Stylotermitidae
- Termitidae (305)

Relações filogenéticas. As relações entre famílias e subfamílias de cupins têm sido objeto de vários estudos recentes (Inward *et al.* 2007; Legendre *et al.* 2008; Engel *et al.* 2009; Bourguignon *et al.* 2015). Todas essas análises convergem em alguns pontos: 1) *Mastotermes* é a linhagem mais basal entre os cupins atuais; 2) as famílias Kalotermitidae e Termitidae são monofiléticas. A maioria indica que Rhinotermitidae é um grupo parafilético e que Serritermitidae pertence a um pequeno grupo de gêneros dentro de Rhinotermitidae. As relações de Archotermopsidae,

Hodotermitidae e Stolotermitidae não estão muito claras, assim como a validade de Stylotermitidae. Os grupos mais basais não ocorrem no Brasil. As Figuras 25.45-47 apresentam algumas das hipóteses filogenéticas recentes.

Importância. Os cupins são as mais importantes pragas de madeira no mundo. O gasto anual com controle de cupins nos Estados Unidos está estimado em US$ 1,5 bilhão, não incluindo o custo do reparo ou substituição da madeira danificada (Su & Scheffrahn 2000). No Brasil, não existem estimativas do dano causado pelos cupins. Apenas cerca de 10% das espécies conhecidas têm alguma importância como pragas. Constantino (2002b) apresenta uma lista das espécies registradas como praga na América do Sul. Entre as pragas urbanas no Brasil destaca-se *Coptotermes gestroi* Wasmann (= *Coptotermes havilandi* Holmgren, sinônimo júnior), espécie originária do sudeste da Ásia e que foi introduzida no Brasil no início do século XX. Essa espécie ocorre nas regiões nordeste e sudeste do Brasil, incluindo cidades como São Paulo, Rio de Janeiro, Belo Horizonte, Recife e Salvador. Outra praga importante é *Cryptotermes brevis* (Walker) (Figs 23.35, 48), que ocorre em praticamente todo o Brasil. É uma espécie exótica originária do Chile e do Peru (costa do Pacífico) e que foi introduzida no país há muito tempo. Suas colônias são geralmente pequenas e crípticas e podem passar despercebidas por muito tempo dentro de edificações. Além do dano à madeira, muitas espécies tropicais são pragas agrícolas, causando danos em cana-de-açúcar, arroz, eucalipto, amendoim e outras culturas. Entre os cupins de importância agrícola no Brasil, destacam-se *Syntermes nanus* Constantino, *Heterotermes tenuis* (Hagen) e *H. longiceps* (Snyder), *Procornitermes* spp. e *Cornitermes* spp. O dano é geralmente indireto, afetando o sistema radicular ou o caule. Por outro lado, os cupins são elementos importantes da fauna de solo e contribuem significativamente para a reciclagem de nutrientes minerais e formação do solo. Eles cavam túneis, movimentam material verticalmente e cimentam partículas. Com isso, melhoram a estrutura do solo, facilitam o trabalho de microrganismos e aceleram a mineralização da matéria orgânica. Os termiteiros são elementos estruturais importantes e servem de abrigo para uma fauna muito diversificada. São também importantes na alimentação de muitos vertebrados. Alguns povos indígenas utilizam cupins na sua dieta, especialmente as formas aladas.

Coleta e fixação. Os cupins são encontrados em madeira, em ninhos arborícolas, epígeos e subterrâneos, e no solo. São coletados com pinças leves, com pincel molhado em álcool ou com aspirador. Como são insetos de corpo mole, devem ser preservados apenas em álcool 70-80%, nunca alfinetados. Para melhor preservação, devem ser mortos diretamente no álcool. Os espécimes são organizados em lotes correspondentes a um conjunto de indivíduos das castas presentes numa colônia. A coleta é dificultada pelo polimorfismo, pelo hábito críptico da maioria das espécies e pela possibilidade da presença de mais de uma espécie no mesmo ninho ou peça de madeira. Informações sobre o tipo de ninho e local de coleta ajudam muito na identificação e devem, se possível, ser registradas na etiqueta. Uma descrição mais detalhada de métodos de amostragem empregados para térmitas pode ser encontrada em Constantino (2020a).

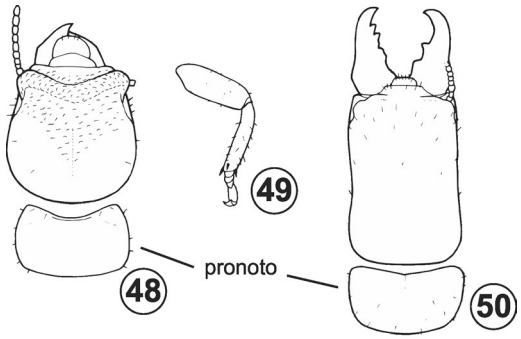


Figuras 23.45-47. Cupins. Relações filogenéticas entre as famílias. **45**, Inward *et al*. (2007); **46**, Engel *et al*. (2009); **47**, Bourguignon *et al*. (2015). Notas: (1) incluindo *Hodotermopsis*; (2) incluindo *Coptotermes*; (3) Hodotermitidae *sensu lato*, incluindo Archotermopsidae e Stolotermitidae.

Chave para as famílias de Isoptera que ocorrem no Brasil

1. Olho composto presente (Figs 23.19-20). Dois pares de asas membranosas ou de escamas alares presentes. Imagos **2**

— Olho vestigial ou ausente (Figs 23.21-24); asas ausentes. Soldados, operários e falsos operários (pseudergates) **5**



Figuras 23.48-50. Cupins, Kalotermitidae. **48**, *Cryptotermes brevis,* cabeça e pronoto, vd; **49**, idem, perna anterior; **50**, *Neotermes arthurimuelleri* (Rosen), cabeça e pronoto, vd.

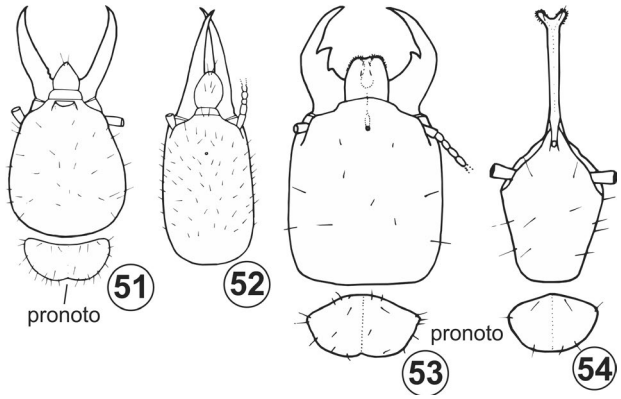
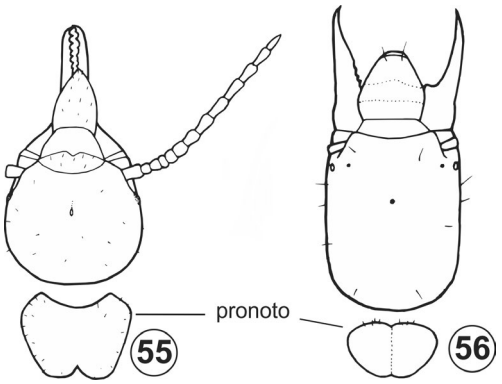


Figura 23.51-54. Cupins, Rhinotermitidae. Cabeça e pronoto de soldados, vd. **51**, *Coptotermes testaceus* (Linnaeus); **52**, *Heterotermes tenuis* (Hagen); **53-54**, *Rhinotermes marginalis* (Linnaeus) (soldados dimórficos).



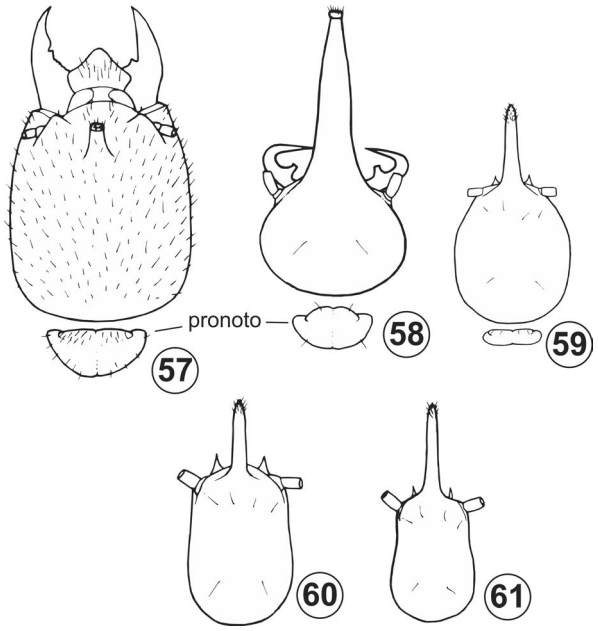
Figuras 23.55-56. Cupins, Serritermitidae. Cabeça e pronoto de soldados, vd. **55**, *Serritermes serrifer* (Hagen & Bates); **56**, *Glossotermes oculatus* Emerson.

2(1). Fontanela ausente. Esporões apicais da tíbia 3:3:3 .... **Kalotermitidae**

— Fontanela presente (Fig. 23.19). Esporões apicais da tíbia 2:2:2 ou 3:2:2 ..... **3**

3(2). Mandíbula esquerda com três dentes marginais (Fig. 23.26) ..... **Rhinotermitidae**

— Mandíbula esquerda com um ou dois dentes marginais (Figs 23.27-31) **4**



Figuras 23.57-61. Cupins, Termitidae: Nasutitermitinae. Cabeça e pronoto de soldados, vd. **57**, *Cornitermes cumulans*; **58**, *Rhynchotermes nasutissimus* (Silvestri); **59-61**, *Diversitermes diversimiles* (Silvestri) (soldado trimórfico). Somente a cabeça, sem as antenas.

4(3). Escama alar anterior grande, recobrindo a posterior. Mandíbulas com dente apical muito grande e placa molar longa com ranhuras bem marcadas (Fig. 23.31). Asas reticuladas (Fig. 23.32) (raros) ..... **Serritermitidae**

— Escama alar anterior não recobrindo a posterior (Fig. 23.19). Mandíbulas variáveis; se o dente apical for grande, a placa molar é larga, côncava e lisa, sem ranhuras (Fig. 23.29). Asas não reticuladas (Fig. 23.33) (comuns) .... **Termitidae**

5(1). Pronoto achatado ou convexo, sem lobo anterior definido (Figs 23.48-54) **6**

— Pronoto em forma de sela, com um lobo anterior bem definido (Figs 23.57-58) **8**

6(5). Esporões apicais da tíbia 3:3:3. Pernas curtas e grossas (Fig. 23.49) ..... **Kalotermitidae**

— Esporões apicais da tíbia 3:2:2 ou 2:2:2. Pernas finas (como as da Fig. 23.24) **7**

7(6). Mandíbula esquerda do operário com um ou dois dentes marginais. Cabeça dos soldados como nas Figs 23.55-56 (raros) ..... **Serritermitidae**

— Mandíbula esquerda do operário com três dentes marginais (Fig. 23.26). Cabeça dos soldados como nas Figs 23.51-54 (muito comuns) ..... **Rhinotermitidae**

8(5). Mandíbula esquerda do operário com um ou dois dentes marginais ..... **Termitidae**

— Mandíbula esquerda do operário com três dentes marginais (Fig. 23.26). Cabeça dos soldados como nas Figs 23.53-54 (Rhinotermitinae) ..... **Rhinotermitidae**

Kalotermitidae. São todos xilófagos e vivem em colônias geralmente pequenas. Nunca saem da madeira e não têm contato com o solo. Os túneis escavados na madeira são limpos, sem construção ou revestimento de nenhum tipo. Não possuem operários verdadeiros. As fezes secas formam um material granulado

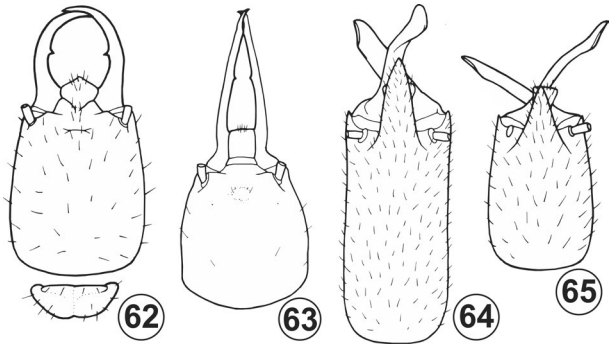


Figura 23.62-65. Cupins, Termitidae: Termitinae. Cabeça e pronoto de soldados, vd. **62**, *Amitermes amifer* Silvestri; **63**, *Dentispicotermes globicephalus* (Silvestri); **64-65**, *Dihoplotermes inusitatus* Araujo (soldado dimórfico).

encontrado dentro dos túneis ou embaixo da madeira atacada. Os soldados ocorrem em baixa proporção, com cabeça alongada ou curta e fragmótica. A cabeça fragmótica é usada para fechar os túneis, impedindo a entrada de inimigos. Algumas espécies são capazes de viver em madeira com baixo teor de umidade e são chamadas de cupins-de-madeira-seca. A classificação em nível de gêneros foi revisada por Krishna (1961). O gênero *Cryptotermes* foi revisado por Bacchus (1987). As espécies brasileiras dessa família são ainda pouco conhecidas.

Rhinotermitidae. São todos xilófagos de hábito geralmente subterrâneo. Nenhuma espécie neotropical constrói ninho definido, podendo estar em madeira ou no solo, parte escavado e parte construído. Os túneis na madeira são revestidos de material fecal e/ou solo. As colônias são grandes e de crescimento rápido, com grande área de forrageamento através de túneis subterrâneos. No Brasil, ocorrem cinco gêneros: *Coptotermes* Wasmann, *Heterotermes* Froggatt, *Acorhinotermes* Emerson, *Dolichorhinotermes* Emerson e *Rhinotermes* Hagen. Os dois primeiros são muito comuns e têm grande importância econômica como pragas urbanas e agrícolas. Não existem revisões taxonômicas publicadas sobre os Rhinotermitidae brasileiros, exceto uma chave para identificação para as espécies de *Heterotermes* da América do Sul (Constantino 2000).

Serritermitidae. Endêmica da América do Sul, com dois gêneros e três espécies. *Serritermes serrifer* ocorre apenas no Cerrado, de Minas Gerais até Amazonas e Pará, vivendo como inquilino em ninhos de *Cornitermes* spp. *Glossotermes oculatus* Emerson ocorre na Guiana e *Glossotermes sulcatus* Cancello & De Souza na Amazônia brasileira. Filogenias recentes indicam que *Serritermes* e *Glossotermes* pertencem a um pequeno grupo dentro de Rhinotermitidae, juntamente com *Termitogeton* Desneux e *Prorhinotermes* Silvestri.

Termitidae. É a maior família, correspondendo a 85% da fauna brasileira. Os hábitos e a morfologia dos soldados são muito variados. Muitos vivem em colônias grandes e constroem ninhos complexos. São normalmente classificados em oito subfamílias, das quais quatro ocorrem no Brasil.

Chave para as subfamílias de Termitidae (soldados e operários)

1. Soldados ausentes. Mandíbula esquerda do operário com uma incisão entre os dois dentes marginais e mandíbula direita com dois dentes marginais de tamanho semelhante (Fig. 23.27) ..... **Apicotermitinae**

— Soldados presentes. Mandíbula esquerda do operário sem incisão ou mandíbula direita com apenas um dente marginal **2**

2(1). Soldado nasuto, com mandíbulas vestigiais, cabeça arredondada, ovalada ou piriforme, com um tubo frontal cônico ou cilíndrico terminado em uma ponta fina (Figs 23.24, 25.59-61) ..... **Nasutitermitinae**

— Soldado com mandíbula grande e funcional. Tubo frontal, se presente, terminando em uma ponta larga **3**

3(2). Soldados com um poro frontal largo e conspícuo (Figs 23.22, 25.57-58) ..... **Syntermitinae**

— Soldados com um poro frontal pequeno e inconspícuo (Figs 23.62-65) ..... **Termitinae**

Apicotermitinae. Todas as espécies neotropicais desse grupo são desprovidas de soldados, o que dificulta muito a identificação taxonômica. Os ninhos são geralmente subterrâneos. *Ruptitermes* Mathews alimenta-se de folhas mortas e seus operários, quando atacados, rompem o abdômen e liberam secreção de glândulas especializadas, que ocupam até um terço do abdômen (defesa suicida). Para o Brasil, foram registradas 28 espécies. A Taxonomia do gênero *Ruptitermes* foi revisado por Acioli & Constantino (2015).

Nasutitermitinae. A subfamília Nasutiterminae é o grupo dominante na América do Sul, compondo um terço da fauna brasileira, com 112 espécies registradas. Todas as espécies dessa subfamília apresentam soldados nasutos, que têm cabeça modificada para defesa química e possuem mandíbulas atrofiadas e não funcionais (Figs 23.24, 59-61). Os hábitos alimentares e de nidificação são bastante variados. Existem revisões e chaves para os seguintes gêneros: *Angularitermes* Emerson (Carrijo *et al.* 2011), *Anhangatermes* Constantino (Oliveira *et al.* 2014), *Atlantitermes* Fontes (Constantino & DeSouza 1997), *Cyranotermes* Araujo Rocha *et al.* (2012), *Diversitermes* Holmgren (Oliveira & Constantino 2016), *Nasutitermes* Dudley (Holmgren 1910, desatualizado).

Syntermitinae. Os Syntermitinae incluem 18 gêneros, dos quais 17 ocorrem no Brasil, num total de 85 espécies. Esse grupo é endêmico da região Neotropical e foi até 2004 tratado como parte de Nasutitermitinae. Inclui principalmente comedores de folhas da serapilheira, humívoros e intermediários. Algumas espécies constroem termiteiros epígeos grandes. Revisões taxonômicas disponíveis: grupo *Armitermes* Wasmann (Rocha *et al.* 2012a), *Cornitermes* Wasmann (Emerson 1952), *Cyrilliotermes* Fontes (Constantino & Carvalho 2012), *Labiotermes* Holmgren (Emerson & Banks 1965; Constantino *et al.* 2006), *Procornitermes* Emerson (Cancello 1986), *Rhynchotermes* Holmgren (Constantini & Cancello 2016) e *Syntermes* Holmgren (Constantino 1995).

Termitinae. Essa subfamília inclui 78 espécies registradas para o Brasil. Estudos filogenéticos indicam que Termitinae não é um grupo monofilético. Apresentam hábitos variados, sendo na maioria geófagos. A morfologia da cabeça dos soldados varia bastante (Figs 23.62-65). As espécies do grupo *Termes-Neocapritermes* possuem soldados com mandíbulas longas que estalam, desferindo um golpe com a ponta cortante sobre inimigos. Na

maioria das nossas espécies, a defesa química é pouco desenvolvida, mas os soldados de *Orthognathotermes* Holmgren e *Dentispicotermes* Emerson produzem uma secreção defensiva da glândula salivar. Existem revisões taxonômicas dos seguintes gêneros: *Amitermes* Silvestri (Light 1932, desatualizado), *Neocapritermes* Holmgren (Krishna & Araujo 1968), *Cylindrotermes* Holmgren (Rocha & Cancello 2007) e *Orthognathotermes* Holmgren (Rocha & Cancello 2009).

Agradecimentos. P. Grandcollas e R. Pellens agradecem a Bruno Dastillung e Maram Caesar pela ajuda com a quantificação dos números de espécies por famílias, gêneros e subgêneros de baratas. A Louis M. Roth (in memorian), Rémy Brossut, Jean-Pierre Farine, Pierre Deleporte, Xavier Bellés, Sonia Lopes e F. Legendre pelas frutíferas discussões sobre Blattaria que facilitaram a redação deste manuscrito. O capítulo de baratas é dedicado a F.A. McKittrick, K. Princis, I. Rocha e Silva Albuquerque, Sonia Lopes e L.M. Roth, que muito contribuíram para o conhecimento das baratas no mundo e no Brasil. R. Constantino recebeu suporte financeiro do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq (processo 311016/2016-2). As figuras 23.19-33 e 23.48-65 foram publicadas previamente em Zootaxa 67 (Constantino 2002a); conforme os termos da transferência de *copyright*, as figuras podem ser reutilizadas, desde que mencionadas no texto.

Referências bibliográficas

Abe, T.; M. Higashi & D.E. Bignell 2000. **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, xxii + 466 pp.

Acioli, A.N.S. & R. Constantino 2015. A taxonomic revision of the neotropical termite genus *Ruptitermes* (Isoptera, Termitidae, Apicotermitinae). **Zootaxa** 4032: 451–492. doi: 10.11646/zootaxa.4032.5.1

Bacchus, S. 1987. A taxonomic and biometric study of the genus *Cryptotermes* (Isoptera: Kalotermitidae). **Tropical Pest Bulletin** 7: 1–91.

Beccaloni, G.W. 2014. **Battodea Species File Online**. < http://cockroach.speciesfile.org/HomePage/Cockroach/HomePage.aspx>.

Beccaloni, G.W. & P. Eggleton 2011. Order Blattodea Brunner von Wattenwyl, 1882. *In*: Zhang, Z.-Q. (ed.). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. **Zootaxa** 3148: 199–200.

Bell, W.J. & K.G. Adiyodi (orgs.) 1981. **The American cockroach**. London, Chapman and Hall, 529 pp.

Berti-Filho, E. & L.R. Fontes 1995. **Aspectos atuais da biologia e controle de cupins**. Piracicaba, FEALQ, 183 pp.

Bhoopathy, S. 1998. Incidence of parental care in the cockroach *Thorax porcellana* (Saravas) (Blaberidae: Blattaria). **Current Science** 74: 248–251.

Bignell, D.E.; Y. Roisin & N. Lo 2011. **Biology of termites: a modern synthesis**. Dordrecht, Springer, XV + 576 pp.

Bourguignon, T.; N. Lo; S.L. Cameron *et al.* 2015. The Evolutionary History of Termites as Inferred from 66 Mitochondrial Genomes. **Molecular Biology and Evolution** 32: 406–421. doi: 10.1093/molbev/msu308

Breznak, J.A. 2000. Ecology of prokaryotic microbes in the guts of wood- and litter-feeding termites, pp. 209–231. *In*: T. Abe; M. Higashi; D.E. Bignell (eds). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, xxii + 466 pp.

Cancello, E.M. 1986. Revisão de *Procornitermes* Emerson (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 36: 189–236.

Carrijo, T.F.; M.M. Rocha; C. Cuezzo & E.M. Cancello 2011. Key to the soldiers of *Angularitermes* Emerson with a new species from Brazilian Amazonia (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Zootaxa** 2967: 61–68.

Constantini, J.P. & E.M. Cancello 2016. A taxonomic revision of the Neotropical termite genus *Rhynchotermes* (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae). **Zootaxa** 4109: 501–522. doi: 10.11646/zootaxa.4109.5.1

Constantino, R. 1995. Revision of the neotropical termite genus *Syntermes* Holmgren (Isoptera: Termitidae). **The University of Kansas Science Bulletin** 55: 455–518.

Constantino, R. 1999. Chave ilustrada para a identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia** 40: 387–448.

Constantino, R. 2000. Key to the soldiers of South American *Heterotermes* with a new species from Brazil (Isoptera: Rhinotermitidae). **Insect Systematics and Evolution** 31: 463–472.

Constantino, R. 2002a. An illustrated key to Neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. **Zootaxa** 67: 1–40.

Constantino, R. 2002b. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. **Journal of Applied Entomology** 126: 355–365. doi: 10.1046/j.1439-0418.2002.00670.x

Constantino, R. 2018. Estimating global termite species richness using extrapolation. **Sociobiology** 65: 10–14. doi: 10.13102/sociobiology.v65i1.1845

Constantino, R. 2020a. Sampling Methods for Termites (Insecta: Blattaria: Isoptera), pp. 241–255. *In*: J.C. Santos & G.W. Fernandes (eds). **Measuring Arthropod Biodiversity**. Cham, Springer International Publishing. doi: 10.1007/978-3-030-53226-0_10

Constantino, R. 2020b. **Termite Database**. http://termitologia.net

Constantino, R. & O.F.F. DeSouza 1997. Key to the soldiers of *Atlantitermes* Fontes 1979, with a new species from Brazil (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Tropical Zoology** 10: 205–213.

Constantino, R. & S.H.C. Carvalho 2012. A taxonomic revision of the Neotropical termite genus *Cyrilliotermes* Fontes (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae). **Zootaxa** 3186: 25–41.

Constantino, R.; A.N.S. Acioli; K. Schmidt *et al.* 2006. A taxonomic revision of the Neotropical termite genera *Labiotermes* Holmgren and *Paracornitermes* Emerson (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Zootaxa** 1340: 1–44.

Cornwell, P.B. 1968. **The cockroach. Vol. I. A laboratory insect and an industrial pest**. London, Hutchinson, 391 pp.

Costa-Leonardo, A.M. 2002. **Cupins-praga: Morfologia, biologia e controle**. Rio Claro, Divisa Editora, 128 pp.

Costa Lima, A.M. da 1938. **Insetos do Brasil.** 1º Tomo. Escola Nacional de Agronomia, Série Didática nº 2. Rio de Janeiro, x + 470 pp.

Emerson, A.E. 1952. The neotropical genera *Procornitermes* and *Cornitermes* (Isoptera, Termitidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 99: 475–540.

Emerson, A.E. & F.A. Banks 1965. The neotropical genus *Labiotermes* (Holmgren): its phylogeny, distribution and ecology (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **American Museum Novitates** 2208: 1–33.

Engel, M.S.; D.A. Grimaldi & K. Krishna 2009. Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. **American Museum Novitates** 3650: 1–27.

Ernst, E. & R.L. Araujo 1986. **A Bibliography of the Termite Literature 1966-1978**. Chichester, John Wiley & Sons, 903 pp.

Evangelista, D.A.; G. Russell; N. Kimberly *et al.* 2017. Evidence that dispersal barriers influence blaberoid cockroach assemblages in a neotropical savanna - forest matrix. **Insect Conservation and Diversity** 10: 425–438.

Evangelista, D.A.; B. Wipfler; O. Béthoux *et al.* 2019. An integrative phylogenomic approach illuminates the evolutionary history of cockroaches and termites (Blattodea). **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 286: 20182076.

Figueiredo, R.R.; S. Dorf; M.S. Couri *et al.* 2002. Strange animated bodies in othorinolaringology. **Revista Brasileira de Otorrinolaringologia** 68: 722–728.

Fontes, L.R. & E. Berti Filho 1998. **Cupins - o desafio do conhecimento**. Piracicaba, FEALQ, 512 pp.

Gautier, J.Y. & P. Deleporte 1986. Behavioural ecology of a forest living cockroach, *Lamproblatta albipalpus* in French Guiana, pp. 17–22. *In*: L.C. Drickamer (ed.), **Behavioral ecology and population ecoloy**. Toulouse, I.E.C.

GBIF 2023. **Global Biodiversity Information Facility**. Available from: https://www.gbif.org.

Grandcolas, P. 1993a. La position phylogénétique de *Miroblatta* Shelford, 1906 et l'évolution de la plicature des ailes chez les Blattes (Dictyoptera: Blattaria). **Annales de la Société entomologique de France (NS)** 29: 345–349.

Grandcolas, P. 1993b. Monophylie et structure phylogénétique des [Blaberinae + Zetoborinae + Gyninae + Diplopterinae] (Dictyoptera: Blaberidae). **Annales de la Société entomologique de France (NS)** 29: 195–222.

Grandcolas, P. 1993c. The origin of biological diversity in a tropical cockroach lineage: a phylogenetic analysis of hábitat choice and biome occupancy. **Acta Oecologica** 14: 259–270.

Grandcolas, P. 1993d. Habitats of solitary and gregarious species in the neotropical Zetoborinae (Insecta, Blattaria). **Studies in Neotropical Fauna and Environment** 28: 179–190.

Grandcolas, P. 1993e. Le Genre *Paramuzoa* Roth, 1973: sa répartition et un cas de xylophagiee chez les Nyctiborinae (Dictyoptera, Blattaria). **Bulletin de La Société Entomologique de France** 98(2): 131–38.

Grandcolas, P. 1994a. Phylogenetic systematics of the subfamily Polyphaginae, with the assignment of *Cryptocercus* Scudder, 1862 to this taxon (Blattaria, Blaberoidea, Polyphagidae). **Systematic Entomology** 19: 145–158.

Grandcolas, P. 1994b. La richesse spécifique des communautés de Blattes du sous-bois en forêt tropicale de Guyane Française. **Revue d'Ecologie (Terre Vie)** 49: 139–50.

Grandcolas, P. 1994c. Les Blattes de la forêt tropicale de Guyane Française: structure du peuplement (Insecta, Dictyoptera, Blattaria). **Bulletin de la société Zoologique de France** 119: 59–67.

Grandcolas, P. 1995. Bionomics of a desert cockroach, *Heterogamisca chopardi* Uvarov, 1936 after the spring rainfalls in Saudi Arabia (Insecta, Blattaria, Polyphaginae). **Journal of Arid Environments** 31: 325–334.

Grandcolas, P. 1996. The phylogeny of cockroach families: a cladistic appraisal of morpho-anatomical data. **Canadian Journal of Zoology** 74: 508–527.

Grandcolas, P. 1997a. Systématique phylogénétique de la sous-famille des Tryonicinae (Dictyoptera, Blattaria, Blattidae). **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle** 171: 91–124.

Grandcolas, P. 1997b. The monophyly of the subfamily Perisphaeriinae (Dictyoptera: Blattaria: Blaberidae). **Systematic Entomology** 22: 123–130.

Grandcolas, P. 1998a. The evolutionary interplay of social behavior, resource use and anti-predator behavior in Zetoborinae + Blaberinae + Gyninae + Diplopterinae cockroaches: a phylogenetic analysis. **Cladistics** 14: 117–127.

Grandcolas, P. 1998b. Domestic and non-domestic cockroaches: facts versus received ideas. **Revue française d'Allergologie** 38: 833–838.

Grandcolas, P. 1999. The origin of diversity in cockroaches: a phylogenetic perspective of sociality, reproduction, communication and ecology, pp. 397–420. *In*: A. Melic; J.J. de Haro; M. Mendez & I. Ribera (eds), **Evolucion y Filogenia de Arthropoda, Zaragoza**, 806 pp.

Grandcolas, P. & P. Deleporte 1994. Escape from predation by Army Ants in *Lanxoblatta* cockroach larvae (Insecta, Blattaria, Zetoborinae). **Biotropica** 26: 469–472.

Grandcolas, P. & R. Pellens 2012. Blattaria, pp. 334–345. *In*: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto, Editora Holos, 796 pp.

Grandcolas, P.; A. Dejean & P. Deleporte 1996. The invading parthenogenetic cockroach: a natural history comment on Parker and Niklasson's study. **Journal of Evolutionary Biology** 9: 1023–1026.

Grassé, P.P. 1982. **Termitologia. Tome 1 Anatomie-physiology-reproduction**. Paris, Masson, i–xiv, 1–676 pp.

Grassé, P.P. 1984. **Termitologia. Tome 2. Fondation des societes. Construction**. Paris, New York etc, Masson, i–x, 1–613 pp.

Grassé, P.P. 1986. **Termitologia. Tome 3. Comportement, Socialité, Écologie, Évolution, Systématique.** Paris, Masson, i–xii, 1–715 pp.

Guthrie, D.M. & A.R. Tindall 1968. **The biology of the cockroach**. London, Edward Arnold, 408 pp.

Higashi, M.; N. Yamamura & T. Abe 2000. Theories on the sociality of termites, pp. 169–187. *In*: T. Abe; M. Higashi & D.E. Bignell (eds), **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, xxii + 466 pp.

Holmgren, N. 1910. Versuch einer Monographie der amerikanische *Eutermes* - Arten. **Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten** 27: 171–325.

Howard, K.J. & B.L. Thorne 2011. Eusocial evolution in termites and Hymenoptera, pp. 97–132. *In*: D.E. Bignell; Y. Roisin & N. Lo (eds), **Biology of termites: a modern synthesis**. Dordrecht, Springer, XV + 576 pp.

Inward, D.J.G.; A.P. Vogler & P. Eggleton 2007. A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 44: 953–967.

Irmler, U. & K. Furch 1979. Production, energy, and nutrient turnover of the cockroach *Epilampra irmleri* Rocha e Silva & Aguiar in a Central-Amazonian inundation forest. **Amazoniana** 6: 497–520.

Krishna, K. 1961. A generic revision and phylogenetic study of the family Kalotermitidae (Isoptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 122: 303–408.

Krishna, K. & F. Weesner 1969. **Biology of Termites. Vol. 1**. New York, Academic Press, 598 pp.

Krishna, K. & F. Weesner 1970. **Biology of Termites. Vol. 2**. New York, Academic Press.

Krishna, K. & R.L. Araujo 1968. A revision of the neotropical genus *Neocapritermes* (Isoptera, Termitidae, Termitinae). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 138: 84–138.

Krishna, K.; D.A. Grimaldi; V. Krishna & M.S. Engel 2013. Treatise on the Isoptera of the world. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 377: 1–2704. doi: 10.1206/377.1

Leconte, O.; J.C. Lefeuvre & P. Razet 1967. Un nouveau critère taxonomique chez les blattes: l'insertion des tubes de Malpighi. **Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences** 265: 1397–1400.

Legendre, F.; M.F. Whiting; C. Bordereau *et al*. 2008. The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: Implications for the evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 48: 615–627. doi: 10.1016/j.ympev.2008.04.017

Legendre, F.; A. Nel; G.J. Svenson *et al*. 2015. Phylogeny of Dictyoptera: Dating the origin of cockroaches, praying mantises and termites with molecular data and controlled fossil evidence. **PLoS ONE** 10: e0130127. doi: 10.1371/journal.pone.0130127

Light, S.F. 1932. Contribution toward a revision of the American species of Amitermes Silvestri. **University of California Publications in Entomology** 5: 355–414.

Lopes, S.M.R. 1978. Revisão do gênero *Tribonium* Saussure, 1862, com descrição de três espécies novas (Blaberidae, Blattaria, Dictyoptera). **Revista Brasileira de Biologia** 38: 395–405.

Lopes, S.M. & E.H. Oliveira 2000. Material-tipo de Blattaria descrito por Rocha e Silva, depositado na coleção do Museu Nacional, Rio de Janeiro. **Publicações Avulsas do Museu Nacional** 85: 1–24.

Lopes, S.M. & E.H. Oliveira 2001. Três espécies novas de *Helgaia* Rocha e Silva-Albuquerque & Gurney, 1963 do Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Dictyoptera, Blattaria, Blattellidae, Plectopterinae). **Entomología y Vectores** 8: 371–384.

Lopes, S.M. & E.H. Oliveira 2002a. Espécies novas de *Helgaia* Rocha e Silva Albuquerque & Gurney, 1963, da região sudeste do Brasil (Blattaria, Blattellidae). **Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Zoologia** 487: 1–16.

Lopes, S.M. & E.H. Oliveira 2002b. Descrição de duas espécies novas de *Helgaia* Rocha e Silva Albuquerque & Gurney, 1963, do Brasil (Blattaria, Blattellidae). **Entomologia y Vectores** 9: 209–221.

Lopes, S.M.; E.H. Oliveira & M.C. Araujo 2004. Novos registros de *Phoetalia pallida* (Brunner [sic], 1865) para o Brasil e considerações sobre a variação cromática da espécie (Blattaria, Blaberidae, Blaberinae). **Acta Amazonica** 34: 665–667.

McKittrick, F.A. 1964. Evolutionary study of cockroaches. **Cornell University Agriculture Experimental Station Memoir** 389: 1–197.

MNHN 2023. **Liste of types of cockroaches in the Muséum National d'Histoire naturelle**. URL: https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/ep/item/list?listCount=420&listIndex=4

Nagamitsu, T. & T. Inoue 1997. Cockroach pollination and breeding system of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a lowland mixed- dipterocarp forest in Sarawak. **American Journal of Botany** 84: 208–213.

Nalepa, C.A. & C. Bandi 2000. Characterizing the ancestors: Paedomorphosis and termite evolution, pp. 53–75. *In*: T. Abe; M. Higashi & D.E. Bignell (eds). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, xxii + 466 pp.

Noirot, C. & J.P.E.C. Darlington 2000. Termite nests: architecture, regulation and defence, pp. 121–139. *In*: T. Abe; M. Higashi & D.E. Bignell (eds). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, xxii + 466 pp.

Oliveira, D.E. & R. Constantino 2016. A taxonomic revision of the neotropical termite genus *Diversitermes* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Zootaxa** 4158: 221–245. doi: 10.11646/zootaxa.4158.2.5

Oliveira, D.E.; H.F. Cunha & R. Constantino 2014. A taxonomic revision of the soil-feeding termite genus *Anhangatermes* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Zootaxa** 3869: 523–536. doi: 10.11646/zootaxa.3869.5.2

Pellens, R. & P. Grandcolas 2002. Are successful colonizers necessarily invasive species? The case of the so-called invading parthenogenetic cockroach, *Pycnoscelus surinamensis*, in the Brazilian atlantic forest. **Revue d'Ecologie (Terre Vie)** 57: 253–261.

Pellens, R. & P. Grandcolas 2003. Living in Atlantic Forest fragments: life habits, behaviour and colony structure of the cockroach *Monastria biguttata* (Dictyoptera, Blaberidae, Blaberinae) in Espírito Santo, Brazil. **Canadian Journal of Zoology** 82: 1929–1937.

Pellens, R. & P. Grandcolas 2007. The conservation refugium value of small and disturbed Brazilian Atlantic forest fragments for the endemic ovoviviparous cockroach *Monastria biguttata* (Insecta: Dictyoptera, Blaberidae, Blaberinae). **Zoological Science** 24: 11–19.

Pellens, R. & P. Grandcolas 2008. Catalogue of Blattaria (Insecta) from Brazil. **Zootaxa** 1709: 1–109.

Pellens, R. & P. Grandcolas 2023. Blattaria. **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/390>.

Pellens, R.; P. Grandcolas & I.D. Silva-Neto 2002. A new and independently evolved case of xylophagy and the presence of intestinal flagellates in

cockroaches: *Parasphaeria boleiriana* (Dictyoptera, Blaberidae, Zetoborinae) from the remnants of Brazilian Atlantic Forest. **Canadian Journal of Zoology** 80: 350–359.

Pellens, R.; F. Legendre & P. Grandcolas 2007a. Phylogenetic analysis of social behavior evolution in [Zetoborinae + Blaberinae + Gyninae + Diplopterinae] cockroaches: an update with the study of endemic radiations from the Atlantic forest. **Studies on Neotropical Fauna & Environment** 42: 25–31.

Pellens, R.; C. D'Haese; X. Bellés *et al*. 2007b. The evolutionary transition from subsocial to eusocial behavior in Dictyoptera: phylogenetic evidence for modification of the "shift-in-dependent-care" hypothesis with a new subsocial cockroach. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 43: 616–626.

Pellens, R.; I. Garay & P. Grandcolas 2011. Biodiversity conservation and management in the Brazilian Atlantic forest: Every fragment must be considered, pp. 1–35. *In*: V. Rescigno & S. Maletta (eds). **Biodiversity Hotspots**. New York, Nova Publishers Inc.

Princis, K. 1960. Zur systematik der Blattarien. **Eos, Revista Espanola de Entomologia** 36: 427–449.

Princis, K. 1962. Blattariae: Pars 3, 4, 6, 7, 8, 11, 13, 14, pp. 1–1224. *In*: M. Beier (ed.). **Orthopterorum Catalogus**. Haia, W. Junk.

Rentz, D. 2014. **A guide to the cockroaches of Australia**. Clayton, CSIRO Publishing, 336 pp.

Rocha e Silva Albuquerque, I. 1972. Inventário dos Blattaria da Amazônia, com descrição de três espécies novas. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Série Zoologia)** 76: 1–38.

Rocha e Silva Albuquerque, I. 1984. Revisão do gênero *Euphyllodromia* Shelford, 1908 (Blattellidae: Blattodea : Dictyoptera). **Revista Brasileira de Entomologia** 28: 65–85.

Rocha e Silva Albuquerque, I. & G.M. Aguiar 1977. Blattariae da Amazônia. Família Blaberidae da localidade Sinop, estado de Mato Grosso, Brasil (Dictyoptera). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Série Zoologia)** 88: 1–30.

Rocha e Silva Albuquerque, I. & S.M. Lopes 1976. Blattaria de Bromélia (Dictyoptera). **Revista Brasileira de Biologia** 34: 873–901.

Rocha e Silva Albuquerque, I.; R. Tibana; J. Jurberg & A.M.P. Rebordões 1976. Contribuição para o conhecimento ecológico de *Poeciloderrhis cibrosa* (Burmeister) e *Poeciloderrhis verticalis* (Burmeister) com um estudo sobre a genitália externa (Dictyoptera: Blattariae). **Revista Brasileira de Biologia** 36: 239–250.

Rocha, M.M. & E.M. Cancello 2007. Estudo taxonômico de *Cylindrotermes* Holmgren (Isoptera, Termitidae, Termitinae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 47: 137–152.

Rocha, M.M. & E.M. Cancello 2009. Revision of the Neotropical termite genus *Orthognathotermes* Holmgren (Isoptera: Termitidae: Termitinae). **Zootaxa** 2280: 1–26.

Rocha, M.M.; E.M. Cancello & T.F. Carrijo 2012a. Neotropical termites: revision of *Armitermes* Wasmann (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae) and phylogeny of the Syntermitinae. **Systematic Entomology** 37: 793–827. doi: 10.1111/j.1365-3113.2012.00645.x

Rocha, M.M.; T.F. Carrijo & E.M. Cancello 2012b. An illustrated key to the soldiers of *Cyranotermes* Araujo with a new species from Amazonia (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Zootaxa** 3196: 50–57.

Roth, L.M. 1967. Water changes in cockroach oothecae in relation to the evolution of ovoviviparity and viviparity. **Annals of the Entomological Society of America** 60: 928–946.

Roth, L.M. 1970. Evolution and taxonomic significance of reproduction in Blattaria. **Annual Review of Entomology** 15: 75–96.

Roth, L.M. 1971. Additions to the oothecae, uricose glands, ovarioles, and tergal glands of Blattaria. **Annals of the Entomological Society of America** 64: 127–141.

Roth, L.M. 1973. Brazilian cockroaches found in birds' nests, with description of new genera and species. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 75: 1–27.

Roth, L.M. 2003a. Systematics and phylogeny of cockroaches (Dictyoptera: Blattaria). **Oriental Insects** 37: 1–186.

Roth, L.M. 2003b. *Lamproglandifera flavoglandis*, n. gen., n. sp., from Brazil is described (Blattidae: Lamproblattinae). **Transactions of the American Entomological Society** 129: 285–293.

Roth, L.M. & E.R. Willis 1957. The medical and veterinary importance of cockroaches. **Smithsonian Miscellaneous Collections** 134(10): 1–147.

Roth, L.M. & E.R. Willis 1960. The biotic association of cockroaches. **Smithsonian Miscellaneous Collections** 141: 1–439.

Santori, R.T.; D.A. Moraes & R. Cerqueira 1995. Diet composition of *Metachirus nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia, Didelphoidea) in Southeastern Brazil. **Mammalia** 59: 511–516.

Santori, R.T.; D.A. Moraes; C.E.V. Grelle & R. Cerqueira 1997. Natural diet at a restinga forest and laboratory food preferences of the opossum *Philander frenata* in Brazil. **Studies on Neotropical Fauna & Environment** 32: 12–16.

Schal, C. & W.J. Bell 1986. Vertical community structure and resource utilization in neotropical forest cockroaches. **Ecological Entomology** 11: 411–423.

Schal, C.; J. Fraser & W.J. Bell 1982. Disturbance stridulation and chemical defence in nymphs of the tropical cockroach *Megaloblatta blaberoides*. **Journal of Insect Physiology** 28: 541–552.

Schal, C.; J.Y. Gautier & W.J. Bell 1984. Behavioural ecology of cockroaches. **Biological Review** 59: 209–254.

Schapheer, C.; M.M. Lopez-Uribe; A. Vera & C.A. Villagra 2017. Distribution, habitat use and plant associations of *Moluchia brevipennis* (Saussure, 1864) (Blattodea: Ectobiidae): an endemic cockroach from Chilean Mediterranean Matorral biome. **Revista Brasileira de Entomologia** 61(2): 114–122.

Schapheer, C.; R. Pellens & R. Scherson 2021. Arthropod-Microbiota Integration: its Importance for Ecosystem. **Frontiers in Microbiology** 12: 702–763.

Scudder, G.G.E.; D.K.McE. Kevan & E.L. Bousfield 1979. Higher classification. **Memoirs of the Entomological Society of Canada** 111: 235–240. doi: 10.4039/entm111108235b-1

Snyder, T.E. 1956. Annotated, subject heading bibliography of termites, 1350 B. C. to A. D. 1954. **Smithsonian Miscelaneous Collections** 130: 1–305.

Snyder, T.E. 1961. Supplement to annotated, subject-heading bibliography of termites 1955-1960. **Smithsonian Miscelaneous Collections** 143: 1–137.

Snyder, T.E. 1968. Second supplement to annotated, subject-heading bibliography of termites 1961-1965. **Smithsonian Miscelaneous Collections** 152: 1–188.

Su, N.Y. & R.H. Scheffrahn 2000. Termites as pests of buildings, pp. 437–453. *In*: T. Abe; M. Higashi & D.E. Bignell (eds). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, xxii + 466 pp.

Tarli, V.D.; P.A.C.L. Pequeno; E. Franklin; J.W. de Morais; J.L.P. Souza; A.H.C. Oliveira & D.R. Guilherme 2014. Multiple environmental controls on cockroach assemblage structure in a tropical rain forest. **Biotropica** 46(5): 598–607.

Tarli, V.D.; P. Grandcolas & R. Pellens 2018. Taxonomic revision of the genus *Monastria* Saussure, 1864 (Blattodea: Blaberidae, Blaberinae) from the South American Atlantic Forest, with the descriptions of five new species. **Zootaxa** 4524(3): 359.

Van Baaren, J.; P. Deleporte & P. Grandcolas 2002a. Cockroaches found in nests of Icteridae birds in French Guiana. **Amazoniana** 17: 243–248.

Van Baaren, J.; P. Deleporte; P. Grandcolas *et al*. 2002b. Measurement for solitariness and gregarism: analysing spacing, attraction and interactions in four species of Zetoborinae (Blattaria). **Ethology** 108: 697–712.

Van Baaren, J.; A.S. Bonhomme; P. Deleporte & J.-S. Pierre 2003. Behaviours promoting grouping or dispersal of mother and neonates in ovoviviparous cockroaches. **Insectes Sociaux** 50: 45–53.

Villagra, C.A. & C. Schapheer 2016. Nuevos registros de *Moluchia strigata* (Blanchard, 1851) (Blattodea: Ectobiidae) en el Matorral Mediterráneo de Chile Central. **Gayana** 80(1): 137–140.

Wang, Z.; Y. Shi; Z. Qiu.; Y. Che & N. Lo 2017. Reconstructing the phylogeny of Blattodea: Robust support for interfamilial relationships and major clades. **Scientific Reports** 7(1): 1–8. doi: 10.1038/s41598-017-04243-1

Zompro, O. & I. Fritzsche 1999. *Lucihormetica fenestrata* n. gen., n. sp., the first record of luminescence in an orthopteroid insect (Dictyoptera: Blaberidae: Blaberinae: Brachycolini). **Amazoniana** 15: 211–219.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 24
THYSANOPTERA HALIDAY, 1836

Thripidae: *Arorathrips mexicanus*

Phlaeothripidae: *Gynaikothrips uzeli*

Thripidae: *Scolothrips* sp.

Thripidae: *Thrips tabaci*

Adriano Cavalleri Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, RS. https://orcid.org/0000-0003-4163-6745

Mariana Flores Lindner UFRGS, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Porto Alegre, RS. https://orcid.org/0000-0002-4879-8221

Élison Fabrício Bezerra Lima UFPI, Floriano, PI. https://orcid.org/0000-0002-6361-0928

Etimologia. Do grego *thysanos* = franja e *pteron* = asa. Faz referência aos longos cílios nas margens das asas.

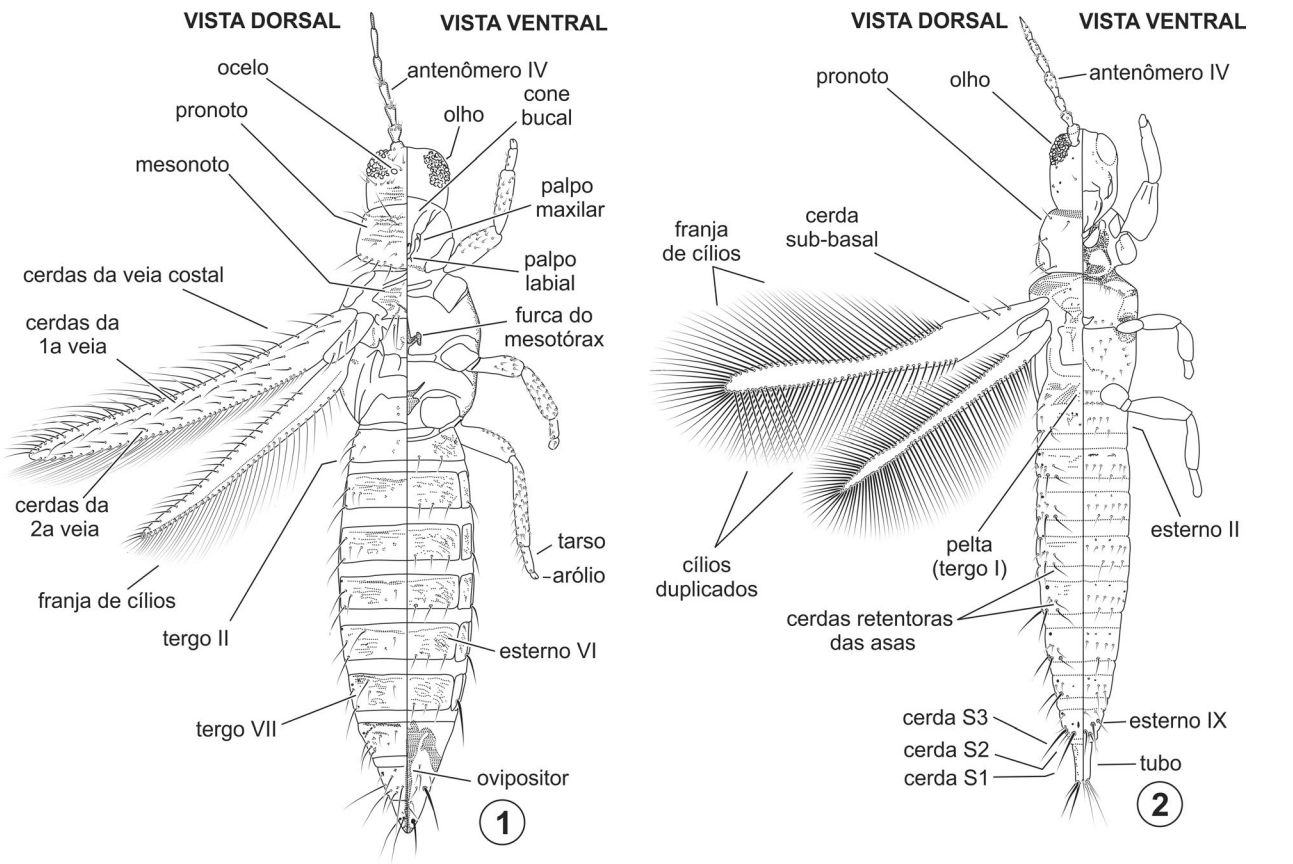
Diagnose. Insetos de corpo alongado, achatado dorso-ventralmente, adultos com comprimento variando de 0,5 a 15 mm. Adultos com coloração variável, geralmente esbranquiçados, amarelados, escuros ou bicoloridos. Antenas com 4 a 9 antenômeros; olhos compostos e ocelos geralmente presentes (reduzidos ou ausentes nas formas ápteras); aparelho bucal picador-sugador assimétrico, formando um cone bucal ventral. Usualmente com dois pares de asas estreitas e membranosas, com franja de longos cílios marginais; veias presentes em Terebrantia e ausentes em Tubulifera. Tarsos com 1 ou 2 segmentos; arólio eversível nas extremidades pretarsais. Abdômen com 11 segmentos, embora apenas 10 sejam visíveis nos grupos mais derivados; cercos ausentes; ovipositor externo (terebra) presente apenas nas fêmeas de Terebrantia.

Introdução. Os Thysanoptera são insetos diminutos, em geral com comprimento menor que 3 mm. Podem ser encontrados em vários hábitats, como flores, folhas, galhos mortos e serapilheira. Embora abundantes na natureza, são pouco conhecidos pelo público em geral. São comumente chamados de tripes (singular e plural), que significa 'verme da madeira' (do grego *thrips*), pois algumas espécies vivem em madeira morta. No Brasil, as espécies *Gynaikothrips ficorum* (Marchal) e *Gynaikothrips uzeli* (Zimmermann) (Phlaeothripidae), que infestam as folhas de figueiras (*Ficus* spp.), são chamadas de lacerdinhas ou amintinhas, em referência aos políticos Carlos Lacerda e Amintas Barros. A espécie *Thrips tabaci* Lindeman (Thripidae) é conhecida ainda como piolho-da-cebola, sendo considerada a principal praga da cultura no Brasil (Nakano 2011).

Os tisanópteros compreendem 6.400 espécies, distribuídas em cerca de 790 gêneros (ThripsWiki 2022). Duas subordens são reconhecidas: Terebrantia e Tubulifera. Esses grupos possuem diferenças marcantes em sua anatomia, ecologia e desenvolvimento, que serão apresentadas neste capítulo.

Os tripes ocorrem em todo o mundo, com riqueza maior nas regiões tropicais e diminuindo em direção aos polos. Mesmo ainda pouco estudada, a fauna brasileira representa cerca de 10% das espécies conhecidas. Atualmente 617 espécies de tripes são registradas para o país (Monteiro & Lima 2022), sendo cerca de 390 destas pertencentes à subordem Tubulifera. Cerca de 70% das espécies brasileiras foram descritas pelos entomólogos norte-americanos Douglas J. Hood e Dudley Moulton, entre 1930 e 1960, principalmente a partir de material coletado nas regiões sul e sudeste (Monteiro 2002). Nas últimas décadas, a maior parte dos estudos com Thysanoptera no país abordou espécies de Thripidae de importância econômica em agroecossistemas, especialmente *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Fig. 24.18), *Frankliniella schultzei* (Trybom) e *T. tabaci.* São relativamente incomuns os levantamentos sistematizados e estudos sobre a biologia e ecologia em ambientes naturais no Brasil (Cavalleri *et al.* 2006; Alves-Silva & Del-Claro 2010). Pouco se conhece sobre a fauna de tripes de biomas como a Amazônia, Caatinga e Cerrado e, para o bioma Pantanal, nenhuma espécie de tripes está registrada (Lima 2022). A falta de amostragens e de informações biológicas limitam

Como citar: Cavalleri, A.; Lindner, M.F.; Lima, É.F.B. 2024. Cap. 24, Thysanoptera Haliday, 1836, pp. 352-367. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c24



Figuras 24.1–2. Thysanoptera, morfologia. **1**, Terebrantia; **2**, Tubulifera.

o reconhecimento dos grupos e dos padrões de diversidade e distribuição destes insetos na América do Sul.

A sistemática dos tripes é ainda dificultada pelo seu pequeno tamanho e pela necessidade de montagem em lâminas de microscopia para estudos da sua anatomia. Além disso, não há ferramentas de identificação disponíveis para muitos grupos taxonômicos. Uma revisão da fauna das Américas do Sul e Central foi elaborada por Mound & Marullo (1996), juntamente com chaves para famílias, gêneros e muitas espécies de Thysanoptera destas regiões. Para as espécies registradas no país, é possível utilizar a plataforma "Os Tripes do Brasil" (http://thysanoptera.com.br) para a identificação de mais de 150 espécies da subordem Terebrantia, incluindo as de importância econômica. Esta plataforma inclui uma chave interativa e ilustrada em português, além de diagnoses e informações biológicas das espécies brasileiras (Cavalleri *et al.* 2018). Um checklist com dados de distribuição das espécies de tripes registradas no país está em "Thysanoptera of Brazil" (www.lea.esalq.usp.br/thysanoptera) e no Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (http://fauna.jbrj.gov.br) (Lima 2022). Informações sobre a nomenclatura e classificação dos Thysanoptera podem ser obtidas através da plataforma ThripsWiki (2022) (https://thrips.info/wiki/).

Morfologia (adultos). (Figs 24.1–14). Possuem corpo alongado, quase sempre achatado dorso-ventralmente. As antenas são filiformes ou moniliformes, com 4 a 9 antenômeros, mais comumente 7 a 9 (Figs 24.58–64). Os órgãos sensoriais (=sensórios) nas antenas têm grande importância na taxonomia e classificação, especialmente aqueles localizados no 3º e 4º antenômeros. Estas estruturas podem ser emergentes, em formato de cones simples ou bifurcados, ou não-emergentes, semelhantes a sensilas timpânicas ou bandas sensoriais ao longo dos antenômeros (Figs 24.4–12).

Apresentam um aparelho bucal do tipo picador-sugador formado por três estiletes (Fig. 24.3): um par derivado das maxilas e um derivado da mandíbula esquerda, enquanto a mandíbula direita desaparece durante a ontogênese (Moritz 2006). Estas peças bucais estão arranjadas em um cone na região póstero-ventral da cabeça, com posição hipognata ou opistognata. Durante a alimentação, o tripes perfura o substrato usando sua mandíbula e suga o alimento através dos estiletes maxilares, com auxílio da musculatura do cibário (Heming 1978). Estes estiletes formam o tubo alimentar, que apresenta abertura subterminal e canal central único, no qual alimento e saliva são transportados. Possuem dois ou três pares de glândulas salivares e quatro túbulos de Malpighi, e o intestino médio não apresenta cecos gástricos (Moritz 1997).

Os olhos são compostos e geralmente bem desenvolvidos (Fig. 24.1). Algumas espécies ápteras e larvas podem apresentar menos de 10 omatídios, enquanto outras apresentam olhos que ocupam grande parte da cabeça. Espécies aladas apresentam três ocelos localizados entre os olhos (Figs 24.71–73), mas essas estruturas estão ausentes ou muito reduzidas nas formas ápteras (Fig. 24.74).

O protórax é livre e o pronoto geralmente retangular ou trapezoidal (Figs 24.29–34). Em Tubulifera os escleritos epimerais estão posicionados na região dorsal do protórax, e os escleritos do prosterno podem estar fortemente esclerosados. O mesotórax e o metatórax são muito unidos (Fig. 24.29), e os

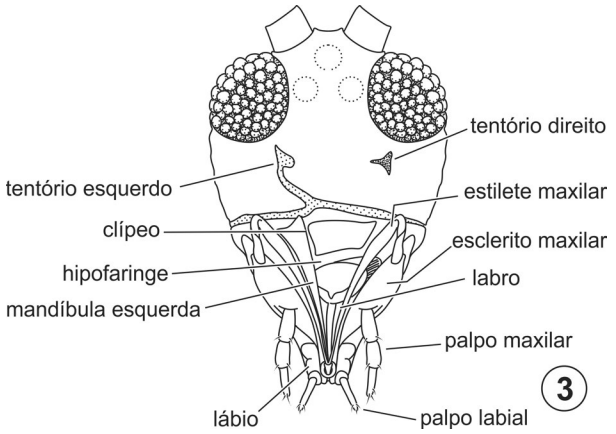
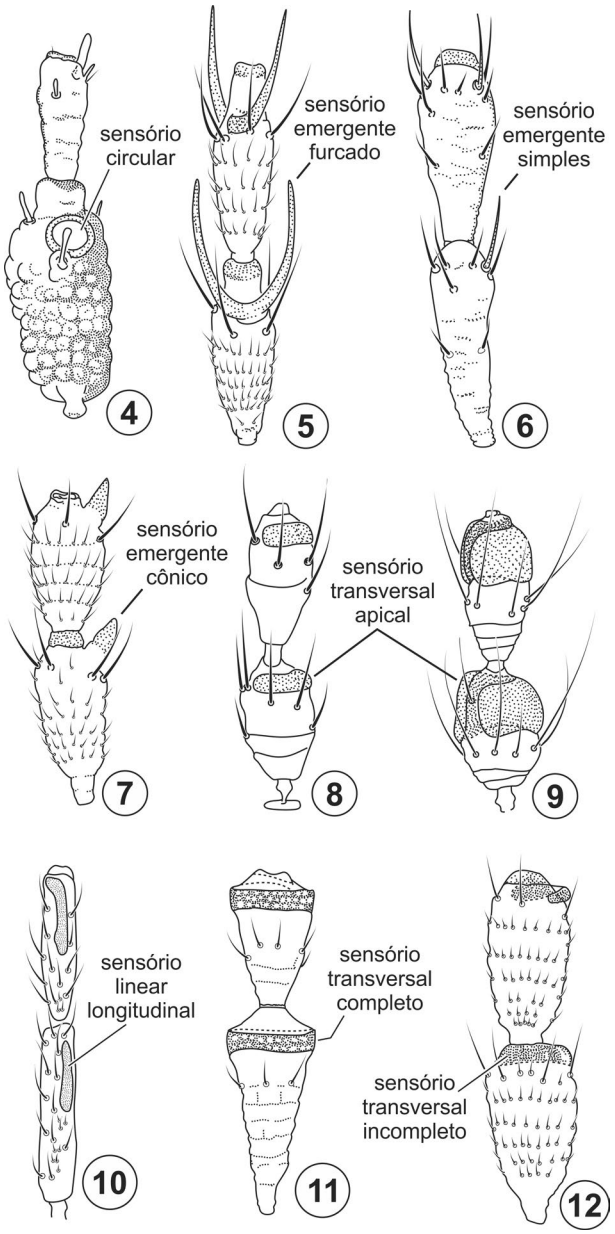


Figura 24.3. Thysanoptera, morfologia da cabeça e peças bucais de Thripidae, vv.

escleritos dorsais geralmente apresentam esculturação marcante e sensilas campaniformes. Os apódemas presentes no mesotórax e metatórax (=furcas) podem variar consideravelmente, e seus tamanhos e formatos são úteis no reconhecimento de alguns grupos da família Thripidae (Figs 24.75–79).

Os três pares de pernas são bem desenvolvidos e geralmente semelhantes entre si. Algumas espécies, especialmente em Tubulifera, possuem os fêmures e/ou as tíbias anteriores alargados (Fig. 24.25). Estes segmentos podem também apresentar tubérculos ou espinhos, que geralmente estão associados à competição intraespecífica, construção de domicílios e/ou defesa (Crespi *et al.* 2004; Mound 2005a). Os tarsos são monômeros ou dímeros, e várias espécies possuem um dente no tarso anterior, às vezes presente em apenas um dos sexos. Alguns tripes possuem ainda um dente recurvado na região ventrolateral do tarso anterior, chamado de hâmus. Os tripes apresentam um arólio adesivo retrátil nas extremidades pretarsais, que se everte a partir de contração muscular e pressão sanguínea (Heming 1971, 1972) (Fig. 24.35).

A maior parte das espécies de tripes é alada, mas muitas são ápteras ou podem exibir indivíduos com diferentes graus de desenvolvimento alar, em especial aquelas que vivem na serapilheira ou em galhos mortos. As asas são estreitas e com venação reduzida, e possuem superfície membranosa (Figs 24.36–40). A característica mais marcante das suas asas é a presença de uma longa franja de cílios, que dá nome à ordem. Porém, esta característica também ocorre em outros insetos como coleópteros, himenópteros e psocópteros, e provavelmente está associada à miniaturização do corpo desses grupos (Jones *et al.* 2016). As asas anteriores são mais desenvolvidas, e veias longitudinais e transversais são evidentes em alguns grupos basais de Terebrantia (Fig. 24.36), enquanto as asas posteriores não possuem venação desenvolvida (Bhatti 2006). Os Terebrantia apresentam uma veia costal e duas veias discais longitudinais nas asas anteriores, que geralmente estão associadas a uma fileira de cerdas cada. Neste grupo, as asas são recobertas por microtríquias e as cerdas das franjas estão inseridas em soquetes com formato de "8", permitindo diferentes encaixes em posição de voo ou de repouso (Ellington 1980). Em Terebrantia as asas repousam paralelamente entre si (Fig. 24.17), enquanto em Tubulifera as asas ficam sobrepostas umas às outras no abdômen. As franjas marginais nas asas dos tubulíferos são extensões rígidas com posição fixa (Bhatti 1991), e geralmente são referidas como "cílios" na literatura. Nos tubulíferos atuais, as asas têm a superfície lisa e não apresentam cerdas ou venações, exceto por poucas cerdas na base das asas anteriores (Fig. 24.40). No entanto, evidências fósseis sugerem que esta seja uma condição derivada: espécies de Rohrthripidae† possuem asas anteriores com venação e cerdas venais desenvolvidas, e indícios de microtríquias na superfície (Ulitzka 2019).

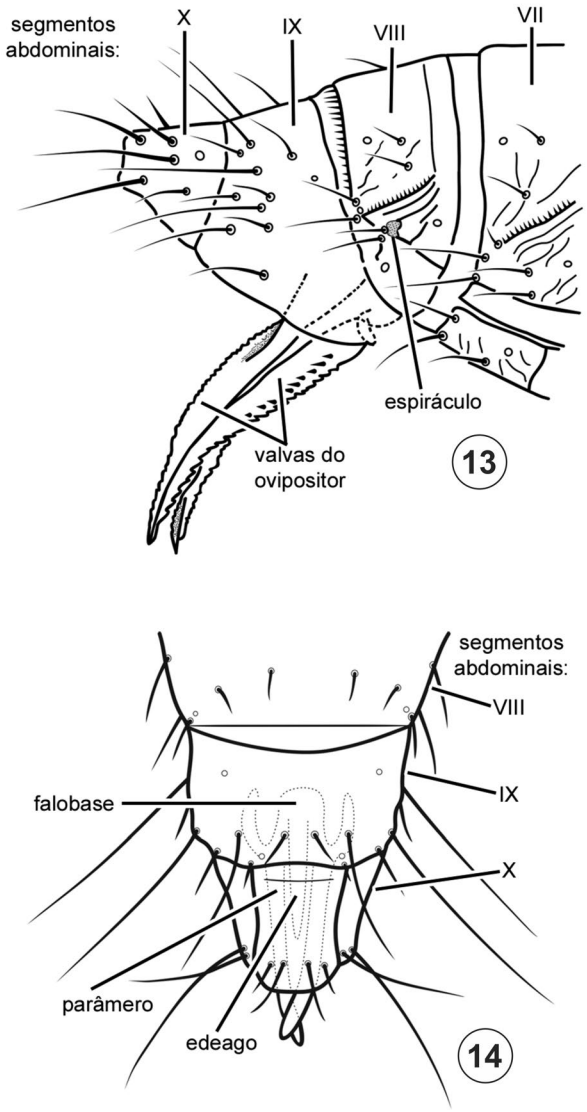


Figuras 24.4–12. Thysanoptera, morfologia dos antenômeros III (inferior) e IV (superior) ilustrando a variação de áreas sensoriais (=sensórios). **4**, Uzelothripidae; **5**, Thripidae, com sensório dorsal no antenômero III e ventral no IV; **6**, Phlaeothripidae; **7**, Stenurothripidae; **8–9**, Merothripidae; **10**, Aeolothripidae; **11**, Heterothripidae, com pequenos poros circulares ou discoidais; **12**, Fauriellidae.

O abdômen apresenta 11 segmentos, sendo o último vestigial na maioria dos grupos modernos. O ânus é terminal e os cercos estão ausentes. As fêmeas apresentam ovários panoísticos, uma espermateca, e canais ligados a glândulas acessórias. Os machos possuem um par de testículos que se comunicam com

um duto ejaculador através de vasos deferentes (Moritz 1997). Entretanto, a morfologia do abdômen varia consideravelmente entre as duas subordens. As fêmeas de Terebrantia apresentam o segmento abdominal X em formato cônico, com uma fenda longitudinal ventral e ovipositor ventral, chamado de *terebra*, constituído por 4 valvas, localizadas entre os segmentos VIII e IX (Figs 24.13, 42). O ovipositor geralmente é curvo e possui borda serrilhada, que facilita a inserção de ovos no tecido das plantas. As fêmeas de Aeolothripidae e Melanthripidae possuem o ovipositor curvado para cima, enquanto nas demais famílias de Terebrantia esta estrutura é voltada para baixo. Os machos de Terebrantia possuem o abdômen mais estreito, e a margem posterior do último segmento abdominal é normalmente arredondada (Fig. 24.22). Os machos de várias espécies de Heterothripidae e Thripidae apresentam placas porosas nos esternos abdominais, que aparentemente estão associadas a glândulas que produzem feromônios (Mound 2009; Krueger *et al.* 2015) (Figs 24.49–51). A genitália masculina (Fig. 24.14) consiste em falobase, edeago mediano e um ou dois pares de parâmeros localizados lateralmente e, diferentemente de outros grupos de insetos, raramente é usada no reconhecimento dos grupos ou espécies dessa subordem. Alguns Merothripidae e Aeolothripidae podem apresentar um par de tricobótrias no tergo X (Fig. 24.41).

As fêmeas de Tubulifera não apresentam ovipositor externo, e em ambos os sexos o último segmento abdominal visível é tubular e não possui fendas (Figs 24.2, 46). As fêmeas possuem um espessamento mediano na parede da vagina, chamado de *fustis* (=fuste), que se localiza ventralmente entre os segmentos IX e X, por onde os ovos são liberados (Fig. 24.46). Em machos de Tubulifera, a margem ântero-ventral do segmento X é escavada para permitir a saída da genitália masculina, que é similar em estrutura àquela encontrada em Terebrantia (Heming 1970) (Fig. 24.53). A morfologia da genitália também é pouco utilizada na taxonomia dos tubulíferos, embora o formato do edeago seja usado no reconhecimento de espécies de *Haplothrips* Amyot & Serville (Phlaeothripidae) e o formato da espermateca das fêmeas seja útil na identificação de espécies de *Holopothrips* Hood (Phlaeothripidae) (Fig. 24.54).



Figuras 24.13–14. Thysanoptera, morfologia dos segmentos finais do abdômen de Thripidae: **13**, fêmea, vl; **14**, macho, vd, com indicação da genitália interna.

Imaturos. Após a emergência das larvas, os indivíduos da subordem Terebrantia passam por duas fases larvais (ativas) e duas de inatividade, as quais não se alimentam, chamadas de pré-pupa e pupa (Figs 24.15–16). Em Tubulifera também ocorrem dois estágios de larva e um estágio pré-pupa, mas há dois estágios com características pupais (pupa I e II). As larvas não possuem ocelos ou tecas alares, e os três pares de pernas são muito similares entre si. As formas larvais podem apresentar cores variadas, e quase sempre ocupam o mesmo hábitat e possuem o mesmo hábito alimentar do adulto (Fig. 24.19).

Biologia. Em geral, a reprodução é sexuada, mas a partenogênese é frequente e, para muitas espécies, os machos são raros ou desconhecidos. Os tisanópteros são haplodiploides e, predominantemente, partenogenéticos arrenótocos (Crespi 1993; Kumm & Moritz 2008). Para a maioria das espécies, o número de fêmeas normalmente é maior que o de machos, e a razão sexual pode variar conforme a região geográfica e a temperatura (Lewis 1973). A presença de bactérias do gênero *Wolbachia* nos túbulos de Malpighi pode também desempenhar um importante papel na reprodução e na proporção de machos em algumas espécies de tripes (Arakaki *et al.* 2001; Kumm & Moritz 2008).

A maioria das espécies é ovípara, e os ovos são relativamente grandes, considerando o tamanho do corpo da fêmea. A maioria das fêmeas de Terebrantia deposita seus ovos dentro da planta perfurando o tecido vegetal com o auxílio do ovipositor. Os Tubulifera fazem suas posturas na superfície do substrato, sendo o ovo recoberto por substâncias gelatinosas que o protegem de predadores e da dessecação (Lewis 1973). O número total de ovos postos por fêmea varia de 30 a 300, de acordo com a espécie, indivíduo, quantidade e qualidade de alimento à disposição (Lewis 1973; Ananthakrishnan 1993).

O empupamento pode ocorrer na própria planta hospedeira ou no solo; e para alguns tripes das famílias Aeolothripidae e Heterothripidae é comum a produção de um casulo de seda pela larva de segundo ínstar (Lewis 1973; Ananthakrishnan 1993). A metamorfose dos Thysanoptera é frequentemente considerada intermediária entre a hemimetabolia e a holometabolia,

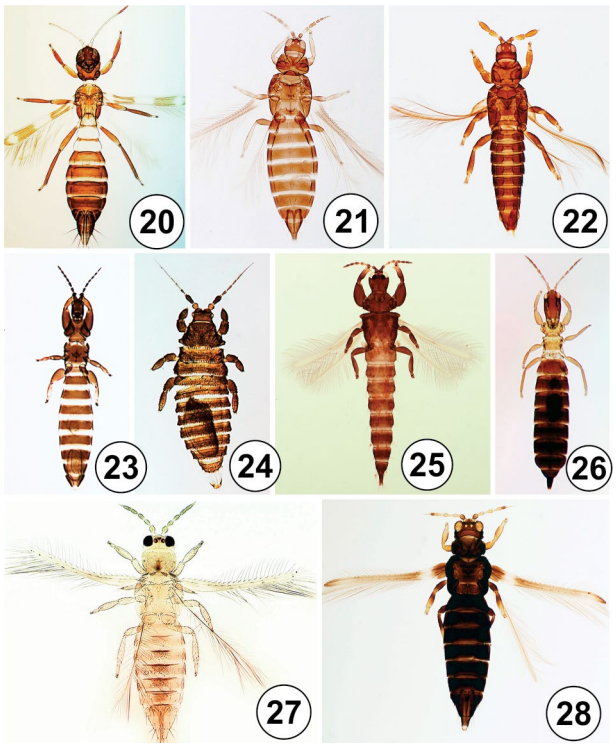
Figuras 24.15–19. Thysanoptera, hábitos. **15–17**, Thripidae, *Heliothrips haemorrhoidalis*; **15**, larva; **16**, pupa; **17**, fêmea; **18**, Thripidae, *Frankliniella occidentalis*, fêmea; **19**, Phlaeothripidae, *Pseudophilothrips* sp., adultos (escuros) e larvas (vermelhas). Fonte: 15-18, Manfred Ulitzka; 19, Lucas Kaminski.

recebendo o nome de *remetabolia* por alguns pesquisadores, embora o termo *holometamórfico* venha sendo utilizado para se referir ao seu desenvolvimento pós-embrionário (Moritz 1995). Mudanças drásticas ocorrem durante os estágios de inatividade, comparáveis àquelas exibidas por insetos endopterigotos: alguns músculos, o intestino e túbulos de Malpighi desaparecem ou são reconstruídos (Moritz 1995, 2006).

A maioria completa o ciclo de vida de ovo a adulto em duas ou três semanas, mas a duração pode variar significativamente dependendo de fatores abióticos, como temperatura e umidade (Ananthakrishnan 1979, 1993). Por exemplo, *Frankliniella schultzei*, em laboratório e temperatura ambiente, teve um ciclo médio de 12,6 dias (Pinent & Carvalho 1998); enquanto *Selenothrips rubrocinctus* (Giard) (Thripidae) apresentou um ciclo de 28–43 dias (Lewis 1973).

Os tripes apresentam uma grande diversidade de hábitos alimentares e interações com outros organismos. Muitas espécies se alimentam em plantas, ingerindo seiva de flores, ramos, folhas e frutos. Alguns Aeolothripidae e Thripidae são conhecidos ainda por se alimentarem em grãos de pólen ou exsudatos de plantas. Porém, quase metade das espécies de Thysanoptera se alimenta exclusivamente de fungos, especialmente aquelas associadas à serapilheira e galhos mortos. As espécies de tubulíferos da subfamília Idolothripinae se alimentam ingerindo esporos de fungos, com algumas delas apresentando um pró-ventrículo especializado para trituração deste alimento, como *Elaphrothrips* spp. (Tree *et al.* 2010). Outros são predadores obrigatórios em pequenos artrópodes, como ácaros e outros tripes, principalmente as espécies dos gêneros *Franklinothrips* Back e *Stomatothrips* Hood (Aeolothripidae), *Scolothrips* Hinds (Thripidae) e algumas espécies de *Leptothrips* Hood e *Karnyothrips* Watson (Phlaeothripidae) (Mound & Marullo 1996).

A fauna de tripes da América do Sul possui uma grande variedade de hábitos de vida singulares. O gênero *Aulacothrips* Hood (Heterothripidae), descrito do Brasil, conta com cinco espécies sul-americanas de hábito ectoparasita. As larvas e adultos infestam diversas espécies de cigarrinhas de hábito gregário



Figuras 24.20–28. Thysanoptera, hábitos, variação morfológica. **20**, Aeolothripidae, *Aeolothrips tenuicornis*, fêmea; **21–22**, Heterothripidae; **21**, *Lenkothrips mollinediae*, fêmea; **22**, *Aulacothrips minor*, macho; **23**, Merothripidae, *Merothrips meridionalis*; **24**, Uzelothripidae, *Uzelothrips scabrosus*; **25–26**, Phlaeothripidae; **25**, Phlaeothripinae, *Epomisothrips araucariae*; **26**, Idolothripinae, *Compsothrips hoodi*; **27–28**, Thripidae; **27**, Thripinae, *Scirtothrips dorsalis*; **28**, Panchaetothripinae, *Helionothrips errans*.

(Hemiptera: Auchenorrhyncha), que possuem associações mutualísticas com formigas (Cavalleri *et al.* 2010a). Outra espécie descrita do país, *Mirothrips arbiter* Cavalleri, Souza, Prezotto & Mound (Phlaeothripidae), é conhecida por completar todo seu ciclo de vida dentro dos ninhos de vespas da subfamília Polistinae, se alimentando de seus ovos (Cavalleri *et al.* 2013).

Os tripes dotados de asas se locomovem através do voo direto e orientado, algumas vezes percorrendo distâncias curtas. Por serem diminutos, são levados com facilidade pelo vento, sendo este um importante mecanismo na sua dispersão (Lewis 1973). Além disso, muitos estudos destacam a capacidade e tendência dos tripes de alojarem-se em pequenos espaços como um fator importante no seu comportamento (e.g. Crespi *et al.* 1997; Mound 2005b; Cavalleri *et al.* 2013). É comum encontrar tripes vivendo em pequenas inflorescências, domácias, fendas ou túneis estreitos em cascas ou galhos de árvores.

Os tripes costumam ser muito abundantes e diversos em flores, onde podem se alimentar do tecido floral e grãos de pólen. As espécies de *Arorathrips* Bhatti (Thripidae) são comuns em flores de gramíneas, especialmente em regiões campestres da América do Sul (Mound & Marullo 1996; Cavalleri *et al.* 2010b). As espécies dos gêneros *Heterothrips* Hood e *Lenkothrips* De Santis & Sureda (Heterothripidae) são conhecidas por habitarem flores de Malpighiaceae no Cerrado (Pereyra & Cavalleri 2012; Cavalleri & Mound 2014). Por outro lado, as espécies da subfamília Panchaetothripinae (Thripidae) estão associadas a folhas maduras (Lima *et al.* 2020, 2021).

Mais de 300 espécies de Thysanoptera induzem galhas, quase todas pertencentes a Phlaeothripidae (Mound 1994; Crespi *et al.* 1997). Estas galhas quase sempre são dobramentos ou enrolamentos das folhas, mas alterações mais complexas da morfologia das folhas são encontradas em algumas espécies (Ananthakrishnan & Raman 1989). Os tripes galhadores dos gêneros *Holopothrips* e *Liothrips* Uzel (Phlaeothripidae) são diversos no território brasileiro, e suas galhas são comuns em folhas de Asteraceae, Melastomataceae e Myrtaceae (Moulton 1933; Lindner *et al.* 2018).

A maioria das espécies de tripes possui distribuição espacial agregada (Fig. 24.19), e o número de indivíduos em uma flor, inflorescência ou folha pode chegar a várias dezenas (Lewis 1973). Algumas espécies disputam territórios e parceiros sexuais, e podem apresentar cuidado parental, especialmente os Tubulifera habitantes de regiões tropicais (Kiester & Strates 1984; Crespi 1992; Mound 2005a). Algumas espécies do gênero australiano *Kladothrips* Froggatt (Phlaeothripidae) são eussociais: estes tripes induzem galhas nos filódios de algumas *Acacia*, e a primeira geração se desenvolve como soldados que defendem a galha de intrusos (Crespi *et al.* 1997; Crespi *et al.* 2004). Muitas espécies de Thysanoptera têm o comportamento de elevar o abdômen e expelir uma gota de líquido pelo ânus quando perturbadas (Fig. 24.15), que pode apresentar semioquímicos como feromônios de alarme e/ou repelente contra inimigos naturais (De Facci *et al.* 2014).

Classificação. A classificação mais aceita para as famílias viventes de Thysanoptera encontra-se resumida abaixo. Nessa classificação, a subordem Terebrantia é dividida em oito famílias, enquanto Tubulifera possui apenas uma. Seis dessas famílias possuem representantes no Brasil e o número de espécies registradas para o país é indicado entre parênteses.

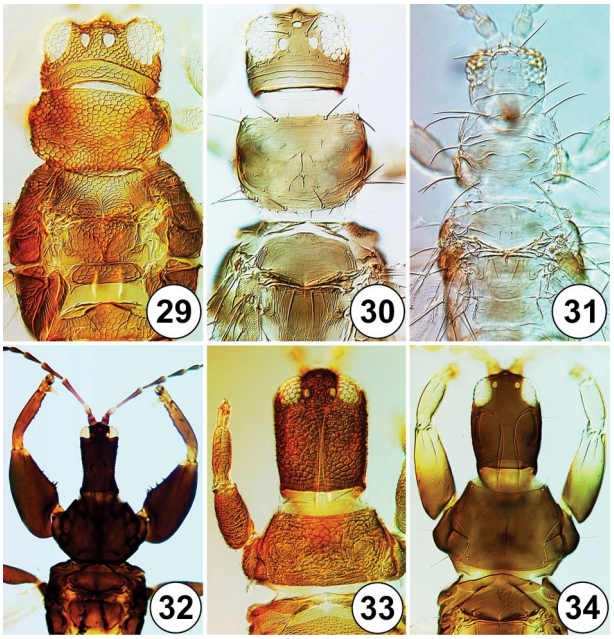
Subordem Tubulifera
- Phlaeothripidae (389)

Subordem Terebrantia
- Aeolothripidae (9)
- Fauriellidae
- Heterothripidae (28)
- Melanthripidae
- Merothripidae (10)
- Stenurothripidae
- Thripidae (178)
- Uzelothripidae (1)

A classificação supragenérica é problemática para muitas famílias, e dos diversos nomes de tribos, subtribos, linhagens e grupos de gêneros propostos, poucos possuem embasamento filogenético. As duas maiores famílias de Thysanoptera, Phlaeothripidae e Thripidae, são tradicionalmente divididas em subfamílias, mas estes táxons nem sempre são recuperados em análises cladísticas (Mound & Morris 2007; Buckman *et al.* 2013). Muitos gêneros estão fragilmente definidos, especialmente em Phlaeothripidae. Nesta família, mais de 40% dos gêneros incluem apenas uma espécie, e pouco mais de 100 gêneros contém mais que quatro espécies (ThripsWiki 2022).

Relações filogenéticas. Os Thysanoptera formam um clado monofilético, possuindo duas características únicas: (i) aparelho bucal assimétrico, com a mandíbula direita ausente; e (ii) tarso com arólio eversível (Mound *et al.* 1980; Mound & Marullo 1996). Estudos recentes, entretanto, sugerem que esses caracteres também estão presentes em outros grupos de insetos extintos, sendo plesiomorfias retidas em Thysanoptera (Nel *et al.* 2014; Huang *et al.* 2016; Prokop *et al.* 2017). Alguns autores propõem uma relação próxima entre Thysanoptera e Lophioneurida†, um grupo de insetos fósseis com ocorrência do Permiano ao Cretáceo, que apresentam asas com venação reduzida (Zherinkin 2002; Grimaldi *et al.* 2004; Nel *et al.* 2012, 2014). Nesse contexto, estas duas ordens formariam o clado Thripida e os primeiros tripes verdadeiros teriam surgido entre o final do Permiano e início do Triássico (aprox. 260–240 Ma) (Zherikhin 2002; Nel *et al.* 2014). Os fósseis mais antigos de Thysanoptera são membros da família extinta Triassothripidae, do final do Triássico (aprox. 220 maa), e poucos fósseis de tripes são conhecidos do Jurássico (Grimaldi *et al.* 2004; Ulitzka 2018). Esses exemplares apresentam o aparelho bucal assimétrico e asas franjadas, porém estas mostram um maior número de venações em comparação com os tripes atuais. As asas anteriores de tripes fósseis parecem ser um ponto intermediário entre as asas de alguns Lophioneurida† e dos Aeolothripidae atuais. Isto suportaria a hipótese de que Aeolothripidae é a família mais basal dentre os Thysanoptera viventes, defendida por alguns autores (Grimaldi *et al.* 2004). Os representantes fósseis de famílias atuais são todos datados do Cretáceo ou do Terciário, sugerindo que estas famílias provavelmente surgiram durante estes períodos (Ulitzka 2018).

As famílias Aeolothripidae, Heterothripidae, Melanthripidae, Merothripidae, Thripidae e Phlaeothripidae são suportadas como grupos monofiléticos (Pereyra 2011; Buckman *et al.* 2013;



Figuras 24.29–34. Thysanoptera, variação morfológica em cabeça e tórax. **29**, Thripidae, Panchaetothripinae, *Helionothrips errans*; **30–31**, Thripidae, Thripinae; **30**, *Frankliniella brunnea* Priesner; **31**, *Scolothrips sexmaculatus* (Pergrande in Duffey); **32–34;** Phlaeothripidae; **32**, Idolothripinae, *Diceratothrips bicornis* Bagnall; **33**, Phlaeothripinae, *Strepterothrips brasilianus* (Hood); **34**, Phlaeothripinae, *Karnyothrips flavipes* (Jones).

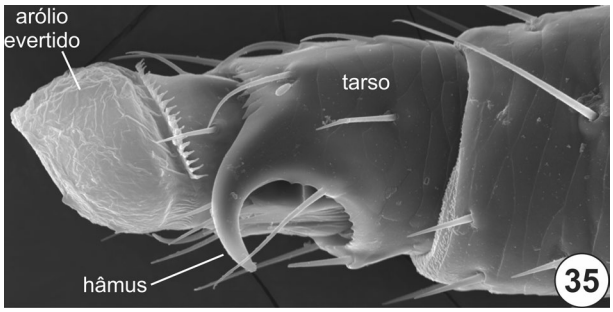
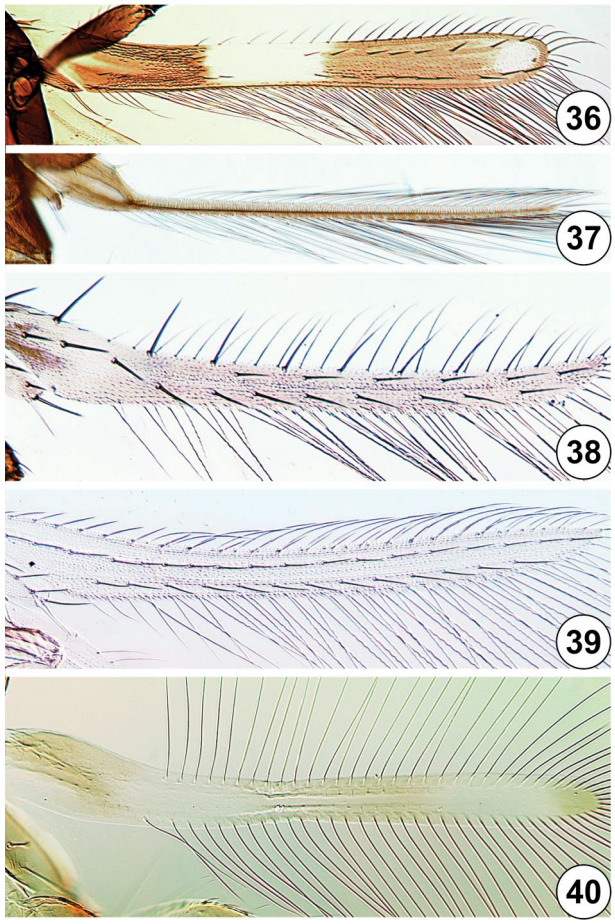


Figura 24.35. Thysanoptera, Phaleothripidae, *Holopothrips molzi* Lindner *et al.*, tarso anterior, vl.

Pereyra *et al*. 2018). Em algumas análises, Merothripidae é indicada como a família mais basal de Terebrantia, enquanto outras apontam Aeolothripidae como o grupo mais basal (Grimaldi *et al*. 2004; Buckman *et al*. 2013). Ambos os táxons retêm muitos estados de caracteres considerados plesiomórficos, dentre eles um tentório bem desenvolvido na cabeça. Esta estrutura está presente em outras ordens relacionadas à Thysanoptera, mas é reduzida ou ausente em diversas famílias de tripes consideradas mais derivadas (Mound *et al.* 1980; Mound & Morris 2007). Merothripidae e Melanthripidae compartilham um esterno abdominal VIII reduzido a dois lobos e presença de tricobótrias bem desenvolvidas no tergo X, ambos estados considerados plesiomórficos; mas não existem evidências para uma relação mais próxima entre as duas famílias (Mound & Morris 2007). Já Aeolothripidae possui as asas mais largas e com mais venações dentre os Thysanoptera viventes, mostrando um padrão próximo àquele observado em tripes fósseis (Grimaldi *et al.* 2004). Stenurothripidae, Heterothripidae e Melanthripidae provavelmente formam um clado monofilético, mas a relação deste grupo com as demais famílias ainda é incerta (Buckman *et al*. 2013). Thripidae, tradicionalmente considerada a família mais derivada de Terebrantia (Mound & Morris 2007), também apresenta posição indefinida nas análises realizadas até o momento. A única espécie vivente de Uzelothripidae apresenta estados de caracteres considerados plesiomórficos, como um tentório cefálico desenvolvido, mas algumas características nas asas e antenas são muito distintas dos outros Terebrantia. Essa morfologia aberrante dificulta o posicionamento desta família em relação aos demais Thysanoptera (Mound *et al.* 1980; Mound & Morris 2007). As figuras 24.55–57 resumem as relações entre as famílias de tripes recuperadas nas análises de Buckman *et al.* (2013).

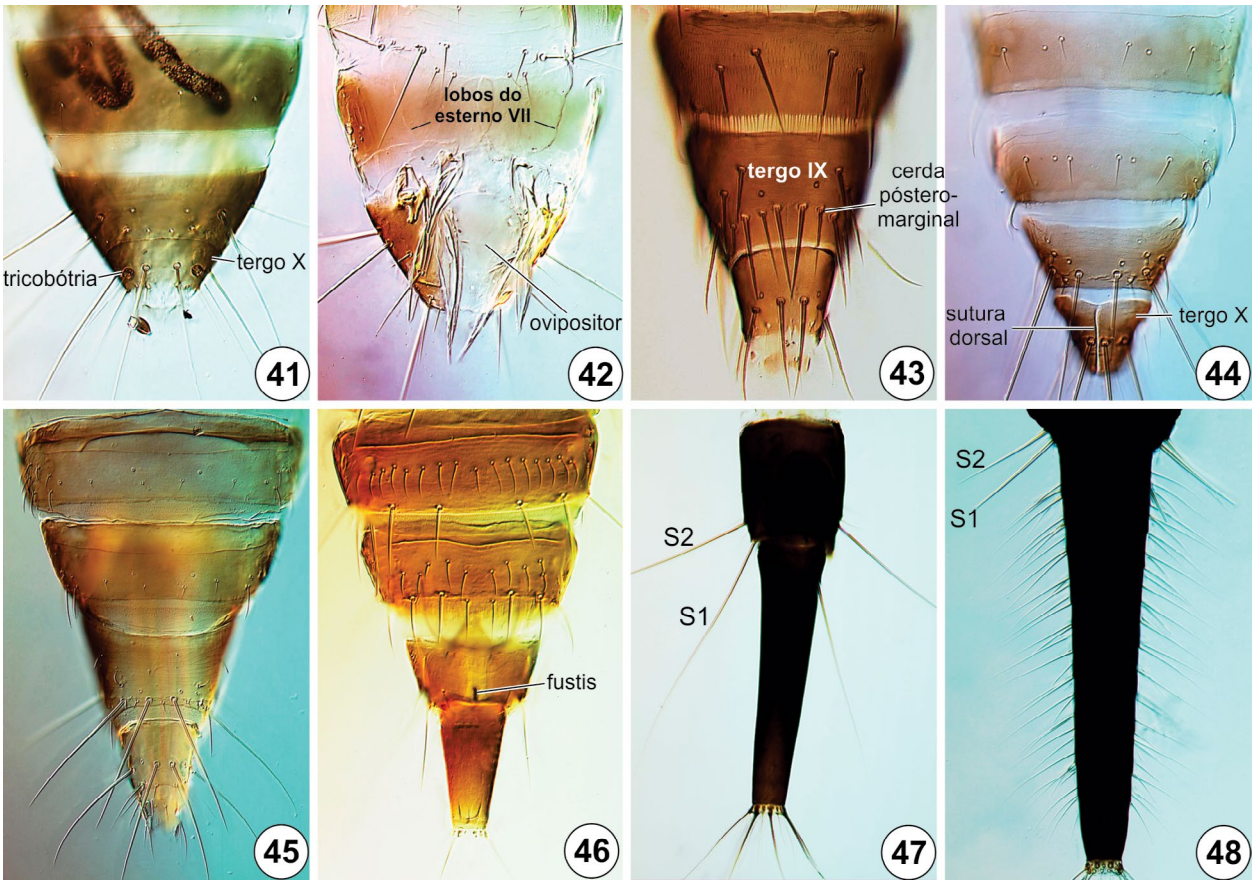
Importância. Os Thysanoptera possuem grande importância agrícola, tanto pelos danos diretos, devido à alimentação e/ou oviposição no tecido vegetal, como indiretos, ao transmitirem uma série de patógenos como fungos, bactérias e vírus (Ullmann *et al.* 1997; Mound 2005b). Mais de 100 espécies são referidas como pragas agrícolas ao redor do mundo (Mound *et al.* 2022). Atualmente, 44 espécies de importância agrícola são registradas para o Brasil, atacando cerca de 70 plantas cultivadas (Monteiro *et al.* 1999; Mound *et al.* 2022). A família Thripidae, além de compreender a maior parte destas espécies pragas no país (36 spp.), inclui aquelas que causam maiores prejuízos. No cenário brasileiro, merece destaque *Frankliniella schultzei*, que causa danos diretos no tecido vegetal, além de transmitir o vírus



Figuras 24.36–40. Thysanoptera, asas anteriores. **36**, Aeolothripidae, *Franklinothrips vespiformis* (Crawford); **37**, Heterothripidae, *Aulacothrips levinotus* (Cavalleri & Kaminski); **38**, Thripidae, *Selenothrips rubrocinctus*; **39**, Thripidae, *Frankliniella fuscicornis* Moulton; **40**, Phlaeothripidae, *Aleurodothrips fasciapennis* (Franklin).

do vira-cabeça-do-tomateiro, que pode comprometer mais de 50% da produção de tomateiros (Pinent & Carvalho 1998). O tripes-californiano-das-flores, *Frankliniella occidentalis* (Fig. 24.18), é uma das mais importantes pragas agrícolas, principalmente por ser altamente polífaga e vetor de viroses. *Thrips tabaci* é a principal praga da cultura da cebola (*Allium cepa*) (Gonçalves 1996), e *Enneothrips enigmaticus* Lima *et al.* (Thripidae) é a praga-chave do amendoinzeiro (*Arachis hypogaea*) no país, sendo todo o programa de manejo desta cultura direcionado para seu controle (Gallo *et al.* 2002; Lima *et al.* 2022). Detalhes sobre a distribuição das espécies e plantas atacadas podem ser consultados em Cavalleri *et al.* (2018), Monteiro & Lima (2022) e Lima (2022). As espécies brasileiras dos dois principais gêneros de importância agrícola, *Frankliniella* e *Thrips*, podem ser reconhecidas utilizando as chaves elaboradas por Cavalleri & Mound (2012) e Lima *et al.* (2018).

Os sintomas mais comuns causados pela alimentação dos tripes nas folhas são a clorose, o prateamento (Fig. 24.17) e o encarquilhamento (Fig. 24.19), que reduzem a área de fotossíntese das plantas e podem causar abscisão foliar. Nas flores, podem causar abortamento floral ou danos qualitativos em espécies ornamentais. A alimentação dos tripes em frutos em crescimento pode causar deformações. Além disso, a postura

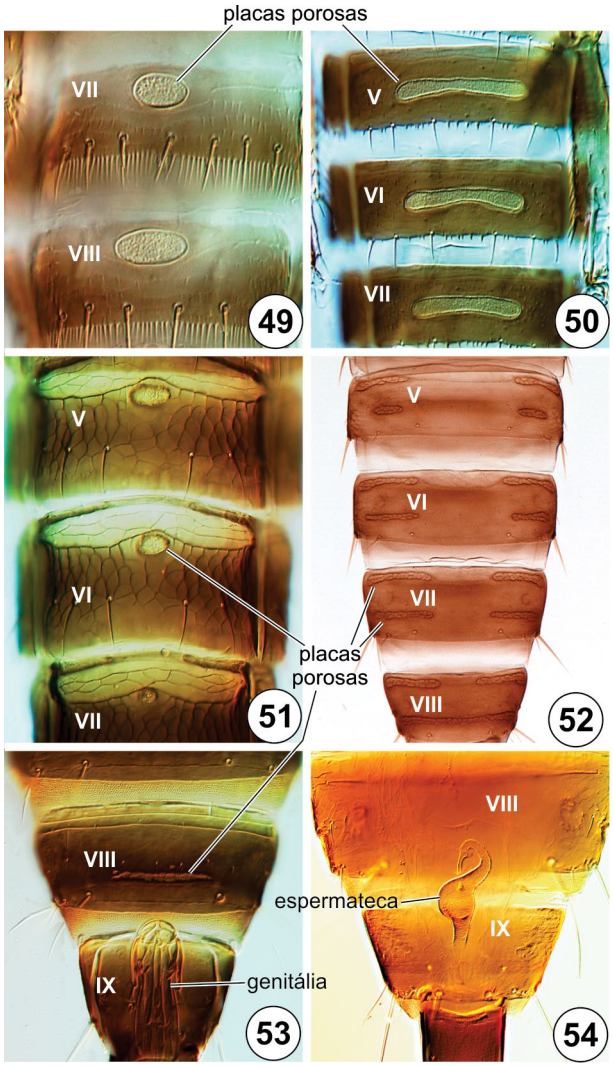


Figuras 24.41–48. Thysanoptera, variação morfológica nos últimos segmentos abdominais. **41–42**, Merothripidae, fêmeas; **41**, *Merothrips brunneus* Ward, vd; **42**, *Merothrips floridensis* Watson, vv; **43–44**, Thripidae, fêmeas; **43**, *Neohydatothrips samayunkur* (Kudo), vd; **44**, *Plesiothrips perplexus* (Beach), vd; **45**, Aeolothripidae, *Stomatothrips angustipennis* Hood, vd, fêmea; **46–48**, Phlaeothripidae; **46**, *Terthrothrips balteatus* Hood, fêmea, vv; **47**, *Elaphrothrips* sp., macho, vd; **48**, *Zeugmatothrips peltatus* Hood, macho, vd.

endofítica destes insetos pode causar danos estéticos no tecido vegetal (Childers & Achor 1995).

Algumas espécies transmitem vírus fitopatogênicos responsáveis por perdas econômicas significativas em inúmeras culturas ao redor do mundo (Whitfield *et al.* 2005), dos quais representantes de *Frankliniella*, *Scirtothrips* Schull e *Thrips* Linnaeus estão presentes no Brasil (Lima *et al.* 2022). Estas viroses são causadas por vírus de cinco gêneros: *Carmovirus, Ilarvirus*, *Machlomovirus, Orthotospovirus* (anteriormente *Tospovirus*) e *Sobemovirus* (Morse & Hoddle 2006). Dentre esses, os *Orthotospovirus* são os mais estudados e estão entre os dez vírus de plantas mais devastadores, devido à natureza ubíqua dos seus vetores e à ampla gama de hospedeiros vegetais (Rotenberg *et al.* 2015). Atualmente 30 espécies de *Orthotospovirus* são reconhecidas, embora o tripes vetor não seja conhecido para oito delas (Chen *et al.* 2019). As 15 espécies de tripes identificadas como vetores desses vírus estão distribuídas em seis gêneros de Thripidae que não são intimamente aparentados (Rotenberg *et al.* 2015; Chen *et al.* 2019). Isto sugere que muitas destas interações evoluíram de modo independente, ou que a maioria das espécies de tripes perdeu a associação com este grupo de vírus (Mound 2002). Sete dessas espécies de tripes vetores de *Orthotospovirus* ocorrem no Brasil (Lima *et al.* 2022). Os tripes adultos são os únicos capazes de transmitir estes vírus para as plantas, embora não apresentem a capacidade de adquirir o vírus de plantas infectadas. Para que o vírus consiga atingir as glândulas salivares dos tripes, ele deve se aproveitar de um momento crítico em que o intestino médio está em contato íntimo com as glândulas, o que acontece somente durante o primeiro ínstar e o início do segundo ínstar (entre 10 e 160h do desenvolvimento). As evidências e hipóteses alternativas para explicar o modo de aquisição, replicação e transmissão de *Orthotospovirus* por tripes estão descritas em detalhe em Moritz *et al.* (2004), Whitfield *et al.* (2005), Rotenberg *et al.* (2015), Montero-Astua *et al.* (2016), Chen *et al.* (2019) e Han *et al.* (2019).

Os tripes também são conhecidos pela capacidade de predação de determinados artrópodes pragas. Algumas espécies de tripes são predadoras obrigatórias durante o estágio larval e adulto. Em Terebrantia se destacam as espécies de *Franklinothrips* e *Stomatothrips*, que predam pequenos artrópodes na vegetação (Mound & Marullo 1996; Mound & Reynaud 2005). A espécie *Franklinothrips vespiformis* tem sido utilizada em países europeus no controle de tripes pragas em casas de vegetação, como *Heliothrips haemorrhoidalis* (Bouché) (Figs 24.15–17) e *Parthenothrips dracaenae* (Heeger) (Thripidae) (Loomans & Vierbergen 1999). Algumas espécies de Phlaeothripidae vêm sendo empregadas também no controle de plantas invasoras ao redor do mundo. A espécie brasileira *Pseudophilothrips ichini* (Hood) é apontada como um agente promissor no controle biológico da aroeira-vermelha (*Schinus terebinthifolius*) nos EUA (Wheeler *et al.* 2016), e *Haplothrips heliotropica* Mound & Zapater, descrita



Figuras 24.49–54. Thysanoptera, esternos abdominais e estruturas associadas, vv: **49–53**, machos; **49**, Heterothripidae, *Lenkothrips kaminskii* Cavalleri & Mound; **50**, Thripidae, *Stenchaetothrips biformis* (Bagnall); **51**, Thripidae, *Selenothrips rubrocinctus*; **52-54**, Phlaeothripidae; **52**, *Holopothrips singularis* Lindner *et al*.; **53,** *Holopothrips conducans* (Priesner); **54**, *Holopothrips ananasi* Lima, fêmea. Fonte: Fig. 54, L. Mound.

da Argentina, no controle de *Heliotropium amplexicaule* (Boraginaceae) na Austrália (Mound & Zapater 2003).

Espécies florívoras podem atuar como polinizadores de várias espécies de plantas, principalmente aquelas que apresentam flores de tamanho reduzido (Norton 1984; Mound & Terry 2001; Eliyahu *et al.* 2015). Os tripes são capazes de carregar centenas de grãos de pólen em seus corpos, especialmente tórax e abdômen, que geralmente apresentam longas cerdas no dorso (Ananthakrishnan 1993). Evidências fósseis sugerem que os tripes estejam entre os primeiros insetos polinizadores, participando da polinização de gimnospermas no Mesozoico (Peñalver *et al.* 2012). No Brasil, a espécie *Frankliniella gardeniae* Moulton (Thripidae) é a principal polinizadora de *Ocotea porosa* (Lauraceae), uma espécie presente em áreas de Floresta Ombrófila Mista e criticamente ameaçada de extinção no sul do país (Danieli-Silva & Varassin 2012).

Coleta e fixação. A maior parte dos métodos de coleta de tripes está descrita em Lewis (1973) e Alves-Silva *et al.* (2021). Para estudos taxonômicos, os métodos de amostragem ativa são geralmente a melhor opção. Só assim o pesquisador terá detalhes precisos sobre a origem dos espécimes. Os dois métodos mais utilizados para coletar tripes na vegetação são a batida nas plantas e o ensacamento simples.

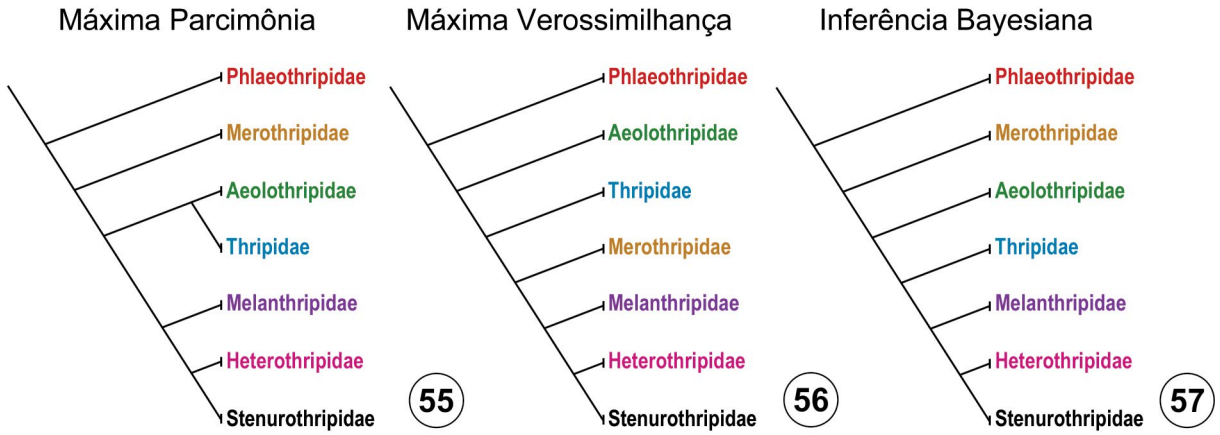
No primeiro, utiliza-se um bastão de madeira para bater em galhos, folhas e flores de plantas ou madeira recém-morta sobre um suporte onde os tripes cairão. Este suporte é geralmente de plástico (pois os tripes se aderem neste material), quadrangular (cerca de 40 x 40 cm) e branco, para facilitar a visualização dos indivíduos. Os tripes caídos no suporte são coletados com um pincel de cerdas finas e armazenados em microtubos contendo AGA (10 partes de etanol 60%, 1 parte de glicerina e 1 parte de ácido acético glacial), ou etanol 60% ou 100%. O uso de etanol 100% tem a vantagem de tornar possível estudos moleculares futuros; entretanto, diferentemente dos outros meios de conservação, os indivíduos preservados neste meio devem ser reidratados em etanol 50% antes do preparo em lâminas de microscopia. Como os tripes possuem tamanho pequeno, o uso de lupas de relojoeiro facilita a visualização e coleta de exemplares em campo.

No ensacamento simples, galhos, folhas e flores são retirados das plantas, manualmente ou com o auxílio de uma tesoura ou podão. Este material deve ser armazenado em sacos de papel etiquetados com as informações de coleta. A triagem pode ser feita em laboratório com o auxílio de um estereomicroscópio. O material vegetal pode ser colocado em bandejas plásticas brancas, para facilitar a visualização dos tripes, que podem ser transferidos para microtubos com líquido preservante usando um pincel fino. Recomenda-se armazenar o material ensacado em um congelador à temperatura de -5ºC por um período de cerca de 1 hora, para facilitar a captura dos indivíduos.

Equipamentos de amostragem podem ser usados para a coleta dos tripes que vivem no solo (inclusive em estágio de pupa). As amostras podem ser coletadas até 25 cm abaixo do nível do solo (Lewis 1973). Serapilheira é mais comumente amostrada por área ou volume, pois o peso pode diferir dependendo do estágio seco das amostras. Os tripes dentro das amostras podem ser coletados por meio de um funil de Berlese-Tullgren (por ±72h) ou técnicas de flotação.

Plantas ou suas partes podem passar por lavagem, sendo colocadas em recipientes plásticos selados ou frascos de tamanho proporcional à amostra, contendo uma solução de água, detergente e etanol 70% (aproximadamente 10:2:1). Esse conjunto pode ser agitado por cerca de 30 segundos, o que pode ser repetido em intervalos por um período de 2h. Os conteúdos aquosos são então coados através de um filtro de malha fina (230 a 500 µm), que pode ser retido por peneiras metálicas (n° 25 a 30); estas devem ser enxaguadas para desalojar os tripes remanescentes. As plantas precisam ser lavadas com água ou etanol 70% para assegurar que todos os espécimes sejam coletados (Burris *et al.* 1990; Palumbo 2003; Albedaño *et al.* 2008).

A detecção de ovos de Tubulifera na vegetação pode ser feita através de contagem visual ou lavagens das plantas. Para ovos de Terebrantia, que são depositados dentro do tecido vegetal, é possível vistoriar folhas e pétalas finas sob um estereomicroscópio



Figuras 24.55–57. Thysanoptera, relações entre as famílias obtidas por diferentes metodologias de análises filogenéticas (Buckman *et al.* 2013).

com luz transmitida. Para tecidos mais espessos, lavagem em uma série de 50% a 100% de etanol e posterior clareamento em óleo de cravo são necessários antes da visualização (Lewis 1973; Mound & Marullo 1996). Em frutos, os locais de oviposição são geralmente associados a uma marca circular visível a olho nu (Zamar *et al.* 2014).

Armadilhas de água e adesivas são amplamente usadas para coletar os tripes de maneira passiva. Estas técnicas podem gerar informações úteis sobre a composição de espécies de uma determinada área, especialmente de espécies de importância econômica em cultivos agrícolas. Entretanto, o uso destas armadilhas não é recomendado se a intenção é estudar os tripes de uma espécie de planta em particular, pois indivíduos de outras áreas ou plantas podem ser facilmente transportados pelo vento.

As armadilhas de água devem ter uma profundidade de cerca de 6 cm, com uma área de superfície de 250 a 500 cm², de preferência redonda e com nível de água cerca de 2 cm abaixo da borda. Uma gota de formaldeído impede o crescimento de algas e fungos, e algumas gotas de detergente garantem a quebra da tensão superficial da água. As bandejas são mais eficientes quando usadas no nível da vegetação e devem ser removidas depois de 24h (Lewis 1973).

Em áreas de elevada abundância de tripes, armadilhas adesivas com uma superfície de 100cm² podem ser suficientes, mas em populações menos densas estas armadilhas precisam ser maiores (Lewis 1973). Este tipo de armadilha tem o inconveniente de danificar os tripes quando se aderem ou no momento da remoção dos espécimes pelo coletor, dificultando sua identificação. No entanto, para áreas de cultivo agrícola cuja riqueza de tripes é mais ou menos conhecida, estas armadilhas podem ser um meio fácil de verificar a presença de tripes, monitorar populações e/ou mudanças sazonais. As armadilhas adesivas mais recomendadas são planas (horizontal ou vertical) ou cilíndricas, e geralmente não devem ser colocadas nas bordas dos cultivos (Mainali & Lim 2010). Para amostragens em campos abertos, as superfícies cilíndricas são mais eficientes, pois o fluxo de ar ao redor é menos turbulento e captura insetos de todas as direções (Lewis 1973). Em estufas, onde o vento é relativamente constante, os cartões planos logo acima da cultura são um bom meio para monitorar as populações de tripes (Shipp 1995). A eficiência das armadilhas adesivas pode ser melhorada usando material colorido: geralmente os cartões de cor branca, amarela ou azul são mais eficazes na atração de tripes, e a escolha dependerá das espécies-alvo. Vários estudos mostram que uma mesma espécie pode apresentar atratividade para cores diferentes dependendo da ocasião (*e.g.* Cho *et al.* 1995; Cho *et al.* 2000; Hoddle *et al.* 2002; Sridhar & Naik 2015). Além disso, a adição de substâncias às armadilhas adesivas, como feromônios, é recomendada em alguns casos (Sampson & Kirk 2013; Muvea *et al.* 2014).

A identificação dos tripes envolve preparação dos espécimes em lâminas de microscopia. Para melhores resultados, os espécimes devem ser preparados o mais rapidamente possível após a coleta, pois longos períodos de armazenamento em álcool modificam a cor dos indivíduos, e os tornam quebradiços. Se a preparação em lâmina não puder ser feita de imediato, os tripes devem ser armazenados em etanol 60% ou 100% no escuro e a baixas temperaturas, de preferência em torno de -15ºC. Os principais métodos de montagem em meios permanentes estão descritos em Mound & Marullo (1996) e Okajima (2006), e consistem na limpeza dos conteúdos corporais com NaOH 5%, desidratação em série etanólica (70%, 80%, 95% e 100%), diafanização em óleo de cravo ou etoxietanol e montagem em bálsamo do Canadá. Métodos semipermanentes para identificações de rotina incluem montagem em meios hidrofílicos, como Hoyer's (Mirab-Balou & Chen 2010; Silveira & Haro 2016). Informações em português sobre a montagem de lâminas permanentes e semipermanentes podem ser acessadas em Cavalleri *et al.* (2018) e Monteiro & Lima (2022).

Chave para as famílias registradas para a América do Sul (adultos)

1. Segmento abdominal X formando um tubo completamente fechado (Figs 24.46–48); fêmea sem ovipositor externo (Fig. 24.46); asas anteriores, quando presentes, sem venação ou cerdas na sua superfície (exceto na base); asas sem microtríquias na superfície (Fig. 24.40) (subordem Tubulifera) ..... **Phlaeothripidae**

— Segmento abdominal X sempre incompleto ventralmente (Fig. 24.42), de formato cônico nas fêmeas e arredondado nos machos (Figs 24.41–45); fêmea com ovipositor externo (Fig. 24.13); asas anteriores, quando presentes, com veias longitudinais, que geralmente possuem cerdas; superfície das asas cobertas com microtríquias (Figs 24.36–39) (subordem Terebrantia) **2**

2(1). Antenômero III com uma grande área sensorial circular e ventral, próxima ao ápice (Fig. 24.4); antena com 7 antenômeros e extremamente afilada, antenômeros IV-VII marcadamente longos e estreitos, VII pelo menos 25 vezes mais longo que a largura basal; dorso do tórax recoberto por tubérculos proeminentes (Fig. 24.70) ..... **Uzelothripidae**

— Antenômero III com área sensorial diferente; antena com número de antenômeros variável (6 a 9) mas nunca afilada, antenômeros VII-VIII às vezes alongados, mas menos que 10 vezes mais longos que a largura basal; tórax não recoberto por tubérculos **3**

3(2). Áreas sensoriais dos antenômeros III e IV em forma de cones salientes (=emergentes), que podem ser simples (Figs 24.6, 64) ou bifurcados (Figs 24.5, 62–63) ..... **Thripidae**

— Áreas sensoriais dos antenômeros III e IV não emergentes, geralmente representadas por faixas lineares ou estruturas semelhantes a áreas timpânicas na superfície dos antenômeros (Figs 24.8–12, 58–61) **4**

4(3). Antenômeros III e IV com área sensorial transversal no ápice, de formato oval ou circular, semelhante a um tímpano (Figs 24.8–9, 58); fêmeas com ovipositor reduzido e não serreado (Fig. 24.42); machos geralmente com uma placa porosa na região dorsal da cabeça, associada à uma região glandular (Fig. 24.65); usualmente ápteros; antenas geralmente com 8 antenômeros, raramente com 9 (Fig. 24.58) ... **Merothripidae**

— Antenômeros III e IV com área sensorial diferente, representada por bandas ou faixas estreitas na superfície dos artículos (Figs 24.10–12, 59–61); fêmeas com ovipositor robusto e claramente serreado; machos sem placa porosa na cabeça; asas bem desenvolvidas; antenas com 9 antenômeros (Figs 24.59–61) **5**

5(4). Área sensorial dos antenômeros III e IV formada por uma faixa contínua circundando o ápice (Fig. 24.11), ou por uma linha sinuosa contínua na superfície do artículo, sempre com minúsculos poros circulares (Figs 24.60–61); asas anteriores estreitas, com ápice pontiagudo (Fig. 24.37); ovipositor curvado para baixo ..... **Heterothripidae**

— Área sensorial dos antenômeros III e IV formada por uma linha longitudinal, transversal ou oblíqua, sem poros e nunca contínua ou circundando o artículo (Figs 24.10, 59); asas anteriores largas, com ápice arredondado (Fig. 24.36); ovipositor curvado para cima **6**

6(5). Esterno abdominal VII com um par de lobos na margem posterior (Fig. 24.42); antenômeros VII-IX distintos, com constrição basal; área sensorial dos antenômeros III e IV formada por uma linha transversal ou oblíqua no ápice do artículo; abdômen da fêmea sem constrição marcante na base, com segmentos abdominais I-II de largura similar ao III [sem registro para o Brasil] .... **Melanthripidae**

— Esterno abdominal VII sem lobos na margem posterior; antenômeros VII-IX sem constrição nas suas bases (Fig. 24.59); área sensorial dos antenômeros III e IV formada por uma linha longitudinal (raramente sinuosa) que pode se curvar próximo ao ápice (Figs 24.10, 59); fêmea com segmentos abdominais I-II geralmente estreitos, dando um aspecto de vespa ou formiga ao inseto (Fig. 24.20) .... **Aeolothripidae**

Subordem TUBULIFERA

Asas sem venações, cerdas (exceto na base) ou microtríquias em sua superfície (Fig. 24.40); segmento abdominal X de formato tubular, sem fendas (Figs 24.46–48); fêmeas sem ovipositor externo. Inclui apenas uma família com espécies viventes.

Phlaeothripidae. Antenas usualmente com oito antenômeros, mas a fusão de antenômeros ocorre em alguns grupos. As antenas apresentam um número variável de sensórios emergentes simples (=cones sensoriais), especialmente nos antenômeros III e IV (Fig. 24.6). Por ser a única família com representantes atuais de Tubulifera, em muitos casos Phlaeothripidae e Tubulifera são tratados como termos intercambiáveis, e as características que definem a subordem são também utilizadas para a família. Possui distribuição cosmopolita e uma grande diversidade de hábitos, mas cerca de metade das espécies estão associadas a fungos em serapilheira e galhos mortos nas regiões tropicais do planeta. Muitas espécies são herbívoras em folhas ou flores, incluindo cerca de 300 espécies com hábito galhador ou associadas a galhas (Ananthakrishnan & Raman 1989); e algumas espécies são predadoras de outros artrópodes, inclusive de outros tripes (Mound & Marullo 1996).

Phlaeothripidae é atualmente dividida em duas subfamílias, Idolothripinae (Figs 24.26, 32, 73–74) e Phlaeothripinae (Figs 24.25, 33–34, 71–72), ambas com inúmeras espécies registradas para o Brasil. Membros de Idolothripinae são em geral robustos e escuros, e incluem as maiores espécies de tripes, algumas alcançando 15 mm de comprimento. Todos se alimentam ingerindo esporos de fungos inteiros (ThripsWiki 2022). As principais características diagnósticas desta subfamília são a presença de estiletes maxilares largos (5 µm ou mais) (Figs 24.73–74), ausência de placas porosas nos esternos abdominais dos machos, e segundo par principal de cerdas póstero-marginais do tergos IX (S2) nunca menor que os pares S1 e S3 em machos (Fig. 24.48) (Mound & Marullo 1996). A diagnose de Phlaeothripinae não é baseada em nenhum caráter específico, sendo basicamente composta por aquelas espécies de Phlaeothripidae que não se encaixam na diagnose de Idolothripinae. Diversos hábitos alimentares são registrados nesta subfamília, com espécies se alimentando em hifas de fungos, musgos, plantas, ou mesmo predando outros insetos (Mound & Marullo 1996). Tradicionalmente são reconhecidos três grupos principais em Phlaeothripinae: (i) a linhagem *Haplothrips*, que compreende vários táxons que se alimentam em flores e de hábito predador; (ii) a linhagem *Liothrips*, que inclui espécies fitófagas em folhas, muitas delas induzindo alterações no tecido vegetal; e (iii) a linhagem *Phlaeothrips*, que inclui espécies fungívoras (Mound & Marullo 1996). Entretanto, a subfamília Phlaeothripinae é provavelmente parafilética em relação à Idolothripinae (Buckman *et al*. 2013).

No Brasil, alguns grupos de tripes desta família apresentam grande diversidade, como os tripes do gênero *Liothrips* e *Pseudophilothrips* Johansen, encontrados em folhas diversas plantas (Fig. 24.19); galhadores do gênero *Holopothrips*, que parecem estar especialmente associados a folhas de Myrtaceae; tripes de galhos e folhas secas do gênero *Adraneothrips* Hood, e tripes de folhiço da tribo Glyptothripini. Chaves de identificação para os gêneros de Phlaeothripidae da região Neotropical podem ser encontradas em Mound & Marullo (1996).

Chave para as subfamílias atuais de Phlaeothripidae (adaptada para os adultos das espécies registradas para a América do Sul):

1. Estiletes maxilares com 5–10 µm de largura (Figs 24.73–74); machos sem placas porosas nos esternos abdominais;

segmento abdominal X às vezes com inúmeras cerdas longas na superfície (Fig. 24.48); indivíduos grandes, geralmente maiores que 3 mm, com algumas espécies alcançando 15 mm de comprimento ..... **Idolothripinae**

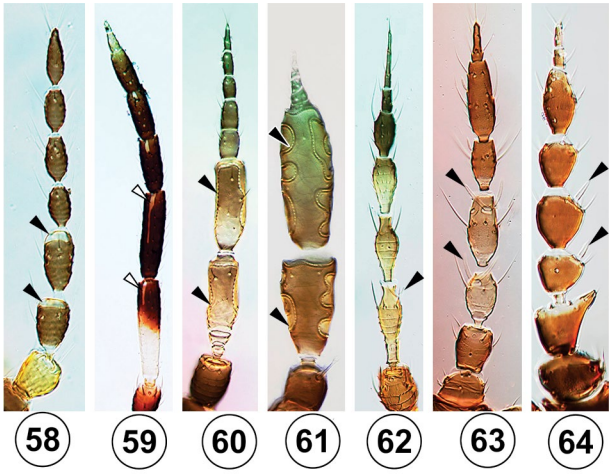
— Estiletes maxilares com 2–3 µm de largura (Figs 24.71–72), raramente 3–6 µm em algumas espécies com antenômeros VII e VIII fortemente unidos ou quase fusionados; machos frequentemente com placa porosa ao menos no esterno VIII (Figs 24.52–53); segmento abdominal X sem cerdas longas na superfície (Fig. 24.46); indivíduos menores, comprimento do corpo raramente ultrapassando 3 mm ... **Phlaeothripinae**

Subordem TEREBRANTIA

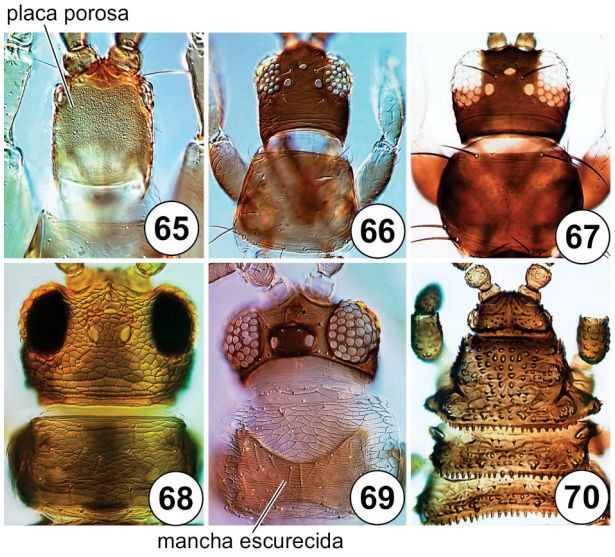
Asas anteriores cobertas por microtríquias e com venações longitudinais, que podem apresentar fileiras de cerdas (Figs 24.36–39); segmento abdominal X de formato cônico ou arredondado, com fenda ventral (Fig. 24.42); fêmeas com ovipositor externo, formado por quatro valvas geralmente serrilhadas (Fig. 24.13). Inclui 8 famílias atuais, das quais cinco são registradas para o Brasil. Chaves de identificação para os gêneros Neotropicais de cada uma das famílias podem ser encontradas em Mound & Marullo (1996); e chaves para as espécies brasileiras destas famílias estão disponíveis em Cavalleri *et al.* (2018).

Aeolothripidae. Apresentam antenas com nove antenômeros, com sensórios lineares longitudinais nos antenômeros III e IV (Figs 24.10, 59); corpo geralmente castanho, asas anteriores largas, com veias longitudinais e transversais aparentes, e às vezes com bandas pigmentadas castanhas (Mound & Marullo 1996) (Fig. 24.36). É geralmente considerada uma das famílias mais basais de Terebrantia, por apresentar tentório bem desenvolvido na cabeça e ter a venação e estrutura das asas mais próximas de alguns tripes fósseis (Mound & Marullo 1996; Grimaldi *et al.* 2004). Embora a maior diversidade de gêneros esteja nas regiões tropicais, a maioria das espécies de Aeolothripidae ocorre nas regiões temperadas, estando associadas a flores, onde costumam se alimentar de pólen (Mound & Marullo 1996). No Brasil, destacam-se as espécies dos gêneros *Franklinothrips* (Fig. 24.20) e *Stomatothrips*, mímicas de formigas e predadoras obrigatórias de pequenos artrópodes, como ácaros e outros tripes.

Heterothripidae. Possuem antenas com nove artículos, e os sensórios nos antenômeros III e IV formam faixas contínuas com poros minúsculos, que geralmente circundam o ápice destes antenômeros (Fig. 24.11). Nos gêneros *Aulacothrips* (Fig. 24.22) e *Lenkothrips* (Fig. 24.21) estes sensórios se estendem em direção à base, formando linhas sinuosas (Figs 24.60–61). As asas são delgadas e, exceto pelas espécies de *Aulacothrips* (Fig. 24.37), todos os representantes possuem duas fileiras completas de cerdas nas asas anteriores. O metanoto possui esculturação concêntrica ou formando um triângulo, e o abdômen é geralmente largo com os tergos cobertos por microtríquias nas regiões laterais (Pereyra & Cavalleri 2012). Ainda que a monofilia da família seja suportada com base em caracteres morfológicos e moleculares, há evidências de que *Heterothrips*, o maior gênero da família com mais de 70 espécies, seja parafilético em relação aos gêneros *Lenkothrips* e *Scutothrips* Stannard (Pereyra *et al.* 2018). A maioria dos Heterothripidae está associada a flores, onde se alimentam e se reproduzem, com algumas espécies sendo potenciais polinizadoras de suas plantas hospedeiras (Cavalleri & Mound 2014). Esta família também inclui as únicas espécies



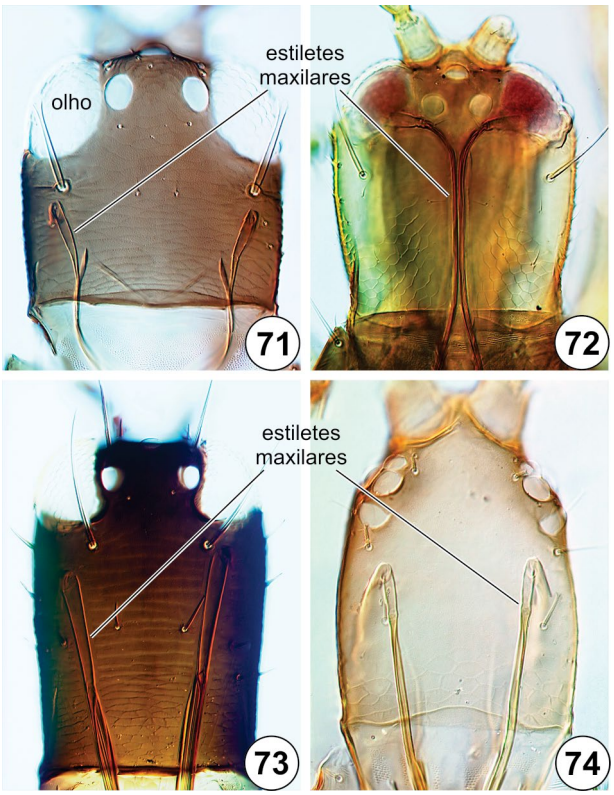
Figuras 24.58–64. Thysanoptera, Terebrantia, variação morfológica em antenas. **58**, Merothripidae, *Merothrips floridensis*; **59**, Aeolothripidae, *Erythrothrips loripes* Hood; **60**, Heterothripidae, *Lenkothrips kaminskii*; **61**, Heterothripidae, *Aulacothrips minor*; **62–64**, Thripidae; **62**, Panchaeothripinae, *Hercinothrips femoralis* (Reuter); **63**, Thripinae, *Plesiothrips perplexus*; **64**, Thripinae, *Chirothrips manicatus* (Haliday). Setas indicam as áreas sensoriais dos antenômeros III e IV.



Figuras 24.65–70. Thysanoptera, Terebrantia, variação morfológica na cabeça e pronoto, vd: **65**, Merothripidae, *Merothrips floridensis*; **66–69**, Thripidae; **66**, Thripinae, *Bregmatothrips venustus* Hood; **67**, Thripinae, *Frankliniella insularis* (Franklin); **68**, Panchaetothripinae, *Hercinothrips femoralis*; **69**, Sericothripinae, *Hydatothrips sternalis* (Hood); **70**, Uzelothripidae, *Uzelothrips scabrosus*.

ectoparasitas de Thysanoptera, pertencentes ao gênero *Aulacothrips* (Cavalleri *et al.* 2010a). Heterothripidae está restrita às Américas, com a maioria das espécies ocorrendo na região Neotropical. O Brasil possui representantes dos quatro gêneros desta família, inclusive diversas espécies registradas apenas no nosso país. Chaves para a identificação das espécies de *Aulacothrips*, *Heterothrips* e *Lenkothrips* podem ser encontradas em Cavalleri & Kaminski (2014), Pereyra & Cavalleri (2012) e Cavalleri & Mound (2014), respectivamente.

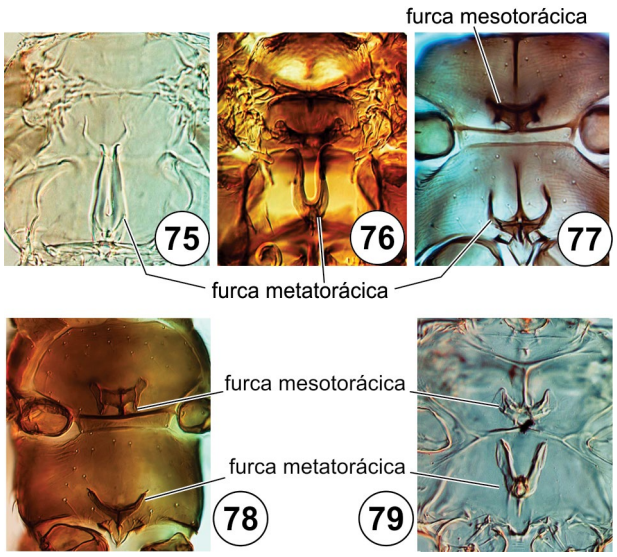
Merothripidae. Apresentam antenas com oito ou nove artículos, e os sensórios nos antenômeros III e IV se localizam no ápice, com formato semelhante a áreas timpânicas de tamanho variável



Figuras 24.71–74. Thysanoptera, Tubulifera, variação morfológica na cabeça, vd. **71–72**, Phlaeothripidae; **71**, *Mirothrips arbiter* Cavalleri *et al.*; **72**, *Holothrips* sp.; **73–74**, Idolothripinae; **73**, *Diceratothrips bicornis* Bagnall; **74**, *Allothrips* sp.

entre as espécies (Figs 24.8–9, 58). São frequentemente ápteros, de coloração castanho-escura e tamanho diminuto (<1,5 mm) (Fig. 24.23). Retém muitos estados de caracteres considerados plesiomórficos, como a presença de um tentório na cabeça e o ovipositor pouco desenvolvido e não serreado nas fêmeas (Fig. 24.42). Todos os membros desta família se alimentam de fungos, sendo encontrados em folhiço ou galhos mortos (Mound & Marullo 1996). Ocorrem em diversos países tropicais, mas apresentam maior diversidade nos Neotrópicos. No país, destaca-se o gênero *Merothrips* Hood, cujas espécies são frequentemente encontradas em galhos secos em regiões de clima quente e úmido. Uma chave de identificação para os gêneros e as principais espécies de Merothripidae está em Mound & O'Neill (1974).

Thripidae. Geralmente possuem antenas com oito antenômeros, mas este número pode variar de seis a nove. Os sensórios nos antenômeros III e IV são emergentes, e podem ser simples (Figs 24.6, 64) ou bifurcados (Figs 24.5, 62–63). Apresentam grande variação na coloração (inter- e intraespecífica), de espécies esbranquiçadas e amareladas a castanhas ou quase negras, incluindo espécies bicoloridas (Figs 24.17–18, 27–31). É a segunda maior família de Thysanoptera, sendo tradicionalmente considerada a mais derivada de Terebrantia (Mound *et al.* 1980; Mound & Morris 2007). A maioria dos representantes é fitófaga, principalmente em flores e folhas, mas o hábito predador (facultativo e obrigatório) também é registrado para algumas espécies. Esta família compreende quase todas as espécies consideradas pragas agrícolas, e todas aquelas vetores de *Orthotospovirus* (Mound & Marullo 1996). Possui distribuição cosmopolita,



Figuras 24.75–79. Thysanoptera, Thripidae, diversidade de furcas torácicas. **75**, Dendrothripinae, *Leucothrips nigripennis* Reuter; **76**, Panchaetothripinae, *Caliothrips phaseoli* (Hood); **77**, Thripinae, *Cercyothrips striatus* Morgan; **78**, Thripinae, *Stenchaetothrips biformis*; **79**, Panchaetothripinae, *Bradinothrips musae* Hood.

com diversas espécies ocorrendo em todo o mundo devido à dispersão provocada pela ação antrópica. Cerca de 50 gêneros desta família ocorrem no Brasil, com destaque para a grande riqueza de espécies dos gêneros *Frankliniella* (47 spp.) (Cavalleri & Mound 2012; Lima & Miyasato 2017) e *Neohydatothrips* John (29 spp.) (Lima & Mound 2016).

A família Thripidae é tradicionalmente subdividida em quatro subfamílias (Mound & Morris 2007). Porém, a validade destes agrupamentos e suas relações de parentesco ainda são incertas para algumas delas (Buckman *et al.* 2013; Zhang *et al.* 2019). Dendrothripinae inclui 105 espécies com a furca metatorácica em formato de lira (Fig. 24.75), corpo recoberto por esculturações complexas com marcas internas, e frequentemente associadas às folhas das plantas. Panchaetothripinae reúne pouco mais de 140 espécies, que geralmente apresentam corpo escuro e fortemente reticulado (Figs 24.17, 28–29), sendo quase sempre encontradas em folhas mais maduras das plantas. Sericothripinae possui cerca de 170 espécies, que apresentam as laterais dos tergos abdominais cobertas por microtríquias, e muitas espécies são associadas a flores. Thripinae é a maior subfamília de Thripidae, com mais de 1700 espécies de diversos hábitos alimentares (Mound & Marullo 1996; ThripsWiki 2022) (Figs 24.18, 27, 30–31).

Chave para as subfamílias atuais de Thripidae (adaptada para os adultos das espécies registradas para a América do Sul)

1. Cabeça com forte constrição basal formando um "pescoço" (Fig. 24.68); corpo com forte esculturação reticulada, especialmente na cabeça, pronoto e fêmur anterior (Figs 24.29, 68); primeira veia da superfície da asa anterior fundida ou próxima à veia costal; antenômeros VII-VIII algumas vezes afilados (Fig.24.62) ... **Panchaetothripinae**

— Cabeça sem constrição basal; cabeça e pronoto raramente reticulados (Figs 24.30–31, 66–67), fêmur anterior sem esculturação reticulada; asa anterior com a primeira veia geralmente distinta da veia costal; antenômeros distais nunca afilados (Figs 24.63–64) **2**

2(1). Furca do metatórax alongada e em forma de lira, com um par de braços próximos entre si e que se estendem até o mesotórax (Fig. 24.75); metatórax sempre sem espínula ..... **Dendrothripinae**

— Furca do metatórax com braços curtos, não se estendendo até o mesotórax (Figs 24.77, 79), ou transversa (Fig. 24.78), sem braços aparentes; metatórax geralmente com espínula mediana longa (Fig. 24.77) **3**

3(2). Tergo abdominal IX da fêmea com quatro pares de cerdas póstero-marginais longas, em linha transversal (Fig. 24.43); antenômero VI com sensório longitudinal; pronoto usualmente com uma nítida mancha escura na região médio-posterior (Fig. 24.69); terços laterais dos tergos abdominais com numerosas fileiras de microtríquias; tergos abdominais II-VII com um par de cerdas longas na região mediana, de comprimento maior do que a distância entre suas bases ..... **Sericothripinae**

— Tergo abdominal IX da fêmea com três pares de cerdas póstero-marginais desenvolvidas, em linha transversal (Fig. 24.45); antenômero VI sem sensório longitudinal; pronoto sem mancha escura na região médio-posterior (Figs 24.66–67); terços laterais dos tergos abdominais raramente com numerosas fileiras de microtríquias; cerdas medianas do tergos II-VII geralmente curtas e mais espaçadas, a distância entre elas pelo menos 2 vezes o comprimento de uma cerda mediana ..... **Thripinae**

Uzelothripidae. A única espécie vivente desta família, *Uzelothrips scabrosus*, apresenta uma combinação de características única, como o corpo pequeno e recoberto por tubérculos (Figs 24.24, 70), antenas afiladas e com sete antenômeros, cabeça com tentório desenvolvido, tergos abdominais IX e X fracamente esclerosados, e ovipositor das fêmeas sem valvas desenvolvidas (Mound & Marullo 1996). Estes tripes geralmente são encontrados em galhos mortos, onde possivelmente se alimentam em fungos. Esta espécie possui distribuição tropical e disjunta, sendo descrita de Belém (Pará), mas também registrada no Piauí e em Angola, Austrália, Cingapura e Indonésia (Macedo *et al.* 2023).

Agradecimentos. Agradecemos aos autores do capítulo da primeira edição deste livro: Renata Monteiro e Laurence Mound (CSIRO) pelos anos dedicados à pesquisa dos tripes no país e à formação de especialistas brasileiros. Aos curadores das coleções de tripes no exterior, Cheryle O'Donnell (USDA), Christopher Grinter (CAS) e Paul Brown (BMNH) pelo acesso e empréstimo de material. A Manfred Ulitzka, Laurence Mound, Lucas Kaminski e Oscar Navarro pela permissão de uso das fotos de tripes. Aos colegas entomólogos Augusto Ferrari, Guilherme Marques, Stephanie Gonçalves e José Albertino Rafael pela leitura crítica da primeira versão do texto. Ao Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Rio Grande (CEME-SUL, FURG) pelo uso do Microscópio Eletrônico de Varredura.

Referências Bibliográficas

Albedaño, W.A.; J.E. Slosser & M.N. Parajulee 2008. Identification of thrips species on cotton on the Texas rolling plains. **Southwestern Entomologist** 33(1): 43–51.

Alves-Silva, E. & K. Del-Claro 2010. Thrips in the Neotropics: What do we know so far? **Trends in Entomology** 6: 77–88.

Alves-Silva, E.; E.F.B. Lima; R. Marullo & A. Goldaracena 2021. Collecting and sampling methods for thrips, pp. 315–337. *In*: J.C. Santos & G.W. Fernandes (orgs). **Measuring Arthropod Biodiversity: A Handbook of Sampling Methods.** Dordrecht, Springer, 600 pp.

Ananthakrishnan, T.N. 1979. Biosystematics of Thysanoptera. **Annual Review of Entomology** 24: 159–183.

Ananthakrishnan, T.N. 1993. The role of thrips in pollination. **Current Science** 65(3): 262–264.

Ananthakrishnan, T.N. & A. Raman 1989. **Thrips and gall dynamics.** New Delhi, Oxford & IBH Publ. Co., 120 pp.

Arakaki, N.; T. Miyoshi & H. Noda 2001. *Wolbachia*-mediated parthenogenesis in the predatory thrips *Franklinothrips vespiformis* (Thysanoptera: Insecta). **Proceedings of the Royal Society of London Ser. B** 268: 1011–1016.

Bhatti, J.S. 1991. Surface patterns of wings in the Order Tubulifera (Insecta). New structural features and a new simple technique for microscopic surface scanning of the transparent wing membrane. **Zoology (Journal of Pure and Applied Zoology)** 3(1): 1–95.

Bhatti, J.S. 2006. The classification of Terebrantia (Insecta) into families. **Oriental Insects** 40: 339–375.

Buckman, R.S.; L.A. Mound & M.F. Whiting 2013. Phylogeny of thrips (Insecta: Thysanoptera) based on five molecular loci. **Systematic Entomology** 38: 123–133.

Burris, E.; A.M. Pavloff; B.R. Leonard *et al.* 1990. Evaluation of two procedures for monitoring populations of early season insect pests (Thysanoptera: Thripidae and Homoptera: Aphididae) in cotton under selected management practices. **Journal of Economic Entomology** 83: 1064–1068.

Cavalleri, A. & L.A. Kaminski 2014. Two new ectoparasitic species of *Aulacothrips* Hood, 1952 (Thysanoptera: Heterothripidae) associated with ant-tended treehoppers (Hemiptera). **Systematic Parasitology** 89: 271–278.

Cavalleri, A.; L.A. Kaminski & M.S. Mendonça Jr. 2010a. Ectoparasitism in *Aulacothrips* (Thysanoptera: Heterothripidae) revisited: Host diversity on honeydew-producing Hemiptera and description of a new species. **Zoologischer Anzeiger** 249: 209–221.

Cavalleri, A.; E.N.L. Rodrigues & M.S. Mendonca Jr. 2010b. Thrips species (Thysanoptera: Terebrantia) inhabiting irrigated rice and surrounding habitats in Cachoeirinha, Rio Grande do Sul State, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 54(3): 501–504.

Cavalleri, A. & L.A. Mound 2012. Toward the identification of *Frankliniella* species in Brazil (Thysanoptera, Thripidae). **Zootaxa** 3270: 1–30.

Cavalleri, A. & L.A. Mound 2014. The neotropical flower-living genus *Lenkothrips* (Thysanoptera, Heterothripidae): three new species and an identification key. **Zootaxa** 3814(4): 581–590.

Cavalleri, A.; H.P. Romanowski & L. Redaelli 2006. Thrips species (Insecta: Thysanoptera) inhabiting plants of the Parque Estadual de Itapuã, Viamão, Rio Grande do Sul state, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** 23(2): 367–374.

Cavalleri, A.; A.R. de Souza; F. Prezotto & L.A. Mound 2013. Egg predation within the nests of social wasps: a new genus and species of Phlaeothripidae, and evolutionary consequences of Thysanoptera invasive behaviour. **Biological Journal of the Linnean Society** 109: 332–341.

Cavalleri, A.; M.F. Lindner; M.S. Mendonça Jr. *et al.* 2018. **Os Tripes do Brasil.** <http://http://www.thysanoptera.com.br>. Acesso: Dez/2020.

Childers, C.C. & D.S. Achor 1995. Thrips feeding and oviposition injuries to economic plants, subsequent damage and host responses to infestation, pp. 21–52. *In*: B.L. Parker; M. Skinner & T. Lewis (eds). **Thrips biology and Management**. New York, Plenum Press, 636 pp.

Chen, Y.; M. Dessau; D. Rotenberg *et al.* 2019. Entry of bunyaviruses into plants and vectors. **Advances in Virus Research** 104: 2–343.

Cho, K.; C.S. Eckel; J.F. Walgenbach & G.G. Kennedy 1995. Comparison of colored sticky traps for monitoring thrips populations (Thysanoptera: Thripidae) in staked tomato fields. **Journal of Entomological Science** 30(2): 176–190.

Cho, K.; S. Kang & G. Lee 2000. Spatial Distribution and Sampling Plans for *Thrips palmi* (Thysanoptera: Thripidae) Infesting Fall Potato in Korea. **Journal of Economic Entomology** 93(2): 503–510.

Crespi, B.J. 1992. Eusociality in Australian gall thrips. **Nature** 359: 724–726.

Crespi, B.J. 1993. Sex ratio selection in Thysanoptera, pp. 214–234. *In*: D.L. Wrensch & M. Ebbert (eds). **Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites**. Routledge, Chapman & Hall, Inc., 634 pp.

Crespi, B.J.; D.A. Carmean & T.W. Chapman 1997. The ecology and evolution of galling thrips and their allies. **Annual Review of Entomology** 42: 51–71.

Crespi, B.J.; D.C. Morris & L.A. Mound 2004. **Evolution of ecological and behavioural diversity: Australian Acacia thrips as model organisms**. Canberra, Australian Biological Resources Study and ANIC, CSIRO, 321 pp.

Danieli-Silva, A. & I.G. Varassin 2012. Breeding system and thrips (Thysanoptera) pollination in the endangered tree *Ocotea porosa* (Lauraceae): implications for conservation. **Plant Species Biology** 28: 31–40.

De Facci, M.; H.L. Wang; J.K. Yuvaraj *et al*. 2014. Chemical composition of anal droplets of the eusocial gall-inducing thrips *Kladothrips intermedius*. **Chemoecology** 24(3): 85–94.

Eliyahu, D.; A.C. McCall; M. Lauck *et al*. 2015. Minute pollinators: The role of thrips (Thysanoptera) as pollinators of pointleaf manzanita, *Arctostaphylos pungens* (Ericaceae). **Journal of Pollination Ecology** 16: 64–71.

Ellington, C.P. 1980. Wing Mechanics and Take-Off Preparation of Thrips (Thysanoptera). **Journal of Experimental Biology** 85: 129–136.

Gallo, D.; O. Nakano; S. Silveira Neto *et al*. 2002. **Entomologia agrícola**. Piracicaba, FEALQ, 920 pp.

Gonçalves, P.A.S. 1996. Flutuação Populacional de Tripes, *Thrips tabaci* Lind., em Cebola em Ituporanga, Santa Catarina. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 26(2): 365–369.

Grimaldi, D.; A. Shmakov & N. Fraser 2004. Mesozoic thrips and early evolution of the order Thysanoptera (Insecta). **Journal of Paleontology** 78(5): 941–952.

Han, J.; V.J. Nalam; I-C. Yu & P. Nachappa 2019. Vector Competence of Thrips Species to Transmit Soybean Vein Necrosis Virus. **Frontiers in Microbiology** 10(431): 1–12.

Heming, B.S. 1970. Postembryonic development of the male reproductive system in *Frankliniella fusca* (Thripidae) and *Haplothrips verbasci* (Phlaeothripidae) (Thysanoptera). **Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America** 7: 235–272.

Heming, B.S. 1971. Functional morphology of the thysanopteran pretarsus. **Canadian Journal of Zoology** 49: 91–108.

Heming, B.S. 1972. Functional morphology of the pretarsus in larval Thysanoptera. **Canadian Journal of Zoology** 50: 751–766.

Heming, B.S. 1978. Structure and function of the mouthparts in larvae of *Haplothrips verbasci* (Osborn) (Thysanoptera, Tubulifera, Phlaeothripidae). **Journal of Morphology** 156(1): 1–38.

Hoddle, M.S.; L. Robinson & D. Morgan 2002. Attraction of thrips (Thysanoptera: Thripidae and Aeolothripidae) to colored sticky cards in a California avocado orchard. **Crop Protection** 21(5): 383–388.

Huang, D.; G. Bechly; P. Nel *et al*. 2016. New fossil insect order Permopsocida elucidates major radiation and evolution of suction feeding in hemimetabolous insects (Hexapoda: Acercaria). **Scientific Reports** 6, Article number 23004.

Jones, S.K.; Y.J.J. Yun; T.L. Hedrick *et al*. 2016. Bristles reduce the force required to 'fling' wings apart in the smallest insects. **Journal of Experimental Biology** 219: 3759–3772.

Kiester, A.R. & E. Strates 1984. Social behaviour in a thrips from Panama. **Journal of Natural History** 18: 303–314.

Krueger, S.; S. Subramanian; S. Niassy & G.B. Moritz 2015. Sternal gland structures in males of bean flower thrips, *Megalurothrips sjostedti*, and Poinsettia thrips, *Echinothrips americanus*, in comparison with those of western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). **Arthropod Structure and Development** 44(5): 455–467.

Kumm, S. & G. Moritz 2008. First detection of *Wolbachia* in arrhenotokous populations of thrips species (Thysanoptera: Thripidae and Phlaeothripidae) and its role in reproduction. **Environmental Entomology** 37: 1422–1428.

Lewis, T. 1973. **Thrips, their biology, ecology and economic importance**. London, Academic Press Inc., 349 pp.

Lima, E.F.B. 2022. Thysanoptera. *In*: **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. JBRJ**.** <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/316>. Acesso: Fev/2022.

Lima, E.F.B. & L.A. Mound 2016. Species-richness in Neotropical Sericothripinae (Thysanoptera: Thripidae). **Zootaxa** 4162(1): 1–45.

Lima, E.F.B. & E.A. Miyasato 2017. The *Frankliniella* fauna of Brazil: additions and updated key to species (Thysanoptera: Thripidae). **Zootaxa** 4323(3): 391–402.

Lima, E.F.B.; E.A. Miyasato & L.S. Fontes 2018. Species identification in the *Thrips* genus-group in Brazil. **Neotropical Entomology** 47(6): 863–870.

Lima, E.F.B.; C. O'Donnell & E.A. Miyasato 2020. The Panchaetothripinae (Thysanoptera, Thripidae) of Brazil, with one new *Caliothrips* species. **Zootaxa** 4820(2): 201–230.

Lima, E.F.B.; C.A. O'Donnell; Y.L.C. Sousa & M.I. Zamar 2021. Identification of second instar larvae of Panchaetothripinae (Thysanoptera, Thripidae) in Brazil and Argentina. **Zootaxa** 5047(4): 453–464.

Lima, E.F.B.; A.R.S. Alencar; F. Nanini *et al*. 2022. "Unmasking the Villain": integrative taxonomy reveals the real identity of the key pest (Thysanoptera: Thripidae) of peanuts (*Arachis hypogaea* L.) in South America. **Insects** 13: 120.

Lima, E.F.B.; L.M.R. Silva; L.S. Fontes & C.M. de Borbón 2022. Identification of second instar larvae of thrips (Thysanoptera: Thripidae) vectors of Orthotospovirus (Tospoviridae) in South America. **Austral Entomology** 61: 199–208.

Lindner, M.F.; A. Ferrari; L.A. Mound & A. Cavalleri 2018. *Holopothrips* diversity - a Neotropical genus of gall-inducing insects (Thysanoptera, Phlaeothripidae). **Zootaxa** 4494(1): 1–99.

Loomans, A.J.M. & G. Vierbergen 1999. *Franklinothrips*: perspectives for greenhouse pest control. **Bulletin IOBC/WPRS** 22(1): 157–190.

Macedo, J.M.; A.R.S. Alencar; L.M.R. Silva *et al*. 2023. Rediscovery of *Uzelothrips scabrosus* Hood, 1952, a recent representative of a basal Thysanoptera (Arthropoda: Insecta) lineage, in Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 83: e251434.

Mainali, B.P. & U.T. Lim 2010. Circular yellow sticky trap with black background enhances attraction of *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae). **Applied Entomology and Zoology** 45(1): 207–213.

Mirab-balou, M. & X.X. Chen 2010. A new method for preparing and mounting thrips for microscopic examination. **Journal of Environmental Entomology** 32(1): 115–121.

Monteiro, R.C. 2002. The Thysanoptera fauna of Brazil, pp. 325–340. *In*: R. Marullo & L.A. Mound (eds). **Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera**. Canberra, ANIC, 390 pp.

Monteiro, R.C. & E.F.B. Lima 2022. **Thysanoptera of Brazil**. <http://www.lea.esalq.usp.br/thysanoptera/>. Acesso: fev/2022.

Monteiro, R.C.; L.A. Mound & R.A. Zucchi 1999. Thrips (Thysanoptera) as pests of plant production in Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 43: 163–171.

Montero-Astúa, M.; Ullman, D.E. & A.E. Whitfield 2016. Salivary gland morphology, tissue tropism and the progression of tospovirus infection in *Frankliniella occidentalis*. **Virology** 493: 39–51.

Moritz, G. 1995. Morphogenetic development of some species of the order Thysanoptera (Insecta), pp. 489–504. *In*: B.L. Parker; M. Skinner & T. Lewis (eds). **Thrips biology and Management**. New York, Plenum Press, 636 pp.

Moritz, G. 1997. Structure, growth and development, pp. 15–63. *In*: T. Lewis (ed.). **Thrips as crop pests**. Wallinford, UK, CAB international, 740 pp.

Moritz, G. 2006. **Die Thripse, Fransenflugler – Thysanoptera**. Hohenwarsleben, Westarp Wissenschaften, 384 pp.

Moritz, G.; S. Kumm & L.A. Mound 2004. Tospovirus transmission depends on thrips ontogeny. **Virus Research** 100(1): 143–149.

Morse, J.G. & M.S. Hoddle 2006. Invasion biology of thrips. **Annual Review of Entomology** 51: 67–89.

Moulton, D. 1933. The Thysanoptera of South America III. **Revista de Entomologia** 3: 227–262.

Mound, L.A. 1994. Thrips and gall induction: a search for patterns, pp. 131–149. *In*: M.A.J. Williams (ed.). **Plant Galls: Organisms, Interactions, Populations**. Oxford, Clarendon Press, 488 pp.

Mound, L.A. 2002. So many thrips – so few tospoviruses?, pp. 15–18. *In*: R. Marullo & L.A. Mound (eds). **Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera**. Canberra, Australian National Insect Collection, CSIRO, 390 pp.

Mound, L.A. 2005a. Fighting, flight and fecundity: behavioural determinants of Thysanoptera structural diversity, pp. 81–106. *In*: T.N. Ananthakrishnan & D. Whitman (eds). **Insect phenotypic plasticity**. Enfield, NH, Science Publishers, Inc. 210 pp.

Mound, L.A. 2005b. Thysanoptera – Diversity and Interactions. **Annual Review of Entomology** 50: 247-269.

Mound, L.A. 2009. Sternal pore plates (glandular areas) of male Thripidae (Thysanoptera). **Zootaxa** 2129: 29–46.

Mound, L.A.; B.S. Heming & J.M. Palmer 1980. Phylogenetic relationships between the families of recent Thysanoptera (Insecta). **Zoological Journal of the Linnean Society** 69: 111–141.

Mound, L.A. & R. Marullo 1996. **The Thrips of Central and South America: An Introduction (Insecta: Thysanoptera).** Memoirs on Entomology International, 6: 1-487. Gainesville, Florida, Associated Publishers, 487 pp.

Mound, L.A. & D.C. Morris 2007. The insect Order Thysanoptera: Classification versus Systematics. **Zootaxa** 1668: 395–411.

Mound, L.A. & K. O'Neill 1974. Taxonomy of the Merothripidae, with ecological and phylogenetic considerations (Thysanoptera). **Journal of Natural History** 8: 481–509.

Mound, L.A. & P. Reynaud 2005. *Franklinothrips*: a pantropical Thysanoptera genus of ant-mimicking obligate predators (Aeolothripidae). **Zootaxa** 864: 1–16.

Mound, L.A. & I. Terry 2001. Thrips pollination of the central Australian cycad, *Macrozamia macdonnellii* (Cycadales). **International Journal of Plant Science** 162(1): 147–154.

Mound, L.A. & M.C. Zapater 2003. South American *Haplothrips* species (Thysanoptera: Phlaeothripidae), with a new species of biological control interest to Australia against weedy *Heliotropium amplexicaule* (Boraginaceae). **Neotropical Entomology** 32: 437–442.

Mound, L.A.; Z. Wang; E.F.B. Lima & R. Marullo 2022. Problems with the concept of "pest" among the diversity of pestiferous thrips. **Insects** 13: 61.

Muvea, A.M.; M.M. Waiganjo; H.L. Kutima *et al*. 2014. Attraction of pest thrips (Thysanoptera: Thripidae) infesting French beans to coloured sticky traps with Lurem-TR and its utility for monitoring thrips populations. **International Journal of Tropical Insect Science** 34(3): 197–206.

Nakano, O. 2011. **Entomologia Econômica**. Piracicaba, Octávio Nakano, 464 pp.

Nel, P.; D. Azar; J. Prokop *et al*. 2012. From Carboniferous to Recent: wing venation enlightens evolution of thysanopteran lineage. **Journal of Systematic Palaeontology** 10(2): 385–399.

Nel, P.; A.P. Retana-Salazar; D. Azar *et al*. 2014. Redefining the Thripida (Insecta: Paraneoptera). **Journal of Systematic Palaeontology** 12: 865–878.

Norton, S.A. 1984. Thrips pollination in the Lowland Forest of New Zealand. **New Zealand Journal of Ecology** 7: 157–164.

Okajima, S. 2006. **The Suborder Tubulifera (Thysanoptera). The Insects of Japan 2**. Fukuoka, The Entomological Society of Japan, Touka Shobo Co. Ltd., 720 pp.

Palumbo, J.C. 2003. **Comparison of sampling methods for estimating western flower thrips abundance on lettuce**. Vegetable Report, University of Arizona. 21 pp.

Peñalver, E.; C.C. Labandeira; E. Barrón; X. Delclòs; P. Nel; A. Nel; P. Tafforeau & C. Soriano 2012. Thrips pollination of Mesozoic gymnosperms. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 109: 8623–8628.

Pereyra, V. 2011. Phylogenetic analysis of the small fungivorous family Merothripidae (Thysanoptera). **Insect Systematics and Evolution** 42: 385–409.

Pereyra, V. & A. Cavalleri 2012. The genus *Heterothrips* (Thysanoptera) in Brazil, with an identification key and seven new species. **Zootaxa** 3237: 1–23.

Pereyra, V.; A. Cavalleri; C. Szumik & C. Weirauch 2018. Phylogenetic Analysis of the New World Family Heterothripidae (Thysanoptera, Terebrantia) based on Morphological and Molecular Evidence. **Insect Systematics and Evolution** Advanced Access.

Pinent, S.M.J. & G.S. Carvalho 1998. Biologia de *Frankliniella schultzei* (Trybom) (Thysanoptera: Thripidae) em tomateiro. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 27(4): 519–524.

Prokop, J.; M. Pecharová; R. Garrouste *et al*. 2017. Redefining the extinct orders Miomoptera and Hypoperlida as stem acercarian insects. **BMC Evolutionary Biology** 17(205): 1–20.

Rotenberg, D.; A.L. Jacobson; D.J. Schneweis & A.E. Whitfield 2015. Thrips transmission of tospoviruses. **Current Opinions in Virology** 15: 80–89.

Sampson, C. & W.D.J. Kirk 2013. Can Mass Trapping Reduce Thrips Damage and Is It Economically Viable? Management of the Western Flower Thrips in Strawberry. **PlosOne** 8(11): e80787.

Shipp, J.L. 1995. Monitoring of western flower thrips on glasshouse and vegetable crops, pp. 547–555. *In*: B.L. Parker; M. Skinner & T. Lewis (eds). **Thrips biology and Management.** New York, Plenum Press, 636 pp.

Silveira, L.C.P. & M.M. Haro 2016. Fast slide preparation for thrips (Thysanoptera) routine identifications. **European Journal of Entomology** 113: 403–408.

Sridhar, V. & O. Naik 2015. Efficacy of colour sticky traps for monitoring chilli thrips, *Scirtothrips dorsalis* Hood (Thysanoptera: Thripidae) on rose. **Pest Management in Horticultural Ecosystems** 21(1): 101–103.

ThripsWiki 2022. **ThripsWiki - providing information on the World's thrips**. < https://thrips.info>. Acesso: nov/2022.

Tree, D.J.; L.A. Mound & G.H. Walter 2010. Fungal spore-feeding by adult and larval *Mecynothrips hardyi* (Priesner) (Thysanoptera: Phlaeothripidae: Idolothripinae). **Journal of Natural History** 44 (5–6): 307–316.

Ulitzka, M.R. 2018. A first survey of Cretaceous thrips from Burmese amber including the establishment of a new family of Tubulifera (Insecta: Thysanoptera). **Zootaxa** 4486(4): 548–558.

Ulitzka, M.R. 2019. Five new species of *Rohrthrips* (Thysanoptera: Rohrthripidae) from Burmese amber, and the evolution of Tubulifera wings. **Zootaxa** 4585(1): 27–40.

Ullman, D.E.; J.L. Sherwood & T.L. German 1997. Thrips as vectors of plant pathogens, pp. 539–565. *In*: T. Lewis (ed.). **Thrips as crop pests**. Wallinford, UK, CAB international, 740 pp.

Wheeler, G.S.; N. Silverson; K. Dyer & F. McKay 2016. Brazilian collections and laboratory biology of the thrips *Pseudophilothrips ichini* (Thysanoptera: Phlaeothripidae): a potential biological control agent of the invasive weed Brazilian peppertree (Sapindales: Anacardiaceae). **Florida Entomologist** 99(1): 6–11.

Whitfield, A.E.; D.E. Ullman & T.L. German 2005. Tospovirus-thrips interactions. **Annual Review of Phytopathology** 43: 459–489.

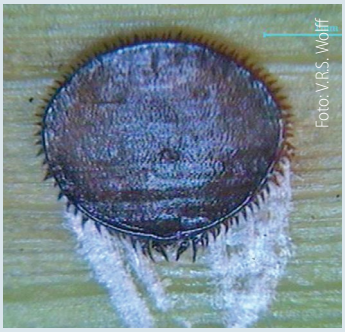
Zamar, M.I.; C.M. Borbón; A. Aguirre *et al*. 2014. Primer registro del daño de *Leucothrips piercei* (Morgan) (Thysanoptera: Thripidae) en cultivos de pimiento (*Capsicum annuum* L.) (Solanaceae) en la Argentina. **Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias Uncuyo** 46(1): 213–219.

Zhang, S.; L.A. Mound & J. Feng 2019. Morphological phylogeny of Thripidae (Thysanoptera: Terebrantia). **Invertebrate Systematics** 33: 671–696.

Zherikhin, V.V. 2002. Order Thripida Fallén, pp. 133–143. *In*: A.P. Rasnitsyn & D.L.J. Quicke (eds). **History of Insects.** Dordrecht, Kluwer Academic Publisher, 517 pp.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

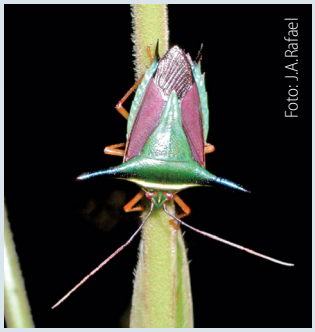
CAPÍTULO 25
HEMIPTERA LINNAEUS, 1758



Beesoniidae: *Limacoccus brasiliensis*, fêmea

Cicadellidae: *Macugonalia leucomelas*

Fulgoridae: *Fulgora laternaria*



Pentatomidae: *Edessa bubalus*

Jocélia Grazia UFRGS, Porto Alegre, RS. https://orcid.org/0000-0002-7027-5638

Daniela Maeda Takiya UFRJ, Departamento de Zoologia, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0002-6233-3615

Vera Regina dos Santos Wolff SEAPI/DDPA, Centro Estadual de Diagnóstico e Pesquisa Agronômica, Porto Alegre, RS. https://orcid.org/0000-0001-5328-1481

Cristiano F. Schwertner UNIFESP, Diadema & Museu de Zoologia, USP, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0001-5104-4925

Gabriel Mejdalani UFRJ, Museu Nacional, Departamento de Entomologia, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0003-4513-243X

Rodney Ramiro Cavichioli UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0001-5996-0629

Ana Lucia B. G. Peronti UNESP, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinária de Jaboticabal, Jaboticabal, SP. https://orcid.org/0000-0003-1788-0342

Dalva Luiz de Queiroz Embrapa Florestas, Colombo, PR. https://orcid.org/0000-0003-3556-9910

Daniel Burckhardt Naturhistorisches Museum, Basel, Suiça. https://orcid.org/0000-0001-8368-5268

José A. M. Fernandes UFPA, Belém, PA. https://orcid.org/0000-0001-7450-5296

Felipe F. F. Moreira FIOCRUZ, IOC, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0002-6692-0323

Hélcio R. Gil-Santana FIOCRUZ, IOC, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0002-0544-348X

Paulo S. Fiuza Ferreira UFV, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Viçosa, MG. https://orcid.org/0000-0001-7165-6398

Renan Carrenho USP, Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0003-4268-7309

Ricardo Brugnera UFRGS, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Porto Alegre, RS. https://orcid.org/0000-0001-5904-4006

Marcus Guidoti Plazi, Biodiversity Information Standards (TDWG). https://orcid.org/0000-0003-1744-6191

Etimologia. Do grego *hemi* = metade; *pteron* = asa. Refere-se às asas anteriores que são semicoriáceas (não totalmente coriáceas como em coleópteros e nem totalmente membranosas).

Diagnose. Insetos hemimetábolos, terrestres, aquáticos ou semiaquáticos. Variam de 0,5 a 130 mm de comprimento. A coloração geralmente é uniforme, inconspícua, porém há espécies com coloração contrastante ou brilhante, vermelha, amarela, azul ou verde. Caracterizam-se pelo aparelho bucal em forma de um rostro, constituído pelo lábio articulado (três ou quatro artículos), onde se

Como citar: Grazia, J.; Takiya, D.M.; Wolff, V.R.S.; Schwertner, C.F.; Mejdalani, G.; Cavichioli, R.R.; Peronti, A.L.B.G.; Queiroz, D.L.; Burckhardt, D.; Fernandes, J.A.M.; Moreira, F.F.F.; Gil-Santana, H.R.; Ferreira, P.S.F.; Carrenho, R.; Brugnera, R.; Guidoti, M. 2024. Cap. 25, Hemiptera Linnaeus, 1758, pp. 368-456. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c25

alojam os estiletes mandibulares e maxilares; palpos maxilares e labiais ausentes. Antena com um a dez artículos e tarsos com um a três artículos.

Introdução. A ordem Hemiptera é a mais diversa entre os insetos hemimetábolos. Recebem vários nomes populares, de acordo com a subordem. São conhecidas mais de 106 mil espécies em todo mundo, assim distribuídas nas quatro subordens reconhecidas atualmente: cerca de 18 mil em Sternorrhyncha, 43 mil em Auchenorrhyncha e mais de 45 mil em Heteroptera; Coleorrhyncha, ausente no Brasil, contém somente 37 espécies. A ordem compreende cerca de 10% de todas as espécies de insetos conhecidas, com uma estimativa para cerca de 150 mil espécies. No Brasil, há cerca de 1.100 espécies conhecidas de Sternorrhyncha, cerca de 3.900 de Auchenorrhyncha e cerca de 5.700 de Heteroptera, com uma estimativa para a existência de cerca de 30 mil espécies para toda a ordem no país.

O sucesso evolutivo de Hemiptera deve-se, em grande medida, ao aparelho bucal do tipo picador-sugador, em combinação com a presença de endosimbiontes, que permitiu a exploração de uma nova fonte de alimentação: a seiva das plantas; derivadas dessa condição inicial, surgiram formas que se alimentam de líquidos animais ou de fungos. O corpo compacto e sistema nervoso central concentrado, conferindo rápidas respostas e alta complexidade comportamental, podem ter conduzido a uma diversificação adicional. São conhecidas sérias pragas entre os hemípteros fitófagos, tanto na agricultura quanto em florestas. Hemípteros hematófagos possuem elevada importância médica (por exemplo, como vetores do protozoário causador da doença de Chagas) e veterinária. Por outro lado, algumas espécies fitófagas são utilizadas com muito sucesso no controle biológico de plantas invasoras e algumas espécies predadoras controlam efetivamente populações de insetos fitófagos.

A antiga classificação de Hemiptera, com Homoptera como uma ordem ou subordem separada, foi abandonada porque Homoptera não constitui um grupo monofilético (Hennig 1981), já que consistentemente Sternorrhyncha aparece como grupo-irmão dos demais Hemiptera (Campbell *et al.* 1995; von Dohlen & Moran 1995). Ademais, na maioria das propostas filogenéticas, Auchenorrhyncha é recuperada como mais relacionada às subordens Heteroptera + Coleorrhyncha, um grupo denominado Heteropterodea ou Prosorrhyncha (Wheeler *et al.* 1993; Campbell *et al.* 1995; *vide* mais informações em Forero 2008). Estudos filogenômicos recentes continuam suportando o não–monofiletismo de Homoptera. No entanto, posicionam Auchenorrhyncha como grupo-irmão de Coleorrhyncha, refutando Prosorrhyncha (Misof *et al.* 2014; Johnson *et al.* 2018). Apesar de alguns estudos questionarem o monofiletismo de Auchenorrhyncha (*e.g.*, Campbell *et al.* 1995), hipóteses mais recentes corroboram a condição natural dessa subordem (Cryan & Urban 2012; Skinner *et al.* 2020). O arranjo de vários grupos (subordens, superfamílias e famílias) nessa ordem tem sido debatido por muitos anos e certamente continuará sendo discutido no futuro.

Chave para as subordens de Hemiptera que ocorrem no Brasil

1. Lábio originando-se na região anterior da cabeça; gula bem desenvolvida. Asa anterior geralmente com a metade basal coriácea e a metade distal membranosa (hemiélitro) (Figs 25.97, 101, 164b) ..... **Heteroptera**

— Lábio emergindo da parte posterior da cabeça ou entre as coxas anteriores; gula não desenvolvida. Asa anterior com textura geralmente uniforme, pergaminácea ou membranosa .. **2**

2(1). Antena geralmente curta, flagelo aristiforme (Figs 25.47–48). Lábio originando-se da parte posterior da cabeça (Figs 25.63, 84). Tarsos geralmente trímeros (Figs 25.64–66) .... **Auchenorrhyncha**

— Antena curta, reduzida ou longa, flagelo nunca aristiforme (Figs 25.22a, 28b). Lábio, quando presente, originando-se próximo ou entre as coxas anteriores (Figs 25.1, 10a). Tarsos mono- ou dímeros (Figs 25.1, 3a, 4a) ..... **Sternorrhyncha**

SUBORDEM STERNORRHYNCHA AMYOT & SERVILLE, 1843

Vera Regina dos Santos Wolff SEAPI/DDPA, Centro Estadual de Diagnóstico e Pesquisa Agronômica, Porto Alegre, RS. https://orcid.org/0000-0001-5328-1481

Ana Lucia B. G. Peronti UNESP, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinária de Jaboticabal, Jaboticabal, SP. https://orcid.org/0000-0003-1788-0342

Dalva Luiz de Queiroz Embrapa Florestas, Colombo, PR. https://orcid.org/0000-0003-3556-9910

Daniel Burckhardt Naturhistorisches Museum, Basel, Suiça. https://orcid.org/0000-0001-8368-5268

Etimologia. Do grego antigo *sternon* = esterno, peito; *rhynchos* = nariz, rostro. Refere-se à localização do rostro, aparentemente emergindo do esterno entre as coxas das pernas anteriores.

Diagnose. Os esternorrincos são terrestres, pequenos, variando de menos de 1 mm até cerca de 10 mm de comprimento. Cabeça opistognata, com rostro; mandíbulas e maxilas modificadas com dois pares de estiletes (fios), que partem de uma ranhura (lábio), emergindo aparentemente entre as coxas anteriores (Fig. 25.1). Antenas variando de menor que a largura da cabeça a maior que o comprimento do corpo e filiformes, em algumas fêmeas adultas de cochonilhas podem estar reduzidas a um pequeno tubérculo. Alados ou ápteros. Tarsos monômeros ou dímeros.

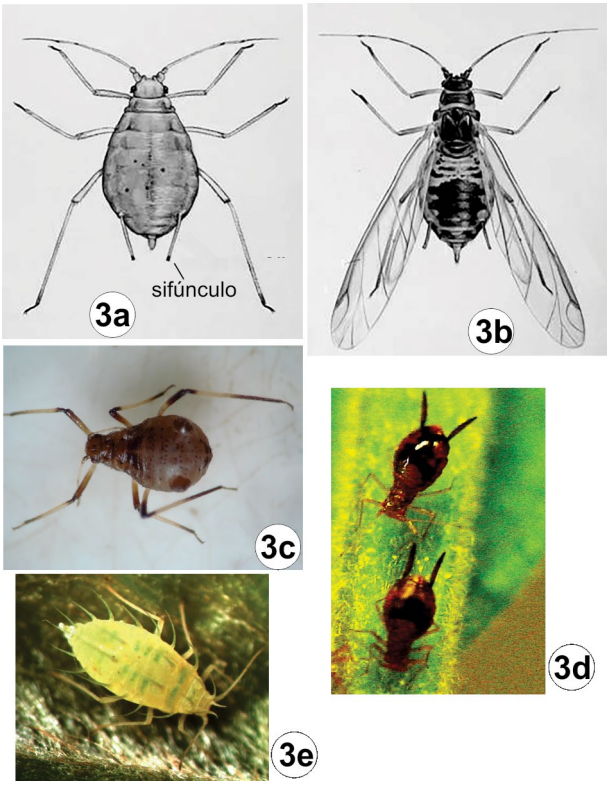
Introdução. Os esternorrincos são cosmopolitas e estão divididos em quatro grandes grupos conhecidos popularmente como moscas-brancas ou aleirodídeos, pulgões ou afídeos, cochonilhas e psilídeos. Segundo Gullan & Martin (2003) são tratados como superfamílias: Aleyrodoidea, Aphidoidea, Coccoidea e Psylloidea. São fitófagos, introduzem os estiletes na planta hospedeira para injetar a saliva e ingerir a seiva da planta, usualmente o floema (dieta rica em açúcares). Devido

Figuras 25.1–2. Sternorrhyncha. **1**, Psylloidea, Psyllidae, *Platycorypha pycnopeus* Burckhardt & Queiroz, aparelho bucal: rostro emergindo aparentemente entre as coxas anteriores; 2, Aleyrodoidea, Aleyrodidae (mosca branca). Fontes: 1, D. Burckhardt; 2, D.L. de Queiroz.

a esta dieta, os esternorrincos excretam um líquido pegajoso e açucarado (melato ou *honeydew*) que favorece o crescimento de um fungo preto (fumagina) nas plantas que pode dificultar a fotossíntese, diminuindo o vigor da planta hospedeira, podendo causar significativas perdas na produção agrícola. Entretanto, o dano mais significativo é a transmissão de patógenos para as plantas (bactérias e vírus) quando injetam a saliva, no ato da alimentação (Gullan & Martin 2003; Mitchell 2004).

Protopsylliidae, o grupo-irmão putativo de todos os outros Sternorrhyncha ou os Aleyrodoidea+Psylloidea, está presente em registros fósseis desde o Permiano ao Cretáceo (Grimaldi 2003; Drohojowska *et al.* 2020). As superfamílias modernas surgiram a partir do Triássico. Fósseis de aleirodídeos são conhecidos em âmbar do Cretáceo e Terciário (Gullan & Martin 2003). Aphidoidea e Coccoidea já poderiam ser encontrados no Cretáceo, quando também surgiram as formigas, sendo que as relações trofobiontes entre esses insetos podem ter surgido no Oligoceno Inferior (Delabie 2001). O fóssil mais antigo de cochonilha é do Cretáceo, mas o grupo pode ter se originado no Triássico. O grupo-irmão dos Psylloidea modernos s. str., Liadopsyllidae, é relatado a partir de depósitos do Jurássico e do Cretáceo. Entretanto, Psylloidea modernos s. str., com metacoxas fundidas, existem desde o Eoceno (Ouvrard *et al.* 2010, 2013; Burckhardt & Poinar 2020; Drohojowska *et al.* 2020).

Morfologia (adultos). Corpo dividido em cabeça, tórax e abdômen, exceto fêmeas adultas de cochonilhas com cefalotórax e abdômen com alguns segmentos diferenciados e outros fusionados. Cabeça opistognata, com o rostro emergindo aparentemente entre as coxas anteriores. Nos machos de cochonilhas as peças bucais são vestigiais. A maioria com olhos compostos, mas há também olhos simples ou reduzidos a triomatídios em alguns afídeos, ou apenas uma mancha ocelar em Coccoidea. Ocelos presentes em número de dois nas moscas brancas e três nos psilídeos. Antenas reduzidas ou com até 10 artículos, alguns com cerdas ou outras estruturas sensoriais, como rinários ou sensórios. Dois pares de asas membranosas ou pergaminosas desenvolvidas em quase todos os aleirodídeos e psilídeos. Os aleirodídeos são semelhantes a minúsculas mariposas, com suas asas frequentemente recobertas por pó branco e ceroso. Os psilídeos são semelhantes a pequenas cigarras, com venação característica das asas, com as veias M e Cu bifurcadas. Em afídeos as fêmeas e machos podem ser ápteros ou alados. Coccoidea diferencia-se dos demais esternorrincos pelo notável dimorfismo sexual. As fêmeas são neotênicas, com a cabeça, tórax e abdômen indistintos, ápteras e o aspecto geral e coloração são



Figuras 25.3a–e. Sternorrhyncha, Aphidoidea, Aphididae. **3a**, *Myzus persicae* (Sulzer), fêmea áptera; **3b,** *M. persicae*, fêmea alada; **3c**, *Cinara pinimaritimae* (Dufour), fêmea áptera; **3d**, *Greenidea psidii* van der Goot, fêmeas ápteras sobre *Psidium guajava* L. (Myrtaceae)); **3e,** *Lizerius jorgei* Cunha & Sousa-Silva. sobre *Terminalia brasiliensis* (Cambess. ex A. St.-Hil.) Eichler (Combretaceae). Fontes: 3a, 3b, Reprodução autorizada com modificações, Blackman (1974); 3c, 3d, C.R. Sousa-Silva; 3e, S.B.Z. Cunha.

variáveis; algumas espécies com corpo nu, outras recobertas de cera pulverulenta ou em placas, ou laca e outras, são revestidas por escamas ou carapaças. O revestimento ceroso serve como proteção às cochonilhas e pode ser destacado do corpo ou não. Algumas cochonilhas formam um ovissaco onde acumulam os ovos e outras, filamentos radiais cerosos ao redor do corpo. Os machos possuem os três principais tagmas distintos, como na maioria dos insetos, são alados com o primeiro par de asas membranosas e venação simples, e o segundo par reduzido semelhante a pequenos halteres. As pernas dos esternorrincos, quando presentes, geralmente são ambulatoriais; nos psilídeos as pernas posteriores são saltatórias. Em geral os tarsos são dímeros com duas garras, exceto nas cochonilhas que são monômeros e com uma garra. Os dois primeiros esternos abdominais são reduzidos nas moscas-brancas e psilídeos, dando a aparência de cintura. Abdômen com apêndices variáveis de acordo com a superfamília, com estruturas perianais para remoção das excreções e glândulas produtoras de cera. Os afídeos são facilmente reconhecidos pela presença de sifúnculos na extremidade posterior do abdômen, embora a estrutura não esteja presente em todas as espécies; e, os alerodídeos se distinguem dos demais grupos pela presença do orifício anal com aspecto característico na região posterior do dorso, em todas as fases de seu desenvolvimento, denominado orifício vasiforme. A terminália de psilídeos (último segmento do abdômen fundido com a genitália) fica exposta em ambos os sexos.

Imaturos. Os aleirodídeos geralmente depositam ovos com um curto pedúnculo, em muitas espécies dispostos em círculos ou semicírculos. Os imaturos passam por quatro ínstares, possuem corpo elíptico e achatado e são desprovidos de tecas alares. No primeiro ínstar, são ativos e, nos subsequentes, são fixos, frequentemente com cera ornamentada no quarto ínstar (pupário), podendo ser confundidos com as cochonilhas. Durante o último ínstar a alimentação cessa e o inseto se transforma no adulto alado.

Os afídeos passam normalmente por quatro ínstares. Os imaturos de algumas espécies produzem grande quantidade de secreção cerosa branca e, aqueles que se tornarão alados têm as tecas alares evidentes no quarto ínstar.

As fêmeas de cocoideos têm simplificação no desenvolvimento por meio de uma redução no número de ínstares (com dois ou três imaturos); os machos têm três ou quatro ínstares imaturos, incluindo um ou dois pupais (pré-pupa e pupa).

Os psilídeos passam por cinco ínstares em seu desenvolvimento; os imaturos são achatados, com tecas alares a partir do terceiro ínstar. Os imaturos de vida livre normalmente têm pernas longas e são muito ativos. Os galhadores normalmente têm pernas e antenas curtas. Todos os imaturos têm anéis perianais de poros excretores de ceras e, além destes, várias espécies têm campos de poros adicionais.

Biologia. Exclusivamente fitófagos, em geral, com especificidade em relação às plantas hospedeiras. Entretanto, um menor número de espécies é polífaga, com grande número de plantas hospedeiras. Ao se alimentarem introduzem o feixe de estiletes no tecido vegetal. Entre os estiletes maxilares internos, envolvidos pelos mandibulares externos, forma-se: o canal salivar, onde a saliva produzida pelo inseto é injetada no tecido vegetal durante a perfuração; e o canal alimentar, através do qual os líquidos, geralmente floema, são aspirados para a faringe sugadora. Alguns podem ainda se alimentar do xilema ou células do parênquima. Sugam continuamente a seiva das plantas, provocando amarelecimento, engruvinhamento, deformação e definhamento, podendo causar a morte pelo enfraquecimento generalizado. Eles podem viver individualmente, em pequenos grupos ou de forma gregária. Algumas espécies induzem galhas.

Os aleirodídeos são encontrados na face inferior das folhas, onde formam grandes populações envoltas em densos filamentos cerosos. A reprodução é sexuada, com oviparidade, podendo ocorrer partenogênese.

Os afídeos podem ser holocíclicos, com uma geração sexual e alternância do hospedeiro, ou anocíclicos, totalmente assexuados e sem alternância de hospedeiros. As fêmeas sexuadas são sempre ovíparas. As fêmeas partenogenéticas são ovíparas em Adelgidae e Phylloxeridae e vivíparas nas restantes. Alimentam-se, conforme a espécie, principalmente nas regiões de crescimento das plantas, como as brotações, ocupando, em geral, a região abaxial das folhas. Podem também ser encontrados nas raízes, no colo radicular, no caule e, mais raramente, nas flores e no fruto. Nas regiões temperadas do hemisfério norte, ocorre alternância de hospedeiros, obrigatória ou facultativa. As formas aladas geralmente surgem quando a população se encontra numerosa em relação ao espaço e alimento disponível, tendo a função de dividir e disseminar a população.

As cochonilhas são encontradas em diferentes partes das plantas, locomovendo-se muito pouco no estágio adulto. A reprodução é partenogenética ou sexuada. A maioria é ovípara e algumas formas são ovovivíparas.

Os imaturos dos psilídeos normalmente vivem isolados ou de forma gregária na face inferior das folhas, em ramos, brotos e gemas terminais, flores e raramente nas raízes. Normalmente psilídeos proximamente relacionados, utilizam como hospedeiros, plantas filogeneticamente relacionadas. Usualmente são de reprodução sexuada, raramente partenogenética. São ovíparos e os ovos frequentemente são pedunculados.

Classificação. A subordem Sternorrhyncha com cerca de 18 mil espécies descritas no mundo, está subdividida em quatro superfamílias: Aleyrodoidea, Aphidoidea, Coccoidea e Psylloidea (Gullan & Martin 2003). Alguns taxonomistas, em particular paleontologistas, estão adotando as infraordens Aleyrodomorpha, Aphidomorpha, Coccomorpha e Psyllomorpha (Shcherbakov 2007; Heie & Wegierek 2009; Favret *et al.* 2014).

Aleyrodoidea com cerca de 1.600 espécies, distribuídas em mais de 160 gêneros, todos classificados na família Aleyrodidae (Gullan & Martin 2003; Martin 2011; Raga *et al.* 2011). Atualmente são conhecidas 131 espécies, distribuídas em 34 gêneros no Brasil (Ouvrard & Martin 2022). A classificação destes insetos é quase que exclusivamente baseada em caracteres observados nos pupários.

Aphidoidea inclui cerca de 5.000 espécies nas famílias Adelgidae, Aphididae e Phylloxeridae. Além disso, 296 espécies fósseis distribuídas em 23 famílias foram registradas para o grupo (Comunicação pessoal, Roger Blackman). Para o Brasil, Sousa-Silva & Ilharco (1995) publicaram uma lista preliminar das espécies de afídeos que ocorrem no país e suas respectivas plantas hospedeiras. Atualmente são conhecidas 167 espécies para o país (Lázzari *et al.* 1996, 1999, 2006; Lazzarotto & Lázzari 2005; Sousa-Silva & Ilharco 2001a, b, 2002; Peronti & Sousa-Silva 2002; Peronti *et al.* 2002; Sousa-Silva *et al.* 2003; Lázzari & Cardoso 2011; Cunha & Sousa-Silva 2019; Nibouche *et al.* 2021). A lista apresentada por Sousa-Silva & Ilharco (1995) baseia-se na classificação proposta por Ilharco (1992), com oito famílias atuais. Na classificação proposta por Blackman & Eastop (2000) e, aqui adotada, as famílias Drepanosiphidae, Greenideidae, Hormaphididae, Lachnidae e Pemphigidae são reconhecidas como subfamílias de Aphididae.

Coccoidea tem mais de 8 mil espécies distribuídas em 56 famílias (36 atuais e 20 extintas) (García Morales *et al.* 2016). Frequentemente é dividida em dois grupos informais, Archeococcoidea, mais basais e Neococcoidea, derivados (Gullan & Cook 2007). Estudos moleculares realizados por Gullan & Cook (2007) e morfológicos de machos adultos por Hodgson (2020) dão suporte para o surgimento de novos grupos de cochonilhas. Williams & Hodgson (2014) propõe a infraordem Coccomorpha, nome relacionado ao gênero *Coccus* Linneaus. A classificação nos diferentes grupos taxonômicos é baseada principalmente nas características morfológicas (microscópicas) de fêmeas adultas.

Psylloidea com cerca de 4 mil espécies descritas é atualmente dividida em sete famílias (Burckhardt *et al.* 2021). Uma lista dos psilídeos do Brasil foi apresentada por Burckhardt & Queiroz (2012) com 73 espécies, com informações de sinonímia, plantas

hospedeiras e distribuição. Estes autores sugerem que a fauna de psilídeos do Brasil contém pelo menos mil espécies. Algumas espécies foram descritas recentemente, sendo que atualmente o número de espécies para o Brasil é de 161.

Seguem-se as famílias reconhecidas para cada superfamília. Há dificuldade em quantificar as espécies por família devido às variações entre classificações, no sentido que alguns autores aceitarem como família táxons que outros aceitam como subfamília. Desta forma a classificação abaixo segue Gullan & Martin (2003) para Aleyrodoidea, Blackman & Eastop (2019) para Aphidoidea, García Morales *et al.* (2016) para Coccoidea e Burckhardt *et al.* (2021) para Psylloidea. Entre parênteses, consta o número de espécies para as famílias com registros para o Brasil.

Aleyrodoidea
- Aleyrodidae (131)

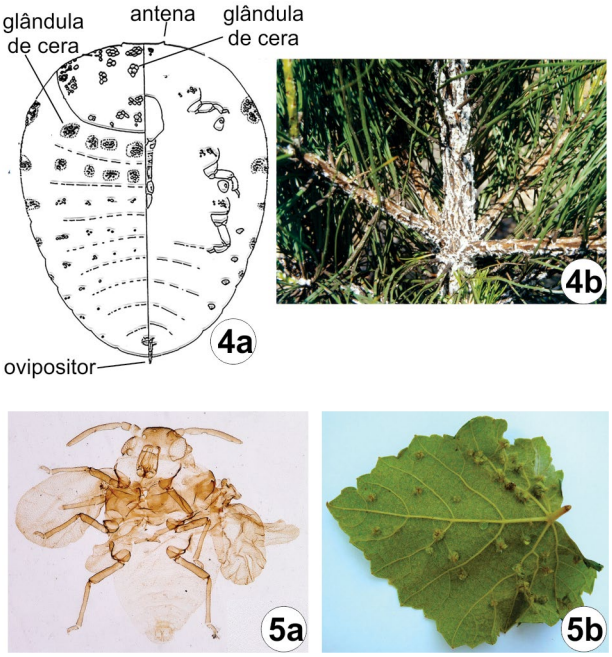
Aphidoidea
- Adelgidae (1)
- Aphididae (164)
- Phylloxeridae (2)

Coccoidea
- Aclerdidae (3)
- Asterolecaniidae (17)
- Beesoniidae (2)
- Callipappidae
- Carayonemidae (1)
- Cerococcidae (6)
- Coccidae (165)
- Coelostomidiidae
- Conchaspididae (5)
- Cryptococcidae
- Dactylopiidae (2)
- Diaspididae (162)
- Eriococcidae (34)
- Halimococcidae
- Kermesidae
- Kerriidae (8)
- Kuwaniidae
- Lecanodiaspididae (2)
- Marchalinidae
- Margarodidae (5)
- Matsucoccidae
- Micrococcidae
- Monophlebidae (17)
- Ortheziidae (13)
- Phenacoleachiidae
- Phoenicococcidae (2)
- Pityococcidae
- Pseudococcidae (96)
- Putoidae
- Qinococcidae
- Rhizoecidae (16)
- Steingeliidae
- Stictococcidae
- Stigmacoccidae (2)
- Xenococcidae (1)
- Xylococcidae

Psylloidea
- Aphalaridae (26)
- Calophyidae (7)
- Carsidaridae (3)
- Liviidae (2)
- Mastigimatidae (2)
- Psyllidae (97)
- Triozidae (24)

Relações filogenéticas. Estudos baseados em caracteres morfológicos e moleculares aceitam Sternorrhyncha como um grupo monofilético, grupo-irmão de outros grupos de Hemiptera, definido pela posição do rostro, tarsos mono ou dímeros (Gullan & Martin 2003). Caracteres morfológicos suportam o seguinte relacionamento filogenético: (Aleyrodoidea + Psylloidea) + (Aphidoidea + Coccoidea) (Gullan & Martin 2003). Alguns estudos moleculares sugerem Psylloidea como grupo-irmão dos demais membros do grupo, seguido por Aleyrodoidea como irmão de Aphidoidea e Coccoidea (Campbell *et al.* 1995; Foldi 1995a; Gullan & Martin 2003).

Importância. Muitas espécies de esternorrincos causam danos às plantas, direta ou indiretamente, e são pragas de plantas de interesse econômico (horticultura, fruticultura, silvicultura e ornamentais). No primeiro caso, a planta é enfraquecida pela excessiva remoção de seiva, ou parte da planta é danificada pela destruição de células ou tecidos pelas atividades de picar e sugar. Em particular, quando estes se alimentam de flores, há uma redução na produção de frutos. Além das injúrias causadas às plantas

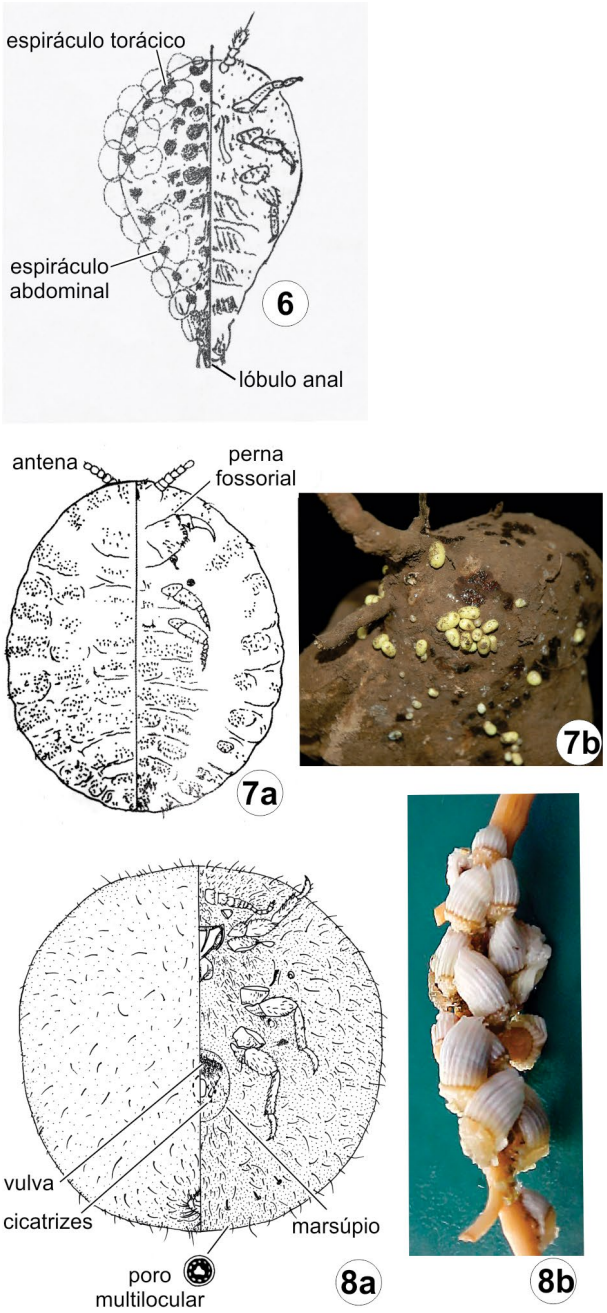


Figuras 25.4–5. Sternorrhyncha, Aphidoidea. **4a**, Adelgidae, *Pineus* sp., fêmea áptera ovípara; **4b**, Adelgidae, folha de *Pinus* sp. (Pinaceae) infestada com *Pineus boerneri* (Annand); **5a**, Phyloxeridae, *Phylloxera notabilis* Pergande, fêmea alada, preservada em lâmina permanente; **5b**, folha de *Vitis* sp. (Vitacea), com galhas induzidas por *Phylloxera notabilis*. Fontes: 4a, reprodução autorizada com modificações, Carter (1971); 4b, S.R.C. Penteado; 5a, C.R. Sousa-Silva; 5b, A.L. Marsaro Junior.

hospedeiras, principalmente devido à sucção de seiva e injeção de saliva tóxica, muitas espécies de esternorríncos podem facilitar a entrada de outros microrganismos através dos orifícios ocasionados pela perfuração do tecido vegetal durante a alimentação (Gullan & Martin 2003; Mitchell 2004). A excreção de grande quantidade de melato suja as folhas e frutos tornando-os impróprios para a comercialização e consumo. Além disso, o melato é um substrato ideal para o crescimento de fungos (fumagina), que quando espalhado sobre as folhas impede a fotossíntese. No entanto o dano de maior importância econômica causado pelos esternorrincos é a transmissão de bactérias e/ou vírus, que em muitos casos levam a morte das plantas. No Brasil a praga economicamente mais importante para os cítricos é o psilídeo dos citrus, *Diaphorina citri* Kuwayama, que transmite bactérias do gênero *Candidatus* Liberibacter, agentes causais de HLB (Huanglongbing) ou greening. Quatro espécies de psilídeos de origem Australiana, em particular *Glycaspis brimblecombei* Moore, são responsáveis por perdas substanciais em plantações de eucalipto no Brasil.

O controle biológico de Sternorrhyncha pragas pode ser feito por predadores (Coccinellidae, Syrphidae, Chrysopidae, etc.), parasitoides (a maioria micro-himenópteros) e fungos. O controle biológico pode proporcionar soluções economicamente e ecologicamente sustentáveis. Como exemplo podemos citar o caso de *Ctenarytaina eucalypti* (Maskell) que foi controlada no Brasil, com sucesso, pelo parasitoide Australiano *Psyllaephagus pilosus* Noyes (Queiroz et al. 2012).

Algumas espécies de cochonilhas produzem substâncias úteis ao homem (corantes, resinas e laca). Além disso, o melato que



Figuras 25.6–8. Sternorrhyncha, Coccoidea. **6**, Carayonemidae; **7a,** Margarodidae, desenho esquemático; **7b**, Margarodidae, *Eurhizococcus brasiliensis* (Hempel), "pérola-da-terra" em raiz de videira; **8a**, Monophlebidae, desenho esquemático; **8b**, Monophlebidae, fêmeas adultas em ramo de planta; Fontes: 6, Fonte: reprodução autorizada com modificações, Systematic Entomology Laboratory, Beltsville; 7a e 8a, reprodução autorizada com modificações, California Department of Food and Agriculture, Sacramento; 7b, Marcos Botton; 8b, V.R.S. Wolff.

os esternorrincos excretam, tem grande importância ecológica servindo de alimento principalmente para formigas, borboletas, abelhas, vespas, ácaros e aves. Algumas formigas, devido a este líquido açucarado, passaram a viver em simbiose com muitos esternorrincos, protegendo-os contra inimigos naturais. As abelhas produzem o mel preto ou mel de melato a partir deste alimento, produto que é comercializado com grande valor econômico, nutricional e medicinal.

Em algumas regiões do mundo, como por exemplo a cochonilha *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) (Dactylopiidae), é utilizada para o controle biológico de cactáceas (Kondo *et al.* 2008; Claps & Saracho Bottero 2014). Alguns psilídeos são utilizados com sucesso para o controle biológico de plantas invasoras (ex: *Calophya* Löw spp. para controle de aroeira na Flórida ou *Diclidophlebia* Crawford spp. para controle de *Miconia calvescens* nas ilhas do Pacífico), uma das razões é o fato de eles serem específicos aos seus hospedeiros (Burckhardt *et al.* 2006, 2018).

Coleta e fixação. Os esternorrincos são encontrados em plantas silvestres ou cultivadas, desde a raiz até as partes aéreas, como tronco, folhas, flores e frutos. O material para a coleta deve ser lupa manual, pinças e pincéis, redes entomológicas, microaspiradores, tesoura para cortar ramos, pazinha, sacos plásticos, frascos de vários tamanhos vazios ou com álcool 70–95%, jornal e prancha de madeira. A conservação pode ser feita em meio líquido, a seco em alfinetes entomológicos (adultos de psilídeos e aleirodídeos) ou em lâminas permanentes. Se em meio líquido, utiliza-se o álcool 70–80%. No caso dos afídeos, é recomendável álcool 90–95%. Para cochonilhas em material vegetal, pode-se deixar o material secar entre folhas de jornal dentro de uma prensa. O material herborizado com as cochonilhas deve ser colocado em envelopes de papel, acondicionados em caixas com naftalina. Os aleirodídeos podem ser montados em alfinetes entomológicos ou conforme o método preconizado por Martin (2004). Na preparação das lâminas com afídeos, pode ser utilizado o processo de clarificação e montagem, conforme os métodos de Ilharco & Lemos (1981) e Martin (1983). Para a montagem das lâminas de cochonilhas, pode ser utilizada a técnica citada por Granara de Willink (1990), que consiste na clarificação dos exemplares com hidróxido de potássio ou hidróxido de sódio a 10%, lavados em água destilada, sendo posteriormente coradas com fucsina ácida (opcional), acrescida de solução de Essig e em seguida desidratados com série alcoólica. Finalmente, utiliza-se bálsamo-do-Canadá na montagem da lâmina, sendo opcional antes deste procedimento a utilização de óleo de cravo, que confere maleabilidade à cochonilha. O procedimento para preparação e montagem de lâminas de psilídeos (adultos e imaturos) é semelhante ao utilizado para cochonilhas, com algumas modificações detalhadas por Queiroz *et al.* (2017).

Chave para as superfamílias de Sternorrhyncha, baseada nos caracteres das formas adultas:

1. Pernas ausentes ou se presentes, tarso com 1 artículo, com uma garra. Fêmeas ápteras, machos usualmente com um par de asas desenvolvidas (Figs 25.7a, 25.11) ..... **Coccoidea**

— Pernas desenvolvidas, tarso com 2 artículos com duas garras (Fig. 25.1) **2**

2(1). Metacoxa grande, fundida com o metatórax. Antena com 10 artículos. Dois pares de asas desenvolvidos (Fig. 25. 31) ..... **Psylloidea**

— Metacoxa pequena, não fundida com o metatórax. Antena com 7 artículos ou menos. Às vezes sem asas **3**

3(2). Abdômen sem sifúnculos e cauda, mas com placas de cera; dois primeiros esternos abdominais reduzidos, formando uma incisão entre o tórax e o abdômen. Sempre com asas (Fig. 25.2) .....**Aleyrodoidea (Aleyrodidae)**

— Abdômen geralmente com um par de sifúnculo dorsal e um processo apical, chamado cauda; esternos abdominais

basais desenvolvidos, desta forma sem incisão entre tórax e abdômen. Algumas formas sem asas (Figs 25.3a, 25.3b) ..... **Aphidoidea**

Chave para as famílias de Aphidoidea

1. Antenas das formas adultas com 5–6 artículos, raramente com menor número (ninfas neonatas com as antenas divididas em 3 artículos, número que vai aumentando durante o desenvolvimento do inseto). Asas anteriores com veia estigmática (Rs) presente, algumas vezes pouco visível ou secundariamente ausente, e veia média simples ou ramificada. Sifúnculos em geral bem desenvolvidos, podendo ser, algumas vezes, poriformes ou ausentes. Segmentos apicais do abdômen quase sempre diferenciados em placa e cauda anal. Fêmeas partenogenéticas vivíparas. Sobre plantas herbáceas ou lenhosas (Figs 25.3a–e) ..... **Aphididae**

— Antena das formas adultas ápteras e das ninfas com três artículos, sendo estes algumas vezes indiferenciados. Asas anteriores com veia estigmática (Rs) ausente, e veia média simples. Sifúnculos sempre ausentes. Segmentos apicais do abdômen não diferenciados em placa anal. Fêmeas partenogenéticas ovíparas. Sobre plantas lenhosas **2**

2(1). Antenas com 2 sensórios primários nas formas ápteras, e 1 ou 2 nas formas aladas. Glândulas de cera presentes no dorso (Fig. 25.4a). Formas aladas com antenas divididas em 5 artículos. Asas anteriores com as veias anal e cubital separadas na base. Asas, quando em repouso, dispostas verticalmente. Abertura anal dorsal. Sobre coníferas (Figs 25.4a, b) .. .. **Adelgidae**

— Antenas com um sensório primário nas formas ápteras e ninfas, e 2 sensórios primários nos adultos. Glândulas de cera dorsais ausentes. Antena das fêmeas aladas com três ou quatro artículos. Asas anteriores com veias anal e cubital unidas na base comum. Asas, quando em repouso, dispostas horizontalmente. Abertura anal ventral. Principalmente sobre plantas das famílias Fagaceae, Juglandaceae, Vitaceae, entre outras. Nunca sobre coníferas (Figs 25.5a, b) ..... **Phylloxeridae**

Chave para as famílias de Coccoidea, baseada nos caracteres de fêmeas (adultas)

1. Com espiráculos abdominais **2**
– Sem espiráculos abdominais **6**

2(1). Espiráculos torácicos dorsais, lóbulos anais desenvolvidos (Fig. 25.6) ..... **Carayonemidae**
– Espiráculos torácicos ventrais, sem lóbulos anais **3**

3(2). Perna anterior bem desenvolvida, fossorial (Fig. 25.7a) ..... **Margarodidae**
– Perna anterior não fossorial **4**

4(3). Com marsúpio que contém a vulva e cicatrizes (Fig. 25.8a) ..... **Monophlebidae**
– Sem marsúpio **5**

5(4). Antenas e pernas longas, vulva sem poros loculares (Fig. 25.10a) .....**Ortheziidae**
– Antenas e pernas curtas, com um grupo de poros loculares nas paredes da vulva (Fig. 25.9a)..... **Stigmacoccidae**

6(1). Placa anal presente **7**
– Placa anal ausente **10**

7(6). Uma placa anal simples **8**
— Duas placas anais, algumas vezes fusionadas na parte anterior ou posterior **9**

8(7). Sem placas cribriformes e sem poros em forma de oito. Lóbulos anais ausentes e margem com cerdas cônicas e região posterior do abdômen crenulada (Fig. 25.12a) .... **Aclerdidae**
— Com placas cribriformes e poros em forma de oito. Lóbulos anais proeminentes com uma cerda apical bem desenvolvida (Fig. 25.11) ..... **Cerococcidae**

9(7). Placas anais mais ou menos triangulares, medianamente próximas. Pernas desenvolvidas (Fig. 25.14a) **.. Coccidae**
— Placas anais arqueadas em forma de mariposa, com forquilha mediana. Pernas ausentes, algumas vezes representadas por uma área esclerosada (Fig. 25.13a) .... **Lecanodiaspididae**

10(6). Últimos segmentos abdominais fusionados, formando o pigídio (Fig. 25.15a). Corpo protegido por um escudo formado por secreção cerosa e uma ou duas exúvias (Fig. 25.15b) ..... **Diaspididae**
— Últimos segmentos abdominais com falso pigídio ou sem pigídio. Corpo protegido ou não por escudo **11**

11(10). Com falso pigídio. Corpo protegido por um escudo ceroso, sem exúvias (Fig. 25.16) .....**Conchaspididae**
— Sem pigídio e sem escudo **12**

12(11). Abdômen com espinho dorsal. Espiráculo anterior desenvolvido (Fig. 25.17a) ..... **Kerriidae**
— Sem estas características **13**

13(12). Poros em forma de oito em toda a superfície dorsal e formando uma linha contínua na margem do corpo (Fig. 25.18) ..... **Asterolecaniidae**
— Não apresentam poros em forma de oito em uma linha contínua na margem do corpo **14**

14(13). Aberturas anal e genital numa cavidade na extremidade abdominal (Fig. 25.19a) ..... **Beesoniidae**
— Aberturas anal e genital não como acima **15**

15(14). Anel anal reduzido ou ausente **16**
— Anel anal desenvolvido **17**

16(15). Antena com mais de um artículo. Pernas desenvolvidas. Sem papilas dermais. Condutos tubulares com grupo de poros quinqueloculares (Fig. 25.21a) .... **Dactylopiidae**
— Antena com um artículo. Pernas ausentes. Papilas dermais na região posterior do corpo (Fig. 25.20). Condutos tubulares sem grupo de poros quinqueloculares .... **Phoenicococcidae**

17(15). Condutos tubulares em forma de taça, círculos ausentes (Fig. 25.23a) ..... **Eriococcidae**
— Condutos tubulares de diversos tipos, sem invaginação, nunca em forma de taça, normalmente com círculos **18**

18(17). Cerários presentes ao menos nos lóbulos anais (Fig. 25.22) .. .. **Pseudococcidae**
— Cerários ausentes **19**

19(18). Corpo arredondado ou ovalado, lóbulos anais normais ou, se cônicos, cada lóbulo apresenta uma grande cerda apical ..... **Rhizoecidae**
Corpo piriforme, arredondado na parte anterior e com abdome afinado, lóbulos anais proeminentes e arredondados, com longas cerdas flageladas ..... **Xenococcidae**

Chave para as famílias de Psylloidea (adultos)

1. Veia R+M+Cu da asa anterior trifurcada em veias R, M e Cu; falha da veia costal ausente; falha da veia anal distante do ápice da veia Cu_{1b} (Fig. 25.24a). Metabasitarsos sem espinho lateral esclerosado (Fig. 25.25a) ..... **Triozidae**

— Combinação de caracteres diferente (Figs 25.24b–d; 25.25b) **2**

2(1). Asas anteriores com falha da veia costal distante do ápice da veia R_1; sem pterostigma; veias Rs e M_{1+2} se tocando, formando um X (Fig. 25.24b) .... **Aphalaridae** (Phacopteroninae)
— Combinação de caracteres diferente (Figs 25.24c, d) ... **3**

3(2). Asas anteriores com veias Rs e M se tocando ou conectadas por uma pseudoveia (Fig. 25.24c). Placa subgenital masculina com processos látero-dorsais espiniformes (Fig. 25.27a) ..... **Carsidaridae**
— Combinação de caracteres diferente **4**

4(3). Incisão em V na parte frontal da cabeça (Fig. 25.28a). Antena com terceiro artículo maior e mais largo que o restante dos outros artículos do flagelo (Fig. 25.28b) .... **Mastigimatidae**
— Combinação de caracteres diferente **5**

5(4). Asas anteriores com falha da veia anal distante do ápice da veia Cu_{1b} (Fig. 25.24d); Metabasitarsos sem espinho lateral esclerosado (Fig. 25.25a). Segmento proximal do edeago reto ..... **Calophyidae**
— Combinação de caracteres diferente **6**

6(5). Processos genais ausentes ou muito curtos (Fig. 25.29a) ... **7**
— Processos genais desenvolvidos (Fig. 25.29b) **10**

7(6). Metabasitarsos sem espinhos esclerosados (Fig. 25.25a) **8**
— Metabasitarsos com 2 espinhos esclerosados (Fig. 25.25b) ... **9**

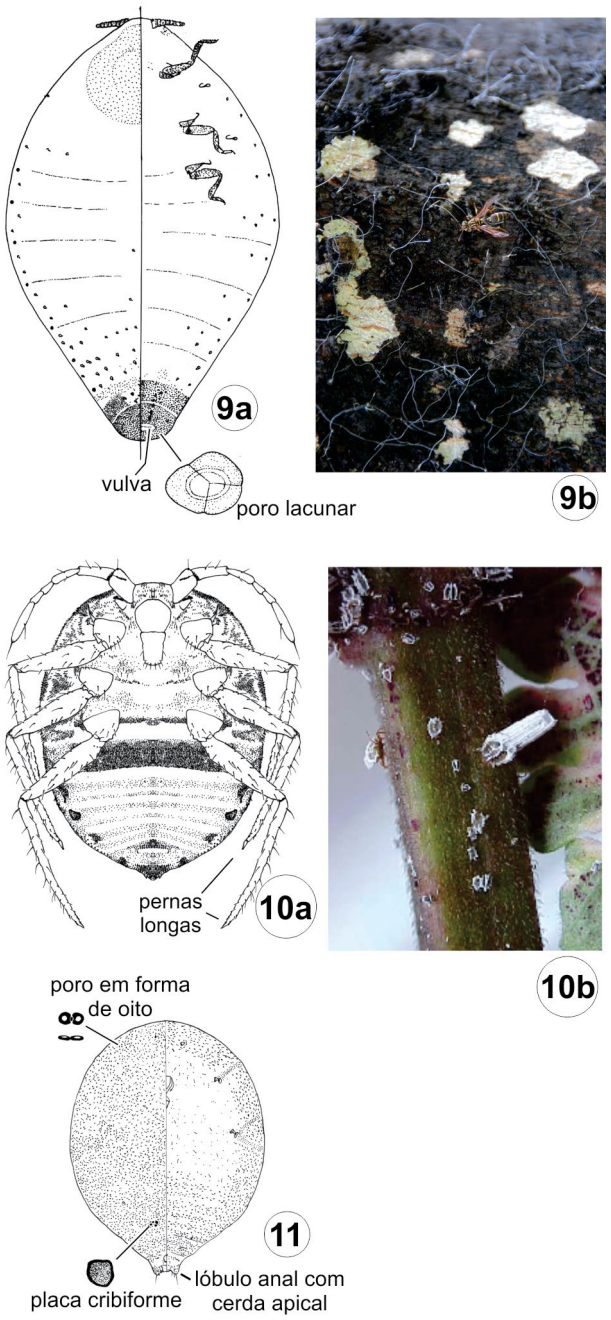
8(7). Asas anteriores parcialmente sobrepostas dorsalmente, como em Heteroptera (Fig. 25.30a) .... **Aphalaridae** (Togepsyllinae)
— Asas anteriores em forma de telhado, como a maioria dos Psylloidea (Fig. 25.30b) ..... **Liviidae**

9(7). Espinhos apicais da metatíbia formando uma coroa aberta (Fig. 25.25c) ……..…. **Aphalaridae (**Aphalarinae, Rhinocolinae)
— Espinhos apicais da metatíbia agrupados (Fig. 25.25d) .. .. **Psyllidae (**parte)

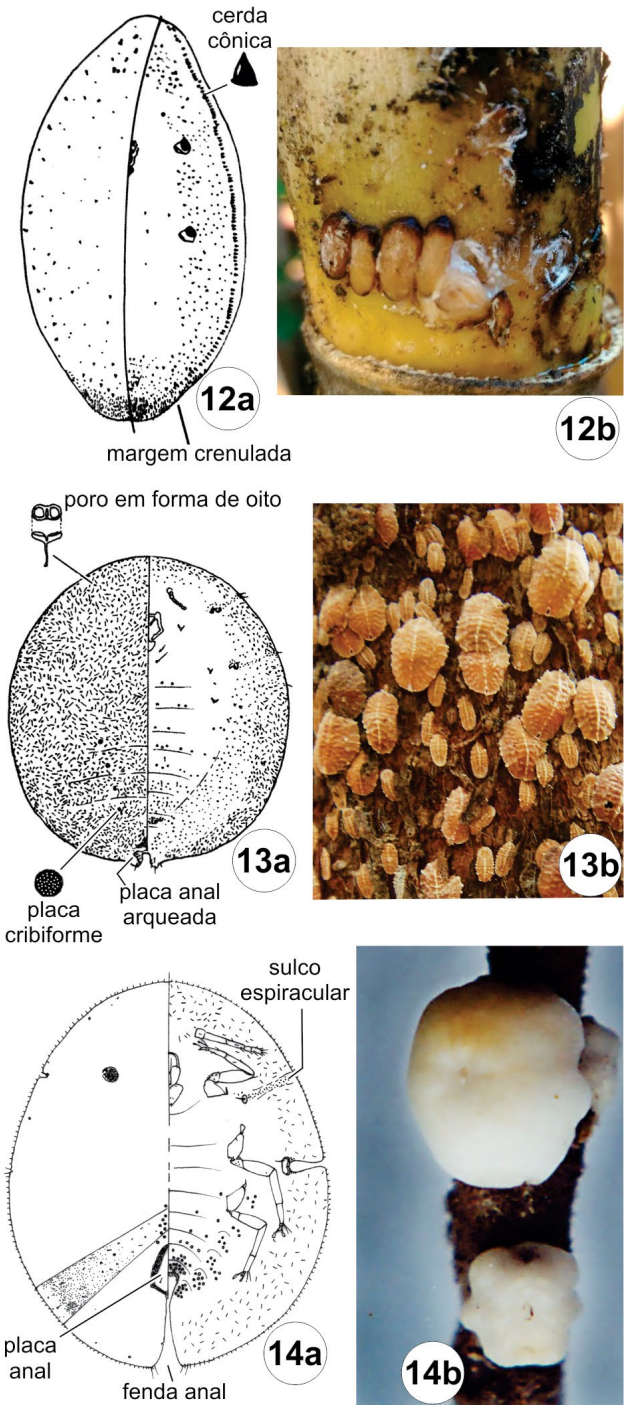
10(6). Ápice das mesotíbia com um pente de cerdas ápico-lateral (Fig. 25.25e) ou metacoxa sem meracanto (Fig. 25.26a) .. .. **Aphalaridae** (Spondyliaspidinae)
— Ápice das mesotíbia sem pente de cerdas ápico-lateral; metacoxa com meracanto (Fig. 25.26b) ..... **Psyllidae (**parte)

Aclerdidae. Corpo da fêmea adulta achatado, geralmente marrom-avermelhado ou rosa (Fig. 25.12b). Margem do corpo com cerdas cônicas (Fig. 25.12a). Antenas com um artículo. Pernas ausentes ou representadas por pequenas áreas esclerosadas. Espiráculos torácicos com poros no átrio. Abertura anal pequena, ápice do abdômen bastante esclerosado e marrom-escuro. Ocorrem principalmente em gramíneas, geralmente na bainha ou no colmo próximo da superfície do solo. No mundo, são conhecidas 63 espécies em seis gêneros (García Morales *et al*. 2016). Para o Brasil, foram registradas *Aclerda laeliae* McConnell em orquídeas, *A. takahashii* Kuwana e *A. santensis* Hempel em gramíneas (Silva *et al*. 1968; Oliz & Wolff 2014; García Morales *et al*. 2016).

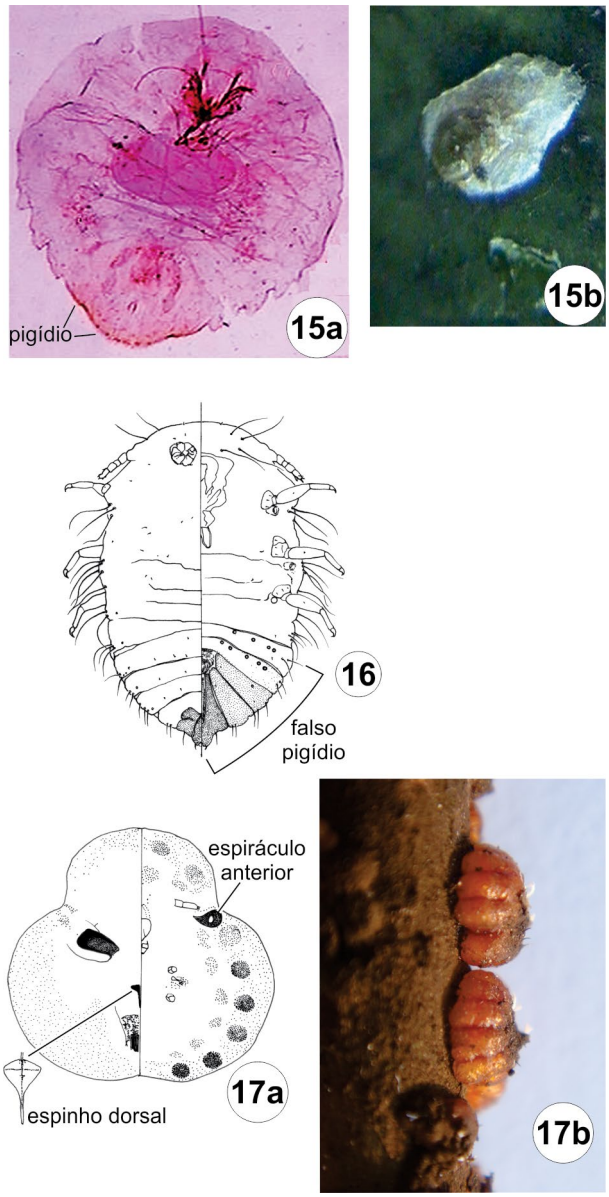
Adelgidae. São afídeos que se caracterizam pela ausência de sifúnculos na região posterior do abdômen e presença grupos de glândulas de cera e placas cerosas (Fig. 25.4a), responsáveis pela produção de filamentos cerosos brancos sobre o corpo (Fig. 25.4b) e por essa última característica são conhecidos como afídeos lanígeros (Havill & Foottit 2007). Essa pequena família, com menos de 70 espécies descritas, encontra-se restrita principalmente, ao hemisfério norte boreal e ambientes temperados. Eles podem ser holocíclicos, com uma geração sexual e alternância do hospedeiro, ou anocíclicos, totalmente assexuados e sem alternância de hospedeiros. Tanto as fêmeas sexuadas quanto as partenogenéticas são ovíparas. As espécies holocíclicas, em geral, induzem galhas em seu hospedeiro primário como os abetos (*Picea* spp.) e, no ano seguinte, migram para hospedeiros alternativos, pertencentes a outros gêneros de coníferas. Espécies



Figuras 25.9–11. Sternorrhyncha. Coccoidea. **9a,** Stigmacoccidae, desenho esquemático; **9b**, *Stigmacoccus paranaensis* Foldi, em tronco de *Mimosa scabrella* Bentham (Fabaceae), fase de cisto, exteriorizados através de um longo filamento anal de cera, branco, com uma gota de melato na extremidade apical; **10a**, Ortheziidae, desenho esquemático; **10b,** Ortheziidae em planta ornamental; **11.** Cerococcidae, desenho esquemático. Fontes: 9a, reprodução autorizada com modificações, Zootaxa, Auckland; 9b, F.K. Dias; 10a e 11, reprodução autorizada com modificações, Systematic Entomology Laboratory, Beltsville; 10b, V.R.S. Wolff.



Figuras 25.12–14. Sternorrhyncha. Coccoidea. **12a**, Aclerdidae, desenho esquemático; **12b,** Aclerdidae, *Aclerda takahashii* (Kuwana); **13a**, Lecanodiaspididae, desenho esquemático; **13b**, Lecanodiaspididae, fêmeas adultas no tronco de planta hospedeira; **14a**, Coccidae, desenho esquemático, **14b,** Coccidae, *Ceroplastes janeirensis* (Gray). Fontes: 12a e 13a, reprodução autorizada com modificações, California Department of Food and Agriculture, Sacramento; 12b, A.L.B.G. Peronti; 13b, A. L. Marsaro Júnior; 14a, reprodução autorizada com modificações, Systematic Entomology Laboratory, Beltsville; 14b, A.L.B.G. Peronti.



Figuras 25.15–17. Sternorrhyncha. Coccoidea. **15a**, Diaspididae, corpo de fêmea adulta, em lâmina microscópica; **15b,** Diaspididae, escudo protetor da cochonilha; **16,** Conchaspididae, desenho esquemático; **17a,** Kerriidae, desenho esquemático; **17b**, Kerriidae, cochonilhas no ramo da planta. Fontes: 15a–b, V.R.S. Wolff; 16, reprodução autorizada com modificações, California Department of Food and Agriculture, Sacramento; 17a, reprodução autorizada com modificações: CAB International Institute of Entomology, Wallingford; 17b, Alberto Luiz Marsaro Júnior.

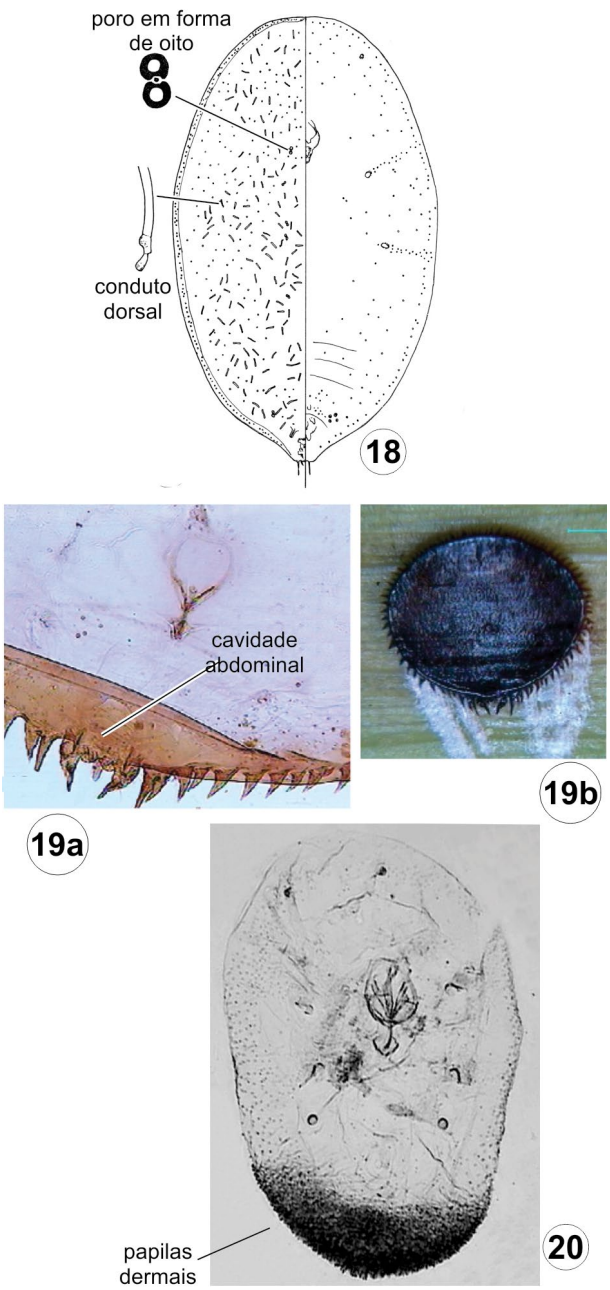
anocíclicas não alternam plantas hospedeiras alimentando-se apenas de *Picea* spp. ou de um dos outros gêneros de coníferas (Favret *et al.* 2015). Possui algumas das espécies de pragas mais destrutivas introduzidas que ameaçam os ecossistemas florestais norte-americanos, como *Adelges tsugae* (Annand) e *Adelges piceae* (Ratzeburg) (Havill & Foottit 2007). No Brasil apenas *Pineus boerneri* (Annand) (Fig. 25.4b) foi registrado, ocorrendo em *Pinus* spp. (Sousa-Silva *et al.* 2005).

Aleyrodidae (Fig. 25.2). Os aleirodídeos são conhecidos popularmente como moscas-brancas. O adulto tem cerca de 3 mm de comprimento, com dois pares de asas membranosas recobertas com substância cerosa branca e pulverulenta. Atualmente são conhecidas 131 espécies no Brasil, com destaque as de importância agrícola, *Aleurothixus floccosus* (Maskell) que ataca citros, *Trialeurodes variabilis* (Quaintance) principal praga em mamoeiro e *Bemisia tabaci* (Gennadius) também em mamoeiro,

além de feijoeiro, soja e algodão, a última é vetor do vírus do "mosaico" (Silva *et al.* 1968; Gallo *et al.* 2002; Martins *et al.* 2016; Ouvrard & Martin 2022). Cassino & Nascimento (1999) apresentam chave para a identificação das espécies ocorrentes em citros no Brasil.

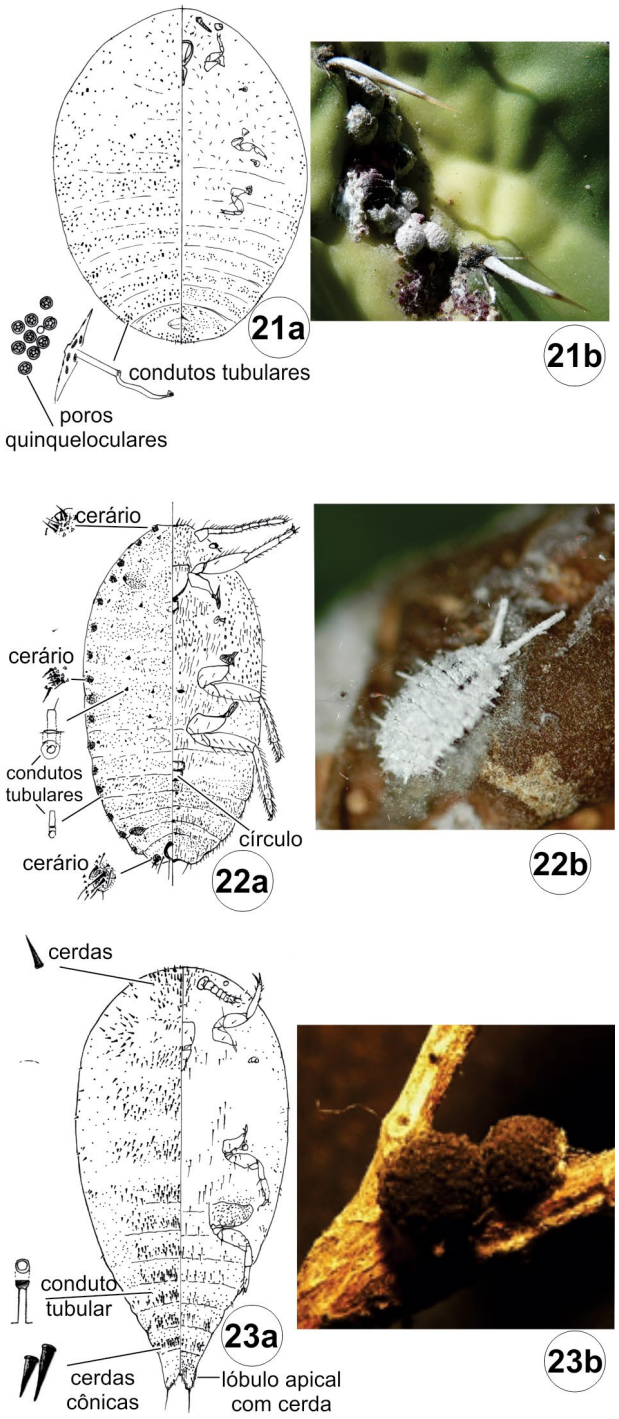
Aphalaridae. Esta família é provavelmente parafilética em relação às outras famílias de Psylloidea e difícil de diagnosticar com caracteres dos adultos. Os imaturos possuem arólio tarsal sem um pedicelo ou não possuem arólio. No Brasil ocorrem cinco subfamílias: Aphalarinae, Phacopteroninae, Rhinocolinae, Spondyliaspidinae, Togepsyllinae. Aphalarinae com o gênero *Aphalara* Foerster (uma espécie associada a *Persicaria* (L.) Mill., Polygonaceae) (Burckhardt *et al.* 2020); o gênero *Gyropsylla* Brèthes (3 espécies associadas a *Ilex* L., Aquifoliaceae); neste gênero *G. spegazziniana* (Lizer), ampola-da-erva-mate (Fig. 25.31) é uma praga para a erva-mate (*Ilex paraguariensis* A.St.-Hil.) (Burckhardt & Queiroz 2012); e o gênero *Limataphalara* Hodkinson (2 espécies associadas a *Nectandra* Rol. ex Rottb., Lauraceae) (Burckhardt & Queiroz 2013). Os Phacopteroninae incluem espécies associadas às plantas da ordem Sapindales e família Apocynaceae, nas quais induzem galhas. São registrados para o Brasil os gêneros *Phacosemoides* Costa Lima & Guitton e *Pseudophacopteron* Enderlein com uma e duas espécies respectivamente (Burckhardt & Queiroz 2012; Malenovský *et al.* 2015). Rhinocolinae com a espécie introduzida *Agonoscena succincta* (Heeger) como praga menor de arruda (*Ruta graveolens* L., Rutaceae) e os gêneros nativos *Leurolophus* Tuthill (uma espécie em *Lithraea* Miers ex Hook. & Arn., Anacardiaceae), *Notophyllura* Hodkinson (3 espécies com hospedeiros desconhecidos) (Burckhardt & Queiroz 2012) e *Tainarys* Brèthes (7 espécies em aroeira, Anacardiaceae) (Burckhardt & Queiroz 2017). Spondyliaspidinae com as quatro espécies Australianas acidentalmente introduzidas no Brasil que são pragas de eucalipto: *Blastopsylla occidentalis* Taylor, *Ctenarytaina eucalypti* (Maskell), *C. spatulata* Taylor e *Glycaspis brimblecombei* Moore, psilídeo-de-concha (Fig. 25.32) (Burckhardt & Queiroz 2012). Togepsyllinae com *Syncoptozus* Enderlein (Fig. 25.30a) (uma espécie com hospedeiro desconhecido) (Burckhardt & Queiroz 2012).

Aphididae. É a mais numerosa em Aphidoidea, com mais de 4.800 espécies no mundo distribuídas em 24 subfamílias e 500 gêneros (Blackman & Eastop 2019). A maioria das espécies é encontrada principalmente nas regiões temperadas, onde a diversidade de plantas é relativamente baixa, exceto as espécies da subfamília Lizeriinae, que são em grande parte provenientes da América do Sul. Por esse motivo, o grupo difere da maioria dos outros insetos por apresentar uma relação inversa entre a riqueza e o número de espécies de plantas hospedeiras, em diferentes partes do mundo (Dixon *et al.* 1987; Blackman & Eastop 2000). No Brasil, mais de 80% das espécies registradas são exóticas. Entre as polífagas, as espécies de Aphidinae *Aphis gossypii* Glover, *A. spiraecola* Patch e *A. aurantii* (Boyer de Fonscolombe) estão entre as associadas a um maior número de plantas hospedeiras, incluindo plantas cultivadas, ornamentais e nativas. Além destas, tem se destacado como pragas de plantas cultivadas no país: *Aphis* (*Toxoptera*) *citricidus* (Kirkaldy) (Aphidinae) associada principalmente às plantas cítricas; *Aulacorthum*



Figuras 25.18–20. Sternorrhyncha. Coccoidea. **18**. Asterolecanidae, desenho esquemático; **19a,** Beesoniidae, Margem posterior do corpo de fêmea adulta. **19b**, Beesoniidae, corpo da fêmea adulta na planta hospedeira; **20**, Phoenicoccidae. *Phoenicococcus cribriformes* Wolff & Ketterl em lâmina de microscopia. Fontes: 18, reprodução autorizada com modificações, California Department of Food and Agriculture, Sacramento; 19–20, V.R.S. Wolff.

solani (Kaltenbach) e *Myzus persicae* (Sulzer) (Aphidinae) (Figs 25.3a, b) à diversas hortaliças; *Brevicoryne brassicae* (Linnaeus) à crucíferas; *Cerataphis brasiliensis* (Hempel) (Hormaphidinae) à palmeiras; *Cerataphis orchidearum* (Westwood) à orquídeas; *Cinara* spp. (Lachninae) (Fig. 25.3c) à pinheiros (Sousa-Silva *et al.* 2005); *Greenidea ficicola* Takahashi (Grenideinae) associada à *Ficus* spp. e *G. psidii* van der Goot, à *Psidium* spp. (Fig. 25.3d); *Therioaphis trifolii* (Monell) forma *maculata* (Buckton) (Calaphidinae) sobre plantas de alfafa (Sousa-Silva *et al.* 2005).



Figuras 25.21–23. Sternorrhyncha. Coccoidea. **21a,** Dactylopiidae, desenho esquemático; **21b**, Dactylopiidae, *Dactylopius* sp. em cactos; **22a,** Pseudococcidae, desenho esquemático; **22b**, Pseudococcidae, *Anisococcus granarae* Pacheco da Silva & Kaydan; **23a,** Eriococcidae, desenho esquemático; **23b,** Eriococcidae, *Apiococcus asperatus* Hempel. Fontes: 21a, reprodução autorizada com modificações, California Department of Food and Agriculture, Sacramento; 21b, L.E. Claps; 22a e 23a, reprodução autorizada com modificações, Systematic Entomology Laboratory, Beltsville; 22b, V.C. Pacheco da Silva; 23b**,** L.E. Claps.

Entre as espécies de origem Neotropical destacam-se as do gênero *Lizerius* Blanchard (Fig. 25.3e) (Lizeriinae), com 12 espécies registradas para o Brasil (Sousa-Silva & Ilharco 1995, 2003; Quednau 2010; Cunha & Sousa-Silva 2019).

Asterolecaniidae (Fig. 25.18). Cochonilhas que podem induzir a formação de galhas. As fêmeas adultas possuem uma franja branca ao redor da margem do corpo. Poros em forma de oito na margem ou ao longo da superfície dorsal. Condutos tubulares com uma pequena invaginação sem filamento. Antena reduzida, com um ou dois artículos. Pernas ausentes. Anel anal reduzido, simplificado, raramente com duas fileiras de poros. No mundo, são conhecidas 247 espécies em 25 gêneros (García Morales *et al*. 2016). Stumpf & Lambdin (2006) estudaram espécimes representantes das Américas do Norte e Sul apresentando chaves para identificação de 12 gêneros e 64 espécies, atualizando a classificação desta família. No Brasil, as espécies conhecidas são *Asterodiaspis variolosa* (Ratzeburg), *A. epidendri* (Bouché), *A. puteanum* Russell, *A. sanbernardense* Hempel, *A. viridulum* Cockerell, *Bambusaspis bambusae* (Boisduval), *B. brasiliensis* Stumpf & Lambdin, *B. caudata* (Green), *B. miliaris* (Boisduval), *Palmaspis bondari* (Lepage), *P. degenerata* (Russell), *P. longifila* (Borchsenius), *P. palmae* (Cockerell), *P. trisetosa* Stumpf & Lambdin, *P. urichi* (Cockerell), *Pauroaspis scirrosis* (Russell), *Russellaspis pustulans* (Cockerell), com distribuição desde o Pará, Bahia, Distrito Federal, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo até o Rio Grande do Sul (Silva *et al*. 1968; Granara de Willink 1995; Stumpf & Lambdin 2006).

Beesoniidae. No mundo, existem 16 espécies em seis gêneros. Algumas destas cochonilhas induzem a formação de galhas (García Morales *et al.* 2016). No Brasil, ocorrem duas espécies em Arecaceae, que não induzem a formação de galhas: *Limacoccus brasiliensis* (Hempel) (Fig. 25.19a) e *L. serratus* Bondar (Foldi 1995a). As fêmeas adultas são subcirculares, extremamente achatadas dorso-ventralmente (Fig. 25.19b). Antenas com um artículo, geralmente com cinco cerdas. Poros quinqueloculares invaginados e condutos tubulares em forma de 8. Aberturas anal e genital numa cavidade na extremidade abdominal. Anel anal sem poros e com uma cerda longa (Foldi 1995a).

Calophyidae. A família na sua definição atual é possivelmente monofilética, definida pela ausência de espinho no metatarso dos adultos. No Brasil, é representada pela subfamília Calophyinae, gênero *Calophya* Löw. Das sete espécies registradas para o Brasil, cinco estão associadas à *Schinus* spp. (Anacardiaceae) (Fig. 25.33) das quais quatro são monófagas em *S. terebinthifolia* Raddi, onde os imaturos induzem galhas nas folhas (Burckhardt & Queiroz 2012; Burckhardt *et al*. 2018). *Calophya latiforceps* Burckhardt é uma das espécies avaliadas para o controle biológico da aroeira pimenteira na Flórida (Burckhardt *et al*. 2018).

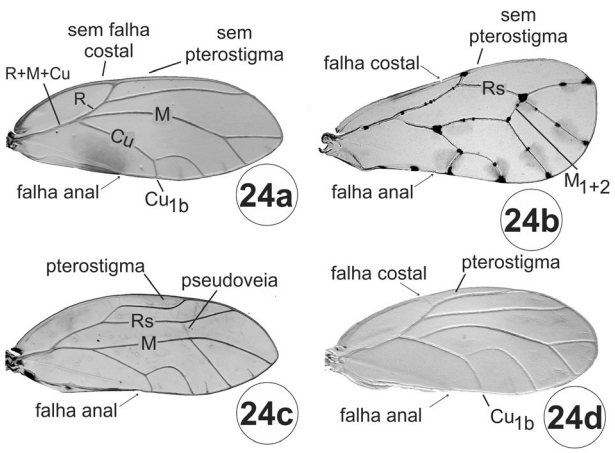
Carayonemidae. Possuem espiráculos torácicos e abdominais. Estudos de DNA ribossomal e outros caracteres morfológicos os relacionam com Margarodidae e Ortheziidae (Cook *et al*. 2002). Ocorrem em folhiço e musgo e possivelmente outros ambientes úmidos. É composta por quatro gêneros monotípicos (García Morales *et al.* 2016). A única espécie registrada para o Brasil, *Foldicoccus monikae* Kozár & Konczne Benedicty, foi coletada no Maranhão utilizando o coletor funil de Berlese (Fig. 25.6).

Carsidaridae. Família pequena, principalmente tropical, com três subfamílias, no Brasil representada pela subfamília Carsidarinae. O monofiletismo da família é fracamente sustentado por caracteres morfológicos e moleculares (Percy *et al*. 2018; Burckhardt *et al*. 2021). Os adultos têm um par de tubérculos, usualmente grandes, no metaposnotum e todos os três órgãos sensoriais do metafêmur estão na posição basal. Os adultos têm uma veia cruzada não traqueal (pseudoveia) entre as veias R e M na parte anterior (Fig. 25.24c), ou as veias R e M se tocam em um ponto. Os machos possuem um processo conspícuo na margem dorsal da placa subgenital de ambos os lados (Fig. 25.27a). Os imaturos têm o ânus terminal e campos adicionais de poros de cera ao lado do anel circum-anal. Eles são de vida livre na superfície inferior da folha, onde produzem grandes quantidades de cera e melato. No Brasil, a subfamília é representada pelos gêneros *Epicarsa* Crawford e *Paracarsidara* Heslop-Harrison, com uma e duas espécies associadas respectivamente a várias espécies de Malvaceae (Burckhardt & Queiroz 2012).

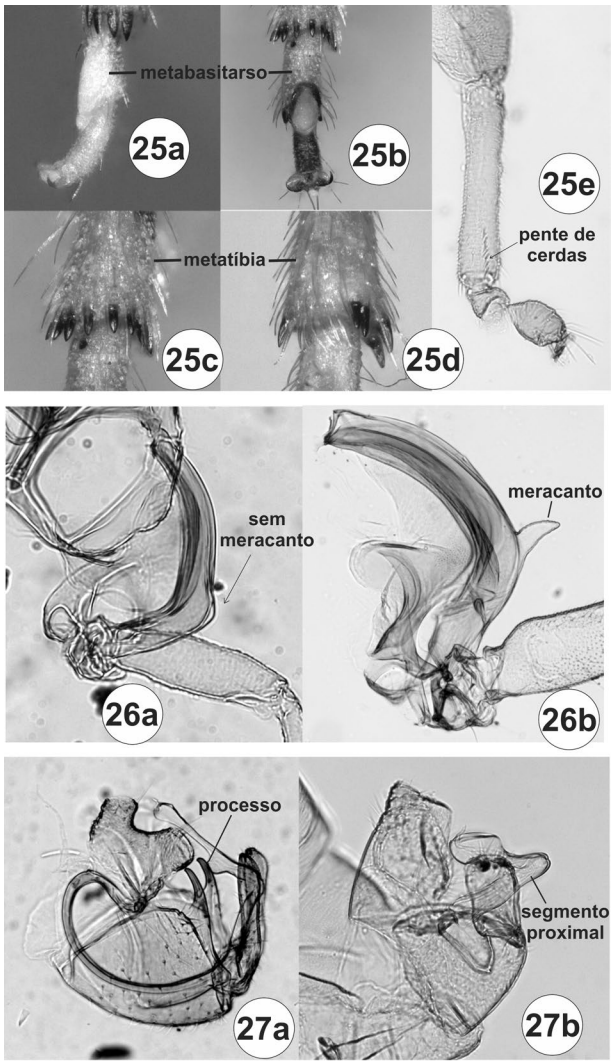
Cerococcidae (Fig. 25.11). As cochonilhas fêmeas adultas têm o corpo piriforme, membranoso, coberto por uma secreção dura, com projeções dorsais e laterais. Antenas com um artículo. Pernas ausentes ou reduzidas a um espinho esclerosado. Lóbulos anais proeminentes, com uma cerda em forma de espinho apical. Placas cribriformes. Poros em forma de 8 dispersos (Granara de Willink 1995). No mundo, são conhecidas 83 espécies em cinco gêneros. No Brasil foram encontradas *Antecerococcus baccharidis* (Hempel), *A. badius* (Leonardi), *A. parahybensis* (Hempel), *Cerococcus catenarius* Fonseca, *C. deklei* Kosztarab & Vest e *C. tuberculus* (Hempel), com distribuição desde a Bahia ao Rio Grande do Sul (García Morales *et al*. 2016).

Coccidae. Cochonilhas conhecidas como "cochonilhas-macias", seu revestimento externo pode variar desde uma carapaça fina, com aspecto vítreo até uma capa grossa úmida ou enrijecida. A coloração é bastante variável. Medem, em geral, de 3 a 6 mm de comprimento. Antenas e pernas geralmente desenvolvidas, mas relativamente pequenas e delicadas em relação ao comprimento do corpo. Tórax com dois pares de linhas de cera branca, transversais à margem do corpo, produzidas pelos poros dos sulcos espiraculares. Cerdas na extremidade final do sulco espiracular normalmente diferenciadas, denominadas espiraculares ou estigmáticas. Margem posterior do corpo geralmente com uma fenda anal conspícua. Área anal com duas placas anais, em geral com formato triangular (Fig. 25.14a). No mundo, são conhecidas 1.225 espécies, distribuídas em 178 gêneros (García Morales *et al*. 2016) e na região Neotropical 312 espécies em 60 gêneros (Granara de Willink 2014). No Brasil, é uma das famílias mais diversificadas, com 165 espécies em 43 gêneros, ocorrendo em diversas plantas hospedeiras, sendo que os mais representativos são *Ceroplastes* Gray, *Coccus* L., *Eucalymnatus* Cockerell, *Mesolecanium* Cockerell, *Pulvinaria* Targioni Tozzetti e *Saissetia* Déplanche (Fig. 25.14b). Chaves para subfamílias, tribos e gêneros em Hodgson (1994) e Granara de Willink (1999). As espécies de Ceroplastinae que ocorrem em São Paulo foram revisadas por Peronti *et al.* (2008).

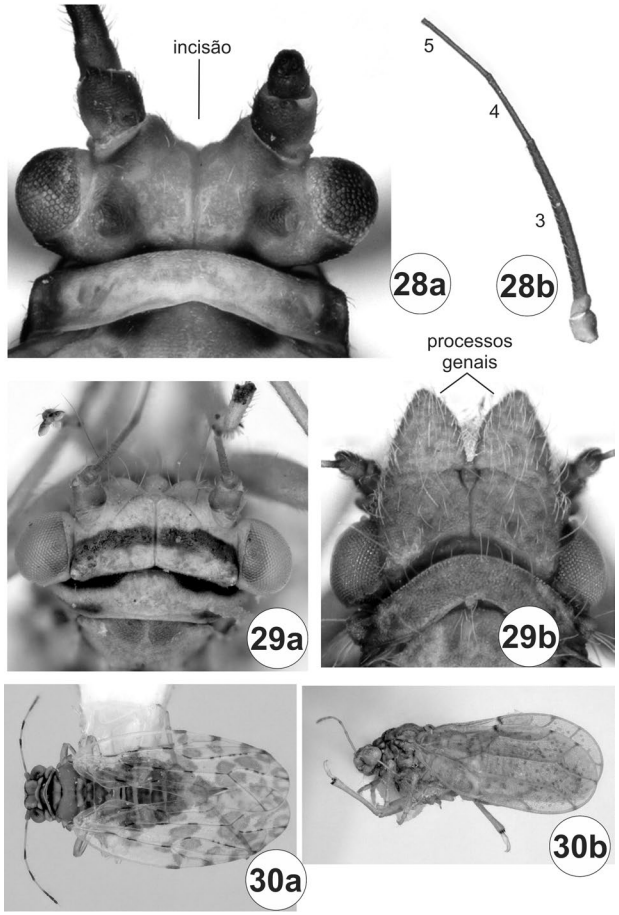
Conchaspididae (Fig. 25.16). As cochonilhas fêmeas adultas são semelhantes aos diaspidídeos, com o corpo coberto por um



Figuras 25.24a–d. Sternorrhyncha. Psylloidea, asa anterior: **24a**, *Trioza struthanthi* Burckhardt, Díaz & Queiroz; **24b,** *Pseudophacopteron longicaudatum* Malenovský, Burckhardt, Queiroz, Isaias & Oliveira; **24c,** *Paracarsidara gigantea* (Crawford); **24d,** *Calophya latiforceps* Burckhardt. Fonte: D. Burckhardt.



Figuras 25.25–27. Sternorrhyncha. Psylloidea; **25a**, *Diclidophlebia smithi* Burckhardt; **25b**, *Tuthillia* sp.; **25c**, *Tuthillia* sp., ápice da metatíbia; **25d**, *Platycorypha nigrivirga* Burckhardt, ápice da metatíbia; **25e,** *Ctenarytaina spatulata* Taylor, perna média; **26a**, *Blastopsylla occidentalis* Taylor, metacoxa; **26b,** *Platycorypha fibris* Burckhardt, metacoxa; **27a**, *Paracarsidara gigantea* (Crawford), terminália do macho; **27b,** *Calophya latiforceps* Burckhardt, terminália do macho. Fonte: D. Burckhardt.



Figuras 25.28–30. Sternorrhyncha. Psylloidea, **28a–b**, *Mastigimas anjosi* Burckhardt, Queiroz, Queiroz, Andrade, Zanol, Resende & Kotrba: **28a**, cabeça, vd; **28b**, artículos da antena 3–5; **29a**, *Platycorypha nigrivirga* Burckhardt, cabeça vd; **29b**, *Tuthillia* sp., cabeça vd; **30a**, *Syncoptozus mexicana* Hodkinson, hábito, vd; **30b**, *Diclidophlebia* sp., hábito, vl. Fontes: D. Burckhardt.

escudo de cera, porém não tem a exúvia incorporada. Antenas e pernas desenvolvidas. Últimos segmentos abdominais formando um falso pigídio. No mundo, são conhecidas 30 espécies em quatro gêneros. Para o Brasil, foram registradas cinco espécies: *Conchaspis angraeci* Cockerell, *C. diplothemii* Lepage & Giannotti, *C. fluminensis* Hempel, *C. lata* Hempel e *C. lepagei* Hempel (Silva *et al*. 1968; García Morales *et al*. 2016).

Dactylopiidae. Família monogenérica com o gênero *Dactylopius* Costa, considerada nativa das Américas, principalmente dos desertos dos Estados Unidos da América do Norte, México e América do Sul (Claps & Saracho Bottero 2014). Atualmente, devido a ação do homem, algumas espécies, principalmente *Dactylopius coccus* Costa e *Dactylopius opuntiae* (Cockerell) estão distribuídas em outros continentes (Claps & Saracho Bottero 2014). São conhecidas popularmente como "cochonilhas-do-carmim" devido ao ácido carmínico que produzem, um líquido vermelho-brilhante que liberam quando esmagadas, de grande interesse econômico, utilizado como corante natural principalmente pela indústria alimentícia. Vivem exclusivamente sobre cactáceas, e podem ser agentes de controle biológico destas plantas (Fig. 25.21b). Corpo da fêmea adulta de 3 a 5 mm de comprimento, vermelho púrpura, recoberto por uma secreção branca, como algodão, formada por filamentos de cera, com exceção de *D. coccus*, que é coberta por cera pulverulenta. São gregárias, acumulando-se preferencialmente em regiões protegidas nos cladódios (raquetes) de cactáceas, principalmente *Opuntia* spp. Claps & Saracho Bottero (2014) apresentam uma chave para a identificação das espécies baseada nos caracteres morfológicos das fêmeas adultas. Mazzeo *et al*. (2019) acrescentam, em todos os ínstares, ausência de microcondutos e de um anel anal celular contendo cerdas. Hodgson (2020) apresenta os caracteres morfológicos de machos adultos. No mundo, são conhecidas onze espécies, no Brasil não foram publicados estudos taxonômicos desta família, apenas o registro de *Dactylopius ceylonicus* (Green) no Rio Grande do Sul (Silva *et al*. 1968), espécie muito comum na América do Sul (Claps & Saracho Bottero 2014) e *D. opuntiae* em Pernambuco (García Morales *et al.* 2016) (Fig. 25.21a). Em linhas gerais *D. ceylonicus* é considerada de origem Neotropical e *D. opuntiae* da região Neártica (Claps & Saracho Bottero 2014).

Diaspididae. Os diaspidídeos são conhecidos como "cochonilhas-com-escudo" ou "com carapaça", por possuírem o corpo recoberto por uma secreção cerosa destacável, que inclui uma ou duas exúvias (Fig. 25.15b). As fêmeas adultas são ápteras, pernas ausentes ou representadas por uma pequena área esclerosada. Antenas reduzidas a um tubérculo com um artículo. Últimos segmentos abdominais fusionados formando o pigídio (Fig. 25.15a), geralmente com glândulas e estruturas marginais tais como lóbulos e placas ou espinhos glandulares, estes utilizados na identificação das espécies. É a maior família de cochonilhas, com 2.707 espécies em 418 gêneros no mundo, das quais 162 espécies em 52 gêneros com registros para o Brasil (García Morales *et al*. 2016). A maioria das espécies conhecidas no Brasil é exótica, provavelmente introduzida por meio de plantas cultivadas (Claps & Wolff 1999, 2001). Estas espécies têm ampla distribuição geográfica no Brasil, em diversas plantas hospedeiras de importância agrícola, tais como: *Aonidiella aurantii* (Maskell), *Chysomphalus aonidum* (Linnaeus), espécies do gênero *Hemiberlesia* Cockerell, *Howardia biclavis* (Comstock), *Ischnaspis longirostris* (Signoret), *Lepidosaphes beckii* (Newstead), espécies do gênero *Parlatoria* Targioni Tozzetti, *Pseudaonidia trilobitiformis* (Green), *Pseudaulacaspis pentagona* (Targioni-Tozzetti) e Unaspis citri (Comstock) (Claps & Wolff 2003). Chave para os gêneros e caracterização das espécies mais frequentes e de importância econômica na Argentina e Brasil é encontrada em Claps & Wolff (2003).

Eriococcidae. São cochonilhas com 2 a 3 mm de comprimento, cujas fêmeas adultas geralmente estão cobertas por cera esbranquiçada, com aspecto de feltro. O corpo varia do rosa ou vermelho à púrpura, verde ou castanho (Fig. 25.23b). Possuem antenas geralmente com seis ou sete artículos ou reduzidas a apenas um e com pernas desenvolvidas. Produzem um ovissaco esbranquiçado, cinza ou amarelado. Possuem condutos microtubulares. Lóbulos anais longos, bem desenvolvidos com uma cerda longa apical (Fig. 25.23a). No mundo são conhecidas 667 espécies distribuídas em 107 gêneros, na região Neotropical são 95 espécies, das quais 34 espécies em 16 gêneros no Brasil, sendo o mais comum *Acanthococcus* Signoret (García Morales *et al.* 2016). Os principais caracteres morfológicos das fêmeas adultas e uma chave para a identificação dos gêneros encontrados

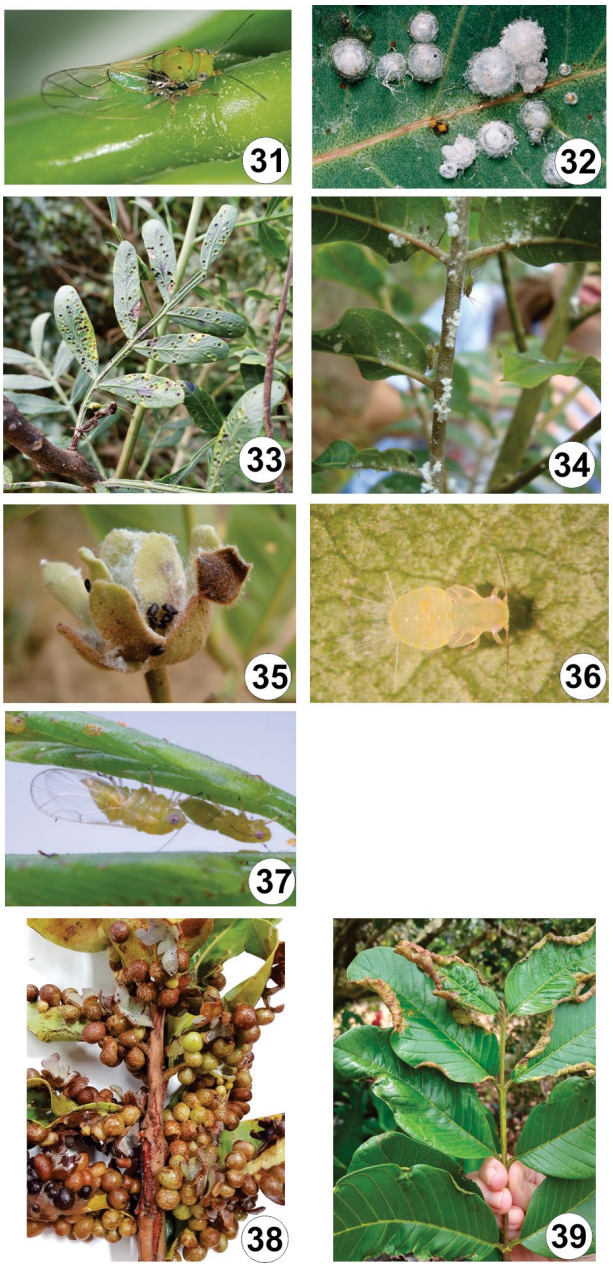
na Argentina estão em González *et al*. (2017) e para a região Neotropical, em Hodgson & Miller (2010) e Hodgson *et al*. (2004, 2011).

Kerriidae (Figs 25.17a, b). São formadores de laca, encontrados principalmente em zonas tropicais. Muitas espécies são gregárias e formam grande massa, que recobre os ramos de árvores ou arbustos hospedeiros. As fêmeas adultas possuem corpo convexo coberto com uma secreção grossa, resinosa, antena reduzida e pernas ausentes. No mundo, são conhecidas 101 espécies distribuídas em 10 gêneros. No Brasil, foram registradas *Austrotachardiella cydoniae* (Hempel), *A. rubra* (Hempel), *A. trilobata* (Mendes), *Tachardiella artocarpi* (Hempel), *T. ingae* (Hempel), *T. nigra* Fonseca, *T. ourinhensis* Hempel e *T. parva* (Hempel) (Silva *et al*. 1968; García Morales *et al*. 2016).

Lecanodiaspididae. A fêmea adulta produz uma secreção cerosa que envolve o corpo, geralmente com uma textura semelhante a papel enrugado (Fig. 25.13b). Antenas com sete a nove artículos. Pernas ausentes ou reduzidas. Região médio-dorsal com sete a nove sulcos transversais. Fenda anal com placas geralmente fusionadas na base. Placas cribriformes. Poros em forma de 8, geralmente dorsais (Fig. 25.13a). No mundo, são conhecidas 82 espécies, distribuídas em 12 gêneros. Para o Brasil, *Lecaniodiaspis rugosa* Hempel foi registrada em plantas de interesse econômico, como citros e videiras e *Lecanodiaspis dendrobii* (Douglas) em diversas plantas (Silva *et al.* 1968; García Morales *et al*. 2016; Marsaro Junior *et al*. 2016).

Liviidae. Esta família é difícil de diagnosticar, de monofilia fracamente suportada, ou parafilética, e contém as subfamílias com apoio robusto: Euphyllurinae, Liviinae e Neophyllurinae (Percy *et al*. 2018; Burckhardt *et al*. 2021) e no Brasil, somente Liviinae está representada. Os adultos geralmente têm uma coroa aberta densa de esporões metatibiais apicais e os imaturos possuem frequentemente cerdas lanceoladas e um arólio tarsal séssil. Duas espécies de *Diclidophlebia* Crawford (Fig. 25.35) são relatadas para o Brasil, uma em *Luehea paniculata* Mart., (Malvaceae), a outra em *Miconia calvescens* DC. (Melastomataceae). Este último foi considerado com potencial para o controle biológico de seu hospedeiro no Havaí e em outras ilhas do Pacífico, onde a planta é invasora (Burckhardt *et al*. 2006).

Margarodidae. Margarodidae *sensu* Morrison (1928) foi revisada, baseada em caracteres morfológicos e moleculares, sendo dividida nas famílias Margarodidae, Monophlebidae, Coelostomidae, Marchalinidae, Pityococcidae, Stigmacoccidae e Xylococcidae (Hodgson & Foldi 2006; Gullan & Cook 2007; Hodgson *et al*. 2007). O corpo das fêmeas adultas pode chegar a 5 mm de comprimento, geralmente arredondado, às vezes alongado, coberto por cerdas de diferentes tamanhos, não possuem peças bucais, nem olhos. Pernas anteriores alargadas, fossoriais, adaptadas para cavar no solo, muitas vezes com alguns artículos fusionados (Fig. 25.7a). Os espiráculos torácicos geralmente com poros no átrio e com espiráculos abdominais normalmente presentes. Abertura anal geralmente inconspícua. Geralmente sem secreção cerosa. A fase jovem ocorre no solo, formam cistos fixados às raízes onde se alimentam da planta hospedeira, permanecendo desta forma por longos períodos até atingirem a fase adulta quando emergem dos cistos e sobem à superfície



Figuras 25.31–39. Sternorrhyncha. Psylloidea, **31**, *Gyropsylla spegazziniana* (Lizer). ampola-da-erva-mate, adulto; **32**, *Glycaspis blimblecombei* Moore, psilídeo-de-concha, conchas e imaturos; **33**, galhas nas folhas de *Schinus weinmaniifolia* (Anacardiaceae) induzidas por *Calophya* sp.; **34**, *Mastigimas anjosi* Burckhardt, Queiroz, Queiroz, Andrade, Zanol, Resende & Kotrba em *Cedrela fissilis* (Meliaceae), adultos e imaturos com secreções cerosas; **35**, *Diclidophlebia* sp. em *Guatteria* sp. (Annonaceae), adultos e imaturos com secreções cerosas; **36**, *Mitrapsylla cassiae* Rendón, Burckhardt, Queiroz & Cavichioli (Psyllidae, Ciriacreminae), psilídeo da *Cassia leptophylla* (Fabaceae), imaturo com secreções cerosas; **37**, *Heteropsylla cubana* Crawford, psilídeo para controle biológico ou praga de *Leucaena leucocephala* (Fabaceae) dependendo do status (plantio ou invasora); adulto e imaturo de quinto ínstar; **38**, galhas nas folhas de *Psidium laruotteanum* (Myrtaceae) induzidas por *Nothotrioza* sp.; **39**, galhas nas folhas de goiabeira (Myrtaceae) induzidas pela praga *Triozoida limbata* (Enderlein). Fonte: D.L. de Queiroz.

para reprodução. Os machos são alados. Atualmente são 110 espécies em 10 gêneros, sendo que no Brasil há cinco espécies em três gêneros: *Eurhizococcus brasiliensis* (Wille), *Margarodes*

carvalhoi Costa Lima, *M. paulistus* Silvestri, *M. vitis* (Philippi) e *Termitococcus carratoi* Silvestri (Claps *et al*. 2014; García Morales *et al*. 2016). Silva & Carvalho (2012) fizeram a revisão taxonômica de Termitococcinae, sendo que a espécie mais comum é *E. brasiliensis*, conhecida como "pérola-da-terra" (Fig. 25.7b), que afeta raízes de várias plantas de importância econômica.

Mastigimatidae. O suporte para a monofilia desta família necessita mais estudos. No Brasil está registrado o gênero *Mastigimas* Enderlein, um gênero pequeno, americano, associado à C*edrela* P. Browne (Meliaceae). Duas espécies ocorrem no Brasil, uma delas, *Mastigimas anjosi* Burckhardt, Queiroz, Andrade, Zanol, Resende & Kotrba (Fig. 25.34), tem sido relatada como praga em plantações de *Toona ciliata* M. Roem., um gênero de árvore introduzido no Brasil, relacionado com *Cedrela* (Burckhardt *et al*. 2011).

Monophlebidae. Suas espécies anteriormente estavam classificadas em Margarodidae. São conhecidas como cochonilhas gigantes, com as fêmeas adultas podendo chegar a 35 mm de comprimento, geralmente ovais. Geralmente com cera cobrindo o corpo e com ovissaco. Pernas grandes e conspícuas. Antenas grandes, variando de sete a 11 artículos, espiráculos abdominais presentes e geralmente conspícuos, espiráculos torácicos sem poros no átrio. Possuem tubo anal bem desenvolvido, com um anel anal esclerosado, com ou sem uma faixa de poros na extremidade interna. Marsúpio com vulva e cicatrizes (Claps *et al*. 2014) (Fig. 25.8a). Atualmente são 265 espécies e 48 gêneros, sendo registradas no Brasil 17 espécies: *Crypticeria* Cockerell (6 spp.), *Icerya* Signoret (4 spp.), *Cryptokermes brasiliensis* Hempel, *Laurencella taunayi* (Hempel), *Mimosicerya hempeli* (Cockerell), *Monophlebus niveus* Hempel, *Neocoelostoma xerophila* Hempel, *Palaecococcus brasiliensis* (Walker) e *Protortonia navesi* Fonseca (García Morales *et al*. 2016) (Fig. 25.8b).

Ortheziidae. É um dos grupos considerados mais basais de Coccoidea. Juntamente com outras famílias mais basais formam o grupo Archeococcoidea por possuírem espiráculos abdominais. São recobertos por cera disposta em forma de placas no dorso e marginalmente. Geralmente carregam um ovissaco ceroso, algumas vezes mais longo que seu próprio corpo e com características específicas (Fig. 25.10b). Olhos pedunculados. Antenas com até oito artículos, com uma cerda apical espiniforme. Pernas longas (Fig. 25.10a). Corpo com poros quadriloculares, anel anal com poros e cerdas (Claps *et al*. 2014). Possui 214 espécies em 24 gêneros mundialmente, sendo que para o Brasil foram registradas *Graminorthezia monticola* (Cockerell), *Insignorthezia insignis* (Browne), *I. smythi* (Morrison), *Mixorthezia mínima* Konczné Benedicty & Kozár, *M. neotropicallis* (Silvestri), *M. reynei* (Laing), *Neomixorthezia brazilana* Konczné Benedicty & Kozár, *N. lenkoi* Konczné Benedicty & Kozár, *Newsteadia brasiliensis* Konczné Benedicty & Kozár, *N. tropicalis* Konczné Benedicty & Kozár, *Orthezia grandis* Hempel, *Praelongorthezia longispes* (Hempel) e *P. praelonga* (Douglas) (Silva *et al*. 1968; Garcia Morales *et al*. 2016).

Phoenicococcidae. Corpo da fêmea adulta variando entre 1 e 1,5 mm de comprimento. Corpo subcircular ou alongado, sem marcas de segmentação. Antena reduzida a um tubérculo. Pernas ausentes. Sulco e espiráculos torácicos com poros quinqueloculares ao redor. Margem do corpo com papilas dermais. Condutos tubulares em forma de 8. No Brasil com a importação da tamareira (*Phoenix dactylifera* L., Arecaceae) houve a introdução de *Phoenicococcus marlatti* Cockerell (Costa Lima 1942; Silva *et al*. 1988). Além disso, em *Araucaria angustifolia* (Bertol.) (Araucariaceae) ocorre *Phoenicococcus cribriformes* Wolff & Ketterl (Wolff & Ketterl 2005) (Fig. 25.20).

Phylloxeridae. É uma pequena família de Aphidoidea, com cerca de 70 espécies. Pouco se conhece sobre a biologia do grupo, exceto para *Daktulosphaira vitifoliae* (Fitch), filoxera-da-videira, estudada em detalhe por ser considerada a principal praga de *Vitis* spp. (Vitaceae) (Fig. 25.5b), em várias regiões onde as espécies de plantas são cultivadas (Favret *et al.* 2016). A maioria das espécies de filoxerídeos alimenta-se de espécies de Juglandaceae ou Fagaceae, induzindo grande número de galhas, como em *Carya* spp. (Juglandaceae) na América do Norte. A alternância de hospedeiros existe entre as espécies da família, mas é rara ou pouco estudada (Stoetzel 1985). No Brasil foram registradas duas espécies, *D. vitifoliae* e *Phylloxera notabilis* Pergande. *Daktulosphaira vitifoliae* foi registrada na Bahia, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul sobre *Vitis* spp.; e *P. notabilis* no Rio Grande do Sul sobre nogueira-pecã, *Carya illinoensis* (Sousa-Silva & Illarco 1995) (Fig. 25.5a).

Pseudococcidae. São chamadas comumente de "cochonilhas-farinhosas", porque as fêmeas adultas possuem o corpo recoberto por cera pulverulenta esbranquiçada. São pequenos, até 7 mm de comprimento, hábitos crípticos, prolíficos, distribuição cosmopolita (Fig. 25.22b). Geralmente possuem no dorso do corpo da fêmea adulta um ou dois ostíolos e entre um e 18 pares de cerários marginais, estruturas típicas, formadas por cerdas cônicas, às vezes também com cerdas filiformes e poros triloculares, de onde partem longos filamentos laterais de cera, excepcionalmente ausentes (Downie & Gullan 2004) (Fig. 25.22b). Normalmente são gregárias, vivem em lugares protegidos nas partes aéreas ou subterrâneas das plantas. No mundo, são conhecidas 2.042 espécies, distribuídas em 259 gêneros (García Morales *et al.* 2016). Na região Neotropical ocorrem 249 espécies, das quais 96 no Brasil de 22 gêneros (Williams & Granara de Willink 1992; García Morales *et al*. 2016; Pacheco da Silva *et al*. 2016 a, b; Pacheco da Silva *et al.* 2017; Pacheco da Silva *et al*. 2019). Algumas espécies são pragas de culturas de interesse comercial no Brasil, como *Dysmicoccus brevipes* (Cockerell), em abacaxi, *Planococcus citri* (Risso), em plantas cítricas, e *Saccharicoccus sacchari* (Cockerell), em cana-de-açúcar (Silva *et al*. 1968). Granara de Willink (2014) apresenta uma chave para os gêneros que ocorrem na Argentina.

Psyllidae. Com cerca de 1,5 mil espécies descritas em todo o mundo, esta é a maior família de Psylloidea com um bom número de espécies associadas à Fabaceae. A família Psyllidae é possivelmente monofilética (com exceção de alguns gêneros mal colocados), mas difícil de diagnosticar pela presença de homoplasia de muitos caracteres. Os imaturos têm um arólio tarsal peciolado e possuem frequentemente cerdas capitadas e/ou sectasetae (= cerdas especializadas consistindo em uma parte cilíndrica proximal e uma parte cilíndrica ou cônica distal)

em diferentes partes do corpo. Atualmente, no Brasil são 97 espécies relatadas pertencentes a seis subfamílias e 19 gêneros (Burckhardt & Queiroz 2012, 2018, 2020, 2021 a, b; Machado *et al*. 2017; Serbina & Burckhardt 2017; Rendón-Mera *et al*. 2020; Burckhardt 2021; Queiroz & Burckhardt 2021). Aphalaroidinae compreende *Baccharopelma* Burckhardt, Espírito-Santo, Fernandes & Malenovský com quatro espécies induzindo galhas em *Baccharis* spp., e *Russelliana* Tuthill com três espécies, duas em Solanaceae e uma com hospedeiro desconhecido. Uma delas, *R. solanicola* Tuthill, é uma exceção por ser polífaga. É uma praga de batata na América Andina e no Brasil, provavelmente introduzida acidentalmente (Serbina *et al*. 2015). As 63 espécies de Ciriacreminae estão a maioria associada à Fabaceae, onde os imaturos vivem livremente nas folhas (Fig. 25.36). *Heteropsylla cubana* Crawford (Fig. 25.37), que se desenvolve sobre espécies de *Leucaena* Benth., é originária do Caribe, mas possui hoje uma distribuição pantropical (Muddiman *et al*. 1992). Pode se tornar uma praga em seu hospedeiro e provavelmente não é nativa do Brasil. Por outro lado, pode ser considerada potencial para controle biológico da planta, onde esta é invasora (Fig. 37). A subfamília Diaphorininae contém o psilídeo asiático *Diaphorina citri* Kuwayama, a mais importante praga da citricultura, por transmitir bactérias do gênero *Candidatus Liberibacter*, agentes causais do HLB (Huanglongbing ou greening). A subfamília Katacephalinae contém o gênero nativo *Tuthillia* Hodkinson, Brown & Burckhardt (3 espécies) associado a Myrtaceae. *Tuthillia cognata* Hodkinson, Brown & Burckhardt é uma praga para o camu-camu (*Myrciaria dubia* (Kunth) McVaugh, Myrtaceae). As 10 espécies de Macrocorsinae também são restritas a Fabaceae, mas, em contraste com as espécies de Ciriacreminae, induzem galhas ou formam conchas (escudos de cera e açúcar sob os quais os imaturos vivem). Platycoryphinae, finalmente, compreendem três gêneros com 13 espécies de vida livre, também associadas às Fabaceae. *Platycorypha nigrivirga* Burckhardt, espécie nativa da América do Sul, foi introduzida acidentalmente na América do Norte, Europa e África. Está associada com *Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze, uma planta utilizada na arborização urbana em vários continentes.

Rhizoecidae. Esta família foi separada de Pseudococcidae com base nos caracteres de machos adultos (Hodgson 2012), bem como na análise de sequência molecular (Downie & Gullan 2004; Hardy *et al*. 2008). São cochonilhas subterrâneas, ocorrendo nas raízes e radículas das plantas hospedeiras. São encontradas em todas as regiões zoogeográficas do mundo, com 223 espécies em 16 gêneros, sendo *Ripersiella* Tinsley um gênero Neotropical. Quatro gêneros ocorrem no Brasil, com 16 espécies; *Brevicoccus clavisetosus* Hambleton, *Coccidella kissbalazsi* Konczné Benedicty & Kozár, *Geococcus coffeae* Green e *Rhizoecus coffeae* Laing ocorrem em cafeeiros e *Ripersiella loksae* Konczné Benedicty & Kozár com distribuição em seis estados, do Amazonas a São Paulo (García de Morales *et al*. 2016). As fêmeas adultas têm o corpo coberto por secreção pulverulenta branca, quase azul, alongadas, com antenas geniculadas, algumas espécies produzem um ovissaco que cobre o corpo, sem filamentos marginais (Miller *et al.* 2014).

Stigmacoccidae (Fig. 25.9a). É uma família monogenérica, anteriormente classificada em Margarodidae, neotropical, com distribuição na América Central e na América do Sul (Foldi 2006; Hodgson *et al*. 2007; Gamper *et al*. 2011; Chamorro *et al*. 2013; Wolff *et al*. 2015; García Morales *et al*. 2016). No Brasil foram encontradas *Stigmacoccus asper* Hempel em ramos e troncos de *Inga* sp. (Fabaceae) e *Mimosa scabrella* Bentham (Fabaceae) e *Stigmacoccus paranaensis* Foldi em ramos e troncos de *Inga* sp., *M. scabrella* e *Schizolobium parahyba* (Vell,) S.F. Blake (Fabaceae) (Silva *et al*. 1968; Hodgson *et al*. 2007; Wolff *et al*. 2015). Em alguns ecossistemas estas cochonilhas promovem importantes ligações ecológicas e potencial para funcionar como espécies chave nesses ecossistemas, por excretarem grandes quantidades de melato (honeydew) (Beggs *et al*. 2005; Gamper *et al*. 2011). É um recurso usado por vários animais como fonte alternativa de alimento em períodos de escassez, podendo até ser colhido e tratado por abelhas para a produção de mel de melato ou mel preto (Gamper *et al*. 2011; Lara *et al*. 2011; Chamorro *et al*. 2013; Wolff *et al*. 2015). Esta excreção na fase de cistos é exteriorizada através de um longo filamento anal de cera, branco (Foldi 2006; Wolff *et al*. 2015) (Fig. 25.9b). Sobre as cochonilhas há o desenvolvimento de muita fumagina. O ciclo de vida é de dois anos e as fêmeas adultas se encontram dentro de tecido duro e preto nos ramos e troncos (Foldi 1995b; Wolff *et al*. 2015).

Triozidae. O monofiletismo dos triozídeos é bem suportado por caracteres morfológicos e moleculares (Burckhardt & Ouvrard 2012; Percy *et al.* 2018). Os adultos da família são caracterizados por uma trifurcação da veia R+M+Cu, asa sem pterostigma e falha da veia costal; falha da veia anal está geralmente distante do ápice da veia Cu_{1b} (Fig. 25.24a); possuem agrupamentos de esporões metatibiais apicais e geralmente não possuem esporões no basimetatarso. Nos imaturos, os tergos torácicos geralmente são fundidos com as tecas alares. Globalmente, a família reúne mais de 1.000 espécies descritas e exibe uma gama surpreendentemente ampla de plantas hospedeiras. No Brasil, 24 espécies são; registradas em oito gêneros (Burckhardt & Queiroz 2012; Burckhardt *et al*. 2017; Oliveira *et al*. 2019; Burckhardt *et al.* 2022). Muitas das espécies brasileiras são indutoras de galhas: *Calinda plaumanni* Olivares & Burckhardt nas flores de *Baccharis dracunculufolia* DC. (Asteraceae); *Ceropsylla pouteriae* Burckhardt nas folhas de *Pouteria ramiflora* (Mart.) Radlk. (Sapotaceae); as galhas de *Leuronota fuscata* (Laing) e L. *solani* (Rübsaamen) nas folhas de *Celtis* L. e *Solanum* L., respectivamente; espécies de *Neolithus* Scott e *Nothotrioza* Burckhardt induzem grandes galhas globulares fechadas nas folhas de *Sapium* Jacq. (Euphorbiaceae) e *Psidium* L. (Myrtaceae) (Fig. 25.38), respectivamente. O gênero *Trioza* Foerster, um agrupamento artificial, é representado no Brasil pela espécie exótica originária da Europa *Trioza alacris* Flor, que induz galhas de enrolamento marginal nas folhas de louro, assim como outras cinco espécies nativas, uma delas associada à *Handroanthus* Mattos (Bignoniaceae) (= *Trioza tabebuiae* Burckhardt & Santana), uma com Lauraceae e três em Loranthaceae. *Triozoida* Crawford inclui no Brasil cinco espécies que induzem galhas nas folhas de Myrtaceae. *T. limbata* (Enderlein) é uma praga importante para a goiabeira (Queiroz *et al*. 2018) (Fig. 25.39).

Xenococcidae. Recente artigo de Hodgson (2020) apresenta a diagnose da família baseada na morfologia do macho adulto, com os gêneros *Eumyrmococcus* Silvestri, *Neochavesia* Williams &

Granara de Willink e *Xenococcus* Silvestri. Estes gêneros estavam incluídos na família Pseudococcidae, subfamília Rhizoecinae (Williams 1998). *Neochavesia caldasiae* (Balachowsky) ocorre na Bahia. A fêmea adulta possui lóbulos anais bem desenvolvidos, protuberantes, com numerosas cerdas longas, com anel anal situado no ápice do abdômen e círculos em forma de concha na extremidade distal. Ocorrem nas raízes das plantas associadas com formigas do gênero *Acropyga* Roger que se alimentam do melato excretado pelas cochonilhas (Williams & Granara de Willink 1992; Downie & Gullan 2004; Williams 2004; García Morales *et al*. 2016).

Agradecimentos. Aos pesquisadores que contribuíram com as referências bibliográficas, fotos e aos editores que autorizaram a utilização dos desenhos: Dras Lucía Elena Claps e Patricia González, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina; Dr. Marcos Botton, Embrapa Uva e Vinho, Bento Gonçalves, RS; Dr. Vitor Cezar Pacheco da Silva, Unidad de Entomología, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay; Dr. Carlos Roberto Sousa-Silva (em memória) e Dra. Suzan Beatriz Zambon da Cunha, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP: Dra. Susete do Rocio Chiarello Penteado, Embrapa Florestas, Colombo, PR; Dr. José Roberto Salvadori e Dr. Alberto Luiz Marsaro Júnior, Pesquisadores, Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Passo Fundo, RS; Fernando Kluwe Dias e pela edição de imagens Augusto César Dantas de Souza, Assessoria de Comunicação, Secretaria da Agricultura, Pecuária e Desenvolvimento Rural, Governo do Estado do Rio Grande do Sul; Dr. Roger Blackman, Natural History Museum, London; Dr. C.J. Hodgson, The National Museum of Wales, Cardiff, Inglaterra; Dra. Rosa Henderson, Landcare Research, Auckland, Nova Zelândia; Dra. Gillian W. Watson; Dr. Ray J. Gill, California Department of Food & Agriculture, Sacramento, EUA; Dr. Douglass Miller, Systematic Entomology Laboratory, Beltsville, EUA e CABI Publishing Copyright Editor.

SUBORDEM AUCHENORRHYNCHA DUMÉRIL, 1806

Daniela Maeda Takiya UFRJ, Departamento de Zoologia, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0002-6233-3615

Gabriel Mejdalani UFRJ, Museu Nacional, Departamento de Entomologia, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0003-4513-243X

Rodney Ramiro Cavichioli UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0001-5996-0629

Etimologia. Do grego *auchenos* = pescoço e *rhynchos* = nariz, rostro. Refere-se à localização do rostro (lábio), que emerge da parte posterior da cabeça, próximo à região cervical.

Diagnose. Os auquenorrincos são terrestres, variando de 3 a mais de 100 mm de comprimento. Antena cerdiforme (setácea), curta ou longa. Rostro com três artículos, originando-se da região posterior da cabeça. Asa anterior membranosa ou com leve esclerose, mas em geral com ápice membranoso. Tarsos trímeros. Fitófagos, sugadores de seiva vascular (floema ou xilema) ou de conteúdo de células do mesófilo.

Introdução. São conhecidos popularmente como cigarras (Fig. 25.40), cigarrinhas-das-pastagens (Fig. 25.41), cigarrinhas (Fig. 25.42) e soldadinhos (Fig. 25.43). Muitos são insetos saltadores. Alimentam-se exclusivamente de plantas, na maioria dos casos de seiva do floema ou xilema, ou do conteúdo celular do mesófilo, exceto alguns grupos de Fulgoroidea (Achilidae e Derbidae) que, no estágio de ninfas, se alimentam em fungos. A maioria está associada a angiospermas. Há aproximadamente 43 mil espécies descritas no mundo (Bartlett *et al.* 2018), sendo que aproximadamente 3.900 estão registradas no Brasil (Takiya 2023). Ocorrem em todas as regiões geográficas (exceto na Antártica), sendo comuns e abundantes nos trópicos. Os mais conhecidos e familiares são as cigarras (Cicadidae), com seu som estridente, principalmente na primavera e verão, épocas mais quentes do ano, quando os machos emitem sons para atrair as fêmeas. Um dos aspectos mais curiosos é o fato de algumas pessoas acreditarem que esses insetos cantam até estourar, por causa das exúvias encontradas nos caules. Na verdade, essas exúvias são do quinto ínstar, quando ocorre a muda para a fase adulta. Espécies de *Fulgora* Linnaeus, principalmente no centro-oeste do Brasil, são conhecidas popularmente como jequitiranaboias (do tupi *iakirána* = cigarra e *mboia* = cobra) ou "cobras-voadoras". Esse auquenorrinco tem a fronte bastante intumescida e projetada para frente, resultando em um formato característico (Fig. 25.44). Algumas pessoas acreditam que a jequitiranaboia possui um veneno poderoso, podendo secar uma planta ou até mesmo matar uma pessoa. É uma espécie estritamente fitófaga, portanto inofensiva aos seres humanos, como os demais auquenorrincos.

Os auquenorrincos aparentemente surgiram no Permiano (aproximadamente 270 milhões de anos atrás), mas alguns autores consideram que a origem do grupo poderia ser um pouco mais recente, no início do Mesozoico (Grimaldi & Engel 2005).

Informações sobre famílias, gêneros, espécies, publicações e distribuições geográficas foram disponibilizadas por Dietrich (2005), Dmitriev (2019), Takiya & Dmitriev (2007), Soulier-Perkins (2007), Deitz *et al*. (2008), Wilson *et al.* (2009), Deitz & Wallace (2010), Bourgoin (2019), Bartlett (2020) e Takiya (2022).

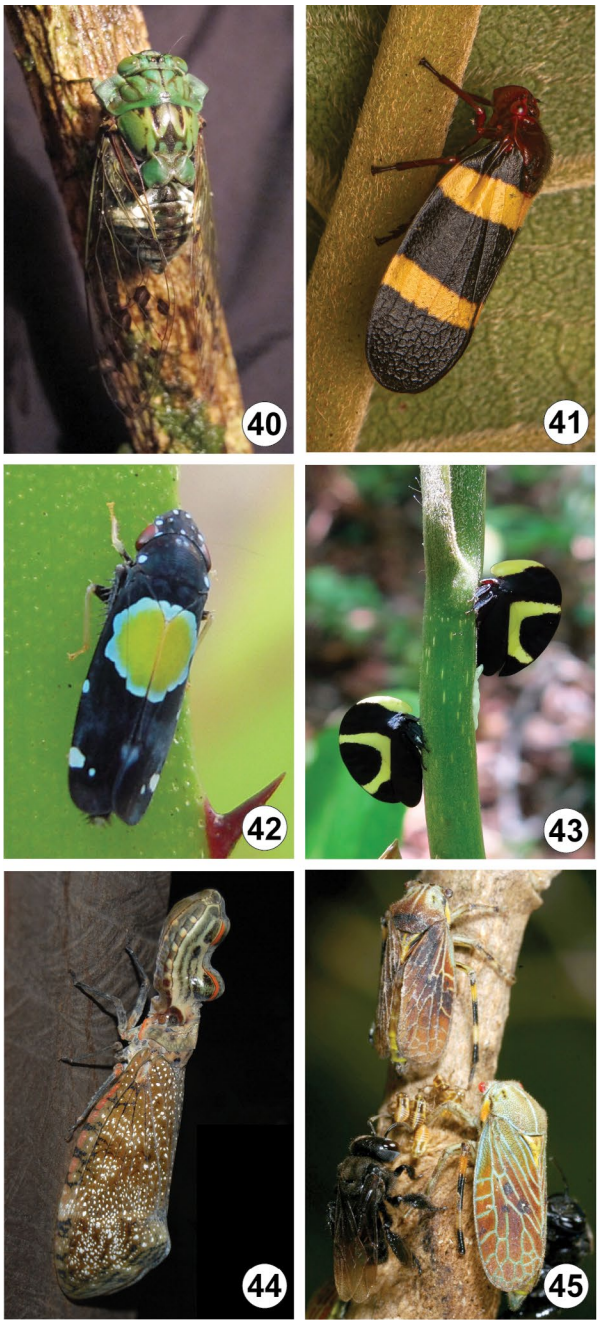
Morfologia (adultos). Cabeça com forte deflexão para baixo e para trás, com o rostro (lábio) originando-se próximo da linha do occipício e posicionando-se entre as pernas anteriores, raramente atingindo a segunda coxa. Rostro com três artículos. Antena cerdiforme, curta, exceto em algumas subfamílias de Cicadellidae, nas quais pode ser bastante longa. Em alguns cercopídeos, o pedicelo tem uma arista. Grande esclerito cefálico, denominado por vários autores como clípeo, pós-clípeo ou frontoclípeo, é tratado aqui como a fronte, seguindo-se Hamilton (1981) e

Mejdalani (1998), enquanto o anteclípeo ou clipelo é tratado como clípeo. A grande superfície e intumescimento da fronte fornecem, internamente, uma área considerável para a inserção dos músculos da bomba sugadora ou cibário (Hamilton 1981). A placa mandibular, ou loro, é bem demarcada. Gula ausente. Asas, em posição de repouso, geralmente posicionadas "em telhado" sobre o corpo. Asa anterior com textura homogênea, frequentemente um tanto pergaminosa (tégmina). Asa posterior membranosa.

Imaturos. Ovos, em geral, alongados e elípticos, com um opérculo em uma das extremidades. A maioria faz a postura em folhas, de forma endofítica. Algumas espécies recobrem suas posturas com cera (Membracidae) ou brocossomos (alguns Cicadellinae). Nas espécies tropicais, há duas (bivoltinas) ou mais (multivoltinas) gerações por ano. No entanto, em Cicadidae, ocorrem ciclos muito longos, que podem atingir mais de dez anos. Em geral, ocorrem cinco ínstares ninfais. As ninfas são semelhantes aos adultos, diferindo no tamanho, coloração e ausência de asas (comumente, as tecas alares são visíveis a partir do terceiro ínstar), além de serem sexualmente imaturas. As ninfas de cigarras (Cicadidae) vivem em galerias subterrâneas e utilizam as fortes pernas anteriores para escavar junto às raízes, onde sugam ativamente a seiva do xilema (bruta). As ninfas de alguns cercopoideos secretam uma substância que forma uma espuma que as recobre durante toda a fase ninfal, protegendo-as contra a dessecação, predação e ataques de insetos parasitoides (Fig. 25.89). As ninfas de primeiro ínstar de cercopídeos são gregárias, mas a partir do terceiro ínstar migram para as partes mais protegidas das plantas. Os membracídeos (soldadinhos) podem passar as épocas mais frias do ano em formigueiros. Normalmente, onde há agregações de soldadinhos, assim como de etalionídeos (Fig. 25.45), há formigas alimentando-se do melato (seiva do floema, elaborada) expelido pelo ânus desses auquenorrincos. Pouco se conhece sobre os estádios imaturos dos fulgoroideos. No entanto, devem ter o padrão dos demais auquenorrincos, isto é, com cinco ínstares ninfais e biologia similar àquela dos adultos, inclusive quanto à alimentação.

Biologia. Em geral, o hábito de vida das formas imaturas de auquenorrincos é semelhante ao dos adultos. Os adultos de Cicadidae são encontrados em arbustos e árvores e alimentam-se da seiva do xilema, sendo a maioria polífaga. Quando as ninfas estão para emergir para a fase adulta, migram para a base do caule, onde se fixam e fazem a muda final. A exúvia fica presa no caule. Em pelo menos uma espécie amazônica, *Guyalna chlorogena* (Walker), as ninfas, antes de emergir, constroem chaminés de barro, de até 40 cm de altura, ligadas à sua galeria subterrânea. As ninfas se abrigam nas chaminés geralmente por volta de 6 a 8 meses, mas podendo chegar até 2 anos, antes de sair dela para fazer a muda para a fase adulta (Béguin 2017). Nas espécies neotropicais, somente os machos emitem sons audíveis pelo ouvido humano. A função principal do som é a atração de fêmeas para a reprodução.

Os cercopoideos (por exemplo, cigarrinhas-de-pastagem e cigarrinhas-da-cana-de-açúcar) alimentam-se em arbustos e árvores, porém uma boa parte utiliza como substrato as gramíneas. Alimentam-se continuamente no xilema, de forma intensa, em razão do baixo valor calórico dessa seiva, que é composta principalmente por água, sais minerais e aminoácidos. Esse hábito provoca danos às plantas hospedeiras, muitas vezes causando prejuízos enormes, tanto na agricultura quanto na pecuária. No último caso, ao retirarem excessivamente a seiva xilemática, diminuem o valor nutritivo das gramíneas forrageiras. Várias espécies alimentam-se na cana-de-açúcar, causando danos na produção.



Figuras 25.40–45. Auchenorrhyncha, hábitos. **40**, Cicadidae: *Zammara* sp.; **41**, Cercopidae: *Sphenorhina rubra* (Linnaeus), cigarrinha-das-pastagens amplamente distribuída no Brasil; **42**, Cicadellidae: *Cavichiana bromelicola* Mejdalani, Quintas, Carvalho & Takiya, cigarrinha especialista de bromélias; **43**, Membracidae: *Membracis celsa* Walker, a maioria dos soldadinhos tem o pronoto projetado por sobre o corpo e com formas impressionantes; **44**, Fulgoridae: *Fulgora laternaria* (Linnaeus), jequitiranaboia com estranha projeção na cabeça (foto de F. F. Xavier-Filho); **45**, Aetalionidae: adultos e ninfas de *Aetalion reticulatum* (Linnaeus), que geralmente possuem hábitos gregários e associações com formigas, abelhas ou vespas (foto de C. H. Dietrich).

As cigarrinhas propriamente ditas pertencem a uma das maiores famílias de insetos (Cicadellidae). Alimentam-se no floema, xilema ou mesófilo (Tavella & Arzone 1992, 1993). São encontradas em gramíneas, arbustos, árvores, plantas herbáceas, ornamentais, frutíferas e monoculturas. Em geral, alimentam-se sobre as folhas ou nos ramos. Podem ser vetores de vírus, fitoplasmas ou bactérias, possuindo grande importância agrícola (*vide* abaixo). A maioria das espécies tropicais tem duas ou mais gerações por ano. Em regiões temperadas, com invernos bem definidos, passam por essa estação, geralmente, na forma de ovo.

A maioria dos Auchenorrhyncha possui estruturas homólogas aos timbales das cigarras, os quais produzem sons característicos (Ossiannilsson 1949). A presença dessas estruturas, inclusive, é considerada uma sinapomorfia da subordem. No entanto, Cercopoidea, Membracoidea e Fulgoroidea produzem vibrações inaudíveis aos ouvidos humanos, as quais são transmitidas pelas pernas e estiletes alimentares (mandíbulas e maxilas) para o substrato. Tanto machos quanto fêmeas podem produzir sons e se comunicar dessa maneira. Diferentes espécies podem ter um repertório amplo de chamados em diferentes contextos comportamentais, mas aparentemente os chamados relacionados à corte são os mais distintos, sendo característicos para cada sexo de cada espécie (Claridge 1985).

Classificação. Atualmente são reconhecidas quatro superfamílias: Cercopoidea, Cicadoidea, Membracoidea e Fulgoroidea (Carver *et al.* 1991, Forero 2008, Skinner *et al.* 2020). Seguem abaixo as famílias reconhecidas para cada superfamília. Entre parênteses, o número de espécies registradas no Brasil segundo Bartlett *et al.* (2018), Evangelista *et al.* (2023a, b), Paladini & Carvalho (2023), Ruschel & Maccagnan (2023) e Takiya *et al.* (2023).

Infraordem Cicadomorpha

Cercopoidea
- Aphrophoridae (27)
- Cercopidae (174)
- Clastopteridae (18)
- Epipygidae (2)
- Machaerotidae

Cicadoidea
- Cicadidae (162)
- Tettigarctidae

Membracoidea (=Cicadelloidea)
- Aetalionidae (16)
- Cicadellidae (2.106)
- Melizoderidae
- Membracidae (710)
- Myerslopiidae

Infraordem Fulgoromorpha

Fulgoroidea
- Acanaloniidae (9)
- Achilidae (20)
- Achilixiidae (0*)
- Caliscelidae (4)
- Cixiidae (49)
- Delphacidae (78)
- Derbidae (115)
- Dictyopharidae (81)
- Eurybrachidae
- Flatidae (70)
- Fulgoridae (117)
- Gengidae
- Hypochthonellidae
- Issidae (34)
- Kinnaridae (4)
- Lophopidae (2)
- Meenoplidae
- Nogodinidae (18)
- Ricaniidae (5)
- Tettigometridae
- Tropiduchidae (22)

*Vide comentários sobre a família abaixo.

Relações filogenéticas. O monofiletismo de Auchenorrhyncha é defendido por vários autores (Hennig 1981; Zrzavý 1990; Yoshizawa & Saigusa 2001; Grimaldi & Engel 2005) e contestado por outros (Cobben 1978; Hamilton 1981; Campbell *et al.* 1995; Sorensen *et al.* 1995; von Dohlen & Moran 1995). Sorensen *et al.* (1995) sugerem em sua análise, realizada com base em dados moleculares, o desmembramento de Auchenorrhyncha em dois grupos, Clypeorrhyncha (= Cicadomorpha) e Archaeorrhyncha (= Fulgoromorpha), devido ao suposto relacionamento mais próximo de Fulgoromorpha com Heteroptera. As propostas de Sorensen *et al.* (1995), von Dohlen & Moran (1995) e Campbell *et al.* (1995) são criticadas e discutidas nos trabalhos de Yoshizawa & Saigusa (2001) e Grimaldi & Engel (2005), que defendem o monofiletismo de Auchenorrhyncha, o primeiro com base na morfologia dos escleritos axilares e o segundo citando outras sinapomorfias, como o complexo de produção de som localizado na base do abdômen (tímbales), o flagelo antenal aristoide (cerdiforme) e a configuração do abdômen pré-genital (Kristensen 1991; Carver *et al.* 1991; Sweet 1996). Adicionalmente, uma bactéria endossimbionte (*Sulcia*) está aparentemente presente somente nos Auchenorrhyncha, um aspecto que favorece a hipótese de monofiletismo do grupo (Moran *et al.* 2005; Cao & Dietrich 2021). Análises filogenômicas também suportam o monofiletismo de Auchenorrhyncha (Johnson *et al.* 2018; Skinner *et al.* 2020). Esses trabalhos

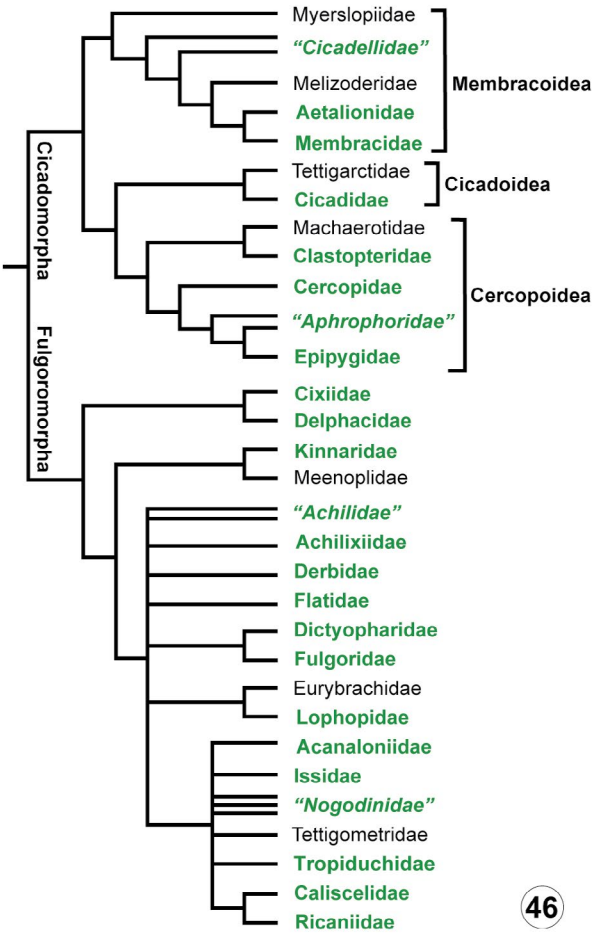


Figura 25.46. Hipótese sobre as relações filogenéticas entre as famílias de Auchenorrhyncha. Famílias aparentemente não-monofiléticas estão citadas entre aspas e em itálico. Aquelas registradas no Brasil estão em verde.

corroboram o monofiletismo tanto de Fulgoromorpha quanto de Cicadomorpha. Fósseis de Auchenorrhyncha da Formação Santana (Cretáceo Inferior) foram abordados por Hamilton (1990), incluindo considerações filogenéticas.

Quanto ao relacionamento entre as três superfamílias de Cicadomorpha, ainda existe muita controvérsia. Estudos usando diversas fontes de caracteres e métodos de análise sugerem relacionamentos diferentes entre Cicadoidea, Cercopoidea e Membracoidea (*vide* Cryan 2005; Skinner *et al.* 2020). O relacionamento entre as famílias de Cercopoidea, com base em dados moleculares, foi estudado por Cryan & Svenson (2010), que demonstraram o parafiletismo de Aphrophoridae em relação aos Epipygidae. Outro caso notório de parafiletismo ocorre em Membracoidea entre as cigarrinhas (Cicadellidae) em relação ao clado dos soldadinhos (Aetalionidae, Melizoderidae e Membracidae), que foi demonstrado pelos estudos de Hamilton (1983) e Dietrich *et al*. (2001b, 2017). Infelizmente, o baixo suporte (mesmo com uma alta amostragem taxonômica e gênica) encontrado para os relacionamentos entre as grandes linhagens de Membracoidea impede a proposta de uma classificação robusta e estável, que reflita a filogenia. Finalmente, diversas hipóteses filogenéticas sobre o relacionamento entre as famílias de Fulgoromorpha, baseadas em diferentes grupos de caracteres morfológicos e sequências de DNA (Bourgoin *et al.* 1997; Urban & Cryan 2007) e no estudo coevolutivo de uma bactéria endosimbionte (*Vidania*) restrita a Fulgoromorpha (Urban & Cryan 2012), foram propostas. Na Fig. 25.46 é apresentado um sumário das hipóteses filogenéticas propostas por Cryan (2005), Dietrich & Deitz (1993), Dietrich *et al.* (2001b) e Urban & Cryan (2007).

Importância. A grande maioria das espécies é fitófaga e, em função desse hábito, tem significativa importância econômica porque podem causar danos às plantas, como perda de capacidade de crescimento, amarelamento ou necrose das folhas. Também podem provocar danos por meio do modo de oviposição, quando inserem os ovos nas folhas e ramos, causando necroses nos tecidos e permitindo a entrada de patógenos (as válvulas do ovipositor são geralmente bem desenvolvidas). Os grupos mais citados na literatura são os cercopídeos em gramíneas, arroz e cana-de-açúcar; cicadelídeos em gramíneas, milho e frutíferas; cixiídeos e delfacídeos em palmáceas e cacau. Além de danos diretos às plantas, muitos grupos são vetores de fitopatógenos, tais como: (1) fitoplasmas (bactérias desprovidas de parede celular), por aqueles que se alimentam de seiva do floema (por exemplo, cixiídeos, delfacídeos e cicadelídeos deltocefalíneos), que afetam principalmente batata e milho na América do Sul (Lee *et al*. 2000; Weintraub & Beanland 2006); (2) diferentes estirpes da bactéria *Xylella fastidiosa*, por aqueles que se alimentam de seiva do xilema (por exemplo, cigarras, cercopídeos e cicadelídeos cicadelíneos), que afetam principalmente o café, citros e oliveiras no Brasil (Redak *et al.* 2004); e (3) geminivírus, por espécies que se alimentam no floema (por exemplo, cicadelídeos deltocefalíneos, delfacídeos e membracídeos), que afetam culturas de tomate e feijão no Brasil (Nault & Ammar 1989; Varma & Malathi 2003).

Coleta e fixação. Diversos métodos de coleta são empregados para a captura desses insetos. Como muitos auquenorrincos são diurnos e crípticos, um excelente método de coleta é a rede de varredura passada pela vegetação, junto com aspiração manual dos indivíduos. Outro bom método é a coleta noturna com armadilha luminosa, tanto ativa com lençol iluminado, quanto passiva com armadilha do tipo "Luiz de Queiroz". Armadilhas de interceptação de voo, do tipo Malaise ou similares, também são bastante eficientes para grupos mais ativos. As formas imaturas devem ser preservadas em álcool 70%. Os adultos devem ser preservados a seco, alfinetados no mesonoto ou montados em dupla-montagem, de preferência logo após as coletas. Um método também eficiente para montagem é colar a lateral do exemplar diretamente no alfinete entomológico, utilizando-se cola branca solúvel em água. Para estudos moleculares, indivíduos devem ser coletados diretamente em álcool absoluto ou 95% e mantidos no freezer.

Chave para as famílias de Auchenorrhyncha

1. Antena posicionada entre os olhos, sem carena lateral separando fronte e gena (Fig. 25.47). Pedicelo antenal não bulboso e sem sensilas conspícuas (Fig. 25.47). Tégula ausente. Asa anterior com veias anais geralmente paralelas ..... **Cicadomorpha** **2**

— Antena posicionada abaixo dos olhos, gena geralmente separada da fronte por uma carena lateral (Fig. 25.48). Pedicelo antenal em geral bulboso ou dilatado, com várias sensilas em forma de verruga (Fig. 25.48). Tégula geralmente presente (Fig. 25.49). Asa anterior com veias anais geralmente confluindo posteriormente, formando um "Y" (Fig. 25.50) ..... **Fulgoromorpha** **9**

2(1). Cabeça com três ocelos (Fig. 25.51). Fêmur anterior dilatado (Fig. 25.51) ..... **Cicadoidea** ..... **Cicadidae**

— Cabeça com dois ocelos ou ocelos vestigiais. Fêmur anterior não dilatado **3**

3(2). Dois ocelos (Fig. 25.53). Tíbia posterior cilíndrica, com um ou dois espinhos laterais (Fig. 25.52).... **Cercopoidea** **4**

— Dois ocelos ou ocelos vestigiais. Tíbia posterior não cilíndrica, com ou sem fileiras longitudinais de cerdas conspícuas, nunca com somente um ou dois espinhos laterais ..... (**Membracoidea** = Cicadelloidea) **7**

4(3). Olho, em vista dorsal, mais ou menos circular (Fig. 25.53). Cabeça mais estreita que o pronoto (Fig. 25.53) ... **Cercopidae**

— Olho, em vista dorsal, mais ovalado (Figs 25.54–55). Cabeça geralmente quase tão larga quanto o pronoto (Figs 25.54) **5**

5(4). Mesonoto muito mais longo que largo (Fig. 25.54). Clavo da asa anterior obtuso ou obliquamente truncado no ápice (Fig. 25.54) ..... **Clastopteridae**

— Mesonoto não como acima (Fig. 25.55). Clavo da asa anterior agudo no ápice (Fig. 25.55) **6**

6(5). Olhos não sobrepostos ao pronoto, distantes da base das asas anteriores (Fig. 25.55) ..... **Aphrophoridae**

— Olhos sobrepostos e escondendo os lados do pronoto, tocando a base das asas anteriores (Fig. 25.56) ..... **Epipygidae**

7(3). Pronoto raramente se estendendo posteriormente até o sulco transversal do mesonoto, nunca o cobrindo completamente (Fig. 25.57). Mesotórax com episterno separado por sutura em anepisterno e catepisterno (Fig. 25.58). Tíbia posterior com cerdas grandes e conspícuas, distribuídas em fileiras longitudinais (Fig. 25.58) ..... **Cicadellidae**

— Pronoto geralmente se estendendo posteriormente até (Fig. 25.59) ou sobre (Fig. 25.60) o sulco transversal do

mesonoto, ou mesonoto muito projetado ou quilhado dorsalmente (em alguns Biturritiinae). Mesotórax com episterno não dividido por sutura. Tíbia posterior com cerdas pequenas e inconspícuas, podendo ou não ser distribuídas em fileiras longitudinais (Fig. 25.60) **8**

8(7). Pronoto se estendendo posteriormente, no máximo, até o sulco transversal do mesonoto, não o cobrindo (Fig. 25.59). Trocanter e fêmur da perna anterior fusionados ..... **Aetalionidae**

— Pronoto geralmente se estendendo posteriormente sobre o sulco transversal do mesonoto, cobrindo-o completamente (Fig. 25.60). Trocanter e fêmur da perna anterior não fusionados ..... **Membracidae**

9(1). Tíbia posterior com um esporão apical móvel distinto (Fig. 25.61) ..... **Delphacidae**

— Tíbia posterior sem esporão **10**

10(9). Asa posterior com lobo anal reticulado, com várias veias transversais (Fig. 25.62) ..... **Fulgoridae**

— Asa posterior sem reticulação no lobo anal **11**

11(10). Artículo apical do rostro muito curto, tão largo quanto longo (Fig. 25.63) ..... **Derbidae**

— Artículo apical do rostro mais longo do que largo, se curto, fronte com fóveas sensoriais **12**

12(11). Ápice do tarsômero II posterior com uma fileira de espinhos apicais (Fig. 25.64) **13**

— Ápice do tarsômero II posterior com um espinho de cada lado (Fig. 25.65) ou sem espinhos (Fig. 25.66) **17**

13(12). Corpo comprimido lateralmente. Asas tectiformes. Base abdominal projetada lateralmente em um processo com três fossas sensoriais profundas, cada uma com uma cerda alongada (Fig. 25.67) ..... **Achilixiidae**

— Corpo e asas variáveis. Base abdominal geralmente sem projeções laterais, quando presentes possuem duas ou cinco fossas sensoriais rasas **14**

14(13). Ápices das asas anteriores sobrepondo-se quando em repouso (Fig. 25.68). Ápice da confluência das veias anais atingindo o ápice do clavo (Fig. 25.50). Corpo em geral achatado dorso-ventralmente ..... **Achilidae**

— Ápices das asas anteriores não se sobrepõem quando em repouso. Ápice da confluência das veias anais não atingindo o ápice do clavo (Fig. 25.69) **15**

15(14). Cabeça prolongada para frente (Fig. 25.70), se não prolongada para frente (Fig. 25.71), fronte com um par de carenas sublaterais (internas ao par de laterais) e com ou sem carena mediana (Fig. 25.70). Tégula ausente ou presente (Fig. 25.71) ..... **Dictyopharidae**

— Cabeça não prolongada para frente ou prolongada moderadamente (Figs 25.72-74). Fronte sem carenas ou com somente uma carena mediana. Tégula presente (Fig. 25.74) ... **16**

16(15). Ocelo mediano geralmente presente (Fig. 25.72). Veias da asa anterior geralmente com cerdas (Fig. 25.73). .... **Cixiidae**

— Ocelo mediano ausente. Veias da asa anterior sem cerdas (Fig. 25.74) ..... **Kinnaridae**

17(12). Ápice do tarsômero II posterior com um espinho de cada lado (Fig. 25.65) **18**

— Ápice do tarsômero II posterior sem espinhos (Fig. 25.66) ... **23**

18(17). Fronte com par de carenas sublaterais (internas ao par lateral) e com ou sem carena mediana (Fig. 25.75). Adultos com fóveas sensoriais distribuídas pela fronte externamente às carenas sublaterais (Fig. 25.75), pronoto, mesonoto e abdômen (Fig. 25.76). Geralmente braquípteros (Fig. 25.76), asas cobrindo parcialmente o abdômen. Tíbia posterior com um espinho lateral (Fig. 25.77) ..... **Caliscelidae**

— Fronte geralmente sem carenas sublaterais e/ou mediana. Adultos sem fóveas sensoriais distribuídas pelo corpo. Geralmente macrópteros, asas cobrindo totalmente o abdômen. Tíbia posterior com nenhum ou dois (Fig. 25.78) a quatro espinhos laterais **19**

19(18). Clavo da asa anterior com vários grânulos (Fig. 25.79). Área costal da asa anterior com numerosas veias transversais. Asa anterior mais longa que o corpo, em repouso geralmente posicionada verticalmente. ... **Flatidae**

— Clavo sem grânulos. Área costal da asa anterior com ou sem veias transversais. Asa anterior variável no tamanho e posição quando em repouso **20**

20(19). Mesonoto com um sulco ou linha transversal no ângulo posterior (Fig. 25.80) ..... **Tropiduchidae**

— Mesonoto sem sulco ou linha transversal no ângulo posterior **21**

21(20). Clípeo geralmente carenado lateralmente. Margem anterior do pronoto ultrapassando anteriormente a metade do comprimento do olho composto (Fig. 25.49). Asa anterior geralmente com células membranosas (Fig. 25.81) ..... **Nogodinidae**

— Clípeo geralmente não carenado. Margem anterior do pronoto geralmente não ultrapassando anteriormente a metade do comprimento do olho composto. Asa anterior geralmente opaca. **22**

22(21). Asa anterior muito larga, com margem costal arredondada e inteiramente reticulada (Fig. 25.82). Tíbia posterior geralmente sem espinhos laterais. ..... **Acanaloniidae**

— Asa anterior ovalada (Fig. 25.83). Tíbia posterior com dois (Fig. 25.78) a quatro espinhos laterais ..... **Issidae**

23(17). Fronte não muito mais longa do que larga. Clípeo sem carenas. Asa anterior com a margem apical muito larga ou muito mais longa do que o comprimento da margem anal ..... **Ricaniidae**

— Fronte mais ou tão (Fig. 25.84) longa quanto larga. Clípeo com carenas laterais na base. Asa anterior não como acima ..... **Lophopidae**

CERCOPOIDEA

Insetos conhecidos como cigarrinhas-de-pastagens ou cigarrinhas-da-cana-de-açúcar. Essa superfamília inclui 366 gêneros e 2.612 espécies (Bartlett *et al.* 2018). Possuem dois ocelos dorsalmente na cabeça (área denominada coroa). Caracterizam-se pela sutura entre o disco da coroa (= vértice) e a face; a área entre a face e essa sutura é denominada tilo. Antena cerdiforme, localizada entre os olhos; pedicelo com uma arista bem desenvolvida. Mesonoto com escutelo triangular. Tíbia posterior com um ou dois espinhos distintos ao longo de seu comprimento, tendo no ápice duas ou mais coroas de espinhos. As ninfas das famílias Aphrophoridae, Cercopidae e Clastopteridae secretam uma espuma característica que recobre o corpo até a passagem para a fase adulta.

Aphrophoridae (Fig. 25.55). Cosmopolitas e incluem 925 espécies em 157 gêneros (Bartlett *et al.* 2018). No Brasil, são pouco estudados. A espécie mais conhecida e comum nas coleções científicas é *Cephisus siccifolia* (Walker), que foi registrada causando danos severos em plantações de eucaliptos (Ribeiro *et al*. 2005). A maioria das espécies de Aphrophoridae registradas no Brasil pertence à tribo Orthoraphini, que foi revisada por

Hamilton (2013). Normalmente, são encontrados em leguminosas na primavera. Essa família é provavelmente parafilética em relação a Epipygidae (Cryan & Svenson 2010), tratada abaixo.

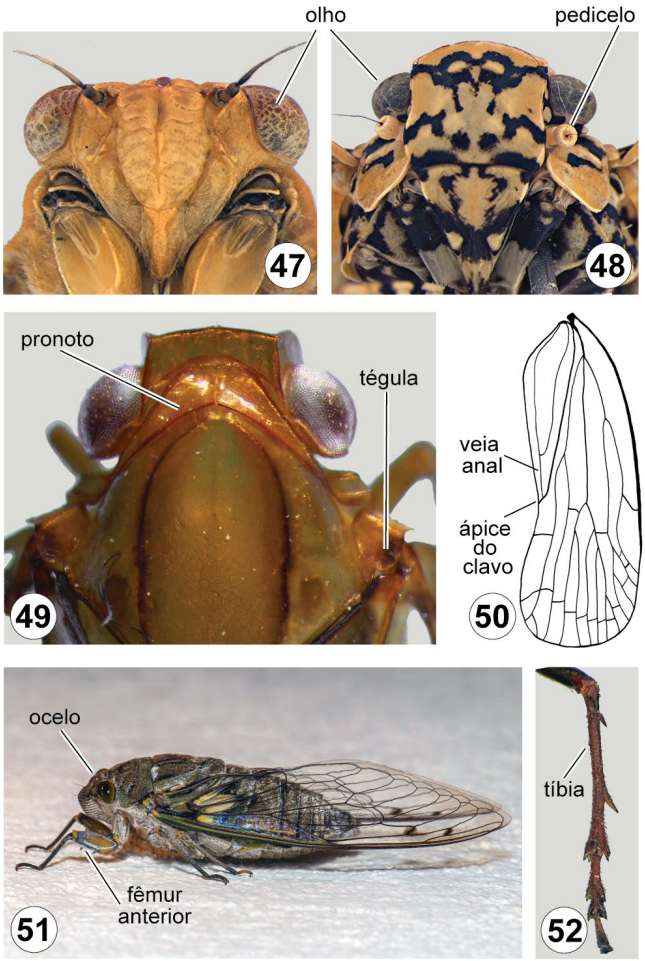
Cercopidae (Fig. 25.41, 53, 89). Distribuição geográfica ampla no mundo, com 1.480 espécies em 173 gêneros (Bartlett *et al.* 2018), sendo que as regiões tropicais são mais ricas em espécies. Duas subfamílias são reconhecidas: Cercopinae (Velho Mundo) e Ischnorhininae (Novo Mundo). Uma monografia sobre a taxonomia das espécies do Novo Mundo foi publicada por Carvalho & Webb (2005). Estudos detalhados sobre a filogenia e classificação de Ischnorhininae foram publicados por Paladini *et al.* (2015, 2018), o primeiro com base em dados morfológicos e o segundo, moleculares. Possuem grande variação de cores e tamanho. Entre os gêneros mais importantes economicamente, citam-se *Deois* Fennah, *Mahanarva* Distant e *Zulia* Fennah. Na cana-de-açúcar, são pragas importantes as espécies *M. fimbriolata* (Stål) e *M. posticata* (Stål). *Deois schach* (Fabricius) e *D. flavopicta* (Stål) são consideradas pragas de capim, assim como *Notozulia entreriana* (Berg), no norte do Brasil. Cavichioli (1987) abordou a biologia e descreveu as ninfas de *Kanaima fluvialis* (Lallemand), uma espécie brasileira que vive em *Eryngium* Linnaeus (Apiaceae).

Clastopteridae (Fig. 25.54). Pequena família composta por 85 espécies em três gêneros, restritas às regiões Oriental, Neotropical e Neártica (Bartlett *et al.* 2018). Apesar de sua maior riqueza de espécies ser encontrada na região Neotropical, são pouco estudados no Brasil. São pequenos, de corpo globular ou semiglobular, com coloração variada, mas em geral com tons castanhos. O gênero mais comum em coleções é *Clastoptera* Germar.

Epipygidae (Fig. 25.56). Foi descrita por Hamilton (2001) para acomodar quatro espécies dos gêneros *Epipyga* Hamilton, *Erugissa* Hamilton e *Eicissus* Fowler ocorrentes na região Neotropical. Esses gêneros, que incluem muitas espécies ainda não descritas, compartilham os olhos compostos sobrepostos às margens laterais do pronoto, característicos dessa família. *Epipyga tenuifasciata* (Jacobi) é a única espécie registrada para o Brasil. Hamilton (2001) observou que a fronte dos Epipygidae é comprimida lateralmente, uma condição que, segundo ele, indicaria que o cibário (bomba sugadora) é reduzido. Dessa forma, ele sugeriu que esses insetos adultos teriam pouca capacidade de sucção, suficiente apenas para a reposição dos fluidos corporais. Eles obteriam energia a partir de reservas de gordura presentes no abdômen. Ademais, sugeriu que as ninfas, apesar de serem desconhecidas, não produziriam espuma.

CICADOIDEA

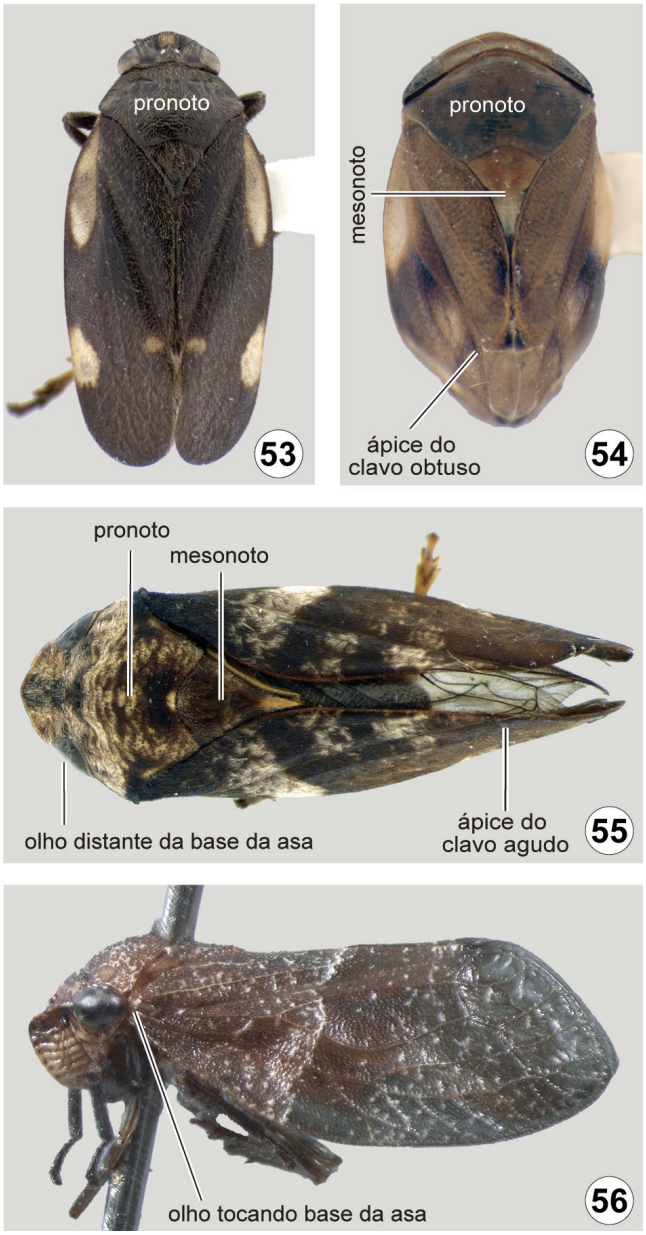
São reconhecidas duas famílias, Cicadidae e Tettigarctidae, e quase 2.900 espécies, quase todas pertencentes a Cicadidae (Bartlett *et al.* 2018). Conhecidos popularmente como cigarras, são insetos capazes de produzir sons por meio de um par de estruturas localizadas dorsolateralmente na base do abdômen, denominadas timbales, as quais estão associadas a fortes músculos que se originam da região esternal. Sacos aéreos abdominais, opérculos e estruturas que recobrem os timbales estão associados à ampliação do som (Bartlett *et al.* 2018). Abaixo dos timbales, localizam-se os órgãos auditivos timpânicos dos Cicadidae. Na família da região zoogeográfica australiana Tettigarctidae,



Figuras 25.47–52. Auchenorrhyncha, morfologia. **47**, Cicadomorpha: cabeça, antenas situadas entre os olhos e com pedicelo simples, vv; **48**, Fulgoromorpha: cabeça, antenas situadas abaixo dos olhos, com pedicelo bulboso e várias sensilas, va; **49**, Nogodinidae: margem anterior do pronoto ultrapassando anteriormente a metade do comprimento dos olhos e tégula presente, vd; **50**, asa anterior de Achilidae: veia anal atingindo o ápice do clavo; **51**, Cicadidae: *Quesada gigas* (Olivier), cabeça com três ocelos e fêmur anterior dilatado (foto de F. F. Salles); 52, Cercopidae: tíbia posterior com dois espinhos laterais.

machos e fêmeas podem produzir sons audíveis, enquanto em Cicadidae somente os machos os produzem; órgãos timpânicos não estão presentes em Tettigarctidae. Possuem três ocelos (condição plesiomórfica). Antena setiforme, muito curta. Perna anterior (ninfas) fossorial; fêmur anterior dilatado e armado com espinhos; perna posterior não modificada para o salto; tarsos trímeros. Asas geralmente membranosas e com venação bem desenvolvida; entretanto, em alguns casos, as asas anteriores são inteiramente opacas ou com o aspecto de hemiélitros (Costa Lima 1942). Moulds (2005) publicou uma proposta abrangente de classificação e terminologia para Cicadoidea com base em uma análise filogenética morfológica.

Cicadidae (Figs 25.40, 47, 51). Com distribuição cosmopolita, mas com sua maior riqueza na região Oriental; existem 2.893 espécies em 427 gêneros de cigarras (Bartlett *et al.* 2018). Insetos frequentemente grandes, mas usualmente sem coloração conspícua (representantes do gênero *Carineta* Amyot & Ser-



Figuras 25.53–56. Auchenorrhyncha, Cicadomorpha, morfologia e hábitos. **53**, Cercopidae: cabeça mais estreita que o pronoto, vd; **54**, Clastopteridae: cabeça tão larga quanto o pronoto, mesonoto bem mais longo que largo e asa anterior com o clavo obtuso no ápice, vd; **55**, Aphrophoridae: olho não sobreposto à margem lateral do pronoto, afastado da base da asa anterior, esta com o clavo agudo no ápice, vd; **56**, Epipygidae: olho sobreposto à margem lateral do pronoto, tocando a base da asa anterior, vl.

ville possuem máculas distintas e contrastantes). Geralmente produzem seus sons característicos durante o dia, nas horas de mais sol (Costa Lima 1942). Dentre os Auchenorrhyncha, as ninfas de cigarras são bastante peculiares por possuírem pernas anteriores fossoriais (Bartlett *et al.* 2018). Algumas espécies são consideradas pragas, principalmente no cafeeiro (Martinelli & Zucchi 1997). Costa Lima (1942) abordou a morfologia e biologia das espécies comumente encontradas no Brasil. Além de *Carineta*, outros gêneros comumente encontrados em coleções científicas são *Quesada* Distant, *Fidicina* Amyot & Serville e *Zammara* Boulard. Uma chave atualizada para gêneros de Fidicinini, a tribo com maior número de espécies registradas no Brasil, foi disponibilizada por Ruschel (2018). A primeira grande análise filogenética de cigarras com base em dados moleculares foi publicada, o que levou a uma nova classificação de subfamílias e tribos de Cicadidae (Marshall *et al.* 2018). Um estudo filogenético que incluiu a espécie brasileira *Hemidictya frondosa* Burmeister, uma cigarra com asas em forma de folha, única representante de sua tribo, demonstrou seu relacionamento próximo com outra cigarra com esse tipo de asa, proveniente de Madagascar (Ruschel & Campos 2019).

MEMBRACOIDEA (= Cicadelloidea)

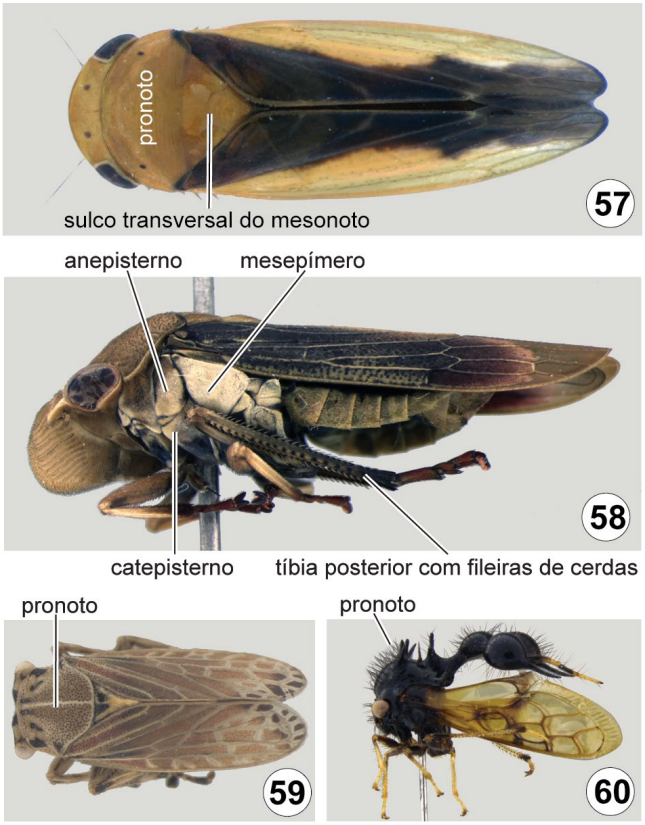
É o grupo mais estudado e mais diverso de Auchenorrhyncha. Possui 2.989 gêneros e 24.882 espécies (Bartlett *et al.* 2018). Entretanto, somente no caso da família mais diversa (Cicadellidae), estudos realizados com base em amostras do dossel da floresta amazônica sugeriram que o número de espécies no mundo pode chegar a 200.000 (Dietrich & Wallner 2002). Estudos de relacionamento entre as famílias foram feitos por Deitz & Dietrich (1993), que propuseram uma nova família, Melizoderidae, com distribuição neotropical (sem ocorrência no Brasil), e por Dietrich & Deitz (1993), que apresentaram uma análise cladística morfológica do grupo, caracterizando-o como monofilético. Como mencionado anteriormente, estudos realizados com base em dados morfológicos (Hamilton 1983) e moleculares (Dietrich *et al.* 2001b, 2017) indicam que Cicadellidae é parafilética em relação ao clado formado por Aetalionidae, Melizoderidae e Membracidae.

Aetalionidae (Figs 25.45, 59). Pequena família de 42 espécies em seis gêneros, distribuída nas regiões Oriental, Neotropical e Neártica (Bartlett *et al.* 2018). Representantes são caracterizados pelo fusionamento entre trocanter e fêmur da perna anterior. O pronoto, frequentemente, possui uma carena longitudinal mediana distinta. Geralmente são encontrados sobre arbustos ou árvores. Algumas espécies de *Aetalion* Latreille são gregárias, com cuidado maternal e associação mutualística com formigas (Fig. 25.45), assim como com outros himenópteros eussociais, tais como abelhas meliponíneas ou vespas.

Cicadellidae (Figs 25.42, 57, 58, 88). Maior família de Hemiptera, cosmopolita, com mais de 40 subfamílias em algumas classificações (Nielson 1985); são conhecidos 2.550 gêneros e 21.351 espécies (Bartlett *et al.* 2018). São conhecidas popularmente como cigarrinhas e são encontradas sobre capins, gramas, arbustos e árvores. As espécies da maioria das subfamílias alimentam-se da seiva do floema, enquanto os Cicadellinae ingerem o fluido xilemático e os Typhlocybinae, o conteúdo de células do mesófilo. Variam entre 2–30 mm de comprimento, algumas espécies têm padrões de cor bastante vistosos e contrastantes. Cicadelídeos são caracterizados pela presença de quatro fileiras longitudinais de cerdas conspícuas nas tíbias posteriores (Fig. 25.58), especializadas em espalhar microestruturas proteináceas, chamadas brocossomos, pelo tegumento. Os brocossomos são secretados por regiões glandulares dos túbulos de Malpighi e, provavelmente, fornecem um revestimento hidrofóbico para o corpo (Rakitov 2009). Mais de cem espécies são consideradas pragas, causando prejuízos consideráveis à agricultura pelo dano direto às plantas ou por serem vetores de fitopatógenos, provo-

cando doenças que, em algumas culturas, ocasionam a morte das plantas hospedeiras. As subfamílias mais citadas na literatura como vetores são Cicadellinae e Deltocephalinae (Nielson 1968). Uma chave detalhada para as subfamílias e tribos foi publicada por Dietrich (2005). Takiya *et al.* (2006) demonstraram a ocorrência de coevolução entre cigarrinhas e suas bactérias endossimbiontes (*Sulcia* e *Baumannia*). Mejdalani *et al.* (2002) abordaram os casos de cigarrinhas que são mímicos batesianos de vespas (Vespidae, Fig. 25.88) e abelhas (Megachilidae).

Membracidae (Figs 25.43, 60). Suas 3.481 espécies, em 431 gêneros, são distribuídas mundialmente, sendo que quase a metade delas se encontra na região Neotropical (Bartlett *et al.* 2018). É composta por nove subfamílias e 49 tribos (Deitz & Wallace 2010). Caracterizam-se pelo pronoto cobrindo a cabeça e, geralmente, estendendo-se para trás sobre o abdômen, tendo formas e cores variadas, bem como estruturas semelhantes a espinhos ou cornos. Variam de 2 a 12 mm de comprimento. Vivem sobre gramíneas, arbustos e árvores. Alimentam-se de seiva do floema, porém são poucas as espécies de importância econômica. Os danos, em geral, são causados pela oviposição, a qual se dá pela inserção dos ovos nas folhas ou ramos. Algumas espécies cobrem seus ovos com cera e podem apresentar cuidado maternal (Lin *et al.* 2004). A maioria é bivoltina, passando o inverno no estágio de ovo. Algumas espécies de *Kronides* Kirkaldy passam os períodos mais frios associadas a formigueiros. Esse hábito ocorre em função do líquido açucarado expelido pelo tubo anal, o qual é ingerido pelas formigas. Dietrich *et al.* (2001a) apresentaram um estudo filogenético com base em caracteres morfológicos, com chaves para a identificação das subfamílias e tribos do Novo e Velho Mundo. Outras hipóteses filogenéticas para a família foram propostas por Cryan *et al.* (2000, 2004).



Figuras 25.57-60. Auchenorrhyncha, Cicadomorpha, morfologia. **57**, Cicadellidae (*Gypona masamune* Domahovski, Paladini & Cavichioli): pronoto não se estendendo até o sulco transversal do mesonoto, vd; **58**, Cicadellidae (*Oncometopia* sp.): mesepisterno dividido por uma sutura em anepisterno e catepisterno e tíbia posterior com quatro fileiras de cerdas muito desenvolvidas (duas visíveis em primeiro plano), vl; **59**, Aetalionidae (*Aetalion* sp.): pronoto estendendo-se posteriormente até o sulco transversal do mesonoto e com carena mediana, vd; **60**, Membracidae (*Eucyphonia* sp.): pronoto estendendo-se posteriormente sobre o abdômen, vl.

FULGOROIDEA

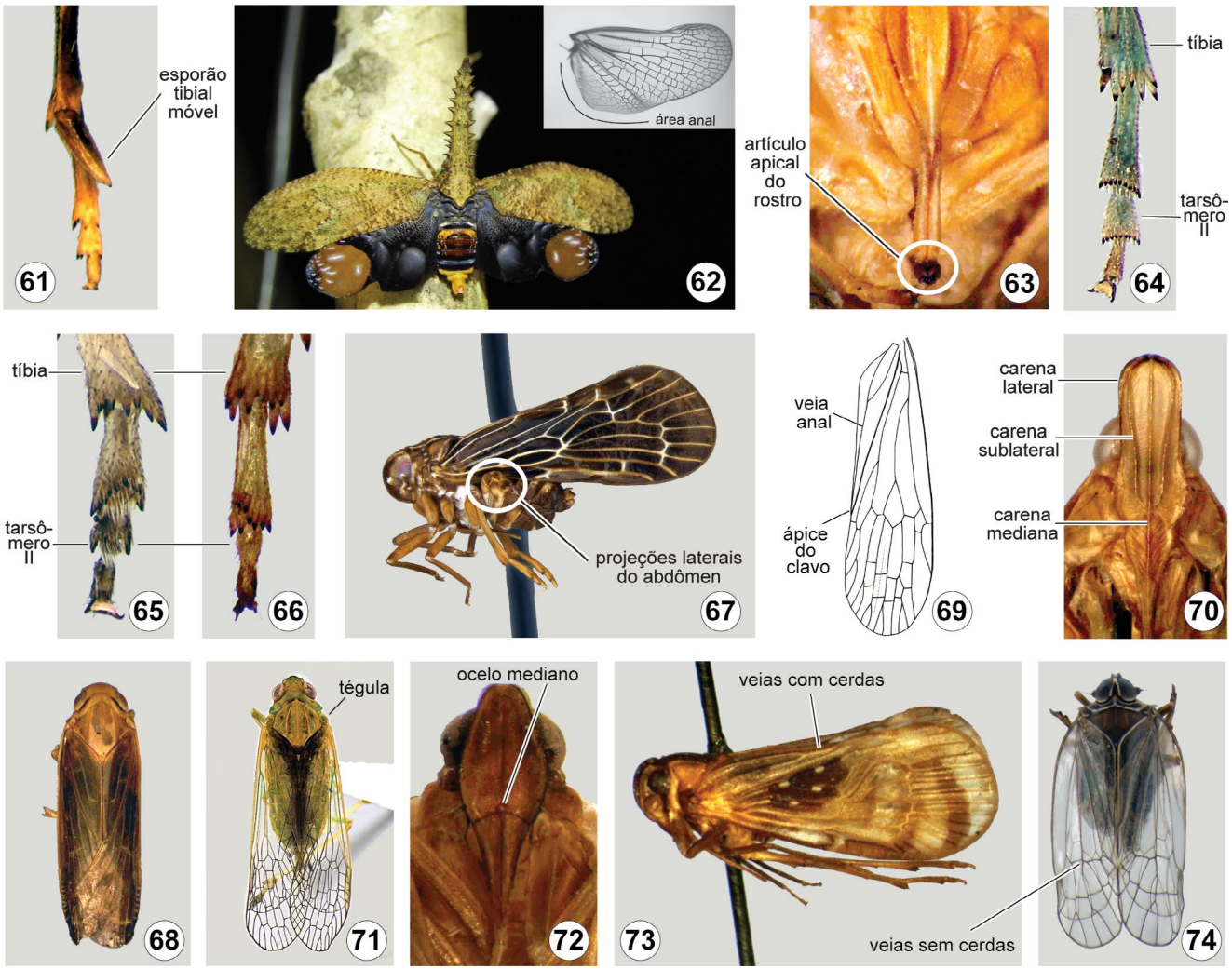
Essa superfamília inclui 2.182 gêneros e 12.635 espécies (Bartlett *et al.* 2018). Todos são sugadores de seiva floemática e ovipõem em ramos e folhas, causando danos aos tecidos. Esses danos podem servir de porta de entrada para vários fitopatógenos. Possuem um par de carenas longitudinais laterais que separam a fronte da gena, exceto em Tettigometridae. O pedicelo antenal é muito desenvolvido, com sensilas conspícuas em forma de verruga. Tégulas geralmente estão presentes na base das asas anteriores. Bartlett *et al.* (2014) publicaram uma revisão de Fulgoroidea da América do Norte, com chaves taxonômicas muito úteis que estão disponíveis também em um website (Bartlett 2020).

Acanaloniidae (Fig. 25.82). No mundo, há 94 espécies em sete gêneros (Bourgoin 2019). São, em geral, esverdeados, com manchas castanhas no dorso. Alguns são bastante semelhantes aos Flatidae, porém são facilmente reconhecidos por terem um espinho de cada lado no tarsômero II posterior e ausência de espinhos nos lados da tíbia posterior. Asa anterior com venação reticulada, sem grânulos no clavo.

Achilidae (Fig. 25.68). No mundo, há 513 espécies em 160 gêneros (Bourgoin 2019), sendo 111 espécies registradas para a região Neotropical (Bartlett *et al.* 2018). Grupo bem adaptado às regiões temperadas. As ninfas estão associadas a fungos e os adultos, a plantas (O'Brien & Wilson 1985). São facilmente reconhecidos pela sobreposição do ápice das asas anteriores, quando em repouso, exceto os membros da tribo Apatesonini (não registrada no Brasil), que possuem asas tectiformes. Geralmente são achatados dorso-ventralmente. Uma chave para gêneros do mundo foi disponibilizada por Fennah (1950).

Achilixiidae (Fig. 25.67). Pequena família, com apenas 24 espécies em dois gêneros (Bourgoin 2019), *Achilixius* Muir da região Oriental e *Bebaiotes* Muir da região Neotropical. Apesar de não haver registros publicados de espécies no Brasil, há espécimes depositados em coleções. Uma revisão de *Bebaiotes*, conduzida em uma dissertação ainda não publicada (Viegas 2019), registrou 12 espécies no país (incluindo táxons não descritos). É facilmente reconhecida pelas projeções laterais na base do abdômen, cada uma com três fossas sensoriais profundas, e asas distintamente tectiformes, mas que não cobrem essas projeções abdominais (O'Brien & Wilson 1985). Fennah (1946) e Wilson (1989) publicaram importantes sinopses dessa família.

Caliscelidae (Figs 25.75–76). Ocorrem em todas as regiões zoogeográficas. Pequena família, com 235 espécies em 76 gêneros (Bourgoin 2019), recentemente erigida, antes tratada como uma subfamília de Issidae (Emeljanov 1999). Apesar de somente

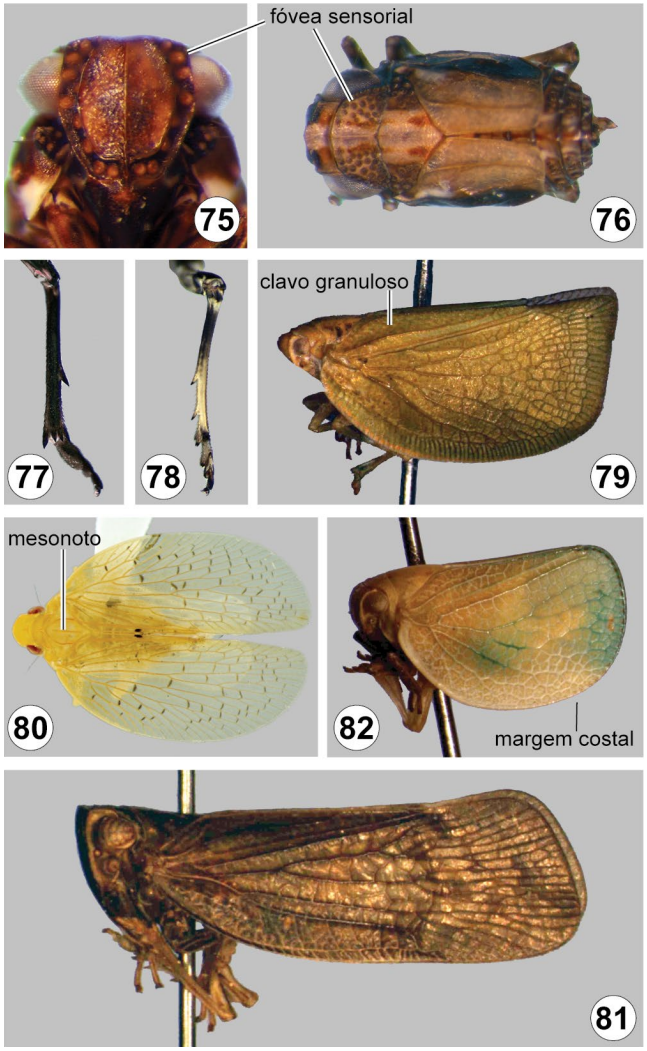


Figuras 25.61-74. Auchenorrhyncha, Fulgoromorpha, morfologia e hábitos. **61**, Delphacidae: ápice da tíbia posterior com esporão móvel; **62**, Fulgoridae: *Cathedra serrata* (Fabricius) com as asas abertas, permitindo a observação das asas posteriores, detalhe de asa posterior de Fulgoridae, indicando o lobo anal reticulado (foto de F. F. Xavier-Filho); **63**, Derbidae: rostro (lábio) com artículo apical curto, vv; **64**, Dictyopharidae: tarsômero II com fileira de espinhos no ápice, vv; **65**, Issidae: tarsômero II com um espinho de cada lado no ápice, vv; **66**, Lophopidae: tarsômero II sem espinhos no ápice, vv; **67**, Achilixiidae (*Bebaiotes pulla* Muir): base do abdômen portando projeções laterais, vl (foto de E. F. G. Viegas); **68**, Achilidae: asas anteriores com margens apicais sobrepostas, vd; **69**, Dictyopharidae: asa anterior com veia anal não atingindo o ápice do clavo; **70**, Dictyopharidae: fronte com par de carenas laterais, par de carenas sublaterais e uma carena mediana, vv; **71**, Dictyopharidae: tégula presente, vd; **72**, Cixiidae: fronte com ocelo mediano, vv; **73**, Cixiidae: veias da asa anterior com cerdas, vl; **74**, Kinnaridae: veias da asa anterior sem cerdas, vd.

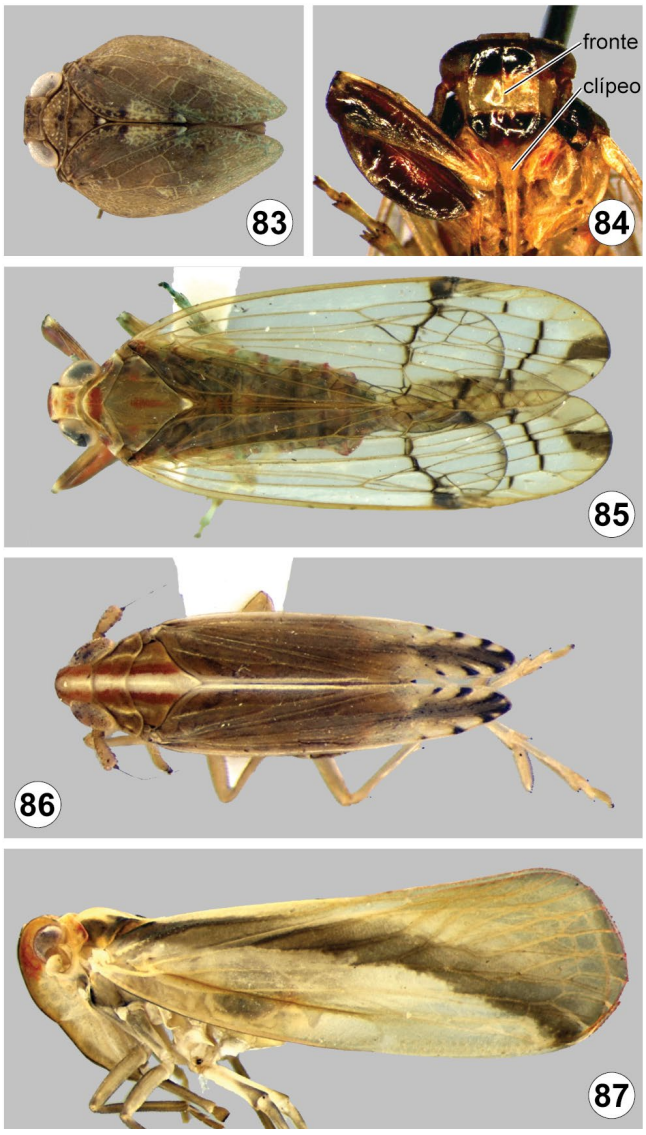
quatro espécies serem descritas do Brasil (Freitas *et al*. 2021), uma dissertação de mestrado por Freitas (2019) registrou mais de 20 espécies no país (incluindo táxons novos). São em geral braquípteros (Fig. 25.76) e pequenos, facilmente confundidos com ninfas. Possuem, longitudinalmente na fronte, um par de carenas sublaterais, internas ao par lateral, além de poderem apresentar uma carena mediana. As espécies endêmicas do Novo Mundo pertencem à tribo Peltonotellini e são facilmente reconhecidas pelos adultos com fóveas sensoriais distribuídas pelo abdômen, tórax (Fig. 25.76) e face, localizadas externamente ao par de carenas sublaterais (Fig. 25.75).

Cixiidae (Figs 25.72–73). Possuem ampla distribuição, ocorrendo em todas as regiões zoogeográficas. É a maior família de Fulgoroidea, com 2.503 espécies em 231 gêneros (Bourgoin 2019). No entanto, para a região Neotropical, são registradas somente 280 espécies (Bartlett *et al.* 2018). As espécies neotropicais, em geral, têm o terceiro ocelo localizado medianamente na região inferior da fronte. Os gêneros bem conhecidos nessa região são *Bothriocera* Burmeister, *Pintalia* Stål e *Haplaxius* Fowler, sendo *H. crudus* (Van Duzee), registrada no Brasil (Silva *et al*. 2019), responsável pela transmissão de um fitoplasma que causa doenças destrutivas em palmeiras no Caribe. As ninfas, em geral, vivem nas raízes, formando tubos de cera para chegar até elas. No Brasil, a tribo Bennarellini foi revisada por Penny (1980) e espécies novas foram descritas por Viegas *et al.* (2021) e Viegas & Ale-Rocha (2019, 2022). Revisões e estudos filogenéticos foram feitos por Holzinger *et al.* (2003), Emeljanov (2003), Ceotto & Bourgoin (2008) e Ceotto *et al*. (2008).

Delphacidae (Figs 25.61, 86). Distribuição cosmopolita, com 2.212 espécies em 420 gêneros (Bourgoin 2019), sendo que 266 espécies ocorrem na região Neotropical (Bartlett *et al.* 2018). No Brasil, ainda são pouco estudados. São facilmente



Figuras 25.75–82. Auchenorrhyncha, Fulgoroidea, morfologia e hábitos. **75**, Caliscelidae: fronte com fóveas sensoriais arranjadas externamente ao par de carenas sublaterais, vv; **76**, Caliscelidae: forma braquíptera com fóveas sensoriais distribuídas pela cabeça, tórax e abdômen, vd; **77**, Caliscelidae: tíbia posterior com um espinho; **78**, Issidae: tíbia posterior com dois espinhos; **79**, Flatidae: asa anterior com grânulos no clavo, vl; **80**, Tropiduchidae: mesonoto com sutura transversa, vd; **81**, Nogodinidae (*Bladina* sp.): asa anterior com algumas células membranosas, vl; **82**, Acanaloniidae: asa anterior com margem costal arredondada e venação reticulada, vl.



Figuras 25.83–87. Auchenorrhyncha, Fulgoroidea, morfologia e hábitos. **83**, Issidae: asa anterior ovalada, vl; **84**, Lophopidae (*Hesticus* sp.): clípeo portando carenas laterais, vv; **85**, Lophopidae (*Hesticus* sp.): hábito, vd; **86**, Delphacidae: hábito, vd; **87**, Derbidae: hábito, vl.

reconhecidos pela presença de um característico esporão móvel no ápice da tíbia posterior. Vivem sobre gramíneas, arbustos e árvores, podendo ocasionar danos consideráveis, especialmente porque atuam como vetores de fitopatógenos, principalmente em gramíneas de importância econômica. Um dos artigos de revisão abrangente da família na América do Sul é o de Muir (1926). Uma filogenia robusta de Delphacidae foi proposta por Urban *et al.* (2010), corroborando em grande parte sua divisão em seis subfamílias.

Derbidae (Figs 25.63, 87). Há 1.688 espécies em 163 gêneros conhecidos no mundo (Bourgoin 2019). Na região Neotropical, são 410 espécies conhecidas (Bartlett *et al.* 2018). Espécies pequenas, de coloração variada. Caracterizam-se pelo artículo apical do rostro muito curto, tão largo quanto longo. São mais restritos a áreas tropicais, preferem hábitats úmidos e alimentam-se em monocotiledôneas. As ninfas alimentam-se em fungos. Muitas espécies, em vida, posicionam suas asas de maneira incomum para auquenorrincos, algumas lembrando pequenas mariposas. Revisões taxonômicas foram realizadas por Fennah (1952) e Broomfield (1985).

Dictyopharidae (Figs 25.64, 69–71). No mundo, há 733 espécies em 156 gêneros (Bourgoin 2019), sendo que 120 espécies são registradas na região Neotropical (Bartlett *et al.* 2018). São esverdeados ou castanhos, com a cabeça, frequentemente, bastante projetada para frente. Em algumas espécies, essa projeção não existe, mas representantes da família podem ser prontamente reconhecidos pelo par de carenas sublaterais longitudinais, internas ao par lateral, na fronte, além de poderem apresentar uma carena mediana. As asas são membranosas e reticuladas, exceto a área anal. São encontrados em gramíneas, arbustos e plantas herbáceas. Uma revisão da fauna neotropical foi realizada por Fennah (1947). Uma filogenia para a família, com base

Figuras 25.88–89. Auchenorrhyncha, comportamentos. **88**, Cicadellidae: comportamento de *Lissoscarta* sp., cigarrinha que mimetiza vespas; **89**, Cercopidae: ninfa envolta em típica espuma de proteção por ela secretada (foto de F. F. Salles).

em dados morfológicos, foi proposta por Song *et al.* (2018). Especificamente da fauna brasileira, estudos taxonômicos foram publicados por Pulz & Carvalho (2006), Emeljanov (2008) e Baptista *et al.* (2010).

Flatidae (Fig. 25.79). Distribuição cosmopolita, com 1.433 espécies em 292 gêneros (Bourgoin 2019), sendo que 280 espécies ocorrem na região Neotropical (Bartlett *et al.* 2018). Os flatídeos são facilmente identificados pela superfície granulosa do clavo e veias transversais dispostas paralelamente na área costal da asa anterior, que geralmente ficam posicionadas verticalmente nas laterais do corpo (tectiformes). Podem apresentar várias cores (amarela, verde, castanho-escura, rosácea e outras). Vivem sobre árvores, arbustos e plantas herbáceas. Uma revisão da família foi publicada por Melichar (1902), enquanto Metcalf & Bruner (1948) estudaram os flatídeos de Cuba e áreas adjacentes.

Fulgoridae (Figs 25.44, 62). Para o mundo, há o registro de 767 espécies em 142 gêneros (Bourgoin 2019). Para a região Neotropical, onde a família é mais rica, Bartlett *et al.* (2018) contabilizam 268 espécies. Caracterizam-se pelo lobo anal da asa posterior reticulado e cabeça podendo apresentar projeções com formatos bastante peculiares. Essa família inclui formas grandes e vistosas da entomofauna brasileira, tais como *Cathedra* Kirkaldy, *Fulgora* Linnaeus (*vide* comentários sobre esse gênero na introdução sobre a subordem), *Odontoptera* Carreño e *Phenax* Germar. A maioria vive sobre árvores, arbustos e plantas herbáceas. *Phrictus diadema* (Linnaeus) foi registrada como praga do cacau no Brasil. Recentemente, a primeira análise filogenética sobre as relações entre tribos e subfamílias de Fulgoridae foi proposta por Urban & Cryan (2009), que acentuam a necessidade de uma revisão na classificação em níveis superiores dessa família. O'Brien (1988) publicou um artigo sobre alguns gêneros de fulgorídeos do Novo Mundo.

Issidae (Figs 25.78, 83). No mundo, há 1.035 espécies em 200 gêneros (Bourgoin 2019), sendo somente 121 espécies registradas na região Neotropical (Bartlett *et al.* 2018). A maioria dos representantes é pequena, variando de 2 a 7 mm de comprimento, com coloração castanha e asa anterior opaca. Melichar (1906) revisou a família; no entanto, desde então, muitas mudanças taxonômicas foram propostas e subgrupos foram transferidos para dentro e para fora de Issidae (*vide* resumo da classificação em Wang *et al.* 2016). Com base em análises filogenéticas moleculares, Wang *et al.* (2016) e Gnezdilov *et al.* (2020) propuseram novas classificações para a família. Um trabalho sobre a fauna do Rio Grande do Sul foi publicado por Prates & Carvalho (2002).

Kinnaridae (Fig. 25.74). Pequena família, com apenas 115 espécies em 24 gêneros no mundo (Bourgoin 2019), sendo 53 dessas espécies ocorrentes na região Neotropical (Bartlett *et al.* 2018). Comprimento do corpo geralmente de 2 a 7 mm, usualmente com asas membranosas e veias sem cerdas. Podem ser confundidos com cixiídeos. Fennah (1980) descreveu algumas espécies da região Neotropical e, mais recentemente, espécies novas foram descritas do Chile (Campodonico & Emeljanov 2017, Campodonico 2018). Existiam somente duas espécies registradas no Brasil, mas recentemente duas espécies novas cavernícolas foram descritas da Bahia e do Rio Grande do Norte (Hoch & Ferreira 2013, 2016).

Lophopidae (Figs 25.84–85). Para o mundo, são registradas 173 espécies em 48 gêneros (Bourgoin 2019). Variam de 6 a 15 mm de comprimento. Fronte mais longa ou tão longa quanto larga e clípeo com carenas laterais. Asa anterior translúcida, em geral castanha. Tarsômero II posterior sem espinhos. Para a região Neotropical, O'Brien (1987) e O'Brien *et al.* (1987) fizeram uma sinopse das espécies e incluíram uma chave para espécies dos gêneros *Carrionia* Muir, *Hesticus* Muir e *Silvanana* Metcalf. Soulier-Perkins (1998) publicou uma chave para os gêneros do mundo e um estudo filogenético (2001) que manteve em Lophopidae somente *Carrionia* (que não ocorre no Brasil), tratando os outros dois gêneros neotropicais como de posição incerta dentro de Fulgoroidea. Posteriormente, *Silvanana* foi transferido para Ricaniidae (Gnezdilov 2009). No entanto, *Hesticus* (Figs 25.84-85) é ainda tratado aqui como um membro de Lophopidae. Representantes de todos os três gêneros acima mencionados podem ser identificados como Lophopidae na presente chave para famílias; tanto *Carrionia* quanto *Hesticus* possuem as tíbias anteriores foliáceas.

Nogodinidae (Figs 25.49, 81). Para o mundo, são registradas 368 espécies em 95 gêneros (Bourgoin 2019). Na região Neotropical, são conhecidas 70 espécies (Bartlett *et al.* 2018). Fennah (1984) revisou a família, mas, desde então, diversas mudanças taxonômicas foram propostas. A classificação mais recente, proposta por Gnezdilov (2017), reconhece quatro subfamílias e onze tribos, e naquela publicação é disponibilizada uma chave para esses táxons. Variam de 3 a 13 mm de comprimento. Alguns têm a asa anterior membranosa, com veias transversais na área costal, semelhantes àquelas de Ricaniidae, porém a asa é mais longa, mais arredondada e menos triangular do que na última família. Clípeo com carena lateral, como em Fulgoridae, Lophopidae e Dictyopharidae. Kramer (1976) revisou *Bladina* Stål, o gênero mais diverso no Brasil.

Ricaniidae. Para o mundo, são registradas 432 espécies em 64 gêneros (Bourgoin 2019), sendo somente 10 espécies assinaladas para a região Neotropical (Bartlett *et al.* 2018). Asa anterior geralmente subtriangular, tectiforme, com manchas escuras e claras. Podem ser confundidos com Flatidae, Nogodinidae ou Acanaloniidae em função das veias transversais na área costal da asa anterior, porém não possuem espinhos no tarsômero II da perna posterior (mesma condição observada em Lophopidae).

Tropiduchidae (Fig. 25.80). No mundo, são conhecidas 660 espécies em 186 gêneros (Bourgoin 2019). Na região Neotropical, ocorrem 103 espécies (Bartlett *et al*. 2018), sendo que a grande maioria é proveniente das Antilhas. São facilmente separados dos demais fulgoroideos pela presença do sulco ou linha transversal separando o ápice do mesonoto do restante do disco. Variam de 3 a 13 mm de comprimento. Uma espécie, *Alcestis ingens* Fennah, é registrada como praga do cacau no Brasil (Fennah 1982).

Agradecimentos. A adaptação e correções da chave de Fulgoromorpha para as famílias brasileiras basearam-se em comentários compartilhados por Stephen Wilson (University of Central Missouri), Lois O'Brien, e Eduarda Viegas e Rosaly Ale-Rocha (INPA). Francisco F. Xavier-Filho e Eduarda F. G. Viegas (INPA), Frederico F. Salles (UFV) e Chris H. Dietrich (INHS) disponibilizaram algumas fotos utilizadas.

SUBORDEM HETEROPTERA Latreille, 1810

Jocélia Grazia UFRGS, Porto Alegre, RS. https://orcid.org/0000-0002-7027-5638

Cristiano F. Schwertner UNIFESP, Diadema & Museu de Zoologia, USP, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0001-5104-4925

José A. M. Fernandes UFPA, Belém, PA. https://orcid.org/0000-0001-7450-5296

Felipe F. F. Moreira IOC, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0002-6692-0323

Hélcio R. Gil-Santana IOC, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0002-0544-348X

Paulo S. Fiuza Ferreira UFV, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Viçosa, MG. https://orcid.org/0000-0001-7165-6398

Renan Carrenho USP, Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0003-4268-7309

Ricardo Brugnera UFRGS, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Porto Alegre, RS. https://orcid.org/0000-0001-5904-4006

Marcus Guidoti Plazi, Biodiversity Information Standards (TDWG). https://orcid.org/0000-0003-1744-6191

Etimologia. Do grego *hetero* = diferente; *pteron* = asa. Alusivo aos hemiélitros, parte coriáceos, parte membranosos.

Diagnose. Os heterópteros são terrestres, semiaquáticos ou aquáticos, variando de 0,5 a 110 mm de comprimento. Lábio inserido anteriormente na cabeça e gula distinta sempre presentes. Tentório reduzido. Asa anterior modificada em hemiélitro, coriácea na porção proximal e membranosa na porção distal, e presença de freno (que une a margem posterior do hemiélitro ao mesoscutelo) constituem caracteres diagnósticos para a maioria das espécies. Coloração bastante variada, sendo frequentes os casos de mimetismo e coloração aposemática. As ninfas possuem aparelho bucal igual ao dos adultos e podem ser diferenciadas dos imaturos dos demais hemípteros por essa característica e pela presença de 1 a 4 pares de glândulas odoríferas que se abrem dorsalmente nos tergos abdominais III ao VII na maioria das espécies.

Introdução. São conhecidos popularmente como percevejos, mas algumas famílias têm nomes vulgares próprios como fede-fede ou maria-fedida para Pentatomidae e barbeiro para Reduviidae (Triatominae). A subordem Heteroptera abrange mais de 45.000 espécies descritas, compreendendo 92 famílias que habitam todos os continentes, exceto a Antártica (Weirauch & Schuh 2011; Panizzi & Grazia 2015; Schuh & Weirauch 2020). Possuem grande variedade de hábitos alimentares, com espécies fitófagas, micófagas, zoofitófagas, predadoras, hematófagas e até mesmo cleptoparasitas de teias de aranhas, o que permitiu a ocupação de praticamente todos os tipos de hábitats (Schuh & Slater 1995; Weirauch & Schuh 2011). Várias espécies com comportamentos peculiares, como por exemplo, cuidado da prole, inseminação traumática e trofobiose.

Morfologia (adultos). A cabeça pode ser muito longa, anterior e posteriormente ao olho composto, como em Enicocephalomorpha (Fig. 25.91), ou pouco mais longa que o olho composto, como em muitas espécies de Miridae (Figs 25.164d, e). Olho composto em geral presente e bem desenvolvido, com exceção em Vianaidinae (Tingidae), no qual é reduzido, e até ausente em alguns representantes de Enicocephalomorpha e todos os Polyctenidae e Termitaphididae. No plano-básico da subordem, um par de ocelos está presente entre ou logo atrás dos olhos compostos nos adultos. Os ocelos estão ausentes em muitos representantes de Nepomorpha, em várias famílias de outras infraordens e frequentemente em formas com asas reduzidas. Aparelho bucal em forma de rostro. Anteriormente, encontra-se o clípeo e adjacente (ou em muitos grupos posteriormente), as placas mandibulares dorsais (jugas) e as placas maxilares ventrais (loras). Abaixo do clípeo, está o labro triangular. Mandíbulas e maxilas modificadas em estiletes tubulares, as primeiras com a função de cortar e lacerar, dotadas de diminutos dentes, e as últimas formando os canais salivar e alimentar – elas se alojam no lábio, também tubular, reto ou curvo, com três ou quatro artículos, que em muitos grupos podem flexionar-se consideravelmente durante a alimentação. Lábio muito curto, mal atingindo a margem posterior da cabeça em muitos representantes de Nepomorpha, ou extremamente longo, alcançando o ápice do abdômen, como em alguns Pentatomomorpha. Epifaringe situada entre a base do labro e o lábio. Cabeça com gula distinta ventralmente. Búcula geralmente desenvolvida, ladeando o

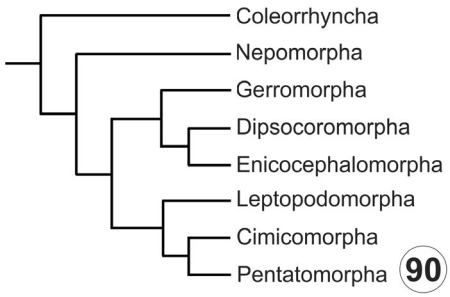


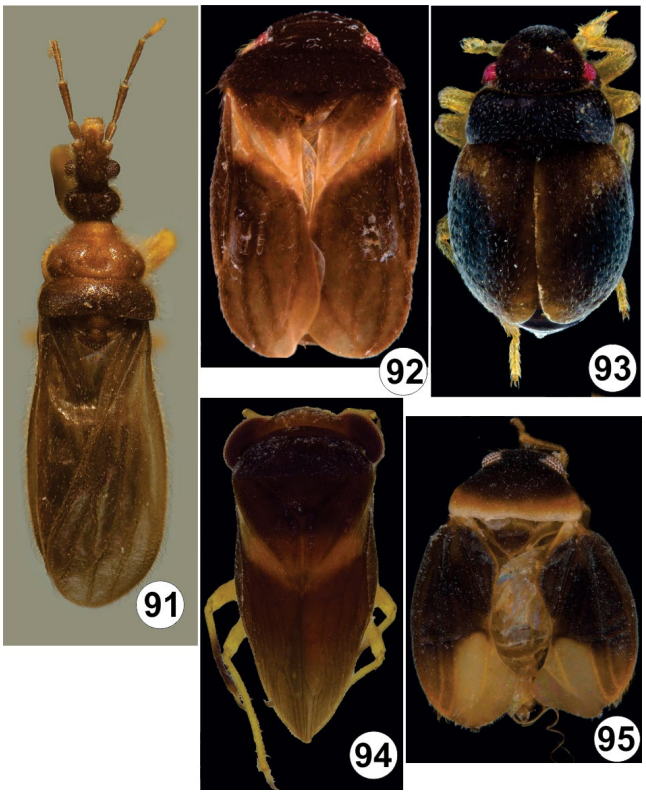
Figura 25.90. Hemiptera, Heteroptera, hipótese filogenética entre as infraordens. Fonte: Weirauch *et al.* (2019).

lábio e estendendo-se até quase a margem posterior da cabeça. Posteriormente, a gula pode estar aberta, em continuidade com o pescoço, ou estar fechada pela travessa da búcula. Antena formada por escapo, pedicelo, basiflagelo e distiflagelo. Durante o desenvolvimento pós-embrionário, pode ocorrer adição de escleritos ou sua subdivisão, como a subdivisão do pedicelo para formar o quinto artículo antenal de Pentatomoidea. Em outros grupos, ocorre a perda ou fusão de artículos, como em Phloeidae, que tem três.

O protórax pode ter um colar anterior e, frequentemente, o pronoto está subdividido por uma sutura transversal em dois lobos, anterior e posterior. O primeiro, em geral, tem calos protuberantes, que representam a manifestação externa dos músculos que movimentam a perna anterior. O ângulo umeral (póstero-lateral) do pronoto pode ser arredondado ou projetado em longo espinho, como em muitos pentatomídeos, coreídeos e reduvídeos.

O dorso do mesotórax está representado pelo escutelo triangular na maioria das espécies. Em alguns pentatomoideos, o escutelo é bastante desenvolvido, recobrindo parcialmente ou inteiramente as asas e o abdômen. Ventralmente, nas pleuras torácicas, o peritrema destaca-se no metepisterno, local de deposição do produto das glândulas evaporatórias metatorácicas, e suas áreas correlatas, as áreas evaporatórias, encontradas na maioria de Cimicomorpha e Pentatomomorpha. O esterno torácico pode ser amplo ou completamente encoberto pela proximidade das coxas, podendo ser produzido ventralmente, formando uma carena, ou longitudinalmente, escavado para receber o lábio. Meso- e metasterno podem ser carenados, como em muitos pentatomoideos.

Asa anterior pode ter textura uniforme, tipo tégmina, nos grupos filogeneticamente mais basais, ou textura diferente, com a base distintamente coriácea e o ápice membranoso, nesse caso denominada hemiélitro (Fig. 25.164b). A venação em geral é reduzida. Junto ao escutelo, situa-se o clavo com duas veias anais; em Panheteroptera, o clavo interloca-se ao escutelo e frequentemente à asa oposta, ao longo da comissura claval (Fig. 25.164b), através do freno. O freno é uma expansão das margens laterais do escutelo que serve para o acoplamento das asas quando em repouso. O clavo separa-se do cório pela sutura claval. A porção externa do cório pode ser expandida e emarginada, constituindo o embólio (Fig. 25.164b). A venação da membrana pode estar totalmente ausente. A asa posterior pode



Figuras 25.91–95. Hábitos, vd. **91**, Enicocephalidae, *Enicocephalus lenkoi* Wygodzinsky & Schmidt, Fonte: Cristiano F. Schwertner; **92–95**, Schizopteridae; **92,** *Chinannus* sp.; **93**, *Chinannus* sp.; **94**, *Ommatides* sp.; **95**, *Schizoptera* (*Schizoptera*) sp. Fonte: Flávio R.A. Almeida.

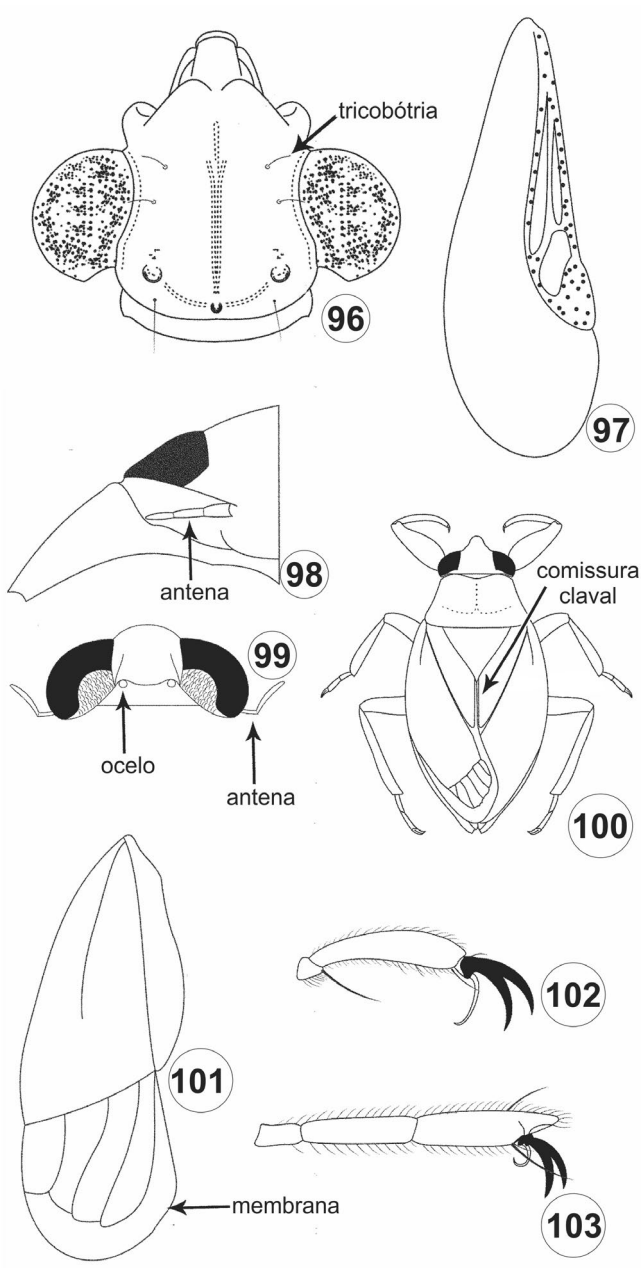
ter grande redução na venação e, exceto pelas veias, ser completamente membranosa. Nos grupos com escutelo grande, as asas podem possuir dobramentos complexos; frequentemente estão sujeitas a grandes reduções, ou até ao completo desaparecimento. O acoplamento das asas está representado por um mecanismo de suporte na margem posterior da asa anterior, que se acopla na margem anterior recurvada da asa posterior. Pernas com grandes variações na forma em função de seus hábitos. Os três pares de pernas ambulatórias são encontrados na maioria dos grupos terrestres. Fêmur posterior desenvolvido, possibilitando o deslocamento por saltos em Halticini (Miridae); esse hábito pode ser encontrado também em Saldidae, Gelastocoridae e Ochteridae, apesar de o fêmur não ter um desenvolvimento excepcional. Pernas raptoriais são encontradas com frequência em Reduviidae e Nabidae predadores, onde o fêmur anterior se amplia e tem espinhos, bem como a tíbia, que em geral se articula com o fêmur para formar uma "pinça". Também raptorial é a perna anterior de Belostomatidae, porém destituída de espinhos. Em heterópteros fitófagos, como Blissidae e Rhyparochromidae, a perna anterior pode ser do tipo raptorial, utilizada para manipulação de sementes ou outras partes do vegetal. Pernas fossoriais são encontradas em espécies cavadoras da família Cydnidae (Figs 25.191–193). Para enterrar-se e passar a vida sob o solo, os cidnídeos cavam com as pernas anteriores e médias, cujas tíbias são dotadas de grande número de espinhos; os tarsos são reduzidos ou até totalmente ausentes, como nas pernas posteriores de Cephalocteinae. Pernas remadoras são encontradas em todos

os Gerridae e em alguns Veliidae, graças ao desenvolvimento das pernas médias, mais longas que as posteriores, que permitem a propulsão mais eficiente na superfície da água. Pernas nadadoras de diferentes tipos são encontradas em vários grupos com hábitos aquáticos, como em Belostomatidae e Naucoridae, com as tíbias e fêmures das pernas médias e posteriores achatados e franjados. O fêmur posterior em geral é dilatado e dotado de tubérculos e espinhos; pode ser adornado com grandes espinhos, como em Coreidae. As tíbias em geral são retilíneas, cilíndricas e às vezes foliáceas no terceiro par de pernas de Coreidae ou achatadas e laminares em Miridae, em geral com espinhos em fileiras e mais próximos ao ápice de uma ou mais tíbias, formando estruturas especializadas, como os "pentes" tibiais. Tarsos muito variáveis. Ninfas com um ou dois tarsômeros e os adultos geralmente com três. Pretarso muito variável, tem sido usado nas classificações. Cobben (1978) apresentou uma revisão detalhada das estruturas do pretarso, que é basicamente composto da placa unguitrator situada internamente junto ao ápice da tíbia e as garras. Abdômen formado pelos segmentos pré-genitais I–VII nas fêmeas e I–VIII nos machos, primitivamente com oito pares de espiráculos. O espiráculo I pode não ser funcional, assim como o espiráculo VIII em muitos grupos. Um ou mais dos espiráculos II–VIII podem ser dorsais na maioria de Leptopodoidea e muitos Lygaeidae. Os segmentos VIII e IX nas fêmeas e IX nos machos estão incorporados à genitália. O segmento X forma o proctiger, contendo o ânus, que representa o remanescente do segmento XI. A genitália do macho é formada pelo esterno do segmento IX e contém o falo. Na fêmea, o ovipositor é formado pelas gonapófises (valvas 1 e 2), quase sempre fusionadas aos gonocoxitos (valvíferos 1 e 2); os gonocoxitos são derivados dos segmentos abdominais VIII e IX. O segmento IX pode ter um par de valvas adicionais, que formam uma bainha para o ovipositor, frequentemente ausente em Nepomorpha e sempre em Pentatomorpha, além de outros grupos. Em muitos grupos, as gonapófises são alongadas e lateralmente comprimidas para formar um ovipositor penetrante, adaptado para colocar ovos no interior dos tecidos vegetais; em outros grupos elas são reduzidas ou estão ausentes, sendo os ovos depositados livremente sobre o substrato ou cimentados a ele.

Imaturos. As ninfas assemelham-se morfologicamente aos adultos e geralmente ocupam o mesmo hábitat (Schuh & Slater 1995; Costa *et al.* 2006). As asas desenvolvem-se externamente (Exopterygota), evidenciadas pelas tecas alares ou pterotecas, a partir do terceiro ínstar. Chaves de identificação para os imaturos das famílias de Heteroptera, geralmente baseadas no último ínstar (quinto), podem ser encontradas em Yonke (1991) e Costa *et al.* (2006). A chave de Southwood (1956) permite a identificação dos diferentes ínstares dos heterópteros.

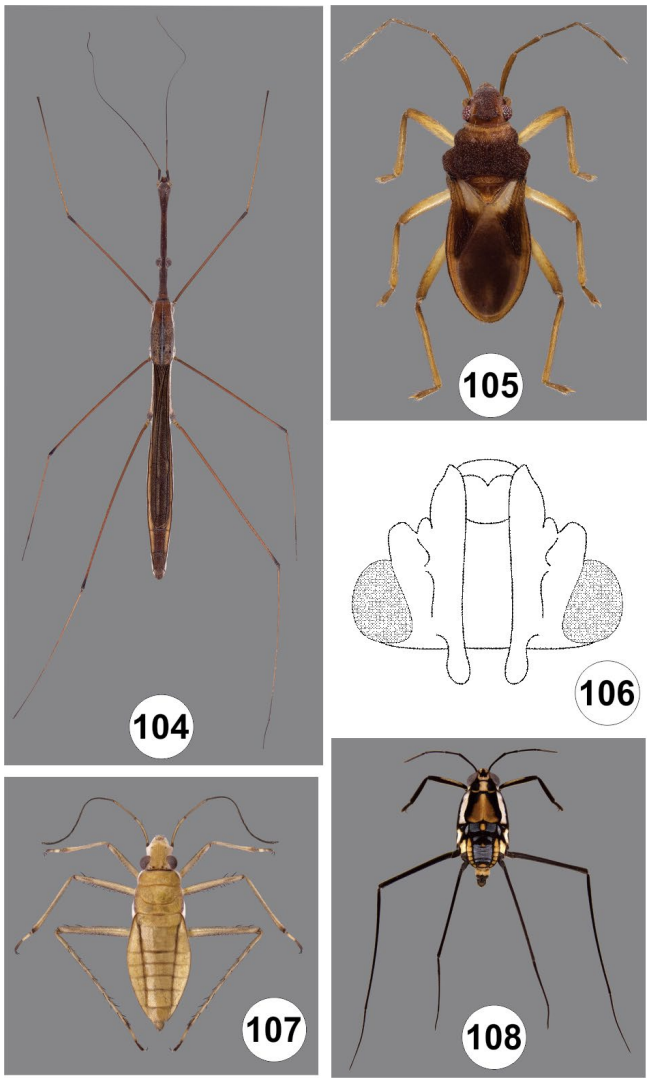
Biologia. A maioria é ovípara; a exceção é encontrada em Polyctenidae, vivípara. Os ovos são colocados sobre as plantas ou junto ao solo. Em Gerromorpha e Nepomorpha pode haver postura em muitos outros tipos de substrato, até em microplástico ou animais marinhos mortos, como em *Halobates* Eschscholtz (Gerridae).

Nas espécies com ovipositor desenvolvido, as posturas são endofíticas, com a introdução dos ovos no interior do tecido

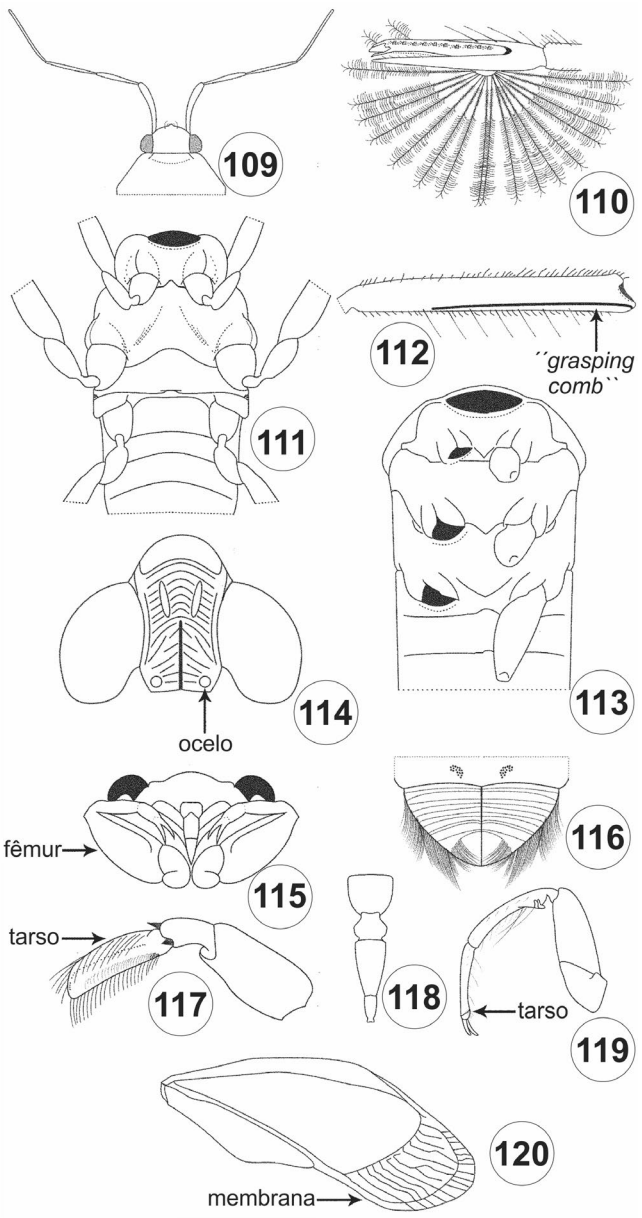


Figuras 25.96–103. Morfologia. **96**, Veliidae, cabeça, vd; **97**, Mesoveliidae, asa anterior, vd; **98**, Naucoridae, cabeça, vv; **99**, Ochteridae, cabeça, vd; **100**, Belostomatidae, hábito, vd; **101**, Saldidae, asa anterior, vd; **102**, Hebridae, tarso anterior, vl; **103**, Mesoveliidae, tarso anterior, vl. Fonte: todas as figs, Moreira *et al.* (2018).

vegetal. Do ovo, emerge a ninfa, que quase invariavelmente sofre cinco mudas antes de transformar- se em adulto. A maioria tem hábito terrestre, porém as infraordens Gerromorpha e Nepomorpha reúnem espécies primariamente aquáticas ou semiaquáticas; em Pentatomomorpha, também há várias famílias com hábito semiaquático. São predominantemente fitófagos, sendo que muitas espécies são pragas efetivas ou em potencial de plantas cultivadas. Espécies predadoras, além de hematófagas, também são encontradas entre os heterópteros. Muitas espécies predadoras vêm sendo estudadas pelo seu papel no controle biológico de pragas ou as hematófagas por serem vetores de agentes infeciosos (por ex. barbeiros).



Figuras 25.104–108. Hábitos. **104**. Hydrometridae, hábito, vd; **105–106**. Hebridae, **105**, vd; **106**. cabeça, vv; **107**, Mesoveliidae, vd; **108**, Gerridae, vd. Fontes: 104–105, 107–108, R.W. Sites; 106, Moreira *et al.* (2018).



Figuras 25.109–120. Morfologia. **109**, Mesoveliidae, cabeça e parte do tórax, vd; **110**, Veliidae, *Rhagovelia* sp., ápice do tarso mediano, vl; **111**, Veliidae, tórax e parte do abdômen, vv; **112**, Veliidae, tíbia anterior, vl; **113**, Mesoveliidae, tórax e parte do abdômen, vv; **114**, Ochteridae, cabeça, vd; **115**, Gelastocoridae, cabeça e protórax, vv; **116,** Corixidae, rostro, vv; **117**, Corixidae, perna anterior, vl; **118**, Notonectidae, rostro, vv; **119**, Notonectidae, perna anterior, vl; **120,** Belostomatidae, asa anterior, vd. Fonte: Moreira *et al.* (2018).

Classificação. São reconhecidas sete infraordens em Heteroptera: Cimicomorpha, Dipsocoromorpha. Enicocephalomorpha, Gerromorpha, Leptopodomorpha, Nepomorpha e Pentatomomorpha (Štys & Kerzhner 1975; Schuh & Slater 1995; Panizzi & Grazia 2015). Schuh & Weirauch (2020) propõem a classificação resumida na Fig. 25.90, nomeando os clados resultantes. A linhagem formada por Cimicomorpha+Pentatomomorpha (= Terheteroptera) inclui cerca de 90% das espécies descritas da subordem.

Leston *et al*. (1954) introduziram os termos Cimicomorpha e Pentatomomorpha, em uma primeira tentativa formal no reconhecimento de grupos naturais dentro de Geocorisae (= percevejos terrestres). Suas conclusões basearam-se em evidências acumuladas a partir de estudos de anatomia e morfologia de Heteroptera. Schuh (1979) reconheceu sete infraordens em Heteroptera, baseando-se principalmente em informações contidas em Cobben (1978), que desenvolveu estudos sobre as tendências evolutivas dos heterópteros com base na estrutura do aparelho bucal e hábitos alimentares.

Segue lista das famílias reconhecidas para cada infraordem e superfamília de acordo com Schuh & Weirauch (2020). Entre parênteses, o número de espécies registradas para o Brasil.

Nepomorpha
- **Corixoidea**
  - Corixidae *s. l.* (49)
- **Nepoidea**
  - Belostomatidae (59)
  - Nepidae (49)
- **Ochteroidea**
  - Gelastocoridae (21)
  - Ochteridae (3)
- **Notonectoidea**
  - Notonectidae (67)
  - Helotrephidae (10)
  - Pleidae (4)
- **Naucoroidea**
  - Aphelocheiridae
  - Naucoridae (61)
  - Potamocoridae (5)

Gerromorpha
- **Mesovelioidea**
  - Mesoveliidae (9)
- **Hebroidea**
  - Hebridae (26)
- **Hydrometroidea**
  - Hydrometridae (28)
  - Macroveliidae
  - Paraphrynoveliidae
- **Gerroidea**
  - Hermatobatidae
  - Gerridae (216)
  - Veliidae (217)
- **Dipsocoromorpha**
  - Trichotonannidae
  - Ceratocombidae (2)
  - Dipsocoridae
  - Stemmocryptidae
  - Hypsipterygidae
  - Schizopteridae (27)

Cimicoidea
- Anthocoridae (38)
- Cimicidae (7)
- Curaliidae
- Lasiochilidae
- Lyctocoridae
- Plokiophilidae (2)
- Polyctenidae (6)

Miroidea
- Thaumastocoridae (3)
- Miridae (1.106)
- Tingidae (334)

Pentatomomorpha
- **Aradoidea**
  - Aradidae (182)
  - Termitaphididae
- **Trichophora**
  - **Idiostoloidea**
    - Henicocoridae
    - Idiostolidae
  - **Pentatomoidea**
    - Acanthosomatidae (2)
    - Canopidae (6)
    - Cydnidae (139)
    - Dinidoridae (5)
    - Lestoniidae
    - Megarididae (6)
    - Pentatomidae (943)
    - Phloeidae (3)
    - Plataspidae
    - Saileriolidae
    - Scutelleridae (47)
    - Tessaratomidae (2)
    - Urostylididae
  - **Pyrrhocoroidea**
    - Largidae (38)
    - Pyrrhocoridae (16)

Coreoidea
- Alydidae (24)
- Coreidae (613)
- Hyocephalidae
- Rhopalidae (16)
- Stenocephalidae

Lygaeoidea
- Artheneidae
- Berytidae (25)
- Blissidae (36)
- Colobathristidae (16)
- Cryptorhamphidae
- Cimidae (7)
- Geocoridae (17)
- Heterogastridae
- Lygaeidae (43)
- Malcidae
- Meschiidae
- Ninidae (4)
- Oxycarenidae (1)
- Pachygronthidae (10)
- Piesmatidae (1)
- Rhyparochromidae (84)

Enicocephalomorpha
- Aenictopecheidae (1)
- Enicocephalidae (11)

Geoheteroptera

Leptopodomorpha
- **Leptopodoidea**
  - Leptopodidae
  - Omaniidae
- **Saldoidea**
  - Aepophilidae
  - Saldidae (70)

Terheteroptera

Cimicomorpha
- **Reduvioidea**
  - Pachynomidae (12)
  - Reduviidae (933)
- **Microphysoidea**
  - Joppeicidae
  - Microphysidae
- **Naboidea**
  - Medocostidae
  - Nabidae (27)
  - Velocipedidae

Relações filogenéticas. Carver *et al.* (1991) propuseram Coleorrhyncha (Peloridiidae) como sendo o grupo-irmão de Heteroptera e Auchenorrhyncha como grupo-irmão de Coleorrhyncha + Heteroptera, dessa forma indicando que o clássico grupo Homoptera seria parafilético. Schaefer (2003) reuniu Heteroptera e Coleorrhyncha na subordem Prosorrhyncha, nome pouco utilizado na literatura e atualmente sem suporte como grupo monofilético (Misof *et al*. 2014; Johnson *et al*. 2018).

Considerando as relações filogenéticas dentro Heteroptera, pouco foi explorado até o trabalho de Wheeler *et al.* (1993). Estes autores examinaram as sequências de DNA em 29 táxons de hemípteros, representando todas as infraordens e seis grupos externos, incluindo Psocoptera, Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha e Coleorrhyncha, encontrando substancial congruência entre os dados moleculares e a maioria dos dados morfológicos usados em Schuh (1979).

Estudos filogenéticos recentes (por ex. Li *et al.* 2012; Weirauch *et al.* 2019) suportam a monofilia de Heteroptera e das sete infraordens reconhecidas. No entanto, a história evolutiva do grupo ainda gera intenso debate (Weirauch & Schuh 2011). As duas principais hipóteses suportam cenários contraditórios: a hipótese 'clássica' (por ex. Wheeler *et al*. 1993; Wang *et al.* 2019) prediz que os heterópteros evoluíram de um ancestral com hábitos alimentares generalistas que vivia em ambiente terrestre, com a invasão do ambiente aquático ocorrendo de forma independente; a segunda hipótese prediz que teriam evoluído de organismos predadores que viviam em hábitats aquáticos (Li *et al*. 2012; Weirauch *et al.* 2019). Apesar disso, todas as hipóteses atuais suportam o clado formado pelas infraordens Leptopodomorpha + Cimicomorpha + Pentatomomorpha (Fig. 25.90). Os nepomorfos tiveram origem e diversificação no Triássico, enquanto as demais linhagens tiveram grande diversificação durante o Cretáceo (Li *et al.* 2012).

Importância. A importância econômica do grupo é resultado do dano direto que causam às plantas cultivadas ou de patógenos que são transmitidos ao ser humano, às culturas e aos animais domésticos por insetos vetores. A maioria dos heterópteros é fitófaga, algumas espécies se utilizam de plantas que constituem alimento ou medicamento para o ser humano, ou ainda, tenham valor estético, e algumas se utilizam de plantas que são

Figuras 25.121–128. Morfologia. 121, Nepidae, hábito, vd; **122**, Belostomatidae, ápice do corpo, vd; **123**, Naucoridae, hábito, vd; **124**. Naucoridae, hábito, vd; **125**. Potamocoridae, hábito, vd; **126**. Notonectidae, hábito, vd; **127**. Helotrephidae, hábito, vd; **128**. Pleidae, hábito, vl. Fontes: figs 121, 124–128, R.W. Sites; 122–123, Moreira *et al.* (2018).

essenciais para a continuidade de determinados ambientes. O dano causado às plantas é, na sua maioria, direto, muito embora existam espécies transmissoras de patógenos que causam doenças. Entre os entomófagos, muitas espécies são benéficas, por se alimentarem de outros insetos economicamente prejudiciais. Finalmente, algumas espécies são ectoparasitas do homem e de animais domésticos e algumas poucas são vetores de agentes patogênicos que causam sérias doenças para o homem, como os triatomíneos vetores do agente etiológico causador da doença de Chagas. Schaefer & Panizzi (2000) apresentaram uma síntese sobre os heterópteros de interesse econômico no mundo. Referências posteriores às espécies de importância econômica no Brasil podem ser encontradas em Grazia *et al.* (2015).

Coleta e fixação. Para as famílias com representantes de médio a grande porte, recomenda-se o uso de redes de varredura e de batida, guarda-chuva entomológico e armadilhas de interceptação de voo. Para os heterópteros de pequeno porte, recomenda-se o uso de frasco-aspirador, associado com redes, ou coletas diretamente no folhiço (pitfall ou extratores de Berlese ou Winkler). Para as coletas no nível da copa das árvores, vem se usando a termonebulização (*fogging*) com excelentes resultados. As espécies aquáticas são coletadas com redes e peneiras, de plástico ou metal, que podem ser adaptadas para o grupo que se quer coletar. A coleta com luz (ultravioleta, vapor de mercúrio ou mista) tem se mostrado eficiente para diferentes grupos. É melhor preservar espécimes a seco, alfinetados, mantendo assim a coloração, embora a cor verde de muitos pentatomídeos tenda a tornar-se amarelada nos espécimes preservados em coleção. O alfinete entomológico deve ser colocado no escutelo, um pouco à direita do eixo mediano, para não danificar as estruturas do esterno, com importância taxonômica. Para os heterópteros com escutelo muito pequeno ou ausente, recomenda-se colocar o alfinete sobre o hemiélitro direito, logo atrás do pronoto. Para os pequenos, mais delicados (antocorídeos, tingídeos, cimicídeos etc.), a preservação pode ser feita em meio líquido, álcool 70%, assim como para a totalidade dos imaturos. Para os mirídeos, aconselha-se a dupla montagem, em cartões triangulares, colados com adesivo solúvel em água, para facilitar a remoção. Alguns heterópteros (Cyrtocorinae – Pentatomomorpha, Gerromorpha, Leptopodomorpha) têm partículas de substrato aderidas à cutícula, o que se intensifica no processo de coleta. Para esses casos, aconselha-se a limpeza ultrassônica, mergulhando-se os espécimes em amônia ou em detergente. Esse processo também é indicado para limpeza das peças para observação em microscopia eletrônica de varredura.

Chave para as infraordens e famílias de Heteroptera (modificada de Schuh & Slater 1995, exceto Gerromorpha e Nepomorpha, adaptadas de Moreira *et al.* 2018, e Pentatomomorpha adaptada de Henry 1997b)

1. Olho composto usualmente presente, às vezes reduzido, raramente ausente (alguns Enicocephalomorpha). Asas ocasionalmente reduzidas. Maioria de vida livre **2**
— Olho composto ausente. Ápteros. Parasitas obrigatórios de morcegos: ctenídios presentes .... **Cimicomorpha** ... **Polyctenidae**

2(1). Cabeça dividida em dois lobos distintos (Fig. 25.91). Ocelos, quando presentes, situados no lobo posterior, atrás do olho composto, às vezes bastante reduzidos ou ausentes. Tíbia anterior achatada, com espinhos distais

distintos. Tarso anterior com um, às vezes dois artículos, sempre em oposição ao ápice da tíbia. Asa anterior, quando presente, de textura uniforme, não diferenciada em cório e membrana ..... **Enicocephalomorpha** ... **9**

— Cabeça geralmente não dividida em lobos; em caso de estar dividida, prosterno com um sulco distinto para recepção do ápice do lábio. Olho composto raramente reduzido ou ausente. Tíbia e tarso anteriores não como descrito acima. Asa anterior, se completamente desenvolvida, com estrutura variável, dividida em distinto cório e membrana (Fig. 25.164b), ou não **3**

3(2). Cabeça dorsalmente com três ou quatro pares de tricobótrias conspícuas situadas próximo à margem interna do olho composto (Fig. 25.96), inseridos em receptáculos distintos, as cerdas projetando-se além da margem dos receptáculos. Asa anterior, quando presente, sem comissura claval e não dividida em cório, clavo e membrana (Fig. 25.97). Superfície do corpo sempre recoberta por uma camada dupla de micro e macrocerdas ..... **Gerromorpha** ... **11**

— Cabeça sem tricobótrias ou, se com um ou mais pares, nunca inseridas em receptáculos profundos. Asa anterior, quando desenvolvida, com comissura claval (Fig. 25.138) ou sem. Superfície do corpo raramente recoberta por uma camada dupla de micro- e macrocerdas **4**

4(3). Antena mais curta que a cabeça e disposta sob ela, geralmente escondida em fenda (Fig. 25.98) (exceto Ochteridae, com pelo menos o ápice da antena ultrapassando a margem externa do amplo olho composto (Fig. 25.99). Sulco do prosterno ausente. Geralmente macrópteros ou coleopteroides, raramente estafilinoides (alguns Naucoridae). Comissura claval (Fig. 25.100) sempre presente nas formas macrópteras **Nepomorpha** ... **17**

— Antena geralmente mais longa que a cabeça, nunca abrigada em fenda sob o olho composto, mesmo quando mais curta que o comprimento da cabeça e, nesse caso, sulco do prosterno presente. Asa anterior com desenvolvimento variado. Comissura claval presente ou ausente **5**

5(4). Esternos abdominais III–VIII geralmente com dois ou três (raramente com um ou mais de três) tricobótrias situadas sublateralmente (Pentatomoidea) ou submedianamente nos esternos III e IV e sublateralmente nos esternos V–VII (outros grupos); ocasionalmente presente sublateralmente nos esternos V–VII ou, muito raramente, completamente ausentes (alguns Piesmatidae). Pulvilos alongados, sempre presentes próximo à base de cada garra tarsal ..... **Pentatomomorpha** (exceto Aradoidea) ... **38**

— Abdômen ao menos com uma tricobótria de cada lado da linha mediana de um ou mais esternos e nunca dispostas como descrito acima, ou com uma tricobótria no laterotergito ventral VII (alguns Nabidae). Garras tarsais às vezes com pulvilos (maioria de Aradoidea, alguns Miridae e alguns Anthocoridae) **6**

6(5). Escapo e pedicelo curtos, subiguais em comprimento; basiflagelo e distiflagelo muito longos, afilados e recobertos por cerdas eretas, mais longas que o diâmetro do artículo. Geralmente menores que 2,5 mm. Hemiélitro, quando presente, tegmináceo ou elitráceo (coleopteroide) ..... **Dipsocoromorpha** ... **10**

— Pedicelo geralmente mais longo que o escapo, se ao contrário (maioria de Tingidae), então basiflagelo e distiflagelo destituídos de cerdas eretas maiores que o diâmetro do artículo e pronoto e hemiélitros com aréolas. Hemiélitro, quando desenvolvido, nunca tegmináceo ou indiferenciado **7**

7(6). Garras tarsais geralmente com pulvilos distintos e alongados, livres das garras, exceto na base. Tarsos dímeros. Corpo achatado dorso-ventralmente, às vezes incrustado. Asas, quando presentes, cobrindo a área discal do abdômen; conexivo exposto (ver Fig. 25.187). Olho pequeno em relação ao tamanho da cabeça, esférico, mas não com redução do número de omatídios .... **Pentatomomorpha, Aradoidea** ... **Aradidae**

— Garras tarsais às vezes com pulvilo (alguns Miridae e alguns Anthocoridae), mas, se presentes, raramente livres da garra pela maior parte de seu comprimento (alguns Phylinae, Miridae) e tarsos trímeros. Tarsos geralmente trímeros, menos frequentemente dímeros. Asas, quando presentes, usualmente recobrindo o conexivo (exceto alguns Reduviidae). Olho frequentemente grande em relação ao tamanho da cabeça, raramente esférico ou com redução do número de omatídios **8**

8(7). Membrana da asa anterior com três, quatro ou cinco células fechadas, nunca com veias emergindo da margem posterior das células (Fig. 25.101) ..... **Leptopodomorpha** ... **Saldidae**

— Membrana da asa anterior frequentemente com células fechadas, usualmente duas, se mais de duas, então sempre com veias emergindo da margem posterior ou asa anterior obsoleta ou ausente ..... **Cimicomorpha** ... **26**

9(2). Falo distinto, projetando-se para fora do pigóforo, inflável ou não. Parâmeros móveis, articulados com o falo. Ovipositor geralmente presente. Asa anterior nas formas macrópteras geralmente com fratura costal ..... **Aenictopecheidae**

— Falo indistinto, não inflável e não se assemelhando ao típico órgão intromitente dos heterópteros. Parâmeros imóveis. Ovipositor vestigial ou ausente. Asa anterior nas formas macrópteras sem fratura costal ..... **Enicocephalidae**

10(6). Fratura costal presente. Coleopteriforme, com asa anterior elitrácea. Lobo proepisternal amplo, porém não inflado. Cabeça prognata. Coxa posterior sem vesícula adesiva. Genitália masculina e abdômen simétricos ou assimétricos ..... **Ceratocombidae**

— Fratura costal geralmente ausente ou restrita à margem costal. Macrópteros a braquípteros, raramente micrópteros, frequentemente coleopteriforme, com asa anterior tegminácea, do tipo hemiélitro ou frequentemente elitrácea. Lobo proepisternal muito inflado e estendendo-se sob o olho. Cabeça declivente. Coxa posterior com vesícula adesiva. Genitália masculina e abdômen sempre assimétricos .... **Schizopteridae**

11(3). Garras pretarsais apicais (Fig. 25.102) **12**

— Garras pretarsais anteapicais (Fig. 25.103) **14**

12(11). Corpo longo e quase sempre estreito (Fig. 25.104). Olhos distantes da margem anterior do tórax (Fig. 25.104). Antenas e pernas longas e muito estreitas (Fig. 25.104) ..... **Hydrometridae** (parte)

— Corpo, pernas e antenas não como acima. Olhos próximos da margem anterior do tórax **13**

13(12). Corpo compacto e robusto (Fig. 25.105). Superfície ventral da cabeça com sulco rostral profundo (Fig. 25.106). Fórmula tarsal 2–2–2 ..... **Hebridae**

— Corpo geralmente delicado e alongado (Fig. 25.107). Superfície ventral da cabeça sem sulco rostral profundo. Fórmula tarsal 3–3–3 ..... **Mesoveliidae** (parte)

14(11). Cabeça alongada (Fig. 25.104). Olhos distantes da margem anterior do tórax (Fig. 25.104) ... **Hydrometridae** (parte)

— Cabeça não alongada (Figs 25.108–109). Olhos próximos da margem anterior do tórax (Figs 25.108–109) **15**

15(14). Fórmula tarsal 2–2–2. Tarso mediano nunca profundamente fendido ou com leque plumoso ..... **Gerridae**
— Fórmula tarsal 1–2–2 ou 3–3–3; se 2–2–2, então tarso mediano profundamente fendido e com leque plumoso (Fig. 25.110) **16**

16(15). Dorso da cabeça com linha longitudinal impressa e um par de endentações sub-basais. Coxas do mesmo par de pernas amplamente separadas entre si (Fig. 25.111). Tíbia anterior do macho geralmente com *grasping comb* apical (Fig. 25.112) ..... **Veliidae**
— Dorso da cabeça sem linha longitudinal impressa ou par de endentações sub-basais. Coxas do mesmo par de pernas inseridas próximas uma da outra (Fig. 25.113). Tíbia anterior do macho sem *grasping comb* ..... **Mesoveliidae** (parte)

17(4). Ocelos presentes (Fig. 25.114). Hábitat ripário **18**
— Ocelos ausentes. Hábitat aquático **19**

18(17). Antenas mais curtas do que a cabeça, não visíveis dorsalmente (Fig. 25.98). Rostro curto, atingindo as coxas anteriores. Escutelo intumescido. Fêmur anterior alargado, com um sulco para encaixe da tíbia (Fig. 25.115) ..... **Gelastocoridae**
— Antena filiforme, geralmente visível dorsalmente (Fig. 25.99). Rostro longo, atingindo pelo menos as coxas posteriores. Escutelo plano. Todas as pernas cursoriais, fêmur anterior não alargado ..... **Ochteridae**

19(17). Rostro triangular, aparentemente não articulado, com estrias transversais (Fig. 25.116). Tarso anterior uniarticulado, modificado, espatulado, com uma franja de cerdas longas e sem garras pretarsais (Fig. 25.117) ..... **Corixidae *sensu lato***
— Rostro cilíndrico a cônico, distintamente articulado, sem estrias transversais (Fig. 25.118). Tarso anterior não espatulado, cilíndrico, com um ou mais artículos e garras pretarsais distintas (Fig. 25.119) **20**

20(19). Membrana do hemiélitro com venação (Fig. 25.120). Sifão respiratório presente no final do corpo (Figs 25.121–122) ... **21**
— Membrana do hemiélitro sem venação (Fig. 25.123). Sifão respiratório ausente **22**

21(20). Todos os tarsos uniarticulados. Pernas posteriores sem franja de cerdas. Sifão respiratório filiforme, não retrátil e geralmente longo (Fig. 25.121) ..... **Nepidae**
— Tarsos bi- ou triarticulados; raramente protarso uniarticulado. Pernas posteriores com franja de cerdas. Sifão respiratório achatado, retrátil e curto (Fig. 25.122) ..... **Belostomatidae**

22(20). Superfície dorsal do corpo achatada a levemente convexa (Figs 25.124–125). Pernas anteriores raptoriais **23**
— Superfície dorsal do corpo geralmente convexa (Figs 25.126–128). Pernas anteriores não ou apenas levemente raptoriais **24**

23(22). Antenas longas, estendendo-se além das margens laterais da cabeça. Fêmur anterior não ou pouco alargado. Corpo com até 4 mm de comprimento ..... **Potamocoridae**
— Antenas curtas, não excedendo as margens laterais da cabeça (Fig. 25.98). Fêmur anterior muito alargado. Corpo com mais de 4 mm de comprimento ..... **Naucoridae**

24(22). Corpo alongado, sem pontuações na superfície dorsal (Fig. 25.126), com pelo menos 4 mm de comprimento. Pernas posteriores mais longas do que as anteriores e medianas. Garras pretarsais posteriores inconspícuas ..... **Notonectidae**
— Corpo globoso, com superfície dorsal pontuada (Figs 25.127–128) e menos de 4 mm de comprimento. Pernas subiguais em comprimento. Garras pretarsais posteriores bem desenvolvidas **25**

25(24). Cabeça fusionada com o pronoto, apesar de uma sutura suprimida às vezes ser aparente (Fig. 25.129). Antenas uniarticuladas na forma braquíptera e biarticuladas na forma macróptera. Rostro quadriarticulado ..... **Helotrephidae**
— Cabeça não fusionada com o pronoto (Fig. 25.130). Antenas e rostro triarticulados ..... **Pleidae**

26(8). Jugas (placas mandibulares) muito desenvolvidas e conspícuas, normalmente ultrapassando e envolvendo o ápice do clípeo ..... **Thaumastocoridae**
— Jugas não tão desenvolvidas, nunca ultrapassando o ápice do clípeo **27**

27(26). Rostro claramente com quatro artículos, inserido ventralmente na cabeça, primeiro artículo atingindo (ou quase) a margem posterior da cabeça. Fóssula esponjosa ausente **28**
— Rostro com três artículos distintos, inserido anteriormente na cabeça; se com quatro artículos, o primeiro nunca atinge a margem posterior da cabeça. Fóssula esponjosa geralmente presente em um ou mais pares de pernas **30**

28(27). Pronoto e hemiélitro areolado. Hemiélitro de textura uniforme, sem a divisão típica com cório e membrana. Pedicelo curto. Ocelos sempre ausentes (Cantacaderinae e Tinginae) ..... **Tingidae** (parte)
— Pronoto e hemiélitro nunca areolado, embora profundamente pontuado algumas vezes. Hemiélitro típico com cório e membrana distinta (Fig. 25.164b). Raramente coleopteroide. Pedicelo alongado, normalmente muito mais longo que o escapo. Ocelos presentes ou ausentes. Tarsos dímeros ou trímeros **29**

29(28). Macrópteros ou braquípteros, raramente coleopteroides. R+M nunca elevada, em forma de quilha. Olho composto desenvolvido. Tricobótrias presentes no meso e metafêmur. Genitália masculina assimétrica. Tarsos dímeros ou trímeros. Ocelos presentes ou ausentes ..... **Miridae**
— Normalmente coleopteroides. Dorso muito pontuado. Olho composto reduzido e ocelos ausentes. Se macrópteros, R+M do hemiélitro elevada, formando uma quilha, olho composto desenvolvido e ocelos presentes. Tricobótrias nunca presentes no meso- e metafêmur. Genitália masculina simétrica. Tarsos dímeros ..... **Tingidae** (parte)

30(27). Sulco prosternal normalmente na forma de uma estrutura estridulatória (*stridulitrum*), recebendo o lábio (Fig. 25.169). Lábio normalmente curto, robusto e curvado, raramente delicado e reto. Cabeça estriada atrás do olho, frequentemente com uma impressão transversal anterior aos ocelos. Membrana do hemiélitro normalmente com duas células fechadas grandes (às vezes mais de duas), ou raramente com poucas veias longitudinais (por ex. Fig. 25.172) ..... **Reduviidae**
— Sem sulco prosternal. Lábio reto ou curvo. Cabeça não estriada após o olho, nunca com uma impressão transversal anterior aos ocelos. Venação da membrana variável **31**

31(30). Antena com cinco segmentos aparentes **32**
— Antena com quatro segmentos **33**

32(31). Escutelo com 1 a 7 pares de tricobótrias laterais. Membrana com uma protuberância corial normalmente visível em vista ventral (Prostemmatinae) ..... **Nabidae** (parte)
— Escutelo sem tricobótrias laterais e membrana sem protuberância corial ..... **Pachynomidae**

33(31). Hemiélitro normalmente bem desenvolvido. Nunca ectoparasitos **34**
— Hemiélitro estafilinoide, como pequenas almofadas. Ectoparasitos temporários: olho composto reduzido; todos os tarsos trímeros ..... **Cimicidae**

34(33). Fratura costal presente nas formas macrópteras, normalmente demarcando um cúneo distinto (Fig. 25.164b). Espécimes geralmente menores do que 4 mm. Rostro reto **35**
— Fratura costal ausente nas formas macrópteras, sem cúneo. Espécimes sempre acima de 4 mm de comprimento. Rostro levemente curvo (Nabinae) ..... **Nabidae** (parte)

35(34). Tarsos dímeros. Genitália masculina simétrica, parâmeros alongados e igualmente desenvolvidos .... **Plokiophilidae** (parte)
— Tarsos trímeros. Genitália masculina simétrica ou assimétrica **36**

36(35). Genitália masculina simétrica, parâmeros alongados. Cápsula genital tubular. Glândulas coriais presentes. Comensais em teias de aranhas .... **Plokiophilidae** (parte)
— Genitália masculina assimétrica, parâmero esquerdo com forma variável, parâmero direito reduzido. Cápsula genital frequentemente curta e larga. Glândulas coriais ausentes **37**

37(36). Segmentos abdominais I e II com conexivo (laterotergitos), demais segmentos apenas com os esternos. Sem mecanismo de inseminação traumática ..... **Lasiochilidae**
— Conexivo (laterotergitos) presente em todos os segmentos abdominais. Com mecanismo de inseminação traumática ..... **Anthocoridae**

38(5). Tricobótrias abdominais em pares dispostos lateralmente no abdômen. Escutelo amplo, estendendo-se pelo menos até o ápice do clavo, frequentemente recobrindo grande parte do abdômen. Antena geralmente pentâmera. Cápsula genital ampla, mais ou menos achatada dorso-ventralmente, com abertura distal ..... **Pentatomoidea** ... **41**
— Tricobótrias abdominais dispostas lateralmente ou medianamente, todas ou pelo menos parte delas em conjuntos de três. Escutelo relativamente pequeno, não se estendendo ao ápice do clavo. Antena tetrâmera. Cápsula genital geralmente arredondada, tanto ventral quando caudal, com abertura dorsal **39**

39(38). Membrana do hemiélitro com quatro ou cinco veias simples, quase sempre destituída de células basais ... **Lygaeoidea** ... **52**
— Membrana do hemiélitro com oito ou mais veias, estas frequentemente anastomosadas e formando células basais ... **40**

40(39). Ocelos presentes. Aberturas das glândulas odoríferas dorsais geralmente divididas (exceto Rhopalidae). Raramente com coloração aposemática ..... **Coreoidea** ... **56**
— Ocelos ausentes. Aberturas das glândulas odoríferas dorsais nunca divididas. Frequentemente com coloração aposemática ..... **Pyrrhocoroidea** ... **55**

41(38). Escutelo cobrindo a maior parte da asa anterior ... **48**
— Escutelo deixando a maior parte da asa anterior exposta, mesmo quando o escutelo atinge o ápice do abdômen ... **42**

42(43). Orifício da glândula odorífera metatorácica próximo da margem lateral da pleura. Antena com três artículos ....**Phloeidae**
— Orifício da glândula odorífera metatorácica distante da margem lateral da pleura. Antena com quatro ou cinco artículos **43**

43(42). Cada par de tricobótrias nos esternos III–VII em um amplo calo (Fig. 25.196), localizado internamente ao espiráculo adjacente ..... **Dinidoridae**
— Tricobótrias não situadas em um amplo calo, ambas (se pareadas) raramente internas aos espiráculos, em todos os esternos **44**

44(43). Pronoto estendendo-se sobre a base do escutelo (Fig. 25.231) ..... **Tessaratomidae**
— Pronoto terminando na base do escutelo **45**

45(44). Espinhos tibiais, se presentes, confinados ao ápice das tíbias **46**
— Espinhos tibiais presentes em grande número, em adição àqueles do ápice das tíbias e em adição às cerdas **47**

46(47). Tarsos dímeros. Esterno VIII nos machos exposto. Órgão de Pendergrast (Fig. 25.189) usualmente presente nas fêmeas ..... **Acanthosomatidae**
— Tarsos trímeros. Esterno VIII nos machos encoberto pelo esterno VII. Órgão de Pendergrast ausente nas fêmeas .... **Pentatomidae** (parte)

47(45). Tíbia anterior usualmente expandida (Fig. 25.192a), às vezes em forma de foice (Fig. 25.193), com o tarso inserido na metade do seu comprimento, portando uma fileira lateral de espinhos especiais, robustos, senão em forma de foice. Ápice do escutelo usualmente estreitamente arredondado ... **Cydnidae**
— Tíbia anterior subcilíndrica, espinhos na margem lateral não notavelmente mais largos do que os demais. Ápice do escutelo distintamente arredondado .... **Cydnidae** (**Thyreocorinae** - parte)

48(41). Tarsos dímeros ..... **Megarididae**
— Tarsos trímeros **49**

49(48). Tíbias com muitos espinhos em adição àqueles do ápice e em adição às cerdas; se poucos espinhos, laterais do pronoto franjadas com cerdas longas ..... **Cydnidae** (**Thyreocorinae** - parte)
— Espinhos tibiais, se presentes, confinados ao ápice **50**

50(49). Suturas abdominais completas, alcançando a margem lateral. Pedicelo mais longo que o seu diâmetro **51**
— Suturas abdominais obsoletas, lateralmente aos espiráculos. Comprimento do pedicelo subigual ao diâmetro .... **Canopidae**

51(50). Tricobótrias pareadas. Freno ausente .... **Scutelleridae**
— Tricobótrias não pareadas. Freno curto .... **Pentatomidae** (parte)

52(39). Tarsos dímeros. Ocelos ausentes. Tricobótrias ausentes nos urosternitos IV e V, frequentemente ausentes em outros urosternitos ..... **Piesmatidae**
— Tarsos trímeros. Ocelos presentes. Tricobótrias presentes nos urosternitos IV e V **53**

53(52). Ocelos envolvidos por um calo distinto **54**
— Ocelos não envolvidos por calo distinto ..... **Lygaeidae**

54(53). Espiráculos abdominais nos segmentos V e VI ventrais ..... **Colobathristidae**
— Espiráculos abdominais nos segmentos V e VI dorsais .. .. **Berytidae**

55(40). Antena inserida atrás de uma linha imaginária transversal atravessando a metade da altura dos olhos .... **Largidae**
— Antena inserida bem adiante dos olhos .... **Pyrrhocoridae**

56(40). Ruga da glândula de cheiro metatorácica extremamente reduzida ou ausente ..... **Rhopalidae**
— Ruga da glândula de cheiro metatorácica desenvolvida **57**

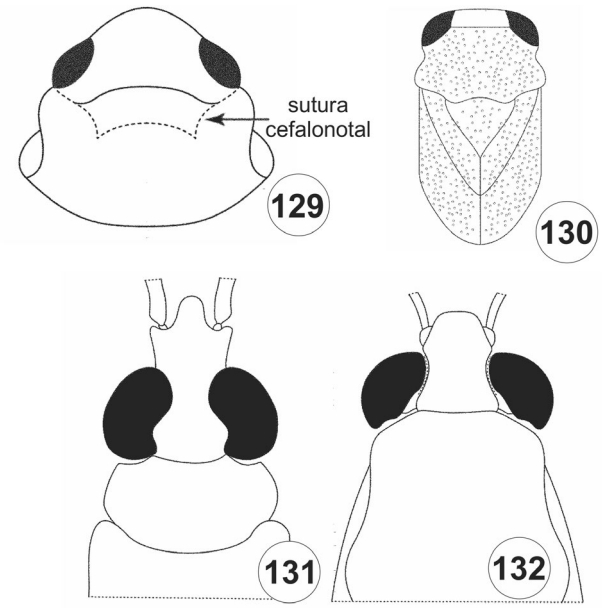
57 (56). Cabeça grande em relação ao tamanho do corpo. Búculas curtas (Figs 25.246–248), não atingindo a base da antena. Margem posterior do pronoto geralmente subigual à largura da cabeça, raramente atingindo duas vezes essa largura. Tíbias não sulcadas. Geralmente mirmecomórficas, especialmente as ninfas ..... **Alydidae**

— Cabeça pequena em relação ao tamanho do corpo. Búculas atingindo a inserção da antena (por ex. Fig. 25.249). Margem posterior do pronoto distintamente mais larga que a cabeça. Tíbias sulcadas (exceto Pseudophloeinae) ..... **Coreidae**

ENICOCEPHALOMORPHA. Os membros dessa infraordem são insetos pequenos (2–15mm de comprimento), longos e estreitos com coloração críptica variando do amarelo ao preto. A cabeça subdividida em lobo anterior e posterior por uma constrição pós-ocular conspícua, gula longa. Ocelos, quando presentes, situados no lobo posterior, distante dos olhos. Rostro com quatro artículos, curto, reto ou curvo, nunca excedendo o comprimento da cabeça, muitas vezes estendido anteriormente e não dobrado sob a cabeça. Antenas curtas e flageliformes. Asas anteriores membranosas ou tégminas, às vezes reduzidas ou ausentes. Pernas anteriores geralmente raptoriais com tíbias dilatadas, tarsos uni ou bissegmentados. Machos com genitália simétrica e fêmeas com ou sem ovipositor. Esse táxon é formado por espécies predadoras que se alimentam de insetos e outros artrópodes de corpo mole. Suas espécies possuem hábitos crípticos e observações sobre biologia e ecologia são raras. São encontradas vivendo na serapilheira e sob cascas de árvores, mas também em locais tão distintos quanto acúmulos de detritos em partes altas das árvores, pedras às margens de cursos de água, e associados com formigas e abelhas (Wygodzinsky & Schmidt 1991, Usinger 1945, Schuh 1970, Kritsky 1977, Villiers 1960, Fernandes & Weirauch 2015).

Aenictopecheidae. São percevejos muito pequenos (2,6–10mm) e raramente coletados. A família é dividida em quatro subfamílias, dez gêneros e 20 espécies (Štys 1995a, 2002), mas apenas *Tornocrusus browni* Wygodzinsky & Schmidt (Aenictopecheinae) é registrada para o Brasil. As espécies desse gênero são difíceis de identificar devido a sua semelhança e muitas espécies novas devem existir em nossa fauna. Possuem hábitos cavadores, sendo encontrados nas camadas superficiais de solo ou em áreas de acúmulo de detritos. Há registros de sua ocorrência sob cascas de árvores, embaixo de pedras e na bainha das folhas. Têm hábitos entomófagos. As formas macrópteras são atraídas pela luz. Membros dessa família podem ser distinguidos de enicocefalídeos pelo lobo posterior do pronoto fracamente demarcado e pela presença de uma fratura costal curta. O trabalho de Wygodzinsky & Schmidt (1991) é a fonte mais completa de informações sobre essa família com diagnoses, chaves e ilustrações.

Enicocephalidae (Fig. 25.91). A grande maioria das espécies conhecidas de Enicocephalomorpha, assim como informações sobre biologia e ecologia, pertence a essa família. Contém cerca de 300 espécies descritas distribuídas em 47 gêneros e cinco subfamílias (Štys 1995a, 2002), mas existe grande número de espécies ainda não descritas segundo Štys (2008). As espécies são pequenas (2–15mm) e geralmente possuem cores crípticas, variando do amarelo ao preto. É a única família de Heteroptera com enxameamento, algumas vezes composto por mais de uma espécie; os enxames têm um número muito maior de machos do que de fêmeas e devem estar relacionados com o acasalamento (Kritsky 1977, Štys 1981). O dimorfismo sexual secundário está presente, as fêmeas geralmente sendo bem maiores que os machos, com cabeça e pernas mais robustas. O polimorfismo alar é comum e, nas formas micrópteras e ápteras, está acompanhado



Figuras 25.129–132. Morfologia, vd. **129**, Helotrephidae, cabeça e parte do tórax; **130**, Pleidae, hábito; **131**, Gerridae, *Cylindrostethus* Mayr, cabeça e parte do tórax; **132**, Gerridae, *Brachymetra* Mayr, cabeça e parte do tórax. Fonte: Moreira *et al.* (2018).

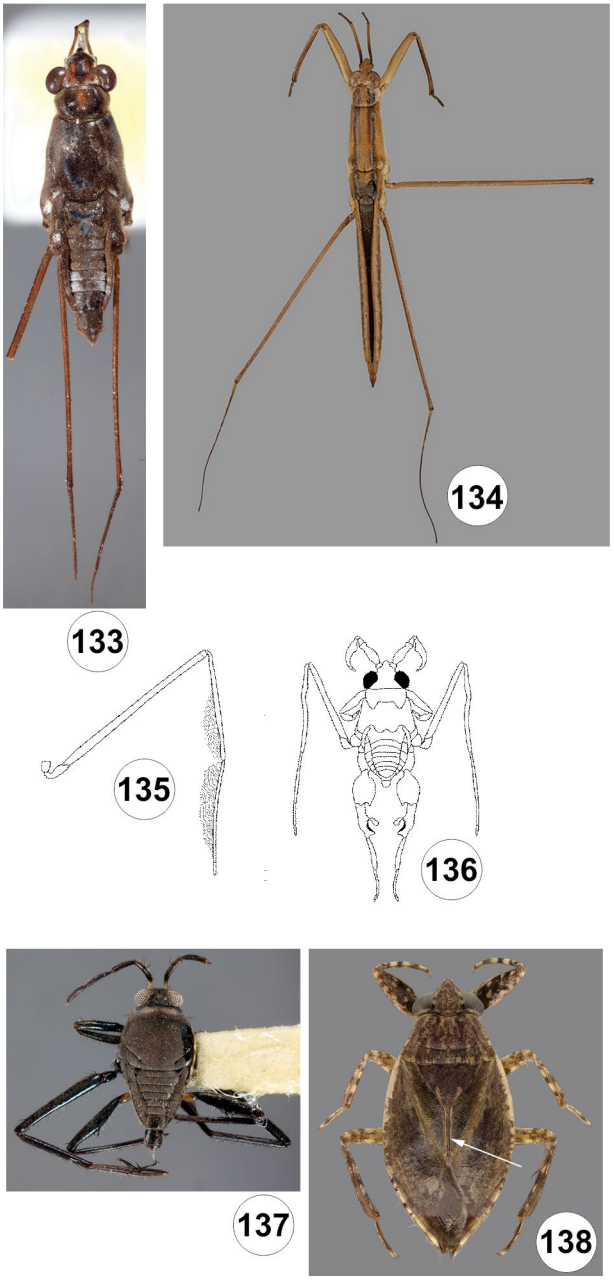
da perda dos ocelos, redução do tamanho do olho e modificação da forma do pronoto. No Novo Mundo, são desconhecidos machos ápteros. Wygodzinsky & Schmidt (1991) monografaram a fauna do Novo Mundo, para a qual reconhecem três subfamílias: Enicocephalinae, Alienatinae e Aenictopecheinae (aqui tratada como família). Neste trabalho os autores incluíram chaves para identificação dos gêneros e das espécies (exceto *Systelloderes* Blanchard), além da descrição de inúmeros táxons novos, revisões gerais de biologia e morfologia. Adicionalmente, Štys (2002) incluiu em sua chave novos caracteres diagnósticos para vários gêneros. No Brasil ocorre apenas a subfamília Enicocephalinae que está subdividida em duas tribos: Systelloderini, monotípica, com ampla distribuição mundial, sendo que apenas *Systelloderes spurculus* Stål, descrita do Rio de Janeiro, tem registro para o Brasil; em Enicocephalini, são conhecidos *Enicocephalus* Westwood, com seis espécies descritas para o Brasil por Wygodzinsky & Schmidt (1991), e *Neoncylocotis* Wygodzinsky & Schmidt, com quatro espécies descritas para o Brasil, sendo duas pelos autores do gênero. Membros do gênero *Systelloderes* vivem em locais com diferença de altitude e aparentemente possuem baixa mobilidade e um endemismo acentuado, assim se espera que este táxon possua dezenas de espécies novas (Wygodzinsky & Schmidt 1991, Štys 2008).

DIPSOCOROMORPHA. São os menores heterópteros conhecidos (1–2 mm, raramente chegando 4 mm de comprimento). Inclui mais de 350 espécies descritas, distribuídas historicamente em cinco famílias: Ceratocombidae, Dipsocoridae, Schizopteridae, Hypsipterygidae e Stemmocryptidae, sendo que apenas as três primeiras ocorrem no Brasil (Štys 1983, 1995b, Weirauch & Štys 2014). A família Ceratocombidae surgiu como parafilética em análises que combinavam dados morfológicos e moleculares, para recuperar a família como monofilética foi criada a família Trichotonannidae que é o grupo-irmão das demais famílias que

compõem Dipsocoromorpha (Schuh & Weirauch 2020). Esse grupo é caracterizado por uma coloração críptica, geralmente marrom ou preta. Cabeça fortemente inclinada para baixo. Antenas com escapo e pedicelo curtos e segmentos flageliformes fortemente cerdosos. Primeiro segmento do tórax lateralmente inflado. Asas posteriores variando de membranosas a élitros (em algumas espécies de Ceratocombidae e muitas de Schizopteridae, particularmente nas fêmeas). Genitália masculina simétrica ou assimétrica com apêndices genitais e pré-genitais não encontrados em outros grupos de percevejos. (Štys 1995b). Os dipsocoromorfos são predadores de outros artrópodes como colêmbolos e ácaros e vivem na serapilheira, embaixo de pedras próximas a cursos de água, na vegetação baixa e no dossel de árvores altas. Mas a observação direta de sua biologia e ecologia são raras (Weirauch & Fernandes 2015). A família Dipsocoridae não possui espécies descritas para o Brasil, mas várias espécies não identificadas dos gêneros *Cryptostemma* Herrich-Schäffer and *Pachycoleus* Fieber são conhecidas de material de solo, especialmente serapilheira. Essa família pode ser identificada pela fratura costal longa que quase atinge a veia medial e a asa pergaminosa. Evaporatório da glândula de cheiro desenvolvido. Esses insetos raramente atingem 3 mm de comprimento, possuem o corpo alongado, e como outros membros da infraordem, possuem coloração críptica.

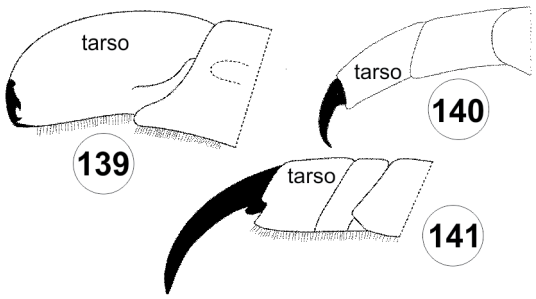
Ceratocombidae. As espécies incluídas nesta família são pequenas (1,5 a 3,0 mm de comprimento) com coloração variando do amarelo ao castanho-escuro. São caracterizadas por antena flageliforme. Propleura pouco expandida e articulação da procoxa exposta. Macrópteros com asa posterior com fratura costal muito curta interrompendo a veia marginal. Espiráculos nos segmentos II a VIII geralmente dorsais. Genitália do macho simétrica. Fêmea com ovipositor bem desenvolvido (Štys 1995b). São reconhecidas duas subfamílias (Ceratocombinae e Issidomiminae), as quais contêm seis gêneros e aproximadamente 40 espécies, mas no Brasil ocorre apenas Ceratocombinae. Para o Brasil, McAtee & Malloch (1925) listaram *Ceratocombus* (*C.*) *brasiliensis* Reuter e *C. (Xylonannus) cuneatus* McAtee & Malloch. O gênero *Ceratocombus* é encontrado na serapilheira e em musgos e sua diversidade certamente é muito maior do que as duas espécies conhecidas para o Brasil. Štys (1995b e Schuh & Weirauch 2020) estimram centens de espécies ainda por descrever.

Schizopteridae. (Figs 25.92–95). Este táxon é formado por espécies geralmente pequenas (0,5 e 2 mm de comprimento) e de coloração críptica, variando do castanho ao negro. O corpo é robusto com pontuações e outras ornamentações, bem como uma cobertura de cerdas curtas. A cabeça é fortemente inclinada ventralmente. Os segmentos antenais I e II são curtos e robustos, enquanto III e IV são filiformes, longos e delicados. Parte lateral do primeiro segmento do tórax (proepisterno) fortemente dilatado e projetado anteriormente. Coxim adesivo metasternal desenvolvido, possivelmente para facilitar o salto. Asas posteriores sem fratura costal ou medial, variando de membranosas com veias esclerosadas até totalmente esclerosadas, lembrando élitros. Genitália do macho assimétrica com grande desenvolvimento do lado direito, segmentos pré-genitais VI–VIII geralmente com modificações ou projeções, sempre para o lado direito (Emsley 1969, Štys 1995b). Emsley (1969) monografou



Figuras 25.133–138. Morfologia. **133–136**, Gerridae; **133**, Neogerris sp., hábito, vd; **134**, Cylindrostethus sp., hábito, vd; **135**, *Halobates* sp., perna mediana, vl; **136**, *Rheumatobates* Bergroth, hábito, vd; **137**. Veliidae, hábito, vd; **138.** Belostomatidae, hábito, vd, detalhe da comissura claval (seta). Fontes: Figs 133–134, 137, C.F.B. Floriano; 135, 136, Moreira *et al.* (2018); 138, R.W. Sites.

a família, sendo esta ainda a principal fonte de informações sobre biologia, ecologia e taxonomia da família. As espécies vivem basicamente na serapilheira, mas exemplares foram capturados em armadilhas de interceptação de voo, no dossel amazônico e sob casca de árvores. Isso indica que as espécies de Schizopteridae devem ser mais móveis do que se pensa (Weirauch & Fernandes 2015). No trabalho de Weirauch & Štys (2014) as subfamílias Schizopterinae, Hypselosomatinae e Ogerinae apareceram como monofiléticas. Mas em trabalhos recentes com dados morfológicos e moleculares, onde grande número de espécies foi usado como amostra, Ogerinae e Schizopterinae aparecem como um



Figuras 25.139–141. Belostomatidae, ápice da tíbia e tarso anterior, vl. **139**, *Horvathinia* sp; **140**, *Belostoma* sp; **141**, *Lethocerus* Mayr. Fontes: Moreira *et al.* (2018).

clado (Knyshov *et al*. 2020). Assim, a família ficou apenas com Schizopterinae e Hypselosomatinae. A fauna brasileira é pouquíssima conhecida, possuindo registro de cerca de 30 espécies pertencentes a 12 gêneros das duas subfamílias (Emsley 1969, Hoey-Chamberlain & Weirauch 2016, Almeida *et al*. 2019, 2020, 2022). As análises de amostras de solo, especialmente da Amazônia, têm apontado a existência de grande número de espécies novas para o Brasil.

Chave para as subfamílias de Schizopteridae (Adaptado de Schuh & Weirauch 2020)

1. Olhos muito grandes, cabeça claramente mais larga que a parte anterior do protórax; seis ou sete pares de espiráculos abdominais; ovipositor bem desenvolvido ... **Hypselosomatinae**

— Olhos pequenos; cabeça tão larga ou pouco mais larga que a parte anterior do protórax; três pares de espiráculos abdominais; ovipositor não desenvolvido ... **Schizopterinae**

GERROMORPHA. Gerromorfos são heterópteros semiaquáticos e reconhecidos como um grupo monofilético. A maioria das espécies possui a capacidade de deslizar sobre a superfície da água, vivendo a maior parte de suas vidas nesses ambientes. Ocupam praticamente todos os ambientes aquáticos e são os únicos insetos que obtiveram sucesso em colonizar o mar aberto. Todos são predadores de outros insetos e invertebrados. Possuem cabeça geralmente alongada antes do olho e cilíndrica. Apêndices muitas vezes longos e finos. Coloração discreta e predominantemente escura na maior parte das espécies. Andersen (1982) apontou várias sinapomorfias para o grupo, como: três ou quatro pares de tricobótrias cefálicas inseridos em pontuações profundas; epifaringe com projeção externa longa e estreita; pretarso com arólio ventral e outro dorsal, sendo que o ventral pode ser bastante modificado; duas camadas de cerdas cobrindo a cabeça, tórax e segmentos basais do abdômen, com cerdas curtas densamente distribuídas e cerdas longas esparsas; e complexo ginatrial da fêmea com espermateca tubular, longa e glandular. Polimorfismo das asas bastante comum, podendo haver formas áptera, micróptera, braquíptera e macróptera em uma mesma espécie. O trabalho de Andersen (1982) é a referência mais abrangente sobre Gerromorpha, tratando de morfologia, adaptações à vida aquática, filogenia, biogeografia, classificação supragenérica, listas dos gêneros e chaves para identificação. Para a fauna brasileira e neotropical, os trabalhos de Moreira (2015) e Moreira *et al.* (2018) fornecem informações relevantes sobre morfologia, biologia, ecologia, classificação e diversidade, além de chaves de identificação para famílias e gêneros.

Gerridae (Fig. 25.108). Passam praticamente toda vida na superfície de águas abertas e são os gerromorfos mais conhecidos. O corpo pode ser globoso, cilíndrico ou alongado, na maioria das vezes com apêndices longos e delicados. Variam de 1,6 a 36 mm de comprimento. São encontrados em poças, lagos ou outros locais com água parada. Algumas espécies habitam águas rápidas ou ambientes como mangues, estuários, enseadas ou mar aberto. Cabeça normalmente prolongada após o olho. Ocelos ausentes. Quatro pares de tricobótrias cefálicas na maioria das subfamílias, em vez dos três pares encontrados nos outros gerromorfos. Escapo normalmente mais longo e robusto que os demais antenômeros. Rostro normalmente ultrapassando o prosterno. Pronoto sem colar, estendido póstero-medianamente, recobrindo o mesonoto em formas macrópteras. Mesotórax alongado. Perna anterior curta e usualmente robusta. Pernas média e posterior geralmente delicadas e alongadas. Tarsos dímeros. Pretarsos inseridos anteapicalmente. Garras da perna anterior mais desenvolvidas que as demais. São reconhecidas oito subfamílias (Andersen 1982): Charmatometrinae, Cylindrostethinae, Eotrechinae, Gerrinae, Halobatinae, Ptilomerinae, Rhagadotarsinae e Trepobatinae, contendo quase 70 gêneros e mais de 750 espécies (Polhemus & Polhemus 2008). Charmatometrinae está representada no Brasil por *Brachymetra* Mayr (cinco espécies); Cylindrostethinae por *Cylindrostethus* Mayr (oito); Gerrinae por *Limnogonus* Stål (cinco), *Neogerris* Matsumura (seis) e *Tachygerris* Drake (cinco); Halobatinae por *Halobates* Eschscholtz (uma); Rhagadotarsinae por *Rheumatobates* Bergroth (oito). Trepobatinae contém mais gêneros no Brasil: *Halobatopsis* Bianchi (quatro), *Lathriobatoides* Polhemus (uma), *Metrobates* Uhler (três), *Ovatametra* Kenaga (sete), *Telmatometra* Bergroth (três) e *Trepobates* Uhler (uma). Podemos citar como trabalhos que ajudam a identificar espécies da fauna brasileira as contribuições de Kenaga (1941, 1942), Hungerford (1954), Nieser (1970c, 1993, 1994), Nieser & Melo (1997, 1999), Floriano *et al.* (2016) e Cordeiro (2017).

Chave para as subfamílias de Gerridae (adaptada de Moreira *et al.* 2018)

1. Olhos reniformes, chanfrados na margem interna (Fig. 25.131) **2**

— Olhos inteiros, com margem interna reta a convexa (Fig. 25.132) **3**

2(1). Corpo muito longo e cilíndrico, pelo menos 6,5 vezes mais longo que sua maior largura (Fig. 25.134) ... **Cylindrostethinae**

— Corpo mais curto e robusto, no máximo 5,5 vezes mais longo que sua maior largura (Fig. 25.133) ... **Gerrinae**

3(1). Tíbia e tarsômero I da perna mediana com franja de cerdas longas (Fig. 25.135). Hábitat marinho ... **Halobatinae**

— Tíbia e tarsômero I da perna mediana sem franja de cerdas longas. Hábitat límnico ou estuarino **4**

4(3). Tarsômero II da perna anterior no máximo duas vezes o comprimento do tarsômero I ..... **Charmatometrinae**

— Tarsômero II da perna anterior mais de duas vezes o comprimento do tarsômero I **5**

5(4). Fêmur mediano mais longo que a tíbia mediana e que o fêmur posterior. Fêmur posterior modificado nos machos de algumas espécies (Fig. 25.136) ... **Rhagadotarsinae**

— Fêmur mediano mais curto que a tíbia mediana e que o fêmur posterior. Fêmur posterior nunca modificado ... **Trepobatinae**

Hebridae (Fig. 25.105)**.** Variam entre 1,3 e 3,7 mm de comprimento e lembram pequenos veliídeos à primeira vista. Possuem hábitos crípticos, o que provavelmente está relacionado com o baixo número de espécies registradas no Brasil. Podem ser encontrados associados à vegetação da margem de pequenos cursos d'água e rios, vivendo muitas vezes no interstício formado pelo emaranhado de plantas marginais. Antena curta, escapo mais longo ou subigual ao pedicelo, distiflagelo dividido ou não por uma área membranosa média, que dá a impressão da existência de cinco artículos antenais. Búcula desenvolvida, escondendo os dois primeiros artículos do rostro em vista lateral. Adultos com tarsos dímeros. Pretarso inserido apicalmente. São conhecidas mais de 220 espécies incluídas em nove gêneros das subfamílias Hebrinae e Hyrcaninae (Andersen 1981; Polhemus & Polhemus 2008). No Brasil, ocorre apenas Hebrinae, com *Lipogomphus* Berg (uma espécie), *Merragata* White (duas) e *Hebrus* Curtis (seis). A fauna neotropical da família é muito pouco estudada e a última lista de espécies da região pode ser encontrada em Drake & Chapman (1958). Não há chaves para as espécies do Brasil, devendo-se recorrer às descrições originais e comparação com tipos para a identificação, o que muitas vezes não é possível no caso das fêmeas.

Hydrometridae (Fig. 25.104)**.** A maioria com corpo e apêndices muito longos. Olho composto inserido longe da base da cabeça. Variam de 2,7 a 22 mm de comprimento. São encontrados na vegetação ou rochas da margem de córregos e rios, podendo ser também semiterrestres ou até cavernícolas. Cabeça alongada antes e depois do olho composto. Par posterior de tricobótrias cefálicas inserido em tubérculos, exceto em *Hydrometra* Latreille. Ocelos presentes ou ausentes. Distiflagelo com uma invaginação apical, geralmente cercada por cerdas modificadas. Tarsos trímeros. Pretarso normalmente inserido no ápice da tíbia, exceto em *Limnobatodes* Hussey, onde é anteapical. Estão divididos em três subfamílias, Heterocleptinae, Hydrometrinae e Limnobatodinae, com dez gêneros e mais de 125 espécies recentes (Andersen 1977; Polhemus & Polhemus 2008, 2010; Polhemus & Ferreira 2018). No Brasil, Heterocleptinae está representada por *Veliometra* Andersen (uma espécie); Hydrometrinae por *Bacillometra* Esaki (uma), *Cephalometra* Polhemus & Ferreira (uma), *Hydrometra* (nove) e *Spelaeometra* Polhemus & Ferreira (uma); e Limnobatodinae por sua única espécie, *Limnobatodes paradoxus* Hussey. Uma chave de identificação para as espécies de *Hydrometra* registradas no país foi apresentada por Moreira & Barbosa (2013).

Chave para as subfamílias de Hydrometridae (adaptada de Moreira *et al.* 2018)

1. Garras pretarsais anteapicais (Fig. 25.103) ... **Limnobatodinae**
— Garras pretarsais apicais (Fig. 25.102) **2**

2(1). Ocelos presentes. Articulação entre o escapo e o pedicelo anteapical ..... **Heterocleptinae**
— Ocelos ausentes. Articulação entre o escapo e o pedicelo apical ..... **Hydrometrinae**

Mesoveliidae (Fig. 25.107)**.** Considerada a família-irmã de todos os demais Gerromorpha. Variam muito na forma e desenvolvimento das asas. A maioria das espécies vive associada à vegetação da margem, vegetação flutuante ou em áreas abertas sobre a água, mas há outras higropétricas, terrestres ou até que co-habitam tocas de caranguejos em manguezais. Ocelos ausentes ou presentes. Base do rostro não encoberta pelas búculas. Pronoto truncado posteriormente. Escutelo desenvolvido. Venação da asa posterior reduzida. Tarsos trímeros. Atualmente, divide-se em duas subfamílias, Madeoveliinae e Mesoveliinae, com 12 gêneros e cerca de 45 espécies (Andersen & Polhemus 1980; Damgaard *et al.* 2012). Madeoveliinae está representada no Brasil por *Mesoveloidea* Hungerford (uma espécie) e Mesoveliinae por *Cryptovelia* Andersen & Polhemus (uma), *Darwinivelia* Andersen & Polhemus (uma) e *Mesovelia* Mulsant & Rey (quatro). As espécies do último gênero registradas no Brasil até o momento podem ser identificadas com auxílio do trabalho de Spangler (1990).

Chave para as subfamílias de Mesoveliidae (adaptada de Moreira *et al.* 2018)

1. Macrópteros **2**
— Ápteros ..... **Mesoveliinae** (parte)

2(1). Ocelos ausentes. Garras pretarsais anteapicais .... **Madeoveliinae**
— Ocelos presentes. Garras pretarsais apicais .... **Mesoveliinae** (parte)

Veliidae (Fig. 25.137). Possui, junto com Gerridae, alto grau de adaptação à vida sobre a superfície da água. Corpo robusto, variando de 1 a 10,5 mm de comprimento. Ocupam grande quantidade de hábitats aquáticos, incluindo a superfície do mar e água acumulada em bromélias e ocos de árvores em florestas tropicais. Podem ser encontrados em águas abertas vagarosas ou rápidas, formando grandes grupos de indivíduos. Cabeça curta e larga, com um sulco mediano raso com um par de pontuações profundas junto ao ângulo póstero-mediano do olho. Olho composto grande; ocelos ausentes, exceto em Ocelloveliinae, endêmica da África meridional. Encaixe da antena sob o olho não visível dorsalmente. Rostro atingindo o mesosterno; terceiro artículo mais longo. Pronoto desenvolvido nas formas macrópteras, cobrindo o meso- e metanoto e parte do tergo abdominal I. Formas ápteras com vários graus de redução do pronoto. Coxas do meso- e metatórax muito separadas. Mesosterno sulcado, mas não caracterizando um encaixe para o rostro. Metapleura com tufo distinto de cerdas longas. Tarsos mono-, di- ou trímeros, com pretarso anteapical. Sem glândulas odoríferas dorsais. Dividida em seis subfamílias – Ocelloveliinae, Rhagoveliinae, Perittopinae, Veliinae, Microveliinae e Haloveliinae –, abrigando mais de 60 gêneros e quase 1.000 espécies (Polhemus & Polhemus 2008). No Brasil, estão representadas Microveliinae, com *Euvelia* Drake (quatro espécies), *Husseyella* Herring (duas), *Microvelia* Westwood (33) e *Xiphovelia* Lundblad (uma); Rhagoveliinae, com *Rhagovelia* Mayr (54); e Veliinae, com *Callivelia* Polhemus (três), *Oiovelia* Drake & Maldonado-Capriles (oito), *Paravelia* Breddin (38), *Platyvelia* Polhemus & Polhemus (uma), *Steinovelia* Polhemus & Polhemus (duas) e *Stridulivelia* Hungerford (dez). Os trabalhos de Polhemus (1997), Rúdio & Moreira (2011), Moreira (2012), Rodrigues *et al.* (2014), Molano *et al.* (2016), Rodrigues & Moreira (2016), Floriano & Rodrigues (2016), Magalhães *et al.* (2016) e Floriano *et al.* (2017) podem auxiliar na identificação de espécies ocorrentes no Brasil.

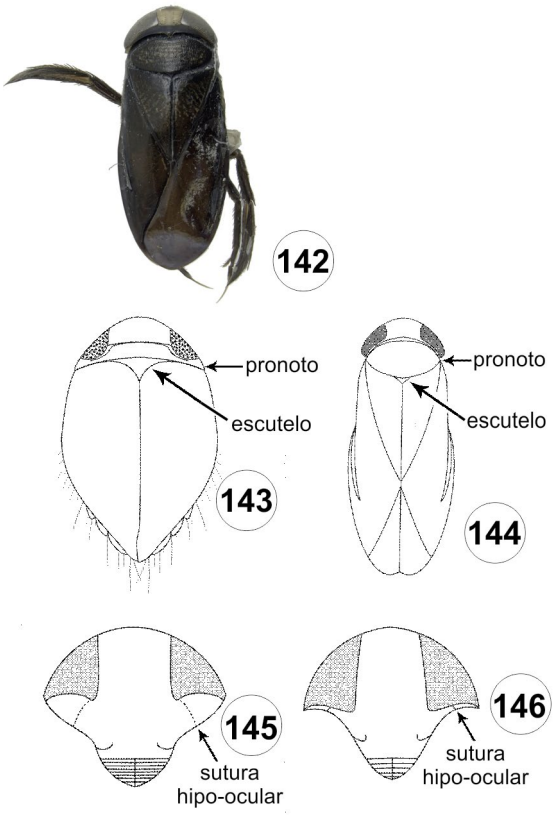
Chave para as subfamílias de Veliidae (adaptada de Moreira *et al.* 2018)

1. Fórmula tarsal 1–2–2 ..... **Microveliinae**
— Fórmula tarsal 2–2–2 ou 3–3–3 ..... **2**

2(1). Fórmula tarsal 2–2–2 ou 3–3–3. Tarso mediano profundamente fendido, com garras pretarsais e arólios modificados em um leque propulsor (Fig. 25.110) .. **Rhagoveliinae**
— Fórmula tarsal 3–3–3. Tarso mediano e estruturas pretarsais não como acima ..... **Veliinae**

NEPOMORPHA. Embora os indivíduos da maioria das famílias vivam submersos, os membros de Gelastocoridae e Ochteridae adaptaram-se para viver nas margens dos cursos d'água, sem o corpo fusiforme, nem pernas modificadas em remo como nas demais famílias. O comprimento dos nepomorfos varia de 1 mm, em Pleidae e Helotrephidae, até cerca de 130 mm, em alguns Belostomatidae. São predadores, exceto por algumas espécies de Corixidae, que se alimentam de algas e matéria vegetal em decomposição. Olho composto muito grande, ocupando quase totalmente a lateral da cabeça em vistas dorsal e lateral. Ocelos ausentes, exceto em Gelastocoridae e Ochteridae. Tricobótrias cefálicas ausentes. Rostro curto e robusto (exceto em Ochteridae), com três artículos aparentes (exceto Corixidae), com primeiro artículo muito reduzido. Antena no máximo ultrapassando levemente a margem da cabeça, robusta, com protuberância ou artículos fundidos, situada póstero-ventralmente, escondida em sulco ou cavidade. Perna anterior raptorial com a tíbia justaposta ao fêmur em algumas famílias. Pernas média e posterior geralmente achatadas e com fileiras de cerdas nas margens. Pretarsos, particularmente da perna anterior, às vezes com garra reduzida ou ausente. Asa anterior com freno junto ao escutelo e comissura claval, formando um hemiélitro com clavo distinto, cório e membrana distal. Órgãos escolopóforos normalmente presentes no meso- e metatórax, bem como no tergo abdominal I. Espiráculos do segmento abdominal I dorsais, segmentos II–VIII com espiráculos ventrais. Possuem grande variação nos mecanismos de respiração sob a água. Štys & Jansson (1988), seguidos por Schuh & Slater (1995), reconheceram 11 famílias. Alguns autores (e.g., Nieser 2002; Chen *et al.* 2005; Wang *et al.* 2021) consideram Micronectinae e Diaprepocorinae (Corixidae) como famílias distintas, não como parte desta última. Informações gerais sobre a infraordem e chaves para famílias e gêneros podem ser encontradas em Barbosa & Rodrigues (2015) e Moreira *et al.* (2018).

Belostomatidae (Fig. 25.138). São conhecidos popularmente como baratas-d'água. São grandes, variando de 10 a 130 mm de comprimento; exemplares de *Lethocerus* Mayr são os maiores percevejos. A forma do corpo varia de oval a alongada e achatada dorso-ventralmente. Coloração discreta e opaca, variando do verde ao castanho. Perna anterior raptorial, média e posterior achatadas, em forma de remo, adaptadas para natação. São encontradas em praticamente todos os ambientes de águas paradas ou lentas. São bons nadadores, mas predam de tocaia, aguardando parados a passagem da presa. São vorazes, podendo predar peixes e anfíbios maiores que eles mesmos. Estão divididos em duas subfamílias, Belostomatinae e Lethocerinae, com nove gêneros e cerca de 160 espécies (Polhemus & Polhemus 2008, Ribeiro *et al.* 2018). Belostomatinae está representada no Brasil



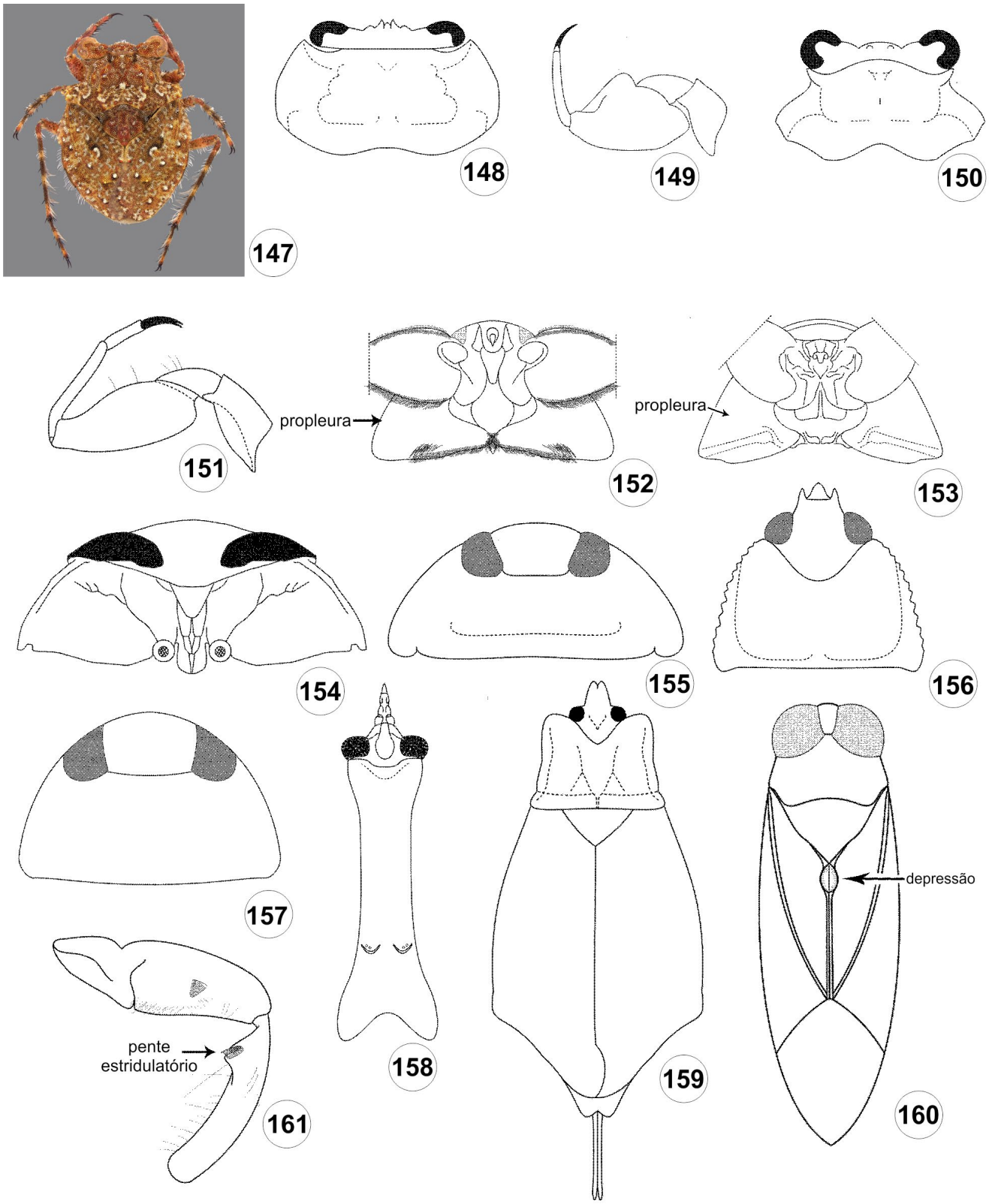
Figuras 25.142–146. Corixidae, hábito e morfologia. **142**, hábito, vd; **143**, *Synaptogobia* sp. hábito, vd; **144**, Corixinae, hábito, vd; **145,** *Heterocorixa* sp., cabeça, vf; **146,** Corixinae, cabeça, vf. Fontes: Fig. 142, J.F. Barbosa; 143–146, Moreira *et al.* (2018).

por *Belostoma* Latreille (46 espécies), *Horvathinia* Montandon (uma) e *Weberiella* De Carlo (uma); e Lethocerinae por *Lethocerus* Mayr (sete). Trabalhos que ajudam na identificação dos belostomatídeos brasileiros são os de Nieser (1975), Estévez & Polhemus (2001, 2007), Perez-Goodwyn (2006), Ribeiro (2007), Ribeiro & Alecrim (2008) e Ribeiro *et al.* (2017).

Chave para as subfamílias de Belostomatidae (adaptada de Moreira *et al.* 2018)

1. Tarso anterior com duas garras vestigiais (Fig. 25.139) ou com garra anterior desenvolvida e posterior de vestigial a ausente (Fig. 25.140) ..... **Belostomatinae**
— Tarso anterior com apenas uma garra longa (Fig. 25.141) ..... **Lethocerinae**

Corixidae *sensu lato* (Fig. 25.142). Possui a maior diversidade entre os heterópteros verdadeiramente aquáticos. A aparência lembra a dos notonectídeos, embora nadem com o dorso virado para cima, ao contrário destes últimos. Variam de 2,5 a 15 mm de comprimento. São encontrados preferencialmente em águas paradas, mas ocupam uma ampla gama de ambientes, incluindo águas salinas. Vivem associados ao substrato, onde predam ativamente outros invertebrados, sendo inclusive reconhecidos em alguns lugares como bons controladores de larvas de mosquitos. Algumas espécies alimentam-se de algas e matéria orgânica de origem vegetal em decomposição. Dorso achatado. Cabeça larga e hipognata. Ocelos ausentes. Antena com três ou quatro artículos, escondida entre os olhos e o protórax. Rostro alargado



Figuras 25.147–161. Morfologia e hábito. **147–151**, Gelastocoridae; **147**, hábito, vd; **148**. *Nerthra* sp., cabeça e pronoto, vd; **149**, *Nerthra* sp., perna anterior, vv; **150**. *Gelastocoris* sp., cabeça e pronoto, vd; **151**. *Gelastocoris* sp., perna anterior, vv; **152–157**, Naucoridae, cabeça e protórax, **152**, *Ambrysus* sp., vv; **153**, *Ctenipocoris* sp., vv; **154**, *Ctenipocoris* sp., vv; **155**, *Limnocoris* sp., vd; **156**, *Cryphocricos* sp., vd; **157**, *Placomerus* sp., vd; **158–159**, Nepidae, *Ranatra* sp., cabeça e pronoto, vd; **159**, *Telmatotrephes* sp., hábito, vd; **160–161**, Notonectidae, *Buenoa* sp.; **160**, hábito, vd; **161**, perna anterior, vv. Fontes: Fig. 147, R.W. Sites; 148–161. Moreira *et al.* (2018).

na base, achatado distalmente, não segmentado, sem mobilidade devido à fusão com a cabeça, normalmente com sulcos transversais e um canal longitudinal. Escutelo exposto ou escondido pelo pronoto. Hemiélitro com textura homogênea, área distal sem veias. Perna anterior relativamente curta. Tarsos monômeros, escavados na face interna e franjados com cerdas longas, em alguns casos fundidos às tíbias. Perna média longa e delicada, tarso mono- ou dímero, com um par de garras. Perna posterior achatada, em forma de remo, franjada com cerdas longas; tarso dímero. No senso mais amplo, está dividida em seis subfamílias – Corixinae, Cymatiainae, Diaprepocorinae, Heterocorixinae, Micronectinae e Stenocorixinae – e compreende 35 gêneros e mais de 600 espécies (Polhemus & Polhemus 2008, Barbosa & Rodrigues 2015). A depender da literatura consultada, Diaprepocorinae e Micronectinae podem ser consideradas famílias à parte. Corixinae é a maior das subfamílias, representada no Brasil por *Centrocorisa* Lundblad (uma espécie); *Sigara* Fabricius (11) e *Trichocorixa* Kirkaldy (três). Heterocorixinae, por *Heterocorixa* White (16). Micronectinae está representada no país por *Monogobia* Nieser & Chen (uma) e *Tenagobia* Bergroth (13); e Synaptogobiinae por *Synaptogobia* Nieser & Chen (duas). Para a fauna brasileira, os trabalhos de Hungerford (1948), Bachmann (1962), Nieser (1970a, 1975) e Nieser & Melo (1997) podem ser utilizados para auxiliar na identificação de espécimes.

Chave para as subfamílias de Corixidae sensu lato (adaptada de Moreira *et al.* 2018)

1. Pronoto não recobrindo o escutelo (Fig. 25.143) **2**
— Pronoto recobrindo o escutelo quase completamente (Fig. 25.144) **3**

2(1). Mesosterno com carena distinta ..... **Synaptogobiinae**
— Mesosterno sem carena distinta .... **Micronectinae**

3(1). Cabeça em vista lateral com margem posterior do olho côncava. Sutura hipo-ocular surgindo do ângulo póstero-ventral do olho (Fig. 25.145) ..... **Heterocorixinae**
— Cabeça em vista lateral com margem posterior do olho quase reta. Sutura hipo-ocular surgindo aproximadamente na metade da margem posterior do olho (Fig. 25.146) ... **Corixinae**

Gelastocoridae (Fig. 25.147). São conhecidos popularmente como percevejo-sapo, pela aparência e a capacidade de pular. Variam de 7 a 15 mm de comprimento. São encontrados em locais com vegetação esparsa, arenosos ou pedregosos, na margem ou próximos a cursos d'água, principalmente espécies de *Gelastocoris* Kirkaldy. Algumas espécies de *Nerthra* Say são encontradas em locais sombreados com vegetação densa ou dentro da floresta, longe da água. Superfície do corpo áspera e rugosa. Olho grande com uma emarginação média, aparentando ser reniforme; geralmente pedunculado ou subpedunculado. Ocelos presentes nos adultos. Labro largo e achatado. Antena com quatro artículos e sem projeções. Membrana do hemiélitro reduzida ou desenvolvida, com várias veias. Fêmur anterior extremamente robusto, superfície interna sulcada, abrigando tíbia e tarso. Tarso anterior monômero ou fundido com a tíbia. Tarsos mediano e posterior respectivamente com dois e três tarsômeros. Garras do tarso anterior desigualmente desenvolvidas. Está dividida em duas subfamílias monotípicas: Gelastocorinae e Nerthrinae. No Brasil, ocorrem *Gelastocoris* (com nove espécies) e *Nerthra* (12). Os trabalhos de Todd (1955) e Schnack & Estévez (1979) podem ser utilizados para auxiliar na identificação de espécies do país.

Chave para as subfamílias de Gelastocoridae (adaptada de Moreira *et al.* 2018)

1. Pronoto retangular, geralmente com margens anterior e posterior subiguais em largura (Fig. 25.148). Fêmur anterior subtriangular, muito largo na base, aproximadamente tão largo quanto longo (Fig. 25.149). Tarso anterior fusionado à tíbia, com uma garra (Fig. 25.149) ..... **Nerthrinae**
— Pronoto com margem anterior distintamente mais estreita que a posterior (Fig. 25.150). Fêmur anterior moderadamente espessado, largura aproximadamente metade do comprimento (Fig. 25.151). Tarso anterior não fusionado à tíbia, com duas garras (Fig. 25.151) ..... **Gelastocorinae**

Helotrephidae (Fig. 25.127). São globosos a pouco achatados, parecidos com pleídeos. O comprimento varia de 1 a 4 mm. Vivem em vários tipos de ambientes, de águas estagnadas a rios com águas rápidas, onde se agarram no substrato. Nadam com o ventre para cima ou para baixo e usam as pernas cursoriais para remar. Predam pequenos invertebrados. Cabeça e pronoto fundidos, formando um cefalonoto. Olho composto relativamente pequeno. Antena com um ou dois artículos, sendo o último piloso. Está dividida em cinco subfamílias– Fischerotrephinae, Helotrephinae, Idiocorinae, Neotrephinae e Trephotomasinae – com 21 gêneros e quase 200 espécies (Papáček & Zettel 2004; Polhemus & Polhemus 2008). Apenas Neotrephinae está registrada para o Brasil, com *Neotrephes* China (nove espécies) e *Paratrephes* China (uma). A referência para identificar as espécies que ocorrem no Brasil é Nieser & Chen (2002).

Naucoridae (Fig. 25.124). São ovoides a levemente alongados, achatados, variando de 5 a 20 mm de comprimento. A maioria lembra pequenas baratas-d'água na forma e coloração. São os percevejos mais adaptados a águas correntes rápidas, embora existam muitas espécies que habitam águas paradas. Estão sempre associados a algum tipo de substrato (pedras, troncos ou vegetação), onde esperam a passagem da presa. Cabeça curta e atarracada. Olho geralmente recobrindo o ângulo ântero-lateral do pronoto. Antena com quatro artículos, curta, escondida sob a cabeça. Hemiélitro com parte membranosa sem veias. Fêmur anterior muito desenvolvido. Perna posterior normalmente modificada para natação. Tarso anterior fusionado com a tíbia, mono ou dímero, com uma ou duas garras, ou sem garras. Tarsos médio e posterior dímeros. Está dividida em oito subfamílias: Ambrysinae, Cheirochelinae, Cryphocricinae, Ilyocorinae, Laccocorinae, Limnocorinae, Macrocorinae e Naucorinae. Contém 46 gêneros e aproximadamente 400 espécies (Polhemus & Polhemus 2008; Barbosa & Rodrigues 2015; Sites 2022). Ambrysinae está representada no Brasil por *Australambrysus* Reynoso & Sites (6 espécies), *Carvalhoiella* De Carlo (2), *Maculambrysus* Reynoso & Sites (3), *Melloiella* De Carlo (2), *Pelocoris* Stål (7) e *Picrops* La Rivers (1). Cryphocricinae, apenas por *Cryphocricos* Signoret (6); e Ilyocorinae, somente por *Placomerus* La Rivers (1). Laccocorinae, por *Ctenipocoris* Montandon (3); e Limnocorinae, por *Limnocoris* Stål (28). Os trabalhos de La Rivers (1971, 1974, 1976) são as referências básicas. Para a fauna que ocorre no Brasil, existem os trabalhos de Nieser (1975), Nieser & Melo (1997), Rodrigues *et al.* (2016) e Rodrigues (2018).

Chave para as subfamílias de Naucoridae (adaptada de Moreira *et al.* 2018)

1. Propleura estendida medianamente, cobrindo parte do prosterno (Fig. 25.152) ..... **Ambrysinae** (parte)
— Prosterno exposto posteriormente, sem projeções medianas das propleuras (Fig. 25.153) **2**

2(1). Fronte da cabeça dobrada póstero-ventralmente, de modo que o lábio se encontra afastado da margem anterior (Fig. 25.154). Tarso anterior com duas garras ... **Laccocorinae**
— Fronte da cabeça não dobrada póstero-ventralmente, de modo que o lábio encontra-se na margem anterior. Tarso anterior com uma garra **3**

3(2). Meso- e metasterno com carenas medianas proeminentes. Olhos com margens medianas divergindo anteriormente (Fig. 25.155) ..... **Limnocorinae**
— Meso- e metasterno sem carenas medianas proeminentes. Olhos com margens medianas paralelas ou convergindo anteriormente (Fig. 25.156) **4**

4(3). Pronoto com margem anterior profundamente escavada posteriormente ao espaço interocular (Fig. 25.156) ..... **Cryphocricinae**
— Pronoto com margem anterior reta ou levemente côncava posteriormente ao espaço interocular (Fig. 25.157) **5**

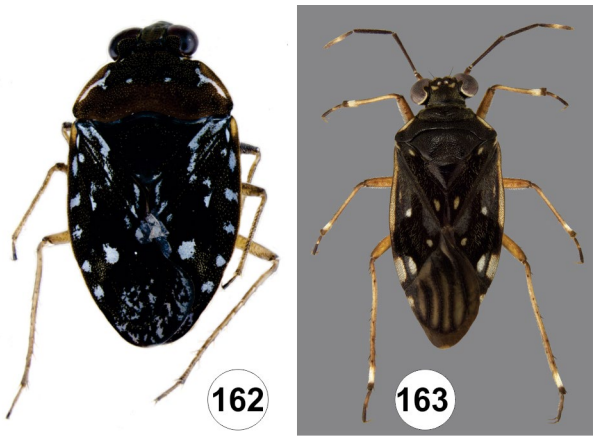
5(4). Mesofêmur fortemente achatado dorso-ventralmente, margens póstero-dorsais estendidas em projeções lamelares espessadas com um tufo fino de cerdas; meso- e metatarsos mais longos do que as tíbias correspondentes ..... **Ilyocorinae**
— Mesofêmur não achatado ou margeado como descrito acima; meso- e metatarsos mais curtos do que as tíbias correspondentes ..... **Ambrysinae** (parte)

Nepidae (Fig. 25.121). São conhecidos popularmente como escorpiões-d'água. O corpo é afilado ou ovoide-alongado e cilíndrico, variando de 15 a 60 mm em comprimento. Coloração variando de marrom a cinza-escuro. O sifão respiratório é filiforme e pode ser tão ou mais longo que o corpo. São encontrados em ambientes de águas paradas e vegetação densa, onde esperam a passagem da presa. Olho composto relativamente pequeno. Antena normalmente com três artículos, o segundo e às vezes o terceiro com projeções. Membrana do hemiélitro com várias células. Pernas alongadas, a anterior raptorial. Tarsos monômeros. Está dividida em duas subfamílias, Nepinae e Ranatrinae, contendo 15 gêneros e quase 270 espécies (Polhemus & Polhemus 2008). Nepinae está representada no Brasil por *Curicta* Stål (12 espécies) e *Telmatotrephes* Stål (duas). Ranatrinae, por *Ranatra* Fabricius (35). Trabalhos úteis para identificar a fauna encontrada no Brasil são De Carlo (1951, 1972), Lansbury (1972), Nieser (1975) e Keffer (1997).

Chave para as subfamílias de Nepidae (adaptada de Moreira *et al.* 2018)

1. Corpo cilíndrico (Fig. 25.121). Ângulos ântero-laterais do pronoto não mais largos que a cabeça (incluindo os olhos) (Fig. 25.158) ..... **Ranatrinae**
— Corpo achatado (Fig. 25.159). Ângulos ântero-laterais do pronoto mais largos do que a cabeça (incluindo os olhos) (Fig. 25.159) ..... **Nepinae**

Notonectidae (Fig. 25.126). São conhecidos por nadar com o dorso para baixo. São fusiformes, variando entre 5 e 15 mm de comprimento. A coloração é variada, sempre discreta. Perna posterior em forma de remo, adaptada para nadar. São



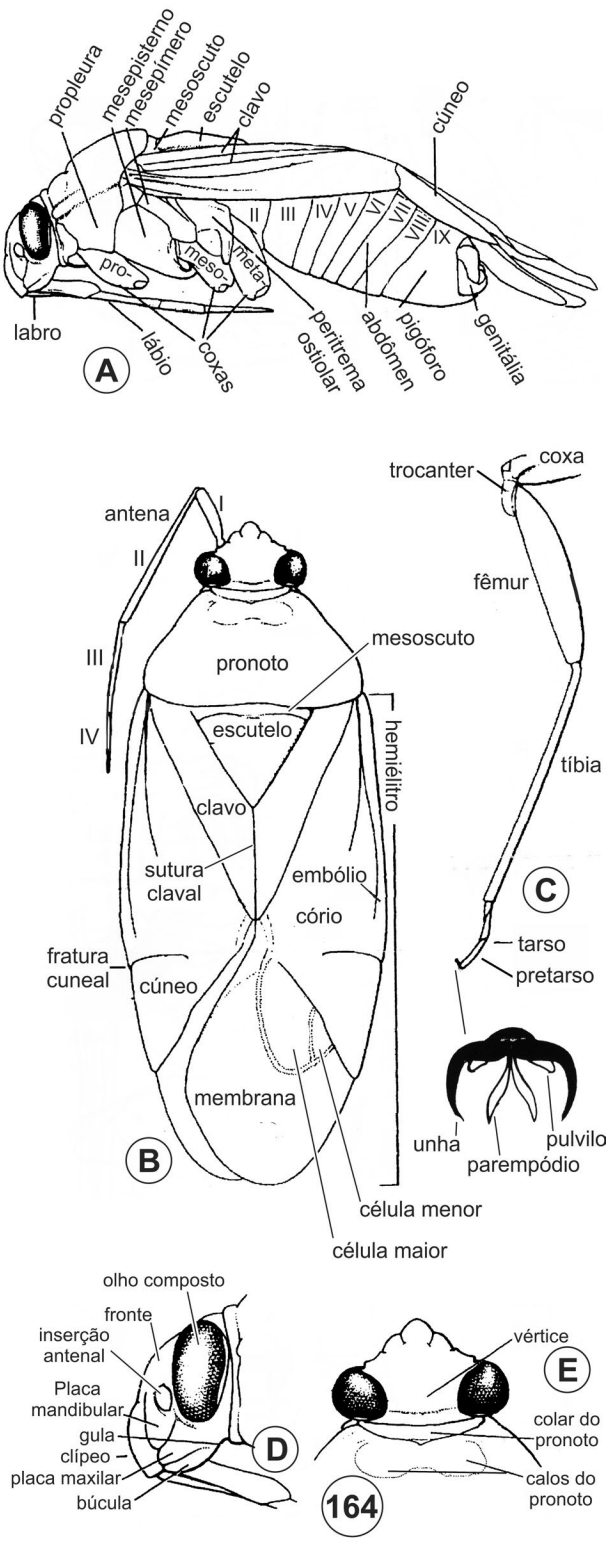
Figuras 25.162–163. Hábitos, vd. **162**, Ochteridae; **163**. Saldidae. Fontes: 162, Cordeiro *et al.* (2014); 163, R.W. Sites.

encontrados principalmente em águas paradas, remansos ou águas lentas. Vivem na coluna d'água, desde o fundo até junto à superfície, onde capturam suas presas ativamente. Dorso muito convexo. Ventre côncavo, com uma quilha abdominal média. Olho composto grande. Antena com três ou quatro artículos, parcialmente escondida entre a cabeça e o protórax. Rostro curto, com quatro artículos. Membrana do hemiélitro sem veias. Pernas anterior e média adaptadas para agarrar. Tarsos dímeros, o basal reduzido ou ausente. Perna posterior modificada para natação, tíbia e tarso franjados com cerdas longas; tarso dímero com duas pequenas garras terminais. Algumas espécies possuem hemoglobina concentrada nos segmentos abdominais III–VII, que serve para controlar a flutuação dos indivíduos. Está dividida em duas subfamílias, Anisopinae e Notonectinae, contendo 11 gêneros e cerca de 400 espécies (Polhemus & Polhemus 2008). Anisopinae possui uma estrutura estridulatória típica na tíbia, com um gênero registrado para o Brasil, *Buenoa* Kirkaldy (31 espécies). Notonectinae está representado por *Martarega* White (15), *Enithraroides* Brooks (quatro) e *Notonecta* L. (oito). *Martarega* e *Buenoa* foram revisados por Truxal (1949, 1953). Outros trabalhos que auxiliam na identificação da fauna brasileira são os de Nieser (1968, 1970b, 1975), Barbosa *et al.* (2010), Barbosa & Nessimian (2013a, b) e Barbosa (2014).

Chave para as subfamílias de Notonectidae (adaptada de Moreira *et al.* 2018)

1. Comissura hemielitral sem depressão margeada por cerdas. Tíbia anterior do macho sem pente estridulatório .... **Notonectinae**
— Comissura hemielitral com depressão margeada por cerdas (Fig. 25.160). Tíbia anterior do macho com pente estridulatório (Fig. 25.161) ..... **Anisopinae**

Ochteridae (Fig. 25.162). Variam entre 4 e 9 mm de comprimento; são escuros e muito parecidos com saldídeos. Vivem em praias e áreas abertas nas margens de rios e lagos. Nas áreas tropicais do mundo, substituem amplamente os membros de Saldidae. Olhos muito grandes. Ocelos presentes. Antena com quatro artículos, filiforme e visível dorsalmente. Clípeo rugoso transversalmente. Rostro longo e delicado, atingindo as metacoxas; terceiro artículo distintamente mais longo que os demais. Membrana do hemiélitro com várias células fechadas, mas sem anastomose das veias, vista em outras famílias de Nepomorpha. Pernas longas e delgadas, sem modificações na perna anterior.



Figuras 25.164A–E. Miridae, morfologia externa. **A**, corpo, vl; **B**, corpo, vd; **C**, perna, com detalhe das garras; **D**, cabeça, vl; **E**, cabeça vd. Fonte: Schwartz & Foottit (1992).

Fórmula tarsal 2–2–3. São reconhecidos três gêneros e 68 espécies de Ochteridae, sem divisão em subfamílias (Polhemus & Polhemus 2008). Apenas *Ochterus* Latreille tem registro para o Brasil (quatro espécies). Espécies registradas no país podem ser identificadas com auxílio de Cordeiro *et al.* (2014).

Pleidae (Fig. 25.128). Formam um pequeno grupo de espécies que lembra os notonectídeos na forma geral e hábitos, embora sem as pernas posteriores modificadas em remos e com o corpo mais convexo. A coloração é discreta, amarelada ou esverdeada, fazendo com que se confundam com a vegetação. São encontrados em águas paradas e com vegetação densa. Vivem entre a vegetação, nadando de costas, como os notonectídeos, ou andando na vegetação, onde predam ativamente larvas de insetos e outros invertebrados. Corpo ovalado, superfície dorsal arqueada e densamente pontuada. Cabeça muito larga e curta. Rostro com quatro artículos. Antena com três artículos. Escutelo grande. Hemiélitro coriáceo e justaposto. Asa posterior às vezes reduzida. Pernas cursoriais. Tarsos anterior e médio di- ou trímeros, posterior sempre trímero. São conhecidos quatro gêneros e 39 espécies na família, sem divisão em subfamílias (Polhemus & Polhemus 2008, Cook 2011). No Brasil, ocorrem apenas Heteroplea Cook (uma espécie) e *Neoplea* Esaki & China (três). Os trabalhos de Nieser (1975) e Bachmann & López-Ruf (1994) são importantes para identificar a fauna encontrada no Brasil.

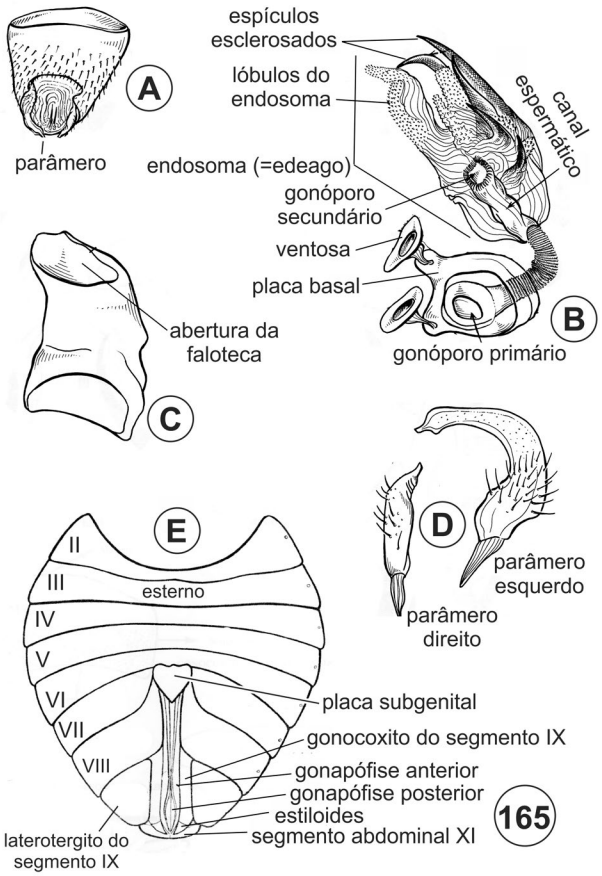
Potamocoridae (Fig. 25.125). São parecidos com pequenos naucorídeos, variando de 2,5 a 3 mm de comprimento. Olhos não recobrem o ângulo ântero-lateral do pronoto. Antena longa, filiforme e visível em vista dorsal. Rostro curto atinge o prosterno. Hemiélitro com parte membranosa sem veias. Fêmur anterior pouco mais robusto que o médio e posterior. Tíbias e tarsos justapostos. Fêmures médio e posterior sem modificações para natação. Fórmula tarsal 1–2–2. Cada perna com duas garras tarsais. Hungerford (1941) descreveu *Potamocoris* Hungerford e, logo após, Usinger (1941) elevou o táxon a subfamília de Naucoridae. Cobben (1978) indicou a necessidade de elevar este táxon à família, posição seguida por Štys & Jansson (1988). *Coleopterocoris* Hungerford foi sinonimizado com *Potamocoris*, que é agora o único gênero da família (Polhemus & Carrie 2013), sendo representado no Brasil por cinco espécies.

LEPTOPODOMORPHA. Composta por insetos pequenos, ovoides e alongados. Vivem em uma ampla variedade de hábitats, que vão de lugares pantanosos próximos às margens de rios ou lagos até áreas entre marés. Cabeça normalmente curta e larga. Olho composto muito grande, ocupando praticamente toda a lateral da cabeça. Ocelos presentes. Antena com artículos de mesmo diâmetro, sendo o escapo curto em relação aos outros três. Cabeça com pelo menos três pares de tricobótrias dorsais. Parte coriácea do hemiélitro com pequena fratura mediana, que praticamente se junta com a fratura costal; membrana normalmente com 3–5 células fechadas. Pernas curtas e delicadas. Fórmula tarsal 3–3–3. Parempódios reduzidos. Glândulas odoríferas com um ou dois ostíolos. Abdômen com espiráculos dorsais sobre o conexivo. Machos com uma estrutura de atracamento entre os segmentos II e III do conexivo. Essa estrutura é usada para segurar a fêmea durante a cópula, que, ao contrário de outros heterópteros, é feita lado-a-lado. Tal posição é característica de Leptopodomorpha. A abrangência de Leptopodomorpha tem sido pouco questionada por autores recentes, mas as relações filogenéticas e composição das famílias são bastante discutidas. Schuh *et al.* (1987) apresentaram um catálogo e literatura. Schuh & Slater (1995) apresentaram uma chave para o táxon. Apenas Saldidae está representada no Brasil.

Saldidae (Fig. 25.163). São conhecidos como percevejos da praia. São normalmente ovoides e variam de 2,3 a 7,4 mm de comprimento. Coloração normalmente escura. São rápidos e difíceis de coletar, pois se deslocam alternando saltos com vôos curtos. São encontrados em áreas abertas e úmidas próximas à água, sendo várias espécies habitantes de áreas entre marés. Predam ativamente outros invertebrados, podendo inclusive cavar para capturá-los. Olho composto grande, reniforme, atingindo a margem do pronoto. Cabeça com três pares de tricobótrias. Rostro longo, achatado, praticamente atingindo o abdômen, primeiro artículo muito reduzido, terceiro mais longo que segundo e quarto somados. Fratura média atingindo a fratura costal, ambas alcançando a margem costal do hemiélitro. Região subcostal da asa posterior das fêmeas modificada para receber a estrutura de atracamento dos machos. Adultos com um órgão eversível lateral entre os segmentos VII–VIII. Estrutura de atracamento dos machos portando ganchos. Está dividida em duas subfamílias: Chiloxanthinae e Saldinae. Para o Brasil, está registrada Saldinae, com *Micracanthia* Reuter (uma espécie), *Rupisalda* Polhemus (três) e *Saldula* Van Duzzee (seis). São referências para fauna brasileira os trabalhos de Schuh *et al*. (1987) e Schuh & Slater (1995).

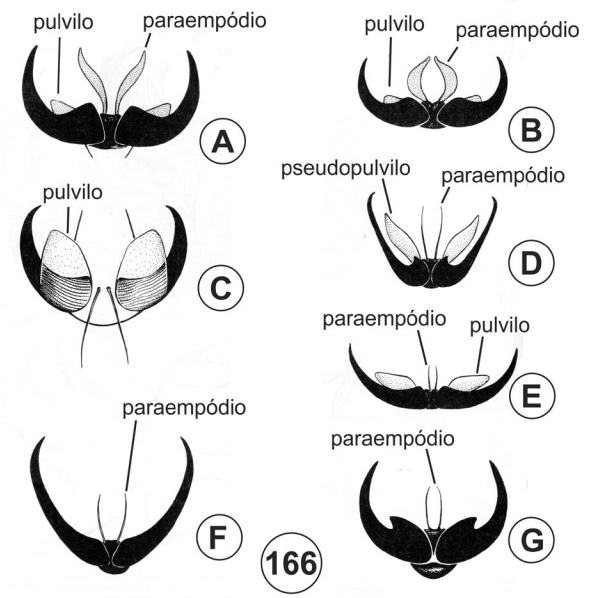
CIMICOMORPHA. Inclui, além de outras, as duas maiores famílias de Heteroptera, Miridae e Reduviidae. É originalmente composto por espécies predadoras, mas em três famílias a fitofagia predomina (Miridae, Thaumastocoridae e Tingidae). A diversidade de hábitos e hábitats é grande, vivendo em praticamente todos os ecossistemas terrestres do planeta, exceto as áreas extremamente frias. Cabeça geralmente prognata, normalmente com tricobótrias, com o rostro inserido ântero-ventralmente. Clípeo posicionado quase verticalmente. Antena flageliforme. Rostro com três ou quatro artículos. Asa anterior formando hemiélitro típico. Cório com uma fratura costal e outra mediana. Membrana do hemiélitro com uma, duas ou três células fechadas, ou com veias partindo das células, ou com algumas veias livres, ou sem veias. Tarsos trímeros, em algumas espécies dímeros. Pretarsos sem arólios, garras simples. Área evaporatória das glândulas metatorácicas com ornamentação em forma de cogumelos. Espiráculos do segmento abdominal I algumas vezes presentes; espiráculos restantes ventrais, localizados em laterotergitos (conexivo ventral) ou na placa esternal, estando presentes ou não os laterotergitos. Espermateca rudimentar, não funcionando como um órgão de estoque de espermatozoides, ou ausente. Em Anthocoridae, Cimicidae e Polyctenidae, os machos possuem o parâmero esquerdo modificado em um órgão de penetração da fêmea durante a cópula, caracterizando a inseminação traumática (ocorre através de perfuração da parede abdominal). Em Carayon (1972), estão sumarizadas as modificações morfológicas associadas à inseminação traumática. Ovos geralmente com micrópilas distintas dos aerópilos e ambos arranjados em um anel ao redor do opérculo. Schuh & Štys (1991) apresentam uma classificação para Cimicomorpha com base em uma análise cladística e Schuh *et al*. (2009), com base em morfologia e sequência de DNA, confirmam em parte os resultados anteriores.

Anthocoridae. São ovalados ou alongados, escuros, pequenos, variando de 1,4 a 4,5 mm de comprimento. Vivem sobre flores,



Figuras 25.165A–E. Miridae**,** aparato genital do macho e abdômen ventral da fêmea. **A–B,** genitália do macho: **A**, pigóforo; **B**, endosoma (= aedeagus), **C**, faloteca; **D**, parâmeros; **E**, abdômen ventral da fêmea. Fontes 165A–D: Carvalho & Costa (1997); 165E, Fontes (1981).

predam outros insetos, algumas espécies complementam sua dieta sugando pólen ou outras partes das plantas hospedeiras. São muito utilizados em estudos de biologia, em testes de fatores abióticos, desenvolvimento de ovos e ninfas, testes com inseticidas, entre outros. Algumas espécies são usadas no controle biológico de pragas agrícolas (Sing & Arbogast 2008). Rostro reto, de comprimento variável, primeiro artículo rudimentar e o terceiro muito longo. Basi e distiflagelo geralmente fusiformes. Pré-pedicelo curto. Hemiélitro com fratura costal distinta no cório. Membrana com protuberância corial e geralmente quatro veias livres. Fóssula esponjosa geralmente presente na tíbia anterior, mas pode ser reduzida ou ausente. Conexivo presente. Genitália feminina interna sem espermateca, muito modificada para fecundação através de inseminação traumática, que ocorre através de perfuração da parede abdominal ou via tubo copulatório. Anthocoridae sensu lato compreende as famílias Lyctocoridae e Anthocoridae, esta com duas subfamílias Anthocorinae e Lasiochilinae (Carpintero 2015), a primeira subdividida em sete tribos: Almeidiini, Anthocorini, Blaptostethini, Dufouriellini, Oriini, Scolopini e Xylocorini (Schuh & Štys 1991). No Brasil, ocorrem Anthocorini, com *Coccivora* McAtee & Maloch, *Tetraphleps* Fieber e *Zopherocoris* Reuter; Dufouriellini, com *Cardiostethus* Fieber; Oriini, com *Orius* Wolff, *Macrotracheliella* Champion e *Paratriphleps* Champion; Scolopini, com *Scollopela* Carayon (uma espécie), *Scolopocoris*



Figuras 25.166A–G. Miridae, Mirinae, unhas tarsais. **A**, Mirinae; **B**, Orthotylinae; **C**, Bryocorinae; **D**, Dicyphinae; **E**, Cylapinae; **F**, Phylinae; **G**, Deraeocorinae. Fonte: Carvalho & Costa (1997).

Carayon (uma) e *Scoloposcelis* Fieber, sendo ainda provável que ocorram *Eulasiocolpus* Champion, *Nidicola* Harris & Drake e *Opisthypselus* Reuter; Xylocorini, com *Xylocoris* Dufour. A fauna Neotropical foi estudada por Carpintero (2015). Outras referências que podem ser usadas são Carayon (1972) e Schuh & Slater (1995). Silveira *et al.* (2003) registraram e caracterizaram *Orius insidiosus* (Say) e *O. thyestes* Herring com base em exemplares coletados em Minas Gerais e São Paulo.

Cimicidae. São conhecidos popularmente como percevejos-de-cama. São ovoides, extremamente achatados, com asas reduzidas. Variam de 4 a 12 mm de comprimento. São hematófagos e ectoparasitos temporários, alimentando-se basicamente de aves. Algumas espécies podem ter hábito alimentar especialista, relacionadas com aves de uma mesma família. Poucas espécies se alimentam em mamíferos. *Cimex lectularius* L. e *C. hemipterus* (Fabricius) são conhecidas por viverem em residências humanas, sinantrópicas e cosmopolitas. Principais características incluem olhos compostos pequenos, com poucos omatídios, afastados da margem do pronoto, ocelos ausentes. Anteclípeo dilatado e largo. Rostro com quatro artículos, atingindo a base da procoxa, primeiro artículo rudimentar, os demais subiguais em comprimento. Pronoto com a margem anterior côncava, onde se encaixa a cabeça. Hemiélitro pouco desenvolvido, em forma de almofada, que atinge no máximo o segmento abdominal II. Tíbia anterior com fóssula esponjosa. Inseminação traumática por perfuração da parede abdominal. Fecundação por impregnação hemocelômica. O trabalho clássico e mais atual sobre Cimicidae é a revisão de Usinger (1966), que a dividiu em seis subfamílias: Afrocimicinae, Cacodminae, Cimicinae, Haematosiphoninae, Latrocimicinae e Primicimicinae. Cimicinae está representada no Brasil por *Cimex* L. (duas espécies) e *Propicimex* Usinger (duas); Haematosiphoninae, por *Ornithocoris* Pinto (uma) e provavelmente *Caminicimex* Usinger (uma) e *Psitticimex* Usinger (uma); e Latrocimicinae, por *Latrocimex* (uma). Catálogo para as Américas de Ryckman *et al.* (1981).

Chave para as subfamílias de Cimicidae (adaptado de Schuh & Slater 1995).

1. Cerdas laterais do pronoto serradas, com ápice obliquamente truncado. Metasterno geralmente formado por uma placa achatada entre as coxas ..... **Cimicinae**

— Cerdas das laterais do pronoto não serradas, com ápice fendido ou agudo. Metasterno formando um lobo levemente arredondado entre as coxas **2**

2(1). Hemiélitros (em forma de almofadas) com as laterais dobradas para baixo. Fêmeas com sinos paragenitais próximos à base do abdômen ..... **Latrocimicinae**

— Hemiélitros (em forma de almofadas) não dobrados. Fêmeas com os sinos paragenitais próximos às margens laterais dos segmentos abdominais VI ou VII ..... **Haematosiphoninae**

Miridae (Figs 25.164–167). São conhecidos como *plant bugs* na língua inglesa. É uma das 20 famílias mais ricas de insetos no mundo e a maior na ordem Hemiptera com 11.139 espécies descritas (Schuh 2002–2013). Está distribuída em 44 tribos, encontrada nas maiores regiões biogeográficas, em especial nos trópicos e ecossistemas mediterrâneos. Na região Neotropical os mirídeos estão representados em 25 tribos, 561 gêneros e 3.429 espécies, 27% da miridofauna mundial. O Brasil é o país com maior número de espécies (1.086), sete subfamílias, 18 tribos e 283 gêneros (Ferreira *et al*. 2019). Estima-se que, com estudos intensivos na região Neotropical, a fauna de mirídeos possa alcançar 20.000 espécies (Henry & Wheeler 1988).

Os mirídeos variam de 1 a 15mm, na maioria entre 3 a 6 mm. *Callichilella grandis* (Blanchard) alcança 17,6 mm de comprimento (Carvalho & Fontes 1972). O corpo varia de alongado a oval com representantes mirmecomórficos. As Figs 25.164–165 apresentam os caracteres morfológicos externos mais utilizados na taxonomia da família. Cabeça triangular, prognata ou hipognata. Olhos compostos geralmente grandes e ocelos ausentes, exceto na subfamília Isometopinae. As antenas e o lábio são formados por 4 artículos. A maioria é macróptera podendo ter espécies submacropteras, braquípteras, micrópteras e coleopteriformes (Cassis & Schuh 2012). As asas anteriores possuem o cório dividido na sua região distal em um cúneo triangular que permite a inclinação da região distal da asa. Membrana do hemiélitro com uma ou duas células fechadas. Tarsos geralmente formados por três tarsômeros. A unha do pretarso (Fig. 25.166) pode ter parempódios em forma de cerdas ou carnosos, pulvilos carnosos ligados a superfície ventral ou mediana da unha e pseudopulvilos que surgem da base da unha. A genitália do macho é assimétrica, inclui a abertura do pigóforo, parâmeros e o endosoma (= aedeagus) (Cassis & Schuh 2012) (Figs 25.165a–d). Os caracteres da genitália do macho são os mais utilizados para estabelecer relações entre táxons superiores e identificação de espécies (Schuh & Slater 1995, Wheeler 2001, Cassis & Schuh 2012). Carvalho & Jurberg (1976) apresentam estudos detalhados de caracteres da morfologia da genitália masculina de Miridae. Os caracteres da genitália feminina em mirídeos (Fig. 25.165e) embora tenham sido pouco utilizados, foram estudados em detalhes por Fontes (1981, 1989, 1993a,b) e têm sido, desde então, incrementados na taxonomia da família.

Os mirídeos formam um grupo monofilético (Wheeler 2001, Schuh *et al*. 2009, Jung & Lee 2012) pela presença de tricobótrias femurais, perda de glândulas de cheiro nas ninfas entre os tergos abdominais IV e V, parâmeros assimétricos, 2 ou 3 tarsômeros, pulvilos surgindo próximos a base das unhas, ápice do cório formando um cúneo triangular e a membrana do hemiélitro com uma ou duas células fechadas.

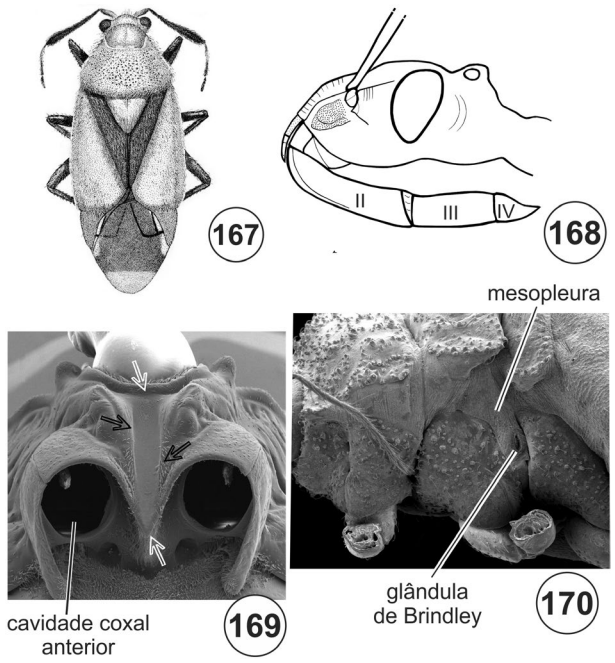
Jung & Lee (2012) sugerem que os primeiros mirídeos evoluíram a partir do início do Permiano com base em estudos moleculares e o mais antigo fóssil encontrado. As primeiras especializações desses percevejos surgiram no intervalo entre Cretáceo Superior e o Cenozoico Inferior com a dominância das angiospermas (Wheeler 2001).

O grande sucesso ecológico dos mirídeos vem do largo espectro de preferências alimentares como fitófagos, micetófagos, carnívoros, zoofitófagos e onívoros. A esse sucesso se soma a grande diversidade de espécies com grandes populações em ampla distribuição geográfica (Wheeler 2001). Estudos biogeográficos apontam centros de endemismo e grande variedade de hábitat.

Com respeito a taxonomia, Liu *et al*. (2019) apresentaram as tendências e produtividade na taxonomia de Miridae de 1946 a 2012 com base na literatura do Zoological Record. O artigo inclui, entre outras análises, o número de novas espécies por ano, número de artigos com novas espécies por ano, número de artigos por continente, os 20 autores mais produtivos de Miridae com os seus respectivos números de publicações, as 10 revistas científicas mais utilizadas com seu número de artigos. José Cândido de Melo Carvalho publicou a maioria dos trabalhos taxonômicos que envolveu a miridofauna do Brasil sob o título de Miridae Neotropical dentro dos seus aproximadamente 500 trabalhos onde descreveu 400 gêneros e mais de 2.100 espécies (Schuh 2002–2013). Carvalho & Froeschner (1987, 1990, 1994) listaram os gêneros e espécies descritas por Carvalho desde 1943 a 1993. Para cada nome de espécie citou a referência original e os depositários dos holótipos. Atualmente temos disponível o Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil *online* com a lista das espécies dos mirídeos, distribuição geográfica, bibliografia e outros dados que estão sendo gradualmente incorporados ao catálogo (Ferreira *et al.* 2019). Kim & Jung (2018) avaliaram a utilidade do COI código de barras como um instrumento válido na identificação de Miridae.

Dados sobre a biologia e comportamento de Miridae encontram-se espalhados em grande número de publicações (Henry 2009). Wheeler (2000a, b, 2001) resumiram dados sobre a biologia, hospedeiros e hábitos da família. O muito que se sabe sobre comportamento reprodutivo, fecundidade, longevidade e ciclo de vida, vêm de estudos de espécies de importância econômica. A biologia dos mirídeos é pouco conhecida no mundo e praticamente desconhecida na região Neotropical. De forma geral o território brasileiro, considerado o de maior biodiversidade, é carente de informações sobre a biologia dos mirídeos e a taxonomia está carente em todo o território, principalmente nas regiões amazônica e nordestina (Ferreira 1999).

A maioria dos mirídeos é oligófaga ocorrendo em espécies de uma família de planta ou plantas pertencentes a poucas famílias (Cassis & Schuh 2012). Existem espécies monófagas associadas a uma espécie ou gênero botânico. No Brasil, estudos mostraram mirídeos com apenas uma associação, por exemplo *Platyscytus*



Figuras 25.167–170. Hábito e morfologia. **167**, Miridae, Deraeocorinae, Clivinematini, *Ambracius rubicosus* (Distant), hábito dorsal; **168–170**. Reduviidae, **168**, Ectrichodiinae, cabeça esquemático, com indicação dos segmentos labiais, vl; **169–170**, Triatominae (MEV); **169**, *Panstrongylus lutzi* (Neiva & Pinto), região ventral do protórax (pernas anteriores retiradas), as setas apontam o sulco estridulatório (stridulitrum) na parte mediana do prosterno; **170**. *Triatoma dimidiata* (Latreille), região lateral do tórax de ninfa. Fontes: 167, Ferreira (2001); **169**, Jader de Oliveira.

decempunctatus (Carvalho) que se alimenta e tem seu ciclo de vida em *Solanum cernuum* Vell. (Solanaceae) (Pires *et al*. 2008, 2010). A tendência de especialização à monofagia ou oligofagia se mostrou com aproximadamente 47% das espécies de mirídeos. No entanto, 17 espécies de mirídeos possuem acima de 30 associações com plantas. Para exemplos, *Taylorilygus apicalis* (Fieber) apresenta 88 associações pertencentes a 20 famílias de plantas; *Microtechnites bractatus* (Say) com 45 associações em 17 famílias e *Collaria oleosa* (Distant) com 36 espécies em seis famílias de plantas, principalmente Poaceae. Nogueira *et al.* (2019a, b) apresentaram uma coletânea de dados da literatura e de coleções científicas com listas e discussões sobre espécies de mirídeos associadas a plantas no Brasil, hábitos micófagos e predadores com suas presas.

Em razão do pouco conhecimento sobre a biologia dos mirídeos tropicais, a história natural desses percevejos se baseia nas espécies de regiões temperadas (Schuh & Slater 1995, Wheeler 2001). O ciclo de vida se completa por volta de 6 semanas com 5 ínstares ninfais em geral. Alcançam o estágio adulto entre 15 a 30 dias. Os ovos são inseridos no tecido da planta. Os mirídeos podem ser univoltinos ou ter múltiplas gerações anuais. A eclosão dos ovos dos fitófagos pode estar associada a aspectos da fenologia da planta e a dos predadores sincronizada com o ciclo das presas preferenciais.

Muitas espécies de mirídeos são reconhecidamente pragas de culturas enquanto outras são consideradas benéficas como predadoras e de grande potencial para programas de controle biológico (Schaefer & Panizzi 2000, Wheeler 2000b, Cassis

& Schuh 2012). A maioria das culturas tem pelo menos uma espécie de mirídeo na guilda de pragas. Mudanças nas práticas agrícolas são responsáveis pelo aumento das populações de mirídeos que está diretamente correlacionado com o crescimento das áreas de plantio, a maior disponibilidade de alimento, mudanças climáticas e manejo do solo. A introdução de plantas exóticas tem aumentado a disponibilidade para novas plantas hospedeiras e de espécies de mirídeos não nativos (Wheeler 2001). A predação de mirídeos se dá mais comumente em ovos e primeiros ínstares de artrópodes (Wheeler 2000b). Miridae que se comportam como pragas agrícolas, sob certas condições, podem se tornar úteis quando agem como predadoras para suprir recursos nutricionais (Wheeler 2000b, 2001). A versatilidade do hábito alimentar do mirídeos permite a exploração de nutrientes em matéria orgânica em decomposição e fezes (Wheeler 2001).

Os mirídeos têm um potencial significativo como bioindicadores de mudanças ecológicas direcionados principalmente para programas de conservação, preservação e planos de manejo ambiental. Este fato se deve a grande susceptibilidade de espécies a distúrbios nos hábitats e a pesticidas, a grande diversidade de espécies, largo espectro de hábitos alimentares e sua importância como causadoras de danos às plantas cultivadas. (Henry & Wheeler 1988, Wheeler 2001, Cassis & Schuh 2012).

A literatura recomendada e que melhor contextualiza os conhecimentos sobre os mirídeos no âmbito global, neotropical e da fauna brasileira, abrange: o catálogo sistemático de Miridae (*On-line* Systematic Catalog of Plant Bugs) ressaltando a hierarquia taxonômica das espécies, sinonímias, distribuição geográfica, plantas hospedeiras, bibliografia e diversas entradas para consultas. Os dados tiveram sua origem na publicação Plant Bugs of the World (Schuh 1995) com base no "Catalogue of the Miridae of the World" (Carvalho 1957, 1958a,b, 1959, 1960) que cobre toda a literatura de 1758 até 1955 e que mais tarde Schuh (1995) adicionou dados de 1956 a 1993 e até hoje oferece uma contínua atualização (Schuh 2002–2013); os heterópteros do mundo (True Bugs of the World) (Schuh & Slater 1995), envolve capítulos que se referem ao estudos dos mirídeos, os grandes heteropteristas, métodos de campo para coleta e preservação de espécimes, aspectos da história natural, importância econômica e chaves taxonômicas para adultos; Cassis & Schuh (2012) publicaram um livro sobre Miridae em âmbito global com considerações sobre a sistemática, biodiversidade, biogeografia e plantas associadas; Henry (2009) discorreu sobre a biodiversidade dos heterópteros em geral, apresentando o número de gêneros e espécies em cada família em todas as regiões do mundo, as infraordens, superfamílias e as famílias com suas respectivas características diagnósticas, dados biológicos, hábitats, hábitos alimentares, bibliografía e história natural; o livro sobre Heteroptera de importância econômica de Schaefer & Panizzi (editores) (2000), apresentou dois capítulos sobre os mirídeos: o capítulo 3 que se refere aos mirídeos pragas de plantas (Plant Bugs as Plant Pests) (Wheeler 2000 b) e o capítulo 28 que diz respeito aos mirídeos predadores (Predaceous Plant Bugs) (Wheeler 2000a); o livro de Wheeler (2001) trata sobre a biologia dos mirídeos (Biology of Plant Bugs) que contém informações sobre a hierarquia taxonômica, plantas hospedeiras, visão geral sobre a ecologia e comportamento, morfologia, fisiologia, tipos e comportamento de hábitos alimentares e importância econômica (doenças de plantas); os trabalhos de Tian *et al.* (2008), Jung & Lee (2012), Tatarnic & Cassis (2012), Namyatova *et al.* (2016) discorreram a respeito dos mirídeos quanto a filogenia molecular e morfológica envolvendo a família, subfamílias, enfatizando Mirinae (Kim & Jung 2018, 2019), tribos e considerações sobre a evolução de hábitos alimentares; Panizzi & Grazia (2015), o livro mais atualizado sobre Heteroptera na região Neotropical (True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics), no capítulo 10 (Plant bugs) (Ferreira *et al.* 2015) apresentaram diversos aspectos dos mirídeos: histórico cronológico da sua classificação, os mirídeos no contexto numérico das famílias de Heteroptera, a monofilia, aspectos paleontológicos, biogeografia, características morfológicas, biologia, ecologia, aspectos da história natural, classificação e diversidade e chaves para subfamílias, e tribos com diagnoses e histórico taxonômico; apresentou esquema da morfologia geral externa e fotos do hábito dorsal de 51 espécies representantes das diferentes subfamílias e tribos, Outros exemplos de publicações que contribuem para os mirídeos no Brasil, em grande parte tratam de estudos taxonômicos com chaves para identificação de táxons, revisões de subfamílias, tribos e gêneros e descrições de gêneros (Ferreira 1980; Carvalho & Costa 1997; Ferreira & Henry 2011); outros sobre as relações inseto-planta, distribuição, biogeografia e referências sobre pragas podem ser encontrados em Ferreira (1999), Ferreira *et al.* (2001, 2006, 2009), Ferreira & Henry (2011), Coelho *et al*. (2016), Paula & Ferreira (1998, 2000), Pires *et al.* (2007, 2008, 2010) e Barcellos *et al.* (2011).

Chave para as subfamílias de Miridae (modificada de Ferreira *et al.* 2015)

1. Ocelos presentes. Tarsos com dois tarsômeros, o primeiro mais curto que o segundo ..... **Isometopinae**

— Ocelos ausentes. Tarsos com dois ou três tarsômeros **2**

2(1). Parempódios carnosos, alargados, convergentes ou divergentes para o ápice, surgindo entre as unhas (Figs 25.166a, b) **3**

— Parempódios em forma de cerdas entre as unhas (Figs 25.166d,e,f,g) **4**

3 (2). Parempódios divergentes no ápice (Fig. 25.166a). Colar do pronoto presente, conspícuo, separado da margem anterior do pronoto por um sulco bem marcado (Fig. 25.164e) ..... **Mirinae**

— Parempódios convergentes no ápice (Fig. 25.166b). Colar do pronoto ausente ou se presente, não separado da margem anterior do pronoto por um sulco bem marcado ..... **Orthotylinae**

4(2). Pulvilos presentes, livres ou unidos ao longo da margem interna das unhas (Figs 25.166a,b,c,e); quando os pulvilos são inconspícuos, o colar do pronoto é ausente **5**

— Pulvilos ausentes (Figs 25.166d, f, g). Colar do pronoto presente ou ausente **6**

5(4). Membrana do hemiélitro com duas células (Fig.164b). Tarsos uniformemente delgados ..... **Phylinae**

— Membrana do hemiélitro com uma ou duas células. Tarsos engrossados distalmente ou finos com o pretarso reduzido (Fig. 25.164c) ..... **Bryocorinae**

6(4). Unhas distintamente denteadas ou engrossadas na base (Fig. 25.166g); unhas nunca denteadas no ápice .. .. **Deraeocorinae**

— Unhas não denteadas ou engrossadas na base (Fig. 25.166f); ápice das unhas quase sempre com um fino dente subapical ..... **Cylapinae**

Chave para as tribos de Bryocorinae (modificada de Ferreira & Henry 2011)

1. Colar do pronoto distinto e estreito (aproximadamente o diâmetro da tíbia anterior) e bem delimitado por um sulco profundo. Regiões auricular e evaporatória do peritrema ostiolar bem desenvolvida (Fig. 25.164a); se reduzidas, membrana do hemiélitro com 2 células (Fig. 25.164b) **2**

— Colar do pronoto indistinto, quando visualizado numa área, muito mais larga que o diâmetro da tíbia anterior e não delimitado por um sulco dorsal nítido. Regiões auricular e evaporatória do peritrema ostiolar reduzidas. Membrana do hemiélitro com apenas 1 célula **3**

2(1). Tarsômeros uniformemente delgados. Tíbia posterior com espinhos distintos. Membrana do hemiélitro com 2 células. Espécies alongadas e delgadas ..... **Dicyphini**

— Tarsômeros dilatados ou tarsos engrossados para o ápice. Tíbia posterior sem espinhos distintos ou espinhos muito pequenos e encobertos por pelos simples. Membrana do hemiélitro com apenas uma célula. Espécies ovais ou oval alongadas ..... **Bryocorini**

3(1). Unhas com pulvilos largos, carnosos e presos ao longo da superfície interna (Fig. 25.166c). Antena curta não alcançando o ápice da membrana do hemiélitro ..... **Eccritotarsini**

— Unhas sem pulvilos largos, carnosos e presos ao longo da superfície interna; ao invés disso, possuem pseudopulvilos surgindo da base das unhas com a região distal livre (Fig. 25.166d). Antena longa, alcançando ou além do ápice da membrana do hemiélitro ..... **Monaloniini**

Chave para as tribos de Cylapinae (modificada de Ferreira *et al.* 2015)

1. Corpo oval alongado. Cabeça horizontal, alongada e afilando anteriormente. Olhos pequenos e sésseis. Antena mais curta que o corpo; antenômero II de maior comprimento ..... **Fulviini**

— Corpo alongado. Cabeça vertical, aparentemente achatada na fronte. Olhos proeminentes e geralmente produzidos lateralmente. Antena em geral maior que o corpo com o antenômero III de maior comprimento **2**

2(1). Lábio curto, um tanto robusto, se estendendo ou pouco além das coxas posteriores (Fig. 25.164a); unhas com parempódios achatados ..... **Vaniini**

— Lábio longo, fino, se estendendo bem além das coxas posteriores até o abdômen; parempódios arredondados .... **Cylapini**

Chave para as tribos de Deraeocorinae (modificada de Ferreira *et al.* 2015)

1. Cabeça alongada e pontuda anteriormente. Olhos largos e bem afastados dos ângulos basais da cabeça ... **Termatophylini**

— Cabeça não alongada. Olhos variáveis e situados próximos aos ângulos basais da cabeça **2**

2(1). Pronoto (Fig. 25.164b) com uma linha impressa se deslocando do canto ântero-lateral para a margem dos calos do pronoto (Figs 25.164b, e, 167), às vezes fortemente pontuada ..... **Clivinematini**

— Pronoto sem a linha impressa **3**

3(2). Hemiélitro hialino (transparente) com o embólio (Fig. 25.164b), largo. Machos e fêmeas com tubo anal alongado .... **Hyaliodini**

— Hemiélitro não hialino. Embólio, estreita. Machos e fêmeas sem tubo anal **4**

4(3). Espécies mirmecomórficas. Antenômeros (Fig. 25.164b) lineares. Vértice (Fig. 25.164e) achatado e geralmente pontuado ..... **Surinamellini**

— Espécies não mirmecomórficas. Antenômero I mais espesso que os demais, antenômero II clavado no ápice. Vértice liso e não achatado ..... **Deraeocorini**

Isometopinae. Uma tribo, Myommini Bergroth (Herczek 1993), que abrange espécies para região Neotropical. Henry (1980) apresentou uma chave para os gêneros do Novo Mundo. Os representantes de Isometopinae são reconhecidos pela forma do corpo arredondada ou oval alongada. Pronoto trapezoide com margens laterais carenadas. Cabeça frequentemente com olhos holópticos e ocelos entre os olhos. Dimorfismo sexual, os machos com o antenômero II mais longo e mais engrossado que nas fêmeas (Ferreira *et al.* 2015).

Chave para as tribos de Mirinae (modificada de Ferreira *et al.* 2015)

1. Tarso posterior (Fig. 25.164 C) com o tarsômero I tão longo quanto os tarsômeros II e III juntos; antena em geral muito longa e fina; cabeça achatada; fronte (Fig. 25.164 D) usualmente com um distinto sulco longitudinal mediano; coloração amarronzada ou esverdeada ..... **Stenodemini**

— Tarso posterior com tarsômero I mais curto que os tarsômeros II e III juntos; antena curta; fronte sem sulco longitudinal mediano (Figs 25.164 D, E); coloração variada **2**

2(1). Espécies na maioria negras e opacas, com manchas vermelhas, laranjas ou amarelas na cabeça, pronoto e ou escutelo (Fig. 25.164 B); superfície do corpo aveludada; área evaporativa metatorácica muito pequena (Fig. 25.164 A); colar do pronoto (Fig. 25.164 E) alargado na região mediana .....**Restheniini**

— Espécies de coloração variada, geralmente com tonalidade verde, marrom ou preta com manchas variadas; superfície dorsal do corpo opaca ou brilhante, mas não aveludada; área evaporativa metatorácica proeminente; colar do pronoto estreito **3**

3(2). Espécies nitidamente mirmecomórficas: abdômen constrito na base da maioria dos táxons; laterais dos hemiélitros constritas na região mediana, cório (Fig. 25.164B) com áreas de pruinosidades e comumente com uma mancha branca próxima a margem mediana do hemiélitro ..... **Herdoniini**

— Espécies não nitidamente mirmecomórficas: abdômen nunca constrito na base, hemiélitros de lados aproximadamente paralelos ou convexos (Fig. 25.164 B), em geral sem áreas de pruinosidades e manchas brancas ..... **Mirini**

Chave para as tribos de Orthotylinae (modificada de Ferreira *et al.* 2015)

1. Espécies de porte pequeno, compactas e ovais com fêmures posteriores saltatoriais (Fig. 25.164 C)..... **2**

— Espécies de porte médio, mais largas e alongadas com fêmures não saltatoriais **3**

2(1). Espécies de coloração preta; cabeça alongada dorso-ventralmente; região dorsal do corpo com manchas esbranquiçadas de cerdas escamiformes; parâmeros pequenos e simples (Fig. 25.165 D) .....**Halticini**

— Espécies de coloração variando de amarelada a castanha; cabeça pouco alongada dorso-ventralmente; região dorsal do corpo sem cerdas escamiformes; parâmero esquerdo longo e falciforme (Fig. 25.165 D) ..... **Coridromini**

3(1). Cabeça truncada posteriormente com uma carena basal distinta; espécies comumente mirmecomórficas, se não for o caso, antenômeros III e IV tão ou mais grossos que o antenômero II; machos com parâmeros falciformes, às vezes com formações complexas e ramificações .....**Ceratocapsini**

— Cabeça não truncada posteriormente, sem carena basal distinta; espécies não mirmecomórficas; antenômeros III e IV mais finos que o antenômero II; machos com parâmeros relativamente simples ..... **Orthotylini**

Phylinae. Embora vários autores tenham apresentado propostas para as diagnoses das tribos de Phylinae, a posição dos gêneros nas tribos, até o momento, tem sido alvo de dúvidas e incertezas (Schuh & Menard 2013). Assim, há necessidade de maiores estudos morfológicos com suportes de dados moleculares dos gêneros para que possam ser estabelecidos nas tribos. Por essa razão não é apresentada nenhuma chave de tribos até que os táxons sejam definidos morfologicamente (Ferreira *et al.* 2015).

Nabidae. Geralmente são pequenos, menores que 10 mm de comprimento, usualmente com coloração pouco chamativa. Corpo alongado e robusto. São predadores ativos de outros artrópodes, embora muitas espécies com perna anterior pouco modificada para captura. *Arachnocoris* Scott vive associado a teias de aranhas, onde se alimenta dos insetos presos. Muitas espécies de prostematíneos alimentam-se preferencialmente de outros percevejos. Rostro flexível, curvado, atingindo o pró- ou mesosterno e composto por quatro artículos. Antena com um pré-pedicelo variável em comprimento. Fóssula esponjosa presente nas tíbias anteriores e médias. Hemiélitro com fratura costal presente ou ausente. Membrana com duas ou três células, geralmente com veias partindo delas e uma protuberância corial. Nabidae está dividida em duas subfamílias, Nabinae e Prostemmatinae (Schuh & Štys 1991), com vinte gêneros e cerca de 500 espécies (Schuh & Slater 1995). Nabinae está representada no Brasil por *Arachnocoris* Scott (pelo menos cinco espécies) e *Praecarthasis* Kerzhner (três) pertencentes a Arachnocorini e Carthasini respectivamente, e *Hoplistoscelis* Reuter (uma), *Lasiomerus* Reuter (uma), *Metatropiphorus* Reuter (uma) e *Nabis* Latreille (cinco), pertencentes a Nabini (Coscarón 2019). Prostemmatinae tem no Brasil os gêneros *Phorticus* Stål (duas espécies) da tribo Phorticini, e *Alloeorhynchus* Fieber (uma) e *Pagasa* Stål (onze) pertencentes a tribo Prostemmatini (Coscarón 2019). As informações taxonômicas sobre esses gêneros são escassas. Kerzhner (1981) *apud* Schuh & Slater (1995) fez uma reestruturação da família. A maior parte da literatura diz respeito basicamente à fauna do Velho Mundo. A fauna do Novo Mundo é tratada principalmente por Harris (1930, 1931, 1939), Kerzhner (1986) e Volpi & Coscarón (2010).

Chave para as subfamílias de Nabidae (adaptada de Schuh & Slater 1995).

1. Escutelo com 1–7 pares de tricobótrias ao longo da margem lateral. Pigóforo com abertura posterior ou ventral. Fêmur anterior muito desenvolvido e com um dente ou protuberância na superfície ventral. Rostro curto e robusto. Órgão de Ekblom sempre presente. Tíbia posterior dos machos com menos de 10 cerdas ..... **Prostemmatinae**

— Escutelo sem tricobótrias. Abertura do pigóforo dorsal. Fêmur anterior pouco desenvolvido e sem dente ou protuberância. Rostro fino, alongado e delicado. Órgão de Ekblom presente ou ausente. Tíbia posterior dos machos com 30 a 40 cerdas ..... **Nabinae**

Pachynomidae. Pachynomidae é um grupo pequeno de percevejos predadores raramente coletados que vivem no solo e têm uma aparência geral dos Nabidae Prostemmatinae (Schuh & Weirauch 2020). Juntamente com Reduviidae, compõe a superfamília Reduvioidea (Forero 2008, Schuh & Weirauch 2020; mais detalhes em Reduviidae). Possuem antenas com cinco segmentos aparentes; búculas obsoletas; lábio robusto e fortemente curvado; fêmur anterior consideravelmente alargado; tíbia anterior com fossa esponjosa; glândulas de Brindley presentes; cicatrizes de glândulas odoríferas abdominais dorsais nas margens anteriores dos tergos IV–VI dos adultos; machos com o oitavo segmento reduzido e telescopado dentro do sétimo segmento e genitália simétrica; fêmeas com ovipositor em forma de placa e espermatecas pareadas lateralizadas (Schuh & Weirauch 2020). Podem ser diferenciados dos Reduviidae por não terem sulco estridulatório prosternal (por ex. Fig. 25.169), nem sulco transverso posterior aos olhos. No Brasil, Pachynomidae é representada pelas subfamílias Aphelonotinae e Pachynominae. Elas podem ser separadas pela presença de ocelos e cório do hemiélitro pubescente em Aphelonotinae e ausência dos mesmos e cório do hemiélitro quase inteiramente glabro em Pachynominae (Schuh & Weirauch 2020). Aphelonotinae inclui um gênero, *Aphelonotus* Uhler (Schuh & Weirauch 2020), com 11 espécies registradas no Brasil (Schuh *et al.* 2015). No Novo Mundo, Pachynominae só inclui *Camarochilus* Harris, com uma espécie registrada no Brasil, *C. confusus* Harris (Harris 1930). Carayon & Villiers (1968) apresentaram uma revisão geral do grupo, incluindo aspectos morfológicos. As espécies de *Aphelonotus* podem ser identificadas pela revisão de Schuh *et al.* (2015), *Camarochilus* e *C. confusus* consultando Harris (1930) e Carayon & Villiers (1968).

Plokiophilidae. São muito parecidos com os antocorídeos. Variam de 1,2 a 3,0 mm de comprimento. Todas as espécies vivem associadas a teias de aranha ou a teias de Embioptera. Os que vivem em teias de aranha podem, inclusive, alimentar-se simultaneamente com a aranha. Andam pela teia sem ficarem presos ou dispararem na aranha o mecanismo de captura. Os que vivem associados às teias de Embioptera alimentam-se de seus ovos, indivíduos mortos ou moribundos e provavelmente ácaros. Cabeça alongada atrás dos olhos. Olhos compostos pequenos. Ocelos presentes. Tricobótrias cefálicas longas. Rostro longo e delicado atingindo o abdômen, o primeiro artículo muito curto, seguido pelo segundo, terceiro e quarto em ordem crescente de comprimento. Hemiélitro com uma fratura costal distinta no cório, exocório e/ou cúneo com glândulas coriais. Membrana com protuberância corial distinta e uma ou duas veias livres ou uma célula, ou ainda sem veias. Tíbia anterior com fóssula esponjosa. Tarsos alongados, dí- ou trímeros. Sulcos da glândula metatorácica reduzidos na metapleura. Conexivo presente. Espiráculo ausente no segmento abdominal I e ventrais nos segmentos II a VIII. Está dividida em duas subfamílias, Embiophilinae e Plokiophilinae, com quatro gêneros e 10 espécies. No Brasil, ocorre Plokiophilinae, representada por *Lipokophila* Štys com duas espécies registradas para o país, *L. chinai* Štyse *L. stysi* Carayon (Fernandes & Carpintero 2019a). O trabalho

mais relevante para a fauna brasileira é o de Carayon (1974). O conhecimento sobre o grupo pode aumentar consideravelmente se coletas direcionadas ao hábitat do grupo, com o auxílio dos aracnólogos e embiopterólogos, forem realizadas.

Polyctenidae. São os únicos heterópteros completamente adaptados à vida parasitária permanente em morcegos. Variam de 3 a 5 mm de comprimento e são parecidos com dípteros Pupipara (Diptera, Hippoboscidae). As primeiras espécies foram descritas como dípteros nicteribídeos, posteriormente transferidos para Psocodea (Phthiraptera, Anoplura) e, no início do século XX, para Heteroptera (Schuh & Slater 1995). Corpo recoberto por cerdas simples. Ctenídios presentes na antena, margem da cabeça, pronoto, prosterno, mesonoto e segmento abdominal I. Olhos compostos e ocelos ausentes. Rostro e clípeo formando uma estrutura lobular. Antena com quatro artículos, sendo o escapo e algumas vezes o pedicelo mais robusto que os demais. Rostro inserido quase no meio da cabeça, com quatro artículos, o primeiro reduzido. Prosterno sulcado. Asas ausentes. Pernas curtas ou longas. Tíbias com anéis semimembranosos alternados com partes normais do segmento. Tíbia anterior dos machos com espinhos. Fóssula esponjosa ausente. Fórmula tarsal 3–4–4. O par de garras tarsais das pernas anteriores, assimétricas e muito modificadas; pares médios e posteriores assimétricos em algumas espécies. Inseminação traumática por perfuração da parede da metacoxa direita. Fecundação por impregnação hemocelômica. Schuh & Slater (1995) reconheceram duas subfamílias, Hesperoctenidae e Polyctenidae, com cinco gêneros e cerca de 30 espécies. Na América do Sul, ocorre Hesperoctenidae, com *Hesperoctenis* Kirkaldy, com seis espécies registradas para o Brasil: *H. cartus* Jordan, *H. eumops* Ferrir & Usinger, *H. fumarius* (Westwood), *H. impressus* Horváth, *H. limai* Ferris & Usinger, e *H. longiceps* (Waterhouse) (Fernandes & Carpintero 2019b). Trabalhos recentes mais relevantes para a fauna do Brasil são os de Ronderos (1962) e o catálogo de Ryckman & Sjogren (1980).

Reduviidae (Figs 25.168–185)**.** É considerada a segunda maior família de Heteroptera, com cerca de 7.000 espécies descritas mundialmente (Maldonado 1990, Weirauch *et al.* 2014, Schuh & Weirauch 2020), das quais, cerca de 11% desse total (próximo a 800) estão registradas para o Brasil (Gil-Santana & Galvão 2022). Com exceção de Triatominae, de hábitos hematófagos, todos os demais reduviídeos são considerados predadores de outros artrópodes. Embora muitas espécies alimentem-se de uma larga variedade de presas (Ambrose 2000), alguns grupos mostram preferências ou mesmo especializações para predação de grupos de artrópodes em particular (Hwang & Weirauch 2012). Enquanto Triatominae têm uma grande importância em Saúde Pública por serem vetores do patógeno causador da Doença de Chagas, representantes de outras subfamílias tornam-se potencial ou comprovadamente relevantes na esfera econômica quando atuam como predadoras de pragas, insetos nocivos ou, ao revés, de insetos úteis (Ambrose 2000, Gil-Santana 2002, Marques *et al*. 2003, Silva & Gil-Santana 2004).

Reduviidae é considerado um táxon monofilético, com Pachynomidae como grupo-irmão (Schuh & Štys 1991, Weirauch 2008a, Forero 2008, Schuh *et al.* 2009, Weirauch & Munro 2009, Hwang & Weirauch 2012, Schuh & Weirauch 2020). Essas duas famílias compõem a superfamília Reduvioidea (Forero 2008, Schuh & Weirauch 2020).

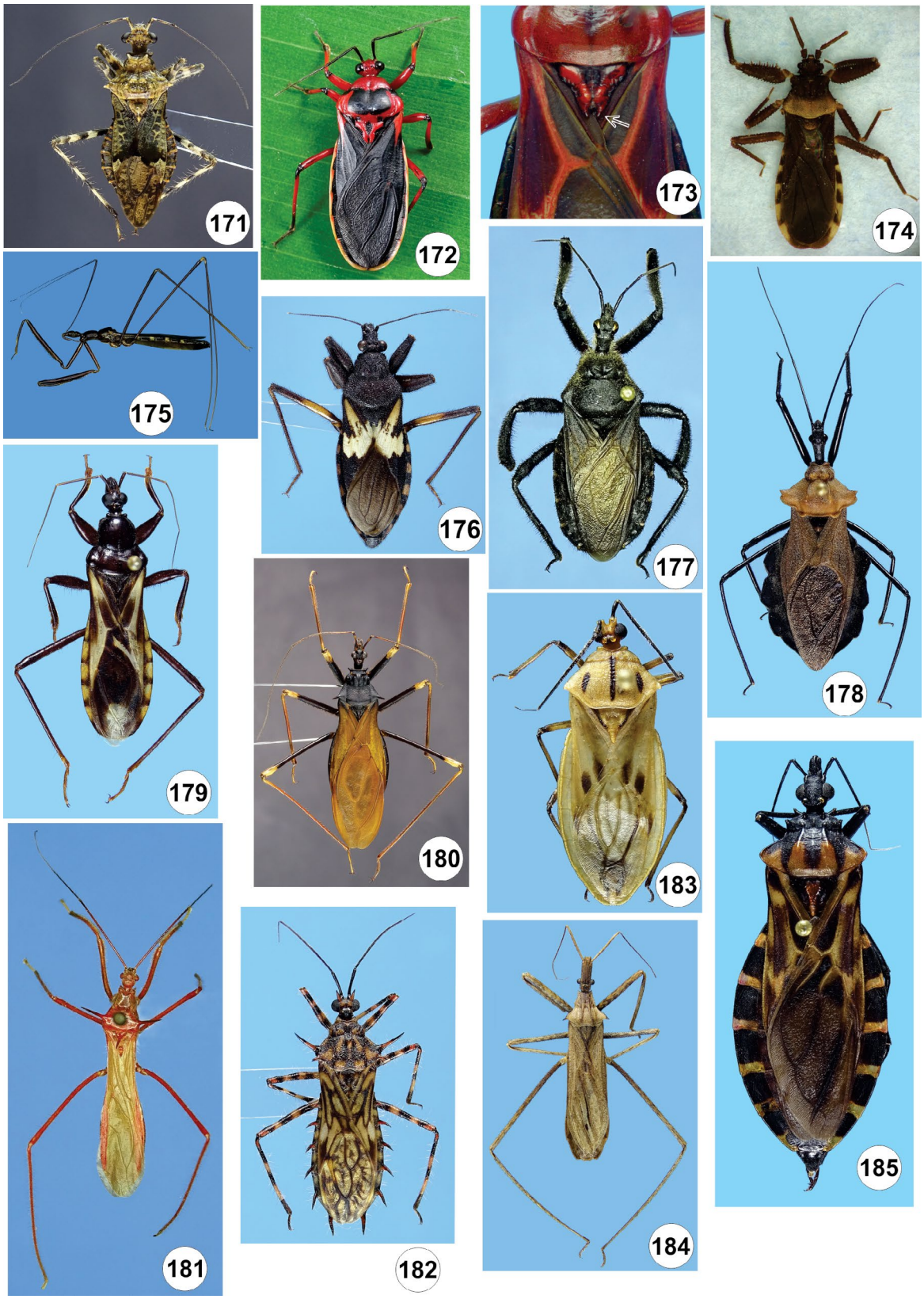
Em Reduviidae, a maior parte das subfamílias e algumas tribos testadas em análises filogenéticas mais recentes apresentaram forte suporte (Hwang & Weirauch 2012, Weirauch *et al*. 2014). Sumários sobre os avanços recentes no entendimento das relações filogenéticas entre as principais linhagens de Reduviidae foram apresentados por Weirauch *et al*. (2014), Gil-Santana *et al*. (2015) e Schuh & Weirauch (2020).

Morfologicamente, os reduviídeos formam uma das mais diversas famílias de percevejos, variando muito em tamanho, conformação do corpo e dos apêndices, desde algumas espécies de *Empicoris* Wollf (Emesinae), com apêndices delicados e somente 3 mm de comprimento total, até diversas espécies de corpo robusto, que podem atingir 40 mm de comprimento (Wygodzinsky 1966, Schuh & Weirauch 2020). A imensa diversidade morfológica reflete a multiplicidade de estratégias bioecológicas desses insetos (Weirauch *et al*. 2014), incluindo grupos que fazem parte de largos complexos de mimetismo Mülleriano com numerosas espécies de outras ordens, principalmente Hymenoptera (Hogue 1993, Leathers & Sharkey 2003, Hespenheide 2010, Gil-Santana 2015a, 2016a).

Características diagnósticas para Reduviidae incluem: olhos usualmente grandes, ocelos geralmente presentes, segundo segmento antenal (pedicelo) com tricobótrias; lábio com três segmentos visíveis (Fig. 25.168) (exceto em Centrocnemidinae e Hammacerinae que têm quatro), geralmente curvo e robusto, mas podendo ser reto e/ou fino; extremidade do segmento labial distal com plectrum; prosterno com sulco estridulatório (stridulitrum) (Fig. 25.169); membrana do hemiélitro geralmente com duas ou três células alongadas; fossa esponjosa ("fossula spongiosa") presente na extremidade ventral das tíbias anteriores e médias em muitos táxons; glândulas de Brindley (Fig. 25.170), com orifício externo entre o metatórax e o primeiro segmento abdominal (em adultos); fêmeas com espermatecas pareadas lateralizadas; machos com o oitavo segmento amplamente telescopado dentro do sétimo segmento e geralmente com a genitália simétrica; presença de glândulas odoríferas abdominais nas margens anteriores dos tergos IV–VI (Weirauch 2008a, Gil-Santana *et al*. 2015, Schuh & Weirauch 2020).

O **lábio** (anteriormente chamado de rostro) deve ter o segmento apical numerado como o quarto, sendo os anteriores contados retroativamente. Dessa forma, os três segmentos aparentes ou visíveis são denominados II a IV (Fig. 25.169). Essa numeração baseia-se na constatação de que nos reduviídeos (excluindo Centrocnemidinae e Hammacerinae), o primeiro segmento labial foi completamente perdido ou fundido à cápsula cefálica, e por consequência, os três segmentos labiais, distinguíveis nos reduviídeos em geral correspondem aos segundo, terceiro e quarto segmentos dos demais representantes de Heteroptera (Weirauch 2008b, Schuh *et al*. 2009).

Plectrum, classicamente definido como a parte móvel de uma estrutura estridulatória em Heteroptera (Schuh & Weirauch 2020), em Reduviidae consiste em um par de pequenos tubérculos esclerosados na extremidade do ápice do quarto segmento labial (Weirauch 2008a). Juntamente com o **sulco estridulatório** no prosterno suprajacente, forma o órgão estridulatório. Tanto



Figuras 25.171–185. Reduviidae, hábitos, vd (175 vl). **171**, Cetherinae, *Eupheno pallens* (Laporte), macho; **172–173**, Ectrichodiinae, *Brontostoma;* **172**, *B. discus* (Burmeister), macho, espécime fotografado vivo; **173**, *B. alboannulatum* (Stål), macho, porção distal do pronoto, escutelo e proximal dos hemiélitros e conexivo, a seta aponta para o ápice bífido do escutelo; **174**, Elasmodeminae, *Elasmodema erichsoni* Stål, macho; **175**, Emesinae, *Phasmatocoris* sp., fêmea; **176**, Hammacerinae, *Microtomus tibialis* Stichel, fêmea; **177**, Apiomerini, *Apiomerus lanipes* (Fabricius), fêmea; **178**, Harpactorini, *Montina lobata* Stål, fêmea; **179**, Peiratinae, *Rasahus setosus* Bérenger *et al.*, macho, parátipo; **180**, Reduviinae, *Zelurus travassosi* (Costa Lima), fêmea; **181**, Saicinae, *Saica* sp., fêmea; **182**, Salyavatinae, *Salyavata cornuta* Wygodzinsky, fêmea; **183**, Sphaeridopinae, *Sphaeridops aurantius* Gil-Santana, Costa & Zeraik, macho; **184**, Stenopodainae, *Stenopoda flavida* Giacchi, macho; **185**, Triatominae, *Panstrongylus megistus* (Burmeister), fêmea.

as ninfas quanto os adultos estridulam, friccionando o ápice do lábio no sulco estridulatório estriado transversalmente. Os demais heterópteros capazes de estridulação só o fazem na fase adulta (Schuh & Weirauch 2020).

Fossas esponjosas ("fossula spongiosa") podem estar presentes somente nas tíbias anteriores, nestas e nas médias (eventualmente nos três pares de pernas, em alguns Triatominae: Lent & Wygodzinsky 1979) (Weirauch 2007). A sua presença/ausência e respectivas dimensões costumam ter valoração taxonômica, sendo reconhecido como caráter genérico em muitas subfamílias (e.g. Gil-Santana *et al*. 2015). Mais raramente, a sua presença/ausência pode variar entre as espécies em um mesmo gênero (e.g. Gil-Santana 2016b).

Glândulas de Brindley são glândulas saculares localizadas dorsolateralmente no abdômen. Nos reduviídeos as glândulas de Brindley localizam-se também dorsolateralmente entre o metatórax e o primeiro segmento abdominal nos adultos e na mesopleura em ninfas (Fig. 25.170) (Rosa *et al*. 2005, Weirauch 2006, Schuh & Weirauch 2020).

As glândulas de Brindley e a lateralização das espermatecas pareadas são sinapomorfias do clado Pachynomidae + Reduviidae (Weirauch 2008a, Carayon & Villiers 1968, Schuh & Štys 1991). Já a presença do plectrum no segmento labial distal, do sulco estridulatório e das glândulas odoríferas abdominais dorsais foram consideradas sinapomorfias exclusivas de Reduviidae (Weirauch 2008a). O sulco estridulatório tem sido considerado como diagnóstico de Reduviidae já há bastante tempo (e.g. Costa Lima 1940b, Usinger 1943) e parece particularmente útil para separação dos reduviídeos em relação a outras famílias, com os quais frequentemente são confundidos por não especialistas (observação pessoal de H. Gil-Santana).

Atualmente, 24 subfamílias de Reduviidae são reconhecidas como válidas (Schuh & Weirauch 2020), das quais 19 são representadas na região Neotropical (Gil-Santana *et al*. 2015; Forthman & Weirauch 2017) e 18 no Brasil (Gil-Santana & Galvão 2022).

As chaves mais recentes para subfamílias são as de Forero (2004), abrangendo a região Neotropical e as de Weirauch *et al.* (2014) e Schuh & Weirauch (2020), para as do Mundo todo. As duas últimas são especialmente úteis pelas boas ilustrações, que facilitam o entendimento das dicotomias. O catálogo geral mais recente de Reduviidae é o de Maldonado (1990), que incluiu toda a fauna mundial.

Chave para as subfamílias de Reduviidae (baseada em Costa Lima 1940b, Grazia *et al*. 2012, Weirauch *et al.* 2014).

1. Escutelo arredondado ou bífido (com duas pontas) no ápice (Fig. 25.173) **2**

— Escutelo com uma só ponta apical **4**

2(1). Corpo extremamente achatado dorso-ventralmente. Antena com quatro artículos; escutelo arredondado, subcircular, sem pontas no ápice. Membrana do hemiélitro com três veias longitudinais que não formam células fechadas (Fig. 25.174) ..... **Elasmodeminae**

— Corpo não ou pouco achatado dorso-ventralmente. Antena geralmente com mais do que quatro artículos aparentes; escutelo bífido no ápice. Veias longitudinais da membrana do hemiélitro formando células fechadas **3**

3(2). Tegumento do corpo granuloso (Fig. 25.176). Lábio com quatro segmentos visíveis; pedicelo da antena subdividido em 4 a 36 pseudosegmentos ..... **Hammacerinae**

— Tegumento do corpo geralmente glabro, liso e brilhoso (Fig. 25.172). Lábio com três segmentos visíveis (Fig. 25.168); flagelo da antena subdividido, formando um total de sete a oito segmentos antenais aparentes em muitos gêneros ..... **Ectrichodiinae**

4(1). Antena com o pedicelo e flagelômeros dobrados por baixo do escapo ou garras tarsais com dente basal.Hemiélitro com célula quadrada, pentagonal ou hexagonal formada com a veia Cubital (Cu) próxima ao ou no ângulo apical do cório **5**

— Pedicelo e flagelômeros da antena não dobrados por baixo do escapo; unhas tarsais sem dente basal. Hemiélitro sem célula, próxima ao ou no ângulo apical do cório **6**

5(4). Coloração geral do corpo geralmente pálida ou castanha (Fig. 25.184). Cubital (Cu) geralmente formando uma célula pentagonal ou hexagonal; se ausente a célula cubital, com placas mandibulares proeminentes. Pedicelo e flagelômeros geralmente dobrados por baixo do escapo ..... **Stenopodainae**

— Coloração geral do corpo muito variável (Fig. 25.178). Cubital (Cu) geralmente formando uma célula quadrada ou retangular; placas mandibulares pequenas. Pedicelo e flagelômeros normalmente não dobrados por baixo do escapo ..... **Harpactorinae**

6(4). Búculas recobrindo lateralmente a base do lábio ... **7**

— Sem búculas recobrindo a base do lábio **8**

7(6). Corpo sem achatamento dorso-ventral. Medida dorso-ventral da cabeça, em vista lateral, aproximadamente equivalente ao comprimento da mesma. Fêmur anterior robusto e dilatado; tíbia anterior curta, curva e retrátil ..... **Phymatinae**

— Corpo um pouco achatado dorso-ventralmente. Medida dorso-ventral da cabeça, em vista lateral, aproximadamente o dobro do comprimento da mesma. Fêmur e tíbia anteriores cilíndricos, moderadamente alongados e não dilatados ..... **Phimophorinae**

8(6). Espécies de pequenas dimensões (3–9 mm de comprimento). Cabeça curta, com a porção anteocular muito inclinada adiante dos olhos; lábio curto e robusto. Membrana do hemiélitro com uma célula ..... **Chryxinae**

— Espécies de dimensões variáveis. Cabeça curta ou alongada, com a porção anteocular raramente inclinada adiante dos olhos; lábio geralmente alongado. Membrana do hemiélitro normalmente com duas células **9**

9(8). Ápice da tíbia anterior sem fossa esponjosa ("fossula spongiosa") **10**

— Ápice da tíbia anterior com fossa esponjosa ("fossula spongiosa") **15**

10(9). "Pente" da tíbia anterior localizado em um esporão proeminente ..... **Bactrodinae**

— "Pente" da tíbia anterior não localizado em um esporão proeminente **11**

11(10). Terceiro segmento labial (segundo visível) delgado e reto (Fig. 25.185) ..... **Triatominae** (em parte)

— Terceiro segmento labial (segundo visível) curvo e geralmente um pouco engrossado **12**

12(11). Tíbia anterior com projeção saliente que se prolonga além da inserção do tarso ..... **Vesciinae**

— Tíbia anterior não se prolongando além da inserção do tarso **13**

13(12). Espécimes de corpo robusto. Olhos muito grandes, ocupando a maior parte da cabeça na maior parte das espécies; ocelos presentes. Pernas não alongadas (Fig. 25.183) ..... **Sphaeridopinae** (em parte)

— Muitas espécies de aspecto delicado ou com corpo alongado, com pernas alongadas e finas. Olhos geralmente de tamanho normal, nunca ocupando a maior parte da cabeça; ocelos ausentes **14**

14(13). Cabeça e lábio geralmente sem espinhos; terceiro segmento labial (segundo visível) usualmente de espessura normal. Medida do comprimento da coxa anterior geralmente no mínimo quatro vezes maior que a espessura da mesma; cavidade coxal anterior aberta anteriormente (Fig. 25.175) ..... **Emesinae**

— Cabeça e lábio com espinhos; terceiro segmento labial (segundo visível) usualmente dilatado. Medida do comprimento da coxa anterior no máximo três vezes maior que a espessura da mesma; cavidade coxal anterior aberta ventralmente (Fig. 25.181) ..... **Saicinae**

15(9). Pronoto com o sulco transverso, interlobar, localizado mais próximo da borda posterior do que da anterior. Coxa anterior usualmente cerca de duas vezes mais longa que larga e com a superfície lateral achatada (Fig. 25.179) ..... **Peiratinae**

— Pronoto com o sulco transverso, interlobar, localizado mais próximo da borda anterior do que posterior, ou a meia distância das mesmas. Coxa anterior usualmente menos de duas vezes mais longa que larga e sem a superfície lateral achatada **16**

16(15). Terceiro segmento labial (segundo visível) delgado e reto (Fig. 25.185) ..... **Triatominae** (em parte)

— Terceiro segmento labial (segundo visível) curvo e usualmente um pouco espessado **17**

17(16). Cabeça geralmente alongada; se curta, então os olhos são usualmente reniformes, mas nunca fortemente pedunculados, nem cobrem quase toda a superfície lateral da cabeça; tubérculos anteníferos curtos ou pouco alongados, sem bifurcação apical (Fig. 25.180) ..... **Reduviinae**

— Cabeça curta, com olhos semiglobulares, que ou são de tamanho médio e um pouco ou fortemente pedunculados ou grandes e quase cobrindo toda a superfície lateral da cabeça; tubérculos anteníferos podem ser muito alongados e/ou bifurcados no ápice **18**

18(17). Tarso anterior com dois segmentos somente. Margens do conexivo com longos e fortes espinhos nos ângulos póstero-laterais de cada segmento (Fig. 25.182) .... **Salyavatinae**

— Tarso anterior com três segmentos. Margens do conexivo sem longos e fortes espinhos nos ângulos póstero-laterais de cada segmento **19**

19(18) Olhos pedunculados, muito afastados entre si; base dos tubérculos anteníferos distantes entre si, curtos e com ápice reto; lábio robusto, com os dois primeiros segmentos visíveis muito espessados (Fig. 25.171) .... **Cetherinae**

— Olhos não pedunculados, mais próximos entre si, principalmente na face ventral; tubérculos anteníferos contíguos ou muito próximos na base, podendo ser alongados, com ápice reto ou bifurcado; lábio delgado (Fig. 25.183) ..... **Sphaeridopinae** (em parte)

Bactrodinae. Exclusivamente neotropical e só inclui o gênero *Bactrodes* Stål com cinco espécies (Coscarón & Melo 2003), três das quais encontradas no Brasil (Gil-Santana & Galvão 2022), cuja identificação pode ser feita consultando a revisão dessas autoras. São pequenos, com corpo e apêndices delgados, região pós-ocular e coxa anterior alongadas; escapo mais longo que o pedicelo; membrana do hemiélitro com uma célula (Coscarón & Melo 2003, Weirauch *et al*. 2014). Dados extensos sobre a biologia e morfologia de espécies de *Bactrodes* foram apresentados por Weirauch *et al.* (2021).

Cetherinae. Está representada na região Neotropical somente pelo gênero *Eupheno* Gistel, com três espécies, das quais, somente *E. pallens* (Laporte) (Fig. 25.171) foi registrada para o Brasil (Maldonado 1990, Gil-Santana & Galvão 2022). Uma característica marcante do grupo são os olhos pedunculados, bem afastados entre si (Costa Lima 1940b) (Fig. 25.171). Espécies de *Eupheno* são encontradas sob a casca de árvores em decomposição (Champion 1899, Haviland 1931, obs. pessoal), predando diferentes artrópodes incluindo besouros (Champion 1899) e térmitas (Haviland 1931).

Chryxinae. Os representantes desta subfamília são conhecidos por únicos ou poucos espécimes. Os quatro gêneros e cinco espécies de Chryxinae podem ser reconhecidos pela chave de Gil-Santana *et al*. (2015). Informações complementares sobre as três espécies registradas no Brasil, *Chryxus bahianus* Gil-Santana *et al*., *Lentia corcovadensis* Wygodzinsky e *Wygodzinskyella travassosi* (Lent & Wygodzinsky) podem ser consultadas na Sinopse de Gil-Santana *et al*. (2007). Chryxinae têm de 3 a 9 mm de comprimento; cabeça curta, fortemente declinada anteriormente aos olhos; ocelos presentes em *Lentia* Wygodzinsky e ausentes nos demais gêneros; lábio curto e grosso e uma célula na membrana do hemiélitro (Gil-Santana *et al*. 2007).

Ectrichodiinae. Atualmente são reconhecidos 24 gêneros, que incluem mais de uma centena de espécies de Ectrichodiinae no Novo Mundo (Gil-Santana *et al*. 2015, 2020a, 2021; Gil-Santana 2020; Forthman & Gil-Santana 2021), dentre os quais 16 gêneros e mais de 50 espécies foram encontrados no Brasil (Gil-Santana & Galvão 2022). Gil-Santana *et al*. (2015) apresentaram um sumário da taxonomia do grupo, incluindo as respectivas referências e Forthman & Gil-Santana (2021) apresentaram uma chave para separação dos gêneros do Novo Mundo. No Brasil, os gêneros com maior número de espécies, incluindo as mais comuns são *Brontostoma* Kirkaldy (Figs 25.172–173), *Pothea* Amyot & Serville e *Rhiginia* Stål (Costa Lima 1940b; Gil-Santana & Galvão 2022). Podem ser reconhecidos pelo escutelo bífido (Fig. 25.173), segmentos do flagelo da antena frequentemente subdividido em pseudo segmentos (parecendo ter de quatro a seis segmentos), geralmente com o tegumento glabro ou com poucas cerdas, brilhante e com padrões aposemáticos de cores brilhantes, alternando preto e vermelho ou alaranjado (Fig. 25.172). O dimorfismo sexual, com asas variavelmente reduzidas ou ausentes nas fêmeas, é comum (Dougherty 1995, Forero 2004, Forthman & Weirauch 2017). Os escassos dados sobre a biologia dos ectrichodiíneos sugerem que eles sejam especializados na predação de diplópodes (Carpintero & Maldonado 1996; Forthman & Weirauch 2012).

Elasmodeminae. Inclui somente o gênero *Elasmodema* Stål, com três espécies, duas das quais, *E. erichsoni* Stål (Fig. 25.174)

e *E. setigerum* (Usinger), registradas para o Brasil (Wygodzinsky 1944, Gil-Santana & Galvão 2022). Wygodzinsky (1944) revisou o gênero, detalhando a morfologia, taxonomia e dados biológicos do grupo. Elasmodeminae têm o corpo muito achatado; escutelo com margem arredondada e membrana do hemiélitro com três veias que a percorrem, sem formar células fechadas (Wygodzinsky 1944, Schuh & Weirauch 2020) (Fig. 25.174).

Emesinae. No Brasil encontram-se registrados 17 gêneros e quase 100 espécies (Gil-Santana & Galvão 2022). A monografia de Wygodzinsky (1966) é a principal referência para o estudo do grupo. Para o Brasil, algumas modificações taxonômicas, novas espécies e chaves atualizadas para alguns gêneros foram apresentadas subsequentemente (e.g. Gil-Santana *et al*. 1999a, 2005, 2009, Gil-Santana 2009, 2015b; Gil-Santana & Ferreira 2016, 2017; Castro-Huertas *et al.* 2020). Os emesíneos possuem o corpo e pernas alongadas e afilados; ocelos e fossas esponjosas ausentes; o par anterior das pernas são raptórias, com coxas alongadas (Fig. 25.175). O grupo possui diversificação de hábitos biológicos e ecológicos, com espécies adaptadas a ambientes em especial, como ninhos de aves, cavernas, teias tecidas por aranhas e psocídeos (Wygodzinsky 1966). Dados adicionais sobre a biologia, associação a cavernas ou teias de aranha, observados no Brasil, constam dos trabalhos de Gil-Santana & Jurberg (2003), Gil-Santana (2015b), Gil-Santana & Ferreira (2016, 2017) e Resende *et al*. (2016).

Hammacerinae. Inclui os gêneros *Homalocoris* Perty e *Microtomus* Illiger, com duas e seis espécies encontradas no Brasil, respectivamente (Maldonado 1990; Gil-Santana & Galvão 2022) (Fig. 25.176). Chave para separar esses gêneros e síntese da literatura taxonômica podem ser consultadas em Gil-Santana *et al*. (2015). Subfamília bem característica pelo aspecto das antenas, que possuem o segundo segmento (pedicelo) subdividido em quatro a 36 pseudosegmentos e escutelo bífido. Adicionalmente, tem o lábio com quatro segmentos visíveis e a membrana do hemiélitro com duas células fechadas (Costa Lima 1940b, Weirauch *et al*. 2014). São usualmente encontrados sobre cascas de árvores em decomposição (Readio 1927).

Harpactorinae (Figs 25.177–178)**.** Contém o maior número de gêneros e espécies entre os reduviídeos. No Novo Mundo esta subfamília é representada pelas tribos Apiomerini e Harpactorini (Forero 2011; Gil-Santana *et al*. 2015; Schuh & Weirauch 2020). Podem ser diferenciados pela presença de uma célula quadrada a retangular na base da célula cubital do cório do hemiélitro e tíbia anterior geralmente com uma espora subapical (Schuh & Weirauch 2020). São predominantemente diurnos, com muitas espécies predando sobre a vegetação arbustiva. Em diversos harpactoríneos tem sido observada uma associação com plantas, incluindo a fitofagia ou o uso de resinas vegetais (Bérenger & Pluot-Sigwalt 1997;Gil-Santana & Alves 2011;Forero *et al*. 2011; Gil-Santana & Keller 2022).

Chave para as tribos de Harpactorinae (baseada em Costa Lima 1940b e Gil-Santana *et al*. 2015).

1. Ocelos lateralizados, situados para fora de duas paralelas imaginárias tangenciando a margem interna dos olhos; lábio reto; unhas tarsais uniformes ..... **Apiomerini**

— Ocelos menos afastados entre si, situados internamente em relação à margem medial dos olhos; lábio curvo; unhas tarsais com um dente basal ..... **Harpactorini**

Apiomerini. Atualmente Apiomerini possui 12 gêneros, todos encontrados no Brasil, onde 82 espécies foram registradas (Gil-Santana *et al*. 2002, 2003; Bérenger 2006; Gil-Santana & Galvão 2022. Gil-Santana *et al*. (2003) apresentaram uma sinopse da taxonomia e biologia dos representantes da tribo, seguido da síntese de Gil-Santana *et al*. (2015), que incluiu chave atualizada para os gêneros. *Apiomerus* Hahn é o gênero com maior número de espécies (mais de 100), contabilizando-se 52 para o Brasil (Gil-Santana & Galvão 2022), algumas delas sendo de ocorrência frequente, como *Apiomerus lanipes* (Fabricius) (Fig. 25.177) (Marques *et al*. 2003). Diversas espécies de Apiomerini têm sido relatadas como predadoras tanto de insetos úteis quanto nocivos, já tendo se aventado o uso de espécies de *Apiomerus* para controle biológico de pragas. Algumas espécies de *Apiomerus* têm sido observadas como predadoras frequentes de abelhas, principalmente sobre abelhas sem ferrão (Meliponinae), com as quais algumas delas têm semelhanças e possivelmente as mimetizam (Hogue 1993; Gil-Santana *et al*. 2003, 2006; Marques *et al*. 2003; Silva & Gil-Santana 2004; Gil-Santana & Forero 2010). Há evidências da produção de iscas químicas, inclusive odores semelhantes a flores, por espécies de *Apiomerus* para atração de presas, particularmente abelhas meliponíneas (Weaver *et al*. 1975; Gil-Santana, obs. pessoal). Por outro lado, todas as espécies de Apiomerini cuidadosamente observadas revelaram-se polífagas (Gil-Santana 2002), com exceção de *Micrauchenus lineola* (Fabricius) que se alimenta exclusivamente de cupins (Bérenger & Pluot-Sigwalt 2009). Apiomerini usa substâncias pegajosas em suas tíbias anteriores para segurar suas presas e também têm resinas pegajosas em seus corpos. Para as fêmeas, tais resinas são particularmente importantes para a oviposição (Choe & Rust 2007; Gil-Santana & Forero 2010; Forero *et al*. 2011). Há evidências que algumas dessas substâncias podem ser produzidas pelo próprio inseto (e.g. Gil-Santana & Forero 2010), ou que precisam ser obtidas de plantas resinosas (Zhang *et al*. 2015). Adaptações morfológicas em *Apiomerus*, relacionadas tanto para a coleta quanto aproveitamento das resinas vegetais, foram estudadas por Forero *et al*. (2011).

Harpactorini. Contém 53 gêneros na região Neotropical (Gil-Santana 2016a; Zhang *et al*. 2016), dos quais 40 ocorrem no Brasil (Gil-Santana & Galvão 2022). Não há uma chave atualizada para os gêneros da tribo. Uma síntese de referências taxonômicas dos gêneros e revisões foi apresentada por Forero *et al*. (2008) e Forero (2011). Uma abordagem filogenética de Harpactorini, baseada em dados moleculares e incluindo representantes de todas as regiões zoogeográficas do Mundo, foi apresentada por Zhang & Weirauch (2013a). Harpactorini geralmente possui o primeiro segmento antenal (escapo) alongado e bem mais comprido que a cabeça (Fig. 25.178). Além disso, desenvolveram modificações evolutivas nas pernas anteriores, incluindo a produção de substâncias pegajosas por glândulas para captura de presas (Zhang & Weirauch 2013b). Espécies de Harpactorini estão entre os reduviídeos mais frequentemente associados a plantações e alguns têm merecido atenção como possíveis agentes de controle biológico (Ambrose 2000). Há

evidências de associações entre espécies Harpactorini com plantas em particular, tanto na busca de presas sobre as mesmas quanto no aproveitamento de recursos vegetais (Bérenger & Pluot-Sigwalt 1997; Gil-Santana & Keller 2022). No Brasil, as associações entre *Zelus versicolor* (Herrich-Schäffer) e *Bidens rubifolia* Kunth (Asteraceae) e *Zelus leucogrammus* (Perty) com várias espécies de árvores cultivadas foram observadas respectivamente por Gil-Santana & Alves (2011) e Habib (1976). Lapischies *et al*. (2019) observaram que espécimes de *Pyrrhosphodrus caatingensis* Lapischies & Forero eram usualmente coletados sobre *Cleome spinosa* Jacq. (Cleomaceae), com a qual possivelmente está associada. O mimetismo de espécies de Harpactorini com grupos de Hymenoptera ocorre em diversos gêneros. As espécies de *Notocyrtus* Burmeister são consideradas miméticas de abelhas meliponíneas (Hogue 1993; Gil-Santana 2008; Alvarez *et al.* 2019). Vários gêneros (e.g. *Graptocleptes* Stål, *Hiranetis* Spinola, *Parahiranetis* Gil-Santana) são compostos por espécies que possuem semelhança notável com Hymenoptera Ichneumonoidea (Hogue 1993; Gil-Santana 2016a), podendo ser identificados com a chave apresentada por Gil-Santana (2015a).

Peiratinae. Dos 11 gêneros neotropicais de Peiratinae, 10 são encontrados no Brasil, incluindo 52 espécies (Gil-Santana *et al*. 2015; Gil-Santana 2017; Gil-Santana & Galvão 2022). *Rasahus* Amyot & Serville (Fig. 25.179) e *Sirthenea* Spinola são os gêneros com maior número de espécies e algumas delas entre as mais comuns desta subfamília. Um sumário da bibliografia taxonômica e chave para os gêneros da região Neotropical podem ser consultados em Gil-Santana *et al*. (2015). Adicionalmente, *Zeraikia* Gil-Santana & Costa e suas espécies, exclusivas do Brasil, foram revisadas por Gil-Santana (2017) e *Thymbreus* Stål por Liu *et al.* (2020). Em Peiratinae, o lobo anterior do pronoto é mais longo que o posterior, com o sulco transverso, interlobar, localizado mais próximo da borda posterior que da anterior (Fig. 25.179); coxa anterior mais desenvolvida que as demais; machos com genitália variavelmente assimétrica (Costa Lima 1940b; Schuh & Weirauch 2020). Pouco se sabe sobre a biologia das espécies neotropicais, sendo os peiratíneos encontrados no solo ou coletados por atração luminosa noturna (Gil-Santana *et al*. 2015).

Phimophorinae. Contém uma espécie, *Phimophorus spissicornis* Bergroth, descrita do Brasil, onde foi encontrada em Bromélias, nas quais foi considerada predadora de *Microtriatoma borbai* Lent & Wygodzinsky (Triatominae) (Lent & Jurberg 1977; Lent & Wygodzinsky 1979). Têm uma aparência semelhante a Aradidae; o corpo coberto com secreções cerosas; segmentos antenais engrossados; presença da búcula ladeando a base do lábio; primeiro segmento visível do lábio muito mais longo que os seguintes somados; tarsos pequenos e com dois segmentos (Weirauch *et al*. 2014). Redescrições e comentários taxonômicos sobre *P. spissicornis* constam dos trabalhos de Wygodzinsky (1948) e de Usinger & Wygodzinsky (1964); dados ecológicos em Chaverra-Rodriguez *et al*. (2010).

Phymatinae. Na região Neotropical e no Brasil, esta subfamília tem duas tribos: Macrocephalini e Phymatini. O catálogo mais atualizado para o grupo é o de Froeschner & Kormilev (1989). Chaves para os gêneros e sinopse da literatura podem ser consultados em Gil-Santana *et al*. (2015). Podemos reconhecer os fimatíneos pelas seguintes características: búcula geralmente presente, ocultando a base do lábio; fêmur anterior muito alargado; tíbia anterior e respectivo tarso fundidos, repousando em um sulco do fêmur (o tarso está ausente em alguns gêneros de Macrocephalini); hemiélitro sem células, ou se estas presentes, com numerosas veias irradiando-se delas; abdômen com conexivo laminado, em geral consideravelmente saliente e anguloso em sentido transverso, na sua parte média (Costa Lima 1940b, Schuh & Weirauch 2020). Phymatinae são frequentemente encontrados em flores, principalmente de Asteraceae. Nelas aguardam a chegada dos pequenos insetos que as visitam para capturá-los, atacando-os de emboscada (Costa Lima 1940b; Schuh & Weirauch 2020). Gil-Santana & Keller (2022) registraram a fitofagia em flores de Apocynaceae por uma espécie de *Phymata* Latreille.

Chave para as tribos de Phymatinae (baseada em Froeschner & Kormilev 1989; Forero 2004 e Gil-Santana *et al*. 2015).

1. Presença de sulco longitudinal distinto para recepção da antena em repouso na cabeça (acima dos olhos) e propleura, logo abaixo da margem lateral ..... **Phymatini**

— Cabeça e propleura sem tal sulco para recepção da antena ..... **Macrocephalini**

Macrocephalini. Dos quatro gêneros neotropicais, dois são encontrados no Brasil, *Lophoscutus* Kormilev e *Macrocephalus* Swederus, com sete e três espécies registradas para nosso território, respectivamente (Gil-Santana & Galvão 2022).

Phymatini. No Brasil, encontram-se os gêneros *Neoanthylla* Kormilev e *Phymata* Latreille, com duas e 33 espécies, respectivamente (Gil-Santana & Galvão 2022). *Phymata* é o gênero com mais espécies e foi monografado por Kormilev (1962).

Reduviinae. Inclui 14 gêneros neotropicais, 9 dos quais encontrados no Brasil, incluindo pouco mais de 100 espécies (Gil-Santana *et al*. 2015; Gil-Santana & Galvão 2022). Chaves para os gêneros e um sumário da taxonomia e referências respectivas para região Neotropical estão disponíveis no capítulo de Gil-Santana *et al*. (2015). *Zelurus* Hahn é o gênero com maior número de espécies, mais de 130 neotropicais, das quais 82 registradas para o Brasil, incluindo alguns dos maiores reduviídeos brasileiros (Fig. 25.180). Ferreira *et al*. (2016) apresentaram uma síntese das numerosas referências taxonômicas sobre as espécies do gênero. Reduviinae são reconhecidos por geralmente terem ocelos, tarsos com três segmentos, duas células fechadas na membrana do hemiélitro e fossas esponjosas, nas tíbias anteriores e médias (Weirauch *et al*. 2014), características comuns em diversos outros grupos de Reduviidae. Assim, Reduviinae se caracteriza fundamentalmente pela ausência de caracteres encontrados em outros reduviídeos (Schuh & Weirauch 2020). Atualmente não é considerado um grupo natural (monofilético) (Schuh & Weirauch 2020), como tem sido demonstrado em estudos filogenéticos recentes (e.g. Weirauch 2008a; Hwang & Weirauch 2012). Muitas espécies de *Zelurus* parecem ser miméticas de vespas do gênero *Pepsis* Fabricius (Hymenoptera: Pompilidae) tanto pela forma e coloração do corpo e pelos movimentos que executam (Hogue 1993; Costa Lima 1940a). Reduviinae são considerados predadores generalistas de artrópodes e a maioria

de hábitos noturnos (Schuh & Weirauch 2020), com captura frequente por atração luminosa noturna (observação pessoal de H. Gil-Santana). Espécies de *Opisthacidius* Berg foram observadas como predadoras de baratas (*Periplaneta americana* (Linnaeus) (Costa Lima 1940b). Relatos adicionais de presas de Reduviinae neotropicais foram sumarizados por Gil-Santana *et al*. (2015), ao passo que Ferreira *et al*. (2016) sintetizaram as informações sobre espécies de *Zelurus* encontradas em cavernas do Brasil.

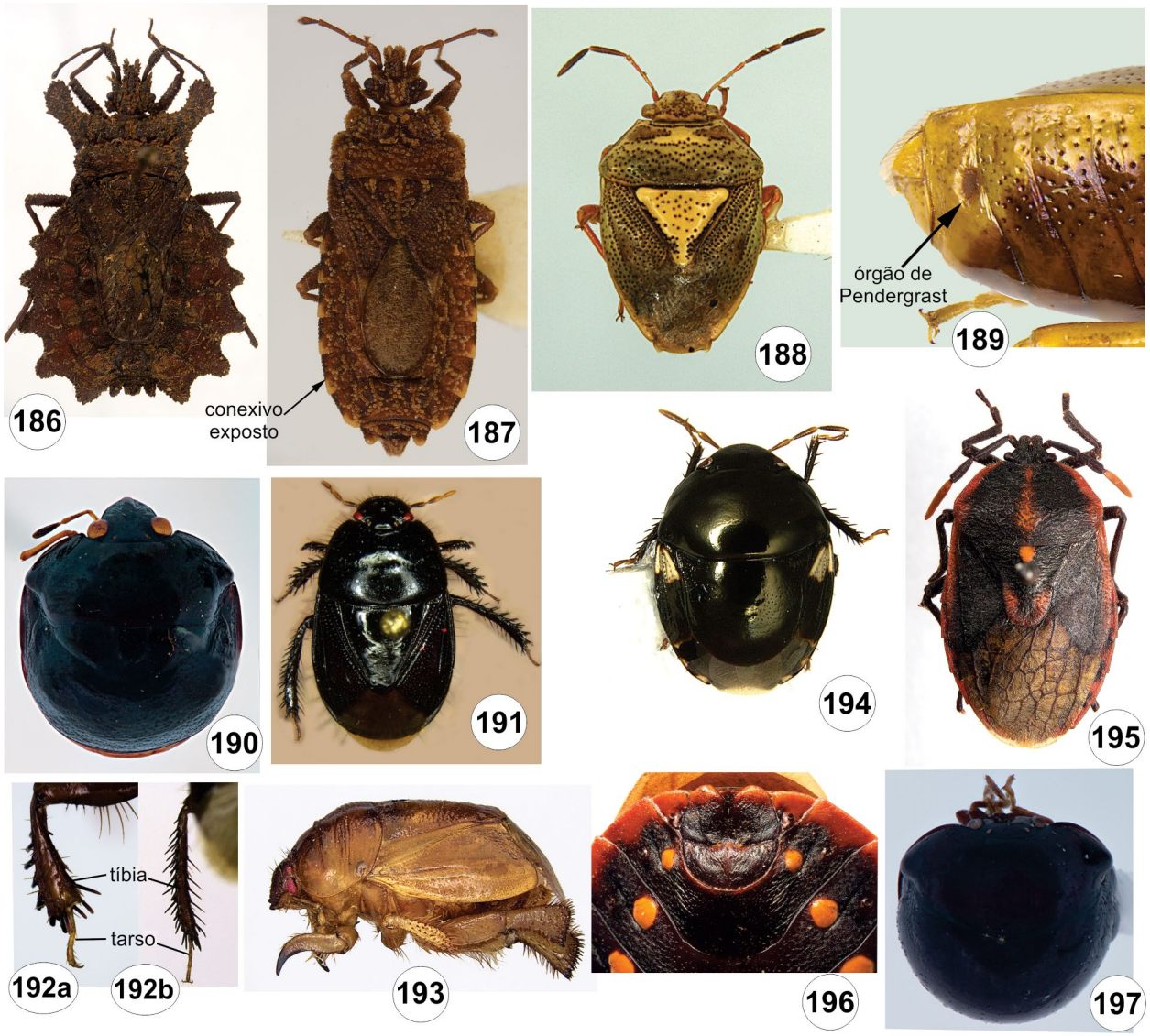
Saicinae. Na região Neotropical ocorrem 11 gêneros de Saicinae, sete dos quais encontrados no Brasil que contabiliza 22 espécies (Gil-Santana *et al.* 2015, 2020b; Gil-Santana & Galvão 2022). Síntese das referências taxonômicas foram fornecidas por Gil-Santana *et al*. (2015) e chave atualizada para os gêneros por Gil-Santana *et al.* (2020b). Saicinae podem ser reconhecidos pela ausência de ocelos e fossas esponjosas; segundo segmento labial visível frequentemente intumescido; partes opostas do lábio e cabeça frequentemente com espinhos ou cerdas rígidas (Weirauch *et al*. 2014; Schuh & Weirauch 2020) (Fig. 25.181). Pouco se sabe sobre a biologia de Saicinae, os quais são geralmente coletados por atração luminosa (Schuh & Weirauch 2020). Gil-Santana *et al*. (2010) sumarizaram dados de biologia do grupo para o Novo Mundo, registrando pela primeira vez uma espécie desta subfamília (*Tagalis evavilmae* Gil-Santana, Gouveia & Zeraik), como habitante de ninhos de aves, ao passo que Gil-Santana *et al*. (2020b) ao descreverem *Quasitagalis* e *Q. afonsoi* Gil-Santana, Oliveira & Zampaulo, registraram pela primeira vez uma espécie desta subfamília, como habitante de cavernas, pelo menos no Novo Mundo.

Salyavatinae. No Novo Mundo é representada pelo gênero *Salyavata* Amyot & Serville, revisado por van Doesburg & Forero (2012), que reconheceram 11 espécies, sete das quais encontradas no Brasil (van Doesburg & Forero 2012; Gil-Santana & Galvão 2022). São caracterizados pelos espinhos conspícuos no tórax e abdômen; cabeça curta, com tubérculos antenais salientes adiante dos olhos; tarsos anteriores com dois segmentos; coloração geral marrom, com padrões marmóreos alternando tons claros e escuros (Costa Lima 1940b, Weirauch *et al*. 2014) (Fig. 25.182). As espécies de *Salyavata* são predadoras de cupins. As ninfas grudam materiais do ninho dos cupins em seu tegumento, supostamente como camuflagem (Hogue 1993; van Doesburg & Forero 2012).

Sphaeridopinae. Dos três gêneros atualmente incluídos em Sphaeridopinae, dois ocorrem no Brasil: *Sphaeridops* Amyot & Serville e *Veseris* Stål, com três e duas espécies respectivamente (Gil-Santana & Alencar 2001; Gil-Santana & Oliveira 2019 ; Gil-Santana 2021; Gil-Santana & Galvão 2022). A identificação dos táxons que ocorrem no Brasil pode ser feita com a chave de Gil-Santana & Oliveira (2019) para os gêneros; as espécies de *Sphaeridops*, por consulta a Gil-Santana (2021) e as de *Veseris*, pelas redescrições de Gil-Santana *et al*. (1999b) e Gil-Santana & Alencar (2001), respectivamente. Antena inserida em tubérculos anteníferos salientes; lábio reto; todos os tarsos com três segmentos. Com exceção do gênero *Volesus* Champion (não encontrado no Brasil), os demais esferidopíneos possuem a porção anteocular da cabeça muito curta; olhos muito grandes, ocupando a maior parte da cabeça e quase contíguos ventralmente (Gil-Santana & Oliveira 2019; Gil-Santana 2021) (Fig. 25.183). Estudos morfológicos de ninfas e dados experimentais sugerem que Sphaeridopinae podem ter hábitos alimentares e de camuflagem das ninfas similares aos de Salyavatinae (Gil-Santana *et al*. 2015).

Stenopodainae. Atualmente, reconhecem-se 19 gêneros neotropicais, todos presentes no Brasil, onde 64 espécies foram registradas (Gil-Santana & Oliveira 2016; Gil-Santana & Galvão 2022). Gil-Santana *et al*. (2015) sumarizaram os dados taxonômicos da subfamília, enquanto a chave mais atualizada para identificação dos gêneros é a apresentada por Gil-Santana & Oliveira (2016). Stenopodainae podem ser reconhecidos pela presença de uma célula pentagonal ou hexagonal perto do ângulo basal interno, logo acima das células da membrana do hemiélitro (Costa Lima 1940b); o pedicelo e flagelômeros da antena frequentemente são dobrados em direção posterior sob o escapo (Weirauch *et al*. 2014). Na maior parte das espécies a coloração geral é parda acinzentada (Costa Lima 1940b) (Fig. 25.184). Entre os gêneros, cabe destacar *Pnirontis* Stål, com maior número de espécies no Brasil (16), seguido do gênero tipo, *Stenopoda* Laporte, a segunda em número de espécies (8) (Gil-Santana & Galvão 2022), entre as quais se encontram as maiores espécies desta subfamília em nosso país (Fig. 25.184). Por outro lado, *Pratigi* Gil-Santana & Oliveira e *P. aristeui* Gil-Santana & Oliveira possivelmente são endêmicos do Brasil, tendo sido descritos a partir de um macho proveniente da Bahia (Gil-Santana & Oliveira 2016). Diversas espécies de Stenopodainae parecem estar associadas ao solo, frequentemente cobertas com resíduos do mesmo ou areia e muito pouco é conhecido de sua biologia. Por outro lado, a maior parte dos espécimes conhecidos foi coletada por atração luminosa na qual os machos aparecem mais frequentemente (Giacchi 1987; Bérenger 2001; Schuh & Weirauch 2020).

Triatominae. Atualmente reconhecem-se mais de 150 espécies, enquanto no Brasil são registradas 64 delas, distribuídas em 11 gêneros (Jurberg *et al*. 2015; Rosa *et al*. 2017; Gil-Santana & Galvão 2022). Os triatomíneos diferenciam-se dos demais reduviídeos pelo fato de serem primariamente hematófagos em todas suas fases de vida. Sua importância advém do fato de serem vetores do protozoário *Trypanosoma cruzi* (Chagas), agente etiológico da Doença de Chagas nas Américas, patologia que ainda é de significativa importância em Saúde Pública na América Latina (Monteiro *et al*. 2018). Assim, os integrantes desta subfamília têm sido intensivamente estudados em múltiplos aspectos. Além da clássica revisão de Lent & Wygodzinsky (1979), diversos trabalhos trazem sínteses do conhecimento do grupo, p. ex.: Galvão *et al*. (2003) ("checklist"), Schofield & Galvão (2009), Bargues *et al*. (2010), Gorla & Noireau (2010) Monteiro *et al*. (2010, 2018), Noireau & Dujardin (2010), Jurberg *et al*. (2014, 2015), Galvão & Justi (2015), Justi & Galvão (2017), Costa *et al.* (2021) e Paiva *et al.* (2022). Os trabalhos de Galvão (2014) e Jurberg *et al*. (2014) tratam de Triatominae encontrados no Brasil e são muito bem ilustrados, permitindo ágil identificação dos mesmos. Triatominae tem como características diagnósticas o lábio alongado, quase reto, com uma conexão flexível entre o penúltimo e o último segmento; cabeça geralmente alongada, sem constrição transversal atrás dos olhos; ocelos tipicamente elevados em uma protuberância (Schuh & Weirauch 2020). Entre as espécies encontradas em nosso país,



Figuras 25.186–197. Pentatomomorpha, hábitos. **186–187**, Aradidae, vd; **186,** *Dysodius lunatus* Fabricius; **187**, *Mezira granuliger* (Stal); **188–189**, Acanthosomatidae, *Hellica nitida* Haglund; **188**, vd; **189**, vl; **190**, Canopidae, *Canopus* sp., vd; **191–194.** Cydnidae; **191**, Cydninae, *Cyrtomenus mirabilis* Perty, vd; **192**, *Cyrtomenus* sp.; detalhes das pernas; **A**, va; **B**, vp; **193**, Cephalocteinae, *Scaptocoris castanea* Perty, vl; **194**, Thyreocorinae, *Galgupha* sp., vd; **195–196**, Dinidoridae, *Dinidor saucius* Stål; **195**, vd; **196**, detalhe do abdômen, vv; **197**, Megarididae, *Megaris* sp., vd. Fontes: figs 186–189, 195–196, Guilherme E.L. Lopez; 190, 197, Ricardo Brugnera; 191, Renan Carrenho; 192–194 Cristiano F. Schwertner.

destacam-se epidemiologicamente, devido às características comportamentais, *Panstrongylus megistus* (Burmeister), *Triatoma brasiliensis* Neiva, *Triatoma pseudomaculata* Corrêa & Espínola, e *Rhodnius robustus* Larrousse (Jurberg *et al*. 2014). *Panstrongylus megistus* (Fig. 25.185) foi o primeiro vetor descoberto para o agente etiológico da Doença de Chagas (tripanossomíase americana) (Chagas 1909) e já foi um dos principais transmissores domésticos no Brasil (Costa Lima 1940b; Lent & Wygodzinsky 1979). É digno de nota que a tripanossomíase americana já existia como uma doença de animais silvestres há milhões de anos. Contudo, a perda do hábitat natural dos triatomíneos, causado pela destruição acelerada das florestas das Américas nos últimos séculos, fez com que algumas espécies desses insetos passassem a viver em habitações humanas, albergando *Trypanosoma cruzi* e transmitindo-o aos seres humanos em larga escala (Coura 2007). Assim, pode-se dizer que toda a morbiletalidade historicamente associada à Doença de Chagas nas Américas tem sido mais um resultado da agressão descontrolada do ser humano ao ambiente natural e consequente destruição desenfreada de hábitats.

Vesciinae. Dos quatro gêneros neotropicais, três deles são encontrados no Brasil, com o seguinte número de espécies: *Microvescia* Wygodzinsky (uma, *M. costalimai* Wygodzinsky), *Pessoaia* Costa Lima (três) e *Vescia* Stål (cinco) (Gil-Santana & Galvão 2022). Os gêneros podem ser separados pela chave apresentada por Gil-Santana *et al.* (2015); estes autores também sumarizaram as referências taxonômicas e as esparsas observações sobre a biologia de espécies encontradas em outros países. Vesciinae possuem o pronoto com o lobo anterior grande, mais longo que o posterior, sulco transverso, interlobar, localizado mais próximo da borda posterior que da anterior, como em Peiratinae, mas as tíbias anteriores são curvadas para dentro ou para trás no ápice e com uma projeção saliente que se prolonga além da inserção tarsal (Costa Lima 1940b). Os ocelos estão presentes em *Mirambulus*

Breddin, mas ausentes nos demais gêneros; há um espinho frontal em *Vescia* e a coxa anterior é alongada em *Microvescia*, *Pessoaia* e *Vescia* (Weirauch *et al*. 2014).

Thaumastocoridae. Exclusivamente fitófagos, pouco conhecidos e raramente coletados. Variam entre 2 e 5 mm de comprimento. Lembram Pentatomoidea ou Aradoidea. Alimentam-se de diversas plantas, mas membros de Xylastodorinae foram coletados apenas sobre palmeiras, alimentando-se das inflorescências ou infrutescências. Corpo achatado e recoberto por pubescência densa e curta. Superfície dorsal densamente pontuada. Jugas e clípeo projetando-se adiante dos olhos. Drake & Slater (1957) colocaram Thaumastocoridae em Cimicomorpha e apresentaram a classificação seguida até hoje, com duas subfamílias, Thaumastocorinae e Xylastodorinae, com seis gêneros e cerca de 15 espécies. Ambas as subfamílias estão representadas no Brasil: Xylastodorinae com o gênero *Discocoris* Kormilev (*D. drakei* Slater & Ashlock e *D. fernandezi* Slater & Brailovsky), e Thaumastocorinae com *Thaumastocoris peregrinus* Carpintero & Dellapé (Grazia 2019), espécie de elevado interesse econômico mundial por se tratar de uma espécie invasora e praga de eucalipto em todos os continentes, já estando registrada para diversos estados do Brasil. Os trabalhos mais recentes para a fauna da América do Sul são de Slater & Brailovsky (1983) e Slater & Schuh (1990).

Tingidae. Conhecidos pelo hemiélitro e pronoto rendados ou areolados, às vezes com expansões laterais no pronoto de diferentes formas e tamanhos, bem como regiões infladas do pronoto e hemiélitro, que também podem variar conspicuamente em forma e tamanho. Possuem entre 2 a 8 mm de comprimento. São fitófagos, algumas espécies formam galhas e outras são importantes pragas de plantas cultivadas para o consumo ou de plantas ornamentais. Também possuem diferentes padrões de comportamento de cuidado parental (Guidoti *et al.* 2015b). Cabeça curta. Olhos compostos desenvolvidos ou extremamente reduzidos, sendo os últimos compostos por apenas alguns poucos omatídios. Ocelos ausentes. Antena com artículos cilíndricos, basi- e o distiflagelômero podem ser fusiformes. Rostro geralmente longo, com quatro artículos. Tórax com lâminas esternais formando um canal onde o rostro repousa. Tarsos dímeros, parempódios pequenos e geralmente cerdiformes. Glândulas de Brindley localizadas dorso-lateralmente na junção entre o tórax e o abdômen. Laterotergitos dorsais presentes e os ventrais ausentes. Está dividida em três subfamílias: Cantacaderinae, Tinginae e Vianaidinae, com cerca de 300 gêneros e 2.500 espécies (Guidoti *et al.* 2015a). No Brasil, ocorrem as três subfamílias: Cantacaderinae, com um gênero e uma espécie, Tinginae com 49 gêneros (cerca de 320 espécies) e Vianaidinae que só foi registrada recentemente para o Brasil (Guidoti *et al*. 2014) com 2 gêneros, *Pterovianaida* Montemayor & Carpintero e *Thaumamannia* Drake & Davis com uma e três espécies respectivamente. *Anommatocoris* (Vianaidinae) foi registrado para o país recentemente (Guidoti *et al*. 2019).

Chave para as subfamílias de Tingidae (adaptado de Drake & Ruhoff 1965).

1. Pedicelo, escapo e basiflagelômero subiguais. Dorso com pontuações superficiais ou bem demarcadas, profundas. Olhos compostos e ocelos bem desenvolvidos nas formas macrópteras, reduzidos nas formas coleopteroides. Asa anterior, nas formas macrópteras, com uma parte membranosa em forma de quilha. Nas formas coleopteroides, o hemiélitro é modificado e coriáceo, com membrana reduzida ou ausente. Área evaporatória da glândula metatorácica ampla, cobrindo toda metapleura ..... **Vianaidinae**

— Pedicelo e escapo muitas vezes menor que o basiflagelômero. Dorso levemente ou marcadamente areolado, estas aréolas variando em tamanho e forma, podendo às vezes ser consideradas como pontuações. Asa anterior com a membrana indistinta. Olhos compostos desenvolvidos. Área evaporatória reduzida, não cobrindo toda metapleura **2**

2(1). Cabeça geralmente alongada diante dos olhos, olhos compostos afastados da margem do pronoto. Pronoto algumas vezes encobrindo o escutelo, mas projeção posterior nunca de forma triangular. Esternos abdominais II e III fundidos ..... **Cantacaderinae**

— Cabeça geralmente curta, não muito alongada diante dos olhos, estes compostos e pouco separados da margem do pronoto. Pronoto geralmente projetado triangularmente e encobrindo completamente o escutelo. Esternos abdominais II a IV fundidos ..... **Tinginae**

PENTATOMOMORPHA. Corresponde a um dos maiores grupos de Heteroptera. Caracteriza-se pela ausência de fratura costal na asa anterior, asa posterior com as veias R e M distintamente separadas e veia Sc nunca bem desenvolvida. Tricobótrias presentes, especialmente nos esternos abdominais (com exceção de Aradoidea e *Oxycarenus* – Lygaeidae). Glândulas salivares acessórias tubulares. Ovos com opérculo (ou pseudopérculo). A maioria é fitófaga; os aradídeos são micetófagos, enquanto o hábito predador ocorre em Geocoridae (Lygaeoidea) e Asopinae (Pentatomidae). Henry (1997b), numa análise filogenética da infraordem, demonstrou a existência de seis superfamílias: Aradoidea, Coreoidea, Idiostoloidea (sem representantes no Brasil), Lygaeoidea, Pentatomoidea e Pyrrhocoroidea. A primeira foi proposta como o grupo-irmão de todos os demais pentatomomorfos.

ARADOIDEA.

Aradidae (Figs 25.186–187). São peculiares, de corpo achatado dorso-ventralmente, de contorno elíptico ou retangular, com coloração escura, castanha a negra. Vivem sob cascas de árvores ou associados a ninhos de pássaros, roedores e cupinzeiros. São predominantemente micetófagos. Muitas espécies tropicais são ápteras e a face dorsal tem aspecto granuloso ou rugoso. São conhecidos pelo menos 211 gêneros, com cerca de 2 mil espécies, distribuídas em oito subfamílias. Foi monografada por Usinger & Matsuda (1959). A fauna brasileira é praticamente desconhecida e pouco representada nas coleções. Kormilev & Froeschner (1987) registraram 146 espécies em 37 gêneros para o Brasil. De acordo com o CTFB que contou com a colaboração das especialistas Eugenia Contreras e Maria del Carmen Coscarón (Argentina) e com base em Coscarón & Contreras (2012) foram registradas 182 espécies no Brasil assim distribuídas nas cinco subfamílias que ocorrem no Brasil: Aneurinae Douglas & Scott (9), Aradinae Amyot & Serville (3), Calisiinae Stål (7), Carventinae Usinger (18) e Mezirinae Oshanin (145).

Termitaphididae. Este pequeno grupo é formado por espécies que possuem forma de escama, parecendo pequenas cochonilhas,

que vivem associadas com cupins. O corpo é ovalado e muito achatado, com 2-3 mm de comprimento, possuem o corpo com lamelas laterais e cerdas modificadas. Não possuem olhos, ocelos ou asas, antenas geniculadas e suas pernas não são visíveis dorsalmente. Assim como Aradidae, eles possuem os estiletes longos e enrolados dentro da cabeça e tarsos com dois segmentos. Embora tais características agrupem as duas famílias em Aradoidea (Schuh & Weirauch 2020), um estudo filogenético recente com base em dados moleculares não recupera Aradoidea como monofilético. Tais características, compartilhadas com Aradidae, levaram Grimaldi & Engel (2008) a considerar a possibilidade de as espécies deste grupo serem membros altamente modificados de Aradidae. Esta família é formada por 11 espécies atuais e 4 fósseis. Eles se distribuem pelas regiões tropicais e subtropicais do mundo. Na região Neotropical são registrados os gêneros *Termitaphis* (1 espécie) e *Termitaradus* (7 espécies). O primeiro registro de Termitaphididae para o Brasil foi feito por Carvalho-Filho & Fernandes (2020). A espécie *Termitaradus trinidadensis* (Morrison) foi coletada em ninhos de *Heterotermes tenuis* (Hagen). Este trabalho apresenta dados sobre a biologia da espécie e fotos de indivíduos vivos

PENTATOMOIDEA. Surgiram muito cedo na linha evolutiva de Pentatomomorpha, com inúmeras sinapomorfias que suportam sua monofilia: ovos em forma de barril com linha de ruptura circular; comprimento do escutelo atingindo pelo menos a metade do abdômen; tricobótrias pares laterais; cápsula genital especializada e com abertura caudal (Henry 1997b; Grazia *et al*. 2008; Yao *et al.* 2012). Schuh & Slater (1995) reconheceram 14 famílias e suas relações de parentesco foram estudadas por Grazia *et al.* (2008). Rider *et al*. (2018) revisaram a classificação da superfamília, incluindo histórico taxonômico e diagnoses para todas as famílias, subfamílias e tribos reconhecidas atualmente. Fauna neotropical revisada em diversos capítulos de Panizzi & Grazia (2015).

Acanthosomatidae (Figs 25.188–189). Possuem tarsos dímeros, escutelo nunca ultrapassa a metade do abdômen, nunca recobrindo o cório, ápice sempre afilado. Variam de 6 e 18 mm de comprimento. Antena pentâmera, tubérculos anteníferos não visíveis dorsalmente. Mesosterno carenado. Terceiro esterno abdominal frequentemente com espinho desenvolvido anteriormente. Fêmeas usualmente com órgãos de Pendergrast (órgãos glandulares abdominais), arredondados ou ovalados, situados nos esternos abdominais V a VII ou no VII (Fig. 25.189). Inclui três subfamílias: Acanthosomatinae, Blaudinae (com duas tribos: Blaudini e Lanopini) e Ditomotarsinae (com as tribos Ditomotarsini e Laccophorellini). A monofilia de Acanthosomatidae está baseada em três sinapomorfias e uma homoplasia (Fischer 1994): presença de órgãos de Pendergrast; segmento VIII, nos machos, visível, não encoberto pelo segmento VII; fêmeas com órgão especializado para transmissão de simbiontes; e aberturas das glândulas odoríferas anteriores dirigidas lateralmente, característica compartilhada com Scutelleridae. Abrange 257 espécies em 57 gêneros, cuja distribuição é predominantemente austral, incluindo sul da África, Austrália e Chile (Rider *et al.* 2018). A fauna mundial foi monografada por Kumar (1974) e chaves para os gêneros do hemisfério ocidental até esse período foi preparada por Rolston & Kumar (1975). Mais recentemente, Schwertner & Grazia (2015) revisaram a fauna neotropical; classificação atualizada, chaves para as subfamílias e diagnose para subfamílias e tribos em Rider *et al.* (2018). Para o Brasil, há o registro de duas espécies: *Graziacrophyma brasiliensis* Carvajal, Faúndez & Rider e *Hellica nitida* Haglund; a primeira pode ser identificada pelo trabalho de Carvajal *et al.* (2021) e a segunda por Froeschner (2000) e Carpintero & De Biase (2019). *Hellica johnpolhemi* Froeschner foi citada para o Brasil na descrição original (Froeschner 2000), mas a localidade indicada na etiqueta da série-tipo fica na Bolívia (Carpintero & De Biase 2019).

Canopidae (Fig. 25.190). Percevejos de tamanho pequeno (5 a 8 mm), totalmente negros, brilhantes. Corpo arredondado, com dorso muito convexo e ventre achatado, o escutelo recobre todo o abdômen e a maior parte dos hemiélitros. É exclusivamente neotropical, com distribuição do sul do México à metade norte da América do Sul (Colômbia, Venezuela, Brasil, Equador, Peru e Bolívia). Monotípica, o gênero *Canopus* Fabricius tem nove espécies descritas. McHugh (1994) reportou ninfas e adultos de *Canopus* spp. em fungos em diversas localidades e observou esporos dos fungos no seu sistema digestivo, indicando hábitos micetófagos. Chave de identificação de espécies pode ser encontrada em McAtee & Malloch (1928). Não estão bem representados em coleções e talvez pelos hábitos alimentares, são pouco coletados; pelo aspecto do corpo, às vezes são confundidos com coleópteros. No Brasil, ocorrem seis espécies: *C. obtectus* Fabricius, *C. burmeisteri* McAtee & Malloch, *C. caesus* Germar, *C. globosus* Horvath, *C. impressus* Fabricius e *C. orbicularis* Horvath. Revisões recentes incluem Schwertner & Grazia (2015) e Rider *et al*. (2018).

Cydnidae (Figs 25.191–194**).** Chamados vulgarmente de percevejos-cavadores ou percevejos-negros (do inglês = *negro bugs*), de tamanho variável, coloração negra e brilhante ou castanha. São ovoides, com cabeça alargada e achatada e pernas adaptadas para cavar. Margem distal das coxas com uma fileira de cerdas achatadas. Tíbias com espinhos em toda a extensão (Fig. 25.192); tarsos trímeros. Tem distribuição mundial, bem representada nas regiões tropicais e temperadas, com mais de 850 espécies em 111 gêneros (Rider *et al.* 2018). Dolling (1981) revisou as relações de parentesco entre as subfamílias, incluindo em Cydnidae as subfamílias Thyreocorinae e Corimelaeninae, até recentemente consideradas em uma família separada, Thyreocoridae (Grazia & Matesco 2015; Rider *et al.* 2018). Porém Schuh & Weirauch (2020) seguem Dolling (1981) e tratam Thyreocorinae e Thaumastellinae como subfamílias de Cydnidae. Desta forma, sete subfamílias são reconhecidas em Cydnidae por Schuh & Weirauch (2020): Amnestinae, Cephalocteinae, Cydninae, Garsaurinae, Sehirinae, Thaumastellinae e Thyreocorinae, das quais cinco ocorrem na região Neotropical. Amnestinae e Sehirinae têm apenas um gênero na região Neotropical, respectivamente *Amnestus* Dallas (59 spp.) e *Sehirus* Amyot & Serville (apenas uma espécie no norte da região Neotropical, sem registro para o Brasil). Becker (1967) revisou as espécies da tribo Scaptocorini (subfamília Cephalocteinae) com distribuição neotropical e destacou o grande interesse biológico e agronômico do grupo, por incluir espécies que constituem sérias pragas de plantas cultivadas, sem especificidade de hospedeiro. No Brasil, ocorrem *Scaptocoris* Perty, com *S. castanea* Perty (Fig. 25.193), *S. carvalhoi* Becker e

S. buckupi Becker, e *Atarsocoris* Becker, monotípico contendo *A. giselleae* (Carvalho) (Grazia *et al.* 2004). *Scaptocoris castanea*, vulgarmente conhecida como "percevejo-castanho", é responsável por grandes prejuízos a pastagens no Brasil (Schwertner & Nardi 2015). Chave para os gêneros americanos de Cephalocteinae em Forero *et al*. (2019). Quanto a Cydninae, a maior e mais diversa subfamília com 75 gêneros e 659 espécies, a fauna brasileira foi revisada por Avedaño *et al.* (2017). Chaves para as subfamílias e tribos que ocorrem na América do Sul em Schwertner & Nardi (2015). Thyreocorinae (Fig. 25.194) reúnem 223 espécies em 12 gêneros (Matesco & Grazia 2015), 9 gêneros no hemisfério ocidental (subfamília Corimelaeninae) e três no hemisfério oriental (subfamília Thyreocorinae). Em Grazia *et al*. (2008) é sugerida a relação de parentesco entre Parastrachiinae (tratada até então como subfamília de Cydnidae) e Thyreocorinae. De pequenos a médios (3 a 8 mm), têm coloração escura, com escutelo desenvolvido, convexo, recobrindo a maior parte das asas anteriores, estas com exocório geralmente amarelado. Asa posterior com lobo jugal perfurado é uma característica que distingue espécies de Corimelaeninae de Thyreocorinae. Tíbias com cerdas e numerosos espinhos em toda extensão. Antena com cinco artículos e tarsos trímeros. Chaves para gêneros, subgêneros e espécies em McAtee & Malloch (1933). Revisão recente da história taxonômica do grupo com diagnose para as subfamílias em Matesco & Grazia (2015) e Rider *et al.* (2018). Lista de espécies neotropicais, incluindo distribuição e plantas hospedeiras em Matesco & Grazia (2015). *Galgupha* Amyot & Serville é o mais diverso, com 15 subgêneros e 155 espécies. No Brasil, estão representados 10 subgêneros, que incluem 73 espécies. Ocorrem ainda *Alkindus* Distant (duas espécies no Brasil), *Amyssonotum* Horvath, monotípico para *A. rastratum* Stål, *Allocoris* McAtee & Malloch (três espécies no Brasil) *Corimelaena* White e *Cydnoides* Malloch (ambos com duas espécies cada para o Brasil), *Eumetopia* Westwood, (monotípico para *E. fissipes* Westwood) e *Pericrepis* Hórvath (uma espécie no Brasil).

Dinidoridae (Figs 25.195–196). Foi revisada por Durai (1987) e a classificação atual reconhece as subfamílias Dinidorinae (com as tribos Amberianini, Dinidorini e Thalmini) e Megymeninae (tribos Byrsodepsini e Megymenini) (Rider *et al.* 2018). Rolston *et al.* (1996) apresentaram o catálogo mais atual da família, Rider *et al.* (2018) elaboraram a revisão da história taxonômica da família e a diagnose das subfamílias e tribos. Compreende 109 espécies em 17 gêneros, sendo predominantemente encontrados nas regiões Afrotropical e Oriental. Na região Neotropical, ocorre *Dinidor* Latreille, reconhecido pelo tamanho grande (aprox. 10–15 mm), corpo ovoide e robusto, coloração escura e com manchas avermelhadas. *Dinidor* é exclusivamente neotropical e tem sete espécies descritas (Schwertner & Grazia 2015; López *et al.* 2021), raramente representadas em coleções, apesar de seu tamanho relativamente grande e sua coloração aposemática. No Brasil ocorrem *D. braziliensis* Durai, *D. jograziae*, *D. mactabilis* (Perty), *D. rufocinctus* Stål e *D. saucius* Stål (Fig. 25.195). Como planta hospedeira para *D. mactabilis*, há o registro de *Smilax japecanga* Grisebach (Smilacaceae) em Santa Maria, Rio Grande do Sul (Schwertner & Grazia 2015).

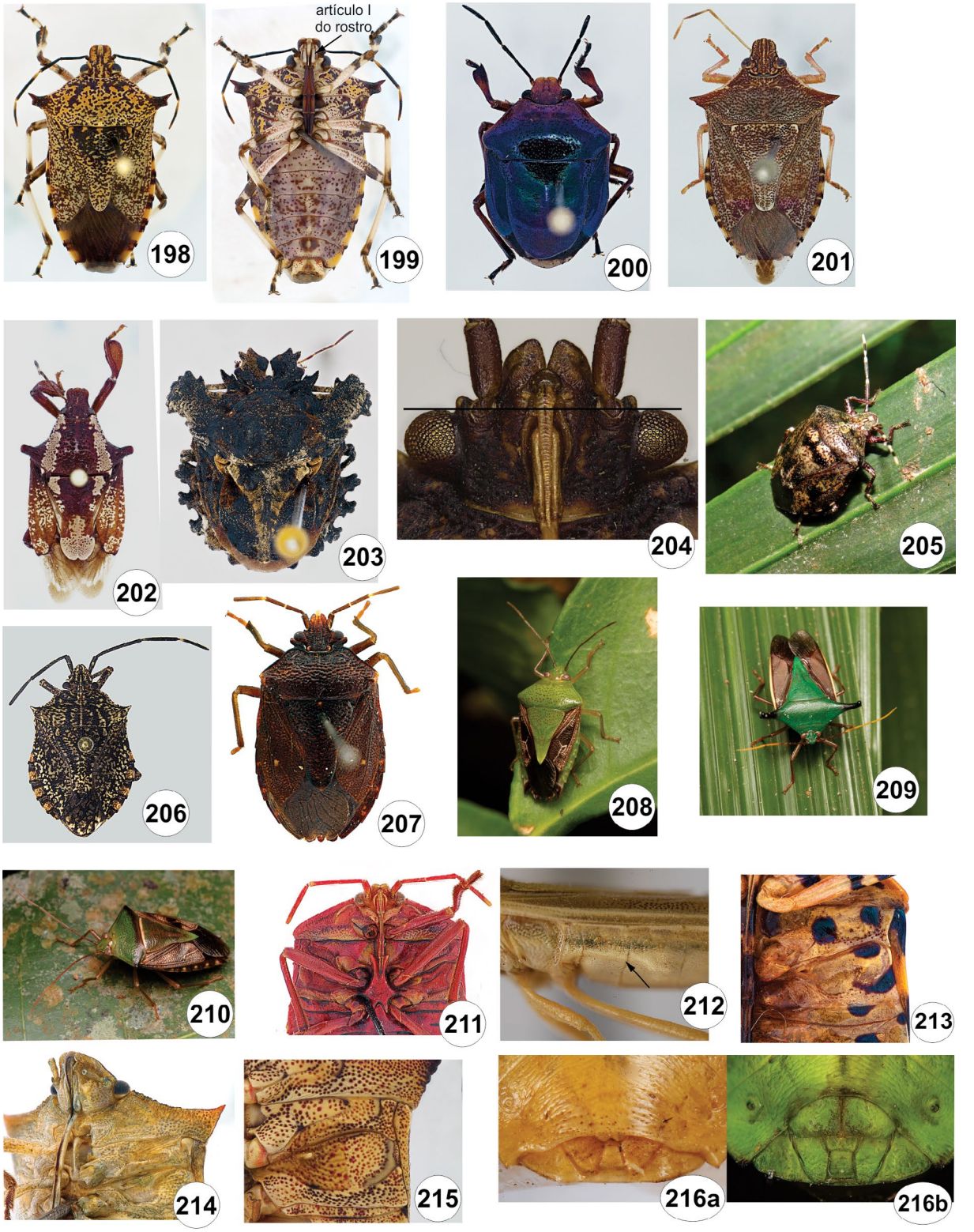
Megarididae (Fig. 25.197). São negros e brilhantes, ovalados e bastante convexos dorsalmente, com amplo desenvolvimento do escutelo, que recobre quase completamente os hemiélitros (Schwertner & Grazia 2015; Rider *et al.* 2018). O tamanho diminuto (5mm ou menos) e a forma coleopteroide devem contribuir para a baixa representatividade desta família nas coleções. É exclusivamente neotropical, com 17 espécies atuais em *Megaris* Stål, com distribuição do sul do México até a Argentina. Todas as espécies descritas têm distribuição restrita a uma ou poucas localidades próximas, incluindo espécies endêmicas em Cuba e Porto Rico. Foi reconhecida como subfamília de Pentatomidae por McAtee & Malloch (1928) e elevada a família por McDonald (1979), que estudou a genitália de ambos os sexos e concluiu que Megarididae, Canopidae e Plataspididae (a última sem representantes na região Neotropical) possuem semelhança superficial e não são filogeneticamente relacionadas. Chave para identificação das espécies em McAtee & Malloch (1928), com acréscimo de McDonald (1979). Mais recentemente, Poinar & Hess (2013) descreveram um novo gênero e espécie fóssil em âmbar da República Dominicana. No Brasil, ocorrem cinco espécies: *M. nigritula* Stål registrado no Pará, *M. laevicollis* Stål no Rio de Janeiro, *M. longula* McAtee & Malloch e *M. hemisphaerica* McAtee & Malloch em Pernambuco, *M. rotunda* McDonald no Espírito Santo e Rio de Janeiro, e *M. stalii* McAtee & Malloch em Santa Catarina.

Pentatomidae (Figs 25.198–228). São conhecidos vulgarmente como fede-fede, percevejo-fedorento ou percevejo-verde. É a terceira família mais numerosa e diversa entre os heterópteros, com distribuição mundial, bem representada em todas as regiões faunísticas, com mais de 940 gêneros e 5.000 espécies (Grazia *et al.* 2015; Rider *et al.* 2018). Corpo geralmente ovoide. Antena com cinco artículos (algumas espécies com quatro). Escutelo amplo, triangular. Freno presente. Comissura claval reduzida ou ausente. Mesosterno frequentemente com carena. Tarsos trímeros, às vezes dímeros. Espiráculos do esterno abdominal II geralmente encobertos pela metapleura. São reconhecidas nove (Grazia *et al.* 2015) ou 10 (Rider *et al.* 2018) subfamílias, das quais cinco são registradas no Brasil. Cyrtocoridae foi tratada como subfamília de Pentatomidae, classificação aqui seguida. As faunas tropical e subtropical são as mais diversas. Referência mais atual para a família, incluindo histórico taxonômico e chaves para identificação e diagnoses para todas as subfamílias e tribos é Rider *et al.* (2018). A fauna neotropical foi revisada por Grazia *et al.* (2015). As subfamílias Asopinae, Cyrtocorinae, Discocephalinae, Edessinae e Pentatominae estão amplamente representadas na região Neotropical, sendo que Cyrtocorinae, Discocephalinae e Edessinae são exclusivas desta região. São registradas 907 espécies de pentatomídeos no Brasil (CTFB, Grazia *et al*. 2020)

Chave as subfamílias de Pentatomidae (modificada de Rolston & McDonald 1979)

1. Primeiro artículo do rostro robusto, muito mais largo o primeiro segmento antenal (Fig. 25.199), estendendo-se além das búculas, ou a tíbia anterior expandida. Pigóforo com pseudoclasper na reentrância de cada parâmetro ..... **Asopinae**

— Primeiro artículo do rostro pouco alargado (Figs 25.211, 214, 219) repousando entre as búculas (ainda que, frequentemente seja mais longo do que as búculas). Tíbia anterior no máximo pouco expandida. Pigóforo não como acima **2**



Figuras 25.198–216. Pentatomidae, hábitos **198–202**, Asopinae; *Alcaeorrhynchus grandis* (Dallas); **198**, vd; **199**, vv; **200**, *Colpothyreus flavolineatus* (Blanchard), vd; **201**, *Podisus nigrispinus* (Dallas), vd; **202**, *Stiretrus decemguttatus* (Lepeletier & Serville), vd; **203**, Cyrtocorinae, *Ceratozygum horridum* (Germar), vd; **204–207**, Discocephalinae, **204**, *Macropygium reticulare* (Fabricius), cabeça, vv (linha escura indica a linha imaginária transversal no limite anterior dos olhos; a seta indica a inserção do lábio); **205**, *Antiteuchus mixtus* (Fabricius), vd; **206**, *Dinocoris gibbus* (Dallas), vd; **207**, *Lincus lobuliger* Breddin, vd; **208–211**, Edessinae; **208**, *Paraedessa stolida* (Linnaeus), vd; **209**, *Edessa elaphus* Breddin, vd; **210**, *Hypoxys* sp. vdl; **211**, *Edessa rufomarginata* (De Geer), tórax ventral mostrando detalhe da carena do mestasterno (seta); **212–216**, Pentatominae; **212,** Mecideini, *Mecidea minor* **(**Ruckes), detalhe do abdômen, vl. (seta indica a estrutura estridulatória no segmento III); **213**, Strachiini, *Murgantia* sp., detalhe da área evaporatória (seta), vv; **214**, Pentatomini, *Thyanta peditor* (Stal), cabeça e base do tórax, vlv; **215**, Carpocorini, *Euschistus heros* (Fabricius), detalhe da área evaporespiratória; **216a–b**, Procleticini, *Odmalea* sp., placas genitais da fêmea, vv. Fontes: Figs 198–203, Ricardo Brugnera; 204, 213–215; Lucas M Fonzaghi; 205, Diogo Luiz; 206, 212, Cristiano F Schwertner; 207, Jocélia Grazia; 208–210, Cesar Favacho; 211, 216, Lucas M Fonzaghi.

2(1). Metasterno desenvolvido anteriormente (Fig. 25.211) até o mesosterno ou raramente até o prosterno; mais alto que a carena do mesosterno. Rostro não ultrapassando as mesocoxas ..... **Edessinae**

— Metasterno raramente desenvolvido anteriormente até o mesosterno, rostro, então, se estendendo até o abdômen. Rostro usualmente alcançando pelo menos as metacoxas **3**

3(2). Tricobótria interna no esterno VII situada lateralmente à linha imaginária tangencial às aberturas dos espiráculos nos esternos VI e VII, numa distância pelo menos igual ao maior diâmetro da abertura espiracular **4**

— Pelo menos uma tricobótria no esterno VII situada sobre ou próximo à faixa imaginária que conecta os espiráculos, e posteriormente a estes **5**

4(3). Base do ventre abdominal com um tubérculo mediano e metasterno desenvolvido, achatado (Fig. 25.219) ..... **Pentatominae** (parte)

— Ventre abdominal raramente com um tubérculo na base, então metasterno delgadamente carenado medianamente ..... **Discocephalinae** (parte)

5(3). Lábio surgindo sobre ou posteriormente à linha imaginária transversal no limite anterior dos olhos (Fig. 25.204) e/ou superfície superior do tarsômero III da perna posterior com escavação rasa nas fêmeas ..... **Discocephalinae** (parte)

— Lábio surgindo anteriormente à mencionada linha imaginária. Superfície superior dos tarsômeros convexa ou achatada **6**

6(5). Tricobótrias não pareadas. Freno curto, menor que um terço do comprimento do escutelo. Escutelo alcançando o ápice do abdômen (Fig. 25.228) ..... [**Podopinae**]

— Tricobótrias pareadas. Freno um terço ou mais do comprimento do escutelo. Escutelo alcançando ou não o ápice do abdômen **7**

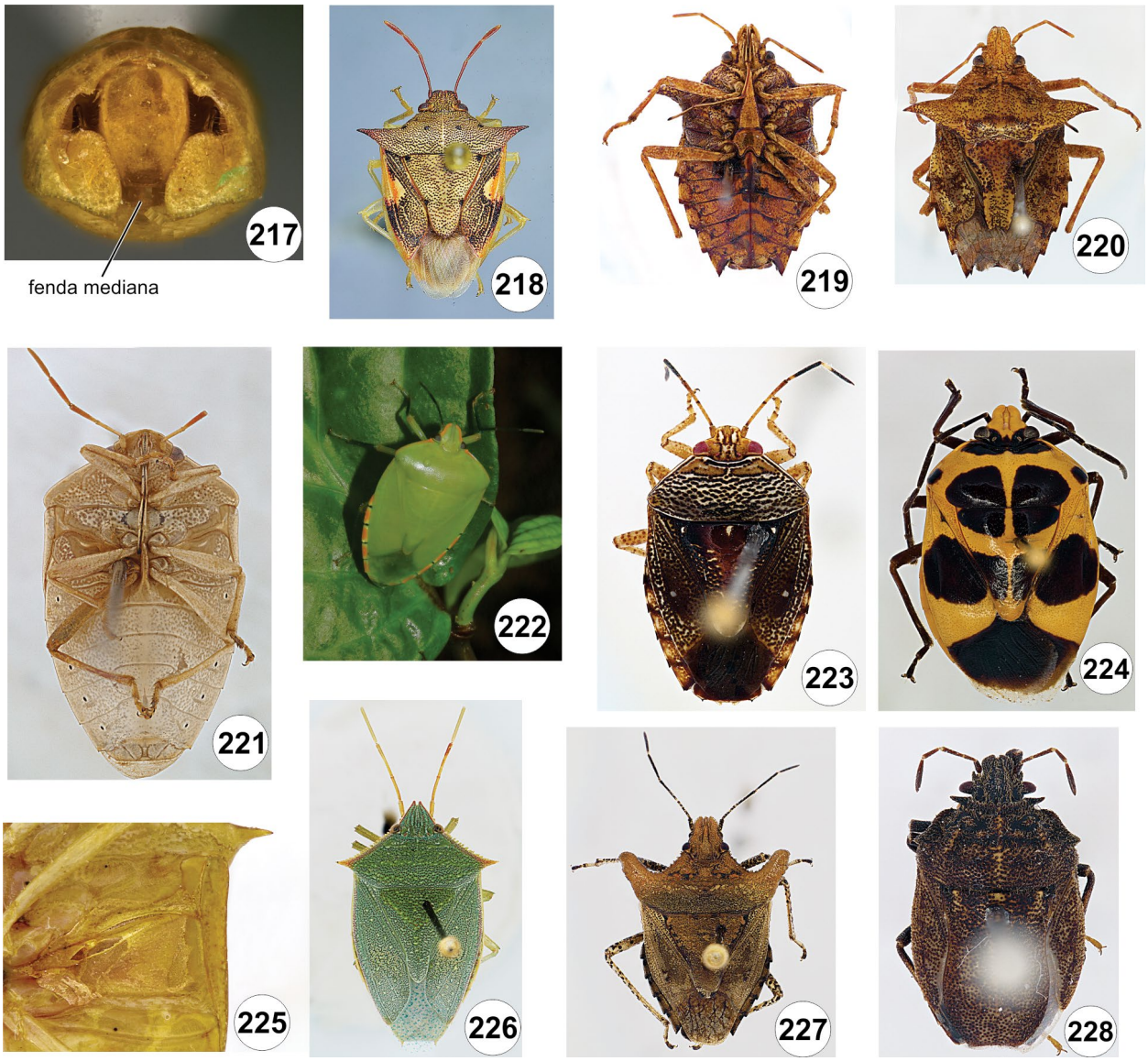
7(6). Escutelo amplo dotado de protuberância espinhosa projetada dorsalmente (Fig. 25.203) ..... **Cyrtocorinae**

— Escutelo de tamanho variável, sem protuberância espinhosa ..... **Pentatominae** (parte)

Asopinae (Figs 25.198–202**).** São popularmente conhecidos como percevejos predadores devido ao hábito alimentar, ou também classificados como zoofitófagos, uma vez que também consomem plantas (Grazia *et al*. 2015). A maioria das espécies é de hábito generalista, alimentando-se de diversos grupos de insetos e inclusive de outros invertebrados; porém algumas são mais restritas ao alimentarem-se, como as dos gêneros *Stiretrus* Laporte e *Discocera* Laporte que predam essencialmente coleópteros (De Clercq 2000; Lupoli 2019). Podem ser reconhecidos pelo lábio distintamente mais largo que nos demais pentatomídeos, principalmente quanto ao primeiro segmento, e pela presença de um pseudoclasper na reentrância de cada parâmetro, na genitália masculina (Roell *et al*. 2020b). Alguns gêneros apresentam expansões nas tíbias anteriores (Brugnera *et al*. 2019a), e áreas cerdosas na região ventral do abdômen dos machos de alguns gêneros. Roell *et al*. (2020a) descreveram estas áreas cerdosas que correspondem a modificações cuticulares relacionadas a glândulas produtoras de feromônios em 22 gêneros da subfamília. As ninfas se alimentam a partir do segundo ínstar, e frequentemente com coloração iridescente e aposemática (Brugnera *et al*. 2019b). Devido ao comportamento alimentar predador, são utilizados como controladores biológicos de outros insetos que atacam plantas cultivadas em sistemas agronômicos, principalmente larvas de lepidópteros e coleópteros. Já empregado em diversos países, o uso destes percevejos no método de controle biológico tem aumentado significativamente no Brasil nas últimas décadas (Pires *et al*. 2015). Esta prática permite a redução do uso de agroquímicos, sendo assim bons candidatos à agricultura orgânica. A subfamília é composta por 65 gêneros e aproximadamente 300 espécies, distribuídas mundialmente; e cerca de 50 espécies são registradas para o Brasil. Exibem tamanhos diversos e algumas espécies possuem coloração aposemática e/ou iridescente também na fase adulta, como nos gêneros *Coryzorhaphis* Spinola, *Discocera*, *Oplomus* Spinola e *Stiretrus*. Podisus Herrich-Schäffer é atualmente o gênero mais diverso da subfamília, com 33 espécies distribuídas pelo continente americano (Thomas 1992; Brugnera *et al*. 2020). No Brasil, *Podisus nigrispinus* (Dallas) e *P. fuscescens* (Dallas) são as mais comuns e também as mais utilizadas no controle biológico (Zanuncio *et al*. 2014). Outras espécies encontradas com frequência são *Alcaeorrhynchus grandis* (Dallas), *Brontocoris tabidus* (Signoret), *Supputius cincticeps* (Stål), *Tynacantha marginata* Dallas, *Oplomus catena* (Drury) e *Stiretrus decemguttatus* (Lepeletier & Serville). Além dos já mencionados, os gêneros *Andrallus* Bergroth (novo registro), *Colpothyreus* Stål (novo registro), *Euthyrhynchus* Dallas, *Heteroscelis* Latreille, *Marmessulus* Bergroth, *Tylospilus* Stål e *Tyrannocoris* Thomas também são registrados para o país.

Cyrtocorinae (Fig. 25.203). São percevejos com coloração escura e críptica, imitando casca de árvore. Pronoto e abdômen expandidos lateralmente. Tarsos dímeros. São exclusivamente fitófagos e alimentam-se principalmente nos ramos da planta hospedeira. Estão registrados em cinco famílias de plantas: Araceae, Euphorbiaceae, Leguminosae, Malvaceae e Piperaceae, o que pode evidenciar o aspecto polífago. É exclusivamente neotropical e foi revisada por Packauskas & Schaefer (1998), com o status de família, porém foi considerada como subfamília de Pentatomidae por Grazia *et al*. (2008) e Rider *et al*. (2018). Inclui quatro gêneros e 11 espécies. No Brasil, estão representados *Ceratozygum* Horvath, monotípico, com *C. horridum* (Germar), *Cyphothyrea* Horvath, monotípico, com *C. erosa* Horvath, *Cyrtocoris* White, com *C. andicola* Horvath, *C. eggeris* Packauskas & Schaefer, *C. gibbus* (Fabricius), *C. obtusus* Horvath, *C. paraensis* Pirán e *C. trigonus* (Germar), e *Pseudocyrtocoris*, monotípico, com *P. laceratrus* (Herrich-Schaefer).

Discocephalinae (Figs 25.204–207). Esta subfamília reúne duas tribos, Discocephalini e Ochlerini (Rolston & McDonald 1979; Rolston 1981). A classificação de Discocephalinae vem sendo estudada mais intensamente na última década, especialmente a tribo Ochlerini. A primeira proposta de classificação com uso de cladística, para Ochlerini, foi apresentada por Campos & Grazia (2006). Porém hipóteses de relacionamento entre os gêneros de Discocephalini são ainda baseados em interpretações morfológicas e, da mesma forma, as relações entre Discocephalinae e as demais subfamílias de Pentatomidae ainda continuam obscuras (Grazia *et al.* 2015). Campos & Grazia (2006) recuperaram a monofilia da subfamília sustentada por duas sinapomorfias, primeiro segmento do lábio alcançando o prosterno e proctiger membranoso no terço basal, além de uma sinapomorfia homoplástica, metasterno carenado. Roell & Campos (2019) avaliaram a morfologia da superfície dorsal do tarsômero III em Ochlerini com vistas a esclarecer se a presença de depressão, em ambos



Figuras 25.217–228. Pentatomidae, Pentatominae, exceto Fig. 228 Podopinae. **217–218**, Procleticini, **217**, *Odmalea* sp., cápsula genital do macho (= pigóforo), vp; **218**, *Odmalea basalis* (Walker), vd; **219–220**, Pentatomini; **219**, *Evoplitus humeralis* (Westwood), vv; **220**, *Evoplitus humeralis* (Westwood), vd; **221**, Piezodorini, *Piezodorus guildinii* (Westwood), vv; **222**, Nezarini, *Chinavia runaspis* (Dallas); **223**, Menidini, *Elanela* sp., vd; **224**, Catacanthini, *Arocera apta* (Walker), vd; **225–226**, Chlorocorini; **226**, *Chloropepla vigens* (Stål), detalhe da área evaporatória (seta); **226**, *Loxa* sp., vd; **227**, Carpocorini, *Euschistus cornutus* Dallas, vd; **228**, Podopinae, *Scotinophora* sp., vd. Fontes: 217, 218, Lucas M Fonzaghi; 219–221, 223–228, Ricardo Brugnera; 222, Diogo Luiz.

os sexos, influencia a filogenia da tribo. Campos *et al.* (2023) discutiram a morfologia, presença e distribuição das sensilas interomatidiais em Discocephalinae, avaliando sua importância em estudos cladísticos e taxonômicos.

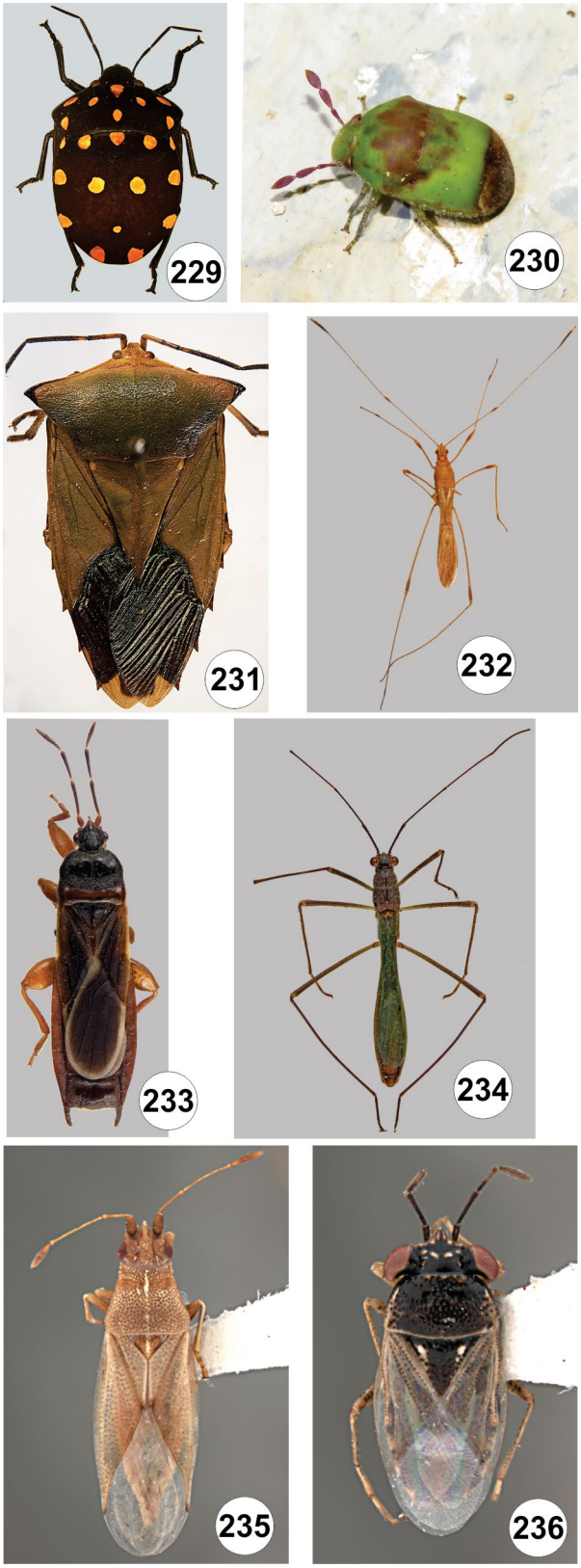
São exclusivamente neotropicais. Discocephalini conta com 195 espécies em 46 gêneros (Rider *et al.* 2018) e Ochlerini com 137 espécies em 36 gêneros (Roell & Campos 2019). Para o Brasil são listadas no CTFB 141 espécies de Discocephalini e 56 de Ochlerini (Campos *et al.* 2019). São achatados dorso-ventralmente, com coloração castanho-clara, castanho-escura ou negra, salpicada de ocre ou amarelada. Antena com quatro ou cinco artículos. Rostro originando-se na linha ou posteriormente a uma linha imaginária transversal que une os olhos anteriormente. Metasterno não projetado em direção ao mesosterno. Tarsos trímeros; superfície dorsal do tarsômero III posterior geralmente escavada nas fêmeas. Roell & Campos (2019) apresentam propostas de classificação de Ochlerini levando em consideração a estrutura da superfície dorsal do tarsômero III das pernas posteriores, tanto em fêmeas quanto em machos e sua evolução ancestral. Silva & Campos (2021) revisaram *Macropygium* Spinola (Ochlerini) revalidando três espécies e descrevendo uma nova *Macropygium graziae* Silva & Campos para Argentina e Brasil. *Antiteuchus* Dallas (Discocephalini) é o gênero mais diverso, com 46 espécies, das quais 26 ocorrem no Brasil. Chaves para as espécies podem ser encontradas em Fernandes & Grazia (2006). É um hóspede natural do cacau (*Theobroma cacao* L., Malvaceae) na região amazônica. São também encontrados em plantas introduzidas com finalidade de paisagismo. Dos gêneros de Ochlerini, pelo menos dois, *Lincus* Stål e *Macropygium* Spinola, incluem espécies que agem como vetores de tripanossomatídeos flagelados do gênero *Phytomonas* em palmeiras e coqueiros na América do Sul (Dolling 1984,

Grazia *et al.* 2015). Rosso & Campos revisaram *Ischnopelta* Stål descrevendo 21 novas espécies, sendo 16 do Brasil.

Chave para as tribos de Discocephalinae

1. Coloração escura uniforme, muitas espécies negras (Fig. 25.207); superfície dorsal do segmento tarsal posterior côncava na maioria das espécies, ou achatadas em fêmeas e às vezes em machos ..... **Ochlerini**
— Castanho-claro ou escuro, muitas vezes de aspecto marmorado, salpicado de coloração ocre, amarelada, ou preto brilhante (Figs 25.205–206); segmento tarsal posterior cilíndrico em ambos os sexos ..... **Discocephalini**

Edessinae (Figs 25.208–211). São pentatomídeos relativamente grandes (8–30 mm de comprimento) e vistosos. As espécies são muito conhecidas por projeções dos ângulos protorácicos (ângulos umerais) com forma e comprimento distintos, bem como combinações de cor chamativas onde predomina o verde, mas com faixas e manchas castanhas, amarelas, vermelhas ou pretas ou uma combinação dessas cores. Esse táxon é monofilético (Barcellos & Grazia 2003, Nunes *et al.* 2019) e com características diagnósticas claras, sendo também a maior subfamília em número de espécies depois de Pentatominae. Esse táxon é restrito a região Neotropical e contém mais de 350 espécies irregularmente distribuídas em 16 gêneros (*Edessa* Fabricius, *Anisoedessa* Nunes & Fernandes, *Ascra* Say, *Brachystethus* Laporte, *Calcatedessa* Silva & Fernandes, *Doesburgedessa* Fernandes, *Grammedessa* Correia & Fernandes, *Graziaedessa* Eger, *Hypoxys* Amyot & Serville, *Mediocampus* Thomas, *Olbia* Stål, *Pantochlora* Stål, *Paraedessa* Silva & Fernandes, *Peromatus* Amyot & Serville, *Plagaedessa* Almeida & Fernandes, e *Pygoda* Amyot & Serville). A grande maioria das espécies (cerca de 250) pertence ao gênero *Edessa* que vem sendo revisado em grupos de espécies nos últimos anos, incluindo aqui os subgêneros de *Edessa*. Estes estudos têm dado origem a novos gêneros, elevação de subgêneros de *Edessa* ao nível de gênero e proposições de grupos de espécies com diagnoses e chaves que permitem a identificação de suas espécies (p. ex. Silva *et al.* 2006, 2013, Fernandes 2010, Santos *et al.* 2015, Correia & Fernandes 2016, Fernandes *et al.* 2018, Almeida *et al.* 2018, Nunes *et al.* 2020, Silva & Fernandes 2021). Essa subfamília é facilmente reconhecida por um processo em forma de escudo na parte ventral do corpo (processo metasternal, Fig. 25.211) que é geralmente bifurcado anteriormente (ou único e alongado anteriormente) onde repousa o rostro, e bifurcado posteriormente onde se encaixa o tubérculo abdominal. A cabeça é muito pequena comparada com o corpo. Antena com quatro ou cinco artículos. Rostro curto, nunca atingindo as mesocoxas. Tarsos trímeros. Segmentos abdominais II e III (primeiros dois visíveis) fundidos próximo a margem lateral. Esse é um táxon com espécies que possuem uma divisão ecológica associada a caracteres morfológicos. As espécies de áreas abertas geralmente possuem o tórax sem ângulos desenvolvidos, são ovaladas e menos vistosas. Nesse grupo estão as duas espécies mais comuns de Edessinae, *Edessa rufomarginata* (De Geer) e *E. meditabunda* (Fabricius), e as únicas consideradas como de certa importância econômica por atacar leguminosas (soja e feijão) e solanáceas (tomate, fumo, entre outros). *Edessa rufomarginata* tem uma relação trofobiótica com formigas do gênero *Camponotus* Mayr no Cerrado brasileiro (Silva & Fernandes 2016). As espécies de floresta ou de transição entre campo e floresta geralmente



Figuras 25.229–236. Hábito, vd. **229–236**, Scutelleridae; **229**, *Pachycoris torridus* (Scopoli); **230**, *Dystus puberulus* Stål; **231**, Tessaratomidae, *Piezosternum subulatum* (Thumberg); **232**, Berytidae, *Jalysus* sp.; **233**, Blissidae, *Toonglasa forficuloides* Distant; **234**. Colobathristidae, *Colobasiastes* sp.; **235**, Cyminae, *Cymodema breviceps* (Stål); **236**, Geocoridae, *Geocoris ventralis* (Fieber). Fontes: Fig. 229, Cristiano F. Schwertner; 230, Diogo Luiz; 231, Guilherme E.L. Lopez; 232–236, Renan Carrenho.

possuem os ângulos torácicos desenvolvidos e são maiores e mais vistosas que as de áreas abertas. Essas espécies são praticamente desconhecidas do ponto de vista ecológico.

Pentatominae (Figs 25.212–227). São variados na forma e na coloração, por vezes com os ângulos umerais desenvolvidos e escutelo muito raramente atingindo o ápice do abdômen. É a maior subfamília de Pentatomidae, com aproximadamente 3.484 espécies em 660 gêneros no mundo (Rider *et al.* 2018). Tem ampla distribuição mundial e está subdividida em mais de 40 tribos nominais, das quais dez ocorrem no Brasil: Carpocorini (122 spp. em 35 gêneros), Catacanthini (14 spp., 4 gêneros), Chlorocorini (35 spp., 6 gêneros), Mecideini (1 sp.), Nezarini (44 spp., 5 gêneros), Pentatomini (117 spp., 29 gêneros), Piezodorini (1 sp.), Procleticini (12 spp., 5 gêneros) e Strachiini (2 spp., 1 gênero). As tribos mais diversas, Carpocorini e Pentatomini, representam grupos não-monofiléticos, com distribuição em todas as regiões biogeográficas (Rider *et al.* 2018). Por sua vez, Nezarini representa um grupo com distribuição gonduânica, com maior parte da diversidade nas regiões Afrotropical e Neotropical (Schwertner 2005; Ferrari 2009; Rider *et al*. 2018). As tribos Chlorocorini e Procleticini são exclusivas do Novo Mundo (Greve 2010; Schwertner & Grazia 2012; Grazia *et al.* 2015; Genevcius *et al*. 2021). A grande maioria das espécies de importância econômica de Pentatomidae estao incluídas nesta subfamília (Grazia & Schwertner 2017). Incluem entre outras *Euschistus heros* (Fabricius), *Nezara viridula* (Linnaeus) e *Piezodorus guildinii* (Westwood). Grazia *et al*. (2015) fornecem uma chave para os gêneros que incluem espécies de importância econômica na região Neotropical.

Chave para as tribos de Pentatominae (modificada de Rider *et al*. 2018)

1. Estrutura estridulatória, sublateral, presente em cada lado abdômen ventral (segmentos II–IV) (Fig. 25.212), estrutura estridulatória correspondente na superfície interna dos fêmures posteriores; corpo alongado, coloração pálida amarelada a castanho-claro em espécimes preservados (pode ser verde quando vivo), tamanho 8,5 a 12,5 mm ..... **Mecideini**

— Abdômen ventral e fêmures posteriores sem estruturas estridulatórias; forma do corpo, coloração e tamanho variáveis **2**

2(1). Glândula metatorácica com ostíolo obsoleto (Fig. 25.213), no máximo uma pequena abertura entre a base das coxas médias e posteriores, área evaporatória associada também obsoleta, em forma de V, restrita a metapleura ..... **Strachiini**

— Glândulas metatorácicas com ostíolo e estruturas externas associadas sempre distintas (Fig. 25.214), por vezes reduzidas (por ex. Fig. 25.215); área evaporatória desenvolvida, ocupando grande parte da meso e metapleura **3**

3(2). Mesosterno longitudinalmente sulcado, não carenado, ocasionalmente com uma carena baixa e indistinta, visível apenas perto da margem anterior; placas genitais das fêmeas reduzidas, quase ou completamente recobertas pela margem posterior do segmento abdominal VII (Fig. 25.216a); margem posterior da cápsula genital masculina (=pigóforo) geralmente com uma fenda mediana distinta (Fig. 25.217) ..... **Procleticini** (Fig. 25.218)

— Mesosterno carenado longitudinalmente (Figs 25.214, 219), às vezes a carena é baixa e indistinta ou em um sulco raso, mas sempre visível; placas genitais das fêmeas geralmente bem desenvolvidas (Fig. 25.216b), pigóforo dos machos com aspecto distinto do descrito acima **4**

4(3). Carena do mesosterno longa e robusta, produzida anteriormente sobre o prosterno e frequentemente na base da cabeça como um espinho ou cunha achatado (Fig. 25.219); geralmente castanho ou castanho-marmorado ..... **Pentatomini (**parte**),** grupo ***Evoplitus***, Fig. 25.220)

— Carena do mesosterno menos elevada (Fig. 25.214), não robusta como acima, no máximo apenas projetando-se anteriormente sobre a margem posterior do prosterno; ventralmente pode ter um espinho ou processo rombo projetado anteriormente, mas estes se originam do metasterno ou do abdômen, nunca do mesosterno; coloração variável **5**

5(4). Abdômen ventral com espinho ou tubérculo no urosternito III (segundo segmento visível), projetado anteriormente (Fig. 25.221) **6**

— Abdômen ventral sem espinho ou tubérculo no urosternito III **9**

6(5). Verde quando vivo e mantém a cor verde após a morte (algumas espécies têm formas amareladas, amareladas sazonais ou semipermanentes, mas a forma típica é verde) ..... **Nezarini** (Fig. 25.222)

— Coloração variável, mas se predominantemente verde, o indivíduo fica amarelo após a morte **7**

7(6). Tamanho pequeno a médio; coloração ocre, castanha e/ou negra, algumas vezes com manchas claras; cabeça relativamente ampla, frequentemente semicircular; espinho abdominal pode ser relativamente longo, mas geralmente terete, fino; peritrema alongado quase alcançando a margem lateral da metapleura, ápice agudo e aderido à metapleura ... . **Menidini** (Fig. 25.223)

— Tamanho médio a grande; coloração variável se for ocre, castanha ou negra, a cabeça não é ampla e/ou semicircular; espinho abdominal geralmente longo, robusto; peritrema variável ... **8**

8(7). Coloração ocre, castanha e/ou negra, ocasionalmente verde metálica, se verde quando vivo, mantém esta coloração após a morte ..... **Pentatomini** (parte)

— Coloração amarela-esverdeada tornando-se amarelada após a morte; escutelo subtriangular, ápice estreitamente arredondado ..... **Piezodorini**

9(5). Relativamente grandes e coloridos, com vermelho, amarelo, laranja e algumas vezes azul ou verde metálicos; superfície dorsal da cabeça frequentemente não pontuada, porém, com estrias ou rugas oblíquas transversais .... **Catacanthini** (parte) (Fig. 25.224)

— Tamanho pequeno a médio, se de tamanho grande, não coloridos, e se coloridos a superfície dorsal da cabeça é distintamente pontuada **10**

10(9). Peritrema curto, frequentemente auriculado (Fig. 25.215) se for em ruga, esta não ultrapassa a metade da metapleura ... **11**

— Peritrema longo ultrapassando a metade da metapleura usualmente agudo ou acuminado no ápice, curvado ântero-lateralmente (Fig. 25.225) ... **Chlorocorini** (parte) (Fig. 25.226)

11(10). Coloração verde-amarelada em vida (*Rhyncholepta* pode ser castanho-avermelada com áreas verde-amareladas), normalmente amareladas depois da morte; cabeça relativamente aplainada dorsalmente, frequentemente subtriangular na forma ..... **Chlorocorini** (parte)

— Coloração variável, geralmente castanha clara a escura, nunca verde-amarelada quando vivo e amarelado após a morte; caracteres da cabeça variáveis, mas frequentemente

não combinando superfície dorsal plana e forma subtriangular ..... **Carpocorini** (Fig. 25.227)

Chave para os gêneros de Pentatominae de importância econômica (modificada de Rolston 1974, Rolston & McDonald 1984 e Grazia *et al.* 2015)

1. Urosternito III com espinho mediano **2**
— Urosternito III destituído de espinho mediano **5**

2. Espécimes não maiores que 9 mm, coloração castanho-amarelada, em espécimes preservados .... ***Piezodorus*** Fieber
— Espécimes com pelo menos 10 mm, verdes quando vivos, ou castanho-avermelhados ou ainda amarelo pálidos quando preservados **3**

3. Placas mandibulares agudas no ápice, ultrapassando o clípeo; margens ântero-laterais do pronoto parcialmente crenuladas ..... ***Arvelius*** Spinola
— Placas mandibulares arredondadas no ápice, não ultrapassando o clípeo; margens ântero-laterais do pronoto não ornamentadas ...**4**

4. Margens laterais da cabeça, do pronoto e terço basal do hemiélitro com ampla faixa colorida; espiráculos abdominais algumas vezes circundados por uma calo amarelado, destituídos de outras manchas ..... ***Chinavia*** Orian
— Margens laterais da cabeça, do pronoto e terço basal do hemiélitro concolor à superfície do corpo ou com uma estreita faixa amarelada; espiráculos não circundados por calos e uma mancha verde pode estar presente .... ***Nezara*** Amyot & Serville

5. Ápice dos fêmures dotados de forte espinho; espécimes verdes quando vivos (podem ser castanho-avermelhados ou amarelos pálidos quando preservados) ..... ***Loxa*** Amyot & Serville
— Ápice dos fêmures não armados; espécimes usualmente castanhos ou mais escuros **6**

6. Superfície ventral dos fêmures com duas fileiras de pequenos tubérculos ..... ***Agroecus*** Dallas
— Superfície ventral dos fêmures destituída de tubérculos **7**

7. Espécimes pequenos, no máximo 10mm de comprimento, raramente atingindo este tamanho **8**
— Espécimes maiores que 10 mm **10**

8. Superfície dorsal uniforme na coloração castanha ou castanha escura, sem ornamentações de coloração distinta; tamanho pequeno, menores que 7 mm ..... ***Glyphepomis*** Berg
— Superfície dorsal do pronoto e escutelo frequentemente com calosidades amareladas; tamanho ao redor de 10 mm **9**

9. Segmento I do rostro projetando-se além das búculas .. .. ***Mormidea*** Amyot & Serville
— Segmento I do rostro contido inteiramente nas búculas ..... ***Oebalus*** Stål

10. Placas mandibulares com mesmo comprimento do clípeo, com ápices geralmente agudos ..... ***Diceraeus*** Dallas
— Placas mandibulares tão longas quanto o clípeo, algumas vezes pouco mais longas ou mais curtas que o clípeo ... **11**

11. Peritrema longo, evanescente ..... ***Thyanta*** Stål
— Peritrema curto **12**

12. Segmento I da antena alcançando e algumas vezes ultrapassando o ápice da cabeça; margens ântero-laterais do pronoto onduladas, denticuladas ou verticalmente rugosas ..... ***Euschistus*** Dallas
— Segmento I da antena não alcançando o ápice da cabeça; margens ântero-laterais do pronoto íntegras **13**

13. Abdômen sulcado medianamente .... ***Paramecocephala*** Benvegnú
– Abdômen não sulcado medianamente .... ***Tibraca*** Stål

Podopinae (Fig. 25.228). São insetos de tamanho pequeno a médio; tubérculos anteníferos visíveis em vista dorsal; escutelo geralmente longo, ultrapassando 2/3 do comprimento do abdômen. A classificação atual foi estabelecida por Davidová-Vilimová & Štys (1994) incluindo cinco tribos Brachycerocorini, Deroploini, Graphosomatini, Podopini e Tarisini (Rider *et al.* 2018). Esta subfamília tem distribuição mundial, bastante diversa em outras regiões zoogeográficas (Afrotropical, Oriental e Paleártica), porém rara na região Neotropical onde era representada por uma espécie descrita para a Argentina (*Neoleprosoma argentinensis* Kormilev & Pirán) (Grazia *et al.* 2015). No Brasil recentemente foi coletada no Espírito Santo, uma amostra significativa de exemplares pertencentes ao gênero *Scotinophara* Stål (Podopini), espécie ainda não identificada. Estes insetos são conhecidos vulgarmente por "rice-black-bug" e constituem uma importante e severa praga de arroz em diversos países asiáticos. Nas décadas de 80 e 90 várias espécies invadiram as Filipinas causando significativas perdas nas plantações de arroz irrigado.

Phloeidae. São percevejos com modificações extremas, achatados, com as margens da cabeça, tórax e segmentos abdominais expandidos em grandes lobos, que se confundem com o substrato das cascas das árvores onde vivem, e antena triarticulada inserida logo adiante do olho e encoberta pelas expansões. A classificação da família ainda é discutida: Grazia *et al.* (2008) reconhecem 3 gêneros e 4 espécies, com distribuição relicta que inclui a América do Sul (gêneros *Phloea* Lepeletier & Serville e *Phloeophana* Kirkaldy) e Ilhas do Pacífico (gênero *Serbana* Distant, endêmico de Bornéu); Rider *et al.* (2018) incluem *Serbana* na subfamília Serbaninae em Pentatomidae. As espécies neotropicais são registradas principalmente no Brasil. Compreendem *Phloea* Lepeletier & Serville, com *Phloea corticata* (Drury) e *P. subquadrata* Spinola e *Phloephana* Kirkaldy, monotípico, com *P. longirostris* (Spinola). Lent & Jurberg (1965) descreveram a morfologia externa e interna, e forneceram dados de distribuição e plantas hospedeiras para as três espécies conhecidas. Estudos sobre cuidados parentais foram realizados por Tallamy & Schaefer (1997), Guilbert (2003) e Salomão *et al.* (2010, 2012). As fêmeas apresentam cuidado da prole, permanecendo junto aos ovos e com as ninfas de primeiro ínstar aderidas ao abdômen, ventralmente. A partir do segundo ínstar, as ninfas formam agregados ao redor da fêmea. Outras contribuições sobre a família são encontradas em Costa Lima (1940b) e Leston (1953).

Scutelleridae (Figs 25.229–230). Incluem os heterópteros de colorido mais vistosos – vermelhos, azuis, amarelos – frequentemente iridescentes. São conhecidos vulgarmente por percevejos-escudo, face ao amplo escutelo recobrindo todo o abdômen. Variam entre 5 e 20 mm de comprimento. Tem distribuição mundial, com 100 gêneros e 531 espécies (Rider *et al.* 2018). São facilmente confundidos com besouros, sendo que alguns possuem um recorte longitudinal no escutelo, o que aumenta sua semelhança com os élitros dos coleópteros. Antena com três ou cinco artículos. Freno obsoleto ou ausente. Carena laminar na propleura. Membrana do hemiélitro com numero-

sas veias. Tarsos trímeros. Sulco do prosterno presente. Ainda é pouco estudada na região Neotropical e no Brasil, mesmo estando relativamente bem representada nas coleções (Eger *et al.* 2015). Compreende sete subfamílias: Elvisurinae, Eurygastrinae, Hoteinae, Odontoscelinae, Odontotarsinae, Pachycorinae e Scutellerinae, as duas últimas com ocorrência no Brasil (Eger *et al.* 2015; Rider *et al.* 2018). A monofilia da família, das subfamílias e tribos, bem como as relações filogenéticas dentro de Scutelleridae, foram estudadas por Wu *et al.* (2018). Estudos com a fauna neotropical incluem Eger & Lattin (1995), Barcellos *et al.* (2014), Eger *et al.* (2015). Schmitz *et al.* (2020) revisaram o gênero *Coptochilus* Amyot & Serville com redescrição das espécies, citando *C. ferrugineous* Amyot & Serville, *C. lentiginosus* Berg e *C. neotropicalis* (Distant) para o Brasil. Silva *et al.* (1968) registraram *Pachycoris torridus* (Scopoli), conhecido vulgarmente como percevejo-do-pinhão-do-mato (*Jatropha curcas* L., Euphorbiaceae), para São Paulo. É comum o polimorfismo cromático, como em *Agonosoma flavolineatum* (Laporte) (Paleari 1992) e espécies de *Pachycoris* (Souza-Firmino *et al.* 2016; Schimtz & Barcellos 2018). No Rio Grande do Sul, em levantamentos realizados em diferentes regiões, em torno de 15 espécies foram coletadas (Aline Barcellos, informação pessoal).

Tessaratomidae (Fig. 25.231). Assemelham-se a grandes pentatomídeos (de 10 até 40 mm), dos quais se distinguem pela cabeça muito pequena, antena geralmente com quatro artículos, rostro curto, raramente ultrapassando as coxas anteriores e pronoto estendendo-se sobre a base do escutelo. Com 62 gêneros e cerca de 252 espécies, tem distribuição predominante nos trópicos do Velho Mundo (Rider *et al.* 2018). Um gênero é cosmopolita *Piezosternum* Amyot & Serville, com três espécies ocorrendo na região Neotropical; *P. thunbergi* Stål e *P. subulatum* (Thunberg) tem registro para o Brasil (Schwertner & Grazia 2015). Chave para espécies neotropicais em Pirán (1971). Rolston *et al.* (1993) catalogaram a família; a revisão mais recente para a espécies neotropicais é de Schwertner & Grazia (2015). Rider *et al.* (2018) fizeram uma revisão taxonômica da família, com chaves e diagnoses para as subfamílias e tribos.

LYGAEOIDEA. Lygaeoidea representa a segunda maior superfamília da infraordem Pentatomomorpha. As espécies de Lygaeoidea são majoritariamente fitófagas, entretanto existem algumas espécies predadoras de pequenos invertebrados e algumas exceções hematófagas (Henry *et al.* 2015; Weirauch *et al*. 2018). São amplamente distribuídos, sendo encontrados em diferentes hábitats, como em estrato arbóreo, em micro-hábitats, incluindo serapilheira, troncos, e associados à caules de gramíneas (Slater & Baranowski 1990). A classificação dos ligaeóideos tem sofrido alterações ao longo do tempo, sendo atualmente consideradas 16 famílias (Henry 1997b; Henry *et al.* 2015). Sua monofilia é sustentada pelas sinapomorfias: venação da membrana do hemiélitro reduzida ou simples, não formando células basais; fêmures anteriores espessos e tubérculos na base das tricobótrias abdominais. A ferramenta *online* "Lygaeoidea Species File" (http://lygaeoidea.speciesfile.org) contém informações atualizadas sobre as espécies.

Chave para as famílias de Lygaeoidea (modificada de Dellapé 2014)

1. Sutura abdominal entre esternos IV e V curvada anteriormente sem atingir as margens laterais do abdômen ..... **Rhyparochromidae**
— Sutura abdominal entre esternos IV e V não curvada anteriormente alcançando margens laterais do abdômen ... **2**

2. Pronoto e hemiélitros reticulados (lembram Tingidae); abertura da glândula metatorácica obsoleta .... **Piesmatidae**
— Pronoto e hemiélitros nunca reticulados, no máximo com pontos fortes; abertura da glândula metatorácica geralmente funcional **3**

3. Espiráculos abdominais II a VII localizados dorsalmente **4**
— Pelo menos um par de espiráculos abdominais II a VII ventral **5**

4. Frequentemente colorido, vermelho, laranja e amarelo; corpo geralmente suboval, moderadamente alongado, antenas e pernas moderadamente alongados; pronoto com calos; escutelo sem espinhos ..... **Lygaeidae**
— Geralmente de cor castanha; corpo alongado, antenas e pernas muito longas; pronoto e escutelo geralmente com espinhos ..... **Berytidae**

5. Espiráculo abdominal VII ventral, o restante dorsal ... **6**
— Pelo menos os espiráculos abdominais VI e VII ventrais ... **8**

6. Hemiélitros sem pontuações ou levemente pontuado ..... **Blissidae**
— Hemiélitros fortemente pontuados **7**

7. Olhos pedunculados; ápice do escutelo bífido ... **Ninidae**
— Olhos não pedunculados; ápice do escutelo arredondado ..... **Cymidae**

8. Espiráculos abdominais III e IV dorsais **9**
— Espiráculos abdominais III a VII ventrais **10**

9. Corpo arredondado a suboval, antenas e pernas curtas; olhos muito grandes e proeminentes ..... **Geocoridae**
— Corpo estreitoe alongado, antenas e pernas muito longas; olhos moderadamente grandes ..... **Colobathristidae**

10. Geralmente menores que 5 mm; comum ter formas coleopteroides; espiráculo abdominal II dorsal ... **Oxycarenidae**
– Geralmente maior que 5 mm e macrópteros; espiráculo abdominal II ventral ..... **Pachygronthidae**

Berytidae [=Neididae] (Fig. 25.232). São alongados, estreitos e delicados, com pernas e antenas longas e filiformes. Coloração amarelada ou avermelhada e alguns espinhos e outras ornamentações no corpo. Variam entre 2,5 e 11 mm de comprimento. São geralmente fitófagos, vivendo sobre plantas, sendo que algumas espécies preferem plantas com pilosidade glandular, que produz uma substância adesiva. Algumas espécies são predadoras ocasionais e outras vivem no solo. Cabeça subesférica, frequentemente com o clípeo projetado anteriormente. Antena inserida acima da linha média dos olhos; tubérculos anteníferos pequenos; distiflagelo curto e intumescido. Parte distal dos fêmures intumescidos. Peritrema ostiolar da glândula odorífera desenvolvido, geralmente formando um espinho, que pode projetar-se além do contorno do corpo, em vista dorsal. Hemiélitro com cório parcialmente esclerosado. Espiráculos abdominais dorsais. Adultos normalmente com três tricobótrias no esterno abdominal III. Estão divididos em três subfamílias, Berytinae, Gampsocorinae e Metacanthinae, com 37 gêneros e

173 espécies. Berytinae não tem registro para o Brasil, enquanto Gampsocorinae está representada no Brasil por *Gampsocoris* Fuss (três espécies), *Hoplinus* Stål (duas), *Metajalysus* Stusak (uma), *Parajalysus* Distant (oito), *Phaconotus* Harris (três) e *Xenoloma* Harris (duas). Metacanthinae por *Jalysus* Stål (cinco espécies), *Metacanthus* Costa (uma). Não existem trabalhos que abordem especificamente a fauna brasileira, Froeschner (1981) apresentou uma chave para os gêneros sul-americanos. Henry (1997a) fez uma revisão dos beritídeos, particularmente os americanos, com uma análise cladística dos gêneros, Henry & Froeschner (1998) fizeram um catálogo da fauna mundial.

Chave para as subfamílias de Berytidae (modificada de Henry *et al*. 2015)

1. Canal da glândula de cheiro metatorácica lisa, estendido em um processo alongado ou espinho digitiforme (exceto o gênero *Metatropis* do Velho Mundo) .... **Metacanthinae**

– Canal da glândula de cheiro metatorácica revestido com placas semelhantes a escamas sobrepostas, estendido em uma estrutura semelhante a uma bolsa, ou canal da glândula de cheiro e processo completamente ausente, no máximo, com um tubérculo encurtado a alongado, composto por câmaras semelhantes a favo de mel ..... **Gampsocorinae**

Blissidae (Fig. 25.233). São geralmente ovalados e achatados dorso-ventralmente. Alimentam-se diretamente do floema do tecido vegetal, com espécies reconhecidas como pragas agrícolas. São encontrados nas bases das folhas e são muito diversos e presentes em todas as regiões zoogeográficas. Algumas de suas características são: espiráculos abdominais dorsais nos segmentos II a VI e ventrais no VII; suturas abdominais retilíneas e completas, atingindo as margens laterais do abdômen; hemiélitros sem pontuações e margens laterais do pronoto convexas. Foi monografada por Slater (1979) como subfamília. Atualmente, com 51 gêneros e 436 espécies no mundo são encontrados no Brasil os gêneros *Blissus* Burmeister (quatro espécies), *Cavelo-blissus* Slater & Wilcox (uma), *Extarademus* Slater & Wilcox (duas), *Heteroblissus* Barber (uma), *Ischnodemus* Fieber (treze), *Patritiodemus* Slater & Ahmad (quatro), *Patritius* Distant (sete), *Reticulatodemus* Slater & Wilcox (uma), *Riggiella* Kormilev (uma), *Toonglasa* Distant (uma), *Xenoblissus* Barber (uma).

Colobathristidae (Fig. 25.234). Possuem o corpo alongado e estreito, variando de 6 a 20 mm de comprimento, e densamente pontuado. Pernas longas e delicadas. Antena longa e filiforme. As espécies com hábitos conhecidos alimentam-se de capim (Poaceae). Várias espécies parecem com formigas, especialmente em *Trichocentrus* Horvath. Está bem representada nas regiões Neotropical e Oriental, sem registros para a África (Schuh & Slater 1995). Olho globoso com pequena área de conexão com a cabeça. Antena longa, com quatro artículos, inserida acima da linha média do olho, tubérculo antenífero pouco desenvolvido. Parte distal do escutelo estreita, às vezes com um espinho bem desenvolvido. Hemiélitro estreito, cório parcialmente esclerosado e transparente ou translúcido, normalmente com uma célula triangular distal; clavo normalmente sobreposto; comissura claval ausente. Membrana do hemiélitro com veias reduzidas ou ausentes. Abdômen com constrição basal. Espiráculos dos segmentos II a IV dorsalmente, V a VII ventralmente. Štys (1966) considerou este táxon parte da "Malcid-line" e fez comentários sobre sua estrutura intrafamiliar. Henry (1997b) corroborou a ideia da "Malcid-line" e sua análise cladística apoiou o monofiletismo de Colobathristidae + Berytidae, e destes com os demais "malcídeos". Estão divididos em duas subfamílias, Dayakiellinae e Colobathristinae, contendo 23 gêneros e 84 espécies (Dellapé 2014). Atualmente existem 13 gêneros e 37 espécies para a região Neotropical, todos pertencentes à subfamília Colobathristinae. Para o Brasil, são registrados *Carvalhoia* Kormilev (uma espécie), *Colobasiastes* Breddin (uma), *Colobathristes* Burmeister (seis), *Diascopoea* Horváth (uma), *Neocolobathristes* Kormilev (duas), *Parathristes* Carvalho & Henry (uma), *Peruda* Distant (duas) e *Trichocentrus* Horváth (três). Para a fauna brasileira, os trabalhos básicos são os de Kormilev (1951) e as chaves para gêneros de Froeschner (1981) e Carvalho & Costa (1989).

Cymidae (Fig. 25.235). São pequenos, de 3 a 5 mm, alongados e ovoides com corpo fortemente pontuado de cor castanho-amarelado. Hamid (1975) revisou o grupo como subfamília e Henry (1997b) confere ao grupo status de família. Com nove gêneros e 54 espécies no mundo, *Cymus braziliensis* Hamid e *Cymodema breviceps* (Stål), a primeira com ampla distribuição pelo país, são as únicas espécies registradas no Brasil.

Chave para os gêneros de Cymidae (modificada de Henry *et al*. 2015)

1. Primeiro segmento da antena não ultrapassa o ápice do clípeo; com duas cicatrizes dorsais de glândula de cheiro entre os tergos 3/4 e 4/5; sétimo espiráculo abdominal ventral ..... ***Cymus*** Hahn

– Primeiro segmento da antena ultrapassa o ápice do clípeo; com apenas uma cicatriz dorsal de glândula abdominal entre os tergos 4/5; sétimo espiráculo abdominal dorsal ..... ***Cymodema*** Signoret

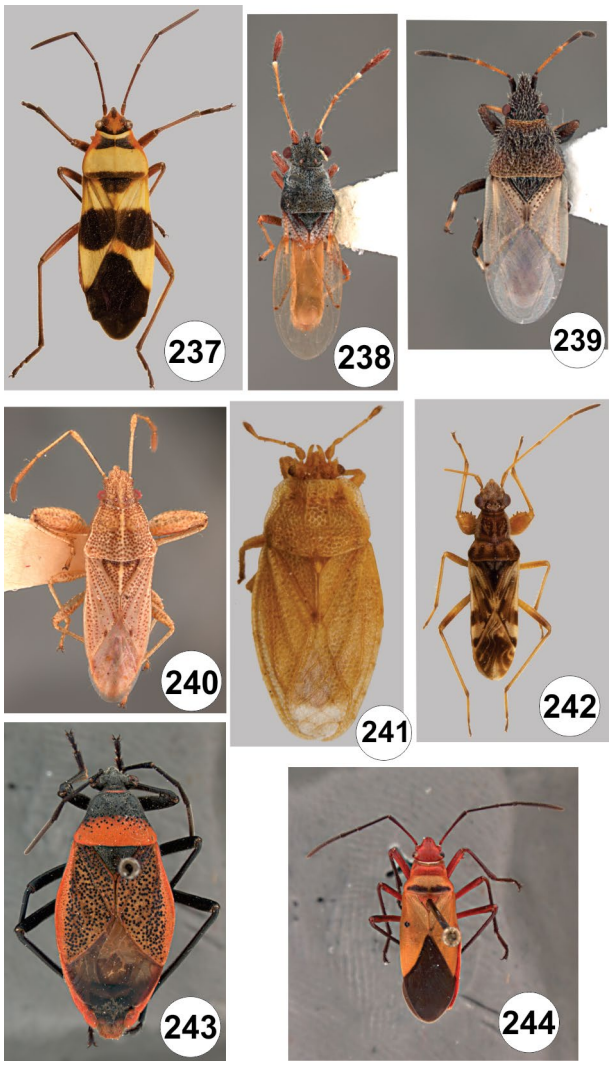
Geocoridae (Fig. 25.236). São reconhecidos pelos olhos amplos, reniformes, que recobrem ou quase recobrem o ângulo ântero-lateral do pronoto, de corpo robusto e ovoide. Pronoto amplo, sem sulco transversal. Espiráculos dorsais nos segmentos abdominais II–IV e ventrais V–VII. As suturas entre os tergos abdominais IV–V e V–VI curvam-se bastante em direção posterior. A maioria das espécies total ou parcialmente com hábito predador. Muitas espécies de *Geocoris* Fallen foram estudadas como potenciais controladores biológicos, porém muitas parecem alimentar-se também de tecido vegetal, além de outros insetos. Compreende 25 gêneros e estão representados em todas as regiões biogeográficas. No Brasil, são encontrados os gêneros *Cattarus* (Distant) (três espécies), *Epipolops* Herrich-Schäffer (seis), *Geocoris* Fallén (três), *Ninyas* Distant (uma), *Parapamphantus* Barber (três), *Tropicoparapamphantus* Brailovsky (uma).

Chave para as subfamílias de Geocoridae (modificada de Henry *et al.* 2015)

1. Suturas nos esternos abdominais II, III e IV fundidos e sem tricobótria lateral; corpo alongado, assemelha-se a formigas ..... **Pamphantinae**

– Suturas nos esternos abdominais II, III e IV inteiras e com tricobótrias laterais distintas; corpo mais robusto, não se assemelha a formigas ..... **Geocorinae**

Lygaeidae (Fig. 25.237). De tamanho moderado a grande, muitas espécies são reconhecidas pelo padrão de coloração,



Figuras 25.237–244. Hábito, vd. **237**, Lygaeidae, *Oncopeltus unifasciatellus* Slater; **238.** Ninidae, *Neoninus ilustris* Distant; **239**, Oxycarenidae, *Oxycarenus hyalinipennis* (Costa); **240**, Pachygronthidae, *Pachygrontha compacia* Distant; **241**, Piesmatidae, *Parapiesma cinerum* (Say); **242**, Ryparochromidae, *Neopamera bilobata* (Say); **243**, Largidae, *Largus cinctiventris* Stal; **244**, Pyrrhocoridae, *Dysdercus imitator* Blöte. Fontes: figs 237–244, Renan Carrenho.

com vermelho e negro, ou laranja e negro contrastando. São reconhecidos morfologicamente pela linha impressa no calo do pronoto, escutelo com carena em formato de Y e abertura dorsal dos espiráculos abdominais II a VII (Henry 2017). Está representada em todas as regiões biogeográficas, com 102 gêneros e 968 espécies em três subfamílias, Ischnorhynchinae, Lygaeinae e Orsillinae (Henry 1997b). Lygaeinae é a subfamília mais diversa, com aproximadamente 500 espécies, enquanto Ischnorhynchinae é a menos diversa com 75 espécies, sem registro para o Brasil. O gênero *Nysius* Dallas, da subfamília Orsillinae é reconhecido frequentemente como praga de algodão, arroz e milho no Brasil. No total para o Brasil são registrados 18 gêneros e aproximadamente 43 espécies de ligeídeos.

Chave para as subfamílias de Lygaeidae

1. Hemiélitro com veia subcostal as quais são destituídas das intervenais; geralmente com coloração vermelha ou laranja; a maioria das espécies glabra ..... **Lygaeinae**

– Hemiélitro sem veia subcostal; membrana com veias intervenais; coloração cinza fosco a castanho-amarelado .... **Orsillinae**

Ninidae (Fig. 25.238). Com corpo entre 3 a 4 mm, estes pequenos percevejos que se alimentam principalmente das sementes de algumas plantas das famílias Cyperaceae e Juncaceae (Dellapé 2014) tem a cabeça larga, olhos saltados, hemiélitro translúcido e o ápice do escutelo bífido (Henry 2017). No mundo, são representados por cinco gêneros e 13 espécies. Para o Brasil são registrados *Cymoninus* Breddin (uma espécie), *Neoninus* Distant (duas) e *Paraninus* Scudder (uma).

Chave para os gêneros de Ninidae (modificada de Henry *et al.* 2015)

1. Metade apical do primeiro segmento labial delgado .... ***Paraninus*** Scudder

– Metade apical do primeiro segmento labial dilatado **2**

2. Segmentos da antena II e III mais delgados que o segmento IV; metade distal do clavo claro ou transparente .... ***Cymoninus*** Breddin

– Segmentos da antena II e III tão espessos quanto o segmento IV; metade distal do clavo pruinoso e opaco ... ***Neoninus*** Distant

Oxycarenidae (Fig. 25.239). São caracterizados pela cabeça projetada e pontuada, hemiélitros hialinos e muitas vezes achatado, abdômen truncado nas fêmeas e um conjunto de cerdas glandulares transversais nos machos (Henry 1997; Henry *et al.* 2015). O gênero paleártico *Oxycarenus* Fieber, compreende várias espécies com importância econômica, uma delas é *Oxycarenus hyalinipennis* (Costa). Esta espécie foi introduzida e é a única que ocorre no Brasil, tendo seu primeiro registo no país em 1917 em plantações de algodão e se espalhou pela América do Sul.

Pachygronthidae (Fig. 25.240). São comumente alongados e de cor castanha. Os robustos fêmures anteriores com espinhos na superfície ventral são características que facilmente se distinguem de outros ligaeóideos. Alimentam-se das plantas das famílias Poaceae, Cyperaceae e Restionaceae (Cassis & Gross 2002). A família contém 13 gêneros e 78 espécies (Henry 2017), com representantes em todas as regiões biogeográficas. No Brasil são registrados os gêneros *Oedancala* Amyot & Serville, e *Pachygrontha* Germar, com cinco espécies cada.

Chave para os gêneros de Pachygronthidae (modificado de Dellapé 2014)

1. Olhos mais longos que largos e maiores que a distância entre a base da antena e o olho; primeiro segmento antenal gradualmente alargado em direção ao ápice; quarto segmento das antenas semelhante ao segundo ou terceiro em comprimento ..... ***Oedancala*** Amyot

– Olhos geralmente mais largos que longos; distância entre a base da antena e o olho igual ou maior que o comprimento do olho; o primeiro segmento antenal aumentando abruptamente em direção ao ápice; quarto segmento das antenas geralmente muito mais curto que o segundo ou terceiro ..... ***Pachygrontha*** Germar

Piesmatidae (Fig. 25.241). São pequenos, não ultrapassando 5 mm de comprimento, com asas e protórax reticulados, assemelhando-se aos tingídeos, com os quais eram reunidos em classificações mais antigas. Drake & Davis (1958) mostraram que essa semelhança é superficial, principalmente pela presença

de tricobótrias e pela morfologia da genitália. Ocelos presentes. Placas mandibulares projetadas para frente. Escutelo exposto. São fitófagos e ocorrem em todas as regiões zoogeográficas. Compreende 44 espécies, distribuídas em seis gêneros (Henry 2017). *Parapiesma cinerum* (Say) é amplamente distribuída nas Américas, sendo a única espécie com registro para o Brasil. Drake & Davis (1958) apresentaram chaves de identificação para os gêneros e para as espécies americanas.

Rhyparochromidae (Fig.25.242). São os mais numerosos e mais complexos dos ligaeóideos. A maioria das espécies tem coloração sombria, misturando o castanho, amarelo, negro e branco. São encontrados tanto no folhiço, no estrato arbustivo e arbóreo, onde procuram por sementes para se alimentarem. Porém, os membros da tribo Cleradini são os únicos não fitofágos e sim hematófagos, que se alimentam de sangue de vertebrados (Schuh & Slater 1995). Estes "percevejos das sementes", como podem ser comumente chamados, são reconhecidos pela sutura abdominal entre os segmentos IV e V (exceto Plinthisinae) e pela presença de tricobótrias localizadas próximo aos olhos (Henry 2017). Muitas espécies são atraídas pela luz. São constituídos por duas subfamílias: Plinthisinae e Rhyparochrominae. A subfamília Plinthisinae se distingue do restante dos rhiparocromídeos principalmente por não ter a sutura entre os segmentos abdominais IV e V fusionada (Henry *et al.* 2015). Esta subfamília contém apenas dois gêneros no mundo, com *Plinthisus (Plinthisus) parvioculatus* Slater sendo a única espécie com registro no Brasil. Já Rhyparochrominae, com grande diversidade, compreende 14 tribos em todas as regiões zoogeográficas. Com aproximadamente 2000 espécies, são registradas para a fauna brasileira cerca de 84 espécies destes percevejos pertercentes as tribos, Cleradini, Myodochini, Lethaeini, Lilliputocorini, Antillocorini, Ozophorini, Plinthisini e Udeocorini.

Chave para as tribos de Rhyparochrominae (modificada de Henry *et al.* 2015, Schuh & Weirauch 2020)

1. Ao menos o espiráculo abdominal do seguimento IV no laterotergito externo localizado dorsalmente **2**

— Todos os espiráculos abdominais localizados ventralmente **4**

2. Espiráculos abdominais nos seguimento II-IV dorsais **3**

— Espiráculos abdominais apenas nos seguimentos III e IV dorsais ..... **Rhyparochromini**

3. Laterotergitos internos ausentes; margens laterais do pronoto quase sempre arredondadas ..... **Myodochini**

— Laterotergitos internos presentes; margens laterais do pronoto variáveis, de arredondadas a carenadas ..... **Udeocorini**

4. Par posterior de tricobótrias no esterno abdominal V posicionado um acima do outro **5**

— Par posterior de tricobótrias no esterno abdominal V posicionado um em frente ao outro em uma série linear nos segmentos IV e V **8**

5. Ocelo lateral e atrás dos olhos; sutura entre o esterno abdominal IV e V atingindo uma margem lateral do conexivo; tergo abdominal III geralmente não esclerosado; segmento labial II geralmente não atingindo a base da cabeça ..... **Cleradini**

— Ocelo entre e ligeiramente posterior aos olhos; a sutura entre o esterno abdominal IV e V geralmente não atinge a margem lateral do conexivo e geralmente curvada anteriormente e dorso-ventralmente; rostro variável, mas geralmente com o segmento II atingindo ou excedendo a base da cabeça **6**

6. De tamanho médio, comprimento geralmente superior a 5 mm; margem apical do cório reta..... **Ozophorini**

— Muito pequeno, comprimento geralmente menor que 3,5 mm; margem apical do cório geralmente côncava **7**

7. Laterotergitos internos ausentes; ostíolo da glândula odorífera metatorácica fortemente curvada anteriormente; tarso com dois segmentos ..... **Lilliputocorini**

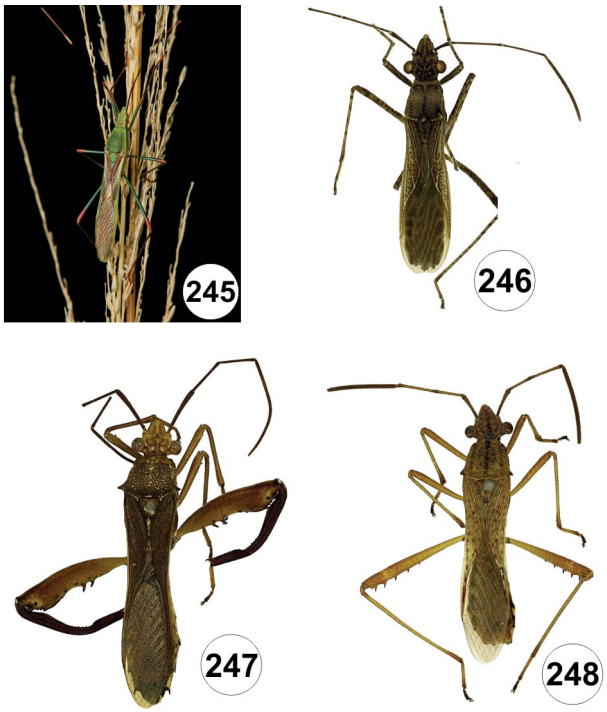
— Laterotergitos internos presentes; ostíolo da glândula odorífera metatorácica reta ou curvada posteriormente; tarso com três segmentos **8**

8. Margem apical do cório profundamente côncava; laterotergitos internos presentes; cabeça sem áreas iridescentes; cicatrizes da glândula odorífera abdominal entre os tergos III/IV, IV/V e V/VI ..... **Antillocorini**

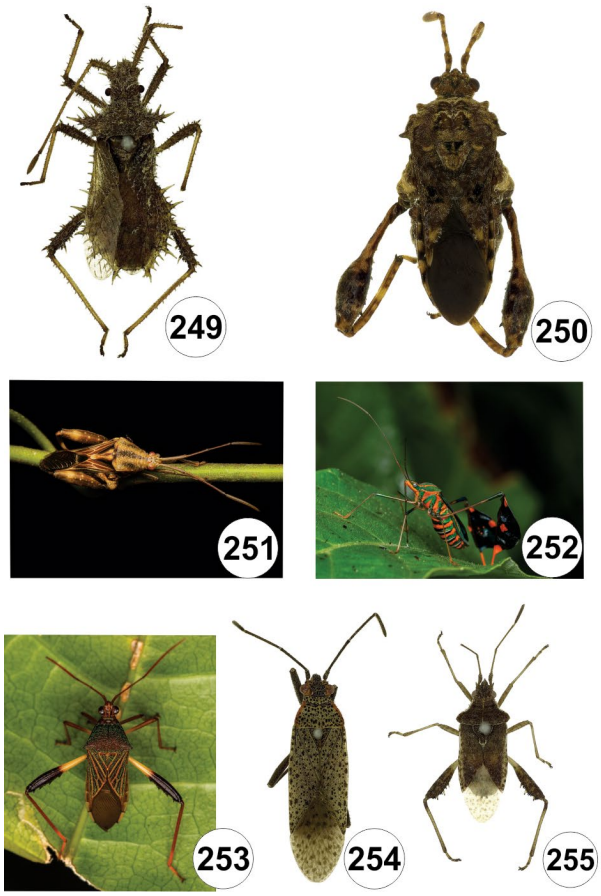
— Margem apical do cório reta; laterotergitos internos ausentes; base da cabeça com áreas iridescentes; cicatrizes abdominais da glândula odorífera entre os tergos V/VI reduzidas ou ausente ..... **Lethaeini**

PYRRHOCOROIDEA

Largidae (Fig. 25.243). São de tamanho pequeno a médio (mais de 55 mm de comprimento), frequentemente vistosos, coloridos, e estavam incluídos como subfamília Euryophtalminae na família Pyrrhocoridae. Corpo ovoide, oblongo ou alongado, com antenas e pernas curtas. Algumas espécies mirmecófilas. Ocelos ausentes. Membrana dos hemiélitros com células basais e pelo menos sete veias longitudinais apicais. Fêmures anteriores usualmente finos ou levemente dilatados. São fitófagos,



Figuras 25.245–248. Alydidae, hábito, vd. **245**, *Stenocoris* (*Oryzocoris*) sp.; **246**, *Cydamus* sp.; **247**, *Hyalymenus* sp.; **248**, *Neomegalotomus parvus* (Westwood). Fontes: Fig. 245, Cesar Favacho; 246–248, José A.M. Fernandes.



Figuras 25.249–255. Coreidae, vd. **249**, *Vilga* (*Echinovilga*) *dallasi* Distant; **250**, *Merocoris* (*Merocoris*) *elevatus* (Spinola); **251**, *Peranthus* sp.; **252**, *Diactor bilineatus* (Fabricius); **253**, *Nematopus* sp.; **254**, *Jadera sanguinolenta* (Fabricius); **255**, *Harmostes* sp. Fontes: 249–250, 254–255, José A.M. Fernandes; 251–253, Cesar Favacho.

alimentando-se de sementes e extratos vegetais. Ocorre em todas as regiões zoogeográficas, sendo mais abundante e diversa nas áreas tropicais e subtropicais. Cerca de 60 espécies estão incluídas em sete gêneros, que foram descritos da América do Sul. Chave para identificação dos gêneros em Froeschner (1981). Schaefer (2015) registrou para o Brasil a presença da subfamília Larginae Amyot & Serville com duas tribos Araphini Bliven (uma espécie) e Largini Amyot & Serville (37 espécies).

Pyrrhocoridae (Fig. 25.244)**.** São conhecidos vulgarmente como manchadores-de-algodão, frequentemente de coloração vermelha ou amarela e negra, e variam de 8 a 30 mm de comprimento. Assemelham-se a algumas espécies de Lygaeinae. Ocelos ausentes. Abertura das glândulas odoríferas reduzida. Membrana dos hemiélitros com duas células basais e sete ou oito veias longitudinais apicais. Alimentam-se principalmente de sementes e frutos, principalmente de Malvales. Com cerca de 30 gêneros e 300 espécies, ocorrem em todas as regiões biogeográficas, em áreas tropicais e subtropicais. *Dysdercus* Guérin Méneville, com distribuição mundial, é um dos gêneros mais diversos da família, com várias espécies constituindo-se em sérias pragas do algodão. Algumas de suas espécies foram estudadas pelo comportamento migratório e também por serem utilizadas como animais de laboratório. A revisão das espécies americanas do gênero inclui 16 espécies com distribuição no Brasil (van Doesburg 1968), dos quais treze espécies foram associadas a plantas (Silva *et al*. 1968). Schaefer (1998) adicionou detalhes na caracterização morfológica de várias espécies com ocorrência no país — *D. albofasciatus* Berg, *D. imitator* Blöte, *D. mimus* (Say) e *D. ruficollis* (L.) — inclusive ampliando sua distribuição. Em Fernandes (2015) estão listadas as 16 espécies, uma delas subdividida em duas subespécies.

COREOIDEA. As espécies que compõem essa superfamília são extremamente variáveis em forma e tamanho. Apesar de serem relativamente comuns em coleções e bem conhecidas ao nível de espécie, o estudo taxonômico de vários gêneros, especialmente em Alydidae, precisam ser feitos para a fauna sul-americana. Talvez devido à grande variabilidade morfológica, este táxon não possui uma diagnose que contemple as famílias de forma satisfatória. Algumas características comuns são o corpo alongado, asas com muitas veias geralmente anastomosadas, tricobótrias abdominais em grupos de três, tricobótrias do sétimo segmento em pares posteriores ao espiráculo, espermateca sem a aba anterior. A superfamília Coreoidea surge como monofilética em estudos morfológicos Henry (1997b), estudos moleculares (Li *et al.* 2016) ou em estudos onde dados morfológicos e moleculares são usados (Weirauch *et al.* 2019). Mas ainda não se chegou a um consenso sobre a monofilia de Coreoidea. A situação das famílias dentro de Coreoidea é ainda mais nebulosa, principalmente as maiores famílias: Coreidae, Alydidae e Rhopalidae que nunca foram testadas dentro de um cenário filogenético com táxonsrealmente representativos. Em um estudo recente com dados moleculares (Forthman *et al.* 2019), Coreoidea aparece como monofilético, mas as famílias Coreidae e Alydidae surgem como parafiléticas, no entanto, tal estudo não incluiu representantes de Stenocephalidae e Hyocephalidae. Esse táxon possui uma ferramenta *online* muito efetiva para seu estudo, *Coreoidea Species File Online* (http://Coreoidea.SpeciesFile.org).

Alydidae (Figs 25.245–248). As espécies possuem o corpo longo e estreito, com cabeça grande e triangular, variando de 8 a 20 mm de comprimento, com muitas espécies mirmecomórficas, especialmente os imaturos. A superfície dorsal da cabeça e tórax são achatadas. Antena dorsal, com o escapo não constrito na base. Ocelos presentes, não situados em elevações esclerosadas. Búcula muito curta quando comparado às outras famílias aqui tratadas. Cório alongado ao longo da margem costal. Membrana do hemiélitro com numerosas veias longitudinais. Peritrema ostiolar bem desenvolvido. Tíbias não sulcadas (Panizzi & Schaefer 2015). Alydidae possui aproximadamente 250 espécies distribuídas em 53 gêneros (Panizzi & Schaefer 2015). Está dividida em duas subfamílias de acordo com Schaefer (2004): Alydinae e Micrelytrinae. Alydinae pode ser facilmente identificada pelos fêmures posteriores com espinhos e as tricobótrias do quinto esterno abdominal em linha e posicionados lateralmente ou anteriormente ao espiráculo. Micrelytrinae, por sua vez, não possui espinhos nos fêmures posteriores e as tricobótrias do esterno abdominal V formam um triângulo posterior ao espiráculo. Alydinae está representada no Brasil por *Apidaurus* Stål (uma espécie), *Hyalymenus* Stål (nove) e *Neomegalotomus* Schaffner & Schaefer (duas). Micrelytrinae por *Stenocoris* (cinco espécies), *Lyrnessus* (Guérin) (uma), *Cydamus* Stål (seis), *Trachelium* Herrich-Schaeffer (sete). *Neomegalotomus*

parvus (Westwood) é a única espécie com biologia estudada (p. ex. Panizzi 1988, Panizzi *et al.* 1996) considerada importante praga da soja, mas ocorre também em feijão, algodão e tomate (Panizzi & Schaefer 2015). A biologia e a ecologia desse grupo são pouco conhecidas, especialmente de Micrelytrinae. As espécies de Alydinae são mais conhecidas por viverem em áreas abertas, sendo muito comuns em áreas altamente modificadas pelo homem. Parte desse comportamento pode ser explicado pela preferência que esse grupo tem por leguminosas (Schaefer 1980, Schaefer & Mitchell 1983, Panizzi *et al*. 2000). Alydidae é um pouco estudado do ponto de vista filogenético e o trabalho mais recente (Forthman *et al.* 2019) apresenta o grupo como parafilético. Segundo essa análise duas subfamílias de Coreidae (Hydarinae e Pseudophloeinae) pertencem ao mesmo clado que os demais táxons de Alydidae. Mas, novamente, devemos ver esses resultados com cuidado devido ao pequeno número de espécies usadas no estudo.

Coreidae (Figs 25.249–253). Essa família de percevejos fitófagos possui grande variedade de forma, tamanho e cor, com várias espécies incrivelmente coloridas. Variam de 6 a 45 mm de comprimento, possuindo geralmente um corpo atarracado e forte que pode ser elíptico ou alongado. Muitas espécies têm expansões foliáceas e dilatações marcantes nas pernas e antenas. Cabeça normalmente pequena em relação ao tamanho do corpo geralmente em espécies com fêmures mais robustos e dilatados, e mais longa e estreita geralmente em espécies com expansões foliáceas nas tíbias. Antena com quatro segmentos inserida acima da linha média dos olhos. Membrana do hemiélitro com muitas veias. Fêmures e tíbias posteriores normalmente robustos e com espinhos grandes. Espiráculos ventrais (Schuh & Slater 1995, Fernandes *et al.* 2015). A classificação supragenérica de Coreidae é pouco estudada e muito confusa, embora o conhecimento ao nível de espécie seja grande (Fernandes *et al.* 2015). Os trabalhos de Schaefer (1964, 1965) são os mais completos sobre a morfologia e taxonomia da família, mas surpreendentemente a classificação supragenérica ainda reflete o trabalho de Stål (1867) que foi o primeiro autor a trabalhar na taxonomia da família. Atualmente são reconhecidas quatro subfamílias: Hydarinae, Coreinae, Meropachyinae e Pseudophloeinae (Fernandes *et al.* 2015, Schuh & Weirauch 2020, Coreoidea Species File Online). A subfamília Meropachyinae está representada no Brasil por 17 gêneros (cerca de 30 espécies); Pseudophloeinae por *Vilga* Stål (10 espécies), e Coreinae por 84 gêneros (mais de 320 espécies), segundo o catálogo para os coreídeos do Novo Mundo de Packauskas (2010). No CTFB (Fernandes 2021) constam para o Brasil 613 espécies assim distribuídas: Coreinae 559, Hydrinae (1), Meropachyinae (41) e Pseudophloeinae (12), mas tais dados estão desatualizados. As espécies de Coreidae são mais comuns em áreas abertas e na transição para a floresta, embora existam gêneros e tribos exclusivos de florestas. A biologia e ecologia das espécies de áreas abertas é mais conhecida, as espécies de floresta são praticamente desconhecidas (Fernandes *et al.* 2015). Algumas espécies de coreídeos são reconhecidas como pragas agrícolas ou transmissores de patógenos para as plantas cultivadas (p. ex. soja, feijão, milho, tomate, fumo, abóboras, plantas ornamentais, entre outros) onde causam a inviabilidade das sementes, abrem portas para entrada de fungos e bactérias, causam diminuição do valor comercial dos frutos, entre outros. Coreídeos de pelo menos três tribos e todos Pseudophloeinae são particularmente associados a leguminosas; as solanáceas também possuem grande número de táxons associados (Mitchell 2000, 2004; Fernandes *et al.* 2015). As relações filogenéticas dentro de Coreidae são praticamente desconhecidas, no trabalho mais recente (Forthman *et al.* 2019) sustentam que Coreidae com sua atual composição é parafilético (ver comentários em Alydidae). Estudos mais robustos com uso de dados morfológicos e moleculares podem ajudar a elucidar as relações entre os táxons dentro de Coreidae.

Chave para as subfamílias de Coreidae (adaptado de Fernandes *et al.* 2015).

1. Tíbia não sulcada dorsalmente; abertura da glândula de cheiro com apenas um grande lobo ou dois pequenos lobos fundidos; meso e metasterno sulcados; coxas posteriores contíguas ..... **Pseudophloeinae**

— Tíbia sulcada dorsalmente; demais características diferentes do apresentado cima. **2**

2. Abertura da glândula de cheiro entre as coxas; coxas posteriores muito separadas; fêmures posteriores fortemente clavados e curvos; tíbias posteriores com um dente ou espinho distal ..... **Meropachyinae**

— Abertura da glândula de cheiro lateral às coxas; coxas posteriores próximas; fêmures posteriores cilíndricos, robustos, raramente clavados e geralmente retos; tíbia posterior sem dente ou espinho distal ..... **Coreinae**

Rhopalidae (Figs 25.254–255)**.** Esses pequenos insetos lembram muito os coreídeos e até o trabalho de Schaefer (1965) eram tratados como subfamília de Coreidae (Corizinae). Suas espécies variam entre 4 a 15 mm comprimento e são geralmente castanho-escuros ou acinzentados (Rhopalinae) ou podem ter cores contrastantes como laranja, vermelho, cinza e preto (Serinethinae). Parte dos ropalídeos não têm glândulas de cheiro funcionais, especialmente os serinetíneos. Mas todos retêm glândulas de cheiro abdominais funcionais, característica de imaturos de Heteroptera (Davidova-Vilímová *et al.* 2000, Fowles *et al.* 2015). O clípeo ultrapassa as jugas. Os ocelos são colocados sobre pequenos tubérculos. Antenas sem dilatações, mas o escapo com uma constrição basal. Hemiélitro frequentemente com grande parte do cório hialino; membrana com várias veias que partem de uma veia transversal basal. Cecos gástricos ausentes assim como bactérias simbiontes do gênero *Burkholderia* (Kikuchi *et al.* 2011). Rhopalidae é dividida em duas subfamílias: Rhopalinae e Serinethinae, juntas contêm 21 gêneros e pouco mais de 200 espécies (Fowles *et al.* 2015). Rhopalinae pode ser distinguida de Serinethinae pela margem lateral do pronoto reta ou levemente sinuosa, sem sulco distinto imediatamente atrás do colar; e também a sutura entre os segmentos abdominais visíveis III e IV rasa e pouco visível. Serinethinae, por sua vez, possui a margem lateral do pronoto com um sulco distinto atrás do colar; e a sutura entre os segmentos abdominais visíveis III e IV é igual às outras. Essa família é reconhecida como monofilética (Forthman *et al.* 2019) mas suas relações internas ainda devem ser melhor estudadas. Rhopalinae está representada no Brasil por *Niesthrea* Spinola (seis espécies), *Liorhyssus* Stål (duas), *Harmostes* Burmeister (oito) e *Xenogenus* Berg (duas). Serinethinae por *Jadera* Stål (11), segundo o catálogo de Göllner-Scheiding (1983) e Fowles

et al. (2015). São todos fitófagos e ocorrem em grande número de indivíduos, devido principalmente ao comportamento gregário das ninfas. Schaefer & Chopra (1982) apresentaram uma lista das plantas hospedeiras. Serinetíneos se alimentam basicamente de sementes de Sapindaceae. Já os ropalíneos se alimentam de flores e sementes de Asteraceae, Malvaceae e Poaceae (Fowles *et al.* 2015). Poucas espécies neotropicais foram estudadas, sendo o conhecimento do grupo desenvolvido com espécies Neárticas e do velho mundo.

Agradecimentos. Dr. Flávio Roberto de Albuquerque Almeida pela revisão. Aos colegas que gentilmente cederam as fotografias que ilustram este capítulo (créditos em cada foto).

Referências bibliográficas

Almeida, F.R. de A.; B.M. Nunes & J.A.M. Fernandes 2018. A new genus and new species of Edessinae (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae). **Zootaxa** 4377 (2): 254–268.

Almeida, F.R. de A.; F. da S. Carvalho-Filho & J.A.M. Fernandes 2019. A new species of *Hypsohapsis* (Heteroptera: Schizopteridae: Hypselosomatinae) from the Brazilian Amazon. **Zootaxa** 4551: 463–470.

Almeida, F.R. de A; F. da S. Carvalho-Filho; A. Knyshov & J.A.M. Fernandes 2020. *Voragocoris weirauchae* sp. n. (Heteroptera: Schizopteridae: Schizopterinae), a further minute litter bug species from Brazil. **Zootaxa** 4729 (1): 138–144.

Almeida, F.R. de A; J.A.M. Fernandes & C. Weirauch 2022. Taxonomic revision of the minute litter bug subgenus *Schizoptera* (*Zygophleps*) McAtee & Malloch, 1925 (Heteroptera: Dipsocoromorpha: Schizopteridae). **Insect Systematics & Evolution** (2022): 1–65.

Ambrose, D.P. 2000. Assassin Bugs (Reduviidae excluding Triatominae), pp. 695–712. *In*: C.W. Schaefer & A.R. Panizzi (eds). **Heteroptera of economic importance**. Boca Raton, CRC Press, 828 pp.

Andersen, N.M. 1977. A new and primitive genus and species of Hydrometridae (Hemiptera, Gerromorpha) with a cladistic analysis of relationships within the family. **Entomologica Scandinavica** 8: 301–316.

Andersen, N.M. 1981. Semiaquatic bugs: phylogeny and classification of the Hebridae (Heteroptera: Gerromorpha) with revisions of *Timasius*, *Neotimasius* and *Hyrcanus*. **Systematic Entomology** 6: 377–412.

Andersen, N.M. 1982. **The semiaquatic bugs (Hemiptera, Gerromorpha): phylogeny, adaptations, biogeography, and classification.** Entomonograph 13. Klampenborg, Denmark, Scandinavian Science Press, 455 pp.

Andersen, N.M. & J.T. Polhemus 1980. Four new genera of Mesoveliidae (Hemiptera, Gerromorpha) and the phylogeny and classification of the family. **Entomologica Scandinavica** 11: 369–392.

Avedaño, J.M.; J. Grazia & C.F. Schwertner. Review and phylogeny of *Cyrtomenus* Amyot & Serville (Hemiptera: Cydnidae: Cydninae) based on morphological characters. **Zootaxa (submetido)**.

Avendaño, J.M.; J. Grazia & C.F. Schwertner 2017. Cydninae (Hemiptera, Heteroptera, Cydnidae) in Brazil: updated checklist, new records, and description of *Tominotus ondulatus* sp. nov. **Zootaxa** 4329: 401–435.

Bachmann, A.O. 1962. Clave para determinación de las subfamilias, géneros y especies de las Corixidae de la Republica Argentina (Insecta, Hemiptera). **Physis** 23(64): 21–25.

Bachmann, A.O. & M.L. López-Ruf 1994. Los Pleoidea de la Argentina (Insecta: Hemiptera). **Fauna de Agua Dulce de la Republica Argentina** 35(3): 1–32.

Baptista, M.D.S.; J.E. Serrão & E.R. Da-Silva 2010. *Pukuakanga salignea*, gênero novo e espécie nova de Dictyopharidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Fulgoromorpha) do Sudeste do Brasil. **Biota Neotropica** 10: 95–100.

Barbosa, J.F. 2014. **Revisão e análise filogenética do gênero *Martarega* White, 1879 (Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha: Notonectidae)**. Tese de doutorado. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 283 pp.

Barbosa, J.F. & J.L. Nessimian 2013a. New species and new records of *Notonecta* (Hemiptera: Heteroptera: Notonectidae) from Brazil. **Zoologia** 30: 692–696.

Barbosa, J.F. & J.L. Nessimian 2013b. The genus *Buenoa* Kirkaldy, 1904 (Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha: Notonectidae) in northern Brazil: inventory, new records, and new species. **Zootaxa** 3694: 101–130.

Barbosa, J.F. & H.D.D. Rodrigues 2015. The true water bugs (Nepomorpha), pp. 159–199. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Barbosa, J.F.; J.R.I. Ribeiro & J.L. Nessimian 2010. A new species of *Buenoa* Kirkaldy (Hemiptera, Heteroptera, Notonectidae) from Rio de Janeiro, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 54: 560–564.

Barcellos, A. & J. Grazia 2003. Revision of *Brachystethus* (Heteroptera, Pentatomidae, Edessinae). **Iheringia, Série Zoologia** 93(4): 413–446.

Barcellos A.; J. Eger Jr. & J. Grazia 2014. Scutelleridae, pp. 409–415. *In*: S. Roig-Juñent; L.E. Claps & J.J. Morrone (eds). **Biodiversidad de Artrópodos Argentinos**. Vol. 3. Mendoza, Sociedad Entomológica Argentina. 546 pp.

Barcellos, A.; L.S. Schmidt & P.S.F. Ferreira 2011. Composition and structure of a Miridae (Hemiptera, Heteroptera) assemblage from a relict of deciduous rainforest in southern Brazil. **Iheringia, Série Zoologia** 101(1–2): 115–120.

Bargues, M.D.; C.J. Schofield & J.-P. Dujardin 2010. Classification and phylogeny of the Triatominae, pp. 117–147. *In*: J. Telleria & M. Tibayrenc (eds). **American Trypanosomiasis: Chagas Disease one hundred years of research**. London, Elsevier, 848 pp.

Barth, R. 1958. Métodos usados em micro-anatomia e histologia entomológica. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 56: 453–471.

Bartlett, C.R. 2020 (and updates). **Planthoppers of North America**. <https://sites.udel.edu/planthoppers/>. Acesso: 15/fev/2022.

Bartlett, C.R.; L.B. O'Brien & S.W. Wilson 2014. A review of the planthoppers (Hemiptera: Fulgoroidea) of the United States. **Memoirs of the American Entomological Society** 50: 1–287.

Bartlett, C.R.; L.L. Deitz; D.A. Dmitriev; A.F. Sanborn; A. Soulier-Perkins & M.S. Wallace 2018. The diversity of the true hoppers (Hemiptera: Auchenorrhyncha). *In*: R.G. Foottit & P.H. Adler (eds). **Insect biodiversity: science and society**. Vol. 2. Oxford, Wiley-Blackwell, 1024 pp.

Becker, M. 1967. Estudos sobre a subfamília Scaptocorinae na Região Neotropical (Hemiptera: Cydnidae). **Arquivos de Zoologia** 15(4): 291–325.

Beggs, J.R.; R. Beggs; B.J. Karl; D.A. Wardle & K.L. Bonner 2005. Soluble carbon production by honeydew scale insects in a New Zealand beech forest. **New Zealand Journal of Ecology** 29(1): 105–115.

Béguin, C.F. 2017. An architect cicada in Brazilian rainforest: *Guyalna chlorogena* (Walker). **Neotropical Entomology** 46: 159–168.

Bérenger, J.-M. 2001. Hétéroptères Reduviidae nouveaux ou peu connus de Guyane Française. I, Stenopodainae. **Bulletin de la Société Entomologique de France** 106: 5–18.

Bérenger, J.-M. 2006. Un nouveaux genre d'Apiomerini du Brésil (Heteroptera, Reduviidae, Harpactorinae). **Nouvelle Revue d'Entomologie (N. S.)** 22: 369–375.

Bérenger, J.-M. & D. Pluot-Sigwalt 1997. Relations privilégiées de certains Heteroptera Reduviidae prédateurs avec lês végétaux. Premier cas connu d'un Harpactorinae phytophage. **Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris, Sciences de la Vie** 320: 1007–1012.

Bérenger, J.-M. & D. Pluot-Sigwalt 2009. Notes sur *Micrauchenus lineola* (Fabricius 1787), espèce termitophile et termitophage (Heteroptera: Reduviidae: Harpactorinae, Apiomerini). **Annales de la Société Entomologique de France** (**N. S.**) 45: 129–133.

Blackman, R.L. 1974. **Invertebrate Types – Aphids**. Londres, Ginn and Company, 175 pp.

Blackman, R.L. & V.F. Eastop 2019. **Aphids on the world's plants: an online identification and information guide**. <http://www.aphidsonworldsplants.info/>. Acesso: 10/fev/2022.

Blackman, R.L. & V.F. Eastop 2000. **Aphids on the world's crops: an identification guide**. Londres, Wiley, 476 pp.

Bourgoin, T. 2019. **FLOW (Fulgoromorpha Lists on the Web): a world knowledge base dedicated to Fulgoromorpha**. <https://flow.hemiptera-databases.org/>. Acesso: 15/fev/2022.

Bourgoin, T.; J.D. Steffen-Campbell & B.C. Campbell 1997. Molecular phylogeny of Fulgoromorpha (Insecta, Hemiptera, Archaeorrhyncha), the enigmatic Tettigometridae: evolutionary affiliations and historical biogeography. **Cladistics** 13: 207–224.

Brailovsky, H. 1995. Revisión del complejo "Cebrenis" (Hemiptera-Heteroptera-Coreidae-Coreinae-Coreini). **Publicaciones Especiales del Instituto de Biologia** 15: 1–123.

Brailovsky, H. & A. Cadena 1992. Revisión del género Zicca (Hemiptera-Heteroptera-Coreidae-Coreinae-Coreini). **Publicaciones Especiales del Instituto de Biologia** 9: 1–101

Broomfield, P.S. 1985.Taxonomy of Neotropical Derbidae in the new tribe Mysidiini (Homoptera). **Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology Series** 50: 1–152.

Brugnera, R.; K.R. Barão; T. Roell & A. Ferrari 2019a. Comparative morphology of selected foretibial traits of Asopinae (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae). **Zoologischer Anzeiger** 278: 14–20.

Brugnera, R.; L.A. Campos & J. Grazia 2019b. Morphology of immature stages, chromatic polymorphism of adults and natural history of *Oplomus*

catena (Heteroptera: Pentatomidae: Asopinae). **Neotropical Entomology** 48: 1046–1057.

Brugnera, R.; T. Roell; L.A. Campos & J. Grazia 2020. Taxonomy of widespread Neotropical species of *Podisus* Herrich-Schäffer (Hemiptera: Pentatomidae: Asopinae): redescription of *P. distinctus* (Stål, 1860) and revalidation of *P. fuscescens* Dallas, 1851)**. Zootaxa** 4751(3): 546–562.

Burckhardt, D. 2021. *Queiroziella* gen. nov., a new genus of jumping plant-lice (Hemiptera, Psyllidae) from Southern Brazil associated with *Mimosa scabrella* (Leguminosae). **Zootaxa** 4927(3): 359–382.

Burckhardt, D. & D. Ouvrard 2012. A revised classification of the jumping plant-lice (Hemiptera: Psylloidea). **Zootaxa** 3509(1): 1–34.

Burckhardt, D. & G. Poinar 2020. The first jumping plant-louse from mid-Cretaceous Burmese amber and its impact on the classification of Mesozoic psylloids (Hemiptera: Sternorrhyncha: Psylloidea s.l.). **Cretaceous Research** 106: 104240; 10.1016/j.cretres.2019.104240.

Burckhardt, D. & D.L. Queiroz 2012. Checklist and comments on the jumping plant-lice (Hemiptera: Psylloidea) from Brazil. **Zootaxa** 3571: 26–48.

Burckhardt, D. & D.L. Queiroz 2013. Systematics of the neotropical jumping plant-louse genus *Limataphalara* (Hemiptera: Psylloidea: Aphalaridae) and phylogenetic relationships within the subfamily Aphalarinae. *In*: P. Kment; I. Malenovský & J. Kolibác (eds). Studies in Hemiptera in honour of Pavel Lauterer and Jaroslav L. Stehlík. **Acta Musei Moraviae**, **Scientiae Biologicae** 98(2): 35–56.

Burckhardt, D. & D.L. Queiroz 2017. The jumping plant-lice of the Neotropical genus *Tainarys* (Hemiptera: Psylloidea) associated with Anacardiaceae. **Zootaxa** 4232(4): 535–567.

Burckhardt, D. & D.L. Queiroz 2018. First record of the Old World genus *Padaukia* Hollis & Martin, 1993 (Hemiptera: Psylloidea) from Brazil with description of a new species. **Entomologische Zeitschrift** 128(3): 131–135.

Burckhardt, D. & D.L. Queiroz 2020. Neotropical jumping plant-lice (Hemiptera, Psylloidea) associated with plants of the tribe Detarieae (Leguminosae, Detarioideae). **Zootaxa** 4733(1): 1–73.

Burckhardt, D. & D.L. Queiroz 2021 a. Two new species of *Colophorina* Capener, 1973 (Hemiptera: Psylloidea: Psyllidae) from Brazil associated with *Dipteryx* (Fabaceae) with comments on *Colophorina* and *Euryconus* Aulmann, 1912. **Entomologische Zeitschrift** 131(2): 105–114.

Burckhardt, D. & D.L. Queiroz 2021 b. *Mitrapsylla rupestris* sp. nov., a psyllid (Hemiptera, Psylloidea) associated with *Poiretia bahiana* (Fabaceae) endemic to the Espinhaço Mountain Range (Brazil, Bahía). **Alpine Entomology** 5: 69–75; 10.3897/alpento.5.70640.

Burckhardt, D.; R.G.S. Carneiro; I.S. Fernandes & D.L. Queiroz 2022. Gall inducing jumping plant lice of the genus *Nothotrioza* Burckhardt (Hemiptera: Psylloidea: Triozidae) associated with Myrtaceae. **Journal of Natural History** 56(13–16): 865–884.

Burckhardt, D.; J. Dalle Cort; D.L. Queiroz 2020. Jumping plant lice of the genus *Aphalara* (Hemiptera, Psylloidea, Aphalaridae) in the Neotropics. **ZooKeys** 980: 119-140.

Burckhardt D.; F. Díaz & D.L. Queiroz 2017. Four new neotropical *Trioza* species associated with Loranthaceae (Santalales) and comments on mistletoe inhabiting psyllids (Hemiptera, Psylloidea). **Alpine Entomology** 1: 91–108.

Burckhardt, D.; E.G.F Morais. & M.C. Picanço 2006. *Diclidophlebia smithi* sp. n., a new species of jumping plant-lice (Hemiptera, Psylloidea) from Brazil associated with *Miconia calvescens* (Melastomataceae). **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft** 79: 241–250.

Burckhardt, D.; D. Ouvrard & D.M. Percy 2021. An updated classification of the jumping plant-lice (Hemiptera: Psylloidea) based on molecular and morphological evidence. **European Journal of Taxonomy** 736: 137–182; 10.5852/ejt.2021.736.1257

Burckhardt, D.; J.P. Cuda; R. Diaz *et al*. 2018. Taxonomy of the Brazilian peppertree psyllids (Hemiptera: Calophyidae: Calophya). **Florida Entomologist** 101(2): 178–188.

Burckhardt, D.; D.L. Queiroz; E. Castro de Queiroz *et al*. 2011. The jumping plant-louse *Mastigimas anjosi* (Hemiptera, Psylloidea), a new pest of *Toona ciliata* (Meliaceae) in Brazil. **Spixiana** 34(1): 113–124.

Campbell, B.C.; J.D. Steffen-Campbell; J.T. Sorensen & R.J. Gill 1995. Paraphyly of Homoptera and Auchenorrhyncha inferred from 18S rDNA sequences. **Systematic Entomology** 20: 175–194.

Campodonico, J.F. 2018. Second genus of Kinnaridae (Hemiptera: Fulgoroidea) from Chile. **Revista Chilena de Entomología** 44: 149–154.

Campodonico, J.F. & A.F. Emeljanov 2017. A new species of *Apocathema* Emeljanov, 2016 (Hemiptera, Fulgoroidea: Kinnaridae) from coastal central Chile. **Entomological Review** 97: 1080–1084.

Campos, L.A. & J. Grazia 2006. Análise cladística e biogeografia de Ochlerini Rolston (Heteroptera: Pentatomidae). **Iheringia, Série Zoologia** 96(2): 147–163.

Campos, L.A.; F.M. Bianchi & T. de A. Garbelotto 2019. **Discocephalinae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2513>. Acesso: 10/dez/2019.

Cao, Y. & C.H. Dietrich 2021. Phylogenomics of flavobacterial insect nutritional endosymbionts with implications for Auchenorrhyncha phylogeny. **Cladistics** 38: 38–58.

Campos, B.B.; A.O. Correia; L.A. Campos & J.A.M. Fernandes 2023. Morphology of the interommatidial sensilla of Discocephalini (Heteroptera: Pentatomidae: Discocephalinae). **Arthropoda Structure & Development** 72 (2023) 101216.

Carayon, J. 1972. Caractères sistématiques et classification des Anthocoridae (Hemipt.). **Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)** 8: 309–349.

Carayon, J. 1974. Etude sur les Hémiptères Plokiophilidae. **Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)** 10: 409–525.

Carayon, J. & A. Villiers 1968. Etude sur les Hémiptères Pachynomidae. **Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)** 4: 703–739.

Carpintero, D.L. 2015. Minute pirate bugs (Anthocoridae and Lyctocoridae), pp. 217–236. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Carpintero, D.J. & J. Maldonado Capriles 1996. Diagnostic characters and key to the genera of American Ectrichodiinae (Heteroptera, Reduviidae). **Caribbean Journal of Science** 32(2): 125–141.

Carpintero, D.L. & S. De Biase 2019. Revision of the genus *Hellica* Stål, 1867 and the description of three new genera of South American Lanopini (Hemiptera: Acanthosomatidae: Blaudusinae). **Revista do Museu Argentino de Ciencias Naturales (N.S.)** 21(2): 133–158.

Caravajal, M.A.; E.I. Faúndez & D.A. Rider 2021. *Graziacrophyma* gen. nov., a new genus of South American Acanthosomatidae (Hemiptera: Heteroptera). **Zootaxa** 4958 (1): 663–667.

Carvalho, G.S. & M.D. Webb 2005. Cercopid spittle bugs of the New World (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cercopidae). Sófia, Pensoft Publishers, 271 pp.

Carvalho, J.C.M. 1957. A catalogue of the Miridae of the world. Part I. **Arquivos do Museu Nacional** 44: 1–158.

Carvalho, J.C.M. 1958a. A catalogue of the Miridae of the world. Part II. **Arquivos do Museu Nacional** 45: 1–216.

Carvalho, J.C.M. 1958b. A catalogue of the Miridae of the world. Part III. **Arquivos do Museu Nacional** 47: 1–161.

Carvalho, J.C.M. 1959. A catalogue of the Miridae of the world. Part IV. **Arquivos do Museu Nacional** 48: 1–384.

Carvalho, J.C.M. 1960. A catalogue of the Miridae of the world. Part V. **Arquivos do Museu Nacional** 51: 1–194.

Carvalho, J.C.M. & L.A.A. Costa 1989. Chave para identificação dos gêneros neotrópicos da família Colobathristidae (Hemiptera)**. Revista Brasileira de Biologia** 49(1): 271–277.

Carvalho, J.C.M. & L.A.A. Costa 1997. Chaves taxonômicas de subfamílias e tribos de Miridae Hahn, 1831 do mundo (Insecta, Heteroptera)**. Arquivos do Museu Nacional** 57: 1–49.

Carvalho, J.C.M. & R.C. Froeschner 1987. Taxonomic names proposed in the insect order Heteroptera by José Candido de Melo Carvalho from 1943 to January 1985, with type depositories. **Journal of the New York Entomological Society** 95(2): 121–224.

Carvalho, J.C.M & R.C. Froeschner 1990. Taxonomic names proposed in the insect order Heteroptera by José Candido de Melo Carvalho from January 1985 to January 1989, with type depositories. **Journal of the New York Entomological Society** 98 (3): 310–346.

Carvalho, J.C.M. & R.C. Froeschner 1994. Taxonomic names proposed in the insect order Heteroptera by José Candido de Melo Carvalho from January 1989 to January 1993. **Journal of the New York Entomological Society** 102 (4):481–508.

Carvalho, J.C.M. & A.V. Fontes 1972. Mirídeos Neotropicais, CXLVIII: Redescrição de *Callichilella grandis* (Blanchard) e de *Resthenia gaucha* Carvalho (Hemiptera). **Revista Brasileira de Biologia** 32(4): 561–564.

Carvalho, J.C.M. & J. Jurberg 1976. Mirídeos Neotropicais, CCVI: Revisão do gênero *Horciasinus* Carvalho & Jurberg (Hemiptera). **Revista Brasileira de Biologia** 36(4): 811–834.

Carvalho-Filho, F. da Silva & J.A.M. Fernandes 2020. Termitaphididae, a family of true bugs (Heteroptera) new to Brazil, with the redescription of Termitaradus trinidadensis. **Zootaxa** 4822 (3): 425–433.

Carver, M.; G.F. Gross & T.E. Woodward 1991. Hemiptera (bugs, leafhoppers, cicadas, aphids, scale insects etc.), vol. I, pp. 429–509. *In*: CSIRO (ed.). **The insects of Australia. A textbook for students and research workers**. Melbourne, Melbourne University Press, 542 pp.

Cassino, P.C.R. & F.N. Nascimento 1999. Aleirodídeos (Homoptera: Aleyrodidae) em plantas cítricas no Brasil: distribuição e identificação. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 28(1): 75–83.

Cassis, G. & F. Gross 2002. Hemiptera: Heteroptera (Pentatomomorpha). *In*: W.W.K. Houston & A. Wells. **Zoological Catalogue of Australia.** publishing, Melbourne, 732 pp.

Cassis, G. & R.T. Schuh 2012. Systematics, biodiversity, biogeography, and host associations of the Miridae (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Cimicomorpha). **Annual Review of Entomology** 57: 377–404.

Castro-Huertas, V.; D. Forero & J. Grazia 2020. Delicate and diverse: A taxonomic monograph with a phylogenetic analysis of the Neotropical genus *Ghilianella* Spinola (Hemiptera: Reduviidae: Emesinae). **Zootaxa** 4879 (1): 01-194.

Cavichioli, R.R. 1987. Sobre a biologia de *Kanaima fluvialis* (Lallemand, 1924) (Homoptera, Cercopidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 31: 71–82.

Ceotto, P.C. & T. Bourgoin 2008. Insights into the phylogenetic relationships within Cixiidae (Hemiptera: Fulgoromorpha): cladistic analysis of a morphological data set. **Systematic Entomology** 33: 484–500.

Ceotto, P.C.; G.J. Kergoat; J.Y. Rasplus & T. Bourgoin 2008. Molecular phylogenetics of cixiid planthoppers (Hemiptera: Fulgoromorpha): new insights from combined analyses of mitochondrial and nuclear genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 48: 667–678.

Chagas, C. 1909. Nova trypanozomiaze humana. Estudos sobre a morfologia e o ciclo evolutivo do *Schizotrypanum cruzi n. gen., n. sp.*, ajente etiolojico de nova entidade morbida do homem. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 1(2): 159–218.

Chamorro, F.J.; G. Nates-Parra & T. Kondo 2013. Mielato de *Stigmacoccus asper* (Hemiptera: Stigmacoccidae): recurso melífero de bosques de roble en Colombia. **Revista Colombiana de Entomología** 39(1): 61–70.

Champion, G.C. 1899. Insecta Rhynchota. Hemiptera-Heteroptera, Vol II. *In*: F.D. Godman & O. Salvin (eds). **Biologia Centrali Americana**. Taylor and Francis, London, 416 pp.

Chaverra-Rodriguez, D.; D. Forero; O.N. Jaramillo & Ch. O. Triana 2010. New record and ecological notes of *Phimophorus spissicornis* (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Phimophorinae) in Colombia. **Revista Colombiana de Entomología** 36(1): 176–178.

Chen, P.-p.; N. Nieser & H. Zettel 2005. **The aquatic and semi-aquatic bugs (Heteroptera: Nepomorpha and Gerromorpha) of Malesia**. Leiden, Boston, Brill, 546 pp.

China, W.E. & R.L. Usinger 1949. Classification of the Veliidae (Hemiptera) with a new genus from South Africa. **Annals and Magazine of Natural History**, ser. 12, 2: 343–354.

Choe, D.-H. & M.K. Rust 2007. Use of plant resin by a bee assassin bug, *Apiomerus flaviventris* (Hemiptera: Reduviidae). **Annals of the Entomological Society of America** 100: 320–326.

Claps, L.E. & M.A. Saracho Bottero 2014. Dactylopiidae, vol. 3. *In*: L.E. Claps & S.A. Roig-Juñent (eds). **Biodiversidad de artrópodos argentinos.** 1ª ed. Universidad Nacional de Tucumán. Faculdad de Ciencias Naturales. San Miguel de Tucumán, 546 pp.

Claps, L.E. & V.R.S. Wolff 2003. Cochinillas Diaspididae (Hemiptera: Coccoidea) frecuentes em plantas de importancia económica de la Argentina y Brasil. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina** 3: 1-59.

Claps, L.E.; V.R.S. Wolff & R.H. González 1999. Catálogo de las especies de Diaspididae (Hemiptera: Coccoidea) nativas de Argentina, Brasil y Chile. **Insecta Mundi** 13(3-4): 239-256.

Claps, L.E.; V.R.S. Wolff & R.H. González 2001. Catálogo de las especies de Diaspididae (Hemiptera: Coccoidea) exoticas de Argentina, Brasil y Chile. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina** 60 (1-4): 1-26.

Claps, L.E; D.C. Silva & V.R.S. Wolff 2014. Margarodidae, Monophlebidae y Ortheziidae. *In*: L.E. Claps & S.A. Roig-Juñent (eds). **Biodiversidad de artrópodos argentinos.** 1ª ed. Universidad Nacional de Tucumán. Faculdad de Ciencias Naturales. San Miguel de Tucumán, 546 pp.

Claridge, M.F. 1985. Acoustic behavior of leafhoppers and planthoppers: species problems and speciation, pp. 103–125. *In*: L.R. Nault & J.G. Rodriguez (eds). **The leafhoppers and planthoppers**. Nova York, John Wiley & Sons, 500 pp.

Cobben, R.H. 1978. **Evolutionary trends in Heteroptera. Part 2. Mouthpart-structures and feeding strategies**. Wageningen, Netherlands, Meddedlingen Landbouwhogeschool 78–5, H. Veeman, 407 pp.

Coelho, L.A.; C. Molineri; D.A. Santos & P.S.F. Ferreira 2016. Biogeography and areas of endemism of *Prepops* Reuter (Heteroptera: Miridae). **Revista de Biologia Tropical** 64(1): 17-31.

Cook, J.L. 2011. A new genus and species of Pleidae (Hemiptera) from Venezuela, with notes on the genera of Pleidae. **Zootaxa** 3067: 26–34.

Cook, L.G.; P.J. Gullan & H.E. Trueman 2002. A preliminary phylogeny of the scale insects (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea) based on nuclear small-subunit ribosomal DNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 25: 43–52.

Cordeiro, I.R.S. 2017. **Revisão taxonômica de *Brachymetra* Mayr, 1865 (Insecta: Heteroptera: Gerridae)**. Dissertação de Mestrado. Seropédica, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 96 pp.

Cordeiro, I.R.S.; F.F.F. Moreira & F.A.C. da Silva 2014. A new *Ochterus* (Hemiptera: Heteroptera: Ochteridae) from northeastern Brazil, with a key to the species recorded from the country. **Zootaxa** 3860: 493–497.

Correia, A.O.; J.A.M. Fernandes & L.A. Campos 2021. Three new species of *Eurystethus* from Brazil (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae). **Zootaxa** 4958 (1): 585-594.

Coscarón, M.C. 2019. **Nabidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2223>. Acesso: 01/dez/2019.

Coscarón, M.C. & M.C. Melo 2003. Revision of the subfamily Bactrodinae (Heteroptera, Reduviidae) with a phylogenetic analysis of *Bactrodes.* **Zootaxa** 304: 1–15.

Coscarón, M.C. & E.F. Contreras 2012. Catalog of Aradidae (Hemiptera: Heteroptera) for the Neotropical Region. **Zootaxa** 3466: 1–103.

Correia, A.O. & J.A.M. Fernandes 2016. *Grammedessa*, a new genus of Edessinae (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae). **Zootaxa** 4107: 541–565.

Costa, J.; A.M. Argolo & M. Felix 2006. Redescription of *Triatoma melanica* Neiva & Lent, 1941, new status (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). **Zootaxa** 1385: 47–52.

Costa, J.; C. Dale; C. Galvão, C.E. Almeida & J.P. Dujardin 2021. Do the new triatomine species pose new challenges or strategies for monitoring Chagas disease? An overview from 1979-2021. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 116: e210015.

Costa Lima, A.M. da 1935. Gênero *Microtomus* Illiger, 1807 (Reduviidae: Microtominae). **Anais da Academia Brasileira de Sciencias** 7: 315–323.

Costa Lima, A.M. da 1940a. Sobre as espécies de *Spiniger* (Hemiptera: Reduviidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 35(1): 1–123.

Costa Lima, A.M. da 1940b. **Insetos do Brasil. 2º Tomo. Hemípteros**. Escola Nacional de Agronomia. Rio de Janeiro, 351 pp.

Costa Lima, A.M. da 1942. **Insetos do Brasil. 3º Tomo. Homópteros**. Escola Nacional de Agronomia. Rio de Janeiro, 327 pp.

Coura, J.R. 2007. Chagas disease: what is known and what is needed - A background article. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 102 (Suppl. I): 113–122.

Cryan, J.R. 2005. Molecular phylogeny of Cicadomorpha (Insecta: Hemiptera: Cicadoidea, Cercopoidea and Membracoidea): adding evidence to the controversy. **Systematic Entomology** 30: 563–574.

Cryan, J.R. & G.J. Svenson 2010. Family-level relationships of the spittlebugs and froghoppers (Hemiptera: Cicadomorpha: Cercopoidea). **Systematic Entomology** 35: 393–415.

Cryan, J.R.; B.M. Wiegmann; L.L. Deitz & C.H. Dietrich 2000. Phylogeny of the treehoppers (Insecta: Hemiptera: Membracidae): evidence from two nuclear genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 17: 317–334.

Cryan, J.R.; B.M. Wiegmann; L.L. Deitz; C.H. Dietrich & M.F. Whiting 2004. Treehopper trees: phylogeny of Membracidae (Hemiptera: Cicadomorpha: Membracoidea) based on molecules and morphology. **Systematic Entomology** 29: 441–454.

Cunha, S.B.Z. & C.R. Sousa-Silva 2019. A new species of *Lizerius* Blanchard (Hemiptera: Drepanosiphidae) from Brazil. **Iheringia, Série Zoologia** 109 (e2019022): 1–5.

Damgaard, J.; F.F.F. Moreira; M. Hayashi; T.A. Weir & H. Zettel 2012. Molecular phylogeny of the pond treaders (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Mesoveliidae), discussion of the fossil record and a checklist of species assigned to the family. **Insect Systematics & Evolution** 43: 175–212.

Davidová-Vilimová, J. & P. Štys 1994. Diversity and variation of trichobothrial patterns in adult Podopinae (Heteroptera: Pentatomidae). **Acta Universitatis Carolinae - Biologia** 37(1993): 33–72.

Davidova-Vilímová, J; M. Nejedla & C.W. Schaefer 2000. Dorso-abdominal scent glands and metathoracic evaporatoria in adults of central European Rhopalidae (Hemiptera: Heteroptera), with a discussion of phylogeny and higher systematics. **European Journal of Entomology** 97:213–222.

Davis, N.T. 1969. Contribution to the morphology and phylogeny of the Reduvioidea. Part IV. The harpactoroid complex. **Annals of the Entomological Society of America** 62: 74–94.

De Carlo, J.A. 1951. Nepidos de America (Hemiptera-Nepidae). **Revista del Instituto de Investigaciones Cientificas y Naturales** 1(9): 385–421.

De Carlo, J.A. 1972. Clave de las espécies americanas descriptas del género *Ranatra* Fabricius (Hemiptera, Ranatridae, Ranatrinae). **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina** 43: 177–185.

De Clercq, P. 2000. Predaceous stink bugs (Pentatomidae: Asopinae). *In*: C.W. Schaefer & A.R. Panizzi (eds). **Heteroptera of economic importance**. CRC Press, Boca Raton, Florida, 737–789 pp.

Deitz, L.L. & C.H. Dietrich 1993. Superfamily Membracoidea (Homoptera: Auchenorrhyncha). I. Introduction and revised classification with new family-group taxa. **Systematic Entomology** 18: 287–296.

Deitz, L.L. & M.S. Wallace 2010. **Treehoppers: Aetalionidae, Melizoderidae, and Membracidae (Hemiptera)**. <https://treehoppers.insectmuseum.org>. Acesso: 19/abr/2019.

Deitz, L.L.; P.A. Alvarez; C.R. Bartlett; J.R. Cryan; C.H. Dietrich & R.A. Rakitov 2008. **Suborder Auchenorrhyncha (cicadas, leafhoppers, planthoppers, spittlebugs, and treehoppers).** <http://www.lib.ncsu.edu/specialcollections/digital/metcalf/auchenorrhyncha.html>. Acesso: 19/out/2009.

Delabie, J.H.C. 2001. Trofobioses entre Formicidae e Hemiptera (Sternorrhyncha e Auchenorrhyncha): uma visão geral. **Neotropical Entomology** 30: 501–516.

Dellapé, P.M. 2014. Lygaeoidea, vol. 3, pp. 421–438. *In*: S. Roig-Juñent; L.E. Claps & J.J. Morrone (eds). **Biodiversidad de Artrópodos Argentinos**. Mendoza, Sociedad Entomológica, 546 pp.

Dellapé, P.M. & J.H. Thomas. **Lygaeoidea Species File**. Version 5.0/5.0. [27/02/2022]. <http://Lygaeoidea.SpeciesFile.org>

Dietrich, C.H. 2005. Key to the families of Cicadomorpha and subfamilies and tribes of Cicadellidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha). **Florida Entomologist** 88: 502–517.

Dietrich, C.H. & L.L. Deitz 1993. Superfamily Membracoidea (Homoptera: Auchenorrhyncha). II. Cladistic analysis and conclusions. **Systematic Entomology** 18: 297–311.

Dietrich, C.H. & A.M. Wallner 2002. Diversity and taxonomic composition of Cicadellidae in the Amazonian rainforest canopy (Hemiptera, Cicadomorpha, Membracoidea). Abstracts, 11th International Auchenorrhyncha Congress, Berlin/Potsdam.

Dietrich, C.H.; S.H. McKamey & L.L. Deitz 2001a. Morphology-based phylogeny of the treehopper family Membracidae (Hemiptera: Cicadomorpha: Membracoidea). **Systematic Entomology** 26: 213–239.

Dietrich, C.H.; R.A. Rakitov; J.L. Holmes & W.C. Black, IV 2001b. Phylogeny of the major lineages of Membracoidea (Insecta: Hemiptera: Cicadomorpha) based on 28S rDNA sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 18: 293–305.

Dietrich, C.H.; J.M. Allen; A.R. Lemmon *et al.* 2017. Anchored hybrid enrichment-based phylogenomics of leafhoppers and treehoppers (Hemiptera: Cicadomorpha: Membracoidea). **Insect Systematics and Diversity** 1: 57–72.

Dixon, A.F.G.; P. Kindlmann; J. Leps & J. Holman 1987. Why there are so few species of aphids, especially in the tropics. **The American Naturalist** 129: 580-592.

Dmitriev, D.A. 2019. **World Auchenorrhyncha database.** <http://dmitriev.speciesfile.org/search.asp?key=Erythroneura&lng=En>. Acesso: 15/fev/2022.

Dolling, W.R. 1981. A rationalized classification of the burrower bugs (Cydnidae). **Systematic Entomology** 6: 61–76.

Dolling, W.R. 1984. Pentatomid bugs (Hemiptera) that transmit a flagellate disease of cultivated palms in South America. **Bulletin of Entomological Research** 74: 473–476.

Dougherty, V. 1995. A review of the New World Ectrichodiinae genera (Hemiptera: Reduviidae). **Transactions of the American Entomological Society** 121: 173–225.

Downie, D. & P.J. Gullan 2004. Phylogenetic analysis of mealybugs (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae) based on DNA sequences from three nuclear genes, and a review of the higher classification. **Systematic Entomology** 29(2):238-260. doi: 10.1111/j.0307-6970.2004.00241.

Drake, C.J. & J.A. Slater 1957. The phylogeny and systematics of the family Thaumastocoridae (Hemiptera: Heteroptera). **Annals of the Entomological Society of America** 50: 353–370.

Drake, C.J. & H.C. Chapman 1958. New Neotropical Hebridae, including a catalogue of the American species (Hemiptera). **Journal of the Washington Academy Sciences** 48: 317–326.

Drake, C.J. & N.T. Davis 1958. The morphology and systematics of the Piesmatidae (Hemiptera), with keys to world genera and American species. **Annals of the Entomological Society of America** 51: 567–581.

Drake, C.J. & F.A. Ruhoff 1965. Lacebugs of the world: a catalog. **Bulletin of the United States National Museum** 243: 634 pp.

Drohojowska, J.; J. Swedo; P. Muller & D. Burckhardt 2020. New fossil from mid-Cretaceous Brumese amber confirms monophyly of Liadopsyllidade (Hemiptera: Psylloidea). **Scientific Reports** 10:17607.

Durai, P.S.S. 1987. A revision of the Dinidoridae of the world (Heteroptera: Pentatomoidea). **Oriental Insects** 21: 163–360.

Eger, J. & J.D. Lattin 1995. Generic placement and synonymy of some New World Scutelleridae (Hemiptera: Heteroptera) in the British Museum (Natural History). **Journal of the New York Entomological Society** 103(4): 412–420.

Eger, J.; A. Barcellos & L. Weiler 2015. Shield bugs (Scutelleridae), pp. 757–788. *In*: A. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Emeljanov, A.F. 1999. Notes on delimitation of families of the Issidae group with description of a new species of Caliscelidae belonging to a new genus and tribe (Homoptera, Fulgoroidea). **Zoosystematica Rossica** 8(1): 61–72.

Emeljanov, A.F. 2003. A contribution to the classification and phylogeny of the family Cixiidae (Hemiptera, Fulgoromorpha): a review. **Denisia** 4: 103–112.

Emeljanov, A.F. 2008. New genera and new species of the family Dictyopharidae (Homoptera), with notes on the systematics of the subfamily Dictyopharinae. **Entomological Review** 88(3): 296–328.

Emsley, M.G. 1969. The Schizopteridae (Hemiptera: Heteroptera) with the description of new species from Trinidad. **Memoirs of the American Entomological Society** 25: 1–154.

Estévez, A.L. & J.T. Polhemus 2001. The small species of *Belostoma* (Heteroptera, Belostomatidae). I. Key to species groups and a revision of the *denticolle* group. **Iheringia, Série Zoologia** 91: 151–158.

Estévez, A.L. & J.T. Polhemus 2007. The small species of *Belostoma* (Heteroptera: Belostomatidae): revision of the *plebejum* group. **Revista de Biología Tropical** 55: 147–155.

Evangelista, O.; A. Sakakibara; D.M. Takiya & A.F. Antunes 2023a. **Aetalionidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2053>. Acesso: 11/mai/2023.

Evangelista, O.; A. Sakakibara; D.M. Takiya & A.F. Antunes 2023b. **Membracidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2053>. Acesso: 11/mai/2023.

Faúndez, E.I. 2009. Contribution to the knowledge of the genus *Acrophyma* Bergroth, 1917 (Hemiptera: Heteroptera: Acanthosomatidae). **Zootaxa** 2137: 57–65.

Favret, C.; D. Ouvrard & D.J. Williams 2014. Annotated list of the species-group taxa described in combination with *Chermes* Linnaeus 1758 (Hemiptera: Sternorrhyncha). **Transactions of the American Entomological Society** 140: 67–81.

Favret, C.; N.P. Havill; G.L. Miller; M. Sano & V. Benjamin 2015. Catalog of the adelgids of the world (Hemiptera, Adelgidae). **ZooKeys** 534: 35–54.

Favret, C.; R.L. Blackman; G.L. Miller & V. Benjamin 2016. Catalog of the phylloxerids of the world (Hemiptera, Phylloxeridae). **ZooKeys** 629: 83–101.

Fennah, R.G. 1946. A synopsis of the Achilixiidae of the New World (Homoptera: Fulgoroidea). **Annals and Magazine of Natural History** 11: 183–191.

Fennah, R.G. 1947. Notes on Neotropical Dictyopharidae and synonymy in two other groups. **Smithsonian Miscellaneous Collections** 107: 1–15.

Fennah, R.G. 1950. A generic revision of the Achilidae (Homoptera, Fulgoroidea) with descriptions of new species. **Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology Series** 1: 1–169.

Fennah, R.G. 1952. On the generic classification of the Derbidae (Fulgoroidea) with descriptions of new Neotropical species. **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 103: 109–170.

Fennah, R.G. 1980. New or little-known Neotropical Kinnaridae (Homoptera: Fulgoroidea). **Proceedings of the Biological Society of Washington** 93: 674–696.

Fennah, R.G. 1982. A new species of *Alcestis* (Homoptera: Fulgoroidea: Tropiduchidae) attacking cacao in Brazil. **Bulletin of Entomological Research** 72(1): 129–131.

Fennah, R.G. 1984. Revisionary notes on the classification of the Nogodinidae (Homoptera: Fulgoridae), with descriptions of a new genus and a new species. **Entomologist's Monthly Magazine** 120: 81–86.

Fernandes, J.A.M. 2010. A new genus and species of Edessinae from Amazon Region (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae). **Zootaxa** 2662: 53–65.

Fernandes, J.A.M. 2021. **Coreidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2557>. Acesso: 01/fev/2020.

Fernandes, J.A.M. & J. Grazia 2006. Revisão do gênero *Antiteuchus* Dallas, 1851 (Heteroptera, Pentatomidae, Discocephalinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 50(2): 165–231.

Fernandes, J.A.M & C. Weirauch 2015. The minute litter bugs (Dipsocoromorpha), pp. 91–98. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Fernandes, J.A.M. & D. Carpintero 2019a. **Plokiophilidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2513>. Acesso: 01/dez/2019.

Fernandes, J.A.M. & D. Carpintero 2019b. **Polyctenidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2557>. Acesso: 01/dez/2019.

Fernandes, J.A.M.; P.L. Mitchell; L. Livermore & M. Nikunlassi 2015. Leaf-Footed Bugs (Coreidae), pp. 549–605 *In:* A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecth Springer Science, 901 pp.

Fernandes, J.A.M.; A.T.S. Nascimento & B.M. Nunes 2018. Revision of *Pygoda* Amyot & Serville, 1843 stat. rest. (Heteroptera: Pentatomidae: Edessinae) with description of four new species. **Zootaxa** 4461: 205–232.

Ferreira, M.I.G.; R.L. Ferreira & H.R. Gil-Santana 2016. The genus *Zelurus* Hahn, 1826, in Brazilian caves: description of new species and comments on the potential distribution of the genus in South America. **Zootaxa** 4170(2): 250–270.

Ferreira, P.S.F. 1980. Taxonomia das espécies do gênero *Polymerus* Hahn, 1831 (Hemiptera, Miridae), da região cisandina, América do Sul. **Experientiae, Viçosa** 26: 329–386.

Ferreira, P.S.F. 1999. Miridae, pp. 93–100. *In*: C.R.F. Brandão & E.M. Cancello (eds). **Invertebrados terrestres. Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do conhecimento ao final do século XX.** São Paulo, FAPESP, 279 pp.

Ferreira, P.S.F. & T.J. Henry 2011. Synopsis and keys to the tribes, genera, and species of Miridae (Hemiptera: Heteroptera) of Minas Gerais, Brazil. **Zootaxa** 2920: 1–41.

Ferreira, P.S.F.; T.J. Henry & L.A. Coelho 2015. Plant bugs (Miridae), pp. 237–286. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Ferreira, P.S.F.; E.R. Silva & L.B.N. Coelho 2001. Miridae (Heteroptera) fitófagos e predadores de Minas Gerais, Brasil, com ênfase em espécies com potencial econômico. **Iheringia, Série Zoológica** 91: 159–169.

Ferreira, P.S.F.; T.J. Henry & L.A. Coelho 2019. **Miridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1567>. Acesso: 30/dez/2019.

Ferreira, P.S.F.; E.M. Pires; A.S. Paula & L.A. Coelho 2006. Geographic distribution of Miridae in Minas Gerais State, Brazil (Hemiptera: Heteroptera). **Zootaxa** 1123: 1–19.

Ferreira, P.S.F.; L.F. Uceli; L.A. Coelho & V.D. Pirovani 2009. Description of a new species *Perissobasis heroni* (Hemiptera: Heteroptera: Miridae: Deraeocorinae), found on *Coffea arabica*, and key to Neotropical species of the genus. **Zootaxa** 2127: 50–58.

Fischer, C. 1994. Phylogenetisch-systematische Analyse der Acanthosomatidae (Heteroptera, Pentatomoidea). **Verhandlungen Deutsches Zoologisches Gesellschaft** 87: 220.

Floriano, C.F.B. & H.D.D. Rodrigues 2016. A new species of *Oiovelia* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae) from Mesoamerica, with an identification key to the genus. **Zootaxa** 4144: 584–592.

Floriano, C.F.B.; A. Paladini & R.R. Cavichioli 2016. Systematics of the South American species of *Cylindrostethus* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Gerridae), with a new species from Amazonian Brazil and Peru. **Invertebrate Systematics** 30: 431–462.

Floriano, C.F.B.; F.F.F. Moreira & P.C. Bispo 2017. South American species of *Stridulivelia* (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae): identification key, diagnoses, illustrations, and updated distribution. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 119: 24–46.

Foldi, I. 1995a. A taxonomic revision of *Limacoccus* Bondar with a cladistic analysis of its relationships with other scale insects (Hemiptera: Coccoidea). **Systematic Entomology** 20: 265–288.

Foldi, I. 1995b. Margarodidae du Mexique (Hemiptera: Coccoidea). **Annales de la Société Entomologique de France** 31: 165–178.

Foldi, I. 2006. Ground pearls: a generic revision of the Margarodidae *sensu stricto* (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea). **Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)** 40: 81–125.

Fontes, A.V. 1981. Estudos comparativos da genitália da fêmea no gênero *Notholopus* Bergroth, 1922 (Hemiptera: Miridae). **Arquivos do Museu Nacional** 56: 137–183.

Fontes, A.V. 1989. Contribuição ao estudo da genitália da fêmea de algumas espéies de *Prepops* Reuter, 1905 (Hemiptera, Miridae). **Boletim do Museu Nacional (N.S.), Zoologia** 330: 1–31.

Fontes, A.V. 1993a. Contribuição ao estudo da genitália de fêmeas de *Henicocnemis* Stal (Hemiptera, Miridae). **Revista Brasileira de Zoologia** 10(4): 605–612.

Fontes, A.V. 1993b. Contribuição ao estudo da genitália das fêmeas de doze espécies de *Prepops* Reuter, 1905 (Hemiptera, Miridae). **Revista Brasileira de Biologia** 53(3): 385–395.

Forero, D. 2004. Diagnosis de los géneros neotropicales de la família Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera), y su distribución en Colombia (excepto Harpactorinae), pp. 129–195. *In*: F.C. Fernández; C.M. Gonzalo Andrade & G.D. Amat (eds). **Insectos de Colombia. Vol. 3.** Bogotá, Universidad Nacional de Colombia, 604 pp.

Forero, D. 2008. The systematics of the Hemiptera. **Revista Colombiana de Entomologia** 34(1): 1–21.

Forero, D. 2011. Classification of Harpactorinae assassin bugs (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). **Boletin del Museo Entomológico Francisco Luis Gallego** 3: 9–24.

Forero, D.; H.R. Gil-Santana & P.H. van Doesburg 2008. Redescription of the Neotropical genus *Aristathlus* (Heteroptera, Reduviidae, Harpactorinae), pp. 85–103. *In*: S. Grozeva & N. Simov (eds). **Advances in Heteroptera Research.** Sofia, Pensoft Publishers, 419 pp.

Forero, D.; V. Castro-Huertas & F. Fernández 2019. Burrowing bugs of the genus *Scaptocoris* Perty in Colombia (Heteroptera: Cydnidae). **Austral Entomology** 58: 307–316.

Forero, D.; D.-H. Choe & C. Weirauch 2011. Resin gathering in Neotropical resin bugs (Insecta: Hemiptera: Reduviidae): functional and comparative morphology. **Journal of Morphology** 272: 204–229.

Fortes, N.D.F. de & J. Grazia 2005. Revisão e análise cladistica de *Serdia* Stål (Heteroptera, Pentatomidae, Pentatomini). **Revista Brasileira de Entomologia** 49(3): 294–339.

Forthman, M. & C. Weirauch 2012. Toxic associations: a review of the predatory behaviors of millipede assassin bugs (Hemiptera: Reduviidae: Ectrichodiinae). **European Journal of Entomology** 109: 147–153.

Forthman, M. & C. Weirauch 2017. Millipede assassins and allies (Heteroptera: Reduviidae: Ectrichodiinae, Tribelocephalinae): total evidence phylogeny, revised classification and evolution of sexual dimorphism. **Systematic Entomology** 42 (3): 575-595.

Forthman, M; C.W. Miller & E.T. Kimball 2019. Phylogenomic analysis suggests Coreidae and Alydidae (Hemiptera: Heteroptera) are not monophyletic. **Zoologica Scripta** 48:520–534.

Forthman, M. & H.R. Gil-Santana 2021. Two new species of *Rhiginia* Stål, 1859, with taxonomical notes on species in the "*cruciata*-group" of this genus and an updated key to the New World genera ofEctrichodiinae (Heteroptera, Reduviidae). **Zootaxa** 4952 (2): 201-234.

Fowles, T.M; M.C. Coscarón; A.R. Panizzi & S.P. Carroll 2015. Scentless Plant Bugs (Rhopalidae), pp. 607–637. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Freitas, A.S. 2019. **Revisão taxonômica e filogenia dos Caliscelidae da Região Neotropical (Insecta: Hemiptera: Auchenorrhyncha)**. Dissertação de Mestrado. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 363 pp.

Freitas, A.S.; J.N. Zahniser & D.M. Takiya 2021. Review of the genus *Papagona* Ball, 1935 (Hemiptera: Caliscelidae) including a new Neotropical species. **Zootaxa** 5023: 107–120.

Frey-da-Silva, A.; J. Grazia & J.A.M. Fernandes 2002. Revisão do gênero *Paramecocephala* Benvegnú, 1968 (Heteroptera, Pentatomidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 46(2): 209–225.

Froeschner, R.C. 1960. Cydnidae of the Western Hemisphere. **Proceedings of the United States National Museum** 111: 337–680.

Froeschner, R.C. 1981. Heteroptera or true bugs of Equador: a partial catalog. **Smithsoniam Contributions to Zoology** 322: 1–47.

Froeschner, R.C. 1999 [2000]. Revision of the South American genus *Hellica* Stål (Heteroptera: Acanthosomatidae). **Journal of the New York Entomological Society** 107: 164–170.

Froeschner, R.C. & N.A. Kormilev 1989. Phymatidae or ambush bugs of the World: a synonymic list with keys to species except *Lophoscutus* and *Phymata* (Hemiptera). **Entomography** 6: 1–76.

Gallo, D.; O. Nakano; S. Silveira Neto *et al*. 2002. **Entomologia Agrícola**. Piracicaba, Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz, Biblioteca de Ciências Agrárias Luiz de Queiroz, v. 10, XVI + 920 pp.

Galvão, C. (org.) 2014. **Vetores da Doença de Chagas no Brasil**. Curitiba, Sociedade Brasileira de Zoologia, 289 pp.

Galvão, C. & S.A. Justi 2015. An overview on the ecology of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). **Acta Tropica** 151: 116–125.

Galvão, C.; R. Carcavallo; D.S. Rocha & J. Jurberg 2003. A checklist of the current valid species of the subfamily Triatominae Jeannel, 1919 (Hemiptera, Reduviidae) and their geographical distribution, with nomenclatural and taxonomic notes. **Zootaxa** 202: 1–36.

Gamper, H.A.; S. Koptur; J. García-Franco & A.P. Stapper 2011. Alteration of forest structure modifies the distribution of scale insect, *Stigmacoccus garmilleri*, in Mexican tropical montane cloud forests. **Journal of Insect Science** 11: 124.

Garbelotto, T.A.; L.A. Campos & J. Grazia 2013. Cladistics and revision of *Alitocoris* with considerations on the phylogeny of the *Herrichella* clade (Hemiptera, Pentatomidae, Discocephalinae, Ochlerini). **Zoological Journal of the Linnean Society** 168: 452–472.

García Morales, M.; B.D. Denno; D.R. Miller; G.L. Miller; Y. Ben-Dov & N.B. Hardy 2016. **SCALENET: a literature-based model of scale insect biology and systematics**. <http://scalenet.info>. Acesso: 22/nov/2022.

Genevcius, B.C.; C. Greve; S. Koehler *et al.* 2021. Phylogeny of the stink bug tribe Chlorocorini (Heteroptera, Pentatomidae) based on DNA and morphological data. **Systematic Entomology** 46: 327–338.

Giacchi, J.C. 1987. Aportes a la morfologia y taxonomia de los stenopodainos americanos. (Heteroptera, Reduviidae). II. Consideraciones acerca de la subfamilia. **Physis, Sección C** 45: 19–30.

Gil-Santana, H.R. 2002. Predação de *Lagria villosa* Fabricius, 1783 (Coleoptera: Lagriidae) por *Apiomerus nigrilobus* Stål, 1872 (Hemiptera, Reduviidae, Apiomerinae), em Cabo Frio, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Entomología y Vectores** 9(2): 201–208.

Gil-Santana, H.R. 2008. New records, and nomenclatural and biological notes on Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera) from Bolivia and Brazil. **Zootaxa** 1785: 43–53.

Gil-Santana, H.R. 2009. *Ghilianella beckeri* sp. nov. of Emesinae from Brazil (Hemiptera, Reduviidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 53(1): 7–10.

Gil-Santana, H.R. 2015a. *Parahiranetis salgadoi*, a new genus and species of Harpactorini (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae), with a key to Neotropical wasp–mimicking harpactorine genera. **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae** 55: 29–38.

Gil-Santana, H.R. 2015b. Two new species of *Phasmatocoris* Breddin from Brazil, and description of the male of *Phasmatocoris borgmeieri* (Wygodzinsky) (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Emesinae). **Zootaxa** 4059(1): 51–70.

Gil-Santana, H.R. 2016a. First description of the male of *Hiranetis atra* Stål and new country records, with taxonomic notes on other species of *Hiranetis* Spinola (Hemiptera, Heteroptera, Reduviidae, Harpactorinae). **ZooKeys** 605: 91–111.

Gil-Santana, H.R. 2016b. New synonymies among species of *Nitornus* (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). **Zootaxa** 4189(2): 275–290.

Gil-Santana, H.R. 2017. A new species of *Zeraikia* Gil-Santana & Costa with taxonomic notes on *Zeraikia novafriburguensis* Gil-Santana & Costa (Hemiptera, Reduviidae, Peiratinae). **ZooKeys** 716: 105–126.

Gil-Santana, H.R. 2020. New synonymies among species of *Brontostoma* (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). **Zootaxa** 4869 (3): 301–325.

Gil-Santana, H.R. 2021. A revision of *Sphaeridops* (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). **Zootaxa** 5020(3): 521-549.

Gil-Santana, H.R. & J. Alencar 2001. Sobre o gênero *Veseris* Stål, 1865, com *Eurylochus* Torre-Bueno, 1914, como sinônimo novo e chaves para identificação (Hemiptera, Reduviidae, Sphaeridopinae). **Entomología y Vectores** 8(1): 95–104.

Gil-Santana, H.R. & J. Jurberg 2003. Sobre a ocorrência de *Emesa mourei* Wygodzinsky, 1945 (Hemiptera, Reduviidae, Emesinae) em teias biológicas. **Entomología y Vectores** 10: 61–66.

Gil-Santana, H.R. & D. Forero 2010. Taxonomical and biological notes on Neotropical Apiomerini (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Harpactorinae). **Zootaxa** 2331: 57–68.

Gil-Santana, H.R. & R.J.V. Alves 2011. Association between *Zelus versicolor* (Herrich-Schäffer) (Hemiptera, Reduviidae, Harpactorinae) and *Bidens rubifolia* Kunth (Asterales, Asteraceae)**. EntomoBrasilis** 4: 30–32.

Gil-Santana, H.R. & R.L. Ferreira 2016. A new species of *Dohrnemesa* from Brazil, with notes on the male of *D. carvalhoi* and on *D. albuquerquei* (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Emesinae). **Zootaxa** 4173(6): 583–595.

Gil-Santana, H.R. & J. Oliveira 2016. *Pratigi aristeui*, a new Neotropical genus and species of Stenopodainae (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae** 56(2): 491–506.

Gil-Santana, H.R. & R.L. Ferreira 2017. A new species of *Dohrnemesa* and a new species of *Polauchenia* from Brazil (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Emesinae). **Zootaxa** 4338(2): 201–240.

Gil-Santana, H.R. & J. Oliveira 2019. First description of the male of *Volesus nigripennis* Champion, 1899, with new records from Ecuador and Panama, taxonomical notes and an updated key to the genera of Sphaeridopinae (Hemiptera, Reduviidae, Sphaeridopinae). **ZooKeys** 841: 97–123.

Gil-Santana, H.R.; S.O. Zeraik & L.A.A. Costa 1999a. Sinonimização dos gêneros *Amilcaria* Wygodzinsky, 1950 e *Mayemesa* Wygodzinsky, 1945 e descrição do macho de *M. lapinhaensis* (Wygodzinsky, 1950), combinação nova (Hemiptera, Reduviidae, Emesinae). **Boletim do Museu Nacional** (**N.S.), Zoologia** 400: 1–10.

Gil-Santana, H.R.; S.O. Zeraik & L.A.A. Costa 1999b. Redescrição do macho de *Veseris rugosicollis* (Stål, 1958) (Hemiptera, Reduviidae, Sphaeridopinae). Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia 408: 1–8.

Gil-Santana, H.R.; L.A.A. Costa & S.O. Zeraik 2000. Espécie nova de *Sphaeridops* Amyot & Serville, 1843 (Hemiptera, Reduviidae, Sphaeridopinae). **Boletim do Museu Nacional** (N.S.), **Zoologia** 423: 1–6.

Gil-Santana, H.R.; L.A.A. Costa & S.O. Zeraik 2002. Sinonimização de *Paramanicocoris* Lima, Hathaway & Seabra, 1948 e *Manicocoris* Stål, 1866, com redescrição de *M. rubroniger* (Lima, Hathaway & Seabra, 1948), comb. nov. (Hemiptera, Reduviidae, Harpactorinae, Apiomerini). **Boletim do Museu Nacional** (**N.S.), Zoologia** 490: 1–7.

Gil-Santana, H.R.; S.O. Zeraik & P. Milano 2006. Notas sobre algumas espécies de *Apiomerus* Hahn do Brasil (Heteroptera: Reduviidae: Harpactorinae: Apiomerini). **Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa** 39: 213–218.

Gil-Santana, H.R.; L.A.A. Costa & O.M. Marques 2007. Sinopse dos Chryxinae (Hemiptera, Reduviidae). **Revista Brasileira de Zoologia** 24(1): 77–83.

Gil-Santana, H.R.; L.A.A. Costa & H.P. Silva 2009. Nova espécie de *Ghinallelia* Wygodzinsky, 1966 do estado do Espírito Santo, Brasil (Hemiptera, Heteroptera, Reduviidae, Emesinae). **Arquivos do Museu Nacional** 67(1–2): 27–34.

Gil-Santana, H.R.; F.B.P. Gouveia & S.O. Zeraik 2010. *Tagalis evavilmae* sp. nov. (Hemiptera: Reduviidae: Saicinae), an inhabitant of birds' nests in Amazonas, Brazil, with taxonomical notes and a key to the species of *Tagalis* Stål. **Zootaxa** 2721: 1–14.

Gil-Santana, H.R.; D. Forero & C. Weirauch 2015. Assassin bugs (Reduviidae excluding Triatominae), pp. 307–351. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Gil-Santana, H.R.; L.A.A. Costa; D. Forero & S.O. Zeraik 2003. Sinopse dos Apiomerini, com chave ilustrada para os gêneros (Hemiptera-Heteroptera, Reduviidae, Harpactorinae). **Publicações Avulsas do Museu Nacional** 97: 1–24.

Gil-Santana, H.R.; M. Baena; L.R. Silva-da-Silva & S.O. Zeraik 2005. Notas sobre algumas espécies de *Empicoris* americanas (Heteroptera: Reduviidae: Emesinae). **Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa** 36: 137–142.

Gil-Santana, H.R.; J. Oliveira & J.-M. Bérenger 2020a. A new genus and a new species of Ectrichodiinae from French Guiana and an updated key to the genera of the New World (Hemiptera, Reduviidae). **ZooKeys** 968: 85-109.

Gil-Santana, H.R.; J. Oliveira & R.A. Zampaulo 2020b. *Quasitagalis afonsoi*, a new genus and a new species of Saicinae (Hemiptera, Reduviidae) inhabiting a cave in Brazil, with an updated key to the genera of Saicinae of the New World. **ZooKeys** 966: 9-39.

Gil-Santana, H.R.; J. Oliveira & J.-M. Bérenger 2021. A revalidation and new synonymies among some species of *Brontostoma* Kirkaldy (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Ectrichodiinae). **Zootaxa** 4958 (1): 388–405.

Gil-Santana, H.R. & C. Galvão 2022. **Reduviidae** *in* **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil.** JBRJ. Disponível em: <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2391>. Acesso: 10/fev/2022

Gil-Santana, H.R. & H.A. Keller 2022. New records of associations between species of Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera) and plants in Argentina. **Revista Chilena de Entomologia** 48(1): 55-63.

Gnezdilov, V.M. 2009. A new subfamily of the planthopper family Ricaniidae Amyot et Serville (Homoptera, Fulgoroidea). **Entomologicheskoe Obozrenie** 88(4): 807–812.

Gnezdilov, V.M. 2017. Notes on higher classification of the family Nogodinidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Fulgoroidea), with description of new tribe and new species. **Far Eastern Entomologist** 347: 1–21.

Gnezdilov, V.M.; F.V. Konstantinov & S.Y. Bodrov 2020. New insights into the molecular phylogeny and taxonomy of the family Issidae (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Fulgoroidea). **Proceedings of the Zoological Institute RAS** 324: 146–161.

González P.; L.E. Claps; J. Andrea & D. Moreno 2017**.** Review of the Eriococcidae (Hemiptera: Coccomorpha) infesting Fabaceae in Argentina, with descriptions of three new species of *Acanthococcus* Signoret. **Zootaxa** 4232 (1): 41.

Gorla, D. & F. Noireau 2010. Geographic distribution of Triatominae vectors in America, pp. 209–231. *In*: J. Telleria & M. Tibayrenc (eds). **American Trypanosomiasis: Chagas Disease one hundred years of research**. London, Elsevier, 848 pp.

Göllner-Scheiding, U. 1983. General-Katalog der Familie Rhopalidae (Heteroptera). **Mitteilung Zoologisches Museum Berlin** 59(1): 37–189.

Granara de Willink, M.C. 1990. **Conociendo nuestra fauna I. Superfamília Coccoidea (Homoptera: Sternorrhyncha).** San Miguel de Tucumán, Universidad Nacional de Tucumán, 43 pp.

Granara de Willink, M.C. 1995. **Conociendo nuestra fauna VII. Famílias Asterolecaniidae, Lecanodiaspididae, Cerococcidae y Eriococcidae (Homptera: Coccoidea).** San Miguel de Tucumán, Universidad Nacional de Tucumán, 32 pp.

Granara de Willink, M.C. 1999. **Las cochinillas blandas de la República Argentina (Homoptera: Coccoidea: Coccidae)**. Gainesville, Associated Publishers 183 pp.

Granara de Willink, M.C. 2014. Pseudococcidae, vol. 3, pp. 249–259. *In*: L.E. Claps & S.A. Roig-Juñent (eds). **Biodiversidad de artrópodos argentinos**. San Miguel de Tucumán, Universidad Nacional de Tucumán, Faculdad de Ciencias Naturales, 546 pp.

Grazia, J. 1997. Cladistic analysis of the *Evoplitus* genus group of Pentatomini (Heteroptera: Pentatomidae). **Journal of Comparative Biology** 2(1): 43–48.

Grazia, J. 2019. **Thaumastocoridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1107>. Acesso: 01/dez/2019.

Grazia, J. & C.F. Schwertner 2017. Stink bug phylogeny, classification, biology and reproductive behaviour, pp. 226–246. *In*: A. Cokl & M. Borges (eds). **Stink bugs: biorational control based on communication processes**. Boca Raton, CRC Press, 276 pp.

Grazia, J.; M. Becker & D.B. Thomas 1995. A review of the genus *Pseudevoplitus* Ruckes (Heteroptera: Pentatomidae), with the description of three new species. **Journal of the New York Entomological Society** 102(4): 442–455.

Grazia, J.; J.A.M. Fernandes & C.F. Schwertner 1999. *Stysiana*, a new genus and four new species of Pentatomini (Heteroptera: Pentatomidae) of the Neotropical region. **Acta Societas Zoologicae Bohemicae** 63(1–2): 71–83.

Grazia, J.; R.T. Schuh & W.C. Wheeler 2008. Phylogenetic relationships of family groups in Pentatomoidea based on morphology and DNA sequences (Insecta: Heteroptera). **Cladistics** 24: 1–45.

Grazia, J.; C.F. Schwertner & E.J. Silva 2004. Taxonomical and nomenclatural changes in the Scaptocorini (Hemiptera: Cydnidae, Cephalocteinae). **Neotropical Entomology** 33: 511–512.

Grazia, J.; R.R. Cavichioli; V.R.S. Wolff; J.A.M. Fernandes & D.M. Takiya 2012. Hemiptera, pp. 450–525. *In*: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto, Editora Holos, 796 pp.

Grazia, J.; C.F. Schwertner; L.A. Campos; T. Roell; K.R. Barão & F.M. Bianchi 2020. **Pentatomidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1107>. Acesso: 01/dez/2020.

Grazia, J.; A.R. Panizzi; C. Greve; C.F. Schwertner; L.A. Campos; T. de A. Garbelotto & J.A.M. Fernandes 2015. Stink bugs (Pentatomidae), vol. I, pp. 681–756. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Greve, C. 2010. **Filogenia do grupo *Chlorocoris* baseada em morfologia e evidência total, descrição de cinco novas espécies e sinopse de *Chloropepla* Stål, incluindo análise cladística e biogeográfica (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae)**. Tese de Doutorado. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 147 p.

Grimaldi, D.A. 2003. First amber fossils of the extinct family Protopsyllidiidae, and their phylogenetic significance among Hemiptera. **Insect Systematics and Evolution** 34: 329–344.

Grimaldi, D.A. & M.S. Engel 2005. **Evolution of the Insects**. New York, Cambridge University Press, 755 pp.

Grimaldi, D.A. & M.S. Engel 2008. A termite bug in Early Miocene amber of the Dominican Republic (Hemiptera: Termitaphididae). **American Museum Novitates** 3619: 1–10.

Guidoti, M.; A. Barcellos & R.L. Ferreira 2014. Novelties from a cave lace bug (Heteroptera: Tingidae): first nymphal description with a discussion on the morphological patterns of Vianaidinae immatures. **Iheringia**, **Série Zoologia**, 104: 99–103.

Guidoti, M.; S.I. Montemayor & E. Guilbert 2015a. Lacebugs (Tingidae), vol. I, pp. 395–419. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Guidoti, M.; D.W. Tallamy & A.L. Marsaro Jr 2015b. Maternal care in *Gargaphia decoris* (Heteroptera, Tingidae), with comments on this behavior within the genus and family. **Revista Brasileira de Entomologia** 59: 104–106.

Guidoti, M.; S.I. Montemayor; L.A. Campos & E. Guilbert 2020. Phylogenetic analysis and revision of the strangest lacebug subfamily Vianaidinae (Heteroptera, Tingidae), with the description of nine new species and a new genus. **Zoological Journal of the Linnean Society** 188: 1172–1212.

Guilbert, E. 2003. Habitat use and maternal care of *Phloea subquadrata* (Hemiptera: Phloeidae) in the Brazilian Atlantic Forest (Espírito Santo). **European Journal of Entomology** 100(1): 61–63.

Gullan, P.J. & J.H. Martins 2003. Sternorrhyncha (jumping plant–lice, whiteflies, aphids and scale insects), pp. 1079–1089. *In*: V. Resh & R. Cardé (eds). **Encyclopedia of Insects.** Amsterdam, Academic Press, 1266 pp.

Gullan, P.J. & L.G. Cook 2007. Phylogeny and higher classification of the scale insects (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea), pp. 413–425. *In*: Z.Q.- Zhang, & W.A. Shear (eds). Linnaeus Tercentenery: Progress in Invertebrate Taxonimy. **Zootaxa** 1668: 1–766.

Habib, M.E.M. 1976. Estudos biológicos sobre *Zelus leucogrammus* Perty, 1834 (Hemiptera, Reduviidae, Zelinae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 5: 120–129.

Hamid, A. 1975. A systematic revision of the Cyminae (Heteroptera: Lygaeidae) of the world with a discussion of the morphology, biology, phylogeny and zoogeography. **Occasional Publication of the Entomological Society of Nigeria** 14: 1–179.

Hamilton, K.G.A. 1981. Morphology and evolution of the Rhynchotan head (Insecta: Hemiptera, Homoptera). **The Canadian Entomologist** 113(11): 953–974.

Hamilton, K.G.A. 1983. Classification, morphology and phylogeny of the family Cicadellidae (Rhynchota: Homoptera). *In*: W.J. Knight; N.C. Pant; T.S. Robertson & M.R. Wilson (eds). First International Workshop on Biotaxonomy, Classification and Biology of Leafhoppers and Planthoppers (Auchenorrhyncha) of Economic Importance. Proceedings, pp. 15–37.

Hamilton, K.G.A. 1990. Homoptera. *In*: D.A. Grimaldi (ed.). Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 195: 82–122.

Hamilton, K.G.A. 2001. A new family of froghoppers from the American tropics (Hemiptera: Cercopoidea: Epipygidae). **Biodiversity** 2(3): 15–21.

Hamilton, K.G.A. 2013. Revision of Neotropical aphrophorine spittlebugs, part 2: tribe Orthoraphini (Hemiptera, Cercopoidea). **Zootaxa** 3710: 201–225.

Hardy, N.B.; P.J. Gullan, & C.J. Hodgson 2008. A subfamily-level classification of mealybugs (Hemiptera: Pseudococcidae) based on integrated molecular and morphological data. **Systematic Entomology** 33: 51-71.

Harris, H.M. 1930. Notes on some South American Nabidae, with descriptions of new species (Hemiptera). **Annals of the Carnegie Museum** 19: 241–248.

Harris, H.M. 1931. Nabidae from the state of Paraná. **Annales Musei Zoologici Polonici** 9: 179–185.

Harris, H.M. 1939. Miscelánea sobre Nabidae sudamericanos (Hemiptera). **Notas del Museo de La Plata** 4: 367–377.

Haviland, M.D. 1931. The Reduviidae of Kartabo, Bartica District, British Guiana. **Zoologica** 7: 129–154.

Havill, N.P.; R.G. Foottit & C.D. von Dohlen 2007. Evolution of host specialization in the Adelgidae (Insecta: Hemiptera) inferred from molecular phylogenetics. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 44: 357-370.

Heie, O.E. & P. Wegierek 2009. A classification of the Aphidomorpha (Hemiptera: Sternorrhyncha) under consideration of the fossil taxa. **Redia** 92: 69–77.

Hennig, W. 1981. **Insect phylogeny**. New York, John Wiley & Sons, 514 pp.

Henry, T.J. 1997a. Cladistic analysis and revision of the stilt bug genera of the world (Heteroptera: Berytidae). **Contributions of the American Entomological Institute** 9(1): 1–100.

Henry, T.J. 1980. Review of *Lidopus* Gibson and *Wetmorea* McAtee and Malloch, descriptions of three new genera and two new species, and key to New World genera (Hemiptera: Miridae: Isometopinae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 82(2):178–194.

Henry, T.J. 1997b. Phylogenetic analysis of family groups within the infraorder Pentatomomorpha (Hemiptera: Heteroptera), with emphasis on the Lygaeoidea**. Annals of the Entomological Society of America** 90(3): 275–301.

Henry, T.J. 2009. Biodiversity of the Heteroptera, pp. 223–263. *In*: R.G. Foottit & P.H. Adler (eds). **Insect biodiversity: science and society**. Oxford, UK, Wiley-Blackwell, 656 pp.

Henry, T.J. 2017. Biodiversity of the Heteroptera, pp. 279–335. *In*: R.G. Foottit & P.H. Adler (eds). **Insect biodiversity: science and society**. West Sussex, UK, Wiley-Blackwell, 632 pp.

Henry, T.J. & R.C. Froeschner 1998. Catalog of the stilt bugs, or Berytidae, of the world (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). **Contributions of the American Entomological Institute** 30(4): 1–72.

Henry, T.J. & A.G. Wheeler 1988. Family Miridae Hahn, 1833, pp. 251–507. *In*: T.J Henry & R.C. Froeschner (eds). **Catalog of the Heteroptera, or true bugs, of Canada and the Continental United States**. New York, Brill, 977 pp.

Henry, T.J.; P.M. Dellapé & A.S. de Paula 2015. The big-eyed bugs, chinche bugs, and seed bugs (Lygaeoidea), pp. 459–514. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Herczek, A. 1993. Systematic position of Isometopinae Fieb. (Miridae, Heteroptera) and their interrelationships. **Prace Naukowe Uniwersytetu Slaskiego** 1357: 1–86.

Hespenheide, H.A. 2010. New *Agrilus* Curtis (Coleoptera: Buprestidae) from Mexico and Costa Rica mimicking parasitic wasps. **Zootaxa** 2545: 39–46.

Hoch, H. & R.L. Ferreira 2013. *Potiguara troglobia* gen. n., sp. n. – first record of a troglobitic Kinnaridae from Brazil (Hemiptera: Fulgoromorpha). **Deutsche Entomologische Zeitschrift** 60: 33–40.

Hoch, H. & R.L. Ferreira 2016. *Iuiuia caeca* gen. n., sp. n., a new troglobitic planthopper in the family Kinnaridae (Hemiptera, Fulgoromorpha) from Brazil. **Deutsche Entomologische Zeitschrift** 63: 171–181.

Hodgson, C.J. 1994. **The scale insect family Coccidae: an identification manual to genera**. Wallingford, CAB International, 639 pp.

Hodgson, C.J. 2012. Comparison of the morphology of the adult males of the rhizoecine, phenacoccine and pseudococcine mealybugs (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea), with the recognition of the family Rhizoecidae Williams. **Zootaxa** 3291: 1-79. DOI: 10.11646/zootaxa.3291.1.1

Hodgson, C.J. 2020 A review of neococcid scale insects (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccomorpha) based on the morphology of the adult males. **Zootaxa** 4765 (1): 001–264

Hodgson, C.J. & I. Foldi 2006. A review of the Margarodidae sensu Morrison (Hemiptera: Coccoidea) and some related taxa based on the morphology of adult males. **Zootaxa** 1263: 1-250.

Hodgson C.J. & D.R. Miller 2010 A review of the Eriococcid Genera (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea) of South America. Zootaxa 2459: 1-101.

Hodgson, C.J.; V.M. Magalhães & D.R. Miller 2011. Two new gall-inducing genera and species of Eriococcidae (Hemiptera) on Malvaceae and Anacardiaceae from the Neotropics. **Lundiana** 10(1):53-72

Hodgson, C.J.; S.J.M.R. Gonçalves; D.R. Miller & R.M.S. Isaias 2004. A key to genera of Eriococcidae (Hemiptera, Coccoidea) from the neotropical region and a revision of *Pseudotectococcus* Hempel (Eriococcidae), a gall inducing scale insect genus from Brazil, with a description of a new species. **Lundiana International Journal of Biodiversity** 5(1): 51-72.

Hodgson, C.J.; H. Gamper; A. Bobo & G. Watson 2007. A taxonomic review of the margarodoid genus *Stigmacoccus* Hempel (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea: Stigmacoccidae), with some details on their biology. **Zootaxa** 1507: 1-55.

Hoey-Chamberlain, R. & C. Weirauch 2016. Two new genera of big-eyed minute litter bugs (Hemiptera, Schizopteridae, Hypselosomatinae) from Brazil and the Caribbean. **Zookeys** 640: 79–102.

Hogue, C.L. 1993. **Latin American insects and entomology**. Los Angeles, University of California Press, 536 pp.

Hollis, D. 2004. **Australian Psylloidea: jumping plantlice and lerp insects**. Canberra, Australian Biological Resources Study, 216 pp.

Holzinger, W.E.; A.F. Emeljanov & I. Kammerlander 2003. The family Cixiidae Spinola, 1839 (Hemiptera, Fulgoromorpha): a review. **Denisia** 4: 113–138.

Hungerford, H.B. 1941. A remarkable new naucorid water bug (Hemiptera). **Annals of the Entomological Society of America** 34: 1–4.

Hungerford, H.B. 1948. The Corixidae of the Western Hemisphere (Hemiptera). **University of Kansas Science Bulletin** 32: 1– 827.

Hungerford, H.B. 1954. The genus *Rheumatobates* Bergroth (Hemiptera-Gerridae). **University of Kansas Science Bulletin** 36: 529–588.

Hwang, W.S.; C. Weirauch 2012. Evolutionary history of assassin bugs (Insecta: Hemiptera: Reduviidae): insights from divergence dating and ancestral state reconstruction. **PLoS ONE** 7(9): e45523.

Ilharco, F.A. 1992. **Equilíbrio biológico de afídeos**. Lisboa, Fundação Caloustre Gulbenkian, 300 pp.

Ilharco, F.A. & A. Lemos 1981. Algumas notas sobre a montagem de afídeos para observação microscópica (Homoptera, Aphidoidea). **Agronomia Lusitana** 41(1): 53–57.

Joshi, R.C.; A.T. Barrion & L.S. Sebastian (eds). 2007. **Rice black bugs: taxonomy, ecology, and management of invasive species**. Science City of Muñoz, Nueva Ecija, Philippine Rice Research Institute, 793 pp.

Johnson, K.P.; C.H. Dietrich; F. Friedrich; R.G. Beutel; B. Wipfler *et al.* 2018. Phylogenomics and the evolution of hemipteroid insects. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 115(50): 12775–12780.

Jung, S. & S. Lee 2012. Molecular phylogeny of the plant bugs (Heteroptera: Miridae) and the evolution of feeding habits. **Cladistics** 28: 50–79.

Jurberg, J.; C. Galvão; C. Weirauch & F.F.F. Moreira 2015. Hematophagous bugs (Reduviidae, Triatominae), pp. 353–393. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Jurberg, J.; J.M.S. Rodrigues; F.F.F. Moreira; C. Dale; I.R.S. Cordeiro; V.D. Lamas Jr.; C. Galvão & D.S. Rocha 2014. **Atlas iconográfico dos triatomíneos do Brasil (vetores da doença de Chagas)**. Rio de Janeiro, Instituto Oswaldo Cruz, 52 pp.

Justi, S.A. & C. Galvão 2017**.** The evolutionary origin of diversity in Chagas Disease vectors. **Trends in Parasitology** 33(1): 42–52.

Kaydan, M.B., & P.J. Gullan 2012 A taxonomic revision of the mealybug genus *Ferrisia* Fullaway (Hemiptera: Pseudococcidae), with descriptions of eight new species and a new genus. **Zootaxa** 3543: 1-65.

Keffer, S.L. 1997. Systematics of the New World waterscorpion genus *Curicta* Stål (Heteroptera: Nepidae). **Journal of the New York Entomological Society** 104(3–4): 117–215.

Kenaga, E.E. 1941. The genus *Telmatometra* Bergroth (Hemiptera-Gerridae). **University of Kansas Science Bulletin** 27: 169–183.

Kenaga, E.E. 1942. A new genus in the Halobatinae (Gerridae-Hemiptera). **Journal of the Kansas Entomological Society** 15: 136–141.

Kerzhner, I.M. 1986. Neotropical Nabidae (Heteroptera). 1. A new genus, some new species, and notes on synomymy. **Journal of the New York Entomological Society** 94: 180–193.

Kikuchi, Y; T. Hosokawa & T. Fukatsu 2011. An ancient but promiscuous host–symbiont association between *Burkholderia* gut symbionts and their heteropteran hosts. **The ISME Journal** 5: 446–460.

Kim, J. & S. Jung 2018. COI barcoding of plant bugs (Insecta: Hemiptera: Miridae). **Journal of Life and Environmental Sciences - PeerJ** 6: 1–10.

Kim, J. & S. Jung 2019. Phylogeny of the plant bug subfamily Mirinae (Hemiptera: Heteroptera: Cimicomorpha: Miridae) based on total evidence analysis**. Systematic Entomology** 44(4): 686–698.

Knyshov, A.; C. Weirauch & R. Hoey-Chamberlain 2020. Phylogenetic relationships and revised classification of the true bug infraorder Dipsocoromorpha (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). **Cladistics** 37: 1–28.

Kondo, T.; P.J. Gullan & D.J. Williams 2008. Coccidology. The study of scale insects (Hemiptera: Sternorrhyncha: Coccoidea). **Revista Corpoica – Ciencia y Tecnología Agropecuaria** 9(2): 55-61.

Kormilev, N.A. 1951. Notas sobre Colobathristidae neotropicales (Hemiptera), con la descripción de tres géneros y siete especies nuevas. **Revista Brasileira de Biologia** 11(1): 63–84.

Kormilev, N.A. 1962. Revision of Phymatinae (Hemiptera, Phymatidae). **The Philippine Journal of Science** 89(3/4): 287–486.

Kormilev, N.A. & R.C. Froeschner 1987. **Flat bugs of the world. A synonymic list (Heteroptera: Aradidae)**. Sacramento, California, Entomography Publications, vol. 5, 246 pp.

Kramer, J.P. 1976. Revision of the Neotropical planthoppers of the genus *Bladina* (Homoptera: Fulgoroidea: Nogodinidae). **Transactions of the American Entomological Society** 102: 1–40.

Kristensen, N.P. 1991. Phylogeny of extant hexapods, vol. 1, pp. 125–140. *In*: CSIRO (ed.). **The insects of Australia. A textbook for students and research workers.** Melbourne, Melbourne University Press, 542 pp.

Kritsky, G. 1977. Observations on the morphology and behavior of the Enicocephalidae (Hemiptera). **Entomological News** 88:105–110.

Kumar, R. 1974. A revision of the world Acanthosomatidae (Heteroptera: Pentatomoidea): keys to and descriptions of subfamilies, tribes and genera with designation of types. **Australian Journal of Zoology (Supplementary Series)** 22(34): 1–60.

Lapischies, R.; D. Forero; A. Barcellos & R.P. Salomão 2019. A new species of *Pyrrhosphodrus* (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae) from the Caatinga ecosystem in Brazil, with notes on the genus. **Zootaxa** 4543: 388–400.

Lara, C.; V. Martínez-García; R. Ortiz-Pulido; J. Bravo-Cadena; S. Loranca & A. Córdoba-Aguilar 2011. Temporal-spatial segregation among hummingbirds foraging on honeydew in a temperate forest in Mexico. **Current Zoology** 57(1): 56–62.

La Rivers, I. 1971. Studies of Naucoridae (Hemiptera). **Biological Society of Nevada Memoire** 2: 1–120.

La Rivers, I. 1974. Catalogue of taxa described in the family Naucoridae (Hemiptera). Suplement no. 1: corrections, emendations and additions, with descriptions of new species. **Occasional Papers of the Biological Society of Nevada** 38: 1–17.

La Rivers, I. 1976. Supplement no. 2 to the catalogue of taxa described in the family Naucoridae (Hemiptera), with descriptions of new species. **Occasional Papers of the Biological Society of Nevada** 41: 1–18.

Lansbury, I. 1972. A revision of the genus *Telmatotrephes* Stål (Hemiptera-Heteroptera, Nepidae). **Zoologica Scripta** 1: 271–286.

Lázzari, S.M.N. & J.T. Cardoso 2011. *Pineus boerneri* Annand, 1928 (Hemiptera, Adelgidae) – a new species from Brazil: morphology of eggs, nymphs and adults. **Revista Brasileira de Entomologia** 55(4): 459–466.

Lázzari, S.M.N.; C.R.Z. Carvalho & J.T. Cardoso 1999. *Takecallis arundinariae* (Essig) (Aphididae, Drepanosiphinae, Phyllaphidini) - first record in Brazil and comparison to *Takecallis taiwanus* (Takahashi). **Revista Brasileira de Zoologia** 16(3): 865–870.

Lázzari, S.M.N.; R.C.Z. Carvalho; R.S. Furiatti & M.E.F. Mello 1996. The spotted alfalfa aphid, *Therioaphis trifolii* (Monell) f. *maculata* in Brazil: first record. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 25(1): 153–155.

Lázzari, S.M.N.; R.C. Zonta-de-Carvalho; J.T. Cardoso & D.C. Calado 2006. First record of *Greenidea psidii* van der Goot and comparison with *Greenidea ficicola* Takahashi (Hemiptera: Aphididae) in Brazil. **Zootaxa** 1235: 63–68.

Lazzarotto, C.M. & S.M. Lázzari 2005. Análise faunística de afídeos (Hemiptera, Aphididae) na Serra do Mar, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** 49(2): 270–274.

Leathers, J.W. & M.J. Sharkey 2003. Costa Rican *Alabagrus* (Hymenoptera: Braconidae), with a key to World species. **Contributions in Science** 497: 1–78.

Lee, I.M.; R.E. Davis & D.E. Gundersen-Rindal 2000. Phytoplasma: phytopathogenic mollicutes. **Annual Reviews in Microbiology** 54(1): 221–255.

Lent, H. & J. Jurberg 1965. Contribuição ao conhecimento dos Phloeidae Dallas, 1851, com um estudo sôbre genitália (Hemiptera, Pentatomoidea). **Revista Brasileira de Biologia** 25: 123–144.

Lent, H. & J. Jurberg 1977. As ninfas de quinto estádio de *Phimophorus spissicornis* Bergroth, 1886 (Hemiptera, Reduviidae). **Revista Brasileira de Biologia** 37: 521–524.

Lent, H. & P. Wygodzinsky 1979. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas' disease. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 163: 127–520.

Leston, D. 1953. Phloeidae Dallas: systematics and morphology, with remarks on the phylogeny of Pentatomoidea Leach and upon the position of *Serbana* Distant (Hemiptera). **Revista Brasileira de Biologia** 13(2): 121–140.

Leston, D.; J.G. Pendergrast & T.R.E. Southwood 1954. Classification of the terrestrial Heteroptera (Geocorisae). **Nature** 174: 91.

Li, M.; Y. Tian; Y. Zhao & W. Bu 2012. Higher level phylogeny and the first divergence time estimation of Heteroptera (Insecta: Hemiptera) based on multiple genes. **PLoS ONE** 7(2): e32152.

Li, M.; Y. Wang; Q. Xie; X. Tian; T. Li; H. Zhang & W. Bu 2016. Reanalysis of the phylogenetic relationships of the Pentatomomorpha (Hemiptera: Heteroptera) based on ribosomal, Hox and mitochondrial genes. **Entomotaxonomia** 38(2): 81–91.

Lin, C.P.; B.N. Danforth & T.K. Wood 2004. Molecular phylogenetics and evolution of maternal care in Membracine treehoppers. **Systematic Biology** 53(3): 400–421.

Liu Y.; C.H. Dietrich; S.M. Braxton & Y. Wang 2019. Publishing trends and productivity in insect taxonomy from 1946 through 2012 based on an analysis of the Zoological Record for four species-rich families. **European Journal of Taxonomy** 504: 1–24.

Liu, Y.; S.J. Taylor & W. Cai 2020. Review of the Neotropical Peiratine genus *Thymbreus* Stål (Hemiptera: Reduviidae). **Annales de la Société entomologique de France (N.S.)** 56(5): 374-386.

López, G.E.L..; R. Carrenho & C.F. Schwertner 2021. Description of a new species of *Dinidor* Latreille (Hemiptera: Dinidoridae) from the Brazilian Amazon Rainforest, and new records of *D. saucius* Stål. **Zootaxa** 4958 (1): 654–662.

Lupoli, R. 2019. First catalogue of the Asopinae (Hemiptera, Pentatomidae) from French Guiana. **Zootaxa**, 4668(1): 76–88.

Machado L.M.; D.J. Burckhardt; D.L. Queiroz; E.C. Costa; D.N. Machado & L. Pedron 2017. First record of *Heteropsylla caldwelli* Burckhardt (Hemiptera: Psyllidae) from Brazil and its population dynamics on earpod tree in Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Entomología** 61: 290–293.

Magalhães, O.M.; F.F.F. Moreira & C. Galvão 2016. A new species of *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Pará State, with an updated key to Brazilian species of the *robusta* group. **Zootaxa** 4171: 586–594.

Maldonado Capriles, J. 1990. **Systematic catalogue of the Reduviidae of the World (Insecta: Heteroptera)**. Mayaguez, University of Puerto Rico, 694 pp.

Maldonado Capriles, J. & J.A. Santiago-Blay 1992. A new species of the Neotropical genus *Sphaeridops* Amyot & Serville, 1843 (Sphaeridopinae: Reduviidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 94: 508–511.

Malenovský, I.; D. Burckhardt; D.L. Queiroz; R.M. Isaias & D.C. Oliveira 2015. Descriptions of two new *Pseudophacopteron* species (Hemiptera: Psylloidea: Phacopteronidae) inducing galls on *Aspidosperma* (Apocynaceae) in Brazil. **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae** 55(2): 513–538.

Marques, O.M.; H.R. Gil-Santana; A.C.A. Magalhães & C.A.L. Carvalho 2003. Predação de *Apiomerus lanipes* (Fabricius, 1803) (Hemiptera: Reduviidae) sobre *Apis mellifera* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Apidae), no Estado da Bahia, Brasil. **Entomología y Vectores** 10(3): 419–429.

Marsaro Júnior, A.L.; A.L.B.G. Peronti; V.A. Costa; E.G.F. Morais & P.R.V.S. Pereira 2016. First report of *Lecanodiaspis dendrobii* Douglas, 1892 (Hemiptera: Lecanodiaspididae) and the associated parasitoid *Cephaleta* sp. (Hymenoptera: Pteromalidae) in Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 76(1): 250–255.

Martin, J.H. 1983. The identification of common aphid pest of tropical agriculture. **Tropical Pest Management** 29(4): 395–411.

Martins, D.S.; A.F. Lima; M.J. Fornazier; B.D. Barcellos; R.B. Queiroz; C.J. Fanton; J.S. Zanuncio Junior & D.L. Fornazier 2016. Whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) associated with papaya (*Carica papaya* L.). **Revista Científica Intelletto** 1(2):78–86.

Marshall, D.C.; M. Moulds; K.B. Hill; B.W. Price; E.J. Wade; C.L. Owen; G. Goemans; K. Marathe; V. Sarkar; J.R. Cooley; A.F. Sanborn; K. Kunte; M.H. Villet & C. Simon 2018. A molecular phylogeny of the cicadas (Hemiptera: Cicadidae) with a review of tribe and subfamily classification. **Zootaxa** 4424(1): 1–64.

Martinelli, N.M. & R.A. Zucchi 1997. Cigarras (Hemiptera: Cicadidae: Tibicinidae) associadas ao cafeeiro: distribuição, hospedeiros e chave para as espécies. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 26(1): 133–143.

Matesco, V.C. & J. Grazia 2015. Negro bugs (Thyreocoridae), pp. 789–820. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science. 901 pp.

Mazzeo, G.; S. Nucifora; A. Russo & P. Suma 2019. *Dactylopius opuntiae*, a new prickly pear cactus pest in the Mediterranean: an overview. https://doi.org/10.1111/eea.12756. Acesso: 05/jan/2021.

McAtee, W.L. & J.R. Malloch 1925. Revision of the bugs of the family Cryptostemmatidae in the collection of the United States National Museum**. Proceedings of the United States National Museum** 67(13): 1–42.

McAtee, W.L. & J.R. Malloch 1928. Synopsis of Pentatomid bugs of the subfamilies Megaridinae and Canopinae. **Proceedings of the United States National Museum** 72: 1–21.

McAtee, W.L. & J.R. Malloch 1933. Revision of the subfamily Thyreocorinae of the Pentatomidae (Hemiptera-Heteroptera). **Annals of the Carnegie Museum** 21: 191–411.

McDonald, F.J.D. 1979. A new species of *Megaris* and the status of the Megarididae McAtee and Malloch and Canopidae Amyot and Serville (Hemiptera: Pentatomoidea). **Journal of the New York Entomological Society** 87: 42–54.

McHugh, J.V. 1994. On the natural history of Canopidae (Heteroptera: Pentatomoidea). **Journal of the New York Entomological Society** 102: 112–114.

Mejdalani, G. 1998. Morfologia externa dos Cicadellinae (Homoptera, Cicadellidae): comparação entre *Versigonalia ruficauda* (Walker) (Cicadellini) e *Tretogonia cribrata* Melichar (Proconiini), com notas sobre outras espécies e análise da terminologia. **Revista Brasileira de Zoologia** 15: 451–544.

Mejdalani, G.; D.M. Takiya; M. Felix; P. Ceotto & D. Yanega 2002. *Teletusa limpida* (Signoret): a Neotropical proconiine leafhopper that mimics megachilid bees (Hymenoptera: Apoidea), with notes on Batesian mimicry in the subfamily Cicadellinae (Hemiptera: Cicadellidae). **Denisia** 4: 215–224.

Melichar, L. 1902. Monographie der Acanaloniiden und Flatiden (Homoptera). **Annalen des Kaiserlich-Königlichen Naturhistorischen Hofmuseums** 12: 178–253.

Melichar, L. 1906. Monographie der Issiden (Homoptera). **Abhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft Wien** 3: 1–327.

Metcalf, Z.P. & S.C. Bruner 1948. Cuban Flatidae with new species from adjacent regions. **Annals of the Entomological Society of America** 41: 63–118.

Miller, D.; A. Rung; G. Parikh; G. Venable; A.J. Redford; G.A. Evans & R.J. Gill 2014. **Scalet** <http://idtools.org/id/scales/factsheet.php?name=6871> Acesso: 06/mai/2021.

Mitchell, P.L. 2000. Leaf-footed bugs, pp. 337–403. *In*: C.W. Schaefer & A.R. Panizzi (eds). **Heteroptera of economic importance.** Boca Raton, CRC Press, 828 pp.

Mitchell, P.L. 2004. Heteroptera as vectors of plant pathogens. **Neotropical Entomology** 33: 519–545.

Misof, B.; S. Liu; K. Meusemann *et.al.* 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science** 346(6210): 763–767; 10.1126/science.1257570

Molano, F.; F.F.F. Moreira & I. Morales 2016. New species and records of Microveliinae and Veliinae (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Colombia. **Zootaxa** 4171: 575–585.

Monteiro, F.; P. Marcet & P. Dorn 2010. Population genetics of triatomines, pp. 169–208. *In*: J. Telleria & M. Tibayrenc (eds). **American Trypanosomiasis: Chagas Disease one hundred years of research**. London, Elsevier, 848 pp.

Monteiro, F.A.; C. Weirauch; M. Felix; C. Lazoski & F. Abad-Franch 2018. Evolution, systematics, and biogeography of the Triatominae, Vectors of Chagas Disease. **Advances in Parasitology** 99: 265–344.

Moran, N.A.; P. Tran & M. Gerardo 2005. Symbiosis and insect diversification: an ancient symbiont of sap-feeding insects from the bacterial phylum *Bacteroidetes*. **Applied and Environmental Microbiology** 71(12): 8802–8810.

Moreira, F.F.F. 2012. **Sinopse da fauna de Veliidae (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha) ocorrente na Região Sudeste do Brasil**. Tese de doutorado. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Moreira, F.F.F. 2015. The semiaquatic gerromorphans, pp. 113–156. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Moreira, F.F.F. & J.F. Barbosa 2013. A new *Hydrometra* (Hemiptera: Heteroptera: Hydrometridae) from northeastern Brazil, with a key to the species recorded from the country. **Zootaxa** 3619: 70–74.

Moreira, F.F.F.; H.D.D. Rodrigues; R.W. Sites; I.R.S. Cordeiro & O.M. Magalhães 2018. Order Hemiptera. *In*: N. Hamada; J.H. Thorp & D.C. Rogers (eds). **Thorp and Covich's freshwater invertebrates. Keys to Neotropical Hexapoda**. London, San Diego, Cambridge, Oxford, Academic Press, 4ª ed., vol. 3, 811 pp.

Morrison, H. 1928. A classification of the higher groups and genera of the coccid family Margarodidae. **USDA Technical Bulletin** 52: 1–239.

Motta, P.C. 2003. Cicadas (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Cicadidae) from Brasília, Brazil: exuviae of the last instar with key of the species. **Revista Brasileira de Zoologia** 20(1): 19–22.

Moulds, M.S. 2005. An appraisal of the higher classification of cicadas (Hemiptera: Cicadoidea) with special reference to the Australian fauna. **Records of the Australian Museum** 57: 375–446.

Muddiman, S.B.; I.D. Hodkinson & D. Hollis 1992. Legume-feeding psyllids of the genus *Heteropsylla* (Homoptera: Psylloidea). **Bulletin of Entomological Research** 82: 73–117.

Muir, F. 1926. Contributions to our knowledge of South American Fulgoroidea (Homoptera). Part I. The family Delphacidae. **Bulletin of the Hawaiian Sugar Planters Association, Division of Entomology** 18: 1–51.

Namyatova, A.A.; F.V. Konstantinov & G. Cassis 2016. Phylogeny and systematics of the subfamily Bryocorinae based on morphology with emphasis on the tribe Dicyphini sensu Schuh, 1976. **Systematic Entomology** 41: 3–40.

Nault, L.R. & E.D. Ammar 1989. Leafhopper and planthopper transmission of plant viruses. **Annual Review of Entomology** 34(1): 503–529.

Nibouche, S.; L. Costet; R.F. Medina; J.R. Holt; J. Sadeyen; A.S. Zoogones & R.L. Blackman 2021. Morphometric and molecular discrimination of the sugarcane aphid, *Melanaphis sacchari* (Zehntner, 1897) and the sorghum aphid *Melanaphis sorghi* (Theobald, 1904). **PloS One** 16(3), e0241881.

Nielson, M.W. 1968. The leafhopper vectors of phytopathogenic viruses (Homoptera, Cicadellidae): taxonomy, biology, and virus transmission. **Technical Bulletin of the United States Department of Agriculture** 1382: 1–386.

Nielson, M.W. 1985. Leafhopper systematics, pp. 11–39. *In*: L.R. Nault & J.G. Rodriguez (eds). **The leafhoppers and planthoppers**. New York, John Wiley & Sons, 500 pp.

Nieser, N. 1968. Notonectidae of Suriname, with additional records of other Neotropical species. **Studies on the fauna of Suriname and other Guyanas** 10: 110–136.

Nieser, N. 1970a. Corixidae of Suriname and the Amazon, with records of other Neotropical species. **Studies on the fauna of Suriname and other Guyanas** 12(45): 43–70.

Nieser, N. 1970b. Records of South American Notonectidae, mainly from the Amazon region. **Studies on the fauna of Suriname and other Guyanas** 12(46): 71–93.

Nieser, N. 1970c. Gerridae of Suriname and the Amazon. **Studies on the fauna of Suriname and other Guyanas** 12(47): 94–138.

Nieser, N. 1975.The water bugs of the Guyana region. **Studies on the fauna of Suriname and other Guyanas** 59: 310 pp.

Nieser, N. 1993. Two new South American taxa of *Metrobates* (Heteroptera: Gerridae). **Storkia** 2: 21–25.

Nieser, N. 1994. A new species and a new status in *Neogerris* (Heteroptera: Gerridae) with a key to American species. **Storkia** 3: 27–37.

Nieser, N. 2002. Guide to aquatic Heteroptera of Singapore and peninsular Malaysia. **Raffles Bulletin of Zoology** 50: 263–274.

Nieser, N. & A.L. Melo 1997. **Os heterópteros aquáticos de Minas Gerais: guia introdutório com chave de identificação para as espécies de Nepomorpha e Gerromorpha**. Belo Horizonte, Editora UFMG, 176 pp.

Nieser, N. & A.L. Melo 1999. A new species of *Halobatopsis* (Heteroptera: Gerridae) from Minas Gerais (Brazil), with a key to the species. **Entomologische Berichte** 59: 97–102.

Nieser, N. & P.-p. Chen 2002. Six new species of *Neotrephes* China, 1936 (Heteroptera: Helotrephidae) from Brazil, with a key to Neotropical Helotrephidae. **Lundiana** 3: 31–40.

Nogueira, B.C.F; P.S.F. Ferreira; L.A. Coelho; D.S. Martins & B.D. Barcellos 2019b. Plant bugs predators (Hemiptera: Heteroptera: Miridae) with references to arthropods and fungi in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 91(3): 1–9.

Nogueira, B.C.F.; L.A. Coelho; D.S. Martins; B.D. Barcellos; S.S.R. Sartori & P.S.F. Ferreira 2019a. Associations of plant bugs (Hemiptera: Miridae) with plants in Brazil. **O Biológico (São Paulo)** 81: 1–30.

Noireau, F. & J.-P. Dujardin 2010. Biology of Triatominae, pp. 149–168. *In*: J. Telleria & M. Tibayrenc (eds). **American Trypanosomiasis: Chagas Disease one hundred years of research**. London, Elsevier, 848 pp.

Nunes, B.M.N.; A.M. Wallner & J.A.M. Fernandes 2019. *Anisoedessa*, a new genus of Edessinae (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) and considerations on Edessinae relationships based on cladistic analysis. **Arthropod Systematics and Phylogeny** 77 (2): 215–237.

Nunes, B.M.N.; L.D. Campos; M.T.S. Mendonça; E.V.P. Cunha & J.A.M. Fernandes 2020. Revision of *Hypoxys* Amyot & Serville, 1843 stat. rest. (Heteroptera Pentatomidae). **Zootaxa** 4742(3): 401–441.

O'Brien, L.B. 1987. A synopsis of New World Lophopidae (Homoptera, Fulgoroidea). **Florida Entomologist** 70: 493–498.

O'Brien, L.B. 1988. New World Fulgoridae, part I: genera with elongate head processes. **Great Basin Naturalist Memoirs** 12: 135–170.

O'Brien, L.B. & S.W. Wilson 1985. Planthopper systematics and external morphology, pp. 61–102. *In*: L.R. Nault & J.G. Rodriguez (eds). **The leafhoppers and planthoppers**. New York, John Wiley & Sons, 500 pp.

O'Brien, L.B.; N.D. Penny & J.R. Arias 1987. Lophopidae of the Amazon Basin with keys to New World genera and species (Homoptera: Fulgoroidea). **Acta Amazonica** 16/17: 617–626.

O'Shea, R. 1980a. A generic revision of Acanthocerini (Hemiptera: Coreidae: Coreinae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 15**:** 57–80.

O'Shea, R. 1980b. A generic revision of the Nematopodini (Hemiptera: Coreidae: Coreinae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 15: 197–225.

Oliveira, D.C.; D. Burckhardt; T.F Calácio.; V.C. Kuster & D.L. Queiroz 2019. *Ceropsylla pouteriae* Burckhardt sp. nov. (Hemiptera: Psylloidea: Triozidae), a new species of jumping plant-louse inducing galls on the leaves of *Pouteria ramiflora* (Mart.) Radlk. (Sapotaceae): taxonomy, gall structure and histochemistry. **Journal of Natural History** 53: 1923–1950**.**

Ossiannilsson, F. 1949. Insect drummers. A study on the morphology and function of the sound-producing organ of Swedish Homoptera Auchenorrhyncha with notes on their sound-production. **Opuscula Entomologica, Supplement** 10: 1–145.

Ouvrard, D. & J.H. Martin 2022. **The white-files - Taxonomic checklist of the word´s whiteflies (Insecta; Hemiptera; Aleyrodidae)**. <https://www.hemiptera-databases.org/whiteflies/> Acesso: 23/fev/2022.

Ouvrard, D.; D. Burckhardt & D. Greenwalt 2013. The oldest jumping plant-louse (Hemiptera: Sternorrhyncha) with comments on the classification and nomenclature of the Palaeogene Psylloidea. **Acta Musei Moraviae, Scientiae Biologicae** 98(2): 21–33.

Pacheco da Silva, V.C.; A. Bertin; A. Blin; J.-F. Germain; D. Bernardi; G. Rignol; M.L. Botton & T. Malausa 2014. Molecular and Morphological Identification of Mealybug Species (Hemiptera: Pseudococcidae) in Brazilian Vineyards. **PLoS One** 9(7):1-13.

Pacheco da Silva, V.C.; M.B. Kaydan; J.-F. Germain & M. Botton 2016a. A new species of *Paracoccus* Ezzat and McConnell (Hemiptera, Pseudococcidae) from Southern Brazil. **ZooKeys** 584: 61-82.

Pacheco da Silva, V.C.; M.B. Kaydan; J.-F. Germain; T. Malausa & M. Botton 2016b. Three new species of mealybug (Hemiptera, Coccomorpha, Pseudococcidae) on persimmon fruit trees (Diospyros kaki) in southern Brazil. **ZooKeys** 584: 61-82.

Pacheco da Silva, V.C.; M.B. Kaydan; T. Malausa; J.-F. Germain; F. Palero & M.I. Botton 2017. Integrative taxonomy methods reveal high mealybug (Hemiptera: Pseudococcidae) diversity in southern Brazilian fruit crops. **Scientific Reports** 7(15741): 1-9.

Pacheco da Silva, V.C.; M.B. Kaydan; C.S.A.D. Silva-Torres & J.B. Torres 2019. Mealybug species (Hemiptera: Coccomorpha: Pseudococcidae) on soursop and sugar apple (Annonaceae) in North-East Brazil, with description of a new species of Pseudococcus Westwood. **Zootaxa** 4604(3): 525–538.

Packauskas, R. 2010. Catalog of the Coreidae, or leaf-footed bugs, of the new world. **Fort Hays Studies** 5:1–270.

Packauskas, R. & C.W. Schaefer 1998. Revision of the Cyrtocoridae (Hemiptera: Pentatomoidea). **Annals of the Entomological Society of America** 91(4): 363–386.

Paiva, V.F.; T. Belintani; J. Oliveira; C. Galvão; & J.A. Rosa 2022. A review of the taxonomy and biology of Triatominae subspecies (Hemiptera: Reduviidae). **Parasitology Research** 121: 499–512.

Paladini, A. & G.S. Carvalho 2023. **Cercopoidea**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/141183>. Acesso: 11/mai/2023.

Paladini, A.; D.M. Takiya; R.R. Cavichioli & G.S. Carvalho 2015. Phylogeny and biogeography of Neotropical spittlebugs (Hemiptera: Cercopidae: Ischnorhininae): revised tribal classification based on morphological data. **Systematic Entomology** 40: 82–108.

Paladini, A.; D.M. Takiya; J.M. Urban & J.R. Cryan 2018. New World spittlebugs (Hemiptera: Cercopidae: Ischnorhininae): dated molecular phylogeny, classification, and evolution of aposematic coloration. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 120: 321–334.

Paleari, L.M. 1992. Revisão do gênero *Agonosoma* Laporte, 1832 (Hemiptera, Scutelleridae). **Revista Brasileira de Entomologia** 36(3): 505–520.

Panizzi, A.R. 1988. Biology of *Megalotomus parvus* (Hemiptera: Alydidae) on selected leguminous food plants. **Insect Science Applied** 9:279–285.

Panizzi, A.R. & J. Grazia (eds). 2015. **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science. 901 pp.

Panizzi, A.R. & C.W. Schaefer 2015. Broad-Headed Bugs (Alydidae). *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, pp. 537–547.

Panizzi, A.R.; E. Hirose & E.D.M. Oliveira 1996. Egg allocation by *Megalotomus parvus* (Westwood) (Heteroptera: Alydidae) on soybean. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 25:537–543.

Panizzi, A.R.; C.W. Schaefer & Y. Natuhara 2000. Broad-headed bugs (Alydidae). *In*: C.W. Schaefer & A.R. Panizzi (eds). **Heteroptera of economic importance**. Boca Raton, CRC Press, pp 321–336.

Papáček, M. & H. Zettel 2004. Helotrephidae of the World (Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha): checklist and bibliography. **Acta Societatis Zoologicae Bohemicae** 68: 99–108.

Paula, A.S. & P.S.F. Ferreira 1998. Fauna de Heteroptera de la "Mata do Córrego do Paraíso", Viçosa, Minas Gerais, Brasil. I. riqueza y diversidad específicas. **Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología** 69: 39–51.

Paula, A.S. & P.S.F. Ferreira 2000. Fauna de Heteroptera de la "Mata do Córrego do Paraíso", Vicosa, Minas Gerais, Brasil. II. Patrones temporales. Distribución annual y estacionalidad. **Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología** 71: 7–19.

Penny, N.D. 1980. A revision of American Bennini (Hemiptera, Fulgoroidea, Cixiidae). **Acta Amazonica** 10(1): 207–212.

Percy, D.M.; A. Crampton-Platt; S. Sveinsson; A.R. Lemmon; E.M. Lemmon; D. Ouvrard & D. Burckhardt 2018. Resolving the psyllid tree of life: phylogenomic analyses of the superfamily Psylloidea (Hemiptera). **Systematic Entomology** 43(4): 762–776.

Perez-Goodwyn, P.J. 2006. Taxonomic revision of the subfamily Lethocerinae Lauck & Menke (Heteroptera: Belostomatidae). **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)** 695: 1–71.

Peronti, A.L. & C.R. Sousa-Silva 2002. Aphids (Hemiptera: Aphidoidea) of ornamental plants from São Carlos, São Paulo state, Brazil. **Revista de Biología Tropical** 50(1): 137–44.

Peronti, A.L.B.G.; F.A. Ilharco & C.R. Sousa-Silva 2002. First report of *Melanaphis bambusae* (Hemiptera: Aphididae) in Neotropical Region. **Revista de Biologia Tropical** 51(1): 280.

Peronti, A.L.; C.R. Sousa-Silva & M.C. Granara de Willink 2008. Revisão das espécies de Ceroplastinae Atkinson (Hemiptera, Coccoidea, Coccidae) do Estado de São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** 52(2): 139–181.

Pirán, A.A. 1971. La família Tessaratominae (Hemiptera-Heteroptera) en la región neotropical. **Acta Zoologica Lilloana** 26: 197–208.

Pires, E.M.; P.S.F. Ferreira; R.N.C. Guedes & J.E. Serrão 2007. Morphology of the phytophagous bug *Platyscytus decempunctatus* Carvalho (Heteroptera: Miridae**). Neotropical Entomology** 36(4): 510–513.

Pires, E.M.; P.S.F. Ferreira; R.N.C. Guedes & J.E. Serrão 2010. Life stages, biological aspects and geographic distribution of *Platyscytus decempunctatus* (Heteroptera: Miridae: Phylinae). **Revista Brasileira de Biociências** 8(2): 139–148.

Pires, E.M.; R.N.C. Guedes; J.E. Serrão & P.S.F. Ferreira 2008. Seasonal and interpopulational morphometry variation of *Platyscytus decempunctatus* (Carvalho 1945) (Heteroptera: Miridae). **Biota Neotropica** 8(2): 21–28.

Pires, E.M.; M.A. Soares; R.M. Nogueira; J.C. Zanuncio; P.S.A. Moreira & M.A. Oliveira 2015. Seven decades of studies with Asopinae predators in Brazil (1930–2014). **Bioscience Journal** 31: 1530–1549.

Poinar Jr., G. & E. Heiss 2013. *Minysporops dominicanus* gen. n., sp. n. (Hemiptera: Pentatomoidea: Megarididae), a megaridid in Dominican amber. **Historical Biology** 25: 95–100.

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

Polhemus, D.A. & R.H. Carrie 2013 A new species of Potamocoris (Heteroptera: Potamocoridae) from Belize, and synonymy of the genus Coleopterocoris. **Tijdschrift voor Entomologie** 156: 141–149.

Polhemus, D.A. & R.L. Ferreira 2018. Two unusual new genera of cavernicolous Hydrometridae (Insecta: Heteroptera) from eastern Brazil. **Tijdschrift voor Entomologie** 161: 25–38.

Polhemus, J.T. & D.A. Polhemus 2008. Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater. **Hydrobiologia** 595: 379–391.

Polhemus, J.T. & D.A. Polhemus 2010. *Bacillometroides*, a new genus of Hydrometridae (Heteroptera) for three previously described species from South America. **Entomologica Americana** 116: 58–63.

Prates, P.H.S. & G.S. Carvalho 2002. Issíneos do Rio Grande do Sul (Hemiptera, Fulgoromorpha, Issidae). **Biociências** 10(1): 85–105.

Pulz, C.E. & G.S. Carvalho 2006. As espécies de *Nersia* (Hemiptera, Fulgoromorpha, Dictyopharidae) do Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia, Série Zoologia** 96(1): 75–80.

Quednau, F.W. 2010. Atlas of the Drepanosiphine aphids of the world. Part III: Mindarinae Tullgren, 1909; Neophyllaphidinae Takahashi,1921; Lizeriinae e.e. Blanchard, 1923; Pterastheniinae Remaudière & Quednau, 1988; Macropodaphidinae Zachvatkin & Aizenberg, 1960; Taiwanaphidinae Quednau & Remaudière, 1994; Spicaphidinae Essig, 1953; Phyllaphidinae Herrich-schaeffer in Koch, 1857; Israelaphidinae Ilharco1961; Saltusaphidinae Baker, 1920 (Hemiptera: Sternorrhyncha, Aphididae). **Memoirs of the American Entomological Institute** 83:1-365.

Queiroz, D.L. & D. Burckhardt 2021. *Auchmerina* (Hemiptera: Psylloidea), a psyllid genus in Brazil, associated with Inga spp. (Fabaceae). **Pesquisa Florestal Brasileira** 41: 1–4; 10.4336/2021.pfb.41e202002173

Queiroz, D.L.; D. Burckhardt & M.C. Garrastazu 2017. Protocolo de coleta e montagem de psilídeos. Comunicado Técnico, **Embrapa Florestas** 393: 1–11.

Queiroz, D.L.; D. Burckhardt & J. Majer 2012. Integrated pest management of eucalypt psyllids (Insecta, Hemiptera, Psylloidea), pp. 385–412. *In*: S. Soloneski (ed.). **Integrated pest management and pest control – current and future tactics**. Rijeka, Croácia, IntechOpen.

Queiroz, D.L.; M.S. Wrege; T.B.S. Künast; M.C. Garrastazu & D. Burckhardt 2018. Potential distribution of the guava psyllid Triozoida limbata (Hemiptera, Psylloidea), today and in global climate change scenarios. **Turkish Journal of Zoology** 42: 330–336.

Raga, A.; A.L. Marsaro Júnior; F. Racca Filho & V.A Costa 2011. Novos registros de Aleyrodidae (Hemiptera) no estado de Roraima, Brasil. **Arquivo Instituto Biológico** 78(3): 439-441.

Rakitov, R.A. 2009. Brochosomal coatings of the integument of leafhoppers (Hemiptera, Cicadellidae), vol. 1, pp. 113–137. *In*: S.N. Gorb (ed.). **Functional surfaces in biology.** Dordrecht, Springer Science, xv + 268 pp.

Readio, P.A. 1927. Studies on the biology of the Reduviidae of America north of Mexico. **Kansas University Science Bulletin** 17: 1–291.

Redak, R.A.; A.H. Purcell; J.R.S. Lopes; M.J. Blua; R.F. Mizell III & P.C. Andersen 2004. The biology of xylem fluid–feeding insect vectors of *Xylella fastidiosa* and their relation to disease epidemiology. **Annual Review of Entomology** 49(1): 243–270.

Remaudiere, G. & M. Remaudiere 1997. **Catalogue of the World's Aphididae: Homoptera Aphidoidea**. Paris, Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), 473 pp.

Rendón-Mera, D.I.; D. Burckhardt; D.L. Queiroz & R.R. Cavichioli 2020. Taxonomy and host-plant relationships of the psyllid genus Mitrapsylla (Hemiptera: Psylloidea: Psyllidae) in Brazil. **Zootaxa**: 4887(1): 1–100.

Resende, L.P.A; T. Zepon; M.E. Bichuette; R.B. Pape & H.R. Gil-Santana 2016. Associations between Emesinae heteropterans and spiders in limestone caves of Minas Gerais, southeastern Brazil. **Neotropical Biology and Conservation** 11(3): 114–121.

Ribeiro, G.T.; M.D.C. Mendonça; J.B.D. Mesquita; J.C. Zanuncio & G. Carvalho 2005. Spittlebug *Cephisus siccifolius* damaging eucalypt plants in the State of Bahia, Brazil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 40(7): 723–726.

Ribeiro, J.R.I. 2007. A review of the species of *Belostoma* Latreille, 1807 (Insecta, Heteroptera, Belostomatidae) from the four southeastern Brazilian states. **Zootaxa** 1477: 1–70.

Ribeiro, J.R.I. & V.P. Alecrim 2008. Duas novas espécies de *Belostoma* Latreille, 1807 (Hemiptera: Heteroptera: Belostomatidae) do grupo *plebejum sensu* Nieser, 1975. **Acta Amazonica** 38(1): 179–188.

Ribeiro, J.R.I.; A.L. Estévez; F.F.F. Moreira & E. Guilbert 2017. Revision of the *Belostoma dentatum* group sensu Nieser (Insecta, Heteroptera, Belostomatidae). **Zootaxa** 4276: 177–203.

Ribeiro, J.R.I.; S.-Y. Ohba; D. Pluot–Sigwalt; F. Stefanello; W. Bu; S.E. Meyin-A-Ebong & E. Guilbert 2018. Phylogenetic analysis and revision of subfamily classification of Belostomatidae genera (Insecta: Heteroptera: Nepomorpha). **Zoological Journal of the Linnean Society** 182: 319–359.

Rider, D. 2014. Pentatomoidea home page. <https://www.ndsu.nodak.edu/ndsu/rider/Pentatomoidea.htm>. Acesso: 27/fev/2020.

Rider, D.; C.F. Schwertner; J. Vilimova *et al*.. 2018. Higher systematics of the Pentatomoidea, pp. 25–204. *In*: J.E. McPherson (org.). **Invasive stink bugs and related species (Pentatomoidea): biology, higher systematics, semiochemistry, and management**. Boca Raton, CRC Press, Taylor & Francis Group, 819 pp.

Rodrigues, H.D.D. 2018. **Revisão taxonômica e análise filogenética da subfamília Limnocorinae (Heteroptera: Nepomorpha: Naucoridae)**. Tese de doutorado. São Paulo, Universidade de São Paulo, 340 pp.

Rodrigues, H.D.D. & F.F.F. Moreira 2016. Four new species of *Paravelia* (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Brazil, with notes on previously described species. **Canadian Entomologist** 148: 642–667.

Rodrigues, H.D.D.; R.W. Sites & N.F.S. Giehl 2016. Revision of the Neotropical genus *Carvalhoiella* De Carlo (Heteroptera: Nepomorpha: Naucoridae). **Zootaxa** 4138: 577–590.

Rodrigues, H.D.D.; F.F.F. Moreira; N. Nieser; P.-p. Chen; A.L. Melo; K. Dias-Silva & N.F.S. Giehl 2014. The genus *Paravelia* Breddin, 1898 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) in Brazil, with descriptions of eight new species. **Zootaxa** 3784: 1–47.

Roell, T. & L.A. Campos 2015. *Candeocoris bistillatus*, new genus and new species of Ochlerini from Ecuador (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae). **Zootaxa** 4018: 573–583.

Roell, T. & L.A. Campos 2019. Phylogeny of Ochlerini (Hemiptera: Pentatomidae: Discocephalinae) and the evolution of the apical tarsomere in hind legs. **Zoological Journal of the Linnean Society** 185: 1137–1149.

Roell, T.; F.M. Bianchi; A.P.L. Kochenborger; L.A. Campos 2020a. External morphology of the abdominal glands in Asopinae (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae). **Arthropod Structure & Development** 57: 100946.

Roell, T.; B.C. Genevcius; L.A. Campos 2020b. Comparative morphology of clasping structures in predator stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae: Asopinae): Insights into their function and evolution. **Arthropod Structure & Development** 57: 100949.

Rolston, L.H. & F.J.D. McDonald 1979. Keys and diagnoses for the families of Western Hemisphere Pentatomoidea, subfamilies of Pentatomidae, and tribes of Pentatominae (Hemiptera). **Journal of the New York Entomological Society** 87: 189–207.

Rolston, L.H. & F.J.D. McDonald 1981.Conspectus of Pentatomini genera of the Western Hemisphere. Part 2. (Hemiptera: Pentatomidae). **Journal of the New York Entomological Society** 89: 257–282.

Rolston, L.H. & F.J.D. McDonald 1984. A conspectus of Pentatomini of the Western Hemisphere. Part 3. (Hemiptera: Pentatomidae). **Journal of the New York Entomological Society** 92: 69–86.

Rolston, L.H. & R. Kumar 1975 [1974]. Two new genera and two new species of Acanthosomatidae (Hemiptera) from South America, with a key to the genera of the Western Hemisphere. **Journal of the New York Entomological Society** 82: 271–278.

Rolston, L.H.; F.J.D. McDonald & D.B. Thomas Jr 1980. A conspectus of Pentatomini of the Western Hemisphere. Part 1. (Hemiptera: Pentatomidae). **Journal of the New York Entomological Society** 88: 120–132.

Rolston, L.H.; R.L. Aalbu; M.J. Murray & D.A. Rider 1993. A catalogue of the Tessaratomidae of the world. **Papua New Guinea Journal of Agriculture, Forestry and Fisheries** 36(2): 36–108.

Rolston, L.H.; D.A. Rider; M.J. Murray & R.L. Aalbu 1996. Catalog of the Dinidoridae of the world. **Papua New Guinea Journal of Agricultural Forestry and Fisheries** 39(1): 22–101.

Ronderos, R.A. 1962. Nuevos aportes para el conocimiento de los Polyctenidae Americanos (Hemiptera). **Anales del Instituto Nacional de Microbiología** 1: 67–76.

Rosa, J.A.; M.P. Medeiros; M. Cilense & J.M.S. Barata 2005. Morphological study of the thorax of the five nymphal instars of *Triatoma arthurneivai* Lent & Martins (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). **Revista Brasileira de Entomologia** 49(3): 289–293.

Rosa, J.A.; E.S. Souza; A.C. Teixeira; R.R. Barbosa; A.J. Souza: T. Belintani; J.D. Nascimento; H.R. Gil-Santana & J. Oliveira 2017. Third record *of Rhodnius amazonicus* and comparative study with *R. pictipes* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). **Acta Tropica** 176: 364–372.

Rosso, P. & L.A. Campos 2021. Revision of *Ischnopelta* Stål, 1868 with the description of twenty new species (Hemiptera: Pentatomidae: Discocephalinae). **Megataxa** 006 (2): 096-184.

Rúdio, J.A. & F.F.F. Moreira 2011. A new species of *Microvelia* (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Gerromorpha) from coastal Espírito Santo State, with a key to the species of the genus recorded from southeastern Brazil. **Zootaxa** 3004: 63–68.

Ruschel, T.P. 2018. *Gibbocicada brasiliana*, new genus and new species from Brazil and a key for the genera of Tibicinini (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadidae). **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae** 58(2): 559–566.

Ruschel, T.P. & D.H.B. Maccagnan 2023. **Cicadoidea**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/141185>. Acesso: 1/mai/2023.

Ruschel, T.P. & L.A. Campos 2019. Phylogeny and biogeography of the leaf-winged cicadas (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadidae). **Zoological Journal of the Linnean Society** 185(4): 1150–1187.

Ryckman, R.E. 1986. The Triatominae of South America: a checklist with synonymy (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). **Bulletin of the Society of Vector Ecology** 11: 199–208.

Ryckman, R.E. & R.D. Sjogren 1980. A catalogue of the Polyctenidae. **Bulletin of the Society of Vector Ecology** 5: 1–22.

Ryckman, R.E.; D.G. Bentley & E.F. Archbold 1981. The Cimicidae of the Americas and oceanic islands, a checklist and bibliography. **Bulletin of the Society of Vector Ecology** 6: 93–142.

Salomão, A.T. & J. Vasconcellos-Neto 2010. Population dynamics and structure of the neotropical bark bug *Phloea subquadrata* (Hemiptera: Phloeidae) on *Plinia cauliflora* (Myrtaceae). **Environmental Entomology** 39: 1724–1730.

Salomão, A.T.; T.C. Postali & J. Vasconcellos-Neto 2012. Bichos-cascas na Serra do Japi: história natural dos percevejos Phloeidae (Hemiptera), pp. 321–337. *In*: J. Vasconcellos-Neto; P.R. Polli & A.M. Penteado-Dias (eds). **Novos olhares, novos saberes sobre a Serra do Japi: ecos de sua biodiversidade**. Curitiba, Editora CRV, 628 pp.

Schaefer, C.W. 1964. The morphology and higher classification of the Coreoidea (Hemiptera-Heteroptera): Parts I and II. **Annals of the Entomological Society of America** 57: 670–684.

Schaefer, C.W. 1965. The morphology and higher classification of the Coreoidea (Hemiptera-Heteroptera). Part III. The families Rhopalidae, Alydidae, and Coreidae. **Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America** 5(1): 1–76.

Schaefer, C.W. 1980. The host plants of the Alydinae, with a note on heterotypic feeding aggregations (Hemiptera: Coreoideae; Alydidae). **Journal of Kansas Entomological Society** 53:115–122.

Schaefer, C.W. 1998. Notes on *Dysdercus* from Brazil (Hemiptera: Pyrrhocoridae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 27(3): 485–488.

Schaefer, C.W. 2003. Prosorrhyncha (Heteroptera and Coleorrhyncha), pp. 947–965. *In*: V.H. Resh & R.T. Cardé (eds). **Encyclopedia of Insects**. Amsterdan, Academic Press, 1266 pp.

Schaefer, C.W. 2004. Key to the genera of the New World Alydidae (Hemiptera: Heteroptera). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 106(2): 280–287.

Schaefer, C.W. & N.P. Chopra 1982. Cladistic analysis of the Rhopalidae, with a list of food plants. **Annals of the Entomological Society of America** 75: 224–233.

Schaefer, C.W. & P.L. Mitchell 1983. Food plants of the Coreoidea (Hemiptera: Heteroptera). **Annals of Entomological Society of America** 76:591–615.

Schaefer, C.W. & A.R. Panizzi (eds) 2000. **Heteroptera of economic importance.** Boca Raton, CRC Press, 828 pp.

Schmitz, L.R. & A. Barcellos 2018. *Pachycoris torridus* (Scopoli) and *P. klugii* Burmeister: a comparative study of the genital morphology of two polychromatic Pachycorinae (Heteroptera, Scutelleridae). **Zootaxa** 4531: 444–450.

Schmitz, L.R.; A. Barcellos & J. Eger 2020. Revision of *Coptochilus* (Heteroptera, Scutelleridae, Pachycorinae). **Iheringia, Série Zoologia** 110: e2020021.

Schnack, J.A. & A.L. Estévez 1979. Monografia sistematica de los Gelastocoridae de la República Argentina (Hemiptera). **Limnobios** 1: 346–380.

Schofield, C.J. & C. Galvão 2009. Classification, evolution and species groups within the Triatominae. **Acta Tropica** 110: 88–100.

Schuh, R.T. 1970. Swarming in an undescribed Enicocephalid (Hemiptera) from Costa Rica. **Entomological News** 81:66–68.

Schuh, R.T. 1975. The structure, distribution, and taxonomic importance of trichobothria in the Miridae (Hemiptera). **American Museum Novitates** 2584: 1–26.

Schuh, R.T. 1979. [Review of] Evolutionary trends in Heteroptera. Part II. Mouthpart-structures and feeding strategies, by R.H. Cobben. **Systematic Zoology** 28: 653–656.

Schuh, R.T. 1995. **Plant bugs of the World (Insecta: Heteroptera: Miridae). Systematic catalog, distributions, host list, and bibliography**. New York, The New York Entomological Society, 1329 pp.

Schuh R.T. 2002–2013. **Systematic catalog of plant bugs (Insecta: Heteroptera: Miridae)**. <http://research.amnh.org/pbi/catalog/>. Acesso: 26/mar/2019.

Schuh, R.T. & P. Štys 1991. Phylogenetic analysis of Cimicomorphan family relationships (Heteroptera). **Journal of the New York Entomological Society** 99: 298–350.

Schuh, R.T. & J.A. Slater 1995. **True bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera).** Ithaca, Cornell University Press, 337 pp.

Schuh, R.T.; B. Galil & J.T. Polhemus 1987. Catalog and bibliography of Leptopodomorpha (Heteroptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 185: 243–406.

Schuh, R.T.; C. Weirauch & W.C. Wheeler 2009. Phylogenetic relationships within the Cimicomorpha (Hemiptera: Heteroptera): a total-evidence analysis. **Systematic Entomology** 34: 15–48.

Schuh, R.T.; C. Weirauch & H. Grillo 2015. Revision of *Aphelonotus* Uhler (Hemiptera: Heteroptera: Pachynomidae), with description of six new species and documentation of nymphal morphology for three species. **American Museum Novitates** 3829: 1–43.

Schuh, R.T. & K.L. Menard 2013. A revised classification of the Phylinae (Insecta: Heteroptera: Miridae): arguments for the placement of genera. **American Museum Novitates** 3785: 1–72.

Schuh, R.T. & C. Weirauch 2020 **True bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). Classification and Natural History. Second Edition**. Manchester, Siri Scientific Press, 767 pp. + 32 pl.

Schwertner, C.F. 2005. **Filogenia e classificação dos percevejos-verdes do grupo *Nezara* Amyot & Serville (Hemiptera, Pentatomidae, Pentatominae).** Tese de Doutorado. Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 246 pp.

Schwertner, C.F. & J. Grazia 2012. Review of the Neotropical genus *Aleixus* McDonald (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae: Procleticini), with description of a new species and cladistic analysis of the tribe Procleticini. **Entomologica Americana** 118: 252–262.

Schwertner, C.F. & J. Grazia 2015. Less diverse pentatomoid families (Acanthosomatidae, Canopidae, Dinidoridae, Megarididae, Phloeidae, and Tessaratomidae), pp. 821–862. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Schwertner, C.F. & C. Nardi 2015. Burrower bugs (Cydnidae), pp. 639–680. *In*: A.R. Panizzi & J. Grazia (eds). **True bugs (Heteroptera) of the Neotropics**. Dordrecht, Springer Science, 901 pp.

Schwertner, C.F.; J. Grazia, & J.A.M. Fernandes 2002. Revisão do gênero *Mecocephala* Dallas, 1851 (Heteroptera, Pentatomidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 46(2): 169–184.

Serbina, L. & D. Burckhardt 2017. Systematics, biogeography and host-plant relationships of the Neotropical jumping plant-louse genus *Russelliana* (Hemiptera: Psylloidea). **Zootaxa 4266**(1): 1–114.

Serbina, L.; D. Burckhardt; K. Birkhofer; M.M. Syfert & S.E. Halbert 2015. The potato pest *Russelliana solanicola* Tuthill (Hemiptera: Psylloidea): taxonomy and host-plant patterns. **Zootaxa** 4021: 33–62.

Shcherbakov, D.E. 2007. Extinct four-winged precoccids and the ancestry of scale insects and aphids (Hemiptera). **Russian Entomological Journal** 16: 47–62.

Silva, A.C. & H.R. Gil-Santana 2004. Predation of *Apiomerus pilipes* (Fabricius) (Hemiptera, Reduviidae, Harpactorinae, Apiomerini) over Meliponinae bees (Hymenoptera, Apidae) in the State of Amazonas, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** 21(4): 769–774.

Silva, A.G.C.; C. Gonçalves; D.M. Galvão *et al*. 1968. **Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil; seus parasitos e predadores.** Parte 2, Tomo 1. Rio de Janeiro, Ministério da Agricultura, 622 pp.

Silva, D.C. & G.S. Carvalho 2012. Revisão taxonômica de Termitococcinae (Hemiptera, Coccoidea, Margarodidae). **Iheringia, Sér. Zool.** 102 (3): 311-320.

Silva, E.J.E.; J.A.M. Fernandes & J. Grazia 2006. Caracterização do grupo *Edessa rufomarginata* e descrição de sete novas espécies (Heteroptera, Pentatomidae, Edessinae). **Iheringia, Série Zoologia** 96(4): 345–362.

Silva, D.P. & J.A.M. Fernandes 2016. New evidences supporting trophobiosis between populations of *Edessa rufomarginata* (Heteroptera: Pentatomidae) and *Camponotus* (Hymenoptera: Formicidae) ants. **Revista Brasileira de Entomologia** 60: 166–170.

Silva, F.G.; E.M. Passos; L.E.C. Diniz; A.V. Teodoro; V. Talamini; M.F. Fernandes & M. Dollet 2019. Occurrence in Brazil of *Haplaxius crudus* (Hemiptera: Cixiidae), vector of Coconut Lethal Yellowing. **Neotropical Entomology** 48(1): 171–174.

Silva, P.A.L. da & J.A.M. Fernandes 2021. *Calcatedessa* gen.n. a new genus sister to *Grammedessa* Correia & Fernandes (Heteroptera, Pentatomidae, Edessinae) based on a cladistic analysis. **Insect Systematics & Evolution** (2021): 1-21.

Silva, L.M.H. da & L.A. Campos 2021. Revision of *Macropygium* Spinola, 1837 (Hemiptera: Pentatomidae: Ochlerini) with the ravalidation of three species and description of one species. **Zootaxa** 4958 (1): 605-627.

Sing, S.E. & R.T. Arbogast 2008. Optimal *Xylocoris flavipes* (Reuter) (Heniptera: Anthocoridae) density and time of introduction for suppression of bruchid progeny in stored legumes. **Evironmental Entomology** 37: 131–147.

Sites, R.W. 2022. Phylogeny and revised classification of the saucer bugs (Hemiptera: Nepomorpha: Naucoridae). **Zoological Journal of the Linnean Society Early View**.

Skinner, R.K.; C.H. Dietrich; K.K.O. Walden; E. Gordon; A.D. Sweet; L. Podsiadlowski; M. Petersen; C. Simon; D.M. Takiya & K.P. Johnson 2020. Phylogenomics of Auchenorrhyncha (Insecta: Hemiptera) using transcriptomes: examining controversial relationships via degeneracy and interrogation of gene conflict. **Systematic Entomology** 45: 85–113.

Slater, J.A. 1979. The systematics, phylogeny and zoogeography of the Blissinae of the world (Hemiptera: Lygaeidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 165: 1–180.

Slater, J.A. & H. Brailovsky 1983. The systematic status of the family Thaumastocoridae with the description of a new species of *Discocoris* from Venezuela (Hemiptera: Heteroptera). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 85: 560–563.

Slater, J.A. & R.M. Baranowski 1990. The Lygaeidae of Florida (Hemiptera: Heteroptera). Arthropods of Florida and neighboring land areas. **Florida Department of Agriculture and Consumer Services** 14: 1–211.

Slater, J.A. & R.T. Schuh 1990. A remarkably large new species of *Discocoris* from Colombia (Heteroptera: Thaumastocoridae). **Journal of the New York Entomological Society** 98: 402–405.

Slater, J.A. & J.E. O'Donnell 1995. **A catalogue of the Lygaeidae of the World (1960–1994)**. New York, The New York Entomological Society, 410 pp.

Solis, A. (ed.) 1994. **Las famílias de insectos de Costa Rica.** <http://www.inbio.ac.cr/papers/insectoscr>. Acesso: 05/fev/2007.

Song, Z.S.; C.R. Bartlett; L.B. O'Brien; A.P. Liang & T. Bourgoin 2018. Morphological phylogeny of Dictyopharidae (Hemiptera: Fulgoromorpha). **Systematic Entomology** 43(4): 637–658.

Sorensen, J.T.; B.C.C. Campbell; R.J. Gill & J.D. Steffen-Campbell 1995. Non-monophyly of Auchenorrhyncha ("Homoptera"), based upon 18S rDNA phylogeny: eco-evolutionary and cladistic implications within pre-Heteropterodea Hemiptera (s.l.) and a proposal for new monophyletic suborders. **Pan-Pacific Entomologist** 71(1): 31–60.

Soulier-Perkins, A. 1998. The Lophopidae (Hemiptera, Fulgoromorpha): descriptions of three new genera and key to the genera of the family. **European Journal of Entomology** 95(4): 599–618.

Soulier-Perkins, A. 2001. The phylogeny of the Lophopidae and the impact of sexual selection and coevolutionary sexual conflict. **Cladistics** 17(1): 56–78.

Soulier-Perkins, A. 2007. **COOL: Cercopoidea organized on-line**. <http://rameau.snv.jussieu.fr/cool/>. Acesso: 19/out/2009.

Sousa-Silva, C.R. & F.A. Ilharco 1995. **Afídeos do Brasil e suas plantas hospedeiras: lista preliminar**. São Carlos, EDUFSCar, 85 pp.

Sousa-Silva, C.R. & F.A. Ilharco 2001a. First report of *Cinara cupressi* (Lachninae: Cinarini) in Brazil. **Revista de Biologia Tropical** 49(2): 768-768.

Sousa-Silva, C.R. & F.A. Ilharco 2001b. The presence of *Sanbornia juniperi* (Hemiptera: Aphididae) in Neotropical the region. **Revista de Biologia Tropical** 49(2): 765- 772.

Sousa-Silva, C.R. & F.A. Ilharco 2002. A new Lizeriinne aphid genus from Brazil (Homoptera: Aphidoidea). **Agronomia Lusitana** 50(3-4):135-143.

Sousa-Silva, C.R.; M.B. Stoetzel & E. Ortiz 2003. First report of *Phylloxera notabilis* (Hemiptera: Phylloxeridae), in the Neotropical Region. **Revista de Biologia Tropical** 51 (1): 279-279.

Sousa-Silva, C.R.; J.C. Brombal & F.A. Ilharco 2005. *Greenidea ficicola* Takahashi (Hemiptera: Greenideidae) a new aphid in Brazil. **Neotropical Entomology** 34(6): 1023-1024.

Southwood, T.R.E. 1956. The structure of the eggs of the terrestrial Heteroptera and its relationship to the classification of the group. **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 108: 163–221.

Souza-Firmino, T.S.D.; K.C.C. Alevi; L.L.V. Pereira *et al*. 2016. Checklist and description of three new chromatic patterns of *Pachycoris torridus* (Scopoli, 1772) (Hemiptera: Scutelleridae). **Biota Neotropica** 16(1): e20140195.

Spangler, P.J. 1990. A new species of halophilous water-strider, *Mesovelia polhemusi*, from Belize and a key and checklist of New World species of the genus (Heteroptera: Mesoveliidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington** 103: 86–94.

Stål, C. 1867. Bidrag till hemipternas systematic. **Öfvers Konglica Vetensk-Akademie Förhandligar** 24:491–560.

Stål, C. 1870. Hemiptera insularum Philippinarum – Bidrag till Philippinska oarnes Hemipterfauna. **Öfvers Konglica Vetensk-Akademie Förhandligar** 7:607–776

Stary, P.; M.V. Sampaio & V.H.P. Bueno 2007. Aphid parasitoids (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) and their associations related to biological control in Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 51(1): 107–118.

Stoetzel M.B. 1985 Host alternation: a newly discovered attribute of the Phylloxeridae (Homoptera: Aphidoidea). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 87(2): 265-268.

Stumpf, C.F. & P.L. Lambdin 2006. **Pit scales (Sternorrhyncha: Coccoidea) of North and South America.** Tennessee, Tennessee Agricltural Experiment Station, University of Tennessee Institute of Agriculture Knoxville, 231 pp.

Štys, P. 1966. Morphology of the wings, abdomen and genitalia of *Phaenacantha australiae* Kirk. (Heteroptera, Colobathristidae) and notes on the phylogeny of the family. **Acta Entomologica Bohemoslovaca** 63**:** 266–280.

Štys, P. 1983. A new family of Heteroptera with dipsocoromorphan affinities from Papua New Guinea. **Acta Entomologica Bohemoslovaca** 80: 256–292.

Štys, P. 1995a. Enicocephalomorpha. pp. 67–73. *In*: R.T. Schuh & J.A. Slater (eds). **True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history**. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, 336 pp.

Štys, P. 1995b. Dipsocoromorpha. pp. 74–83. *In*: R.T. Schuh & J.A. Slater (eds). **True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history**. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca, 336 pp.

Štys, P. 2002. Key to the genus-group taxa of the extant Enicocephalomorpha of the world, their list, and taxonomic changes (Heteroptera). **Acta Universitatis Carolinae. Biologica** 45:339–368.

Štys, P. 2008. Zoogeography of Enicocephalomorpha (Heteroptera). **Bulletin of Insectology** 61:137–138

Štys, P. & A. Jansson 1988. Check-list of recent family-group names of Nepomorpha (Heteroptera) of the world. **Acta Entomologica Fennica** 50: 1–44.

Štys, P. & I. Kerzhner 1975. The rank and nomenclature of higher taxa in recent Heteroptera. **Acta Entomologica Bohemoslovaca** 72(2): 65–79.

Sweet, M.S. 1996. Comparative external morphology of the pregenital abdomen of the Hemiptera, pp. 119–158. *In*: C.W. Schaefer (ed.). **Studies on Hemipteran phylogeny**. Thomas Say Publications in Entomology. Lanham, MD, The Entomological Society of America, 244 pp.

Takiya, D.M. 2023. **Auchenorrhyncha**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/508>. Acesso: 11/mai/2023.

Takiya, D.M. & D.A. Dmitriev 2007. **An interactive key to genera of the tribe Proconiini.** <http://takiya.speciesfile.org/key.asp?key=Proconia&lng=En&i=1&keyN=1>. Acesso: 15/fev/2019.

Takiya, D.M.; P.L. Tran; C.H. Dietrich & N.A. Moran 2006. Co-cladogenesis spanning three phyla: leafhoppers (Insecta: Hemiptera: Cicadellidae) and their dual bacterial symbionts. **Molecular Ecology** 15: 4175–4191.

Takiya, D.M.; R.R. Cavichioli; G. Mejdalani *et al.* 2023. **Cicadellidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/716>. Acesso: 1/mai/2023.

Tallamy, D.W. & C. Schaefer 1997. Maternal care in the Hemiptera: ancestry, alternatives, and current adaptative value, pp. 94–115. *In*: J.C. Choe & B. J. Crespi (eds). **The evolution of social behavior in insects and arachnids**. Cambridge, Cambridge University Press, 541 pp.

Tatarnic, N.J. & G. Cassis 2012. The Halticini of the world (Insecta: Heteroptera: Miridae: Orthotylinae): generic reclassification, phylogeny, and host plant associations. **Zoological Journal of the Linnean Society** 164:558–658.

Tavella, L. & A. Arzone 1992. Aspetti nutrizionali in *Zyginidia pullula* (Boheman), *Empoasca vitis* (Goethe) e *Graphocephala fennahi* Young (Homoptera Auchenorrhyncha). **Bollettino di Zoologia Agraria e di Bachicoltura S. II** 24: 137–146.

Tavella, L. & A. Arzone 1993. Comparative morphology of mouth parts of *Zyginidia pullula*, *Empoasca vitis*, and *Graphocephala fennahi* (Homoptera, Auchenorrhyncha). **Bollettino di Zoologia** 60: 33–39.

Thomas, D.B. 1992. **Taxonomic synopsis of the Asopinae Pentatomidae (Heteroptera) of the Western Hemisphere**. Thomas Say Publications in Entomology, Monograph 16. Lanham, MD, The Entomological Society of America, 156 pp.

Tian, Y.; W. Zhu; M. Li; Q. Xie & W. Bu 2008. Influence of data conflict and molecular phylogeny of major clades in Cimicomorphan true bugs (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 47: 581–597.

Todd, E.L. 1955. A taxonomic revision of the family Gelastocoridae (Hemiptera). **University of Kansas Science Bulletin** 37: 277–475.

Truxal, F.S. 1949. A study of the genus *Martarega* (Hemiptera, Notonectidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** 22(1): 1–24.

Truxal, F.S. 1953. A revision of the genus *Buenoa* (Hemiptera, Notonectidae). **University of Kansas Science Bulletin** 35: 1351–1523.

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

Urban, J.M. & J.R. Cryan 2009. Entomologically famous, evolutionarily unexplored: the first phylogeny of the lanternfly family Fulgoridae (Insecta: Hemiptera: Fulgoroidea). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 50: 471–484.

Urban, J.M. & J.R. Cryan 2012. Two ancient bacterial endosymbionts have coevolved with the planthoppers (Insecta: Hemiptera: Fulgoroidea). **BMC Evolutionary Biology** 12(1): 87.

Urban, J.M.; C.R. Bartlett & J.R. Cryan 2010. Evolution of Delphacidae (Hemiptera: Fulgoroidea): combined-evidence phylogenetics reveals importance of grass host shifts. **Systematic Entomology** 35(4): 678–691.

Usinger, R.L. 1941. Key of the subfamilies of Naucoridae with a generic synopsis of the new subfamily Ambrysinae. **Annals of the Entomological Society of America** 34: 5–16.

Usinger, R.L. 1943. A revised classification of the Reduvioidea with a new subfamily from South America (Hemiptera). **Annals of the Entomological Society of America** 36: 502–618.

Usinger, R.L. 1945. Classification of the Enicocephalidae (Hemiptera, Reduvioidea). **Annals of Entomological Society of America** 38:321–342.

Usinger, R.L. 1966. **Monograph of Cimicidae (Hemiptera-Heteroptera).** Thomas Say Publications in Entomology, Monograph 7. Lanham, MD, The Entomological Society of America, 585 pp.

Usinger, R.L. & R. Matsuda 1959. **Classification of the Aradidae (Hemiptera-Heteroptera).** London, British Museum of Natural History, 410 pp.

Usinger, R.L. & P. Wygodzinsky 1964. Description of a new species of *Mendanocoris* Miller, with notes on the systematic position of the genus (Reduviidae, Hemiptera, Insecta). **American Museum Novitates** 2204: 1–13.

van Doesburg Jr., P.H. 1968. **A revision of the New World species of *Dysdercus* Guérin-Méneville (Heteroptera, Pyrrhocoridae)**. Leiden, E.J. Brill, 215 pp.

van Doesburg Jr., P.H. & D. Forero 2012. Revision of the genus *Salyavata* Amyot & Audinet-Serville, 1843 (Heteroptera: Reduviidae: Salyavatinae). **Zoologische Mededelingen** 86: 515–568.

Varma, A. & V.G. Malathi 2003. Emerging geminivirus problems: a serious threat to crop production. **Annals of Applied Biology** 142(2): 145–164.

Viegas, E.F.G. 2019. **Estudo taxonômico de Achilixiidae Muir, 1923 (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Fulgoroidea) no Brasil**. Dissertação de Mestrado. Manaus, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 129 pp.

Viegas, E.F.G. & R. Ale-Rocha 2019. A review of the Neotropical genus *Amazobenna* Penny, 1980 with description of a new species and description of the male of *Amazobenna reticulata* Penny, 1980 (Hemiptera: Fulgoromorpha: Cixiidae). **Zootaxa** 4577: 561–570.

Viegas, E.F.G. & R. Ale-Rocha 2022. Study of the Neotropical genus *Bennarella* Muir, 1930 with description of six new species (Hemiptera: Fulgoromorpha: Cixiidae). **Zootaxa** 5124(2): 155-187. doi: 10.11646/Zootaxa.5124.2.3

Viegas, E.F.G.; R. Ale-Rocha & D.M. Takiya 2021. First record of *Loisirella* Holzinger, Holzinger & Egger, 2013 and description of a new species from Brazil (Hemiptera: Fulgoromorpha: Cixiidae). **Zootaxa** 5072: 88–94.

Villiers, A. 1960. Revision des *Systelloderes* Africains. **Revue Française de Entomologie** 27:155–162.

Volpi, L.N. & M.C. Coscarón 2010. Catalog of Nabidae (Hemiptera: Heteroptera) for the Neotropical Region. **Zootaxa** 2513: 50–68.

von Dohlen, C.D. & N.A. Moran 1995. Molecular phylogeny of the Homoptera: a paraphyletic taxon. **Journal of Molecular Evolution** 41: 211–223.

Wang, M.; Y. Zhang & T. Bourgoin 2016. Planthopper family Issidae (Insecta: Hemiptera: Fulgoromorpha): linking molecular phylogeny with classification. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 105: 224–234.

Wang, Y.; F.F.F. Moreira; D. Rédei; P. Chen; S.M. Kuechler; J. Luo; Y. Men; H. Wu & Q. Xie 2021. Diversification of true water bugs revealed by transcriptome-based phylogenomics. **Systematic Entomology** 46: 339–356.

Weaver, E.C.; E.T. Clarke & N. Weaver 1975. Attractiveness of an assassin bug to stingless bees. **Journal of the Kansas Entomological Society** 48: 17–18.

Weintraub, P.G. & L. Beanland 2006. Insect vectors of phytoplasmas. **Annual Review of Entomology** 51: 91–111.

Weirauch, C. 2003. Pedicellar structures in Reduviidae (Heteroptera): comments on cave organ and trichobothria. **European Journal of Entomology** 100: 571–580.

Weirauch, C. 2006. Metathoracic glands and associated evaporatory structures in Reduvioidea (Heteroptera: Cimicomorpha), with observation on the mode of function of the metacoxal comb. **European Journal of Entomology** 103: 97–108.

Weirauch, C. 2007. Hairy attachment structures in Reduviidae (Cimicomorpha, Heteroptera), with observations on the fossula spongiosa in some other Cimicomorpha. **Zoologischer Anzeiger** 246: 155–157.

Weirauch, C. 2008a. Cladistic analysis of Reduviidae (Heteroptera: Cimicomorpha) based on morphological characters. **Systematic Entomology** 33: 229–274

Weirauch, C. 2008b. From four- to three-segmented labium in Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera). **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae** 48: 331–344.

Weirauch, C. & J.B. Munro 2009. Molecular phylogeny of the assassin bugs (Hemiptera: Reduviidae), based on mitochondrial and nuclear ribosomal genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 53: 287–99.

Weirauch, C. & R.T. Schuh 2011. Systematics and evolution of Heteroptera: 25 years of progress. **Annual Review of Entomology** 56: 487–510.

Weirauch, C.; R.T. Schuh; G. Cassis & W.C. Wheeler 2018. Revisiting habitat and lifestyle transitions in Heteroptera (Insecta: Hemiptera): insights from

a combined morphological and molecular phylogeny. **Cladistics** 35(1): 67–105.

Weirauch, C.; J.M. Bérenger; L. Berniker; D. Forero; M. Forthman; S. Frankenberg; A. Freedman; E. Gordon; R. Hoey–Chamberlain; W.S. Hwang; A. Michael; O. Udah; C. Watson; G. Zhang & J. Zhang 2014. An illustrated identification key to assassin bug subfamilies and tribes (except Emesinae). **Canadian Journal of Arthropod Identification** 26: 1–115.

Weirauch, C.; G. Zhang; D. Forero & J.M. Bérenger 2021. Living on a sticky trap: natural history and morphology of *Bactrodes* assassin bugs (Insecta: Hemiptera: Reduviidae: Bactrodinae). **Journal of Natural History** 55 (5-6): 341–363.

Wheeler Jr., A.G. 2000a. Predacious plant bugs (Miridae), pp. 657–693. *In*: C.W. Schaefer & A.R. Panizzi (eds). **Heteroptera of economic importance**. Boca Raton, CRC Press, 829 pp.

Wheeler Jr., A.G. 2000b. Plant bugs (Miridae) as plant pests, pp. 37–83. *In*: C.W. Schaefer & A.R. Panizzi (eds). **Heteroptera of economic importance**. Boca Raton, CRC Press, 829 pp.

Wheeler Jr., A.G. 2001**. Biology of plant bugs (Hemiptera: Miridae). Pests, predators, opportunists.** Ithaca, Cornell University Press, 507 pp.

Wheeler, W.C.; R.T. Schuh & R. Bang 1993. Cladistic relationships among higher groups of Heteroptera: congruence between morphological and molecular data sets. **Entomologica Scandinavia** 24: 121–137.

Willemse, L. 1985. A taxonomic revision of the New World species of *Sirthenea* (Heteroptera: Reduviidae: Peiratinae). **Zoologische Verhandelingen** 215: 1–67.

Williams, D.J. 1998 Mealybugs of the genera *Eumyrmococcus* Silvestri and *Xenococcus* Silvestri associated with the ant genus *Acropyga* Roger and a review of the subfamily Rhizoecinae (Hemiptera, Coccoidea, Pseudococcidae). **Bulletin of the Natural History Museum**. Entomology Series (London) 67: 1-64.

Williams, D.J. 2004 A synopsis of the subterranean mealybug genus *Neochavesia* Williams and Granara de Willink (Hemiptera: Pseudococcidae: Rhizoecinae). Journal of Natural History 38(22): 2883-2899.

Williams, D.J. & M.C. Granara de Willink 1992. **Mealybugs of Central and South America.** Wallingford, CAB International, 635 pp.

Williams, D.J & C.J. Hodgson 2014. The case for using the infraorder Coccomorpha above the superfamily Coccoidea for the scale insects (Hemiptera: Sternorrhyncha). **Zootaxa** 3869(3): 348–350.

Wilson, M.R. 1989. The planthopper family Achilixiidae (Homoptera, Fulgoroidea): a synopsis with a revision of the genus *Achilixius*. **Systematic Entomology** 14: 487-506.

Wilson, M.R.; J.A. Turner & S.H. McKamey 2009. **Sharpshooter leafhoppers of the World (Hemiptera: Cicadellidae subfamily Cicadellinae).** National Museum Wales. <http://naturalhistory.museumwales.ac.uk/Sharpshooters>. Acesso: 30/mar/2019.

Wolff, V.R.S. & J. Ketterl 2005. *Phoenicococcus cribiformes* sp. nov. (Hemiptera, Phoenicococcidae) em *Araucaria angustifolia* (Bertol.) (Araucariaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Insecta Mundi** 19: 1–3.

Wolff, V.R.S.; S. Witter & B.B. Lisboa 2015. Reporte de *Stigmacoccus paranaensis* Foldi (Hemiptera, Stigmacoccidae), insecto escama asociado con la producción de miel de mielato en Rio Grande do Sul, Brasil. **Insecta Mundi** 434: 1–7.

Wu, Y.Z.; D. Rédei; J. Eger Jr *et al*. 2018. Phylogeny and the colourful history of jewel bugs (Insecta: Hemiptera: Scutelleridae). **Cladistics** 34: 502–516.

Wygodzinsky, P. 1944. Contribuição ao conhecimento do gênero "*Elasmodema*" Stål, 1860 (Elasmodesmidae, Reduvioidea, Hemiptera). **Revista Brasileira de Biologia** 4: 193–213.

Wygodzinsky, P. 1948. On some "Reduviidae" belonging to the Naturhistorisches Museum at Vienna (Hemiptera). **Revista Brasileira de Biologia** 8(2): 209–224.

Wygodzinsky, P. 1966. A monograph of the Emesinae (Reduviidae, Hemiptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 133: 1–614.

Wygodzinsky, P.W. & S. Lodhi 1989. Atlas of antennal trichobothria in the Pachynomidae and Reduviidae (Heteroptera). **Journal of the New York Entomological Society** 97: 371–393.

Wygodzinsky, P. & K. Schmidt 1991. Revision of the New World Enicocephalomorpha (Heteroptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 200: 1–265.

Yao, Y.-Z.; D. Ren; D.A. Rider & W.-Z. Cai 2012. Phylogeny of the infraorder Pentatomomorpha based on fossil and extant morphology, with description of a new fossil family from China. **PLoS ONE** 7(5): e37289.

Yonke, T.R. 1991. Order Hemiptera, vol. 2, pp. 22–65. *In*: F.W. Stehr (ed.). **Immature insects**. Dubuque, Iowa, Kendall/Hunt Publishing, 975 pp.

Yoshizawa, K. & T. Saigusa 2001. Phylogenetic analysis of paraneopteran orders (Insecta: Neoptera) based on forewing base structure, with comments on monophyly of Auchenorrhyncha (Hemiptera). **Systematic Entomology** 26: 1-13.

Zanuncio, J.C.; W. de S. Tavares; B.V. Fernandes; C.F. Wilcken; T.V. Zanuncio 2014. Production and use of Heteroptera predators for the biological control of Eucalyptus pests in Brazil. **Ekoloji** 23 (91) 98–104.

Zhang, G. & C. Weirauch 2013a. Molecular phylogeny of Harpactorini (Insecta: Reduviidae): correlation of novel predation strategy with accelerated evolution of predatory leg morphology. **Cladistics** 30: 339–351.

Zhang, G. & C. Weirauch 2013b. Sticky predators: a comparative study of sticky glands in harpactorine assassin bugs (Insecta: Hemiptera: Reduviidae). **Acta Zoologica** 94: 1–10.

Zhang, J.; C. Weirauch; G. Zhang & D. Forero 2015. Molecular phylogeny of Harpactorinae and Bactrodinae uncovers complex evolution of sticky trap predation in assassin bugs (Heteroptera: Reduviidae). **Cladistics** 32(5): 538–554.

Zhang, G.; E.R. Hart & C. Weirauch 2016. A taxonomic monograph of the assassin bug genus *Zelus* Fabricius (Hemiptera: Reduviidae): 71 species based on 10,000 specimens. **Biodiversity Data Journal** 4: e8150.

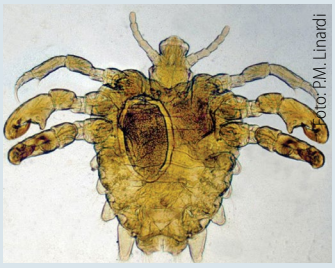
Zrzavý, J. 1990. Antennal trichobothria in Heteroptera: a phylogenetic approach. **Acta Entomologica Bohemoslovaca** 87: 321–325.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 26
PSOCODEA NOVACK, 1890

Psocidae: *Poecilopsocus* sp.

Psocidae: *Dyctiopsocus pennicornis*



Pthiridae: *Pthirus pubis*, fêmea

Pediculidae: *Pediculus capitis*, fêmea

Alberto M. Silva-Neto INPA, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0002-4522-3756

Alfonso N. Garcia Aldrete *in memorian*

Edward L. Mockford Illinois State University, Illinois, EUA

Pedro Marcos Linardi UFMG, Departamento de Parasitologia, Belo Horizonte, MG

Etimologia. Do grego *psoco*; "*psochein*" = triturar, roer; *odes*: sufixo grego relacionado à semelhança. Refere-se ao hábito de a maioria de seus membros de roer o alimento.

Diagnose. Insetos hemimetábolos, terrestres, variam de 0,3 a 11 mm de comprimento, parte de seus representantes de vida livre e parte ectoparasitos de aves e mamíferos. Antenas com dispositivo facilitador de ruptura dos flagelômeros. Cibário e hipofaringe especializados em absorver vapor de água e cardo ausente. Asas presentes ou ausentes.

Introdução. A ordem de insetos Psocodea engloba os dois grupos historicamente reconhecidos como as ordens Psocoptera (de vida livre) e Phthiraptera (ectoparasitas) que foram tratados como ordens separadas ao longo do tempo. Entretanto, estudos com análises filogenéticas, com dados morfológicos e moleculares, comprovaram que Psocoptera e Phthiraptera constitui um grupo natural (Lyal 1985; Yoshizawa & Johnson 2003, 2006, 2010; Johnson *et al.* 2004, 2018; ver também capítulo 3 de filogenia deste livro). Os representantes de Phthiraptera (piolhos parasitas de aves e mamíferos) evoluíram de uma linhagem que se originou da subordem de Psocoptera denominada Troctomorpha e com isso deixaram de ser animais de vida livre, com hábitos alimentares que incluíam detritos de origem animal e vegetal, filmes de cianobactérias, fungos e líquens (Broadhead & Richards 1982) e passaram a ser ectoparasitos obrigatórios de aves e mamíferos, incluindo agora em seus hábitos alimentares restos de pele, penas e secreções sanguíneas (Price *et al.* 2003). Indícios atuais desta transição são muitas vezes inferidos por meio de inúmeros registros de espécies de Liposcelididae (Troctomorpha) encontrados nas penas e nos ninhos de aves e na pelagem de mamíferos (New 1972d; Lienhard 1986; Baz 1990). Ainda não há um consenso com relação à subordinação de Phthiraptera dentro da subordem Troctomorpha (Psocoptera) e nem há uma proposta taxonômica para organizar os grupos subordinados (subordens) de Psocodea. Por isso, e pelo fato de os especialistas de Psocoptera e de Phthiraptera realizarem procedimentos muito distintos com relação a metodologia dos estudos taxonômicos para cada grupo, é utilizado aqui o artifício de tratar os dois grupos, Psocoptera e Phthiraptera, ainda de forma independente no presente capítulo. Nesta nova classificação, a ordem Psocodea inclui 10.937 espécies atuais no mundo e 1.011 no Brasil.

Como citar: Silva-Neto, A.M.; Aldrete, A.N.G.; Mockford, E.L.; Linardi, P.M. 2024. Cap. 26, Psocodea Novack, 1890, pp. 457-483. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c26

PSOCOPTERA SHIPLEY, 1904

Alberto M. Silva-Neto INPA, Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0002-4522-3756
Alfonso N. Garcia Aldrete *in memorian*
Edward L. Mockford Illinois State University, Illinois, EUA

Etimologia. Do grego *psoco*; "*psochein*" = triturar, roer; *pteron* = asa. Refere-se ao hábito dos psocópteros de roer o alimento.

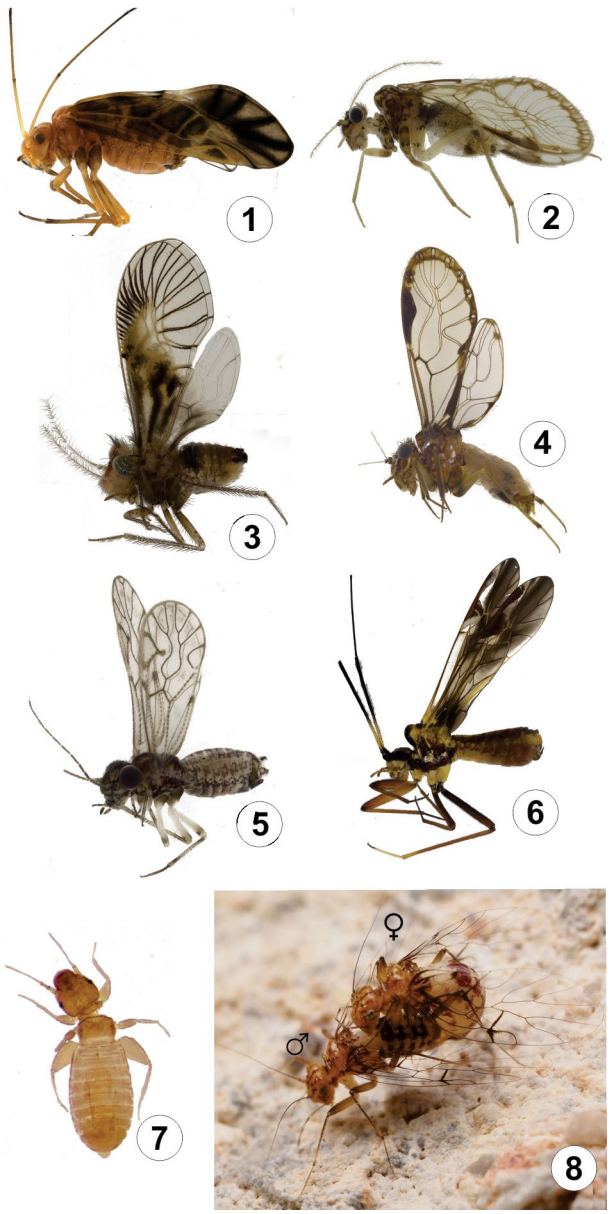
Diagnose. Insetos hemimetábolos, terrestres, variam de 2 a 10 mm de comprimento. Cabeça grande e móvel. Antena filiforme. Pós-clípeo bulboso. Mandíbulas assimétricas. Maxila com lacínia livre, alongada. Palpo labial reduzido. Asas, quando presentes, membranosas, mantidas em forma de telhado sobre o abdômen quando em repouso. Venação simples. Formas braquípteras e ápteras são comuns. Tarsos dímeros ou trímeros nos adultos, dímeros nas ninfas. Cerco ausente.

Introdução. Os psocópteros não têm nomes populares no Brasil sendo conhecidos popularmente em outros países como piolhos dos livros, piolhos das cascas de árvores ou psocídeos (Silva-Neto *et al*. 2014a). Em algumas classificações mais antigas foram tratados como Corrodentia ou Copeognatha. São cosmopolitas, com maior diversidade nos trópicos e áreas circuntropicais. Até o final de 2014, haviam sido descritas 5.941 espécies em 485 gêneros no mundo (Mockford 2018). O número real de espécies existentes deve duplicar. Para o Brasil, foram registradas 491 espécies em 97 gêneros, de 30 famílias. Electrentomidae e Compsocidae apesar de terem grande potencial de presença no Brasil ainda não foram registradas (Garcia Aldrete & Mockford 2009; Silva-Neto & García Aldrete 2020 e Silva-Neto *et al*. 2022). No Brasil há grande número de novas espécies ainda a serem descritas, o número real devendo atingir ao menos 2 mil espécies.

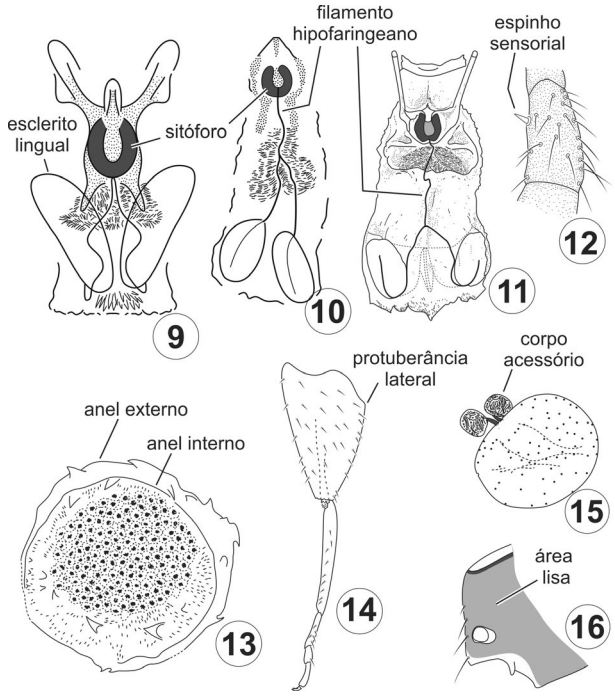
Os registros de fósseis feitos por Carpenter (1992) incluem sete famílias do Permiano (Lophioneuridae, Martynopsocidae, Permopsocidae, Psocidiidae, Surijokopsocidae, Zygopsocidae e Archipsyllidae), mas a inclusão dessas famílias em Psocoptera é questionável. É seguro que Psocoptera é do final do Triássico, onde Asienthomidae foi descrita (Carpenter 1992). Os primeiros psocópteros verdadeiros conhecidos são do âmbar Cretáceo, com o estabelecimento no Oligoceno das famílias Amphientomidae, Elipsocidae, Liposcelididae, Mesopsocidae, Pachytroctidae, Amphipsocidae, Pseudocaeciliidae, Psocidae, Trogiidae, Psyllipsocidae e Lepidopsocidae, sem muitas alterações na composição da fauna do grupo desde então (Mockford 1969; Carpenter 1992).

A página web mantida por Yoshizawa (s.d.) contém informações sobre pesquisadores, trabalhos em andamento e atualizações bibliográficas. Johnson *et al.* (2022) é um banco de dados taxonômico que inclui dados para Psocodea incluindo sinonímias e citações para todas as espécies reconhecidas, incluindo fósseis e bibliografia. Para informações taxonômicas e de distribuição das espécies brasileiras veja Silva-Neto *et al.* (2022).

Morfologia (adultos). A maioria dos membros de Psocoptera possui corpo quase cilíndrico, cabeça hipognata e abdômen levemente globoso (Figs 26.1–6). Em Liposcelididae, o corpo é achatado dorso-ventralmente e a cabeça, prognata (Fig. 26.7). Olhos compostos bem desenvolvidos. Três ocelos entre os olhos, agrupados em um triângulo ocelar ou separados. Pós-clípeo bulboso, com sulco antenal lateral. Antena filiforme, com mais



Figuras 26.1–8. Psocoptera, hábitos. **1**, Psocidae, *Blaste* sp.; **2**, Ptiloneuridae, *Ptiloneura baiana* (Silva-Neto, García Aldrete & Rafael); **3**, Epipsocidae, *Neurostigma* sp.; **4**, Ptiloneuridae, *Euplocania quinquedivisa* Silva-Neto, García Aldrete & Rafael; **5**, Philotarsidae, *Aaroniella* sp., **6**, Psocidae, *Thyrsophorus* sp., **7**, Liposcelididae, *Liposcelis* sp., **8**, Prionoglaridídae, *Neotrogla curvata* Lienhard & Ferreira, em cópula. Fonte: fig. 8, K. Yoshizawa.



Figuras 26.9–16. Psocoptera, morfologia. **9–11**, hipofaringe: **9**, Trogiomorpha; **10**, Troctomorpha; **11**, Psocomorpha. **12**, segundo palpômero maxilar, Lepidopsocidae, *Soa flaviterminata* Enderlein. **13**, saco espermático com área esclerosada, Lepidopsocidae, *Neolepolepis* sp. **14**, perna posterior, Liposcelididae, *Liposcelis* sp. **15**, espermateca, Psoquillidae, *Rhyopsocus* sp. **16**, órgão coxal (órgão de Pearman), Amphientomidae *Seopsocus* sp.

de 18 artículos na subordem Trogiomorpha, 13 na subordem Troctomorpha (alguns com anulação secundária) e 11 na subordem Psocomorpha. Labro às vezes com duas linhas esclerosadas longitudinais (características de Epipsocetae), com número variável de sensores (sensilas) internos distais, placoides e/ou tricoides (Fig. 26.30), geralmente alinhados. Labro às vezes com uma pequena apófise membranosa, o estilo labral látero-distal. Mandíbula com área molar bem desenvolvida. Palpo maxilar com quatro artículos e palpo labial com um ou dois. Lacínia livre, alongada, sua extremidade distal com uma cúspide mediana pequena e uma cúspide externa ou lateral bem desenvolvida, com modificações variadas (Figs 26.23–24), frequentemente com dentículos; possui músculos distais para fixá-la à cápsula cefálica, com a provável função de sustentar a cabeça enquanto as mandíbulas raspam e fragmentam o alimento. Sobre o lábio, está a hipofaringe, uma língua membranosa com dois escleritos linguais; de cada esclerito, surge um filamento esclerosado, que fica um tanto separado ou se funde com o outro, formando um esclerito bem esclerosado, o sitóforo (= esclerito cibarial), característico dos psocópteros, em forma de "morteiro", localizado na entrada do esôfago (Figs 26.11–13). Protórax reduzido, meso e metatórax bem desenvolvidos, com epímero e episterno bem definidos como lobos tergais. Pernas simples, não modificadas, cursoriais, com tarsos dímeros ou trímeros. Coxa posterior geralmente com órgão coxal (= órgão de Pearman) (Fig. 26.16), que consiste em uma área áspera e uma área lisa (*tympanum*) cuja função não é conhecida, mas se julga ser estridulatória. Asas geralmente bem desenvolvidas, mantidas em forma de telhado, raramente mantidas planas sobre o abdômen. Venação simples, com poucas veias transversais. Asa anterior com a veia Rs geralmente com dois ramos, R_{2+3} e R_{4+5}; M geralmente com três ramos; CuA com dois ramos (CuA_1 e CuA_2), geralmente formando a célula cua (= *areola postica*), e uma ou duas veias anais (Figs 26.17–18). Venação da asa posterior mais simples.

Abdômen com 10 segmentos, predominantemente membranoso, cilíndrico ou levemente globoso, principalmente em fêmeas grávidas; achatado dorso-ventralmente em Liposcelididae. O telson corresponde a um epiprocto dorsal e dois paraproctos laterais. Na maioria dos psocópteros, o último tergo (IX+X) e a extremidade distal do tergo VIII são bem esclerosados, formando o clúnio. As famílias de Psocomorpha, Caeciliusidae, Stenopsocidae, Amphipsocidae, Pseudocaeciliidae e Trichopsocidae, todos habitantes de folhagens, possuem vesículas adesivas ventrais (Fig. 26.35).

A genitália masculina compreende o hipândrio e o falossomo (Fig. 26.52). O hipândrio (esterno IX) é, em muitos casos, uma placa sob a qual está o falossomo, que pode ser muito diferenciado, com apófises esclerosadas e clasper laterais. O falossomo consiste em um par de braços basais, geralmente fundidos na base e divididos em dois ramos distalmente. Os parâmeros internos geralmente se fundem distalmente, formando o arco edeagal; os parâmeros externos geralmente são dilatados distalmente e com poros. A extremidade distal do canal peniano é um saco, o endofalo, posicionado entre os parâmeros internos. Sua parede pode ser membranosa, granulosa, denticulada ou com esclerosações, neste último caso constituindo a rádula (Figs 26.39–42). Variações do esquema mais generalizado são encontradas em diferentes grupos.

Genitália feminina consiste em uma placa subgenital (esterno VIII) e três pares de valvas ovipositoras (gonapófises). A valva 1, geralmente delgada, fixa-se ao tergo VIII; a valva 2 tem forma variada e fixa-se ao tergo IX; a valva 3, geralmente larga, fixa-se ao tergo IX (Figs 26.59–61). O esterno IX forma o teto da câmara genital, onde se abre o duto espermático, ou espermáporo, geralmente circundado por uma área esclerosada, o esclerito do espermáporo. A placa subgenital frequentemente termina posteriormente em lobos ou protuberâncias (Figs 26.50–51, 62–63).

Imaturos. Os ovos são colocados isoladamente, desprotegidos, geralmente fixados ao substrato ou em grupos, geralmente cobertos com seda ou detritos e, nesse caso, com fragmentos fecais líquidos eliminados pela fêmea sobre os ovos. O líquido é absorvido rapidamente pelo substrato, enquanto a fêmea às vezes trabalha uma escultura sobre a superfície da massa de ovos.

A eclosão geralmente envolve o uso de um ovirruptor, uma estrutura afiada ou denteada na fronte da protoninfa. O ovirruptor pulsa contra o córion, causando uma pequena fenda. A primeira muda ocorre logo à saída do ovo, quando a ponta da extremidade da cutícula da protoninfa é fixada pela fenda do córion. Os imaturos geralmente passam por seis ínstares, mas podem ocorrer menos. As ninfas são semelhantes aos adultos, geralmente menos pigmentadas e ocupam o mesmo nicho. Antena do primeiro ínstar com nove artículos em Troctomorpha e oito em Psocomorpha. Tarsos sempre dímeros. Alguns Psocidae e Myopsocidae possuem cerdas dorsais glandulares, assim as ninfas ficam frequentemente cobertas com detritos dorsalmente. Ninfas geralmente solitárias, mas algumas associações gregárias ocorrem

em espécies de *Psococerastis* Pearman e *Cerastipsocus* Kolbe. O comportamento gregário pode ser uma defesa contra predadores e para evitar a desidratação, e desaparece no estágio adulto.

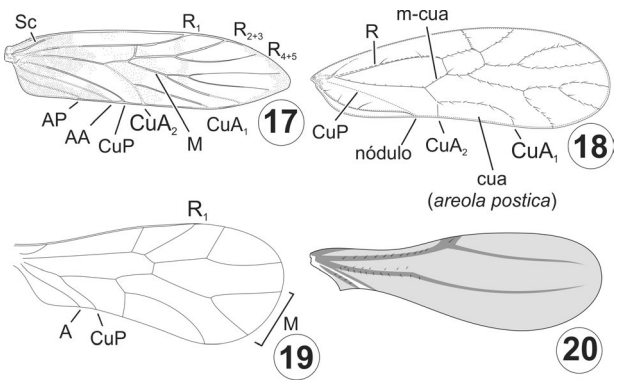
Biologia. Há evidências de que as fêmeas de várias espécies produzem feromônios sexuais. Em geral, o macho faz uma busca exaustiva nas proximidades da fêmea receptiva, que permanece imóvel. Ao localizar a fêmea, o macho faz a cavalgadura ou se posiciona por baixo da fêmea. Após o contato das genitálias, o macho permanece na posição ventral ou move-se para a posição dorsal ou para a direção oposta à da fêmea. Dois tipos de cópula têm sido observados quanto ao tempo: um que dura poucos segundos, quando um espermatóforo sólido é passado para a fêmea, e o outro que dura de meia hora até uma hora quando o esperma é passado na forma líquida. O ducto da espermateca geralmente é tão estreito que os espermatozoides passam individualmente pelo canal. Em várias famílias das subordens Trogiomorpha e Troctomorpha, o esperma fica envolto por uma membrana dentro do saco espermático. Nessas formas, o saco espermático geralmente tem estruturas rígidas (Fig. 26.13) na parede interna, que cortam a membrana quando o esperma está para ser expelido. Um caso curioso e único dentro de Insecta foi reportado por Yoshizawa *et al*. (2014) no qual, no gênero *Neotrogla* Lienhard, com ocorrência em cavernas brasileiras, são as fêmeas que possuem um órgão introdutório de cópula denominado pelos autores de ginossomo. A parte esclerosada apical do ginossomo, que possui a abertura do ducto espermático, penetra profundamente no macho e sua ponta se encaixa na abertura do ducto seminal, no qual a fêmea, posicionada sobre o macho (Fig. 26.8) pode segurá-lo firmemente usando o ginossomo e os paraproctos.

A maioria se reproduz sexualmente, mas é comum a telitoquia. Em algumas espécies, os machos são desconhecidos ou excessivamente raros e em outras os machos restringem-se a uma pequena área da distribuição geográfica; nesse caso, a maioria das fêmeas é telítoca. Em alguns casos, as fêmeas telítocas são diferenciadas das fêmeas sexuais da mesma espécie por pequenas diferenças morfológicas. Telitoquia facultativa tem sido observada, mas é rara.

A maioria dos psocópteros é ovípara, entretanto a viviparidade é conhecida em dois gêneros de Archipsocidae (*Archipsocopis* Badonnel e *Pseudarchipsocus* Mockford) e em um gênero de Trogiidae (*Cerobasis* Kolbe) (Jentsch 1936; Mockford 1957).

Logo após a emergência, as ninfas devem preocupar-se com a alimentação, balanço hídrico e com predadores. São herbívoras ou fungívoras. As herbívoras geralmente vivem em troncos e ramos de árvores ou sobre superfície de pedras e geralmente se alimentam de algas verdes e líquens. As espécies que vivem na superfície das folhas, vivas ou mortas, geralmente se alimentam de fungos diminutos. Algumas espécies que vivem sob casca de árvores alimentam-se de ovos de outros insetos e de algas. Espécies de *Echmepteryx* Aaron alimentam-se de seus próprios ovos se não forem bem protegidos.

O balanço hídrico é mantido por um mecanismo exclusivo encontrado em quase todos os psocópteros (Rudolph 1982a, b). Com umidade relativa alta, os escleritos linguais, no lado ventral da hipofaringe, são mantidos fora da boca. Sua superfície é coberta por uma glicoproteína que coleta partículas de água



Figuras 26.17–20. Psocoptera, asa anterior. **17**, Amphientomidae, *Lithoseopsis hystrix* (Mockford); **18**, Psyllipsocidae, *Psyllipsocus* sp.; **19**, Pachytroctidae, *Pachytroctes* sp.; **20**, Liposcelididae, *Embidopsocus* sp.

da atmosfera. A água é rapidamente absorvida, por força capilar dos filamentos hipofaringeanos, que passa ao canal alimentar e, assim, é ingerida. Em condições desfavoráveis, com umidade do ar muito baixa, uma condição favorável durante curto período de tempo em seu ciclo diário é suficiente para que haja absorção de água e a sobrevivência da espécie.

Há várias formas dos psocópteros evitarem os predadores. A mais importante é a coloração ou formas crípticas, que os confundem com o substrato, tanto em ninfas quanto em adultos. Exceção ocorre com alguns habitantes de cavernas (por exemplo, algumas espécies de *Psyllipsocus* Selys-Longchamps e formas que habitam sob casca de árvores, com espécimes brancos pela ausência de pigmentação). A coloração críptica combinada com a agilidade de locomoção e parada abrupta ocorre em espécies que habitam sob casca de árvores e de pedras, em membros de Amphientomidae, Compsocidae, Lepidopsocidae, Ptiloneuridae e Epipsocidae. Em ninfas e em fêmeas macrópteras de algumas espécies de Psocidae e Mesopsocidae, o abdômen assemelha-se a um espinho ou cicatriz nos ramos. Em poucos gêneros de Psocidae, as ninfas camuflam-se cobrindo o corpo com detritos, que são refeitos após cada muda. Mimetismo até o momento foi raramente observado, mas estudos mais aprofundados encontram-se em andamento. Há evidências de que alguns membros de Caeciliusidae, Amphipsocidae e Calopsocidae, mimetizam besouros. Algumas formas de Caeciliusidae e Lachesillidae mimetizam formigas (New & Lienhard 2006).

Muito pouco se sabe sobre a sazonalidade nos trópicos. Alguns poucos estudos sugerem que, onde ocorrem fortes mudanças sazonais, algumas espécies reagem com flutuações populacionais e outras não, e que pode haver mudanças populacionais mais marcantes entre os habitantes das copas das árvores do que os habitantes dos estratos inferiores da floresta (Wolda & Broadhead 1985).

Os psocópteros foram classificados em seis grupos quanto ao hábitat em que vivem (ver García Aldrete 1990): (1) folhagem viva; (2) folhagem morta; (3) serapilheira do solo; (4) cascas de árvores; (5) superfície de rochas; e (6) habitações humanas. Ninhos de aves e de mamíferos incluem-se no grupo 2 ou grupo 3. Os que vivem da serapilheira foram divididos por New (1969) em três grupos ecológicos: (a) habitantes primários – passam toda a vida na serapilheira e não frequentam outro hábitat; (b)

habitantes secundários – com gerações em dois hábitats, um deles sendo a serapilheira; e (c) habitantes casuais –normalmente não se reproduzem e não são frequentes na serapilheira.

Classificação. Várias classificações foram propostas, mas aqui é adotada a de Lienhard & Smithers (2002a, b), com as modificações propostas por Schmidt & New (2004) para Elipsocidae e com modificações propostas para Trogiomorpha por Yoshizawa *et al.* (2006). Entre parênteses, segue o número de espécies registradas para o Brasil. Entre colchetes são famílias com grande potencial de presença no Brasil.

Subordem Trogiomorpha

Infraordem Atropetae
- Archaeatropidae
- Empheriidae
- Lepidopsocidae (14)
- Trogiidae (1)
- Psoquillidae (2)

Infraordem Psyllipsocetae
- Psyllipsocidae (19)

Infraordem Prionoglaridetae
- Prionoglarididae (4)

Subordem Troctomorpha

Infraordem Amphientometae
- [Electrentomidae]
- [Compsocidae]
- Protroctopsocidae
- Troctopsocidae (2)
- Musapsocidae (2)
- Amphientomidae (6)

Infraordem Nanopsocetae
- Liposcelididae (23)
- Pachytroctidae (6)
- Sphaeropsocidae

Subordem Psocomorpha

Infraordem Epipsocetae
- Epipsocidae (46)
- Dolabellopsocidae (19)
- Cladiopsocidae (6)
- Ptiloneuridae (56)
- Spurostigmatidae (1)

Infraordem Caeciliusetae
- Asiopsocidae (4)
- Caeciliusidae (23)
- Stenopsocidae (2)
- Amphipsocidae (14)
- Dasydemellidae (2)

Infraordem Homilopsocidea
- Lachesillidae (49)
- Ectopsocidae (6)
- Peripsocidae (8)
- Calopsocidae
- Trichopsocidae
- Archipsocidae (25)
- Pseudocaeciliidae (5)
- Bryopsocidae
- Philotarsidae (4)
- Elipsocidae (4)
- Sabulopsocidae
- Lesneiidae
- Mesopsocidae

Infraordem Psocetae
- Hemipsocidae (1)
- Psocidae (92)
- Psilopsocidae
- Myopsocidae (14)

Relações filogenéticas. Antes da proposta de Psocodea Mockford (1967) e Smithers (1972) reconheceram que Trogiomorpha deve ser grupo-irmão dos outros grupos remanescentes. Smithers (1972) apresentou ainda uma série de topologias para os táxons superiores e para os gêneros de cada família e colocou Epipsocetae como grupo-irmão do restante dos Psocomorpha. Em um estudo morfológico de Psocomorpha, Yoshizawa (2002) reconheceu Archipsocidae (elevada à infraordem), contrariamente, como grupo-irmão do restante dos Psocomorpha e Hemipsocidae (também elevada à infraordem) como grupo-irmão do conjunto das outras infraordens – Psocetae, Homilopsocidea, Epipsocetae e Caeciliusetae. Johnson & Mockford (2003), usando sequências de DNA, corroboraram o posicionamento basal de Archipsocidae. Posteriormente com a validação de Psocodea alguns estudos apresentaram algumas relações internas dos psocídeos em Psocodea nas quais Trogiomorpha apareceu como grupo irmão de um enorme clado contendo todos os outros membros de Psocodea, este clado por sua vez subdivide-se inicialmente em dois grandes grupos, um deles formado por Psocomorpha, que se mantém monofilético e outro clado com Troctomorpha surgindo em polifiletismo com os antigos representantes de Phthiraptera e internamente com Amphientometae, grupo irmão dos remanescentes (Yoshizawa & Johnson 2010; Johnson *et al.* 2018). Em Psocomorpha, Archipsocetae aparece como grupo-irmão de todos os outros remanescentes que por sua vez apresentam Caeciliusetae, Psocetae e Epipsocetae como monofiléticos e Homilopsocidea em parafiletismo com parte de seus representantes mais próximos de Caeciliusetae e a outra parte mais próxima de um clado formado por Epipsocetae e Psocetae (Yoshizawa & Johnson 2010; Johnson *et al.* 2018). O último trabalho de filogenia foi realizado por Moya *et al.* (2021) que corrobora Trogiomorpha e Psocomorpha como grupos monfiléticos e Troctomorpha como sendo parafilético, no qual a família Liposcelididae aparece como grupo irmão de Phthiraptera.

Importância. Apesar da densidade nos trópicos ser menor que em regiões temperadas, mesmo assim, os psocópteros têm um papel importante como consumidores primários e como saprófagos. Nas regiões temperadas, podem constituir grande parte da biomassa, com densidade equivalente a 6000 ind/m^2, como constatada em Yorkshire, Inglaterra, durante o verão. A biomassa de duas espécies de *Mesopsocus* Kolbe foi de 1.2 gr/m^2 da superfície da casca, comparável à biomassa de um antílope alimentando-se no campo (Turner 1974).

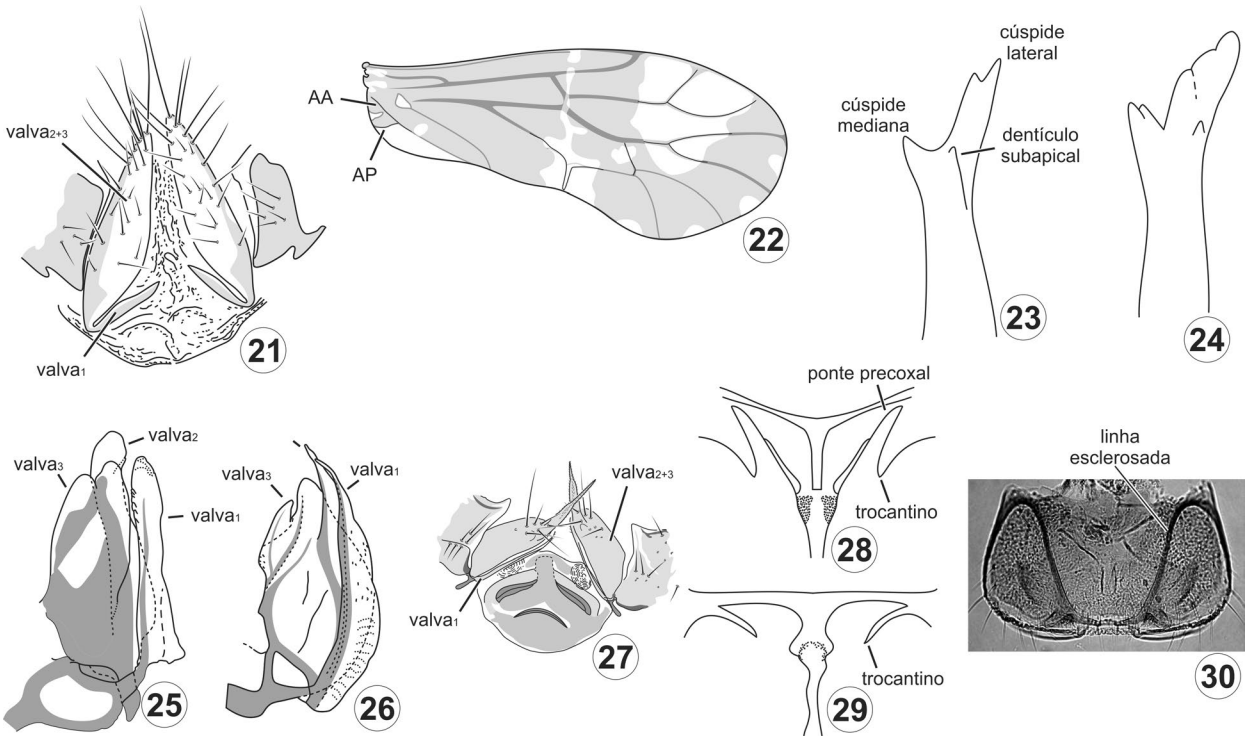
São importante fonte de alimento para outros animais, sendo predados por aves, lagartos, rãs, outros insetos e aracnídeos. Os ovos são atacados por himenópteros parasitoides (Mymaridae) (Mockford 1997; Lienhard 1998) e ninfas, por Braconidae.

Têm pouca importância econômica, embora possam tornar-se ocasionalmente pragas em livrarias, herbários, coleção de insetos ou em residências, quando a população aumenta. Algumas espécies associadas com grãos e frutas são consideradas pragas secundárias. Pequena perda de peso já foi documentada em grãos infestados por *Liposcelis bostrychophila* Badonnel. Mais que os danos causados, maior importância tem sido dada ao papel contaminante (Mockford 1993; García Aldrete & Gutiérrez Díaz 1995).

São prováveis hospedeiros intermediários de vermes platelmintos de ovinos (Allen 1973).

Foram considerados os maiores alergênicos domésticos por Patil *et al.* (2001) e pensa-se que contribuem para ataques de asmas (Spieksma & Smits 1975).

Coleta e fixação. Psocópteros que habitam folhagem viva ou morta são coletados por bateção, utilizando um guarda-chuva entomológico ou variações. O material cai no tecido e é coletado com pincel úmido ou aspirador. Psocópteros da serapilheira, ninhos de mamíferos ou ninhos de aves são coletados colocando-se o material em uma peneira (5 mm de tela) e peneirando-o sobre um tecido, de onde são, então, transferidos para o álcool. A serapilheira pode ser processada com funil de Berlese ou de Tullgren. É recomendável colocá-la no funil e deixar os insetos migrarem sem o uso de uma fonte de calor. Psocópteros de troncos e superfície rochosa são coletados com pincel umedecido ou com aspirador. Armadilhas luminosas, armadilhas de inter-



Figuras 26.21–30. Psocoptera, morfologia. **21**, gonapófises, Lepidopsocidae, *Nepticulomima* sp. **22**, asa anterior, Troctopsocidae, *Troctopsoculus* sp. **23**, **24**, ápice da lacínia: **23**, Musapsocidae, *Musapsocus* sp. **24**, Troctopsocidae, *Troctopsocus separatus* (Roesler). **25–27**, gonapófise: **25**, Electrentomidae, *Epitroctes* sp. **26**, Compsocidae, *Compsocus elegans* Banks; **27**, Ptiloneuridae, *Loneura lienhardi* García Aldrete. **28**, **29**, ponte meso-precoxal: **28**, Psocetae; **29**, Caeciliusetae. **30**, labro, Epipsocidae, *Epipsocus* sp.

ceptação de voo, como a Malaise e armadilhas de emergência capturam muitos psocópteros e têm sido usadas como método complementar de inventários faunísticos. A termonebulização (*fogging*) é um excelente método para coleta de grande quantidade de psocópteros de copas de árvores. O material deve ser guardado em álcool 80% ou mais, e ser completado periodicamente para posteriormente ser realizada a dissecção das partes de importância taxonômica que são montadas em lâminas, fixadas com bálsamo de Canadá e recobertas com lamínulas. As partes remanescentes não fixadas em lâmina, são mantidas em álcool 80% ou glicerina 100%. Uma nova metodologia de armazenamento em "Cd Box" foi proposta por Silva-Neto *et al*. (2016a) na qual as partes montadas em lâminas e as partes remanescentes, armazenadas em micro túbulos com glicerina, permanecem juntas no mesmo local facilitando a associação futura das mesmas e minimizando a perda das partes não fixadas em lâmina.

Chaves para subordens, infraordens e famílias (adultos). Chave complementar para famílias e gêneros em Smithers (1990).

1. Antena com mais de 18 artículos. Filamentos hipofaringeanos separados por todo comprimento (Fig. 26.9). Palpômero labial basal diminuto e o apical arredondado ..... **Trogiomorpha** ... **3**

— Antena com menos de 18 artículos (geralmente 11–13). Filamentos hipofaringeanos fundidos medianamente, pelo menos em parte do comprimento (Figs 26.10–11). Palpômero labial como acima ou sem artículo basal ... **2**

2(1). Antena com 13 artículos (raramente menos); alguns artículos anelados, com escultura cuticular. Palpômero labial basal geralmente diminuto e o distal arredondado. Tarsos geralmente trímeros. Asa anterior, quando presente, sem esclerosação no pterostigma ..... **Troctomorpha** ... **7**

— Antena com 11 artículos (raramente menos); sem artículos anelados com escultura cuticular, mas às vezes com escultura reticulada. Palpo labial sem artículo basal e o distal arredondado ou triangular. Tarsos dí ou trímeros. Asa anterior, quando totalmente desenvolvida, com pterostigma esclerosado ..... **Psocomorpha** ... **13**

3(1). Lacínia simplificada ou reduzida. Paraprocto sem espinho anal ..... **Prionoglaridetae: Prionoglarididae**

— Lacínia bem desenvolvida. Paraprocto com espinho anal **4**

4(3). Segundo palpômero maxilar sempre com espinho sensorial (Fig. 26.12). Asa anterior, quando totalmente desenvolvida, com veias CuP e AA terminando separadamente na margem da asa. Ovipositor com a valva 3 alongada, parcialmente fundida medianamente por uma membrana; valva 2 pequena ou ausente e valva 1 ausente ..... **Atropetae** ... **5**

— Segundo palpômero maxilar sem espinho sensorial. Asa anterior, quando totalmente desenvolvida, com veias CuP e AA fundidas na margem da asa, formando o nódulo (Fig. 26.20). Ovipositor com valva 3 nunca alongada, mas às vezes larga; valva 2 geralmente presente, delgada; valva 1 geralmente presente, delgada ..... **Psocatropetae: Psyllipsocidae**

5(4). Corpo e asa anterior geralmente revestidos com escamas, ocasionalmente com cerdas densas. Asas geralmente afiladas distalmente. Coxas médias com os lados capazes de se conectarem entre si como um mecanismo de botão de pressão ..... **Lepidopsocidae**

— Corpo e asa anterior sem escamas ou cerdas densas. Asas não afiladas distalmente. Coxas médias sem conexão entre si ... **6**

6(5). Asas, mesmo quando muito reduzidas, com veias distintas, visíveis. Ovipositor somente com a valva 3. Abertura da espermateca com dois corpos acessórios conspícuos (Fig. 26.15) ..... **Psoquillidae**

— Asas muito reduzidas, sem veias distintas, ocasionalmente ausentes. Ovipositor principalmente com valva 3, mas geralmente também com valva 2. Duas placas acessórias denticuladas (máculas) fixadas à parede da espermateca ..... **Trogiidae**

7(2). Formas pequenas, raramente com mais de 2 mm de comprimento. Machos ápteros e muitas fêmeas ápteras ou braquípteras. Asa anterior de fêmeas macrópteras com no máximo dois ramos de M e sem veia AP. Órgão coxal ausente ou presente como uma pequena elevação na cutícula ..... **Nanopsocetae** ... **8**

— Comprimento do corpo variável, mas geralmente com mais de 3 mm de comprimento. Machos e fêmeas alados. Asa anterior com três ramos de M e veia AP geralmente presente (Fig. 26.17). Órgão coxal representado por uma área lisa e geralmente uma área áspera (Fig. 26.16) .... **Amphientometae** ... **9**

8(7). Corpo achatado. Coxas opostas, largamente separadas pelas placas esternais. Asa anterior, quando presente (algumas fêmeas), com duas veias longitudinais um tanto paralelas (Fig. 26.20) ..... **Liposcelididae**

— Corpo não achatado. Coxas opostas aproximadas entre si. Asa anterior, quando presente (algumas fêmeas), com várias veias ramificadas (Fig. 26.19) ... **Pachytroctidae**

9(7). Corpo e asa anterior densamente cobertos com escamas. Asa anterior com AA e AP separadas entre si (Fig. 26.17) ..... **Amphientomoidea: Amphientomidae**

— Corpo e asa anterior sem escamas. Asa anterior com AA e AP fundidas antes de atingir a margem da asa (Fig. 26.22) ..... **Electrentomoidea** ... **10**

10(9). Pterostigma aberto na base. Tíbia anterior com um tufo distal de cerdas fortes no lado interno **11**

— Pterostigma fechado na base. Tíbia anterior sem tufo distal de cerdas fortes **12**

11(10). Veia transversal rs–m longa. Asa anterior sem pigmentação. Cúspide lateral da lacínia com dois dentículos (Fig. 26.23) ..... **Musapsocidae**

— Veias Rs e M ligadas por um ponto, sem veia transversal. Asa anterior com manchas de pigmentação ou com padrão de bandas e manchas distintas. Cúspide lateral da ponta da lacínia com três dentículos (Fig. 26.24) ..... **Troctopsocidae**

12(10). Garra pretarsal com um dentículo pré-apical. Ovipositor com valva 3, quando reconhecível, arredondada ou levemente bilobada (Fig. 26.25) ..... **[Electrentomidae]**

— Garra pretarsal com dois dentículos pré-apicais. Ovipositor com valva 3 profundamente bilobada (Fig. 26.26) ..... **[Compsocidae]**

13(2). Ponte mesoprecoxal estreita, com mesotrocantino largo na base (Fig. 26.28). Labro curvo lateralmente, bem moldado para o contorno das mandíbulas. Paraproctos da fêmea alongados e estreitados distalmente .. .. **Psocetae** ... **34**

— Ponte mesoprecoxal larga com mesotrocantino estreito na base (Fig. 26.29), ou, se diferente, labro largo e achatado, com um par de esclerosações longitudinais. Paraproctos da fêmea não alongado, nem estreitado distalmente ... **14**

14(13). Garra pretarsal sem dentículo pré-apical. Ovipositor com valva 3 fundida à parede do corpo .. **Caeciliusetae** ... **20**

— Garra pretarsal geralmente com dentículo pré-apical; se dentículo ausente (Archipsocidae), asa anterior e corpo densamente cerdosos. Ovipositor com valva 3 fundida à valva 2 ou separada da valva 2 e da parede do corpo **15**

15(14). Labro com um par de linhas esclerosadas longitudinais em toda sua extensão (Fig. 26.30). Labro geralmente achatado, sem moldura para o contorno da mandíbula. Mandíbula alongada. Ovipositor com valva 3 amplamente fundida à valva 2 ..... **Epipsocetae** ... **16**

— Labro sem linha longitudinal, curvado lateralmente, bem moldado para o contorno das mandíbulas. Ovipositor com valva 3 livre da valva 2 e da parede do corpo .... **Homilopsocidea** ... **24**

16(15). Asa anterior com uma veia anal ..... **Epipsocidae**

— Asa anterior com duas veias anais **17**

17(16). Asa anterior com comprimento da segunda veia anal igual ou superior a metade do comprimento da primeira veia anal; pterostigma com uma veia espúria ..... **Spurostigmatidae**

— Asa anterior com comprimento da segunda veia anal inferior a metade do comprimento da primeira veia anal; pterostigma sem uma veia espúria (exceto *Timnewia*) **18**

18(17). Garra pretarsal com pulvilo dobrado próximo à base, expandido no ápice (Fig. 26.33). Ápice da lacínia com a ponta externa delgada, no máximo com três dentículos ..... **Dolabellopsocidae**

— Garra pretarsal com pulvilo reto e agudo distalmente (Fig. 26.34). Ápice da lacínia com a ponta externa alargada, com mais de três dentículos **19**

19(18). Garra pretarsal com um espinho basal, além do pulvilo (Fig. 26.34). Pterostigma com apêndice ou, se ausente, linhas do labro atingem a margem proximal e curvam-se para a margem lateral. Hipândrio formado por um esclerito não subdividido (Fig. 26.43). Falossoma simples sem escleritos endofálicos ..... **Cladiopsocidae**

— Garra pretarsal somente com pulvilo espiniforme. Ptero. stigma sem apêndice. Linhas do labro nunca atingem sua margem proximal (exceto em *Willreevesia*). Hipândrio raramente formado por um esclerito não subdividido (Fig. 26.44), geralmente subdividido em três, quatro ou cinco partes (Figs 26.45–47). Falossomo complexo com escle. ritos endofálicos (Fig. 26.48) ..... **Ptiloneuridae**

20(14). Abdômen sem vesículas ventrais. Sulco mesepisternal ausente. Mandíbulas de comprimento curto a moderado ..... **Asiopsocoidea: Asiopsocidae**

— Abdômen com uma a três vesículas ventrais (Fig. 26.35). Sulco mesepisternal presente (Fig. 26.38). Mandíbulas alongadas ..... **Caeciliusoidea** ... **21**

21(20). Asa anterior com uma veia transversal r_1–rs ligando o pterostigma ao ramo R e outra m–cu ligando o ramo M à área posterior (Fig. 26.32) ..... **Stenopsocidae**

— Asa anterior sem tais veias transversais **22**

22(21). Cerdosidade da margem da asa posterior restrita à célula r_{4+5} ou ausente. Quarto palpômero maxilar mais comprido que o segundo. Paraprocto com espinho grande na margem livre **..... Dasydemellidae**

— Cerdosidade da margem da asa posterior completa, exceto nos 2/3 basais da margem anterior. Quarto palpômero maxilar mais curto ou igual ao comprimento do segundo.

Paraprocto com espinho pequeno ou ausente na margem livre **23**

23(22). Asa anterior com cerdas das veias na metade distal, tanto na face dorsal quanto ventral. Quarto palpômero maxilar tão longo quanto o segundo ..... **Amphipsocidae**

— Asa anterior com cerdas das veias na metade distal somente na face dorsal. Quarto palpômero maxilar mais curto do que o segundo ..... **Caeciliusidae**

24(15). Asa anterior com cerdas da margem da célula M bisseriadas, formando pares que se cruzam. Formas braquípteras e micrópteras com várias cerdas longas, voltadas para trás, no vértice e dorso do tórax **25**

— Asa anterior sem cerdas bisseriadas. Formas braquípteras e micrópteras no máximo com cerdas de comprimento moderado no corpo **27**

25(24). Asa anterior com venação tênue e veia Rs frequentemente sem ramificação. Asas geralmente bastante reduzidas. Formas macrópteras e braquípteras com várias cerdas longas voltadas para trás no vértice e no dorso do tórax. Geralmente coloniais vivendo sob densa camada de seda ..... **Archipsocidae**

— Asa anterior com venação distinta e veia Rs com dois ramos. Asas geralmente bem desenvolvidas (existem exceções; ver dicotomia 6 e sequência). Vértice e dorso do tórax sem cerdas longas voltadas para trás. Geralmente solitários ou em colônias de poucos indivíduos vivendo livres ou protegidos sob fraca camada de seda **26**

26(26). Tarsos dímeros. Parâmero externo geralmente muito mais longo que o arco edeagal (Fig. 26.39). Habitantes de folhas ..... **Pseudocaeciliidae**

— Tarsos geralmente trímeros. Parâmero externo levemen-te mais longo ou mais curto que o arco edeagal (Fig. 26.40). Habitantes de cascas ..... **Philotarsidae**

27(24). Formas macrópteras **28**

— Formas micrópteras ou ápteras **31**

28(27). Asa anterior com veia CuA presente e geralmente livre de M. Asas levemente cerdosas ou sem cerdas. Ovipositor reduzido, somente com valva 3, raramente com duas valvas de cada lado ..... **Lachesillidae**

— Asa anterior sem veia CuA. Asas leve a moderadamente cerdosas. Ovipositor geralmente com três valvas, raramen. te reduzido a uma de cada lado **29**

29(28). Veia R_1, na altura do pterostigma, paralela à margem da asa na maior parte da sua extensão (Fig. 26.55) .... **Ectopsocidae** (parte)

— Veia R_1, na altura do pterostigma, curva **30**

27(24). Ambos os sexos macrópteros. Falossomo alongado, com estrutura endofálica distal bem esclerosada e com três pontas (Fig. 26.42) ..... **Peripsocidae** (parte)

— Machos ou fêmeas macrópteros, nunca ambos. Endofalo não como acima ..... **Elipsocidae** (parte)

31(27). Corpo com algumas cerdas espiniformes voltadas para cima (Figs 26.53–54) ..... **Elipsocidae** (parte)

— Corpo sem cerdas espiniformes **32**

32(31). Antena muito mais curta que o corpo. Placa subgenital com um lobo mediano distal, simples, delgado (guia do ovo) (Fig. 26.50) ..... **Elipsocidae** (parte)

— Antena aproximadamente tão longa quanto o corpo. Placa subgenital com uma protuberância distal mediana relativamente larga ou com duas protuberâncias distais **33**

33(32). Fronte separada do pós-clípeo pela sutura epistomal. Placa subgenital geralmente com duas protuberâncias distais ..... **Ectopsocidae** (parte)

— Fronte e pós-clípeo contínuos, sem sutura epistomal. Placa subgenital com uma protuberância distal media-na simples, relativamente larga (Fig. 26.51) .... **Peripsocidae** (parte)

34(13). Veia M com dois ramos na asa anterior; ramo de M ligado à veia CuA por uma veia transversal longa (Fig. 26.56). Tíbia posterior sem série longitudinal de ctenidiobótrias ..... **Hemipsocidae**

— Veia M com três ramos na asa anterior; ramo de M geralmente fundido por curta distância à veia CuA, raramente com veia transversal curta ligando M a CuA. Tíbia posterior com série longitudinal de ctenidiobótrias **35**

35(34). Tarsos trímeros. Asa anterior distintamente manchada de marrom, as margens alternando bandas marrons com hialinas ..... **Myopsocidae**

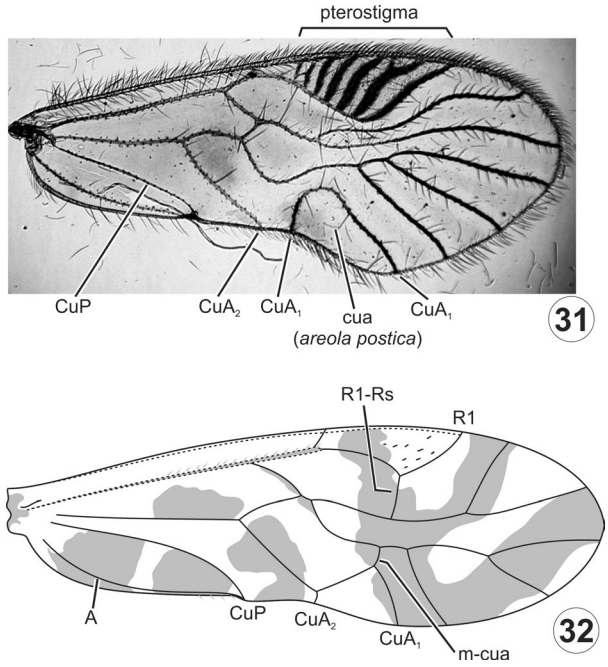
— Tarsos dímeros. Asa anterior com marcações variáveis, nunca com as margens alternando bandas marrons com hialinas ..... **Psocidae**

Famílias de "Psocoptera" em ordem alfabética

Amphientomidae. Corpo e asas cobertos de escamas. Tarsos trímeros. Fêmur anterior geralmente com série de espinhos na carena anterior. Asa anterior (Fig. 26.17) com veias AA e AP separadas na margem. Falossomo aberto posteriormente. Placa subgenital em forma de cunha ou esclerito em forma de T. Ovipositor com valva 3 profundamente bilobada. Distribuição principalmente tropical, com 20 gêneros. Está representada no Brasil por 6 espécies pertencentes a dois gêneros: *Seopsocus* Roesler (cinco) e *Lithoseopsis* Mockford (uma) (Mockford 1991; García Aldrete *et al.* 2018). São coletados fazendo-se varredura sobre a vegetação, com coletas manuais sobre troncos de árvores ou no dossel mediante termonebulização com inseticida.

Amphipsocidae. Labro com ou sem estiletes e cinco sensores distais internos, sendo três placoides. Tarsos dímeros. Pulvilos alongados, membranosos. Margem das asas e veias cerdosas; cerdas nas veias da asa anterior distintamente em mais de uma série. Ovipositor com valva 1 rudimentar; valvas 2 e 3 alongadas. Placa subgenital sem apófises distais. Espinho da margem livre do paraprocto pequeno ou ausente. Está representada no Brasil por 14 espécies distribuídas em dois gêneros: *Dasypsocus* Enderlein (duas) e *Polypsocus* Hagen (doze). São encontradas em ramos e folhas. A classificação genérica foi proposta por Mockford (1978).

Archipsocidae. Geralmente encontrados em colônias sobre densa teia de seda. Adultos geralmente polimórficos, machos micrópteros, raramente ápteros; fêmeas macrópteras ou micrópteras. Pronoto com uma série transversal de cerdas longas voltadas para trás. Asas cerdosas com cerdas relativamente curtas na membrana. *Areola postica*, na asa anterior, relativamente achatada, sem alça voltada para frente. Tarsos dímeros. Asa anterior um tanto coriácea, com veias indistintas. Asa posterior membranosa, com venação reduzida, distinta. Falossomo com parâmeros externos membranosos ou ausentes; esclerosação endofálica tênue ou ausente. Placa subgenital arredondada ou achatada distalmente. Ovipositor sem valva 1, valva 2 delgada

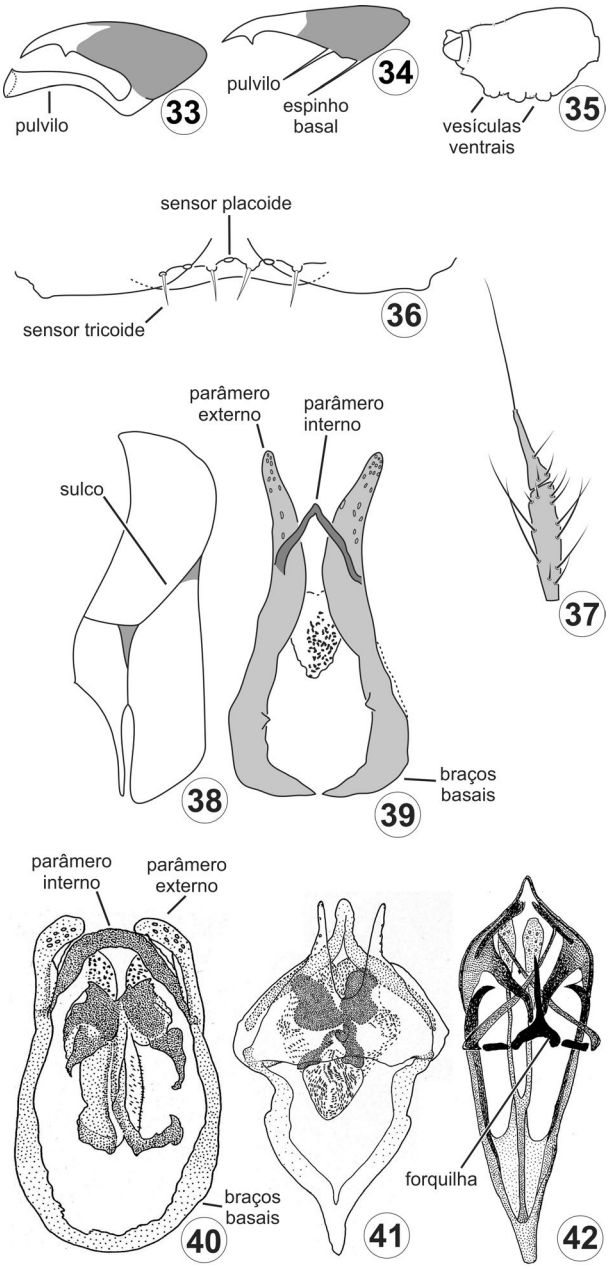


Figuras 26.31–32. Psocoptera, asa anterior. **31**, Neurostigmatidae, *Neurostigma dispositum* Roesler; **32**, Stenopsocidae, *Graphopsocus mexicanus* Enderlein.

e valva 3 larga com cerdas marginais longas. Todas as valvas ausentes nas espécies vivíparas. Está representada no Brasil por 25 espécies, distribuídas em três gêneros: *Archipsocopsis* Badonnel (três), *Archipsocus* Hagen (vinte) e *Notarchipsocus* Mockford (duas). New (1973b) estudou as espécies sul-americanas e Badonnel (1978), com várias espécies brasileiras de *Archipsocus* e *Archipsocopsis.* Badonnel *et al*. (1984) trataram da taxonomia de Pararchipsocinae.

Asiopsocidae. Labro com estilete curto. Tarsos dímeros. Pulvilos ausentes ou relativamente delgados. Asas quase glabras. Abdômen sem vesículas adesivas. Ovipositor com valva 1 bastante reduzida, valva 2 pouco desenvolvida e valva 3 bastante desenvolvida. Placa subgenital sem apófises posteriores. Está representada no Brasil por quatro espécies, descritas em dois gêneros: *Notiopsocus* Banks (três) e *Pronotiopsocus* Mockford (uma). São encontrados sobre a casca de árvores, em ramos e folhagem.

Caeciliusidae. Labro com cinco a sete sensores distais internos (Fig. 26.36), com ou sem estiletes. Mandíbula geralmente alongada e sulcada posteriormente para acomodar a gálea intumescida. Ápice da lacínia variável. Quarto palpômero maxilar mais curto que o segundo. Tarsos dímeros. Pulvilos dilatados, membranosos. Asa anterior com cerdas das veias inclinadas para o ápice, relativamente curtas, geralmente unisseriadas, exceto na costa e com poucas exceções bisseriadas nas veias R e M+CuA. Asa posterior com margem cerdosa, exceto a metade basal da margem anterior. Abdômen geralmente com uma a três vesículas adesivas (Fig. 26.35). Endofalo com bulbo mediano, geralmente não dividido na linha mediana. Ovipositor com valva 3 um tanto esclerosada e dilatada, partindo da base da valva 2, ou as duas fundidas formando uma peça larga (ou valva 2 delgada e valva 3 provavelmente ausente). Placa subgenital com duas apófises pequenas e típicas posteriormente. Espinhos da margem livre



Figuras 26.33–42. Psocoptera, morfologia. **33**, **34**, garra pretarsal: **33**, Dolabellopsocidae *Dolabellopsocus* sp.; **34**, Cladiopsocidae, *Cladiopsocus* sp. **35**, abdômen, Caeciliusidae *Xanthocaecilius* sp. **36**, sensor distal interno do labro, Caeciliusidae, *Xanthocaecilius granulosus* Mockford. **37,** ápice da antena, Philotarsidae, *Aaroniella* sp. **38**, mesepisterno direito, Caeciliusidae, *Valenzuela jamaicensis* (Banks). **39–42**, genitália masculina, falossomo; **39**, Pseudocaeciliidae, *Scytopsocus fuscus* Mockford; **40**, Philotarsidae, *Aaroniella sinuosa* Mockford; **41**, Lachesillidae, *Graphocaecilius pictus* Mockford & Sullivan; **42**, Peripsocidae, *Peripsocus dolichophallus* Badonnel.

do paraprocto pequenos ou ausentes. Está representada no Brasil por 23 espécies, distribuídas em cinco gêneros: *Coryphaca* Enderlein (duas), *Stenocaecilius* Mockford (duas), *Valenzuela* Navás (quinze), *Enderleinella* Badonnel (uma) e *Xanthocaecilius* Mockford (três). São predominantemente folícolas. Foi revisada por Mockford (1999).

Cladiopsocidae. Ocelos dorsais bem desenvolvidos. Labro com linha esclerosada completa, como em Epipsocidae, ou reta, divergindo proximalmente e não atingindo a margem proximal, sua margem distal sem endentações. Tarsos dí ou trímeros. Pulvilo pontiagudo, reto (Fig. 26.34). Asa anterior com duas veias anais. Veia R_1 margeando o pterostigma, com um apêndice ou, se ausente, outras veias com apêndices. Falossoma sem escleritos endofálicos e hipândrio simples (Fig. 26.43). Dois pares de valvas ovipositoras. Está representada no Brasil por seis espécies de *Cladiopsocus* Roesler. São encontrados na serapilheira, ramos e folhas. Uma espécie africana foi encontrada em ninho de cupins. Eertmoed (1986) revisou *Cladiopsocus*.

[Compsocidae]. Ainda não foi registrada, mas provavelmente *Compsocus* Banks ocorre no Brasil. Antena com 13 ou 14 artículos. Suturas frontais presentes. Ápice da lacínia como em Electrentomidae. Fêmur anterior com uma fileira de dentículos na carena anterior. Tarsos trímeros. Pterostigma fechado basalmente. Veia AP da asa anterior unida à veia AA. Asa posterior com ou sem a primeira seção da veia Rs. Veia M da asa posterior com um ramo. Inclui *Compsocus* Banks e *Electrentomopsis* Mockford. São encontrados na base de árvores com troncos grossos, em matas.

Dasydemellidae. Labro sem estiletes. Quarto palpômero maxilar mais longo que o segundo. Labro com cinco sensores distais internos. Ápice da lacínia largo, relativamente achatado. Tarsos dímeros. Cerdas nas margens das asas e nas veias, como em Amphipsocidae. Margem da asa posterior com cerdas restritas à célula R_{4+5} ou ausente. Abdômen com duas vesículas adesivas. Ovipositor com valva 3 esclerosada e dilatada ou achatada fundida à valva 2 na base ou longe da base. Espinho da margem livre do paraprocto relativamente grande. Está representada no Brasil por duas espécies, ambas em *Dasydemella* Enderlein. São predominantemente folícolas.

Dolabellopsocidae. Ocelos dorsais geralmente ausentes ou reduzidos. Labro com linhas esclerosadas retas que não atingem a margem proximal e margem distal com indentações profundas. Tarsos dímeros. Pulvilos geniculados (Fig. 26.33). Asa anterior com duas veias anais; veias sem apêndices. Valvas do ovipositor ausentes ou reduzidas a um par. Está representada no Brasil por 19 espécies, distribuídas em dois gêneros: *Dolabellopsocus* Eertmoed (doze) e *Isthmopsocus* Eertmoed (sete). São encontrados sobre troncos, na serapilheira, ramos e folhagens.

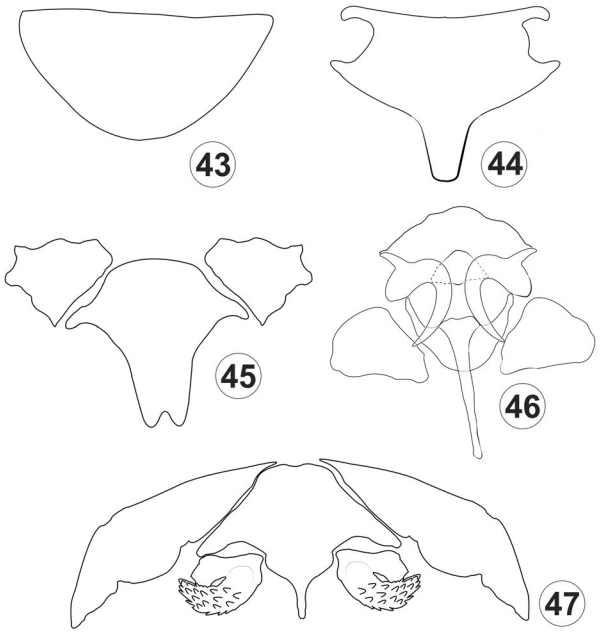
Ectopsocidae. Tarsos dímeros. Garras pré-apicais sem dente pré-apical. Geralmente macrópteros, às vezes braquípteros ou micrópteros. Asa anterior (Fig. 26.55) sem *areola postica*; pterostigma quase retangular. Asa posterior com Rs e M ligadas por uma veia transversal. Clúnio do macho com esclerosações. Hipândrio simples. Endofalo com escleritos assimétricos. Paraproctos com um cone marginal, às vezes bífido, ou com dois cones. Placa subgenital bilobada ou com um lobo mediano. Valvas do ovipositor completas ou somente valva 3 presente. Está representada no Brasil por seis espécies distribuídas em dois gêneros: *Ectopsocopsis* Badonnel (uma) e *Ectopsocus* McLachlan (cinco). São encontradas predominantemente em folhas secas.

[Electrentomidae]. Ainda não foi registrada, mas provavelmente *Epitroctes* Mockford ocorre no Brasil. Antena com 15 artículos. Suturas frontais ausentes. Ápice da lacínia com a cúspide lateral curvada para fora, com poucos dentículos arredondados, indistintos. Fêmur anterior sem fileira de dentículos na carena anterior. Tarsos trímeros. Garras pretarsais com um dentículo pré-apical. Pterostigma fechado basalmente. Veia AP da asa anterior unindo-se distalmente à margem da asa ou à veia AA. Asa posterior sem a primeira seção da veia Rs. Corpo com manchas roxas proeminentes. Inclui dois gêneros extintos, um africano e três neotropicais recentes. Os espécimes são coletados sobre troncos, folhas ou em situações lapidícolas (ambientes pedregosos).

Elipsocidae. Labro com onze sensores distais internos, geralmente bisseriados. Tarsos dí ou trímeros. Garra pretarsal com um dente pré-apical. Asa anterior com veias e margem cerdosas; cerdas das veias uni- ou bisseriadas. Abdômen sem vesículas adesivas. Hipândrio simples ou bilobado. Falossomo fechado, com forma variada. Edeago geralmente estreitando-se em direção ao ápice rombo, às vezes achatado ou membranoso; lobos endofálicos espiculados na maioria dos gêneros, escleritos radulares ausentes na maioria dos gêneros. Clúnio simples. Ovipositor com valva 1 delgada, alongada, excepcionalmente reduzida; valva 2 com ápice bífido, lobos espinhosos ou lisos com desenvolvimento variado a partir da base, alargado ou alongado distalmente; valva 3 grande na maioria dos gêneros, cerdosa, com cerdas por toda a sua margem ou ausentes dorso-lateralmente. Placa subgenital (Fig. 26.50) geralmente arredondada apicalmente, raramente com um lobo mediano curto ou longo, transverso ou afilado em direção ao ápice rombo; margem apical com um ou dois grupos de cerdas, excepcionalmente ausentes; com um par de cerdas medianas grandes ou uma série pré-apical. Está representada no Brasil por quatro espécies de *Nepiomorpha* Pearman. São encontrados em ramos, folhagem e serapilheira.

Epipsocidae (Fig. 26.3). Escapo membranoso na maior parte da superfície ventral. Labro (Fig. 26.30) com linha esclerosada completa, que se curva posteriormente para fora e se funde à esclerosação lateral; anteriormente, atinge a margem com uma fraca linha esclerosada, se existir. Labro com cinco sensores distais internos, três placoides alternando com dois tricoides. Tarsos dímeros. Garras pretarsais com dentículos pré-apicais e pulvilos acuminados distalmente. Venação como em Caeciliusidae. Pterostigma da asa anterior sem veias transversais, exceto *Neurostigma* Enderlein (Fig. 26.31). Uma veia anal. Falossomo simples, aberto anteriormente, com ou sem escleritos endofálicos. Ovipositor com valva 1 presente ou ausente, valva 3 intumescida ou alongada ao lado da valva 2. Família bastante diversificada no Brasil, com 47 espécies descritas em cinco gêneros: *Epipsocus* Hagen (vinte e uma), *Goja* Navas (três), *Mesepipsocus* Badonnel (quinze), *Neurostigma* Enderlein (sete) e *Papillopsocus* García Aldrete (uma). São encontradas na folhagem, sobre troncos, na serapilheira ou na superfície de rochas. Há vários trabalhos com a fauna brasileira (New 1972c, 1980; Badonnel 1974; New & Thornton 1988; Mockford 1991; García Aldrete 2005 e Reategui *et al.* 2022).

Hemipsocidae. Labro com cinco sensores distais internos. Tarsos dímeros. Garra pretarsal com dentículo diminuto e pulvilo



Figuras 26.43–47. Psocoptera, hipândrio. **43**, Cladiopsocidae, *Cladiopsocus uncinatus* (New); **44–47**, Ptiloneuridae; **44**, *Brasineura serranortensis* Silva-Neto, García Aldrete & Rafael; **45**, *Triplocania capixaba* Silva-Neto, García Aldrete & Rafael; **46**, *Triplocania lamasoides* Silva-Neto, Rafael & García Aldrete; **47**, *Triplocania manueli* Silva-Neto, García Aldrete & Rafael.

relativamente largo. Asa anterior (Fig. 26.56) com célula cua (= *areola postica*) ligada a M por uma veia transversal; M com dois ramos. Hipândrio sem esclerosações fortes. Falossomo aberto distalmente. Placa subgenital da fêmea simples, arredondada posteriormente. Valva 2 delgada, valva 3 larga, triangular, com poucas cerdas. Está representada no Brasil pela espécie *Hemipsocus pallidus* New & Thornton, coletada no Mato Grosso, em folhas secas de palmeira.

Lachesillidae. Tarsos dí ou trímeros. Asas com cerdas nas veias, nas margens e na membrana alar. Falossomo variável, como uma estrutura fechada ou aberta distalmente; com ou sem endofalo. Paraprocto da fêmea com ou sem área de cerdas fortes ao longo da margem mediana na metade ventral. Ovipositor com valva 1 ausente, valva 3 (ou valva 2+3) variável na forma, com cerdas na superfície dorsal ou primariamente ao longo da margem externa. Família bastante diversificada, representada no Brasil por 49 espécies em sete gêneros (Silva-Neto & García Aldrete 2020). São encontradas predominantemente em folhas secas ou verdes, ramos e sobre troncos. Mockford & Sullivan (1986) propuseram uma classificação para a família. García Aldrete (1997, 2000) e García Aldrete & Silva-Neto (2013, 2014, 2020) descreveram várias espécies brasileiras de *Lachesilla*.

Lepidopsocidae. Quarto palpômero maxilar com sensor bífido. Tarsos trímeros. Garras tarsais com pelo menos um dentículo pré-apical. Asa anterior com veia R1 geralmente ligada a Rs distalmente por uma veia transversal ou por uma curta fusão. R evanescente próximo à base da asa. CuA ramificada a curta distância após a separação de M. Veia M da asa posterior com dois ramos. Ovipositor com valva 1 curta e delgada, valva 2 fundida à valva 3 (Fig. 26.21). São folícolas e corticícolas e

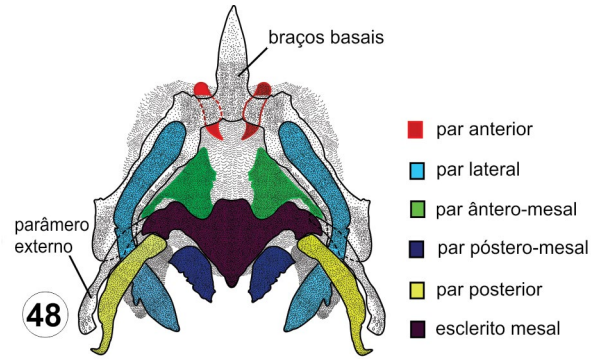


Figura 26.48. Psocoptera, falossoma. Ptiloneuridae, *Timnewia jeaneae* Silva-Neto, García Aldrete & Rafael . Em cores os escleritos endofálicos com suas respectivas nomenclaturas.

alguns são encontrados em ninhos de aves e de abelhas. Para o Brasil, são registradas 14 espécies, pertencentes a cinco gêneros: *Nepticulomima* Enderlein (uma), *Notolepium* Hagen (uma), *Proentomum* Badonnel (duas), *Soa* Enderlein (uma) e *Echmepteryx* Aaron (oito), sendo dez endêmicas e quatro pantropicais. Os trabalhos mais recentes sobre a fauna brasileira são de New (1972d, 1975) e de Mockford (1991).

Liposcelididae. Corpo achatado (Fig. 26.7). Machos ápteros. Fêmeas ápteras ou macrópteras, neste último caso, asas dispostas de forma plana sobre o abdômen. Formas ápteras com dois a oito omatídios em cada olho composto; formas aladas com número maior. Coxas distintamente separadas pelas placas esternais. Pronoto dividido em três lobos, o lobo central subdividido por uma linha longitudinal. Fêmur posterior dilatado (Fig. 26.14). Garras pretarsais com ou sem cerdas basais, sem pulvilos. Asa anterior nunca com mais de quatro veias (Fig. 26.20). Falossomo com braços basais fundidos medianamente formando um apódema delgado anteriormente. Valvas do ovipositor com um ramo comum; valva 3 arredondada apicalmente. Placa subgenital com ou sem esclerito em forma de T. Está representada no Brasil por 23 espécies pertencentes a seis gêneros: *Belaphopsocus* Badonnel (uma), *Belaphotroctes* Roesler (sete), *Chaetotroctes* Badonnel (uma), *Embidopsocopsis* Badonnel (uma), *Embidopsocus* Hagen (nove) e *Liposcelis* Motschulsky (quatro). São encontrados na serapilheira, sob cascas de árvores e arbustos ou na folhagem. Algumas espécies são domiciliares e ocasionalmente são encontradas associadas a grãos armazenados. Badonnel (1969, 1972) estudou as espécies brasileiras de *Belaphotroctes* e *Embidopsocus* e descreveu *Embidopsocopsis* e *Chaetotroctes*. New (1971) descreveu a espécie *Belaphopsocus badonneli* para o Mato Grosso.

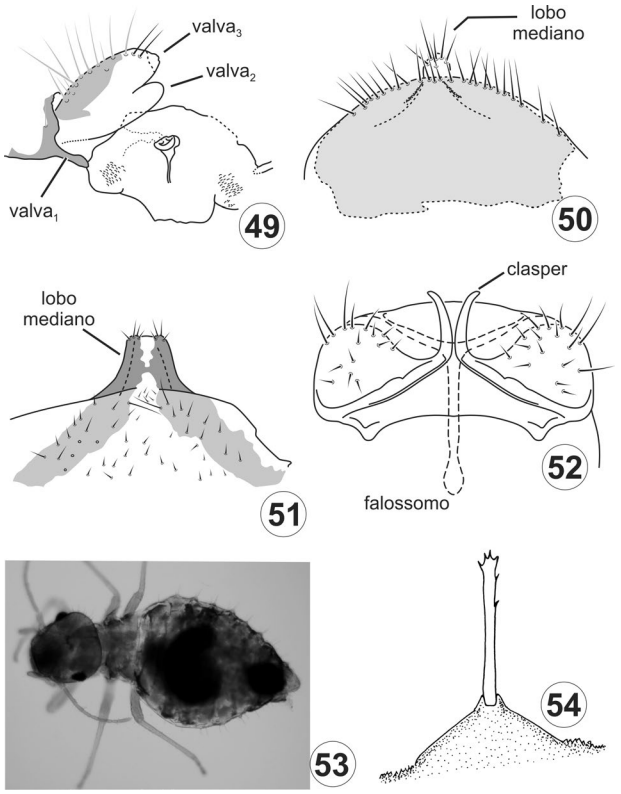
Musapsocidae. Suturas frontais ausentes. Ápice da lacínia com três pontas (Fig. 26.23): cúspide mediana, ápice da cúspide lateral e um dentículo subapical da cúspide lateral. Tarsos dímeros ou trímeros. Garras pretarsais com a garra anterior alargada por uma membrana envoltória e garra posterior sem tal membrana, mas com um dentículo subapical. Pterostigma aberto na base. Asa anterior com veia AP fundida com AA ou terminando livre antes da margem. Ovipositor com valva 3 não bilobada no ápice. É tropical, frequentemente associada às plantas Musaceae. Para o Brasil, foram registradas duas espécies de *Musapsocus* Mockford (New 1979; Mockford 1991).

Myopsocidae. Labro com sete sensores distais internos (o central placoide, seguido por dois tricoides e um placoide de cada lado). Tarsos trímeros. Garras pretarsais com dentículo pré-apical bem desenvolvido. Pulvilos delgados. Asa anterior com *areola postica* fundida a M por um ponto ou por uma distância curta ou ligada por uma veia transversal. Asa distintamente manchada de marrom, a margem alternando bandas marrons e hialinas. Hipândrio simples ou com esclerosações simétricas. Falossomo com um par de braços ou uma estrutura fechada. Placa subgenital da fêmea com braços largos pigmentados e com uma peça distal. Ovipositor com valva 2 com a base larga, afilando-se longamente em uma ponta delgada; valva 3 arredondada ou quadrada, com numerosas cerdas. Está representada no Brasil por 14 espécies distribuídas em dois gêneros: *Lichenomima* Enderlein (sete) e de *Myopsocus* Hagen (sete). São corticícolas.

Pachytroctidae. Corpo não achatado. Asas, quando presentes, membranosas e planas sobre o abdômen. Olhos compostos com muitos omatídios. Labro com sensores distais internos, sendo três placoides distintamente arredondados alternados com dois tricoides com cerdas curtas. Pronoto simples, não subdividido em lobos. Coxas aproximadas entre si. Tarsos trímeros. Garras pretarsais sem cerdas ou pulvilos. Macrópteros, braquípteros ou ápteros. Asa anterior como na Fig. 26.19. Falossomo com braços basais fundidos medianamente na extremidade anterior. Ovipositor com valva 3 simples. Está representada no Brasil por seis espécies pertencentes a quatro gêneros: *Tapinella* Enderlein (três), *Antilopsocus* Gurney (uma), *Pachytroctes* (uma) e *Psyllotroctes* Roesler (uma), encontradas frequentemente em folhas secas.

Peripsocidae. Tarsos dímeros. Garras pretarsais com dente pré-apical. Geralmente macrópteros, raramente braquípteros ou micrópteros. Asas frequentemente glabras ou com veias cerdosas. Asa anterior sem *areola postica*; pterostigma normal, mais largo posteriormente; Rs e M fundidas por certa distância nas asas anterior e posterior. Placa subgenital (Fig. 26.51) com um lobo distal. Hipândrio simples. Falossomo (Fig. 26.42) como uma estrutura fechada, com parâmeros externos livres apicalmente. Endofalo com escleritos simétricos. Clúnio do macho proeminente na área adjacente ao epiprocto, frequentemente denticulado (pente clunial). Valvas do ovipositor completas. Está representada no Brasil por oito espécies de *Peripsocus* Hagen. São predominantemente corticícolas.

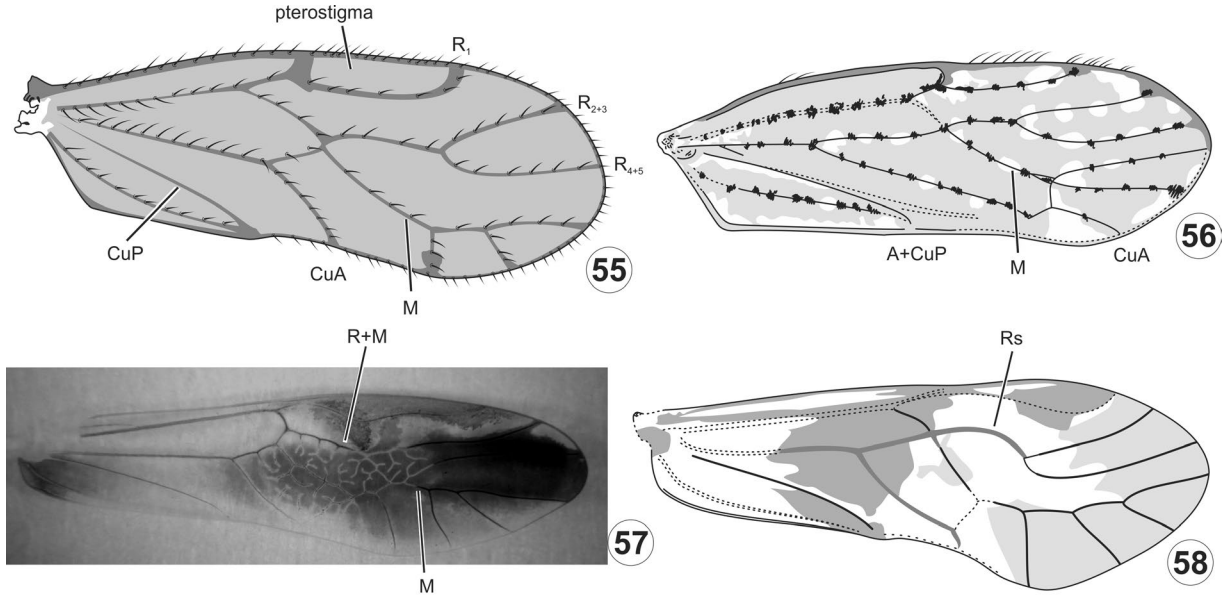
Philotarsidae (Fig. 26.5). Labro com nove sensores distais internos. Tarsos dí ou trímeros. Garra pretarsal com um dente pré-apical. Geralmente macrópteros, ocasionalmente braquípteros e raramente micrópteros. Asa anterior com veias e margem cerdosas, CuP geralmente glabra. Hipândrio e clúnio simples. Falossomo (Fig. 26.40) com parâmeros externos relativamente curtos, ultrapassando levemente o ápice do arco edeagal. Endofalo geralmente com escleritos simétricos. Ovipositor com todas as valvas: valva 1 acuminada, valva 2 com uma protuberância espiculada subdistal curta, arredondada ou obtusa. Placa subgenital com um lobo mediano. Está representada no Brasil por quatro espécies descritas em dois gêneros: *Haplophallus* Thornton (uma) e *Aaroniella* Mockford (três). São encontrados em ramos e folhagem.



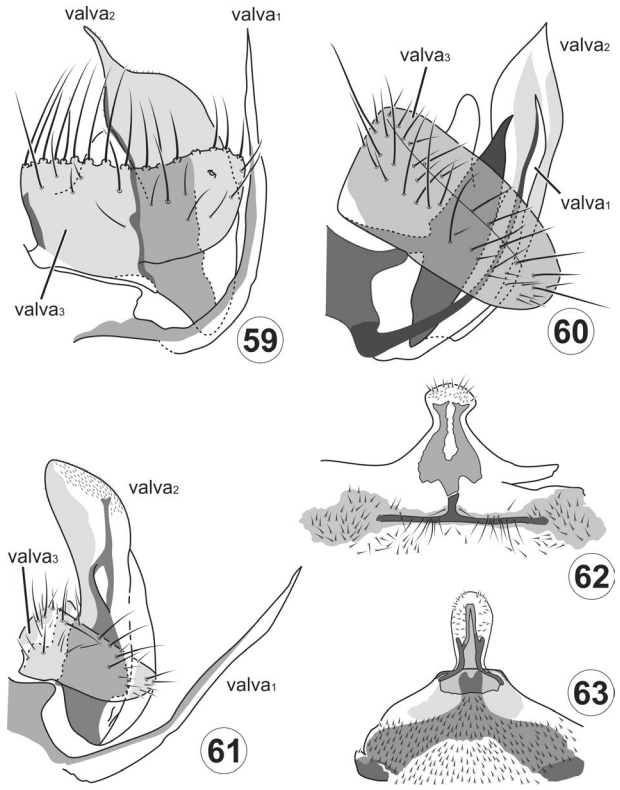
Figuras 26.49–54. Psocoptera, morfologia. **49**. gonapófise esquerda e esterno IX, Lachesillidae, *Graphocaecilius* sp. **50–51**, genitália feminina, placa genital: **50**, Elipsocidae, *Palmicola* sp.; **51**, Peripsocidae, *Peripsocus dolichophallus* Badonnel. **52**, genitália masculina, Lachesillidae, *Lachesilla pedicularia* (Linnaeus). **53,** Elipsocidae, *Nepiomorpha* sp. **54**, cerda espiniforme, Elipsocidae.

Prionoglarididae (Fig. 26.8). Lacínia simplificada ou reduzida em adultos, às vezes muito curta ou praticamente ausente e sem dentes na parte apical, mas normalmente desenvolvida nas ninfas, com dois dentes apicais. Asa anterior com parte basal da veia Sc bem desenvolvida, formando um grande arco, terminando em R1 próximo a base do Pterostigma, delimitando uma célula subcostal e não atingindo a margem da asa. Pterostigma conectado Rs por uma longa veia transversal. Asa posterior com veia anal bifurcada. Paraprocto sem espinho anal. Valva externa da gonapófise larga, saco espermático sem glândulas acessórias. Falossomo constituído de um saco cuticular com um par de processos póstero lateral e com estruturas basais, quando discerníveis, fundidas anteriormente (Yoshizawa *et al*. 2006). Está representada no Brasil por quatro espécies de *Neotrogla* Lienhard (Silva-Neto & García Aldrete 2016).

Pseudocaeciliidae. Tarsos dí ou trímeros. Garra pretarsal frequentemente sem dentículo pré-apical. Asa anterior sem veias e margem muito cerdosa, frequentemente membranosa, mas às vezes um tanto coriácea; algumas veias com cerdas bisseriadas. Margem mediana da asa anterior e margens distal e posterior da asa posterior com cerdas bisseriadas, formando pares que se cruzam. Abdômen geralmente com vesículas adesivas. Hipândrio às vezes simples, geralmente com dois lobos laterais ou com esclerosações simétricas. Falossomo (Fig. 26.39) com parâmeros externos alongados, geralmente mais longos do que o arco edeagal. Endofalo geralmente com escleritos simétricos.



Figuras 26.55–58. Psocoptera, asa anterior. **55**, Ectopsocidae, *Ectopsocus pacificus* García Aldrete; **56**, Hemipsocidae, *Hemipsocus pretiosus* Banks; **57**, Psocidae, *Dyctiopsocus pennicornis* (Burmeister); **58**, Psocidae, *Blaste* sp.



Figuras 26.59–63. Psocoptera, morfologia da genitália feminina. **59–61**, valvas ovipositoras ou gonapófises: **59**, *Steleops purus* Mockford; **60**, *Eremopsocus mockfordi* Badonnel; **61**, *Metylophorus hoodi* (Chapman). **62–63**, placa subgenital: **62**, *Eremopsocus mockfordi* Badonnel; **63**, *Metylophorus hoodi* (Chapman).

Clúnio do macho às vezes com protuberâncias ou com denticulos. Ovipositor com valva 1 acuminada, valva 2 espiculada no ápice ou com protuberância espiculada pontiaguda além do lobo arredondado, valva 3 larga, cerdosa. Placa subgenital bilobada. Está representada no Brasil por cinco espécies, nos gêneros *Pseudocaecilius* Enderlein (uma) e *Scytopsocus* Roesler (quatro). São encontrados em ramos e folhagem.

Psocidae (Figs 26.1, 6). Labro com cinco a onze sensores distais internos. Tarsos dímeros. Garra pretarsal com dentículo pré-apical bem desenvolvido e pulvilo delgado. Asa anterior (Figs 26.57–58) com *areola postica* geralmente fundida a M por certa distância, ocasionalmente fundida por um ponto, raramente ligada por uma veia transversal; veia M com três ramos. Coloração da asa variável, desde ausente a extensivamente bandeada ou manchada. Hipândrio geralmente bem esclerosado, com esclerosações simétricas ou assimétricas. Falossomo variável, com um par de braços unidos ou não na base ou uma estrutura fechada de formas variadas. Placa subgenital da fêmea com uma projeção posterior bem definida. Ovipositor com valva 1 alongada, delgada; valva 2 larga, geralmente com protuberância distal delgada; valva 3 arredondada a longamente oval, cerdosa, frequentemente com lobo voltado para trás, lobo mediano surgindo da superfície interna medianamente. É a maior família de Psocoptera e com a mais alta diversidade no Brasil, 92 espécies em 23 gêneros (Silva-Neto & García Aldrete 2020). São predominantemente corticícolas. New (1972a, b, 1978) e Mockford (1975, 1981, 1991) publicaram tratamentos taxonômicos de vários gêneros.

Psoquillidae. Quarto palpômero maxilar com ou sem sensor bífido. Tarsos trímeros. Garra pretarsal sem dentículo pré-apical. Sem órgão coxal. Asa anterior com ápice arredondado. Veia CuA separada de R+M a cerca de um quarto a um sexto da distância da base à ponta da asa, sem nova fusão com R+M. Veia M_3 partindo do ramo comum Rs+M, separadamente de M_{1+2}. Falossomo com dois braços basais nunca fundidos anteriormente. Está representada no Brasil por *Psoquilla marginepunctata* Hagen, de ampla distribuição, e *Rhyopsocus rafaeli* García Aldrete (frequentemente encontradas em ninhos de aves).

Psyllipsocidae. Segundo palpômero maxilar sem apêndice sensorial. Labro com cinco sensores placoides distais internos, arredondados. Tarsos trímeros. Garra pretarsal com dente pré-apical, mas sem cerdas basais ou pulvilos. Órgão coxal ausente ou presente somente com uma parte rugosa. Asa anterior (Fig. 26.18) com veia transversal m–cua, aproximadamente no meio do comprimento da asa. Falossomo com dois braços basais separados anteriormente. Ovipositor com todas as valvas, ou sem a valva 1. Está representada no Brasil por 19 espécies distribuídas em dois gêneros: *Psocathropos* Ribaga (uma), cujas espécies são pequenas e podem ser domícolas, e *Psyllipsocus* Selys-Longchamps (dezoito), encontradas sobre paredes de rochas ou em troncos e folhas secas.

Ptiloneuridae (Figs 26.2, 4)**.** Labro com linha esclerosada incompleta, ausente ou quase ausente distalmente. Tarsos trímeros. Asa anterior com duas veias anais. Ovipositor (Fig. 26.27) com valva 1 livre e valvas 2 e 3 fusionadas, com a valva 2 alongada e livre distalmente. Falossomo com pares de escleritos endofálicos, algumas vezes com um esclerito transversal (Fig. 26.48). Hipândrio geralmente com apófises, com um esclerito central (Fig. 26.44), ou subdividido em três (Fig. 26.45), quatro Fig. 26.46) ou cinco subescleritos (Fig. 26.47). Está representada no Brasil por 80 espécies distribuídas em sete gêneros (Silva-Neto & García Aldrete 2020). São encontrados na superfície de rochas, em troncos, ramos, folhagem e na serapilheira. Essa foi a família com maior incremento da diversidade de Psocoptera no Brasil passando de 19 espécies e cinco gêneros em 2009 para 80 espécies e sete gêneros em 2022 (Moura-Lima *et al*. 2019, 2020, 2021; Pereira *et al*. 2022; Silva-Neto *et al.* 2014b, 2016a, b, c, d, 2018a, b, c, 2019, 2021a, b, c; Silva-Neto & García Aldrete 2015; Silva-Neto 2021).

Spurostigmatidae. Lacínia com mais de oito dentículos na cúspide externa. Décimo primeiro flagelômero alongado com um processo distal delgado. Tarsos dímeros. Asa anterior com duas veias anais; com comprimento da segunda veia anal igual ou superior a metade do comprimento da primeira veia anal; pterostigma com uma veia espúria. Hipândrio com um único esclerito central e falossomo sem escleritos endofálicos. No Brasil está representada por *Spurostigma caatinga* Silva Neto & García Aldrete (Silva-Neto & García Aldrete 2020).

Stenopsocidae. Labro com cinco sensores distais internos, sendo três placoides. Tarsos dímeros. Pulvilos dilatados, membranosos. Asa anterior (Fig. 26.32) com célula cua (= *areola postica*) triangular, ligada a M por uma veia transversal. Ovipositor com valva 1 rudimentar; valva 2 e valva 3 alongadas. Placa subgenital com bordo posterior simples ou levemente bilobado, sem apófises distais. Está representada no Brasil por duas espécies em *Graphopsocus* Kolbe. São encontradas em ramos e folhas.

Troctopsocidae. Sem suturas frontais. Antena com 11, 13 ou 15 artículos. Tarsos trímeros. Garra tarsal com um a três dentículos subapicais. Asa anterior (Fig. 26.22) com veia AP curta, fundida com AA antes da margem. Pterostigma aberto ou fechado basalmente. Asa posterior com ou sem a primeira seção da Rs. Ovipositor com todas as valvas; valva 3 bilobada apicalmente. No Brasil, está representada por *Troctopsoculus brasiliensis* New e *Troctopsocus separatus* (Roesler) (Mockford 1967; New 1973a).

Trogiidae. Corpo e pteroteca frequentemente com cerdas abundantes. Ocelos ausentes. Quarto palpômero maxilar com ou sem sensor bífido. Órgão coxal presente ou ausente. Tarsos trímeros. Garra pretarsal sem dentículo pré-apical. Ápteros, micrópteros ou com asa anterior reduzida a pequenos botões, sem venação. Asa posterior ausente. Ovipositor geralmente com as valvas 2 e 3. Está representada no Brasil por *Cerobasis guestfalica* (Kolbe), de ampla distribuição. São folícolas e corticícolas, ocasionalmente encontrados sobre paredes de rochas calcárias. Foram coletados no Brasil sobre a vegetação e em ninhos de *Phacellodomus rufifrons* (Wied) (Aves, Furnariidae) (New 1972d).

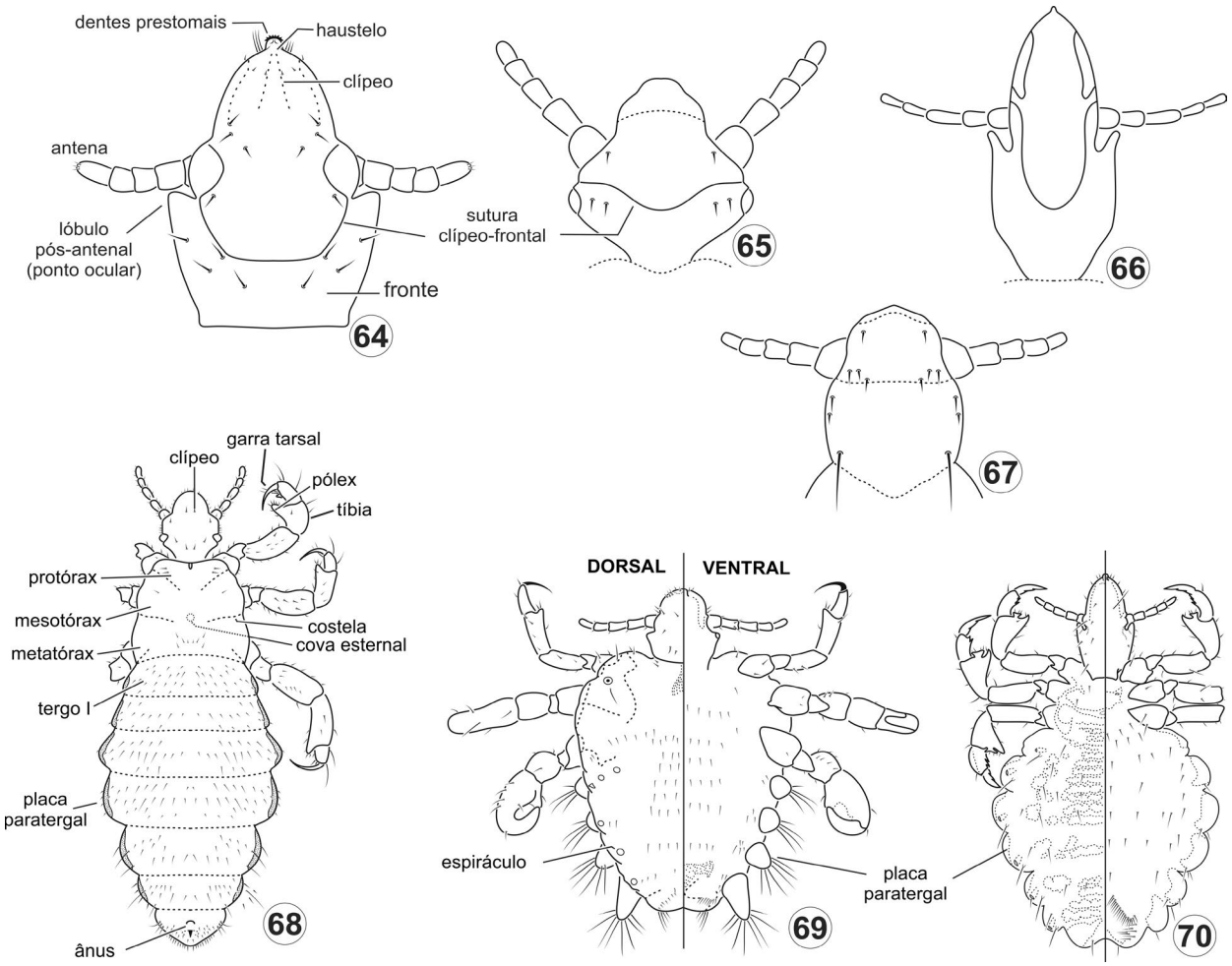
PHTHIRAPTERA HAECKEL, 1896

Pedro Marcos Linardi UFMG, Departamento de Parasitologia, Belo Horizonte, MG

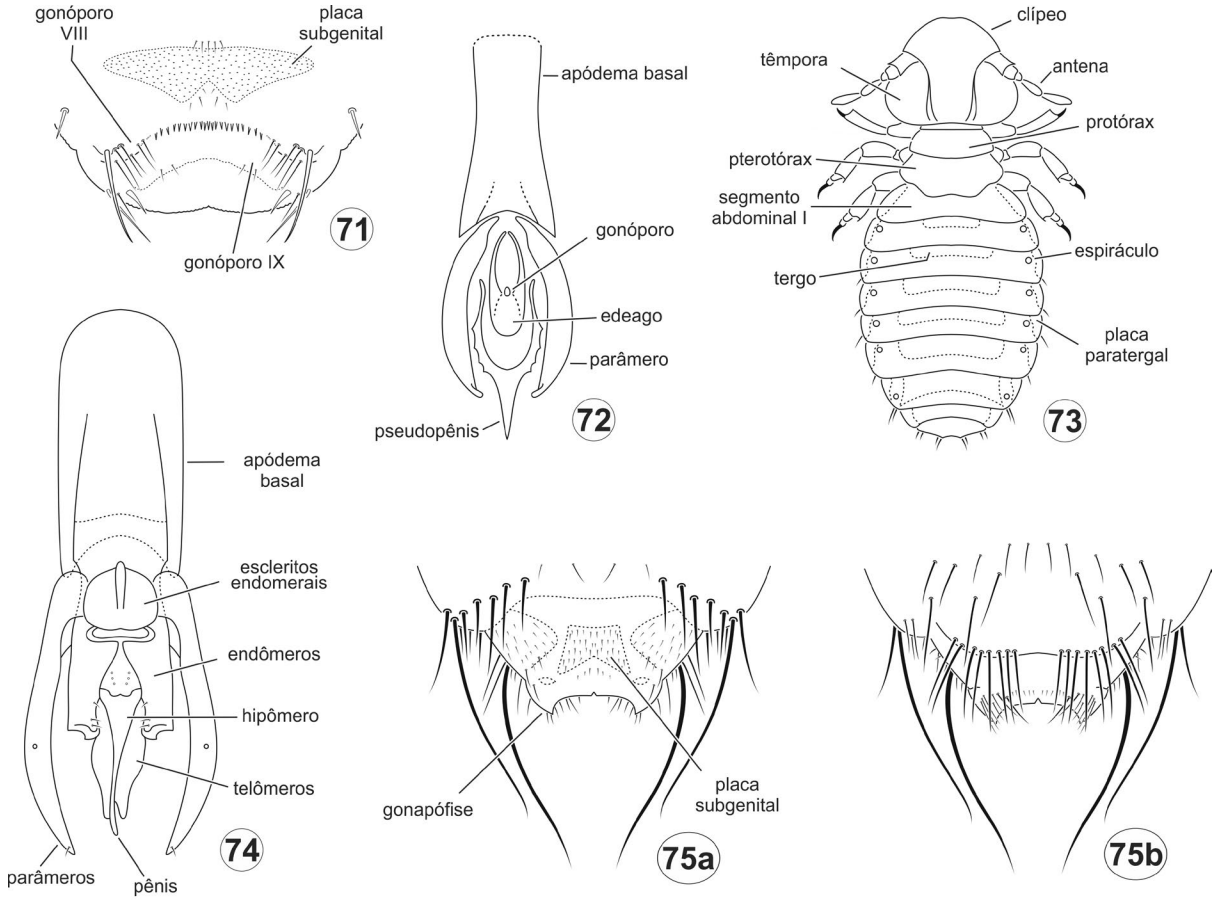
Etimologia. Do grego *phthir* = piolho; *a* = sem; *pteron* = asa. Refere-se à ausência de asas nos piolhos.

Diagnose. Insetos hemimetábolos, pterigotos, secundariamente ápteros, ectoparasitos permanentes de aves e mamíferos, variando de 0,3 a 11 mm de comprimento. Corpo esclerosado, achatado dorso-ventralmente, coberto de cerdas voltadas para trás, com coloração amarelada ou castanha. Olhos presentes ou ausentes. Antena com três a cinco artículos. Aparelho bucal mastigador ou sugador-pungitivo. Palpo maxilar presente ou ausente. Pernas escansoriais. Fêmeas maiores que os machos, com a extremidade posterior do abdômen bifurcada; machos com a extremidade posterior do abdômen de contorno arredondado.

Introdução. Os fitirápteros são conhecidos popularmente como piolhos. O piolho do corpo humano é conhecido como muquirana, o da cabeça, como piolho-da-cabeça e o piolho pubiano como chato. São ectoparasitas, cosmopolitas, com 4.996 espécies conhecidas no mundo e 551 no Brasil (Valim & Kuabara 2020). Estima-se que cerca de 9.500 e 2.000 espécies devam existir, respectivamente, no mundo e no Brasil. Foram tradicionalmente separados em duas ordens, Mallophaga e Anoplura, levando-se em consideração caracteres morfológicos, hábitos alimentares e interações com os hospedeiros. Embora a maioria dos taxonomistas concorde que Mallophaga seja um grupo parafilético, algumas dúvidas persistem em relação à classificação desses grupos. Se parafilético, o nome Mallophaga não deve, portanto, ter valor taxonômico, a despeito de seu uso didático consagrado. Atualmente, a classificação considera os fitirápteros divididos em quatro subordens: Amblycera, Ischnocera, Rhynchophthirina (essas três antes incluídas em Mallophaga) e Anoplura (Lyal 1985a). Ao todo, cerca de 4.000 e 800 espécies, respectivamente de aves e mamíferos, são conhecidas como hospedeiras de fitirápteros (Smith *et al.* 2020).



Figuras 26.64–70. Phthiraptera, Anoplura, morfologia, **64–67**, cabeça, vd; **64**, *Haematopinus eurysternus* (Nitzsch), Haematopinidae; **65**, Pediculidae; **66**, Haematopinidae; **67**, Hoplopleuridae; **68–70**, corpo, vd e vv; **68**, *Pediculus capitis* De Geer, Pediculidae, macho, vd; **69**, *Pthirus pubis* (L.) (Pthiridae), fêmea; **70**, *Haematopinus suis* (L.), Haematopinidae, fêmea. Fonte: Fig. 67 de Costa Lima (1938); 65–67, Kim & Ludwig (1978); 68, Keilin & Nuttall (1930, *apud* Costa Lima 1938); 69–70, Ferris (1951).



Figuras 26.71–75. Phthiraptera, morfologia. **71–72**, genitália de *Pterophthirus alata* (Ferris), Anoplura, Hoplopleuridae, **71**, fêmea; **72**, macho; **73**, Ischnocera, vd; **74**, genitália de um fitiráptero, macho; **75**, ápice do abdômen *Heterodoxus spiniger* (Enderlein), Amblycera, Boopidae, fêmea; **75A**, vd; **75B**, vv. Fonte: Figs 71–72, Ferris (1951); 73–74, Mateo (2002); 75, Werneck (1948).

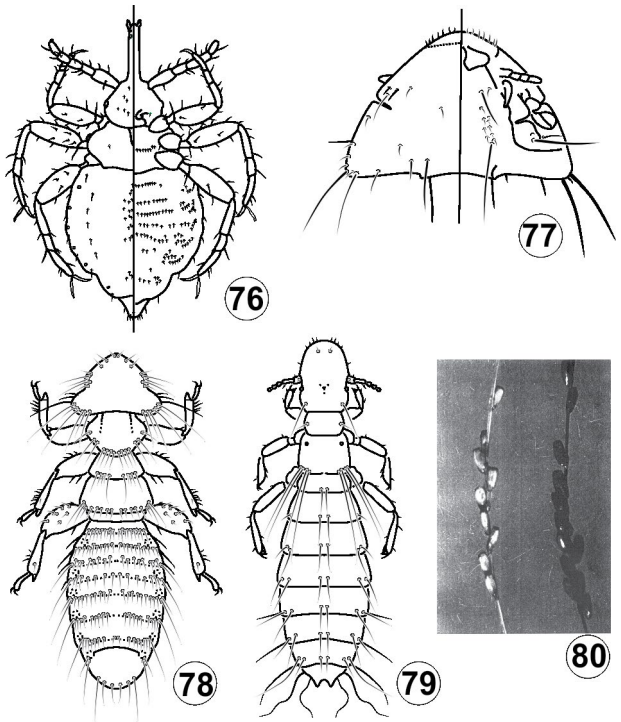
Os amblíceros, isquinóceros e rincofitírinos têm a cabeça mais larga que o tórax e o aparelho bucal do tipo mastigador, daí serem designados piolhos-mastigadores. Alimentam-se de células de descamação da pele dos mamíferos, pelos ou produtos retirados das penas, com algumas espécies eventualmente ingerindo sangue que aflora no tegumento de hospedeiros injuriados. Parasitam aves e mamíferos, sendo encontrados em todas as ordens de aves (Price *et al*. 2003) e em diversas ordens de mamíferos: Proboscidea, Hyracoidea, Carnivora, Artiodactyla, Perissodactyla, Didelphiomorpha, Dasyuromorpha, Diprodontia, Xenarthra, Primates e Rodentia (Emerson & Price 1981). São conhecidas 4.464 espécies e subespécies, sendo 554 infestantes de mamíferos e 3.910 de aves. No Brasil, cerca de 90 espécies de mamíferos hospedam piolhos-mastigadores, especialmente roedores e carnívoros.

Os anopluros têm o tórax mais largo que a cabeça e o aparelho bucal do tipo sugador-pungitivo, sendo designados piolhos-sugadores. São hematófagos, com os adultos e ninfas alimentando-se diretamente dos capilares. Parasitam exclusivamente mamíferos, infestando essencialmente ungulados, roedores, insetívoros, lagomorfos e alguns carnívoros terrestres. São conhecidas 532 espécies, com a região Neotropical concentrando 11% da fauna mundial (Kim & Ludwig 1978). Para o Brasil, foram assinaladas sete famílias, com dez gêneros e 36 espécies de fitirápteros sugadores.

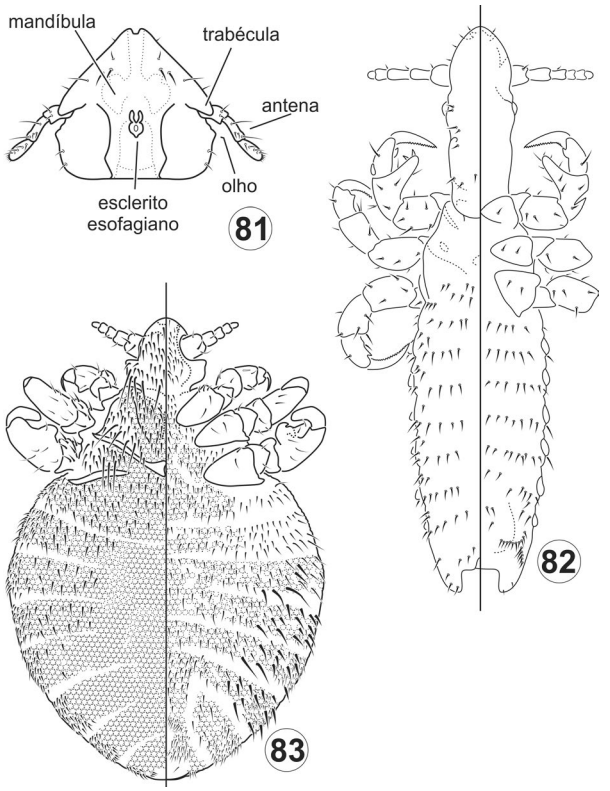
Alguns registros de fósseis de fitirápteros são duvidosos, a despeito de Kumar & Kumar (1999) noticiarem a possível evidência de um anopluro em sedimentos do Triássico Superior de Saptura, Índia. Rasnitsyn & Zherikthin (1999, *apud* Price *et al*. 2003) também descreveram o que consideram ser o primeiro registro de um fóssil de piolho mastigador, do Cretáceo Inferior de Baissa, Transbaikalia, Rússia. O registro seguro mais antigo de um fóssil de piolho é o de *Megamenopogon rasnitsyni* Wappler, Smith & Dalgleish, um amblícero Menoponidae coletado em xisto betuminoso do Eoceno, de Messel, Alemanha. Esse fóssil, além de bem preservado, possui fragmentos de pelos no seu intestino que provam ser um piolho-mastigador.

Smith *et al.* (2020) apresentam dados sobre especialistas, classificação, filogenia, bibliografia, hospedeiros, interações ecológicas, coleções, eventos e outras informações relativas aos piolhos.

Morfologia (adultos). Os piolhos-sugadores (Anoplura) medem em média 2,5 mm de comprimento, variando de 0,35 a 8 mm. Cabeça geralmente cônica, dividida transversalmente em duas partes por uma sutura clípeo-frontal, correspondendo às regiões pré e pós-antenal (Figs 26.64–67). Antena curta, filiforme, usualmente com cinco artículos (Figs 26.64–70) (ocasionalmente com



Figuras 26.76–80. Phthiraptera, morfologia. **76**, *Haematomyzus elephantis* Piaget, Rhynchophthirina, Haematomyzidae, macho; **77**, Cabeça de *Heterodoxus* Le Souëf & Bullen, Amblycera, Boopidae, macho; **78**, *Trinoton* sp, Amblycera, fêmea, vd; **79**, *Oxylipeurus polytrapezius* (Burmeister), Ischnocera, Philopteridae, fêmea, vd; **80**, ovos de *Haematopinus quadripertusus* Fahrenholtz na pelagem de bovino, Anoplura, Haematopinidae. Fonte: Fig. 76, Werneck (1950); 77, Werneck (1948); 78, Mateo (2002); 79, Costa Lima (1938).



Figuras 26.81–83. Phthiraptera, morfologia. **81**, *Felicola subrostratus* (Burmeister), Ischnocera, Trichodectidae; **82–83**, Anoplura, **82**, *Pecaroecus javalii* Babcock & Ewing, Pecaroecidae, fêmea; **83**, *Antarctophthirus* sp., Echinophthiriidae, fêmea. Fonte: Fig. 81, Costa Lima (1938); 82–83, Ferris (1951).

três ou quatro), com sensores (sensilas) celocônicos no quarto e quinto artículos. Peças bucais adaptadas para perfurar a pele dos hospedeiros, constituída por um haustelo, estrutura esclerosada e tubuliforme projetada anteriormente, provida de pequenos dentes prestomais e dois estiletes, de origem hipofaringeal e labial, retraídos numa bolsa ventral. Olhos compostos reduzidos (Fig. 26.65) ou ausentes (Fig. 26.67). Ponto ocular ou lóbulo pós-antenal presente (Fig. 26.66) ou ausente. Ocelos ausentes.

Tórax com os segmentos fundidos (Fig. 26.68), com um par de espiráculos respiratórios no mesotórax. Ventralmente provido de uma placa mediana esclerosada, a placa esternal torácica (Figs 26.70, 84), cuja forma e tamanho é peculiar para cada espécie. Pernas desenvolvidas, tarsos monômeros, terminando em uma garra tarsal recurvada, destinada à fixação nos pelos dos hospedeiros (Figs 26.68–70, 82–85).

Abdômen com nove segmentos, todos visíveis (Figs 26.68, 70, 85). Em *Pthirus* Leach (Fig. 26.69), os cinco primeiros são fundidos. Tergos e esternos pouco esclerosados, com placas paratergais (paratergitos) geralmente desenvolvidas, de importância na sistemática do grupo (Figs 26.68–70, 82, 84, 99–100). Espiráculos abdominais geralmente em número de seis pares, abrindo-se lateralmente nos segmentos III a VIII (Figs 26.68–70, 100). Algumas espécies com menor número de espiráculos abdominais. Faces dorsais e ventrais com número variável de placas esclerosadas, dotadas de uma ou mais fileiras transversais de cerdas (Figs 26.68–70, 84–85, 99–100). Genitália externa bem desenvolvida nos dois sexos. Fêmeas com dois pares de gonópodes (gonapófises), localizados nos segmentos VIII e IX, uma placa subgenital característica no segmento VIII, uma vulva, de abertura ventral (Fig. 26.71), e a maioria das espécies exibindo espermateca. Machos com um apódema ou placa basal, um par de parâmeros e endômeros, pseudopênis e um edeago bem esclerosado, situado dorsalmente, no qual se abre um gonóporo (Fig. 26.72).

Amblycera, Ischnocera e Rhynchophthirina (piolhos-mastigadores)

Têm coloração variando entre o amarelo esbranquiçado a castanho ou quase pretos, após a alimentação. Comprimento entre 0,8 a 11 mm, geralmente 2 a 3 mm. Cabeça grande e arredondada (Fig. 26.73), de contorno característico para cada família. Lábio curto, com palpos labiais rudimentares. Órgãos sensoriais localizados na antena e peças bucais. Olhos, quando presentes, rudimentares e situados atrás dos alvéolos antenais (Fig. 26.81). Tórax com um par de espiráculos. Pernas curtas e robustas, achatadas, com uma ou duas garras tarsais, excepcionalmente desprovidas de garras: piolhos sem garras ou com uma garra tarsal infestam mamíferos e aqueles com duas garras tarsais, aves. Abdômen com 11 segmentos, dos quais oito ou dez são visíveis, em virtude de fusão ou redução (Fig. 26.73). Segmentos abdominais com placas dorsais, ventrais e laterais. Espiráculos abdominais em número variável, com mais frequência cinco (Fig. 26.90) ou seis pares (Figs 26.73, 91). Genitália do macho com um aparelho copulador alongado ou lanceolado, situado na linha mediana e constituído por um apódema basal, que suporta os parâmeros, e os endômeros, articulado com um

saco genital (vesícula-pênis) (Fig. 26.74). Genitália feminina com gonapófises e placa subgenital (Fig. 26.75).

Amblycera. Antena clavada ou capitada, usualmente com quatro artículos semelhantes nos dois sexos e escondida em uma fosseta lateral; palpo maxilar presente (Figs 26.77, 88–89, 94–95). Peças bucais dispostas em plano vertical, perpendicular à superfície ventral da cabeça. Tórax com meso e metatórax separados por uma sutura (Figs 26.78, 92, 94–95).

Ischnocera. Antena (Figs 26.73, 79, 98, 102–103) com três ou cinco artículos, exposta, filiforme, às vezes sexualmente dimórfica (alguns machos com artículo basal desenvolvido), utilizada para a preensão das fêmeas durante o acasalamento. Palpo maxilar ausente. Peças bucais dispostas em plano horizontal, paralelo à cabeça. Tórax com o meso e o metatórax fundidos em um segmento, o pterotórax (Figs 26.79, 102–103).

Rhynchophthirina. Cabeça bem pigmentada, duas vezes mais longa do que larga, a parte anterior em forma de rostro, na extremidade da qual se encontram as peças bucais, e a parte posterior de forma oval (Fig. 26.76). Mandíbula com a margem denteada e exteriorizada. Palpo maxilar ausente. Antena com cinco artículos, sem fossa antenal. Olhos presentes, sem pigmentação. Tórax com dois segmentos na face dorsal. Pernas longas, ambulatórias, com o comprimento em grau crescente do primeiro ao terceiro par. Tarsos com dois artículos, o pretarso provido de duas garras. Abdômen com seis pares de espiráculos (Fig. 26.76).

Imaturos. Os ovos (Fig. 26.80), vulgarmente conhecidos como lêndeas, são ovais, operculados e colocados aderidos aos pelos ou penas dos hospedeiros através de uma substância adesiva. A única exceção é *Pediculus humanus* L., cujos ovos são aderidos às fibras das vestes. As ninfas são semelhantes aos adultos, exceto pelo tamanho e proporção entre as partes do corpo, bem como pelo grau de esclerosação e desenvolvimento do aparelho reprodutor. Há três ínstares ninfais, cada um portador de uma quetotaxia própria, com diferente densidade de cerdas. O ciclo de ovo a adulto é de 20 a 25 dias; em Pediculidae, a incubação ocorre em oito dias. Poucas são as espécies conhecidas pelas formas imaturas. Uma exceção no Brasil é *Hoplopleura imparata* Linardi, Teixeira & Botelho, com três estádios ninfais (Linardi *et al*. 1985).

Biologia. A infestação nos hospedeiros estabelece-se por contato direto, com passagem de adultos e/ou ninfas. Alguns piolhos mastigadores podem ser transportados por meio de outros ectoparasitos (hospedeiros paratênicos), tais como moscas Hippoboscidae e pulgas de roedores silvestres.

A capacidade de proliferação varia em diferentes espécies. *Pediculus humanus* coloca 300 ovos num período de oviposição de 25 dias, com média de dez ovos/dia; *P. capitis* De Geer põe de 50 a 150 ovos durante toda a sua vida, com média de cinco a seis ovos/dia; *Pthirus pubis* (L.) deposita três ovos diariamente. Certos piolhos de bovinos em condições experimentais colocam de 35 a 50 ovos, num período de 10 a 15 dias de oviposição.

Os piolhos humanos realizam a hematofagia duas vezes a cada 24 horas, cada picada prolongando-se por três a dez minutos. A longevidade varia com a espécie, sendo de 14 a 28 dias para piolhos humanos e de 20 a 40 dias para piolhos sugadores de animais domésticos. As espécies de piolhos humanos mostram diferenças por grupos etários, com *P. capitis* sugando crianças e jovens em idade escolar, *P. humanus* infestando pessoas de idade mais avançada e *P. pubis* ocorrendo em indivíduos com atividade sexual promíscua. As três espécies são cosmopolitas, com *P. capitis* tendo recrudescido em todo o mundo e a infestação por *P. humanus* sendo menos constatada nos países industrializados em virtude do hábito frequente de troca e lavagem do vestuário.

O comportamento alimentar é diferenciado entre os grupos de piolhos-mastigadores. Os amblíceros possuem dieta mais diversificada, ingerindo penas, secreções oculares e sangue de escoriações ou do tegumento ferido de seus hospedeiros, bem como fungos, ácaros de penas, outros piolhos, exúvias ninfais e cascas de ovos. Os isquinóceros alimentam-se de penas (mas não pelos) e fragmentos de pele. Os rincofitírinos são exclusivamente hematófagos.

Os piolhos são específicos de seus hospedeiros, sendo muito dependentes da temperatura e umidade próximas à pele. Consequentemente, a extinção desses frequentemente implica na extinção daqueles. Entre os anopluros, várias famílias contêm apenas um ou poucos gêneros, devido à extinção de vários grupos de mamíferos pré-históricos tidos como hospedeiros que com eles evoluíram (Durden & Musser 1994). A sobrevivência fora do hospedeiro é limitada, o que dificulta o seu cultivo *in vitro*. Algumas espécies de piolhos-mastigadores têm ciclos biológicos sincronizados com os de seus hospedeiros. Em certas espécies de pássaros, o aumento da população de piolhos que ingerem sangue é ativado pelos hormônios reprodutivos dos respectivos hospedeiros. Aves em regiões úmidas têm mais piolhos do que as que ocorrem em regiões áridas (Johnson & Clayton 2003).

Muitas espécies são restritas a determinadas regiões do corpo dos hospedeiros, em razão do próprio microambiente ou da limitação do hospedeiro em realizar a atividade de catação em certas regiões corpóreas. Exibem morfologia e comportamento adaptados a micro-hábitats específicos do hospedeiro, especialmente em piolhos de aves: (1) Amblycera ágeis, que correm rapidamente sobre a pele ou penas; (2) Amblycera muito grandes, que se movem para os lados sobre penas; (3) Ischnocera lentos, de cabeça triangular, sobre a cabeça e pescoço dos hospedeiros; (4) Ischnocera longos, entre as bárbulas das asas e penas da cauda; (5) Ischnocera lentos, nas penugens das penas abdominais. De maneira geral, as espécies mais lerdas são encontradas na cabeça e no pescoço e as mais ativas, nas regiões do peito, das costas e perianal (Costa Lima 1938). Nas aves, quando a infestação é intensa, os piolhos deixam os sítios próprios, estendendo-se a toda a plumagem, preferencialmente tronco, cabeça, pescoço e axilas. Nos mamíferos, a infestação ocorre especialmente na base da cauda e nas regiões escapular e lombar, generalizando-se em casos mais severos.

Classificação. A classificação adotada é a de Lyal (1985a), que vem sendo aceita e mantida por autores mais recentes. Nas subordens Amblycera e Ischnocera, as famílias indicadas são aquelas consideradas por Price *et al*. (2003). As famílias incluídas nas respectivas subordens são listadas com o número de espécies conhecidas para o Brasil indicado entre parênteses e de acordo com Valim & Kuabara (2020).

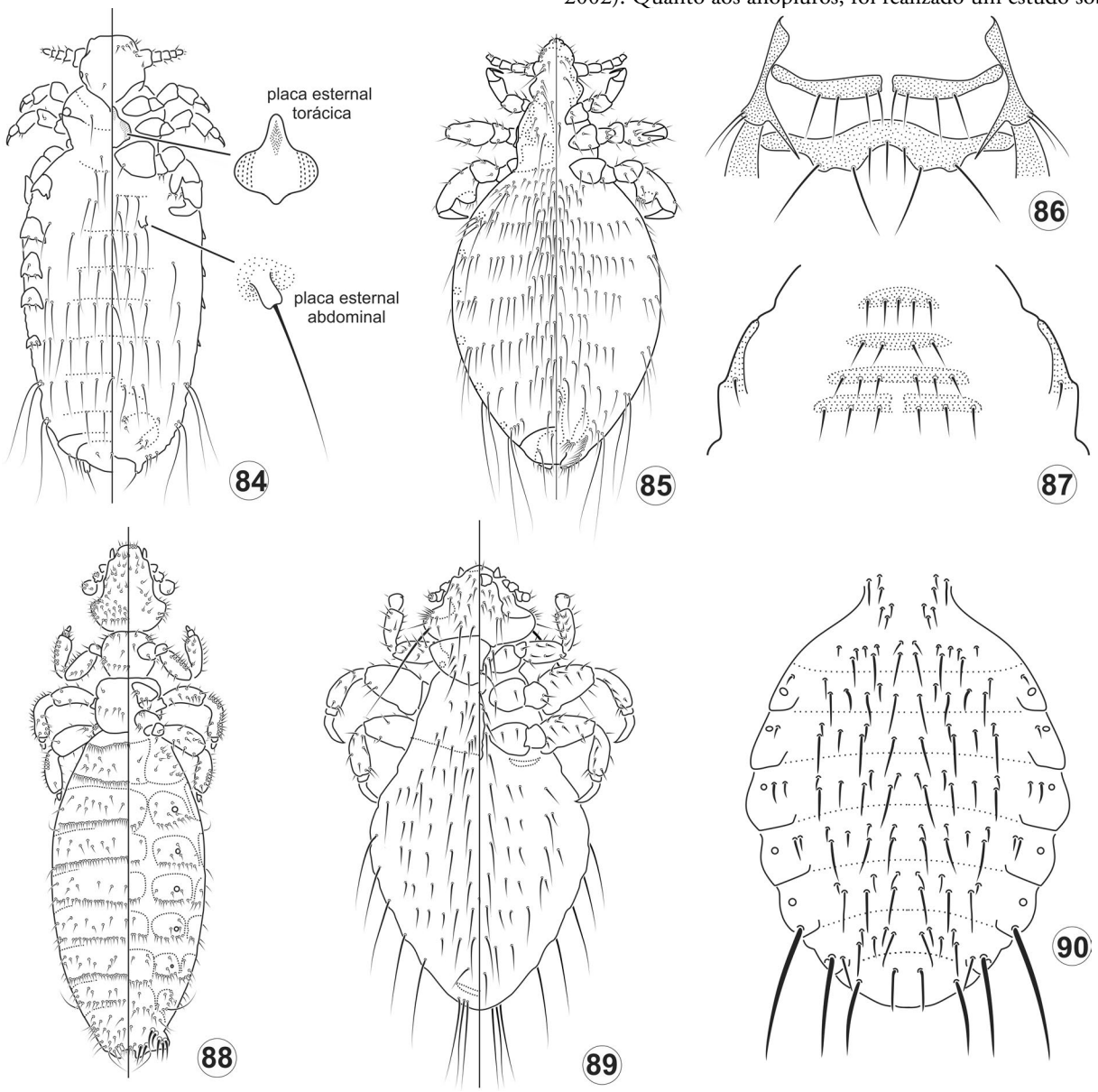
Subordem Amblycera
Boopidae (1)
Gyropidae (43)
Laemobothriidae (6)
Menoponidae (148)
Ricinidae (12)
Trimenoponidae (4)

Subordem Ischnocera
Philopteridae (271)
Trichodectidae (31)

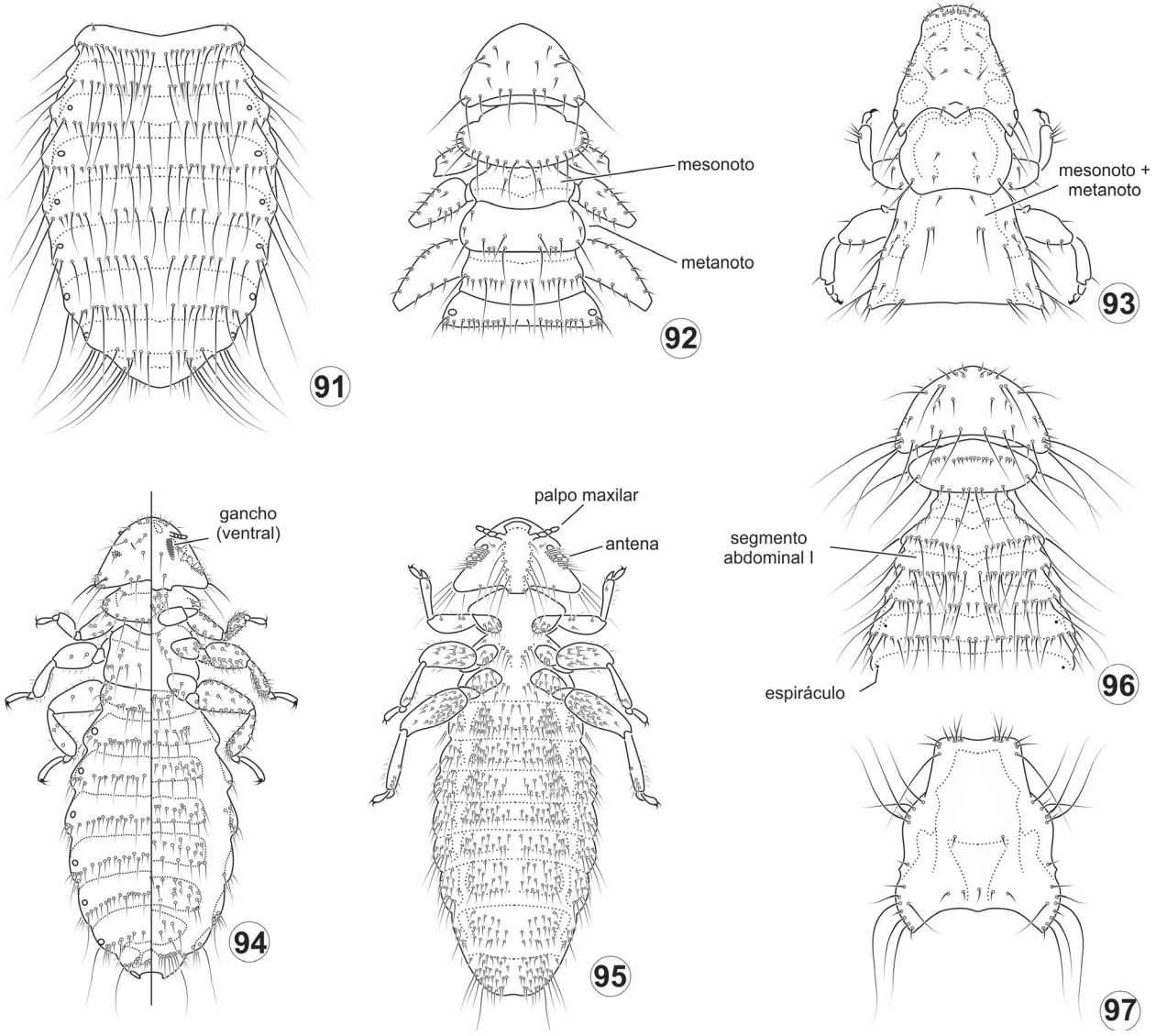
Subordem Rhynchophthirina
Haematomyzidae (1)

Subordem Anoplura
[Echinophthiriidae]
Enderleinellidae (2)
Haematopinidae (5)
Hamophthiriidae
Hoplopleuridae (15)
Hybophthiridae
Linognathidae (5)
Microthoraciidae
Neolinognathidae
[Pecaroecidae]
Pedicinidae
Pediculidae (3)
Polyplacidae (4)
Pthiridae (1)
Ratemidae

Relações filogenéticas. As relações filogenéticas mais aceitas entre as quatro subordens de Phthiraptera são as evidenciadas por Lyal (1985a): (Amblycera (Ischnocera (Rhynchophthirina, Anoplura))) (Fig. 26.104), com base em dados morfológicos; por Johnson & Whiting (2002), em estudos moleculares do gene nuclear ribossomal 18S, e por Barker *et al*. (2003), em estudos moleculares do gene RNAr 18S de 33 espécies de piolhos. As afinidades entre as famílias ainda não estão bem estabelecidas. Existem estudos filogenéticos em algumas famílias de Amblycera, como para *Heterodoxus* Le Souëf & Bullen (Boopidae) por Barker (1991), Menoponidae, por Cruickshank *et al*. (2001), em Ischnocera, por Smith (2000, 2001) e Johnson *et al*. (2001, 2002). Quanto aos anopluros, foi realizado um estudo sobre a



Figuras 26.84–90. Phthiraptera, morfologia. **84–87**, Anoplura; **84**, *Enderleinellus* sp, Enderleinellidae, fêmea; **85**, *Linognathus africanus* Kellog & Paine, Linognathidae, fêmea; **86**, articulação dos esternos abdominais II–III com as placas paratergais correspondentes em *Hoplopleura* sp., Hoplopleuridae, vv; **87**, espaço entre os esternos abdominais e as placas paratergais em *Polyplax spinulosa* (Burmeister), Polyplacidae, vv; **88–90**, Amblycera, **88**, *Gliricola porcelli* (Schrank), Gyropidae, fêmea; **89**, *Gyropus parasetosus* Werneck, Gyropidae, macho; **90**, abdômen de Trimenoponidae. Fonte: Figs 84–85 de Ferris (1951); Figs 86–87 de Kim & Ludwig (1978); Fig. 88 de Emerson & Price (1975); Fig. 89 de Werneck (1948); Figs 90 de Price *et al*. (2003).



Figuras 26.91–97. Phthiraptera, Amblycera, morfologia. **91**, Abdômen com espiráculos entre os segmentos III–VIII; **92**, mesonoto e metanoto separados, Boopidae; **93**, mesonoto e metanoto fundidos, Ricinidae; **94**, *Heterodoxus spiniger* (Enderlein), Boopidae, fêmea; **95**, *Menacanthus stramineus* (Nitzsch), Menoponidae, fêmea, vv; **96**, segmentos torácicos e primeiros segmentos abdominais, Menoponidae; **97**, cabeça de Laemobothriidae. Fonte: Figs 91–93, 96, Price *et al*. (2003); 94, Emerson & Price (1975); 95 e 97, Mateo (2002).

filogenia dos piolhos de primatas, Catarrhini, do Velho Mundo (Salazar 1994).

Importância. Do ponto de vista epidemiológico, os piolhos atuam como agentes infestantes e transmissores de doenças. Os mastigadores são de importância exclusivamente veterinária (não infestam o homem). Os danos aos animais provocam irritações no tegumento e consequentes escoriações, que podem ser agravadas por infecções bacterianas. Os animais não se alimentam e nem descansam adequadamente pela inquietação devida ao ectoparasitismo. Em aves, as infestações são mais danosas aos filhotes; os adultos têm a produção de ovos diminuída. Entre os piolhos mastigadores as principais espécies incriminadas na transmissão de patógenos são: (1) *Trichodectes canis* (De Geer), hospedeiro intermediário do cestódeo *Dipylidium caninum* (L.); (2) *Heterodoxus spiniger* (Enderlein), hospedeiro de *Dipetalonema reconditum* (Grassi), verme filarial de cão; (3) *Trinoton anserinum* (Fabricius), hospedeiro intermediário do filariídeo *Sarconema eurycerca* Wehr entre cisnes e outras aves aquáticas; (4) *Pseudomenopon pilosum* (Scopoli), parasito habitual de focas, albergando a filária *Pelecitus fulicaeatrae* (Diesing), amplamente distribuída entre Aves e mamíferos; e (5) *Menacanthus stramineus* (Nitzsch) e *Menopon gallinae* (L.) veiculando *Pasteurella multocida* (Lehmann & Neumann), agente da peste aviária entre galinhas domésticas.

Os piolhos sugadores são responsáveis pela anoplurose nos mamíferos domésticos e pela ptirose e pediculose do corpo e do couro cabeludo em seres humanos. A ocorrência da pediculose do corpo está praticamente limitada a populações humanas, com forma de vida gregária, em caráter de promiscuidade ou em consequência da diminuição de higiene, aumento do contato entre as pessoas e negligência por parte dos parasitados (Linardi *et al*. 1998). Embora bem noticiada, só há pouco tempo os primeiros casos de infestação por *P. humanus* foram relatados no Brasil, em favela da cidade de São Paulo (Linardi *et al*. 1998).

A pediculose *capitis* ou pediculose do couro cabeludo é a infestação no homem por *Pediculus capitis*, caracterizada por prurido, irritação do couro cabeludo e complicações secundárias, geradas por organismos oportunistas (infecções estafilocócicas). O piolho do corpo, *Pediculus humanus*, é transmissor de moléstias, causadas, respectivamente, pelos seguintes agentes etiológicos: tifo exantemático ou tifo epidêmico (*Rickettsia prowazekii*), febre das trincheiras ou febre dos cinco dias ou febre wolhínica (*Bartonella quintana*), febres recorrentes ou hemorrágicas (*Borrelia recurrentis*). Uma vez que o *Pediculus capitis* infecta-se experimentalmente, o seu papel epidemiológico é tido como secundário na transmissão dessas etiologias. Entre os roedores silvestres, espécies de *Hoplopleura* podem veicular o tifo murino (*Rickettsia typhi* = *R. mooseri*).

Os piolhos também têm importância em estudos de coevolução, dada sua alta especificidade com os respectivos hospedeiros. Os piolhos humanos abrem importantes perspectivas para o esclarecimento de afinidades geográficas entre populações e, consequentemente, da incessante busca às origens do homem no continente sul-americano. Usando DNA nuclear e mitocondrial Reed *et al*. (2004) estimaram que a divergência entre chimpanzés e humanos tenha ocorrido há 5,5 milhões de anos, bem como demonstraram que há duas linhagens antigas de piolhos infestando a cabeça do homem, que divergiram há 1,18 milhões de anos, uma delas distribuída mundialmente e a outra restrita ao Novo Mundo, o que sinalizaria um contato físico entre o homem arcaico e o moderno.

Ainda, os piolhos humanos são importantes na Entomologia Forense, tendo em vista que o perfil de DNA de um dado indivíduo pode ser detectado em piolhos alimentados até 20 horas após o repasto sanguíneo, o que possibilitaria verificar o contato físico entre criminosos e suas vítimas (Mumcuoglu *et al*. 2004).

Coleta e fixação. De um modo geral, as técnicas de coleta, fixação e montagem de piolhos são as mesmas descritas para as pulgas (Ver Capítulo 36, Siphonaptera). Hospedeiros vivos ou suas carcaças devem ser examinadas com cuidado, de modo a evitar a contaminação do recipiente no qual estão sendo vistoriados. Devem ser fixados em álcool 70-80^0 e, para análise de DNA, em etanol a 95^0. Piolhos secos recolhidos de peles em museus devem ser preservados secos. Antes da montagem em lâminas, os exemplares secos ou preservados em álcool devem ser colocados em uma solução de KOH a 10% e mantidos a temperatura ambiente por 24 horas. Posteriormente devem ser lavados em água destilada e gentilmente pressionados com uma lamínula ou outro objeto para eliminar os conteúdos do corpo e, logo em seguida, mantidos em etanol a 95^0 por pelo menos 12 horas. Piolhos assim tratados permanecem no álcool indefinidamente.

Para montagem em lâminas, recomenda-se usar óleo-de-cravo por pelo menos cinco minutos, de modo a permitir sua infiltração no interior do inseto. Em seguida, cobrir a preparação com bálsamo do Canadá, deixando-a secar por pelo menos 48 horas. Dada a morfologia dos piolhos, os exemplares devem ser montados com a face ventral voltada para a lâmina. As lâminas devem ser acondicionadas em posição horizontal.

Chave para as subordens e famílias (adaptada de Kim & Ludwig 1978 e Price *et al*. 2003)

1. Cabeça com a parte anterior prolongada em forma de probóscide, com mandíbula apical (Fig. 26.76) .... **Rhynchophthirina , Haematomyzidae**

— Cabeça com a parte anterior não prolongada (Figs 26.73, 77–79) **2**

2(1). Cabeça igual ou mais estreita que o tórax (Figs 26.68–70, 82–85). Aparelho bucal sugador, retraído no interior da cabeça ..... **Anoplura** ... **3**

— Cabeça mais larga que o tórax (Figs 26.78–79, 88–89, 93–96, 101–103). Aparelho bucal mastigador, com mandíbula esclerosada (Fig. 26.81) **11**

3(2). Cabeça com olhos distintos (Figs 26.65, 82) ou ponto ocular subagudo situado no lóbulo pós-antenal (Fig. 26.66) **4**

— Cabeça sem olhos ou ponto ocular proeminente (Figs 26.67, 85, 100) 7

4(3). Cabeça com lóbulo pós-antenal proeminente, sem olhos (Figs 26.66, 70) ..... **Haematopinidae**

— Cabeça com olhos distintos, sem lóbulo pós-antenal (Figs 26.65, 82) **5**

5(4). Cabeça longa e fina, muito mais longa que o tórax. Abdômen elíptico, com placas paratergais tuberculadas (Fig. 26.82) ..... **[Pecaroecidae]**

— Cabeça quase tão longa quanto o tórax. Abdômen oval ou elíptico, com placas paratergais como capas não tuberculadas ou como lobos esclerosados (Figs 26.68–69) **6**

6(5). Corpo pouco mais longo que largo. Abdômen oval, basalmente levemente mais estreito que o tórax, com placas paratergais tuberculadas proeminentes (metapódios). Perna anterior menos desenvolvida que as demais. Os três primeiros pares de espiráculos abdominais abrindo-se transversalmente, num mesmo segmento (Fig. 26.69) ..... **Pthiridae**

— Corpo duas ou três vezes mais longo que largo. Abdômen longo, mais largo que o tórax, com placas paratergais nos segmentos III a VIII, não proeminentes. Todas as pernas igualmente desenvolvidas. Espiráculos abdominais abrindo-se separadamente, um par em cada segmento (Fig. 26.68) ..... **Pediculidae**

7(3). Cabeça e tórax densamente cobertos com cerdas. Abdômen intensamente coberto com cerdas de vários formas e tamanhos, incluindo escamas e espinhos (Fig. 26.83) ..... **[Echinophthiriidae]**

— Cabeça e tórax com poucas cerdas. Abdômen sem escamas **8**

8(7). Perna anterior menor que as outras pernas, que são subiguais em tamanho e similares em forma e armadura (Fig. 26.85). Segmento abdominal II sem placas ventrais salientes e adicionais **9**

— Perna anterior e média subiguais em tamanho e forma, ambas mais finas e mais curtas que a posterior. Segmento abdominal II usualmente com um par de pequenas placas ventrais salientes e adicionais (Fig. 26.84) ..... **Enderleinellidae**

9(8). Abdômen sem placas paratergais. Coxas anteriores basalmente separadas uma da outra (Fig. 26.85) .... **Linognathidae**

— Abdômen com placas paratergais, apicalmente livres na margem do corpo (Figs 26.99–100). Coxas anteriores próximas uma da outra basalmente (Fig. 26.100) ... **10**

10(9). Esterno abdominal II estendido lateralmente e articulado com a placa paratergal (Fig. 26.86). Comprimento das pernas em grau crescente, do primeiro ao terceiro par ..... **Hoplopleuridae**

— Esterno abdominal II não estendido lateralmente, nem articulado com a placa paratergal correspondente (Fig. 26.87). Primeiro par de pernas de comprimento menor que os outros dois, estes dois últimos de mesmo comprimento ..... **Polyplacidae**

11(2). Antena usualmente com quatro artículos, capitada ou clavada, completa ou parcialmente escondida em fosseta lateral. Palpo maxilar presente (Figs 26.77, 88–89, 95) .... **Amblycera** ... **12**

— Antena com três ou cinco artículos, exposta, filiforme, às vezes sexualmente dimórfica (alguns machos com o artículo basal desenvolvido). Palpo maxilar ausente (Figs 26.73, 98, 102–103) ..... **Ischnocera** ... **17**

12(11). Tarsos médio e posterior com um par de garras (Fig. 26.88), ou com uma garra bem desenvolvida (Fig. 26.89) ... **Gyropidae**

— Todos os tarsos com um par de garras (Figs 26.94–95) **13**

13(12). Cinco pares de espiráculos abdominais, nos segmentos III a VII (Fig. 26.90) ..... **Trimenoponidae**

— Seis pares de espiráculos abdominais, nos segmentos III a VIII (Figs 26.91, 95) **14**

14(13). Mesonoto e metanoto separados (Fig. 26.92) **15**

— Mesonoto e metanoto fundidos (Fig. 26.93) **16**

15(14). Face inferior da cabeça com dois ganchos longos e fortes dirigidos para trás (Fig. 26.94). Antena clavada. Espiráculos abdominais a partir do segmento II (Fig. 26.92) ..... **Boopidae**

— Face inferior da cabeça com ganchos reduzidos ou ausentes (Fig. 26.95). Antena não muito clavada. Espirácu-los abdominais a partir do segmento III (Fig. 26.96) .... **Menoponidae**

16(14). Cabeça com expansão lateral à altura da fosseta antenal (Fig. 26.97) ..... **Laemobothriidae**

— Cabeça sem expansão lateral à altura da fosseta antenal (Fig. 26.93) ..... **Ricinidae**

17(11). Antena com três artículos. Cada tarso com uma garra (Fig. 26.98) ..... **Trichodectidae**

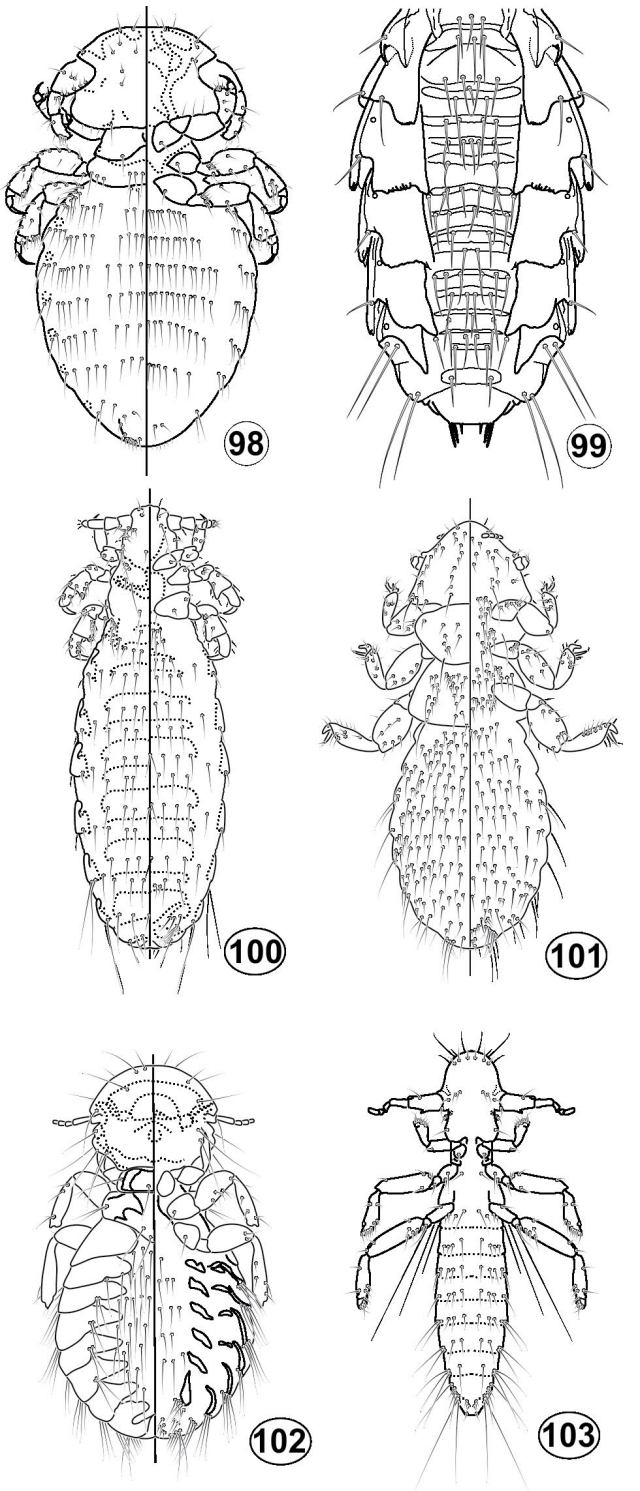
— Antena com cinco artículos. (Figs 26.79, 102–103). Cada tarso com duas garras ..... **Philopteridae**

Famílias de Phthiraptera em ordem alfabética

Boopidae (Amblycera) (Fig. 26.94). Apesar de oito gêneros e 55 espécies ocorrerem em todo o mundo, associadas com hospedeiros Diprotodontia (cangurus e coalas) e Dasyuromorphia (marsupiais carnívoros da Austrália), apenas *Heterodoxus spiniger* (Fig. 26.94), cosmopolita, parasito habitual do cão doméstico, é assinalada para o Brasil.

[Echinophthiriidae] (Anoplura). Ainda não foi registrada para o Brasil, mas *Antarctophthirus* Enderlein contém seis espécies, duas das quais infestam Phocidae (focas) e uma terceira é parasita de Otariidae (leões-marinhos) da Região Antártica e costa Atlântica do Sul do Brasil, sendo, portanto, mais que provável a sua ocorrência no país.

Enderleinellidae (Anoplura). No Brasil, está representada por *Enderleinellus* Fahrenholz (Fig. 26.84), com duas espécies: *E. brasiliensis* Werneck, parasita de *Sciurus aestuans* (L.), no estado



Figuras 26.98–103. Phthiraptera, morfologia. **98**, *Trichodectes canis* (De Geer), Ischnocera, Trichodectidae, macho; **99–100**, Anoplura; **99**, abdômen de *Hoplopleura imparata* Linardi, Teixeira & Botelho, Hoplopleuridae, fêmea; **100**, *Polyplax spinulosa* (Burmeister), Polyplacidae, fêmea; **101**, *Trimenopon hispidum* (Burmeister), Amblycera, Trimenopodidae, macho; **102–103**, Ischnocera, Philopteridae; **102**, *Goniodes gigas* (Taschenberg), fêmea; **103**, *Lipeurus caponis* (L.), macho. Fonte: Fig. 98, Werneck (1950); 100, Ferris (1951); 101, Emerson & Price (1975).

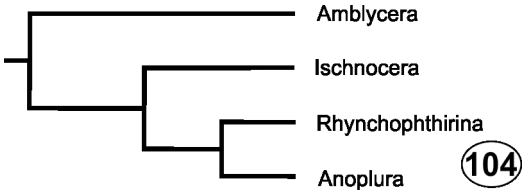


Figura 26.104. Cladograma representando as afinidades entre as subordens de Phthiraptera.

do Pará, e *E. urosciuri* Werneck, de *Sciurus igniventris* Wagner, no estado do Amazonas. Chave para gêneros e espécies foi publicada por Ferris (1951).

Gyropidae (Amblycera) (Figs. 26.88 e 26.89). No Brasil, compreende nove gêneros e 43 espécies, encontradas em mamíferos. Os principais gêneros são *Gliricola* Mjöberg (17 espécies) e *Gyropus* Nitzsch (onze), ambos infestantes de roedores silvestres. *Gliricola porcelli* (Schrank) (Fig. 26.88) e *Gyropus ovalis* Burmeister são cosmopolitas, infestando cobaia doméstica. Os outros gêneros encontrados no Brasil (com o número de espécies indicados entre parênteses) são: *Macrogyropus* Ewing (quatro), parasitando roedores silvestres e *Pecari tajacu* (L.) (caititu, cateto); *Monothoracius* Werneck (duas), ocorrendo em roedores; *Phtheiropoios* Eichler (uma), em roedores silvestres; *Aotiella* Eichler (uma), com a espécie *A. aotophilus* (Ewing) encontrada no macaco-da-noite (*Aotus* sp). Chaves para gêneros, em Werneck (1936, 1948). Lista de todos os hospedeiros e respectivas espécies infestantes foram publicadas por Emerson & Price (1981). Chaves para gêneros desta e de outras famílias que ocorrem em cada ordem de hospedeiros, em Price *et al*. (2003).

Haematomyzidae (Rhynchophthirina). Inclui somente *Haematomyzus* Piaget, com três espécies que parasitam Proboscidea (elefantes). Destas, duas são encontradas sobre Artiodactyla (javalis africanos). No Brasil, *Haematomyzus elephantis* Piaget (Fig. 26.76) foi registrada em elefantes do Jardim Zoológico do Rio de Janeiro (Werneck 1950). Certamente, a observação desses hospedeiros pelos diversos Jardins Zoológicos do país, aumentará as chances de outros registros.

Haematopinidae (Anoplura) (Fig. 26.70). Contém somente *Haematopinus* Leach, com 21 espécies espalhadas pelo mundo, 19 delas infestando Artiodactyla (Bovidae, Cervidae e Suidae) e as outras duas, Perissodactyla (Equidae). Inclui as maiores espécies de anopluros conhecidos que infestam animais domésticos. As espécies podem ser identificadas em consulta a Ferris (1951). No Brasil, as espécies encontradas são cosmopolitas. *H. suis* (L.) (Fig. 26.70) é a de maior porte, em média 4 mm de comprimento nos machos e 5 a 6 mm nas fêmeas; nos suínos, infestam dobras do pescoço, partes laterais da cabeça, base das orelhas e a região entre as pernas. *H. eurysternus* (Nitzsch) (Fig. 26.64) infesta bovinos, especialmente nas partes superiores do pescoço, cabeça, dobras da pele e base dos chifres. *H. quadripertusus* Fahrenholz adultos infestam preferencialmente os pelos da cauda, enquanto as ninfas são encontradas na cabeça e no pescoço de bovinos; os ovos são fixados nos pelos (Fig. 26.80). *H. tuberculatus* (Burmeister) é própria de bubalinos, ainda que também encontrada em bovinos. *H. asini* (L.) é de equídeos, particularmente na base da crina e da cauda, flancos e porção inferior da mandíbula.

Hoplopleuridae (Anoplura) (Fig. 26.99). Composta por seis gêneros e 157 espécies, dos quais *Hoplopleura* Enderlein é o gênero mais importante, pelo número de espécies conhecidas (136), e pelo fato de veicular riquetsioses entre roedores silvestres, seus principais hospedeiros. No Brasil, além de *Hoplopleura*, com 11 espécies registradas, ocorre *Pterophthirus* Ewing, com quatro espécies. Chave para gêneros e espécies está em Ferris (1951).

Laemobothriidae (Amblycera). Fêmeas medem de 7,5 a 11 mm de comprimento e machos, de 6,5 a 10,0 mm, sendo os maiores piolhos de aves conhecidos. Contém um gênero, *Laemobothrium* Nitzsch (Fig. 26.97), com 20 espécies (Price *et al*. 2003) em dois subgêneros: *L.* (*Laemobothrium*), restrito aos Falconiformes, e *L.* (*Eulaemobothrium*) Ewing, parasitando Gruiformes, Ciconiformes e, mais raramente, Podicipediformes, Strigiformes e Cuculiformes. No Brasil, *Laemobothrium glutinans* Nitzsch infesta urubus *Coragyps atratus* (Bechstein) e *Cathartes aura* (L.) (Brum & Rickes 2003).

Linognathidae (Anoplura) (Fig. 26.85). Registros brasileiros incluem *Linognathus* Enderlein, com cinco espécies e *Solenopotes* Enderlein, representado por *S. capillatus* Enderlein, aqui introduzida pelo hospedeiro *Bos taurus* L., infestando preferencialmente a cabeça e o pescoço. Com exceção de *Linognathus taeniotrichus* Werneck, encontrado em lobo-guará, *Chrysocyon brachyurus* (Illiger), em cachorro-do-mato, *Cerdocyon thous* (L.) e em "*Canis brasiliensis*", no estado do Ceará, as outras espécies e respectivos hospedeiros são: *L. africanus* Kellog & Paine (Fig. 26.85), parasito de ovinos e caprinos; *L. pedalis* (Osborn), exclusivamente de ovinos; *L. vituli* (L.), de bovinos; *L. ovillus* (Neumann), de ovinos e *L. setosus* (von Olfers), piolho não específico, parasito de cães, preferencialmente os de pelagem longa e outros canídeos silvestres. Em Belo Horizonte, Minas Gerais, *L. setosus* foi assinalado em 2,8% dos cães examinados, sempre associado a outros ectoparasitos (Linardi & Nagem 1973). Chave para as espécies está presente em Ferris (1951).

Menoponidae (Amblycera) (Fig. 26.95). Compreende 65 gêneros e 1.043 espécies (Price *et al*. 2003). São exclusivos de aves, com algumas espécies cosmopolitas que infestam aves domésticas. No Brasil, as espécies parasitas de galinhas e pombos foram noticiadas por Oliveira *et al*. (1999). As espécies infestantes mais comuns em aves brasileiras são: (1) *Menopon gallinae* (L.), nas penas das asas e ao redor do ânus, dorso e região peitoral das galinhas, sendo encontrada também em galinhas d'angola, patos e perus; (2) *Menacanthus stramineus* (Nitzsch) (Fig. 26.95), preferencialmente na superfície da pele, sendo uma das mais prejudiciais às galinhas adultas, já que se alimentam de bárbulas e filamentos das penas e de sangue; (3) *Menacanthus pallidulus* (Neumann), na cabeça; (4) *Menacanthus cornutus* (Schömmer), relativamente comum nos aviários industriais do Brasil; e (5) *Colpocephalum turbinatum* Denny, nas asas e cauda de pombos. Chaves para identificação de menoponídeos e filopterídeos encontrados em galinhas e pombos domésticos foram publicadas por Emerson (1956, 1957).

[Pecaroecidae] (Anoplura) (Fig. 26.82). Ainda não registrada no Brasil, mas um gênero monotípico, com a espécie *Pecaroecus javalii* Babcock & Ewing, parasita *Pecari tajacu* (L.) (caititu, cateto). Dada sua distribuição geográfica, desde o sudoeste dos

EUA até a América do Sul, a ocorrência no Brasil é praticamente certa.

Pediculidae (Anoplura) (Fig. 26.68). Contém somente *Pediculus*, com três espécies no Brasil: *P. mjoebergi* Ferris, parasito de macacos Cebidae *Ateles* Geoffroy, *Alouatta* Lacèpéde e *Cebus* Erxeleben; *P. humanus* L. (piolho do corpo, muquirana), parasito do corpo humano; e *P. capitis* De Geer (piolho-da-cabeça), vivendo na cabeça do homem (Fig. 26.68). Os pediculídeos humanos durante muito tempo foram considerados duas subespécies, *P. humanus humanus* e *P. humanus capitis*. Independentemente do *status*, as populações são separadas morfologicamente pelo tamanho, coloração e proporção entre determinadas estruturas anatômicas do corpo, bem representadas em Ferris (1951). Estudos em indivíduos infestados com piolhos da cabeça e do corpo concluíram que as duas populações se mantinham naturalmente alopátricas (Busvine 1978; Schaefer 1978); os intercruzamentos só ocorrem em condições experimentais e, por isso, devem ser consideradas espécies distintas. Bailey *et al*. (2003), comparando a fisiologia e o comportamento dos piolhos do corpo e os de cabeça, encontrados sobre os mesmos indivíduos, sugeriram que ambos deveriam ser tratados como espécie única, *Pediculus humanus*, e simplesmente designados piolhos humanos. Entretanto, ainda que Leo & Barker (2005) tenham-nos considerado geneticamente espécies separadas, Light *et al*. (2008), tendo como base dados mitocondriais, colocaram-nos como morfotipos pertencentes a uma espécie, a despeito do "site Phthiraptera info", reestruturado por Vince Smith a partir de 2006, ainda considerar o status como subespécie. Consequentemente, os piolhos do corpo e os piolhos-da-cabeça, estão sendo considerados aqui como espécies distintas, até que estudos mais conclusivos venham a elucidar o real status taxonômico dessas duas formas ou entidades.

Philopteridae (Ischnocera) (Figs 26.102 e 26.103). Entre os Phthiraptera, esta é a família que reúne o maior número de gêneros (134) e espécies (2.738). Infestam aves, exceto o gênero monotípico *Trichophilopterus* Stobbe, que infesta primatas no Velho Mundo. Atualmente, a maior parte dos especialistas considera os Goniodidae e os Heptapsogasteridae como parte desta família. Inclui várias espécies cosmopolitas parasitas de animais domésticos, com interesse veterinário, entre elas: *Goniodes dissimilis* Denny e *G. gigas* (Taschenberg) (Fig. 26.102), parasitos de galinhas; *Goniocotes gallinae* (De Geer), de galinhas e pombos; *Cuclotogaster heterographus* (Nitzsch) de galinhas, perus e perdizes jovens; *Chelopistes meleagridis* (L.), de perus; *Lipeurus caponis* (L.) (Fig. 26.103), de galinhas, especialmente as asas; *Columbicola columbae* (L.), de pombos; *Anaticola anseris* (L.), de gansos; *Oxylipeurus polytrapezius* (Burmeister) (= *Lipeurus gallipavonis* [Geoffroy]), de perus. Em aves silvestres, há trabalhos descrevendo espécies da fauna brasileira (Valim & Serra-Freire 2003; Valim & Linardi 2006).

Polyplacidae (Anoplura) (Fig. 26.100). Contém o maior número de representantes de anopluros, incluindo 20 gêneros e 191 espécies em todo mundo, parasitando roedores. No Brasil, ocorrem *Ctenophthirus* Ferris, representado por *C. cercomydis* Ferris, parasito de *Thrichomys apereoides* (Lund); *Haemodipsus* Enderlein, com a espécie *H. ventricosus* Denny, infestante de coelhos e *Polyplax* Enderlein, com 79 espécies, apenas duas cosmopolitas das quais, *P. serrata* (Burmeister) e *P. spinulosa* (Burmeister) (Fig. 26.100), encontradas em associação com ratos sinantrópicos, a primeira prioritariamente em *Mus musculus* L. e a segunda, em *Rattus norvegicus* (Berkenhout). Chave para gêneros e espécies foi proposta por Ferris (1951).

Pthiridae (Anoplura) (Fig. 26.69). Contém *Pthirus* Leach, com duas espécies, *P. pubis* (L), cosmopolita e parasito humano, vulgarmente, conhecido como chato (Fig. 26.69), infesta essencialmente a região pubiana e, excepcionalmente a região perianal, pelos das coxas e do tronco, barba, sobrancelhas e pestanas; e *P. gorillae* Ewing, que infesta Pongidae africanos. Apesar de o nome do gênero estar baseado na palavra grega *Phthir*, foi publicado originalmente sem o primeiro "h" dessa palavra, fixado assim por Hemming (1958). Na literatura, encontram-se ambas as formas (*Phthirus* e *Pthirus*), mas somente a segunda é a correta.

Ricinidae (Amblycera) (Fig. 26.93). Totalizam 109 espécies em três gêneros. *Ricinus* De Geer, o mais numeroso, infesta Passeriformes; *Trochiliphagus* Carriker e *Trochiloectes* Paine & Mann infestam Apodiformes (beija-flores). Algumas espécies foram noticiadas por Oniki (1999) no estado do Mato Grosso: *Ricinus invadens* (Kellog) e *R. pessimalis* Eichler, parasitando *Pipra fasciicauda* Hellmayr e *Manacus manacus* (L.) (Pipridae). Atualmente, a maior parte dos autores inclui nesta família os Trochiloecetidae, para alguns, uma família distinta.

Trichodectidae (Ischnocera) (Fig. 26.98). Está dividida em cinco subfamílias: Bovicolinae, Eutrichophilinae, Dasyonyginae, Trichodectinae e Neotrichodectinae (Lyal 1985b). Contém 19 gêneros e 382 espécies, infestando diversos grupos de mamíferos. No Brasil, são conhecidas 31 espécies, incluídas em nove gêneros (com o número delas indicado entre parênteses): *Bovicola* Ewing (seis), com as espécies, todas cosmopolitas, *B. bovis* (L.), localizando-se preferencialmente na cauda de bovinos, *B. caprae* (Gurlt), *B. crassipes* (Rudow) e *B. limbatus* (Gervais), parasitos de caprinos, *B. equi* (Denny), de equinos, e *B. ovis* (Schrank), de ovinos; *Cebidicola* Bedford (três), de primatas; *Eutrichophilus* Mjöberg (seis), essencialmente em ouriços *Coendou* Lacépède; *Felicola* Ewing (cinco), em felídeos silvestres, com *F. subrostratus* (Burmeister) (Fig. 26.81) cosmopolita do gato doméstico; *Lutridia* Kéller (uma), com *L. lutra* Werneck, no mustelídeo *Pteronura brasiliensis* (Zimmermann); *Neotrichodectes* Ewing (quatro), sobre carnívoros, essencialmente procionídeos, *Stachiella* Kéler (duas), idem; *Trichodectes* Nitzsch (duas), com *T. canis* (De Geer) (Fig. 26.98), cosmopolita e localizando-se preferencialmente na cabeça e no pescoço dos cães, e *T. galictidis* Werneck, em mustelídeos; *Tricholipeurus* Bedford (duas), que infestam cervídeos. Chave para espécies pode ser encontrada em Werneck (1936). Outros dados, incluindo ilustrações e hospedeiros, em Werneck (1948, 1950). Listas das espécies e de hospedeiros foram publicadas por Emerson & Price (1981) e Price *et al*. (2003).

Trimenoponidae (Amblycera) (Fig. 26.101). No Brasil, são encontrados três gêneros: *Trimenopon* Cummings, com a espécie cosmopolita *T. hispidum* (Burmeister) (Fig. 26.101), que infesta cobaias; *Harrisonia* Ferris, monotípico, com *H. uncinata* Ferris, que infesta roedores *Proechimys* Allen; e *Cummingsia*

Ferris, com *C. intermedia* Werneck, infestante de *Marmosops incanus* (Lund), e *Cummingsia peramydis* Ferris, de *Monodelphis domestica* (Wagner).

Agradecimentos. Ao Dr. Marcio L. Oliveira (INPA), Sônia Aparecida Casari (Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brasil) pelo empréstimo de psocópteros brasileiros de suas respectivas coleções e pelo espírito cooperativo. Charles Lienhard (Muséum d´Histoire Naturelle, Genève, Suiça), pela atualização da classificação e do número de espécies, além de vários comentários úteis. Javier García Figueroa, J. Arturo Casasola e Felipe Villegas (Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México), pela montagem das lâminas de psocópteros e suporte técnico. Rodrigo Ferreira Lopes e Kazunori Yoshizawa pela foto do casal de *Neotrogla* Lienhard em cópula e pelo auxílio na descrição da genitália enigmática deste gênero.

Referências bibliográficas

Allen, R.W. 1973. The biology of *Thysanosoma actinioides* (Cestoda: Anoplocephalidae). A parasite of domestic and wild ruminants. **Agricultural Experiment Station Bulletin** 604, 69 pp.

Badonnel, A. 1969. Espèces brésiliennes du genre *Belaphotroctes* Roesler (Psocoptera: Liposcelidae). **Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (2e Série)** 41(6): 1348–1360.

Badonnel, A. 1972. Espèces brésiliennes de la sous-famille des Embidopsocinae (Psocoptera: Liposcelidae). **Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (3e Série), Zoologie** 66(87): 1097–1139.

Badonnel, A. 1974. Sur quelques espèces brésiliennes du groupe des Epipsocetae. **Bulletin de la Société entomologique de France** 79: 192–197.

Badonnel, A. 1978. Compléments á l'étude des Archipsocidae du Brésil (Insecta, Psocoptera). **Revista Brasileira de Biologia** 38(1): 177–186.

Badonnel, A.; E.L. Mockford & A.N. García Aldrete 1984. Pararchipsocinae, nouvelle subdivision des Archipsocidae (Insecta, Psocoptera), avec description de *Pararchipsocus* n. g., et de onze espèces inédites de cette sous-famille. **Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle** 6 (4) : 741–768.

Bailey, A.M.; P. Prociv & H.P. Petersen 2003. Head lice and body lice: shared traits invalidate assumptions about evolutionary and medical distinctions. **Australian Journal of Medical Science** 24: 48–62.

Barker, S.C. 1991. Taxonomic review of the *Heterodoxus octoseriatus* group (Phthiraptera: Boopidae) from rock-wallabies with the description of three new species. **Systematic Parasitology** 19: 1–16.

Barker, S.C.; M. Whiting; K.P. Johnson & A. Murrell 2003. Phylogeny of the lice (Insecta: Phthiraptera) inferred from small subunit rRNA. **Zoologia Scripta** 32: 407–414.

Baz, A. 1990. Psocoptera from weaver bird nests (Aves: Ploceidae) in Equatorial Guinea (West-Africa). **Annales de la Societé Entomologique de France (Nouvelle série)** 26(1): 33–38.

Broadhead, E. & A.M. Richards 1982. The Psocoptera of East Africa taxonomic and ecological survey. **Biological Journal of the Linnean Society** 17: 137–216

Brum, J.G.W. & E.M. Rickes 2003. *Laemobothrion glutinans* Nitzsch, 1861 e *Cuculiphus alternatus* (Osborn, 1902) (Mallophaga: Amblycera) em urubu (*Coragyps atratus*) em área do Parque Zoológico do Rio Grande do Sul. **Arquivos do Instituto Biológico de São Paulo** 70(4): 497–498.

Busvine, J.R. 1978. Evidence from double infestation for the specific status of human head lice and body lice (Anoplura). **Systematic Entomology** 3: 1–8.

Carpenter, F.M. 1992. **Treatise on invertebrate paleontology. Part R. Arthropoda 4. Vols 3–4. Superclass Hexapoda.** The Geologic Society of America, Inc. and the University of Kansas. Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas. Vol. 3, 277 pp.; Vol. 4: 279–655.

Costa Lima, A.M. da 1938. **Insetos do Brasil**. 1º Tomo. Escola Nacional de Agronomia, Série Didática nº 2, x + 470 pp.

Cruickshank, R.H.; K.P. Johnson; V.S. Smith *et al*. 2001. Phylogenetic analysis of partial sequences of elongation factor 1< identified major groups of lice (Insecta: Phthiraptera). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 19: 202–215.

Cutrim, M.A.M.; Silva-Neto, A.N.; García-Aldrete & J.A Rafael 2021. Identification key, checklist and new species of *Loneura* Navás (Psocodea: 'Psocoptera': Ptiloneuridae) from Brazil. **Zootaxa**, 5057 (4): 487–502.

Cutrim, M.; Silva-Neto, A.M.; García-Aldrete A.N.; Ferreira R.L. & Rafael J.A. 2022a. Intraspecific wing venation and phallosome taxonomy updates in species of *Loneura* Navás (Psocodea, Ptiloneuridae), with one new species from cave and key to Loneura species from Brazil. **Zootaxa** 5165 (2): 253–273.

Cutrim M.; Silva-Neto, A.M.; Rafael J.A. & García-Aldrete A.N. 2022b. The genus *Ptiloneura* Enderlein, 1901 (Psocodea, 'Psocoptera', Ptiloneuridae) in the Brazilian Amazon Forest and Atlantic Forest: new species, variations in forewings and a key to the species. **Zoosystema** 44 (20): 493–501.

Durden, L.A. & G.G. Musser 1994. The mammalian hosts of sucking lice (Anoplura) of the world: a host-parasite list**. Bulletin of the Society for Vector Ecology** 19: 130–168.

Eertmoed, G. 1986. The redefinition of *Cladiopsocus* (Psocoptera: Cladiopsocidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 21(4): 207–229.

Emerson, K.C. 1956. Mallophaga (chewing lice) occurring on the domestic chicken. **Journal of the Kansas Entomological Society** 29: 63–79.

Emerson, K.C. 1957. A new species of Mallophaga from the pigeon. with a key to species of Mallophaga occurring on the pigeon. **Florida Entomologist** 40: 63–64.

Emerson, K.C. & R.D. Price 1975. Mallophaga of Venezuelan mammals. **Brigham Young University Science Bulletin Biological Series** 20(3): 1–77.

Emerson, K.C. & R.D. Price 1981. A host-parasite list of the Mallophaga on mammals. **Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America** 12(1): 1–72.

Ferris, G.F. 1951. The sucking lice. **Memoirs of the Pacific Coast Entomological Society** 1: 1–320.

García Aldrete, A.N. 1990. Insecta: Psocoptera, p: 1033–1052. *In*: D.L. Dindal (ed.). **Soil Biology Guide.** Nova York, John Wiley & Sons, 1, 349 pp.

García Aldrete, A.N. 1997. New South American *Lachesilla* (Psocoptera: Lachesillidae). **Revista de Biología Tropical** 44(3)/45(1): 209–223.

García Aldrete, A.N. 2000. New South American *Lachesilla* in the group *Forcepeta* (Psocoptera: Lachesillidae). **Acta Zoologica Mexicana (n. s.)** 80: 69–99.

García Aldrete, A.N. 2005. Three new monotypic genera of Epipsocidae (Psocoptera) from Peru and Brazil. **Zootaxa** 1077: 51–60.

García Aldrete, A.N. & E.L. Mockford 2009. A list of Psocoptera (Insecta: Psocodea) from Brazil. **Revista Mexicana de Biodiversidad** 80: 665–673.

García Aldrete, A.N. & L.J. Gutiérrez Díaz 1995. Species of psocids (Psocoptera), associated with stored grains in México. **Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología** 66(1): 47–55.

García Aldrete, A.N. & A.M. Silva-Neto 2013. Two new species of *Lachesilla* in the *andra* group, from the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil (Psocodea: 'Psocoptera': Lachesillidae). **Zootaxa** 3736(4): 392–396.

García Aldrete, A.N. & A.M. Silva-Neto 2014. Two new species of *Lachesilla* in species groups *riegeli* and *forcepeta* (Psocodea, 'Psocoptera', Lachesillidae), from the state of Bahia, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 58(1): 7–10.

García Aldrete, A.N. & A.M. Silva-Neto 2020. New Neotropical species of *Lachesilla* Westwood, in species group *forcepeta* (Psocodea: 'Psocoptera': Lachesillidae). **Zootaxa** 4728(1): 049–062.

García Aldrete, A.N.; A.M. Silva-Neto & R.L. Ferreira 2018. *Lithoseopsis* Mockford (Psocodea: Troctomorpha: Amphientomidae): a new species and first record for South America. **Zootaxa** 4526: 091–095.

Hemming, F. 1958. Official list of generic names in Zoology. First Installment: names 1–1274. **International Commission on Zoological Nomenclature**. Londres, xxxvi + 220 pp.

Jentsch, S. 1936. Ovoviviparie bei einer einheimischen Copeognathenart (*Hyperetes guestphalicus*). **Zoologicher Anzeiger** 116: 287–289.

Johnson, K.P. & M.F. Whiting 2002. Multiple genes and the monophyly of Ischnocera (Insecta: Phthiraptera). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 22: 101–110.

Johnson, K.P. & E.L. Mockford 2003. Molecular systematics of Psocomorpha (Psocoptera). **Systematic Entomology** 28: 409–416.

Johnson, K.P. & D.H. Clayton 2003. The biology, ecology, and evolution of chewing lice, pp. 449–476. *In*: R.D. Price; R.A. Hellenthal; R.L. Palma; K.P. Johnson & D.H. Clayton (eds). **The Chewing Lice: World Checklist and Biological Overview**. Illinois Natural History Survey Special Publication 24. 501 pp.

Johnson, K.P.; R.J. Adams & D.H. Clayton 2001. Molecular systematics of Goniodidae (Insecta: Phthiraptera). **Journal of Parasitology** 87: 862–869.

Johnson, K.P.; R.J. Adams & D.H. Clayton 2002. The phylogeny of the louse genus *Brueelia* does not reflect host phylogeny. **Biological Journal of the Linnean Society** 77: 233–247.

Johnson, K.P.; K. Yoshizawa & V.S. Smith 2004. Multiple origins of parasitism in lice. **Proceedings of the Royal Society of London** B 271: 1771–1776.

Johnson, K.P.; V.S. Smith & H.H. Hopkins 2022. **Psocodea Species File Online.** Version 5.0/5.0. <http://Psocodea.SpeciesFile.org> Acesso: 08/fev/2022.

Johnson K.P.; C.H. Dietrich; F. Friedrichb *et al*. 2018. Phylogenomics and the evolution of hemipteroid insects. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 115(50): 12775–12780.

Kim, K.C. & H.W. Ludwig 1978. The family classification of the Anoplura. **Systematic Entomology** 3: 249–284.

Kumar, P. & P. Kumar 1999. Insect remains from Upper Triassic sediments of Satpura Basin, India. **Current Science** 76: 1539–1541.

Leo, N.P.; J.M. Hughes; X. Yang *et al*. 2005. The head and body lice of humans are genetically distinct (Insecta: Phthiraptera, Pediculidae): evidence from double infestations. **Hereditary** 95: 34–40.

Lienhard, C. 1986. Beitrag Zur Kenntnis der Psocopteren-Fauna Ungarns (Insecta). **Annales Historico-naturales Musei Nationalis Hungarici** 78: 73–78.

Lienhard, C. 1998. **Psocoptères euro-mediterranéens. Faune de France 83**. Fédération Française des Societés des Sciences Naturelles. 517 pp.

Lienhard, C. & C.N. Smithers 2002a. **Psocoptera (Insecta): world catalogue and bibliography**. Muséum d'Histoire Naturelle. Instrumenta Biodiversitas, vol. 5, 492 pp.

Lienhard, C. & C.N. Smithers 2002b. **Psocoptera. World Catalogue and Bibliography.** Instrumenta Biodiversitatis V. Muséum d'histoire naturelle, Genève. 745 pp.

Light, J.E.; J.M. Allen; L.M. Long *et al*. 2008. Geographic distributions and origins of human head lice (*Pediculus humanus* capitis) based on mitochondrial data. **Journal of Parasitology** 94(6): 1275–1281.

Linardi, P.M. & R.L. Nagem 1973. Pulicídeos e outros ectoparasitos de cães de Belo Horizonte e municípios vizinhos**. Revista Brasileira de Biologia** 33(4): 529–538.

Linardi, P.M.; V.P. Teixeira & J.R. Botelho 1985. Sobre os estádios imaturos de *Hoplopleura imparata* (Anoplura: Hoplopleuridae). **Revista Brasileira de Biologia** 45(1/2): 121–125.

Linardi, P.M; J.M.S. Barata; P.R. Urbinatti *et al*. 1998. Infestação por *Pediculus humanus* (Anoplura: Pediculidae) no município de São Paulo, SP, Brasil. **Revista de Saúde Pública** 32(1): 77–81.

Lyal, C.H.C. 1985a. Phylogeny and classification of the Psocodea, with particular reference of the lice (Psocodea: Phthiraptera). **Systematic Entomology** 10: 145–165.

Lyal, C.H.C. 1985b. A cladistic analysis and classification of trichodectic mammal lice (Phthiraptera: Ischnocera). **Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology** 51: 187–346.

Mateo, M.P.M. 2002. **Fauna Ibérica. Vol. 20. Mallophaga. Amblycera**. Madrid, Museo Nacional de Ciencias Naturales/Consejo Superior de Investigaciones Científicas, 187 pp.

Mockford, E.L. 1957. Life history studies on some Florida insects of the genus *Archipsocus* (Psocoptera). Gainesville, FL. **Bulletin of the Florida State Museum (Biological Sciences) University of Florida**. 1: 253–274.

Mockford, E.L. 1967. The Electrentomoid psocids (Psocoptera). **Psyche** 74(2): 118–165.

Mockford, E.L. 1969. Fossil insects of the order Psocoptera from Tertiary amber of Chiapas, Mexico. **Journal of Paleontology** 43(5): 1267–1273.

Mockford, E.L. 1975. Genus *Eremopsocus* McLachlan: Distinction from *Cerastipsocus* Kolbe and review of species. **Psyche** 82(2): 244–258.

Mockford, E.L. 1978. A generic classification of family Amphipsocidae (Psocoptera: Caecilietae). **Transactions of the American Entomological Society** 104: 139–190.

Mockford, E.L. 1981. Systematics of New World genera of Cerastipsocini and species of *Psococerastis* Pearman (Psocoptera: Psocidae: Cerastipsocinae). **Transactions of the American Entomological Society** 107: 249–298.

Mockford, E.L. 1991. New species and records of Psocoptera (Insecta) from Roraima State, Brazil. **Acta Amazonica** 21(único): 211–318.

Mockford, E.L. 1993. **North American Psocoptera (Insecta).** Flora and Fauna Handbook 10. The Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida. 455 pp.

Mockford, E.L. 1997. A new species of *Dicopomorpha* (Hymenoptera: Mymaridae) with diminutive, apterous males. **Annals of the Entomological Society of America** 90(2): 115–120.

Mockford, E.L. 1999. A classification of the psocopteran family Caeciliusidae (Caeciliidae Auct.). **Transactions of the American Entomological Society** 125(4): 325–417.

Mockford, E.L. 2018. Biodiversity of Psocoptera. *In:* R.G. Foottit & P.H. Adler. **Insect biodiversity: science and society**. Hoboken, John Wiley & Sons, pp. 417–456.

Mockford, E.L. & D.M. Sullivan 1986. Systematics of the Graphocaeciliine psocids with a proposed higher classification of the family Lachesillidae. **Transactions of the American Entomological Society** 112: 1–80.

Moura-Lima, D.; Silva-Neto, A.M.; Bravo, F. & García Aldrete, N.A. 2019. *Loneura* Navás (Psocodea: Psocomorpha: Ptiloneuridae): new species from Brazil, and description of the female of *Loneura maracaensis* Garcia Aldrete, with a checklist of all known species of the genus. **Zootaxa** 4576 (1): 179-186.

Moura-Lima, D.; Silva-Neto, A.M.; García Aldrete, N.A. & Bravo, F. 2020. *Brasineura* Silva-Neto & García Aldrete (Psocodea, `Psocoptera´, Ptiloneuridae): new species, new records and variation in the wing venations. **Zootaxa** 4819 (2): 375-384.

Moura-Lima, D.; Silva-Neto, A.M.; Bravo, F. & García Aldrete N.A. 2021. *Triplocania* Roesler (Psocodea: 'Psocoptera': Ptiloneuridae), review of the internal classification, new species, and new records for the state of Bahia, Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia** 61: e20216142

Moya, R.S.; K. Yoshizawa; K.K.O. Walden; A.D. Sweet; C.H. Dietrich & K.P. Johnson 2021. Phylogenomics of Parasitic and Nonparasitic Lice (Insecta: Psocodea): Combining Sequence Data and Exploring Compositional Bias Solutions in Next Generation Data Sets. **Systematic Biology** 70(4):719–738.

Mumcuoglu, K.Y.; N. Gallili; A. Reshef; P. Brauner & H. Grant 2004. Use of human lice in Forensic Entomology. **Journal of Medical Entomology** 41 (4): 803–806.

New, T.R. 1969. Observations on the biology of Psocoptera found in leaf litter in southern England. **Transactions of the Society for British Entomology** 18(7): 169–180.

New, T.R. 1971. A new species of *Belaphapsocus* [sic!] Badonnel from Brazil, with notes on its early stages and bionomics (Psocoptera). **The Entomologist** 104: 124–133.

New, T.R. 1972a. A collection of Psocidae (Psocoptera) from Central Brazil. **Arquivos de Zoologia** 22(4): 193–237.

New, T.R. 1972b. Some Thyrsophoridae from Central Brazil (Psocoptera). **Zoologischer Anzeiger** 189 (3/4): 190–199.

New, T.R. 1972c. Some Epipsocetae (Psocoptera) from Central Brazil. **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 123(4): 455–497.

New, T.R. 1972d. Some Brazilian Psocoptera from bird nests. **The Entomologist** 105: 153–160.

New, T.R. 1973a. A new species of *Troctopsoculus* Mockford (Psocoptera, Troctopsocidae) from Brazil. **The Entomologist** 106: 284–286.

New, T.R. 1973b. The Archipsocidae of South America (Psocoptera). **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 125(1): 57–105.

New, T.R. 1975. Some Lepidopsocidae (Psocoptera) from Central Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 19(2): 85–95.

New, T.R. 1978. Notes on some unusual Psocidae (Psocoptera) from Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 22(1): 11–18.

New, T.R. 1979. New and little-known Psocoptera from the Reserva Ducke, Amazonas. **Acta Amazonica** 9(4): 773–781.

New, T.R. 1980. Epipsocetae (Psocoptera) from the Reserva Ducke, Amazonas. **Acta Amazonica** 10(1): 179–206.

New, T.R. & I.W.B. Thornton 1988. Epipsocetae (Psocoptera) from Peru. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 23(4): 225–250.

New, T.R. & C. Lienhard. 2006. **The Psocoptera of Tropical South-East Asia.** Fauna Malesiana Handbooks. Netherlands, 279 pp.

Novak,G.B.1890.Secondo cenno sulla Fauna dell'Isola Lesina in Dalmazia Orthoptera Parte II. **Glasnik hrvatskog naravoslovnog društva** 5: 119–128.

Oliveira, H.H.; I. Ferreira & N.M. Serra-Freire 1999. Fauna de Mallophaga (Insecta: Áptera [sic]) de ectoparasitos em *Gallus gallus* L. e *Columba livia* L. amostradas no Rio de Janeiro, Brasil. **Entomologia y Vectores** 6(5): 509–515.

Oniki, Y. 1999. Avian parasites and notes on habits of lice from Mato Grosso, Brazil. **Iheringia, Série Zoologia** 86: 187–190.

Patil, M.P.; P.V. Niphadkan & M.M. Bapat 2001. Psocoptera spp. (Booklouse): a new major household allergen in Mumbai. **Annals of Allergy, Asthma & Immunology** 87: 151–155.

Price, R.D.; R.A. Hellenthal & R.L. Palma 2003. World Checklist of Chewing Lice with Host Associations and Keys to Families and Genera, pp. 1–448. *In*: R.D. Price; R.A. Hellenthal; R.L. Palma; K.P. Johnson & D.H. Clayton (eds). **The Chewing Lice: World Checklist and Biological Overview**. Illinois Natural History Survey Special Publication 24, 501 pp.

Reategui, N.S.; Rafael, J.A.; Cordeiro, D.P. & Silva-Neto A.M 2022. *Neurostigma* Enderlein, 1900 (Psocodea, 'Psocoptera', Epipsocidae): a new species of Brazilian Atlantic Rainforest, and new records for Brazil. **Journal Insect Biodiversity** 34 (2): 003-041.

Reed, D.L.; V.S. Smith; S.L Hammond *et al*. 2004. Genetic analysis of lice supports direct contact between modern and archaic humans. **PloS** (**Public Library of Science) Biology** 2(11): 340.

Rudolph, D. 1982a. Occurrence, properties and biological implications of the active uptake of water vapour from the atmosphere in Psocoptera. **Journal of Insect Physiology** 28(2): 111–121.

Rudolph, D. 1982b. Site, process and mechanism of active uptake of water vapour from the atmosphere in the Psocoptera. **Journal of Insect Physiology** 28(3): 205–212.

Salazar, A.P.R. 1994. Filogenia de los piojos (Insecta: Anoplura) de los monos del Viejo Mundo (Catarrhini). **Revista de Biologia Tropical** 42(3): 633–638.

Schmidt, E.R. & T.R. New 2004. A systematic and phylogenetic revision of the family Elipsocidae (Insecta: Psocoptera), with the erection of two new families: Lesneiidae and Sabulopsocidae. **Invertebrate Systematics** 18: 157–213.

Shaefer, C.W. 1978. Ecological separation of the human head lice and body lice (Anoplura: Pediculidae). **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene** 72(6): 669–670.

Silva-Neto A.M. 2021. A new species of *Euplocania* Enderlein (Psocodea, `Psocoptera?, Ptiloneuridae), from the Atlantic Rainforest, Brazil. **EntomoBrasilis** 14: e941.

Silva-Neto, A.M. & A.N. García Aldrete 2015. A new genus in the family Ptiloneuridae (Psocodea:'Psocoptera': Psocomorpha: Epipsocetae) from Brazil. **Zootaxa** 3914: 168–174.

Silva-Neto, A.M. & A.N. García Aldrete 2020. A checklist of 'Psocoptera' (Psocodea) from Brazil: an update to the list of 2009 of Garcia Aldrete and Mockford, with an identification key to the families. **Papéis Avulsos de Zoologia** 60: 1–14.

Silva-Neto, A.M.; F. Bravo & A.N. García Aldrete 2014a. Psocídeos (Psocodea: "Psocoptera") do Semiárido: uma diversidade subestimada. *In*: F. Bravo & A. Calor (eds). **Artrópodes do Semiárido: biodiversidade e conservação**. 1ª ed., Feira de Santana, Printmídia, pp. 117–126.

Silva-Neto, A.M.; J.A. Rafael & A.N. García Aldrete 2014b. New species of *Triplocania* Roesler with forewing M3 forked (Psocodea: 'Psocoptera': Ptiloneuridae), from Brazil. **Zootaxa** 3838: 77–86.

Silva-Neto, A.M.; A.N. García Aldrete & J.A. Rafael 2016a. A Storage Method for "Psocoptera" (Insecta: Psocodea) in "CD Box". **Entomobrasilis** 9: 220–223. doi: 10.12741/ebrasilis.v9i3.656.

Silva-Neto, A.M.; A.N. García Aldrete & J.A. Rafael 2016b. Twelve new species of *Triplocania* Roesler (Psocodea: 'Psocoptera': Ptiloneuridae), from South America. **Zootaxa** 4109: 251–283.

Silva-Neto, A.M.; A.N. García Aldrete & J.A. Rafael 2016c. A new species of *Brasineura* Silva-Neto & García Aldrete (Psocodea, 'Psocoptera', Ptiloneuridae), with comments on morphological variation in *B. troglophilica* and a revised generic diagnosis. **Zootaxa** 4085 (3): 445–450.

Silva-Neto, A.M.; A.N. García Aldrete & J.A. Rafael 2016d. A new species of *Timnewia* García Aldrete (Psocodea: 'Psocoptera': Ptiloneuridae), from Brazil. **Zootaxa** 4173 (5): 489–495.

Silva-Neto, A.M.; A.N. García Aldrete & J.A. Rafael 2018a. Two new species of *Brasineura* Silva-Neto & García Aldrete (Psocodea, 'Psocoptera', Ptiloneuridae), from Brazil. **Zootaxa** 4388 (4): 547–556.

Silva-Neto, A.M.; A.N. García Aldrete & J.A. Rafael 2018b. After seventy-seven years *Ptiloneuropsis* Roesler (Psocodea: Psocomorpha: Ptiloneuridae) ceases to be a monotypic genus: a new species from Bahia, Brazil. **Zootaxa** 4388 (4): 567–574.

Silva-Neto, A.M.; A.N. García Aldrete & J.A. Rafael 2018c. Loneuroides García Aldrete (Psocodea: `Psocoptera`: Ptiloneuridae): new species and first record for Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia** 58: 19.

Silva-Neto, A.M.; A.N. García Aldrete & J.A. Rafael 2019. New species of *Euplocania* Enderlein (Psocodea, 'Psocoptera', Ptiloneuridae) from Brazil, with a checklist of all known species of the genus. **Zootaxa** 4550 (3): 374–390.

Silva-Neto, A.M., A.N. García Aldrete, J.A. Rafael & R.L. Ferreira 2021a. Checklist and identification key to Brazilian species of Triplocania Roesler (Psocodea: 'Psocoptera': Psocomorpha: Ptiloneuridae), with four new cavedwelling species. **Zootaxa** 4938 (5): 537-558.

Silva-Neto A.M., A.N. García Aldrete, K.A. Barroso & J.A. Rafael 2021b. Timnewia García Aldrete (Psocodea: 'Psocoptera': Ptiloneuridae): new species and variation in the wing venation of T. jeaneae Silva-Neto, García Aldrete & Rafael. **Zootaxa** 4950 (3): 571-579.

Silva-Neto, A.M.; A.N. García Aldrete & N.S. Reategui 2022. Psocoptera in Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/128>. Acesso: 20/ dez/2022.

Smith, V.S. 2000. Basal ischnoceran louse phylogeny (Phthiraptera: Ischnocera: Goniodidae and Heptapsogasteridae). **Systematic Entomology** 25: 73–94.

Smith, V.S. 2001. Avian louse phylogeny (Phthiraptera: Ischnocera): a cladistic study based on morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society** 132: 81–144.

Smith, V.S.; Y. Broom & R. Dalgleish. **Phthiraptera.info** (web resource). <http://phthiraptera.myspecies.info/> Acesso: 20/nov/2020.

Smithers, C.N. 1972. The classification and phylogeny of the Psocoptera. **Australian Museum Memoirs** 14: 1–349.

Smithers, C.N. 1990. Keys to the families and genera of Psocoptera (Arthropoda: Insecta). **Technical reports of the Australian Museum** 2: 1–82.

Spieksma, F.T. & C. Smits 1975. Some ecological and biological aspects of the book louse *Liposcelis bostrychophilus* Badonnel, 1931 (Psocoptera). **Netherlands Journal of Zoology** 25: 219–227.

Turner, B.D. 1974. The Population dynamics of tropical arboreal Psocoptera (Insecta) on two species of conifers in the Blue Mountains, Jamaica. **Journal of Animal Ecology** 43: 323–337.

Valim, M.P. & N.M. Serra-Freire 2003. Novos registros de Amblycera e Ischnocera (Phthiraptera) em *Turdus rufiventris* (Vieillot, 1818) no município de Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. **Lundiana** 4(2): 155–156.

Valim, M.P. & P.M. Linardi 2006. Two new species of *Picicola* Clay & Meinertzhagen, 1938 (Phthiraptera: Philopteridae) from Piciformes (Bucconidae and Galbulidae) in Brazil. **Zootaxa** 1172: 21–29.

Valim, M.P. & K.M.D. Kuabara 2020. **Phthiraptera**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/154>. Acesso: 21/jan/2022.

Werneck, F.L. 1936. Contribuição ao conhecimento dos mallophagos encontrados nos mammiferos sul-americanos. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 31(3): 391–590.

Werneck, F.L. 1948. **Os Malófagos de Mamíferos. Parte I: Amblycera e Ischnocera (Philopteridae e parte de Trichodectidae)**. Rio de Janeiro, Revista Brasileira de Biologia, 243 pp.

Werneck, F.L. 1950. **Os Malófagos de Mamíferos. Parte II.** Ischnocera (Continuação de Trichodectidae e Rhynchophthirina). Rio de Janeiro, Instituto Oswaldo Cruz, 207 pp.

Wolda, H. & E. Broadhead 1985. Seasonality of Psocoptera in two tropical forests in Panama. **Journal of Animal Ecology** 54: 519–527.

Yoshizawa, K. (s.d.). **Psoco Net. The Psocidologists' Home Page**. Updated Feb. 28, 2006. <http://www.psocodea.org>. Acesso: 08/fev/2022.

Yoshizawa, K. 2002. Phylogeny and higher classification of suborder Psocomorpha (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera'). **Zoological Journal of the Linnean Society** 136: 371–400.

Yoshizawa, K & K.P. Johnson 2003. Phylogenetic position of Phthiraptera (Insecta: Paraneoptera) and elevated rate of evolution in mitochondrial 12S and 16S rDNA. Molecular. **Phylogenetics and Evolution** 29: 102–114.

Yoshizawa, K. & K.P. Johnson 2006. Morphology of male genitalia in lice and their relatives and phylogenetic implications. **Systematic Entomology** 31(2): 350–361.

Yoshizawa, K. & K.P. Johnson 2010. How stable is the "Polyphyly of Lice" hypothesis? comparison of phylogenetic signal in multiple genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 55:939–951.

Yoshizawa, K.; C. Lienhard & K.P. Johnson 2006. Molecular systematics of the suborder Trogiomorpha (Insecta: Psocodea: 'Psocoptera'). **Zoological Journal of the Linnean Society** 146: 287–299.

Yoshizawa, K.; R.L. Ferreira; Y. Kamimura & C. Lienhard 2014. Female penis, male vagina and their correlated evolution in a cave insect. **Current Biology** 24: 1006–1010.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 27
HYMENOPTERA LINNAEUS, 1758

Pergidae: *Sysygonia* sp.

Figitidae: *Myrtopsen* sp.

Vespidae: *Polistes* sp.

Gabriel A. R. Melo UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0001-9042-3899

Anamaria Dal Molin UFRN, Departamento de Microbiologia e Parasitologia, Natal, RN. https://orcid.org/0000-0003-0633-3888

Etimologia. Do grego *hymen*, *hymenos* = membrana; *pteron* = asa. Refere-se às asas membranosas dos membros da ordem.

Diagnose. Holometábolos terrestres, com tamanho do corpo variando de 0,14 mm a cerca de 7 cm (a que se adiciona o comprimento do ovipositor em fêmeas, que pode ser muito longo, especialmente em alguns Ichneumonoidea). Aparelho bucal do tipo mastigador ou mastigador-lambedor, com mandíbulas bem desenvolvidas; maxilas e lábio podendo formar o aparato lambedor; palpos livres e multiarticulados. Antenas quase sempre filiformes, raramente ultrapassando o comprimento do corpo. Olhos compostos e ocelos quase sempre presentes (ausentes em formas ápteras de hábitos hipogeicos). Pernas delgadas, normalmente do tipo cursorial; esporão tibial e basitarso da perna protorácica modificados em aparato para limpeza das antenas. Mesotórax mais desenvolvido que outros segmentos torácicos; tégula presente, recobrindo a base das asas; base do fêmur com trocantelo. Formas aladas com dois pares de asas membranosas; asas metatorácicas menores e acopladas durante o voo às mesotorácicas por um conjunto de ganchos (hâmulos); venação alar relativamente reduzida, veias em geral simples, não ramificadas; pterostigma presente, normalmente bem desenvolvido; formas pequenas com venação muito reduzida, vestigial; pilosidade recobrindo membrana alar reduzida. Tergo abdominal I sempre fundido ao metaposnoto; cerca de 90% das espécies da ordem (Apocrita) com tergo I incorporado ao tórax funcional, formando o propódeo e com forte constrição entre os segmentos abdominais I e II; esterno abdominal I ausente. Ovipositor funcional do tipo ortopteroide, com os gonocoxitos e gonapófises dos segmentos abdominais VIII e IX bem desenvolvidos. Gonobase da genitália masculina em forma de anel. Cercos reduzidos, com apenas um artículo, ou ausentes. Órgãos visuais das larvas, quando presentes (em larvas fitófagas dos grupos basais), representados por um estema. Sistema haplo-diploide de determinação do sexo, com fêmeas diploides e machos haploides.

Introdução. Os himenópteros são conhecidos popularmente como vespas, abelhas e formigas ("abelha" e "formiga" correspondem aqui, respectivamente, a membros das famílias Apidae e Formicidae, ao passo que o termo "vespa" se refere a todos os demais membros da ordem). Grande número de outros nomes populares também é aplicado a esses insetos, principalmente às espécies maiores e/ou sociais de Aculeata, como caba, marimbondo, mamangava, cavalo-do-cão, formiga-feiticeira, oncinha, saúva, entre muitos outros. Compilações de nomes populares para himenópteros foram organizadas por Ihering (1968) e Lenko & Papavero (1996). Nomes populares para as abelhas sociais sem ferrão foram listados por Camargo & Pedro (2007).

Com mais de 150 mil espécies descritas (Aguiar *et al.* 2013), os Hymenoptera representam uma das quatro maiores ordens de insetos (megadiversas), juntamente com Coleoptera, Diptera e Lepidoptera. Com o desenvolvimento das tecnologias disponíveis de equipamentos ópticos, um número crescente de espécies de tamanho pequeno a diminuto (menores que 2 mm de comprimento) tem sido analisado e descrito mais adequadamente apenas recentemente. Assim, considerando o grande número de espécies desconhecidas, sobretudo nas regiões tropicais e especialmente algumas famílias de parasitoides, as estimativas de espécies viventes de Hymenoptera variam significativamente, de 300 mil a 3 milhões (Gaston *et al.* 1996). Os valores mais altos são atribuídos principalmente à especialização de parasitoides a suas gamas de hospedeiros (Huber 2009; Forbes *et al.* 2018). Pelos números com-

Como citar: Melo, G.A.R.; Dal Molin, A. 2024. Cap. 27, Hymenoptera Linnaeus, 1758, pp. 484-545. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c27

pilados no presente capítulo, a fauna brasileira contém 10.971 espécies descritas de Hymenoptera; estima-se que ocorram cerca de 70 mil. As estatísticas de Fernández (2006a) indicam 23.324 espécies de himenópteros descritas para a região Neotropical. Toda essa diversidade acumulou-se a partir do início da era Mesozoica, mais especificamente no Triássico superior, há 230 milhões de anos, idade aproximada dos registros fósseis mais antigos conhecidos de himenópteros (Rasnitsyn 2002).

Embora os grupos mais basais sejam herbívoros, com biologia muito semelhante àquela apresentada por muitos lepidópteros, em que as formas jovens se alimentam de tecido vegetal, a maioria das espécies de Hymenoptera são vespas parasitoides. Esta ordem de insetos se destaca pela sua importância ecológica e econômica como polinizadores, sobretudo no caso das abelhas, e como inimigos naturais de outros insetos e aracnídeos. Os himenópteros mais conhecidos, como as formigas, abelhas e marimbondos, pertencem ao grupo dos aculeados (Aculeata), cujas fêmeas são dotadas de ferrão. Na região Neotropical, os Aculeata constituem elementos conspícuos da fauna, principalmente pela diversidade e abundância das formas sociais.

Os Hymenoptera são morfologicamente muito diversos. O grupo inclui desde os menores organismos multicelulares conhecidos, como os machos ápteros de *Dicopomorpha echmepterygis* (Mymaridae), que medem apenas 139 µm (Mockford 1997), até as robustas *Pepsis* (Pompilidae), com 7 cm de comprimento corporal, e as longas *Megarhyssa* (Ichneumonidae), cujos ovipositores podem alcançar 15 cm de comprimento. A maioria das formas adultas em Hymenoptera apresenta acentuada esclerosação do integumento, com os escleritos fortemente justapostos ou mesmo fundidos. Apenas em grupos basais, como os Tenthredinoidea, as imagos possuem o integumento relativamente fino e com amplas regiões membranosas entre os escleritos. A coloração é variável, geralmente em tons de preto, marrom, amarelado ou alaranjado, e variações são consistentes dentro de cada subgrupo com relação à ocorrência ou não de coloração metálica; há também registros de coloração azul-clara, branca e mesmo fluorescente (Nemésio 2005), que pode ser devida tanto ao integumento quanto aos pelos.

Em termos de relações filogenéticas, os Hymenoptera têm uma posição relativamente isolada dentro de Holometabola. O grupo é claramente monofilético, sendo que 18 sinapomorfias foram listadas por Vilhelmsen (1997) e Sharkey (2007). Entre elas, destacam-se a modificação do esporão da tíbia anterior para limpeza de antenas, o acoplamento de asas por hâmulos, e a associação do primeiro tergito abdominal com o metatórax (ver adiante, sob Morfologia). Biologicamente, os Hymenoptera também se diferenciam por apresentar um sistema haplo-diploide de determinação do sexo, com fêmeas diploides e machos haploides produzidos por partenogênese arrenótoca.

Revisões sobre o estado do conhecimento dos Hymenoptera na região Neotropical foram organizadas por Fernández & Sharkey (2006) e Hanson & Gauld (2006). Goulet & Huber (1993) organizaram um apanhado abrangente para os grandes grupos (famílias e subfamílias) da fauna mundial, com chaves de identificação ilustradas.

Morfologia (adultos). A presente seção constitui um glossário comentado e tem como objetivo apenas introduzir termos específicos empregados nas chaves de identificação que não estão explicados diretamente no texto das chaves nem no capítulo de Morfologia Externa, o qual recomendamos consultar para uma introdução geral. As principais estruturas são ilustradas de modo comparativo entre um Tenthredinoidea (Cimbicidae; *Pachylosticta apicalis* (Westwood)) (Figs 27.1-5) e um Apocrita (Vespidae; *Polybia sericea* (Olivier)) (Figs 27.6-10) a seguir.

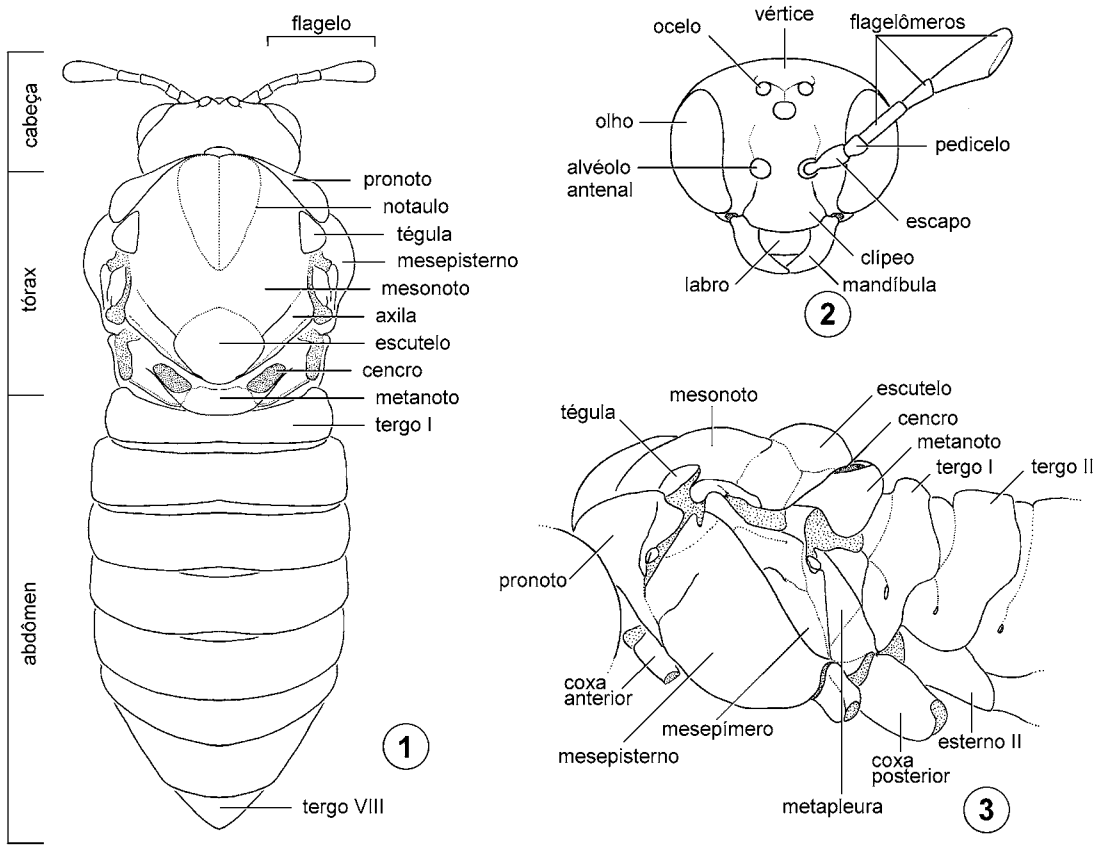
Os grupos mais basais de Hymenoptera (não-Apocrita) exibem o padrão básico de tagmose dos insetos, com cabeça, tórax e abdômen. Em Apocrita, o primeiro tergo abdominal se associa firmemente ao tórax, de modo que a literatura passa a se referir a cabeça, mesosoma e metassoma, seguindo Michener (1944), como detalhado adiante.

As seções de morfologia externa em Gauld & Bolton (1988), Goulet & Huber (1993), Hanson & Gauld (1995, 2006) e Fernández & Sharkey (2006) podem ser consultadas como referências gerais. Estudos fundamentais sobre a morfologia externa de Hymenoptera foram apresentados, entre outros, por Snodgrass (1910, tórax; 1941, genitália masculina), Duncan (1939, Vespidae), Michener (1944, Apidae), Bigelow (1954, face), Camargo *et al*. (1967, Apidae), Urban (1967, Apidae), Smith (1970, genitália), Gibson (1985, mesosoma), Mason (1986, venação alar), Day (1988, Pompilidae), Ronquist & Nordlander (1989, morfologia do exoesqueleto, Ibaliidae), Quicke *et al.* (1994, ovipositor), Mikó *et al.* (2007, morfologia interna e musculatura, Scelionidae). Além desses, diversos estudos morfológicos comparativos para Hymenoptera são listados por Sharkey (2007). A maior parte da terminologia dos artigos aqui citados encontra-se indexada no glossário da Hymenoptera Anatomy Ontology (http://glossary.hymao.org) (Hymenoptera Anatomy Consortium s.d.), a qual também pode ser consultada como referência para o jargão diferenciado utilizado em diversos subgrupos.

Cabeça. A região anterior ou frontal da cabeça, denominada face, contém duas grandes regiões: clípeo e fronte. A fronte constitui toda a porção da face acima do limite superior do clípeo até o vértice, incluindo a região contendo os alvéolos antenais. Em alguns grupos, como Apidae, a região entre o clípeo e os alvéolos antenais pode conter um par de linhas, denominadas suturas subantenais. A fronte, acima dos alvéolos antenais, pode apresentar escrobos antenais, formados por um sulco central ou um par de depressões alongadas, uma a cada lado da fronte, que recebem o escapo quando as antenas estão em repouso. O comprimento, largura e profundidade dos escrobos são bastante variáveis.

Os olhos compostos, cuja margem é denominada órbita, são quase sempre bem desenvolvidos; podem estar reduzidos em alguns grupos, como fêmeas ápteras de Tiphiidae e Bethylidae, ou completamente ausentes, como em operárias de alguns grupos de Formicidae. O espaço entre o olho composto e a base da mandíbula, denominado área malar, tem comprimento bastante variável, dependendo do tamanho dos olhos e do desenvolvimento do aparato bucal. Na região posterior da cabeça, é comum a presença de uma carena occipital, separando o occipício do vértice e da gena.

Alguns grupos, como Formicidae e Chalcidoidea, apresentam antenas geniculadas, em que o escapo forma um ângulo de 90° ou menos com o restante da antena. Em Chalcidoidea,



Figuras 27.1-3. Morfologia externa de *Pachylosticta apicalis* (Westwood) (Cimbicidae), forma adulta. **1**, Corpo, vista dorsal (pernas e asas omitidas); **2**, Cabeça, vista frontal; **3**, Tórax e base do abdômen, vista lateral (pernas, exceto coxas, e asas omitidas).

frequentemente aplica-se uma terminologia específica para as diferentes regiões do flagelo: flagelômeros anelares, funículo e clava. Os flagelômeros anelares, ou ânulos, são artículos muito estreitos, situados entre o pedicelo e o funículo, que estão presentes em vários grupos, em número variável de 1 a 4. O funículo contém os flagelômeros de proporções regulares, ao passo que a clava corresponde à porção apical da antena, contendo 1 a 5 flagelômeros apicais mais largos que aqueles do funículo.

Tórax/Mesossoma. O pronoto geralmente forma um arco na região anterior do tórax e sua porção póstero-dorsal encobre a margem anterior do mesonoto. Nos grupos basais, o espiráculo mesotorácico, situado lateralmente entre o pronoto e a mesopleura, encontra-se exposto. Em Orussidae e na maioria dos Apocrita, a margem póstero-lateral do pronoto estende-se sobre o mesepisterno e forma um par de lobos pronotais que encobrem os espiráculos. Os lobos pronotais são bem desenvolvidos em Aculeata, principalmente nos Apoidea (Fig. 27.24). Em muitos grupos de Apocrita, a região posterior do pronoto pode estar diferenciada da porção anterior por um degrau ou desnível bem acentuado, delimitando assim uma faixa elevada à frente do mesoscuto, muitas vezes denominada colar pronotal. É comum haver uma carena margeando anteriormente o colar pronotal, denominada epomia ou carena epomial; a epomia pode estar restrita à porção dorsal ou estender-se lateralmente em direção aos cantos ventrais do esclerito.

Nos grupos mais basais, o mesonoto apresenta-se como uma placa única, em que a separação entre a porção anterior do esclerito e o escutelo está indicada apenas por uma linha tênue (Fig. 27.1). Em Xiphydriidae, Orussidae e Apocrita, o mesonoto é subdividido por uma linha transversal de flexão em mesoscuto anterior, e axilas + escutelo, na parte posterior (Figs 27.22-23). O mesonoto (ou mesoscuto) pode ser atravessado por várias linhas e/ou sulcos longitudinais, dentre eles os notaulos. Os notaulos (Fig. 27.1) podem variar desde um par de linhas curtas restritas à porção anterior do esclerito até dois sulcos bem marcados, atravessando todo o esclerito, dividindo-o em lobos. A base das asas em Hymenoptera é recoberta pela tégula, um pequeno esclerito em forma de cúpula.

A mesopleura em Hymenoptera praticamente coincide com o mesepisterno, sendo o mesepímero bastante reduzido, mesmo nas formas basais. Entre o pronoto e a porção ântero-lateral do mesepisterno, muitos grupos apresentam um pequeno esclerito, denominado prepecto. Em alguns grupos, como os Chalcidoidea, o prepecto é bastante desenvolvido, podendo ser facilmente observado, em vista lateral, como um esclerito triangular posicionado à frente da tégula (Figs 27.25-26). Na porção látero-posterior do mesepisterno de muitos Apocrita, pode estar presente uma pequena fóvea, denominada escrobo mesepisternal (Fig. 27.24), e que aparentemente corresponde à fóvea da apófise pleural.

Diversos sulcos, linhas e carenas podem estar presentes no mesepisterno, recebendo denominações específicas, dependendo do grupo taxonômico. Em vários grupos, uma carena transversal pode estar presente ao longo da região de transição entre as superfícies anterior e lateral (e/ou ventral) do mesepisterno (abaixo do lobo pronotal), denominada carena epicnemial em Braconidae e outros grupos, ou carena omaular em Apoidea. Na

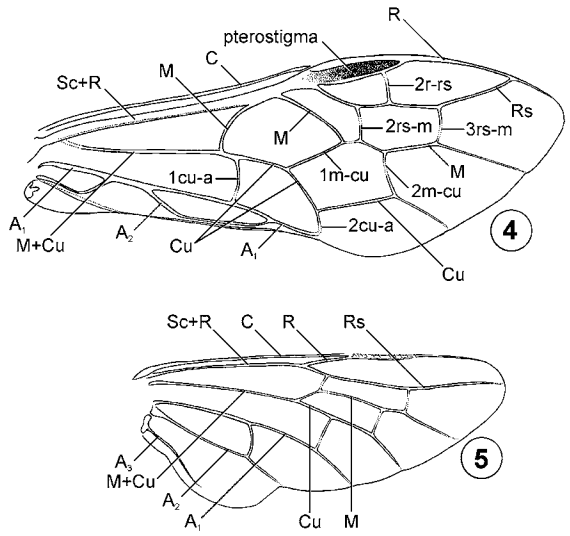
porção látero-inferior do mesepisterno pode estar presente também um sulco ou carena longitudinal, denominado esternaulo, estendendo-se da carena epicnemial em direção à coxa média. Muitos Apoidea possuem um sulco oblíquo na porção lateral do mesepisterno, partindo da região abaixo da asa anterior e estendendo-se ventralmente em direção à coxa anterior, denominado sulco mesepisternal (Fig. 27.24). Outro sulco longitudinal ou oblíquo, porém direcionado para trás e atravessando o escrobo, é denominado sulco escrobal.

O metatórax normalmente é bastante reduzido e fortemente ligado ao primeiro segmento abdominal, que é chamado de propódeo em Apocrita (ver adiante). Nos grupos basais de Hymenoptera, o metanoto pode possuir um par de cencros, estruturas circulares ou ovais situadas na porção sublateral do esclerito (Fig. 27.1), ausentes em Apocrita. A metapleura normalmente não é subdividida.

A terminologia aplicada à venação de Hymenoptera encontra-se ilustrada nas Figuras 27.4-5, 9-11 e 20-21. As veias em Hymenoptera podem ser classificadas em três categorias: (1) tubular: veia pigmentada constituída como um tubo ao longo da asa; (2) nebulosa: veia pigmentada, porém sem estrutura tubular; (3) espectral: veia vestigial, sem pigmentação, sendo indicada apenas por modificação da estrutura da membrana alar, como um sulco ou uma cresta. As veias tubulares e nebulosas podem ser observadas tanto sob luz refletida quanto transmitida, ao passo que as veias espectrais são observadas apenas sob luz refletida. O trecho de uma veia longitudinal delimitado pela intersecção com outras veias é denominado de abcissa. Como um recurso para simplificar a terminologia, é possível rotular as abcissas, numerando-as a partir de sua base, como por exemplo lRs ou 2M, respectivamente a primeira abcissa da veia Rs ou a segunda abcissa da veia M. Algumas modificações das veias recebem denominações específicas, como a bula, termo usado em Ichneumonoidea para denominar um curto trecho despigmentado de uma veia e que corresponde à intersecção com uma dobra alar ou linha de flexão. Em Apocrita com venação alar mais desenvolvida, principalmente os Aculeata e Ichneumonoidea, algumas das células recebem nomes especiais (Figs 27.9, 27.21), como a célula marginal (também denominada radial em Ichneumonoidea) e as células submarginais (denominadas cubitais em Ichneumonoidea). Para Chalcidoidea e alguns outros grupos com venação reduzida, como Platygastroidea, aplica-se uma terminologia própria para a venação alar, ilustrada na Fig. 27.11.

Uma das sinapomorfias de Hymenoptera é a presença do trocantelo, que constitui a porção basal do fêmur, separada do restante do fêmur por uma linha ou por um sulco, e que se assemelha a um segundo artículo do trocanter. Em muitos grupos de Apocrita, a indicação do trocantelo encontra-se obliterada ou foi totalmente perdida. Os grupos mais basais de Hymenoptera possuem um par de esporões no ápice de cada uma das tíbias. Na tíbia anterior, um dos esporões modificou-se para atuar como aparato de limpeza das antenas, sendo que a condição usual em Apocrita, com exceção dos Ceraphronoidea, é a presença de apenas um esporão na tíbia anterior.

Abdômen/Metassoma. Mesmo nos grupos mais basais, o tergo abdominal I encontra-se firmemente preso ao metaposnoto e a curvatura para baixo, entre o tórax e o abdômen, dá-se entre

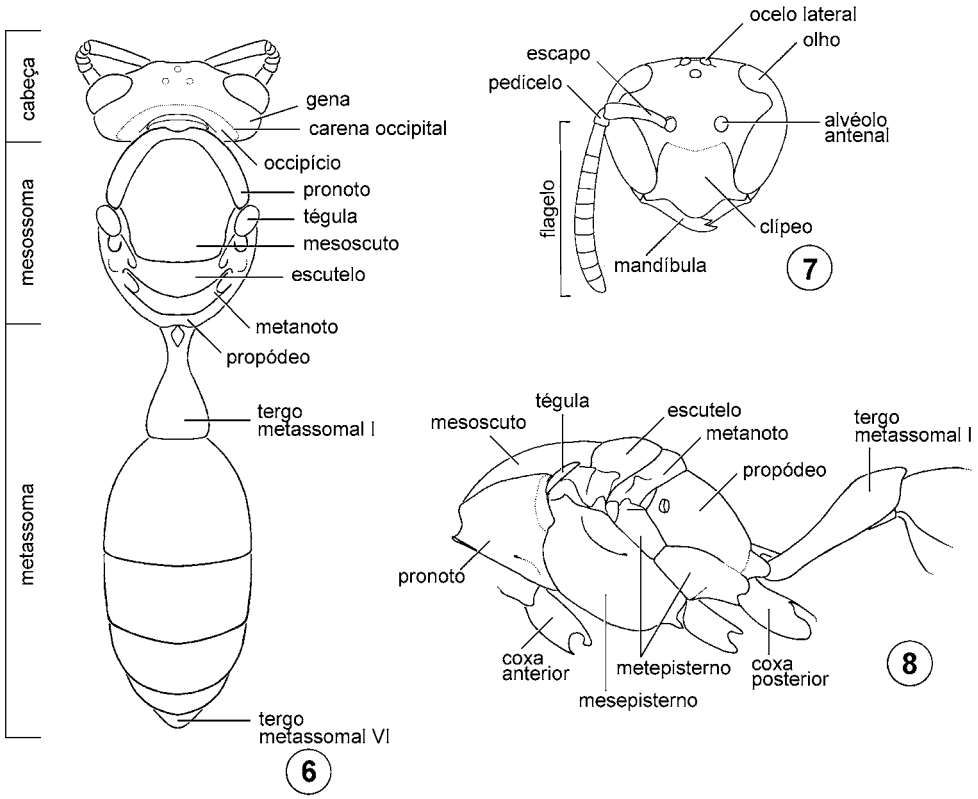


Figuras 27.4-5. Morfologia externa de *Pachylosticta apicalis* (Westwood) (Cimbicidae). **4**, Asa anterior; **5**, Asa posterior.

os segmentos abdominais I e II. Nos grupos mais derivados de himenópteros (Apocrita), houve um estrangulamento entre esses dois segmentos abdominais, com a incorporação ao tórax do tergo I, que recebe o nome de propódeo. Como o tórax passa a incorporar parte do abdômen, representando uma alteração no padrão básico de tagmose, Michener (1944) propôs a adoção dos termos mesossoma (tórax mais o propódeo) para o tagma médio do corpo dos Apocrita e metassoma (abdômen sem o segmento I) para o tagma posterior. Além da associação do tergo I ao metaposnoto e a perda do esterno I, são características adicionais da ordem a esclerosação da pleura e sua incorporação ao tergo correspondente, formando uma placa, em que os espiráculos se encontram nas porções laterais dos tergos, e os tergos encobrindo parcialmente as porções laterais do esterno correspondente e parte do esterno subsequente. Desta forma, deve-se atentar para o fato de que em literatura sobre grupos basais, a expressão "tergo I" se refere ao primeiro tergo abdominal, enquanto em Apocrita frequentemente trata-se do primeiro tergo metassomal (segundo tergo abdominal).

Nos Apocrita, o primeiro segmento do metassoma frequentemente é modificado, formando um pecíolo entre o mesossoma e o restante do metassoma. A morfologia do pecíolo é extremamente variável, podendo ser cônico (estreito na base e expandindo-se gradualmente em direção à porção posterior), tubular, anelar (estreito e curto) ou nodular (mais largo na porção central e estreitando-se para as extremidades). Em alguns grupos, o termo gáster é usado para referir-se ao restante do metassoma excluindo-se os segmentos do pecíolo (que pode envolver apenas o primeiro ou os dois primeiros segmentos metassomais). Outras modificações frequentes entre os Apocrita envolvem fusões e reduções de segmentos metassomais. Por essa razão, a contagem dos segmentos deve ser feita com muita cautela, por conta de fusões entre segmentos adjacentes, principalmente envolvendo os tergos. Em Ichneumonidae, a região ao longo da linha lateral do tergo I pode estar modificada em um sulco ou fóvea alongado, formando uma estrutura denominada glima.

Em alguns grupos, o último tergo metassomal visível pode apresentar uma região diferenciada, geralmente formando uma



Figuras 27.6-8. Morfologia externa de *Polybia sericea* (Olivier) (Vespidae), forma adulta. **6**, Corpo, vista dorsal (pernas e asas omitidas); **7**, Cabeça, vista frontal; **8**, Mesossoma e base do metassoma, vista lateral (pernas, exceto coxas, e asas omitidas).

superfície posterior mais desenvolvida, denominada pigídio. Quando a região pigidial é delimitada por carenas ou se encontra mais elevada em relação ao restante do tergo, é denominada placa pigidial. O termo hipopígio pode ser utilizado, referindo-se ao último esterno metassomal visível, que às vezes também é denominado de placa subgenital.

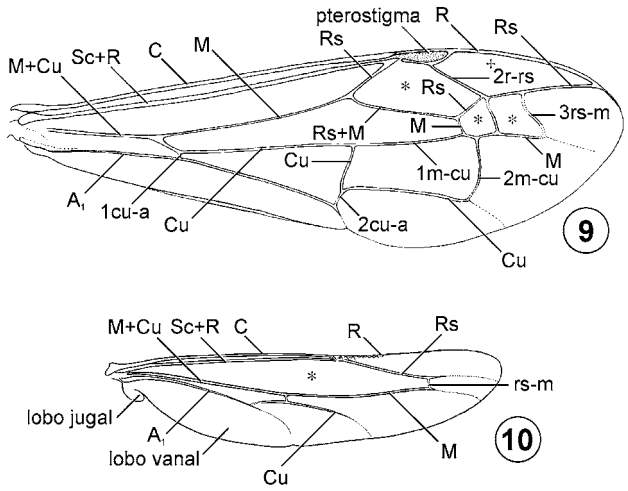
O ovipositor é alongado, em geral cilíndrico, e composto por uma estrutura central, formada pelas gonapófises dos segmentos VIII (porção ventral) e IX (porção dorsal), envolvidas por uma bainha derivada do gonocoxito (porção basal; muitas vezes oculta dentro do metassoma) e do gonóstilo (porção apical; em geral exposta e recoberta com cerdas curtas) do segmento IX. As gonapófises são frequentemente chamadas de valvas do ovipositor. O ovipositor pode estar exposto ou recolhido dentro do metassoma. A porção externalizada do ovipositor pode ser extremamente longa, muitas vezes ultrapassando o comprimento do restante do corpo. Hanson & Gauld (1995, 2006) incluíram em seus capítulos introdutórios discussões a respeito de diversas adaptações morfofuncionais na forma do ovipositor com relação ao substrato em que é realizada a oviposição; por exemplo, ovipositores externalizados e longos podem se comportar como "brocas" ou "sondas", enquanto ovipositores longos recolhidos dentro do metassoma podem desenrolar como "molas" ou serem evertidos como numa "injeção". Em outros casos, o ovipositor pode ser curto, mas associado a um metassoma alongado ou telescopado, de forma que a fêmea ainda consegue alcançar um hospedeiro oculto (Pelecinidae, Diapriidae, Chrysididae, alguns Ichneumonidae em menor grau).

Imaturos. Como em outros grupos de holometábolos, as fases imaturas em Hymenoptera correspondem a ovo, larva e pupa. Breves descrições são apresentadas abaixo; mais informações sobre imaturos foram sintetizadas por Clausen (1940), Hagen (1964), Evans (1987) e Quicke (1997).

Ovo. Formato variando de ovoide a alongado e cilíndrico, de tamanho variável; às vezes provido de um pedicelo (em grupos como Chalcidoidea, Cynipoidea e Platygastroidea). Córion em geral impermeável, relativamente fino, flexível e liso, sem esculturação pronunciada. Alguns grupos de endoparasitoides possuem ovos hidrópicos, cujo córion é permeável e permite a absorção de líquidos do hospedeiro. A ocorrência de variação do tamanho dos ovos foi estudada por Iwata (1964).

Nos grupos fitófagos basais, incluindo os xilófagos, os ovos são quase sempre postos dentro do substrato, exceto em alguns Argidae e Pergidae, cujos ovos ficam expostos sobre as folhas da planta hospedeira. Em Apocrita, os ovos ou são inseridos dentro do hospedeiro, no caso de endoparasitoides e espécies cecidogênicas, ou são postos sobre o hospedeiro, no caso de ectoparasitoides e predadores. No caso dos predadores e da maioria dos ectoparasitoides, as presas ou o hospedeiro encontram-se em condições crípticas, estando, portanto, protegidos de outros predadores. Apenas uns poucos ectoparasitoides, como alguns Ichneumonidae que atacam aranhas e Apoidea ectoparasitoides de Gryllidae e Gryllotalpidae, ovipõem em hospedeiros expostos.

Larva. As formas larvais de Hymenoptera apresentam uma grande diversidade morfológica que reflete seus hábitos de alimentação e comportamento. As larvas passam por um número variável de mudas, podendo chegar a oito ínstares nos grupos



Figuras 27.9-10. Morfologia externa de *Polybia sericea* (Olivier) (Vespidae). **9**, Asa anterior (cruz: célula marginal; asteriscos: células submarginais); **10**, Asa posterior (asterisco: célula radial).

mais basais. Nos Apocrita, o número de ínstares varia de três a um máximo de cinco, havendo casos extremos de um ínstar tais como alguns Chalcidoidea (Mymaridae e Trichogrammatidae). Na maior parte dos grupos, as modificações entre os diferentes ínstares são graduais. Em vários grupos parasitoides, entretanto, pode ocorrer heteromorfose (hipermetamorfose), em que os primeiros ínstares larvais, principalmente o primeiro, podem diferir dos ínstares posteriores tanto morfológica quanto comportamentalmente. Informações sobre os diferentes tipos de larvas de primeiro ínstar de Apocrita parasitoides foram resumidas e ilustradas por Clausen (1940) e Quicke (1997). Alguns grupos de Chalcidoidea (Eucharitidae e Perilampidae) e de Ichneumonidae possuem planídias, larvas de primeiro ínstar bastante esclerosadas e vágeis, que se movem por meio de cerdas grossas na parte ventral do corpo.

Evans (1987) apresenta a seguinte diagnose para larvas maduras de Hymenoptera: (1) cápsula cefálica quase sempre completa, algumas vezes sem esclerosação e sem pigmentação, podendo raramente estar afundada no tórax; (2) mandíbulas presentes, móveis no plano horizontal; (3) estema, quando presente, consistindo de um par de lentes simples (estema); (4) lábio com fiandeiras, estas exibindo forma variável (quando protuberante, geralmente formando uma abertura transversa ou projeções pares), ou fiandeiras ausentes; (5) em geral com 10 pares de espiráculos, embora muitos grupos exibam redução no número de pares; (6) pernas torácicas presentes ou ausentes; (7) pernas abdominais presentes ou ausentes; quando presentes, desprovidas de crochês e em número de 6 a 8 pares (o que auxilia sua distinção das larvas de Lepidoptera). Evans (1987) também apresenta informações sobre as larvas maduras de diferentes grupos de Hymenoptera, incluindo uma chave de identificação em nível de família.

Os grupos fitófagos basais apresentam larvas oligopódes ou polípodes ("eruciformes"), com estema presente e com antenas multiarticuladas, ao passo que as larvas de Orussidae e Apocrita são ápodes ("himenopteriformes"), desprovidas de estema e com antena, quando presente, uniarticulada. Os grupos xilófagos (Siricoidea) possuem larvas com morfologia intermediária, com pernas torácicas reduzidas, pernas abdominais ausentes, desprovidas de estema e com antenas multiarticuladas.

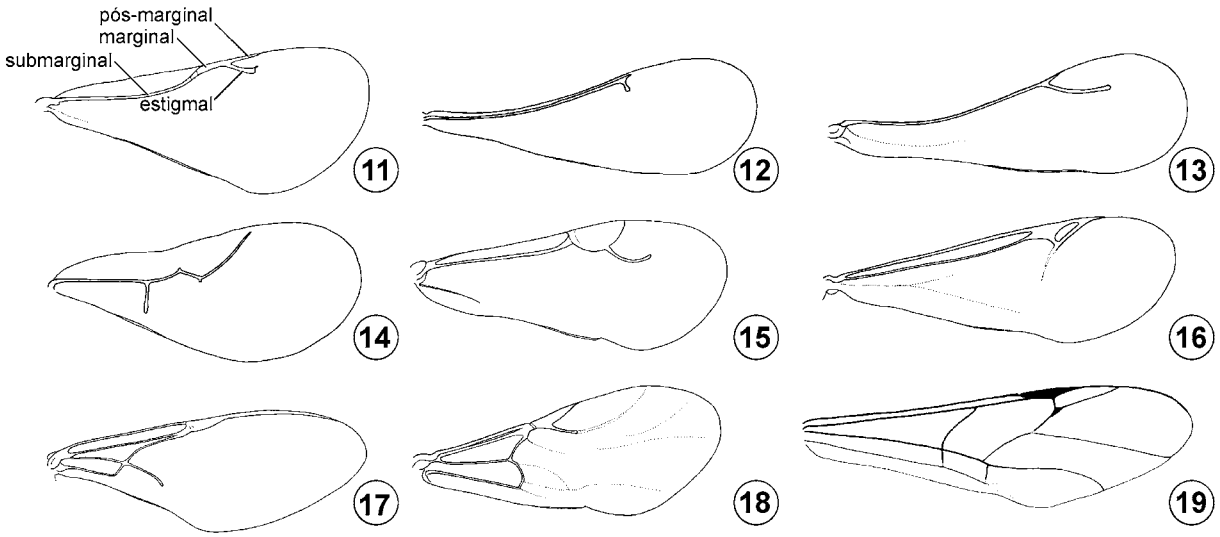
As larvas de Apocrita também diferem daquelas dos grupos mais basais, incluindo Orussidae, por possuírem a porção posterior do intestino médio fechada, isto é, sem conexão com o intestino posterior, durante todo o período de alimentação. Apenas após o término da alimentação, em geral próximo ao momento da formação da pupa, forma-se uma conexão entre os intestinos, permitindo que a larva elimine o alimento não digerido e os resíduos nitrogenados. Tradicionalmente, essa interrupção da conexão entre os intestinos médio e posterior nas larvas de Apocrita tem sido explicada como uma adaptação para evitar a contaminação do alimento com as próprias fezes, associada com a evolução do modo de vida parasitoide. Wharton *et al*. (2004), entretanto, consideraram que a interrupção poderia ser uma adaptação à aquisição de uma dieta predominantemente líquida pelos parasitoides, pois permitiria o aumento da eficiência da digestão e assimilação do alimento retirado do hospedeiro.

As larvas maduras de muitos grupos de Hymenoptera tecem um casulo previamente à empupação com secreções protéicas (seda) produzidas por glândulas salivares, as quais se abrem em fiandeiras no lábio. Entre os grupos mais basais, a produção de casulos de seda está ausente em Pamphiliidae, Siricidae, Xiphydriidae e Orussidae. Entre os Apocrita, a confecção de casulo está presente na maioria dos Ichneumonoidea e nos Aculeata; em Stephanidae, Ceraphronoidea, Proctotrupoidea, Cynipoidea e Chalcidoidea, ocorre raramente ou está completamente ausente.

***Pupa*.** Sempre adéctica e exarada.

Biologia. Em relação ao modo de vida e alimentação das larvas, a grande maioria dos himenópteros pode ser colocada em três grandes categorias: herbívoros, parasitoides ou predadores. Aspectos gerais sobre cada um desses modos de vida foram resumidos por Gauld & Bolton (1988), Hanson & Gauld (1995, 2006) e Fernández & Sharkey (2006). Informações adicionais também podem ser obtidas em Waage & Greathead (1986, parasitoides), Evans (1987, formas imaturas), Godfray (1993, ecologia comportamental de parasitoides), Wagner & Raffa (1993, grupos basais xilófagos), Hawkins & Sheenan (1994, ecologia de parasitoides), Quicke (1997, parasitoides), Gordh *et al*. (1999, biologia de parasitoides), Austin & Dowton (2000, uma coletânea de artigos sobre diversos aspectos em Hymenoptera), Pennacchio & Strand (2006, desenvolvimento) e Wajnberg *et al.* (2008, ecologia e desenvolvimento de parasitoides). Apesar de defasadas, as obras de Clausen (1940), Costa Lima (1960, 1962), Malyshev (1968) e Askew (1971) continuam sendo importantes fontes de informação, incluindo referências à literatura mais antiga sobre a biologia da ordem, dentre a qual se destacam principalmente os artigos de George Salt na primeira metade do século XX a respeito de parasitismo (listados em Fischer 1986).

As larvas dos grupos mais basais de Hymenoptera, como os Tenthredinoidea, são basicamente fitófagas e alimentam-se de tecido vegetal de plantas vasculares, principalmente ramos novos e folhas de coníferas e de angiospermas. Os ovos são postos dentro do tecido da planta e as larvas comumente exibem alimentação exofítica, permanecendo sobre a planta hospedeira durante todo o seu desenvolvimento. Como em muitos grupos de Lepidoptera com larvas fitófagas exofíticas, as larvas preci-



Figuras 27.11-19. Asa anterior. **11**, *Prodecatoma* Ashmead (Eurytomidae), com indicação de terminologia para venação; **12**, *Trimorus* Foerster (Scelionidae); **13**, *Ceraphron* Jurine (Ceraphronidae); **14**, *Prosaspicera* Kieffer (Figitidae); **15**, *Aphelopus* Dalman (Dryinidae); **16**, *Exallonyx* Kieffer (Proctotrupidae); **17**, *Semaeomyia* Bradley (Evaniidae); **18**, *Amisega* Cameron (Chrysididae); **19**, *Monomachus* Klug (Monomachidae).

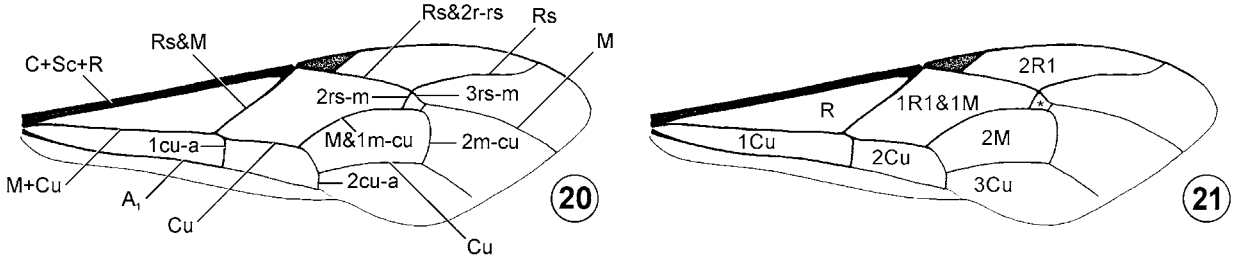
sam consumir uma grande quantidade de tecido vegetal para completar seu desenvolvimento, produzindo grande quantidade de resíduos que são eliminados continuamente como fezes. Ao terminar o período de alimentação, as larvas maduras descem ou simplesmente caem da planta hospedeira e enterram-se no solo, onde tecem casulos para empupar.

Durante o período de alimentação, as larvas podem exibir comportamento solitário, em que cada larva permanece isolada de outras, ou gregário, em que várias larvas, quase sempre da mesma idade e frequentemente derivadas da postura de uma mesma fêmea, permanecem juntas sobre a planta hospedeira, alimentando-se e movendo-se sempre em grupo. Em alguns grupos neotropicais, como em Argidae, algumas espécies exibem comportamentos mais complexos, com fêmeas cuidando dos imaturos, guardando ovos e larvas jovens. Além disso, as larvas maduras de algumas dessas espécies podem permanecer agregadas e tecer casulos em grupo, formando um aglomerado sobre o tronco das árvores hospedeiras.

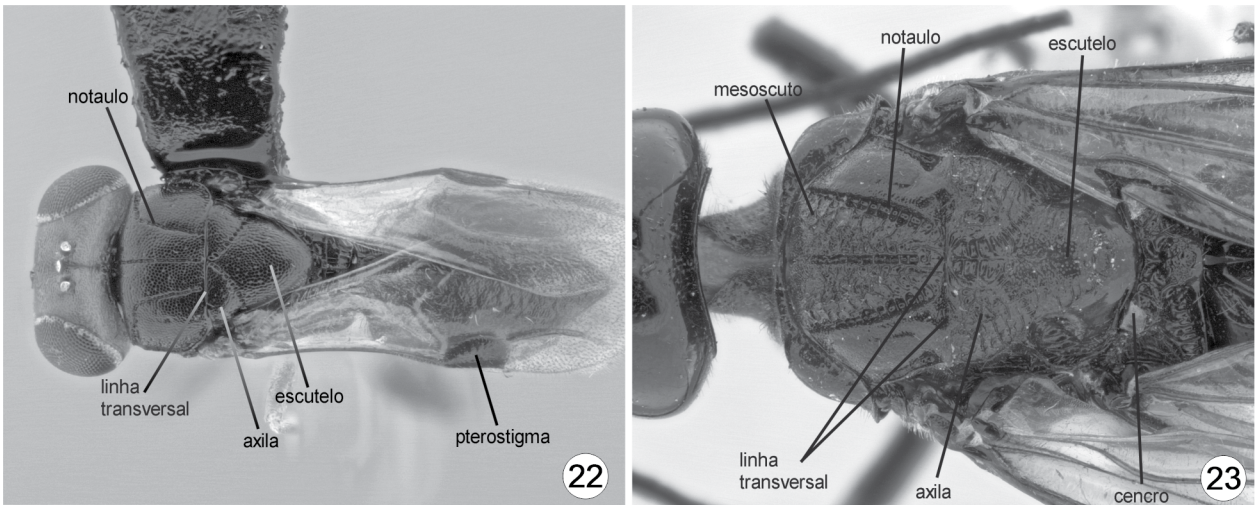
Dentre as linhagens herbívoras mais basais de himenópteros ocorrem também grupos xilófagos, como Siricidae e Xiphydriidae, cujas fêmeas fazem postura dentro da madeira de árvores, tanto de coníferas quanto angiospermas, em geral em ramos e troncos danificados, moribundos ou recém-mortos. Durante a postura, as fêmeas inoculam na madeira um fungo simbiótico que é transportado dentro de um par de bolsas abdominais, cujo desenvolvimento contribui para a morte e digestão do tecido vegetal. As larvas são consideradas xilófagas e aparentemente alimentam-se da madeira atacada pelo fungo, sendo as enzimas secretadas pelo fungo utilizadas para digerir os fragmentos de madeira, embora também tenha sido sugerido que as larvas alimentariam-se diretamente do micélio do fungo. Ao final do período de alimentação, que pode durar mais de um ano, as larvas empupam dentro das próprias galerias na madeira.

Embora os Hymenoptera tenham se originado de uma linhagem ancestral com hábito herbívoro, cuja biologia ainda permanece pouco modificada nos grupos basais, a ordem é mais bem conhecida pelo hábito parasitoide da grande maioria de suas espécies. Esse modo de vida teve sua origem muitos milhões de anos após a diferenciação inicial da ordem, tendo surgido uma vez na linhagem ancestral de Orussidae + Apocrita. Como os Siricoidea constituem o grupo-irmão da linhagem que deu origem a Orussidae + Apocrita, o modo de vida parasitoide muito possivelmente originou-se como uma derivação do hábito xilófago. Esta hipótese evolutiva é reforçada pelo fato de Orussidae e das linhagens basais de Apocrita parasitarem larvas de outros insetos xilófagos, incluindo membros de Siricoidea.

As fêmeas dos himenópteros parasitoides põem seus ovos em outros artrópodes, que na maioria dos casos são formas jovens de outros insetos. As larvas consomem seus hospedeiros, levando-os à morte durante seu desenvolvimento. Por este motivo, é aplicado o termo "parasitoide", em contraste tanto com "parasita" (que obtém sua nutrição do hospedeiro normalmente sem



Figuras 27.20-21. Asa anterior de *Pimpla* Fabricius (Ichneumonidae), com indicação de terminologia associada à venação. **20**, Veias; **21**, Células (asterisco: areoleta).



Figuras 27.22-23. Morfologia externa, forma adulta. **22**, *Dendrocerus* Ratzeburg (Megaspilidae), vista dorsal; **23**, Detalhe do tórax de *Derecyrta* Smith (Xiphydriidae), vista dorsal.

levá-lo à morte) quanto com "predador" (que mata e consome múltiplas presas ao longo de sua vida) (ver Godfray 1994, para discussão sobre nuances de interpretação sobre o termo). Nesse sentido, os parasitoides combinam características de predadores e parasitas propriamente ditos, embora difiram dos predadores, no sentido clássico, uma vez que consomem apenas um indivíduo como hospedeiro.

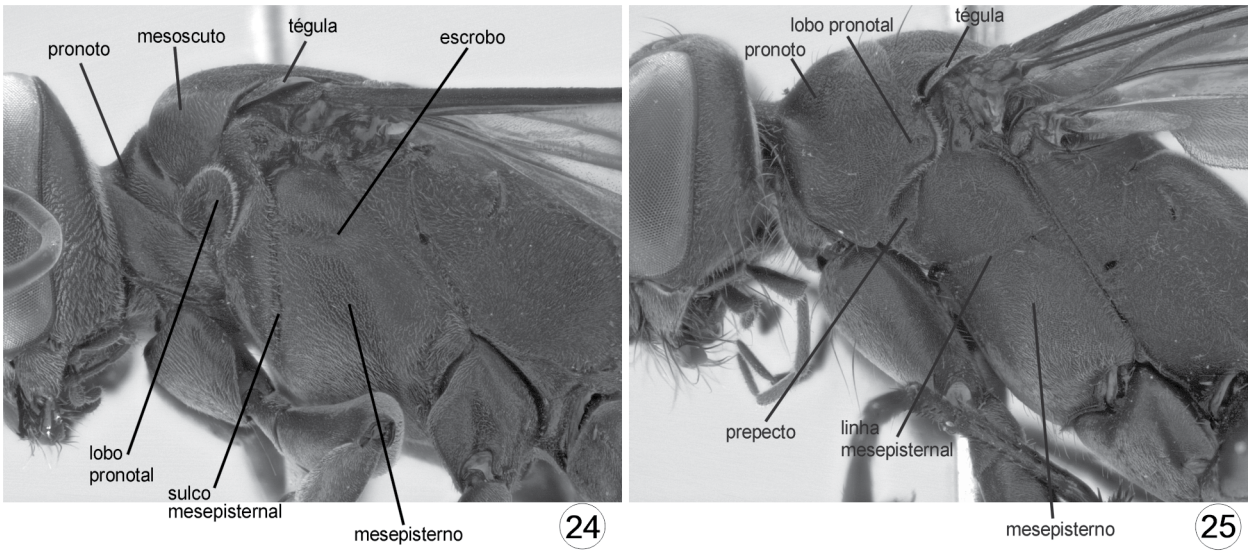
Tradicionalmente, os himenópteros parasitoides têm sido classificados em ectoparasitoides e endoparasitoides. Nos ectoparasitoides, os ovos são postos sobre o hospedeiro e as larvas, após a eclosão, desenvolvem-se externamente ao hospedeiro. Nos primeiros ínstares, as larvas consomem apenas líquidos, principalmente hemolinfa, sugados por uma pequena abertura feita com suas mandíbulas no integumento do hospedeiro. No final do desenvolvimento, as larvas tornam-se mais ativas, inserindo a região anterior do corpo dentro do hospedeiro e consumindo os tecidos internos, deixando em geral apenas o exoesqueleto. A larva madura frequentemente tece um casulo e empupa no mesmo local onde se encontrava o hospedeiro. No caso dos endoparasitoides, os ovos são inseridos pelas fêmeas, com auxílio do ovipositor, dentro do corpo do hospedeiro, onde se desenvolvem as larvas. Durante todo o período de alimentação, a larva pode permanecer dentro do hospedeiro ou, nas fases finais, sair e completar a alimentação externamente. O local de empupação é variável entre os endoparasitoides, podendo ocorrer dentro dos restos do corpo ou do casulo do hospedeiro ou fora, com as larvas saindo pela parede do corpo do hospedeiro e tecendo um casulo, em geral sobre ou próximo aos restos do hospedeiro.

Os parasitoides têm sido classificados também quanto ao efeito imediato do parasitismo sobre o desenvolvimento do hospedeiro, distinguindo-se idiobiontes e cenobiontes (sobre a transliteração correta do termo *koinobiont*, ver Dal Molin & Melo 2005). Os idiobiontes causam paralisia permanente ou morte imediata do hospedeiro e, assim, o impedem de continuar seu desenvolvimento, ao passo que os cenobiontes permitem que o hospedeiro continue se desenvolvendo, pelo menos por certo tempo, após ter sido parasitado, geralmente até atingir uma próxima fase de desenvolvimento. Além da diferença do efeito do parasitismo sobre o desenvolvimento do hospedeiro, os idiobiontes são, em geral, ectoparasitoides, atacando hospedeiros que se desenvolvem em locais protegidos, enquanto os cenobiontes são, em geral, endoparasitoides, associados a hospedeiros em situação mais exposta. As diferentes características associadas com cada uma das estratégias foram mais detalhadamente discutidas por Quicke (1997).

Embora a maioria dos parasitoides seja solitária, com uma larva desenvolvendo-se em cada indivíduo hospedeiro, alguns grupos desenvolvem-se como parasitoides gregários. Nesse caso, duas ou mais larvas utilizam um mesmo indivíduo hospedeiro para seu desenvolvimento. O parasitismo gregário pode ocorrer por meio de oviposições múltiplas, quando vários ovos são postos em um indivíduo hospedeiro, ou por poliembrionia, quando um ovo, ao invés de desenvolver-se diretamente em apenas um embrião, se divide múltiplas vezes, de modo a formar grande número de células separadas, cada qual, por sua vez, se desenvolve em um embrião. Poliembrionia é conhecida em Braconidae, Dryinidae, Platygastridae e Encyrtidae.

Em Hymenoptera, são conhecidos também hiperparasitoides, que são aqueles cujas larvas se desenvolvem sobre outros parasitoides. O parasitoide que serve de hospedeiro inicial é denominado primário. O hiperparasitismo pode ser facultativo, quando a espécie se comporta tanto como parasitoide primário quanto hiperparasitoide, ou obrigatório, quando a espécie se comporta apenas como hiperparasitoide. Casos de hiperparasitismo obrigatório são comuns em Trigonalyidae, Ichneumonidae, Chalcidoidea, Figitidae e Ceraphronoidea, ocorrendo também mais raramente em Diapriidae e Braconidae. A maioria dos hiperparasitoides é formada por parasitoides secundários, uma vez que estão associadas com parasitoides primários. São conhecidos, contudo, casos facultativos de parasitismo terciário e quaternário.

Com poucas exceções, envolvendo algumas espécies de parasitoides cujas larvas ativamente consomem mais de um hospedeiro, os himenópteros que se comportam tipicamente como predadores ocorrem apenas entre os Aculeata (Melo *et al.* 2011). Diferentemente de outros grupos de Apocrita, as fêmeas têm que entrar em contato direto com o hospedeiro para ferroá-lo (já que o ovipositor foi modificado em ferrão), causando sua paralisia, e assim fazer a postura. Na sua forma mais simplificada, quando



Figuras 27.24-25. Morfologia externa, forma adulta. **24**, Detalhe do mesossoma de *Liris* Fabricius (Crabronidae), vista lateral; **25**, Detalhe do mesossoma de *Auplopus* Spinola (Pompilidae), vista lateral.

uma presa é usada para alimentar uma larva, um aculeado predador difere de um ectoparasitoide idiobionte apenas pelo fato de relocar o hospedeiro, retirando-o do local onde se encontrava originalmente e ocultando-o em um novo local, que pode ou não sido previamente preparado para receber a presa.

A relocação do hospedeiro em Aculeata quase sempre está associada com a construção ativa de ninhos, para onde as presas são transportadas e armazenadas. Os ninhos frequentemente são constituídos por galerias e câmaras escavadas no solo, sendo que o comportamento de construção de ninhos evoluiu três a quatro vezes independentemente em Aculeata, estando presente em Formicidae, Pompilidae, Vespidae e em Apoidea. Em todos esses grupos, entretanto, podem ser encontrados ninhos mais complexos, como ninhos aéreos construídos com material moldado pelas fêmeas, como barro, resinas ou fibras vegetais, misturado a secreções glandulares produzidas pelos insetos. Com a exceção de Formicidae, em que vários imaturos são criados juntos dentro de câmaras coletivas, os ninhos dos outros grupos de Aculeata apresentam como unidade básica a célula de cria, ou seja, uma cavidade construída e aprovisionada para o desenvolvimento de um imaturo. O aprovisionamento pode ser massal, quando o ovo é posto junto com todo o conjunto de presas ou com a quantidade de pólen suficiente para o completo desenvolvimento de um imaturo, ou progressivo, quando a postura é feita em uma célula vazia ou apenas parcialmente aprovisionada e a alimentação da larva é feita gradualmente pelos adultos.

As fêmeas da maioria dos Aculeata construtores de ninhos exibem comportamento solitário, em que um ninho é construído e aprovisionado por uma fêmea. Entre algumas dessas linhagens, entretanto, ocorre o comportamento social de compartilhamento por várias fêmeas de um mesmo ninho, em geral associado também à divisão de trabalho reprodutivo entre elas. O conjunto de fêmeas que compartilham um mesmo ninho é denominado de colônia. Em alguns grupos, como entre os Apidae, Vespidae e em todos os Formicidae, as colônias podem ser eussociais. Essas sociedades são compostas por duas castas: as operárias, fêmeas completa ou parcialmente estéreis, presentes em grande número e especializadas no cuidado da prole e manutenção do ninho, e uma ou poucas rainhas, fêmeas férteis especializadas na produção de ovos. Várias formas de parasitismo social surgiram entre os himenópteros sociais, principalmente em Formicidae, incluindo espécies cleptobióticas sociais obrigatórias, que invadem colônias de outras espécies para roubar o alimento armazenado.

Várias formas de comportamento cleptoparasita são conhecidas entre os Hymenoptera. O termo cleptoparasitismo é aplicado para os casos em que o parasita usurpa o trabalho efetuado pelo hospedeiro na preparação do alimento larval, portanto adotando a mesma dieta larval do hospedeiro. Dependendo do modo de vida, os imaturos do hospedeiro são mortos, direta ou indiretamente, durante o processo de parasitismo. Espécies que exibem cleptoparasitismo obrigatório evoluíram independentemente em diversos grupos, podendo ser citados os muitos grupos de cleptoparasitas de ninhos em Aculeata e de inquilinos de himenópteros galhadores, além de inquilinismo em Siricidae e cleptoparasitismo entre parasitoides primários em Ichneumonidae e Eurytomidae. A situação mais comum é a de cleptoparasitas estreitamente relacionados aos seus hospedeiros. Entretanto, casos de parasitoides primários que evoluíram para cleptoparasitas em hospedeiros não relacionados filogeneticamente, com consequente mudança na dieta larval, são conhecidos em Gasteruptiidae, Chrysididae e Sapygidae. Nesses casos, ao invés de alimentar-se do imaturo do hospedeiro, a larva se alimenta diretamente das provisões colocadas nas células de cria do hospedeiro.

Dentro de Apocrita, ocorreram vários casos de reversão a uma dieta larval herbívora, com desenvolvimento de fitofagia secundária, incluindo cecidogenia, parasitismo e predação de sementes, consumo de pólen e fungivoria. A cecidogenia (postura em tecido vegetal acompanhada da indução de galhas, com as larvas se alimentando do tecido formado no interior das galhas) é encontrada em Braconidae, Cynipidae e várias famílias de Chalcidoidea (Agaonidae, Eulophidae, Eurytomidae, Pteromalidae, Tanaostigmatidae e Torymidae). Parasitismo de sementes é conhecido em Braconidae e Chalcidoidea (Eurytomidae e Torymidae), enquanto predação de sementes foi registrada em Formicidae. O comportamento de coletar pólen para alimen-

tação das larvas evoluiu independentemente na linhagem que deu origem aos Apidae e naquelas das subfamílias Gayellinae e Masarinae, em Vespidae. Cultivo de fungos e fungivoria como dieta larval ocorre na tribo Attini, em Formicidae.

Classificação. Nas classificações tradicionais (como Riek 1970), a ordem Hymenoptera é dividida em duas subordens, Symphyta e Apocrita, a primeira contendo os himenópteros em que o abdômen se prende ao tórax por uma ampla conexão e a segunda, aqueles que possuem uma forte constrição entre o primeiro e o segundo segmentos abdominais e em que o primeiro tergo abdominal está fundido ao tórax, formando o propódeo. Estudos filogenéticos, entretanto, têm mostrado que, enquanto Apocrita constitui um grupo monofilético, a subordem Symphyta é claramente parafilética e agrupa artificialmente as linhagens basais da ordem (Vilhelmsen 2001; Schulmeister 2003; Ronquist *et al.* 2012; Branstetter *et al.* 2017; Peters *et al.* 2017). Apocrita, por sua vez, também é dividida em dois grupos nas classificações tradicionais, Parasitica e Aculeata. Aculeata contém os himenópteros em que o ovipositor encontra-se transformado em ferrão. De maneira semelhante ao constatado para as subordens da classificação tradicional, Aculeata é monofilética, mas Parasitica não. Enquanto Apocrita e Aculeata podem ser usados como nomes informais para subgrupos de Hymenoptera, seus equivalentes tradicionais, Symphyta e Parasitica, devem ser totalmente abolidos. Considerando a diversidade no hábito de vida (herbívoros, xilófagos e parasitoides) entre os grupos mais basais de Hymenoptera, tal classificação não possui utilidade para se referir a um grupo tão heterogêneo.

As classificações modernas para Hymenoptera empregam a categoria de superfamília para as grandes divisões da ordem (como Gauld & Bolton 1988; Goulet & Huber 1993). Grande número de superfamílias tem sido reconhecido para a fauna vivente, algumas delas contendo uma família. Para a maioria delas, as evidências indicam que as famílias componentes constituem grupos bem delimitados e monofiléticos. Revisões da classificação corrente para Hymenoptera foram publicadas por Sharkey (2007) e Sharkey et al. (2012).

São listadas abaixo as 84 famílias de Hymenoptera aqui reconhecidas para a fauna vivente, 64 das quais com registro confirmado no Brasil e uma, Cynipidae, com ocorrência esperada. O valor entre parênteses indica o número de espécies conhecidas para o Brasil; famílias sem qualquer indicação não possuem registro na fauna brasileira. Aquelas marcadas com asterisco representam famílias introduzidas em tempos recentes.

Relações Filogenéticas. As relações filogenéticas de Hymenoptera foram investigadas mais recentemente por Heraty et al. (2011), Sharkey et al. (2012), Klopfstein et al. (2013), Branstetter et al. (2017) e Peters et al. (2017). As relações entre os grupos basais encontram-se relativamente bem estabelecidas (Vilhelmsen 2001; Schulmeister 2003), com Xyelidae representando o grupo-irmão dos demais Hymenoptera e os outros clados herbívoros (Tenthredinoidea, Pamphilioidea, Cephoidea) e xilófagos (Siricoidea) formando um grado em relação a Apocrita. A posição de Orussidae como grupo-irmão de Apocrita está bem corroborada, ao passo que as hipóteses para o relacionamento entre os grupos maiores de Apocrita permanecem instáveis, com vários arranjos alternativos. Há evidências de que as linhagens

Xyeloidea
- Xyelidae

Tenthredinoidea
- Argidae (177)
- Blasticotomidae
- Cimbicidae (9)
- Diprionidae
- Heptamelidae
- Pergidae (117)
- Tenthredinidae (130)

Pamphilioidea
- Megalodontesidae
- Pamphiliidae

Cephoidea
- Cephidae

Siricoidea
- Anaxyelidae
- Siricidae* (1)
- Xiphydriidae (3)

Orussoidea
- Orussidae (8)

Stephanoidea
- Stephanidae (32)

Megalyroidea
- Megalyridae (5)

Ceraphronoidea
- Ceraphronidae (4)
- Megaspilidae (7)

Trigonalyoidea
- Trigonalyidae (13)

Evanioidea
- Aulacidae (36)
- Evaniidae (60)
- Gasteruptiidae (16)

Chrysidoidea
- Bethylidae 540)
- Chrysididae (160)
- Dryinidae (184)
- Embolemidae (3)
- Plumariidae (1)
- Sclerogibbidae (3)
- Scolebythidae (2)

Apoidea
- Ampulicidae (12)
- Apidae (1973)
- Crabronidae (550)
- Heterogynaidae
- Sphecidae (88)

Formicoidea
- Formicidae (1580)

Scolioidea
- Bradynobaenidae
- Scoliidae (30)

Vespoidea
- Mutillidae (526)
- Pompilidae (340)
- Rhopalosomatidae (16)
- Sapygidae (4)
- Sierolomorphidae
- Tiphiidae (110)
- Vespidae (740)

Ichneumonoidea
- Braconidae (900)
- Ichneumonidae (953)

Platygastroidea
- Platygastridae (21)
- Scelionidae (111)

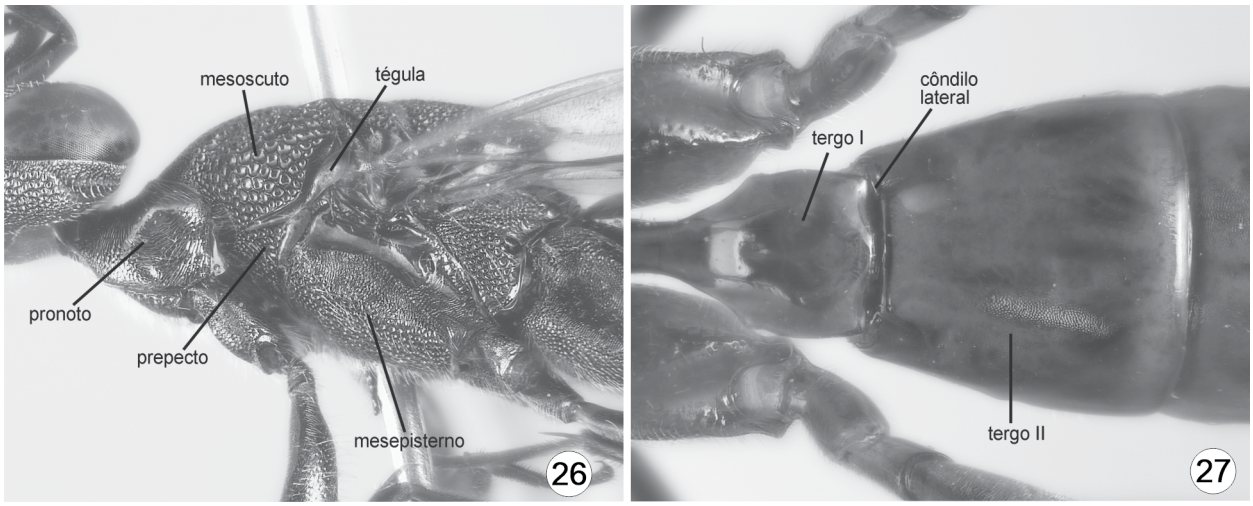
Cynipoidea
- Austrocynipidae
- [Cynipidae]
- Figitidae (83)
- Ibaliidae* (1)
- Liopteridae (30)

Proctotrupoidea
- Heloridae (1)
- Pelecinidae (2)
- Peradeniidae
- Proctorenyxidae
- Proctotrupidae (12)
- Roproniidae
- Vanhorniidae

Diaprioidea
- Austroniidae
- Diapriidae (86)
- Maamingidae
- Monomachidae (16)

Mymarommatoidea
- Mymarommatidae (1)

Chalcidoidea
- Agaonidae (30)
- Aphelinidae (80)
- Chalcididae (260)
- Encyrtidae (140)
- Eucharitidae (38)
- Eulophidae (203)
- Eupelmidae (60)
- Eurytomidae (80)
- Leucospidae (27)
- Mymaridae (51)
- Ormyridae (1)
- Perilampidae (9)
- Pteromalidae (160)
- Rotoitidae
- Signiphoridae (20)
- Tanaostigmatidae (24)
- Tetracampidae
- Torymidae (30)
- Trichogrammatidae (57)



Figuras 27.26-27. Morfologia externa, forma adulta. **26**, Detalhe do mesossoma de *Chalcedectus* Walker (Pteromalidae), vista lateral; **27**, Detalhe do metassoma de *Cryptanura* Brullé (Ichneumonidae), vista dorsal.

principais de parasitoides (Platygastroidea, Cynipoidea, Proctotrupoidea, Diaprioidea, Mymarommatoidea e Chalcidoidea) formariam um grupo monofilético, denominado Proctotrupomorpha. As evidências mais recentes indicam que Ichneumonoidea formaria o grupo-irmão de Proctotrupomorpha, e não de Aculeata como sugerido pelas análises morfológicas prévias. Outro agrupamento bem suportado pelos dados moleculares é a relação de Trigonalyidae como grupo-irmão de Aculeata, que por sua vez teriam Evanioidea como clado mais próximo. A posição filogenética de outros grupos de Apocrita com morfologia mais conservada (Stephanoidea, Megalyroidea e Ceraphronoidea) permanece mal estabelecida, com diferentes posições alternativas dependendo da investigação.

Importância. Apesar de uma grande parte dos insetos de importância econômica ser considerada nociva ao ser humano, os Hymenoptera concentram o maior número de espécies consideradas benéficas. Entre as pragas, destaca-se a vespa-serra introduzida *Sirex noctilio* (Siricidae), de importância florestal e as formigas cortadeiras (Formicidae, Attini). Muitas vespas parasitoides são importantes na manutenção do controle natural de populações de espécies fitófagas e têm sido utilizadas com sucesso em programas de controle biológico de insetos-praga, proporcionando uma economia significativa de recursos em relação ao uso de inseticidas químicos e atingindo resultados mais permanentes (diversos exemplos listados por La Salle 1993, Parra *et al*. 2002, Heraty 2009). Programas de controle biológico no Brasil utilizando espécies de *Trichogramma* (Trichogrammatidae) e *Cotesia* (Braconidae) estão entre aqueles que obtiveram resultados mais significativos. Estes e outros exemplos foram listados por Parra (2014). A polinização de várias plantas cultivadas, em particular fruteiras, é essencialmente dependente de abelhas (Gauld & Bolton 1988; Roubik 1995; Kevan & Imperatriz-Fonseca 2006), o mais diversificado e importante grupo de insetos polinizadores, principalmente nas regiões tropicais (veja Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988; Bawa 1990). Além da importância ecológica e econômica, as formas mais complexas de organizações sociais conhecidas entre os insetos estão presentes nos Hymenoptera (Wilson 1971), tornando o grupo especialmente importante para estudos sobre a evolução dessas sociedades. Há também grande interesse nos Hymenoptera sociais por seu impacto ecológico em muitos ecossistemas, seja como predadores (formigas e marimbondos), polinizadores (abelhas sociais) ou mesmo como pragas (como as formigas saúva). LaSalle & Gauld (1993) compilaram diversos estudos que refletem sobre o papel dos himenópteros no meio ambiente e em termos de conservação.

Coleta e Fixação. A grande diversidade de Hymenoptera implica em uma multitude de métodos de coleta e de preservação. Praticamente todos os métodos descritos no capítulo "Coleta, Montagem, Preservação e Métodos para Estudo" resultarão na captura de himenópteros em quantidade variável. Na maioria dos casos descritos abaixo, os exemplares capturados podem ser sacrificados em frasco letal ou conservados diretamente em álcool, dependendo do táxon ou do fim desejado. A conservação em álcool (etílico, de preferência acima de 80%) é recomendável para exemplares muito moles, muito pequenos ou destinados à extração de DNA, caso em que se deve dar preferência ao álcool absoluto.

Coleta. A captura direta assistida com rede entomológica é o melhor método para coletar muitas das espécies medianas a grandes, principalmente em grupos como Tenthredinoidea, Chrysidoidea, Vespoidea, Apoidea, Ichneumonoidea e alguns Chalcidoidea e Proctotrupoidea maiores. É uma prática que permite ao coletor fazer importantes observações diretas sobre biologia e comportamento de espécies em particular. A coleta assistida com rede pode concentrar-se em plantas floridas, visitadas por diversas espécies de himenópteros, ou se estender a folhas e galhos da vegetação em geral e mesmo troncos de árvores (vivas ou, ainda melhor, quando moribundas ou mortas), que muitas espécies percorrem ou sobrevoam na busca de hospedeiros, presas ou patrulhando seus territórios.

A rede de varredura, de malha extremamente fina, porém resistente, permite obter uma ampla gama de micro-himenópteros e ocasionalmente exemplares de espécies maiores. O movimento de varredura pode ser realizado focando em determinado grupo de plantas ou mesmo plantas individuais, ou sobre a vegetação em geral, sendo recomendável ao coletor incluir essas observa-

ções nas anotações de campo. Redes modificadas em formato triangular, como aquela descrita em detalhe por Noyes (1982) permitem varreduras mais rentes ao solo, aumentando a captura de himenópteros associados a insetos que se alimentam de plantas herbáceas e arbustivas, por exemplo, e que tendem a pular ou realizar voos curtos. Noyes (1982) também descreve o uso de uma tela posicionada em frente à rede para diminuir a entrada de fragmentos de plantas. Os exemplares capturados pela rede podem ser retirados utilizando-se um aspirador entomológico; esse método fornece exemplares de melhor qualidade; contudo, aspirando apenas as espécies visíveis, muitas espécies extremamente pequenas podem ser negligenciadas, podendo-se conservar o restante do conteúdo da rede em um frasco ou saco plástico com álcool para posterior separação exaustiva dos exemplares no laboratório.

Outros métodos de coleta que fornecem importante informação biológica são a coleta de ninhos (em Aculeata) e a captura e criação em laboratório de insetos ou mesmo material vegetal, como galhas, que poderiam estar parasitados por himenópteros. No primeiro caso, podemos obter dados sobre a arquitetura e conduta de nidificação das espécies e, em ambos os casos, podemos obter informação sobre o desenvolvimento pré-imaginal, morfologia de larvas e pupas, e as relações entre os himenópteros e suas presas ou hospedeiros. No caso de coleta de ninhos de vespas e abelhas sociais, deve-se tomar todas as providências de segurança para uma coleta eficiente e evitar ferroadas, como uso de roupa e luvas protetoras, sacolas plásticas para coletar o ninho e ainda *spray* de piretroide para neutralizar o comportamento agressivo dos indivíduos. A coleta de séries de indivíduos associados a ninhos de vespas, abelhas e formigas permite também obter informações sobre a variabilidade intraespecífica.

O uso de ninhos-armadilha, que podem consistir de blocos de madeira perfurados e divididos longitudinalmente para a inspeção periódica, é um excelente método para estudar a biologia de numerosas espécies de aculeados solitários e outras espécies de artrópodes (parasitas, mutualistas, comensais, cleptoparasitas) associadas aos seus ninhos. Para vespas e abelhas que fazem os seus ninhos no solo, pode-se utilizar armadilhas de emergência, que consistem de uma gaiola piramidal de tecido fino colocada acima da entrada do ninho ou grupo de ninhos a serem amostrados.

Carne, substâncias açucaradas ou frutas fermentadas podem atuar como iscas que atraem principalmente algumas espécies de vespas sociais; iscas também são eficientes para capturar formigas. As armadilhas luminosas, amplamente utilizadas para coletar besouros e mariposas, permitem a obtenção de diversos himenópteros de hábitos noturnos, incluindo espécies de Ichneumonidae, Mutillidae, Vespidae, Diapriidae, Plumariidae e formas aladas de Formicidae.

As bandejas coloridas (ou armadilhas de Moericke) são um método passivo importante para a coleta de himenópteros, principalmente aculeados de tamanho médio a pequeno e micro-himenópteros. Para a coleta de himenópteros, é recomendável a utilização de uma grande quantidade (100-200) de bandejas de tamanho menor (aproximadamente 15 cm de diâmetro), distribuídas em áreas bem iluminadas, principalmente nas bordas de manchas de florestas, entre áreas abertas e vegetação. A cor mais utilizada é o amarelo, que demonstra ser eficiente para uma variedade de famílias; porém, outras cores como azul e branco podem ser utilizadas em levantamentos de determinados grupos, como no caso de polinizadores (por exemplo Sircom *et al.* 2018), e possivelmente podem refletir preferências ecológicas também de parasitoides. As bandejas contendo apenas água e algumas gotas de detergente, em dias de pouco calor, podem ser deixadas no campo por no máximo 24 horas, quando seus conteúdos devem ser coletados. Em climas muito quentes e/ou secos ou quando a intenção é deixar as bandejas por mais tempo no campo, é necessário misturar também conservantes como um pouco de propileno-fenoxetol ou substituir a água por solução salina concentrada, solução de propileno-glicol 50% ou uma solução fraca de formaldeído. Os insetos devem ser retirados das bandejas utilizando-se uma peneira muito fina e enxaguados com água limpa antes de serem transferidos para o álcool. Para maximizar a captura de micro-himenópteros, pode-se esvaziar o conteúdo das armadilhas coando com tecido fino (voil), que posteriormente é enxaguado, colocado em um recipiente com álcool e examinado mais detalhadamente em laboratório.

As armadilhas Malaise constituem um dos métodos mais empregados e produtivos para a coleta massiva de himenópteros. São especialmente efetivas e insubstituíveis na captura de Ichneumonoidea e micro-himenópteros em geral, além de alguns grupos de Aculeata (como Chrysidoidea), embora sejam relativamente pouco efetivas na coleta de abelhas e alguns grupos de vespas, como Sphecidae, Crabronidae, Ampulicidae, Tiphiidae, Scoliidae e vespídeos solitários, casos em que a coleta com rede é muito mais produtiva. A opção mais adequada para himenópteros é a coleta em via líquida, acoplando um frasco coletor contendo álcool 80% nas armadilhas. Se a armadilha precisar ser mantida em campo por longos períodos de tempo, pode-se adicionar uma pequena quantidade (uma colher) de glicerina ao álcool.

Armadilhas de solo, *pitfall* e separadores de amostras de folhiço (funil de Berlese ou extrator de Winkler) permitem que seja coletada uma ampla fauna de micro-himenópteros e formigas que não são capturados por outros métodos.

As armadilhas de interceptação de voo (*window traps* ou *flight interception traps*) são pouco utilizadas, mas podem favorecer a captura de espécies que voam próximo ao solo em famílias como Bethylidae, Ceraphronidae, Chrysididae, Diapriidae, Figitidae e Tiphiidae, e modificações foram descritas por Masner & Goulet (1981).

Preservação. A maioria dos exemplares de Hymenoptera deve ser preservada em via seca. As espécies maiores devem ser montadas em alfinetes e as menores, coladas em triângulos de papel, em pequenos retângulos, ou ainda diretamente no alfinete (este último método funciona melhor para espécies de tamanho médio e é muito utilizado para Ichneumonoidea e Apoidea). Muitos exemplares menores, e até séries de exemplares de tamanho médio a grande, podem ser conservados em líquido, geralmente álcool 80%-90%; nestes casos, é recomendável a manutenção do material em temperaturas baixas para desacelerar a perda de cor e enrijecimento dos espécimes, com sua consequente quebra. Em muitos casos, para evitar o encarquilhamento do material, a preparação de exemplares conservados em líquido para montagem a seco requer a secagem em aparelho de ponto crítico ou secagem química em hexametildisilazano (HMDS) ou

acetato de amila. As formas imaturas requerem um tratamento especial, precisando primeiro ser sacrificadas e fixadas com água quente ou líquidos fixativos (como solução de Dietrich ou Kahle, fluido de Peterson ou fluido de Pampel) antes de serem transferidas para o álcool.

Alguns himenópteros muito pequenos (menores que 1,5 mm), por exemplo, em famílias como Mymaridae, Trichogrammatidae, Aphelinidae e Encyrtidae, precisam ser montados em lâminas permanentes do inseto inteiro, frequentemente tendo algumas das suas partes (cabeça, antenas, asas) separadas na mesma lâmina. Em algumas famílias, pode ser necessária a preparação separada também de partes como pernas e genitálias para identificação de espécies. Mais descrições sobre métodos de coleta para Hymenoptera podem ser encontradas em Gauld & Bolton (1988); Agosti *et al*. (2000) para formigas; Masner & García (2002) para micro-himenópteros, enfatizando Diapriidae; e Noyes (1982) para Chalcidoidea.

Chave para as superfamílias de Hymenoptera que ocorrem no Brasil (adultos). A chave abaixo foi adaptada de Mason (1993) e Gauld & Hanson (1995a); para famílias de Tenthredinoidea, de Smith (1988); Ceraphronoidea, de Masner (2006a) e Gauld & Hanson (1995b); Evanioidea, de Gauld & Hanson (1995b); Ichneumonoidea, de Rieks (1970) e Gauld & Bolton (1988); Chrysidoidea, de Finnamore & Brothers (1993); Apoidea, de Melo (1999); Vespoidea, de Gauld (1995c); Proctotrupoidea e Diaprioidea, de Masner (1995, 2006b); Platygastroidea, de Masner (1995); Cynipoidea, de Ronquist (2006a); Chalcidoidea, de Hanson & LaSalle (2006).

1. Asas anteriores, quando direcionadas para trás, estendendo-se muito além do ápice do tórax ou do mesossoma e usualmente além do ápice do abdômen ou metassoma **2**

— Asas anteriores ausentes ou reduzidas, no máximo não se estendendo muito além do ápice do mesossoma **38**

2(1). Corpo, em vista dorsal, sem constrição ou apenas com uma fraca constrição próximo à sua metade, entre os segmentos abdominais I e II (algumas vezes, com um pouco de constrição em vista lateral) (Figs 27.1, 3). Tergo abdominal I formando uma placa dorsal na base do abdômen. Cencro usualmente presente no metanoto (Fig. 27.1) **3**

— Corpo com constrição acentuada e usualmente evidente, tanto em vista dorsal quanto lateral, próximo à sua metade, entre os segmentos abdominais I e II, delimitando, assim, um mesossoma e um metassoma (Figs 27.6, 8) (a constrição pode não estar aparente em espécimes de algumas abelhas robustas em que o tergo metassomal I ajusta-se ao propódeo quando em repouso). Tergo abdominal I diferenciado em propódeo, formando uma placa na parte de trás do mesossoma. Cencro ausente (Fig. 27.6) **7**

3(2). Tamanho do corpo reduzido, com menos de 3 mm de comprimento. Asa anterior com apenas 1 a 2 veias e desprovida de células fechadas (Fig. 27.11) .... **CHALCIDOIDEA** (parte) .. **86**

— Tamanho do corpo maior, com 3 a 40 mm de comprimento. Asa anterior com numerosas veias e células fechadas (como na Fig. 27.4) **4**

4(3). Vespas com integumento relativamente fino e muito brilhante, regiões membranosas entre os escleritos, em geral evidentes, dando um aspecto de fragilidade ao inseto (o abdômen e partes do tórax quase sempre se encontram enrugados em espécimes secos). Axilas não diferenciadas do mesoscuto, separação evidente apenas entre mesoscuto e escutelo (Fig. 27.1). Tamanho do corpo abaixo de 20 mm de comprimento ..... **TENTHREDINOIDEA** ... **53**

— Vespas com integumento mais rígido e com esculturação forte e bem marcada (pontuação e carenas evidentes, pelo menos na cabeça e tórax), escleritos firmemente justapostos. Axilas diferenciadas do mesoscuto por uma linha de flexão transversal entre as bases das asas anteriores, esta linha separando o mesoscuto do escutelo + axilas (como na Fig. 27.23). Tamanho do corpo variável, muitas vezes com mais de 20 mm de comprimento **5**

5(4). Alvéolos antenais situados abaixo da margem inferior dos olhos. Cabeça com uma coroa de protuberâncias ao redor do ocelo médio (Fig. 27.34). Tergo abdominal I inteiro, não dividido ao meio .... **ORUSSOIDEA** ... **Orussidae**

— Alvéolos antenais situados acima da margem inferior dos olhos. Cabeça sem protuberâncias ao redor dos ocelos. Tergo abdominal I fendido no meio ... **SIRICOIDEA** ... **6**

6(5). **SIRICOIDEA**. Tergos abdominais arredondados lateralmente. Linha separando mesoscuto do escutelo + axilas oblíqua nas porções laterais ..... **Siricidae**

— Tergos abdominais com uma quilha longitudinal a cada lado, separando uma porção lateral da porção dorsal do tergo. Linha separando mesoscuto do escutelo + axilas praticamente reta (Fig. 27.23) ..... **Xiphydriidae**

7(2). Cabeça globular, com uma coroa de projeções espiniformes ao redor do ocelo médio. Pronoto distintamente alongado anteriormente formando um 'pescoço' estreito entre a cabeça e restante do tórax. Corpo delgado, usualmente com 5 a 35 mm de comprimento. Nas fêmeas, ovipositor tão longo quanto ou mais longo que restante do corpo (Fig. 27.35). Coxa posterior mais larga na base, as duas articulações basais com a metapleura amplamente separadas e dispostas verticalmente uma em relação à outra. Fêmur posterior inchado e com fortes espinhos em sua superfície ventral ..... **STEPHANOIDEA** ... **Stephanidae**

— Cabeça usualmente não globular, sem coroa de projeções espiniformes ao redor do ocelo médio. Pronoto quase sempre curto, raramente formando um 'pescoço' (apenas em alguns Evanioidea). Forma e tamanho do corpo variáveis, frequentemente robusto ou pequeno. Nas fêmeas, ovipositor muitas vezes curto ou oculto. Coxa posterior frequentemente exibindo forte constrição na base, as duas articulações basais com a metapleura usualmente próximas e dispostas obliquamente uma em relação à outra. Fêmur posterior variável, raramente com espinhos na superfície ventral **8**

8(7). Espiráculo mesotorácico deslocado anteriormente e circundado completamente pelo integumento do pronoto. Área malar com sulco profundo para encaixe do escapo, margem superior do sulco carenada. Antena com 12 flagelômeros. Vespas muito raramente coletadas (Fig. 27.36) ... **MEGALYROIDEA** ... **Megalyridae**

— Espiráculo mesotorácico abrindo-se na margem posterior do pronoto, raramente circundado pelo integumento do pronoto. Área malar sem sulco para encaixe do escapo. Antena com número variável de flagelômeros, raramente 12 ..... **9**

9(8). Asa anterior com venação mais desenvolvida, com uma ou mais células fechadas por veias tubulares conspícuas (como nas Figs 27.9, 27.16-20) **10**

— Asa anterior com venação reduzida, sem qualquer célula fechada por veias tubulares, venação usualmente restrita à margem anterior da asa ou completamente ausente (como nas Figs 27.11-15) **32**

10(9). Antena com 14 ou mais flagelômeros **11**
— Antena com menos de 14 flagelômeros (em Heloridae, Proctotrupoidea, a base do primeiro flagelômero encontra-se diferenciada em um anel, o que pode dar a impressão de haver um flagelômero anular adicional) **13**

11(10). Célula costal da asa anterior obliterada, veias C e Sc+R contíguas ao longo de seu comprimento, com frequência veias completamente fundidas, formando uma veia larga ao longo da margem anterior da asa (Fig. 27.20). Tergos metassomais I e II justapostos, articulando-se por um par de côndilos dorsolaterais na margem posterior do tergo I e na margem anterior do tergo II (Fig. 27.27) ou tergos totalmente fundidos formando uma placa ... **ICHNEUMONOIDEA** (parte) ... **60**
— Célula costal da asa anterior distinta, veias C e Sc+R separadas, pelo menos em parte do seu comprimento, por uma área membranosa (como nas Figs 27.9, 16-19) (em espécies muito pequenas de Sclerogibbidae, com menos de 2 mm de comprimento, a célula costal pode estar quase completamente obliterada). Tergos metassomais I e II telescopados, articulando-se apenas pela membrana entre os tergos **12**

12(11). Asa anterior com nove ou dez células fechadas. Fêmur anterior não modificado. Pterostigma bem desenvolvido ..... **TRIGONALYOIDEA** ... **Trigonalyidae**
— Asa anterior com menos de seis células fechadas. Fêmur anterior inchado, pelo menos duas vezes mais largo do que a tíbia. Pterostigma extremamente reduzido, inconspícuo ..... **CHRYSIDOIDEA** ... **Sclerogibbidae** (parte)

13(10). Inserção do metassoma no propódeo deslocada para cima, mais próxima do metanoto que da inserção das coxas posteriores (como na Figs 27.40-42) **14**
— Inserção do metassoma no propódeo situada mais próximo à inserção das coxas posteriores que do metanoto ... **15**

14(13). Célula costal fechada (veia C presente, como na Fig. 27.17) ..... **EVANIOIDEA** ... **58**
— Célula costal aberta (veia C ausente, como na Fig. 27.14) ..... **CYNIPOIDEA** ... **83**

15(13). Asa anterior com quatro ou mais células fechadas por veias tubulares (como nas Figs 27.9, 19) **16**
— Asa anterior com menos de quatro células fechadas por veias tubulares (como nas Figs 27.16-18) **24**

16(15). Metassoma com apenas três tergos expostos (Fig. 27.45). Corpo com brilho metálico evidente e quase sempre com pontuação pilígera grosseira ..... **CHRYSIDOIDEA** ... **Chrysididae**
— Metassoma com mais de três tergos expostos. Coloração e pontuação variáveis **17**

17(16). Tégulas afastadas do pronoto, de modo que o mesoscuto entra em contato com a mesopleura (como na Fig. 27.24); se tégulas muito próximas ou encostadas no pronoto, então corpo com cerdas ramificadas e plumosas (a presença de abundante pilosidade plumosa dificulta visualizar os caracteres do pronoto). Contorno da margem dorsal posterior do pronoto fortemente angulado lateralmente, delimitando uma porção central transversal (quase sempre reta ou ligeiramente côncava, raramente acentuadamente côncava) de duas porções longitudinais curtas, estas correspondendo aos lobos pronotais (Fig. 27.24). Pronoto firmemente justaposto ao mesoscuto, seus cantos ventrais prolongados por detrás das coxas anteriores, formando um arco na frente do mesotórax ..... **APOIDEA** ... **69**
— Tégulas em contato com o pronoto (como na Fig. 27.25); se ligeiramente afastadas, então apenas cerdas simples presentes. Contorno da margem dorsal posterior do pronoto uniformemente côncavo (grau de concavidade variável; comumente acentuado como na Fig. 27.6). Pronoto quase sempre sobrepassando a margem anterior do mesoscuto (como na Fig. 27.25), raramente justaposto, seus cantos ventrais terminando na altura da base das coxas anteriores, nunca formando um arco na frente do mesotórax **18**

18(17). Tergos metassomais I e II justapostos, articulando-se por um par de côndilos dorsolaterais na margem posterior do tergo I e na margem anterior do tergo II (Fig. 27.27). Esternos metassomais fracamente esclerosados, membranosos (em material seco, parte ventral do metassoma quase sempre enrugada e murcha; em alguns casos, a porção lateral dos tergos dobra-se para baixo e encobre os esternos, dando a impressão de que o metassoma é esclerosado ventralmente). Célula costal da asa anterior obliterada, veias C e Sc+R contíguas ao longo de seu comprimento, com frequência veias completamente fundidas e formando uma veia ao longo da margem anterior da asa (Fig. 27.20) ..... **ICHNEUMONOIDEA** (parte) ... **60**
— Tergos metassomais I e II quase sempre telescopados, articulando-se apenas pela membrana entre os tergos; se tergos I e II justapostos e articulados, então primeiro segmento metassomal formando um pecíolo e parte ventral do metassoma fortemente esclerosada e rígida. Célula costal da asa anterior quase sempre distinta, veias C e Sc+R separadas por uma área membranosa (como na Fig. 27.9), pelo menos em parte do seu comprimento, ou veia C ausente; raramente célula costal obliterada (em Rhopalosomatidae e espécies pequenas de Bethylinae, em Bethylidae) **19**

19(18). Célula costal aberta (veia C ausente) (Fig. 27.14) .... **CYNIPOIDEA** ... **83**
— Célula costal fechada (veia C presente) ou obliterada ... **20**

20(19). Antena com 12 ou 13 flagelômeros. Primeiro segmento metassomal formando um pecíolo longo e cilíndrico **21**
— Antena com menos de 12 flagelômeros. Primeiro segmento metassomal variável, frequentemente não formando um pecíolo cilíndrico **22**

21(20). Pecíolo metassomal menos de 3 x mais longo do que largo. Asa posterior com veia apenas ao longo da margem anterior, membrana desprovida de veias tubulares. Garras tarsais pectinadas ... **PROCTOTRUPOIDEA** ... **Heloridae**
— Pecíolo metassomal mais de 3x mais longo do que largo. Asa posterior com conjunto de veias na membrana, além de venação ao longo da margem costal. Garras tarsais simples .... **DIAPRIOIDEA** ... **Monomachidae**

22(20). Asa posterior sem células fechadas. Clípeo muito curto, distância entre alvéolo antenal e margem anterior do clípeo menor que diâmetro do alvéolo .... **CHRYSIDOIDEA** (parte) ... **63**
— Asa posterior com pelo menos uma célula fechada (como na Fig. 27.10). Clípeo mais longo, distância entre alvéolo antenal e margem anterior do clípeo maior que um diâmetro do alvéolo **23**

23(22). Asa anterior com 4-5 veias chegando próximo ou tocando sua margem apical, após o pterostigma. Segmentos metassomais I e II telescopados, sem articulação rígida ou constrição entre eles ... **CHRYSIDOIDEA** ... **Plumariidae**
— Asa anterior com três (raramente quatro) veias chegando próximo ou tocando a margem apical, após o pterostigma. Articulação entre segmentos metassomais I e II variável, muitas vezes com articulação rígida e constrição entre os dois segmentos ... **72**

24(15). Contorno da margem dorsal posterior do pronoto fortemente angulado lateralmente, delimitando uma porção central transversal de duas porções longitudinais curtas, estas

correspondendo aos lobos pronotais (como na Fig. 27.24). Corpo com cerdas ramificadas e plumosas. Tíbia e basitarso posteriores fortemente achatados ..... **APOIDEA** ... **Apidae**

— Contorno da margem dorsal posterior do pronoto uniformemente côncavo (grau de concavidade variável, frequentemente acentuado). Corpo apenas com cerdas simples. Tíbia e basitarso posteriores cilíndricos **25**

25(24). Escutelo tão longo quanto ou mais longo que propódeo, em vista lateral. Metassoma frequentemente comprimido lateralmente (como nas Figs 27.72-75). Veia C ausente (célula costal aberta). Pterostigma ausente (Fig. 27.14) .... **CYNIPOIDEA** ... **83**

— Escutelo em geral mais curto que o propódeo, em vista lateral. Metassoma deprimido dorso-ventralmente ou muito alongado. Veia C quase sempre presente, célula costal fechada ou obliterada (raramente veia C ausente e célula costal aberta). Pterostigma quase sempre presente **26**

26(25). Célula costal da asa anterior obliterada, veias C e Sc+R contíguas ao longo de seu comprimento, veias completamente fundidas e formando uma veia ao longo da margem anterior da asa (Fig. 27.20). Esternos metassomais fracamente esclerosados (em material seco, parte ventral do metassoma quase sempre enrugada e murcha; em alguns casos, a porção lateral dos tergos dobra-se para baixo e encobre os esternos, dando a impressão de que o metassoma é esclerosado ventralmente) ..... **ICHNEUMONOIDEA** (parte) ... **60**

— Célula costal da asa anterior quase sempre distinta, veias C e Sc+R separadas por uma área membranosa, pelo menos em parte do seu comprimento (como nas Figs 27.16-18); raramente veia C ausente e célula costal aberta ou célula costal obliterada (neste último caso, as veias podem ainda ser individualizadas e os esternos metassomais são fortemente esclerosados) **27**

27(26). Antena com 12 ou 13 flagelômeros **28**

— Antena com menos de 12 flagelômeros **29**

28(27). Vespas grandes, com pelo menos 15 mm de comprimento (Fig. 27.77). Antenas muito longas, atingindo o ápice do metassoma nos machos ou a extremidade do 1º segmento metassomal nas fêmeas. Metassoma muito alongado, pelo menos 1,5x o comprimento da cabeça e mesossoma somados. Basitarso da perna posterior distintamente mais curto do que basitarso da perna média .... **PROCTOTRUPOIDEA** ... **Pelecinidae**

— Vespas pequenas, tamanho em geral menor do que 5 mm. Antenas mais curtas, em geral não atingindo o ápice do metassoma. Metassoma mais curto, menos de 1,5x o comprimento da cabeça e do mesossoma somados (como na Fig. 27.79). Basitarso da perna posterior com comprimento semelhante ao basitarso da perna média .... **DIAPRIOIDEA** ... **Diapriidae** (parte)

29(27). Primeiro segmento metassomal nodular (isto é, mais largo na porção central e estreitando-se para as extremidades), quase sempre segundo segmento também nodular (como na Fig. 27.56) ... **FORMICOIDEA** ... **Formicidae** (parte)

— Metassoma não peciolado ou se com pecíolo, então este cilíndrico (ou curto e difícil de ver), formado apenas pelo primeiro segmento ou por parte dele e sem constrição entre os segmentos **30**

30(29). Segundo tergo metassomal aparente distintamente mais longo que restante do metassoma. Metassoma peciolado, pecíolo formado pelo segmento I (como na Fig. 27.78). Fronte quase sempre protuberante na região de inserção das antenas (como na Fig. 27.79) **31**

— Segundo tergo metassomal mais curto que restante do metassoma. Metassoma não peciolado (como na Fig. 27.44) ou, se com pecíolo, este muito curto, formado apenas por parte do segmento I. Fronte quase sempre não protuberante, antenas raramente inseridas em uma projeção ..... **CHRYSIDOIDEA** (parte) ... **63**

31(30). Pterostigma bem desenvolvido. Escapo mais curto do que primeiro flagelômero .... **PROCTOTRUPOIDEA** ... **Proctotrupidae**

— Pterostigma linear, não desenvolvido. Escapo pelo me-nos tão longo quanto primeiro flagelômero, frequentemente mais longo ... **DIAPRIOIDEA** ... **Diapriidae** (parte)

32(9). Venação da asa anterior mais desenvolvida (Fig. 27.14), veia Sc+R distintamente afastada da margem costal da asa anterior; primeira abcissa da veia M presente como uma veia transversal no terço basal da asa; veia estigmal (2r-rs mais Rs) fortemente angulada e terminando na margem anterior da asa ..... **CYNIPOIDEA** ... **83**

— Venação da asa anterior muito simplificada (como nas Figs 27.11-13) ou completamente ausente, veia Sc+R situada próximo à margem costal da asa anterior ou ausente; primeira abcissa da veia M ausente (em algumas espécies de Scelionidae e Chalcidoidea, essa veia pode estar indicada como uma veia nebulosa); veia estigmal ausente ou, se presente, muito curta (apenas 2r-rs) (como na Fig. 27.11) ou, quando mais longa (formada por 2r-rs mais Rs), em curva suave e nunca atingindo a margem anterior da asa como uma veia tubular (Fig. 27.13) **33**

33(32). Asa anterior com veia C fundida com Sc+R, formando uma veia larga e conspícua ao longo da margem costal da asa (Fig. 27.13). Veia estigmal longa (2r-rs mais Rs) e em curva suave. Tíbia anterior com dois esporões apicais .... **CERAPHRONOIDEA** ... **57**

— Veia C ausente e Sc+R em posição submarginal (como nas Figs 27.11-12), deixando uma estreita célula costal aberta (raramente Sc+R quase marginal; nesse caso, asa posterior pedunculada), ou venação completamente ausente. Veia estigmal variável, frequentemente curta (apenas 2r-rs) (como nas Figs 27.11-12) ou ausente, raramente longa e em curva suave. Tíbia anterior com um esporão apical **34**

34(33). Cabeça fortemente prognata (como nas Figs 27.43, 27.49) e pronoto em vista dorsal mais longo que mesoscuto ou pterostigma bem desenvolvido e veia estigmal em curva e longa (como na Fig. 27.15) ..... **CHRYSIDOIDEA** (parte) ... **63**

— Cabeça não prognata; se prognata, então pronoto mais curto que mesoscuto. Pterostigma reduzido ou ausente; se bem desenvolvido, então veia estigmal reta e curta (como nas Figs 27.11-12) **35**

35(34). Pronoto, em vista lateral, quase sempre afastado das tégulas (como nas Figs 27.24, 27.92-96). Metassoma usualmente não achatado dorso-ventralmente e sem carena lateral. Coloração do corpo variável, muitas vezes metálica. Inserção das antenas variável. Nas fêmeas, porção externa do ovipositor originando-se da parte ventral do metassoma (como nas Figs 27.94-95) **36**

— Pronoto, em vista lateral, prolongando-se até as tégulas. Metassoma quase sempre com achatamento dorso-ventral e frequentemente com uma carena lateral. Corpo com coloração não-metálica (exceto por reflexos metálicos em alguns Scelionidae). Antenas inseridas em uma protuberância no meio da fronte (como na Fig. 27.79) ou próximo à margem inferior da cabeça. Nas fêmeas, porção externa do ovipositor originando-se no ápice do metassoma **37**

36(35). Metassoma não peciolado ou pecíolo formado apenas pelo segmento I. Asa anterior quase sempre não espatulada (como na Fig. 27.11) e apenas com cerdas relativamente curtas na margem apical; se asa com aspecto espatulado e margeada por longas cerdas, então membrana alar não reticulada. Asa posterior mais desenvolvida e com membrana alar. Frequentemente com mais de 1 mm de comprimento ... **CHALCIDOIDEA** (parte) ... **86**

— Metassoma com os dois primeiros segmentos estreitos e cilíndricos, formando um longo pecíolo. Asa anterior espatulada e com longas cerdas na margem apical (Fig. 27.81); membrana alar reticulada. Asa posterior extremamente reduzida, formada apenas pela veia basal, membrana alar ausente. Comprimento menor do que 0,8 mm .... **MYMAROMMATOIDEA** ... **Mymarommatidae**

37(35). Alvéolos antenais contíguos com a margem superior do clípeo ou separados da margem por uma distância menor que seu próprio diâmetro, região da fronte ao redor dos alvéolos não protuberante. Metassoma frequentemente não peciolado (como na Figs 27.70-71) ou segmento I formando um pecíolo curto ..... **PLATYGASTROIDEA** (parte) **81**

— Alvéolos antenais separados da margem superior do clípeo por uma distância maior que o diâmetro do alvéolo, quase sempre situados em uma protuberância da fronte (como na Fig. 27.79). Metassoma quase sempre com pecíolo bem desenvolvido, segmento I cilíndrico (Fig. 27.79) ..... **DIAPRIOIDEA** ... **Diapriidae** (parte)

38(1). Metassoma peciolado, segmento I nodular (ou seja, mais largo na porção central e estreitando-se para as extremidades) (Fig. 27.57), frequentemente segmento II também nodular (Fig. 27.56). Antenas geniculadas (ou seja, escapo formando um ângulo de 90° ou menos com o restante da antena), escapo mais longo que a metade do comprimento do flagelo ..... **FORMICOIDEA** ... **Formicidae** (parte)

— Metassoma não peciolado (como nas Figs 27.50, 27.62) ou, se com pecíolo, então este cilíndrico (ou curto e difícil de ver), formado apenas pelo segmento I ou por parte dele e sem constrição entre os segmentos. Antenas quase sempre não-geniculadas, escapo em geral mais curto que a metade do comprimento do flagelo **39**

39(38). Mesossoma extremamente modificado, com fusão completa dos escleritos (Fig. 27.62), sem indicação de qualquer sutura transversal em vista dorsal. Corpo coberto por pilosidade abundante (Fig. 27.62) e frequentemente com coloração contrastante e aposemática, pontuação pilígera muito grosseira, em geral formando fóveas profundas .. .. **VESPOIDEA** ... **Mutillidae**

— Mesossoma apenas com fusão parcial dos escleritos, pelo menos separação entre o pronoto e restante do mesossoma indicada por sutura transversal conspícua, muitas vezes outras suturas também presentes. Pilosidade do corpo em geral escassa e pontuação fina ou ausente **40**

40(39). Perna anterior bastante alongada, distintamente mais longa que perna média, seu ápice modificado em pinça raptorial formada pelo último tarsômero e por uma das garras (como na Fig. 27.50) ..... **CHRYSIDOIDEA** ... **Dryinidae**

— Perna anterior com comprimento semelhante ao da perna média, desprovida de pinça apical **41**

41(40). Machos encontrados apenas dentro de sicônios de figueiras (*Ficus* spp.) **42**

— Fêmeas ou então machos não associados a figos **43**

42(41). Asas reduzidas, asa anterior com pterostigma e parte da venação presente ... **ICHNEUMONOIDEA** ... **Braconidae**

— Asas completamente ausentes ou muito rudimentares e sem qualquer venação presente ..... **CHALCIDOIDEA** (parte) **86**

43(41). Antena com 13 ou mais flagelômeros **44**

— Antena com menos de 13 flagelômeros **45**

44(43). Cabeça fortemente prognata, região de inserção das antenas projetada para frente. Pernas curtas e robustas, fêmur anterior fortemente inchado. Metassoma séssil .... **CHRYSIDOIDEA** ... **Sclerogibbidae** (parte)

— Cabeça hipognata, região de inserção das antenas não projetada. Pernas delgadas, fêmur anterior não inchado. Metassoma peciolado ... **ICHNEUMONOIDEA** (parte) ... **60**

45(43). Região de inserção das antenas distintamente protuberante e alinhada, em vista lateral, na metade dos olhos (como na Figs 27.51, 27.79) **46**

— Região de inserção das antenas não protuberante (se um pouco protuberante, então antenas, em vista lateral, sempre inseridas abaixo da margem inferior do olho) **47**

46(45). Cabeça, em vista lateral, subcônica (como na (Fig. 27.51). Antena com oito flagelômeros e filiforme, flagelômeros subiguais em comprimento. Tergo metassomal I mais curto que o II ..... **CHRYSIDOIDEA** ... **Embolemidae**

— Cabeça, em vista lateral, subesférica. Antena em geral com mais de oito flagelômeros e quase sempre clavada, flagelômeros basais curtos e apicais mais longos. Primeiro tergo metassomal aparente muito mais longo que demais tergos ..... **DIAPRIOIDEA** ... **Diapriidae** (parte)

47(45). Olhos compostos reduzidos ou ausentes, ocelos quase sempre ausentes. Mesossoma extremamente modificado, sem qualquer resquício das asas ou tégulas; geralmente com uma forte constrição na base do propódeo **48**

— Olhos compostos bem desenvolvidos, ocupando mais da metade da face em vista lateral, ocelos normalmente presentes. Mesossoma em geral semelhante ao das formas aladas, frequentemente com asas vestigiais e tégulas presentes; base do propódeo sem constrição ou apenas levemente constrita **49**

48(47). Corpo, em geral, com mais de 5 mm de comprimento. Comprimento do metassoma igual ou maior que o da cabeça e mesossoma juntos (como na fêmea da Fig. 27.65). Ápice do metassoma truncado, quase sempre formando um pigídio bastante elaborado ... **VESPOIDEA** ... **Tiphiidae**

— Corpo, em geral, com menos de 5 mm de comprimento. Comprimento do metassoma menor que o da cabeça e mesossoma juntos. Ápice do metassoma afilado, sem formar um pigídio ... **CHRYSIDOIDEA** (parte) ... **63**

49(47). Antenas não geniculadas e filiformes, escapo variável, mais curto que os flagelômeros basais em alguns grupos **50**

— Antenas geniculadas e quase sempre clavadas, escapo muito mais longo que qualquer dos artículos seguintes **51**

50(49). Vespas com pelo menos 5 mm de comprimento. Antenas longas, com comprimento maior do que o da cabeça e mesossoma juntos ... **VESPOIDEA** ... **Rhopalosomatidae**

— Vespas com menos de 5 mm de comprimento. Antenas curtas, seu comprimento apenas ultrapassando o da cabeça ... **CHRYSIDOIDEA** ... **Bethylidae**

51(49). Ovipositor externalizando-se a partir da região ventral do metassoma (como nas Figs 27.94-95). Coloração variável, podendo ser metálica em alguns grupos. Pronoto, em vista lateral, não se prolongando até as tégulas ... **CHALCIDOIDEA** (parte) ... **86**

— Ovipositor externalizando-se a partir do ápice do metassoma (como nas Figs 27.37-38). Coloração nunca metálica. Pronoto, em vista lateral, prolongando-se até as tégulas **52**

52(51). Base do metassoma com carenas longitudinais .... **CERAPHRONOIDEA** ... **57**
— Base do metassoma desprovida de carenas longitudinais .... **PLATYGASTROIDEA** (parte) ... **81**

53(4). **TENTHREDINOIDEA**. Flagelo antenal constituído por um e longo flagelômero, que pode ser bifurcado em machos de algumas espécies ..... **Argidae**
— Flagelo antenal com três ou mais flagelômeros **54**

54(53). Veia 2r-rs presente na asa anterior (Fig. 27.4) **55**
— Veia 2r-rs ausente na asa anterior **56**

55(54). Antena filiforme, ocasionalmente serreada ou subclavada, quase sempre com nove artículos. Vespas com corpo mais esguio e cilíndrico (Fig. 27.31) ..... **Tenthredinidae** (parte)
— Antena capitada, com 5-6 artículos (Fig. 27.2). Vespas usualmente com corpo robusto, tórax com aspecto esférico (Figs 27.1, 27.29) ..... **Cimbicidae**

56(54). Célula anal ausente na asa posterior. Asa anterior com célula anal peciolada (como na Fig. 27.4) ou ausente. Antena variável, filiforme, serreada ou pectinada, curta, com 5 a 6 artículos ou com até 25 artículos, raramente com nove artículos ..... **Pergidae**
— Célula anal presente na asa posterior (como na Fig. 27.5). Asa anterior com célula anal sempre presente, peciolada (como na Fig. 27.4) ou completa. Antena quase sempre com nove artículos ..... **Tenthredinidae** (parte)

57(33, 52). CERAPHRONOIDEA. Tíbia média com um esporão. Esporão mais longo da tíbia anterior com ápice não-bifurcado. Margem anterior do metassoma, em vista dorsal, apenas fracamente constrita. Antena com 5 a 9 flagelômeros. Notaulos ausentes. Pterostigma de tamanho variável, usualmente reduzido, linear (Figs 27.13, 27.37) ..... **Ceraphronidae**
— Tíbia média com dois esporões. Esporão mais longo da tíbia anterior com ápice bifurcado. Margem anterior do metassoma, em vista dorsal, formando uma forte constrição. Antena com 9 flagelômeros. Mesoscuto normalmente com notaulos bem marcados (Fig. 27.22). Asa anterior usualmente com pterostigma bem desenvolvido (Figs 27.22, 27.38) ..... **Megaspilidae**

58(14). **EVANIOIDEA**. Metassoma pequeno e curto, em vista lateral usualmente menor que o mesossoma (Fig. 27.42), nunca conspicuamente maior ou mais longo; primeiro segmento cilíndrico, tergo e esterno fusionados, formando um pecíolo estreito. Asa posterior com lóbulo jugal quase sempre presente e bem desenvolvido. Propleura vertical e relativamente curta, suas duas metades não unidas dorsalmente ..... **Evaniidae**
— Metassoma de proporções normais ou bem alongado, em vista lateral mais longo que a soma do comprimento da cabeça e mesossoma (Figs 27.40-41); primeiro segmento cônico, tergo e esterno não-fusionados. Asa posterior sem lóbulo jugal. Propleura horizontal e alongada, metades unidas dorsalmente e formando um 'pescoço' ou 'pecíolo' entre a cabeça e restante do mesossoma **58**

59(58). Alvéolos antenais posicionados na metade ventral da face, próximo à margem inferior dos olhos. Veia 2m-cu presente na asa anterior. Tíbia posterior delgada, porção apical apenas um pouco mais engrossada do que a base (Fig. 27.40) ..... **Aulacidae**
— Alvéolos antenais posicionados no meio da face, aproximadamente na metade do comprimento dos olhos. Veia 2m-cu ausente na asa anterior. Tíbia posterior claviforme, porção apical muito mais engrossada que a base (Fig. 27.41) ..... **Gasteruptiidae**

60(11, 18, 26, 44). ICHNEUMONOIDEA. Asas completamente desenvolvidas **61**
— Ápteros ou braquípteros **62**

61(60). Asa anterior sem veia 2m-cu. Asa posterior com a célula radial (indicada por asterisco na Fig. 27.10) não se estendendo além do ponto de divergência entre as veias R e Rs ..... **Braconidae**
— Asa anterior com veia 2m-cu distinta (como na Fig. 27.20), muito raramente ausente (*Ophionellus* Westwood, Anomalinae; *Romaniella* Cushman, Banchinae). Asa posterior com a célula radial alongada a ponto de ultrapassar o ponto de divergência entre as veias R e Rs ..... **Ichneumonidae** (parte)

62(60). Estrutura bucal do tipo ciclóstomo (com ampla escavação circular entre as mandíbulas) ou com mandíbulas do tipo exodonte (mandíbulas amplamente separadas quando fechadas) ..... **Braconidae**
— Estrutura bucal não especializada .... **Ichneumonidae** (parte)

63(22, 30, 34, 48). CHRYSIDOIDEA. Antena com 13 ou mais flagelômeros. Fêmur anterior inchado (Fig. 27.48) na fêmea, de maneira bastante acentuada. Fêmea áptera e com a tíbia anterior alargada ..... **Sclerogibbidae**
— Antena com 8 a 11 flagelômeros. Fêmur anterior não alargado ou inchado. Fêmea alada, braquíptera ou áptera, sua tíbia anterior quase sempre delgada **64**

64(63). Antena com 8 flagelômeros. Garras tarsais simples. Asa posterior, quando presente, sem veia anal **65**
— Antena com 10 ou 11 flagelômeros. Garras tarsais variáveis, frequentemente bidentadas. Asa posterior, quando presente, com veia anal **66**

65(64). Cabeça, em vista lateral, subtriangular a subcônica (Fig. 27.51). Região de inserção das antenas distintamente protuberante e alinhada, em vista lateral, à metade do olho. Tarso anterior da fêmea normal, garras pequenas e de tamanhos semelhantes ..... **Embolemidae**
— Cabeça, em vista lateral, semiesférica a subtriangular (Figs 27.49-50). Região de inserção das antenas não protuberante e alinhada, em vista lateral próximo à margem inferior do olho. Tarso anterior da fêmea quase sempre modificado em pinça raptorial formada pelo último tarsômero e por uma das garras ..... **Dryinidae**

66(64). Asa posterior, quando presente (macho apenas), com pelo menos duas células fechadas por veias tubulares. Flagelo com pilosidade ereta conspícua, mais desenvolvida nos machos (Fig. 27.46), cerdas mais longas que diâmetro do flagelo. Fêmea áptera; mesotórax em vista dorsal aproximadamente tão longo quanto pronoto; mesonoto e mesopleura completamente fundidos, sem indicação de sutura entre os escleritos .... **Plumariidae**
— Asa posterior, quando presente (ambos os sexos), desprovida de células fechadas. Pilosidade do flagelo variável, em geral cerdas eretas mais curtas ou subiguais ao diâmetro do flagelo. Fêmea variável, quando áptera, mesotórax em vista dorsal conspicuamente mais curto que pronoto e sutura entre mesonoto e mesopleura distintamente indicada ... **67**

67(66). Metassoma com menos de seis tergos expostos, porção apical nas fêmeas, quando exposta, em forma de um tubo articulado (Fig. 27.45). Integumento frequentemente com brilho metálico. Propódeo quase sempre com projeções laterais pontiagudas. Cabeça frequentemente hipognata. Pronoto separado das tégulas por uma expansão do mesoscuto ..... **Chrysididae**
— Metassoma com seis ou sete tergos expostos, porção apical nas fêmeas, quando exposta, em forma de um ferrão pontiagudo (Fig. 27.47). Integumento raramente com brilho metálico.

Propódeo sem projeções laterais. Cabeça frequentemente prognata. Pronoto, nas formas aladas, contatando as tégulas ... **68**

68(67). Prosterno muito desenvolvido, sua superfície ventral ampla e em forma de losango. Margem anterior do pronoto não projetada, deixando a porção anterior da propleura exposta em vista dorsal. Trocanter anterior inserido ântero-lateralmente na coxa. Prepectos separados entre si e posicionados lateralmente no mesepisterno ... **Scolebythidae**

— Prosterno quase sempre reduzido, sua superfície ventral pequena e triangular, raramente desenvolvido e em forma de losango. Margem anterior do pronoto projetada para frente e encobrindo a porção anterior da propleura em vista dorsal; se margem não projetada, então metades da propleura fundidas dorsalmente. Trocanter anterior inserido no ápice posterior da coxa. Prepectos fundidos entre si, formando uma borda contínua ao longo da margem anterior do mesepisterno ..... **Bethylidae**

69(17). **APOIDEA**. Alvéolos antenais voltados para baixo, sua porção superior recoberta por uma forte expansão da fronte, algumas vezes margem apical das expansões unidas no meio e formando uma estrutura única ocupando a região entre os alvéolos. Região póstero-ventral do mesepisterno não expandida entre as coxas médias, côndilo da articulação medial, em geral, ocultado pela coxa, se exposto então bem afastado da linha média do corpo. Base da coxa média estreita e pedunculada. Carena omaular presente. Sulco mesepisternal ausente ..... **Ampulicidae**

— Alvéolos antenais usualmente voltados para frente, sua margem superior não expandida ou apenas levemente expandida em comparação com margem inferior, raramente inclinados para baixo. Região póstero-ventral do mesepisterno expandida e formando uma aba entre as coxas médias, côndilo da articulação medial situado na margem da aba mesepisternal. Base da coxa média usualmente ampla, não pedunculada. Carena omaular variável, frequentemente ausente. Sulco mesepisternal, em geral, presente (como na Fig. 27.24), pelo menos na porção lateral logo abaixo da articulação da asa anterior **70**

70(69). Metassoma com pecíolo cilíndrico (Fig. 27.53), sem indicação de sutura lateral. Lobo jugal da asa posterior amplo, tão longo quanto lobo vanal, e contendo veia A3. Tergo apical sem qualquer placa pigidial. Coxa média sem carena lateral ..... **Sphecidae**

— Metassoma variável, frequentemente não-peciolado (como nas Figs 27.54-55), se peciolado então com indicação de sutura lateral (separação entre tergo e esterno) e asa posterior com lobo jugal bem mais curto que lobo vanal e veia A3 ausente. Tergo apical usualmente com uma placa pigidial (tergo VI nas fêmeas e tergo VII nos machos). Coxa média frequentemente com carena lateral, algumas vezes formando uma forte lamela **71**

71(70). Corpo coberto por cerdas (pelos) simples, sem ramificações. Tarsômero I da perna posterior aproximadamente tão largo quanto demais tarsômeros. Garras tarsais simples. Tíbia média com um ou dois esporões ..... **Crabronidae**

— Corpo coberto por pilosidade plumosa (Fig. 27.55), se pilosidade pouco evidente, então pelo menos algumas cerdas (pelos) plumosas evidentes nas porções dorsolaterais do propódeo. Tarsômero I da perna posterior quase sempre distintamente mais largo que demais tarsômeros. Garras tarsais variáveis, frequentemente bífidas. Tíbia média com apenas um esporão (algumas vezes ausente) ..... **Apidae**

72(23). Metassoma peciolado (Figs 27.56-58), segmento I nodular (ou seja, mais largo na porção central e estreitando-se, em geral abruptamente, nas extremidades), frequentemente segmento II também nodular e/ou segmento III com uma distinta constrição na porção basal. Órbitas oculares internas retas ou levemente emarginadas. Tamanho dos olhos compostos variável, frequentemente pequenos e ocupando menos da metade da face, em vista lateral (como na Fig. 27.58). Integumento com coloração uniforme, variando de preto a castanho-claro, áreas pigmentadas de amarelo e com brilho metálico nunca presentes .... **FORMICOIDEA** ... **Formicidae**

— Metassoma não-peciolado, ou se peciolado, então segmento I alongado (como na Fig. 27.60) ou atingindo sua maior espessura de modo gradual, segmentos II e III telescopados (como nas Figs 27.61, 27.64, 27.66), base do segmento III raramente com constrição evidente. Órbitas oculares internas variáveis, frequentemente com uma forte reentrância (como nas Fig. 27.7 e 27.66). Olhos compostos em geral ocupando mais da metade da face, em vista lateral (como nas Figs 27.60-61, 27.64-66). Integumento com coloração variável, frequentemente com áreas pigmentadas de amarelo (como nas Figs 27.65-66) ou, mais raramente, com brilho metálico **73**

73(72). Vespas robustas e em geral grandes (pelo menos 10 mm de comprimento), fêmeas com pernas curtas e grossas (Fig. 27.59). Porção distal das asas finamente corrugada. Metepisterno expandido ventralmente, encobrindo a base das coxas posteriores, sua superfície nivelada com a porção ventral do mesepisterno. Base das coxas médias, bem como das posteriores, amplamente separadas entre si. Macho com três fortes espinhos projetando-se no ápice do metassoma ..... **SCOLIOIDEA** .... **Scoliidae**

— Vespas em geral mais esguias e frequentemente com pernas alongadas e finas (como nas Figs 27.60-66), tamanho do corpo variável. Porção distal das asas não corrugada. Metepisterno não expandido e não encobrindo a base das coxas posteriores. Base das coxas médias e posteriores quase sempre contíguas. Macho com o ápice do metassoma variável, simples, com o último esterno em gancho ou com dois espinhos, nunca com três espinhos **74**

74(73). **VESPOIDEA**. Laterais do mesepisterno atravessadas longitudinalmente por uma linha reta diagonal, ou sulco estreito, passando pelo escrobo (Fig. 27.25). Pernas alongadas e esguias, principalmente as posteriores (Fig. 27.64). Órbitas internas retas ou levemente emarginadas, raramente com forte reentrância ..... **Pompilidae**

— Laterais do mesepisterno sem linha ou sulco longitudinal, se sulco presente então largo e não atravessando toda a mesopleura. Pernas variáveis. Órbitas internas frequentemente com uma forte reentrância **75**

75(74). Órbitas internas retas, levemente emarginadas ou com uma reentrância rasa **76**

— Órbitas internas com uma forte reentrância, em forma de U ou V, em sua porção superior (como nas Figs 27.7, 27.66) ... **77**

76(75). Corpo coberto por pilosidade abundante e longa, frequentemente com coloração contrastante e aposemática (Fig. 27.63). Integumento com coloração variando de preto a castanho-claro, sem áreas pigmentadas de amarelo. Garras tarsais das pernas médias e posteriores simples. Machos quase sempre com uma faixa estreita especializada de cerdas (pêlos) finas nas laterais do tergo II ..... **Mutillidae** (parte)

— Corpo com pilosidade pouco desenvolvida e em geral inconspícua (Fig. 27.65). Integumento com coloração variável, frequentemente com áreas pigmentadas de amarelo (Fig. 27.65). Garras tarsais das pernas médias e posteriores bífidas. Machos sem faixa de cerdas nas laterais do tergo II ..... **Tiphiidae** (parte)

77(75). Antena com uma ou duas cerdas eretas conspícuas na margem dorsal apical dos cinco flagelômeros basais. Célula costal da asa anterior obliterada, veias C e Sc+R contíguas ao longo de seu comprimento. Fêmeas com os quatro tarsômeros distais achatados e largos ..... **Rhopalosomatidae**

— Antena desprovida de cerdas eretas conspícuas nos flagelômeros basais. Célula costal da asa anterior distinta, veias C e Sc+R separadas, pelo menos em parte do seu comprimento, por uma área membranosa. Fêmeas com os tarsômeros não especializados **78**

78(77). Asa anterior quase sempre dobrada longitudinalmente e com a célula 1M muito alongada, veia Cu, entre 1cu-a e 1m-cu, pelo menos 3,5 vezes mais longa que altura máxima da célula 1M. Porção do mesoscuto anterior à tangente passando pela borda anterior das tégulas mais longa que porção posterior (Fig. 27.6). Alvéolos antenais voltados para frente (Fig. 27.7), sua margem superior não expandida ou apenas levemente expandida em comparação com margem inferior ..... **Vespidae**

— Asa anterior não dobrável longitudinalmente e com a célula 1M não muito alongada, veia Cu, entre 1cu-a e 1m-cu, menos de três vezes mais longa que altura máxima da célula 1M. Porção do mesoscuto anterior à tangente passando pela borda anterior das tégulas mais curta que porção posterior. Alvéolos antenais voltados para baixo ou para os lados e com sua porção superior recoberta por uma forte expansão da fronte **79**

79(78). Ápice do esterno VIII do macho em forma de gancho voltado para cima. Região posterior ventral do mesepisterno projetada para trás na forma de um par de abas que recobrem a base das coxas médias ..... **Tiphiidae** (parte)

— Ápice do esterno VIII do macho não formando um gancho. Região posterior ventral do mesepisterno não projetada ... **80**

80(79). Corpo coberto por pilosidade abundante e longa, frequentemente com coloração contrastante e aposemática (Fig. 27.63). Integumento com coloração variando de preto a castanho-claro, sem áreas pigmentadas de amarelo. Garras tarsais das pernas médias e posteriores simples. Metassoma peciolado (Fig. 27.63), tergo I muito mais curto e estreito que o seguinte. Machos quase sempre com uma faixa estreita especializada de cerdas finas nas laterais do tergo II ..... **Mutillidae** (parte)

— Corpo com pilosidade curta e em geral pouco desenvolvida. Integumento preto, com áreas pigmentadas de amarelo (Fig. 27.66). Garras tarsais das pernas médias e posteriores com um dente ventral. Metassoma não peciolado (Fig. 27.66), tergo I tão largo quanto e mais longo que o seguinte. Machos sem faixa de cerdas nas laterais do tergo II ..... **Sapygidae**

81(37, 52). PLATYGASTROIDEA. Tergo metassomal II não distintamente mais longo que os demais, no máximo com aproximadamente o mesmo comprimento que o tergo III ..... **Scelionidae** (parte)

— Tergo metassomal II distintamente mais longo que os demais somados, sempre muito mais longo que tergo III **82**

82(81). Asa anterior sem veias ou, se veia submarginal presente, então esta não atinge a margem anterior da asa; veia estigmal ausente. Antena com 8 ou menos flagelômeros; macho com segundo flagelômero (às vezes o primeiro) modificado ... **Platygastridae**

— Veia submarginal (Rs) da asa anterior atingindo a margem anterior da asa próximo ao centro, daí divergindo da margem (veia estigmal presente) (Fig. 27.12). Antena usualmente com 10 a 11 flagelômeros, raramente 8 ou menos; macho com terceiro flagelômero especializado ..... **Scelionidae** (parte)

83(14, 19, 25, 32). CYNIPOIDEA. Mesoscuto liso ou com esculturação fina, em geral sem fóveas ou cristas fortes; cristas transversais, quando presentes, fracas e irregulares. Pronoto em geral sem crista transversal. Vespas pequenas (Figs 27.74-75), com 1 a 6 mm de comprimento **84**

— Mesoscuto com esculturação grosseira, com fóveas e/ou com cristas transversais fortes. Pronoto com uma crista transversal distinta, pelo menos na porção central. Vespas relativamente grandes (Figs 27.72-73), com 5 a 30 mm de comprimento, em geral com mais de 10 mm **85**

84(83). Mesoscuto muito liso e polido, notaulos ausentes. Escutelo desprovido de fóveas ou sulco basais, uniformemente convexo, sem placa dorsal ovalada ou projeções espiniformes; axilas bem desenvolvidas e evidentes. Venação bastante reduzida, asa anterior desprovida de células fechadas, veias não atingindo margem costal. Vespas indutoras de galhas em ramos de *Acacia* e *Prosopis* (Mimosaceae) ..... **Cynipidae**

— Sem a combinação de caracteres acima ..... **Figitidae**

85(83). Célula marginal pelo menos nove vezes mais longa que larga. Porções laterais do pronoto sem escultura foveada. Perna posterior com fêmur curto, seu comprimento aproximadamente igual ao da coxa e menor que o da tíbia. Metassoma alongado e fortemente comprimido lateralmente, em particular nas fêmeas (Fig. 27.72) ..... **Ibaliidae**

— Célula marginal no máximo seis vezes mais longa do que larga. Porções laterais do pronoto pelo menos parcialmente com escultura foveada. Perna posterior com fêmur muito mais longo que a coxa e mais longo que a tíbia. Metassoma com contorno mais arredondado em vista lateral e não fortemente comprimido (Fig. 27.73) ..... **Liopteridae**

86(3, 36, 42, 51). CHALCIDOIDEA. Fêmur posterior grandemente inchado e em geral com margem ventral denteada (como nas Figs 27.86-87). Tíbia posterior distintamente encurvada **87**

— Fêmur posterior não fortemente inchado e em geral com margem ventral sem denteação (como nas Figs 27.89-94). Tíbia posterior em geral reta, raramente encurvada **90**

87(86). Prepecto reduzido, inconspícuo. Tégula variável, frequentemente alongada ou grande. Integumento normalmente sem brilho metálico **88**

— Prepecto bem desenvolvido. Tégula pequena. Integumento, em geral, com brilho metálico em pelo menos alguma porção do corpo **89**

88(87). Borda posterior da gena arredondada na porção inferior. Tégula alongada e estreita. Asa anterior, em repouso, dobrada sobre si mesma ao longo de seu comprimento. Ovipositor frequentemente curvado sobre o metassoma e voltado para frente (Fig. 27.87). Machos com maior parte dos tergos metassomais fusionados ..... **Leucospidae**

— Borda posterior da gena normalmente com um forte rebordo lamelado ou carenado na porção inferior. Tégula relativamente grande e arredondada. Asa anterior não dobrada. Ovipositor reto e voltado para trás. Tergos metassomais dos machos não fusionados ..... **Chalcididae**

89(87). Órbitas internas, em vista frontal, divergentes na porção inferior da face. Alvéolos antenais posicionados bem abaixo da metade da face ..... **Pteromalidae** (parte)

— Órbitas internas, em vista frontal, aproximadamente paralelas. Alvéolos antenais posicionados aproximadamente na metade da face ..... **Torymidae** (parte)

90(86). Distância alvéolo-ocular quase sempre menor que distância interalveolar. Face frequentemente com linhas desenhando um H. Venação da asa anterior muito reduzida (Fig. 27.82), raramente se prolongando além da metade basal da asa, veias estigmal e pós-marginal quase sempre ausentes. Base da asa posterior peciolada, sem membrana ..... **Mymaridae**

— Distância interalveolar em geral menor que a distância alvéolo-ocular. Face sem linhas em forma de H. Venação da asa anterior geralmente se estendendo além da metade basal da asa, veia estigmal quase sempre presente, embora às vezes muito curta. Base da asa posterior com membrana alar evidente **91**

91(90). Mesopleura conspicuamente convexa, com aspecto inchado, normalmente mais longa que alta em vista lateral (como na Fig. 27.90). Esporão da tíbia média grande, seu comprimento normalmente atingindo pelo menos a metade do basitarso. Basitarso da perna média em geral com uma ou mais fileiras de cerdas grossas **92**

— Mesopleura não convexa ou apenas fracamente convexa, normalmente mais alta que longa, em vista lateral (como nas Figs 27.91-94). Esporão da tíbia média não particularmente desenvolvido. Basitarso da perna média sem cerdas grossas **94**

92(91). Prepecto inchado, visível em vista dorsal, projetado para frente. Notaulos convergindo fortemente na parte posterior do mesoscuto, em geral unidos ..... **Tanaostigmatidae**

— Prepecto plano, não visível em vista dorsal. Notaulos ausentes ou, quando presentes, em geral não se unindo posteriormente **93**

93(92). Coxa média inserida na metade anterior da mesopleura (mais próxima à coxa anterior). Asa anterior com veia marginal muito curta, normalmente mais curta que veia estigmal. Cercos deslocados para a região anterior do metassoma. Axilas alongadas transversalmente, tocando-se no meio do tórax ..... **Encyrtidae**

— Coxa média inserida na metade posterior da mesopleura (Fig. 27.90). Veia marginal mais longa que veia estigmal. Cercos em posição normal, na região posterior do metassoma. Axilas em geral não alongadas transversalmente e não se tocando no meio do tórax ..... **Eupelmidae**

94(91). Veia pós-marginal ausente na asa anterior, membrana alar frequentemente com fileiras retas de cerdas prolongando-se até o ápice da asa (Fig. 27.83). Tarsos com três tarsômeros ..... **Trichogrammatidae**

— Veia pós-marginal presente ou ausente, membrana alar sem fileiras retas de cerdas prolongando-se até o ápice da asa. Tarsos com quatro ou cinco tarsômeros **95**

95(94). Tarsos com quatro tarsômeros. Antena, em geral, com quatro ou menos flagelômeros funiculares, raramente com cinco ... **96**

— Tarsos com cinco tarsômeros, tarso médio raramente com quatro tarsômeros. Antena variável, em geral com cinco ou mais flagelômeros funiculares **97**

96(95). Metassoma unido ao mesossoma sem constrição aparente. Esporão da tíbia anterior curvo e com ápice bífido. Vespas de tamanho diminuto, corpo em geral com 1 mm ou menos de comprimento. Integumento raramente com brilho metálico ..... **Aphelinidae** (parte)

— Constrição entre mesossoma e metassoma aparente. Esporão da tíbia anterior curto e reto. Tamanho do corpo e coloração do integumento muito variáveis ..... **Eulophidae**

97(95). Cabeça prognata, muito aplainada dorso-ventralmente. Mandíbula com um apêndice alongado sob a cabeça. Tíbias anterior e posterior mais curtas que respectivos fêmures ... . **Agaonidae** (parte)

— Cabeça normalmente hipognata, não aplainada dorso-ventralmente. Mandíbula sem apêndice projetando-se sob a cabeça. Tíbias igualmente ou mais longas que respectivos fêmures **98**

98(97). Pronoto não visível em vista dorsal, oculto pelo mesoscuto. Mandíbula falciforme. Metassoma sempre peciolado (Fig. 27.91). Escutelo frequentemente com projeções espiniformes, projeções muitas vezes bem longas (Fig. 27.91) .... **Eucharitidae**

— Pronoto sempre visível em vista dorsal (como nas Figs 27.94-96). Mandíbula não falciforme. Metassoma e escutelo variáveis ... **99**

99(98). Metassoma curto, com contorno triangular em vista lateral, com apenas dois a três segmentos principais. Corpo compacto, robusto (Fig. 27.92). Esculturação do mesossoma em geral grossa, com fóveas bem marcadas ..... **Perilampidae**

— Formato do metassoma diferente, com mais de três segmentos principais. Formato do corpo e esculturação do mesossoma variáveis **100**

100(99). Asa anterior com veia estigmal muito curta, raramente maior e engrossada. Coxa posterior, em geral, muito maior do que coxa anterior. Carena occipital geralmente presente **101**

— Asa anterior com veia estigmal normalmente mais longa. Coxa posterior em geral não muito maior do que coxa anterior. Carena occipital variável, frequentemente ausente **102**

101(100). Tergos com pontuações pilígeras grossas, formando fóveas. Ovipositor não se prolongando além do ápice do metassoma. Vespas muito raras ..... **Ormyridae**

— Tergos com pontuação pilígera mais fina, não formando fóveas. Ovipositor em geral prolongando-se muito além do ápice do metassoma (Fig. 27.95). Vespas relativamente comuns ..... **Torymidae** (parte)

102(100). Pronoto, em vista dorsal, retangular, aproximadamente tão longo quanto o mesoscuto (Fig. 27.94). Integumento normalmente negro e/ou amarelo, raramente com brilho metálico. Esculturação do mesossoma frequentemente grossa e bem evidente (Fig. 27.94) ..... **Eurytomidae**

— Pronoto em geral não tão desenvolvido, ou mais curto do que mesoscuto, raramente muito mais longo do que mesoscuto. Coloração do integumento variável. Mesossoma em geral com pontuação mais fina **103**

103(104). Antena com clava muito longa, sem indicação dos flagelômeros individuais (Fig. 27.88); com dois a quatro flagelômeros anelares e sem funículo. Mesossoma polido; escutelo e axilas fundidos, formando um esclerito transversal estreito. Membrana da asa anterior praticamente glabra, apenas com uma fileira de cerdas longas na borda da asa ..... **Signiphoridae**

— Antena não clavada ou, quando clavada, clava mais curta, com pelo menos um ou mais flagelômeros funiculares. Mesossoma em geral não tão liso; escutelo e axilas não fundidos. Membrana da asa anterior normalmente com cerdas pequenas **104**

104(103). Antena com quatro ou menos flagelômeros funiculares. Metassoma unido ao mesossoma sem constrição aparente. Notaulos completos ..... **Aphelinidae** (parte)

— Antenas com pelos menos cinco flagelômeros funiculares; ou união entre mesossoma e metassoma com constrição evidente; ou notaulos incompletos **105**

105(104). Ovipositor pelo menos duas a três vezes mais longo que o comprimento do corpo; ou veia estigmal longa e quase perpendicular à veia marginal; ou parte posterior do metassoma curvada para baixo e bainha do ovipositor longa (aproximadamente tão longa quanto metassoma) e dirigida para baixo ou para frente ..... **Agaonidae** (parte)

— Ovipositor nunca tão longo, menos de duas vezes mais longo que o corpo. Veia estigmal diferente. Bainha do ovipositor em geral mais curta que comprimento do metassoma, quando igualmente ou mais longa que metassoma, então dirigida para trás e não para baixo ..... **Pteromalidae** (parte)

TENTHREDINOIDEA

Uma das linhagens mais basais de Hymenoptera, os Tenthredinoidea são amplamente distribuídos e constituem um grupo bastante diverso, com cerca de 7.500 espécies viventes (Taeger *et al.* 2010, 2018). Na grande maioria das espécies, as larvas alimentam-se de folhas de angiospermas, em condições expostas e, por isso, podem ser facilmente confundidas com larvas de Lepidoptera (Smith 2006a). Estudos envolvendo as relações filogenéticas entre as principais linhagens da superfamília revelaram que as famílias da classificação tradicional são monofiléticas, com exceção de Tenthredinidae (Vilhelmsen 2001; Schulmeister 2003; Malm & Nyman 2015). Malm & Nyman (2015) reformularam o escopo de Tenthredinidae, de modo a corresponder a um grupo monofilético, e propuseram o reconhecimento de Heptamelidae, tratada previamente como uma tribo em Tenthredinidae. Sob esse novo arranjo, Tenthredinoidea passou a conter sete famílias para a fauna vivente (Taeger *et al*. 2018).

Argidae (Fig. 27.28). Apresenta distribuição cosmopolita, com maior riqueza na região Neotropical. Somam cerca de 900 espécies, agrupadas em 57 gêneros e seis subfamílias (Smith 1992, 2006a; Taeger *et al*. 2010, 2018). As larvas da maior parte das espécies alimentam-se exofiticamente e em muitas espécies desenvolvem-se gregariamente sobre a planta hospedeira (Smith 2006a). Um resumo das plantas hospedeiras na região Neotropical foi apresentado por Smith (1992, 2006a). No Brasil, quatro espécies foram estudadas mais detalhadamente (Dias 1975, 1976; Boraschi *et al*. 2005; Badenes-Perez & Johnson 2007). Em três delas, ocorre cuidado parental por parte das fêmeas, guardando os ovos e, em duas das espécies, também as larvas jovens (Dias 1975, 1976; Boraschi *et al*. 2005). Durante todo o período larval, as larvas permanecem agregadas e, em duas das espécies estudadas, ao final do desenvolvimento tecem os casulos e empupam em grupo formando um aglomerado peculiar sobre o tronco das árvores hospedeiras (Dias 1976; Boraschi *et al*. 2005).

A fauna da região Neotropical foi revisada por Smith (1992). Os 27 gêneros e 177 espécies presentes no Brasil podem ser identificados com as chaves em Smith (1992).

Cimbicidae (Fig. 27.29). Grupo relativamente pequeno, com cerca de 200 espécies distribuídas em quatro subfamílias. Exibe um padrão peculiar de distribuição geográfica, com uma das quatro subfamílias restrita ao sul da América do Sul e as outras três com distribuição predominantemente holártica (Smith 1988, 2006a; Vilhelmsen 2019). As larvas são solitárias e alimentam-se de folhas (Smith 1988, 2006a). A única informação sobre plantas hospedeiras para espécies na região Neotropical refere-se ao registro de *Pseudopachylosticta subflavata* (Kirby) desenvolvendo-se em *Pereskia* (Cactaceae) (Paterson *et al*. 2014).

Está representada no Brasil por Pachylostictinae (Smith 1988). Todos os cinco gêneros e nove espécies da subfamília estão presentes no país e podem ser identificados com as chaves em Smith (1988) e Vilhelmsen *et al*. (2018).

Pergidae (Fig. 27.30). Ocorre na região Australiana e no continente americano. Contém cerca de 450 espécies e 59 gêneros (Smith 2006a; Taeger *et al*. 2010). Como em outros tentredinoideos, a maioria das espécies é fitófaga (Smith 1992, 1995, 2006a). Entretanto, são conhecidos casos de fungivoria (Smith 1995) e detritivoria em espécies com larvas gregárias que se locomovem a grandes distâncias pelo solo (Flores *et al*. 2000). Estudos feitos na Costa Rica em uma espécie de *Perreyia* Brullé mostraram que as larvas são detritívoras, alimentando-se de folhiço, possivelmente fazendo digestão de hifas de fungos (Flores *et al*. 2000). Uma compilação dos hábitos alimentares e das fontes de alimento de Pergidae no Novo Mundo foi apresentada por Smith (2006a). No Brasil, a biologia de duas espécies de *Haplostegus* Konow que se alimentam de folhas de *Psidium* (Myrtaceae) foi estudada por Pedrosa-Macedo (2000, 2007) e Pereira *et al*. (2009). Na região sul, agregações de larvas de *Perreyia* Brullé são conhecidas como 'mata-porcos' por causarem envenenamento, podendo levar à morte, quando ingeridas por animais (Camargo 1956; Soares *et al*. 2001; Neves & Pie 2018).

A fauna da região Neotropical foi revisada por Smith (1990). Das 14 subfamílias reconhecidas por Smith (1990), oito estão presentes na América do Sul, seis delas no Brasil. A fauna brasileira contém 21 gêneros e cerca de 117 espécies, que podem ser identificadas, com exceção das espécies de *Acordulecera* Say, com as chaves em Smith (1990). Um catálogo para a fauna mundial foi publicado por Schmidt & Smith (2006).

Tenthredinidae (Fig. 27.31). Relativamente grande e bastante diversificada, com cerca de 390 gêneros e mais de 5.700 espécies em todo o mundo. Entretanto, não é muito diversa na região Neotropical, tendo riqueza comparável à exibida por Argidae e Pergidae (Smith 2006a). Das sete subfamílias reconhecidas (Smith 2003a, 2006b), cinco ocorrem na região Neotropical: Allantinae, Blennocampinae, Heterarthrinae, Nematinae e Selandriinae, todas presentes no Brasil. As larvas da maior parte das espécies alimentam-se exofiticamente, tanto de forma solitária quanto gregária (Smith 2006a,b). Ao final do período de alimentação, as larvas caem ao solo e empupam no folhiço ou dentro do solo (Smith 2006b). As poucas informações sobre as plantas hospedeiras na região Neotropical foram compiladas por Smith (2006a).

Identificação das subfamílias pode ser feita com as chaves em Smith (2003a, 2006a,b) e dos gêneros presentes nos neotrópicos com as chaves de Smith (2006b). Revisões até o nível de espécie estão disponíveis apenas para Nematinae (Smith 2003a; duas espécies no Brasil), Heterarthrinae (Smith 2003a; três) e Allantinae (Smith 2003b, 2014; 24). Não existem revisões para Blennocampinae e Selandriinae, as duas maiores subfamílias na região Neotropical, com cerca de, respectivamente, 105 e 165 espécies neotropicais descritas (Smith 2006b; Taeger *et al*. 2010).

SIRICOIDEA

De acordo com análises baseadas em dados moleculares mais recentes (Heraty *et al*. 2011; Branstetter *et al*. 2017; Peters *et al*. 2017), Xiphydriidae tem sido recuperada consistentemente no mesmo clado que Siricidae. Assim, adota-se aqui um conceito mais amplo de Siricoidea, para incluir essas duas famílias, além de Anaxyelidae.

Siricidae (Fig. 27.32). Predominantemente holártica, com cerca de 130 espécies viventes (Taeger *et al*. 2010). Os adultos medem de 15 a 30 mm de comprimento. As larvas desenvolvem-se em madeira morta contendo um fungo simbiótico inoculado pelas

Figuras 27.28-33. Hábito, forma adulta, vista lateral. **28**, *Scobina* Lepeletier & Serville, fêmea (Argidae); **29**, *Pachylosticta* Klug, fêmea (Cimbicidae); **30**, *Perreyiella* Conde, macho (Pergidae); **31**, *Arcoclypea* Malaise, fêmea (Tenthredinidae); **32**, *Sirex* Linnaeus, fêmea (Siricidae); **33**, *Derecyrta* Smith, fêmea (Xiphydriidae). Escala = 5 mm.

fêmeas no momento da oviposição (Smith & Schiff 2002; Slippers *et al*. 2012). As larvas então se alimentariam da madeira atacada pelo fungo, utilizando as celulases secretadas pelo fungo para digerir os fragmentos de madeira (Gauld & Bolton 1988; Smith 2006a,c). No continente americano, sua distribuição original estendia-se da América do Norte até o norte da América Central (Smith 1988, 2006a,c). Atualmente, são conhecidos registros para três espécies introduzidas na América do Sul (Ries 1946; Smith 1988, 2006a,c; Iede *et al*. 1988). No Brasil, *Sirex noctilio* Fabricius, uma espécie paleártica introduzida acidentalmente em tempos recentes, estabeleceu-se no sul e sudeste do País atacando árvores de *Pinus* (Iede *et al*. 1988; Iede & Zanetti 2007). Para *Urocerus flavicornis* (Fabricius), uma espécie norte-americana coletada em 1880 no Mato Grosso (Ries 1946), não há evidências de que tenha se estabelecido (Smith 1988).

Xiphydriidae (Fig. 27.33). São amplamente distribuídos, ausentes apenas na África. Constituem uma família pequena e relativamente rara (Smith 1988), com cerca de 140 espécies viventes (Taeger *et al*. 2010, 2018). Os adultos podem ser obtidos de madeira infestada mantida em gaiolas de criação ou mais raramente em armadilhas Malaise. As larvas desenvolvem-se em madeira morta, principalmente em ramos mais finos de árvores e arbustos (Smith 1988). As poucas evidências indicam que as fêmeas injetam esporos de um fungo simbiótico no momento da oviposição (Kajimura 2000). As larvas alimentam-se da madeira atacada pelo fungo, utilizando as celulases secretadas pelo fungo para digerir os fragmentos de madeira. Para as espécies sul-americanas, a única associação confirmada é a de *Derecyrta araucariae* Mecke, obtida a partir de galhos mortos de *Araucaria angustifolia* no Rio Grande do Sul (Mecke *et al*. 2001b). Este constitui o único registro confirmado da associação da família com uma gimnosperma, todos os registros prévios sendo com angiospermas. Está dividida em duas subfamílias, ambas presentes na América do Sul. A fauna da região Neotropical foi revisada por Smith (1988). Apenas o gênero *Derecyrta* Smith, com três espécies, está presente no Brasil (Smith 1988; Mecke *et al*. 2001a).

ORUSSOIDEA

Orussidae (Fig. 27.34). A família tem distribuição cosmopolita, com 93 espécies alocadas em 15 a 17 gêneros, dependendo da classificação (atualizado de Taeger *et al*. 2010). Tradicionalmente são reconhecidas duas subfamílias, Orussinae e Ophrynopinae, sendo que a primeira corresponde a um grupo parafilético. Ambas têm representantes na região Neotropical, sendo que apenas Ophrynopinae está presente no Brasil. São vespas parasitoides, atacando larvas xilófagas de Buprestidae e Cerambycidae, em Coleoptera, e de Siricidae e Xiphydriidae, em Hymenoptera (Vilhelmsen *et al*. 2001; Vilhelmsen 2004). Embora seu aparato ovipositor difira na morfologia e funcionamento daquele das fêmeas de Apocrita (Vilhelmsen *et al*. 2001), o comportamento parasitoide é considerado uma característica compartilhada entre os dois grupos. São insetos raramente coletados, podendo ser encontrados caminhando sobre madeira morta quando em busca de hospedeiros. No Brasil, Mecke *et al*. (2001b) criaram *Ophrynopus depressatus* Smith de ramos de *Araucaria* infestados com larvas de Coleoptera e Hymenoptera (Xiphydriidae). Hipóteses filogenéticas para a família têm sido apresentadas nos diversos trabalhos publicados sobre o grupo (ver referências em Vilhelmsen 2020). Smith (1988) e Vilhelmsen & Smith (2002) revisaram os gêneros e espécies neotropicais. Para o Brasil, são conhecidas oito espécies em dois gêneros, que podem ser identificadas com as chaves de Vilhelmsen *et al*. (2013) [ver também Vilhelmsen (2020) para alterações adicionais na classificado do grupo].

STEPHANOIDEA

Stephanidae (Fig. 27.35). Trata-se de um grupo relictual de Apocrita, presente em todas as grandes regiões biogeográficas e com maior diversidade em áreas tropicais e subtropicais. Atualmente são reconhecidas cerca de 360 espécies viventes alocadas em 13 gêneros. Achterberg (2002) reconhece duas subfamílias, Schlettereriinae, contendo apenas o gênero *Schlettererius* Ashmead, e Stephaninae, contendo os demais gêneros da família. São vespas relativamente raras, podendo ser coletadas nas proximidades de galhos e troncos de árvores mortas caídas. As informações disponíveis indicam que são ectoparasitoides idiobiontes de larvas de Coleoptera, principalmente Cerambycidae e Buprestidae, bem como de Siricidae, em Hymenoptera (Aguiar 2006a,b). Informações detalhadas sobre a biologia de uma espécie europeia podem ser encontradas em Hausl-Hofstätter & Bojar (2016). No Brasil, apenas Stephaninae está presente, com três gêneros e 32 espécies (Aguiar 2004b). As espécies de *Hemistephanus* Enderlein podem ser identificadas com a chave de Aguiar (2004a) e as de *Foenatopus* Smith com a de Aguiar (2006c).

MEGALYROIDEA

Megalyridae (Fig. 27.36). Assim como Stephanidae e Ceraphronoidea, constitui um grupo arcaico e isolado dentro de Apocrita. A fauna atual é composta de 62 espécies, em oito gêneros, distribuídas principalmente nas regiões tropicais e subtropicais do hemisfério sul. São parasitoides primários em larvas ou pupas de Coleoptera, como Cerambycidae, Buprestidae e Bostrichidae; às vezes também atacam larvas de Crabronidae (Pemphredoninae) em seus ninhos de barro (Naumann 1987). A fauna neotropical possui apenas três gêneros, dois deles restritos ao Chile (Shaw 2006a,b). No Brasil, estão presentes cinco espécies, todas pertencentes a *Cryptalyra* Shaw (Shaw 1987; Azevedo & Tavares 2006; Kawada *et al*. 2014).

CERAPHRONOIDEA

Representa um grupo relativamente isolado dentro de Apocrita, com apenas duas famílias reconhecidas na fauna vivente, ambas com distribuição cosmopolita. Entretanto, a separação em famílias tem sido questionada a partir do reconhecimento de gêneros combinando características diagnósticas das duas famílias da classificação tradicional (Mikó *et al*. 2018). São vespas parasitoides de tamanho reduzido, corpo de modo geral medindo de 1 a 3 mm de comprimento, podendo ser menores ou, mais raramente, ter mais que 4 mm. Superficialmente assemelham-se aos Platygastroidea, principalmente Scelionidae. A presença de dois esporões na tíbia anterior é única entre os Apocrita e talvez constitua uma plesiomorfia e não uma reversão, como tem sido postulado. A fauna da região Neotropical é pouca estudada, com cerca de apenas 90 espécies descritas (Fernández 2006a).

Ceraphronidae (Fig. 27.37). A família tem distribuição mundial e possui cerca de 350 espécies e 14 gêneros (Dessart 2006a). Os cerafronídeos exibem uma grande diversidade de hospedeiros e a biologia é conhecida apenas para uma pequena parte da família. Dessart (2006a) reconhece duas situações principais: (a) cerafronídeos que atacam hospedeiros pequenos vivendo em condições crípticas ou relativamente expostos sobre plantas; (b) os que atacam pré-pupas de insetos holometábolos, incluindo aquelas de outras vespas parasitoides. Na primeira situação estão principalmente Cecidomyiidae (Diptera) e Coniopterygidae (Neuroptera), bem como Psylloidea (Hemiptera) e Thysanoptera. Na segunda categoria, estão incluídas espécies de Coleoptera, Trichoptera e Hymenoptera (Braconidae, Ichneumonidae, Bethylidae e Dryinidae). É conhecido também um caso de parasitismo em vespas crabronídeas em que cinco larvas de uma espécie não-identificada de *Ceraphron* Jurine foram encontradas parasitando uma larva madura de *Microstigmus* Ducke (Melo & Campos 1993).

A maior parte dos gêneros presentes no Novo Mundo pode ser identificada com a chave de Dessart (2006a). A fauna brasileira é muito mal conhecida e atualmente apenas quatro espécies descritas estão registradas no país.

Megaspilidae (Fig. 27.38). Trata-se de um grupo amplamente distribuído, com cerca de 450 espécies alocadas em 11 gêneros e duas subfamílias (Dessart 2006b). Os Megaspilidae são primariamente ectoparasitoides em casulos ou pupas de Diptera, mas também atacam Coccoidea (Hemiptera), Neuroptera, Coleoptera, Mecoptera, ou são hiperparasitoides em casulos de Aphidiinae (Braconidae) (Tavares 1996; Dessart 2006b).

Dessart (2006b) forneceu chave para os gêneros presentes na região Neotropical e Johnson & Musetti (2004) catalogaram as espécies do mundo. Há apenas sete espécies registradas para o Brasil, embora a fauna seja muito mais diversa. A maior parte dessas espécies pode ser identificada com a chave de Pezzini & Köhler (2017).

TRIGONALYOIDEA

Trigonalyidae (Fig. 27.39). Trata-se de uma família pequena, com cerca de 120 espécies alocadas em 16 gêneros. A correta derivação do nome da família foi discutida por Engel & Lelej (2020), que sustentaram a grafia Trigonalyidae, e não Trigonalidae como frequentemente adotada. A maior diversidade está concentrada nos trópicos, principalmente nas regiões Oriental e Neotropical (Carmean & Kimsey 1998). A biologia dos Trigonalyidae é bastante peculiar, com a maior parte das espécies agindo como hiperparasitoides de larvas de Ichneumonidae (Hymenoptera) e Tachinidae (Diptera) em seus hospedeiros primários. As fêmeas põem uma grande quantidade de ovos diminutos presos a folhas cujo tecido é consumido por larvas de Lepidoptera e Hymenoptera (Weinstein & Austin 1991; Carmean 2006a). Os ovos ingeridos juntos com o tecido foliar por lagartas de Lepidoptera ou de Hymenoptera, passam intactos pelo processo de mastigação e eclodem apenas quando dentro do intestino da lagarta. As larvas de 1º. ínstar atravessam a parede do intestino e permanecem em circulação pela hemolinfa. No caso das espécies que são parasitoides primários de lagartas de Hymenoptera, a larva prossegue o seu desenvolvimento, ao passo que aquelas que dependem de um hospedeiro secundário, aguardam até que a lagarta seja parasitada ou predada por uma vespa da família Vespidae. Nessa segunda situação, a larva do trigonalídeo completa o seu desenvolvimento após o parasitoide primário ter consumido seu hospedeiro ou após a lagarta predada ser consumida pela larva da vespa predadora.

Figuras 27.34-42. Hábito, forma adulta, vista lateral. **34**, *Ophrynopus* Konow, fêmea (Orussidae); **35**, *Hemistephanus* Enderlein, fêmea (Stephanidae); **36**, *Cryptalyra* Shaw, fêmea (Megalyridae); **37**, *Ceraphron* Jurine, fêmea (Ceraphronidae); **38**, *Dendrocerus* Ratzeburg, fêmea (Megaspilidae); **39**, *Trigonalys* Westwood, fêmea (Trigonalyidae); **40**, *Pristaulacus* Kieffer, fêmea (Aulacidae); **41**, *Gasteruption* Latreille, fêmea (Gasteruptiidae) **42**, *Semaeomyia* Bradley, fêmea (Evaniidae). Escala = 1 mm para Figs 36, 37, 38, 42; escala = 5 mm para Figs 34, 35, 39, 40, 41.

Carmean & Kimsey (1998) revisaram a classificação da família, reconhecendo apenas duas subfamílias, uma delas com um gênero somente, e forneceram chaves de identificação para os gêneros por região geográfica. Catalogação da fauna mundial foi publicada Weinstein & Austin (1991). No Brasil, são conhecidos cinco gêneros e 13 espécies (De Santis 1980; Carmean & Kimsey 1998; Santos *et al.* 2012). Não há revisão para a fauna presente no país, embora identificação até gênero possa ser feita com as chaves fornecidas por Carmean (2006a,b).

EVANIOIDEA

Inclui três famílias viventes, Aulacidae, Evaniidae e Gasteruptiidae, em que a inserção do metassoma no propódeo está distintamente deslocada para cima, fazendo com que o metassoma se prenda à parte superior do propódeo, e não na região entre as coxas posteriores, como na grande maioria dos outros himenópteros apócritos. Apenas uns poucos grupos em famílias não relacionadas, como em Braconidae e Liopteridae, apresentam uma condição semelhante aos Evanioidea. As evidências que dão suporte à monofilia do grupo são relativamente escassas, principalmente pela acentuada divergência de Evaniidae em relação às outras duas famílias. Os fósseis mais antigos atribuídos à superfamília são do Jurássico (p. ex. Zhang & Rasnitsyn 2008), indicando uma separação bem antiga das demais linhagens de Apocrita.

Aulacidae (Fig. 27.40). Embora com distribuição mundial, constituem um grupo pouco diverso e raramente coletado. Os adultos são encontrados sobre troncos e árvores mortas. São endoparasitoides cenobiontes de larvas xilófagas de coleópteros (principalmente Cerambycidae e Buprestidae) e de himenópteros Xiphydriidae (Gauld & Bolton 1988; Gauld 1995a; Jennings & Austin 2004). Há poucos estudos sobre a biologia do grupo, nenhum deles envolvendo espécies de nossa fauna.

A classificação corrente para a família é bastante conservadora, sem o reconhecimento de subfamílias ou tribos para a fauna vivente. No estudo filogenético de Turrisi *et al.* (2009), apenas dois gêneros foram reconhecidos para a fauna atual, *Aulacus* Jurine e *Pristaulacus* Kieffer, a despeito dos resultados terem demonstrado a parafilia do primeiro gênero em relação ao segundo. A separação entre os gêneros pode ser feita com a chave de Smith (2006d). Smith (2001) apresentou um catálogo para toda a família, ao passo que Turrisi (2017) traz uma listagem das espécies, com indicação de sua distribuição nas grandes regiões biogeográficas. No Brasil, estão presentes 13 espécies de

Aulacus e 23 de *Pristaulacus*. Não há chaves de identificação para as espécies da fauna brasileira.

Evaniidae (Fig. 27.42). Estão presentes em todo o mundo, sendo abundantes e diversificados nas florestas tropicais. Os adultos podem ser coletados em grande número por meio de varredura e com armadilhas de interceptação de voo. Todas as espécies estudadas desenvolvem-se em ootecas de baratas (Blattaria), com um ovo depositado por ooteca (Huben 1995). O primeiro ínstar larval em geral se desenvolve dentro de um ovo e os ínstares subsequentes atuam como predadores, consumindo todos os ovos na ooteca. *Evania appendigaster* (L.), uma espécie cosmopolita, é facilmente encontrada em áreas urbanas e ataca ootecas de várias espécies sinantrópicas de baratas, incluindo *Periplaneta americana* (L.) (Fox & Bressan-Nascimento 2006). *Prosevania fuscipes* (Illiger) também é considerada cosmopolita e pode estar presente no Brasil. As poucas associações conhecidas de gêneros de evanídeos com suas baratas hospedeiras foram sumariadas por Huben (1995) e Deans (2005). Não existe nenhum estudo sobre a biologia de espécies da fauna nativa do Brasil.

A classificação presente da família é bastante conservadora, sem o reconhecimento formal de subfamílias ou tribos (Sharanowski *et al*. 2019). O catálogo mais recente para a fauna mundial foi apresentado por Deans (2005). A fauna da América do Sul é composta por 8 gêneros e 143 espécies, ao passo que no Brasil estão presentes 6 gêneros, contendo entre 54 a 60 espécies descritas. A maior parte dos gêneros pode ser identificada com as chaves de Deans & Huben (2003), Deans (2006) e Huben (2006).

Gasteruptiidae (Fig. 27.41). São cosmopolitas, sendo a maior diversidade encontrada na Austrália. Os adultos não são coletados com frequência, podendo ser obtidos quando em visita a flores, por meio de armadilhas de interceptação de voo, ou quando próximos a ninhos dos seus hospedeiros. As larvas desenvolvem-se como cleptoparasitas em ninhos de abelhas solitárias (Gauld & Bolton 1988; Gauld 1995b; Jennings & Austin 2004; Parslow *et al*. 2020). Há registros de vespas solitárias (Crabronidae e Vespidae) servindo como hospedeiros, porém essas associações têm sido questionadas e atribuídas a confusões causadas por reuso de cavidades para nidificação (Parslow *et al*. 2020). A larva de primeiro ínstar consome o ovo (ou larva jovem) do hospedeiro e os ínstares subsequentes alimentam-se das provisões depositadas na célula de cria do hospedeiro (pólen e néctar, no caso de abelhas, ou artrópodes, no caso de vespas). Pouco se conhece sobre a biologia de espécies brasileiras, havendo apenas o estudo de Macedo *et al*. (2012) com observações de *Gasteruption* Latreille parasitando *Hylaeus* Fabricius (Apidae, Colletinae) em ninhos armadilha. Além disso, fêmeas de *Pseudofoenus* Kieffer foram observadas em agregação de ninhos de abelhas da tribo Neopasiphaeini (Apidae, Colletinae) em Minas Gerais e Paraná (Melo *et al*. 2012).

Está dividida em duas subfamílias, Gasteruptiinae, com quatro gêneros (Macedo 2009), e Hyptiogastrinae, com dois gêneros (Jennings & Austin 2000, 2002). As duas espécies de *Pseudofoenus* presentes no Brasil podem ser identificadas com a chave de Jennings & Austin (2002), ao passo que as 14 espécies de Gasteruptiinae podem ser reconhecidas com os trabalhos de Macedo (2009, 2011).

CHRYSIDOIDEA

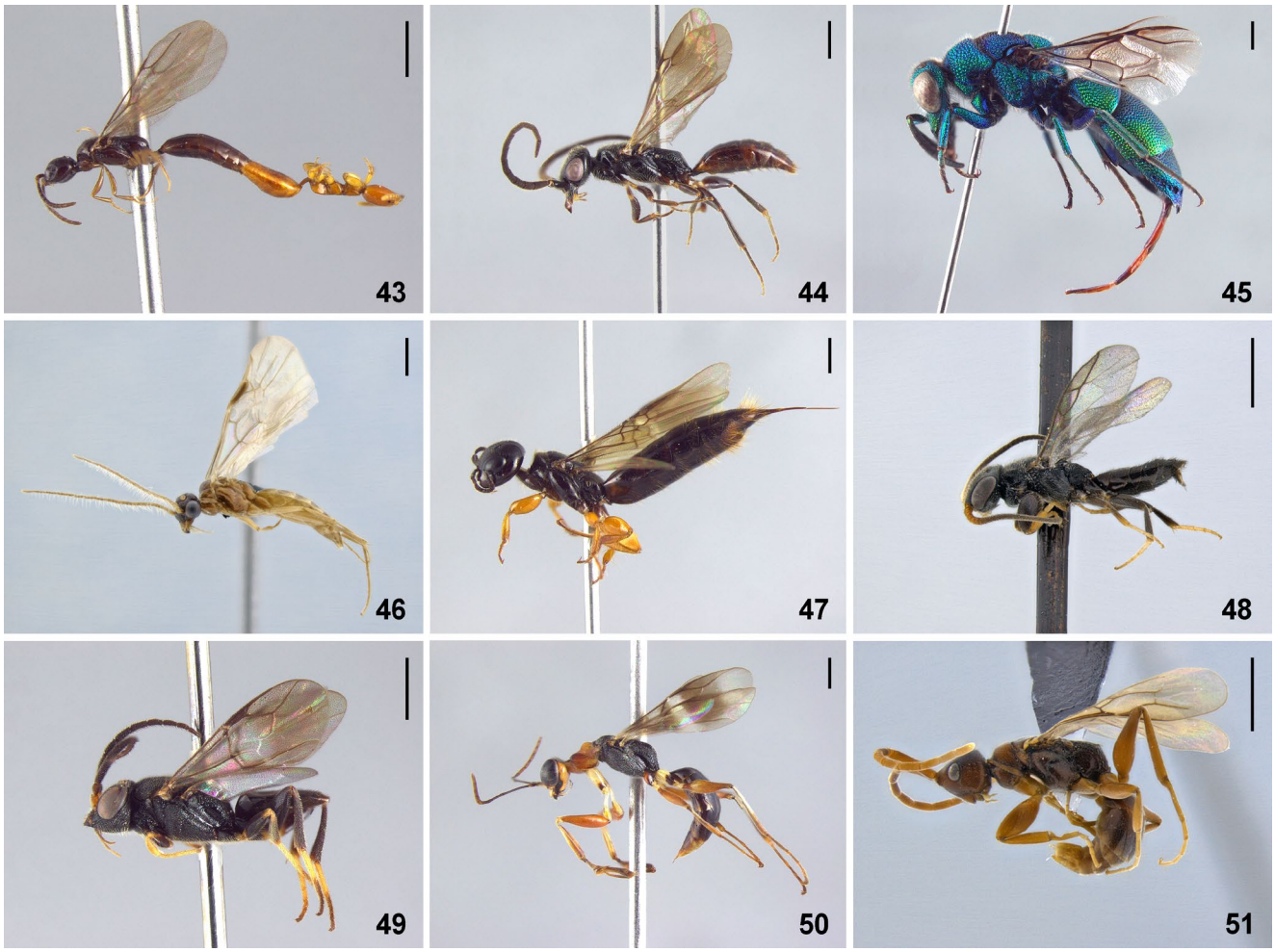
A superfamília Chrysidoidea faz parte dos Hymenoptera Aculeata juntamente com o clado formado por Apoidea, Formicoidea, Scolioidea e Vespoidea. São reconhecidas sete famílias viventes em Chrysidoidea: Plumariidae, Bethylidae, Chrysididae, Scolebythidae, Sclerogibbidae, Embolemidae e Dryinidae. Contrariamente à evidência morfológica (Brothers & Carpenter 1993; Brothers 1999; Carpenter 1999), análises moleculares têm indicado que Chrysidoidea não formaria um grupo monofilético, sendo parafilética em relação aos Aculeata *sensu stricto* (Branstetter *et al*. 2017). As hipóteses filogenéticas para Chrysidoidea foram sumariadas por Melo & Lucena (2020). É possível que no futuro sejam reconhecidas duas superfamílias separadas, Chrysidoidea s.str., contendo, Bethylidae, Plumariidae, Chrysididae e Scolebythidae, e Dryinoidea, com Dryinidae, Embolemidae e Sclerogibbidae.

A grande diversidade dos Chrysidoidea está contida nas famílias Bethylidae, Chrysididae e Dryinidae. As outras quatro famílias formam grupos pequenos e raramente coletados. Todas as sete famílias viventes reconhecidas em Chrysidoidea estão presentes na fauna brasileira.

Bethylidae (Figs 27.43-44). Essa provavelmente é a maior família de Chrysidoidea, com representação a nível mundial, porém sendo mais diversa nas regiões tropicais. Na classificação corrente para o grupo, são reconhecidas cinco subfamílias para a fauna recente, Bethylinae, Epyrinae, Pristocerinae, Scleroderminae e Mesitiinae, das quais somente a última está ausente da região Neotropical (Azevedo *et al*. 2018). As fêmeas de muitas espécies podem ser aladas e de vida completamente livre, enquanto que em outras espécies são ápteras e de hábitos crípticos. Em algumas destas últimas tem se observado cópula forética. As informações disponíveis sobre a biologia dos betilídeos indicam que são parasitoides principalmente de larvas de Coleoptera e Lepidoptera vivendo em condições crípticas (Finnamore & Gauld 1995; Azevedo 2006).

Revisão da fauna mundial em nível de gênero, com listagem de todas as espécies válidas, foi publicada por Azevedo *et al*. (2018). A fauna presente no Brasil contém 21 gêneros e cerca de 540 espécies (Azevedo 2020). A identificação das subfamílias e gêneros pode ser feita com a chave apresentada por Azevedo *et al*. (2018). Para muitos desses gêneros, a identificação em nível de espécie pode ser conduzida com base nas revisões disponíveis (ver Azevedo *et al*. 2018).

Chrysididae (Fig. 27.45). Constituem um grupo diverso presente em todo o mundo, menos diversificado na Austrália (Kimsey & Bohart 1990). São reconhecidas quatro subfamílias, Cleptinae, Amiseginae, Chrysidinae e Loboscelidinae, apenas esta última ausente na fauna brasileira. A biologia do grupo foi revisada por Kimsey & Bohart (1990) e Kimsey (1995), sendo que as subfamílias diferem quanto aos hospedeiros e ao modo de parasitismo: Cleptinae ataca casulos de Diprionidae e Tenthredinidae (Hymenoptera) contendo pré-pupas; Amiseginae e Loboscelidinae desenvolvem-se em ovos de Phasmatodea; os Chrysidinae são parasitas de larvas de abelhas e vespas que constroem ninhos ou, com mais frequência, atuam como cleptoparasitas alimentando-se das provisões nos ninhos dos hospedeiros. Excetuando-se alguns registros de hospedeiros de



Figuras 27.43-51. Hábito, forma adulta, vista lateral. **43**, *Rhabdepyris* Kieffer, casal capturado em cópula (Bethylidae); **44**, *Pseudisobrachium* Kieffer, macho (Bethylidae); **45**, *Chrysis* Linnaeus, fêmea (Chrysididae); **46**, *Plumarius* Philippi, macho (Plumariidae); **47**, *Clystopsenella* Kieffer, fêmea (Scolebythidae); **48**, *Probethylus* Ashmead, macho (Sclerogibbidae); **49**, *Dryinus* Latreille, macho (Dryinidae); **50**, *Dryinus*, fêmea; **51**, *Embolemus* Westwood, macho (Embolemidae). Escala = 1 mm.

Chrysidinae, muito pouco é conhecido da biologia das espécies presentes no Brasil.

A identificação dos gêneros presentes no Brasil pode ser feita com as chaves de Kimsey & Bohart (1990) e Kimsey (2006a). Estão presentes no país dois gêneros de Cleptinae, quatro de Amiseginae e 13 de Cleptinae, com um total de quase 160 espécies (Lucena & Zanella 2020).

Dryinidae (Figs 27.49-50). Presente no mundo inteiro, a família é dividida em 12 subfamílias viventes: Aphelopinae, Anteoninae, Apoaphelopinae, Apodryininae, Bocchinae, Conganteoninae, Dryininae, Erwiinae, Gonatopodinae, Plesiodryininae, Thaumatodryinae e Transdryininae. É um grupo coletado com frequência em armadilhas Malaise (principalmente machos) e pratos amarelos, bem como por varredura. Todas as espécies são parasitas de hemípteros Auchenorrhyncha, principalmente de Cicadellidae, Flatidae e Delphacidae. A maioria das fêmeas utiliza as pinças raptoriais das pernas anteriores para se prender ao hospedeiro durante a oviposição, exceto em Aphelopinae e Erwiinae, em que as pernas anteriores não são modificadas. Inicialmente, as larvas desenvolvem-se internamente e, depois, externamente, protegidas por um saco (tilácio) formado pelas exúvias das sucessivas mudas. A empupação, dependendo do grupo, ocorre dentro do solo ou em casulo colado sobre a vegetação (Olmi 1995). Uma compilação dos hospedeiros conhecidos para as espécies neotropicais foi apresentada em Olmi (2006a) e para a fauna mundial em Guglielmino *et al.* (2013).

A fauna da região Neotropical foi revisada por Olmi & Virla (2014), com o reconhecimento de 22 gêneros e 482 espécies viventes. O grupo é conhecido por seu acentuado dimorfismo sexual, sendo que a taxonomia da família é baseada principalmente nas fêmeas. A identificação das subfamílias, gêneros e espécies presentes nos neotrópicos pode ser feita com as chaves de Olmi & Virla (2014). Seis subfamílias, com 14 gêneros e 184 espécies, são conhecidas no Brasil.

Embolemidae (Fig. 27.51). Está presente nas principais regiões biogeográficas do mundo, com três gêneros reconhecidos (Olmi *et al.* 2014), embora a separação entre eles seja controversa. Constitui um grupo raramente coletado nas regiões tropicais, em geral em armadilhas de interceptação de voo, armadilhas Malaise ou em armadilhas de solo (*pitfall*). As poucas informações disponíveis indicam que os embolemídeos são parasitoides de hemípteros Auchenorrhyncha (Achilidae e Cixiidae), com desenvolvimento larval similar ao de Dryinidae (Bridwell 1958;

Wharton 1989; Olmi 1996, 2006b; Guiguelmino & Buckle 2013).

A fauna mundial foi revisada por Olmi (1996), porém várias espécies foram descritas posteriormente. Espécies brasileiras adicionais foram descritas por Amarante *et al*. (1999) e Azevedo & Amarante (2006). Atualmente são reconhecidas 52 espécies viventes. No Brasil estão presentes cinco espécies de *Embolemus* Westwood que podem ser identificadas com a chave de Azevedo & Amarante (2006).

Plumariidae (Fig. 27.46). Ocorre na América do Sul e África (Roig-Alsina 1994). Nas áreas de ocorrência, os machos podem ser obtidos em grande número, atraídos por armadilhas luminosas (Roig-Alsina 1994), com armadilhas Malaise e bandejas coloridas (Penteado-Dias & Scatolini 2003). As fêmeas são extremamente raras e apenas uns poucos exemplares são conhecidos (Evans 1966; Perez-D'Angelo 1974). Não há nenhuma informação sobre a biologia do grupo. Como as fêmeas são ápteras e com hábitos hipogeicos, é possível que sejam parasitoides idiobiontes de larvas de Coleoptera que se desenvolvem no solo.

Até recentemente, a família era considerada ausente na fauna brasileira. Penteado-Dias & Scatolini (2003) descreveram a única espécie conhecida do Brasil, a partir de machos obtidos em bandejas amarelas e armadilhas Malaise em região de caatinga no Rio Grande do Norte. Registros adicionais para a Bahia e Ceará foram publicados posteriormente por Waichert *et al*. (2013), tendo sido também recentemente coletada em São Paulo (D. Lucena, inf. pess.).

Sclerogibbidae (Fig. 27.48). Ocorre em todo o mundo, sendo mais abundante em áreas tropicais. Os adultos são raramente coletados, sendo que machos e fêmeas podem ser obtidos a partir de colônias dos hospedeiros e, mais raramente, os machos podem ser capturados com armadilhas de interceptação de voo. Uma revisão recente da biologia do grupo foi apresentada por Olmi (2005). Todos os registros disponíveis indicam que os esclerogibídeos são ectoparasitoides idiobiontes de Embioptera. As fêmeas são ápteras e com as pernas anteriores bastante robustas, uma característica possivelmente envolvida na imobilização do hospedeiro. Um número variável de ovos (até 20) é colocado em um mesmo embióptero e as larvas desenvolvem-se modo gregário.

A família foi revisada por Olmi (2005), que reconheceu apenas três gêneros para a fauna mundial. No Brasil, estão presentes três espécies pertencentes a dois gêneros, *Probethylus* Ashmead e *Caenosclerogibba* Yasumatsu.

Scolebythidae (Fig. 27.47). São vespas praticamente restritas ao hemisfério sul, no continente americano chegando até Belize (Cambra & Azevedo 2003; Engel 2005a). Os adultos são raramente coletados, sendo obtidos de modo esporádico em armadilhas de interceptação de voo e Malaise, principalmente dentro de florestas. Os únicos dados da biologia da família derivados de observações diretas foram publicados em Melo (2000) para uma espécie brasileira, *Pristapenesia stricta* (Azevedo). Essa espécie é parasitoide idiobionte de larvas de anobiíneos (Coleoptera, Ptinidae). As fêmeas penetram nas galerias de madeira infestada com esses besouros e ovipositam de cinco a sete ovos por hospedeiro, sendo que as larvas se desenvolvem de modo gregário. Apenas um macho emerge em cada ninhada e copula com suas irmãs. As outras espécies de Scolebythidae aparentemente também atacam larvas de besouros xilófagos, principalmente Cerambycidae (Brothers 1981).

No Brasil, ocorrem dois gêneros, *Clystopsenella* Kieffer e *Pristapenesia* Brues, cada um com uma espécie (Azevedo 1999; Brothers & Janzen 1999). A identificação dessas espécies pode ser feita com a chave apresentada em Azevedo (1999).

APOIDEA

Apoidea faz parte dos Aculeata *sensu stricto*, juntamente com Vespoidea, Scolioidea e Formicoidea. Nesse grupo há dimorfismo entre machos e fêmeas no número de flagelômeros (10 nas fêmeas e 11 nos machos, com poucas exceções) e internalização do tergo metassomal VII nas fêmeas, resultando em um metassoma com seis segmentos visíveis. As evidências apontam para uma relação de grupo-irmão entre Apoidea e Formicoidea, que por sua vez têm Scolioidea como grupo mais próximo (Branstetter *et al*. 2017; Peters *et al*. 2017).

Nas classificações antigas, o nome Apoidea foi usado para englobar apenas as abelhas. Atualmente, o grupo inclui também as vespas aculeadas mais estreitamente relacionadas às abelhas, as vespas apoideas, tradicionalmente incluídas na superfamília parafilética 'Sphecoidea' (Brothers 1975). Adota-se aqui a classificação proposta por Melo (1999), com base em análises filogenéticas, que reconheceu cinco famílias em Apoidea: Ampulicidae, Apidae, Crabronidae, Heterogynaidae e Sphecidae. Apenas Heterogynaidae, grupo constituído por menos 10 espécies e restrito ao Velho Mundo, não ocorre na fauna brasileira.

Ampulicidae (Fig. 27.52). Estão presentes em todo o mundo, sendo mais abundantes e diversificados nas regiões tropicais. São vespas esguias, com pernas alongadas e morfologia especializada, principalmente no gênero *Ampulex* Jurine. Constituem claramente uma linhagem distinta e basal dentro de Apoidea, exibindo grande número de plesiomorfias comparada à linhagem formada por Sphecidae, Crabronidae e Apidae, as quais exibem condições bastante modificadas em relação ao plano-básico de Aculeata, principalmente no tórax (Melo 1999).

Em geral, os ampulicídeos são vespas relativamente raras, mais frequentemente associadas a florestas úmidas, uma característica relacionada ao comportamento de utilizarem baratas como presas para a prole. Os adultos podem ser coletados quando caminhando sobre a casca de árvores ou de troncos mortos. As fêmeas predam baratas (Blattaria), tanto formas imaturas quanto adultos, para desenvolvimento dos imaturos, sendo que, depois de capturada e ferroada, a presa é conduzida pela fêmea para uma cavidade previamente existente, em geral canais em madeira morta, gravetos ou mesmo cavidades no solo. Na sequência, a fêmea põe um ovo sobre a presa e fecha a entrada da cavidade com detritos. Apenas uma presa é estocada em cada célula de cria (Williams 1919, 1929, 1942; Gess 1984).

A fauna brasileira contém três gêneros e 12 espécies (Amarante 2002). A identificação até gênero pode ser feita pelas chaves de Bohart & Menke (1976) e Menke & Fernández (1996). Não há revisão moderna para a fauna neotropical, embora uma parte das espécies brasileiras possa ser identificada pelos trabalhos de Kohl (1893), Bradley (1934) e Kimsey (1993).

Apidae (Fig. 27.55). Apidae é usado aqui em seu sentido amplo, englobando todas as famílias de abelhas da classificação tradicional (como Michener 2000, 2007), que são tratadas como subfamílias (Melo & Gonçalves 2005). Esse sistema de classificação permite a adoção de um nome formal, dentro da hierarquia lineana, aplicável às abelhas como um todo. Pela classificação tradicional, diferentes nomes alternativos têm sido aplicados ao conjunto de famílias, como Apiformes (por exemplo, Michener 2000, 2007) ou Anthophila (Engel 2005b), constituindo um inconveniente pelo uso de mais de um nome para o mesmo táxon. A família contém mais de 20 mil espécies descritas em todo o mundo e encontra-se dividida em sete subfamílias, cinco das quais ocorrem na fauna brasileira.

De maneira semelhante às vespas apoideas, a maioria das abelhas escava ninhos no solo, onde solitariamente cada fêmea constrói células de cria que, entretanto, são estocadas com pólen e néctar, ao invés de artrópodes paralisados. As fêmeas possuem estruturas especializadas para transporte de pólen, que podem ser formadas por uma densa escova de cerdas, denominada escopa, localizada em geral nas pernas posteriores ou, mais raramente, nos esternos metassomais, ou ainda por uma depressão glabra na tíbia posterior margeada por cerdas longas, denominada de corbícula. As abelhas são também bem conhecidas por suas espécies sociais, como *Apis mellifera* L. e as abelhas sociais sem-ferrão da tribo Meliponini (Melo 2020). Grande número de grupos também é formado por cleptoparasitas obrigatórios, em que as fêmeas não constroem seus próprios ninhos e invadem aqueles construídos por espécies solitárias para fazer postura nas células de cria (Rozen 2003). São conhecidos também parasitas sociais obrigatórios e cleptobióticos sociais. A literatura tratando da biologia de Apidae é extremamente extensa para ser aqui resumida. Uma introdução geral sobre a biologia de abelhas pode ser encontrada em O'Toole & Raw (1991) e Danforth *et al*. (2019), bem como nos capítulos iniciais de Michener (2000, 2007); informações adicionais e referências a trabalhos conduzidos com espécies brasileiras podem ser encontradas em Michener (1974), Roubik (1989), Moure *et al*. (2012), Danforth *et al*. (2019) e Grüter (2020).

A fauna do Novo Mundo, incluindo aquela presente no Brasil, contém grande número de tribos endêmicas, muitas delas com distribuição predominantemente anfitropical. A fauna brasileira contém um total de 1.973 espécies (atualizado de Moure *et al*. 2012), sendo que os gêneros e subgêneros podem ser identificados com auxílio das chaves apresentadas por Silveira *et al*. (2002) e por Michener (2007). Não há revisão a nível específico para toda a fauna neotropical, embora umas poucas tribos maiores tenham sido completamente revisadas para a América do Sul, como Anthidiini (Megachilinae) e Eucerini (Apinae) [referências em Silveira *et al*. (2002), Michener (2007) e Moure *et al.* (2012)].

Chave para as subfamílias (adaptada de Silveira *et al*. 2002)

1. Palpos labiais com pelo menos os três últimos palpômeros cilíndricos, semelhantes entre si e aos palpômeros dos palpos maxilares; palpo maxilar originando-se além da metade da maxila, próximo a seu ápice. Sulco mesepisternal, quando presente, voltado para baixo e para frente, em geral estendendo-se a um ponto mais ventral que o escrobo. Coxa média parcialmente ocultada sob a pleura **2**

— Palpos labiais com os dois palpômeros basais achatados e alongados, os dois palpômeros distais pequenos, cilíndricos, semelhantes aos dos palpos maxilares e, em geral, em ângulo reto com os palpômeros basais; palpo maxilar originando-se anteriormente à metade da maxila, mais próximo de sua base. Sulco mesepisternal, quando presente, voltado para trás e unido ao sulco que passa pelo escrobo (exceto por algumas raras espécies cleptoparasitas de Apinae, que apresentam o sulco voltado para frente). Coxa média quase sempre inteiramente exposta **4**

2(1). Glossa truncada, normalmente bilobada, às vezes profundamente bífida ..... **Colletinae**

— Glossa terminando em ponta aguda **3**

3(2). Com apenas uma sutura subantenal, sem área subantenal definida. Área parocular superior sem uma região deprimida e formando uma fóvea. Asa anterior com primeira abcissa da veia M conspicuamente encurvada ou angulada. Integumento geralmente com forte brilho metálico ..... **Halictinae**

— Com área subantenal definida por duas suturas subantenais, se apenas uma sutura subantenal visível, então, abelhas grandes (15 mm ou mais de comprimento) robustas e, em geral, com coloração metálica no metassoma. Fóvea facial frequentemente presente na parocular superior. Asa anterior com primeira abcissa da veia M geralmente retilínea ou levemente encurvada. Coloração do integumento variável, brilho metálico, quando presente, restrito ao metassoma ..... **Andreninae**

4(1). Labro sempre mais longo que largo. Sutura subantenal originando-se na margem externa do alvéolo antenal. Asa anterior sempre com duas células submarginais. Fêmea: escopa, quando presente, restrita aos esternos do metassoma ..... **Megachilinae**

— Labro em geral mais largo que longo. Sutura subantenal originando-se na margem interna ou inferior do alvéolo antenal. Asa anterior normalmente com três células submarginais, ocasionalmente duas, raramente uma. Fêmea: escopa, quando presente, nas pernas posteriores, ou então, superfície externa da tíbia posterior com corbícula .... **Apinae**

Crabronidae (Fig. 27.54)**.** Grupo de vespas apoideas mais estreitamente relacionado às abelhas (Melo 1999), compartilhando com elas muitas de suas características morfológicas e comportamentais. Está presente em todo o mundo. São reconhecidas cinco subfamílias (Melo 1999), Astatinae, Bembicinae, Crabroninae, Pemphredoninae e Philanthinae, todas presentes no Brasil.

A maioria dos Crabronidae constrói ninhos no solo, com células de cria onde são estocadas presas paralisadas que servem de alimento para as larvas. Mais de 14 ordens de insetos, além de aranhas, são usadas como presas (Bohart & Menke 1976). Poucos grupos são secundariamente parasitoides idiobiontes, como as espécies de *Larra* Fabricius, ou exibem cleptoparasitismo obrigatório, como a tribo Nyssonini (Bembicinae). Uma compilação sobre a biologia de nidificação para os gêneros de Crabronidae foi apresentada por Bohart & Menke (1976); revisões gerais sobre a biologia de alguns grupos podem ser encontradas também em Evans & O'Neill (1988, 2007) e O'Neill (2001). O comportamento social dos crabronídeos foi revisado por Melo (2000b).

A revisão em nível genérico da fauna mundial apresentada por Bohart & Menke (1976), embora defasada, permite a identificação da maior parte dos gêneros encontrados no Brasil,

Figuras 27.52-63. Hábito, forma adulta, vista lateral. **52**, *Ampulex* Jurine, fêmea (Ampulicidae); 53, *Podium* Fabricius, fêmea (Sphecidae); **54**, *Bembecinus* Costa, fêmea (Crabronidae); **55**, *Thygater* Holmberg, fêmea (Apidae); **56**, *Pseudomyrmex* Lund, fêmea alada (Formicidae); **57**, *Acanthostichus* Mayr, macho (Formicidae); **58**, *Gnamptogenys* Roger, fêmea operária (Formicidae); **59**, *Campsomeris* Lepeletier, fêmea (Scoliidae); **60**, *Mischocyttarus* Saussure, fêmea (Vespidae); **61**, *Liosphex* Townes, macho (Rhopalosomatidae); **62**, *Pseudomethoca* Ashmead, fêmea (Mutillidae); **63**, *Sphaeropthalma* Blake, macho (Mutillidae). Escala = 1 mm para Figs 56, 57, 58, 61, 63; demais figuras, escala = 5 mm.

bem como a chave de Menke & Fernández (1996). As espécies presentes na região Neotropical foram catalogadas por Amarante (2002); ver também adições e correções em Amarante (2005). Para o Brasil, são conhecidas cerca de 550 espécies. Não há revisões gerais para toda a fauna, embora identificação até espécie seja possível para algumas tribos, por exemplo, Gorytini (Bembicinae) e Crabronini (Crabroninae), com auxílio de revisões indicadas em Amarante (2002).

Sphecidae (Fig. 27.53). São vespas predadoras de porte avantajado, constituindo elementos conspícuos da fauna neotropical. O nome Sphecidae é usado aqui no seu sentido estrito, contendo apenas Sphecinae da classificação de Bohart & Menke (1976). De modo geral, os esfecídeos são vespas solitárias que constroem ninhos escavados no solo ou suspensos e construídos com barro. As presas utilizadas incluem aranhas e insetos das ordens Blattaria (baratas), Mantodea, Phasmatodea, Orthoptera e Lepidoptera (larvas). Uma compilação sobre a biologia de nidificação para os gêneros de Sphecidae foi apresentada por Bohart & Menke (1976); uma revisão geral sobre a biologia de alguns grupos pode ser encontrada também em O'Neill (2001). Trabalhos recentes sobre a biologia de espécies encontradas no Brasil incluem Garcia & Adis (1993), Gaimari & Martins (1996), Camilo *et al.* (1996)

e Buschini & Woiski (2006).

A identificação dos gêneros encontrados no Brasil pode ser feita pelas chaves de Bohart & Menke (1976) e Menke & Fernández (1996). As espécies presentes na região Neotropical foram catalogadas por Amarante (2002); ver também adições e correções em Amarante (2005). Para o Brasil, são listadas 88 espécies. Não há revisão moderna para a fauna neotropical, embora uma parte das espécies brasileiras possa ser identificada com auxílio de vários trabalhos indicados em Amarante (2002).

FORMICOIDEA

Formicidae (Figs 27.56-58). As formigas constituem talvez os elementos mais conspícuos da fauna de insetos nas regiões tropicais. É a única família de Hymenoptera em que todas as espécies são eussociais, existindo uma separação de castas entre as fêmeas, com uma fêmea (ou umas poucas fêmeas) com capacidade de reproduzir-se dentro da colônia (rainhas) e uma maioria de fêmeas estéreis (operárias) que se ocupam da manutenção da colônia. Em muitas espécies, mesmo as operárias podem ter diferentes subcastas de morfologia e funções distintas. A construção de ninhos é comum à maioria das espécies e existem desde ninhos pequenos e simples (como algumas espécies de *Pseudomyrmex* Lund, que ocupam o espaço interior de espinhos de plantas) até ninhos grandes e complexos como os das saúvas (gênero *Atta* Fabricius). Os ninhos mais conhecidos são subterrâneos, contudo muitas espécies constroem ninhos perfurando galhos, ocupando cavidades dentro da madeira ou ainda fazendo estruturas suspensas em plantas utilizando matéria vegetal ou até fungos. Existem algumas espécies que não constroem ninhos por terem comportamento nomádico ("formigas de correição") ou por serem parasitas sociais de outras espécies de formigas. Nestas últimas, pode até existir uma perda secundária da socialidade, existindo só uma fêmea reprodutiva sem operárias que a acompanham. A alimentação das formigas é tão variada quanto a diversidade da família, existindo desde espécies predadoras e saprófagas até verdadeiros especialistas, que cultivam fungos para alimentar-se, como ocorre na tribo Attini. Muitas espécies são simbiontes de numerosas espécies de plantas ou insetos, aos quais protegem em troca de alimento (Longino & Hanson 1995). Revisão geral sobre a biologia e diferentes aspectos da organização social podem ser encontrados em Hölldobler & Wilson (1990).

São reconhecidas atualmente 17 subfamílias para a fauna recente, sendo que 13 estão presentes na fauna brasileira. As subfamílias e gêneros presentes no Brasil podem ser identificados com as chaves apresentadas em Baccaro *et al.* (2015). Compilação da fauna mundial de formigas está em www.antweb.org Para o Brasil, são indicadas a presença de 1.580 espécies alocadas em 112 gêneros.

Os sítios seguintes constituem importantes fontes de informações para os Formicidae na internet: www.antweb.org e www.antcat.org.

Chave para as subfamílias, operárias (adaptada de Hanson & Longino 2006)

1. Metassoma com segmentos I e II reduzidos e/ou isolados do restante do metassoma, isto é, formando um pecíolo e pós-pecíolo (como na Fig. 27.56); pós-pecíolo às vezes um pouco maior que o pecíolo, porém sempre distintamente menor que segmento metassomal III **2**

— Metassoma com apenas segmento I distintamente reduzido (como na Fig. 27.58); segmento II não conspicuamente reduzido e, portanto, não formando um pós-pecíolo, embora muitas vezes com uma constrição na sua parte posterior e, assim, separado dos segmentos restantes **5**

2(1). Olhos ausentes ou representados por um omatídio. Alvéolos antenais não completamente encobertos por lóbulos frontais. Espiráculos dos tergos metassomais IV e V expostos, não ocultos sob tergo precedente ..... **Dorylinae** (parte)

— Olhos normalmente com muitos omatídios. Alvéolos antenais usualmente encobertos (pelo menos parcialmente) por lóbulos frontais. Espiráculos dos tergos metassomais IV e V ocultos sob tergo precedente **3**

3(2). Sutura entre pronoto e mesonoto presente. Olhos pelo menos tão longos quanto 0,4x o comprimento da face. Ocelos presentes. Borda superior do clípeo não se projetando para cima entre os alvéolos antenais ..... **Pseudomyrmecinae**

— Pronoto completamente fundido ao mesonoto, sem indicação de sutura. Olhos, em geral muito mais curtos que 0,4x o comprimento da face. Ocelos quase sempre ausentes. Borda superior do clípeo projetando-se para cima e ocupando o espaço entre os alvéolos antenais **4**

4(3). Escrobos antenais presentes. Olhos posicionados no extremo dorsal dos escrobos antenais, muito afastados dos alvéolos antenais. Antenas com cinco flagelômeros. Esporão das tíbias média e posterior pectinado. Formigas raramente coletadas ..... **Agroecomyrmecinae**

— Escrobos antenais raramente presentes. Olhos posicionados mais abaixo na cabeça, distância entre olhos e alvéolos menor do que comprimento do escapo. Antena com dois a dez flagelômeros. Esporão das tíbias média e posterior raramente pectinado. Formigas comuns ..... **Myrmicinae**

5(1). Ferrão presente. Gáster relativamente longo e cilíndrico, segmento metassomal II frequentemente com uma constrição na parte posterior e, assim, separado dos segmentos restantes; pecíolo metassomal quase sempre engrossado, frequentemente em forma de cubo, raramente muito curto e semelhante a uma escama **6**

— Ferrão ausente. Gáster frequentemente curto e subesférico, segmento metassomal II sempre confluente com segmento subsequente; pecíolo metassomal frequentemente muito curto e achatado no sentido ântero-posterior, com formato de escama **13**

6(5). Tergo metassomal VI formando uma área pigidial aplainada e delimitada lateralmente por duas fileiras de cerdas curtas e muito grossas, em forma de espinho, fileiras de cerdas convergindo posteriormente em direção ao ápice do tergo ..... **Dorylinae** (parte)

— Tergo metassomal VI sem pigídio ou, se com área pigidial, então não delimitada por duas fileiras de cerdas curtas espiniformes **7**

7(6). Constrição entre segmentos metassomais I e II pouco pronunciada, tergo I sem diferenciação de uma superfície posterior. Margem inferior do clípeo finamente denticulada ..... **Amblyoponinae**

— Constrição entre segmentos metassomais I e II bem pronunciada, tergo I com uma superfície posterior claramente definida. Margem inferior do clípeo não denticulada **8**

8(7). Alvéolos antenais voltados para frente, expostos e posicionados bem próximos à margem inferior da cabeça. Olhos muito

reduzidos ou ausentes. Sutura entre pronoto e mesonoto presente ou ausente. Formigas raramente coletadas **9**

— Alvéolos antenais voltados para os lados, pelo menos parcialmente cobertos por lóbulos frontais e posicionados mais acima em relação à margem inferior da cabeça. Olhos quase sempre bem desenvolvidos. Sutura entre pronoto e mesonoto frequentemente presente. Formigas em geral relativamente comuns **10**

9(8). Sutura entre pronoto e mesonoto ausente. Olhos muito reduzidos ou ausentes. Mandíbulas muito mais curtas que comprimento da cápsula cefálica ..... **Proceratiinae**

— Sutura entre pronoto e mesonoto presente. Olhos ausentes. Mandíbulas mais longas que comprimento da cápsula cefálica ..... **Martialinae**

10(8). Bordas laterais do esterno metassomal VI margeadas por uma fileira de cerdas grossas curtas, formando um pente. Escrobos antenais prolongando-se acima dos olhos e dobrando-se para baixo atrás dos olhos. Formigas grandes e robustas, corpo com mais de 15 mm de comprimento ..... **Paraponerinae**

— Bordas laterais do esterno metassomal VI não margeadas por cerdas grossas curtas. Escrobos antenais ausentes ou, quando presentes, com forma distinta. Tamanho do corpo variável, frequentemente com menos de 15 mm **11**

11(10). Alvéolos antenais frequentemente posicionados bem próximos entre si, superfície entre os lóbulos frontais no mesmo nível que bordas laterais dos lóbulos ou quando rebaixada, formando apenas um sulco estreito. Tergo do segmento metassomal III com comprimento semelhante ao do esterno correspondente ou apenas um pouco mais longo. Superfície da cabeça relativamente lisa, esculturação praticamente restrita à pontuação associada às cerdas ..... **Ponerinae**

— Alvéolos antenais amplamente separados, superfície entre os lóbulos frontais rebaixada e relativamente plana. Tergo do segmento metassomal III quase sempre distintamente mais longo do que o esterno correspondente. Superfície da cabeça com esculturação bem desenvolvida, formando um padrão reticulado e/ou com numerosas carenas longitudinais **12**

12(11). Cabeça com carena longitudinal ao longo da linha média, estendendo-se do clípeo até o vértice. Abertura da glândula metapleural (situada na parte inferior do propódeo, perto da inserção do pecíolo metassomal) elíptica ou circular e voltada para os lados ou posteriormente ..... **Heteroponerinae**

— Cabeça sem carena longitudinal ao longo da linha média, ou se carena presente, então curta e restrita ao clípeo. Abertura da glândula metapleural (situada na parte inferior do propódeo, perto da inserção do pecíolo metassomal) em forma de fenda e voltada para cima ..... **Ectatomminae**

13(5). Ápice do esterno metassomal VI modificado em acidoporo, com formato circular a semicircular e frequentemente semelhante a um pequeno cone guarnecido no ápice com um anel de cerdas; se ápice do esterno VI não visível, então alvéolos antenais afastados da sutura epistomal ..... **Formicinae**

— Ápice do esterno metassomal VI sem acidoporo. Alvéolos antenais sempre em contato com a sutura epistomal ... **Dolichoderinae**

SCOLIOIDEA

Scoliidae (Fig. 27.59). Família relativamente pequena, embora de distribuição cosmopolita, contendo uma pequena subfamília, Proscoliinae, na região Paleártica e outra muito maior, Scoliinae, melhor representada principalmente nas regiões mais quentes do globo (Brothers & Finnamore 1993). Apenas a biologia de representantes de Scoliinae é conhecida, sendo as larvas ectoparasitoides idiobiontes de larvas subterrâneas de Coleoptera, principalmente Scarabaeidae. As fêmeas são altamente adaptadas para cavar o solo e alcançar o hospedeiro que, quando localizado, é paralisado e recebe um ovo, sendo que algumas observações indicam que a vespa pode mover o hospedeiro mais profundamente e preparar uma câmara, antes da oviposição, para servir de célula de cria (Finnamore & Hanson 1995). Os adultos podem ser vistos com frequência alimentando-se sobre flores e também se observam com frequência machos patrulhando determinadas áreas, principalmente grandes formigueiros de saúvas (gênero *Atta*) ou dormindo em agregações sobre a vegetação. Dois gêneros de Scoliidae ocorrem na região Neotropical, não havendo revisão moderna para as Américas. No Brasil, devem existir pelo menos 30 espécies, sendo que parte delas pode ser identificada pela chave de Bradley (1945).

VESPOIDEA

O escopo da superfamília é aqui alterado para acomodar os resultados recentes derivados de análises com dados moleculares (Branstetter *et al*. 2017). Formicidae, Bradynobaenidae e Scoliidae, previamente tratadas como famílias de Vespoidea com base na evidência morfológica (Brothers & Carpenter 1993; Brothers 1999), formaram um clado juntamente com Apoidea (Branstetter *et al*. 2017), tornando Vespoidea no sentido antigo parafilética. Mesmo assim, restam incertezas quanto à monofilia de Vespoidea sob esse novo escopo e talvez no futuro seja necessária a divisão em duas superfamílias para seus dois clados principais: Vespoidea, que ficaria restrita a Rhopalosomatidae e Vespidae, e Mutilloidea, englobando as famílias Mutillidae, Pompilidae, Sapygidae, Sierolomorphidae e Tiphiidae. Das seis famílias aqui alocadas em Vespoidea, cinco delas estão presentes no Brasil. Apenas Sierolomorphidae encontra-se ausente. No continente americano, essa família ocorre na América do Norte e Central, chegando até a Costa Rica. De maneira geral, as diferentes famílias de Vespoidea constituem elementos conspícuos e diversificados dentro da fauna brasileira. Entre elas, Vespidae merece destaque por conter grande número de espécies com organização social complexa em que as colônias são compostas por uma ou mais rainhas e numerosas operárias.

Mutillidae (Figs 27.62-63). Família numerosa e cosmopolita, com oito subfamílias: Myrmosinae, Pseudophotopsidinae, Ticoplinae, Rhopalomutillinae, Dasylabrinae, Myrmillinae, Mutillinae e Sphaeropthalminae (Pagliano *et al*. 2020), das quais somente as duas últimas estão presentes na região Neotropical. Exibe acentuado dimorfismo sexual, com fêmeas ápteras e machos alados, sendo que sua taxonomia é baseada principalmente nas fêmeas. As larvas de Mutillidae são ectoparasitoides idiobiontes de imaturos de outros insetos em casulos, pupários e ootecas, principalmente pré-pupas e pupas de abelhas e vespas aculeadas que constroem ninhos. As fêmeas adultas, em particular nas espécies de maior tamanho corporal, normalmente possuem coloração aposemática. Adultos de ambos os sexos possuem no abdômen órgãos estridulatórios usados para produzir sons quando molestados. Em alguns gêneros, em que o macho é maior do que a fêmea, pode ocorrer cópula forética, com o macho carregando a fêmea em voo. Informações sobre a biologia da família, incluindo compilação de hospedeiros conhecidos para gêneros neotropicais, podem ser encontradas em Brothers (1995, 2006a,b) e Luz *et al.* (2016).

Figuras 27.64-75. Hábito, forma adulta, vista lateral. **64**, *Notocyphus* Smith, macho (Pompilidae); **65**, *Ammodromus* Guérin, casal capturado em cópula (Tiphiidae); **66**, *Sapyga* Latreille, fêmea (Sapygidae); **67**, *Allorhogas* Gahan, fêmea (Braconidae); **68**, *Enicospilus* Stevens, fêmea (Ichneumonidae); **69**, *Xorides* Latreille, macho (Ichneumonidae); **70**, *Synopeas* Foerster, fêmea (Platygastridae); **71**, *Acanthoscelio* Ashmead, macho (Scelionidae); **72**, *Ibalia* Latreille, fêmea (Ibaliidae); **73**, *Paramblynotus* Cameron, fêmea (Liopteridae); **74**, *Acanthaegilips* Ashmead, fêmea (Figitidae); **75**, *Ganaspis* Foerster, fêmea (Figitidae). Escala = 1 mm para Figs 67, 70, 71, 74, 75; escala = 5 mm para Figs 64, 65, 66, 68, 69, 72, 73.

As subfamílias e tribos presentes no Brasil podem ser identificadas com as chaves apresentadas em Brothers (1995, 2006a,b). Brothers (2006a) apresentou uma chave para identificar os gêneros neotropicais. Catalogação da fauna mundial foi publicada por Pagliano *et al*. (2020). São listadas 526 espécies, distribuídas em 33 gêneros, com ocorrência no Brasil.

Pompilidae (Fig. 27.64). Família grande e cosmopolita, contendo aproximadamente 5 mil espécies, distribuídas em cerca de 125 gêneros (Aguiar *et al*. 2013). São reconhecidas atualmente cinco subfamílias: Ceropalinae, Ctenocerinae, Notocyphinae, Pepsinae e Pompilinae (Waichert *et al*. 2015). Wasbauer (1995) e Fernández (2006b) apresentaram um sumário da biologia da família; trabalhos adicionais importantes são Evans (1953) e Evans & Yoshimoto (1962). Todas as espécies de biologia conhecida utilizam aranhas para a alimentação das suas larvas, tanto por captura ativa e paralisia permanente (Pepsinae e Pompilinae), como por paralisia temporária (Notocyphinae, em Pepsinae que são parasitoides cenobiontes e talvez Ctenocerinae) ou por comportamento cleptoparasítico em ninhos de outros pompílideos (Ceropalinae e alguns grupos em Pepsinae e Pompilinae). Para fazer seus ninhos, as espécies caçadoras podem simplesmente

aproveitar uma cavidade pré-existente, cavar uma cavidade própria no solo ou até construir ninhos de barro, como na tribo Ageniellini (Pepsinae). Como regra geral, cada célula de cria é aprovisionada com apenas uma aranha e um ovo é colocado na presa (Wasbauer 1995).

No Brasil, são reconhecidos pelo menos 50 gêneros (ou subgêneros) e cerca de 340 espécies (Santos 2020). A identificação de grande parte dos gêneros pode ser feita com as chaves de Fernández (2006b), exceto para Pepsini.

Rhopalosomatidae (Fig. 27.61). Constituída por quatro gêneros e 74 espécies, encontra-se distribuída principalmente em regiões tropicais e subtropicais do mundo. Pouco se conhece sobre a biologia, sendo que os escassos registros indicam que as larvas se desenvolvem como ectoparasitoides idiobiontes de Grylloidea (Gauld 2006). No caso do gênero *Rhopalosoma* Cresson, a larva desenvolve-se entre uma das pernas posteriores e o abdômen do hospedeiro e a empupação acontece no solo (Gurney 1953; Miller *et al*. 2019). Os três gêneros presentes no Novo Mundo são encontrados no Brasil. O país possui um total de 16 espécies que podem ser identificadas com as chaves de Townes (1977a), Lohrmann & Ohl (2010) e Lohrmann *et al*. (2012).

Sapygidae (Fig. 27.66). Ocorrem em todo o mundo exceto Austrália. Está dividida em duas subfamílias, Fedtschenkiinae e Sapyginae, apenas a última presente na fauna Neotropical. Fedtschenkiinae desenvolve-se como idiobionte em larvas de Eumeninae (Vespidae) (Bohart & Schuster 1972), ao passo que os Sapyginae são cleptoparasitas principalmente em ninhos de abelhas, podendo atacar também Vespidae e Sphecidae (Pate 1947). São vespas raramente coletadas, podendo ser encontradas em visita a flores ou, em maior número, quando associadas aos ninhos dos hospedeiros. O estudo mais detalhado sobre a biologia dos sapigíneos foi publicado por Torchio (1972). As fêmeas fazem postura, através do tampão de fechamento, em células de cria recém-aprovisionadas. A larva após a emergência arrasta-se dentro da célula e ataca ovos e outras larvas que possam encontrar na célula. Apenas uma larva sobrevive por célula, alimentando das provisões armazenadas pelo hospedeiro. As únicas informações biológicas sobre espécies da fauna brasileira foram publicadas por Hurd & Moure (1961) e Alves-dos-Santos (2004).

Os gêneros e parte das espécies neotropicais podem ser identificados com a chave apresentada por Fernández & Sarmiento (2015). No Brasil, estão presentes dois gêneros e pelo menos quatro espécies.

Tiphiidae (Fig. 27.65). Cosmopolita e relativamente heterogênea morfologicamente. Sua composição é aqui alterada para incluir as subfamílias Chyphotinae e Typhoctinae, previamente consideradas como parte de Bradynobaenidae (Brothers 2006c). A alocação dessas subfamílias em Bradynobaenidae não foi corroborada pela evidência molecular, que mostrou que estão associadas a Tiphiidae (Pilgrim *et al* 2008; Branstetter *et al*. 2017). Aqui elas são reunidas em uma subfamília, Chyphotinae, que passaria a ter duas tribos, Chyphotini e Typhoctini. Os subclados de Typhoctini poderiam ser reconhecidos como subtribos, Eotillina e Typhoctina. Com essas alterações, são reconhecidas aqui oito subfamílias em Tiphiidae: Brachycistidinae, Diamminae, Chyphotinae, Methochinae, Anthoboscinae, Myzininae, Thynninae e Tiphiinae. As duas primeiras estão ausentes da América do Sul, ao passo que a terceira possui representantes na Argentina e Chile. Methochinae, a despeito de ser citada para a América do Sul (Kimsey 2006; Kimsey & Brothers 2006), não tem qualquer registro conhecido para a região. A biologia dos Tiphiidae foi revisada por Kimsey (2006b). Os Diamminae são parasitoides de Gryllotalpidae (Orthoptera) e no restante da família as larvas são ectoparasitoides idiobiontes de Coleoptera. Os Methochinae e o gênero *Pterombrus* Smith (Myzininae) atacam larvas de Cicindelinae (Carabidae) e as outras subfamílias, em geral, larvas de Scarabaeidae de solo, com uns poucos registros também em Curculionidae, Cerambycidae e Tenebrionidae. Em Anthoboscinae, Tiphiinae e Myzininae, os machos têm sido observados patrulhando a vegetação à procura de fêmeas. Nos Thynninae, as fêmeas são ápteras e ocorre cópula forética, possuindo ambos os sexos especializações morfológicas que permitem ao macho carregar a fêmea durante o voo (por exemplo, Toro *et al.* 1979; Toro & Carvajal 1989).

Embora não existam catálogos recentes ou revisões para todos os gêneros, a fauna brasileira inclui pelo menos 22 gêneros e cerca de 110 espécies descritas. A identificação dos gêneros das diferentes subfamílias pode ser feita com as chaves apresentadas por Kimsey & Brothers (2006).

Chave para as subfamílias

1. Fronte não projetada sobre os alvéolos antenais. Fêmeas sempre aladas **2**

— Fronte com uma forte projeção encobrindo os alvéolos antenais. Fêmeas aladas ou ápteras **3**

2(1). Alvéolos antenais mais afastados entre si, distância entre eles maior do que metade de seu diâmetro. Mesoscuto com notaulos. Asa anterior da fêmea com célula marginal fechada (veia R presente ao longo da margem distalmente ao pterostigma). Tergo VI da fêmea coberto por cerdas grossas. Último esterno do macho não formando um gancho ..... **Anthoboscinae**

— Alvéolos antenais posicionados bem próximos entre si, praticamente contíguos. Mesoscuto sem indicação de notaulos. Asa anterior da fêmea com célula marginal aberta (veia R ausente ao longo da margem distalmente ao pterostigma). Tergo VI da fêmea com pilosidade esparsa ou formando uma fileira na base do esclerito. Último esterno do macho em formato de gancho voltado para cima .... **Tiphiinae**

3(1). Pedicelo muito curto e quase inteiramente alojado no ápice do escapo. Fêmeas aladas. Olhos dos machos com forte reentrância ao longo da órbita interna. Último esterno do macho em formato de gancho voltado para cima ..... **Myzininae**

— Pedicelo mais evidente e exposto. Fêmeas ápteras (Fig. 27.65). Olhos dos machos com órbitas internas retas ou apenas suavemente sinuosas. Último esterno do macho não formando um gancho ..... **Thynninae**

Vespidae (Fig. 27.60). Amplamente diversificada e cosmopolita, Vespidae passou a ter oito subfamílias reconhecidas a partir da análise de dados filogenômicos (Piekarski *et al*. 2018): Euparagiinae, Gayellinae, Masarinae, Eumeninae, Zethinae, Stenogastrinae, Polistinae e Vespinae. As cinco primeiras são compostas por espécies solitárias (e algumas poucas comunais) e as três últimas, por espécies sociais. Gayellinae, Masarinae,

Eumeninae, Zethinae e Polistinae têm ocorrência natural na América do Sul, embora uma espécie de Vespinae tenha sido introduzida no Chile (Sarmiento & Carpenter 2006).

Revisões gerais sobre a biologia da família podem ser encontradas em West-Eberhard *et al.* (1995, 2006). Gess (1996) compilou a informação conhecida sobre a biologia dos Masarinae (incluindo Gayellinae). Cowan (1991) trata a biologia geral dos Eumeninae (incluindo Zethinae). Uma revisão da biologia dos vespídeos sociais foi apresentada em Ross & Matthews (1991) e em Prezoto *et al*. (2021). Todas as espécies da família constroem ninhos e, como regra geral, a oviposição é feita em uma célula de cria vazia, antes de qualquer processo de aprovisionamento, seja massivo (nas espécies solitárias) ou progressivo (nas espécies sociais). O alimento para a larva consiste, em geral, de insetos capturados ativamente pela fêmea, geralmente larvas de vida livre das ordens Lepidoptera ou Coleoptera, além de substâncias açucaradas (néctar e excretas de hemípteros) e até pedaços de carne de vertebrados, por algumas espécies sociais. Os masaríneos e gayellíneos constituem exceção e, de maneira semelhante às abelhas, aprovisionam seus ninhos com pólen e néctar.

As fêmeas das espécies solitárias ou comunais escavam seus ninhos dentro de um substrato (solo, madeira, galhos) ou os constroem dentro de cavidades pré-existentes, ou constroem ninhos aéreos com barro ou com tecido vegetal mastigado. Nas espécies sociais, é comum a construção de favos de células feitas com fibra vegetal mastigada (usualmente referidos como ninhos de papel). Nesses casos, o ninho pode formar um favo livre, um favo coberto por uma parede do mesmo material ou uma série de favos empilhados dentro de uma cavidade ou cobertos por uma parede do próprio papel ou, em algumas espécies, de barro.

Os Polistinae são eussociais, com diferenciação morfológica nula a leve entre operárias e rainhas. As espécies dos gêneros mais basais (*Polistes* Latreille, *Mischocyttarus* Saussure) normalmente possuem somente uma rainha por colônia e os ninhos são fundados por uma fêmea solitária ou um pequeno grupo delas e as colônias são relativamente pequenas. Nos gêneros restantes, é comum a convivência de várias rainhas; os ninhos são fundados por enxames de rainhas e operárias e tendem a ser muito populosos. Os vespídeos sociais são bem conhecidos pela agressividade com a qual defendem os seus ninhos e as formas e cores de muitas espécies constituem o padrão básico de vários complexos miméticos abarcando numerosas famílias em várias ordens de insetos (West-Eberhard *et al*. 1995).

No Brasil, estão presentes 54 gêneros e cerca de 740 espécies (Hermes *et al*. 2020). As espécies brasileiras de Masarinae e Gayellinae podem ser identificadas com as chaves de Hermes & Garcete-Barrett (2009) e Silveira (2015), e os gêneros neotropicais de Eumeninae, com as chaves de Carpenter & Garcete-Barrett (2002) e Sarmiento & Carpenter (2006). Embora várias espécies novas e mudanças taxonômicas tenham sido propostas nas últimas décadas, a revisão de Richards (1978) permite a identificação de grande parte das espécies de Polistinae da fauna brasileira.

Chave para as subfamílias

1. Ápice da célula marginal da asa anterior amplamente afastado da margem costal. Asa anterior com duas ou três células submarginais e sem capacidade de dobrar-se longitudinalmente **2**

— Ápice da célula marginal da asa anterior pouco ou não afastado da margem costal. Asa anterior sempre com três células submarginais e com capacidade de dobrar-se longitudinalmente **3**

2(1). Asa anterior com duas células submarginais. Primeiro segmento metassomal não peciolado. Porção posterior do escutelo projetada sobre o metanoto ..... **Masarinae**

— Asa anterior quase sempre com três células submarginais. Primeiro segmento metassomal formando um longo pecíolo. Porção posterior do escutelo não projetada sobre o metanoto ..... **Gayellinae**

3(1). Cantos posteriores do mesoscuto distintamente projetados para trás, lateralmente às axilas, na forma de uma estreita projeção (paratégula) situada no nível da tégula. Garras tarsais fendidas. Coxas posteriores com carena longitudinal dorsal **4**

— Cantos posteriores do mesoscuto desprovidos de paratégulas ou, quando projeção presente, esta muito curta e situada abaixo da tégula. Garras tarsais simples. Coxas posteriores sem carena longitudinal dorsal ..... **Polistinae**

4(3). Formato do primeiro segmento metassomal variável, quando peciolado a largura máxima situada na porção posterior do segmento. Segundo segmento metassomal sem estrangulamento basal evidente e, quando presente, encoberto pela porção posterior do primeiro segmento. Perna média com um esporão tibial ..... **Eumeninae**

— Primeiro segmento metassomal formando um pecíolo longo, sua largura máxima situada na porção central do segmento (ou seja, extremidades anterior e posterior mais estreitas do que porção central). Estrangulamento anterior do segundo segmento metassomal exposto, não encoberto pelo pecíolo. Perna média com um ou dois esporões tibiais .... **Zethinae**

ICHNEUMONOIDEA

As vespas icneumonoideas formam um grupo monofilético bem definido, consistentemente recuperado nas filogenias de Hymenoptera recentes (Sharkey 2007; Heraty *et al.* 2011; Peters *et al.* 2017 e outras), sendo tipicamente diferenciadas dos outros Apocrita não-Aculeata pelo corpo normalmente esguio, antenas longas (normalmente com mais de 11 flagelômeros), venação normalmente relativamente completa, com célula costal ausente ou obliterada (C e Sc+R normalmente fundidas ou adjacentes), esterno metasomal I (correspondente ao pecíolo) dividido com porção posterior fracamente esclerosada. Representantes são encontrados em todo o mundo. A superfamília inclui tanto idiobiontes quanto cenobiontes, ecto- e endoparasitoides, com diversos modos de vida (parasitoides de ovos, larvas, pupas, ovo-larvais, ovo-pupais, larvais-pupais, e mesmo de adultos), de forma que o grupo é objeto de uma quantidade considerável de estudos sobre a evolução das estratégias de parasitismo e suas implicações morfofisiológicas (Quicke 1997). Destaca-se também a evolução da associação mutualista com polidnavírus tanto em Braconidae (bracovirus) quanto em Ichneumonidae (ichnovirus), que, com base em sequências de DNA viral, parece ter evoluído independentemente nas duas famílias (Strand & Burke 2014, 2015).

Duas famílias são atualmente reconhecidas: Braconidae e Ichneumonidae. Alguns autores se referem a Aphidiidae e Apozygidae (que são consideradas subfamílias de Braconidae), Agriotypidae e Paxylommatidae (que são tratadas como subfamílias de Ichneumonidae; Paxylommatinae também pode ser referida como Hybrizontinae). Mais recentemente, Quicke

et al. (2020a) propuseram o reconhecimento de uma terceira família, Trachypetidae, um grupo restrito à Austrália até então posicionado como uma subfamília de Braconidae. A distinção entre Braconidae e Ichneumonidae frequentemente é feita com base na veia transversal 2m-cu da asa anterior (quase sempre ausente em Braconidae, quase sempre presente em Ichneumonidae) e a veia Rs+M (quase sempre presente em Braconidae, separando as células 1M e 1R1, e ausente em Ichneumonidae). Nas espécies ápteras, é possível observar a condição relativa dos tergos metassomais II e III (quase sempre suturados e imóveis em Braconidae, exceto Aphidiinae, e móveis em Ichneumonidae). No entanto, mesmo o posicionamento de alguns táxons entre as duas famílias tem sido questionado com base em evidências moleculares. Quicke *et al*. (2020b) apresentaram evidências moleculares de que Masoninae, até então tratada como subfamília de Braconidae (uma posição mantida aqui), pertenceria a Ichneumonidae. O primeiro registro de Masoninae para o Brasil foi publicado por Quicke *et al.* (2019).

Note-se que existem variações na nomenclatura utilizada para a venação alar em Ichneumonoidea, as quais foram revisadas e discutidas por Eady (1974) e também ilustradas em Fernández & Sharkey (2006), o que afeta algumas das chaves de identificação disponíveis na literatura. O livro de Quicke (2015) apresenta uma revisão bastante completa do conhecimento produzido sobre a superfamília, incluindo discussões sobre biologia, história natural, morfologia, sistemática e ecologia.

Braconidae (Fig. 27.67). Esta é uma das maiores famílias de Hymenoptera, com cerca de 23.000 espécies descritas (Chen & Van Achterberg 2019). No Brasil, são conhecidas 28 subfamílias de Braconidae, com 209 gêneros e 900 espécies (Shimbori *et al.* 2019). A distribuição é cosmopolita; até meados dos anos 2000 acreditava-se que Braconidae, assim como Ichneumonidae, era mais diversa em regiões temperadas, mas publicações recentes indicam que na realidade a disparidade no número de espécies descritas é mais provavelmente devida ao pouco conhecimento proporcional da fauna tropical (Jones *et al.* 2009; Santos & Quicke 2011; Quicke 2012). A maioria destas vespas costuma ser coletada através de armadilhas (sobretudo Malaise e Moericke), varredura, ou criação em laboratório de potenciais hospedeiros, principalmente lepidópteros imaturos. Algumas espécies de hábitos noturnos tendem a ser capturadas em armadilhas luminosas.

A classificação dos Braconidae em subfamílias tem variado, com alguns autores reconhecendo até 50, mas frequentemente se separam dois grupos: "ciclóstomas" (em que o labro e parte inferior do clípeo são côncavos em relação à margem dorsal das mandíbulas, formando uma cavidade oral arredondada) e "não-ciclóstomas" (em que o labro normalmente é recoberto pelo clípeo, sendo que a cavidade oral não é arredondada). As discussões mais recentes a partir da filogenia tendem a indicar alguns grupos relativamente consistentes de subfamílias (Quicke 2015): "afidiinoides" (como Aphidiinae, endoparasitoides primários de pulgões); "ciclóstomos" ectoparasitoides (como Braconinae, Doryctinae e Hormiinae, parasitoides de Coleoptera, Lepidoptera e Hymenoptera fitófagos) ou endoparasitoides (como Alysiinae e Opiinae, em Diptera, e Rogadinae, em Lepidoptera); "não-ciclóstomos microgastroides" (como Micrograstrinae, Cardiochilinae e Cheloninae, majoritariamente endoparasitoides cenobiontes de lepidópteros); e "não-ciclóstomos helconoides" (como Helconinae, na maioria endoparasitoides cenobiontes de besouros, especialmente Chrysomelidae e Curculionidae, além de lepidópteros; Agathidinae, que são endoparasitoides de lepidópteros, e Euphorinae, que atacam várias ordens). A associação com bracovirus (polidnavírus), que afetam o sistema imune dos hospedeiros, foi detectada em espécies do terceiro grupo ("microgastroides"). Mudanças recentes na classificação foram discutidas em contexto filogenético por Sharanowski *et al.* (2011) e Chen & Van Achterberg (2019) apresentam um histórico detalhado da sistemática do grupo.

A grande maioria dos Braconidae cuja biologia é conhecida é parasitoide larval de insetos holometábolos, incluindo minadores, galhadores, broqueadores e enroladores de folhas. As maiores exceções são Aphidiinae (parasitoides de pulgões) e Euphorinae, que além de Coleoptera (inclusive adultos), têm entre seus hospedeiros Hymenoptera sociais, Hemiptera, Psocoptera e Orthoptera. Fitófagos que se alimentam de sementes, inquilinos e mesmo indutores de galhas são conhecidos em Doryctinae e Mesostoinae. Quicke (2015, capit. 12) apresenta uma revisão detalhada do conhecimento acumulado sobre relações filogenéticas, classificação, interações biológicas e desenvolvimento de cada uma das subfamílias reconhecidas. Aphidiinae, Braconinae e Microgastrinae são notáveis pela sua importância em programas de controle biológico. *Cotesia* Cameron (Microgastrinae) é um dos poucos exemplos de parasitoides cuja produção massal e distribuição com esse propósito está bem estabelecida no Brasil (Botelho & Macedo 2002).

Quando a literatura é consultada a respeito da biologia, é importante ter em mente que os conceitos de diversas subfamílias têm sofrido mudanças nos últimos 20 anos (por exemplo, Agathidinae referenciados como Braconinae, e muitas alterações nas composições de Rogadinae, Hormiinae, Doryctinae, entre outros) (ver seções introdutórias sobre cada subfamília em Wharton *et al.* 2017). Para identificação de espécies, é recomendável sempre o contato com um especialista, uma vez que a literatura a respeito de hospedeiros está repleta de registros incorretos ou imprecisos (Shaw 1994; Noyes 1994). Wharton *et al.* (1997, 2017) contém chaves de identificação para subfamílias e gêneros das Américas (note-se que várias subfamílias estão ali agrupadas sob Hormiinae e Helconinae); Campos & Sharkey (2006) contém uma chave resumida para subfamílias registradas na Região Neotropical; van Achterberg (1993) fornece uma chave para subfamílias de todo o mundo. Versões interativas de chaves para subfamílias e gêneros foram disponibilizadas em inglês e espanhol por Sharkey (2011). Wharton & Yoder (2003) fornecem chaves interativas para identificação de parasitoides associados a moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae), incluindo vários braconídeos. Dada a precariedade de conhecimento da fauna neotropical, e considerando-se as revisões recentes nas delimitações das subfamílias de Braconidae, recomenda-se a consulta das ferramentas citadas acima com abrangência mais completa.

Ichneumonidae (Figs 27.68-69). Esta família inclui o maior número de espécies descritas em Hymenoptera, cerca de 25.000 (Wahl 2015), com estimativas de que existam entre 60 e 100 mil (Gauld 2002). No Brasil, são conhecidas 28 das 39 subfamílias reconhecidas em Wahl (2015), 228 gêneros e 953

espécies (Fernandes *et al.* 2019). Apesar do número de espécies conhecidas para as regiões Paleártica e Neártica ser quase 5 vezes maior que para os neotrópicos (aproximadamente 3.000, com base em dados de Yu & Horstmann 1997), o que já foi atribuído a uma "distribuição anômala" de biodiversidade, atualmente acredita-se que isso seja apenas reflexo da falta de conhecimento da biodiversidade neotropical, especialmente tocante a espécies menores e cenobiontes (Jones *et al.* 2009; Santos & Quicke 2011; Veijalainen *et al.* 2012; Quicke 2012). Métodos de coleta comuns incluem varredura, armadilhas Malaise e Moericke. Em geral, Ichneumonidae são bons voadores, de forma que são frequentemente capturados em armadilhas de interceptação de voo. Certos grupos são também atraídos por armadilhas de luz. Algumas espécies chamam a atenção em campo devido ao seu padrão de cor do corpo e das asas, ou por mimetizarem outras espécies mais agressivas (vespas sociais ou pompílideos, por exemplo); muitas apresentam dimorfismo sexual na coloração. Além disso, as espécies de Rhyssinae estão entre os maiores himenópteros existentes devido à grande extensão de seu ovipositor (142 mm em *Megarhyssa atrata*), adaptado para alcançar larvas de Siricidae e demais hospedeiros que se localizam dentro de troncos de árvores.

A maioria das espécies de Ichneumonidae são parasitoides de formas imaturas de insetos holometábolos. No entanto, há espécies consideradas predadoras (como aquelas que consomem os ovos no interior dos ovissacos de aranhas, ou que atravessam células de ninhos de himenópteros sociais, consumindo suas larvas), hiperparasitoides facultativos e fitófagos facultativos (inquilinos em galhas ou consumindo provisões de ninhos de abelhas). Existe uma boa quantidade de estudos a respeito de aspectos biológicos desta família em comparação a outros grupos de himenópteros não-aculeados, incluindo correlações entre nicho do hospedeiro e morfo-fisiologia da oviposição do parasitoide. Quicke (2015) apresenta um apanhado do estado atual de conhecimento das relações filogenéticas, relacionando com a biologia de cada subfamília. Com base nas filogenias mais recentes, são reconhecidos pelo menos três agrupamentos de subfamílias: "ichneumoniformes", "ophioniformes" e "pimpliformes". O grupo das subfamílias ichneumoniformes (p. ex. Ichneumoninae, Cryptinae) consiste em geral de ecto- ou endoparasitoides de Lepidoptera; porém, Cryptinae apresenta uma diversidade maior de hábitos (ectoparasitoides, endoparasitoides ou predadores de ovos) e hospedeiros (Coleoptera, Hymenoptera e Lepidoptera, Araneae e Pseudoscorpionida), vários deles ilustrados e descritos por Clausen (1940) e Askew (1971). Tem-se incluído neste grupo também Pedunculinae, que parasita aracnídeos, e Brachycyrtinae, associado com Neuroptera. Ao menos um gênero, *Agriotypus* (paleártico, Agriotypinae) oviposita em Trichoptera, dentro d'água. O grupo das subfamílias ophioniformes (Ophioninae, Anomaloninae, Banchinae, Ctenopelmatinae, Cremastinae, Campopleginae, Tersilochinae e outras) é essencialmente formado por endoparasitoides, a maioria atacando Hymenoptera basais, embora haja grupos que parasitem Lepidoptera e Coleoptera. Partículas virais tipo polidnavirus (ichnovirus) associadas com o processo de parasitismo foram detectadas neste grupo, em Campopleginae e Banchinae. O grupo de subfamílias pimpliformes (Pimplinae, Rhyssinae, Diplazontinae, Orthocentrinae e outras) reúne uma maioria de endoparasitoides de Diptera; entretanto, Pimplinae apresenta diversidade também de hábitos e hospedeiros, e Rhyssinae são ectoparasitoides de himenópteros e besouros xilófagos. Aparentemente não se tem registro de representantes desta família atacando insetos hemimetábolos.

Devido à frequência com que ocorre o hiperparasitismo, à baixa especificidade para hospedeiros comumente associada aos ectoparasitoides, e à frequente necessidade de fontes de nutrição e abrigo para os adultos, não há muitos casos de Ichneumonidae utilizados com sucesso em programas de controle biológico clássico ou inundativo; algumas espécies de cenobiontes foram estudadas para uso principalmente contra lepidópteros e coleópteros (Palácio & Wahl 2006). No entanto, estas vespas representam importantes elementos da fauna de inimigos naturais relevantes para o controle biológico natural e por conservação em agroecossistemas (Altieri *et al.* 1993; Aguiar-Menezes & Silva 2011).

A classificação de Ichneumonidae tem particularidades devido à abordagem de nomenclatura adotada por Townes, cujos quatro volumes monográficos (Townes 1969, 1970a,b, 1971) constituem parte significativa da base da literatura taxonômica atual sobre o grupo. Townes não seguia as regras de nomenclatura convencionadas pelo ICZN, especialmente em relação à prioridade de nomes de nível de família, de forma que várias subfamílias são conhecidas por mais de um nome. Gauld (1995d), Palácio & Wahl (2006) e Quicke (2015) resumiram didaticamente essas diferenças em relação aos nomes atualmente aceitos. Ao longo das últimas décadas, uma quantidade considerável de mudanças também ocorreu em relação ao status de diversas subfamílias, tribos e o enquadramento de vários gêneros. No entanto, o catálogo e chave de Townes & Townes (1966) ainda servem como base para várias das chaves disponíveis atualmente; as publicações de Gauld sobre a fauna da Costa Rica (Gauld 1991, 1995d, 1997, 2000; Gauld *et al.* 1998, 2002) e de Wahl (2015) para gêneros da região Neártica também constituem importantes recursos para identificação de material brasileiro. Wahl (2015) inclui também chaves amplamente ilustradas para subfamílias encontradas na América do Norte e América Central (http://www.amentinst.org/GIN/Subfamily_Key/Subfamily_key_1_2015.08.17.pdf). Um catálogo mundial foi publicado por Yu & Hortsmann (1997); a versão digital correspondente (Yu 2012, em https://web.archive.org/web/20180906195542/http://www.ichneumonoidea.name/) encontra-se desativada no momento da produção deste texto (a lista de nomes da versão de 2009 foi incorporada ao Catalogue of Life, www.catalogueoflife.org). É possível realizar a identificação da maior parte das subfamílias com registro no Brasil utilizando-se as chaves citadas acima, atentando-se para as recentes mudanças na delimitação de várias delas.

CYNIPOIDEA

O reconhecimento da superfamília Cynipoidea como um grupo natural e sob o escopo adotado atualmente remonta a classificações propostas na segunda metade do século XIX. Em contraponto, a classificação interna do grupo somente começou a se consolidar nos últimos 25 anos, com a condução de análises formais investigando as relações filogenéticas entre os subgrupos principais (Ronquist 1995a, 1999). Uma sinopse para toda a superfamília foi publicada por Buffington *et al.* (2020), tendo

sido mantida a classificação proposta por Ronquist (1995a), com cinco famílias viventes sendo reconhecidas: Austrocynipidae, Ibaliidae, Liopteridae, Figitidae e Cynipidae. Os Cynipoidea são informalmente divididos em dois grupos, os macrocinipoideos, contendo as três primeiras dessas famílias, e os microcinipoideos, contendo Figitidae e Cynipidae (Ronquist 1995a). As análises baseadas em dados morfológicos dão suporte à monofilia dos microcinipoides, ao passo que os macrocinipoideos constituiriam um grado basal (Ronquist 1995a, 1999).

Liopteridae e Figitidae têm ocorrência natural no Brasil, ao passo que a presença de Ibaliidae se deve à introdução recente de uma espécie de *Ibalia* Latreille. Cynipidae possivelmente também está presente, porém sem registros confirmados (ver abaixo). Trabalhos importantes para uma introdução à taxonomia de Cynipoidea na região Neotropical são as respectivas seções em Fernández & Sharkey (2006) e em Hanson & Gauld (2006) e a sinopse de Buffington *et al*. (2020) para a fauna mundial.

Cynipidae. Constitui um grupo diverso no hemisfério norte e com uma grande riqueza de vespas indutoras de galhas em plantas. Contém 83 gêneros e mais de 1.570 espécies, sendo representada na porção sul da América do Sul apenas pelas tribos Eschatocerini e Paraulacini e por espécies introduzidas de Cynipini, Pediaspini e Phanacidini (Liu & Ronquist 2006; Pujade-Villar & Hanson 2006). Não existe nenhum registro confirmado de Cynipidae no Brasil, embora a literatura mais antiga indique sua presença no país, principalmente por incluir *Myrtopsen* Rübsaamen (Thrasorinae, Figitidae) nessa família. É possível, entretanto, que no futuro pelo menos uma espécie de *Eschatocerus* Mayr venha a ser coletada no Brasil, uma vez que sua planta hospedeira, *Acacia caven* (Molina) Molina (Fabaceae), conhecida popularmente como espinilho, tem ocorrência no Rio Grande do Sul. O gênero *Eschatocerus*, encontrado na Argentina e Uruguai, está associado a plantas dos gêneros *Prosopis* e *Acacia*, induzindo grandes galhas em seus ramos (Díaz 1980; Nieves-Aldrey & San-Blas 2015).

Figitidae (Figs 27.74-75). Grupo bastante diverso e distribuído em todo o mundo, a família Figitidae tem mais de 130 gêneros e quase 1.400 espécies descritas (Ronquist *et al*. 2006). A maior parte da riqueza da família está contida na subfamília Eucoilinae, que contém cerca de 50% das espécies descritas. Das 12 subfamílias atualmente reconhecidas (Buffington *et al*. 2020), oito estão presentes na América do Sul (Anacharitinae, Aspicerinae, Charipinae, Emargininae, Eucoilinae, Figitinae, Plectocynipinae e Thrasorinae), das quais, apenas Plectocynipinae não ocorre no Brasil.

As informações disponíveis indicam que todos os figitídeos são parasitoides, podendo ser divididos em três grupos quanto à biologia: (1) parasitoides de larvas cecidógenas em galhas causadas por Cynipidae e Chalcidoidea (Euceroptrinae, Mikeiinae, Parnipinae, Plectocynipinae e Thrasorinae); (2) parasitoides de himenópteros e neurópteros que atacam afídeos e psilídeos (Anacharitinae e Charipinae); (3) parasitoides de larvas de Diptera que se desenvolvem dentro de tecido vegetal ou de matéria orgânica em decomposição (demais subfamílias) (Ronquist *et al*. 2006). Na região Neotropical, os figitídeos são abundantes e podem ser obtidos em armadilhas Malaise, armadilhas de interceptação de voo e por coleta ativa por varredura, bem como pela criação de seus hospedeiros. Os poucos estudos de biologia da família no Brasil têm envolvido principalmente Eucoilinae associados às moscas-das-frutas (como Guimarães *et al*. 1999; Guimarães & Zucchi 2004) e a moscas que se desenvolvem em fezes de bovinos (por exemplo, Díaz *et al*. 2000; Marchiori 2008).

De acordo com De Santis (1980), a fauna brasileira de Figitidae contém 69 espécies, e, mais recentemente, Díaz *et al*. (2002) citam 83 espécies. Não há revisão moderna para toda a família na região Neotropical que permita a identificação até gênero de todas as subfamílias, embora a revisão de Weld (1952) ainda possibilite a identificação de parte dos grupos. Revisões contendo chaves para gêneros e espécies de algumas subfamílias são indicados em Buffington *et al*. (2020).

Chave para as subfamílias, adaptada de Ros-Farré & Pujade-Villar (2007)

1. Escutelo com uma placa dorsal distintamente elevada em relação ao restante da superfície do escutelo, placa com contorno oval, em forma de gota ou alongada; superfície da placa escutelar com um orifício glandular situado no centro ou na metade posterior da placa ..... **Eucoilinae**

— Escutelo com formato diferente ou, se com região central elevada, nunca formando uma placa equipada com orifício glandular na superfície dorsal **2**

2(1). Cabeça, em vista frontal, com contorno triangular; porção ocupada pelas peças bucais relativamente reduzida. Mandíbulas pequenas e amplamente sobrepostas. Placa pronotal vertical e definida por uma carena contínua de um lado a outro do pronoto ..... **Anacharitinae**

— Cabeça, em vista frontal, com contorno quadrado ou arredondado; porção ocupada pelas peças bucais relativamente ampla. Mandíbulas maiores e com reduzida sobreposição. Carenas pronotais, quando presentes, não unidas na porção dorsal do pronoto **3**

3(2). Porção medial da face com uma depressão oval conspícua abaixo dos alvéolos antenais. Tergo metassomal II com formato peculiar, porção dorsal alongada e projetada para trás sobre tergo III, porções laterais estreitas, margem posterior do tergo com contorno côncavo ..... **Aspicerinae**

— Depressão facial ausente. Tergo metassomal II não modificado, porção dorsal apenas levemente projetada para trás, margem posterior do tergo com contorno convexo **4**

4(3). Notaulos usualmente completamente ausentes. Superfície do corpo usualmente lisa e brilhante, sem esculturação evidente. Vespas pequenas, em geral corpo com 1 mm de comprimento **5**

— Notaulos quase sempre pelo menos parcialmente presentes. Mesoscuto e mesopleura com pelo menos alguma escultura-ção evidente. Vespas maiores **6**

5(4). Margem apical da asa anterior com forte reentrância, tornando o ápice da asa bilobado. Escutelo alongado, frequentemente com uma carena submedial delimitando uma área oval central ..... **Emargininae**

— Margem apical da asa anterior sem reentrância, ápice da asa não bilobado. Escutelo semiglobular, sem uma carena submedial delimitando uma área oval central ..... **Charipinae**

6(4). Sulco supra-alveolar ausente. Tergo metassomal I bem evidente, formando um anel ou colar fortemente esclerosado, sua superfície de modo geral carenada longitudinalmente .... **Figitinae**

— Com um sulco semicircular acima do alvéolo antenal. Tergo metassomal I, quando visível, nunca em forma de anel fortemente esclerosado, sua porção dorsal reduzida e com superfície lisa ..... **Thrasorinae**

Ibaliidae (Fig. 27.72). Os ibalídeos constituem um pequeno grupo com três gêneros e 19 espécies, distribuído originalmente nas regiões Holártica e Oriental (Liu & Nordlander 1994; Ronquist 1995b). São vespas relativamente grandes, com cerca de 10 a 20 mm de comprimento, e que parasitam imaturos de Siricidae (Liu & Nordlander 1994). As espécies foram revistas por Liu & Nordlander (1994). *Ibalia leucospoides* (Hochenwarth), de distribuição holártica, foi introduzida no Brasil aparentemente de modo acidental juntamente com o seu hospedeiro, a vespa-da-madeira *Sirex noctilio* Fabricius (Carvalho 1993).

Liopteridae (Fig. 27.73). Formam uma pequena família, com 10 gêneros e 182 espécies, amplamente distribuída no mundo, com a maioria das espécies sendo encontradas nas regiões tropicais. São vespas relativamente grandes (5 a 15 mm de comprimento), porém raramente coletadas (Ronquist 1995b, 2006b). Pouco se conhece sobre a biologia da família e as evidências indiretas sugerem parasitismo de larvas de Coleoptera vivendo em tecido vegetal (Ronquist 1995b). A filogenia e classificação de Liopteridae foram investigadas por Ronquist (1995b), que reconheceu quatro subfamílias. Contudo, análises mais recentes com dados filogenômicos mostram que os Euceroptrinae, um pequeno grupo neártico atualmente alocado em Figitidae, saem como grupo-irmão de Liopteridae (Blaimer *et al*. 2020), o que justificaria a mudança de escopo de Liopteridae para abarcar também essa subfamília adicional.

As duas subfamílias presentes na região Neotropical, Mayrellinae e Liopterinae, têm ocorrência no Brasil. A identificação dos gêneros pode ser feita com as chaves de Ronquist (1995b, 2006b). Em Mayrellinae, a única espécie brasileira foi descrita por Liu *et al*. (2007). As espécies descritas de Liopterinae, um grupo restrito à região Neotropical com três gêneros, todos presentes no Brasil, podem ser identificadas pelos trabalhos de Hedicke & Kerrich (1940) e Pujade-Villar *et al*. (2000). De Santis (1980) catalogou 26 espécies para a fauna brasileira. Entretanto, considerando a lista apresentada por Ronquist (1995b) e espécies propostas mais recentemente (Pujade-Villhar *et al.* 2000; Liu *et al*. 2007), pelo menos 30 espécies estão registradas no país.

PLATYGASTROIDEA

As famílias platigastroideas com frequência eram incluídas entre os proctotrupoideos (Riek 1970; Gauld & Bolton 1988). Masner (1956) já havia sugerido sua separação, o que é suportado por características exclusivas como a estrutura de seu ovipositor e como ele se move em relação ao metassoma, em alguns casos havendo adaptações visíveis externamente como extensões dos tergos ou esternos metassomais para abrigar o ovipositor, e a ausência dos espiráculos (supostamente devido ao mecanismo de eversão tipo "fole"); também são característicos os sensores basicônicos na clava antenal das fêmeas, que aparentemente podem ter função secretora além de receptora (Austin *et al.* 2005; Masner & Arias-Penna 2006).

Análises recentes suportam a superfamília como monofilética e dentro de um grupo maior, Proctotrupomorpha, em que estão incluídos não só os Proctotrupoidea *s.s.* como também Diaprioidea, Mymarommatoidea, Chalcidoidea e Cynipoidea (Sharkey *et al.* 2012; Peters *et al.* 2017 e outros). Normalmente são reconhecidas duas famílias: Platygastridae e Scelionidae (Masner 1993a), mas estudos moleculares indicaram que Platygastridae tornaria Scelionidae parafilética (Murphy *et al*. 2007; Masner *et al.* 2007), embora a amostragem taxonômica e o suporte fossem baixos. Sharkey (2007) sinonimizou Scelionidae sob Platygastridae, reconhecendo apenas uma família em Platygastroidea. Porém, considerando a opção de especialistas no grupo em mantê-las separadas até que evidência filogenética mais robusta seja acumulada (Talamas & Buffington 2015; Popovici *et al.* 2017), e sua indicação de que dados não publicados possam de fato suportar a distinção das duas famílias, optamos por tratá-las aqui separadamente. DeSantis (1980) e Loiácono & Margaría (2002) catalogaram as espécies registradas no Brasil, incluindo distribuição e putativos hospedeiros. Arias (2002) listou os gêneros e espécies conhecidos da região Neotropical.

Platygastridae (Fig. 27.70). São conhecidos cerca de 70 gêneros e pouco mais de 2.000 espécies (Johnson 2019), encontrados em todo o mundo; normalmente são coletados com armadilhas (Malaise, Malaise suspensas, Moericke); muitos foram obtidos com fumigação de dossel e varredura em diversos ambientes. No Brasil, foram registrados apenas 8 gêneros e 21 espécies (Oliveira 2019), embora esteja claro que um número muito maior esteja por ser descrito (p. ex. Maia & Azevedo 2001, 2009). São vespas pequenas (1 a 2mm de comprimento, raramente até 5 mm devido à extensão do metassoma), de coloração preta ou acastanhada. O metassoma pode apresentar projeções que chamam a atenção do observador, como em *Inostemma* Haliday.

A maioria das espécies são endoparasitoides cenobiontes solitários ou gregários; Platygastrinae normalmente associados a Cecidomyiidae (Diptera) galhadores, e Sceliotrachelinae também obtidos de cochonilhas, moscas-brancas (Hemiptera Sternorrhyncha), cigarrinhas fulguroideas (Hemiptera Auchenorrhyncha), gorgulhos e outros besouros (Coleoptera). *Parabaeus lenkoi* De Santis é um registro distinto uma vez que foi obtida em associação com a formiga *Discothyrea sexarticulata* Borgmeier (Formicidae) (De Santis 1960). Normalmente a oviposição é feita em ovos e o adulto emerge de pupas ou estágios ninfais avançados, embora existam parasitoides idiobiontes de ovos (por exemplo, espécies de *Fidiobia* associadas a gorgulhos) (Austin *et al.* 2005). As larvas de primeiro ínstar podem apresentar morfologia distinta ("ciclopiforme") (Clausen 1940; Gauld & Bolton 1988). A ocorrência de poliembrionia foi documentada para *Platygaster zosine* Walker. Poucas espécies foram estudadas ou liberadas com vistas ao controle biológico; p. ex. *Fidiobia dominica* Evans tem sido estudada para controle do gorgulho-dos-citros, *Diaprepes abbreviatus* L. (Coleoptera: Curculionidae) (Duncan *et al.* 2007).

Masner & Arias-Penna (2006) apresentaram uma chave e comentários para as subfamílias; chaves de interesse específico (por exemplo, para espécies associadas a determinado hospedeiro ou grupo de hospedeiros) encontram-se dispersas na literatura. Masner & Huggert (1989) revisaram os gêneros anteriormente classificados em Inostemmatinae e os redistribuíram entre as duas subfamílias atualmente reconhecidas. Vlug (1995) catalogou as espécies conhecidas do mundo; dados taxonômicos, de distribuição e literatura também podem ser obtidos no catálogo digital em hol.osu.edu (Johnson 2019).

Scelionidae (Fig. 27.71). Esta é a maior família em termos de riqueza de espécies entre aquelas já classificadas como "procto-

trupoideos" (Masner 1995), com cerca de 195 gêneros e mais de 4.000 espécies descritas (Johnson 2019). No Brasil, são conhecidos 29 gêneros e 111 espécies (Oliveira 2019). São reconhecidas três subfamílias: Scelioninae, Teleasinae e Telenominae; embora mais de 90% das espécies estejam em Scelioninae, a maior parte do que é conhecido sobre a biologia deste grupo é baseado em espécies de Telenominae. Em geral são vespas escuras, castanhas ou alaranjadas-avermelhadas, raramente com brilho metálico, medindo 0,5 a 2,5 mm de comprimento, embora algumas espécies constituam exceções e alcancem 10 mm de comprimento.

São exclusivamente parasitoides de ovos, normalmente solitários. Há uma série de estudos documentando os vários mecanismos utilizados por fêmeas para localizar o hospedeiro e para prevenir a ocorrência de superparasitismo, incluindo marcação com feromônios, marcação física, bem como teratócitos (Vinson 1972; Godfray 1993; Masner 1995; Strand 2014; Konopka *et al.* 2018). Aparentemente não há registro de observação direta de hiperparasitoides, embora haja alguma evidência de hiperparasitismo facultativo com base na presença de mecônio, diferenças no formato de orifícios de saída, etc. Muitos são altamente específicos; o hábito do corpo é bastante variável na família e tende a estar associado com o formato do ovo do hospedeiro. Os escelionídeos atacam uma vasta gama de hospedeiros, incluindo aranhas (Arachnida: Araneae), Orthoptera, Heteroptera, Lepidoptera e Coleoptera (Masner 1993a). A larva de primeiro ínstar, teleaforme, é característica para a família e apresenta mandíbulas bem desenvolvidas (ilustrada e descrita em Clausen 1940). Espécies de *Telenomus* Haliday e *Trissolcus* Ashmead são especialmente importantes economicamente; são usadas no controle biológico de Lepidoptera e de diversos percevejos (Hemiptera: Pentatomidae) (Corrêa-Ferreira & Moscardi 1996; Orr 1998; Corrêa-Ferreira 2002); Lomer *et al.* (2001) também mencionam *Scelio* para controle de gafanhotos (Orthoptera).

Austin *et al.* (2005) revisaram as informações disponíveis sobre o histórico taxonômico, estudos filogenéticos, morfológicos e biológicos para a família. Masner & Arias-Penna (2006) resumiram as informações disponíveis sobre a história natural de diversas espécies, apresentaram uma chave e diagnoses para subfamílias e uma chave para as tribos de Scelioninae. Masner (1976b) apresentou uma chave para gêneros do mundo; uma versão para gêneros da Costa Rica consta em Masner (1995). Johnson (1992) e Vlug (1995) catalogaram as espécies do mundo; essas informações estão entre os dados disponíveis digitalmente em hol.osu.edu (Johnson 2019).

PROCTOTRUPOIDEA

Estas vespas parasitoides tendem a apresentar o integumento bastante esclerosado, de coloração preta ou marrom-escura, e antenas filiformes; com exceção de Pelecinidae, os indivíduos tendem a ser pequenos, normalmente em torno de 5-8 mm de comprimento. O escopo desta superfamília tem sido alterado progressivamente há algum tempo, sendo que, em classificações mais antigas, abrangia também as famílias de Ceraphronoidea, Platygastroidea (removidas por Masner 1956; ver também Masner 1993c) e Diaprioidea (removida por Sharkey 2007). Essa abrangência tem sido contradita tanto por dados morfológicos quanto moleculares. Atualmente Proctotrupoidea no seu sentido estrito inclui as famílias Proctotrupidae, Heloridae, Pelecinidae, Peradeniidae (registrada apenas na Austrália), Proctorenyxidae (registrada apenas no leste da Ásia), Roproniidae e Vanhorniidae. Com essa configuração, o grupo tem tido bom suporte como monofilético em praticamente todas as análises filogenéticas mais recentes (Sharkey 2007; Heraty *et al.* 2011; Sharkey *et al.* 2012; Klopfstein *et al.* 2013; Peters *et al.* 2017; Tang *et al.* 2019). Naumann & Masner (1985) apresentam uma chave para famílias de Proctotrupoidea *s.l.* O catálogo em Hymenoptera Online (hol.osu.edu) (Johnson 2019) contém informações para as espécies existentes e fósseis, incluindo distribuição e hospedeiros.

Heloridae (Fig. 27.76). São conhecidas apenas 19 espécies atuais, todas no gênero *Helorus* Latreille, uma espécie fóssil de *Helorus* e nove gêneros fósseis (Johnson 2019). Somente *Helorus brethesi* Ogloblin foi mencionada por Costa Lima (1962) como provavelmente ocorrendo no Brasil, uma vez que foi descrita a partir de material da Argentina. Townes (1977b) realizou o registro formal da espécie no Brasil e indicou que sua distribuição se estenderia do norte da Argentina até sul do México. Assim como em Proctotrupidae, os tergos metassomais 2 a 4 são fundidos. São endoparasitoides de Chrysopidae (Neuroptera) do tipo larval-pupal (Clancy 1946; Masner 1995), sendo que a oviposição é feita nas larvas, mas o parasitoide apenas começa a se desenvolver após o hospedeiro iniciar a produção de seu casulo. Townes (1977b) revisou o grupo e apresentou uma chave de identificação; uma chave mais atualizada foi publicada por He & Xu (2015) cobrindo 17 das 19 espécies.

Pelecinidae (Fig. 27.77). Atualmente se conhece um gênero, *Pelecinus*, com três espécies que ocorrem apenas no Novo Mundo, revisadas por Johnson & Musetti (1999); duas delas com registro de ocorrência no Brasil (Loiácono & Margaría 2002). Porém, existem também 19 gêneros fósseis (Johnson 2019). Espécimes têm sido coletados com armadilhas tipo Moericke, Malaise e varredura. Na Mata Atlântica, foram coletados nos meses mais quentes do ano, sobretudo em janeiro (Lara & Perioto 2014). A razão sexual de *Pelecinus polyturator* (Drury) varia com a distribuição geográfica, que se estende da Argentina até o Canadá, sendo que a fração de machos se reduz na parte norte da distribuição (Johnson & Musetti 1998). Aguiar (1997) descreveu o comportamento sexual e Johnson *et al.* (1999) descreveram a larva da mesma espécie. O dimorfismo sexual é bastante evidente, principalmente devido à extensão do metassoma da fêmea, que pode chegar a 6 cm. As fêmeas utilizam seu longo metassoma para alcançar os hospedeiros, larvas de Scarabaeidae (Coleoptera) subterrâneas. As pupas são formadas externamente, sem casulo, com o ápice do metassoma inserido ventralmente na larva do hospedeiro (Lim *et al.* 1980). Este tipo de desenvolvimento apresenta semelhanças ao que ocorre em Proctotrupidae e Heloridae, o que foi usado como argumento para a classificação de Pelecinidae em Proctotrupoidea antes mesmo de análises filogenéticas mais aprofundadas corroborarem esse agrupamento.

Proctotrupidae (Fig. 27.78). Esta é a única família de Proctotrupoidea que apresenta relativa riqueza específica, com cerca de 700 espécies descritas para a fauna mundial, classificadas em 30 gêneros existentes, mais 15 gêneros fósseis (Johnson 2019). São conhecidas 12 espécies com registro de ocorrência no Brasil,

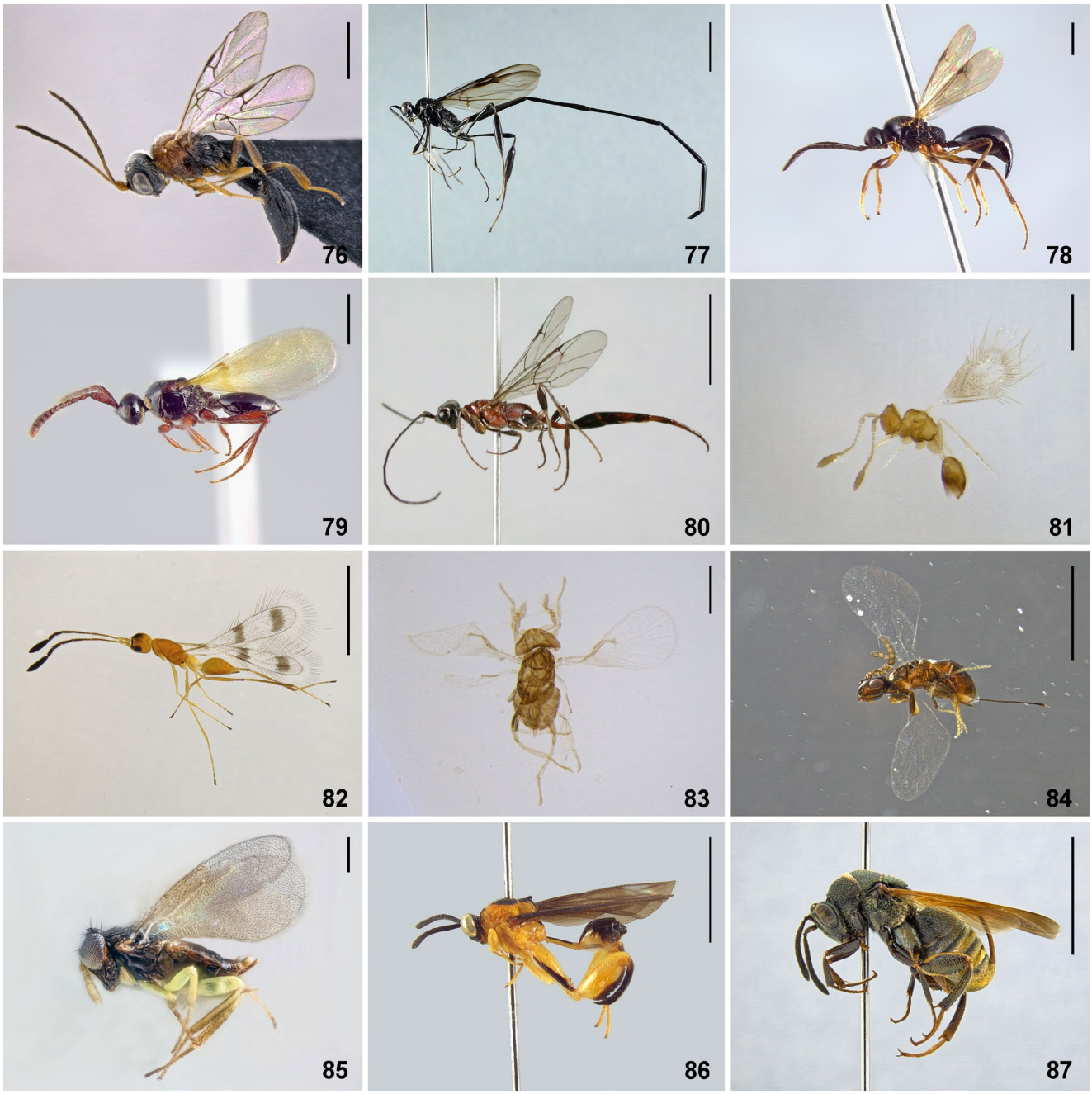
sendo 11 tratadas por Townes & Townes (1981) e uma fóssil, *Protoprocto asodes* Sharkey, da formação Santana (Darling & Sharkey 1990). Os tergos metassomais 2 a 4 são fundidos, dando ao metassoma um formato fusiforme com o ápice afilado e direcionado para baixo em muitas espécies; com frequência o pterostigma é grande e seguido de uma pequena célula marginal. São endoparasitoides solitários ou gregários de Coleoptera e Mycetophilidae (Diptera); Clausen (1940) menciona um registro incomum de obtenção a partir de um centípede. Comumente associados com madeira em decomposição e serrapilheira, razão pela qual além das armadilhas tradicionais para Hymenoptera (Malaise e Moericke), pode-se obter espécimes também em armadilhas tipo *pitfall*. As pupas são formadas externamente, sem casulo, com o ápice do metassoma inserido ventralmente na larva hospedeira. A larva e o desenvolvimento são descritos e ilustrados em Clausen (1940). Townes & Townes (1981) revisaram o grupo (incluindo Vanhorniidae como uma das subfamílias). Kolyada (2017) fornece uma lista com cópias eletrônicas de uma quantidade substancial de literatura sobre o grupo, bem como uma biblioteca de imagens (proctotrupidae.myspecies.info). Autores mais antigos (inclusive Townes) se referem a esta família como "Serphidae"; a Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) rejeitou o nome *Serphus* Schrank, 1780 em favor de *Proctotrupes* Latreille, 1796 com base na frequência de uso estabelecida na época (ICZN 1946), sedimentando o uso de Proctotrupidae.

DIAPRIOIDEA

Diaprioidea foi separada de Proctotrupoidea *s.s.* e reestabelecida mais recentemente como superfamília por Sharkey (2007) com base em uma série de análises filogenéticas desde Dowton & Austin (2001) e Castro & Dowton (2006), que indicavam que as famílias incluídas em Proctotrupoidea *sensu lato* não formariam um grupo monofilético e estariam associadas a diferentes clados dentro de Proctotrupomorpha (isto é, Chalcidoidea, Cynipoidea, Mymarommatoidea, Platygastroidea e Proctotrupoidea). Esses resultados têm sido corroborados em análises posteriores (Heraty *et al.* 2011; Sharkey *et al.* 2012; Klopfstein *et al.* 2013; Peters *et al.* 2017; Tang *et al.* 2019). Diferentemente das propostas mais recentes, aqui Diaprioidea inclui também Austroniidae, além de Diapriidae, Maamingidae e Monomachidae, como já apontado por Rasnitsyn (1980) e Masner (1993). Os diaprioideos são vespas parasitoides pequenas a médias (1 a 18 mm, normalmente entre 5 e 10 mm), com as antenas inseridas na parte superior da face, que é reta e frequentemente proeminente, como um degrau (característica menos conspícua em Ismarinae e Monomachidae, mas ainda evidente nas inserções antenais). A delimitação adotada aqui difere também do conceito de Diaprioidea utilizado por Rasnitsyn (1980), que incluía outras famílias hoje classificadas em outros grupos (como Mymaridae, Platygastridae, além dos fósseis Serphitidae). O catálogo digital em Hymenoptera Online (hol.osu.edu) (Johnson 2019) é provavelmente a fonte mais completa e atualizada de referências para o grupo.

Diapriidae (Fig. 27.79). Esta família inclui cerca de 194 gêneros e pouco mais de 2.000 espécies (Johnson 2019), incluindo diversos fósseis. São reconhecidas aqui as quatro subfamílias da classificação tradicional: Ambositrinae, Belytinae, Diapriinae e Ismarinae (contendo apenas o gênero *Ismarus* Haliday). Ismarinae foi elevada ao status de família (Sharkey *et al.* 2012), contudo os resultados das análises envolvendo dados moleculares são ambíguos quanto ao posicionamento desse grupo. Os diapriídeos são vespas escuras ou castanhas, geralmente com entre 3 e 8 mm de comprimento, prontamente reconhecidas pela inserção das antenas na parte superior da face, que é protuberante e achatada, além da venação reduzida. As espécies cuja biologia é conhecida são endoparasitoides do tipo larval-pupal ou pupal; a fêmea insere o metassoma em cavidades para procurar os hospedeiros ("*metasomal prober*" como descrito por Hanson & Gauld 1995). Ambositrinae e Belytinae estão associados a Sciaridae, Mycetophilidae e outros Diptera basais em fungos; Diapriinae foram obtidos de Diptera (Brachycera e Cyclorrhapha) e de besouros Staphylinidae (Coleoptera) (Masner 1993c); há também registros de espécies atacando formigas (Lachaud & Passera 1982; Loiácono 1987); os Ismarinae são hiperparasitoides de Cicadellidae (Hemiptera) através de larvas de Dryinidae (Hymenoptera). Em geral, Diapriidae é muito abundante e constitui parte significativa de amostras de parasitoides coletadas em folhiço (p. ex. Aguiar *et al.* 2006), bem como armadilhas tipo Moericke. Alguns gêneros são atraídos por armadilhas luminosas. Masner & Garcia (2002) revisaram os gêneros de Diapriinae do Novo Mundo. De Santis (1980) e Loiácono & Margaría (2002) catalogaram 31 gêneros e 84 espécies registradas no Brasil, incluindo distribuição e putativos hospedeiros. Quadros & Brandão (2017) revisaram os gêneros coletados na Floresta Atlântica brasileira. Masner (1976a) revisou o gênero *Ismarus* para o Novo Mundo; a chave foi atualizada para os neotrópicos em Comério *et al.* (2016). Versões digitais de diversas chaves de identificação publicadas, registros conhecidos de hospedeiros e fotografias em alta resolução estão disponíveis em www.diapriid.org (Yoder 2007).

Monomachidae (Fig. 27.80). Os monomaquídeos são vespas parasitoides de aspecto bastante distinto entre os Diaprioidea; tanto fêmeas quanto machos possuem um longo pecíolo; as fêmeas com metassoma alongado e acuminado, enquanto machos têm o gáster clavado. A coloração pode ser castanho-clara até verde clara. Aparentemente a família é de distribuição gondwânica, com o gênero *Chasca* Johnson & Musetti descrito dos Andes chilenos e peruanos, e a maioria absoluta das espécies de *Monomachus* Klug descrita dos neotrópicos (Musetti & Johnson 2004); outras 3 foram descritas da Austrália (Naumann 1985) e 2 da Nova Guiné (Musetti & Johnson 2000). São conhecidas 16 espécies para o Brasil. Perioto *et al.* (2016) relataram que em capturas com armadilhas Malaise, exemplares machos foram obtidos com muito mais frequência, e sobretudo entre os meses de junho e setembro, em áreas de floresta atlântica entre 350 m e 880 m acima do nível do mar; a distribuição geográfica e temporal parece estar bastante associada com a de hospedeiros. Assim como Diapriidae, as espécies de Monomachidae cuja biologia foi estudada são endoparasitoides de Diptera. Duas espécies de *Monomachus* estão associadas a *Chiromyza vittata* Wiedemann (Diptera: Stratiomyidae), conhecida como mosca-das-raízes ou berne-das-raízes do café. Musetti & Johnson (2004) revisaram as espécies neotropicais de *Monomachus* (sem incluir *Tetraconus* Szépligeti); Johnson & Musetti (2012) revisaram o grupo, apre-



Figuras 27.76-87. Hábito, forma adulta, vista lateral. **76**, *Helorus* Latreille, macho (Heloridae); **77,** *Pelecinus* Latreille, fêmea (Pelecinidae); **78,** *Exallonyx* Kieffer, fêmea (Proctotrupidae); **79**, *Szelenyiopria* Fabricius, fêmea (Diapriidae); **80**, *Monomachus* Klug, fêmea (Monomachidae); **81**, *Mymaromella* Girault, fêmea (Mymarommatidae); **82**, *Acmopolynema* Oglobin, fêmea (Mymaridae); **83**, *Trichogramma* Westwood, macho (Trichogrammatidae); **84**, *Pegoscapus* Cameron, fêmea (Agaonidae); **85**, *Aphelinus* Dalman, fêmea (Aphelinidae); **86**, *Conura* Spinola, fêmea (Chalcididae); **87**, *Leucospis* Fabricius, fêmea (Leucospidae). Escala = 0,2 mm para Figs 81, 83, 85; escala = 1 mm para Figs 76, 78, 79, 82, 84; escala = 5 mm para Figs 77, 80, 86, 87.

sentaram uma chave para gêneros e complementaram a chave para espécies de *Monomachus*.

MYMAROMMATOIDEA

Mymarommatidae (Fig. 27.81). Esta superfamília tem sido tradicionalmente estudada em associação com Chalcidoidea (p. ex. Gibson 1993; Gibson *et al.* 1999), embora em filogenias recentes estas duas superfamílias não necessariamente sejam recuperadas como grupos irmãos; a posição normalmente é alternada com Diaprioidea (Castro & Dowton 2006; Heraty *et al.* 2011; Sharkey *et al.* 2012; Heraty *et al.* 2013). Gibson *et al.* (2007) revisaram Mymarommatoidea, reconhecendo duas famílias e seis gêneros, sendo três deles fósseis. Os gêneros existentes atualmente estão classificados em Mymarommatidae. Embora estejam entre os menores micro-himenópteros (0,3 a 0,8mm de comprimento), Mymarommatidae são relativamente fáceis de reconhecer devido à membrana hiperoccipital em forma de fole, e, nas formas aladas, as asas anteriores com formato semelhante a uma colher ou espátula e textura reticulada. Como em outras famílias de tamanho diminuto, as asas apresentam longas cerdas marginais. O grupo é cosmopolita, sendo que Penteado-Dias & Pasenow-Braga (2002) registraram a família em terrenos

associados com o plantio de eucalipto no Brasil e Benassi *et al.* (2014) comunicaram a coleta em áreas de fruticultura. Registros incluem capturas em armadilhas tipo Malaise e Moericke, tanto em áreas de floresta úmida quanto em vegetação de mangue. A maioria dos espécimes conhecidos foram capturados em associação com hábitats úmidos e sombreados (Huber 1986). Gibson (1993) indicou que ao menos um espécime foi criado de material de orelha-de-pau (Fungi: Basidiomycota) e Huber *et al.* (2008) sugeriram que podem ser parasitoides de ovos de Psocoptera, uma hipótese confirmada pelo estudo de Honsberger *et al.* (2022). Gibson *et al.* (2007) forneceram uma chave para gêneros. Huber *et al.* (2008) revisaram as espécies de *Mymaromella* da América do Norte.

CHALCIDOIDEA

Esta é provavelmente a superfamília mais diversa em Hymenoptera em termos de morfologia e de modos de vida, além de uma das mais abundantes. Em geral, são vespas de dimensões pequenas (0,5 a 3 mm de comprimento na maioria dos casos, podendo chegar a 25 mm); a coloração e esculturação do integumento variam muito dependendo do táxon, bem como o aspecto geral do corpo, que pode apresentar modificações curiosas, como as antenas de *Kapala* Cameron (Eucharitidae) ou de *Chrysoplatycerus* Ashmead (Encyrtidae), o ovipositor de *Cameronella* Dalla Torre (Pteromalidae) e a cabeça de vespas-de-figo agaoníneas. Algumas das características mais úteis para seu reconhecimento, além do tamanho e a venação reduzida a uma veia aparente (Fig. 27.11), são a visibilidade do prepecto, de forma que o pronoto não alcança a tégula (Fig. 27.23) (com algumas exceções), e a presença de sensores longitudinais nas antenas geniculadas. Apesar da extrema variação morfológica, a superfamília tem sido consistentemente recuperada como monofilética com alto suporte nas filogenias de Hymenoptera, tendo como grupo-irmão ou Mymarommatoidea ou Diaprioidea (Gibson 1986a; Sharkey 2007; Heraty *et al.* 2011; Sharkey *et al.* 2012; Klopfstein *et al.* 2013; Peters *et al.* 2017). A distribuição deste grupo é cosmopolita. Há cerca de 23.000 espécies descritas (Noyes 2019), mas o número de espécies existentes na região neotropical é muito difícil de se estimar, tendo em vista o conhecimento taxonômico proporcionalmente muito precário e a disseminada ocorrência de espécies crípticas, contrastando com a existência de populações cujo isolamento reprodutivo é devido não à especiação, mas a microorganismos como *Wolbachia*, entre outros fatores (p. ex. revisados por Gokhman 2018). Alguns calcidoideos, como *Trichogramma* Westwood e *Nasonia* Ashmead, são organismos-modelo para estudos sobre mecanismos moleculares da determinação do sexo e a influência de endossimbiontes na genética da especiação.

Esta superfamília inclui tanto ecto- quando endoparasitoides, idiobiontes ou cenobiontes; ocorrem praticamente todos os tipos de nutrição enumerados por Hagen (1964: pp. 219-220; Grissell & Schauff 1997). Os hospedeiros conhecidos abrangem 13 ordens de insetos, além de aracnídeos (ácaros, carrapatos, aranhas, pseudoescorpiões), nematódeos galhadores (Nematoda: Anguinidae) e plantas (espécies fitófagas são conhecidas em diversas famílias, sendo que a fitofagia pode ser obrigatória ou facultativa no caso de espécies inquilinas), e há tanto parasitoides primários quanto hiperparasitoides. Diversas espécies tiveram seus ciclos de vida e genética da determinação do sexo estudados mais detalhadamente (Quicke 1997; Heimpel & deBoer 2007), com implicações para a manutenção de linhagens em laboratório. Devido à sua diversidade e distribuição, Chalcidoidea é um grupo notável tanto em termos ecológicos quanto econômicos: são elementos importantes da fauna envolvida no controle biológico natural de outros artrópodos, e uma fração considerável dos programas de controle biológico clássico e aplicado envolveram calcidoideos das famílias Encyrtidae, Aphelinidae e Trichogrammatidae (Parra *et al.* 2002). Chalcidoidea podem ser obtidos usando todos os métodos de coleta indicados nas seções introdutórias deste capítulo, sendo que os mais comumente usados são a varredura e armadilhas tipo Malaise e Moericke.

A classificação de Chalcidoidea já variou entre nove (Riek 1970) e 24 (Nikol'skaya 1952) famílias e 78 a 89 subfamílias (Heraty *et al.* 2013), tendo estabilizado em torno de 20 famílias entre o final da década de 1980 e cerca de 2010 (Bouček 1988b; Gibson 1993; Gibson *et al.* 1997; Gibson *et al.* 1999; Hanson & LaSalle 1995, 2006). Estudos filogenéticos mais recentes tornaram-se abrangentes o suficiente para que ao menos parte da classificação começasse a ser revista, especialmente com relação a famílias cuja monofilia estava sendo contestada há algum tempo, como Pteromalidae, Aphelinidae e Agaonidae *s.l.* (Gibson *et al.* 1999; Munro *et al.* 2011; Heraty *et al.* 2013). Apesar desses estudos terem corroborado a monofilia de diversas subfamílias e tribos (Heraty *et al.* 2013), a expectativa é de que haja mudanças significativas na classificação à medida que ocorra o estabelecimento de hipóteses mais sólidas sobre as relações filogenéticas entre esses grupos dentro dos próximos anos.

Revisões gerais sobre Chalcidoidea em contexto filogenético são encontradas em Gibson *et al.* (1997) e Heraty *et al.* (2013). O manual de Grissell & Schauff (1997) para famílias neárticas ainda é um dos melhores textos introdutórios, cuja chave para famílias está disponível em formato digital via Internet (Seltmann *et al.* 2013). Gibson (2013) contém também um apanhado de referências e recursos essenciais por família e região geográfica. Embora literatura especificamente para o Brasil seja escassa, chaves úteis para identificação de famílias, subfamílias e gêneros estão disponíveis em Hanson & LaSalle (1995) (Costa Rica), Bouček (1988a) (Australásia), Gibson (1993) (mundo) e Gibson *et al.* (1997) (famílias e gêneros neárticos). A versão em disco da Universal Chalcidoidea Database (Noyes 2002) é provavelmente a última versão estática de um catálogo mundial para Chalcidoidea; o mesmo banco de dados atualizado está na Internet (Noyes 2019). Um portal de Internet com recursos digitais relevantes para a fauna brasileira está em desenvolvimento no endereço http://chalcidoidea.ufes.br (Tavares *et al.* 2019).

Uma vez que muitos calcidoides são pequenos e frágeis, com corpos pouco esclerosados, é necessário cuidado adicional na conservação dos espécimes, que devem ser mantidos em etanol 90-100% ou secados quimicamente com HMDS, acetato de amila ou com secador de ponto crítico, nunca ao ar livre. Noyes (1982) descreve em detalhes métodos de captura e curadoria apropriados para o grupo. Assim como em outras superfamílias, há uma grande quantidade de registros de hospedeiros e identificações errôneas na literatura que acabam sendo incorporadas a catálogos, de forma que se recomenda também o cuidado de preservar os restos de hospedeiros quando possível e mon-

tá-los com os exemplares testemunho, além de sempre incluir informação a respeito de como e/ou por quem o material foi identificado nas publicações, a fim de diminuir as chances de propagar erros (Noyes 1994).

Agaonidae (Fig. 27.84). Também conhecidas como vespas-de-figo, atualmente inclui vespas polinizadoras (Agaonidae *sensu stricto:* Agaoninae, Tetrapusinae, Kradibiinae, etc.) e não-polinizadoras (Sycophaginae), conforme as últimas revisões da classificação (Cruaud *et al.* 2010; Heraty *et al.* 2013). Outras quatro subfamílias de vespas não-polinizadoras também associadas a inflorescências de figueiras (*Ficus* spp.) foram incluídas anteriormente nesta família: Epichrysomallinae, Otitesellinae, Sycoecinae e Sycorictinae; após diversos estudos filogenéticos (Machado *et al.* 1996, Rasplus *et al.* 1998, Heraty *et al.* 2013) essas últimas quatro têm sido consideradas um clado em Pteromalidae. O grupo que inclui todas as subfamílias acima é referido por alguns autores como Agaonidae *sensu lato* e é demonstradamente polifilético. Muitos agaonídeos apresentam uma quantidade de modificações morfológicas chamativas, como o caso da cabeça da fêmea, utilizada para penetrar no sicônio, e os machos ápteros, cuja aparência praticamente não permite sequer que sejam identificados à primeira vista como vespas.

A relação entre filogenias deste grupo e *Ficus* apresenta alto grau de congruência e diversos estudos usam a família como modelo para testar hipóteses sobre coevolução, mutualismo e relações entre características morfológicas e hábitos de vida das vespas (p. ex. Ramírez 1969; Cruaud *et al.* 2011, 2012; Elias *et al.* 2018; Wiebes 1979; Weiblen 1982). São encontradas principalmente nas áreas tropicais e subtropicais do mundo; muitas espécies foram introduzidas em associação com o transporte de espécies de *Ficus*. Os ciclos de vida de Agaonidae e de fenologia reprodutiva das figueiras estão intimamente associados. Apesar de existirem algumas espécies partenogenéticas, a reprodução sexuada das figueiras é dependente das vespas polinizadoras. As vespas polinizadoras, carregando o pólen do figo de onde nasceram, penetram nos sicônios através do ostíolo e realizam a oviposição diretamente nas flores, que estão no interior de um receptáculo côncavo carnoso que originará uma infrutescência (o figo propriamente dito). O ovário das flores tem crescimento diferenciado em resposta ao ovo da vespa, formando uma galha. As larvas se desenvolvem no interior dos ovários das flores; os machos completam o desenvolvimento mais rapidamente e copulam com as fêmeas antes delas emergirem. Quando as vespas adultas emergem, as flores masculinas do figo estão abertas, de forma que as fêmeas ficam carregadas de pólen; elas então deixam o sicônio e serão atraídas por outros figos, reiniciando o ciclo. As vespas não-polinizadoras normalmente realizam a oviposição através da parede externa do figo, portanto sem haver o contato com as flores. Existem espécies que chegam a penetrar pelo ostíolo para ovipositar, mas estas não foram registradas nos neotrópicos (Cruaud *et al.* 2012). As vespas não-polinizadoras compreendem espécies tanto galhadoras quanto inquilinas.

A coleta de Agaonidae pode ser feita mantendo-se figos em recipientes para emergência de indivíduos; eventualmente podem ser obtidos exemplares através da varredura ao redor de plantas hospedeiras e armadilhas. Grissell & Schauff (1997) relatam, também, que os Agaonidae são um dos únicos grupos de Hymenoptera atraídos por armadilhas de luz negra. A diversidade da fauna neotropical é pouco conhecida, assim como sua distribuição e biologia. Há aproximadamente 30 espécies em 6 gêneros registrados para o Brasil, a maioria sem informação sobre a planta hospedeira, sendo que a maioria das espécies conhecidas pertencem aos gêneros *Pegoscapus* e *Idarnes.* Ramírez (1970) e Wiebes (1995) estudaram a taxonomia de Agaonidae neotropicais; Bouček (1993) revisou is gêneros de Chalcidoidea associados a figueiras nas Américas. Pereira *et al.* (2010) apresentam um resumo comentado dos grupos neotropicais de vespas de figo e suas biologias. O portal FigWeb (Van Noort & Rasplus 2019) (www.figweb.org) inclui textos sobre a biologia dos diferentes grupos de vespas associadas a figos, além de chaves de identificação interativas.

Aphelinidae (incluindo Eriaporidae e Azotidae) (Fig. 27.85). Os afelinídeos tendem a ser vespas muito pequenas, com menos de 2 mm de tamanho, de coloração clara a preta, normalmente sem reflexos metálicos. A diagnose é frequentemente dificultada pela variação em caracteres reducionais (p. ex. antenômeros) e diferenciação de alguns gêneros com relação a Encyrtidae, Eulophidae, Trichogrammatidae e Signiphoridae, como discutido por Gibson *et al.* (1999). São reconhecidas oito subfamílias, as quais têm sido individualmente recuperadas como monofiléticas em estudos moleculares (Munro *et al.* 2011; Heraty *et al.* 2013), mas não reunidas em um só grupo, motivo pelo qual são prováveis mudanças na classificação da família nos próximos anos. Cinco subfamílias têm registro no Brasil: Aphelininae, Coccophaginae, Calesinae, Eretmocerinae e Azotinae (esta última elevada ao nível de família por Heraty *et al.* 2013), com cerca de 80 espécies em 13 gêneros. São citados 17 gêneros para a região Neotropical (Polaszek & Hanson 2006), com a ressalva de que o número de espécies é indeterminado, devido principalmente aos complexos de espécies crípticas (p. ex. Heraty *et al.* 2007) e à dificuldade de identificação por conta da quantidade de material preservado em más condições.

A maioria dos afelinídeos são parasitoides de ninfas de Sternorrhyncha (Hemiptera), especialmente cochonilhas, moscas-brancas e pulgões, mas há registros de associação com outros hemípteros e ovos de holometábolos (Polaszek 1991). A maioria das espécies para as quais se conhece a biologia são parasitoides primários, mas existem diversos exemplos de hiperparasitismo. Em Coccophaginae, existe ainda a particularidade de que machos e fêmeas frequentemente se desenvolvem em hospedeiros diferentes (heteronomia ou adelfoparasitismo), sendo que as fêmeas se desenvolvem como endoparasitoides primários de cochonilhas ou moscas-brancas, enquanto os machos podem se desenvolver como autoparasitoides (hiperparasitoides, desenvolvendo-se sobre fêmeas da mesma espécie), aloparasitoides (hiperparasitoides desenvolvendo-se sobre outras espécies de parasitoides), parasitoides difagos (ectoparasitoides do mesmo hospedeiro em que as fêmeas são endoparasitoides) ou heterotróficos (parasitoides primários em hospedeiros diferentes). Viggiani (1984) e Hunter & Woolley (2001) apresentam revisões sobre particularidades deste tipo de biologia. Muito do que se sabe sobre a biologia de afelinídeos se deve aos estudos realizados em laboratório de espécies cogitadas para emprego em controle biológico. Diversas espécies, principalmente do gênero *Encarsia*, são utilizadas como

modelo para estudos sobre mudanças de comportamento reprodutivo induzidas por microorganismos como *Wolbachia,* além de especificidade de hospedeiros e de condições ambientais. Este grupo contém também parte considerável, senão a maioria, das espécies utilizadas com sucesso em controle biológico (DeBach 1964; Waage & Greathead 1986, p. 305). Gêneros importantes nesse contexto são *Aphelinus*, *Aphytis, Coccophagus* e *Encarsia.* As fêmeas são sinovigênicas (dependem de alimentação para maturação dos ovos) e Rosen & DeBach (1979) descrevem que fêmeas podem macerar o hospedeiro com o ovipositor ou formar um tubo alimentar com as secreções de sua glândula acessória; adultos frequentemente se alimentam também de secreções açucaradas como o melato (*honeydew*) liberado pelos hospedeiros. Por conta das associações de hospedeiro, são eficientes como métodos de coleta a manutenção dos mesmos em laboratório, além da varredura sobre plantas infestadas, e armadilhas de pratos amarelos (Moericke).

Polaszek & Hanson (2006) apresentam uma revisão abrangente sobre aspectos biológicos da família, seus hospedeiros e uma chave para subfamílias. Hayat (1983) apresenta uma chave para gêneros de todo o mundo; Woolley (1997) apresenta uma chave para gêneros da região Neártica. No entanto, a maior parte da literatura encontra-se dispersa, com revisões regionais, muitas vezes focadas em determinado grupo de hospedeiros. Tratamentos taxonômicos completos para gêneros são raros; por exemplo, Rosen & DeBach (1979) revisaram as espécies de *Aphytis.* Hayat (1998) apresenta uma revisão e chaves para diversos gêneros e grupos de espécies de Aphelinidae, embora a revisão seja focada no subcontinente indiano. Schauff *et al.* (1996) apresentam uma chave pictórica para *Encarsia* da América do Norte associadas a moscas-brancas. Hopper *et al.* (2012) e Shirley *et al.* (2017) publicaram chaves para espécies dos grupos *mali* e *asychis* de *Aphelinus.* Mottern *et al.* (2010) revisou a morfologia e taxonomia de *Cales;* chaves para grupos de espécies foram publicadas por Mottern & Heraty (2014) e Polaszek *et al.* (2015).

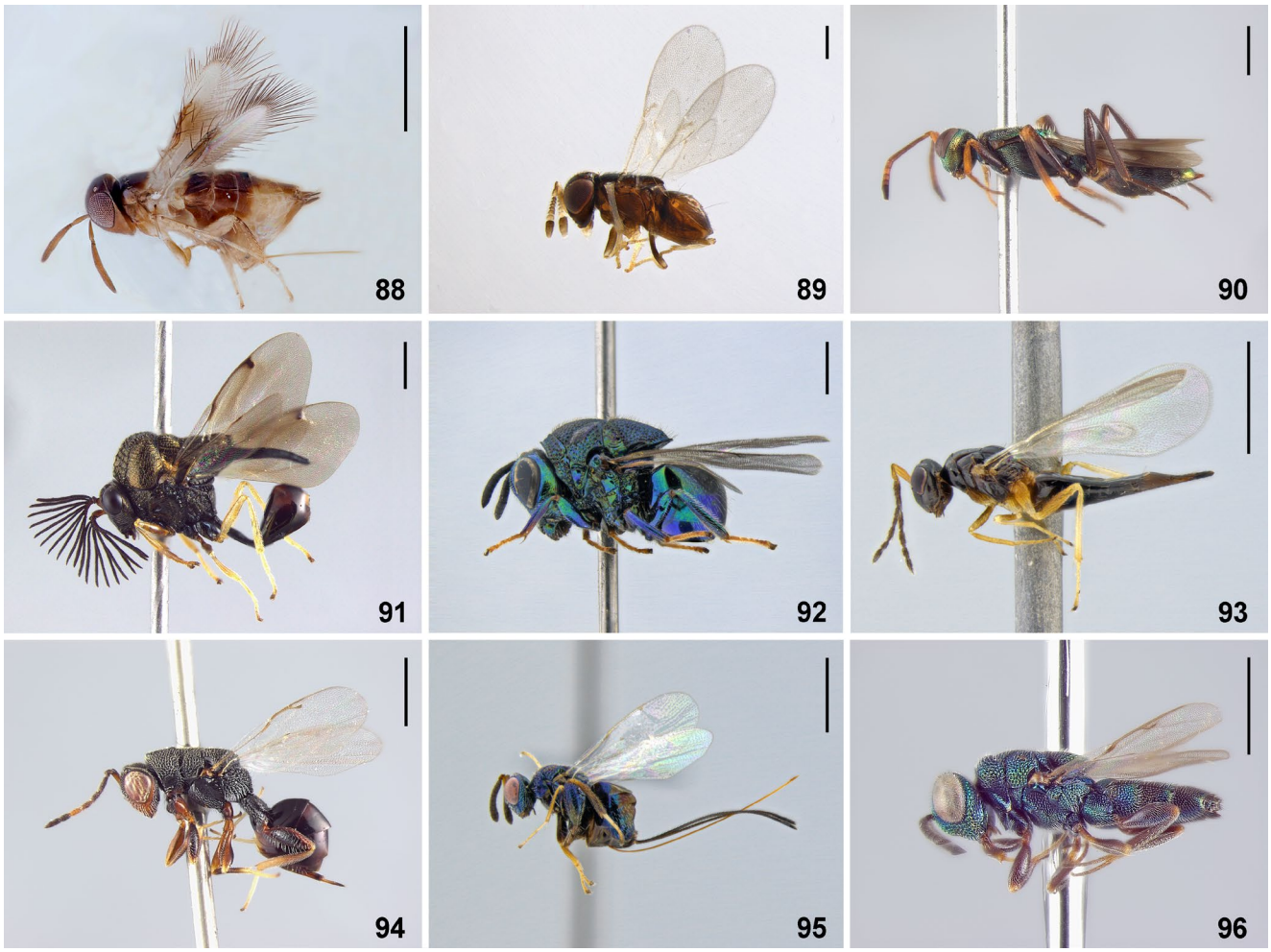
Chalcididae (Fig. 27.86). Esta família inclui cerca de 1.500 espécies distribuídas pelo mundo todo, sendo que cerca de 260 delas (20 gêneros) têm registro de distribuição no Brasil. Estão entre os maiores calcidoides, com corpos robustos, podendo chegar a 2 cm de comprimento. Embora esta não seja uma característica exclusiva, a família é reconhecida pelo fêmur posterior expandido, com dentes na face ventral, contra o qual se encaixa uma metatíbia curva; o prepecto é pouco visível, consistindo de uma faixa estreita; geralmente o integumento apresenta coloração preta, amarela, ou tons avermelhados (raramente metálicos), e esculturação grosseira, umbilicada. Embora bem suportada morfologicamente, esta família não tem sido consistentemente recuperada como monofilética em análises moleculares (Heraty *et al.* 2013). A maioria das espécies para as quais a biologia é conhecida é parasitoide primário de pupas de insetos holometábolos, especialmente Lepidoptera e Diptera; há também hiperparasitoides, tanto obrigatórios quanto facultativos. Algumas espécies apresentam hábitos de vida curiosos, como as paleárticas *Chalcis myrifex* (Sulzer), que oviposita diretamente em larvas aquáticas submersas de Stratiomyidae (Diptera) (Schremmer 1960) e *Lasiochalcidia igiliensis* (Masi), que usa as fortes pernas posteriores para manter abertas as mandíbulas de larvas de Myrmeleontidae (Neuroptera) enquanto oviposita (Steffan 1961; Askew 1971). Uma vez que diversas espécies são parasitoides de lepidópteros considerados pragas, bem como de moscas sinantrópicas, elas podem ser de algum interesse para o controle biológico; no entanto, foram pouco utilizadas em programas clássicos e aplicados. A manutenção de fontes de néctar para os adultos em meio a plantações é considerada uma maneira de assegurar o controle natural de certas pragas. Espécimes podem ser obtidos em armadilhas como Malaise e Moericke, por varredura, especialmente em áreas com plantas floridas, ou criados a partir de potenciais hospedeiros como pupas mantidas em recipientes em laboratório. Bouček (1992) revisou os gêneros da família encontrados na região Neotropical; Delvare (1992) apresenta uma filogenia e reclassificação para Chalcidini. Delvare & Arias-Penna (2006) apresentam chaves para subfamílias, tribos e gêneros neotropicais.

Encyrtidae (Fig. 27.89). Esta é uma família extremamente diversa tanto em termos de hospedeiros quanto em morfologia, tendo sido descritas mais de 4.000 espécies para o mundo todo, com aproximadamente 470 a 500 gêneros válidos; no entanto, apenas cerca de 140 espécies em 68 gêneros foram formalmente registradas para o Brasil, e 560 para a região Neotropical. Como em outras famílias de vespas pequenas (a maioria dos encirtídeos tem menos de 2,5 mm de comprimento) e grupos em que é comum a ocorrência de espécies crípticas, estes números sequer permitem esboçar a diversidade representada (Noyes 1989), tendo-se chegado a estimar que poderia haver mais de 15.000 espécies neotropicais (Noyes & Hanson 2006). Com este número de espécies, é altamente improvável que a família possa ser adequadamente revisada sem um esforço colaborativo multi-institucional e uma base filogenética satisfatória, a qual tem se provado especialmente difícil de ser elaborada dada a quantidade extrema de características homoplásticas encontradas em qualquer uma das tentativas até o presente. Ainda assim, a família tem sido bem suportada como monofilética, e relacionada a outras famílias de calcidoideos "saltadores", Tanaostigmatidae e Eupelmidae (Gibson *et al.* 1999; Heraty *et al.* 2013). Além da mesopleura expandida, são também característicos os cercos posicionados anteriormente no metassoma (afastados do ápice), a ausência de notaulos (no máximo fracamente indicados), as margens anteriores das axilas em linha reta, dando ao escutelo um formato aproximadamente romboide, e a presença de *linea calva* na asa anterior, embora esta última seja uma característica compartilhada com outros táxons, como afelinídeos. Ocorrem indivíduos braquípteros com alguma frequência. A maioria das espécies comporta-se como endoparasitoides primários ou hiperparasitoides, especialmente de ninfas de cochonilhas (Hemiptera: Sternorrhyncha) (Noyes 1990). No entanto, as mais diversas associações de hospedeiros foram documentadas, incluindo carrapatos (Acarina: Ixodidae), outros ácaros, aranhas e todos os estágios de vida de oito ordens de insetos (Tashikawa 1981; Noyes & Hanson 2006). Os Tetracneminae geralmente são associados a Pseudococcidae (Hemiptera), enquanto os Encyrtinae apresentam uma variedade maior de hospedeiros. O grau de especificidade varia entre as muitas espécies. Na maioria dos casos são parasitoides solitários, mas espécies poliembriô-

nicas como *Copidosoma floridanum* frequentemente produzem mais de 2.000 larvas por hospedeiro, podendo chegar a mais de 3000, a maior prole registrada para qualquer inseto (Alvarez 1997). Entre essas espécies, podem ser observadas "castas" larvais, com indivíduos que emergem antes e possuem mandíbulas bem desenvolvidas, especializadas para destruir outras larvas, mas que não completam o desenvolvimento. Existem espécies arrenótocas e telítocas e a produção ou não de machos pode ser influenciada pela temperatura e pela qualidade do hospedeiro (Noyes & Hanson 2006). Existem fêmeas que nascem com todos os ovos formados e outras que precisam se alimentar de fluidos do hospedeiro; esta alimentação da fêmea pode levar o potencial hospedeiro à morte. Encyrtidae, juntamente com Aphelinidae, representa uma porção significativa dos casos de sucesso no uso de parasitoides para controle biológico clássico e aplicado. No Brasil, foram introduzidas as espécies *Apoanagyrus diversicornis*, *Acerophagus coccois* e *Aenasius vexans* como parte do programa para controle da cochonilha-da-mandioca, *Phenacoccus herreni* (Hemiptera: Pseudococcidae) no Nordeste, e *Ageniaspis citricola* para controle de minador dos citros, *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) (Sá *et al.* 2002). Noyes (2006) enumera diversas introduções importantes, das quais talvez a mais notável seja o caso de *Anagyrus lopezi,* levado do Paraguai para a África para o controle de *Phenacoccus manihoti*, também em mandioca nos anos 1980. Encirtídeos são coletados frequentemente com qualquer um dos métodos relacionados neste capítulo, inclusive a manutenção de potenciais hospedeiros em laboratório, sendo particularmente produtivas varreduras em áreas de floresta secundária e campos. O conhecimento taxonômico das espécies neotropicais é esparso: DeSantis (1964) revisou algumas espécies argentinas; Noyes (1980) revisou os gêneros da região Neotropical e mais tarde expandiu significativamente o tratamento taxonômico com base na fauna da Costa Rica, incluindo chaves (Noyes 2000, 2004, 2010); Noyes & Hanson (2006) apresentam uma revisão comentada das biologias e hospedeiros dos grupos neotropicais e Noyes (2006) apresenta informações diagnósticas para as subfamílias e para gêneros selecionados.

Eucharitidae (Fig. 27.91). Os eucaritídeos são vespas medianas para o padrão de Chalcidoidea, com 2 a 6 mm de comprimento. Robustas, muitas vezes chamam a atenção pelo aspecto do mesosoma (pronoto não visível dorsalmente, dando um aspecto "corcunda"), às vezes com processos se estendendo posteriormente, metassoma globular em vista lateral, com pecíolo longo, e antenas por vezes ramificadas, com aspecto pectinado, serreado ou lobado. Existem cerca de 500 espécies em todo o mundo, sendo que 42 espécies representando 14 gêneros têm registro no Brasil. A família foi repetidamente recuperada como monofilética e irmã de Perilampidae em diversos estudos tanto baseados em dados morfológicos quanto moleculares (Gibson *et al.* 1999; Heraty *et al.* 2013). Estas famílias compartilham o modo de desenvolvimento hipermetamórfico em que o primeiro ínstar larval (Heraty & Darling 1984), conhecido como planídia ou triungulina, bem esclerosada, que se move ativamente até se prender a uma formiga ou outro inseto para ser transportada foreticamente até as larvas do hospedeiro (Clausen 1940, 1941). Todas as espécies de Eucharitidae são parasitoides de formigas (Formicidae). As planídias, uma vez no formigueiro, se aderem a larvas de formigas, mas não se alimentam até que a larva atinja o estágio de pupa. Os ínstares posteriores, himenopteriformes, e a pupa, misturam-se aos das formigas e são mantidos igualmente pelas operárias, que até mesmo ajudam os adultos a emergir. Este complexo ciclo biológico é compensado por uma alta fecundidade; há registro de fêmeas capazes de pôr até 15.000 ovos ao longo da vida. Algumas espécies da subfamília Oraseminae podem produzir algum dano econômico por prepararem fendas em tecido vegetal ("bicho-costureiro", Tochetto 1942), nas quais realizam a oviposição, por exemplo em cascas de frutos (Heraty em Hanson & Gauld 2006: pp. 354-355), facilitando a oxidação (formação de manchas na casca) e a entrada de bactérias. Há também espécies que poderiam ser exploradas para o controle biológico, como parasitoides das formigas lava-pés (*Solenopsis* spp.), que são invasoras em áreas como o sul dos EUA, embora a necessidade de estabelecimento de hospedeiros intermediários seja uma dificuldade potencial. A coleta de espécimes muitas vezes depende de se conhecer o local de oviposição e/ou espécie hospedeira, muito embora adultos sejam coletados ocasionalmente em armadilhas. Grissell & Schauff (1997) mencionam que maior sucesso de coleta pode ser obtido quando é observado o enxameamento para cópula, normalmente próximos a ninhos de formigas hospedeiras das quais os adultos estariam emergindo; neste período, as fêmeas podem ser encontradas nas flores próximas, ovipositando. Diversas revisões para grupos de espécies têm sido publicadas para *Orasema* e gêneros menores; Heraty (2002) revisou os gêneros do mundo; Torréns (2013) apresenta uma revisão da biologia de espécies da Argentina, várias das quais também ocorrem no Brasil; Santos *et al.* (2019) fornecem uma chave atualizada para os gêneros registrados nas Américas, registros das espécies para o Brasil e listam a literatura pertinente produzida.

Eulophidae (Fig. 27.93). Eulophidae é a maior família em Chalcidoidea, com quase 5.000 espécies descritas em aproximadamente 300 gêneros para o mundo todo; para o Brasil, são conhecidas 203 espécies em 69 gêneros. Apesar de definida essencialmente com base em características reducionais com relação ao número de tarsômeros (4) e artículos antenais (funículo com no máximo 5 artículos), exceto pelo esporão protibial, reto e simples, o grupo frequentemente é recuperado como monofilético com a exclusão de *Trisecodes* (Gauthier *et al.* 2000; Burks *et al.* 2011; Heraty *et al.* 2013). Os eulofídeos apresentam normalmente menos de 5 mm de comprimento e frequentemente são pouco esclerosadas, de coloração amarela a negra ou metálica. Gibson *et al.* (1999) discutiram as putativas sinapomorfias de cada uma das subfamílias; esta discussão foi levada adiante e testada com dados morfológicos e moleculares por Burks *et al* (2011). Vários hábitos de vida ocorrem em Eulophidae: há parasitoides de ovos, larvas e pupas de mais de 10 ordens de insetos (solitários, gregários, idiobiontes, cenobiontes, ectoparasitoides e endoparasitoides, sem predominância de nenhuma destas estratégias), inclusive aquáticos (p. ex. Burks 1968) e holometábolos adultos, predadores de ootecas de Arachnida e até mesmo de Nematoda (LaSalle & Schauff 1995). No entanto, há um padrão entre os hospedeiros, predominando aqueles cujas larvas imaturas são abrigadas em galhas, minas ou caules, especialmente das ordens Lepidoptera, Coleoptera, Diptera e



Figuras 27.88-96. Hábito, forma adulta, vista lateral. **88**, *Signiphora* Ashmead, fêmea (Signiphoridae); **89**, Encyrtidae, fêmea; **90**, *Oozetetes* De Santis, fêmea (Eupelmidae); **91**, *Kapala* Cameron, macho (Eucharitidae); **92**, *Perilampus* Latreille, fêmea (Perilampidae); **93**, *Neohyperteles* De Santis, fêmea (Eulophidae); **94**, *Prodecatoma* Ashmead, fêmea (Eurytomidae); **95**, *Podagrion* Spinola, fêmea, Torymidae; **96**, *Epistenia* Westwood, macho (Pteromalidae). Escala = 0,2 mm para Figs 88, 89; demais escala = 1 mm.

Hymenoptera. Alguns Eulophinae e Tetrastichinae podem ser fitófagos e induzir galhas. Apesar do grau de especificidade ser variável, Eulophidae é a terceira família de Chalcidoidea mais utilizada em controle biológico (Waage & Greathead 1986), principalmente contra minadores e Lepidoptera. Existem algumas espécies encontradas na região Neotropical (nativas ou introduzidas) que são parasitoides de uma série de insetos considerados pragas e podem ser importantes no controle das suas populações, tais como *Aceratoneuromyia indica*, parasitoide da mosca-das-frutas *Anastrepha obliqua* (Diptera); *Zagrammosoma* spp., parasitoides de *Leucoptera coffeella* (Lepidoptera); *Aprostocetus hagenowii*, parasitoide de ootecas da barata *Periplaneta americana* (Blattodea) (LaSalle *et al.* 2006). Duas espécies foram importadas com vistas ao controle biológico: *Pediobius* sp. a partir do Benin para controle de *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera) e *Phymastichus coffea,* contra a broca-do-café, *Hypothenemus hampei* (Coleoptera) (Sá *et al.* 2002). Algumas espécies que produzem galhas ou parasitam sementes são consideradas pragas, assim como os parasitoides de abelhas (*Melittobia*) (LaSalle *et al.* 2006). Este é um dos grupos de Chalcidoidea mais facilmente coletados e são frequentemente obtidos em praticamente todo tipo de armadilha ou por coleta ativa; além de galhas ou minas foliares coletadas e mantidas em laboratório. LaSalle & Schauff (1995) iniciaram uma revisão de espécies neotropicais; Hansson (2002, 2004) revisou as espécies da Costa Rica, incluindo chaves; LaSalle *et al.* (2006) resumiram diversos aspectos sobre a biologia e hospedeiros da família. Hansson (2019) mantém um portal com informações e recursos para a identificação de Eulophidae neotropicais, incluindo chaves interativas, em www.neotropicaleulophidae.com.

Eupelmidae (Fig. 27.90). São vespas que podem medir até quase 2 cm de comprimento, frequentemente com coloração ou reflexos metálicos; as fêmeas normalmente são reconhecidas prontamente pela modificação da estrutura do mesossoma, com a mesopleura ampliada (acropleura), as coxas médias próximas das posteriores e com músculos fortes para saltar. Por conta dessa configuração, os espécimes preparados muitas vezes exibem uma curvatura em "U". No entanto, a acropleura não está presente em machos e nem em algumas fêmeas de grupos basais, dificultando sua separação de grupos semelhantes pertencentes a Pteromalidae (Gibson 1986b, 1989). O esporão da mesotíbia tende a ser curto e coberto de microcerdas; o mesotarso pode apresentar cerdas ou espinhos na face ventral. A parte ventral das margens internas dos olhos tendem a ser divergentes, como em Cleonyminae (Pteromalidae). De fato, em análises

filogenéticas, *Oodera* (Cleonyminae) tem sido agrupada com Eupelmidae, que por sua vez parece formar um grado basal a Tanaostigmatidae + Encyrtidae, as duas outras famílias em que a mesopleura também é expandida (Gibson 2003; Heraty *et al.* 2013). Além disso, é comum a ocorrência de formas braquípteras ou mesmo ápteras. Há cerca de 950 espécies, das quais 60 espécies em 15 gêneros foram registradas no Brasil. Informações a respeito da biologia de espécies neotropicais são escassas; as poucas inferências feitas são embasadas em observações sobre espécies neárticas. A maioria parece ser ectoparasitoides idiobionte ou predadores de artrópodos imaturos protegidos em ootecas ou em tecido vegetal. Calosotinae e Neanastatinae são ectoparasitoides de besouros xilófagos e este parece ser o hospedeiro ancestral da família, pois todos os indivíduos apresentam as espículas tibiais encontradas em diversos grupos que atacam estes hospedeiros. Já os hospedeiros registrados para Eupelminae abrangem Orthoptera, Blattodea, Mantodea, Hemiptera, Neuroptera, Coleoptera, Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera e Arachnida; as larvas ectoparasitoides idiobiontes são vorazes e podem ser polífagas, atacando diversos hospedeiros desde que sejam fisicamente semelhantes (Gibson em Hanson & Gauld 2006: pp. 376-379). Algumas espécies que atacam ovos são endoparasitoides, enquanto outras podem se comportar como predadores dentro de ootecas. Muitas espécies de Eupelmidae são utilizadas como agentes de controle biológico e, apesar deste grupo não consistir de parasitoides espécie-específicos, a baixa especificidade às vezes é vantajosa para a criação em laboratório, como ocorre também com Trichogrammatidae. No entanto, o número de espécies utilizadas é limitado devido à tendência ao hiperparasitismo facultativo. Gibson (em Hanson & Gauld 2006: p. 378 e tabela 11.18) lista os gêneros neotropicais de Eupelmidae e seus respectivos hospedeiros, além de diversos exemplos de relevância em termos de controle biológico, como pragas agrícolas como a cochonilha-negra *Saissetia oleae* (Hemiptera: Sternorrhyncha, Coccidae) (parasitadas por *Lecaniobius utilis*), baratas sinantrópicas como *Periplaneta americana*, *Blattella* e *Supella* (Blattodea) (parasitadas por *Anastatus tenuipes*) e vetores como *Triatoma* spp. (Hemiptera, Reduviidae) (parasitados por *Anastatus excavatus*). Além disso, diversas espécies foram usadas como modelo para estudos da musculatura e anatomia interna de vespas e o mecanismo dos seus saltos (Gibson 1986b). Espécimes são frequentemente coletados em armadilhas como Malaise ou criados a partir de hospedeiros. Gibson (1989) revisou a família, com ênfase nos gêneros de Calosotinae e Metapelmatinae, e posteriormente Eupelminae (Gibson 1995), além de diversas revisões para gêneros publicadas nos últimos anos.

Eurytomidae (Fig. 27.94). Este grupo consiste em vespas em geral com menos de 1 cm de tamanho, em geral robustas, com integumento bem esclerosado de coloração preta, castanha, amarela ou avermelhada e esculturação grosseira no mesossoma e cabeça. O pronoto é considerado característico, com forma aproximadamente retangular em vista dorsal, mas os limites da família às vezes são considerados mal definidos em relação especialmente a Chalcididae e Pteromalidae. Gates (2008) discutiu a aparente ausência de sinapomorfias para a família; apesar disso, o grupo tem sido recuperado como monofilético com bom suporte em análises filogenéticas mais recentes. Heraty *et al.* (2013) consideram que a família é mais proximamente relacionada a Chalcididae, Leucospidae e alguns Pteromalidae. São conhecidas aproximadamente 80 espécies em 23 gêneros para o Brasil. Há uma considerável diversidade com relação aos modos de vida destas espécies, sendo que há parasitoides (geralmente de holometábolos endofíticos), inquilinos (entomofitófagos) e fitófagos. Há também uma diversidade de modos de vida entre os parasitoides (idiobiontes, cenobiontes, solitários ou gregários, hiperparasitoides facultativos ou não), havendo casos que correspondem a predação de ovos de aranhas, de Hemiptera e de Orthoptera, ou mesmo de larvas, como em *Eurytoma rosae* Nees, que se desenvolve em galhas de Cynipidae devorando larvas à medida que passa de uma câmara para outra (Clausen 1940; Gates & Hanson 2006). Os fitófagos podem se alimentar de sementes ou outras partes de uma grande variedade de plantas ou induzir galhas. Diversas espécies são consideradas pragas devido ao seu hábito fitófago; *Bruchophagus* podem ser encontradas em sementes de plantas como alfafa (*Medicago sativa*); *Systole* podem ser encontradas em sementes de Apiaceae utilizadas como temperos como o coentro (*Coriandrum sativum*); *Tetramesa* são consideradas pragas de cereais nos Estados Unidos, e várias *Eurytoma* são associadas a bulbos de orquídeas (Noyes 2002; Gates & Hanson 2006). Espécies fitófagas já foram cogitadas como agentes de controle biológico de plantas, como *Eurytoma attiva* contra *Cordia* spp. (Boraginaceae) e *Prodecatoma carpophaga* contra *Psidium cattleianum* (Dal Molin *et al.* 2004). Uma vez que este grupo é comumente associado a insetos endofíticos, além dos métodos de coletas comuns para Chalcidoidea, é possível obter indivíduos a partir da coleta de galhas em geral, sementes e varredura. Burks (1971) revisou e apresentou uma chave para os gêneros da família; Stage & Snelling (1986) revisaram as subfamílias, com ênfase em Heimbrinae; Gates & Hanson (2006) apresentam uma chave para subfamílias e revisão de biologia e hospedeiros conhecidos para grupos neotropicais; Gates (2008) discutiu a classificação da família e revisou Rileyinae.

Leucospidae (Fig. 27.87). São vespas de coloração negra ou castanha com detalhes em tons amarelados ou avermelhados; robustas, entre os maiores calcidoides (até 2 cm de comprimento), com integumento muito esclerosado, com esculturação grosseira, e que muitas vezes mimetizam vespas sociais tanto pelo fato de dobrarem as asas anteriores longitudinalmente quando em repouso quanto em seus movimentos. A configuração do ovipositor, quando bem desenvolvido, é muito característica, sendo direcionado para cima do metassoma. Assim como em Chalcididae, as pernas posteriores apresentam o fêmur bem desenvolvido e o prepecto é estreito, de difícil visualização. O grupo é demonstradamente monofilético; postula-se uma relação filogenética com Chalcididae e Eurytomidae (e os pteromalídeos Cleonyminae, Leptofoeninae e Spalangiinae) (Heraty *et al.* 2013). A família é pequena, com menos de 150 espécies; são registrados apenas dois gêneros com 27 espécies para o Brasil. São ectoparasitoides de larvas ou pupas de Hymenoptera Aculeata que nidificam no solo ou em madeira; a perfuração da parede das células para oviposição pode levar até 3 horas (Clausen 1940). Um aspecto interessante da biologia é que geralmente eles não mimetizam sua espécie hospedeira, apesar de mimetizarem Aculeata (Bouček 1974). Leucospidae podem ser obtidos a partir

de ninhos-armadilha ou ninhos normais coletados e mantidos em laboratório; adultos também podem ser coletados em varredura em flores de corola rasa (principalmente Umbelliferae, Asteraceae), quando podem ser confundidos com vespídeos da subfamília Eumeninae (Grissell & Schauff 1997). Bouček (1974) revisou toda a família em escala mundial. Lima & Dias (2018) revisaram as espécies de *Leucospis* das Américas.

Mymaridae (Fig. 27.82). Os mimarídeos incluem os menores insetos em todo o grupo dos Hymenoptera, e mesmo os menores insetos conhecidos, geralmente com menos de 1,5 mm e raramente atingindo 5 mm de comprimento. São vespas delicadas, de exoesqueleto pouco esclerosado, com antenas e pernas relativamente longas, tipicamente reconhecíveis por uma sutura transversa membranosa abaixo do ocelo anterior e ao longo das margens internas dos olhos compostos, formando uma figura em "H" e asas posteriores normalmente reduzidas, em forma de pecíolo ou formadas somente pelo pecíolo. No entanto, alguns machos ápteros apresentam tamanha redução das partes do corpo que são difíceis de reconhecer até mesmo como vespas, como no caso de *Dicopomorpha.* Esta família é repetidamente recuperada como grupo-irmão de todos os outros Chalcidoidea (Gibson 1986a; Gibson *et al.* 1999; Heraty *et al.* 2011; Munro *et al.* 2011; Sharkey *et al.* 2011; Heraty *et al.* 2013). A família inclui em torno de 1.500 espécies em todo o mundo; para o Brasil, foram registradas 51 espécies em 18 gêneros. São vulgarmente conhecidas como "vespas-fada" ou "fairyflies" (Yoshimoto 1990). Tipicamente são de coloração amarelada a castanha, embora algumas espécies possam apresentar coloração vermelha viva. Todas as espécies de hábito conhecido são endoparasitoides de ovos de insetos. A maioria dos registros de hospedeiros correspondem a Auchenorrhyncha (Hemiptera), seguidos por outros Hemiptera (Coccoidea, Tingidae, Miridae), Coleoptera e Psocoptera. Pelo menos uma das espécies (*Caraphractus cinctus*) parasita ovos de Coleoptera aquáticos (Dytiscidae) e para tanto é capaz de nadar, utilizando suas asas como remos; os registros de hospedeiros e outros dados sobre a biologia de Mymaridae foram revisados por Huber (1986). Algumas espécies foram empregadas com sucesso para controle biológico de pragas, especialmente nos gêneros *Anagrus* e *Anaphes,* contra cigarrinhas (Hemiptera Cicadellidae e Delphacidae) e besouros (Coleoptera Chrysomelidae e Curculionidae) (Huber 1986). A coleta de Mymaridae, como de outras famílias pequenas, exige que se use material e cuidados adequados, para preparar e triar armadilhas Malaise e Moericke, como usar tramas finas e atentar aos insetos menores; uma vez observados estes detalhes, tendem a ser comuns em amostras massais e mesmo de varredura. Ao contrário da maioria dos outros Chalcidoidea, normalmente é difícil obtê-los a partir de amostras de hospedeiros em laboratório. Annecke & Doutt (1961) apresentam uma chave para gêneros do mundo, embora atualmente esteja muito desatualizada; Viggiani (1988) revisou os grupos supraespecíficos com base na morfologia da genitália masculina; Yoshimoto (1990) inclui uma chave para gêneros do Novo Mundo; Huber (em Gibson *et al.* 1997) apresenta uma chave para os gêneros neárticos; Huber (em Hanson & Gauld 2006: tabela 11.22) lista os gêneros registrados nos neotrópicos, sua distribuição, hospedeiros conhecidos e referências relevantes para identificação; Huber (em Fernández & Sharkey 2006, p. 766) também apresenta uma chave simplificada para gêneros neotropicais mais comuns. Uma grande parte das espécies da América do Sul, inclusive do Brasil foi descrita e/ou teve seus hábitos registrados pelo argentino A. A. Ogloblin, que produziu revisões regionais e estudos da morfologia da família (Ogloblin 1960).

Ormyridae. A maior parte das espécies conhecidas desta família (pouco mais de 100) têm distribuição oriental, sendo que apenas um dos três gêneros, *Ormyrus*, é conhecido a partir de quatro espécies na região Neotropical. Normalmente apresentam coloração metálica, com hábito típico, com a cabeça frequentemente direcionada para baixo e metassoma convexo, esculturado grosseiramente com depressões (fóveas ou crênulas). Ormyridae é um grupo monofilético, que parece ser proximamente relacionado a Torymidae, e algumas subfamílias de Pteromalidae. Hanson (1995a) indica que provavelmente essas espécies são parasitoides idiobiontes, normalmente associados a galhas de Hymenoptera e Diptera. Apenas uma espécie de Ormyridae é formalmente conhecida para o Brasil, *Ormyrus brasiliensis* Ashmead; há pelo menos mais um registro recente em áreas pouco estudadas do centro-oeste brasileiro, obtido a partir de amostras de armadilhas (Shimbori *et al.* 2017). Não se sabe o hospedeiro de *O. brasiliensis,* mas as demais espécies do Novo Mundo parecem ser todas associadas a galhas de cinipídeos em carvalhos (*Quercus* spp., Fagaceae) (Hanson 1992). Hanson (1992) menciona também um espécime não identificado obtido de galhas em *Moquinea polymorpha* (Asteraceae) no Rio Grande do Sul. Hanson (1992) publicou uma chave que compreende as espécies da América Central e do Norte.

Perilampidae (Fig. 27.92). Os perilampídeos são vespas de coloração metálica ou negra, que podem variar de 1 mm até 1 cm de comprimento; o hábito robusto, de aparência compacta, lembra um pouco os Eucharitidae, embora o pronoto seja ao menos parcialmente visível dorsalmente e o metassoma não apresente um pecíolo alongado, bem como se assemelham superficialmente a Chrysididae, devido à coloração metálica. A relação de grupo-irmão com Eucharitidae tem sido verificada em diversas análises (resumidas em Gibson *et al.* 1999 e Heraty *et al.* 2013), às vezes incluindo Eutrichosomatinae (Pteromalidae). De fato, diversas vezes já foram recuperadas filogenias em que o grupo consiste em um grado envolvendo diferentes subgrupos de Eucharitidae e Perilampidae, sendo uma indicação de que poderiam ser tratadas como uma família. A classificação de grupos como Philomidinae e Akapalinae tem sido controversa, refletindo nas estimativas do número de espécies para a família (Heraty & Darling 2007; Heraty *et al.* 2019), mas os dois gêneros com registro formal para o Brasil (apenas 9 espécies), *Perilampus* e *Euperilampus,* são classificados em Perilampinae. Assim como Eucharitidae, os Perilampidae apresentam desenvolvimento hipermetamórfico com larvas planídias, que procura e penetra ativamente nos hospedeiros (Heraty & Darling 1984). *Euperilampus* são hiperparasitoides de Lepidoptera através de Ichneumonidae; *Perilampus* apresentam diversas formas de vida, incluindo parasitoides primários de Coleoptera, Neuroptera e Hymenoptera basais, e hiperparasitoides de Lepidoptera e Orthoptera através de Ichneumonoidea (Hymenoptera) ou Tachinidae (Diptera); há pelo menos um registro de hiperparasitismo de

Embioptera através de Sclerogibbidae (Hymenoptera) (Darling 2006). Como em Eucharitidae, as larvas somente começam a se alimentar do hospedeiro depois que ele empupa, caracterizando-se como cenobiontes, mesmo quando hiperparasitoides. Perilampidae são raramente capturados em armadilhas, mas podem ser eventualmente coletados em varreduras, uma vez que adultos tendem a se alimentar de néctar ou melato de pulgões. Bouček (1978) revisou alguns grupos de Perilampinae e Darling (1996) revisou os gêneros da família. Há chaves para os gêneros neotropicais (Darling 2006), para espécies de *Chrysolampus* (Darling 1986) e *Euperilampus* (Darling 1983).

Pteromalidae (Fig. 27.96). Com quase 4.000 espécies distribuídas no mundo todo, esta família constitui um grupo de difícil delimitação, que basicamente inclui vespas que medem entre 1 e 7 mm de comprimento e normalmente não têm clara redução no número de antenômeros (geralmente 13, com 1 a 3 anelares e 5 a 7 funiculares) nem de tarsômeros (5, exceto em *Idioporus*). O grupo é claramente polifilético, sendo que estudos que apontam para o possível desmembramento desta família foram revisados e discutidos por Gibson *et al.* (1999) e Heraty *et al.* (2013). Em Heraty *et al.* (2013) foram identificadas nove linhagens diferentes, que nunca foram recuperadas como um grupo monofilético. Machos de Eupelmidae e Torymidae frequentemente são confundidos com Pteromalidae. Gibson (1993) apresenta uma lista de 39 grupos que já foram ou ainda são considerados subfamílias de Pteromalidae. As subfamílias aqui classificadas e com registro no Brasil são Asaphinae, Ceinae, Cerocephalinae, Cleonyminae, Colotrechninae, Diparinae, Epichrysomallinae, Erotolepsiinae, Eunotinae, Eutrichosomatinae, Herbertiinae, Leptofoeninae, Miscogastrinae, Ormocerinae, Otitesellinae, Pteromalinae, Spalangiinae e Sycoryctinae, com aproximadamente 160 espécies em 65 gêneros. A família inclui representantes fitófagos e entomófagos. Existem espécies galhadoras, inquilinas e diversos tipos de parasitoides atacando diversos grupos, principalmente Coleoptera (besouros xilófagos, como Curculionidae, Scolytidae e Cerambycidae), Hemiptera, Diptera galhadores, minadores e broqueadores, Hymenoptera Aculeata com ninhos em madeira ou no solo e também Neuroptera e Siphonaptera (Gibson 1993). Hanson (em Hanson & Gauld 1995: p. 355) apresenta uma visão geral dos hábitos de vida encontrados no grupo e exemplos de acordo com a estratégia de parasitismo apresentada por eles. São em sua maioria parasitoides idiobiontes, mas o grupo inclui cenobiontes, inquilinos, fitófagos galhadores ou não, hiperparasitoides e até mesmo predadores. A maioria das fêmeas nasce com os ovos já formados, mas algumas assim mesmo se alimentam de hospedeiros, podendo inclusive formar tubos alimentares. Algumas espécies de Pteromalidae são utilizadas em controle biológico tanto clássico quanto inundativo, como *Spalangia* (Spalangiinae), *Muscidifurax* e *Pachycrepoideus* (Pteromalinae), amplamente utilizadas no controle de moscas associadas a excremento em estábulos, e *Trichilogaster acaciaelongifoliae* (Ormocerinae), utilizada no controle de uma planta invasora, *Acacia longifolia*, na África do Sul. Espécies do gênero *Nasonia* são usadas como modelos de estudos sobre fatores e mecanismos moleculares que afetam a proporção sexual em vespas, e tiveram seus genomas sequenciados (Nasonia Genome Working Group 2010). Alguns hiperparasitoides são considerados prejudiciais porque atacam parasitoides e predadores de pragas como Braconidae (Hymenoptera) e Syrphidae (Diptera). Os recursos para identificação são escassos em termos gerais. Bouček & Heydon (1997) apresentam uma chave para gêneros neárticos que cobre uma parte daqueles que têm registro para o Brasil; Gibson (2003) revisou a subfamília Cleonyminae; Hanson & Heydon (2006) apresentam uma chave para subfamílias encontradas na região Neotropical e um resumo dos hospedeiros conhecidos para cada grupo.

Signiphoridae (Fig. 27.88). Esta família é facilmente reconhecível pelo escutelo transverso, propódeo com área mediana triangular e a clava grande, não dividida, separada do pedicelo antenal apenas por 1 a 4 flagelômeros anelares. Os indivíduos medem no máximo 2 mm de comprimento, mas a grande maioria não ultrapassa 1,5 mm. A coloração normalmente varia do preto ao amarelado, podendo haver reflexos metálicos nas espécies mais escuras; a esculturação do integumento é rasa, frequentemente observável apenas em espécimes montados em lâminas de microscópio. São registradas formalmente cerca de 20 espécies em 3 gêneros para o Brasil; revisões recentes indicam que a família deve alcançar pelo menos 100 espécies neotropicais, a maioria no gênero *Signiphora*. Dos quatro gêneros reconhecidos atualmente, apenas *Chartocerus* parece ser mais diverso no continente australiano e ilhas do Pacífico. A posição filogenética de Signiphoridae em relação a Aphelinidae tende a levantar questões sobre a sua classificação, dada a demonstrada relação de grupo-irmão com Azotinae, em Aphelinidae (Woolley 1988; Munro *et al.* 2011; Heraty *et al.* 2013). A maioria das espécies é endoparasitoide primário ou hiperparasitoide de Hemiptera Sternorrhyncha, sobretudo cochonilhas (Coccoidea), moscas-brancas (Aleyrodidae) e pupários de Diptera; há registros menos comuns de parasitismo de ovos de Heteroptera (Hemiptera) e Buprestidae (Coleoptera); a única espécie conhecida de *Clytina* associada com hospedeiros foi obtida de pupas de Chloropidae (Diptera) inquilinos em galha induzida em *Phragmites* (Poaceae). Uma das poucas espécies que tiveram seus ciclos de vida detalhadamente estudados, *Signiphora borinquensis,* tem os dois primeiros ínstares endoparasitoides e os dois seguintes, ectoparasitoides (Quezada *et al.* 1973). Normalmente os Signiphoridae não são utilizados em programas de controle biológico porque muitas espécies são hiperparasitoides; no passado, foram levantadas questões a respeito de seu papel como hiperparasitoides e seu potencial impacto sobre agentes de controle biológico já estabelecidos em áreas-alvo (Goergen & Neuenschwander 1992). No entanto, algumas espécies de *Signiphora* e *Thysanus* estão entre os parasitoides primários comumente obtidos em associação com cochonilhas Diaspididae (Hemiptera: Coccoidea). Espécimes normalmente são obtidos a partir de hospedeiros mantidos em laboratório, sobretudo aqueles coletados em culturas comerciais, além de armadilhas Malaise, Moericke e varredura principalmente em vegetação nativa secundária; muitos também foram obtidos com fumigação de dossel florestal. Woolley (1988) revisou e incluiu chaves para os gêneros do grupo (não havendo suporte para a classificação em subfamílias); Woolley & Hanson (2006) resumiram as associações conhecidas com hospedeiros e com espécies de importância econômica e Woolley & Dal Molin (2017) revisaram as espécies do grupo *flavopalliata* de *Signiphora*.

Tanaostigmatidae. São vespas com no máximo 5 mm de comprimento, compartilhando a característica da mesopleura dilatada com Encyrtidae e Eupelmidae, além de *Cynipencyrtus.* Em análises filogenéticas, tem sido recuperada como parte do grupo que inclui as três famílias citadas e mais *Oodera* (Pteromalidae: Cleonyminae), sendo o grupo irmão de *Cynipencyrtus* + Encyrtidae (Gibson *et al.* 1999; Heraty *et al.* 2013). São conhecidas menos de 100 espécies para o mundo todo, sendo mais de 70 do Novo Mundo, com 24 espécies registradas para o Brasil, em cinco gêneros. LaSalle (em Hanson & Gauld 2006: tabela 11.31) listou os hospedeiros conhecidos para as espécies neotropicais. Apesar de frequentemente descritos como fitófagos galhadores, há registro de algumas espécies que se comportam como inquilinas em galhas de outros insetos, como Cecidomyiidae (Diptera) e Psylloidea (Hemiptera). Fernandes *et al.* (1987) registraram *Tanaostigmodes fernandesi* a partir de galhas de cecidomídeos em *Machaerium aculeatum* (Fabaceae). LaSalle (1987) revisou e incluiu chaves para os gêneros e espécies do mundo todo.

Torymidae (incluindo Megastigminae) (Fig. 27.95). Esta família inclui aproximadamente 1000 espécies de vespas entre 1 e 8mm de comprimento, que frequentemente chamam a atenção pela sua coloração metálica ou amarela e ovipositores proporcionalmente longos entre os Chalcidoidea. Outras características diagnósticas são a veia estigmal curta (apesar do estigma poder ser bem desenvolvido) e placas cercais em forma de papilas. Há o registro de apenas 30 espécies no Brasil, distribuídas em 7 gêneros. Grissell (1995) estudou as relações filogenéticas e revisou a conformação das subfamílias, reconhecendo Megastigminae e Toryminae; Janšta *et al.* (2017) revisaram essa classificação com base em dados moleculares, e elevaram a primeira ao nível de família. Via de regra, os Torymidae são associados a plantas, como fitófagos, inquilinos ou parasitoides de formas imaturas ocultas em tecido vegetal. A maioria das espécies cujo hospedeiro é conhecido são entomófagas, especialmente parasitoides de Hymenoptera e Diptera galhadores; os Megastigminae são normalmente espécies fitófagas. Há exceções, como Podagrionini, que parasitam ootecas de Mantodea, e algumas espécies de hiperparasitoides facultativos. Hanson (em Hanson & Gauld 2006: p. 436) cita que diversas espécies de Megastigminae que se alimentam de sementes podem produzir impacto econômico, inclusive nos neotrópicos, onde atacam sementes de *Ilex* (Aquifoliaceae) e *Symplocus* (Symplocaceae) (são mencionados também registros em coníferas holárticas); *Megastigmus transvaalensis,* uma espécie que aparentemente se associou a sementes de aroeira (*Schinus terebinthifolius,* Anacardiaceae) a partir de seu putativo hospedeiro nativo na África do Sul, *Rhus* sp. (Anacardiaceae) (Scheffer & Grissell 2003), foi registrada pela primeira vez no Brasil na década de 90 (Perioto 1999) e considera-se invasora capaz de produzir impacto em reflorestamentos por atacar duas espécies nativas de *Schinus* (Fernandes *et al.* 2014; Ferreira-Filho *et al.* 2015). Algumas espécies de Toryminae foram introduzidas nos EUA, Canadá, Austrália e Japão como agentes de controle biológico para controle de certas espécies galhadoras. Frequentemente é possível obter Torymidae a partir de galhas coletadas e em varredura, além de armadilhas; aparentemente é possível utilizar painéis coloridos como isca, conforme relatado por Niwa (1995) para monitoramento. Grissell publicou uma chave para gêneros neárticos (Grissell 1997) e revisou *Monodontomerus* para o Novo Mundo (Grissell 2000); Hanson (2006) apresentou uma chave para gêneros neotropicais e uma revisão dos aspectos da biologia de algumas espécies (em Hanson & Gauld 2006: pp. 432-436); Janšta *et al.* (2018) revisaram a classificação da família em nível supragenérico e propuseram hipóteses biogeográficas para os subgrupos.

Trichogrammatidae (Fig. 27.83). São vespas extremamente pequenas, com redução no número de antenômeros (máximo de 2 artículos funiculares) e de tarsômeros (3) como suas principais características, além do hábito característico, frequentemente com cerdas dispostas linearmente na asa anterior. Diversas espécies apresentam formas braquípteras ou ápteras. Trichogrammatidae atualmente inclui pouco menos de 1.000 espécies em 83 gêneros; 57 espécies em 26 gêneros são conhecidas para o Brasil. Pelo menos uma delas, *Trichogramma atopovirilia,* foi intencionalmente importada tendo em vista a introdução no Nordeste para controle da lagarta-do-cartucho, *Spodoptera frugiperda* (Sá *et al.* 2002). As relações filogenéticas desta família não estão bem estabelecidas, embora tenha sido postulada como parte de um "grupo eulófide" que incluiria pelo menos Eulophidae, Aphelinidae, Signiphoridae e Tetracampidae. Alguns gêneros atualmente alocados em Aphelinidae, como *Cales* e *Eretmocerus*, parecem ser filogeneticamente mais próximos a Trichogrammatidae. A ocorrência de espécies crípticas e variação intraespecífica são dois dos fatores que complicam a taxonomia da família, além da dificuldade da observação de caracteres morfológicos devido ao tamanho reduzido dos adultos. Trichogrammatidae são normalmente endoparasitoides primários solitários ou gregários de ovos, mas há relatos de hiperparasitoides facultativos e parasitismo larval em Cecidomyiidae (Diptera) (Noyes 2002). Os hospedeiros incluem insetos em diversas ordens. Apesar da maioria dos estudos ter sido realizada a respeito das espécies que parasitam lepidópteros de importância econômica, o parasitismo de Lepidoptera parece ser o caso de uma minoria dos gêneros nesta família (Pinto em Hanson & Gauld 1995). Existem inclusive gêneros que atacam hospedeiros aquáticos, capazes de nadar, como *Hydrophilita* e *Pretswichia*, parasitoides de Odonata, Notonectidae (Hemiptera) e Dytiscidae (Coleoptera) (Pinto & Hanson 2006). Além da sua importância em programas de controle biológico, espécies de *Trichogramma* também foram amplamente utilizadas como modelo para estudos sobre diferenciação molecular de espécies crípticas (p. ex. Pinto *et al.* 2003) e influência de microorganismos como *Wolbachia* no processo de reprodução e mesmo de especiação (p. ex. Stouthamer & Kazmer 1994; Russell *et al.* 2017). Com relação à identificação, Pinto (1998) menciona que o desconhecimento da fauna local é um problema sério inclusive para o uso econômico destas vespas, porque existem espécies nativas que podem parasitar pragas agrícolas, mas continua-se realizando a liberação inundativa de parasitoides introduzidos (exóticos ao ambiente) que podem, inclusive, ser menos eficientes. O amplo uso de *Trichogramma* em programas de controle biológico se reflete na grande quantidade de trabalhos relacionados à produção massal destas vespas. Há uma revisão da família com chave para gêneros do mundo (Doutt & Viggianni 1968), embora desatualizada. Pinto (2006) revisou os gêneros da família nas Américas. As espécies de

Trichogramma da América do Norte foram estudadas por Pinto (1998), e uma chave para as espécies da América do Sul desse gênero foi publicada por Querino & Zucchi (2019). Querino & Zucchi (2003a,b,c, 2005) caracterizaram diversas espécies de *Trichogramma* do Brasil, e sua aplicação em programas de controle biológico foi discutida por Parra & Zucchi (1997) e Zucchi & Parra (2004).

Agradecimentos. O texto da presente edição foi elaborado a partir daquele da primeira edição, com as seções introdutórias tendo sido modificadas a partir de contribuições dos dois presentes autores. Os textos da primeira edição referentes a famílias sob a responsabilidade de colaboradores prévios foram substituídos por textos novos originais. GARM é grato aos colegas que colaboraram na edição anterior, em particular a Bolívar R. Garcete-Barrett, e a todos aqueles mencionados nos Agradecimentos da primeira edição envolvidos na elaboração de ilustrações, identificações de material e com fornecimento de literatura; agradece a Rodrigo Feitosa pelas sugestões na chave de subfamílias de Formicidae, a Rodrigo Gonçalves pelo auxílio com literatura, a André Martins pelo auxílio na obtenção de parte das fotografias que ilustram o capítulo, a Diego Barbosa e Marcelo Tavares pelo auxílio na obtenção e empréstimo do material fotografado de Heloridae e Megalyridae. ADM é grata a Daniell Fernandes (INPA), Eduardo Shimbori (ESALQ) e Bernardo Santos (MNHN) pelas informações para Ichneumonoidea; a Luciana Musetti (Ohio State University) e a Valmir A. Costa (Instituto Biológico) pelas informações sobre Proctotrupoidea; a Pâmella Saguiah, Ricieri Dall'Orto e alunos da disciplina de Insetos Entomófagos (UFES) pela revisão do texto e testes das chaves de identificação; a Marcelo T. Tavares (UFES), Jim Woolley (Texas A&M University), Roger Burks e John Heraty (University of California) pelos apontamentos pertinentes à seção sobre Chalcidoidea, a John Noyes (Natural History Museum, London) e Matt Yoder (Illinois Natural History Survey) pelo acesso aos dados e seu trabalho na Universal Chalcidoidea Database; e a Bob Wharton (Texas A&M), John Huber (CANACOLL) e John LaSalle (*in memoriam,* Atlas of Living Australia) por terem cedido muitas das referências iniciais que possibilitaram o desenvolvimento deste texto.

Referências bibliográficas

Achterberg, C. van. 1993. Illustrated key to the subfamilies of the Braconidae. **Zoologische Verhandelingen** 283: 3-189.

Achterberg, C. van. 2002. A revision of the Old World species of *Megischus* Brullé, *Stephanus* Jurine and *Pseudomegischus* gen. nov., with a key to the genera of the family Stephanidae (Hymenoptera: Stephanoidea). **Zoologische Verhandelingen** 339: 1-206.

Agosti, D.; J.D. Majer; L.E. Alonso & T.R. Schultz (eds) 2000. **Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity.** Washington D.C., Smithsonian Institution Press, 280 pp.

Aguiar, A.P. 2004a. Additions to the revision of the genus *Hemistephanus* Enderlein (Hymenoptera: Stephanidae), with inclusion of four taxa and description of two new species. **Papéis Avulsos de Zoologia** 44: 13-43.

Aguiar, A.P. 2004b. World catalog of the Stephanidae. **Zootaxa** 753: 1-120.

Aguiar, A.P. 2006a. Familia Stephanidae, pp. 205-209. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Aguiar, A.P. 2006b. Superfamilia Stephanoidea y família Stephanidae, p.273-278. *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomología e Universidad Nacional de Colombia, 894 pp.

Aguiar, A.P. 2006c. The Stephanidae (Hymenoptera) of Mexico, with description of six new species and key to western *Foenatopus* Smith. **Zootaxa** 1186: 1–56.

Aguiar, A.P.; J.S. Freitas & A.C.C. Macedo 2006. Association of non-herbivore wasps (Hymenoptera) with leaves of *Ctenanthe lanceolata* (Marantaceae) and *Euterpe edulis* (Arecaceae). **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão** 19: 5-30.

Aguiar, A.P.; A.R. Deans; M.S. Engel *et al.* 2013. Order Hymenoptera. *In:* Z.-Q., Zhang, (ed.). Animal Biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness (addenda). **Zootaxa** 3703(1): 51-62.

Aguiar-Menezes, E.L. & A.C. Silva 2011. Plantas atrativas para inimigos naturais e sua contribuição no controle biológico de pragas agrícolas. **Embrapa Documentos**, 283. Seropédica, Embrapa Agrobiologia, 60 pp.

Altieri, M.A.; J.R. Cure; M.A. Garcia 1993. The role and enhancement of parasitic Hymenoptera biodiversity in agroecosystems. pp. 257-275. *In*: J. LaSalle & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera and Biodiversity.** Wallingford, CAB International, 348 pp.

Alvarez A., J.M. 1997. Largest Parasitoid Brood. *In*: **University of Florida Book of Insect Records**. UF-IFAS, Gainesville. <http://entnemdept.ufl.edu/walker/ufbir/chapters/chapter_26.shtml>

Alves-dos-Santos, I. 2004. Biologia de nidificação de *Anthodioctes megachiloides* Holmberg (Anthidiini, Megachilidae, Apoidea). **Revista Brasileira de Zoologia** 21: 739-744.

Amarante, S.T.P. 2002. A synonymic catalog of Neotropical Crabronidae and Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea). **Arquivos de Zoologia** 37: 1-139.

Amarante, S.T.P. 2005. Addendum and corrections to a synonymic catalog of Neotropical Crabronidae and Sphecidae. **Papéis Avulsos de Zoologia** 45: 1-18.

Annecke, D.P. & R.L. Doutt 1961. The genera of the Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Entomology Memoir of the Department of Agriculture of the Union of South Africa** n° 5, 71 pp.

Arias, T.M. 2002. Lista de los géneros y especies de la superfamilia Platygastroidea (Hymenoptera) de la Región Neotropical. **Biota Colombiana** 3(2): 215-234.

Askew, R.R. 1971. **Parasitic Insects.** Londres, Heinemann Educational Books, 316 pp.

Austin, A.D. & M. Dowton (eds) 2000. **Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control.** Collingwood, CSIRO, 468 pp.

Austin, A.D.; N.F. Johnson & M. Dowton 2005. Systematics, evolution, and biology of scelionid and platygastrid wasps. **Annual Review of Entomology** 50: 553-582

Azevedo, C.O. 1999. A key to world species of Scolebythidae (Hymenoptera: Chrysidoidea), with description of a new species of *Dominibythus* from Brazil. **Journal of Hymenoptera Research** 8: 1-5.

Azevedo, C.O. 2006. Familia Bethylidae, pp. 532-544. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical.** Memoirs of the American Entomological Institute 77: x + 1-994.

Azevedo, C.O. 2020. **Bethylidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2454>.

Azevedo, C.O. & M.T. Tavares 2006. A new species of *Cryptalyra* (Hymenoptera, Megalyridae) from Brazil with a key to species of the genus. **Zootaxa** 1259: 55–59.

Azevedo, C.O. & S.T.P. Amarante 2006. New species of *Embolemus* (Hymenoptera, Embolemidae) from Eastern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 41: 123-129.

Azevedo, C.O.; I.D.C.C. Alencar; M.S. Ramos; D.N. Barbosa; W.D. Colombo; J.M. Vargas & J. Lim 2018. Global guide of the flat wasps (Hymenoptera, Bethylidae). **Zootaxa** 4489: 1–294.

Baccaro, F.B.; R.M. Feitosa; F. Fernández; I.O. Fernandes; T.J. Izzo; J.P. Souza & R. Solar 2015. **Guia para os gêneros de formigas do Brasil.** Manaus, Editora INPA, 386 pp.

Badenes-Perez, F.R. & M.T. Johnson 2007. Ecology, host specificity and impact of *Atomacera petroa* Smith (Hymenoptera: Argidae) on *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae). **Biological Control** 43: 95-101.

Bawa, K.S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics** 21: 399–422.

Benassi, V.L.R.M.; F.I. Valente; J.C. Lenzi *et al.* 2014. Survey of Mymarommatidae and their occurrence in agricultural systems in Brazil. **Journal of Insect Science** 14:15.

Bigelow, R.S. 1954. Morphology of the face in the Hymenoptera. **Canadian Journal of Zoology** 32: 378-392.

Bohart, R.M. & A.S. Menke 1976. **Sphecid Wasps of the World.** Berkeley, University of California Press, ix+695 pp.

Bohart, R.M. & R.O. Schuster 1972. A host record for *Fedtschenkia* (Hymenoptera: Sapygidae). **Pan-Pacific Entomologist** 48: 149.

Boraschi, D.; R.C. Peruquetti & M.A. Del Lama 2005. Biologia, comportamento social e alocação sexual de *Digelasinus diversipes* (Kirby, 1882) (Hymenoptera, Argidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 49: 253-263.

Botelho, P.S.M. & N. Macedo 2002. *Cotesia flavipes* para o controle de *Diatraea saccharalis.* pp. 409-421. *In*: J.R.P. Parra *et al.* (eds). **Controle Biológico no Brasil: Parasitoides e Predadores.** Barueri-SP, Editora Manole, 609 pp.

Bouček, Z. 1974. A revision of the Leucospidae of the world. **Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology**, Supplement 23: 1-241.

Bouček, Z. 1978. A generic key to Perilampinae (Hymenoptera, Chalcidoidea) with a revision of *Krombeinius* n.gen. and *Euperilampus* Walker. **Entomologica Scandinavica** 9: 299-307.

Bouček, Z. 1988a. **Australasian Chalcidoidea. A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species.** Wallingford, CAB International, 832 pp.

Bouček, Z. 1992. The New World genera of Chalcididae. **Memoirs of the American Entomological Institute** 53: 49-117.

Bouček, Z. 1993. The genera of chalcidoid wasps from *Ficus* fruit in the New World. **Journal of Natural History** 27: 173-217.

Bouček, Z. 1998b. An overview of the higher classification of the Chalcidoidea (Parasitic Hymenoptera), pp. 11-23. *In:* V.K. Gupta (ed.). **Advances in Parasitic Hymenoptera Research.** Leiden, E. J. Brill, 546 pp.

Bouček, Z. & S. Heydon 1997. Pteromalidae, pp. 541-692. *In*: G.A.P. Gibson; J.Y. Huber & J.B. Woolley (eds). **Annotated Keys to the Genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera).** Monograph 1. Ottawa, National Research Council Press, 794 pp.

Bradley, J.C. 1934. Descriptions of two new and one previously known species of Ampulicidae (Hymenoptera) from Neotropical region. **Revista de Entomologia** 4: 161-166.

Bradley, J.C. 1945. The Scoliidae (Hymenoptera) of northern South America, with especial reference to Venezuela. - I. The genus *Campsomeris*. **Boletín de Entomologia Venezolana** 4: 1-36.

Branstetter, M.G.; B.N. Danforth; J.P. Pitts; B.C. Faircloth; P.S. Ward; M.L. Buffington; M.W. Gates; R.R. Kula & S.G. Brady 2017. Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. **Current Biology** 27: 1019–1025.

Bridwell, J.C. 1958. Biological notes on *Ampulicomorpha confusa* Ashmead and its fulgoroid host. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 60: 23-26.

Brothers, D.J. 1981. Notes on the biology of *Ycaploca evansi* (Hymenoptera: Scolebythidae). **Journal of the Entomological Society of South Africa** 44: 107-108.

Brothers, D.J. 1995. Mutillidae, pp. 541-548. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Brothers, D.J. 1999. Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). **Zoologica Scripta** 28: 232-249.

Brothers, D.J. 2006a. Familia Mutillidae, pp. 577-593. *In*: F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Brothers, D.J. 2006b. Familia Mutillidae, pp. 586-594. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Brothers, D.J. 2006c. Familia Bradynobaenidae, pp. 610-614. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Brothers, D.J. & A.T. Finnamore 1993. Superfamily Vespoidea. pp. 161-278. *In*: H. Goulet & J.T. Huber (eds). **Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families.** Ottawa, Agriculture Canada Publications, vii+668 pp.

Brothers, D.J. & J.M. Carpenter 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea (Hymenoptera). **Journal of Hymenoptera Research** 2: 227-304.

Brothers, D.J. & J.W. Janzen 1999. New generic synonymy in Scolebythidae, with redescription of both sexes of *Pristapenesia primaeva* Brues from Baltic amber (Hymenoptera: Chrysidoidea), pp. 17-26. *In*: **AMBA Projects AM/PFICM98/1.99: Proceedings of the First International Palaeoentomological Conferece.** Moscow.

Buffington, M.L.; J. M. Forshage; C.-T.T. Liljeblad & S. van Noort 2020. World Cynipoidea (Hymenoptera): A Key to Higher-Level Groups. **Insect Systematics and Diversity** 4(4): 1–69.

Burks, B.D. 1968. *Psephenus* parasitized by a new chalcidoid. I. Description of the parasite. **Annals of the Entomological Society of America** 61: 450-452.

Burks, B.D. 1971. A synopsis of the genera of the family Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Transactions of the American Entomological Society** 97: 1-89.

Burks, R.A.; J.M. Heraty; M. Gebiola *et al.* 2011. Combined molecular and morphological phylogeny of Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with focus on the subfamily Entedoninae. **Cladistics** 27: 1-25.

Buschini, M.L.T. & T.D. Woiski 2006. Biology of the solitary wasp *Isodontia costipennis* Spinola 1851 (Hymenoptera Sphecidae) in trap-nests in southern Brazil. **Tropical Zoology** 19: 175-184.

Camargo, J.M.F. & S.R.M. Pedro 2007. Meliponini Lepeletier, 1836, pp. 272-578. *In*: J.S. Moure; D. Urban & G.A.R. Melo (orgs.). **Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region.** Curitiba, Sociedade Brasileira de Entomologia, xiv+1058 pp.

Camargo, J.M.F.; W.E. Kerr & C.R. Lopes. 1967. Morfologia externa de *Melipona* (*Melipona*) *marginata* Lepeletier (Hymenoptera, Apoidea). **Papéis Avulsos de Zoologia** 20(20): 229–258.

Camargo, O.R. 1956. As larvas 'mata-porco' no Rio Grande do Sul. **Boletim da Diretoria da Produção Animal (**Porto Alegre) 13: 23-29.

Cambra, R.A. & C.O. Azevedo 2003. First Central American record of *Clystopsenella longiventris* (Hymenoptera: Scolebythidae) with comments on the variation of the species. **Entomotropica** 18: 147-148.

Camilo, E.; C.A. Garófalo & J.C. Serrano 1996. Biologia de *Podium denticulatum* Smith em ninhos armadilhas (Hymenoptera: Sphecidae: Sphecinae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 25: 439-450.

Campos, D.F. & M.J. Sharkey 2006. Familia Braconidae, pp. 331-384 *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Carmean, D. 2006a. Familia Trigonalidae, pp. 212-216. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Carmean, D. 2006b. Superfamilia Trigonaloidea y familia Trigonalidae, pp. 279-281. *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomología e Universidad Nacional de Colombia. 894 pp.

Carmean, D. & L. Kimsey 1998. Phylogenetic revision of the parasitoid wasp family Trigonalidae (Hymenopera). **Systematic Entomology** 23: 35-76.

Carpenter, J.M. 1999. What do we know about chrysidoid (Hymenoptera) relationships? **Zoologica Scripta** 28: 215-231.

Carpenter, J.M. & B.R. Garcete-Barrett 2002. A key to the Neotropical genera of Eumeninae (Hymenoptera: Vespidae). **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay** 14: 52-73.

Carvalho, A.G. 1993. Parasitismo de *Ibalia* sp. (Hymenoptera: Ibaliidae) em *Sirex noctilio* Fabricius, 1973 [*sic*] (Hymenoptera: Siricidae) em São Francisco de Paula-RS. **Boletim de Pesquisa Florestal** 26/27: 61-62.

Castro, L.R. & M. Dowton 2006. Molecular analysis of the Apocrita (Insecta: Hymenoptera) suggest that the Chalcidoidea are sister to the diaprioid complex. **Invertebrate Systematics** 20: 603–614.

Chen, X.X. & C. Van Achterberg 2019. Systematics, phylogeny, and evolution of braconid wasps: 30 years of progress. **Annual Review of Entomology** 64: 335–358.

Clancy, D.W. 1946. The insect parasites of Chrysopidae (Neuroptera). **University of California Publications in Entomology** 7: 403-496.

Clausen, C. P. 1940. **Entomophagous Insects.** Nova York, McGraw Hill, 688 pp.

Clausen, C.P. 1941. The habits of the Eucharidae. **Psyche** 48(2-3): 57-69.

Comério, E.F.; N.W. Perioto & R.I.R. Lara 2017. A new species of *Ismarus* Haliday (Hymenoptera: Ismaridae) from Brazil and a new occurrence record for *Ismarus gracilis* Masner. **EntomoBrasilis** 9(3): 197-201.

Corrêa-Ferreira, B.S. 2002. *Trissolcus basalis* para o controle de percevejos da soja. pp. 449-476 *In:* J.R.P. Parra *et al.* (eds). **Controle Biológico no Brasil: parasitoides e predadores.** São Paulo, Editora Manole, 635 pp.

Corrêa-Ferreira, B.S. & F. Moscardi 1996. Biological control of soybean stink bugs by inoculative releases of *Trissolcus basalis*. **Entomologia Experimentalis etApplicata** 79: 1-7.

Costa Lima, A.M. da 1960. **Insetos do Brasil. 11º Tomo. Hymenópteros. 1ª. Parte.** Escola Nacional de Agronomia, Série Didática n.º 13. Rio de Janeiro, 368 pp.

Costa Lima, A.M. da 1962. **Insetos do Brasil. 12º Tomo. Hymenópteros. 2ª. Parte.** Escola Nacional de Agronomia, Série Didática n.º 14. Rio de Janeiro, 393 pp.

Cowan, D.P. 1991. The social and presocial Vespidae, pp. 33-73. *In*: K.G. Ross & R.W. Matthews (eds). **The Social Biology of Wasps**. Ithaca, Cornell University Press, xvii+678 pp.

Cruaud, A.; R. Jabbour-Zahab; G. Genson *et al.* 2010. Laying the foundations for a new classification of Agaonidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), a multilocus phylogenetic approach. **Cladistics** 26(4): 359-387.

Cruaud, A.; R. Jabbour-Zahab; G. Genson; F. Kjellberg *et al.* 2011. Phylogeny and evolution of life-history strategies in the Sycophaginae non-pollinating

fig wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea). **BMC Evolutionary Biology** 11:178.

Cruaud, A.; N. Ronsted; B. Chantarasuwan; L.S. Chou *et al.* 2012. An extreme case of plant-insect codiversification: figs and fig-pollinating wasps. **Systematic Biology** 61(6): 1029-1047.

Dal Molin, A. & G.A.R. Melo 2005. A grafia de termo aplicado à biologia de parasitóides. **Informativo da Sociedade Entomológica do Brasil** 30(2): 3.

Dal Molin, A.; G.A.R. Melo & N.W. Perioto 2004. New species of *Prodecatoma* (Hymenoptera, Eurytomidae) associated to galls in fruits of two species of *Psidium* L. (Myrtaceae), with comments on *Prodecatoma spermophaga* Costa Lima. **Revista Brasileira de Entomologia** 48: 519-528.

Danforth, B.N.; R.L. Minckely & J.L. Neff 2019. **The Solitary Bees: Biology, Evolution, Conservation.** Princeton, Princeton University Press. 472 pp.

Darling, D.C. 1983. A review of the New World species of *Euperilampus* (Hymenoptera: Perilampidae), with hotes about host associations and phylogenetic relationships. **Quaestiones Entomologicae** 19: 1-40.

Darling, D.C. 1986. The New World species of Chrysolampinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **The Canadian Entomologist** 18: 913-940.

Darling, D.C. 1996. Generic concepts in the Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea): an assessment of recently proposed genera. **Journal of Hymenoptera Research** 5: 100-130.

Darling, D.C. 2006. Familia Perilampidae, pp. 398-402. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Darling, D.C. & M.J. Sharkey 1990. Order Hymenoptera. *In:* D. Grimaldi. Insects from the Santana formation, Lower Cretaceous, of Brazil. **Bulletin of the American. Museum of Natural History** 195: 123-153.

Day, M.C. 1988. **Spider Wasps. Hymenoptera: Pompilidae. Handbooks for the Identification of British Insects,** vol. 6, parte 4. Londres, Royal Entomological Society of London, 60 pp.

De Santis, L. 1960. Descripcion de un nuevo escelionido mirmecofilo del Brasil (Hymenopt. Scelionidae). **Neotropica** 6: 17-20.

De Santis, L. 1964. Encirtidos de La Republica Argentina. **Anales de la Comision de Investigation Cientifica de la Provincia de Buenos Aires** 4: 1-393, 12 pranchas.

De Santis, L. 1967. **Catalogo de los Himenopteros Argentinos de la Serie Parasitica, incluyendo Bethyloidea.** La Plata, Comision de Investigation Cientifica de la Provincia de Buenos Aires, 337 pp.

De Santis, L. 1980. **Catalogo de los Himenopteros Brasileños de la Serie Parasitica, incluyendo Bethyloidea.** Curitiba, Editora UFPR, 395 pp.

Deans, A.R. 2005. Annotated catalog of the world's ensign wasp species (Hymenoptera: Evaniidae). **Contributions of the American Entomological Institute** 34: 1-164.

Deans, A.R. 2006. Familia Evaniidae, pp.795-802. *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomología e Universidad Nacional de Colombia. 894 pp.

Deans, A.R. & M. Huben 2003. Annotated key to the ensign wasp (Hymenoptera: Evaniidae) genera of the world, with descriptions of three new genera. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 105: 859-875.

Delvare, G. 1992. A reclassification of the Chalcidini with a checklist of the New World species. **Memoirs of the American Entomological Institute** 53: 119-466.

Delvare, G. & D.C. Arias-Penna 2006. Família Chalcididae. pp. 647-666. *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Dessart, P. 2006a. Familia Ceraphronidae, pp. 228-231. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Dessart, P. 2006b. Familia Megaspilidae, pp. 232-236. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Dias, B.F.S. 1975. Comportamento pré-social de sínfitas do Brasil Central. I. *Themos olfersii* (Klug) (Hymenoptera, Argidae). **Studia Entomologica** 18: 401-432.

Dias, B.F.S. 1976. Comportamento pré-social de sínfitas do Brasil Central. II. *Dielocerus diasi* Smith, 1975 (Hymenoptera, Argidae). **Studia Entomologica** 19: 461-501.

Díaz, N.B. 1980. Cinipoideos galigenos e inquilinos de la Republica Argentina. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina** 39: 221-226.

Díaz, N.B.; F.E. Gallardo & S.P. Durante 2002. Estado del conocimiento de los Cynipoidea en la Región Neotropical (Hymenoptera), pp. 231-237. *In*: C. Costa; S.A. Vanin; J.M. Lobo & A. Melic (eds). **Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografia y Entomología Sistemática PrIBES 2002**, Monografías Tercer Milenio, vol. 2. Zaragoza, Red Iberoamericana de Biogeografia y Entomología Sistemática, Sociedad Entomológica Aragonesa & CYTED. 328 pp.

Díaz, N.B.; F.E. Gallardo; C.H. Marchiori & A.X. Linhares 2000. Cynipoidea parasitoids of dung-flies in Brazil. II (Insecta: Hymenoptera). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 29: 469-474.

Doutt, R.L. & G. Viggiani 1968. The classification of the Trichogrammatidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Proceedings of the California Academy of Sciences** 35: 477-586.

Duncan, C.D. 1939. A contribution to the biology of North American vespine wasps. **Standford University Publications, Biological Sciences** 8: 1-272.

Duncan, R.E.; B.J. Ulmer; J.E. Peña *et al*. 2007. Reproductive biology of *Fidiobia dominica* (Hymenoptera: Platygastridae), an egg parasitoid of *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae). **Environmental Entomology** 36(2): 376-382.

Eady, R.D. 1974. The present state of nomenclature of wing venation in the Braconidae (Hymenoptera); its origins and comparison with related groups. **Journal of Entomology (B)** 41(1): 63-72.

Elias, L.G.; F. Kjellberg; F.H. Farache; E.A.B. Almeida *et al.* 2018. Ovipositor morphology correlates with life history evolution in agaonid fig wasps. **Acta Oecologica** 90:109-116.

Engel, M.S. 2005a. The wasp genus *Clystopsenella* in Belize (Hymenoptera: Scolebythidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** 78: 186-188.

Engel, M.S. 2005b. Family-group names for bees (Hymenoptera: Apoidea). **American Museum Novitates** 3476: 1-33.

Engel, M.S. & A.S. Lelej 2020. On the spelling of family-group names based on the genus *Trigonalys* Westwood (Hymenoptera: Trigonalidae versus Trigonalyidae). **Entomologist's Monthly Magazine** 156: 58–60.

Evans, H.E. 1953. Comparative ethology and the systematics of spider wasps. **Systematic Zoology** 2: 155-172.

Evans, H.E. 1966. Discovery of the female *Plumarius* (Hymenoptera, Plumariidae). **Psyche** 73: 229-237.

Evans, H.E. (org.) 1987. Order Hymenoptera, pp. 597-710. *In*: F.W. Stehr (ed.). **Immature Insects.** Dubuque, Kendal/Hunt Publishing Co., 754 pp.

Evans, H.E. & C.M. Yoshimoto 1962. The ecology and nesting behavior of the Pompilidae (Hymenoptera) of the northeastern United States. **Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America** 3: 67–119.

Evans, H.E. & K.M . O'Neill 1988. **The Natural History and Behavior of North American Beewolves.** Ithaca, Comstock, 278 pp.

Evans, H.E. & K.M. O'Neill 2007. **The Sand Wasps: Natural History and Behavior.** Cambridge, Harvard University Press, 340 pp.

Evans, H.E. & M.J. West-Eberhard 1970. **The Wasps.** Ann Arbor, University of Michigan Press, 265 pp.

Fernandes, D.R.R.; B.F. Santos; D.G. Pádua *et al.* 2019. **Ichneumonidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1546>.

Fernandes, D.R.R.; C. Salas; S. Rothmann *et al*. 2014. *Megastigmus transvaalensis* (Hymenoptera: Torymidae) on *Schinus polygamus* (Anacardiaceae): a new native host for this invasive seed-feeding species. **Idesia (Chile)** 32(4): 119-122.

Fernandes, G.W.; R.P. Martins & E. Tameirão-Neto 1987. Food web relationships involving *Anadiplosis* sp. galls (Diptera: Cecidomyiidae) on *Machaerium aculeatum* (Leguminosae). **Revista Brasileira de Botânica** 10: 117-123.

Fernández, F. 2006a. Sistemática de los himenópteros de la Región Neotropical: estado del conocimiento y perspectivas, pp. 7-35. *In*: F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Fernández, F. 2006b. Familia Pompilidae, pp. 563-575. *In*: F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Fernández, F. & C.E. Sarmiento 2015. A new species of *Huarpea* Pate, 1947 from Colombia and redescription of *H. wagneriella* (du Buysson, 1904) (Hymenoptera: Sapygidae). **Zootaxa** 3994: 439–444.

Fernández, F. & M.J. Sharkey (eds) 2006. **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Ferreira-Filho, P.J.; F.C.M. Piña-Rodrigues; J.M.S. Silva; J.C. Guerreiro *et al*. 2015. The exotic wasp *Megastigmus transvaalensis* (Hymenoptera: Torymidae): first record and damage on the Brazilian peppertree, *Schinus terebinthifolius* drupes, in São Paulo, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 87(4): 2091-2095.

Finnamore, A.T. & P.E. Hanson 1995. Scoliidae, pp. 555-560. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Fischer, R.C. 1986. George Salt and the development of experimental insect parasitology. **Journal of Insect Physiology** 32(4): 249-253.

Flores, C.; J. Ugalde; P. Hanson & I.D. Gauld 2000. The biology of perreyiine sawflies (Hymenoptera: Pergidae) of the *Perreyia* genus-group, pp. 258-266. *In*: A.D. Austin & M. Downton (eds). **Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control.** Collingwood, CSIRO, xi+468 pp.

Forbes, A.A.; R.K. Bagley; M.A. Beer *et al.* 2018. Quantifying the unquantifiable: why Hymenoptera, not Coleoptera, is the most speciose animal order. **BMC Ecology** 18(1): 21.

Fox, E.G.P. & S. Bressan-Nascimento 2006. Biological characteristics of *Evania appendigaster* (L.) (Hymenoptera: Evaniidae) in different densities of *Periplaneta americana* (L.) oothecae (Blattodea: Blattidae). **Biological Control** 36: 183-188.

Gaimari, S.D. & R.P. Martins 1996. Nesting behavior and nest distribution of *Ammophila gracilis* Lepeletier (Hymenoptera: Sphecidae) in Brazil. **Journal of Hymenoptera Research** 5: 240-248.

Garcia, M.V.B. & J. Adis 1993. On the biology of *Penepodium goryanum* (Lepeletier) in wooden trap-nests (Hymenoptera, Sphecidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 95: 547–553.

Gates, M.W. 2008. Species revision and generic systematics of world Rileyinae (Hymenoptera: Eurytomidae). **University of California Publications in Entomology** 127: 1-332.

Gates, M.W. & P.E. Hanson 2006. Família Eurytomidae. pp. 380-387. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Gauld, I.D. 1991. The Ichneumonidae of Costa Rica, 1. **Memoirs of the American Entomological Institute** 47: 1-589.

Gauld, I.D. 1995a. Aulacidae, pp. 192-193. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Gauld, I.D. 1995b. Gasteruptiidae, pp. 193-195. *In*: P.E. Hanson & I D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Gauld, I.D. 1995c. Key to alates of families of Vespoidea present in Central America, pp. 506-512. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Gauld, I.D. 1995d. Ichneumonidae, pp. 390-431. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Gauld, I.D. 1997. The Ichneumonidae of Costa Rica, 2. **Memoirs of the American Entomological Institute** 57: 1-485.

Gauld, I.D. 2000. The Ichneumonidae of Costa Rica, 3. **Memoirs of the American Entomological Institute** 63: 1-453.

Gauld, I.D. 2006. Familia Rhopalosomatidae, pp. 607-609. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Gauld, I.D. & B. Bolton (eds) 1988. **The Hymenoptera.** Oxford, Oxford University Press, xi+332 pp.

Gauld, I.D. & P.E. Hanson 1995a. The evolution, classification and identification of the Hymenoptera, pp. 138-156. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Gauld, I.D. & P.E. Hanson 1995b. The evaniomorph parasitoid families, pp. 185-187. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Gauld, I.D.; C. Godoy; R. Sithole & J. Ugalde 2002. The Ichneumonidae of Costa Rica, 4. **Memoirs of the American Entomological Institute** 66: 1-768.

Gauld, I.D.; J. Ugalde & P. Hanson 1998. Guía de los Pimplinae de Costa Rica (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Revista de Biología Tropical** 46: 1-189.

Gauthier, N.; J. LaSalle; D.L.J. Quicke & H.C.J. Godfray 2000. Phylogeny of Eulophidae (Hymenooptera: Chalcidoidea), with a reclassification of Eulophinae and the recognition that Elasmidae are derived eulophids. **Systematic Entomology** 25: 521-539.

Gess, F.W. 1984. Some aspects of the ethology of *Ampulex bantuae* Gess (Hymenoptera: Sphecidae: Ampulicinae) in the Eastern Cape Province of South Africa. **Annals of the Cape Provincial Museums (Nat. Hist.)** 16: 23–40.

Gess, S.K. 1996. **The Pollen Wasps: Ecology and Natural History of the Masarinae.** Cambridge, Harvard University Press, 340 pp.

Gibson, G.A.P. 1985. Some pro- and mesothoracic structures important for phylogenetic analysis of Hymenoptera, with a review of terms used for the structures. **Canadian Entomologist** 117:1395-1443.

Gibson, G.A.P. 1986a. Evidence for monophyly and relationships of Chalcidoidea, Mymaridae, and Mymarommatidae (Hymenoptera: Terebrantes). **Canadian Entomologist** 118: 205-240.

Gibson, G.A.P. 1986b. Mesothoracic skeletomusculature and mechanics of flight and jumping in Eupelminae (Hymenoptera, Chalcidoidea: Eupelmidae). **Canadian Entomologist** 118: 691-728.

Gibson, G.A.P. 1989. Phylogeny and classification of Eupelmidae, with a revision of the world genera of Calosotinae and Metapelmatinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Memoirs of the Entomological Society of Canada** 149: 1-121.

Gibson, G.A.P. 1993. Superfamilies Mymarommatoidea and Chalcidoidea, pp. 570-655. *In*: H. Goulet & J.T. Huber (eds). **Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families.** Ottawa, Agriculture Canada Publications, vii+668 pp.

Gibson, G.A.P. 1995. Parasitic wasps of the subfamily Eupelminae: classification and revision of world genera (Hymenoptera: Chalcidoidea: Eupelmidae). **Memoirs on Entomology, International** 5: 1-421.

Gibson, G.A.P. 2003. Phylogenetics and classification of Cleonyminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Pteromalidae). **Memoirs on Entomology, International** 16, 339 pp.

Gibson, G.A.P. 2013. **About Chalcidoidea.** Ottawa, Canadian National Collection of Insects, Arachnids and Nematodes / CanaColl Foundation.

Gibson, G.A.P.; J. Read & J.T. Huber 2007. Diversity, classification and higher relationships of Mymarommatoidea (Hymenoptera). **Journal of Hymenoptera Research** 16: 51-146.

Gibson, G.A.P.; J.M. Heraty & J.B. Woolley 1999. Phylogenetics and classification of Chalcidoidea and Mymarommatoidea - A review of current concepts (Hymenoptera, Apocrita). **Zoologica Scripta** 28: 87-124.

Gibson, G.A.P.; J.Y. Huber & J.B. Woolley (eds) 1997. **Annotated Keys to the Genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera).** Monograph 1. Ottawa, National Research Council Press, 794 pp.

Godfray, H.C.J. 1994. **Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Biology.** Princeton, Princeton University Press, 488 pp.

Goergen, G. & P. Neuenschwander 1992. A cage experiment with four trophic levels: cassava plant growth as influenced by cassava mealybug, *Phenacoccus manihoti*, its parasitoid *Epidinocarsis lopezi*, and the hyperparasitoids *Prochiloneurus insolitus* and *Chartocerus hyalipennis*. **Zeitschrift** für **Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz** 99(2): 182-190.

Gokhman, V.E. 2018. Dimensions and borderlines of parasitoid Hymenoptera species: a paradigm shift? **Biology Bulletin Reviews** 8(3): 227-233.

Gordh, G.; E.F. Legner & L.E. Caltagirone 1999. Biology of parasitic Hymenoptera, pp. 355-381. *In*: T.S. Bellows & T.W. Fisher (eds). **Handbook of Biological Control: Principles and Applications of Biological Control.** San Diego, Academic Press, 1046 pp.

Goulet, H. & J.T. Huber (eds) 1993. **Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families.** Ottawa, Agriculture Canada Publications, vii+668 pp.

Greathead, D.G. 1986. Parasitoids in classical biological control, pp. 289-318. *In*: J. Waage & D.G. Greathead (eds). **Insect Parasitoids.** Londres, Academic Press, 389 pp.

Grissell, E.E. & M.E. Schauff. 1997. **A handbook of the families of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)**. Second Edition, Revised. Washington, D.C., Entomological Society of Washington, 87 pp.

Grissell, E.E. 1995. Toryminae (Hymenoptera: Chalcidoidea: Torymidae): a redefinition, generic classification, and annotated world catalog of species. **Memoirs on Entomology, International** 2: 1-474.

Grissell, E.E. 1997. Torymidae, pp. 709-725. *In*: G.A.P. Gibson; J. Huber & J.B. Woolley (eds). **Annotated Keys to the Genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera).** Monograph 1. Ottawa, National Research Council Press, 794 pp.

Grüter, C. 2020. **Stingless Bees: Their Behaviour, Ecology and Evolution.** Switzerland, Springer Nature. 385 pp.

Guglielmino, A. & C. Bückle. 2013. Description of the mature larva of *Ampulicomorpha schajovskoyi* De Santis & Vidal Sarmiento (Hymenoptera: Chrysidoidea: Embolemidae). **Zootaxa** 3637: 385–393.

Guglielmino, A.; M. Olmi & C. Bückle 2013. An updated host-parasite catalogue of world Dryinidae (Hymenoptera: Chrysidoidea). **Zootaxa** 3740: 1-113.

Guimarães, J.A. & R.A. Zucch 2004. Parasitism behavior of three species of Eucoilinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae) fruit fly parasitoids (Diptera) in Brazil. **Neotropical Entomology** 33: 217-224.

Guimarães, J.A.; R.A. Zucchi; N.B. Díaz; M.F. Souza-Filho & M.A. Uchôa 1999. Espécies de Eucoilinae (Hymenoptera: Cynipoidea: Figitidae) parasitóides de larvas frugívoras (Diptera: Tephritidae e Lonchaeidae) no Brasil. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 28: 263-273.

Gurney, A.B. 1953. Notes on the biology and immature stages of a cricket parasite of the genus *Rhopalosoma*. **Proceedings of the United States National Museum** 103: 19-34.

Hagen, K.S. 1964. Developmental stages of parasites, pp. 168-246. *In*: P. DeBach (ed.). **Biological Control of Insect Pests and Weeds** Londres, Chapman & Hall, 844 pp.

Hanson, P.E. 1992. The Nearctic species of *Ormyrus* Westwood (Hymenoptera: Chalcidoidea: Ormyridae). **Journal of Natural History** 26: 1333-1365.

Hanson, P.E. 1995. Ormyridae, pp. 350-351. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Hanson, P.E. 2006. Familia Torymidae. pp. 699-702 *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Hansson, C. 2002. Eulophidae of Costa Rica, 1. **Memoirs of the American Entomological Institute** 67: 1-292.

Hansson, C. 2004. Eulophidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea), 2. **Memoirs of the American Entomological Institute** 75: 1-292.

Hansson, C. 2019. Neotropical Eulophidae. <http://neotropicaleulophidae.com>

Hanson, P.E. & I.D. Gauld (eds) 1995. **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Hanson, P.E. & I.D. Gauld (eds) 2006. Hymenoptera de la Región Neotropical. **Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Hanson, P.E. & J. LaSalle 2006. Superfamilia Chalcidoidea, pp. 304-310. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). Hymenoptera de la Región Neotropical. **Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Hanson, P.E. & J.T. Longino 2006. Hormigas (Formicidae), pp. 304-694. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). Hymenoptera de la Región Neotropical. **Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Hanson, P.E. & S. Heydon 2006. Familia Pteromalidae, pp. 403-420. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). Hymenoptera de la Región Neotropical. **Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Hausl-Hofstätter, U. & H.P. Bojar 2016. Behaviour, biology and morphology of *Stephanus serrator* (Fabricius, 1798) (Hymenoptera: Stephanidae). **Joannea Zoologie** 15: 15–38.

Hawkins, B.A. & W. Sheenan (eds) 1994. **Parasitoid Community Ecology.** Oxford, Oxford University Press, 516 pp.

Hayat, M. l983. The genera of Aphelinidae of the world. **Systematic Entomology** 8: 63-l02.

Hayat, M. 1998. Aphelinidae of India (Hymenoptera: Chalcidoidea): a taxonomic revision. **Memoirs on Entomology, International** 13: 81-83.

He, J. & Z. Xu 2015. **Fauna Sinica. Insecta. Vol. 56. Hymenoptera Proctotrupoidea (I).** Beijing, Science Press, 1034 pp.

Hedicke, H. & G.J. Kerrich 1940. A revision of the family Liopteridae (Hymenopt., Cynipoidea). **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 90: 177-225, 3 pranchas.

Heimpel, G.E. & J.G. deBoer 2008. Sex determination in the Hymenoptera. **Annual Review of Entomology** 53:209-230.

Heraty, J.M. 2002. A revision of the genera of Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of the World. **Memoirs of the American Entomological Institute** 68: 1-367.

Heraty, J.M. 2009. Parasitoid biodiversity and insect pest management. pp. 445-462. *In:* R.G. Foottit & P.H. Adler (eds). **Insect Biodiversity: Science and Society**. UK, Blackwell Publishing Ltd., 632 pp.

Heraty, J.M.; H.A. Derafshan; M. Ghafouri Moghaddam 2019. Review of the Philomidinae Ruschka (Hymenoptera: Chalcidoidea: Perilampidae), with description of three new species. **Arthropod Systematics & Phylogeny** 77(1): 39-56.

Heraty, J.M. & C. Darling 1984. Comparative morphology of the planidial larvae of Eucharitidae and Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Systematic Entomology** 9: 309-328.

Heraty, J.M. & D.C. Darling 2007. A new genus and species of Perilampidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) with uncertain placement within the family. **Proceedings of the Entomological Society of Ontario** 138: 33-47.

Heraty, J.; F. Ronquist; J.M. Carpenter *et al.* 2011. Evolution of the hymenopteran megaradiation. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 60:73–88.

Heraty, J.M.; J.B. Woolley; K.R. Hopper *et al.* 2007. Molecular phylogenetics and reproductive incompatibility in a complex of cryptic species of aphid parasitoids. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 45: 480–493.

Heraty, J.M.; R.A. Burks; A. Cruaud; G.A.P. Gibson *et al.* 2013. A phylogenetic analysis of the megadiverse Chalcidoidea (Hymenoptera). **Cladistics** 29(5): 466-542.

Hermes, M.G. & B.R. Garcete-Barret 2009. Revisiting the Brazilian fauna of masarine wasps: new records, na illustrated key to species and a description of the male of *Trimeria rubra* Hermes & Melo (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). **Zootaxa** 2162: 24–36.

Hermes, M.G..; A. Somavilla & S.R. Andena 2020. **Vespidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2434>.

Hölldobler, B. & E.O. Wilson 1990. **The Ants.** Cambridge, Belknap Press, xiv+733 pp.

Honsberger, D.N.; J.T. Huber & M.G. Wright 2022. A new *Mymaromma* sp. (Mymarommatoidea, Mymarommatidae) in Hawaii and first host record for the superfamily. **Journal of Hymenoptera Research** 89: 73-87.

Hopper, K.R.; J.B. Woolley; K. Hoelmer *et al.* 2012. An identification key to species in the *mali* complex of *Aphelinus* (Hymenoptera, Chalcidoidea) with descriptions of three new species. **Journal of Hymenoptera Research** 26: 73-96.

Huben, M. 1995. Evaniidae, pp. 195-199. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Huben, M. 2006. Familia Evaniidae, pp. 223-227. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Huber, J.T. 1986. Systematics, biology, and hosts of the Mymaridae and Mymarommatidae (Insecta: Hymenoptera). **Entomography** 4: 185-243.

Huber, J.T. 2009. Biodiversity of Hymenoptera, pp. 303-323. *In:* R.G. Foottit & P.H. Adler (eds). **Insect Biodiversity: Science and Society**. UK, Blackwell Publishing Ltd., 632 pp.

Huber, J.T.; G.A.P. Gibson; L.S. Bauer; H. Liu & M. Gates 2008. The genus *Mymaromella* (Hymenoptera: Mymarommatidae) in North America, with a key to described extant species. **Journal of Hymenoptera Research** 17: 175-194.

Hunter, M.S. & J.B. Woolley 2001. Evolution and behavioral ecology of heteronomous aphelinid parasitoids. **Annual Review of Entomology** 46: 251-290.

Hurd, P.D. & J.S. Moure 1961. Some notes on sapygid parasitism in the nests of carpenter bees belonging to the genus *Xylocopa* Latreille (Hymenopera: Aculeata). **Journal of the Kansas Entomological Society** 34: 19-22.

ICZN. 1946. Opinion 178 On the status of the names *Serphus* Schrank, 1780, and *Proctotrupes* Latreille, 1796 (class Insecta, order Hymenoptera). **Opinions and Declarations rendered by the International Commission on Zoological Nomenclature** 2(48): 545-556.

Iede, E.T. & R. Zanetti 2007. Ocorrência e recomendações para o manejo de *Sirex noctilio* Fabricius (Hymenoptera, Siricidae) em plantios de *Pinus patula* (Pinaceae) em Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** 51: 529-531.

Iede, E.T.; S.R.C. Penteado & J.C. Bisol 1988. Primeiro registro de ataque de *Sirex noctilio* em *Pinus taeda* no Brasil. **EMBRAPA CNPF Circular Técnica** 20: 1-12.

Ihering, R. von. 1968. **Dicionário dos Animais do Brasil**. São Paulo, Editora da Universidade de Brasília, 790 pp.

Iwata, K. 1964. Egg giantism in subsocial Hymenoptera, with ethological discussion on tropical bamboo carpenter bees, pp. 399-435. *In*: T. Kira & T. Umesao (eds). **Nature and Life in Southeast Asia**, vol. 3. Kyoto, Fauna and Flora Research Society.

Janšta, P.; A. Cruaud; G. Delvare *et al.* 2018. Torymidae (Hymenoptera, Chalcidoidea) revised: molecular phylogeny, circumscription and reclassification of the Family with discussion of its biogeography and evolution of life-history traits. **Cladistics** 34(6): 627-651.

Jennings, J.T. & A.D. Austin 2000. Higher-level phylogeny of the Aulacidae and Gasteruptiidae (Hymenoptera: Evanioidea), pp. 154-164. *In:* A.D. Austin & M. Dowton (eds). **Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control.** Collingwood, CSIRO, xi+468 pp.

Jennings, J.T. & A.D. Austin 2002. Systematics and distribution of world hyptiogastrine wasps (Hymenoptera: Gasteruptiidae). **Invertebrate Systematics** 16: 735-811.

Jennings, J.T. & A.D. Austin 2004. Biology and host relationships of aulacid and gasteruptiid wasps (Hymenoptera: Aulacidae): a review, pp. 187-215. *In*: K. Rajmohana; K. Sudheer; P. Girish Kumar & S. Santhosh (eds). **Perspectives on Biosystematics and Biodiversity.** Kerala, India, University of Calicut, xxii+666 pp.

Johnson, N.F & L. Musetti 1998. Geographic variation of sex ratio in *Pe1ecinus polyturator* (Drury) (Hymenoptera: Pelecinidae). **Journal of Hymenoptera Research** 7: 48-56.

Johnson, N.F. & L. Musetti 1999. Revision of the proctotrupoid genus *Pelecinus* Latreille (Hymenoptera: Pelecinidae). **Journal of the Natural History** 33: 1513-1543.

Johnson, N.F. & L. Musetti 2004. Catalog of the systematic literature of the superfamily Ceraphronoidea (Hymenoptera). **Contributions of the American Entomological Institute** 33: 1-149.

Johnson, N.F. & L. Musetti 2012. Genera of the parasitoid wasp family Monomachidae (Hymenoptera: Diaprioidea). **Zootaxa** 3188: 31-41.

Johnson, N.F. 1992. Catalog of world species of Proctotrupoidea, exclusive of Platygastridae (Hymenoptera). **Memoirs of the American Entomological Institute** 51: 1-825.

Johnson, N.F. (org.) 2019. **Hymenoptera Online (HOL).** Columbus, Ohio State University, <https://hol.osu.edu>.

Johnson, N.F.; L. Musetti; J.B. Johnson & K. Katovich 1999. The larva of *Pelecinus polyturator* (Drury) (Hymenoptera: Pelecinidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 101: 64-68.

Jones, O.R.; A. Purvi; E. Baumgart & D.L. Quicke 2000. Using taxonomic revision data to estimate the geographic and taxonomic distribution of undescribed species richness in the Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). **Insect Conservation and Diversity** 2: 204-212.

Kajimura, H. 2000. Discovery of mycangia and mucus in adult female xiphydriid woodwasps (Hymenoptera: Xiphydriidae) in Japan. **Annals of the Entomological Society of America** 93: 312-317.

Kawada, R.: D.N. Barbosa & C.O. Azevedo 2014. *Cryptalyra* (Hymenoptera, Megalyridae) from Maranhão, Brazil: three new species discovered after a large collecting effort. **ZooKeys** 442: 85–104.

Kevan, P.G. & V.L. Imperatriz-Fonseca (eds) 2006. **Pollinating Bees: The Conservation Link between Agriculture and Nature**. 2a. ed. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 336 pp.

Kimsey, L.S. 1993. Review of the sphecid genus *Paradolichurus*, and description of a new species (Hymenoptera, Sphecidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** 66: 245-249.

Kimsey, L.S. 1995. Chrysididae, pp. 479-488. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Kimsey, L.S. 2006a. Familia Chrysididae, pp. 419-426. *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomología e Universidad Nacional de Colombia, 894 pp.

Kimsey, L.S. 2006b. Familia Tiphiidae, pp. 575-. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Kimsey, L.S. & D.J. Brothers 2006. Familia Tiphiidae, pp. 597-607. *In*: F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Kimsey, L.S. & R.M. Bohart 1990. **The Chrysidid Wasps of the World.** Oxford, Oxford University Press, xi+652 pp.

Klopfstein, S.; L. Vilhelmsen; J.M. Heraty *et al*. 2013. The Hymenopteran Tree of Life: evidence from protein-coding genes and objectively aligned ribosomal data. **PLoS One** 8(8):e69344.

Kohl, F.F. 1893. Ueber *Ampulex* Jur. (s.l.) und die damit enger verwandten Hymenopteren-Gattungen. **Annalen des Kaiserliche Königliche Naturhistorischen Hofmuseums** 8: 455-516.

Kolyada, V. The Proctotrupidae (Hymenoptera) of the World. Londres, Scratchpads, <http://proctotrupidae.myspecies.info>. Última atualização: junho 2017.

Konopka, J.K.; D. Poinapen; T. Gariepy *et al*. 2018. Understanding the mismatch between behaviour and development in a novel host-parasitoid association. **Scientific Reports** 8: 15677.

Lachaud, J.P. & L. Passera 1982. Donnees sur la biologie de trois Diapriidae myrmecophiles: *Plagiopria passerai* Masner, *Solenopsia imitatrix* Wasmann et *Lepidopria pedestris* Kieffer. **Insectes Sociaux** 29: 561-568.

Lara, R.I.R. & N.V. Perioto 2014. Seasonality of *Pelecinus polyturator* (Drury) (Hymenoptera, Pelecinidae) in the Atlantic Rainforest of São Paulo State, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 58(1): 63-65

LaSalle, J. 1987. New World Tanaostigmatidae (Hymenoptera, Chalcidoidea). **Contributions of the American Entomological Institute** 23(1): 1-181.

LaSalle, J. 1993. Parasitic Hymenoptera, biological control and biodiversity, pp. 197–215. *In*: J. LaSalle & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera and Biodiversity.** Wallingford, CAB International, 348 pp.

LaSalle, J. & I.D. Gauld (eds) 1993. **Hymenoptera and Biodiversity.** Wallingford, CAB International, 348 pp.

LaSalle, J. & M.E. Schauff 1992. Preliminary studies on neotropical Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea): Ashmead, Cameron, Howard and Walker species. **Contributions of the American Entomological Institute** 27(1): 1-47.

Lenko, K. & N. Papavero 1996. **Insetos no Folclore.** 2ª. ed. São Paulo, Plêiade & FAPESP, 468 pp.

Lim, K.P.; W.N. Yule & R.K. Stewart 1980. A note on *Pelecinus polyturator* (Hymenoptera: Pelecinidae), a parasite of *Phyllophaga anxia* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Canadian Entomologist** 112: 219-220.

Lima, A.R. & P.G. Dias 2018. The New World species of *Leucospis* Fabricius, 1775 (Hymenoptera, Chalcidoidea, Leucospidae): un update of Bouček's revision with description of two new species from Brazil. **Zootaxa** 4441(1): 1-45.

Liu, Z. & F. Ronquist 2006. Familia Cynipidae, pp. 839-849. *In*: F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Liu, Z. & G. Nordlander 1994. Review of the family Ibaliidae (Hymenoptera: Cynipoidea) with keys to genera and species of the world. **Entomologica Scandinavica** 25: 377-392.

Liu, Z.; F. Ronquist & G. Nordlander 2007. The cynipoid genus *Paramblynotus*: revision, phylogeny, and historical biogeography (Hymenoptera: Liopteridae). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 304: 1-150.

Lohrmann, V. & M. Ohl 2010. World revision of the wasp genus *Liosphex* Townes, 1977 (Hymenoptera: Rhopalosomatidae). **Zootaxa** 2384: 1–43.

Lohrmann, V.; M. Fox; M. Solis & L. Krogmann 2012. Systematic revision of the New World *Olixon* Cameron with descriptions of *O. melinsula* sp. n. and the hitherto unknown female of *O. bicolor* (Hymenoptera: Rhopalosomatidae). **Deutsche Entomologische Zeitschrift** 59: 259–275.

Loiácono, M. S. 1987. Un nuevo diaprido (Hymenoptera) parasitoide de larvas de *Acromyrmex ambiguus* (Emery) (Hymenoptera, Formicidae) en el Uruguay. **Revista de la Sociedad Entomologica Argentina** 44: 129-136.

Loiácono, M.S. & C.B. Margaría 2002. Ceraphronoidea, Platygastroidea and Proctotrupoidea from Brazil (Hymenoptera). **Neotropical Entomology** 31: 551-560.

Lomer, C.J.; R.P. Bateman; D.L. Johnson; J. Langewald & M. Thomas 2001. Biological control of locusts and grasshoppers. **Annual Review of Entomology** 46: 667–702.

Longino, J.T. & P.E. Hanson 1995. The ants (Formicidae), pp. 588-620. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Lucena D.A.A. & F.C.V. Zanella 2020. **Chrysididae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2132>.

Luz, D.R.; G.C. Waldren & G.A.R. Melo 2016. Bees as hosts of mutillid wasps in the Neotropical region (Hymenoptera, Apidae, Mutillidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 60: 302–307.

Macedo, A.C.C. 2009. Generic classification for the Gasteruptiinae (Hymenoptera: Gasteruptiidae) based on a cladistic analysis, with the description of two new Neotropical genera and the revalidation of *Plutofoenus* Kieffer. **Zootaxa** 2075: 1–32.

Macedo, A.C.C. 2011. A revision of *Gasteruption* Latreille (Hymenoptera: Gasteruptiidae) in the Neotropical Region. **Zootaxa** 3030: 1–62.

Macedo, A.C.C.; G.D. Cordeiro & I. Alves-dos-Santos 2012. Entering behavior of *Gasteruption brachychaetum* Schrottky (Hymenoptera, Gasteruptiidae) into a nest of *Hylaeus Fabricius* (Hymenoptera, Colletidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 56(3): 325–328.

Machado, C.A.; E.A. Herre; S. McCafferty & E. Bermingham 1996. Molecular phylogenies of fig pollinating and non-pollinating wasps and the implications for the origin and evolution of the fig-fig wasp mutualism. **Journal of Biogeography** 23: 531-542.

Maia, V.C. & M.A.P. Azevedo 2001. Platygastridae (Hym., Scelionoidea) associated with Cecidomyiidae (Dipt.) galls at two restingas (coastal shrub zones) of Rio de Janeiro State (Brazil). **Entomologist's Monthly Magazine** 137: 139-152.

Maia, V.C. & M.A.P. Azevedo 2009. Micro-himenópteros associados com galhas de Cecidomyiidae (Diptera) em restingas do estado do Rio de Janeiro (Brasil). **Biota Neotropica** 9(2): 151-164.

Malm, T. & T. Nyman 2015. Phylogeny of the symphytan grade of Hymenoptera: new pieces into the old jigsaw (fly) puzzle. **Cladistics** 31: 1-17.

Malyshev, S.I. 1968. **Genesis of the Hymenoptera and the Phases of their Evolution.** Londres, Methuen, viii+319 pp.

Marchiori, C.H. 2008. Hospedeiros de *Triplasta atrocoxalis* (Ashmead) (Hymenoptera: Figitidae: Eucoilinae) coletados em fezes de bovinos e búfalos no Brasil. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia** 60: 775-777.

Masner, L. 1956. First preliminary report on the occurrence of genera of the group Proctrotupoidea (Hym.) in CSR. **Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae** 1:99-126.

Masner, L. 1976a. A revision of the Ismarinae of the New World (Hymenoptera, Proctotrupoidea, Diapriidae). **Canadian Entomologist** 108: 1243-1266.

Masner, L. 1976b. Revisionary notes and keys to world genera of Scelionidae (Hymenoptera; Proctotrupoidea). **Memoirs of the Entomological Society of Canada** 97:1-87.

Masner, L. 1993a. Superfamily Platygastroidea, pp. 558-565. *In*: H. Goulet & J.T. Huber (eds). **Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families.** Ottawa, Agriculture Canada Publications, vii+668 pp.

Masner, L. 1993b. Superfamily Ceraphronoidea, pp. 566-569. *In*: H. Goulet & J.T. Huber (eds). **Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families.** Ottawa, Agriculture Canada Publications, vii+668 pp.

Masner, L. 1993c. Superfamily Proctotrupoidea, pp. 537-557. *In*: H. Goulet & J.T. Huber (eds). **Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families.** Ottawa, Agriculture Canada Publications, vii+668 pp.

Masner, L. 1995. The proctotrupoid families, pp. 209-246. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Masner, L. 2006a. Superfamilia Ceraphronoidea, pp.785-792. *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomología e Universidad Nacional de Colombia, 894 pp.

Masner, L. 2006b. Superfamilia Proctotrupoidea, pp. 609-625. *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomología e Universidad Nacional de Colombia, 894 pp. Masner, L. & H. Goulet 1981. A new model of flight-interception trap for some hymenopterous insects. **Entomological News** 92: 199-202.

Masner, L. & J.L. García 2002. The genera of Diapriinae (Hymenoptera: Diapriidae) in the New World. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 268: 1-138.

Masner, L. & L. Huggert 1989. World review and keys to genera of the subfamily Inostemmatinae with reassignment of the taxa to the Platygastrinae and Sceliotrachelinae (Hymenoptera: Platygastridae). **Memoirs of the Entomological Society of Canada** 147: 1-214.

Masner, L. & T.M. Arias-Penna 2006. Superfamilia Platygastroidea, pp. 769-784. *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomología e Universidad Nacional de Colombia, 894 pp.

Masner, L.; N.F. Johnson & A.D. Polaszek 2007. Redescription of *Archaeoscelio* Brues and description of three new genera of Scelionidae (Hymenoptera): a challenge to the definition of the family. **American Museum Novitates** 3550: 1-24.

Mason, W.RM. 1986. Standard drawing conventions and definitions for venational and other features of wings of Hymenoptera. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 88: 1-7.

Mason, W.R.M. 1981. Paxylommatidae: the correct family-group name for *Hybrizon* Fallén (Hymenoptera: Ichneumonoidea), with figures of unusual antennal sensilla. **Canadian Entomologist** 113: 433-439.

Mason, W.R M. 1993. Key to superfamilies of Hymenoptera, pp. 65-100. *In*: H. Goulet & J.T. Huber (eds). **Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families.** Ottawa, Agriculture Canada Publications, vii+668 pp.

Mecke, R.; M.S. Barbosa & W. Engels 2001a. A new Brazilian sawfly, *Derecyrta araucariae* spec. nov. (Hymenoptera: Xiphydriidae), associated with *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze. **Journal of the Kansas Entomological Society** 73 [2000]: 177-182.

Mecke, R.; M.H.M. Galileo & W. Engels 2001b. New records of insects associated with *Araucaria* trees: phytophagous Coleoptera and Hymenoptera and their natural enemies. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 36: 113-124.

Melo, G.A.R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. **Scientific Papers of the University of Kansas Natural History Museum** 14: 1-55.

Melo, G.A.R. 2000a. Biology of an extant species of the scolebythid genus *Dominibythus* (Hymenoptera: Chrysidoidea: Scolebythidae), with description of its mature larva, pp. 281-284. *In*: A.D. Austin & M. Downton (eds). **Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control.** Collingwood, CSIRO, xi+468 pp.

Melo, G.A.R. 2000b. Comportamento social em vespas da família Sphecidae (Hymenoptera, Apoidea), pp. 85-130. *In*: R.P. Martins; T.M. Lewinsohn & M.S. Barbeitos (eds). **Ecologia e Comportamento de Insetos,** Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. Rio de Janeiro, PPGE-UFRJ, xvi+433 pp.

Melo, G.A.R. 2020. Stingless bees (Meliponini), pp. 1-18. *In*: C. Starr (ed.). **Encyclopedia of Social Insects.** Springer Nature.

Melo, G.A.R. & D.A.A. Lucena 2020. †Chrysobythidae, a new family of chrysidoid wasps from Cretaceous Burmese amber (Hymenoptera, Aculeata). **Historical Biology** 32: 1143-1155.

Melo, G.A.R. & L.A.O. Campos 1993. Nesting biology of *Microstigmus myersi* Turner, a wasp with long-haired larvae (Hymenoptera: Sphecidae, Pemphredoninae). **Journal of Hymenoptera Research** 2: 183-188.

Melo, G.A.R. & R.B. Gonçalves 2005. Higher-level bee classifications (Hymenoptera, Apoidea, Apidae sensu lato). **Revista Brasileira de Zoologia** 22: 153-159.

Melo, G.A.R.; A.P. Aguiar & B.R. Garcete-Barrett 2012. Hymenoptera Linnaeus, 1758, pp. 553-612. *In*: J.A. Rafael; G.A.R. Melo; C.J.B. Carvalho; S.A. Casari & R. Constantino (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. Ribeirão Preto, Editora Holos, 796 pp.

Melo, G.A.R.; M.G. Hermes & B.R. Garcete-Barrett 2011. Origin and occurrence of predation among Hymenoptera: a phylogenetic perspective, pp. 1–22. *In*: C. Polidori (ed.). **Predation in the Hymenoptera: An Evolutionary Perspective.** Trivandrum, Transworld Research Network, 245 pp.

Menke, A.S. & F. Fernández 1996. Claves ilustradas para las subfamilias, tribus y géneros de esfécidos neotropicales (Apoidea: Sphecidae). **Revista de Biología Tropical** 44 (Supl.2): 1-68.

Michener, C.D. 1944. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 82: 151-326.

Michener, C.D. 1974. **The Social Behavior of the Bees: A Comparative Study.** Cambridge, Belknap, 404 pp.

Michener, C.D. 2000. **The Bees of the World.** Baltimore, The Johns Hopkins University Press, xiv+913 pp.

Michener, C.D. 2007. **The Bees of the World.** 2a. ed. Baltimore, The Johns Hopkins University Press, xvi+953 pp.

Mikó, I.; C. Trietsch; T. van de Kamp; L. Masner; J.M. Ulmer; M.J. Yoder; M. Zuber; E.L. Sandall; T. Baumbach & A.R. Deans 2018. Revision of *Trassedia* (Hymenoptera: Ceraphronidae), an evolutionary relict with an unusual distribution**. Insect Systematics and Diversity** 2(6): 1–29.

Mikó, I.; L. Vilhelmsen; N.F. Johnson; L. Masner & Z. Penzes 2007. Skeletomusculature of the Scelionidae (Hymenoptera: Platygastroidea): head and mesosoma. **Zootaxa** 1571:1-78.

Miller, L.A.; T.D. Benefield; S.A. Lounsbury; V. Lohrmann & J.D. Blaschke 2019. DNA barcoding of rhopalosomatid larvae reveals a new host record and genetic evidence of a second species of *Rhopalosoma* Cresson (Hymenoptera, Rhopalosomatidae) in America north of Mexico. **Journal of Hymenoptera Research** 74: 35–46.

Mockford, E.L. 1997. A new species of *Dicopomorpha* (Hymenoptera: Mymaridae) with diminutive, apterous males. **Annals of the Entomological Society of America** 90: 115-120.

Mottern, J.L. & J.M. Heraty 2014. Revision of the *Cales noacki* species complex (Hymenoptera, Chalcidoidea, Aphelinidae) **Systematic Entomology** 39(2): 354-379.

Mottern, J.L.; J.M. Heraty & E. Hartop 2010. *Cales* (Hymenoptera: Chalcidoidea): morphology of an enigmatic taxon with a review of species. **Systematic Entomology** 36(2): 267-284.

Moure, J.S.; D. Urban & G.A.R. Melo (orgs.) 2007. **Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region.** Curitiba, Sociedade Brasileira de Entomologia, xiv+1058 pp.

Moure, J.S.; D. Urban & G.A.R. Melo (orgs) 2012. **Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region - online version.** <http://moure.cria.org.br/catalogue>.

Munro, J.B.; J.M. Heraty; R.A. Burks; D. Hawks *et al.* 2011. A molecular phylogeny of the Chalcidoidea (Hymenoptera). **PLoS One** 6(11): e27023.

Murphy, N.P.; D. Carey; L.R. Castro; M. Dowton & A.D. Austin 2007. Phylogeny of the platygastroid wasps (Hymenoptera) based on sequences from the 18S rRNA, 28S rRNA and cytochrome oxidase I genes: implications for the evolution of the ovipositor system and host relationships. **Biological Journal of the Linnean Society** 91: 653–669.

Musetti, L. & N.F. Johnson 2000. First documented record of Monomachidae (Hymenoptera: Proctotrupoidea) in New Guinea, and description of two new species. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 102: 957-963.

Musetti, L. & N.F. Johnson 2004. Revision of the New World species of the genus *Monomachus* Klug (Hymenoptera: Proctotrupoidea, Monomachidae). **Canadian Entomologist** 136: 501-552.

Nasonia Genome Working Group, The. 2010. Functional and evolutionary insights from the genomes of three parasitoid *Nasonia* species. **Science** 327 (5963), pp. 343–348.

Naumann, I.D. 1985. The Australian species of Monomachidae (Hymenoptera: Proctotrupoidea), with a revised diagnosis of the family. **Journal of the Australian Entomological Society** 24: 261-274.

Naumann, I.D. 1987. A new megalyrid (Hymenoptera: Megalyridae) parasitic on a sphecid wasp in Australia. **Australian Journal of Zoology** 26: 215-222.

Naumann, I.D. & L. Masner 1985. Parasitic wasps of the proctotrupoid complex: A new family from Australia and a key to world families (Hymenoptera: Proctotrupoidea *sensu lato*). **Australian Journal of Zoology** 33: 761-783.

Nemésio, A. 2005. Fluorescent colors in orchid bees (Hymenoptera: Apidae). **Neotropical Entomology** 34(6): 933-936.

Neves, F.M. & M.R. Pie 2018. On the adult behavioral repertoire of the sawfly *Perreyia flavipes* Konow, 1899 (Hymenoptera: Pergidae): Movement, mating, and thanatosis. **Neotropical Entomology** 47: 46–52.

Nieves-Aldrey, J.L. & G. San Blas 2015. Revision of the Neotropical genus *Eschatocerus* Mayr (Hymenoptera, Cynipidae, Eschatocerini) with biological notes and the first description of the terminal larva. **Zootaxa** 4012: 135–155.

Nikol'skaya, M.N. 1952. [The Chalcid Fauna of the USSR (Chalcidoidea). **Keys to the fauna of the USSR** No. 44]. Moscou, Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR. (Traduzido do russo por Israel Prog. Sci. Transl., Jerusalem, 1963).

Niwa, C.G. 1995. Evaluation of color sticky panels for monitoring *Megastigmus spermotrophus* (Hymenoptera: Torymidae). **Journal of Economic Entomology** 88(4): 955-958.

Noyes, J.S. 1980. A review of the genera of Neotropical Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology Series)** 41: 107-253.

Noyes, J.S. 1982. Collecting and preserving chalcid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Journal of Natural History** 16: 315-334.

Noyes, J.S. 1989. A study of five methods of sampling Hymenoptera in a tropical rainforest, with special reference to the Parasitica. **Journal of Natural History** 23: 285-298.

Noyes, J.S. 1990. Encyrtidae, pp. 133-166. *In*: D. Rosen (ed.). **The Armored Scale Insects, their biology, natural enemies and control.** Vol. B. Amsterdam, Elsevier, 688 pp.

Noyes, J.S. 1994. The reliability of published host-parasitoid records: a taxonomist's view. **Norwegian Journal of Agricultural Sciences** 16: 59-69.

Noyes, J.S. 2000. Encyrtidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea), 1: the subfamily Tetracneminae, parasitoids of Mealybugs (Homoptera: Pseudococcidae). **Memoirs of the American Entomological Institute** 62: 355pp.

Noyes, J.S. 2002. **Interactive Catalogue of World Chalcidoidea 2001** (2nd ed.). CD-ROM. Londres, Taxapad e The Natural History Museum.

Noyes, J.S. 2004. Encyrtidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea), 2: *Metaphycus* and related genera, parasitoids of scale insects (Coccoidea) and whiteflies (Aleyrodidae). **Memoirs of the American Entomological Institute** 73: 459 pp.

Noyes, J.S. 2006. Família Encyrtidae. pp. 727-744. *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Noyes, J.S. 2010. Encyrtidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea), 3. **Memoirs of the American Entomological Institute** 84: 848 pp.

Noyes, J.S. 2019. **Universal Chalcidoidea Database.** Londres, Natural History Museum. <https://www.nhm.ac.uk/our-science/data/chalcidoids/database>. Última atualização: abril/2019.

Noyes, J.S. & E.W. Valentine 1989. Mymaridae (Insecta: Hymenoptera) - Introduction and review of genera. **Fauna of New Zealand** 17: 1-95.

Noyes, J.S. & P.E. Hanson 2006. Família Encyrtidae. pp. 341-351. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

O'Neill, K.M. 2001. **Solitary Wasps: Behavior and Natural History.** Ithaca, Comstock, 406 pp.

O'Toole & A. Raw 1991. **Bees of the World.** Londres, Blandford, 192 pp.

Ogloblin, A.A. 1928. Una nueva especie de *Helorus* de la República Argentina (Heloridae, Serphoidea, Hymenoptera). **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina** 2: 77-80.

Ogloblin, A.A. 1960. La estructura cefalica de los representantes de familia Mymaridae (Hymenoptera). **Actas y Trabajos del Primer Congreso Sudamericano de Zoologia,** La Plata 4: 109-115.

Oliveira, B.G. 2019. **Platygastridae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/650>.

Olmi, M. 1995. Dryinidae. pp. 493-503. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Olmi, M. 1996. A revision of the world Embolemidae (Hymenoptera Chrysidoidea). **Frustula Entomologica (Nuova Serie)** 18 [1995]: 85-146.

Olmi, M. 2005. A revision of the world Sclerogibbidae (Hymenoptera Chrysidoidea). **Frustula Entomologica (Nuova Serie)** 25-27 [2003-2004]: 46-193.

Olmi, M. 2006a. Familia Dryinidae, pp. 556-566. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Olmi, M. 2006b. Familia Embolemidae, pp. 397-399. *In*: F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Olmi, M. & E.G. Virla 2014. Dryinidae of the Neotropical region (Hymenoptera: Chrysidoidea). **Zootaxa** 3792: 1–534.

Olmi, M.; T. Mita & A. Guglielmino 2014. Revision of the Embolemidae of Japan (Hymenoptera: Chrysidoidea), with description of a new genus and two new species. **Zootaxa** 3793: 423–440.

Orr, D.B. 1988. Scelionid wasps as biological control agents: A review. **Florida Entomologist** 71: 506-528.

Pagliano, G.; D.J. Brothers; R. Cambra; A.S. Lelej; P. Lo Cascio; M. Matteini-Palmerini; P.L. Scaramozzino; K.A. Williams & M. Romano 2020. Checklist of names in Mutillidae (Hymenoptera), with illustrations of selected species. **Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali** 36(1-2) [2018]: 5-425.

Palácio, E.E. & D.B. Wahl 2006. Família Ichneumonidae, pp. 293-330 *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Parra, J.R.P. & R.A. Zucchi (eds) 1997. ***Trichogramma* e o Controle Biológico Aplicado.** Piracicaba, Fundaçao de Estudos Agrários Luiz de Queiroz, 324 pp.

Parra, J.R.P.; P.S.M. Botelho; B.S. Corrêa-Ferreira & J.M.S. Bento (eds) 2002. **Controle Biológico no Brasil: Parasitóides e Predadores.** São Paulo, Manole, xxvi+609 pp.

Parslow, B.A.; M.P. Schwarz & M.I. Stevens 2020. Review of the biology and host associations of the wasp genus *Gasteruption* (Evanioidea: Gasteruptiidae). **Zoological Journal of the Linnean Society** 189: 1105–1122.

Paterson, I.D.; M.D. Vitorino; S.C. Cristo; G.D. Martin & M.P. Hill 2014. Prioritisation of potential agents for the biological control of the invasive alien weed, *Pereskia aculeata* (Cactaceae), in South Africa. **Biocontrol Science and Technology** 24: 407–425

Pedrosa-Macedo, J.H. 2000. Biology and behavior of the strawberry guava sawfly, *Haplostegus epimelas* Konow 1901 (Hymenoptera: Pergidae), in southern Brazil. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 102: 129-134.

Pedrosa-Macedo, J.H. 2007. A vespa-serra do araçazeiro – ecologia e biologia, pp. 107-115. *In*: J.H. Pedrosa-Macedo; A. Dal Molin & C.W. Smith (orgs.). **O Araçazeiro: Ecologia e Controle Biológico.** Curitiba, FUPEF, xiv+232 pp.

Pennacchio, F. & M.R. Strand 2006. Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. **Annual Review of Entomology** 51: 233-258.

Penteado-Dias, A.M. & D. Scatolini 2003. A new species of the genus *Plumarius* Philippi (Hymenoptera: Plumariidae) from Brazil. **Zoologische Mededelingen** 77: 545-550.

Pereira, A.I.; D.R. Smith; J.C. Zanuncio & J.E. Serrão 2009. Life history notes on the sawfly *Haplostegus nigricrus* Conde (Hymenoptera: Pergidae) on *Psidium guajava* (Myrtaceae) in Minas Gerais state, Brazil. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 111: 795–806.

Pereira, R.A.S; F.H.A. Farache; L.F.M. Coelho; L.M. Rattis-Teixeira & M.T. Cerezini 2010. Vespas de Figo. Capítulo 9 pp. 143-153 *In:* C.M. Polegato (ed.). **A fauna de insetos da Mata Santa Tereza, Ribeirão Preto**. São Francisco Gráfica e Editora. 175 pp.

Perez-D'Angelo, V. 1974. *Plumarius coquimbo* n. sp. y primer registro de la hembra de *Plumarius* para Chile. **Revista Chilena de Entomologia** 8: 139.

Perioto, N.W. 1999. Primeira ocorrência do gênero *Megastigmus* Dalman, 1820 (Hymenoptera: Torymidae) e primeiro registro da subfamília Megastigminae para o Brasil. **Arquivos do Instituto Biologico de São Paulo** 64: 115-116.

Perioto, N.W. 1997. First record of the genus *Megastigmus* Dalman, 1820 (Hymenoptera: Torymidae) and first record for the family Megastigminae from the Brazil. **Arquivos do Instituto Biológico de São Paulo** 64: 115-116.

Perioto, N.W.; R.I.R. Lara; D.R.R. Fernandes *et al*. 2016. *Monomachus* (Hymenoptera, Monomachidae) from Atlantic rainforests in São Paulo State, Brazil. **Revista Colombiana de Entomologia** 42(2):171-175.

Peters, R.S.; L. Krogmann, L.; C. Mayer *et al*. 2017. Evolutionary history of the Hymenoptera. **Current Biology** 27: 1013–1018.

Pezzini, C. & A. Köhler 2017. Annotated keys to the species of Megaspilidae (Hymenoptera: Ceraphronoidea) of the Neotropical Region. **EntomoBrasilis** 10(1): 37-43.

Piekarski, P.K.; J.M. Carpenter; A.R. Lemmon; E.M. Lemmon & B.J. Sharanowski 2018. Phylogenomic evidence overturns current conceptions of social evolution in wasps (Vespidae). **Molecular Biology and Evolution** 35: 2097–2109.

Pilgrim, E.M.; C.D. von Dohlen & J.P. Pitts 2008. Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies. **Zoologica Scripta** 37: 539–560.

Pinto, J.D. 1998. Systematics of the north-american species of *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Memoirs of the Entomological Society of Washington** 22:1-287.

Pinto, J.D. 2006. A review of the New World genera of Trichogrammatidae (Hymenoptera). **Journal of Hymenoptera Research** 15: 38-163.

Pinto, J.D. & P.E. Hanson 2006. Família Trichogrammatidae pp. 437-443 *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Pinto, J.D.; G.R. Platner & R. Stouthamer 2003. The systematics of the *Trichogramma minutum* species complex (Hymenoptera: Trichogrammatidae), a group of important North American biological control agents: the evidence from reproductive compatibility and allozymes. **Biological Control** 27: 167-180.

Polaszek, A. 1991. Egg parasitism in Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) with special reference to *Centrodora* and *Encarsia* species. **Bulletin of Entomological Research** 81(1): 97-106.

Polaszek, A. & P.E. Hanson 2006 Familia Aphelinidae. pp. 322-333 *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). Hymenoptera de la Región Neotropical. **Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Polaszek, A.; Y.T. Shih & S.E. Ward 2015. A new species of *Cales* (Hymenoptera: Aphelinidae) parasitizing *Bemisia pongamiae* (Takahashi) (Hemiptera: Aleyrodidae) in Taiwan, with a key to world species of the *Cales spenceri*-group. **Biodiversity Data Journal** 3: e6352.

Popovici, O.A.; L. Vilhelmsen; L. Masner *et al.* 2017. Maxillolabial complex in scelionids (Hymenoptera: Platygastroidea): morphology and phylogenetic implications. **Insect Systematics & Evolution** 48: 1-125.

Pujade-Villar, J. & P. Hanson 2006. Familia Cynipidae (Las avispas cecidógenas), pp. 293-302. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Pujade-Villar, J.; P. Ros-Farré & C.R.F. Brandão 2000. Notes on Brazilian Liopteridae (Hymenoptera: Cynipoidea), with the description of *Pseudibalia angelicae* n. sp. **Papéis Avulsos de Zoologia** 41: 289-301.

Quadros, A.L. & C.R.F. Brandão 2017. Genera of Belytinae (Hymenoptera: Diapriidae) recorded in the Atlantic dense ombrophilous forest from Paraíba to Santa Catarina, Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia** São Paulo 57(6): 57-91.

Querino, R.B. & R.A. Zucchi 2003a. Caracterização morfológica de dez espécies de *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) registradas na América do Sul. **Neotropical Entomology** 32: 597-613.

Querino, R.B. & R.A. Zucchi 2003b. New species of *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae) associated with lepidopterous eggs in Brazil. **Zootaxa** 163: 1-10.

Querino, R.B. & R.A. Zucchi 2003c. Six new species of *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae) from a Brazilian forest reserve. **Zootaxa** 134: 1–11.

Querino, R.B. & R.A. Zucchi 2005. An illustrated key to the species of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) of Brazil. **Zootaxa** 1073: 37-60.

Querino, R.B. & R.A. Zucchi 2019. Annotated checklist and illustrated key to the species of *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae) from South America. **Zootaxa** 4656: 201–231.

Quezada, J.R.; P. DeBach & D. Rosen 1973. Biological and taxonomic studies of *Signiphora borinquensis*, new species, (Hymenoptera: Signiphoridae), a primary parasite of diaspine scales. **Hilgardia** 41(18): 543-604.

Quicke, D.L.J. 1997. **Parasitic Wasps.** Londres, Chapman & Hall, 470 pp.

Quicke, D.L.J. 2012. We know too little about parasitoid wasp distributions to draw any conclusions about latitudinal trends in species richness, body size and biology. **PLoS ONE** 7(2): e32101.

Quicke, D.L.J. 2015. **The Braconid and Ichneumonid Parasitoid Wasps: Biology, Systematics, Evolution and Ecology.** John Wiley & Sons, Ltd.

Quicke, D.L.J.; M.G. Fitton; J.R. Tunstead *et al.* 1994. Ovipositor structure and relationships within the Hymenoptera, with special reference to the Ichneumonoidea. **Journal of Natural History** 28: 635-682.

Quicke, D.L.J.; J.C.M. Chaul & B.A. Butcher 2019. First South American record of the rare ichneumonoid subfamily Masoninae van Achterberg (Hymenoptera: Ichneumonoidea: Ichneumonidae) with description of a new species from Brazil. **Zootaxa** 4664 (4): 587-593.

Quicke, D.L.J.; A.D. Austin; E.P. Fagan-Jeffries; P.D.N. Hebert & B.A. Butcher 2020a. Recognition of the Trachypetidae stat.n. as a new extant family of Ichneumonoidea (Hymenoptera), based on molecular and morphological evidence. **Systematic Entomology** 45: 771-782.

Quicke, D.L.J.; A.D. Austin; E.P. Fagan-Jeffries; P.D.N. Hebert & B.A. Butcher 2020b. Molecular phylogeny places the enigmatic subfamily Masoninae within the Ichneumonidae, not the Braconidae. **Zoologica Scripta** 49: 64-71.

Ramírez, B.W. 1969. Fig wasps: the mechanism of pollen transfer. **Science** 163: 580-581.

Ramírez, B.W. 1970. Host specificity of fig-wasps (Hym., Agaonidae). **Evolution** 24: 680-691.

Rasnitsyn, A.P. 1980. Origem e evolução de Hymenoptera. **Trudy Paleontologicheskogo Instituta. Akademiya Nauk SSSR** 174:1-192. [Em russo].

Rasnitsyn, A.P. 2002. 2.2.1.3.5. Superorder Vespidea Laicharting, 1781. Order Hymenoptera Linné, 1758 (=Vespida Laicharting, 1781), pp. 242-254. *In*: A.P. Rasnitsyn & D.L.J. Quicke (eds). **History of Insects.** Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, xii+517 pp.

Rasplus, J.Y.; C. Kerdelhué; I. Clainche & G. Mondor 1998. Molecular phylogeny of fig wasps: Agaonidae are not monophyletic. **Comptes Rendus de l'Academie des Sciences (III) (Sciences de la Vie)** 321: 517-527.

Richards, O.W. 1978. **The Social Wasps of the Americas.** Londres, British Museum (Natural History), 580 pp.

Riek, E.F. 1970. Hymenoptera (Wasps, bees, ants), pp. 867-959. *In*: CSIRO. **The Insects of Australia: A textbook for students and research workers**. Melbourne, Melbourne University Press, xiv+1029 pp.

Ries, D.T. 1946. *Uroceros gigas* Fabricius in Brazil (Hym.: Siricidae). **Entomological News** 57: 218.

Roig-Alsina, A. 1994. A new genus of Plumariidae, with notes on the relationships among the genera of the family (Hymenoptera, Chrysidoidea, Plumariidae). **Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft** 84: 91-96.

Ronquist, F. 1995a. Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). **Systematic Entomology** 20: 309-335.

Ronquist, F. 1995b. Phylogeny and classification of the Liopteridae, an archaic group of cynipoid wasps (Hymenoptera). **Entomologica Scandinavica**, Supl. 46, 74 pp.

Ronquist, F. 1999. Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. **Zoologica Scripta** 28: 139-164.

Ronquist, F. 2006a. Superfamilia Cynipoidea, pp. 270-275. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Ronquist, F. 2006b. Familia Liopteridae, pp. 277-280. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Ronquist, F. & G. Nordlander 1989. Skeletal morphology of an archaic cynipoid, *Ibalia rufipes* (Hymenoptera: Ibaliidae). **Entomologica Scandinavica**, Supl. 33, 60 pp.

Ronquist, F.; P.E. Hanson; M.L. Buffington; F. Fontal-Cazalla & P. Ros-Farré 2006. Familia Figitidae, pp. 280-293. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Ronquist, F.; S. Klopfstein; L. Vilhelmsen *et al.* 2012. A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. **Systematic Biology** 61(6): 973-999.

Rosen, D. & P. DeBach 1979. **Species of *Aphytis* of the world (Hymenoptera: Aphelinidae)**. Series Entomologica 17. Dr. W. Junk BV Publishers, The Hague/ Keter Publishing House, Israel. 801 pp.

Ros-Farré, P. & J. Pujade-Villar 2007. Plectocynipinae, a new subfamily of Figitidae and description of a new Neotropical genus of Thrasorinae (Hymenoptera: Cynipoidea). **Zootaxa** 1583: 1-13.

Ross, K.G. & R.W. Matthews (eds) 1991. **The Social Biology of Wasps**. Ithaca, Cornell University Press, xvii+678 pp.

Roubik, D.W. 1989. **Ecology and Natural History of Tropical Bees.** Cambridge, Cambridge University Press, 514 pp.

Roubik, D.W. (ed.) 1995. **Pollination of Cultivated Plants in the Tropics.** Roma, FAO Agricultural Services Bulletin 118, 208 pp.

Rozen, J.G. 2003. Eggs, ovariole numbers, and modes of parasitism of cleptoparasitic bees, with emphasis on Neotropical species (Hymenoptera: Apoidea). **American Museum Novitates** 3413: 1-36.

Russell, J.E.; M. Saum; V. Burgess *et al.* 2017. Influence of parthenogenesis-inducing *Wolbachia* infection and sexual mode on *Trichogramma kaykai* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) fitness. **Annals of the Entomological Society of America** 110(3): 263-268.

Sá, L.A.; E.A.B. Nardo & F.J. Tambasco 2002. Quarentena de agentes de controle biológico, pp. 43-70 *In:* J.R.P. Parra; P.S.M. Botelho; B.S. Corrêa-Ferreira & J.M.S. Bento (eds). **Controle biológico no Brasil: parasitóides e predadores.** São Paulo, Manole. 609 pp.

Santos, A.M.C. & D. Quicke 2011. Large-scale diversity patterns of parasitoid insects. **Entomological Science** 14(4): 371-382.

Santos, B.F. 2017. Phylogeny and reclassification of Cryptini (Hymenoptera, Ichneumonidae, Cryptinae), with implications for ichneumonid higher-level classification. **Systematic Entomology** 42(4):650-676.

Santos, B.F.; A.P. Aguiar & A.M. Tedesco 2012. Trigonalidae (Hymenoptera) from cacao agroforestry systems in northeastern Brazil, with two new species of *Trigonalys* Westwood. **Journal of Hymenoptera Research** 25: 19–33.

Santos, E.F. 2020. **Pompilidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1919>.

Sarmiento, C. & J.M. Carpenter 2006. Familia Vespidae, pp. 539-556. *In*: F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Schauff, M.E. 1984. The Holarctic genera of Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Memoirs of the Entomological Society of Washington** 12: 1-67.

Schauff, M.E.; G.A. Evans & J.M. Heraty 1996. A pictorial guide to the species of *Encarsia* (Hym: Aphelinidae) parasitic on whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae) in North America. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 98: 1-35.

Schmidt, S. & D.S. Smith 2006. An annotated systematic world catalogue of the Pergidae (Hymenoptera). **Contributions of the American Entomological Institute** 34: 1-207.

Schremmer, F. 1960. Beitrag zür Biologie der in Stratiomyiiden-larven parasitierenden Chalcididen der Gattung *Smicra* Spin. (*Chalcis* F.). **Entomologisches Nachrichtenblatt** Österreichischer **und Schweizer Entomologen** 12(2): 83-89

Schulmeister, S. 2003. Review of morphological evidence on the phylogeny of basal Hymenoptera (Insecta), with a discussion of the ordering of characters. **Biological Journal of the Linnean Society** 79: 209–243.

Seltmann, K.; M. Gates *et al.* 2013. **Web version for Grissell, E.E. & M.E. Schauff's "A handbook of the families of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera)"**. Urbana-Champaign: Mx/SpeciesFile, Morphbank, SEL/USDA e NSF-HymAToL. <http://mx.speciesfile.org/projects/77/public/site/chalcidkey/home>. Arquivado do original em <https://tinyurl.com/archivedchalcidkey>. Última atualização: abril/2013.

Sharanowski, B.J.; L. Peixoto; A. Dal Molin & A.R. Deans 2019. Multi-gene phylogeny and divergence estimations for Evaniidae (Hymenoptera). **PeerJ** 7: e6689; 10.7717/peerj.6689.

Sharkey, M.J. 1993. Family Braconidae, pp. 362-395. *In*: H. Goulet & J.T. Huber (eds). **Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families.** Ottawa, Agriculture Canada Publications, vii+668 pp.

Sharkey, M.J. 2007. Phylogeny and classification of Hymenoptera. **Zootaxa** 1668: 521-548.

Sharkey, M.J. Hymenoptera Interactive Keys. *In:* **Hymenoptera Institute.** Lexington, KY, University of Kentucky. <http://sharkeylab.org/sharkeylab/sharkeyKeys.html> Última atualização: janeiro de 2011.

Sharkey, M.J.; J.M. Carpenter; L. Vilhelmsen *et al.* 2012. Phylogenetic relationships among superfamilies of Hymenoptera. **Cladistics** 28:80-112.

Shaw, M.R. 1994. Parasitoid host ranges, pp. 111-144. *In:* Hawkins, B.A. & W. Sheehan (eds). **Parasitoid Community Ecology**. Oxford, Oxford University Press, p. 528.

Shaw, S.R. 2003. A new *Cryptalyra* species from Colombia (Hymenoptera: Megalyridae). **Zootaxa** 248: 1-4.

Shaw, S.R. 2006a. Familia Megalyridae, pp. 217-219. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Shaw, S.R. 2006b. Superfamilia Megalyroidea y familia Megalyridae, pp. 283-285. *In:* F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomología e Universidad Nacional de Colombia, 894 pp.

Shimbori, E.M.; H.C. Onody; D.R.R. Fernandes *et al.* 2017. Hymenoptera "parasítica" in the state of Mato Grosso do Sul, Brazil. **Iheringia (Série Zoológica)** 107 (supl): e2017121.

Shimbori, E.M.; S.S. Gedelha; M.T. Tavares; D.R. Fernandes 2020. **Braconidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1546>.

Shirley, X.A.; J.B. Woolley & K.R. Hopper 2017. Revision of the *asychis* species group of *Aphelinus* (Hymenoptera: Aphelinidae). **Jornal of Hymenoptera Research** 54:1-32.

Silberbauer-Gottsberger, I. & G. Gottsberger 1988. A polinização de plantas do cerrado. **Revista Brasileira de Biologia** 48: 651–663.

Silva, T.S.R.; J.M. Silva-Freitas & K. Schoeninger 2019. A synopsis of the Brazilian Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) fauna: na annotated checklist of the Family in the country, with a revised key for New World genera. **Zootaxa** 4564(2): 347-366.

Silveira, F.A.; G.A.R. Melo & E.A.B. Almeida 2002. **Abelhas Brasileiras: Sistemática e Identificação.** Belo Horizonte, F.A. Silveira (edição própria), 253 pp.

Silveira, O.T. 2015. New species of pollen wasps *Paramasaris fernandae* sp. nov. (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae) from a rain forest locality in Brazilian Amazonia. **Zootaxa** 3919: 396–400.

Sircom, J.,; G. Arul Jothi & J. Pinksen 2018. Monitoring bee populations: are eusocial bees attracted to different colours of pan trap than other bees? **Journal of Insect Conservation** 22: 433-441.

Slippers, B.; P. de Groot & M.J. Wingfield 2012. **The *Sirex* Woodwasp and its Fungal Symbiont: Research and Management of a Worldwide Invasive Pest.** Dordrecht, Springer. 301 pp.

Smith, D.R. 1988. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: introduction, Xyelidae, Pamphiliidae, Cimbicidae, Diprionidae, Xiphydriidae, Siricidae, Orussidae, Cephidae. **Systematic Entomology** 13: 205-261.

Smith, D.R. 1990. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Pergidae. **Revista Brasileira de Entomologia** 34: 7-200.

Smith, D.R. 1992. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Argidae. **Memoirs of the American Entomological Society** 39: 1-201.

Smith, D.R. 1995. The sawflies and woodwasps, pp. 155-177. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Smith, D.R. 2001. World catalog of the family Aulacidae (Hymenoptera). **Contributions on Entomology International** 4(3): 263-319.

Smith, D.R. 2003a. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Tenthredinidae (Nematinae, Heterarthrinae, Tenthredininae). **Transactions of the American Entomological Society** 129**:** 1-45.

Smith, D.R. 2003b. A synopsis of the sawflies (Hymenoptera: Symphyta) of America south of the United States: Tenthredinidae (Allantinae). **Journal of Hymenoptera Research** 12: 148-192.

Smith, D.R. 2006a. "Los sínfitos", pp. 166-201. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Smith, D.R. 2006b. Familia Tenthredinidae, pp. 243-252. *In*: F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Smith, D.R. 2006c. Superfamilia Siricoidea y familia Siricidae, pp. 257-259. *In*: F. Fernández & M.J. Sharkey (eds). **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical.** Bogotá, Sociedad Colombiana de Entomologia & Universidad Nacional de Colombia, xxx+894 pp.

Smith, D.R. 2006d. Familia Aulacidae, pp. 219-221. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Smith, E.L. 1970. Evolutionary morphology of external insect genitalia. 2. Hymenoptera. **Annals of the Entomological Society of America** 63: 1–27.

Smith, S.M. 1996. Biological control with *Trichogramma*: advances, successes, and potential of their use. **Annual Review of Entomology** 41: 375-406.

Smith, D.R. & N.M. Schiff 2002. A review of the siricid woodwasps and their ibaliid parasitoids (Hymenoptera: Siricidae, Ibaliidae) in the eastern United States, with emphasis on the mid-Atlantic region. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 104: 174-194.

Snodgrass, R.E. 1910. The thorax of the Hymenoptera. **Proceedings of the United States National Museum** 39: 37-91.

Snodgrass, R.E. 1941. The male genitalia of Hymenoptera. **Smithsonian Miscellaneous Collections** 99: 1-86, 33 pranchas.

Soares, M.P.; F. Riet-Correa; D.R. Smith; M. Pereira-Soares; M.C. Mendez & A.L. Brandolt 2001. Experimental intoxication by larvae of *Perreyia flavipes* Konow, 1899 (Hymenoptera: Pergidae) in pigs and some aspects on its biology. **Toxicon** 39: 669–678.

Stage, G.I. & R.R. Snelling 1986. The subfamilies of Eurytomidae and systematics of the subfamily Heimbrinae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Contributions in Science of the Natural History Museum of Los Angeles County** 375: 1-17.

Steffan, J.R. 1961. Comportement de *Lasiochalcidia igiliensis* Ms., Chalcididae parasite de fourmilions. **Comptes Rendus des Seances de l'Académie des Sciences** 253: 2401-2403.

Stouthamer, R. & D.J. Kazmer 1994. Cytogenetics of microbe-associated parthenogenesis and its consequences for gene flow in *Trichogramma* wasps. **Heredity** 73: 317-327.

Strand, M.R. 2014. Teratocytes and their functions in parasitoids. **Current Opinion in Insect Science** 6: 68-73.

Strand, M.R. & G.R. Burke 2014. Polydnaviruses: Nature's Genetic Engineers. **Annual Review of Virology** 1:333-354.

Strand, M.R. & G.R. Burke 2015. Polydnaviruses: from discovery to current insights. **Virology** 2015:393-402.

Tachikawa, T. 1981. Hosts of encyrtid genera in the World (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Memoirs of the College of Agriculture, Ehime University** 25(2): 85-110.

Taeger, A.; S.M. Blank & A.D. Liston 2010. World Catalog of Symphyta (Hymenoptera). **Zootaxa** 2580: 1–1064.

Taeger, A.; A.D. Liston; M. Prous; E.K. Groll; T. Gehroldt & S.M. Blank 2018. **ECatSym – Electronic World Catalog of Symphyta (Insecta, Hymenoptera).** Program version 5.0 (19 Dec 2018), data version 40 (23 Sep 2018). Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut (SDEI), Müncheberg. https://sdei.de/ecatsym/

Talamas, E. & M. Buffington 2015. Fossil Platygastroidea in the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. **Journal of Hymenoptera Research** 47: 1-52.

Tavares, M.T. 1996. Ocorrência de *Dendrocerus carpenteri* (Curtis) (Hymenoptera: Megaspilidae) no Brasil. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 25: 363–364.

Tavares, M.T.; A. Dal Molin *et al.* 2019. **Portal Biodiversidade de Chalcidoidea.** Vitória, Universidade Federal do Espírito Santo. <http://chalcidoidea.ufes.br>. Última atualização: julho/2019.

Tochetto, A. 1942. Bicho costureiro. **Revista Agronômica (Porto Alegre)** 6: 587-588.

Torchio, P.F. 1972. *Sapyga pumila* Cresson, a parasite of *Megachile rotundata* (F.) (Hymenoptera: Sapygidae; Megachilidae). I. Biology and description of immature stages. **Melanderia** 10: 1-22.

Toro, H. & C. Carvajal 1989. Ajuste genital en la copula de Thynninae (Hymenoptera, Tiphiidae). **Acta Entomologica Chilena** 15: 123-130.

Toro, H.; J.C. Magunacelaya & E. De La Hoz 1979. Factores mecanicos de la aislacion reproductiva de Thynninae (Hymenoptera – Tiphiidae). **Acta Zoologica Lilloana** 35: 475-498.

Torréns, J. 2013. A review of the biology of Eucharitidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) from Argentina. **Psyche** 2013: Article ID 926572, 1-14.

Townes, H.K. 1969. The genera of Ichneumonidae. Part 1. **Memoirs of the American Entomological Institute** 11: 1-300.

Townes, H.K. 1970a. The genera of Ichneumonidae. Part 2. **Memoirs of the American Entomological Institute** 12: 1-537.

Townes, H.K. 1970b. The genera of Ichneumonidae. Part 3. **Memoirs of the American Entomological Institute** 13: 1-307.

Townes, H.K. 1971. The genera of Ichneumonidae. Part 4. **Memoirs of the American Entomological Institute** 17: 1-372

Townes, H.K. 1977b. A revision of the Heloridae (Hymenoptera). **Contributions of the American Entomological Institute** 15(2): 1-12.

Townes, H.K. 1977a. A revision of the Rhopalosomatidae (Hymenoptera). **Contributions of the American Entomological Institute** 15(1): 1-34.

Townes, H.K. & M.C. Townes 1966. A catalogue and reclassification of the neotropic Ichneumonidae. **Memoirs of the American Entomological Institute** 8: 1-367.

Townes, H.K. & M.C. Townes 1981. A revision of the Serphidae (Hymenoptera). **Memoirs of the American Entomological Institute** 32: 1-541.

Turrisi, G.F. 2017. The parasitoid wasp family Aulacidae (Hymenoptera: Evanioidea), with a revised world checklist. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 119 (Special issue): 931-939.

Turrisi, G.F.; J.T. Jennings & L. Vilhelmsen 2009. Phylogeny and generic concepts of the parasitoid wasp family Aulacidae (Hymenoptera: Evanioidea). **Invertebrate Systematics** 23: 27–59.

Urban, D. 1967. As espécies do gênero *Thygater* Holmberg, 1884 (Hymenoptera, Apoidea). **Boletim da Universidade Federal do Parana, Zoologia** 2: 177–309.

Van Noort, S. & J.-Y. Rasplus 2019. **Figweb: figs and fig wasps of the world**. Cape Town, Iziko Museums of South Africa. <http://www.figweb.org>.

Veijalainen, A.; N. Wahlberg; G.R. Broad *et al.* 2012. Unprecedented ichneumonid parasitoid wasp diversity in tropical forests. **Proceedings of the Royal Society (B)** 279: 4694-4698.

Viggiani, G. 1984. Bionomics of the Aphelinidae. **Annual Review of Entomology** 29:257-276.

Viggiani, G. 1988 [1989]. A preliminary classification of the Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea) based on the external male genitalic characters. **Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria "Filippo Silvestri"** 45: 141-148.

Vilhelmsen, L. 1997. The phylogeny of lower Hymenoptera (Insecta), with a summary of the early evolutionary history of the order. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** 35: 49–70.

Vilhelmsen, L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera (Insecta). **Zoological Journal of the Linnean Society** 131: 393–442.

Vilhelmsen, L. 2004. The old wasp and the tree: fossils, phylogeny and biogeography in the Orussidae (Insecta, Hymenoptera). **Biological Journal of the Linnean Society** 82: 139–160.

Vilhelmsen, L. 2019. Giant sawflies and their kin: morphological phylogeny of Cimbicidae. **Systematic Entomology** 44: 103–127.

Vilhelmsen, L. 2020. Two new species of *Ophrynopus* Konow, 1897 (Hymenoptera: Orussidae), with a new definition of the genus. **Zootaxa** 4790 (1): 121–137.

Vilhelmsen, L. & D.R. Smith 2002. Revision of the «ophrynopine» genera *Argentophrynopus* gen. n., *Guglia* Benson, *Kulcania* Benson, *Ophrella* Middlekauff, *Ophrynon* Middlekauff, *Ophrynopus* Konow, and *Stirocorsia* Konow (Hymenoptera: Orussidae). **Insect Systematics and Evolution** 33: 387–420.

Vilhelmsen, L.; D.R. Smith & L.A. Malagón-Aldana 2018. A review of the South American genera of Cimbicidae (Insecta, Hymenoptera). **European Journal of Taxonomy** 482: 1–36.

Vilhelmsen, L.; S.M. Blank; V.A. Costa; T.M. Alvarenga & D.R. Smith 2013. Phylogeny of the ophrynopine clade revisited: review of the parasitoid sawfly genera *Ophrella* Middlekauff, *Ophrynopus* Konow and *Stirocorsia* Konow (Hymenoptera: Orussidae). **Invertebrate Systematics** 27: 450-483.

Vilhelmsen, L.; N. Isidoro; R. Romani; H.H. Basibuyuk & D.L.J. Quicke 2001. Host location and oviposition in a basal group of parasitic wasps: the subgenal organ, ovipositor apparatus and associated structures in the Orussidae (Hymenoptera, Insecta). **Zoomorphology** 121: 6–64.

Vinson, S.B. 1980. Host suitability for insect parasitoids. **Annual Review of Entomology** 25: 397-419.

Vlug, H.J. 1995. **Catalogue of the Platygastridae (Platygastroidea) of the World (Insecta: Hymenoptera).** Hymenopterorum Catalogus (Nov. Ed.), no. 19. Amsterdam, SPB Academic Publishing, 168 pp.

Waage, J. & D.G. Greathead (eds) 1986. **Insect Parasitoids.** Londres, Academic Press, 389 pp.

Wagner, M.R. & K.F. Raffa (eds) 1993. **Sawfly Life History Adaptations to Woody Plants.** San Diego, Academic Press, 581 pp.

Wahl, D.B. 1993. Family Ichneumonidae, pp. 396-448. *In*: H. Goulet & J.T. Huber (eds). **Hymenoptera of the World: An Identification Guide to Families.** Ottawa, Agriculture Canada Publications, vii+668 pp.

Wahl, D.B. 2015. **Genera Ichneumonorum Nearcticae.** Version 2015.08.17. Logan, UT, American Entomological Institute. <https://www.amentinst.org/GIN/>

Waichert, C.; C.O. Azevedo; R.B. Ferreira & K.A. Williams 2013. Range extension of *Plumarius brasiliensis* Penteado-Dias and Scatolini, 2003 (Hymenoptera: Plumariidae) in Northeastern Brazil. **Check List** 9: 626–627.

Waichert, C.; J. Rodriguez; M.S. Wasbauer; C.D. von Dohlen & J.P. Pitts 2015. Molecular phylogeny and systematics of spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae): redefining subfamily boundaries and the origin of the family. **Zoological Journal of the Linnean Society** 175: 271–287.

Wajnberg, E.; C. Bernstein & J. van Alphen 2008. **Behavioral Ecology of Insect Parasitoids.** Blackwell Publishing, 445 pp.

Wasbauer, M.S. 1995. Pompilidae, pp. 522-539. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

Weiblen, G.D. 2002. How to be a fig wasp. **Annual Review of Entomology** 47:299-330.

Weinstein, P. & A.D. Austin 1991. The host-relationships of trigonalyid wasps (Hymenoptera: Trigonalyidae), with a review of their biology and catalogue to world species. **Journal of Natural History** 25: 399-433.

Weld, L.H. 1952. **Cynipoidea (Hym.) 1905-1950.** Ann Arbor, L.H. Weld (edição própria), 351 pp.

West-Eberhard, M.J.; J.M. Carpenter & P.E. Hanson 1995. The vespid wasps (Vespidae), pp. 561-587. *In*: P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **The Hymenoptera of Costa Rica.** Oxford, Oxford University Press, xx+893 pp.

West-Eberhard, M.J.; J.M. Carpenter & P.E. Hanson 2006. Familia Vespidae, pp. 617-644. *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). **Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Wharton, R.A. & M.J. Yoder 2003. **Parasitoids of Fruit-Infesting Tephritidae.** College Station-TX, Texas A&M University. <http://paroffit.org>.

Wharton, R.A. 1989. Final instar larva of the embolemid wasp, *Ampulicomorpha confusa* (Hymenoptera). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 91: 509-512.

Wharton, R.A.; L. Vilhelmsen & G.A.P. Gibson 2004. Characterizing basal apocritans (Hymenoptera: Apocrita). **Proceedings of the Russian Entomological Society** 75: 17-23.

Wharton, R.A.; P.M. Marsh & M.J. Sharkey (eds) 1997. **Manual of the New World Genera of the Family Braconidae (Hymenoptera).** Special Publication No. 1. Washington D. C., International Society of Hymenopterists, 439 pp.

Wharton, R.A.; P.M. Marsh & M.J. Sharkey (eds) 2017. **Manual of the New World Genera of the Family Braconidae (Hymenoptera).** 2ª ed. Washington D. C., International Society of Hymenopterists, 486 pp.

Wiebes, J.T. 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinator. **Annual Review of Ecology and Systematics** 10: 1-12

Wiebes, J.T. 1995. The New World Agaoninae (pollinators of figs). **Verhandelingen Koninklijke Nederlandse Akademie Wetenschappen Afdeling Natuurkunde, 2de Reeks** 94: 1-60.

Williams, F.X. 1919. Philippine wasp studies. Part II. Descriptions of new species and life history studies. **Bulletin of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters' Association, Entomological Series** 14: 19–184.

Williams, F.X. 1929. Notes on the habits of the cockroach-hunting wasps of the genus *Ampulex*, sens. lat., with particular reference to *Ampulex* (*Rhinopsis*) *caniculatus* Say. **Proceedings of the Hawaiian Entomological Society** 7: 315–329.

Williams, F.X. 1942. *Ampulex compressa* (Fabr.), a cockroach-hunting wasp introduced from New Caledonia into Hawaii. **Proceedings of the Hawaiian Entomological Society** 11: 221–233.

Wilson, E.O. 1971. **The Insect Societies.** Cambridge, Belknap Press, 548 pp.

Woolley, J.B. 1988. Phylogeny and classification of the Signiphoridae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Systematic Entomology** 13: 465-501.

Woolley, J.B. & A. Dal Molin 2017. Taxonomic revision of the *flavopalliata* species group of *Signiphora* (Hymenoptera: Signiphoridae). **Zootaxa** 4315(1): 1-150.

Woolley, J.B. & P.E. Hanson 2006. Signiphoridae. pp. 422-425 *In:* P.E. Hanson & I.D. Gauld (eds). Hymenoptera de la Región Neotropical. **Memoirs of the American Entomological Institute** 77: x + 1-994.

Yoder, M.J. **The Diapriidae.** College Station, Texas A&M University. <http://www.diapriid.org>. Última atualização: outubro/2007.

Yoshimoto, C.M. 1990. A Review of the Genera of New World Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea). **Flora and Fauna Handbook No.7**. Gainesville, Sandhill Crane Press, 166 pp.

Yu, D.S. 2012. **Home of Ichneumonoidea.** Ottawa, Canada: Taxapad. Última atualização: 2012.

Yu, D.S. & K. Horstmann 1997. A catalogue of World Ichneumonidae (Hymenoptera). Part 1: Subfamilies Acaenitinae to Ophioninae. **Memoirs of the American Entomological Institute** 58: 1-763.

Zhang, H. & A.P. Rasnitsyn 2008. Middle Jurassic Praeaulacidae (Insecta: Hymenoptera: Evanioidea) of Inner Mongolia and Kazakhstan. **Journal of Systematic Palaeontology** 6(4): 463–487.

Zucchi, R.A. & J.R.P. Parra 2004. *Trichogramma* in Brazil: feasibility of use after twenty years of research. **Neotropical Entomology** 33: 271-281.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 28
MEGALOPTERA LATREILLE, 1802

Corydalidae: *Corydalus affinis*, casal

Corydalidae: *Chloronia* sp.

Neusa Hamada INPA, Coordenação de Biodiversidadde, Manaus, AM https://orcid.org/0000-0002-3526-5426

Carlos A. S. de Azevêdo UEMA, Caxias, MA. https://orcid.org/0000-0002-0503-3843

Megaloptera: do grego *Megalo* = grande, *pteron* = asa. Refere-se ao grande tamanho das asas.

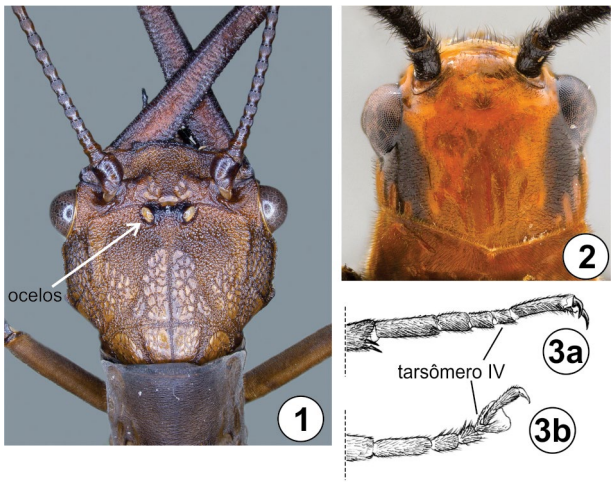
Diagnose. Insetos holometábolos, variando de 10 a 90 mm de comprimento. Antena multiarticulada, geralmente moniliforme ou filiforme. Adultos podem ser dimórficos, o macho com mandíbulas longas e mais fortes que as fêmeas, esclerosadas, geralmente com quatro dentes. Palpo maxilar com quatro a cinco artículos; palpo labial com três a quatro artículos. Olho composto presente, ocelos presentes em Corydalidae e ausentes em Sialidae. Tórax desenvolvido; pronoto grande, sub-retangular; meso e metatórax com formatos semelhantes entre si. Dois pares de asas membranosas, grandes, repousam em forma de telhado sobre o abdômen. Asa posterior com região anal expandida e dobrável. Pernas bem desenvolvidas; tarsos com cinco artículos, com duas garras na extremidade; pulvilos ausentes.

Introdução. Os registros fósseis mais antigos dessa ordem datam do Permiano (Grimaldi & Engel 2005); dois gêneros monotípicos de Corydalidae do Cretáceo, foram descritos com base em material proveniente da formação Crato, no Brasil: *Cratocorydalopsis brasiliensis* Jepson & Heds e *Lithocorydalus fuscata* Jepson & Heds (Jepson & Heds 2016). A ordem tem distribuição mundial, com cerca de 400 espécies viventes (Ardila-Camacho & Contreras-Ramos 2018; Rivera-Gasperin *et al.* 2019; Martins *et al.* 2022) e para o Brasil há o registro de 24 espécies (Oswald 2018; Azevêdo & Hamada 2019; Mendes *et al.* 2022) (Tab. 28.1). Duas famílias compõem a ordem, Corydalidae e Sialidae, essas podem ser diferenciadas principalmente pelo tamanho. Espécimes da primeira são maiores (25–90 mm de comprimento) do que a segunda (10–25 mm de comprimento).

Levando em consideração o número de espécies de Megaloptera que ocorre nos países vizinhos ao Brasil (Oswald 2018) e, a grande extensão do nosso país ainda não inventariada, consideramos que o conhecimento taxonômico sobre o grupo irá aumentar. Um estudo recente sobre Sialidae no Brasil (Pereira 2019) já confirmou essa expectativa com a descoberta de oito espécies (duas delas com base no estágio larval) de *Ilyobius* Enderlein não descritas. O grupo possui apenas quatro espécies descritas registradas para o Brasil. Na Internet, os principais sites contendo informações sobre essa ordem são: http://lacewing.tamu.edu/ e http://tolweb.org/tree?group=Megaloptera&contgroup =Endopterygota.

Morfologia (adultos). Cabeça prognata; olhos posicionados lateralmente, protuberantes; ocelos presentes em Corydalidae (Fig. 28.1) e ausentes em Sialidae (Fig. 28.2). Antena multiarticulada, longa, moniliforme, filiforme, serreada ou pectinada. Mandíbulas bem desenvolvidas, especialmente nos machos de algumas espécies de *Corydalus* Latreille; palpo maxilar, geralmente, com cinco artículos; palpo labial com três a quatro artículos; placa gular exposta. Tórax com segmentos articulados, bem desenvolvidos; pronoto grande; meso e metatórax com formato similar. Pernas bem desenvolvidas, coxas média e posterior grandes basalmente; tarsos com cinco artículos, terminando em duas garras simples; pulvilos ausentes em Corydalidae e Sialidae, mas nessa última família o tarsômero IV é expandido ventralmente e lateralmente (Figs 28.3a, b). Dois pares de asas membranosas que repousam sobre o abdômen e se estendem muito além da extremidade do corpo (Figs 28.4, 5, 6, 7, 8); asa posterior com região anal expandida e

Como citar: Hamada, N.; Azevêdo, C.A.S. 2024. Cap. 28, Megaloptera Latreille, 1802, pp. 546-551. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp. https://doi.org/10.61818/56330464c28

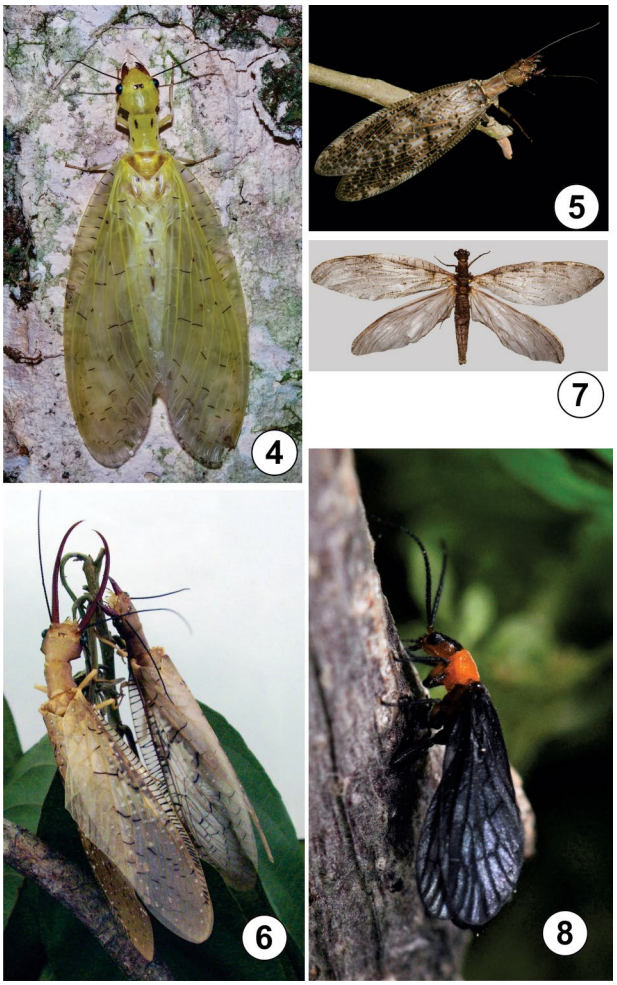


Figuras 28.1–3. Megaloptera macho, cabeça, vd. **1**, Corydalidae; **2**, Sialidae; **3**, região tarsal de pernas de adultos; **3a**, *Corydalus* sp.; **3b**, *Ilyobius* sp.

dobrável. Abdômen flexível, alongado, com dez segmentos, o último segmento constituído por um par de cercos uniarticulados; espiráculos presentes nos segmentos I-VIII. Machos de Corydalidae com dois pares de bolsas de feromônio localizadas lateralmente, nos segmentos abdominais VII e VIII. Fêmeas sem ovipositor. Algumas espécies de *Corydalus* Latreille apresentam dimorfismo sexual, o macho com mandíbulas muito mais longas do que a fêmea (Fig. 28.6), no entanto, na mesma espécie, as mandíbulas do macho podem ser similares às da fêmea.

Imaturos. Os ovos de Corydalidae são recobertos por secreção de coloração branca (Fig. 28.9) que escurece próximo a eclosão. Posturas de *Corydalus* têm forma oval, entre 850 e 2.500 ovos, dispostos de forma compacta, em três camadas e as de *Chloronia hieroglyphica* (Rambur) de forma arredondada, entre 320 e 850 ovos, dispostos de forma compacta, em uma camada (Bentes *et al.* 2019). A postura de *Ilyobius flammatus* (Penny) não tem formato definido, os ovos são colocados espaçadamente (Fig. 28.10), em conjuntos de 200 a 500 ovos (Bentes *et al.* 2019). A larva de Megaloptera é alongada e achatada dorso-ventralmente com cabeça prognata, quadrangular e peças bucais bem desenvolvidas. Antenas são relativamente bem desenvolvidas, com cinco artículos em Corydalidae e quatro em Sialidae. Os órgãos visuais são constituídos por estemas separados. Pernas com tarsos longos, não articulados, terminando em duas garras. Larva de Corydalidae tem oito pares de filamentos abdominais laterais (Figs 28.11, 12) e um par de falsas pernas anais, cada uma com dois ganchos na região terminal do abdômen (Fig. 28.21). Corydalinae possui um tufo de brânquias na base de cada filamento lateral (Fig. 28.13), ausente em Chauliodinae, mas esta subfamília possui um par de estruturas respiratórias localizadas dorsalmente no segmento abdominal VIII (Fig. 28.21). Azevêdo & Hamada (2019) apresentaram uma chave para identificar larvas de último estádio de espécies e morfótipos de Corydalidae ocorrentes nos estados do Amazonas e Roraima, Brasil.

Larvas de Sialidae têm sete pares de filamentos abdominais laterais e um longo filamento na região terminal (Figs 28.14, 15). Pupas de Megaloptera são décticas e exaratas (Figs 28.16, 17) e ativas, dessa forma, podem usar as mandíbulas para se



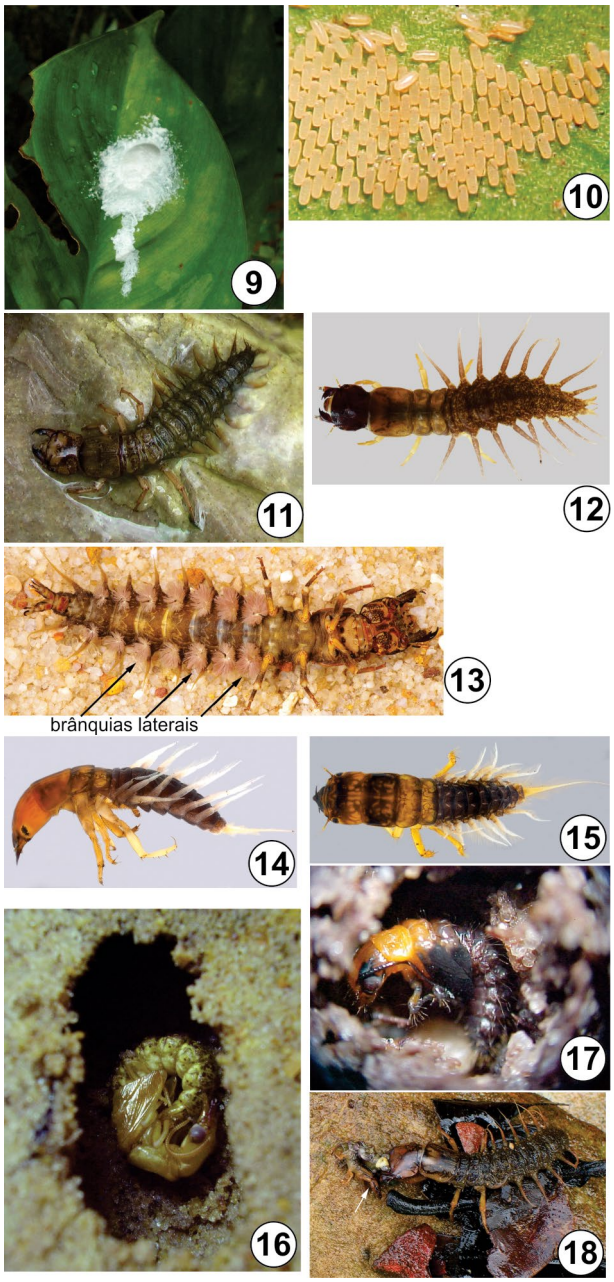
Figuras 28.4–8. Megaloptera, adultos. **4**, *Chloronia* sp.; **5**, *Corydalus* sp.; **6**, casal de *Corydalus* sp. (macho com mandíbulas mais longas); **7**, *Puri* sp.; **8**, *Ilyobius* sp. Fonte: Figs 31.4, 5 e 7, André A. Alves.

defenderem e as pernas para se movimentarem. Cabeça similar à da larva, mas com antenas e olhos compostos desenvolvidos.

Biologia. A maioria dos adultos de Corydalidae é noturna e atraída pela luz. Espécies diurnas podem ser encontradas repousando ou voando próximo do criadouro das larvas (Azevêdo & Hamada 2019; Bowles & Contreras-Ramos 2019). Os adultos têm vida curta e se alimentam principalmente de líquido, incluindo frutas (Parfin 1952; Contreras-Ramos 1998, 1999; Villagomez & Contreras-Ramos 2017). Adultos de Sialidae, geralmente, são diurnos, portanto, não são coletados com armadilhas luminosas (New & Theischinger 1993) e podem ser coletados utilizando armadilhas de interceptação de voo, tais como Malaise (Pereira 2019). Espécimes dessa família quase sempre são encontrados em baixa abundância durante as coletas no campo, o que explica sua baixa representatividade em coleções taxonômicas.

Sialidae utiliza sinais acústicos (vibrações abdominais ou batimentos) durante o acasalamento (Henry 2006), à semelhança de Plecoptera (New & Theischinger 1993). Adultos de Corydalidae utilizam feromônio para a corte e o acasalamento; o odor pode ser facilmente detectado quando adultos são preservados em álcool (Peckarsky *et al.* 1990).

Todos os estágios, com exceção do larval, são terrestres. As larvas são predadoras de organismos aquáticos (e.g., Gorayeb &



Figuras 28.9–18. Megaloptera, posturas, larvas e pupas. **9–10**, posturas; **9**, *Corydalus* sp.; **10**, *Ilyobius* sp.; **11–15**, larvas; **11**, *Corydalus* sp., vd; **12**, Chauliodinae, vd; **13**, *Corydalus* sp., vv; **14–15**, *Ilyobius* sp.; **14**, vl; **15**, vd; **16–17**, pupas, vl; **16**, *Corydalus* sp.; **17**, *Ilyobius* sp.; **18**, larva de *Corydalus* sp. predando larva mais jovem (seta) do mesmo gênero.

Pinger 1978; Alencar *et al.* 1999), inclusive da mesma família (Fig. 28.18) e podem se desenvolver em riachos, rios, cursos d'água temporários ou lagos (Bowles & Contreras-Ramos 2019). No Brasil, as larvas estão associadas a riachos de primeira a segunda ordem, em áreas com baixa correnteza e fundo com sedimentos finos, muitas vezes, com banco de folhas (Pereira 2019).

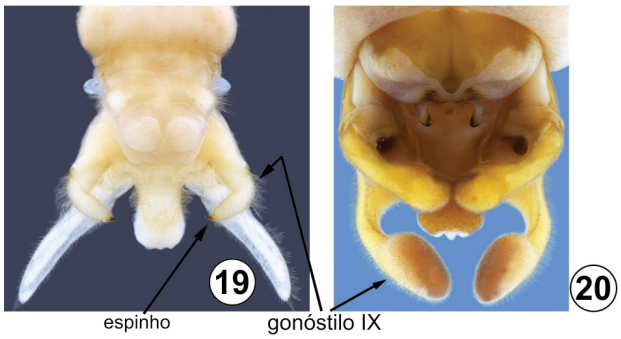
Além das larvas de Megaloptera se constituírem em predadores de topo de cadeia em riachos, elas servem de alimentos para vertebrados (Pardini 1998; Mayor-Victoria & Botero-Botero 2010). Estudos sobre imaturos são mais comuns na região Neártica (Bowles & Contreras-Ramos 2019). Informações biológicas sobre imaturos no Brasil, praticamente, estão restritas à Amazônia Central (Azevêdo & Hamada 2019). Os ovos são colocados sobre folhas, troncos de árvores, galhos, pontes, rochas, etc., em ambiente terrestre. Frequentemente, locais adequados para oviposição são utilizados por diferentes fêmeas, formando, às vezes, uma grande massa de ovos. Em regiões temperadas, as larvas demoram de 2 a 4 semanas para emergirem e, assim que nascem, vão em busca da água (Williams & Feltmate 1992). Embora na região Neártica larvas de Sialidae possam ser abundantes (Bowles & Contreras-Ramos 2019), temos observado que no Brasil, no geral, as larvas são encontradas em baixa densidade, em poucos cursos d'águas de uma região e, com distribuição bem agrupada. Larvas de Corydalidae vivem em grande variedade de hábitat, desde cursos d'água de primeira ordem, até o leito seco de cursos d'água temporários, mas geralmente estão associadas com área de forte correnteza ou turbulência. Na região temperada, passam por 10 a 12 estádios larvais em um período que varia entre dois e cinco anos (Evans & Neunzig 1996). Larvas de Sialidae em regiões temperadas podem passar por até 10 estádios que se desenvolvem no período de um a dois anos (Evans & Neunzig 1996). Larvas de último estádio constroem uma câmara com 1 a 10 cm de profundidade no solo ou serapilheira adjacente ao corpo d'água em que se desenvolveu. O período de pré-pupa para espécies dos gêneros *Corydalus* e para *Chloronia hieroglyphica* é, em média, de sete dias e para *Ilyobius flammatus* (Penny) de cinco dias (Azevêdo & Hamada 2019). Esses mesmos autores reportaram que o período de pupa para espécies de *Corydalus* é em torno de 13 dias, para *C. hieroglyphica* de 10 dias e para *I. flammatus* de cinco dias. Larvas de diferentes tamanhos e adultos foram coletados na região amazônica ao longo do ano em uma mesma área, indicando que as espécies são multivoltinas.

Classificação. É utilizada a apresentada por Glorioso (1981), New & Theischinger (1993) e Liu *et al.* (2015a, b). O número de espécies registrado para o Brasil segue entre parênteses.

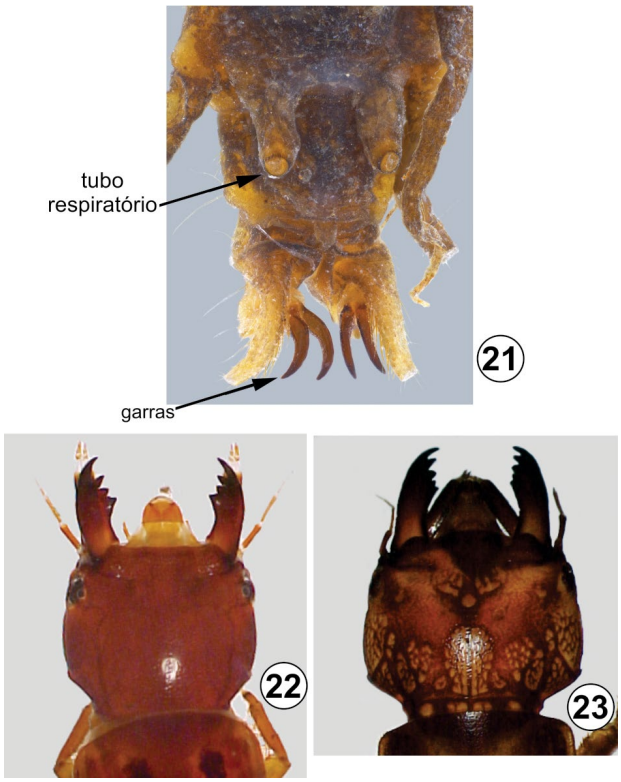
Corydalidae (20)
Sialidae (4)

Relações Filogenéticas. Megaloptera é considerada a ordem mais basal dos Endopterygota, quase todas as características de suas asas hoje podem ser observadas em registros fósseis de insetos do Paleozoico. Trabalhos tratando das relações filogenéticas entre as famílias da ordem, baseados em dados morfológicos e moleculares corroboram a estreita relação entre as duas famílias (Aspöck *et al.* 2001; Beutel & Friedrich 2008; Wang *et al.* 2012; Winterton *et al.* 2018). Algumas propostas de relacionamento filogenético entre táxons de Corydalinae foram propostas por Glorioso (1981) e Contreras-Ramos (2011). Liu *et al.* (2015a) testaram o monofiletismo dos diferentes gêneros de Sialidae, recuperando *Ilyobius* como válido e, o único gênero dessa família ocorrente no Brasil.

O gênero *Chloronia* (Corydalidae) foi revisado, no Brasil, por Penny & Flint (1982), e Contreras-Ramos (2000) descreveu uma espécie no gênero e apresentou uma chave de identificação para as espécies ocorrentes no Brasil. Contreras-Ramos (1998) realizou um estudo filogenético com todas as espécies de *Corydalus* (Corydalidae), conhecidas até aquela data.



Figuras 28.19–20. Megaloptera, terminália de macho, vv. **19**, *Chloronia* sp.; **20**, *Corydalus* sp.



Figuras 28.21–23. Megaloptera, Corydalidae, larvas, vd. **21**, Chauliodinae, região distal do abdômen; **22–23**, cabeça; **22**, *Chloronia* sp.; **23**, *Corydalus* sp.

Importância. Adultos servem de alimento a pássaros, morcegos e principalmente anfíbios quando as fêmeas estão em atividade de oviposição (Theischinger 1991). Associação entre larvas de Megaloptera e outros organismos, tais como larvas e ovos de Elmidae (Coleoptera), larvas e pupas de Hydroptilidae (Trichoptera), larvas de Chironomidae (Diptera) foram observadas em diversas regiões do mundo (e.g., De La Rosa 1992; Hayashi 1998; Roque *et al.* 2004). As larvas são predadoras e importantes componentes na cadeia alimentar em ecossistemas aquáticos, mas, também servem de alimento para outros organismos maiores, tais como vertebrados. Um exemplo é o estudo que mostra que larvas de *Corydalus* podem servir de alimento para lontras, em um estudo no Mato Grosso (Pardini 1998). Os adultos também podem servir de alimento para peixes, pois vivem próximos de cursos d'água (Contreras-Ramos 1998). Assim como outros organismos aquáticos, provavelmente algumas espécies poderão ser utilizadas como indicadoras de qualidade de água, após o incremento de conhecimentos sobre a biologia, distribuição e taxonomia dos imaturos.

Coleta e fixação. Os adultos podem ser coletados com rede entomológica (puçá) e em armadilhas luminosas como: lençol iluminado com lâmpada mista de mercúrio e armadilha Pennsylvania, com luz branca e BLB. Armadilhas de interceptação de voo como Malaise e Suspensa, quando colocadas sob ou próximo a cursos d'água também capturam adultos. Os adultos podem ser preservados a seco montados em alfinetes entomológicos ou preservados em álcool etílico a 80° (Contreras-Ramos 1999; Oliveira & Pes 2019).

As posturas de Megaloptera podem ser coletadas em ambiente terrestre, próximo dos cursos d'água, sobre folhas, tronco de árvores, pedras ou sob pontes e dentro de bueiros (Bentes *et al.* 2019). As larvas podem ser coletadas com qualquer equipamento de coleta aquática (e.g., rede entomológica aquática, peneira, coletor Surber) ou catação manual, examinando diversos micro-hábitats. Larvas e pupas podem ser fixadas em álcool etílico a 80°, adicionalmente, uma solução de álcool ácido (9 partes de álcool etílico a 80° e uma parte de ácido acético glacial) pode ser injetada na região abdominal, com auxílio de uma seringa de 1 cc. Esse procedimento permite melhor preservação da cor e manutenção da flexibilidade, facilitando estudos morfológicos e taxonômicos (Contreras-Ramos & Harris 1998; Contreras-Ramos 1999).

Chave para identificar famílias, subfamílias e gêneros de adultos ocorrentes no Brasil

1. Com 25 a 75 mm de comprimento; três ocelos presentes (Fig. 28.1); tarsômero IV simples (Fig. 28.3a) .. **Corydalidae** .. **2**

— Com menos de 25 mm de comprimento; ocelos ausentes (Fig. 28.2); tarsômero IV dilatado e bilobado (Fig. 28.3b) ..... **Sialidae**, **Sialininae**, ***Ilyobius***

2(1). Gonóstilo IX não reduzido (Figs 28.19, 20) .... **Corydalinae** ... **3**

— Gonóstilo IX reduzido ..... **Chauliodinae, *Puri***

3(2). Coloração amarela (Fig.28.4); gonóstilo IX com espinho apical (Fig. 28.19) ..... ***Chloronia***

— Coloração marrom-clara a acinzentada (Figs 28.5–6); gonóstilo IX sem espinho apical (Fig. 28.20) ..... ***Corydalus***

Chave para identificar famílias, subfamílias e gêneros de larvas ocorrentes no Brasil. Nota: larva de *Puri* não está descrita.

1. Um par de filamentos abdominais laterais nos segmentos I-VIII (Figs 28.11–13); último segmento abdominal com um par de falsas pernas anais, cada uma com duas garras (Fig. 28.21) ..... **Corydalidae** **2**

— Um par de filamentos abdominais laterais nos segmentos I-VII; último segmento abdominal com um filamento terminal longo (Figs 28.14, 15) ..... **Sialidae**, **Sialininae**, ***Ilyobius***

2(1). Um par de tufos branquiais abdominais localizado nos segmentos I-VII, ventralmente, na base dos filamentos laterais (Fig. 28.13), sem tubo respiratório no tergo VIII ..... **Corydalinae** ... **3**

— Ausência de tufos branquiais abdominais nos segmentos I–VII; com um par póstero-dorsal de tubo respiratório no tergo VIII (Fig. 28.21) ..... **Chauliodinae**

3(2). Comprimento entre 20 e 30 mm; cabeça de coloração uniforme, sem manchas ou marcas de cicatrizes de inserção muscular (Fig. 28.22) ..... ***Chloronia***

— Comprimento entre 40 e 80 mm; cabeça com padrão de mancha definida resultante de marcas de inserção muscular (Fig. 28.23) ..... ***Corydalus***

Corydalidae. Composta por duas subfamílias Corydalinae (Figs 28.4–6) e Chauliodinae (Fig. 28.7), essa última caracteriza-se pela redução/ ausência do gonocoxito IX e gonóstilo. Na região Neotropical Chauliodinae tem cinco gêneros: *Archichauliodes* Weele, *Nothochauliodes* Flint, *Protochauliodes* Weele, *Puri* Costa, Azevêdo & Ferreira e *Neohermes* Banks, sendo que os três primeiros ocorrem apenas no Chile, o quarto no Brasil e o último, no México (Flint 1973; Costa *et al.* 2013). Corydalinae tem três gêneros: *Chloronia*, distribuído do norte do México ao sul do Brasil; *Corydalus* distribuído do sul do Canadá ao norte da Argentina, com exceção das ilhas do Caribe e, *Platyneuromus* do nordeste do México até o norte do Panamá (Glorioso & Flint 1984). As afinidades filogenéticas entre *Corydalus* e *Chloronia* foi corroborada por caracteres morfológicos e moleculares (Jiang *et al.* 2016; Liu *et al.* 2016). No Brasil, *Corydalus* é o gênero com o maior número de espécies, 14, seguido de *Chloronia* com cinco espécies (Oswald 2018; Azevêdo & Hamada 2019). A maioria das espécies neotropicais de *Corydalus* foi revisada por Contreras-Ramos (1998), e nesse mesmo trabalho o autor apresentou uma chave para as espécies do gênero. Penny & Flint Jr. (1982) apresentaram uma chave para espécies de *Chloronia* e Contreras-Ramos (2000) apresentou uma chave para espécies de *Chloronia* ocorrentes no Brasil.

Sialidae. Composta pelas subfamílias Sialininae e Sharasialinae (fóssil) e apenas a primeira ocorre no Brasil, com um gênero, *Ilyobius* Enderlein (Liu *et al*. 2015a). Todas as espécies neotropicais estavam alocadas em *Protosialis* Weele (Penny 1981; Contreras-Ramos *et al.* 2005) e atualmente, com base em análise filogenética, estão no gênero *Ilyobius* (Liu *et al.* 2015a, c), exceto *Protosialis bifasciata* (Hagen) de Cuba.

Agradecimentos. Ao MCTI/ INPA, CNPq e FAPEAM - Programa Posgrad, pelo contínuo suporte aos nossos trabalhos e CAPES/ Proequipamentos pela infraestrutura para aquisição de imagens. Fernando da Costa Pinheiro, Lívia Maria Fusari (UFSCAR), Jorge Nessimian (UFRJ), André Almeida Alves (UFRJ), Leo Rossi da Trindade e Evelyn Brandão Pereira por fotos que ilustram esse trabalho. À Jeane M.C. Nascimento pela elaboração das pranchas. NH é pesquisadora bolsista do CNPq (Processo n. 308970/2019–5).

Referências Bibliográficas

Alencar, Y.B.; N. Hamada & S. Magni-Darwich 1999. Stomach content analysis of potential predators of Simuliidae (Diptera: Nematocera) in two lowland forest streams, Central Amazonia, Brazil. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 28: 327–332.

Andrade, I.C.P.; A.S Fernandes & T.K. Krolow 2020. The Megaloptera (Insecta) of Tocantins State, Brazil. **Zootaxa** 4816: 144–148.

Ardila-Camacho, A. & A. Contreras-Ramos 2018. Order Megaloptera. Chapter 8. pp. 298–308. In: N. Hamada; J.H. Thorp & D.C. Rogers (eds). **Keys to Neotropical Hexapoda Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates** – Vol. III. 4th edition. Academic Press.

Aspöck, U.; J.D. Plant & H.L. Nemeschkal 2001. Cladistic analysis of Neuropteran and their systematic position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). **Systematic Entomology** 26: 73–86.

Azevêdo, C.A.S. & N. Hamada 2019. Ordem Megaloptera, pp. 331–338. *In*: Hamada, N.; J.L. Nessimian & R.B. Querino (eds). **Insetos Aquáticos da Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia**. Manaus, Editora INPA, 719 pp.

Bentes, S.P.C.; N. Hamada & R. Ferreira-Keppler 2019. Caracterização morfológica de ovos de insetos aquáticos e seus habitats na Amazônia Central, Brasil, pp. 49–66. *In*: Hamada, N.; J.L. Nessimian & R.B. Querino (eds). **Insetos Aquáticos da Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia**. Manaus, Editora INPA, 719 pp.

Beutel, R.G. & F. Friedrich 2008. Comparative study of larval head structures of Megaloptera (Hexapoda). **European Journal of Entomology** 105: 917–938.

Bowles, D. & A. Contreras Ramos 2019. Megaloptera and aquatic Neuroptera, pp. 298–308. *In*: Merritt, R.W.; K.W. Cummins & M.B. Berg (eds). **An Introduction to the Aquatic Insects of North America**. Dubuque, Iowa, Kendall/Hun Publishing Company, 5th edition, 1480 pp.

Costa, G.C.; C.A.C. Azevêdo & N. Ferreira-Jr. 2013. New genus and new species of Chauliodinae (Insecta: Megaloptera: Corydalidae) from Brazil. **Zootaxa** 3613: 391–399.

Contreras-Ramos, A. 1998. **Systematics of the Dobsonfly Genus *Corydalus* (Megaloptera: Corydalidae).** Thomas Say Publications in Entomology: Monographs. Entomological Society of America, USA, 360 pp.

Contreras-Ramos, A. 1999. Métodos para estudios en Sistemática de Megaloptera (Insecta: Neuropterida) com base em Morfologia. **Dugesiana** 6: 1–15.

Contreras-Ramos, A. 2000. A new species of *Chloronia* Banks (Megaloptera: Corydalidae) from Southeastern Brazil, with a key to the species of Brazil. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 102: 919–923.

Contreras-Ramos, A. 2011. Phylogenetic review of dobsonflies of the subfamily Corydalinae and the genus *Corydalus* Latreille (Megaloptera: Corydalidae). **Zootaxa** 2862: 1–38.

Contreras-Ramos, A. & S.C. Harris 1998. The immature stages of *Platyneuromus* (Corydalidae), with a key to the genera of larval Megaloptera of Mexico. **Journal of North American Benthological Society** 17: 489–517.

Contreras-Ramos, A; G.L. Fiorentin & Y. Urakami 2005. A new species of alderfly (Megaloptera: Sialidae) from Rio Grande do Sul, Brazil. **Amazoniana** (3/4): 267–272.

Cuquetto-Leite, L.; A. Barbosa; F.F. Salles & K.C. Mancini 2021. Sperm ultrastructure of corydalid *Corydalus diasi* Navás (Megaloptera, Neuropterida, Insecta) with phylogenetic considerations. **Acta Zoologica** 102: 26–37.

De La Rosa, C.L. 1992. Phoretic associations of Chironomidae (Diptera) on Corydalidae (Megaloptera) in northwestern Costa Rican streams. **Journal of the North American Benthological Society** 11: 316–323.

Evans, E.D. & H.H. Neunzig 1996. Megaloptera and Aquatic Neuroptera, pp. 298–308. *In:* R.W. Merritt & K.W. Cummins (eds). **An Introduction to the Aquatic Insects of North America**. Kendall/Hurt Publishing Company, Dubuque, Iowa, 862 pp.

Flint, O.S. 1973. The Megaloptera of Chile (Neuroptera). **Revista Chilena de Entomologia** 7: 31–45.

Glorioso, M.J. 1981. Systematics of the dobsonfly subfamily Corydalinae (Megaloptera: Corydalidae). **Systematic Entomology** 6: 253–290.

Glorioso, M.J. & O.S. Flint 1984. A review of the Genus *Platyneuromus* (Insecta: Neuroptera: Corydalidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 97: 601–614.

Gorayeb, I.S. & R.R. Pinger 1978. Detecção de predadores naturais das larvas de *Simulium fulvinotum* Cerq. e Mello, 1968 (Diptera: Nematocera). **Acta Amazonica** 8: 629–637.

Grimaldi, D. & M.S. Engel 2005. **Evolution of the Insects**. Cambridge University Press: Cambridge, U.K. 755 pp.

Hayashi, F. 1998. *Nanocladius* (*Plecopteracoluthus*) *asiaticus* sp. n. (Diptera: Chironomidae) phoretic on dobsonfly and fishfly larvae (Megaloptera: Corydalidae). **Aquatic Insects** 20: 215–229.

Henry, C.S. 2006. Acoustic Communication in Neuropterid Insects, pp 153–166. *In*: D. Drosopoulos & M.F. Claridge (eds). **Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution**. CRC Press, Boca Raton, Florida, EUA. 532 pp.

Jiang, Y.; F. Yang; D. Yang & X. Liu 2016. Complete mitochondrial genome of a Neotropical dobsonfly *Chloronia mirifica* Navás, 1925 (Megaloptera: Corydalidae), with phylogenetic implications for the genus *Chloronia* Banks, 1908. **Zootaxa** 4162: 46–60.

Jepson, J. E. & S.W. Heads 2016. Fossil Megaloptera (Insecta: Neuropterida) from the Lower Cretaceous Crato Formation of Brazil. **Zootaxa** 4098: 134–144.

Liu, X.-y.; F. Hayashi & D. Yang 2015a. Phylogeny of the family Sialidae (Insecta: Megaloptera) inferred from morphological data, with implications for generic classification and historical biogeography. **Cladistics** 31: 18–49.

Liu, X.-y.; F. Hayashi & D. Yang 2015b. Taxonomic notes of the Neotropical alderfly genus *Ilyobius* Enderlein, 1910 (Megaloptera, Sialidae), with description of a new species. **Deutsche Entomologische Zeitschrift** 62: 55–63.

Liu, X.-y.; Y. Lü; H. Aspöck; D. Yang & U. Aspöck 2016. Homology of the genital sclerites of Megaloptera (Insecta: Neuropterida) and their phylogenetic relevance. **Systematic Entomology** 41: 256–286.

Martins, C.C.; C.A.S. Azevêdo; N. Hamada; M.E. Grillet & A. Contreras-Ramos 2022. After a decade, a new Venezuelan species of *Corydalus* Latreille (Megaloptera, Corydalidae, Corydalinae) is discovered. **ZooKeys** 1111: 339–353.

Mendes, G.C.; J.M.C. Nascimento; L.M. Fusari; M.R. Santos & N. Hamada 2022. A new species of *Ilyobius* Enderlein, 1910 (Megaloptera: Sialidae) from a threatened region in the Mantiqueira Mountain range (Brazil). **Zootaxa** 5165: 346–364.

Mayor-Victoria, R. & A. Botero-Botero 2010. Dieta De La Nutria Neotropical *Lontra longicaudis* (Carnívora, Mustelidae) en el Río Roble, Alto Cauca, Colombia. **Acta Biologica Colombiana** 15: 237–244

New, T.R. & G. Theischinger 1993. Megaloptera (Alderflies, Dobsonflies). **Handbuch der Zoologie** 4 (Part 33). Walter de Gruyter, Berlin. 97 pp.

Oliveira, V.C & A.M. Pes 2019. Inventário da fauna de insetos aquáticos: coleta, preservação e criação, pp. 151–167. *In*: N. Hamada; J.L. Nessimian & R.B. Querino (eds). **Insetos Aquáticos da Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia**. Manaus, Editora INPA, 719 pp.

Oswald, J.D. 2018. **Neuropterida Species of the World**. <http://lacewing.tamu.edu/SpeciesCatalog/Main>. Acesso: 05/nov/2019.

Pardini, R. 1998. Feeding ecology of the neotropical river otter *Lontra longicaudis* in an Atlantic Forest stream, south-eastern Brazil. **Journal of Zoology** 245: 385–391.

Parfin, S.I. 1952. The Megaloptera and Neuroptera of Minnesota. **The American Midland Naturalist** 47: 421–434.

Peckarsky, B.L; P.R. Fraissinet; M.A. Penton & D.J. Conklin Jr. 1990. **Freshwater Macroinvertebrates of Northeastern North America**. Cornell University Press, 458 pp.

Penny, N.D. 1981. Neuroptera of the Amazon Basin. Part 4. Sialidae. **Acta Amazonica** 11: 843–846.

Penny, N.D. & O.S. Flint Jr. 1982. A revision of the genus *Chloronia* (Neuroptera: Corydalidae). **Smithsonian Contributions to Zoology** 348: 1–27.

Pereira, E.B. 2019. **Taxonomia e biologia de *Ilyobius* Enderlein, 1910 (Megaloptera, Sialidae) no Brasil**. Dissertação de mestrado em Entomologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, 217 pp.

Rivera-Gasperin, S.L.; A. Ardila-Camacho & A. Conteras-Ramos 2019. Bionomics and Ecological service of Megaloptera larvae (Dobsonflies, Fishflies, Alderflies). **Insects** 10: 2-14.

Roque, F.O.; S. Trivinho-Strixino; M. Jancso & E.N. Fragoso 2004. Records of Chironomidae larvae living on other aquatic animals in Brazil. **Biota Neotropica** 4: 1–8.

Theischinger, G. 1991. Megaloptera (alderflies, dobsonflies), pp. 516–520. *In:* CSIRO (ed.). **The insects of Australia**, vol. 1, Ithaca, Cornell University Press, 542 pp.

Villagomez, F. & A. Contreras-Ramos 2017. First records of adult feeding in Megaloptera (Corydalidae, Corydalinae) from Mexico and their possible relationship with the increase in life span. **Zootaxa** 4341: 287–290.

Wang, Y.-y.; X.-y. Liu; S.L. Winterton & D. Yang 2012. The first mitochondrial genome for the fishfly subfamily Chauliodinae and implications for the higher phylogeny of Megaloptera. **PLoS One** 7: 1–13

Williams, D.D. & B.W. Feltmate 1992. **Aquatic Insects**. CAB International, Wallingford, 358 pp.

Winterton, S; A.R. Lemmon; J.P. Gillung; I.J. Garzon; D. Badano; D.K. Bakkes; L.C.V. Breitkreuz; M.S. Engel; E.M. Lemmon; X. Liu; R.J.P. Machado; J.H. Skevington & J.D. Oswald 2018. Evolution of lacewings and allied orders using anchored phylogenomics (Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera). **Systematic Entomology** 43: 330–354.

Tabela 28.1. Lista e distribuição das espécies de Megaloptera (Insecta) registradas para o Brasil.

Famílias / espécies	Registros/Brasil
Corydalidae	
Corydalus affinis Burmeister	AC, AM, AP, PA, RO, RR, MT, SP, TO
C. amazonas Contreras-Ramos	AM, RO
C. armatus Hagen	Brasil
C. arpi Navás	RO
C. australis Contreras-Ramos	MG, RS, SC
C. batesii MacLachlan	AM, PA, RO, RR, TO
C. cephalotes Rambur	RJ
C. diasi Navás	BA, ES, GO, MG, RS, SP, TO
C. flavicornis Stitz	RR
C. hecate MacLachlan	ES, MG, SP
C. ignotus Contreras-Ramos	AM, RR
C. nubilus Erichson	AM, PA, RR
C. peruvianus Davis	RR
C. tridentatus Stitz	ES, PR, RS
Chloronia corripiens (Walker)	ES, MG, PR, RJ, SC, SP
C. hieroglyphica (Rambur)	AM, PA, RR, TO
C. mirifica Navás	Brasil
C. pennyi Contreras-Ramos	MG
C. plaumanni Penny & Flint	RS, SC
Puri aleca Costa, Azevêdo & Ferreira	MG
Sialidae	
Ilyobius erebus Mendes, Nascimento, Fusari & Hamada	MG
I. flammatus (Penny)	AM
I. hauseri (Contreras, Fiorentin & Urakami)	RS
I. nubilus (Navás)	SP

Fonte: Contreras-Ramos (1998, 1999b, 2000, 2002); Contreras-Ramos *et al*. (2005); Oswald (2018); Azevêdo & Hamada (2019); Andrade *et al*. (2020), Cuquetto-Leite *et al.* (2021), Mendes *et al.* (2022).

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 29
NEUROPTERA LINNAEUS, 1758

Mantispidae: *Climaciella* sp.

Myrmeleontidae: *Dimarella* sp.

Chrysopidae: *Plesiochrysa* sp.

Myrmeleontidae: Ascalaphinae: *Corduleceru*s sp.

Renato J. P. Machado UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0003-3155-3639

Caleb C. Martins UEMA, Caxias, MA. https://orcid.org/0000-0001-5630-9865

Sérgio de Freitas *(in memorian)*

Norman D. Penny *(in memorian)*

Etimologia. Do grego *neuron* = nervura; *pteron* = asa. Refere-se ao grande número de veias das asas.

Diagnose. Insetos holometábolos, predominantemente terrestres e predadores, variando de 2 a 153 mm de comprimento. Olhos compostos sempre presentes e geralmente iridescentes. Ocelos ausentes, exceto em Osmylidae. Antena com vários artículos geralmente filiforme ou moniliforme, pode ser pectinada em machos de Dilaridae, capitada ou clavada em Myrmeleontidae. Aparelho bucal mandibulado. Asas membranosas, quando em repouso dispostas obliquamente ao lado do corpo, com venação reticulada e várias veias transversais. Asas anterior e posterior geralmente iguais ou subiguais em tamanho, venação e forma, exceto em Nemopteridae, com asa posterior longa e fina. Alguns Hemerobiidae com asa anterior esclerosada semelhante a élitros e algumas espécies com asa posterior extremamente reduzida. Cerco ausente. Larvas com mandíbula e maxila justapostas formando um tubo.

Introdução. Duas famílias possuem nomes populares no Brasil: Myrmeleontidae, como formiga-leão, e Chrysopidae, como bicho-lixeiro. É uma ordem cosmopolita com cerca de seis mil espécies (Oswald & Machado 2018), atualmente distribuídas em 15 famílias. Para o Brasil, estão registradas 432 espécies (Machado 2022), contudo a estimativa é que existam cerca de sete mil espécies no mundo e aproximadamente 1000 espécies no Brasil. A ordem possui grande diversidade de estilos de vida e de variações morfológicas, diferenciando-se dos demais insetos pela venação característica, disposta em forma de rede e uma série de características larvais, como o aparelho bucal com as mandíbulas e maxilas em formato de longos estiletes justapostos formando um canal alimentar, intestinos médio e posterior não conectados e túbulos de Malpighi modificados para produção de seda. Vivem em grande variedade de hábitats, como cavernas, buracos e sob cascas de árvores, enterrados no solo, corpos de água doce, florestas, cerrados e em diversos agroecossistemas. Os mantispídeos e raquiberotídeos adultos capturam presas com as pernas anteriores raptoriais, semelhante aos mantódeos. Larvas e adultos de coniopterigídeos, crisopídeos e hemerobiídeos alimentam-se de insetos de corpo mole e são constantemente usados para controle biológico de pragas em cultivos agrícolas.

As espécies neotropicais de modo geral foram descritas de forma sucinta e, ao longo da história, foram realizados poucos trabalhos de revisão. Muitas descrições foram realizadas quando se iniciava a taxonomia descritiva e, por isso, o acesso à literatura e aos tipos tem sido um problema. No Brasil, grande parte dos primeiros táxons foi descrito pelo padre Longinos Navás, entretanto, os estudos taxonômicos sobre os neurópteros brasileiros se intensificaram durante a década de 80 com a publicação dos trabalhos de Norman Penny (Penny 1981a, b, c, d, 1982, 1983a, b; Adams & Penny 1985) com foco na fauna da bacia amazônica e posteriormente nos anos 2000 com os trabalhos de Sérgio de Freitas, este focando essencialmente em Chrysopidae (Freitas & Penny 2001; Freitas 2005; Winterton & Freitas 2006; Freitas *et al*. 2009). Mais recentemente uma série de trabalhos focados na taxonomia

Como citar: Machado, R.J.P.; Martins, C.C; Freitas, S.; Penny, N.D. 2024. Cap. 29, Neuroptera Linnaeus, 1758, pp. 552-567. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c29

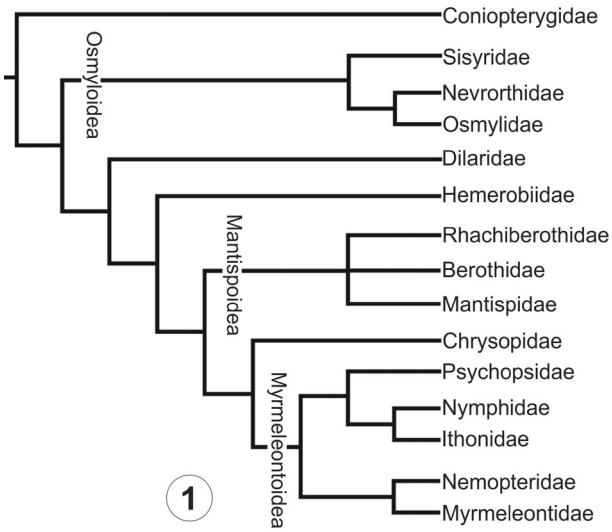


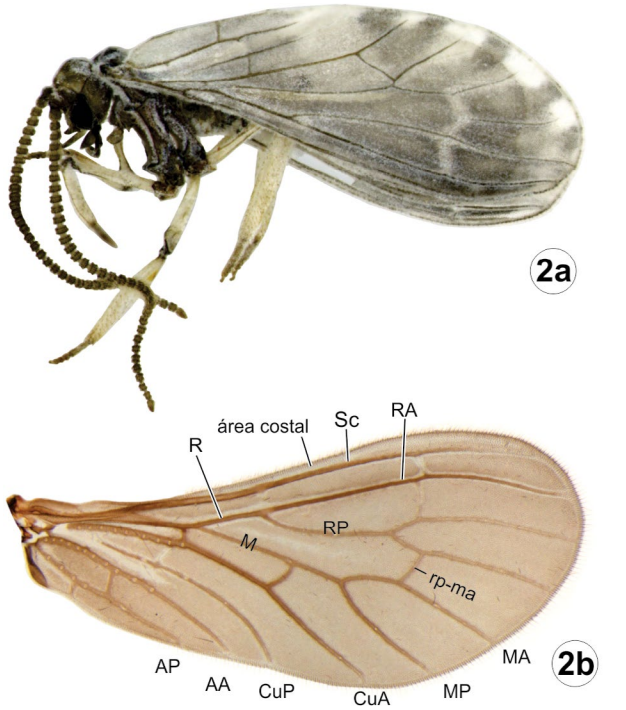
Figura 29.1. Neuroptera, cladograma demonstrando as relações de parentesco entre famílias e superfamílias. Fonte: Winterton *et al*. (2018) com modificações propostas por Machado *et al.* (2019).

das espécies brasileiras foram publicados de forma esporádica (Machado & Rafael 2007, 2010a, b, 2011; Tauber & Sosa 2015; Machado & Krolow 2016; Martins *et al*. 2016, 2019; Martins & Amorim 2016; Assmar & Salles 2017; Tauber *et al.* 2017; Sosa & Tauber 2017; Machado 2018, 2020; Assmar & Calor 2020; Machado & Tavares 2020; Machado *et al.* 2021, 2022; Schuster & Machado 2021; Assmar *et al.* 2022).

Neuroptera provavelmente teve origem durante o Permiano tardio, mas as linhagens atuais se diversificaram somente durante os períodos Triássico e Jurássico (Winterton *et al.* 2018; Vasilikopoulos *et al*. 2020). O registro fóssil de espécies de neurópteros brasileiros é particularmente muito diverso, existem 89 espécies distribuídas em 15 famílias (Oswald 2022). A grande diversidade de fósseis de neurópteros brasileiros está presente na Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, região Nordeste, com 88 das 89 espécies conhecidas (Oswald 2022). Há também uma espécie de Permithonidae (*Permipsythone panfilovi* Pinto & Ornellas) com registro para a Formação Irati (Permiano Superior), Bacia do Paraná, região Sul (Pinto & Pinto de Ornellas 1980). Neurópteros fósseis foram profundamente estudados, entre os anos 1980 e 2000, em uma série de trabalhos publicados principalmente por Rafael Martins-Neto e Maria Vulcano (Martins-Neto & Vulcano 1988, 1989a, b, 1990, 1997; Martins-Neto 1990, 1992a, b, 1994, 1997, 2000, 2002; Martins-Neto *et al*. 2007; Martins-Neto & Rodrigues 2010).

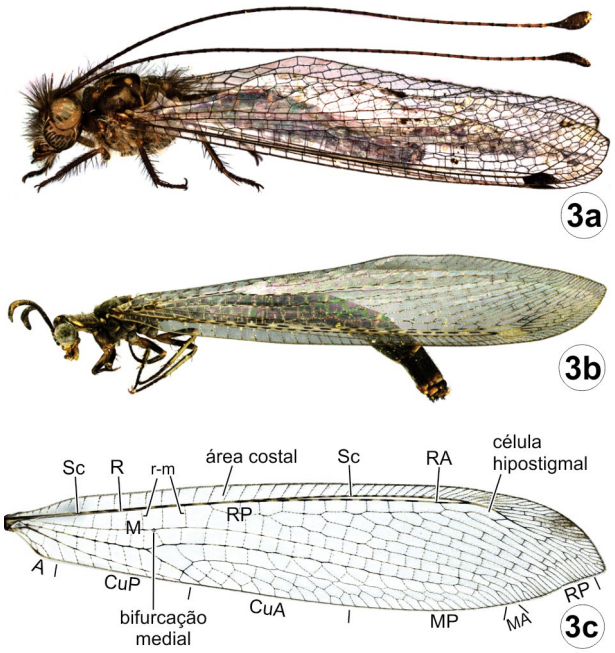
Uma síntese bibliográfica sobre os neurópteros, juntamente com um catálogo para a fauna mundial, pode ser encontrada em Oswald (2022). Uma lista atualizada da distribuição das espécies brasileiras de Neuroptera pode ser encontrada em Machado (2022).

Morfologia (adultos). Cabeça geralmente mais larga que longa, exceto em Nemopteridae, com clípeo e labro alongados. Olho composto grande, esférico e proeminente. Ocelos ausentes, exceto em Osmylidae. Antena geralmente longa e multiarticulada, filiforme (Fig. 29.9) ou moniliforme (Fig. 29.2a), pectinada em Dilaridae (macho) (Fig. 29.7a) e clavada ou capitada em Myrmeleontidae (Fig. 29.3b), especialmente Ascalaphinae



Figuras 29.2a–b. Neuroptera, Coniopterygidae (Coniopterygoidea), adulto. **2a**, *Semidalis* sp., hábito, vl; **2b**, *Coniopteryx* (*Scotoconiopteryx*) *tucumana* Navás, asa anterior.

(Fig. 29.3a). Escapo geralmente sub-retangular e mais longo que os flagelômeros. Clípeo e labro cobrem as peças bucais; clípeo transverso. Margem distal do labro escavada. Mandíbula com lobo molar basal e incisivo distal. Maxila sub-retangular. Palpo maxilar com cinco artículos, o último dilatado. Lábio com premento dividido em duas placas, placa mediana homóloga ao mento e ao pós-mento. Palpo labial com dois ou três artículos, às vezes muito longo, como em *Dimares* Hagen (Myrmeleontidae). Protórax móvel e geralmente sub-retangular, muito grande e longo em Mantispidae (Fig. 29.5a) mas muito curto, reduzido a um anel, em Ascalaphinae. Meso e metatórax similares em tamanho e forma, e subdivididos por suturas. Pernas finas, longas e ambulatoriais, exceto a perna anterior de Mantispidae e Rhachiberothidae, que é raptorial (Figs 29.4a, 5a). Coxa simples, exceto a anterior muito longa de Mantispidae e Rhachiberothidae. Fêmures e tíbias robustos, com cerdas em toda a superfície. Esporões tibiais frequentemente presentes. Tarsos pentâmeros com garras apicais, exceto na perna anterior de Mantispidae. Empódio simples ou dividido. Dois pares de asas membranosas, com grande número de veias longitudinais e transversais, que geram diferentes padrões de venação, exceto em Coniopterygidae com número reduzido de veias transversais (Fig. 29.2). Asas anterior e posterior geralmente iguais ou subiguais (Figs 29.10a,b), com diferentes graus de esclerosação, variando de transparentes hialinas a opacas. Myrmeleontidae, Nemopteridae e Osmylidae podem ter pigmentação colorida na asa. Membrana da asa com macrotríquias sobre as veias e microtríquias entre elas. Área costal, entre as veias costal (C) e subcostal (Sc), geralmente larga, com inúmeras veias transversais, simples ou bifurcadas (Fig. 29.7b). Veia Sc simples, muito próxima da veia radial (R), que possui muitas ramificações (Fig. 29.6b). Veias médias (M), cubital (Cu) e anal (A) com poucas



Figuras 29.3a–c. Neuroptera, Myrmeleontidae (Myrmeleontoidea), adulto. **3a**, *Ascalorphne* sp. (Ascalaphinae), hábito, vl; **3b–c**, *Myrmeleon* sp. (Myrmeleontinae); **3b**, hábito, vl; **3c**, asa anterior.

ramificações (Fig. 29.10a). Em Chrysopidae, há veias que se fundem, produzindo efeito ziguezague e duas pseudoveias longitudinais nomeadas como pseudomedial (PsM) e pseudocubital (PsCu) (Figs 29.10b-c). Há espécies de Neuroptera braquípteras. O acoplamento das asas é feito pela expansão da base da asa posterior, que se aloja sob o lobo anal da asa anterior. O jugo está presente em Myrmeleontoidea. Em algumas espécies de Hemerobiidae, existe uma estrutura semelhante ao frênulo dos lepidópteros. O pterostigma está presente na forma de mancha pré-apical. Abdômen com dez segmentos, exceto em Chrysopidae, com nove distinguíveis externamente. Esterno I muito reduzido. Alguns Ascalaphinae com apófises dorsais nos tergos II e III. Dois últimos segmentos modificados em estruturas genitais com acentuado dimorfismo sexual. Um ovipositor está presente em Dilaridae, Rhachiberothidae, Osmylidae.

Imaturos. Todas as espécies são ovíparas e tendem a ovipositar próximo às fontes de seu alimento (New 1989). Os ovos podem ser depositados em grupos ou isolados, em algumas famílias são suspensos por um fino pedicelo (Berothidae, Chrysopidae, Mantispidae, Nymphidae) enquanto em outras famílias não possuem pedicelos e são depositados diretamente em seu substrato. A oviposição pode ocorrer em vegetação e no solo, sobre madeira em apodrecimento no solo (Ascalaphinae), sob ou próximo da lâmina d'água (Sisyridae) ou os ovos podem ser enterrados na areia (parte de Myrmeleontidae). Algumas espécies de Ascalaphinae produzem dois tipos de ovos, os férteis e os inférteis — chamados de rapagulae — que servem de proteção para os ovos férteis e alimento para as larvas recém-emergidas (Henry 1978; New 1989). Os ovos geralmente possuem a forma oval ou cilíndrica e podem ter córion esculturado ou liso. Pode haver uma ou duas micrópilas em polos opostos, sendo sempre em alto relevo. A oviposição e a morfologia dos ovos das famílias de Neuroptera foram revisadas no estudo de Gepp (1990). O rompimento do ovo dá-se pelo movimento de contração e expansão abdominal da larva, que promove pressão sobre a região da micrópila, por onde emergem utilizando-se do ovirruptor, estrutura na forma de uma crista ou lâmina muito dura, localizada na região clípeo-labral.

O desenvolvimento larval geralmente tem três ínstares, sendo possível quatro em Coniopterygidae, cinco em Ithonidae e até doze em Dilaridae. A forma campodeiforme prevalece, no entanto, alguns grupos podem apresentar uma série de especializações, como achatamento e expansão de diferentes partes do corpo, alongamento e estreitamento do aparelho bucal, desenvolvimento de scoli abdominal e torácico, além de variações relacionadas ao estilo de vida, como as brânquias abdominais presentes em Sisyridae. Larvas de Ithonidae se assemelham à forma escarabeiforme, larvas de segundo e terceiro ínstares de Mantispoidea são robustas e levemente fisogástricas. Coniopterygidae possui larvas fusiformes e Dilaridae e Nevrorthidae têm larvas muito longas e finas (New 1989).

As larvas, terrestres ou aquáticas, são predadoras, e na maioria das famílias, prognatas, alongadas, robustas e com peças bucais alongadas. Mandíbula e maxila são justapostas e formam um tubo através do qual enzimas são injetadas nas presas para digestão extracorpórea. Posteriormente por este mesmo tubo o fluído corporal das presas pré-digerido é ingerido. O conjunto mandíbula-maxila normalmente alongado (exceto em Coniopterygidae, Ithonidae e segundo e terceiro ínstares de Mantispoidea) pode ser reto ou curvo, com ou sem dentes, e com ou sem microtríquias. As larvas são vorazes e com grande capacidade de caça. Alimentam-se geralmente de outros pequenos invertebrados, principalmente insetos, entretanto membros de Sisyridae são conhecidos por se alimentarem de esponjas de água doce e Bryozoa. Parte dos mirmeleontídeos constroem, no solo arenoso, armadilhas na forma de funil para captura de pequenas presas. Crisopídeos alimentam-se de insetos pequenos em meio à vegetação e alguns gêneros têm o hábito de carregar no dorso as carcaças dos insetos sugados, bem como detritos encontrados no ambiente; para isso, o corpo é densamente coberto de cerdas e projeções digitiformes e papiliformes; comportamento que confere à família o nome de "bicho-lixeiro". As larvas de nemopterídeos caçam avidamente na superfície do solo inóspito do deserto; as larvas de berotídeos possuem glândulas retais que produzem gases para a captura de presas (principalmente cupins); larvas de Mantispidae são conhecidas por predar ovos de aranhas enquanto que as larvas de Symphrasinae (Rhachiberothidae) se alimentam preferencialmente de imaturos de Hymenoptera, incluindo vespas solitárias e colônias de abelhas sem ferrão, e larvas de Nevrorthidae predam pequenos invertebrados aquáticos.

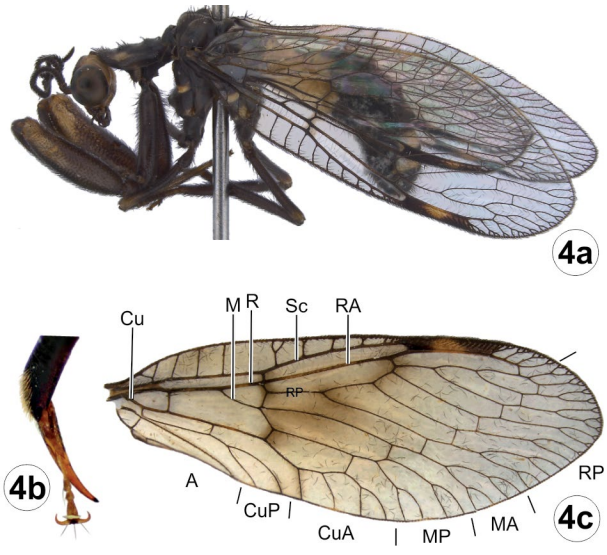
A digestão larval é interrompida no final do intestino médio e os túbulos de Malpighi atuam como glândulas que produzem a seda exteriorizada pelo ânus e utilizada na confecção de um casulo onde a pupa irá se desenvolver. Os resíduos sólidos são liberados na forma de mecônio durante o estágio de empupação. O casulo possui, em geral, duas camadas, a externa com os objetos coletados ao redor ou guardados sobre o dorso da larva, no caso de Chrysopidae. A empupação ocorre dentro da camada interna. Inicialmente há a formação de uma pré-pupa e, posteriormente, o aparecimento da pupa exarada ou livre. Ao final da empupação, o adulto farado deixa o casulo e, após alguns

instantes, há o desprendimento e distensão das asas, formando então o adulto. O estágio de adulto farado pode ser prolongado em alguns casos particulares, como em *Plega hagenella* (Westwood) (Rhachiberothidae) onde ele é usado para escapar dos ninhos de abelhas hospedeiras (Maia-Silva *et al.* 2013).

Biologia. Tanto os adultos quanto as larvas de Neuroptera são predadores de pequenos invertebrados de corpo mole, principalmente insetos, como cochonilhas, pulgões, ovos e larvas neonatas de lepidópteros, ainda que muitos se alimentem de secreções açucaradas produzidas por hemípteros auquenorrincos, pólen e outras substâncias encontradas na natureza. Há relatos de canibalismo entre larvas de algumas famílias, como em Chrysopidae e Myrmeleontidae. Adultos de alguns grupos, tais como Coniopterygidae, Hemerobiidae e Chrysopidae, podem ser encontrados andando entre suas presas e se alimentando das mesmas. Alguns adultos de Mantispidae são predadores do tipo "senta-espera" e são encontrados em flores. Adultos de Myrmeleontidae — principalmente Ascalaphinae — voam muito bem e caçam suas presas no ar. O hábito não predador mais especializado é observado em adultos de Chrysopidae, em alguns gêneros de Chrysopinae especificamente, em que se alimentam de melada (*honeydew* em inglês) e utilizam leveduras simbióticas (*Torulopsis* spp.) para auxiliar em sua digestão (Hagen *et al.* 1970).

Larvas de Neuroptera são predominantemente terrestres e podem ser encontradas em diferentes hábitats, com exceção de Sisyridae, Nevrorthidae e alguns Osmylidae que apresentam larvas aquáticas ou anfíbias. Larvas de sisirídeos são encontradas em corpos de água parada ou de fluxo lento; larvas de nevrortídeos são encontradas em pequenos rios de água corrente com fundo de pedra, e larvas pertencentes a alguns gêneros de Osmylidae, com destaque para aqueles de Kempyninae e Osmylinae, estão muito associadas a ambientes de água doce sendo consideradas anfíbias (Martins & Ardila-Camacho 2018; Martins *et al.* 2018). As pupas, mesmo nas espécies aquáticas, são sempre terrestres, ocorrendo no solo ou na vegetação. Adultos também são encontrados em diferentes hábitats, como em florestas, cerrados ou ambientes abertos. No Brasil, os neurópteros estão presentes nos mais variados ecossistemas naturais e agroecossistemas, possuem distribuição em todo o país, com sua maior diversidade encontrada em ambientes de floresta, principalmente na bacia amazônia e na Mata Atlântica (Machado 2022). Várias espécies são fototrópicas positivas (Chrysopidae, Hemerobiidae, Mantispidae, Myrmeleontidae), outras, geotrópicas positivas, preferindo solos arenosos e secos, onde colocam os ovos (Myrmeleontidae). Ithonidae prefere solos úmidos, geralmente associados com raízes de plantas.

Neurópteros têm sistemas de comunicação através de vibração do substrato, sinais que geralmente são utilizados no comportamento de corte e para localização ou reconhecimento de presas (Devetak 1998). Alguns crisopídeos (Chrysopinae) têm órgãos timpânicos associados à fusão basal das veias radial (R) e medial (M) da asa anterior, usados para detecção de indivíduos do sexo oposto e ecolocalização de morcegos (Miller & MacLeod 1966; Breitkreuz *et al.* 2017). Mantispidae, Myrmeleontidae, Nevrorthidae e Nymphidae podem exalar odor característico, proveniente de glândulas abdominais e Chrysopidae e Osmylidae



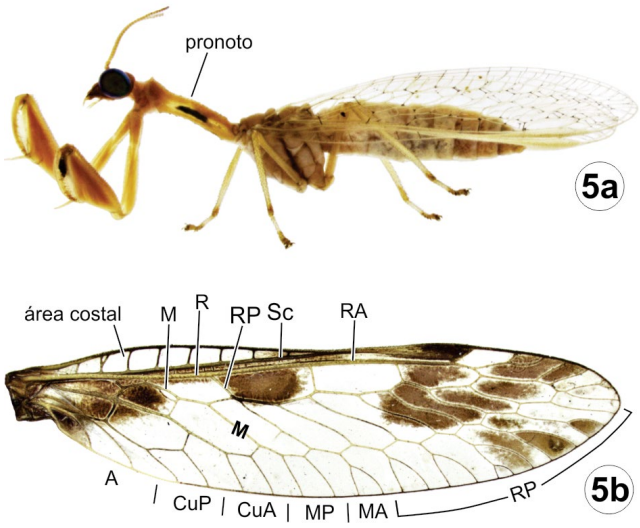
Figuras 29.4a–c. Neuroptera, Mantispoidea, Rhachiberothidae, *Trichoscelia geraldoi* Machado, adulto. **4a**, hábito, vl; **4b**, processo dentiforme do tarsômero basal anterior; **4c**, asa anterior.

podem exalar odores provenientes de suas glândulas protorácicas (Brooks & Barnard 1990; Aspöck & Aspöck 2005). Acredita-se que a função de tais odores está relacionada à reprodução e defesa (McEwen *et al.* 2001).

Há diversos comportamentos relacionados à corte, alguns Chrysopidae podem transmitir sons por vibração alar ou abdominal; já foi observada a exibição da vibração alar durante a cópula de algumas espécies de Coniopterygidae; grandes enxames de algumas espécies de Ithonidae ocorrem na Austrália; agregações de Osmylidae já foram observadas perto de rios; machos de espécies do gênero *Haploglenius* Burmeister (Ascalaphinae) utilizam uma aba móvel pronotal coberta com membrana branca para refletir a luz do sol, comportamento que se acredita estar relacionado à atração da fêmea (New 1989, 1991; Onore *et al.* 2014).

Fêmeas de Neuroptera ovipositam entre algumas dezenas e centenas de ovos em intervalos de fecundidade. Contudo, há dados de fêmeas de Mantispidae que ovipositaram mais de 35.000 ovos (Redborg & Macleod 1984). Também já foi observado grande número de ovos em espécies de Chrysopidae mantidas em ambientes controlados (Macedo *et al.* 2003; Albuquerque 2009; Martins & Freitas 2014). Usualmente fêmeas ovipositam solitárias, porém em algumas ocasiões esporádicas podem ovipositar em grupos, como foi observado em espécies Australianas de Mantispidae que ovipositam em grupos maiores de 50 indivíduos (McKeow & Mincham 1948).

O desenvolvimento embrionário é altamente variável entre as famílias e gêneros de Neuroptera e depende de outros fatores, como qualidade e quantidade de alimentos, e temperatura. Em Chrysopidae e Hemerobiidae esse período geralmente ocorre entre três e cinco dias (Albuquerque 2009; Lara & Perioto 2003), em Ithonidae pode ocorrer em até 31 dias (Tillyard 1922), e em algumas espécies de Mantispidae pode levar entre 16 e 18 dias (Bisset & Moran 1967). O período pós-embrionário também é altamente afetado por outros fatores, principalmente a oferta



Figuras 29.5a–b. Neuroptera, Mantispidae (Mantispoidea), adulto. **5a**, *Zeugomantispa virescens* (Rambur), hábito, vl; **5b**, *Paramantispa ambusta* (Erichson), asa anterior.

de alimentos. As fases larvais de Myrmeleontidae podem variar de três meses a dois anos (Hollis *et al*. 2011); a de Chrysopidae pode variar entre dias e meses dependendo de sua alimentação e temperatura de criação (Alcantra *et al*. 2008; Albuquerque 2009). A fase pupal de *Osmylus hyalinatus* McLachlan (Osmylidae) varia de 9 a 13 dias dependendo da temperatura de sua criação (Matsuno & Yoshitomi 2016), e em *Sisyra panama* Parfin & Gurney (Sisyridae) é de aproximadamente oito dias (Hamada *et al*. 2014a).

Neurópteros podem apresentar regulação sazonal de seus ciclos de vida. Larvas de *Osmylus fulvicephalus* (Scopoli) são aptas a sobreviver à imersão em água quando estão em diapausa (David 1936); larvas de alguns Mantispidae podem hibernar em grandes agregações sob cascas de árvores; algumas espécies de Myrmeleontidae são capazes de entrar em hibernação em qualquer estágio larval provavelmente como resposta a quantidade imprevisível de comida (New 1989) e espécies de Chrysopidae de clima temperado são capazes de permanecer longos períodos em inatividade metabólica ou dormência (Tauber *et al*. 1986).

Classificação. As primeiras classificações dividiam a ordem em três grupos: Megaloptera, Raphidioptera e Neuroptera, mas atualmente estas são consideradas ordens distintas, dentro da superordem Neuropterida. A classificação adotada aqui (Fig. 29.1) é baseada na mais recente e completa filogenia publicada para o grupo (Winterton *et al.* 2018), exceto pelas modificações propostas por Machado *et al.* (2019), em que Ascalaphidae foi sinonimizada com Myrmeleontidae, e Ardila-Camacho *et al.* (2021a), em que Symphrasinae foi transferida de Mantispidae para Rhachiberothidae. A seguir, apresenta-se uma lista com as superfamílias/famílias conhecidas e, entre parênteses, o número de espécies para as famílias com registros para o Brasil (baseado em Machado 2022).

Coniopterygoidea
Coniopterygidae (46)
Osmyloidea
Sisyridae (20)
Nevrorthidae
Osmylidae (3)
Dilaroidea
Dilaridae (11)
Hemerobioidea
Hemerobiidae (26)
Mantispoidea
Berothidae (4)
Rhachiberothidae (18)
Mantispidae (34)
Chrysopoidea
Chrysopidae (182)
Myrmeleontoidea
Psychopsidae
Nymphidae
Ithonidae
Nemopteridae
Myrmeleontidae (88)

Relações filogenéticas. Neuroptera é classificada dentro da superordem Neuropterida juntamente com Megaloptera e Raphidioptera, sendo a última considerada como grupo-irmão de Megaloptera + Neuroptera (Winterton *et al.* 2010, 2018; Misof *et al.* 2014; Wang *et al.* 2017; Vasilikopoulos *et al.* 2020). A monofilia de Neuroptera nunca foi seriamente questionada, no entanto a relação entre as suas famílias ainda é alvo de muita discussão. Ao longo dos anos, diferentes hipóteses foram sugeridas por diversos autores, o que pode ser justificado pela morfologia de certa maneira conservadora entre os adultos de diferentes linhagens, e pela diversa e adaptativa morfologia das larvas, baseada em seus diferentes estilos de vida (Wang *et al.* 2017; Winterton *et al.* 2018).

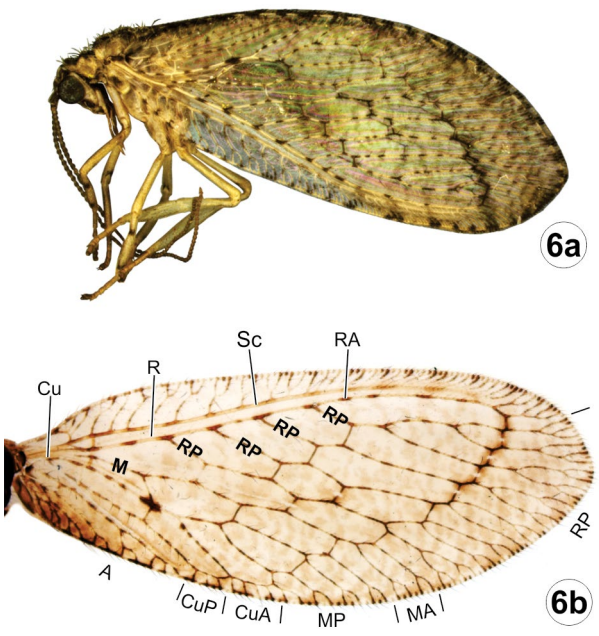
A proposta filogenética apresentada por Aspöck *et al*. (2001) foi a mais aceita por grande período e dividia Neuroptera em três subordens: Nevrorthiformia, Myrmeleontiformia e Hemerobiiformia. Nevrorthiformia, representada somente por Nevrorthidae, era considerada como a linhagem irmã do restante. Myrmeleontiformia apresentava uma posição mais derivada e era formada essencialmente pelas famílias classificadas aqui em Myrmeleontoidea, apresentando morfologia e hábitos muito similares. Já as demais famílias constituíam o clado Hemerobiiformia, o mais heterogêneo e considerado hoje como parafilético (Winterton *et al.* 2010, 2018; Wang *et al.* 2017; Vasilikopoulos *et al.* 2020).

A utilização de dados moleculares robustos, associados com uma maior diversidade amostral, refletiu em grandes mudanças no entendimento das diferentes linhagens de Neuroptera (Fig. 29.1). Entre os principais resultados originados nestes trabalhos destaca-se a discussão sobre as linhagens mais basais da ordem. Como mencionado acima, Nevrorthidae foi por um período tida como a linhagem irmã do restante, o que era fortalecido pelo fato de a família possuir larvas aquáticas assim como Megaloptera, o grupo-irmão de Neuroptera (Aspöck *et al.* 2001; Beutel *et al.* 2010). Entretanto, trabalhos mais recentes corroboram que os diminutos coniopterigídeos representam a linhagem irmã das demais famílias (Winterton *et al.* 2010, 2018; Wang *et al.* 2017; Engel *et al.* 2018; Vasilikopoulos *et al.* 2020), apesar de possuírem larvas terrestres.

Outra mudança significativa surgida nos últimos anos é o questionamento sobre a monofilia de determinadas famílias. Entre estas se destaca a sinonímia de Rapismatidae e Polystoechotidae com Ithonidae (Winterton & Makarkin 2010) e de Ascalaphidae com Myrmeleontidae, o que já foi constantemente sugerido por diferentes estudos que utilizaram dados moleculares (Winterton *et al.* 2010, 2018; Wang *et al.* 2017),

mas concretizado no recente estudo de Machado *et al.* (2019). Outra discussão sobre a monofilia de famílias está relacionada com Mantispoidea, cuja posição de Rhachiberothidae ainda é bastante variável. Rhachiberothidae é considerada aqui como uma família distinta (Aspöck & Randolf 2014; Liu *et al.* 2015), mas em algumas classificações já foi considerada como uma subfamília de Berothidae (Makarkin & Ohl 2015) ou Mantispidae (Willmann 1990). Os resultados de Winterton *et al.* (2018) apontaram Rhachiberothidae como grupo-irmão de Symphrasinae (subfamília tradicionalmente classificada em Mantispidae) e Berothidae como grupo-irmão dos demais Mantispidae. Esta conformação foi corroborada por Ardila-Camacho *et al.* (2021a), onde baseado nos resultados de uma análise morfológica os autores transferiram Symphrasinae para Rhachiberothidae, tornando todas as famílias de Mantispoidea monofiléticas.

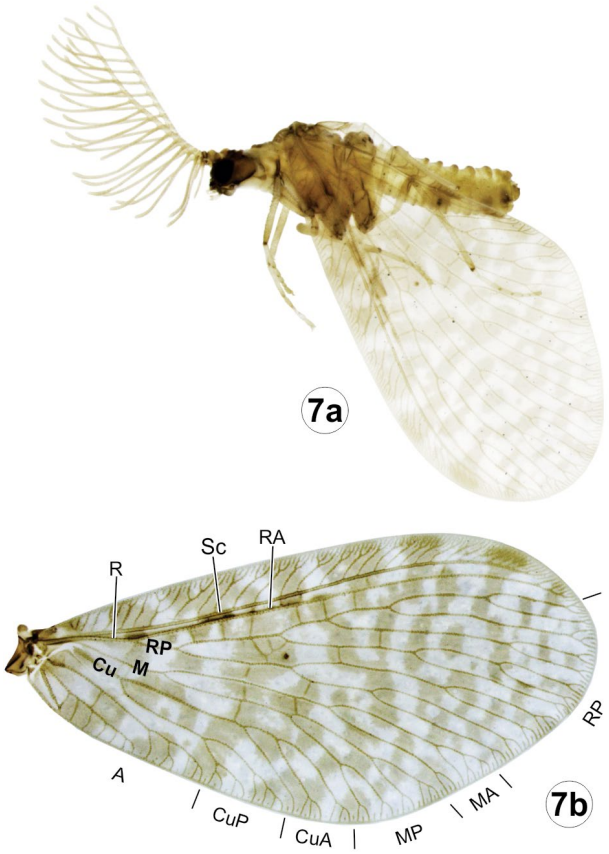
Importância. A prevalência do hábito predatório em Neuroptera os torna de fundamental importância na estabilidade de ambientes manejados e naturais. Depois dos himenópteros, é a ordem que traz mais benefícios ao homem no que tange ao controle de pragas agrícolas. A grande importância de Neuroptera está relacionada com famílias que ocorrem em agroecossistemas e que possuem potencial para seu uso em futuros programas de controle biológico de pragas, dado que foi detalhadamente compilado por McEwen *et al.* (2001). Crisopídeos, hemerobiídeos e coniopterigídeos alimentam-se de uma grande gama de pequenos artrópodes pragas, com destaque para psilídeos, pulgões, cochonilhas, ácaros, tripes, moscas brancas, tingídeos, bem como ovos e larvas de lepidópteros, característica que os torna potenciais inimigos naturais que podem ser utilizados em programas de manejo integrado de pragas. Chrysopidae é hoje a família de Neuroptera mais utilizada em programas de controle biológico de pragas agrícolas, pois possuem elevado potencial reprodutivo, resistência à vários inseticidas e larvas muito vorazes, bem como várias de suas espécies, particularmente os representantes dos gêneros *Chrysoperla* Steinmann e *Ceraeochrysa* Adams, são facilmente criadas para produção em massa em ambientes controlados. No Brasil, a importância dos crisopídeos nos agroecossistemas e no controle biológico de pragas foi destacada por diversos autores, especialmente por Freitas (2001) e Albuquerque (2009), e uma lista de espécies presentes em agroecossistemas brasileiros foi publicada por Freitas & Penny (2001). *Chrysoperla externa* (Hagen) é a espécie de Chrysopidae que recebe maior destaque em estudos de controle biológico de pragas no Brasil. Em território brasileiro ainda são escassos os dados em relação à presença de espécimes de Hemerobiidae em agroecossistemas, contudo poucas espécies de *Megalomus* Rambur, *Hemerobius* Linnaeus, *Sympherobius* Banks, *Nomerobius* Navás e *Nusalala* Navás (destaque para *Nusalala tessellata* (Erstaecker)) tiveram sua ocorrência relatada em diferentes agroecossistemas brasileiros (Lara & Perioto 2003). Estudos de coniopterigídeos em agroecossistemas brasileiros são praticamente inexistentes, contudo em outras regiões do mundo essa família já foi considerada com grande potencial para controle de pulgões de Carvalho, ácaros de diferentes pomares, cochonilhas de plantas ornamentais e ácaros de cultivos mantidos em estufas (New 1989). Larvas de Nevrorthidae, Sisyridae e alguns grupos de Osmylidae podem ser utilizadas em estudos de avaliação do efeito de impactos



Figuras 29.6a–b. Neuroptera, Hemerobiidae (Hemerobioidea), adulto. **6a**, *Megalomus* sp., hábito, vl; **6b**, *Nusalala tessellata* (Gerstaecker), asa anterior.

sobre os ambientes aquáticos, pois são altamente suscetíveis à poluição desses hábitats. Apesar dos grandes benefícios, alguns neurópteros podem ser considerados como pragas em alguns sistemas produtivos, como é o caso de larvas de Symphrasinae (Rhachiberothidae) atacando colmeias de abelhas nativas no Brasil (Maia-Silva *et al.* 2013) e de larvas de Hemerobiidae que atacam cochonilhas usadas na produção de corantes (Pacheco-Rueda *et al.* 2011).

Coleta e fixação. Os adultos geralmente têm hábitos noturnos, são voadores ativos e são capturados com armadilhas luminosas. A armadilha do tipo Malaise produz bons resultados com algumas famílias em particular, como Myrmeleontidae, Mantispidae, alguns gêneros de Chrysopidae com espécimes maiores, Hemerobiidae e Coniopterygidae. Armadilha McPhail com diferentes iscas, como proteína hidrolisada de milho, melaço, triptofano, diamônio fosfato e suco de frutas capturam Chrysopidae, Hemerobiidae e Osmylidae. O eugenol atrai Ankylopterygini (Chrysopidae). Adultos de todas as famílias podem ser capturados com o auxílio de rede entomológica, tanto em ecossistemas naturais quanto em agroecossitemas (principalmente Chrysopidae e Hemerobiidae). Myrmeleontidae pode ser capturado na fase de larva, a partir dos funis-armadilha que produzem no campo, e criados em laboratório para obtenção do adulto. Outras larvas de mirmeleontídeos podem ser capturadas por peneiramento de solo arenoso, pelo exame em buracos em árvores, ou no solo de cavernas. Chrysopidae e Hemerobiidae são frequentemente criados a partir de ovos coletados nas folhas, ramos e troncos das plantas. Algumas larvas de Chrysopidae (Chrysopinae: Belonopterygini) podem ser coletadas dentro de formigueiros. Larvas de Sisyridae podem ser capturadas junto com esponjas de água doce de que se alimentam. Mantispidae imaturos podem ser capturados em ovissacos de aranhas enquanto os Symphrasinae (Rhachiberothidae) podem ser coletados em colônias de



Figuras 29.7a–b. Neuroptera, Dilaridae (Osmyloidea), adulto. **7a–b**, *Nallachius limai* Adams; **7a**, hábito, vl; **7b**, asa anterior.

abelhas nativas. Larvas de Stenosmylinae (Osmylidae) podem ser capturadas junto à vegetação. Larvas de Berothidae podem ser capturadas dentro de cupinzeiros.

A preservação a seco, em alfinetes entomológicos, é a mais indicada para estudos taxonômicos. A dupla montagem é indicada para insetos muito pequenos como Coniopterygidae e Sisyridae. É indicado que o material montado a seco, tenha as asas anterior e posterior abertas para facilitar o estudo de sua venação, importante para a taxonomia dos grupos da ordem. Material para estudos genéticos deve ser colocado em solução de etanol 95–100%. Para estudos morfológicos, a solução adequada é etanol 75%. Os neurópteros muito pequenos, como os coniopterigídeos adultos, devem ser conservados em álcool, porque os escleritos do ápice do abdômen são mais facilmente visíveis. Coniopterigídeos são cobertos por uma fina camada de pó branco, que se dissolve rapidamente em álcool. Para a preservação de imaturos indica-se a utilização de solução de etanol 75%.

Chave para as famílias que ocorrem no Brasil (adultos) (modificada de Henry *et al.* 1992)

1. Corpo coberto de pó esbranquiçado (perdido em espécimes em álcool), com 5 mm de comprimento ou menos. Asas com poucas veias; veia RP geralmente com dois ramos; área costal com até 2 veias transversais (Fig. 29.2) .... **Coniopterygidae**

— Corpo sem pó esbranquiçado, com mais de 5 mm de comprimento. Asas com venação mais complexa; veia RP com três ou mais ramos; área costal com mais de 2 veias transversais (Figs 29.3–12) **2**

2(1). Antena clavada ou capitada (Figs 29.3a–b). Abdômen longo e estreito (assemelham-se a Odonata) .....**Myrmeleontidae**

— Antena filiforme, moniliforme ou pectinada (Figs 29.7a, 9, 11a). Abdômen curto e largo **3**

3(2). Perna anterior raptorial. Pronoto muito mais longo que largo (assemelham-se a Mantodea) (Figs 29.4a, 5a) **4**

— Perna anterior cursorial. Pronoto tão longo quanto largo ou mais largo que longo **5**

4(3). Pronoto mais curto que o meso e metanoto juntos (Fig. 29.4a). Tarso anterior com um processo dentiforme no ápice do tarsômero basal (Fig. 29.4b) ..... **Rhachiberothidae**

— Pronoto mais longo que o meso e metanoto juntos (Fig. 29.5a). Tarso anterior sem um processo dentiforme no ápice do tarsômero basal ..... **Mantispidae**

5(3). Asa anterior com dois ou mais ramos de RP partindo independentemente da veia R (Fig. 29.6b) ... **Hemerobiidae**

— Asa anterior com um ramo de RP partindo da veia R (Figs 29.7b, 10a) **6**

6(5). Ocelos ou tubérculos semelhantes a ocelos presentes no vértice. Fêmeas com ovipositor **7**

— Ocelos ou tubérculos ausentes. Fêmeas sem ovipositor ... **8**

7(6). Asa anterior larga (Figs 29.7a–b) com menos de 12 mm de comprimento. Antena do macho pectinada (Fig. 29.7a), da fêmea, filiforme. Fêmea com ovipositor longo, comprimento semelhante ao do abdômen (insetos de pequeno porte) ..... **Dilaridae**

— Asa anterior longa (Figs 29.8a–b), com mais de 20 mm de comprimento. Antena filiforme em ambos os sexos. Fêmea com ovipositor curto, comprimento menor que um terço do abdômen (insetos de médio-grande porte) ..... **Osmylidae**

8(6). Asa posterior com grande quantidade de veias transversais entre as veias RA e RP (Fig. 29.10b). Veias longitudinais (principalmente ramos de RP e M) com conformação em ziguezague. Com duas pseudoveias longitudinais (Pseudomedial - PsM e Pseudocubital - PsCu) (Figs 29.10b–c), e geralmente de coloração verde (Fig. 29.9) ..... **Chrysopidae**

— Asa posterior com poucas veias transversais entre as veias RA e RP (no máximo 3) (Fig. 29.11c). Veias longitudinais quase retilíneas, não em conformação de ziguezague. Pseudoveias ausentes. Geralmente de coloração amarela ou marrom **9**

9(8). Asa anterior com veias transversais costais simples (Fig. 29.11b). Asas com cerdas ausentes ou em pequenas quantidades ..... **Sisyridae**

— Asa anterior com veias transversais costais bífidas (Fig. 29.12b). Asas geralmente com grande quantidade de cerdas, com possível presença de escamas na base das veias longitudinais ..... **Berothidae**

Berothidae (Fig. 29.12). São de tamanho médio, as espécies brasileiras variam entre 2 e 7 mm de comprimento do corpo e de 3,5 a 11 mm na asa anterior. Cosmopolita, exceto na Antártica. São conhecidas 128 espécies em 29 gêneros que podem ser identificados pela chave apresentada por Aspöck & Randolf (2014). Somente quatro espécies são reportadas para o Brasil, *Lomamyia trombetensis* Penny (Fig. 29.12) e *Spiroberotha tocantinensis* Machado & Krolow pertencem a Berothinae e são encontradas na Amazônia e em áreas de cerrado (Penny 1983a; Machado & Krolow 2016; Machado *et al.* 2022). As outras duas espécies são classificadas em *Speleoberotha* Machado *et al.* (Cyrenoberothinae), gênero recém-descrito e encontrado em cavernas de calcário em Minas Gerais e áreas de altitude no

Ceará e Pernambuco. Adultos têm corpo e asas cobertos de cerdas. Fêmeas de algumas espécies têm escamas nas asas, pernas e tórax. As larvas de espécies norte-americanas de *Lomamyia* Banks vivem em ninhos de cupins e deles se alimentam. Os ovos são pedicelados e colocados em grupos nas cascas das árvores. As larvas passam por hipermetamorfose – as de primeiro ínstar são triunguliformes, muito ativas. As de segundo e terceiro ínstar são levemente fisogástricas, menos ativas e vivem sedentariamente dentro dos cupinzeiros. Adultos de *Speleoberotha* se alimentam de pólen.

Chrysopidae (Figs 29.9–10). É a maior família de neurópteros do Brasil, com mais de 180 espécies e cerca de 1/3 da diversidade da ordem em território nacional (Martins & Machado 2022). É cosmopolita, exceto na Antártica, com pelo menos 1.400 espécies e 80 gêneros (Oswald 2022). Ovos de Chrysopidae são conhecidos por apresentarem longos pedicelos e diferentes conformações de oviposição que auxiliam na identificação de gênero ou até de espécies. Podem ocorrer oviposições de um ovo simples, de alguns ovos em linhas separadas, em grupo formando uma espiral, como um grupo com pedicelos separados ou como um grupo com pedicelos unidos (Gepp 1990). As larvas são campodeiformes e possuem aparelho bucal grande, sendo a família que possui larvas mais bem conhecidas devido à importância de alguns gêneros como inimigos naturais de pragas agrícolas. Alguns gêneros (como *Leucochrysa* Adams e *Ceraeochrysa* Adams) possuem longos processos e cerdas em sua região dorsal, que utilizam para emaranhar e carregar um pacote de detritos com função de camuflagem e defesa física contra predação e parasitismo (Tauber *et al*. 2014), hábito que lhes conferem o nome comum de "bicho-lixeiro". Adultos são insetos delicados, de tamanho médio (3–30 mm) e geralmente verdes com olhos iridescentes, possuem a venação alar mais complexa dentre as famílias de Neuroptera, com grande quantidade de fusões de veias longitudinais ocasionando um efeito de ziguezague. Alguns adultos, especialmente *Ceraeochrysa*, liberam odores repugnantes quando molestados. O hábito alimentar dos adultos varia desde excreta açucarada e pólen à predação. A sistemática e classificação da família ainda é muito controversa, o que reflete na grande quantidade de estudos filogenéticos realizados (Jiang *et al*. 2017; Martins 2018; Garzon-Orduña *et al*. 2019; Winterton *et al*. 2019a e Breitkreuz *et al*. 2021). Os crisopídeos viventes têm sido tradicionalmente divididos em três subfamílias nos mais variados estudos – Apochrysinae, Nothochrysinae e Chrysopinae. Winterton *et al*. (2019a) também recuperaram essas três subfamílias para Chrysopidae, contudo Nothochrysinae foi considerada como parafilética e Chrysopinae recebeu sua quinta tribo, Nothancylini; porém, recentemente, Breitkreuz *et al*. (2021) recuperararm Nothochrysinae como monofilética, classificação utilizada neste capítulo.

Chave para as subfamílias de Chrysopidae (adaptada de Brooks & Barnard 1990)

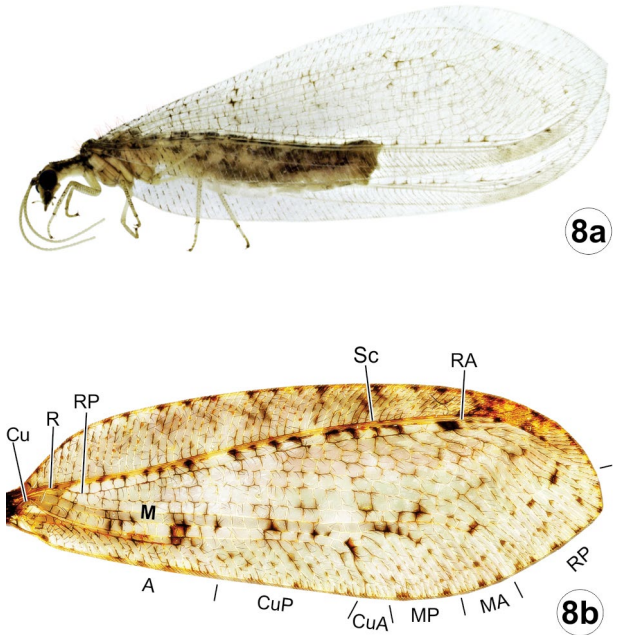
1. Veia Pseudomedial (fusão das veias MA, MP e ramos de RP) formando uma linha contínua com as veias gradiformes internas na asa anterior. Lobo jugal bem desenvolvido. Veias longitudinais com pouco efeito ziguezague ..... **Nothochrysinae**

— Veia Pseudomedial formando uma linha contínua com as veias gradiformes externas na asa anterior (Fig.29.10a). Lobo jugal reduzido ou ausente. Veias longitudinais com forte efeito ziguezague **2**

2(1). Veia transversal sc–r presente. Célula intramediana (im1) presente (Fig. 29.10a). Cerdas de cada antenômero distribuídas em quatro anéis ou menos ... **Chrysopinae**

— Veia transversal sc–r ausente. Célula intramediana ausente (Fig. 29.10c). Cerdas de cada antenômero distribuídas em cinco anéis ..... **Apochrysinae**

Nothochrysinae. Atualmente é considerada monofilética, contudo já foi recuperada como parafilética, o que demonstra a necessidade de estudos mais detalhados para a confirmação dessa hipótese. Tem mais de 25 espécies em nove gêneros distribuídas pelo mundo, principalmente em regiões temperadas. A subfamília foi revisada por Adams (1967) e Brooks & Barnard (1990). Adultos geralmente são pequenos, com antenas menores do que as asas anteriores, flagelômeros estreitos e longos com cinco ou seis anéis de cerdas. Possuem asas com a venação mais simples dentro da família, com a veia Pseudomedial (PsM) pequena que se encontra com as veias gradiformes internas e lobo jugal bem desenvolvido. Asas e corpos normalmente possuem cores mais escuras, como preto e marrom-escuro. É considerada, pela maioria dos estudos, como o grupo menos derivado dentro de Chrysopidae, pois suas espécies preservam várias características plesiomórficas, porém em estudo recente (Breitkreuz *et al*. 2021) foi considerada como irmã de Chrysopinae. Larvas de diferentes gêneros podem carregar ou não detritos em seu dorso. Larvas de *Hypochrysa* Hagen, *Dictyochrysa* Esben-Petersen e *Pimachrysa* Adams são consideradas nuas na região dorsal do tórax e abdômen e não carregam detritos, enquanto larvas de *Nothochrysa* McLachlan são carregadoras de detritos e possuem tubérculos laterais pequenos no tórax e no abdômen, bem como cerdas filiformes e em forma de gancho no dorso do abdômen (Tauber *et al*. 2014; Tauber & Faulkner 2015). A única espécie brasileira conhecida é *Asthenochrysa viridula* Adams com regis-



Figuras 29.8a–b. Neuroptera, Osmylidae (Osmyloidea), adulto. **8a–b**, *Isostenosmylus pulverulentus* (Gerstaecker); **8a**, hábito, vl; **8b**, asa anterior.

Figura 29.9. Neuroptera, Chrysopidae (Chrysopoidea), *Ceraeochrysa cubana* (Hagen), adulto, hábito, vl.

tro para o Paraná, Espírito Santo e Minas Gerais (Schuster & Machado 2021).

Apochrysinae. Composta por 26 espécies de cinco gêneros com distribuição pantropical (Breitkreuz *et al.* 2021). Foi revisada por Brooks & Barnard (1990) e Winterton & Brooks (2002). Já foi considerada como uma família separada de Chrysopidae. Os adultos têm o maior tamanho corporal em Chrysopidae, suas asas são consideradas as mais derivadas dentro da família, variando de 18 a 34 mm de comprimento e geralmente não se dobram sobre o corpo quando em repouso, mantendo-se abertas, como nas borboletas. A venação é densamente reticulada e cerdas costais longas, com as veias PsM e PsCu bem desenvolvidas e próximas entre si, a PsM encontrando com as gradiformes externas. Órgão timpânico e primeira célula intramediana ausente (Fig. 29.10c). As antenas geralmente são mais longas do que as asas anteriores, com cinco anéis de cerdas em cada flagelômero. Adultos são encontrados no sub-bosque de florestas. Larvas são pouco conhecidas, contudo são consideradas como carregadoras de detritos, possuem flagelo alongado, abdômen moderadamente espesso e com tubérculos laterais bem desenvolvidos, bem como tórax com pequenos tubérculos látero-dorsais (Tauber *et al*. 2014). Uma espécie de *Domenechus* Navás e três espécies de *Loyola* Navás são conhecidas para o Brasil, ocorrem na Amazônia e na Mata Atlântica. São raramente encontrados.

Chrysopinae. Maior subfamília de Chrysopidae com aproximadamente 97% das espécies conhecidas. São conhecidas pelo menos 1.350 espécies distribuídas em cerca de 70 gêneros ao redor do mundo e foi revisada por Brooks & Barnard (1990). Está dividida em cinco tribos: Nothancylini, Ankylopterygini, Belonopterygini, Chrysopini e Leucochrysini (Winterton *et al.* 2019a; Breitkreuz *et al.* 2021) sendo que somente as três últimas ocorrem no Brasil. Adultos são geralmente verdes (Fig. 29.9) e possuem tamanhos variados, as asas anteriores variando entre 9 e 31 mm de comprimento. Veias Pseudomedial e Pseudocubital distantes entre si, a Pseudomedial (PsM) encontrando-se com as gradiformes externas. Órgão timpânico e primeira célula intramediana presente, lobo jugal pequeno (Figs 29.10a, b). As antenas podem ser mais longas ou mais curtas que as asas anteriores, porém possuem quatro anéis de cerdas (raramente menos) em cada flagelômero. Há grande variedade na biologia e morfologia larval, bem como na biologia dos adultos. É a subfamília mais estudada, pois vários de seus gêneros possuem importância econômica como predadores utilizados para o controle biológico de pragas. No Brasil são encontradas 16 espécies de Belonopterygini pertencentes à *Belonopteryx* Gerstaecker, *Italochrysa* Principi, *Nacarina* Navás e *Vieira* Navás; 73 espécies de Chrysopini pertencentes à *Ceraeochrysa*, *Chrysopa* Leach, *Chrysoperla*, *Chrysopodes* Navás, *Plesiochrysa* Adams, *Titanochrysa* Sosa & de Freitas e *Ungla* Navás; e 88 espécies de Leucochrysini dos gêneros *Berchmansus* Navás, *Gonzaga* Navás, *Nuvol* Navás, *Santocellus* Tauber & Albuquerque e *Leucochrysa* McLachlan, sendo que o último é o gênero mais diverso em território brasileiro com mais de 78 espécies (Martins & Machado 2022).

Coniopterygidae (Fig. 29.2). Compreendem os menores neurópteros conhecidos, variando de 2 a 5 mm de comprimento e, por isso, a família é pouco representada nas coleções entomológicas. Externamente, assemelham-se às moscas-brancas (Aleyrodidae, Hemiptera) em seu ambiente natural e quando em álcool, sem o pó esbranquiçado que os cobre, são confundidos com Psocoptera. São cosmopolitas, com cerca de 570 espécies de 23 gêneros distribuídos em três subfamílias: Aleuropteryginae, Coniopteryginae e Brucheiserinae. É a terceira maior família de Neuroptera em número de espécies no Brasil, com 46 espécies distribuídas em quatro gêneros e duas subfamílias (Machado & Martins 2022a). A sistemática e taxonomia do grupo é baseada na venação alar e genitália do macho. Os ovos são ovais, possuem cerca de 1 mm e são depositados diretamente na vegetação. Os segmentos larvais aparentam estar fundidos, dando aparência fusiforme à larva, a qual possui pernas curtas e o último palpômero labial extremamente dilatado. Os adultos possuem o corpo revestido por uma fina camada de pó branco. Alimentam-se de mosca-branca, psilídeos (Psyllidae, Hemiptera), cochonilhas (Coccoidea, Hemiptera) e ácaros. Foi revisada por Meinander (1972) e Sziráki (2011), este último trabalho com chave para gêneros. As espécies brasileiras foram estudadas por Meinander & Penny (1982) e Meinander (1983, 1990) e podem ser identificadas pela chave apresentada por Martins & Amorim (2016) na mais recente revisão do grupo para o país. Os coniopterigídeos estão distribuídos ao longo do Brasil, mas são particularmente diversos na Amazônia, a maioria coletada com armadilhas Malaise e armadilhas luminosas.

Chave para as subfamílias de Coniopterygidae que ocorrem no Brasil (Adaptado de Meinander 1972 e Sziráki 2011).

1. Presença de sacos eversíveis (plicaturas) na lateral do abdômen. Oito pares de espiráculos. Asa anterior com duas veias transversais entre RP e MA ..... **Aleuropteryginae**

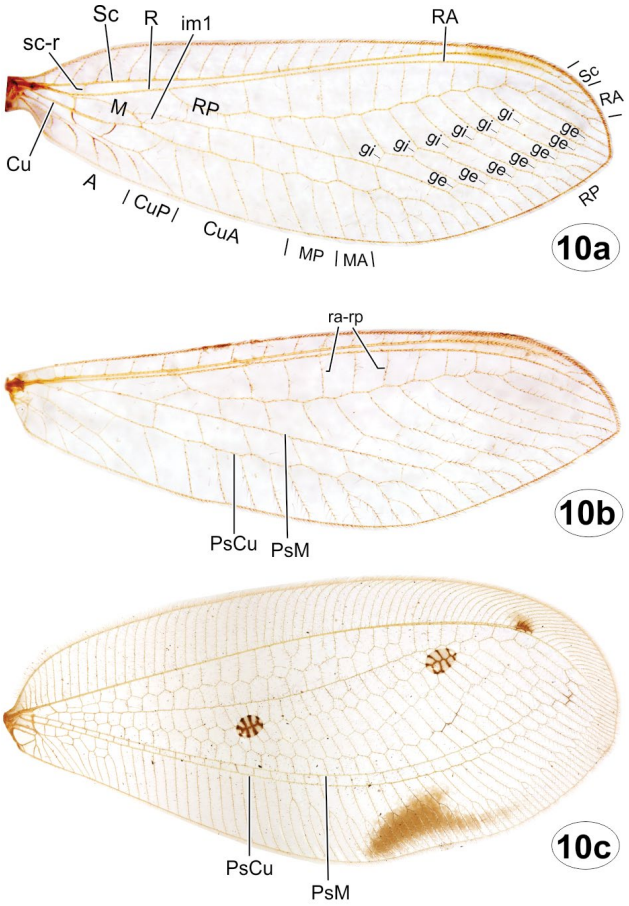
— Ausência de sacos eversíveis no abdômen. Sete pares de espiráculos. Asa anterior com uma veia transversal rp–ma entre RP e MA (Fig. 29.2b) ..... **Coniopteryginae**

Aleuropteryginae. Subfamília cosmopolita. Possui três tribos e o maior número de gêneros da família, um total de 12. Representantes de três gêneros são registrados para a região Neotropical, *Aleuropteryx* Löw, *Pampoconis* Meinander e *Neoconis* Enderlein, contudo somente seis espécies do último gênero ocorrem no Brasil (Machado & Martins 2022a). Adultos são caracterizados pelos pequenos sacos eversíveis na lateral do abdômen, oito pares de espiráculos abdominais e asas anteriores com duas veias transversais entre RP e MA e duas cerdas M longas (Meinander 1972). Geralmente os espécimes dessa subfamília possuem as asas posteriores com veias M e CuA muito próximas, quase fundidas, exceto em *Vartiana* Aspöck & Aspöck e *Pseudoconis* Meinander. As larvas possuem o aparelho bucal longo, estreito e projetado além do labro (Meinander 1972).

Coniopteryginae. Subfamília cosmopolita, com nove gêneros e o maior número de espécies dentre as três subfamílias de Coniopterygidae. Quatro gêneros têm espécies que ocorrem na região Neotropical, *Parasemidalis* Enderlein, *Coniopteryx* Curtis, *Incasemidalis* Meinander e *Semidalis* Enderlein, sendo que no Brasil há representantes dos três últimos, totalizando 39 espécies dos últimos três gêneros (Machado & Martins 2022a). Os adultos possuem abdômen com sete pares de espiráculos, com perda do par de espiráculos do oitavo segmento, asas com somente uma veia transversal entre RP e MA e uma cerda na veia M (Meinander 1972) (Fig. 29.2). As larvas têm o aparelho bucal curto e totalmente coberto pelo labro na região dorsal (Meinander 1972).

Dilaridae (Fig. 29.7). Ocorre em todos os continentes, exceto Antártica e na região da Australásia. São conhecidas cerca de 115 espécies em dois gêneros fósseis e quatro gêneros viventes distribuídos em três subfamílias: Nallachinae, Dilarinae and Berothellinae (Liu *et al*. 2017; Engel *et al.* 2018; Li *et al*. 2021). Todos os gêneros podem ser estudados utilizando a revisão de Liu *et al*. (2017). Os adultos são facilmente reconhecidos pelo tamanho pequeno, antena pectinada dos machos (Fig. 29.7a) e pelo longo ovipositor das fêmeas. As espécies brasileiras têm corpo em torno de 2,5 mm de comprimento e a asa anterior com cerca de 4 mm de comprimento. Já foram registradas para todas as regiões do país, porém o maior número de espécies ocorre na Mata Atlântica e na Amazônia. Geralmente as asas são largas (Fig. 29.7b) e o corpo coberto de cerdas, parecendo microlepidópteros. Asas manchadas ou com faixas. Somente o gênero *Nallachius* Navás foi registrado no Novo Mundo e 11 espécies são encontradas no Brasil (Adams 1970; Penny 1981c; Schuster & Machado 2021), podendo ser identificadas pela chave apresentada por Machado & Rafael (2010a). Os ovos são mais longos que largos e não possuem pedicelo (Gepp 1990). As larvas apresentam pernas longas e abdômen desproporcionalmente longo. Larvas de *Nallachius* são encontradas sob a casca de tronco de árvores em decomposição, aparentemente se alimentando de insetos de corpo mole (Gurney 1947; MacLeod & Spiegler 1961), enquanto larvas de *Dilar* Rambur (gênero com ocorrência na região Paleártica e Oriental) são reportadas de amostragens de solos (Monserrat 2014).

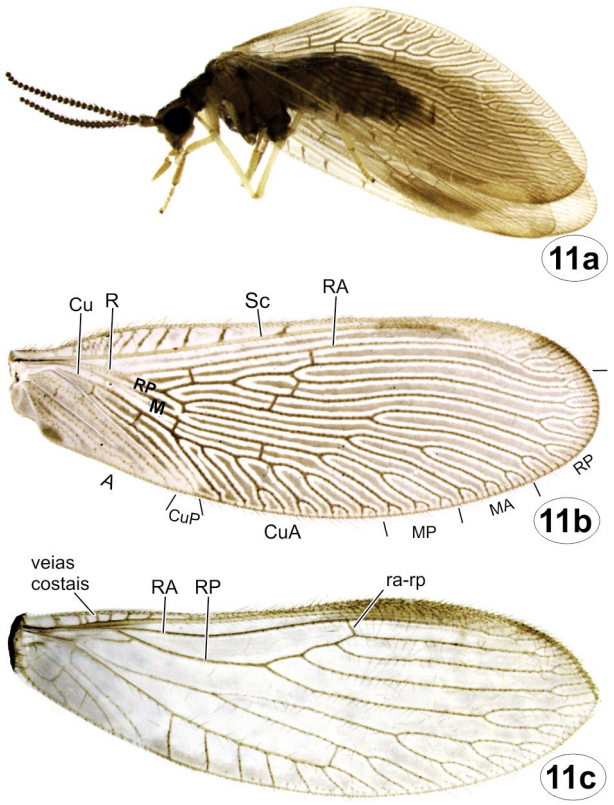
Hemerobiidae (Fig. 29.6). Cosmopolita, exceto na Antártica. São conhecidas 591 espécies em 28 gêneros (Oswald & Machado 2018). Variam de 8 a 22 mm de comprimento. Antena filiforme. Asas dispostas em forma de telhado, quando em repouso, e com pelo menos dois ramos da veia RP originando-se na veia RA (Fig. 29.6b). Coloração geralmente marrom. Há espécies braquípteras. Os adultos têm hábito crepuscular ou noturno. Larvas e adultos geralmente são predadores, entretanto adultos podem alimentar-se de substâncias vegetais açucaradas. Os ovos são alongados e ovais, sem pedicelo, depositados geralmente em vegetação e em muitas espécies são aderidos ao substrato por sua lateral (Gepp 1990). As larvas são campodeiformes, ágeis e podem ser encontradas na vegetação. Estão distribuídos em dez subfamílias: Hemerobiinae, Megalominae, Microminae, Notiobiellinae, Sympherobiinae, Psychobiellinae, Carobiinae, Drepanacrinae, Drepanepteryginae e Adelphohemerobiinae (Garzón-Orduña *et al.* 2016), as cinco primeiras com registro



Figuras 29.10a–c. Neuroptera, Chrysopidae (Chrysopoidea), asas. **11a–b**, *Chrysoperla externa* (Hagen) (Chrysopinae: Chrysopini), **11a**, asa anterior; **11b**, asa posterior; **11c**. *Domenechus marianellus* (Guérin-Méneville) (Apochrysinae), asa anterior.

para o Brasil. Ocorrem em ecossistemas naturais ou agroecossistemas de todo o país, contudo dados são escassos para a região Nordeste. Uma revisão da família, bem como as chaves para subfamílias e gêneros foi apresentada por Oswald (1993). Na Amazônia, foi revisada por Penny & Monserrat (1983) e uma lista atualizada das espécies brasileiras foi apresentada por Lara & Perioto (2016) e Machado & Martins (2022b).

Mantispidae (Fig. 29.5). Algumas espécies são conhecidas por mimetizar himenópteros e adultos são semelhantes a pequenos mantódeos (louva-a-deus), com quem muitas vezes são confundidos. A principal semelhança morfológica está nas pernas anteriores raptoriais, e o protórax alongado (Fig. 29.5a). Diferem quanto a aspectos biológicos, pois as larvas dos mantispídeos são predadoras de ovos de aranhas e de larvas de outros insetos. A venação é peculiar e usada como caráter diferencial. Os mantispídeos possuem asas com venação reticulada e com grande quantidade de veias transversais, enquanto mantódeos possuem asas com veias longitudinais quase retilíneas e raras veias transversais, quando presentes. São predadores tanto na fase larval quanto na adulta. Os ovos são colocados em grupos na superfície das folhas. São ovais, com pedicelo extremamente curto, que às vezes não chegam à dimensão do comprimento do ovo. O aspecto reticulado da superfície, micrópila e a estrutura do córion faz com que esses ovos sejam muito semelhantes aos de Chrysopidae. O desenvolvimento larval é marcado pela



Figuras 29.11a–c. Neuroptera, Sisyridae (Osmyloidea), *Sisyra panama* Parfin & Gurney, adulto. **11a**, hábito, vl; **11b**, asa anterior; **11c**, asa posterior.

hipermetamorfose. A larva de primeiro ínstar é triunguliforme, longa e fina, muito ativa para a procura dos hospedeiros. As de segundo e terceiro ínstares são robustas, levemente fisogástricas, com olhos reduzidos, sedentárias e vivem junto aos hospedeiros. A família é cosmopolita (exceto Antártica) e é representada hoje por 362 espécies e 41 gêneros (Oswald & Machado 2018; Ardila-Camacho *et al.* 2021a). Até recentemente era dividida em quatro subfamílias, Symphrasinae, Depranicinae, Mantispinae e Calomantispinae, sendo a última a única que não ocorre no Brasil. Entretanto Symphrasinae foi transferida para Rhachiberothidae (Ardila-Camacho *et al.* 2021a).

Chave para as subfamílias de Mantispidae que ocorrem no Brasil (adaptada de Hoffman 2002)

1. Tarso anterior com arólio e duas garras. Pronoto pouco mais longo que largo ..... **Drepanicinae**

— Tarso anterior sem arólio e com uma garra. Pronoto pelo menos duas vezes mais longo do que largo (Fig. 29.5a) .... **Mantispinae**

Drepanicinae. É uma subfamília pequena, geralmente com exemplares muito grandes, que atingem 35 mm de comprimento da asa anterior. Ocorre principalmente na Austrália, mas possui dois gêneros na América do Sul, *Drepanicus* Blanchard e *Gerstaeckerella* Enderlein. Nada é conhecido sobre sua biologia. No Brasil, são conhecidas *G. gigantea* Enderlein, o maior mantispídeo conhecido, com 35 mm de comprimento da asa anterior, *G. irrorata* Erichson e *G. riedeliana* (Waldheim) (Ohl 2004).

Mantispinae. É a que possui maior número de espécies dentre as duas subfamílias. A classificação foi revista por Hoffman (2002). O gênero *Mantispa* Illiger, com alta diversidade, ficou restrito à Europa e Ásia. Todas as espécies do Novo Mundo, antes tratadas em *Mantispa*, foram transferidas para outros gêneros. Os mantispíneos estão representados no Brasil por oito gêneros: *Buyda* Navás, *Climaciella* Enderlein, *Dicromantispa* Hoffman, *Entanoneura* Enderlein, *Haematomantispa* Hoffman, *Leptomantispa* Hoffman, *Paramantispa* Willer & Kormilev e *Zeugomantispa* Hoffman. Todas as espécies são predadoras obrigatórias de ovissaco de aranhas. As espécies que ocorrem no Brasil foram revisadas e podem ser identificadas pela chave de Machado & Rafael (2010b). *Climaciella* são miméticos de vespas com a porção anterior das asas escuras. As larvas alimentam-se da hemolinfa de aranhas e de seus ovos nos ovissacos. No Brasil, *Zeugomantispa virescens* (Rambur) (Fig. 29.5a) foi obtida a partir de ovissaco de *Parawixia bistriata* (Rengger) (Araneidae) que ocorre em plantios de eucaliptos (Berti Filho *et al.* 2002). A localização dos ovissacos pelas larvas ativas de primeiro ínstar (triungulinoide) pode ser realizada com diferentes estratégias. Uma, por meio da procura ao acaso por ovissacos. Nesse caso, a larva deve penetrar para que possa atingir os ovos. A outra, por meio de forésia, em que as larvas de primeiro ínstar sobem na aranha, onde se alimentam da hemolinfa e quando a aranha constrói o ovissaco, elas passam para seu interior.

Myrmeleontidae (Fig. 29.3). Os ovos são ovais e longos e podem ser depositados em diversos substratos. As espécies de Ascalaphinae geralmente depositam os ovos em duas linhas paralelas na vegetação (Gepp 1990). As larvas são robustas e grandes, predadoras, conhecidas popularmente como formigas-leão, face ao hábito de as espécies de Myrmeleontinae construírem funis na areia para capturar suas presas, especialmente formigas. É a maior família de Neuroptera, com 299 gêneros e 2.140 espécies (Machado *et al.* 2019). Inclui as maiores espécies da ordem, como *Palparellus voeltzkowi* (Kolbe), cujas asas atingem 153 mm de envergadura. É a segunda maior família de Neuroptera em número de espécies no Brasil, com 88 espécies com registro em todo o território nacional, destaque para as regiões da Amazônia e da Mata Atlântica, com a maior diversidade de mirmeleontídeos no Brasil (Machado & Martins 2022c). São encontrados em grande variedade de hábitats, como dunas, campos, florestas e cavernas. As cerdas no ápice do abdômen da fêmea são modificadas para auxiliar a escavar o solo. A definição e composição da família passou por uma grande mudança recentemente com a inclusão das espécies anteriormente classificadas em Ascalaphidae (Machado *et al.* 2019). Myrmeleontidae é hoje dividida em quatro subfamílias, Ascalaphinae, Myrmeleontinae, Nemoleontinae e Dendroleontinae, das quais somente a última não ocorre no Brasil. A taxonomia das espécies brasileiras ainda é um pouco confusa e carece de grandes trabalhos de revisão, que provavelmente resultarão na descrição de várias espécies novas.

Chave para as subfamílias que ocorrem no Brasil.

1. Antena capitada, aproximadamente do comprimento do corpo (Fig. 29.3a). Célula hipostigmal curta (*Dimares* com a célula longa, mas com o palpo labial alongado) ..... **Ascalaphinae**

— Antena clavada, curta, pouco mais longa que a cabeça (Fig. 29.3b). Célula hipostigmal alongada (Fig. 29.3c) **2**

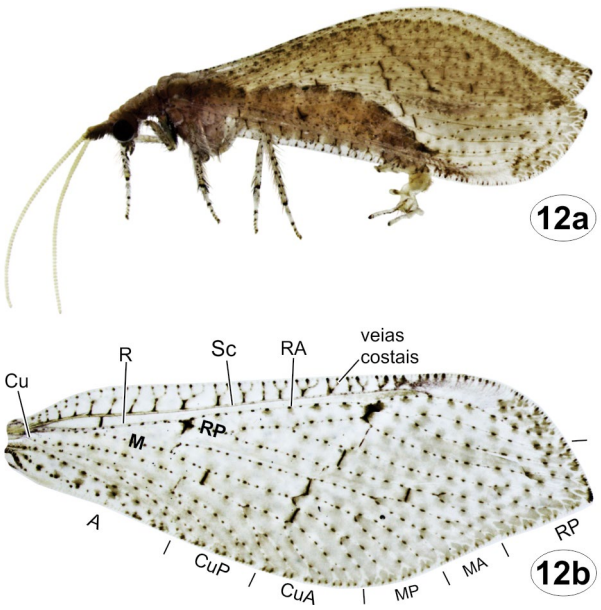
2(1). Origem da veia RP na asa posterior é basal à bifurcação medial. Com 1 ou 2 veias transversais r–m pré-origem da veia RP na asa posterior ..... **Nemoleontinae**

— Origem da veia RP na asa posterior no mesmo nível ou distal à bifurcação medial. Com quatro ou mais veias r–m pré-origem da veia RP na asa posterior (Fig. 29.3c) .... **Myrmeleontinae**

Ascalaphinae. É composta por cerca de 600 espécies divididas em seis tribos, das quais quatro ocorrem no Brasil: Dimarini, Ululodini, Haplogleniini e Ascalaphini. Dimarini é representada no Brasil somente por *Dimares elegans* (Petty), que possui o palpo labial extremamente alongado, os machos têm asas completamente transparentes, enquanto as fêmeas têm asas com muitas manchas. Representantes das outras três tribos correspondem às espécies classificadas anteriormente em Ascalaphidae. Adultos destas tribos são caracterizados pela antena alongada (Fig. 29.3a), são ágeis predadores aéreos e mais ativos durante o período crepuscular, exceto *Albardia furcata* Weele, que possui antena curta e hábitos diurnos. A maioria das espécies brasileiras deposita os ovos em pontas de ramos secos, juntamente com rapagulae. As larvas são achatadas, com grandes expansões laterais no abdômen e vivem no solo e vegetação de áreas florestadas, onde esperam pelas presas com suas grandes mandíbulas abertas (Machado *et al.* 2021). As espécies de Haplogleniini são geralmente grandes e apresentam os olhos compostos simples e no Brasil a tribo está representada por três gêneros: *Amoea* Lefèbvre, *Ascalobyas* Penny e *Haploglenius* Burmeister. Os adultos de Ululodini e Ascalaphini são caracterizados pelos olhos compostos divididos por um sulco transversal (Fig. 29.3a), exceto *Albardia* Weele. No Brasil Ascalaphini é representada somente por *Fillus amazonicus* Machado & Rafael, enquanto Ululodini é representada por cinco gêneros: *Albardia*, *Ameropterus* Esben-Petersen, *Ascalorphne* Banks, *Cordulecerus* Rambur e *Ululodes* Currie. Os gêneros podem ser identificados por chaves em Penny (1981a, b) e Machado & Rafael (2011).

Myrmeleontinae. É hoje a maior subfamília com 683 espécies das quais 27 se encontram no Brasil. O grupo é particularmente diverso em áreas xéricas ao redor do globo, visto que suas larvas são intimamente relacionadas com areia, onde se enterram para capturar as suas presas, incluindo aqui todas as espécies que constroem as armadilhas em forma de funil (Machado *et al.* 2019). Cinco tribos são reconhecidas, mas somente três se encontram no Brasil: Acanthaclisini, representada somente por *Vella fallax* (Rambur), a maior espécie brasileira de Neuroptera com envergadura de asas de até 133 mm; Brachynemurini, representada por quatro gêneros: *Ameromyia* Banks, *Argentoleon* Stange, *Austroleon* Banks e *Elicura* Navás; e Myrmeleontini, representada por dois gêneros: *Myrmeleon* Linnaeus (Fig. 29.3b) e *Porrerus*, Navás. Os gêneros podem ser identificados pela chave de Stange (2004).

Nemoleontinae. Compreende hoje 670 espécies das quais 22 ocorrem no Brasil. Os adultos geralmente são delgados e delicados e muitos possuem garras tarsais raptoriais. As larvas de grande parte das espécies se encontram em cavernas, pedras ou em buracos de árvores, no entanto larvas de alguns gêneros como *Purenleon* Stange, vivem enterradas na areia onde capturam as suas presas. Nemoleontinae é hoje dividida em quatro tribos, mas somente Glenurini ocorre no Novo Mundo. Oito gêneros são encontrados no Brasil: *Brasileon* Miller & Stange, *Dimarella* Banks, *Elachyleon* Esben-Petersen, *Eremoleon* Banks, *Glenurus* Hagen, *Navasoleon* Banks, *Purenleon* e *Ripalda* Navás. Gêneros podem ser identificados pela chave de Stange (2004), enquanto



Figuras 29.12a–b. Neuroptera, Berothidae (Mantispoidea), *Spiroberotha tocantinensis* Machado & Krolow, adulto. **12a**, hábito, vl; **12b**, Asa anterior.

as espécies podem ser identificadas em chaves específicas (Miller & Stange 1989; Stange & Miller 2018; Machado 2020; Machado & Tavares 2020).

Osmylidae (Fig. 29.8). Tem aproximadamente 220 espécies divididas em 25 gêneros e oito subfamílias (Winterton *et al.* 2019b), encontrada no Velho Mundo, Austrália e na América do Sul, principalmente na região Andina. Os ovos são ovais e longos, depositados em pequenos grupos na vegetação. As larvas são campodeiformes, longas e estreitas, com mandíbulas finas e longas, podem ser encontradas vivendo no solo ou em folhagem se alimentando de pequenos insetos, mas algumas larvas são semiaquáticas e alimentam-se preferencialmente de larvas de dípteros aquáticos (Martins *et al.* 2018). Adultos têm ocelos e asa anterior (Fig. 29.8b) grande e longa, com inúmeras veias transversais. Fêmeas com um pequeno ovipositor. A fauna neotropical contém 26 espécies em cinco gêneros: *Gumilla* Navás, *Isostenosmylus* Krügers, *Kempynus* Navás, *Paryphosmylus* Needham e *Phymatosmylus* Adams, que podem ser identificadas pelas chaves de Martins *et al.* (2016, 2019). No Brasil as espécies são conhecidas para as regiões sul e sudeste, com o registro de *Isostenosmylus pulverulentus* Navás (Fig. 29.8a), *I. barbatus* Martins *et al.,* ambas classificadas em Stenosmylinae e caracterizadas por possuírem antenas mais curtas que a asa anterior e, *Gumilla adspersus* (Gerstaecker), uma das duas espécies hoje classificadas na subfamília Gumillinae, caracterizada por possuir a antena mais longa que a asa anterior e cuja a posição filogenética ainda é uma incógnita (Winterton *et al.* 2017, 2019b).

Rhachiberothidae (Fig. 29.4). Possui um histórico taxonômico bem confuso devido parte dos seus representantes atuais possuírem características semelhantes a Mantispidae e Berothidae, fazendo com que o grupo fosse considerado ora como subfamília destas duas famílias, ora como família distinta. Estudos filogenéticos mais recentes, baseados tanto em dados morfológicos quanto moleculares, reforçam o status de família do clado (As-

pöck & Randolf 2014; Winterton *et al.* 2018; Ardila-Camacho *et al.* 2021a). A família, até recentemente, era representada por 14 espécies e quatro gêneros ocorrendo na África sub-saariana, entretanto filogenias recentes recuperaram Symphrasinae (Fig. 29.4), um clado exclusivo do Novo Mundo, como intimamente relacionado às espécies africanas, culminando na transferência deste último grupo de Mantispidae para Rhachiberothidae, expandindo assim a sua distribuição e acrescendo 42 espécies e três gêneros à família (Ardila-Camacho *et al.* 2021a). A biologia dos raquiberotídeos do Novo Mundo foi sumarizada no trabalho de Ardila-Camacho et al. (2021b). Todos os três gêneros de Symphrasinae, *Anchieta* Navás, *Plega* Navás e *Trichoscelia* Westwood são encontrados no Brasil (Penny & Costa 1983). *Anchieta* ocorre quase exclusivamente no país, e algumas de suas espécies são miméticas de abelhas Meliponini (Hymenoptera, Apidae) em tamanho e cor, inclusive com as tíbias posteriores dilatadas. Larvas de *Anchieta* já foram registradas parasitando ninhos de vespas de quatro diferentes famílias: Crabronidae, Pompilidae, Sphecidae e Vespidae (Hymenoptera) (Ardila-Camacho *et al.* 2021b). As larvas de *Plega* são encontradas em câmaras pupais subterrâneas de escarabeídeos e associadas com dípteros e larvas de Lepidoptera, no entanto, parecem ter preferência por larvas de Hymenoptera, atacando câmaras de vespas solitárias ou até mesmo colmeias de abelhas sem ferrão (Maia-Silva *et al.* 2013; Ardila-Camacho *et al.* 2021b). As larvas de *Trichoscelia* são encontradas em ninhos de vespas, principalmente do gênero *Polybia* Lepeletier (Hymenoptera, Vespidae). As espécies brasileiras podem ser identificadas pelas chaves de Penny & Costa (1983) e Machado (2018).

Sisyridae (Fig. 29.11). É hoje representada por 71 espécies e quatro gêneros, sendo o Brasil com 20 espécies o país mais diverso (Oswald & Machado 2018; Assmar *et al.* 2022). Os gêneros *Climacia* MacLachlan e *Sisyra* Burmeister são encontrados no Brasil. Espécimes de *Sisyra* são marrom-enfumaçados (Fig. 29.11a), e mais diversos na Amazônia. Espécimes de *Climacia* são amarelo-pálidos, com manchas ou bandas escuras nas asas. Geralmente não são encontrados em grande número, mas presentes na maior parte do país. Muitos espécimes de *C. townesi* Parfin & Gurney ocorrem em julho no Amazonas. Os ovos muito pequenos são colocados em pequenos grupos na vegetação à beira dos riachos ou sob a superfície da água. É a única família de Neuroptera no Brasil com larvas aquáticas. As larvas quando nascem caem na água e procuram por esponjas das quais se alimentam até completar o desenvolvimento. Elas apresentam aparelho bucal muito fino e longo e abdômen com brânquias na região ventral. Existem registros também de larvas se alimentando de Bryozoa (Notteghem 2016). Para a empupação, as larvas abandonam a água e tecem um casulo, frequentemente com uma rede protetora, na vegetação da margem do corpo d'água (Parfin & Gurney 1956). Espécies amazônicas foram estudadas por Penny (1981d) e Hamada *et al.* (2014b). Uma chave para identificação de gêneros para larvas encontra-se em Martins & Ardila-Camacho (2018) e uma chave para os adultos das espécies brasileiras foi apresentada por Assmar & Salles (2017) e Assmar & Calor (2020), complementadas pelo estudo sistemático do gênero *Climacia* (Assmar et al. 2022).

Referências Bibliográficas

Adams, P.A. 1967. A review of the Mesochrysinae and Nothochrysinae (Neuroptera: Chrysopidae). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology** 135: 215–238.

Adams, P.A. 1970. A review of the New World Dilaridae. **Postilla** 148: 1–30.

Adams, P.A. & N.D. Penny 1985. Neuroptera of the Amazon Basin. Part 11a. Introduction and Chrysopini. **Acta Amazonica** 15: 413–479.

Albuquerque, G.S. 2009. Crisopídeos (Neuroptera: Chrysopidae). *In:* A.R. Panizzi & J.R.P. Parra (eds). **Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado de pragas**. Brasília, Embrapa Informação Tecnológica, pp. 969–1022.

Alcantra, E.; C.F. Carvalho; T.M. dos Santos; B. Souza & L.V.C. Santa-Cecilia 2008. Aspectos biológicos e capacidade predatória de *Ceraeochrysa cubana* (Hagen, 1861) (Neuroptera: Chrysopidae) alimentada com *Aphis gossypii* Glover, 1877 (Hemiptera: Aphididae) em diferentes temperaturas. **Ciência e Agrotecnologia** 32: 1047–1054.

Ardila-Camacho, A.; C.C. Martins; U. Aspöck & A. Contreras-Ramos 2021a. Comparative of the extant raptorial Mantispoidea (Neuroptera: Mantispidae, Rhachiberothidae) suggests a non-monophyletic Mantispidae and a single origin of the raptorial condition within the superfamily. **Zootaxa** 4992(1): 1–89.

Ardila-Camacho, A.; R.J.P. Machado & A. Contreras-Ramos 2021b. A review of the biology of Symphrasinae (Neuroptera: Rhachiberothidae) with the description of the egg and primary larva of *Plega* Navás, 1928. **Zoologischer Anzeiger** 294: 165–185.

Aspöck, U. & H. Aspöck 2005. Verbreitungsgrenzen von Neuropterida in Mitteleuropa. **Linzer Biologische Beiträge** 37: 29–38.

Aspöck, U. & S. Randolf 2014. Beaded lacewings – a pictorial identification key to the genera, their biogeographics and a phylogentic analysis (Insecta: Neuroptera: Berothidae). **Deutsche Entomologische Zeitschrift** 61(2): 155–172.

Aspöck, U.; J.D. Plant & H.L. Nemeschkal 2001. Cladistic analysis of Neuroptera and their systematic position within Neuropterida (Insecta: Holometabola: Neuropterida: Neuroptera). **Systematic Entomology** 26: 73–86.

Assmar, A.C. & F.F. Salles 2017. Taxonomic and distributional notes on spongilla-flies (Neuroptera: Sisyridae) from southeastern Brazil with first interactive key to the species of the country. **Zootaxa** 4273: 80–92.

Assmar, A.C. & A.R. Calor 2020. The spongillafly genus *Sisyra* Burmeister, 1839 (Neuroptera: Sisyridae) from Brazil: Distributional, taxonomical and bionomical notes. **Zootaxa** 4802(2): 374–382.

Assmar, A.C.: Machado, R.J.P. & Calor, A.R. 2022. Taxonomic revision and first phylogeny of Climacia McLachlan, 1869 (Neuroptera: Sisyridae), with new species and identification key. **Zoologischer Anzeiger** 299: 128-175.

Berti Filho, E.; I.M.P. Rinaldi & S. de Freitas 2002. *Mantispa minuta* (Neuroptera: Mantispidae) on egg sacs of the orb-weaver spider *Parawixia bistriata* (Araneidae) in forest of *Eucalyptus grandis* in Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 31(2): 159–160.

Beutel, R.G.; F. Friedrich & U. Aspöck 2010. The larval head of Nevrorthidae and the phylogeny of Neuroptera (Insecta). **Zoological Journal of the Linnean Society** 158: 533–562.

Bissett, J.L. & V. C. Moran 1967. The life history and coccon spinning behaviour of a South African mantispid (Neuroptera: Mantispidae). **Journal of the Entomological Society of Southern Africa** 30: 82–95.

Breitkreuz, L.C.V.; S.L. Winterton & M.S. Engel 2017. Wing Tracheation in Chrysopidae and Other Neuropterida (Insecta): A Resolution of the Confusion about Vein Fusion. **American Museum Novitates** 3890: 1–44.

Breitkreuz, L.C.V.; I.J. Garzón-Orduña; S.L. Winterton & M.S. Engel 2021. Phylogeny of Chrysopidae (Neuroptera), with emphasis on morphological trait evolution. **Zoological Journal of the Linnean Society**: zlab024.

Brooks, S.J. & P.C. Barnard 1990. The green lacewings of the world: a generic review (Neuroptera: Chrysopidae). **Bulletin of the British Museum of Natural History** (Entomology) 59(2): 117–286.

David, K. 1936. Beiträge zur Anatomie und Lebensgeschichte von *Osmylus chrysops* L. **Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere** 31:151–206.

Devetak, D. 1998. Detection of substrate vibration in Neuropteroidea: a review. **Acta Zoologica Fennica** 209: 87–94.

Engel, M.S.; S.L. Winterto & L.C.V. Breitkreuz 2018. Phylogeny and evolution of Neuropterida: where have wings of lace taken us? **Annual Review of Entomology** 63: 531–551.

Freitas, S. de. 2001. **O uso de crisopídeos no controle biológico de pragas**. Jaboticabal, Ed. FUNEP, 60 pp.

Freitas, S. de. 2005. New species of Brazilian green lacewings genus *Leucochrysa* McLachlan, 1868 (Neuroptera Chrysopidae). *In:* R.A. Pantaleoni; A. Letardi & C. Corazza (eds). **Proceedings of the Ninth International Symposium**

on Neuropterology (20–23 June 2005, Ferrara, Italy). Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Ferrara 8: 49–54.

Freitas, S. de & N.D. Penny 2001. The green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) of Brazilian agro-ecosystems. **Proceedings of the California Academy of Sciences** 52(19): 245–395. 81 figures.

Freitas, S. de; N.D. Penny & P.A. Adams 2009. A revision of the New World genus *Ceraeochrysa* (Neuroptera: Chrysopidae). **Proceedings of the California Academy of Sciences** 60(4): 503–610.

Garzón-Orduña, I.J.; I.M. Menchaca-Armenta; A. Contreras-Ramos; X. Liu & S.L. Winterton 2016. The phylogeny of brown lacewings (Neuroptera: Hemerobiidae) reveals multiple reductions in wing venation. **BMC Evolutionary Biology** 16: 192.

Garzón-Orduña, I.J.; S.L. Winterton; Y. Jiang *et al.* 2019. Evolution of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae): a molecular supermatrix approach. **Systematic Entomology** 1: 1–15.

Gepp, J. 1990. An illustrated review of egg morphology in the families of Neuroptera (Insecta: Neuropteroidea). *In*: M.W. Mansell & H. Aspöck (eds). **Advances in Neuropterology. Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology (3–4 February 1988, Berg en Dal, Kruger National Park, South Africa)**. South African Department of Agricultural Development, Pretoria, pp. 131–149.

Gurney, A.B. 1947. Notes on Dilaridae and Berothidae, with special reference to the immature stages of the Nearctic genera (Neuroptera). **Psyche** 54: 145–169.

Hagen, K.S.; R.L. Tassan & E.F. Sawall Jr. 1970. Some ecophysiological relationships between certain Chrysopa, honeydews and yeasts. **Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria "Filippo Silvestri" di Portici** 28: 113–134.

Hamada, N.; A.M.O. Pes & L.M. Fusari 2014a. First records of Sisyridae (Neuroptera) in Rio de Janeiro State, Brazil, with bionomics notes on *Sisyra panama*. **Florida Entomogical Society** 97: 281–284.

Hamada, N.; A.M.O. Pes & R. Boldrini 2014b. Ordem Neuroptera, Família Sisyridae. *In*: N. Hamada; J.L. Nessimian & R.B. Querino (eds). **Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia**. Manaus, Editora do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brazil, pp. 343–348.

Henry, C.S. 1978 An evolutionary and geographical overview of repagula (abortive eggs) in the Ascalaphidae (Neuroptera). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 80: 75–86.

Henry, C.S.; N.D. Penny & P.A. Adams 1992. The neuropteroid orders of Central America (Neuroptera and Megaloptera), p. 432–458. *In*: D. Quintero & A. Aiello (eds). **Insects of Panama and Mesoamerica. Selected studies**. Oxford, New York, Tokyo, Oxford University Press, 692 pp.

Hoffman, K.M. 2002. Mantispidae, pp. 251–275. *In*: N.D. Penny (ed.). A Guide to the lacewings (Neuroptera) of Costa Rica. **Proceedings of the California Academy of Sciences** 53(12): 161–457, 660 Figs

Hollis, K.L.; H. Cogswell; K. Snyder; L.M. Guillette & E. Nowbahari 2011. Specialized learning in antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae), pit-digging predators, shortens vulnerable larval stage. **PLoS ONE** 6(3): 1–7

Jiang, Y.-l.; I.J. Garzón-Orduña; S.L. Winterton; F. Yang & X.-y. Liu 2017. Phylogenetic relationships among tribes of the green lacewing subfamily Chrysopinae recovered based on mitochondrial phylogenomics. **Scientific Reports** 7(7218): 1–9.

Lara, R.I.R. & N.W Perioto 2003. Bioecologia de hemerobiídeos (Neuroptera, Hemerobiidae). **Arquivos do Instituto Biologico São** Paulo 70: 517–523.

Lara, R.I.R. & N.W. Perioto 2016. Updated checklist of Hemerobiidae (Neuroptera) from Brazil and new distributional records in the Neotropical Region. **Acta Amazonica** 46(4): 425–432.

Li, D.; H. Aspöck; U. Aspöck & X. Liu 2021. Mining the species diversity of lacewings: new species of the pleasing lacewing genus *Dilar* Rambur, 1838 (Neuroptera: Dilaridae) from the Oriental region. **Insects** 12: 451.

Liu, X.; S.L. Winterton; C. Wu; R. Piper & M. Ohl 2015. A new genus of mantidflies discovered in the Oriental region, with a higher-level phylogeny of Mantispidae (Neuroptera) using DNA sequences and morphology. **Systematic Entomology** 40: 183–206.

Liu, X.; H. Aspöck; S.L. Winterton; W. Zhang & U. Aspöck 2017. Phylogeny of pleasing lacewings (Neuroptera: Dilaridae) with a revised generic classification and description of a new subfamily. **Systematic Entomology** 42: 448–471.

Macedo, L.P.M.; B. Souza; C.F. Carvalho & C.C. Ecole 2003. Influência do fotoperíodo no desenvolvimento e na reprodução de *Chrysoperla externa* (Hagen) (Neuroptera: Chrysopidae). **Neotropical Entomology** 32: 91–96.

Machado, R.J.P. 2018. A new species of *Trichoscelia* Westwood (Neuroptera: Mantispidae) from northern South America. **Zootaxa** 4425: 185–192.

Machado, R.J.P. 2020. Rediscovery of *Glenurus incalis* Banks (Neuroptera: Myrmeleontidae), and notes on the Brazilian species of *Glenurus* Hagen. **Zootaxa** 4858: 135–143.

Machado, R.J.P. 2022. **Neuroptera**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/146>. Acesso: 04/Fev/2022.

Machado, R.J.P. & C.C. Martins 2022a. **Coniopterygidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/806>. Acesso: 04/Fev/2022.

Machado, R.J.P. & C.C. Martins 2022b. **Hemerobiidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2022>. Acesso: 04/fev/2022.

Machado, R.J.P. & C.C. Martins 2022c. **Myrmeleontidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2271>. Acesso: 04/Fev/2022.

Machado, R.J.P. & J.A. Rafael 2007. A new species of Mantispidae (Insecta: Neuroptera) from central Amazon, Brazil. **Zootaxa** 1530: 37–40.

Machado, R.J.P. & J.A. Rafael 2010a. Two new species of Dilaridae (Insecta: Neuroptera) with additional notes on Brazilian species. **Zootaxa** 2421: 61–68.

Machado, R.J.P. & J.A. Rafael 2010b. Taxonomy of the Brazilian species previously placed in *Mantispa* Illiger, 1798 (Neuroptera: Mantispidae), with the description of three new species. **Zootaxa** 2454: 1–61.

Machado, R.J.P. & J.A. Rafael 2011. A new species of *Fillus* Navás, 1919 (Neuroptera: Ascalaphidae) from the Brazilian Amazon Basin. **Zootaxa** 2907: 22–28.

Machado, R.J.P. & T.K. Krolow 2016. A new species of *Spiroberotha* Adams 1989 (Neuroptera: Berothidae) and the first record of the genus in Brazil. **Zootaxa** 4093(1): 257–289.

Machado, R.J.P. & L.G.M. Tavares 2020. Notes on the Brazilian species of *Purenleon* Stange (Neuroptera: Myrmeleontidae), with description of two new species. **Insect Systematics & Evolution** 51: 62–80.

Machado, R.J.P.; J.P. Gillung; S.L. Winterton; I.J. Garzón-Orduña; A.R. Lemmon; E.M. Lemmon & J.D. Oswald 2019. Owlflies are derived antlions: anchored phylogenomics supports a new phylogeny and classification of Myrmeleontidae (Neuroptera). **Systematic Entomology** 44: 418–450.

Machado, R.J.P.; S.S. Oliveira; W.R. Lopes & J.R. Pujol-Luz 2021. Description of the larva and updated distribution of Albardia furcata van der weele (Neuroptera: Myrmeleontidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 65(3): e20210061.

Machado, R.J.P.; C.C. Martins; H. Aspöck; L.G.M. Tavares & U. Aspöck 2022. The first cave associated genus of Berothidae (Insecta: Neuroptera), and a new interpretation of the subfamily Cyrenoberothinae. **Zoological Journal of the Linnean Society** 195: 1422-1444.

MacLeod, E.G. & P.E. Spiegler 1961. Notes on the larval habitat and developmental peculiarities of *Nallachius americanus* (McLachlan) (Neuroptera: Dilaridae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 63: 281–286.

Maia-Silva, C.; M. Hrncir; D. Koedam; R.J.P. Machado & V.L. Imperatriz-Fonseca 2013. Out with the garbage: the parasitic strategy of the mantisfly *Plega hagenella* mass-infesting colonies of the eusocial bee *Melipona subnitida* in northeastern Brazil. **Naturwissenschaften** 100: 101–105.

Makarkin, V.N. & M. Ohl 2015 An important new fossil genus of Berothinae (Neuroptera: Berothidae) from Baltic amber. **Zootaxa** 3946(3): 401–415.

Martins, C.C. 2018. Análise cladística da família Chrysopidae *sensu lato* (Neuroptera: Insecta). Tese de doutorado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. 271 pp.

Martins, C.C. & S. de. Freitas 2014. Influência da temperatura ambiental sobre a criação de adultos de Chrysoperla externa (Hagen, 1861) (Neuroptera: Chrysopidae). **Revista de Biologia Neotropical** 11(2): 124–128.

Martins, C.C. & D.S. Amorim 2016. Brazilian dustywings (Neuroptera: Coniopterygidae): new species of *Incasemidalis* Meinander, 1972 and *Coniopteryx* Curtis, 1834, checklist and key for the Brazilian species. **Zootaxa** 4083(2): 127–134.

Martins, C. C. & A. Ardila-Camacho 2018. Order Neuroptera. *In*: N. Hamada; J.H. Thorp & D.C. Rogers (eds). **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates**. Boston, Fourth Edition, Academic Press, pp. 229–236.

Martins, C.C. & R.J.P. Machado 2022. **Chrysopidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/644>. Acesso em: 27/Nov/2022.

Martins, C.C.; A. Ardila-Camacho & U. Aspöck 2016. Neotropical osmylids (Neuroptera, Osmylidae): three new species of *Isostenosmylus* Krüger, 1913, new distributional records, redescriptions, checklist and key for the Neotropical species. **Zootaxa** 4149: 1–66.

Martins, C.C.; A. Ardila-Camacho & G.W. Courtney 2018. Neotropical Osmylidae larvae (Insecta, Neuroptera): description of habitats and morphology. **Aquatic Insects.** doi: 10.1080/01650424.2018.1436181.

Martins, C.C.; A. Ardila-Camacho; R.J.P. Machado; O.S. Flint Jr & L.A. Stange 2019. Unraveling the most diverse lance lacewings genus from

the New World, Isostenosmylus Krüger, 1913 (Neuroptera: Osmylidae). **Invertebrates Systematics** 33: 849–891.

Martins-Neto, R.G. 1990. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. VI – Ensaio filogenético das espécies do gênero Blittersdorffia Martins-Neto & Vulcano, com descriçao de nova espécie. **Acta Geologica Leopoldensia (R.S.)** 13(31/3): 3–12.

Martins-Neto, R.G. 1992a. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. V – Aspectos filogenéticos, paleoecológicos, paleobiogeográficos e descrição de novos taxa. **Anais da Academia Brasileira de Ciencias** 64: 117–148.

Martins-Neto, R.G. 1992b. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. VII – Palaeoleontinae, nova subfamília de Myrmeleontidae e descrição de novos táxons. **Revista Brasileira de Entomologia** 36: 803–815.

Martins-Neto, R.G. 1994. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil – IX – Primeiros resultados da composição da fauna e descrição de novos táxons. **Acta Geologica Leopoldensia (R.S.)** 17(39/1): 269–288.

Martins-Neto, R.G. 1997. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. X – Descrição de novos táxons (Chrysopidae, Babinskaiidae, Myrmeleontidae, Ascalaphidae e Psychopsidae). **Revista da Universidade de Guarulhos, Série Ciências Exatas e Technológicas** 2(4): 68–83.

Martins-Neto, R.G. 2000. Remarks on the neuropterofauna (Insecta, Neuroptera) from the Brazilian Cretaceus with keys for identifications of the known taxa. **Acta Geologica Hispanica** 35: 97–118.

Martins-Neto, R.G. 2002. The Santana Formation paleoentomofauna reviewed. Part I – Neuropteroida (Neuroptera and Raphidioptera): systematic and phylogeny, with description of new taxa. **Acta Geologica Leopoldensia (R.S.)** 25(55): 35–66.

Martins-Neto, R.G. & M.A. Vulcano 1988. Neurópteros (Insecta: Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. I – Família Chrysopidae. **Anais da Academia Brasileira de Ciencias** 60: 189–201.

Martins-Neto, R.G. & M.A. Vulcano 1989a. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), bacia do Araripe, nordeste do Brasil. II. Superfamília Myrmeleontoidea. **Revista Brasileira de Entomologia** 33: 367–402.

Martins-Neto, R.G. & M.A. Vulcano 1989b. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. IV – Complemento às partes I e II, com descriçao de novos taxa. **Anais da Academia Brasileira de Ciencias** 61: 311–318.

Martins-Neto, R.G. & M.A. Vulcano 1990. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior) Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. III. Superfamília Mantispoidea. **Revista Brasileira de Entomologia** 34: 619–625.

Martins-Neto, R.G. & M.A. Vulcano 1997. Neurópteros (Insecta, Planipennia) da Formação Santana (Cretáceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil: VIII – Descrição de novos taxa de Myrmeleontidae, Ascalaphidae e Nemopteridadae. **Revista da Universidade de Guarulhos, Série Ciências Biológicas e da Saúde** 2(5): 64–81.

Martins-Neto, R.G. & V.Z. Rodrigues 2010. New neuropteran insects (Osmylidae, Palaeoleontidae, Araripeneuridae and Psychopsidae) from the Santana Formation, Early Cretaceous NE Brazil. **GAEA** 6: 1–8.

Martins-Neto, R.G.; S. W. Heads & G. Bechly 2007. Neuropterida: snakeflies, dobsonflies and lacewings. *In*: D.M. Martill; G. Bechly & R.F. Loveridge (eds). **The Crato Fossil Beds of Brazil: window into an ancient world**. Cambridge, UK, Cambridge University Press, pp. 328–340.

Matsuno, S. & H. Yoshitomi 2016. Descriptions of three larvae of Osmylus species from Japan (Neuroptera: Osmylidae), with a proposed naming system for the larval sclerites. **Zootaxa** 4189: 348–366.

McEwen, P.K.; T.R. New & A.E. Whittington 2001. **Lacewings in the Crop Environment**. Cambridge, UK, Cambridge University Press, xviii + 546 pp.

McKeown, K.C. & V.H. Mincham 1948. The biology of an Australian mantispid (*Mantispa vittata* Guérin). **Australian Zoologist** 11: 207–224.

Meinander, M. 1972. A revision of the family Coniopterygidae**. Acta Zoologica Fennica** 136: 1–357.

Meinander, M. 1983. Neuroptera from South and Central America II (Neuroptera). **Neuroptera International** 2: 179–198.

Meinander, M. 1990. The Coniopterygidae (Neuroptera, Planipennia). A check-list of the species of the world, descriptions of new species and other new data. **Acta Zoologica Fennica** 189: 1–95.

Meinander, M. & N.D. Penny 1982. Neuroptera of the Amazon Basin. Part 5. Coniopterygidae**. Acta Amazonica** 12(1): 185–208.

Miller, L.A. & E.G. MacLeod 1966. Ultrasonic sensitivity: a tympanal receptor in the green lacewing *Chrysopa carnea*. **Science** 154: 891–893.

Miller, R.B. & L.A. Stange 1989. Revision of the genus *Dimarella* Banks (Neuroptera: Myrmeleontidae). **Insecta Mundi** 3: 11–40.

Misof, B.; S. Liu; K. Meusemann et.al. 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science** 346(6210): 763–767; 10.1126/science.1257570

Monserrat, V.J. 2014. Los diláridos de la Península Ibérica (Insecta: Neuropterida: Neuroptera: Dilaridae). **Heteropterus Revista de Entomología** 14: 187–214

New, T.R. 1989. **Planipennia. Lacewings**. Handbuch der zoologie, vol. 4, Walter de Gruyter, Berlin, 132 pp.

New, T.R. 1991. Neuroptera. *In*: I.D. Naumann; P.B. Carne; J.F. Lawrence *et al*. (eds). **The Insects of Australia. A textbook for students and research workers**. CSIRO, Melbourne University Press, 2nd edition, 2 vols, pp. 525–542.

Notteghem, P. 2016. La Sisyre noire (*Sisyra nigra*), Névroptère autochtone, parasite de la Pectinatelle (*Pectinatella magnifica*), Bryozoaire allochtone. **Revue Scientifique Bourgogne-Nature** 23: 133–140.

Ohl, M. 2004. Annotated catalog of the Mantispidae of the World (Neuroptera). **Contributions on Entomology, International** 5(ii): 131–262.

Onore, G.; D. Badano & R.A. Pantaleoni 2014. Heliographic signalling in *Haploglenius* Burmeister, 1839 (Neuroptera Ascalaphidae). **Biodiversity Journal** 5: 87–91.

Oswald, J.D. 1993. Revision and cladistic analysis of the world genera of the family Hemerobiidae (Insecta: Neuroptera). **Journal of the New York Entomological Society** 101(2): 143–299.

Oswald, J.D. 2022. **Neuropterida Species of the World**. Version 6.0. <http://lacewing.tamu.edu/SpeciesCatalog/Main>. Acesso em: 04/Fev/2022.

Oswald, J.D. & R.J.P. Machado 2018. Biodiversity of the Neuropterida (Insecta: Neuroptera, Megaloptera, and Raphidioptera). *In*: R. G. Foottit; P. H. Adler (orgs.). **Insect Biodiversity: Science and Society.** Vol II. Hoboken, pp. 627–671.

Pacheco-Rueda, I.; J.R.L. Flores; E.R. Leyva & M.R. Delgado 2011. Ciclo de vida y parámetros poblacionales de *Sympherobius barberi* Banks (Neuroptera: Hemerobiidae) criado con *Dactylopius opuntiae* Cockerell (Hemiptera: Dactylopiidae). **Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)** 27: 325–340.

Parfin, S.I. & A.B. Gurney 1956. The spongilla-flies, with special reference to those of the Western Hemisphere (Sisyridae, Neuroptera)**. Proceedings of the United States National Museum** 105:421–529.

Penny, N.D. 1981a. Review of the generic level classification of New World Ascalaphidae (Neuroptera). **Acta Amazonica** 11(2): 391–406.

Penny, N.D. 1981b. Neuroptera of the Amazon Basin. Part 3. Ascalaphidae. **Acta Amazonica** 11(3): 605–651.

Penny, N.D. 1981c. Neuroptera of the Amazon Basin. Part 2. Dilaridae. **Acta Amazonica** 11(2): 383–390.

Penny, N.D. 1981d. Neuroptera of the Amazon Basin. Part 1. Sisyridae. **Acta Amazonica** 11(1): 157–169.

Penny, N.D. 1982. Neuroptera of the Amazon Basin. Part 6. Mantispidae**. Acta Amazonica** 12(2): 415–453.

Penny, N.D. 1983a. Neuroptera of the Amazon Basin. Part 8. Berothidae**. Acta Amazonica** 13: 689–695.

Penny, N.D. 1983b. Neuroptera of the Amazon Basin. Part 9. Albardiinae**. Acta Amazonica** 13: 697–699.

Penny, N.D. & C.A. da Costa 1983. Mantispídeos do Brasil (Neuroptera: Mantispidae). **Acta Amazonica** 13(3–4): 601–687.

Penny, N.D. & V.J. Monserrat 1983. Neuroptera of the Amazon Basin: Hemerobiidae. **Acta Amazonica** 13(5–6): 879–909.

Pinto, I.D. & L. Pinto de Ornellas 1980. Permian insects from the Parana basin, South Brazil. 2. Neuroptera. **Pesquisas, (Zoologia), Porto Alegre** 13, 155–159.

Redborg, K.E. & E.G. MacLeod 1984. Maintenance feeding of first instar mantispid larvae (Neuroptera, Mantispidae) on spider (Arachnida, Araneae) hemolymph. **Journal of Arachnology** 11: 337–34.

Schuster, P.A. & R.J.P. Machado 2021. Unknown diversity: survey of Neuroptera (Insecta) in Paraná, Southern Brazil, reviews 14 species newly recorded from the state and country. **CheckList** 17(3):993–1005.

Sosa, F. & C.A. Tauber 2017. The genus *Vieira* Navás (Neuroptera: Chrysopidae): a new species, a key to the species, and new geographic records. **Zootaxa** 4258:43–59.

Stange, L.A. 2004. A Systematic catalog, bibliography and classification of the world antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). **Memoirs of the American Entomological Institute** 74: 1–565.

Stange, L.A. & R.B. Miller 2018. A revision of the genus *Navasoleon* Banks (Neuroptera: Myrmeleontidae: Nemoleontini). **Insecta Mundi** 619: 1–25.

Sziráki, G. 2011. **Coniopterygidae of the World: Annotated Check-list and Identification Keys for Living Species, Species Groups and Supraspecific Taxa of the Family**. Lap Lambert Academic Publishing, Saarbrücken, Germany, vi + 249 pp.

Tauber, C.A. & D.K. Faulkner 2015. *Pimachrysa* (Neuroptera: Chrysopidae: Nothochrysinae): larval description and support for generic relationships. **Psyche** (ID875738): 1–19.

Tauber, C.A. & F.J. Sosa 2015. Rediscovery of *Nuvol umbrosus* Navás (Neuroptera, Chrysopidae, Leucochrysini): a redescription and discussion. **ZooKeys** 519: 141–153.

Tauber, M.J.; C.A. Tauber & S. Masaki 1986. **Seasonal adaptations of insects**. New York, Oxford University, 411 pp.

Tauber, C.A.; M.J. Tauber & G.S. Albuquerque 2014. Debris-carrying in Larval Chrysopidae: unraveling its evolutionary history. **Annals of the Entomological Society of America** 107: 295–314.

Tauber, C.A.; F. Sosa; G.S. Albuquerque & M.J. Tauber 2017. Revision of the Neotropical green lacewing genus *Ungla* (Neuroptera, Chrysopidae). **ZooKeys** 674: 1–188.

Tillyard, R.J. 1922. The life-history of the Australian moth-lacewing, *Ithone fusca* Newman (Order Neuroptera Planipennia). **Bulletin of Entomological Research** 13: 205–223.

Vasilikopoulos, A.; B. Misof; K. Meusemann; D. Lieberz; T. Flouri; R.G. Beutel; O. Niehuis; T. Wappler; J. Rust; R.S. Peters; A. Donath; L. Podsiadlowski; C. Mayer; D. Bartel; A. Böhm; S. Liu; P. Kapli; C. Greve; J.E. Jepson; X. Liu; X. Zhou; H. Aspöck & U. Aspöck 2020. An integrative phylogenomic approach to elucidate the evolutionary history and divergence times of Neuropterida (Insecta: Holometabola). **BMC Evolutionary Biology** 20 (64): 1–24.

Wang, Y.; X. Liu; I.J. Garzón-Orduña; S.L. Winterton; Y. Yan; U. Aspöck; H. Aspöck & D. Yang 2017 Mitochondrial phylogenomics illuminates the evolutionary history of Neuropterida. **Cladistics** 33: 617–636.

Willmann, R. 1990. The phylogenetic position of the Rhachiberothinae and the basal sister-group relationships within the Mantispidae (Neuroptera). **Systematic Entomology** 15: 253–265.

Winterton, S.L. & S.J. Brooks 2002. Phylogeny of the Apochrysine green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae: Apochrysinae). **Annals of the Entomological Society of America** 95(1): 16–28.

Winterton, S.L. & S. de Freitas 2006. Molecular phylogeny of the green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae). **Australian Journal of Entomology** 45: 235–243.

Winterton, S.L. & V.N. Makarkin 2010 Phylogeny of moth lacewings and giant lacewings (Neuroptera: Ithonidae, Polystoechotidae) using DNA sequence data, morphology, and fossils. **Annals of the Entomological Society of America** 10: 511–522.

Winterton, S.L.; N.B. Hardy & B.M. Wiegmann 2010. On wings of lace: phylogeny and Bayesian divergence time estimates of Neuropterida (Insecta) based on morphological and molecular data. **Systematic Entomology** 35: 349–378.

Winterton, S.L.; J. Zhao; I.J. Garzón-Orduña; Y. Wang Z. & X. Liu 2017. The phylogeny of lance lacewings (Neuroptera: Osmylidae). **Systematic Entomology** 42: 555–574.

Winterton, S.L.; A.R. Lemmon; J.P. Gillung; I.J. Garzon; D. Badano; D.K. Bakkes; L.C.V. Breitkreuz; M.S. Engel; E.M. Lemmon; X. Liu; R.J.P. Machado; J.H. Skevington & J.D. Oswald 2018. Evolution of lacewings and allied orders using anchored phylogenomics (Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera). **Systematic Entomology** 43: 330–354.

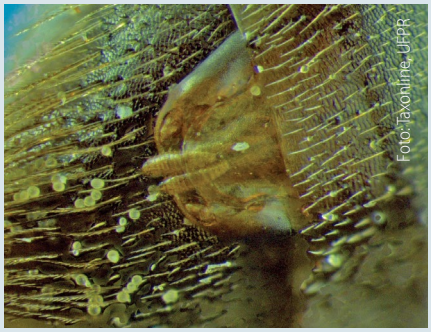
Winterton, S.L.; J.P. Gillung; I.L. Garzón-Orduña; D. Badano; L.C.V. Breitkreuz; P. Duelli; M.S. Engel; X. Liu; R.J.P. Machado; M. Mansell; A. Mochizuki; N.D. Penny; C.A. Tauber & J.D. Oswald 2019a. Evolution of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae): an anchored phylogenomic approach. **Systematic Entomology** 44: 514–526.

Winterton, S.L.; C.C. Martins; V. Makarkin; A. Ardilla-Camacho & Y. Wang 2019b. Lance lacewings of the world (Neuroptera: Archeosmylidae, Osmylidae & Saucrosmylidae): a review of living and fossil genera. **Zootaxa** 4581: 1–99.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 30
STREPSIPTERA KIRBY, 1813

Abelha estilopizada



Fêmea de Stylopidae liberando duas larvas triunguliformes

Stylopidae, macho

Jeyaraney Kathirithamby Oxford University, Oxford, Inglaterra. https://orcid.org/0000-0001-9907-4779

Etimologia. Do grego *strepsis* = espiralado; *pteron* = asa. Refere-se aos machos de vida livre que, quando em voo, dão a impressão de que as asas posteriores exibem um movimento em espiral.

Diagnose. Os Strepsiptera são parasitoides entomófagos, com machos adultos de vida livre e fêmeas endoparasitoides (exceto na subordem Mengenillidia). Os machos possuem olhos grandes, com aspecto morulado, antenas flabeladas, asas anteriores reduzidas e asas posteriores grandes. As fêmeas de Mengenillidae são de vida livre, ao passo que aquelas da subordem Stylopidia são neotênicas e endoparasitoides, com o corpo saciforme, exceto pelo cefalotórax que fica exposto (Kathirithamby 2018).

Introdução. Os estrepsípteros são endoparasitoides obrigatórios com distribuição cosmopolita. Parasitam insetos pertencentes a sete ordens e 34 famílias. Os hospedeiros pertencem a Zygentoma, Blattaria (baratas), Mantodea, Orthoptera, Hemiptera, Diptera e Hymenoptera. Há cerca de 640 espécies descritas para a fauna mundial, com 35 delas (Tab. 30.1) presentes no Brasil (Hoffmann 1914; Brèthes 1923; Kogan 1958, 2012; Oliveira & Kogan 1959, 1960, 1962, 1963; Kogan & Oliveira 1966; Luna de Carvalho 1973, 1978; Trois 1982a,b, 1984a,b, 1988; Oliveira *et al.* 2020). Estudos recentes indicam que devam existir muitas espécies crípticas, o que implicaria em uma estimativa realista com cerca do dobro do número de espécies. As seguintes famílias fósseis são reconhecidas: Protoxenidae, Phthanoxenidae, Cretostylopidae e Mengenidae. Informações adicionais podem ser obtidas na página eletrônica indicada em Kathirithamby (2019).

Morfologia (adultos). Machos (Figs 30.1-3) com antena flabelada (Fig. 30.4). Olhos compostos (Fig. 30.3) com 15-150 omatídios separados pela cutícula ou cerdas. Aparato bucal composto por mandíbulas laminares (Fig. 30.2-3) (ausentes na família Corioxenidae) e pelas maxilas. As mandíbulas nos estrepsípteros fósseis são robustas e bem grandes (Pohl *et al.* 2005; Grimaldi *et al.* 2005). A cabeça é conectada a um protórax curto e inconspícuo. O mesotórax porta asas anteriores reduzidas (Figs 30.5), análogas aos halteres de Diptera (Kathirithamby 1989; Pix *et al.*1993). Metatórax muito grande, às vezes 10 vezes maior que o mesotórax, comportando os músculos assíncronos de voo (Smith & Kathirithamby 1984) e com um par de grandes asas posteriores de venação reduzida (Figs 30.6). Nas pernas anteriores e médias, o trocanter encontra-se fundido ao fêmur, enquanto nas pernas posteriores, as coxas estão fundidas ao anepisterno e anepímero (Kinzelbach 1971; Grimaldi *et al.* 2005; Pohl & Beutel 2005) (Figs 30.7-9). Tarsos com 2-5 tarsômeros. Espécies com tarsos pentâmeros possuem garras; espécies com tarsos tetrâmeros, trímeros ou dímeros, não possuem garras. Abdômen com dez segmentos, o segmento X projetando-se sobre o edeago, este desprovido de parâmeros.

Todas as fêmeas de Strepsiptera são neotênicas e vivíparas (Figs 30.10-11). Na família Mengenillidae, as fêmeas são de vida livre e possuem uma cabeça diferenciada do tórax, com olhos e antenas, além de pernas e orifício genital, porém são ápteras. Fêmeas da subordem Stylopidia não exibem quaisquer características de um inseto adulto (Figs 30.10-11) e exceto pelo cefalotórax exposto (Fig. 30.11), são internamente como um "saco de ovos". O esperma é inserido pelo macho na abertura de um canal no cefalotórax que é também usado para a saída das larvas de 1º ínstar (planídias). Essa abertura se conecta com o canal situado na superfície ventral do corpo. O canal possui dutos genitais (variáveis em número de acordo com a família) que se conectam com a hemolinfa

Como citar: Kathirithamby, J. 2024. Cap. 30, Strepsiptera Kirby, 1813, pp. 568-574. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c30

Figuras 30.1–3. Strepsiptera machos. **1–2**, Myrmecolacidae, vd e vf; **3**, *Caenocholax* sp., detalhe do olho.

da fêmea, onde os oócitos flutuam livremente. A fertilização se dá através de inseminação hemocélica e a reprodução é por viviparidade hemocélica.

Imaturos. A larva de 1º ínstar em Strepsiptera é uma planídia de vida livre e corresponde ao estádio que procura o hospedeiro. A superfície ventral de seu corpo é distintamente serreada, supostamente para se prender no hospedeiro. A região ventral da cabeça é recoberta por microtríquias com margens serreadas e franjadas. Os esternos intercoxais também possuem margens posteriores serreadas (Pohl & Beutel 2004). A cabeça possui mandíbulas, maxilas e lábio. As pernas são delgadas, com os tarsos possuindo um artículo, desprovido de garras, e modificados ventralmente como almofadas adesivas. Os tarsos do protórax e do mesotórax são semelhantes entre si e diferentes daqueles do metatórax.

Ao penetrar no hospedeiro, a planídia sofre muda para uma larva ápoda de 2º ínstar. Os sexos não são distintos nessa fase. No 3º ínstar, os machos possuem três pares de falsas pernas e uma cabeça globosa, ao passo que as fêmeas têm a região anterior arredondada e um abdômen afilado. No final do 4º ínstar, a cabeça globosa tanto do macho quanto da fêmea desenvolve mandíbulas que são usadas para expor a região anterior do corpo através da cutícula do hospedeiro. Em Stylopidia, após a extrusão, a região anterior do macho sofre esclerosação e forma a capa pupal (cefaloteca); na fêmea, a região anterior forma o cefalotórax, contendo a abertura do canal de passagem das larvas. O macho passa para a fase pupal no hospedeiro vivo e emerge empurrando a capa pupal; a fêmea permanece como endoparasitoide e não passa pela fase pupal, sendo que apenas a região do cefalotórax sofre uma transformação metamórfica (Erezyilmaz *et al*. 2014; Chafino *et al*. 2018). Após ser inseminada pelo macho, os embriões se desenvolvem dentro da fêmea por viviparidade.

Na subordem Mengenillidia, no final do 4º ínstar tanto machos quanto fêmeas saem do hospedeiro para o estágio pupal externamente. No estágio pupal ambos os sexos possuem boca, pernas e segmentação abdominal.

Biologia. Exceto pela subordem Mengenillidia, cujas fêmeas adultas também são de vida livre, há apenas duas fases de vida livre em Strepsiptera: o macho adulto e a planídia (larva de 1º ínstar). As planídias saem da fêmea vivípara (Fig. 30.12) e correspondem ao estádio que busca o hospedeiro. Elas possuem o corpo segmentado, com diferenciação da cabeça e tórax, e saem em busca da ninfa ou larva do hospedeiro. Ao entrarem no corpo do hospedeiro, elas sofrem muda para o 2º ínstar, dando origem a uma larva ápoda, exibindo assim estágios larvais hipermetamórficos (Kathirithamby 1989, 1991, 1993, 2018; Kinzelbach 1971). Planídias da família Stylopidae foram registradas entrando em ovos de seus hospedeiros endopterigotos (Linsley & MacSwain 1957; Maeta *et al*. 2001; Hughes *et al*. 2003). Planídias de *Stichotrema dallatorreanum* Hofeneder foram observadas em Papua-Nova Guiné entrando no hospedeiro pelo tarso. Após a entrada, elas sofrem muda para uma larva ápoda de 2º ínstar e sobem por dentro da tíbia e fêmur até atingirem o abdômen do hospedeiro (Kathirithamby 2001).

As larvas de Strepsiptera sofrem mudança de estágio de um modo atípico, em que a apólise não é seguida da ecdise (Kathirithamby *et al.* 1984). Há três ínstares larvais adicionais após o estágio de planídia. No final do 4º ínstar, o macho expõe a região anterior (cefaloteca) através da cutícula do hospedeiro e entra na fase pupal, ao passo que a fêmea expõe o cefalotórax e torna-se um adulto neotênico, sem passar pelo ínstar pupal (Kathirithamby 2000; Erezyilmaz *et al*. 2014).

Ao final do período pupal, o macho emerge como um adulto de vida livre e sai em busca de uma fêmea. O macho adulto tem uma vida muito curta, de apenas 5-6 horas. Após a inseminação da fêmea, através do canal de passagem das larvas, o macho morre quase imediatamente. A fêmea vivípara possui uma fecundidade muito alta e produz grande número de planídias, de 3.000 a 750.000, que se desenvolvem dentro do seu corpo. As planídias emergem pela abertura do canal no cefalotórax e saem em busca de novos hospedeiros (Fig. 30.12).

Classificação. Strepsiptera é um grupo monofilético. Kinzelbach (1971, 1978) dividiu a ordem em duas subordens (Mengenillidia e Stylopidia), e nove famílias baseado em uma abordagem Hennigiana usando caracteres morfológicos de adultos (principalmente machos) (Fig.30.13). A primeira análise filogenética molecular dos Strepsiptera revelou que a subordem Mengenillidia é grupo-irmão dos demais clados de Stylopidia. Os Stylopidia, os quais possuem muitas características derivadas, formam um grupo monofilético, contendo a família Corioxenidae e a infraordem Stylopiformia, que por sua vez inclui as outras sete famílias viventes de Strepsiptera (McMahon *et al.* 2011). Estes resultados corroboram estudos prévios (Kinzelbach 1971; Kathirithamby 1989; Pohl & Beutel 2005). A subordem Mengenillidia não está presente na região Neotropical, inclusive na Mesoamérica. Os Stylopidia contêm oito famílias recentes e diferem de Mengenillidia por apresentarem fêmeas que, durante o estágio neotênico, permanecem como endoparasitoides, exceto pelo cefalotórax exposto.

As sete famílias de Strepsiptera presentes no Brasil estão indicadas com o número de espécies entre parênteses.

Incertae Sedis
Bahiaxenidae (1)

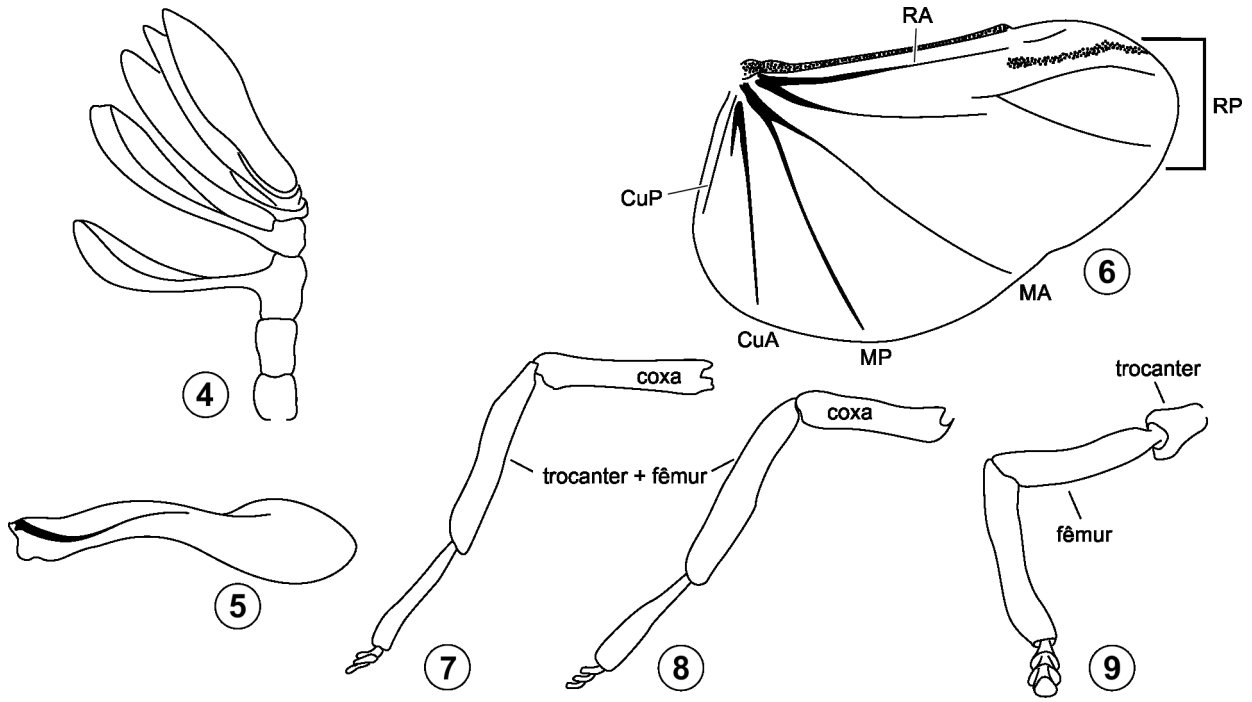
Subordem Mengenillidia
Mengenillidae

Subordem Stylopidia
Corioxenidae (2)
Myrmecolacidae (4)
Lychnocolacidae
Stylopidae (3)
Xenidae (18)
Bohartillidae
Elenchidae (1)
Halictophagidae (6)

Relações filogenéticas. As relações dentro de Strepsiptera (Fig. 30.13) mostram que Mengenillidia (*Mengea* Grote, *Mengenilla* Hofeneder, *Eoxenos* Peyerimhoff, *Congoxenos* Kinzelbach, *Trilineatoxenos* Carvalho e *Bahiaxenos* Bravo, Pohl, Silva-Neto & Beutel) é considerada grupo-irmão de Stylopidia. *Mengea* (Mengeidae) é um táxon fóssil descrito do âmbar báltico (Menge 1866; Kulicka 1979). Com a inclusão do fóssil *Protoxenos janseni* Pohl, Beutel & Kinzelbach do âmbar báltico, as relações na base de Strepsiptera e a monofilia de Mengenillidia não foram confirmadas (Pohl *et al.* 2005). Uma relação de grupo-irmão entre *Protoxenos* Pohl, Beutel & Kinzelbach e todos os demais subgrupos e entre *Mengea* e os Strepsiptera viventes (Fig. 30.14), foi bem suportada pelas análises (Pohl *et al.* 2005). O gênero fóssil *Cretostylops* Grimaldi & Kathirithamby (Grimaldi *et al.* 2005) e Phthanoxenidae (Engel *et al.* 2016) foram descritos do âmbar birmano, do Cretáceo. Análises filogenéticas confirmaram a posição basal de *Cretostylops*, porém menos do que *Protoxenos.* A ordem Strepsiptera tem sido posicionada prevalentemente como grupo irmão de Diptera ou de Coleoptera, sendo que a posição de grupo-irmão de Coleoptera tem suporte na evidência molecular (Niehuis *et al.* 2012; Boussou *et al.* 2014).

Importância. Algumas espécies de Strepsiptera parasitam outros insetos que são pragas de culturas agrícolas, porém nada se conhece nesse sentido no Brasil. No México, *Halictophagus naulti* Kathirithamby & Moya-Raygoza (Halictophagidae) parasita a cigarrinha do milho *Dalbulus maidis* (Delong & Wolcott) (Hemiptera, Auchenorrhyncha), que é vetor de três patógenos: o CSS (*corn strut* spiroplasma), causador do enfezamento pálido do milho, o MBS (*maize bushy stunt phytoplasma*), causador do enfezamento vermelho, e o MRF (*maize rayado fine marafivirus*), causador do enfezamento raiado (Kathirithamby & Moya-Raygoza 2000). No sul do Estados Unidos, os machos de *Caenocholax fenyesi texensis* Kathirithamby & Johnston (Myrmecolacidae) parasitam a formiga invasora *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera, Formicidae), considerada uma praga nociva (Kathirithamby & Johnston 1992). Na Europa, *Elenchus tenuicornis* Kirby (Elenchidae) parasita várias espécies de Delphacidae (Hemiptera, Auchenorrhyncha) que são pragas de milho e aveia (Poaceae) (Kathirithamby 1978). No leste e sudeste da Ásia, *Elenchus japonicus* Esaki & Hashimoto (Elenchidae) parasita as cigarrinhas *Nilaparvata lugens* Stål e *Sogatella furcifera* Horváth (Hemiptera, Auchenorrhyncha) que disseminam viroses na cultura do arroz (Kathirithamby 1979). No sul da Índia, *Halictophagus palmae* Kathirithamby & Ponnamma (Halictophagidae) parasitam *Proutista moesta* (Westwood) (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Derbidae), vetor de patógenos para o coco-da-baía, dendê e noz-de-areca (Arecaceae) (Kathirithamby & Ponnamma 2000). Na Papua-Nova Guiné, *Stichotrema dallatorreanum* Hofeneder (Myrmecolacidae) parasita várias espécies de esperanças do grupo "sexava" (Orthoptera, Tettigoniidae), sendo usada como agente de controle biológico (Kathirithamby *et al.* 1998; Solulu *et al.* 1998).

Coleta e fixação. Um exame minucioso das regiões abdominais de insetos hospedeiros pode revelar a presença de machos, com a cefaloteca exposta, ou de fêmeas, com o cefalotórax exposto. Se uma cefaloteca for encontrada em um hospedeiro vivo, este



Figuras 30.4–9. Strepsiptera machos. **4-6**. *Halictophagus araransis* Trois; **4**, antena; **5**, asa anterior; **6**, asa posterior; **7–9**, *H. Iopesi* Oliveira e Kogan; **7**, perna anterior, **8**, perna média; **9**, perna posterior Figuras redesenhadas de Trois (1988).

deve ser mantido em um frasco com certa umidade e observado com regularidade até a emergência do macho adulto.

Armadilhas Malaise e luminosas capturam machos e hospedeiros parasitados por fêmeas. O material coletado deve ser colocado em álcool 95% o mais rapidamente possível e mantido preferencialmente sob refrigeração, podendo assim ser usado tanto para identificação morfológica quanto para extração de DNA.

Chave para famílias de Strepsiptera encontradas no Brasil (machos adultos)

1. Tarsos pentâmeros e pretarso com um par de garras bem desenvolvidas **2**

— Tarsos 2–5 articulados (dímeros, trímeros, tetrâmeros ou pentâmeros) e pretarso sem garras, máculas sensoriais ausentes; ou se tarsos pentâmeros então pretarso com um par de garras muito delicadas; ou com uma garra e provido de máculas sensoriais **4**

2(1). Antena com 8 artículos; mandíbulas grandes e robustas, de formato triangular, com uma base larga e exibindo aspecto mastigatório; trocanter e fêmur anteriores fundidos ..... **Bahiaxenidae**

— Antena com 6 ou 7 artículos; mandíbulas, quando presentes, pequenas, delgadas e laminares **3**

3(2). Mandíbulas ausentes; tarsos tetrâmeros ou pentâmeros, pretarso com um par de garras ou com uma garra, ou tarsos tetrâmeros e pretarso desprovido de garras; antena com 5, 6 ou 7 artículos, com flabelo nos artículos III e IV ou III, IV e V ..... **Corioxenidae**

— Mandíbulas presentes, delgadas e laminares; tarsos dímeros, trímeros ou tetrâmeros, pretarso desprovido de garras; antena com 4 a 7 artículos, com flabelo apenas nos artículos III ou IV, ou III e IV, ou III, IV e V, ou III, V e VI, ou III a -VI ... **4**

4(1, 3). Tarsos trímeros ..... **Halictophagidae**

— Tarsos dímeros ou tetrâmeros **5**

5(4). Tarsos dímeros; antena com 4 artículos ..... **Elenchidae**

— Tarsos tetrâmeros; antena com 4 a 7 artículos **6**

6(5). Antena com 6 artículos, metatórax com esclerito subalar em forma de colher ..... **Stylopidae**

— Antena com 4 ou 7 artículos, metatórax sem esclerito subalar em forma de colher **7**

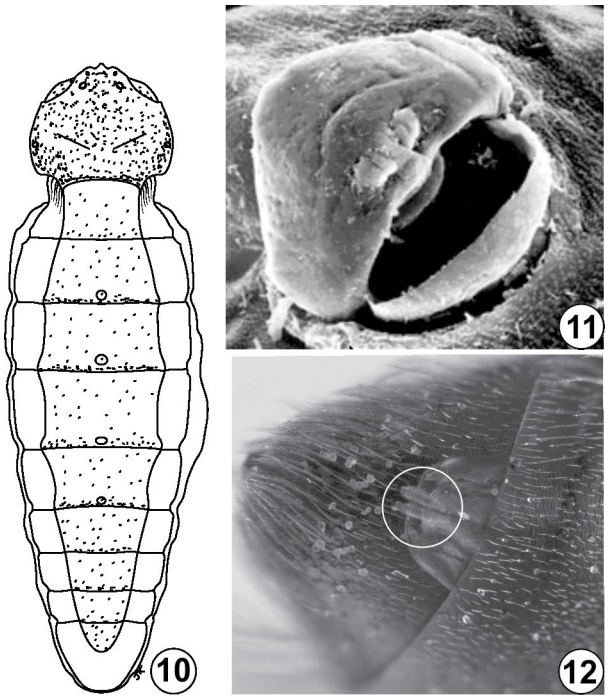
7(6). Antena com 4 artículos ..... **Xenidae**

— Antena com 7 artículos ..... **Myrmecolacidae**

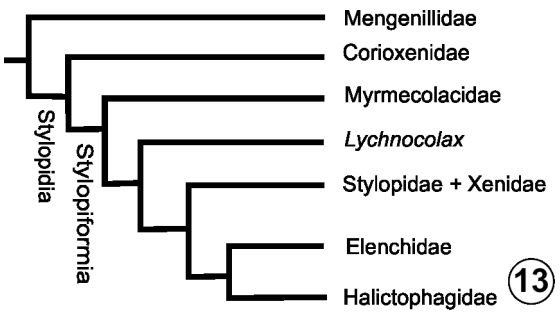
Bahiaxenidae. Foi descrita com base em uma espécie, *Bahiaxenos relictus* Bravo, Pohl, Silva-Neto & Beutel, conhecida por um macho apenas. É a única família no Novo Mundo que não pertence à subordem Stylopidia. Foi coletada na Bahia com armadilha luminosa (Bravo *et al*. 2009). O hospedeiro é desconhecido.

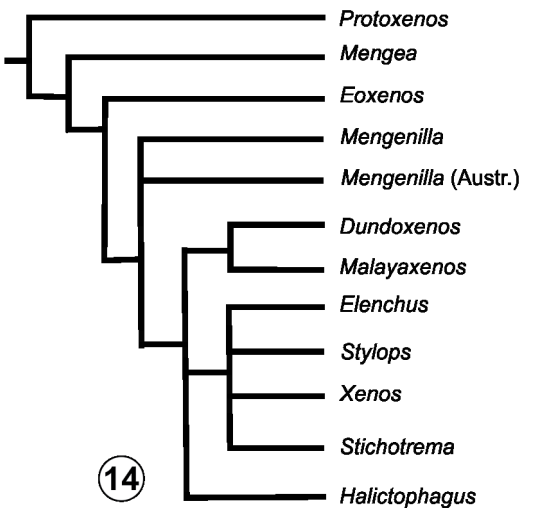
Corioxenidae. Os hospedeiros são Hemiptera, Heteroptera: Cydnidae, Blissidae, Pentatomidae, Lygaeidae). No Brasil, estão presentes duas espécies de *Triozocera* Pierce, para as quais tanto a fêmea quanto o hospedeiro não são conhecidos (Tab. 30.1).

Elenchidae. Todas as espécies conhecidas parasitam Hemiptera, Auchenorrhyncha, Delphacidae, Dictyopharidae, Eurybrachidae, Flatidae (Kathirithamby 2018). Há apenas uma espécie no Brasil, *Elenchus globulosus* Trois, e que se assemelha morfologicamente às espécies de *Elenchus* Curtis da América Central. O hospedeiro é *Liburnia* sp. (Delphacidae).



Figuras 30.10–12. Strepsiptera fêmeas. **10**, fêmea adulta, larviforme, de *Xenos* sp. (Stylopidae); **11**, cefalotórax de Elenchidae; **12**, Stylopidae protraída entre os tergos do hospedeiro (abelha) com duas larvas de primeiro ínstar (planídia) saindo pela abertura bucal (círculo).





Figuras 30.13-14. Hipóteses de afinidades entre os grupos internos de Strepsiptera. **13**, **m**odificado de McMahon *et al*. (2011); **14**. modificado de Pohl *et al*. (2005).

Halictophagidae. Os hospedeiros dessa família são Blattaria (baratas): Blattidae, Ectobiidae; Hemiptera: Aphorophoridae, Cercopidae, Cicadellidae, Coreidae, Delphacidae, Derbidae, Dictyopharidae, Eurybrachyidae, Flatidae, Fulgoridae, Lophoidae, Membracidae, Pentatomidae, Psyllidae, Scutelleridae, Tettigometridae, Tropiduchidae; Diptera: Tephritidae; Orthoptera: Mogoplistidae, Tridactylidae, Trigonidiidae) (Kathirithamby 2018). Até o momento, uma espécie de *Coriophagus* Kinzelbach e cinco espécies de *Halictophagus* Curtis foram registradas para o Brasil (Tab. 30.1), duas das quais são conhecidas apenas de machos e as outras três de machos, fêmeas e hospedeiros (Oliveira & Kogan 1959, 1960; Luna de Carvalho 1978; Trois 1988).

Myrmecolacidae. Os machos dessa família parasitam formigas, enquanto as fêmeas parasitam Orthoptera: Gryllidae, Tettigoniidae, Trigonidiidae e Mantodea: Hymenopodidae (como Mantidae) (Ogloblin 1939; Kathirithamby & Hamilton 1992). No Brasil, estão presentes três gêneros, *Caenocholax* Pierce, *Stichotrema* Hofeneder e *Myrmecolax* Westwood. Em *Caenocholax*, *C. brasiliensis* Oliveira & Kogan foi sinonimizada com *C. fenyesi sensu lato* por Kathirithamby & Johnston (2004). Este é o único gênero de Myrmecolacidae encontrado em abundância no Brasil e na região Neotropical de modo geral (Kathirithamby, dados não publicados). Não há registros de hospedeiros e de fêmeas de *Caenocholax fenyesi sensu lato* conhecidos para o Brasil. É possível que represente um complexo de espécies crípticas como verificado para a fauna do México e América Central por Hayward *et al*. (2011). Seria necessária uma caracterização molecular para verificar o status desse grupo de espécies no Brasil. Oliveira & Kogan (1959) descreveram *Caenocholax beckeri* e *C. wygodzinskyi*, ambas atualmente em *Stichotrema*, *S. beckeri* e *S. wygodzinskyi* foram sinonimizada sob *S. beckeri* por Luna de Carvalho (1978). Não se conhecem os hospedeiros e nem fêmeas para as espécies da região Neotropical.

Recentemente, um exemplar de mantódeo do gênero *Stagmatoptera* Burmeister, coletado no Rio Grande do Norte por Herbert Andrade e Ricardo Andreazze, continha duas fêmeas de *Myrmecolax* Westwood. Esse registro das duas fêmeas, juntamente com as planídias, foi atribuído à *M. incautus* Oliveira & Kogan por Kathirithamby *et al*. (2010) por comparação de sequências dos genes CO1 e 18S dessas fêmeas com as de machos obtidos a partir de formigas Ponerinae da Guiana Francesa. Trata-se também da descrição da fêmea neotênica e da planídia de material obtido no Brasil, além do registro dos hospedeiros dimórficos para macho e fêmea de *M. incautus*, bem como do comportamento de formigas estilopizadas (Kathirithamby *et al*. 2010).

Stylopidae. Esta é uma das maiores famílias de Strepsiptera que tem como hospedeiro os Hymenoptera, Apidae. Os machos possuem antenas com 4 a 6 artículos e tarsos tetrâmeros; as fêmeas possuem um cefalotórax achatado, com 2 a 5 aberturas genitais. Duas espécies de *Halictoxenos* Pierce e uma de *Crawfordia* Pierce foram registradas no Brasil (Tab. 30.1).

Xenidae. Trata-se da família mais diversa de Strepsiptera e, também, parasitam apenas Hymenoptera: Sphecidae e Vespidae. Os machos possuem antenas com quatro artículos. A fauna brasileira contém 13 espécies de *Xenos* Rossi, parasitas de vespídeos sociais, quatro espécies de *Paraxenos* Saunders, parasitas de Sphecidae e uma espécie de *Pseudoxenos* Saunders, parasitas de Vespidae (Brèthes 1923; Luna de Carvalho 1978; Oliveira & Kogan 1959, 1962, 1963; Trois 1982, 1984a,b). Estudos conduzidos no Brasil por Torres *et al*. (2016) com *Polistes ferreri* Saussure revelaram que as fêmeas endoparasitoides de *Xenos* presentes no abdômen de fêmeas de *Polistes* Latreille causaram aumento no tamanho do hospedeiro e mudanças no seu perfil químico cuticular. Oliveira *et al*. (2020) publicaram o primeiro registro de *Pseudoxenos* parasitando a vespa *Pachodynerus grandis* Willink & Roig-Alsina no Brasil e forneceram uma lista mundial de *Pseudoxenos* e seus hospedeiros da subfamília Eumeninae (Vespidae).

Nota. Este texto foi traduzido do original em inglês por Gabriel A. R. Melo. Partes do texto em português da 1ª. edição foram utilizadas como base para a tradução. As omissões na lista de espécies registradas para o Brasil foram complementadas pelos editores José Albertino Rafael e Gabriel A. R. Melo com base no trabalho de Cook (2019).

Referências bibliográficas

Boussau, B.; Z.F. Walton; J.A. Delgado *et al.* 2014. Strepsiptera phylogenomics and the long branch attraction problem. **PlosOne** 9: e107709.

Bravo, F.; H. Pohl; A. Silva-Neto; & R.G. Beutel 2009. Bahiaxenidae, a "living fossil" and a new family of Strepsiptera (Hexapoda) discovered in Brazil. **Cladistics** 25: 614–623.

Brèthes, J. 1923. Primera contribución para el conocimiento de los "Strepsiptera" argentinos. **Revista de la Facultad de Agronomia de la Universidad de La Plata** 15: 41–56.

Chafino, S.; D. López-Escardó & B. Benelli *et al*. 2018. Differential expression of the adult specifier E93 in the strepsipteran *Xenos vesparum* Rossi suggests a role in female neoteny. **Scientific Reports** 8: 14176. DOI:10.1038/s41598-018-32611-y

Cook, J.L. 2019. Annotated catalog of the order Strepsiptera of the world. **Transactions of the American Entomological Society** 144: 121–267

Engel, M.S.; D. Huang; L.C.V. Breitkreuz *et al.* 2016. A new twisted-wing parasitoid from mid-Cretaceous amber of Myanmar (Strepsiptera). **Cretaceous Research** 58: 160–167.

Erezyilmaz, D.F.; A. Hayward; Y. Huang *et al*. 2014. Expression of the pupal determinant *broad* during metamorphic and neotenic development of the strepsipteran *Xenos vesparum* Rossi. **PLOS One** 9: e93614, 8 pp.

Grimaldi, D.; J. Kathirithamby & V. Schawaroch 2005. Strepsiptera and triungula in Cretaceous amber. **Insect Systematics and Evolution** 36: 1–20.

Hayward, A.; D.P. McMahon & J. Kathirithamby 2011. Cryptic diversity and female host specificity in a parasitoid where the sexes utilize hosts from separate orders. **Molecular Ecology** 20: 1508–1528.

Hoffmann, R.M. 1914. Ueber eigenartige Middbildunfen an Strepsipteren Triunguliniformen, sowie Diagnose einer neuen Strepsipteren. **Zoologischer Anzeiger** 45: 99–106.

Hughes, D.P.; L. Beani; S. Turillazzi & J. Kathirithamby 2003. Prevalence of the parasite Strepsiptera in *Polistes* as detected by dissection of immatures. **Insectes Sociaux** 50: 62–68.

Kathirithamby, J. 1978. The effects of stylopisation on the sexual development of *Javesella dubia* (Kirschbaum) (Homotera: Delphacidae). **Biological Journal of the Linnean Society** 10: 163–179.

Kathirithamby, J. 1979. The effects of stylopisation in two species of planthoppers in the Krian District, West Malaysia (Homoptera: Delphacidae). **Journal of Zoology** 187: 393–-401.

Kathirithamby, J. 1989. Review of the order Strepsiptera. **Systematic Entomology** 14: 41–92.

Kathirithamby, J. 1991. Strepsiptera, Chapter 36, pp. 684-695. *In*: I.D. Naumann *et al.* (eds). **The Insects of Australia. A textbook for students and research workers.** CSIRO, Melbourne University Press, 2ª ed., vol. 2, pp: 543–1137.

Kathirithamby, J. 1993. Strepsiptera of Panama and Mesoamerica, Chapter 27, pp. 421-431. *In*: D. Quintero & A. Aiello (eds). **Insects of Panama and Mesoamerica: Selected Studies.** Oxford University Press, 692 pp.

Kathirithamby, J. 2000. Morphology of the female Myrmecolacidae (Strepsiptera) including the *apron*, and an associated structure analogous to the peritrophic matrix. **Zoological Journal of the Linnean Society** 128: 269–287.

Kathirithamby, J. 2001. Stand tall and they still get you in your Achilles footpad. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 268: 2287–2289.

Kathirithamby, J. 2018. Biodiversity of Strepsiptera. *In*: R.G. Foottit & P.H. Adler (eds). **Insect Biodiversity: Science and Society**. Vol. 2. Chichester, UK, Wiley.

Kathirithamby, J. 2019. Catalogue of Life. <http://www.catalogueoflife.org/col/details/database/id/103>

Kathirithamby, J. & W.D. Hamilton 1992. More covert sex. The elusive females of Myrmecolacidae. **Trends in Ecology and Evolution** 7: 349–351.

Kathirithamby, J. & J.S. Johnston 1992. Stylopization of *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) by *Caenocholax fenyesi* (Strepsiptera: Myrmecolacidae) in Texas. **Annals of the Entomological Society of America** 85: 293–297.

Kathirithamby, J. & G. Moya-Raygoza 2000. *Halictophagus naulti* sp. nov. (Strepsiptera, Halictophagidae), a new species parasitic in the corn leafhopper *Dalbulus maidis* (Homoptera: Cicadellidae) from Mexico. **Annals of the Entomological Society of America** 93: 1039–1044.

Kathirithamby, J. & V.K. Ponnama 2000. *Halictophagus palmi* sp. nov. parasitic in *Proutista moesta* (Westwood) a vector of phytoplasma of palms in India. **Journal of Southeast Asian Natural History** 5: 101–105.

Kathirithamby, J. & J.S. Johnston 2004. The discovery after 94 years of the elusive female of a myrmecolacid (Strepsiptera), and the cryptic species of *Caenocholax fenyesi* Pierce sensu lato. **Proceedings of the Royal Society of London** B (Suppl. 3) 271: S5–S8.

Kathirithamby, J.; D.S. Smith; M. Lomas & B.M. Luke 1984. Apolysis without ecdysis in larval development of a strepsipteran, *Elenchus tenuicornis* (Kirby). **Zoological Journal of the Linnean Society** 82: 335–343.

Kathirithamby, J.; S. Simpson; T. Solulu & R. Caudwell 1998. Strepsipterans as model bio-control agents. **International Journal of Pest Management** 44: 127–133.

Kathirithamby, J.; A. Hayward; D.P. McMahon *et al.* 2010. Conspecifics of a heterotrophic heteronomous species of Strepsiptera (Insecta) are matched by molecular characterization. **Systematic Entomology** 35: 234–242.

Kinzelbach, R.K. 1971. Morphologische Befunde an Fächerflünglern und ihre phylogenetische Bedeutung (Insecta: Strepsiptera). **Zoologica** 119: 1–256.

Kinzelbach, R.K. 1978. Strepsiptera. **Die Tierwelt Deutschlands** 65, 166 pp.

Kogan, M. 1958. A new species of the genus *Triozocera* Pierce from Brazil (Mengeidae, Strepsiptera). **Studia Entomologica** 1: 421–426.

Kogan, M. 2012. Two new species of Halictophagidae (Insecta: Strepsiptera) from the Brazilian Amazon Basin. **Zootaxa** 3517: 79–87.

Kogan, M. & S.J. de Oliveira 1966. Brazilian Xenidae parasitizing "*Polybia*" wasps, with the description of a new genus and six new species (Insecta, Strepsiptera). **Revista Brasileira de Biologia** 26: 345–360.

Kulicka, R. 1979. *Menge mengei* sp. n. from the Baltic amber. **Proceedings of the Muzeum Ziemi PAN (Polska Akademia Nauk)** 32: 109–112.

Linsley, E.G. & J.W. MacSwain 1957. Observations on the habits of *Stylops pacificus* Bohart. **University of California Publications in Entomology** 11: 395–430.

Luna de Carvalho, E. 1973. Estudo sobre o "Mantidoxenos argentinus" (*Myrmecolax ogloblini*) nom. nov. (Insecta, Strepsiptera, Myrmecolacidae). **Ciência Biológica (Portugal)** 1: 51–56.

Luna de Carvalho, E. 1978. Contribution à l'étude des Strepsiptères du Brésil. **Revue Suisse de Zoologie** 85: 353–360.

McMahon, D.P.; A. Hayward & J. Kathirithamby 2011. The first molecular phylogeny of Strepsiptera (Insecta) reveals an early burst of molecular evolution correlated with the transiction to endoparasitism. **PLosOne** 6(6): e21206

Maeta, Y.; K. Goukon; K. Kitamura & M. Ryoichi 2001. Factors that determine the positions where *Pseudoxenos iwatai* Esaki (Strepsiptera, Stylopidae) extrudes from the host abdomen. **Tijdschrift voor Entomologie** 144: 203–215.

Menge, A. 1866. Uber ein Rhipidopteron und einige Helminthen im Bernstein. **Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Danzig** 2: 1–8.

Niehuls, O.; G. Hartig; S. Grath *et al*. 2012. Genomic and morphological convergence to resolve the enigma of Strepsiptera. **Current Biology** 22: 1–5.

Ogloblin, A.A. 1939. The Strepsiptera parasites of ants. **International Congress of Entomology, Berlin (1938)**, 2: 1277–1284.

Oliveira, L.A.; L.F.L. Barbosa; L.R. de Oliveira; M.C.S.A. Pereira & M.G. 2020. New records of interaction between *Pseudoxenos* (Strepsiptera) and the solitary wasp *Pachodynerus grandis* in Brazil (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae) with an updated worldwide checklist of eumenine host species of *Pseudoxenos.* **Zootaxa** 4748: 141–152

Oliveira, S.J. & M. Kogan 1959. A contribution to the knowledge of the Brazilian Strepsiptera (Insecta). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 57: 219–233.

Oliveira, S. J. & M. Kogan 1960. New records about Brazilian Strepsiptera. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 58: 183–187.

Oliveira, S.J. & M. Kogan 1962. Brazilian Strepsiptera (Insecta) parasitizing Vespidae, with the description of three new species of *Xenos* Rossius, 1793 (Stylopidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 60: 1–11.

Oliveira, S.J. & M. Kogan 1963. A new species of *Pseudoxenos* Saunders, 1872, and a new record of *Myrmecolax incautus* Oliveira & Kogan, 1959 (Strepsiptera, Insecta). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 61: 351–355.

Pix, W.; G. Nalbach & J. Zeil 1993. Strepsipteran forewings are haltere-like organs of equilibrium. **Naturwissenschaften** 80: 371–374.

Pohl, H. & R.G. Beutel 2004. Fine structure of adhesive devices of Strepsiptera (Insecta). **Arthropoda Structure and Development** 33: 33–43.

Pohl, H. & R.G. Beutel 2005. The phylogeny of Strepsiptera (Hexapoda). **Cladistics** 21(4): 328–374.

Pohl, H.; R.G. Beutel & R.K. Kinzelbach 2005. Protoxenidae fam. n. from Baltic amber –"a missing link". *In*: Strepsipteran Phylogeny. **Zoologica Scripta** 34: 57–69.

Smith, D.S. & J. Kathirithamby 1984. A typical 'fibrilla' flight muscles in Strepsiptera. **Tissue & Cell** 16: 929–941.

Solulu, T.; S.J. Simpson & J. Kathirithamby 1998. The effect of strepsipteran parasitism on a tettigoniid pest of oil palm in Papua New Guinea. **Physiological Entomology** 23: 388–398.

Torres Oliveira, V.O.; E.R.P. Soares; L.D. Lima; S.M. Lima; L.H.C. Andrade & W.F. Antonialli-Junior 2016. Morphophysiological and cuticular chemical alterations caused by *Xenos* entomophagous endoparasites in the social wasp *Polistes ferreri* (Hymenoptera, Vespidae). **Parasitology** 1939–1944

Trois, C.A.C. 1982a. Strepsiptera brasileiros. I. Uma nova espécie do gênero *Elenchus* Curtis, 1832 (Elenchidae, Insecta). **Iheringia** 61: 119–124.

Trois, C.A.C. 1982b. Contribuição para o conhecimento do gênero *Halictoxenos* Pierce 1908 (Stylopidae, Strepsiptera, Insecta). **Iheringia, Zoologia** 61: 91–96.

Trois, C.A.C. 1984a. Strepsiptera brasileiros: II. Nova espécie de *Paraxenos* Saunders, 1872 e a descrição do macho de *Brasixenos bahiensis* Kogan & Oliveira, 1966 (Insecta, Stylopidae). **Iheringia, série Zoologia** 64: 15–21.

Trois, C.A.C. 1984b. Strepsiptera brasileiros: III. Duas novas espécies de Stylopidae (Insecta) parasitas de Vespidae (Insecta, Hymenoptera). **Iheringia, série Zoologia** 64: 23–27.

Trois, C.A.C. 1988. Strepsiptera brasileiros. IV. Contribuição ao conhecimento dos Halictophagidae. **Revista Brasileira de Zoologia** 15: 465–477.

Tabela 30.1. Lista de Strepsiptera registrados para o Brasil e seus hospedeiros.

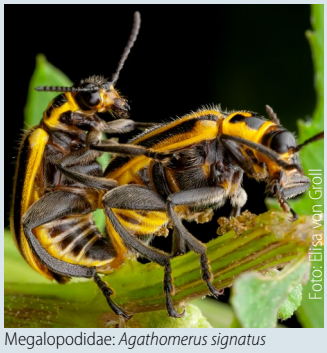
Família	Espécie	Estágios/ sexos conhecidos	Hospedeiro
Bahiaxenidae	*Bahiaxenos relictus* Bravo *et al*.	macho	Desconhecido
Corioxenidae	*Triozocera buehrheimi* Kogan & Cook	macho	Desconhecido
	Triozocera paulistana Kogan	macho	Desconhecido
Elenchidae	*Elenchus globulosus* Trois	macho	*Liburnia* sp. (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Delphacidae)
Halictophagidae	*Coriophagus jennyae* Kogan	macho	Desconhecido
	Halictophagus ararensis Trois	macho	Desconhecido
	Halictophagus besucheti Luna de Carvalho	macho	Desconhecido
	Halictophagus lappidae Oliveira & Kogan	macho, fêmea	*Lappida armata* Melichar (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Dictyopharidae)
	Halictophagus lopesi Oliveira & Kogan	macho, fêmea	*Nersya florens* Stal (Hemiptera, Auchenorrhyncha, Dictyopharidae)
	Halictophagus urucui Kogan	macho	Desconhecido
Myrmecolacidae	*Caenocholax fenyesi* Pierce	macho	Desconhecido
	Myrmecolax incautus Oliveira & Kogan	macho, fêmea	Macho: *Pachycondyla verenae*, *P. apicalis* (Hymenoptera, Formicidae). Fêmea: *Stagmatoptera* sp. (Mantodea, Mantidae)
	Myrmecolax oglobini Luna de Carvalho (*)	fêmea, planídia	*Acantiotespis maculatus* (Saussure) (Mantodea, Hymenopodidae)
	Stichotrema beckeri (Oliveira & Kogan)	macho	Desconhecido
Stylopidae	*Crawfordia lopesi* Kogan	fêmea	*Psaenythia bergii* Holmberg (Hymenoptera, Apidae, Andreninae)
	Halictoxenos cupreolae Trois	fêmea	*Augochloropsis cupreola* (Cockerell) (Hymenoptera, Apidae, Halictinae)
	Halictoxenos proditus Trois	fêmea	*Augochloropsis* sp. (Hymenoptera, Apidae, Halictinae)
Xenidae	*Paraxenos bucki* Trois	fêmea	*Ammophila* sp. (Hymenoptera, Sphecidae)
	Paraxenos inclusus (Oliveira & Kogan)	fêmea, planídia	*Ammophila* sp. (Hymenoptera, Sphecidae)
	Paraxenos piercei (Brèthes) (*)	fêmea	*Isodontia costipennis* (Spinola) (Hymenoptera, Sphecidae)
	Paraxenos westwoodii (Templeton)	fêmea, larva	*Sphex ichneumoneus* (Linnaeus) (Hymenoptera, Sphecidae)
	Pseudoxenos itatiaiae Trois	fêmea	*Montezumia bruchii* Brèthes (Hymenoptera, Vespidae)
	Xenos acinctus (Kogan & Oliveira)	fêmea, larva	*Polybia* sp. (Hymenoptera, Vespidae)
	Xenos araujoi Oliveira & Kogan	fêmea, larva	*Apoica pallens* (Fabricius) (Hymenoptera, Vespidae)
	Xenos bahiensis (Kogan & Oliveira)	fêmea, larva	*Polybia ignobilis* (Haliday) (Hymenoptera, Vespidae)
	Xenos bohlsi Hoffmann	fêmea	*Polistes canadensis* (Linnaeus) (Hymenoptera, Vespidae)
	Xenos bonairensis Brèthes	macho, fêmea	*Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae)
	Xenos brasiliensis (Kogan & Oliveira)	fêmea, larva	*Polybia sericea* (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae)
	Xenos fluminensis (Kogan & Oliveira	macho, fêmea, larva	*Mischocyttarus socialis* (Saussure); *Polybia atra* (Saussure) (Hymenoptera, Vespidae)
	Xenos hospitus Oliveira & Kogan	fêmea, larva	*Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae)
	Xenos indespectus Oliveira & Kogan	macho	*Polybia occidentalis* (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae
	Xenos myrapetrus (Trois)	macho, fêmea	*Polybia paulista* Ihering (Hymenoptera, Vespidae)
	Xenos occidentalis (Kogan & Oliveira)	macho	*Polybia occidentalis* (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae
	Xenos rostratus Trois	fêmea	*Polistes billardieri ruficornis* Saussurre; *P. billardieri biglumoides* Ducke (Hymenoptera, Vespidae)
	Xenos zilkani (Kogan & Oliveira)	macho	*Polybia tinctipennis* Fox (Hymenoptera, Vespidae)

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 31
COLEOPTERA LINNAEUS, 1758

Brentidae: *Brentus vulneratus*

Endomychidae: *Stenotarsus* sp.



Megalopodidae: *Agathomerus signatus*

Lampyridae: Aspisoma sp.

Sônia A. Casari USP, Museu de Zoologia, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0003-4895-6709

Gabriel Biffi USP, Museu de Zoologia, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0001-7532-3822

Sergio Ide Instituto Biológico, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0002-9374-138X

Etimologia. Do grego *koleos* = bainha, estojo + *pteron* = asa, em referência às asas anteriores endurecidas (élitros).

Diagnose. São holometábolos ou endopterigotos. Adultos variam de 0,3 a 200 mm de comprimento, têm grande diversidade na forma, coloração, escultura e comportamento. Corpo muito esclerosado, raramente com membranas intersegmentais expostas. Ocelos raramente presentes. Antena geralmente com 11 antenômeros ou menos, às vezes com 12 ou mais. Peças bucais mandibuladas, geralmente do tipo mastigador, mandíbulas geralmente opostas e movendo-se no plano horizontal (raramente sugadoras ou reduzidas). Protórax bem desenvolvido e livre, articulando-se com pterotórax (meso+metatórax). Mesoscutelo (ou escutelo) relativamente pequeno e geralmente visível entre as bases dos élitros. Asa mesotorácica (anterior) engrossada e endurecida (élitro). Asa metatorácica (posterior) geralmente presente, membranosa, e em repouso permanece dobrada embaixo do élitro. Esternitos abdominais visíveis (ventritos) geralmente mais esclerosados que os tergitos. Cerco ausente. Terminália geralmente invaginada no ápice do abdômen.

Introdução. Os membros da Ordem Coleoptera são conhecidos popularmente como besouros. Diferentes famílias são conhecidas por nomes populares particulares para cada região. Com distribuição cosmopolita, a ordem constitui o grupo maior e mais diverso de organismos do reino Animal, com cerca de 380 mil espécies descritas (Lawrence & Britton 1994; Ślipiński *et al.* 2011), que representam cerca de 35% do total de insetos. Em termos comparativos, o número de espécies de besouros excede o de plantas vasculares ou de fungos e é cerca de 90 vezes maior que o de mamíferos. São registradas cerca de 188 famílias no Mundo. No Brasil, já foram registradas pouco mais de 33 mil espécies em 115 famílias. Estima-se que o número real de espécies existentes esteja entre 1-12 milhões de espécies no mundo (Erwin 1982), com cerca de 130 mil no Brasil. O fator mais importante no sucesso de Coleoptera parece ser a evolução dos élitros, a forte esclerosação das partes expostas do corpo, presença de criptonefrídeos e especializações relacionadas a fitofagia. O principal efeito dessas estruturas está relacionado à proteção e a melhora nos mecanismos que reduzem a perda de água (Crowson 1981).

O fóssil de besouro mais antigo conhecido (Protocoleoptera) é do Permiano Inferior (ca. 280 milhões), da Eurásia (Lawrence & Britton 1994; Beutel 2005). Uma das últimas análises para datar a idade dos besouros foi realizada por Toussaint *et al.* (2017), baseada nos representantes fósseis de Coleoptera mais antigos (34 fósseis). A análise determinou a origem de Coleoptera no Carbonífero Médio, e das 4 subordens atuais, do Carbonífero Superior para o Permiano Inferior, e a origem de muitos dos principais clados (séries e superfamílias) antecedem a extinção em massa do Permiano Superior. Finalmente, os autores atribuem a origem das grandes famílias fitófagas (Curculionidae, Cerambycidae e Chrysomelidae) durante o Jurássico Superior ao Médio. Essas novas estimativas são consistentes com a última datação das plantas com flores no Jurássico (Bell *et al.* 2010; Clarke *et al.* 2011; Beaulieu *et al.* 2015), e retorna à época das hipóteses antigas de coevolução entre besouros fitófagos e angiospermas (McKenna & Farrel 2009).

Como citar: Casari, S.A.; Biffi, G.; Ide, S. 2024. Cap. 31, Coleoptera Linnaeus, 1758, pp. 575-698. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c31

Esta datação do Carbonífero Médio para a origem de Coleoptera é mais antiga que as estimativas prévias, datadas do Carbonífero Superior (Hunt *et al*. 2007; McKenna & Farrel 2009). Por outro lado, os fósseis de besouro mais antigos, com élitros totalmente desenvolvidos, são conhecidos de depósitos do Permiano Inferior da Alemanha, Rússia, República Tcheca e Estados Unidos da América, datados entre 295–260 Ma (Ponomarenko 1969; Kukalová 1969; Lubkin & Engel 2005; Kirejshuk *et al*. 2014; Beckemeyer & Engel 2018). Isso indica uma lacuna de 35- 40 Ma entre a suposta origem de Coleoptera e o fóssil mais antigo (*Coleopsis archaica* Kirejtshuk, Poschmann, Prokop, Garrouste & Nel, ~295 Ma), o qual é comparável à lacuna entre a estimada origem e o fóssil mais antigo de outras ordens Holometabola.

Atualmente os besouros ocupam todos os hábitats terrestres e de água doce e são muito diversos em tamanho e estrutura. Um dos maiores besouros conhecidos, o Cerambycidae amazônico *Titanus giganteus* (L.), atinge 200 mm e o menor, uma espécie de *Nanosella* Motschulsky (Ptiliidae) da América Central, atinge 0,3 mm de comprimento.

As publicações gerais sobre a fauna de Coleoptera no Brasil restringem-se às obras de Costa Lima (1952, 1953, 1955, 1956a), Guérin (1953), Costa *et al*. (1988) e Costa & Ide (2006). Estas duas últimas tratam das formas imaturas. O livro "The Biology of the Coleoptera" (Crowson 1981) é a obra mais ampla sobre morfologia, biologia, interações ecológicas, evolução e adaptações morfo-fisiológicas dos Coleoptera. A maioria das informações apresentadas a seguir para cada cada família está baseada nos respectivos capítulos da série de livros "Handbook of Zoology: Coleoptera, Beetles" (Beutel & Leschen 2005, 2016, Leschen et al. 2010, Leschen & Beutel 2014).

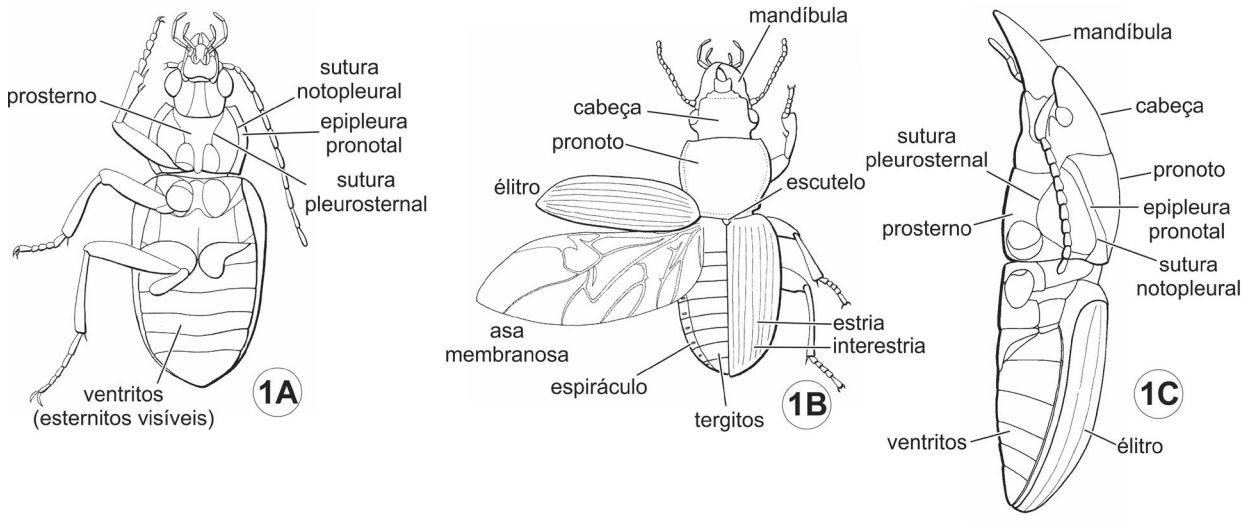
Existem diversos sítios na internet sobre taxonomia, biologia, ecologia e bibliografia em geral ou devotados a grupos específicos: e.g. Maddison (2000), Jameson & Ratcliffe (2005), Coleoptera Home Page (s.d.), The Coleopterist Society (s.d.), Curculionoidea.org (s.d.), entre outros. A descrição da morfologia a seguir foi primariamente baseada em Lawrence & Britton (1991, 1994).

Morfologia (adultos) (adaptado de Lawrence & Britton 1991). Formato oval, elíptico, esférico ou com margens laterais paralelas. O corpo varia desde achatado a muito convexo dorsalmente, e a capacidade de conglobar ocorre em algumas famílias. Superfície dorsal glabra, subglabra ou revestida por cerdas e/ou escamas. Revestimento denso ou composto por poucas cerdas com função sensorial e cerdas de comprimento e espessura variável, eretas ou recumbentes. Tegumento liso ou com esculturação representada por pontuação de diversos tipos, carenas, cristas, costelas e fóveas rasas ou profundas. Superfície ventral, em muitas espécies aquáticas, revestida por áreas hidrófugas opacas, acinzentadas, prateadas, amareladas ou castanhas, denominadas plastrão. Glândulas defensivas eversíveis pares podem ocorrer no pró e metatórax e abdômen.

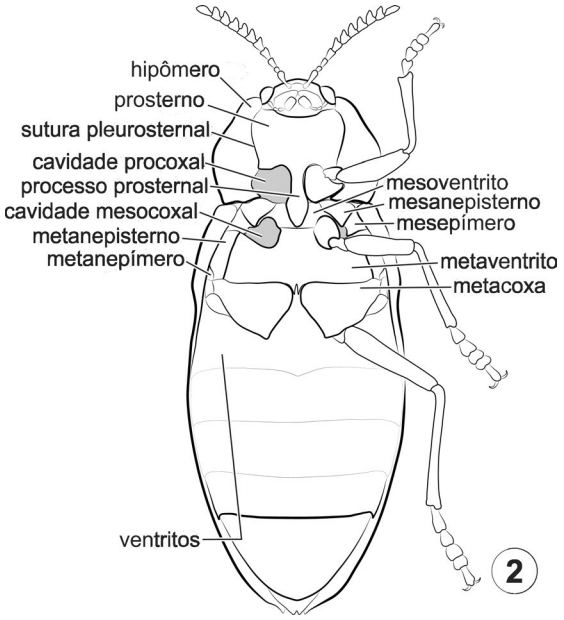
A cabeça (Figs 31.3A–B) é uma cápsula rígida alojada em uma cavidade na região anterior do protórax, visível dorsalmente, ou parcial ou totalmente coberta pelo pronoto. Pode apresentar um estreitamento abrupto logo atrás dos olhos seguido por um alargamento leve, formando um tipo de "pescoço". A junção entre cabeça e protórax é feita pela membrana cervical, que na maioria dos Polyphaga possui um ou dois pares de escleritos cervicais presternais. Esses escleritos estão ausentes nos Archostemata, Myxophaga, Adephaga e nas seguintes famílias de Polyphaga: Anobiidae, Bostrichidae, Tenebrionidae, Salpingidae, Cerambycidae (parte), Chrysomelidae e Curculionidae. Pela posição das peças bucais, a cabeça pode ser prognata, hipognata e raramente opistognata. A fronte, região da cabeça entre os olhos, está limitada anteriormente pelo clípeo (ou epistoma), geralmente separada deste pela sutura frontoclipeal (ou epistomal); a área atrás dos olhos é chamada vértice e raramente é separada por carena. Em muitos táxons, a região frontoclipeal é prolongada, formando um tipo de "bico", denominado rostro, no ápice do qual se encontram as peças bucais (Fig. 31.603). A região frontal pode ter um sulco mediano, que é acompanhado internamente pela endocarena.

A sutura frontoclipeal (ou epistomal) é uma impressão transversal localizada à frente das inserções antenais e atrás das articulações mandibulares, e separa a região anterior da fronte e o clípeo. Pode estar ausente, ser incompleta ou completa.

As inserções antenais são aberturas na região ântero-lateral ou dorsal da cápsula cefálica nas quais se alojam os cônbilos do escapo. Em muitas espécies, formam depressão ou fossa antenal. Geralmente são visíveis, mas em alguns táxons estão encobertas



Figuras 31.1A–C. Coleoptera, morfologia, corpo. Adephaga, Carabidae, vv, vd, vl.



Figuras 31.2. Coleoptera, morfologia, corpo. Polyphaga, Buprestidae, vv.

por projeção da fronte, do clípeo ou por carenas supra-antenais. A extremidade posterior da cabeça, após o vértice e adjacente ao forâmen occipital, é denominada occipício.

A parte da cápsula cefálica, de cada lado, acima e atrás dos olhos é chamada têmpora; abaixo dos olhos, é chamada gena e estende-se para a região ventral, até as suturas gulares, que limitam a gula. As suturas gulares podem ser amplamente separadas (gula larga), aproximadas, (gula estreita), fundidas (gula ausente) ou ausentes. Quando as suturas gulares estão ausentes, as genas estendem-se por toda região ventral posterior da cápsula cefálica. Na região ventral da cabeça de alguns grupos, ocorrem as carenas subgenais que se estendem logo abaixo dos olhos.

O sulco ou cavidade antenal é uma área côncava lisa localizada mesial ou mesoventralmente entre os olhos e as articulações mandibulares ou carenas genais. Em muitos casos, é curto e serve somente para alojar o escapo, mas em algumas espécies é longo e se estende sob os olhos, abrigando diversos antenômeros. Em Curculionoidea, é denominado escrobo; esse termo também é utilizado em Carabidae para denominar um sulco ou depressão na face externa da mandíbula.

Os olhos compostos têm tamanhos e formas muito variadas e, por vezes, são reduzidos ou ausentes. Podem ser emarginados (sinuosos) anteriormente ou parcialmente divididos por um lobo, o **cantus**. Em Gyrinidae (Fig. 31.67) e alguns outros grupos, há uma divisão completa em uma porção superior e uma inferior; a divisão pode ser por faixa cuticular linear, de largura variável em relação a largura das porções oculares. A margem posterior pode ser truncada ou emarginada. Os omatídios geralmente são pequenos e achatados nas espécies diurnas, e grossos e convexos nas formas ativas com pouca luminosidade. Cerdas interomatidiais estão presentes em diversos grupos. A estrutura dos omatídios é utilizada na caracterização de grandes grupos e foi estudada por Caveney (1986). O tipo mais plesiomórfico de omatídio em Coleoptera é o eucone, que possui uma lente cristalina. Os tipos derivados incluem acone, no qual o cristalino foi perdido, e exocone, no qual a lente é formada a partir da córnea.

Ocelos podem estar presentes em alguns grupos: um mediano ocorre na fronte de vários Dermestidae; há dois em alguns Hydraenidae (Fig. 31.106), em algumas espécies de Omaliinae (Staphylinidae) (Fig. 31.127) e nos Derodontidae; e há três em Jurodidae (Beutel & Lawrence 2005). Estas duas últimas famílias não ocorrem no Brasil. Os olhos simples encontrados nas larvas denominam-se estemas e são estruturalmente semelhantes aos ocelos, mas com diferente enervação.

As antenas são primariamente órgãos quimiorreceptores e possuem vários tipos de sensores. O tipo mais comum de estrutura sensorial são cerdas, presentes em todos os antenômeros, com maior densidade nos antenômeros apicais. Outros tipos de sensores podem ocorrer em todos os antenômeros ou somente nos flagelômeros, geralmente concentrados nas serrações, projeções alongadas finas ou achatadas ou nas clavas. Além da função sensorial, membros de Hydrophilidae aquáticos utilizam as antenas para quebrar a tensão superficial, permitindo que o ar entre no plastrão; podem ainda ser utilizadas na corte (Melyridae, Meloidae) ou no combate entre machos (Laemophloeidae, Pterogeniidae). Normalmente possuem 11 antenômeros, com escapo e pedicelo distintos; às vezes estão reduzidas a dez, nove ou oito antenômeros, raramente sete ou menos (alguns Staphylinidae Pselaphinae, Hydrophilidae, Scarabaeidae e Coccinellidae). Ocorrem 12 antenômeros em alguns grupos de Elateridae, Rhagophthalmidae, Phengodidae, Anthicidae e Vesperinae (Vesperidae); há mais de 12 em alguns grupos de Dryopidae, Lampyridae e Cerambycidae (Prioninae e Cerambycinae). Os machos de Rhipiceridae podem ter mais de 30 antenômeros. O comprimento é muito variável e as antenas podem ser mais longas que o corpo em alguns Cerambycidae e Anthribidae. Geralmente os machos têm antenas mais longas e elaboradas que as fêmeas. Quanto à forma, podem ser **filiformes** (Figs 31.5A–B, 32), **encrassadas** (dilatadas) (Figs 31.27, 411), em que os antenômeros aumentam gradualmente em espessura e largura e diminuem em comprimento, **clavadas** ou **capitadas** (Figs 31.5D–H, 84, 91), quando alguns antenômeros apicais são maiores na largura; quando a clava terminal possui antenômeros assimétricos, isto é, expandidos para um dos lados, são ditas **lameladas** (Figs 31.5I–M, 162, 173); ou **moniliformes** (Figs 31.5C, 40), com artículos em forma de conta ou barril. Há uma gradação entre o tipo filiforme e o **serrado** (Figs 31.213, 259), no qual a porção apical de cada antenômero é projetada assimetricamente, conferindo à antena aspecto de serra; variações do tipo serrado são o **pectinado** (Fig. 31.237) onde a maioria dos antenômeros tem um ramo curto, estreito, cilíndrico ou achatado, e o **flabelado** (Figs 31.220, 320), onde cada antenômero tem ramo longo e achatado. Nos tipos bipectinados ou biflabelados, emergem um par de ramos de cada antenômero. Nas antenas **plumosas** os antenômeros portam um ou dois ramos longos e finos, frequentemente com cerdas ou ramos acessórios; algumas espécies têm antenas similares ao tipo pectinado ou flabelado, mas os ramos são articulados na base. No tipo **perfoliado**, a maior parte dos antenômeros é achatada e expandida a partir da região mediana. Nas antenas **geniculadas** (Figs 31.5D–E, I, 604), a articulação entre o escapo e o pedicelo é assimétrica, ao contrário das demais, em que esta articulação é do tipo soquete-côndilo. Nas antenas geniculadas, o pedicelo e o flagelo movem-se somente em um plano em relação

ao escapo, que em geral é longo, formando um ângulo com os antenômeros restantes.

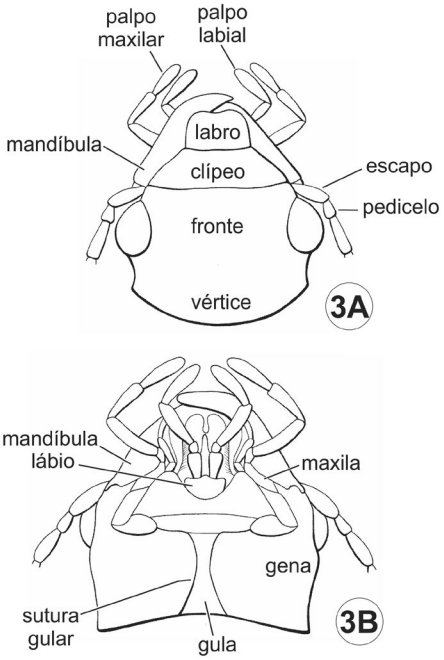
O clípeo ou epistoma (Fig. 31.3A) é a área da cabeça entre a sutura frontoclipeal e o labro. Na ausência da sutura frontoclipeal, corresponde à área adjacente ao labro em frente aos olhos. Pode ser dividido em uma região basal mais esclerosada (pós-clípeo) e uma apical hialina e menos esclerosada (anteclípeo), onde o labro está aderido.

As peças bucais geralmente são mastigadoras. Peças bucais tubulares são excepcionais e similares nos táxons em que ocorrem, consistindo em um labro pontudo e alongado e mandíbulas e lobos maxilares em forma de estilete. As estruturas sugadoras ou lambedoras têm lobos ou palpos maxilares longos e cerdosos. São assinaladas para Leiodidae, Eucinetidae, Cerylonidae e Corylophidae (Sen Gupta & Crowson 1973; Vit 1977; Costa *et al*. 1995, 2003; Beutel & Lawrence 2005).

Labro (Fig. 31.3A) geralmente transverso, visível dorsalmente e preso ao clípeo por uma membrana, às vezes representado por uma faixa esclerosada estreita. Pode ser membranoso e escondido pelo clípeo, como em alguns Scarabaeidae (Aphodiinae e Scarabaeinae), ou fundido ao clípeo, como em Curculionidae. A área abaixo do labro e do clípeo forma a parede superior da cavidade pré-oral, chamada de epifaringe. Geralmente um par de escleritos – os tormas – estão localizados nos ângulos látero-basais do labro e estendem-se pela superfície epifaringeal do clípeo.

As mandíbulas (Figs 31.3A, 4C–D) geralmente se movem no plano transverso, com os ápices opostos. Em muitos táxons são reduzidas ou ficam ocultas no interior da cavidade bucal. A face externa do ápice pode ser reta, curva ou angulada e a face interna, truncada ou arredondada, ou com dentes e/ou lobos. Em muitos táxons a parte basal da margem mesial possui uma estrutura alargada e espessada, com cristas e/ou tubérculos, chamada mola. As molas agem juntas para moer ou processar o alimento e podem ser pouco desenvolvidas ou ausentes na maioria dos predadores. Na face interna, entre o ápice e a base, pode existir um retináculo semelhante a um dente e/ou pode haver uma prosteca. A prosteca geralmente consiste em uma membrana acompanhada por franja de cerdas, mas algumas são formadas somente por tufos ou franjas cerdosas. O desenvolvimento máximo das mandíbulas ocorre nos machos de alguns Lucanidae e Prostomidae, as quais são usadas apenas no combate entre machos. Ao contrário, alguns Scarabaeidae (Aphodiinae e Scarabaeinae) têm o ápice mandibular reduzido e mais ou menos membranoso.

As maxilas (Figs 31.3B, 4A) consistem em cardo basal, com côndilo que se articula com a cabeça; estipe (pode ser composto por basestipe e medioestipe), no qual está o palpífero, articulado ao palpo maxilar com 3 a 5 palpômeros, e um par de lobos apicais (gálea externa e lacínia interna). Os lobos podem estar separados ou unidos (=mala) formando um estilete alongado e frequentemente com espinhos finos no ápice. As gáleas possuem forma variada, geralmente dímeras (basigálea e distigálea), pubescentes (distigálea), palpiformes em Adephaga e ausentes em Myxophaga. As lacínias são alongadas, geralmente com fileira de espinhos ou cerdas ao longo da margem mesial e com a parte apical em forma de gancho (por vezes com dois ou três dentes), e podem estar reduzidas ou ausentes. A presença de apenas um lobo é registrada em alguns táxons, casos em que a



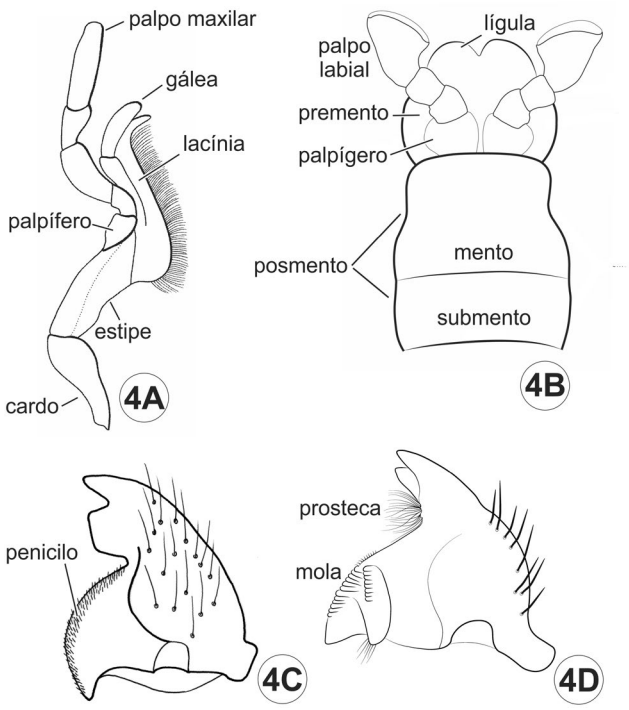
Figuras 31.3A–B. Coleoptera, morfologia, cabeça. Carabidae, vd, vv.

gálea ou a lacínia podem estar ausentes. Quando gálea e lacínia estão ausentes, a maxila não tem lobos apicais e aparentemente é constituída apenas pelos palpos. Os palpômeros apicais podem ser cilíndricos, mais largos na região mediana e gradualmente estreitados para o ápice e base, alargados no ápice ou mais largos na base e levemente mais estreitados no ápice (subcônicos). O penúltimo palpômero maxilar de Lymexylidae porta um órgão sensorial complexo e multilobado (Fig. 31.379).

O lábio (Figs 31.3B, 4B) está preso à extremidade anterior da gula (ou gena, quando a gula está ausente) e geralmente consiste em um posmento basal e um premento apical. O posmento pode estar dividido em submento distal e mento proximal. O premento sustenta um par de palpos articulados (com 1 a 3 palpômeros); o ápice é chamado de lígula (que pode ser indistinta ou estar ausente) e às vezes está dividido em dois ou mais lobos, provavelmente homólogos às glossas e paraglossas dos insetos basais. A forma do último palpômero pode variar de maneira similar à do maxilar. A hipofaringe está fundida à região dorsal do premento e do mento.

O tentório é a porção principal do esqueleto endocefálico. Consiste em uma peça ou trave transversal (corpotentório) que une um par de braços anteriores (supratentórios) e um par de braços subparalelos posteriores largos (metatentórios). A junção dos supratentórios à cápsula cefálica ocorre ao longo da sutura frontoclipeal e é indicada pelas cicatrizes tentoriais anteriores; a dos metatentórios ocorre ao longo das suturas gulares e é indicada pelas cicatrizes tentoriais posteriores. Ocasionalmente pode ocorrer um terceiro par de tentórios dorsais, que se unem ao teto da cápsula cefálica. A estrutura do tentório é bastante variável e fornece características taxonômicas importantes.

Tórax (Figs 31.1A–C, 2): o protórax é sempre bem desenvolvido, geralmente móvel e conectado com a parte posterior (pterotórax) por membrana intersegmental, mas pode estar firmemente encaixado no mesotórax (Haliplidae, Noteridae e certos Carabidae). Pronoto bem desenvolvido, com margem



Figuras 31.4A–D. Coleoptera, morfologia, peças bucais. **A**, maxila; **B** lábio; **C–D**, mandíbula, vd: Elateridae, Cryptophagidae.

lateral inflexa (hipômero, epipleura pronotal); região anterior articulada com a cabeça e posterior encaixada na base dos élitros, proporcionando um mecanismo de locking; estende-se ventralmente, de cada lado, até a **pleura** (exceto em Polyphaga). A parte inflexa do pronoto é denominada **epipleura pronotal** (Archostemata, Myxophaga e Adephaga) ou hipômero (Polyphaga). A junção da margem anterior com a lateral é denominada ângulo anterior, que pode ser projetado, reto, arredondado, amplamente obtuso ou agudo. O **disco**, área central do pronoto, é separado do hipômero pelas carenas pronotais laterais, também chamadas de margens laterais, e em geral são contíguas a uma faixa dorsal mais elevada. Outras estruturas que ocorrem na região lateral do protórax são as calosidades ântero-marginais, que são espessamentos achatados e polidos, que contêm abertura de glândula. A borda posterior do pronoto pode ser reta, levemente lobada, fortemente projetada na região mediana formando lobo distinto, sinuosa ou multilobada. A região do disco, em muitas espécies, é guarnecida por sulco mediano e por carenas laterais, que estão localizadas sobre os ângulos posteriores. Um par de depressões adjacentes à margem basal ocorre em diversos táxons.

Na região ventral do protórax (Figs 31.6A–E), ocorrem estruturas como cavidades (abertas ou fechadas, externas ou internas, visíveis ou não quando vistas dorsalmente), sulcos longitudinais (adjacentes às margens laterais, no hipômero ou esterno) e depressões. A região anterior do prosterno é bem reduzida em Scirtoidea e alguns Staphylinoidea, bem desenvolvida em muitos táxons, enquanto em outros é projetada anteriormente e forma uma estrutura denominada **lobo prosternal**, que esconde as peças bucais de muitas espécies de Histeridae, Elateridae e outras famílias. Quando a parte posterior se prolonga entre as coxas é denominada projeção ou **processo prosternal** e pode apresentar modificações. Por exemplo, nos Elateroidea é relativamente longo e encaixa-se em uma cavidade mesoventral, integrando a estrutura que confere capacidade de salto à maioria das espécies da superfamília; pode ser curto ou estar ausente, de modo que as cavidades coxais são confluentes; ou pode ser muito longo e estender-se sobre o mesoventrito (mesosterno), raramente alcançando o metaventrito.

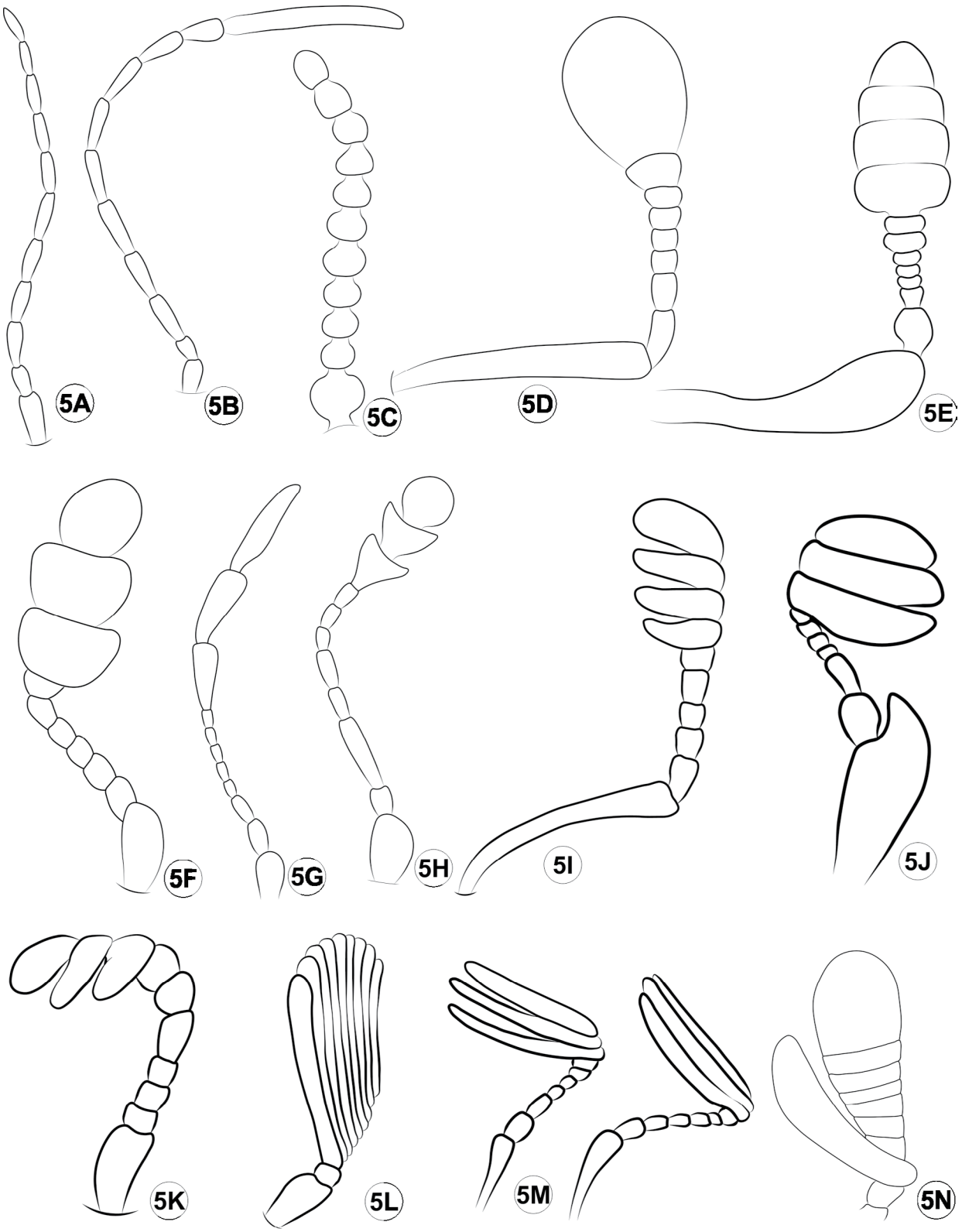
As cavidades procoxais são depressões esclerosadas onde as coxas se alojam; são formadas pelo prosterno e pela epipleura pronotal (Archostemata, Adephaga e Myxophaga) ou hipômero (Polyphaga). Podem ser transversas (forte ou levemente), circulares ou mais longas que largas; contíguas, estreitas ou amplamente separadas; abertas ou fechadas externamente; são fechadas quando o prosterno se encontra com o hipômero atrás da coxa ou, mais raramente, quando as projeções pós-coxais se juntam atrás das coxas.

Nas subordens Archostemata, Myxophaga e Adephaga, a propleura é visível, forma parte da parede torácica e é separada do noto e do esterno, respectivamente pelas **suturas notopleural** e **pleurosternal** (Figs 31.1A,C). Ela pode ser dividida em um episterno, anterior, formando a maior parte da parede, e um epímero, posterior, que pode se estender mesialmente até encontrar o esterno, fechando a parte posterior da cavidade coxal. Em alguns Ommatidae (Archostemata) e Cicindelinae (Adephaga, Carabidae) a sutura pleurosternal pode estar ausente. O trocantino (Figs 31.6E, 8A–B) é um esclerito pequeno, articulado com a coxa por um côndilo e separado da pleura por uma membrana. A coxa também se articula diretamente com a pleura.

Nos membros da subordem Polyphaga, a pleura protorácica tornou-se reduzida e interna e está representada apenas por uma endopleura (ou criptopleura), fundida ao trocantino e invisível; a sutura notopleural está ausente, a coxa articula-se com o trocantino em dois pontos (Fig. 31.8B). O hipômero está preso diretamente ao esterno e separado dele pela sutura pleurosternal (Fig. 31.2); alguns táxons possuem uma cicatriz rasa e achatada que, quando examinada em detalhes, aparenta ser uma depressão profunda coberta por aleta cuticular. Em alguns Polyphaga, o trocantino pode estar reduzido, escondido e/ou fundido à parede notal e, em outros, a sutura pleurosternal pode estar ausente.

O meso e o metatórax estão firmemente conectados entre si e formam uma unidade funcional, o **pterotórax**, que suporta os élitros e as asas. Como os élitros exercem pouca ou nenhuma atividade durante o voo, o mesotórax é reduzido em relação ao metatórax, exceto nas espécies sem asas. A superfície dorsal de cada um dos dois segmentos está dividida em um prescuto, anterior, um escutelo, mediano e escutos laterais. Atrás desses escleritos no metatórax, está o posnoto transverso. O mesoscutelo ou simplesmente **escutelo** geralmente é triangular e visível entre a base dos élitros. Articulação pleural alar geralmente distinta, conectada por pequeno esclerito prealar; élitros conectados com o tergito e parte superior da pleura, pela membrana e três escleritos axilares.

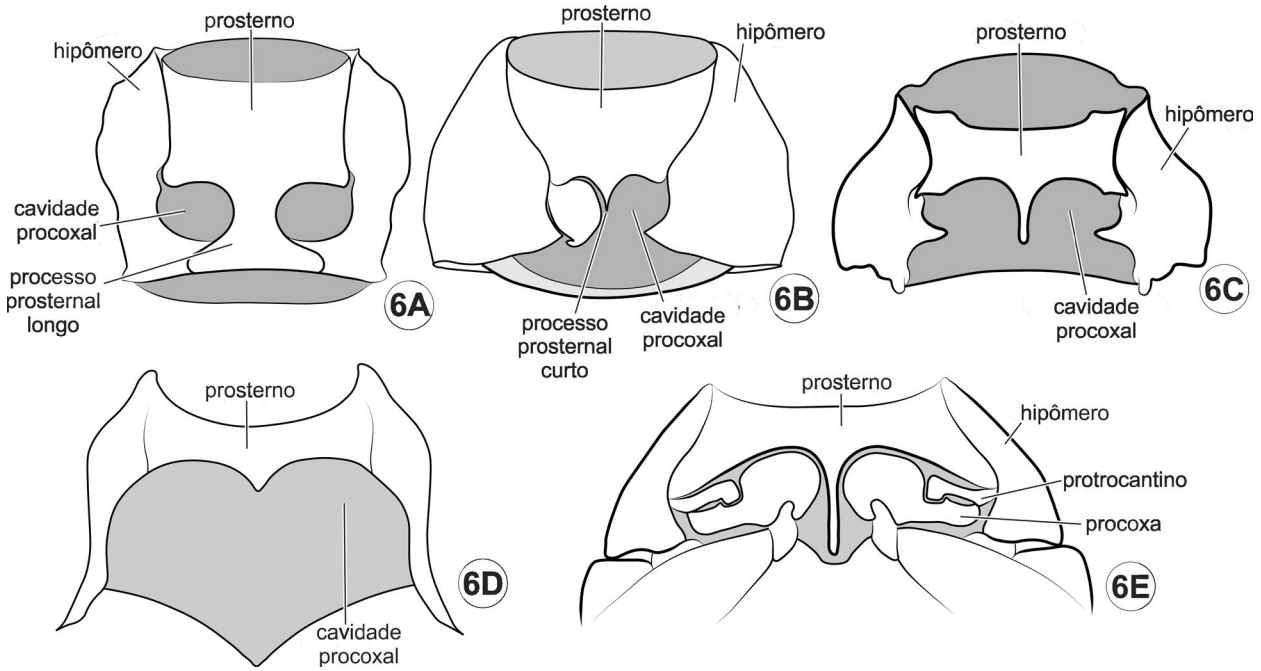
A superfície ventral do pterotórax é formada por dois escleritos medianos (meso e metaventrito), o episterno e o epímero (Figs 31.6A–E, 7A–B). O mesoventrito pode estar modificado e abrigar parte da procoxa e às vezes, possui uma cavidade profunda para receber o espinho prosternal. As mesocoxas estão localizadas em cavidades formadas pelo mesoventrito (anterior e mesialmente), metaventrito (posterior) e escleritos pleurais (lateralmente) (mesepímero e mesanepisterno) ou pelo encontro



Figuras 31.5A–N. Coleoptera, morfologia, antena. **A–B**, filiforme: **A**, Carabidae; **B**, Tenebrionidae Lagriinae. **C**, moniliforme, Carabidae Rhysodinae. **D–H**, clavada: **D–E**, geniculada: **D**, Histeridae; **E**, Curculionidae Scolytinae; **F**, Dermestidae; **G**, Ptinidae Anobiinae; **H**, Nitidulidae. **I–M**, lamelada: **I**, Lucanidae; **J**, Scarabaeidae; **K**, Passalidae; **L–M**, Scarabaeoidea. **N**, antena modificada, Gyrinidae.

das porções laterais do meso e metaventrito. As cavidades coxais são consideradas **abertas lateralmente** quando o mesepímero se estende até a cavidade mesocoxal e separa o meso do metaventrito (Figs 31.7B), e **fechadas lateralmente** quando o mesoventrito encontra o metaventrito na lateral da cavidade coxal (Fig.31.7A).

Metaventrito geralmente com um sulco longitudinal (**discrímen**) e menos frequentemente um transversal (**catepisterno**) (Figs 31.7A–B), geralmente considerados como suturas, que representam invaginações associadas ao metaendosternito (ou metafurca). Atrás das mesocoxas, podem ocorrer linhas ou cris-

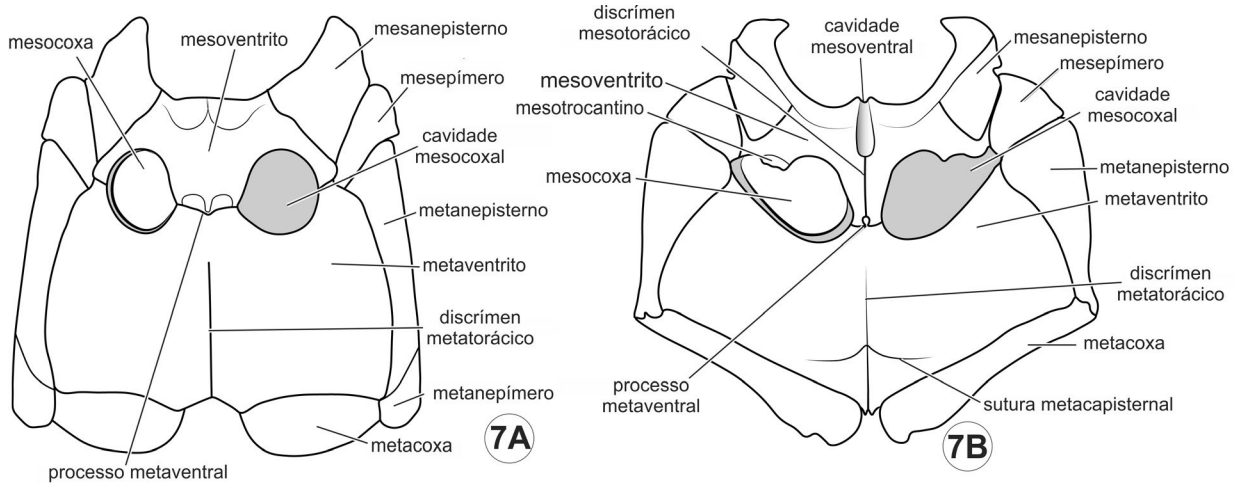


Figuras 31.6A–E. Coleoptera, morfologia, protórax, vv. **A**, cavidade procoxal fechada pelo encontro do prosterno com o hipômero atrás da coxa; **B**, cavidade procoxal fechada lateralmente; **C**–**E**, cavidade procoxal aberta.

tas, chamadas de **linhas femorais**, que estão associadas à posição do mesofêmur em repouso. Os metanepisternos geralmente são estreitos e alongados, localizados de cada lado do metaventrito e os metepímeros são reduzidos e geralmente mais ou menos escondidos embaixo dos élitros. Metatrocantinos expostos ocorrem somente na subordem Archostemata. Os espiráculos torácicos são grandes, localizados em uma câmara membranosa entre o meso e metatórax e encobertos pelos lobos mesepimerais. O metaendosternito é uma estrutura complexa, em forma de furca, na qual estão presos vários feixes de músculos.

As pernas (Fig. 31.8A–B) são bem desenvolvidas, geralmente aumentando de tamanho das anteriores para as posteriores. Estão adaptadas para andar ou correr, mas um ou mais pares podem estar modificados para escavar o solo, fazer túneis em madeira, nadar ou saltar. A forma e o grau de separação das coxas são caracteres de importância taxonômica. As procoxas podem ser de fortemente transversas a globulares ou cônicas e projetadas, e os protrocantinos podem ser expostos ou livremente móveis a escondidos e imóveis. As pró e mesocoxas normalmente são capazes de movimento circular limitado, mas podem ser amplamente móveis em besouros de corpo mole, como Cantharidae, Lycidae e Melyridae. Metacoxas geralmente transversas e menos móveis que os dois pares anteriores, e articuladas ao metaventrito tanto lateralmente quanto na região mediana. Na subordem Adephaga (Fig. 31.10A), são imóveis e fundidas ao metaventrito. O trocanter articula-se com a coxa e geralmente é maior na perna metatorácica. Sua junção com o fêmur pode ser reta (Fig. 31.315–316) ou ligeiramente oblíqua, mas em alguns grupos é fortemente oblíqua e faz o contato direto entre o fêmur e a coxa, sendo chamado de **trocanter heteromeroide**. Fêmures geralmente de forma semelhante em todas as pernas; metafêmures dilatados em algumas espécies saltadoras ou não. Tíbias geralmente levemente expandidas em direção ao ápice, onde possuem, pentes de espinhos ou um par de espinhos fortemente desenvolvidos, chamados **esporões tibiais**. As protíbias são geralmente fortemente expandidas e denteadas externamente em formas escavadoras ou subterrâneas.

Os tarsos também tem importância taxonômica. Normalmente são pentâmeros (Figs 31.9A–B), mas podem ser tetrâmeros (Figs 31.9C–D), trímeros (Fig. 31.9I), mais raramente dímeros ou menos, e excepcionalmente podem estar ausentes. Geralmente o número de tarsômeros é indicado pela fórmula tarsal, apresentada como 5-5-5, 5-5-4, 4-4-4, 3-3-3 etc., que indica o número de tarsômeros nas pernas pró, meso e metatorácicas. Quando o número de tarsômeros não é o mesmo em todos os pares de pernas é chamado **heterômero**, como na maioria dos Tenebrionoidea, onde os metatarsos, diferentes dos demais, têm quatro tarsômeros (fórmula tarsal 5-5-4). Na maioria dos Chrysomeloidea e dos Curculionoidea e em alguns membros de outros grupos, o quarto tarsômero é reduzido e escondido na base do terceiro, que é lobado embaixo, sendo denominado **pseudotetrâmero** (Figs 31.9E–G, 457). Em alguns grupos, como Coccinellidae e Endomychidae, os tarsos são **pseudotrímeros** (Figs 31.9I–L,352), isto é, possuem quatro tarsômeros, mas o terceiro é muito reduzido. Os tarsômeros II a IV geralmente são revestidos embaixo por uma massa de cerdas densas ou cerdas adesivas especializadas; cerdas adesivas ocorrem nos protarsos de muitos machos de Adephaga (como Gyrinidae), os quais são utilizados na cópula. Em Cantharidae, Cleridae, Coccinellidae, Chrysomeloidea e Curculionoidea, as cerdas adesivas ocorrem em ambos os sexos e são usadas para escalar. O tarsômero terminal normalmente tem um par de garras (em alguns táxons são conatas ou reduzidas a uma), que podem ser iguais ou desiguais, simples, denteadas, lobadas, bífidas ou pectinadas; as garras podem estar em diferentes ângulos de inclinação e portar uma ou mais cerdas basais; às vezes, sob cada garra pode haver estrutura (membranosa, esclerosada e laminar, glabra, cerdosa) ou cerda (flexível, rígida). O **empódio**, lobo



Figuras 31.7A–B. Coleoptera, morfologia, meso e metatórax, vv. **A**. Cavidade mesocoxal fechada: mesoventrito encontra o metaventrito na lateral da mesocoxa; **B**, cavidade mesocoxal aberta: mesepímero se estende até a cavidade mesocoxal e separa o meso do metaventrito.

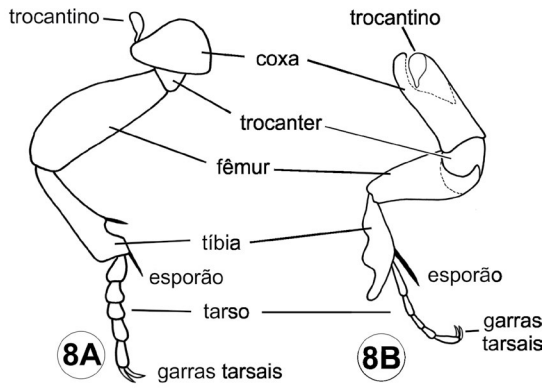
esclerosado e articulado portando duas ou mais cerdas, pode ocorrer entre as garras em muitos grupos.

Os élitros (Figs 31.1B, 114,117) são as asas mesotorácicas ou asas anteriores modificadas. Estão ausentes em adultos neotênicos larviformes (quase sempre fêmeas), nos quais também faltam as asas posteriores. São estruturas rígidas, não dobráveis, encaixadas acima do abdômen quando em repouso, com as margens internas em contato. Não possuem venação distinta e cobrem total ou parcialmente as asas metatorácicas e o abdômen. O primeiro tergito exposto é o VIII; alguns Pselaphinae (Staphylinidae) aparentemente têm dois tergitos expostos, entretanto o primeiro deles é muito longo e corresponde à fusão de vários. Cada élitro consiste em um disco, correspondente à superfície geral dorsal, uma margem sutural mesial, a qual encontra a margem correspondente do outro élitro, e geralmente uma porção lateral encurvada, conhecida como **epipleura**. A porção ântero-lateral do disco em geral é levemente elevada ou angulada, formando o **úmero**, que encobre a área metatorácica. A epipleura pode estar separada do disco por uma crista ou carena, ser completa quando alcança o ápice do élitro, incompleta ou ausente, estreita ou larga. O encaixe das margens internas dos élitros em repouso é formado por uma aba na margem de um élitro e um sulco na margem oposta; em algumas espécies que não voam, o encaixe é mais complexo, ou os élitros são soldados. Os ápices elitrais podem ser conjunta ou separadamente agudos, arredondados, truncados ou de outra forma; também podem apresentar dentes, projeções etc. Um côndilo pequeno na base de cada élitro articula-se com a parte lateral do noto por meio de escleritos axilares.

O disco elitral geralmente possui fileiras longitudinais de pontos que podem estar alojados em sulcos impressos, denominadas **estrias**; essa pontuação das estrias corresponde a colunas esclerosadas conectando a superfície superior e inferior de cada élitro. Geralmente cada élitro possui nove ou dez estrias, mas pode ser um número maior (acima de 25 em alguns Carabidae) ou, em outros, a pontuação é desordenada ou ausente. Uma estria escutelar curta (estríola) está geralmente presente adjacente à margem sutural. Os espaços entre as estrias, denominados intervalos (**interestrias**), correspondem às posições das veias da asa primitiva. As estrias e os intervalos são numerados da margem sutural para fora.

As asas metatorácicas (posteriores) (Figs 31.1B, 11–13), quando desenvolvidas, são membranosas, geralmente mais longas que os élitros e, em repouso, ficam dobradas longitudinal e transversalmente sob os élitros. Na extensão para o voo, gira para frente sobre sua base pela ação direta dos músculos do voo; a mesma ação causa o desdobramento, abrindo as dobras longitudinais, que automaticamente ocasiona a abertura das dobras transversais (ausentes em algumas espécies com as de *Atractocerus* Palisot de Beauvois, em Lymexylidae). Em muitos grupos de Coleoptera (Adephaga, Scarabaeoidea, Elateriformia, alguns Cucujiformia), o dobramento é mantido por um forte mecanismo elástico intrínseco da estrutura da asa, até que a tensão provida pelos músculos alares diretos promova o desdobramento. Na maioria desses grupos, não há necessidade de nenhum outro agente para completar o dobramento, mas, em alguns Scarabaeidae, essa ação é assistida por movimentos do abdômen e áreas com microtríquias nas asas e nos tergitos abdominais. Em alguns grupos (Micromalthidae, Myxophaga, muitos Staphylinoidea e Cucujoidea), o mecanismo elástico é fraco ou ausente e a membrana da asa geralmente é longa; nesses casos, o dobramento é auxiliado por movimentos do abdômen, áreas com espículas nos tergitos abdominais e áreas de ligação ou fricção das asas e élitros. Lawrence *et al.* (2021, 2022) atualizaram a nomeclatura e ilustraram as asas de representantes de todas as famílias de Coleoptera.

A venação pode estar reduzida e modificada devido à complexidade do dobramento, tornando difícil o estabelecimento de homologia das veias com as de outras ordens. As veias convexas são indicadas pelo sinal (+) e as côncavas por (-). As principais veias normalmente visíveis nas asas dos besouros são (Fig. 31.13A): **Costa** (C^+) e **Subcostal Posterior** (ScP^-), que são separadas na base, mas adjacentes ou fundidas na maior parte do comprimento, fortalecendo-se na margem anterior; **Radial Anterior** (RA^+) está associada à ScP e C e dividida em dois ramos a partir do meio da asa (a base do RA é reduzida em Polyphaga); **Radial Posterior** (RP^-) é côncava e tende a tornar-se não esclerosada basalmente, perdendo a conexão basal; **Medial Posterior** (MP^-), uma veia longa e forte, que primitivamente



Figuras 31.8A–B. Coleoptera, morfologia, perna protorácica. **A**, Carabidae (Adephaga); **B**, Scarabaeidae (Polyphaga).

é bifurcada duas vezes; **Cubital** (Cu^+), também bifurcada para formar a célula anal; **Anal Anterior** ($AA3+4^+$) e **Anal Posterior** ($AP3+4^-$), separadas pela **dobra anal**. A **Pré-Costal** (PC) raramente é visível, aparecendo como uma faixa fraca e achatada, anterior à costa, perto da base. A **Subcosta Anterior** (ScA^+) é bem esclerosada, sobreposta à ScP – e fundida com a Costa perto da base. A **Medial Anterior** (MA+), nos besouros como em todos os endopterigotos, é fundida à Radial e faz parte da RA^+. A separação da RA e RP perto da base, unidas de modo especial com a entrada da MA na base da RA, é **uma apomorfia para os besouros**. A base da RP geralmente é reduzida e sua conexão com RA pode estar parcialmente escondida pela base da MA, a qual é transformada em uma ligação chamada **Trave Medial**. O ramo anterior de AA está ausente em Coleoptera.

Várias veias transversais e células ocorrem na maioria dos Archostemata e Adephaga, mas restam apenas algumas em Polyphaga. Na maioria dos besouros, as veias transversais entre os ramos de RA formam a **célula radial**, que geralmente aloja o **pterostigma**. Algumas veias podem formar células fechadas, como a **célula oblonga** e a **célula anal**.

Para fins descritivos, a membrana da asa pode ser dividida em 5 regiões (Fig. 31.11): **radial**, entre a barra radial e RP mas basal à veia transversal radial; **central**, área de dobras complexas envolvendo as veias transversais radial e radio-medial e células associadas; **apical**, área apical para as veias transversais e células; **medial**, entre a barra medial e a dobra anal; e **anal**, posterior à dobra anal. Outro ponto de referência, na asa de alguns besouros é o sinus sanguíneo, **pterostigma,** que aparece como uma área escurecida entre os dois ramos de RA.

As asas podem ser curtas e não dobradas (braquipteria), reduzidas a meros vestígios (micropteria) ou completamente ausentes (apteria). Alguns besouros com asas totalmente desenvolvidas não conseguem voar devido à degeneração dos músculos do voo. Em besouros muito pequenos, como Microsporidae e Ptiliidae, as asas geralmente são franjadas com cerdas longas e a membrana é muito reduzida (Fig. 31.116). A micropteria, braquipteria ou apteria são indicadas pelo desaparecimento ou redução do úmero elitral, encurtamento do mesoventrito e algumas vezes pela soldagem dos élitros.

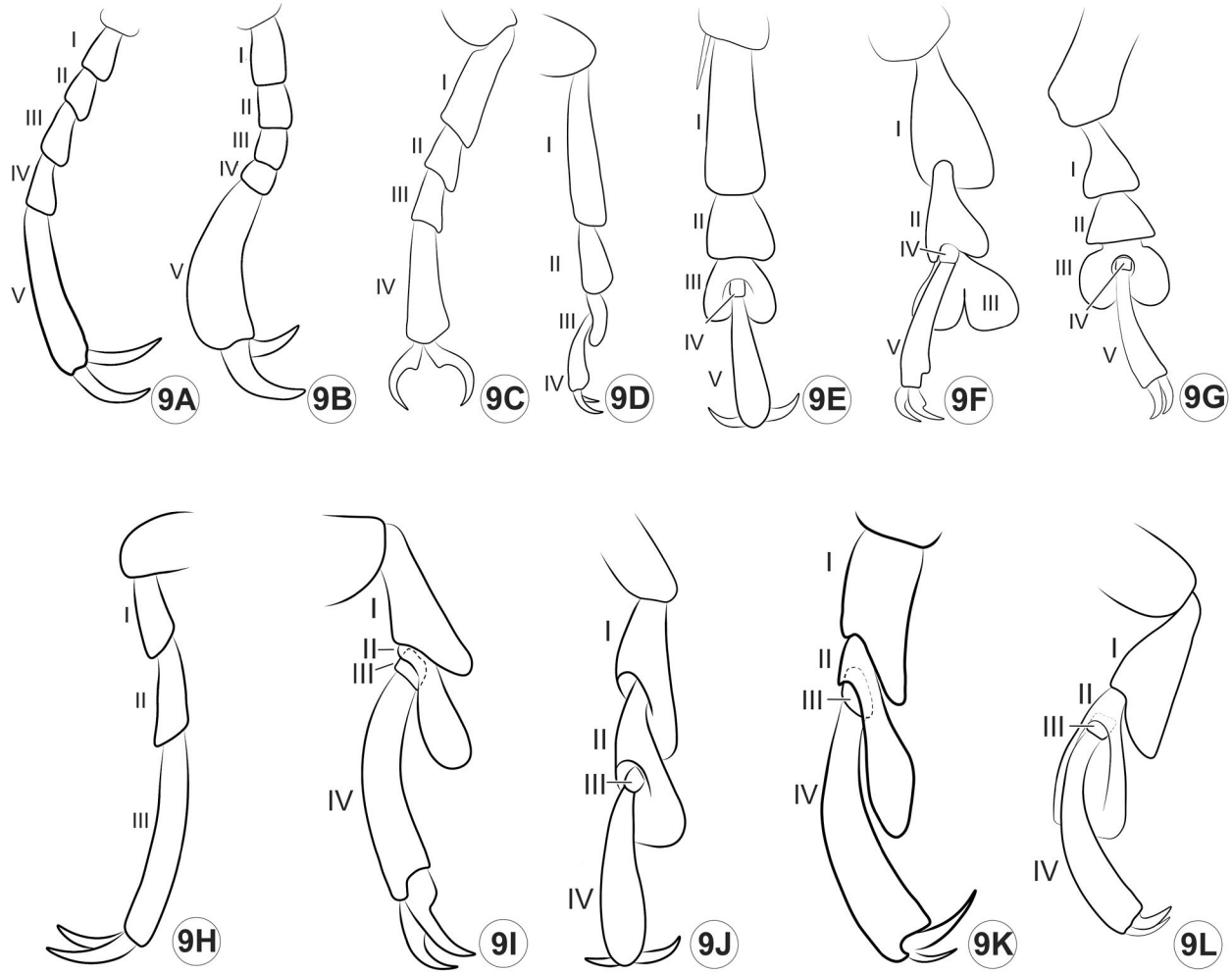
O abdômen (Figs 31.1A–C, 2, 14) geralmente é composto por dez segmentos no macho e nove na fêmea, mas o segmento IX é modificado para formar o segmento genital, e o segmento X do macho geralmente é reduzido ou fundido ao IX. Excluindo o segmento genital, podemos contar oito tergos no abdômen da maioria dos besouros, que podem ser determinados contando-se os espiráculos, localizados na membrana pleural. Cada tergo tem uma placa principal, chamada tergito, e pode ou não ter um par de laterotergitos. Na maioria dos besouros, os primeiros cinco ou seis tergitos são ligeiramente esclerosados, mas os últimos podem estar endurecidos quando estão expostos além do ápice dos élitros; nesse caso, o segmento terminal aparente (VII ou VIII) é chamado pigídio e o precedente, propigídio. Vários tergitos são fortemente esclerosados tanto em besouros com élitros curtos (como Staphylinidae) quanto em alguns com élitros completos (como Buprestidae).

Na maioria dos besouros, os esternitos abdominais III a VII são esclerosados e visíveis externamente (ventritos). O esternito I está ausente ou, raramente, representado por um esclerito pequeno, escondido pelas coxas posteriores; esternito II geralmente visível apenas lateralmente (geralmente escondido embaixo das margens dos élitros) e o VIII geralmente retraído junto com o segmento genital (IX). Os esternitos visíveis são chamados ventritos e geralmente são cinco (correspondem aos esternitos III a VII); ocorrem seis quando o esternito II é visível ou o VIII está exposto no ápice do abdômen; sete quando essas duas condições estão juntas; oito apenas em machos de alguns grupos (*Pheropsophus* spp. (Carabidae), Hydraenidae, Lycidae, Cantharidae), quando o esternito IX também está exposto.

Os ventritos (esternitos abdominais visíveis) podem estar unidos por membrana (exposta ou escondida pela sobreposição dos ventritos) e capazes de mover-se livremente, mas em muitas famílias os ventritos basais II e III são conatos (unidos e imóveis) e em alguns grupos, como Eucnemidae, Throscidae ou Anthribidae, ventritos IV e V podem ser conatos. Em muitos grupos, as extremidades laterais dos ventritos estão modificadas para formar um esquema de encaixe com os élitros. O ventrito I geralmente possui linhas femorais retas ou curvas, semelhantes às do metaventrito, e nos machos de algumas espécies ocorrem grupos de cerdas secretoras em um ou mais ventritos basais. O último ventrito também é modificado em muitas espécies. A extremidade livre pode ser crenulada para servir de encaixe para o ápice dos élitros (Cerylonidae) ou modificada de várias formas nos machos para acomodar o edeago extrovertido durante a cópula. Nas fêmeas de Cryptocephalinae (Chrysomelidae), uma cavidade no último ventrito é utilizada na formação do casulo fecal para os ovos.

Os espiráculos geralmente estão localizados na membrana pleural, mas podem estar nos tergitos em Staphylinoidea e alguns Scarabaeoidea ou nos esternitos em alguns membros do primeiro grupo. O número básico de espiráculos funcionais no abdômen é oito pares, mas em vários grupos o 8º par está reduzido ou ausente, e aqueles de um ou dois segmentos precedentes podem estar atrofiados; em Hydrophilidae e alguns Staphylinoidea, os espiráculos apicais podem ser funcionais, enquanto um ou mais intermediários estão atrofiados.

Os segmentos distais do abdômen formam a terminália ou segmento genital ou complexo ano-genital, geralmente formada pelos segmentos IX e X, este último muito reduzido e difícil de distinguir. Nos machos, o órgão copulador (edeago) está aderido à terminália por membranas conectivas. O segmento genital às



Figuras 31.9A–L. Coleoptera, morfologia, tarsos. **A–B**, pentâmeros, vl: 5 tarsômeros simples ou bilobados; **A**, Psephenidae; **B**, Cerambycidae Parandrinae. **C–D,** tetrâmeros: 4 tarsômeros simples ou lobados; **C**, metatarso Tenebrionidae; **D**, Oedemeridae, vl. **E–G,** pseudotetrâmeros, vd: aparentam ter 4 tarsômeros, porém o 4º é reduzido e localizado na base do 5º; **E**, Cerambycidae; **F**, Chrysomelidae; **G**, Curculionidae. **H**, trímero, vl: 3 tarsômeros simples ou lobados, Latridiidae. **I–L,** pseudotrímero: o 3º é reduzido, localizado na base do 4º; **I**, Endomychidae, vl; **J**, Cleridae, vd; **K–L,** Coccinellidae, vl, vd.

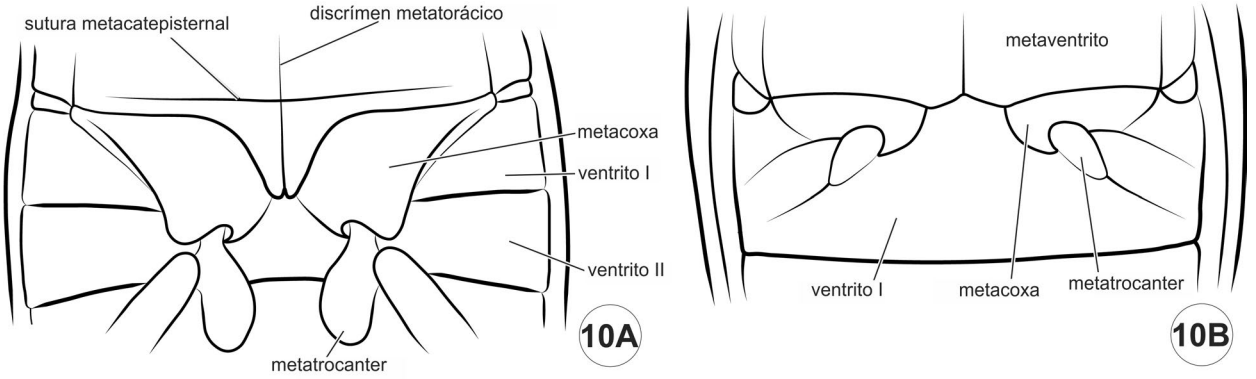
vezes é chamado de cápsula genital, quando forma um tubo em volta do edeago, mas esse termo também é aplicado à cápsula formada pelo tergito VIII em alguns Cucujoidea (por exemplo, Nitidulidae). Na maioria dos machos e fêmeas, o tergito IX é dividido no meio ou separado em duas partes aparentemente desconectadas.

O órgão copulador do macho (edeago) está situado na parte posterior do ducto ejaculatório, que se abre atrás do esternito IX e inclui um órgão intromitente, o pênis ou lobo médio, estruturas associadas – falobase (peça basal), parâmeros (lobos laterais, tégmen) e o saco interno (endofalo), este primariamente membranoso – e pode ter uma variedade de espículos e, às vezes, um flagelo esclerosado longo, em cuja extremidade está o gonóporo primário. Alguns pesquisadores restringem o uso do termo edeago somente ao órgão intromitente (pênis) e o termo pênis é empregado pela estrutura formada pelo lobo médio combinado com a falobase e parâmeros ou tégmen (edeago). Mais informações sobre termos utilizados na genitália de insetos (incluindo outros sistemas de nomenclatura) podem ser obtidas em Tuxen (1970), Matsuda (1976), Iablokoff-Khnzorian (1980), D'Hotman & Scholtz (1990) e na literatura específica para cada família.

O pênis está preso à falobase e parâmeros ou ao tégmen por meio da primeira membrana conectiva, e a falobase ou o tégmen estão presos ao segmento IX por meio da segunda membrana conectiva. Durante a cópula, o saco interno é extrovertido através de uma abertura, o óstio, na extremidade do pênis ou próximo dela, e entra na vagina da fêmea com o flagelo estendido anteriormente para atingir a espermateca.

O edeago trilobado (Fig. 31.15), geralmente considerado o tipo mais basal nos besouros, consiste em uma peça basal (falobase) esclerosada ventralmente, na qual se prende um par de parâmeros livremente articulados, e um lobo médio (pênis) acima deles. A partir desse tipo básico, é possível derivar os vários tipos de edeago presentes nas várias linhagens de Coleoptera. Uma modificação comum é a redução ou perda da falobase, e os parâmeros aparecem articulados diretamente com o pênis (tipo adéfago). No tipo bilobado, a falobase e os parâmeros são bem desenvolvidos, mas o pênis é membranoso ou esclerosado somente na base, onde um par de traves pode ocorrer.

A genitália da fêmea consiste em um ovipositor, com um par de apêndices presos ventralmente aos paraproctos, e cada apêndice é composto de um gonocoxito ou coxito basal, geralmente dividido em duas ou mais partes, e um gonóstilo ou estilo apical.



Figuras 31.10A–**B**. Coleoptera, morfologia, região basal do abdômen, vv. **A**, Adephaga: ventrito I interrompido pelas metacoxas; **B**, Polyphaga: ventrito I inteiro.

Besouros que põem ovo profundamente no substrato possuem ovopositor muito longo e todo o segmento IX é extrovertido, o proctígero forma um par de longas hastes esclerosadas e os paraproctos são estendidos e formam os báculos. Ovipositor curto, com coxitos fortemente esclerosados e estilos reduzidos, geralmente são usados para cavar o solo, enquanto ovipositor mais longo e esclerosado serve para abrir cavidades para os ovos nos tecidos de plantas. Ovipositor muito reduzido geralmente é encontrado nas espécies que põem ovos em superfícies expostas.

Imaturos. Os besouros passam por metamorfose completa **(Holometabola)**. Alguns grupos têm hipermetamorfose. Os ovos geralmente são simples, ovoides com superfície pouco ornamentada, mas córion esculturado pode ser encontrado em membros de Cupedidae e alguns grupos de Chrysomelidae que põem ovos na superfície do substrato. Os ovos de Cryptocephalinae (Chrysomelidae) estão envolvidos por uma camada de fezes, chamada **escatoteca**. Geralmente a emergência é iniciada por dentes, espinhos ou carenas que podem estar presentes na cabeça (Hydrophilidae, Hydraenidae, alguns Staphylinidae) ou nos tergos torácicos ou abdominais (alguns Histeridae, Staphylinidae, Scarabaeoidea e muitos Cucujiformia) do embrião completamente desenvolvido. Estas estruturas geralmente são retidas pela larva de primeiro ínstar (*egg bursters,* ovirruptor).

As larvas (Figs 31.16–23) são muito variadas e não apresentam uma característica exclusiva que as distinguem das demais ordens. Geralmente se diferenciam dos demais endopterigotos pelo conjunto de caracteres: (i) cápsula cefálica bem desenvolvida e geralmente esclerosada; (ii) sutura adfrontal ausente; (iii) antenas com quatro ou menos antenômeros; (iv) seis ou menos estemas (olhos simples das larvas de holometábolos) de cada lado da cabeça; (v) mandíbulas do tipo mastigador, opostas no plano transverso; (vi) ausência de glândula de seda labial mediana ou fiandeiras; (vii) abdômen sem falsas pernas ventrais com colchetes; (viii) sistema respiratório geralmente peripnêustico, nunca com o espiráculo metatorácico funcional; e (ix) espiráculos, se cribriformes, nunca com cicatriz ecdisial completamente envolvida pela placa crivada.

A cabeça (Figs 31.23) é bem desenvolvida e esclerosada, tórax com três segmentos e abdômen geralmente com dez segmentos (às vezes reduzidos a nove ou oito). Peças bucais muito variáveis. Os segmentos torácicos são muito semelhantes entre si, embora às vezes o primeiro seja maior e mais esclerosado. Pernas (Figs 31.17–18, 20) geralmente presentes, com 5–6 segmentos. O segmento abdominal X é relativamente pequeno, circundando o ânus e às vezes com um ou mais pigópodes ventrais. O segmento IX geralmente tem par de prolongamentos pares, fixos ou articulados, chamados **urogonfos** (Fig. 31.16). Apresentam tamanho, forma e esculturação muito variadas.

As formas imaturas foram tratadas de forma mais detalhada em Costa *et al.* (1988) e Costa & Ide (2006). As pupas (Fig. 31.24) são adécticas (=mandíbulas não funcionais) e quase sempre exaratas (=apêndices livres) (obtecta em Ptiliidae, Staphylinidae Staphylininae, Clambidae, Coccinellidae, Chrysomelidae Cassidinae e alguns outros). O abdômen geralmente possui nove tergos e oito esternos, e o número de espiráculos geralmente é reduzido em comparação com a larva. O espiráculo VIII sempre é fechado. A cabeça e o corpo geralmente têm várias proeminências e cerdas que evitam o contato da pupa com as paredes da câmara pupal, e o ápice do abdômen pode ter apêndices pares semelhantes aos urogonfos larvais. Vários grupos possuem esclerosações em margens opostas de alguns segmentos abdominais, chamados **órgãos dioneiformes** (*gin traps*), possivelmente utilizados como defesa contra ácaros e outros possíveis agressores. Bibliografia sobre a morfologia das pupas pode ser encontrada em Newton (2020).

Geralmente empupam dentro da planta hospedeira, em células no solo ou na última exúvia larval (Myxophaga), que normalmente permanece aderida ao ápice da pupa; algumas espécies constroem casulos de seda ou abrigos. A seda ou a secreção que cimenta as partículas de fezes, madeira, ou outros materiais utilizados para elaborar os abrigos são produzidas pelos túbulos de Malpighi.

Biologia. Os besouros ocupam quase todos os hábitats terrestres e de água doce e também alguns (poucos) marinhos. Podem ser encontrados em todas as partes das plantas vivas ou mortas; no solo, húmus, serrapilheira e escombros; embaixo de pedras; dentro ou sobre corpos de frutificação de fungos; em estrume e carniça; em ninhos de vertebrados e insetos sociais; em gêneros alimentícios estocados; em água doce de ambientes lênticos e lóticos; em lagos com água salobra ou estuários; na areia ou cascalho nas margens de riachos e lagos; em escombros após a maré alta; entre rochas ou coral na zona entre marés; e em cavernas.

Membros de várias famílias de besouros apresentam adaptações para a vida na água doce apenas no estágio larval ou durante todo seu ciclo de vida. Muitos adultos aquáticos (como Hydrophilidae e Elmidae) têm uma cobertura de cerdas hidrófugas

finas na superfície ventral, utilizada para prender uma bolha de ar, de volume constante, chamada **plastrão**.

A maioria dos besouros é fitófaga, alimentando-se do tecido de plantas vivas, mas grande número tem hábitos saprófagos e consomem apenas matéria vegetal substancialmente alterada pela ação de bactérias e fungos. Outros são micófagos (ou micetófagos). O hábito carnívoro ocorre em vários grupos, incluindo quase todos os membros da subordem Adephaga, a maioria dos quais geralmente é predadora de insetos e outros invertebrados, alguns sendo restritos na escolha da presa. Os Coccinellidae, por exemplo, alimentam-se de Aphidoidea e Coccoidea (Hemiptera), e os Lampyridae são geralmente especializados em caracois (Mollusca, Gastropoda). O hábito parasítico evoluiu em alguns representantes de Carabidae, Staphylinidae, Rhipiceridae, Passandridae, Bothrideridae, Ripiphoridae e Meloidae.

As antenas dos machos geralmente são mais longas e mais elaboradas que as das fêmeas, e possuem estruturas especializadas para detectar os feromônios produzidos pela fêmea, que estimulam o macho a voar em busca de cópula. Várias partes do corpo, apenas do macho ou menos frequente em ambos os sexos, possuem áreas glandulares e, pelo que se conhece, produzem feromônio de agregação, que atrai ambos os sexos.

Em alguns grupos, como Scarabaeidae, Ciidae e Tenebrionidae, os machos possuem cornos na cabeça e/ou pronoto que apresentam variação alométrica em relação ao comprimento, usados no combate entre machos da mesma espécie. Alguns grupos apresentam comportamento complexo de corte precedendo a cópula. Durante a cópula, geralmente o macho assume a posição de cavalgadura sobre a fêmea e utiliza as tíbias ou tarsos anteriores e médios, modificados para manter-se na posição. A necessidade de curvar o abdômen para baixo e para frente para atingir o ápice do abdômen da fêmea é frequentemente compensada por uma curvatura no pênis, que é inserido na vagina, e o saco interno é subsequentemente evertido no trato da fêmea.

O número de ovos depositados é muito variável. Enquanto besouros minúsculos, como Ptiliidae, produzem um ou dois ovos a cada postura, muitos ovos pequenos podem ser encontrados no abdômen de alguns Elateridae, Lymexylidae e Meloidae. Em alguns grupos, como Chrysomelidae (Sagrinae, Hispinae, Cryptocephalinae, Eumolpinae) e alguns outros, os ovos estão envolvidos em ootecas ou casulos. Comportamento subsocial, isto é, cuidado parental dos ovos e larvas, é conhecido em pelo menos dez famílias (Eickwort 1981). Em espécies de *Epimetopus* Lacordaire (Hydrophilidae), um saco ovígero é carregado embaixo do abdômen da fêmea, onde é mantido pelos fêmures e tíbias posteriores. Alguns Carabidae e Staphylinidae põem os ovos em uma câmara especial, que é protegida; fêmeas de *Bledius* spp.

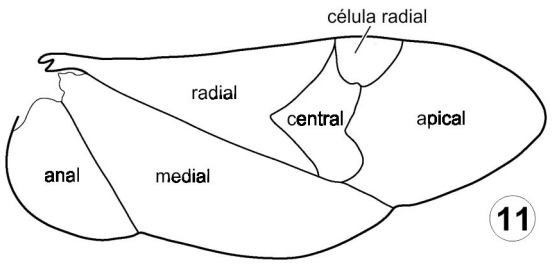


Figura 31.11. Coleoptera, morfologia, regiões da asa posterior.

(Staphylinidae) mantêm e defendem os túneis larvais e fornecem algas como alimento, enquanto alguns Harpalinae (Carabidae) estocam sementes para suas larvas. Os machos e fêmeas de Geotrupidae e Scarabaeinae (Scarabaeidae) frequentemente cooperam na escavação do ninho e fornecem matéria vegetal ou estrume às larvas; o provisionamento progressivo durante a vida das larvas ocorre neste último grupo e em Silphidae, no gênero *Nicrophorus* Fabricius. Algum grau de subsociabilidade também ocorre em Passalidae, em *Phrenapates* Kirby (Tenebrionidae) e em alguns Scolytinae e Platypodinae (Curculionidae).

A ovoviviparidade, na qual os ovos são retidos no trato reprodutivo da fêmea até a eclosão, é conhecido em alguns Pseudomorphinae (Carabidae), Aleocharinae (Staphylinidae), Tenebrionidae e Chrysomelinae (Chrysomelidae). Heteromorfose larval ou hipermetamorfose, geralmente envolvendo um primeiro ínstar ativo ou triungulinídeo e últimos ínstares vermiformes inativos, às vezes ápodes, ocorre em vários grupos de parasitoides: Lebiinae (Carabidae), alguns Aleocharinae (Staphylinidae), Rhipiceridae, Passandridae, Bothriderinae (Bothrideridae), Ripiphoridae e Meloidae, e em alguns grupos broqueadores de madeira (Micromalthidae, Bostrichidae, Lymexylidae). Pedogênese ou retenção de caracteres larvais em fêmeas adultas ocorre em Micromalthidae, Phengodidae e Lampyridae. Em alguns grupos, como Cebrioninae (Elateridae), Lampyridae e Rhipidiinae (Ripiphoridae), as fêmeas são ápteras, mas possuem pernas, antenas e peças bucais de adulto.

A partenogênese não é comum em besouros, mas ocorre em alguns Curculionidae e algumas outras famílias, como Chrysomelidae, Ptiliidae, Ciidae e Bothrideridae.

Classificação. A classificação apresentada aqui segue principalmente as propostas de Lawrence *et al.* (2010a) e Lawrence (2016) com as modificações subsequentes citadas ao longo do texto. A lista das famílias que ocorrem no Brasil, e o número aproximado de espécies registradas entre parênteses, foi compilada do Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (CTFB) e eventuais trabalhos subsequentes.

Subordem Archostemata
- Crowsoniellidae
- Cupedidae (2)
- Jurodidae
- Micromalthidae (1)
- Ommatidae (2)

Subordem Myxophaga
- Hydroscaphidae (5)
- Lepiceridae
- Sphaeriusidae
- Torridincolidae (34)

Subordem Adephaga
- Amphizoidae
- Aspidytidae
- Carabidae (1.154)
- Dytiscidae (298)
- Gyrinidae (166)
- Haliplidae (14)
- Hygrobiidae
- Meruidae
- Noteridae (73)
- Trachypachidae

Subordem Polyphaga

Série Scirtiformia

Superfamília Scirtoidea
- Clambidae (4)
- Decliniidae
- Eucinetidae (5)
- Scirtidae (46)

Série Derodontiformia

Superfamília Derodontoidea
- Derodontidae
- Nosodendridae (4)
- Jacobsoniidae

Série Staphyliniformia

Superfamília Hydrophiloidea
- Epimetopidae (13)
- Georissidae (2)
- Helophoridae
- Histeridae (501)
- Hydrochidae (16)
- Hydrophilidae (268)
- Synteliidae
- Spercheidae (1)
- Sphaeritidae

Superfamília Staphylinoidea
- Agyrtidae
- Hydraenidae (30)
- Leiodidae (47)
- Ptiliidae (13)
- Silphidae (4)
- Staphylinidae (2.829)

Série Bostrichiformia

Superfamília Bostrichoidea
- Bostrichidae (46)
- Dermestidae (55)
- Endecatomidae
- Ptinidae (148)

Série Cucujiformia

Superfamília Coccinelloidea
- Akalyptoischiidae
- Alexiidae
- Anamorphidae
- Boridae
- Bothrideridae (13)
- Cerylonidae (24)
- Coccinellidae (747)
- Corylophidae (6)
- Endomychidae (150)
- Eupsilobiidae
- Euxestidae
- Latridiidae (6)
- Murmidiidae (15)
- Mycetaeidae
- Teredidae

SuperfamíliaTenebrionoidea
- Aderidae (45)
- Anthicidae (131)
- Archeocrypticidae (2)
- Chalcodryidae
- Ciidae (56)
- Lymexylidae (11)
- Melandryidae (41)
- Meloidae (155)
- Mordellidae (128)
- Mycetophagidae (4)
- Mycteridae (51)
- Oedemeridae (70)
- Prostomidae
- Pterogeniidae
- Pyrochroidae
- Pythidae
- Ripiphoridae (44)
- Salpingidae (10)
- Scraptiidae (9)
- Synchroidae
- Stenotrachelidae
- Tenebrionidae (1.312)
- Tetratomidae
- Trictenotomidae
- Ulodidae
- Zopheridae (108)

Série Scarabaeiformia

Superfamília Scarabaeoidea
- Belohinidae
- Diphyllostomatidae
- Geotrupidae (65)
- Glaphyridae
- Glaresidae (1)
- Hybosoridae (87)
- Lucanidae (86)
- Ochodaeidae (3)
- Passalidae (115)
- Pleocomidae
- Scarabaeidae (2.477)
- Trogidae (13)

Série Elateriformia

Superfamília Dascilloidea
- Dascillidae
- Rhipiceridae (5)

Superfamília Buprestoidea
- Buprestidae (1.525)
- Schizopodidae

Superfamília Byrrhoidea
- Byrrhidae (1)
- Callirhipidae (11)
- Chelonariidae (110)
- Cneoglossidae (5)
- Dryopidae (26)
- Elmidae (148)
- Eulichadidae
- Heteroceridae (19)
- Limnichidae (18)
- Lutrochidae (3)
- Protelmidae
- Psephenidae (13)
- Ptilodactylidae (36)

Superfamília Elateroidea
- Artematopodidae (6)
- Brachypsectridae
- Cantharidae (449)
- Cerophytidae (7)
- Elateridae (724)
- Eucnemidae (144)
- Jurasaidae (3)
- Iberobaenidae
- Lampyridae (362)
- Lycidae (178)
- Omalisidae
- Omethidae
- Phengodidae (53)
- Rhagophthalmidae
- Rhinorhipidae
- Throscidae (5)

Superfamília Cleroidea
- Acanthocnemidae
- Biphyllidae (2)
- Byturidae
- Chaetosomatidae
- Cleridae (343)
- Lophocateridae (5)
- Mauroniscidae
- Melyridae (85)
- Peltidae
- Phloiophilidae
- Phycosecidae
- Prionoceridae
- Protopeltidae
- Rentoniidae (1)
- Rhadalidae
- Thanerocleridae (2)
- Thymalidae
- Trogossitidae (78)

Superfamília Cucujoidea
- Agapythidae
- Boganiidae
- Cavognathidae (2)
- Cryptophagidae (3)
- Cucujidae (1)
- Cybocephalidae
- Cyclaxyridae
- Erotylidae (512)
- Helotidae
- Hobartiidae
- Kateretidae (3)
- Laemophloeidae (54)
- Lamingtoniidae
- Monotomidae (11)
- Myraboliidae
- Nitidulidae (220)
- Passandridae (23)
- Phalacridae (24)
- Phloeostichidae
- Priasilphidae
- Propalticidae
- Protocucujidae
- Silvanidae (30)
- Smicripidae
- Sphindidae (5)
- Tasmosalpingidae

Superfam. Chrysomeloidea
- Cerambycidae (5.000)
- Chrysomelidae (6.055)
- Disteniidae (54)
- Megalopodidae (147)
- Orsodacnidae (1)
- Oxypeltidae
- Vesperidae (15)

Superfam. Curculionoidea
- Anthribidae (290)
- Attelabidae (96)
- Belidae (15)
- Brentidae (316)
- Caridae
- Curculionidae (5.265)
- Nemonychidae (2)

Relações filogenéticas. A relação filogenética entre as quatro subordens de Coleoptera é controversa e diversas topologias diferentes já foram propostas. Reconstruções filogenéticas dos Coleoptera são grandes desafios devido à extraordinária riqueza de espécies, caracteres morfológicos complexos e de difícil comparação, e dados moleculares esparsos, levando a um desequilíbrio na quantidade de dados e de táxons amostrados suficientes para a obtenção de resultados acurados (Zhang *et al.* 2018).

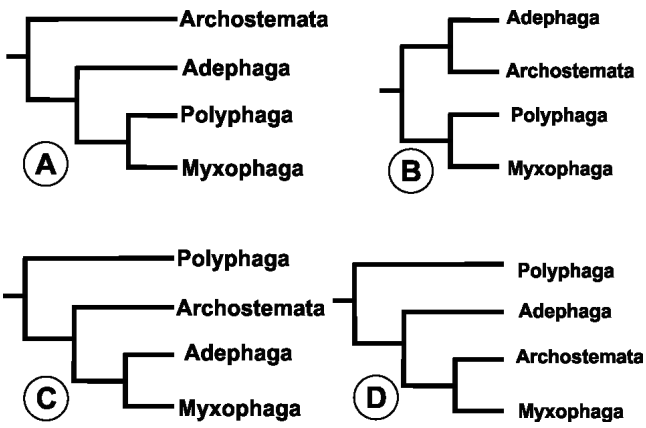
A subordem Archostemata foi considerada por Crowson (1955) como grupo-irmão dos demais Coleoptera e Adephaga como grupo-irmão do clado compreendido por Polyphaga e Myxophaga – (Archostemata (Adephaga (Polyphaga + Myxophaga))) (Fig. 31.12A). Análises utilizando comparações de estruturas diferentes, chegaram a diferentes conclusões por outros autores: (Adephaga + Archostemata) e (Polyphaga + Myxophaga) (Fig. 31.12B) por Baehr (1979) (estudo comparado de estruturas protorácicas); (Polyphaga (Archostemata (Adephaga + Myxophaga))) (Fig. 31.12C) por Kukalová-Peck & Lawrence (2004) (caracteres da asa membranosa), entre outros. A hipótese proposta por Crowson (*l.c.*) foi corroborada por Beutel (1997) e Hörnschemeyer (1998), com base em estudos da articulação da base das asas, e por Beutel & Haas (2000), baseado em caracteres do adulto e larvas. Beutel *et al.* (2018), utilizando caracteres internos e externos de imaturos e adultos, resgatou a posição de Crowson e demais (Fig. 31.12A). No entanto, as filogenias moleculares mais recentes (e.g. McKenna *et al.* 2015, 2019; Toussaint *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2018), com genes mitocondriais e nucleares, têm recuperado Polyphaga como grupo irmão das demais subordens (Fig. 31.12D). Zhang *et al.* (2018) compara algumas das topologias para as subordens de Coleoptera propostas nas últimas décadas e aborda a dificuldade de se estabelecer as relações internas entre suas séries e superfamílias.

O complexo de caracteres mais importante de Coleoptera está relacionado à esclerosação forte do corpo, sem membranas expostas e à simplificação do aparato de músculos torácicos. Essa tendência atinge seu pico em Myxophaga e Polyphaga, que também compartilham apomorfias das pernas larvais. Isto implica que várias simplificações do exoesqueleto e musculatura torácica surgiram várias vezes independentemente e também que um aparelho bucal complexo para alimentação saprofítica ou esporofítica foi ancestral em Coleoptera, com redução secundária em Archostemata e Adephaga.

Membros da subordem Archostemata possuem caracteres considerados por alguns autores como plesiomórficos: padrão cuticular com tubérculos e escamas, e élitros com fileiras de 'window punctures' não esclerosadas, dentre outros.

Os membros da subordem Polyphaga possuem transformações marcantes no tórax, consideradas mais derivadas, incluindo a presença de escleritos presternais e propleura interna. Uma modificação importante desta subordem é a perda da zona de flexão da asa membranosa, o que resulta em um mecanismo de dobramento relativamente simples, que envolve somente a área apical.

Importância. Os besouros desempenham papel importante na reciclagem de nutrientes, principalmente na fase larval. Muitas espécies são consideradas pragas da agricultura, de produtos alimentícios armazenados, livros, peles, tapetes etc. Outras espécies são importantes no controle biológico de ervas daninhas e de insetos pragas. Devido à grande diversidade de hábitats que ocupam, explorando uma ampla variedade de fontes de alimento, muitas espécies acabam interagindo com o homem.



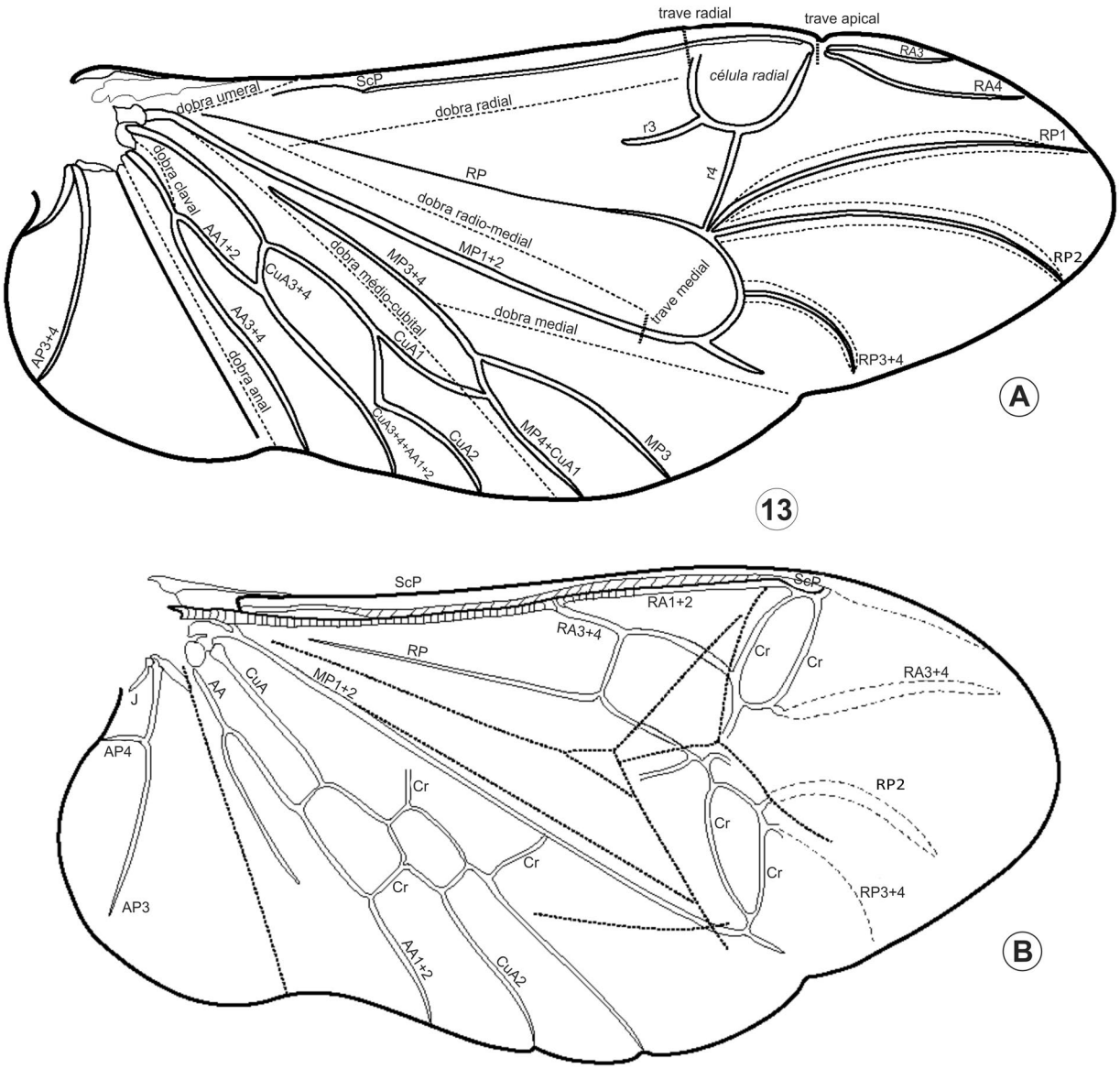
Figuras 31.12 A–D. Relações filogenéticas entre as subordens de Coleoptera. **A**, Crowson (1955); **B**, Baehr (1979); **C**, Kukalová-Peck & Lawrence (2004); **D**, Toussaint *et al.* (2017).

A importância econômica dos Coleoptera está relacionada principalmente às espécies que causam danos à agricultura, pastagens, madeira ou produtos estocados e à atividade de outras espécies no controle de insetos ou plantas que são pragas. Têm muito pouca importância na transmissão de agentes patogênicos a humanos ou a outros mamíferos e apenas alguns transmitem agentes causadores de doenças a plantas ou causam dermatites. As larvas de alguns Scarabaeidae, Elateridae e Tenebrionidae atacam principalmente pastagens, culturas de cereais e de cana-de-açúcar, *Saccharum officinarum* L. (Poaceae). Algumas cucurbitáceas são atacadas por espécies de *Epilachna* Chevrolat (Coccinellidae) e Chrysomelidae. Alguns Cerambycidae atacam árvores frutíferas, enquanto outros causam danos à soja (*Glycine max* (L.) Merr., Fabaceae) e à alfafa (*Medicago sativa* L., Poaceae).

Os besouros que são pragas de produtos estocados estão adaptados a ambientes secos e alguns deles são capazes de reproduzir-se em uma ampla variedade de materiais, enquanto outros têm fonte de alimento mais específica. Desempenham um papel importante no controle biológico de insetos pragas e espécies de plantas nocivas. Vários Coccinellidae são utilizados para controlar pulgões e cochonilhas (Aphidoidea e Coccoidea: Hemiptera), pragas de plantas.

Espécies de *Paederus* Fabricius (Staphylinidae) (potó) causam lesões quando os adultos são esmagados ou entram em contato com a pele. O composto pederina provoca irritação quando liberado sobre a pele. Reação semelhante pode ser causada por outro composto, a cantaridina, produzida por membros de Meloidae e Oedemeridae. As larvas de Dermestidae possuem cerdas que podem causar dermatite.

Os coleópteros estão sujeitos ao ataque de vários predadores, parasitoides e doenças. Os ovos podem ser atacados por vários Hymenoptera e as larvas são predadas por aranhas, vespas, outros besouros e vertebrados, e parasitadas por Hymenoptera (Chalcidoidea, Braconidae, Ichneumonidae) e Diptera (Tachinidae). As larvas e os adultos são atacados por ácaros e nematoides, além de sofrerem ação de vários parasitoides. Os besouros aquáticos constituem uma parte apreciável da comida de peixes e muitos



Figuras 31.13 A-B. Morfologia, asa posterior. **A**, principais veias e áreas de dobra; **B**, Archostemata, Ommatidae, *Tetraphalerus* sp.

anfíbios. Muitos répteis e aves se alimentam de besouros e outros insetos. Os besouros também estão sujeitos a várias doenças causadas por fungos, bactérias e vírus.

Coleta e fixação. O método de coleta mais adequado depende do objetivo do coletor. Pode ser ativa, quando há procura dos espécimes, ou passiva, quando há espera das presas. O método mais simples de coleta ativa é através da localização visual, seguida pela coleta manual. Esse método, para adultos e larvas, pode ser usado na maioria dos micro-hábitats, mas não é muito eficiente para coleta geral. Besouros grandes podem ser coletados facilmente com a mão sem serem danificados, mas para besouros pequenos é mais eficiente aspirá-los em um frasco utilizando um aspirador. O aspirador bucal não deve ser usado para coletas em substratos desagradáveis, como carniça e excrementos. Nunca deve ser usado quando há riscos de inalação de organismos patogênicos, como em ninhos de mamíferos e pássaros, guano de morcegos etc. Nesses casos, deve ser usado um aspirador elétrico ou um bulbo de sucção.

Como os besouros são mais robustos que os outros insetos, uma variedade de métodos para coleta ativa pode ser utilizada sem danificá-los. O batedor consiste em bater nos galhos e arbustos com uma vara de tal modo que os insetos são deslocados e caem em uma superfície preparada para recepcioná-los, o guarda-chuva entomológico. Os insetos que caem, podem ser coletados com uma pinça ou com um aspirador.

A rede entomológica, é usada para coletas sobre a vegetação, solo e folhagens. É mais eficiente para coletas de besouros que estão voando. Esse tipo de coleta é usado para estudos ecológicos onde é preciso comparar as amostras com base no número de vezes que a rede é passada sobre determinado local. Também pode ser utilizada na coleta de besouros aquáticos, e nesse caso, a rede deve ser mais resistente, com moldura triangular e bolsa de tecido resistente e poroso.

A coleta passiva com armadilha luminosa em noites quentes pode atrair grande número de besouros. Para aumentar a atração dos insetos, coloca-se um lençol branco esticado junto à lâmpada (de vapor de mercúrio ou ultravioleta) geralmente

posicionada próxima ao bordo superior do lençol. Para evitar a queda e perda dos insetos, dobra-se a borda inferior do lençol para cima, formando uma calha.

O funil de Berlese e o aparelho de Winkler são usados para coleta em amostras de serapilheira, sendo muito eficientes para coletar besouros pequenos. Em ambos, a serapilheira fica suspensa em um funil com um tubo coletor preso ao fundo, contendo líquido fixador. Outro método de coleta em serapilheira consiste em colocar o material em uma bandeja com água e coletar os besouros que flutuam.

Outro método também muito usado em estudos ecológicos que necessitam metodologia de coleta uniforme é o "pitfall" ou armadilha de queda. É muito eficiente para coleta de besouros noturnos que vivem no solo. Um método eficiente para coleta de besouros pequenos é a interceptação de voo. Consiste em uma barreira feita de plástico transparente ou tela fina que, quando é colocada em uma trilha de voo, os insetos colidem com o anteparo caindo no líquido fixador colocado na borda inferior da barreira. Geralmente se coloca uma cobertura de plástico sobre a armadilha. Um tipo especial de armadilha de interceptação de voo – eficiente apenas para alguns grupos de besouros – é conhecido como armadilha Malaise.

Um método para coleta de insetos em massa consiste na fumigação com inseticidas (termonebulização). Envolve a fumigação da copa de árvores com inseticidas piretroides e os insetos que caem, são coletados em uma série de funis suspensos abaixo das copas, geralmente dispostos a cerca de um metro de altura do solo. Iannuzzi *et al*. (2021) detalham as técnicas e métodos de coleta de besouros mais apropriados de acordo com seus hábitos de vida.

Chave para adultos das famílias que ocorrem no Brasil (adaptada de Lawrence & Ślipiński 2013a)

1. Protórax com suturas notopleurais (Figs 31.1A, C) separando o noto da pleura (pleura pode ou não estar separada do esterno por par de suturas pleurosternais); ou besouros diminutos (Figs 31.29-310), comprimento menor que 1,3 mm, abdômen com pelo menos três ventritos, corpo hemisférico; ou besouros pequenos, comprimento a partir de 2,5 mm, corpo mole, alongado, asas enroladas em espiral **2**

— Protórax sem suturas notopleurais (Figs 31.2, 254), hipômero estendendo-se até o esterno, separados pelas suturas notosternais; asas dobradas ou não, não enroladas em espiral ..... **Polyphaga** **11**

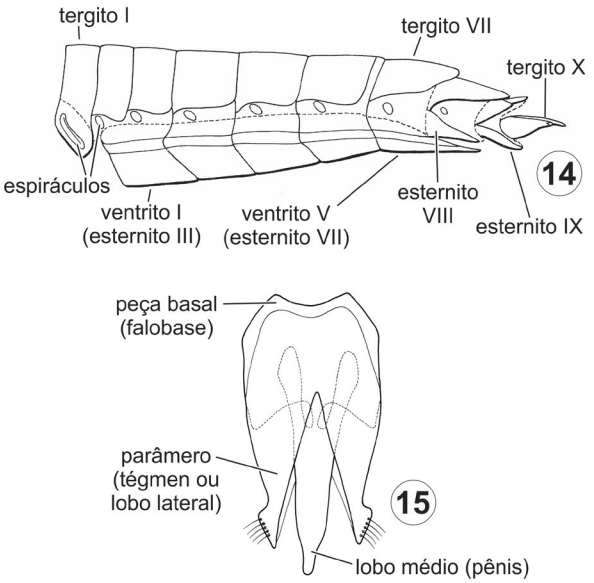
2(1). Coxas posteriores fundidas ao metaventrito, dividindo completamente o ventrito I (Figs 31.1A, 10A) **Adephaga** ..7

— Coxas posteriores móveis, não dividindo o ventrito I **3**

3(2). Antenas com clava curta, com um a três antenômeros (Figs 31.29–31); asas com oblongo, dobradas quando em repouso; até 2 mm de comprimento; em ambientes higropétricos ..... **Myxophaga** **6**

— Antenas filiformes (Figs 31.5A-B, 25) ou submonifilormes, alargando gradualmente para o ápice a partir do antenômero IV (Fig. 31.27); asas, quando em repouso, enroladas em espiral; comprimento entre 2,5 e 25 mm; espécies terrestres .....,..... **Archostemata** **4**

4(3). Suturas notopleurais ausentes; antenas submoniliformes, gradualmente alargadas para o ápice a partir do antenômero IV; élitros lisos, curtos; pigídio exposto; 2,5 mm de comprimento (Figs 31.26–27)) ..... **Micromalthidae**



Figuras 31.14–15. Elateridae, morfologia. **14**, abdômen, vl: há redução de dois esternitos; o ventrito I ou primeiro esternito visível, é na verdade o esternito III; **15**, edeago trilobado.

— Suturas notopleurais presentes; antenas filiformes; comprimento do corpo maior que 5 mm **5**

5(4). Inserções antenais laterais, bem separadas; antenas mais curtas que o comprimento da cabeça e protórax combinados; labro indistinto; cavidades procoxais contíguas; tarsômero IV não lobado; superfície ventral sem sulcos para recepção das pernas; suturas pleurosternais ausentes; palpômero maxilar apical expandido, com grupo de sensórios alojados em cavidade profunda (Fig. 31.28) ..... **Ommatidae**

— Inserções antenais dorsais, aproximadas; antenas mais longas que o comprimento da cabeça e protórax combinados; labro livre e visível; cavidades procoxais separadas pelo processo prosternal; tarsômero IV lobado ventralmente; superfície ventral do tórax com sulcos para recepção das pernas; suturas pleurosternais presentes; palpômero maxilar apical com grupo de sensórios superficiais (Fig. 31.25) .....**Cupedidae**

6(3). Corpo curto e alargado, convexo, arredondado lateralmente; élitros longos; abdômen com quatro ou cinco ventritos; antenas com nove a 11 antenômeros, escapo e pedicelo formando estrutura em forma de urna (Fig. 31.31) ..... **Torridincolidae**

— Corpo alongado, achatado dorso-ventralmente; élitros curtos; três ou quatro tergitos expostos; abdômen com seis ou sete ventritos; antenas com nove antenômeros, antenômero IX em forma de clava estreita (Figs 31.29–30) .... **Hydroscaphidae**

7(2). Metacoxas expandidas lateralmente, alcançando os élitros, encobrindo a junção do metatórax com o ventrito I; antenas não pubescentes, quase inteiramente glabras; dorso sem cerdas táteis; protíbias sem limpador de antenas... **8**

— Metacoxas não expandidas lateralmente, junção do metatórax com o ventrito I geralmente visível; antenas pubescentes, geralmente filiformes (moniliformes em Rhysodinae, Fig. 39.5C, achatadas e alargadas em Paussinae); dorso geralmente com cerdas táteis bem desenvolvidas e em posições fixas; protíbias com limpador de antenas (Figs 31.8A, 35, 39); metaventrito quase sempre com sutura catepisternal (Fig. 31.7B) (ausente em Rhysodinae) (Figs 31.32–52) ..... **Carabidae**

8(7). Metacoxas (Fig. 31.75) com placas muito desenvolvidas encobrindo o ventrito basal e a maior parte dos metafêmures; metaventrito com sutura catepisternal

distinta (Fig.31.7B); sutura elitral com pontuação grande em fileiras regulares (Fig. 31.76). ..... **Haliplidae**

— Placas metacoxais ausentes ou consistindo de porção mediana estreita, ventrito basal e metafêmures não encobertos; se sutura catepisternal presente, então élitros sem fileiras regulares de pontos **9**

9(8). Olhos (Fig. 31.67) completamente divididos em porções dorsal e ventral; antenas (Figs31.5N, 65) curtas, espessadas, pedicelo longo; pernas anteriores (Figs 31.65–66) longas e raptoriais; pernas médias e posteriores (Figs 31.61–62) curtas (Figs 31.73–74)..... **Gyrinidae**

— Olhos não divididos ou parcialmente divididos; antenas longas, pedicelo não alongado; pernas anteriores não raptoriais; pernas médias e posteriores alongadas.... **10**

10(9). Dorso fortemente convexo; escutelo não visível; superfície ventral (Fig. 31.77) achatada; metacoxas expandidas em placas longitudinais que cobrem as bases dos trocanteres; junção entre o metaventrito e metacoxa angulada no meio; metanepisternos (Fig. 31.7A) claramente não alcançando a cavidade coxal (Figs 31.78–79) ..... **Noteridae**

— Dorso tão ou ligeiramente mais convexo que a superfície ventral; escutelo visível ou não; metacoxas (Fig. 31.55) sem placas; junção entre o metaventrito e metacoxa aguda; metanepisternos (Fig. 31.7B) alcançando ou muito aproximados da cavidade coxal (Figs 31.53–54, 62–64) ..... **Dytiscidae**

11(1). Élitros presentes, completos, curtos ou reduzidos a abas ... **12**

— Élitros ausentes **231**

12(11). Antenas com clava fortemente assimétrica com três a cinco antenômeros, geralmente lamelada, por vezes pectinada ou cupuliforme(Figs 31.7J–M); procoxas grandes, fortemente e transversas ou cônicas e projetadas abaixo do prosterno, trocantinos escondidos ou apenas parcialmente visíveis; cavidades procoxais fechadas externamente (Fig. 31.6B); protíbias geralmente achatadas, com um ou mais dentes na margem externa (Fig. 31.8B); tarsos geralmente com cinco tarsômeros (mais raramente 0-5-5, 0-4-4, 0-3-3 ou 0-2-2), ou com tarsômeros parcial ou totalmente soldados e pouco distinguíveis, não lobados, desprovidos de pubescência densa ..... **Scarabaeoidea** **13**

— Antenas não como acima; ou procoxas, protíbias e tarsos diferentes **20**

13(12). Antenas com 11 antenômeros e clava com três; corpo fortemente convexo e hemisférico; cabeça sempre com algum tipo de armadura, no mínimo quilha ou tubérculo clípeo-frontal; pronoto frequentemente com armadura (Figs 31.157–159) ..... **Geotrupidae**

— Antenas com menos de 11 antenômeros ou clava com mais de três lamelas **14**

14(13). Esporão mesotibial mais longo com uma das bordas pectinada, tamanho entre 4 e 12 mm (Fig. 31.172) .... **Ochodaeidae**

— Esporão mesotibial mais longo não pectinado, tamanho muito variável **15**

15(14). Cavidade mesocoxal fechada lateralmente por junção ampla do meso e metaventritos (Fig. 31.7A) **16**

— Cavidade mesocoxal fechada lateralmente pelo mesepímero (Fig. 31.7B) **18**

16(15). Antenômeros da clava capazes de aporem-se formando estrutura compacta; abdômen com cinco ventritos; cavidades mesocoxais contíguas; élitros geralmente opacos e muito convexos, estrias elitrais fracas ou formadas por pontos não conectados, ou ausentes, tamanho 3 a 19 mm **17**

— Antenômeros da clava (Fig. 31.5K) incapazes de se aporem; abdômen com seis ventritos; cavidades mesocoxais separadas; élitros brilhantes e muito achatados dorsalmente, distintamente estriados, tamanho maior que 13 mm (Fig. 31.174) ..... **Passalidae**

17(16). Olhos não divididos pelo cantus; clípeo com lados convergindo para o ápice, coloração castanha, acinzentada ou negra; metafêmures e metatíbias não alargadas, tamanho quase sempre superior a 10 mm (Fig. 31.207) ..... **Trogidae**

— Olhos divididos por cantus proeminente; clípeo com lados subparalelos ou divergindo anteriormente; coloração testácea ou castanha clara ou escura; metafêmures e metatíbias alargadas, cobrindo o abdômen, tamanho quase sempre inferior a 5 mm (Fig. 31.160) ..... **Glaresidae**

18(15). Antenômeros da clava incapazes de se aporem; abdômen com cinco ventritos; ♂♂ geralmente com mandíbulas muito desenvolvidas, às vezes com tubérculos ou cornos na cabeça e pronoto (Figs 31.168–171) ..... **Lucanidae**

— Antenômeros da clava capazes de se aporem; abdômen com seis ventritos, exceto em Aclopinae, mas então tarsos médios e posteriores muito longos nos machos, bem maiores que as respectivas tíbias, e élitros curtos deixando pelos menos dois tergos expostos nas ♀♀; ♂♂ com mandíbulas normalmente desenvolvidas; armaduras nos ♂♂, quando presentes, na cabeça e/ou pronoto **19**

19(18). Antenas quase sempre com dez antenômeros e clava sempre com três antenômeros, muitas vezes cupuliforme (Fig. 31.162); tamanho sempre inferior a 12 mm. Se antenas com nove antenômeros, então clava cupuliforme, OU corpo com menos de 10 mm e adaptado a enrolar-se ficando com a parte anterior da cabeça totalmente voltada para trás (Figs 31.165–166) (Figs 31.162–167) ..... **Hybosoridae**

— Antenas quase sempre com menos de dez antenômeros (oito ou nove) e clava nunca cupuliforme, com três a cinco lamelas (Fig. 31.5J); tamanho muito variável, de 1,5 a 180 mm. Quando corpo totalmente fechado, a parte anterior da cabeça no máximo voltada para baixo, nunca para trás (Figs 31.175–206) ..... **Scarabaeidae**

20(12). Besouros diminutos, raramente com mais de 1 mm de comprimento; antenas(Fig.31.115) filamentosas, antenômeros alongados com cerdas longas; asas (Fig. 31.116) com franja de cerdas longas e finas visíveis nas bordas dos élitros; élitros truncados (Fig. 31.114); um ou mais tergitos expostos; metacoxas moderada a amplamente separadas; abdômen com seis ou sete ventritos (Fig. 31.117) ..... **Ptiliidae**

— Comprimento maior que 1mm; antenas raramente filamentosas; asas, se franjadas com cerdas longas, corpo mais convexo e abdômen com menos de seis ventritos **21**

21(20). Abdômen quase sempre com três ou mais tergitos totalmente expostos (exceto Silphidae, Silphinae, ex. Figs 31.118, 124); se somente um ou dois expostos, então cabeça com par de ocelos ou primeiro tergito exposto mais longo que os élitros **22**

— Abdômen geralmente completamente encoberto pelos élitros ou expondo o ápice de apenas um tergito; se um ou dois tergitos expostos, então cabeça sem par de ocelos ou primeiro tergito exposto muito mais curto que os élitros **38**

22(21). Fórmula tarsal 5-5-4 ..... **23**

— Fórmula tarsal diferente (geralmente 5-5-5, ocasionalmente 4-4-4 ou 3-3-3) **24**

23(22). Cabeça com constrição abrupta posterior formando "pescoço" estreito ou largo; metacoxas contíguas ou separadas estreitamente; corpo levemente achatado a moderadamente

convexo; antenas serradas, pectinadas ou flabeladas (Fig. 31.402) ..... **Ripiphoridae**

— Cabeça sem constrição abrupta; metacoxas distintamente separadas estreitamente; corpo fortemente achatado; antenas filiformes; cabeça e/ou pronoto mais longos que largos (Fig. 31.404) ou mais largos que longos (Fig. 31.403); inserção antenal exposta (Fig. 31.405) ou não ..... **Salpingidae**

24(22). Antenas com clava distinta **25**

— Antenas sem clava distinta (por vezes, antenômeros alargam-se gradualmente ou fortemente modificados) **29**

25(24). Cabeça com par de ocelos, abdômen com menos de três tergitos expostos **26**

— Cabeça sem par de ocelos, abdômen com pelo menos de três tergitos expostos **28**

26(25). Fórmula tarsal 4-4-4; corpo alongado e lados paralelos; élitros sem fileiras de pontos; borda externa das tíbias sem espinhos ..... **Staphylinidae**

— Fórmula tarsal 5-5-5; corpo mais curto e largo; borda externa das tíbias com espinhos **27**

27(26). Antenas (Fig. 31.121) com clava com três antenômeros e pouco compacta, antenômeros da clava com pilosidade densa e uniforme, precedidos por dois antenômeros glabros e tranversos; escutelo grande (Fig. 31.118); élitros carenados (Fig. 31.124) ..... **Silphidae**

— Outra combinação de caracteres **28**

28(25 e 27). Cavidades procoxais (Fig. 31.500) fechadas externamente; discrímen metatorácico presente (Fig. 31.501); clava (Fig. 31.502) com três antenômeros, compacta; tarsômeros I–III lobados, face ventral pilosa; corpo com lados paralelos, achatado, protórax e élitros com comprimentos semelhantes (Figs 31.498–499) (Figs 31.503–508) ..... **Nitidulidae**

— Cavidades procoxais abertas externamente; discrímen metatorácico ausente; Abdômen com ou sem flexibilidade dorso-ventral; fórmula tarsal 3-3-3; tarsos com uma ou par de garras com comprimentos desiguais; palpômero maxilar apical alargado e geralmente com modificações diversas. (Figs 31.125, 146) ..... **Staphylinidae**

29(24). Maior parte das asas expostas; élitros curtos **30**

— Maior parte das asas cobertas pelos élitros **33**

30(29). Antenômeros com apêndices duplos (biserrados, bipectinados ou birramosos); luminescentes (Figs 31.320–322) .... **Phengodidae** (♂♂)

— Antenômeros não como acima **31**

31(30). Antenas moniliformes, serradas ou pectinadas; palpômero apical maxilar e labial muito alongados ... **Omethidae** ... (Telegeusinae)

— Antenas diferentes; se serradas, então palpômero apical e maxilar curto **32**

32(31). Mesanepisternos amplamente unidos na região mediana separando o mesoventrito da região anterior do mesotórax; olhos não emarginados (Fig. 31.378); inserções antenais não elevadas (Fig. 31.380) ..... **Lymexylidae**

— Mesanepisternos distintamente separados na região mediana; inserções antenais elevadas e geralmente localizadas em emarginação dos olhos; asas normais com dobras transversais e geralmente dobradas sob os élitros (Fig. 31.520); tarsos pseudotetrâmeros (Fig. 31.9E)..... **Cerambycidae**

33(29). Tarsômeros simples, não lobados; discrímen metatorácico ausente; garras simples ..... **Staphylinidae**

— Todos os tarsos com pelo menos um tarsômero lobado; discrímen metatorácico presente (Figs 31.7A-B); se indistinto, então garras denteadas ou pectinadas **34**

34(33). Inserções antenais escondidas; labro completamente escondido; processo prosternal completo; garras pectinadas; antenas gradualmente expandidas e achadas no ápice .... **Cleridae**

— Inserções antenais expostas; labro, pelo menos, parcialmente visível; processo prosternal incompleto; garras simples ou com um dente; antenas filiformes, serradas ou pectinadas **35**

35(34). Inserções antenais aproximadas, distância entre elas menor ou ligeiramente maior que o diâmetro de uma delas . **36**

— Inserções antenais moderada a amplamente separadas, distância entre elas de, pelo menos, 1,5 vezes o diâmetro de uma delas **37**

36(35). Palpômero maxilar apical fusiforme; abdômen com órgão luminescente (indicado por mancha branca amarelada nos ventritos apicais) (Figs 31.307–319)..... **Lampyridae**

— Palpômero maxilar (Fig. 31.313) apical leve a fortemente expandido; abdômen sem órgão luminescente (Figs 31.317–319) ..... **Lycidae**

37(35). Labro (Fig. 31.245) membranoso; garras (Fig. 31.243) simples ou levemente denteadas na base; pilosidade composta de cerdas finas e curtas; protarsômero I simples nos ♂♂ e ♀♀ (Figs 31.247–252) ..... **Cantharidae**

— Labro esclerosado; garras (Fig. 31.468) distintamente lobadas na base; pilosidade composta de cerdas finas e curtas intercaladas com tufos de cerdas eretas e rígidas; protarsômero I nos ♂♂ alargado e pectinado (pente fino e escuro) (Fig. 31.469) ..... **Melyridae**

38(21). Mesotarso pentâmero (Figs 31.9A–B) **39**

— Mesotarso pseudotetrâmero (Figs 31. 9E–G, 456) **151**

— Mesotarso tetrâmero (Figs 31.9C–D) **185**

— Mesotarso pseudotrímero (Figs 31. 9I–L, 352) **219**

— Mesotarso trímero (Fig. 31.9H) **221**

39(38). Cavidade mesocoxal aberta lateralmente (não fechada pela junção do meso e metaventritos) **40**

— Cavidade mesocoxal claramente fechada lateralmente pela junção do meso e metaventritos **126**

40(39). Protrocantinos (Figs 31.6E, 474), ao menos, parcialmente expostos **41**

— Protrocantinos completamente encobertos ou aparentemente ausentes **92**

41(40). Antenas sem clava distinta (às vezes antenômeros alargando gradualmente), antenômero VIII não menor que os antenômeros VII e IX **42**

— Antenas com clava distinta de um a sete antenômeros; se clava pouco desenvolvida, então antenômero VIII menor (mais curto ou mais estreito ou ambos) que os antenômeros VII e IX **72**

42(41). Fórmula tarsal 5-5-5 ..... **43**

— Fórmula tarsal 5-5-4 ..... **70**

43(42). Élitro com processo digitiforme látero-ventral próximo a curva subapical que se encaixa no ventrito V (visível apenas com élitros abertos) (Figs 31.240–241) ..... **Artematopodidae**

— Élitro sem processo digitiforme **44**

44(43). Antenas com nove antenômeros, estreitas, finas, antenômeros VIII–IX alongados; ocelo mediano presente; coloração castanho-amarelada ..... **Dermestidae**

— Antenas com dez antenômeros, antenômero basal nos ♂♂ aumentado e modificado; corpo mole; coloração brilhante, vermelha ou amarela sobre azul ou preto ..... **Melyridae**

— Antenas com 11 antenômeros (raramente com mais de 11 antenômeros) **45**

45(44). Cabeça com par de cristas genais, fortemente hipognata de modo que as cristas genais se apoiam sobre as bordas das procoxas; pronoto muito curto e largo **46**
— Cabeça sem cristas genais **47**

46(45). Carena occipital transversal presente; tarsômeros simples, não lobados; sutura frontoclipeal distinta; corpo fusiforme, fortemente convergente posteriormente; placas metacoxais grandes e oblíquas; pernas médias e posteriores com franja de espinhos escuros no ápice das tíbias e dos tarsômeros I (Fig. 31.81) ..... **Eucinetidae**
— Carena occipital transversal ausente; tarsômero IV lobado; sutura frontoclipeal ausente ou indistinta; outra combinação de caracteres. (Figs 31.82–83) ..... **Scirtidae**

47(45). Mesanespisternos (episternos do mesotórax) unidos ou muito aproximados na região mediana **48**
— Mesanespisternos distintamente separados na região mediana (Fig. 31.7A) **49**

48(47). Processo intercoxal do ventrito I ausente; cabeça (Fig. 31.378) com constrição posterior abrupta formando pescoço; antenas de serradas a pectinadas; olhos com emarginação suave ..... **Lymexylidae**
— Processo intercoxal do ventrito I presente, ápice agudo; cabeça sem constrição posterior abrupta; antenas (Fig. 31.466) levemente incrassadas; olhos não emarginados .... **Melyridae**

49(47). Labro não visível, encoberto pelo clípeo ou fundido ao clípeo **50**
— Labro visível, não fundido ao clípeo **52**

50(49). Comprimento menor que 3 vezes a largura; formato oval; margem posterior do pronoto crenulada; cabeça hipognata, encaixando-se em cavidade na região anterior do prosterno; inserções antenais encobertas; placas metacoxais bem desenvolvidas e completas; tíbias achatadas, mais largas na região mediana; metaventrito e ventrito I com par de linhas curvas delimitando as impressões femorais. (Figs 31.222–223) ..... **Chelonariidae**
— Comprimento maior que 3 vezes a largura; lados paralelos; margem posterior do pronoto não crenulada; cabeça, se hipognata, não encaixada em cavidade na região anterior do prosterno; inserções antenais não encobertas; placas metacoxais pouco desenvolvidas ou ausentes; tíbias achatadas, metaventrito e ventrito I sem par de linhas curvas delimitando as impressões femorais **51**

51(50). Cabeça quase tão longa quanto larga, sem constrição posterior abrupta; cavidades pró e mesocoxais aproximadas; cavidades procoxais estreitamente abertas, projeções notais longas, agudas e quase alcançando o processo prosternal; tíbias com ângulos apicais externos projetados em forma de dente; tarsômero IV distintamente mais curto que o III. (Fig. 31.522) ..... **Cerambycidae**
— Cabeça (Fig. 31.480) distintamente mais curta que larga, com constrição posterior abrupta em forma de "pescoço"; cavidades pró e mesocoxais bem separadas; cavidades procoxais amplamente abertas, projeções notais curtas e anguladas; tíbias com ângulos apicais externos não projetados; tarsômero IV de comprimento similar ao III (Fig. 31.481) ..... **Cucujidae**

52(49). Corpo muito curto e largo, comprimento menor que 1,5 vezes a largura **53**
— Corpo com comprimento maior que 1,5 vezes a largura ... **56**

53(52). Margem posterior do pronoto distintamente crenulada; inserções antenais expostas; cavidades mesocoxais separadas por menos de 0,4 vezes a largura de uma delas; último palpômero maxilar com ápice leve a fortemente expandido; corpo achatado dorso-ventralmente, recoberto por cerdas (Figs 31.235–236) ..... **Psephenidae**
— Margem posterior do pronoto não crenulada; inserções antenais escondidas; cavidades mesocoxais separadas por mais de 0,4 vezes a largura de uma delas; último palpômero maxilar cilíndrico ou fusiforme; corpo moderada a fortemente convexo **54**

54(53). Metaventrito sem sutura catepisternal; sutura frontoclipeal ausente; base do labro em plano inferior ao ápice, de modo que um sulco profundo separa o labro do clípeo; tarsômeros com pubescência ventral, tarsômero IV frequentemente com lobo membranoso; prosterno na frente das coxas mais curto que o processo intercoxal; corpo fortemente convexo (Fig. 31.219) ..... **Byrrhidae**
— Metaventrito com sutura catepisternal (Fig. 31.7B); sutura frontoclipeal presente; sem sulco profundo na base do labro; tarsômeros simples e alongados, geralmente com cerdas esparsas; prosterno na frente das coxas mais longo que o processo intercoxal **55**

55(54). Escapo curto (Fig. 31.232) ..... **Limnichidae**
— Escapo longo (Figs 31.233–234) ..... **Lutrochidae**

56(52). Cavidades mesocoxais separadas por distância menor que o menor diâmetro de uma delas **57**
— Cavidades mesocoxais separadas por distância maior que o menor diâmetro de uma delas **66**

57(56). Ventrito I com processo intercoxal **58**
— Ventrito I sem processo intercoxal **61**

58(57). Comprimento mais de 3 vezes a largura; tamanho grande (comprimento: 10 mm ou mais); antenas flabeladas nos ♂♂, pectinadas nas ♀♀; empódio multicerdoso. (Figs 31.220–221) ..... **Callirhipidae**
— Comprimento de menos de 3 vezes a largura; antenas de forma variada; empódio bicerdoso ou ausente **59**

59(58). Margem posterior do pronoto não crenulada; comprimento da antena menor que o comprimento combinado da cabeça e tórax; metaventrito com sutura catepisternal; cavidades mesocoxais moderada a amplamente separadas (mais de 0,4 vezes o diâmetro de uma cavidade coxal (Figs 31.226–227, 229) ..... **Elmidae**
— Margem posterior do pronoto crenulada; comprimento da antena mais longo que o comprimento combinado da cabeça e tórax; metaventrito sem sutura catepisternal; cavidades mesocoxais estreitamente separadas (menos de 0,4 vezes o diâmetro de uma cavidade coxal) **60**

60(59). Pronoto fortemente inflado anteriormente (Figs 31.238, 240), carena lateral completa; sutura frontoclipeal ausente; região frontoclipeal com carena longitudinal mediana; palpômero maxilar IV com lados paralelos, não expandido apicalmente ..... **Ptilodactylidae**
— Pronoto não inflado anteriormente (Figs 31.237, 239), carena lateral incompleta anteriormente; sutura frontoclipeal presente; região frontoclipeal desprovida de carena longitudinal; palpômero maxilar IV expandido apicalmente, securiforme ..... **Ptilodactylidae**

61(57). Pronoto com margem posterior crenulada; empódio alargado e multicerdoso; cavidades procoxais separadas pelo processo prosternal; antenas flabeladas, frequentemente com mais de 30 antenômeros (Fig. 31.208) ..... **Rhipiceridae**
— Pronoto com margem posterior não crenulada; empódio bissetoso, muito reduzido ou ausente; cavidades procoxais

contíguas; antenas, se flabeladas, com 11 antenômeros ou menos **62**

62(61). Inserções antenais moderada a amplamente separadas (distância entre elas de, pelo menos, 1,5 vezes, mais geralmente 2 vezes o diâmetro de uma delas) **63**

— Inserções antenais aproximadas (distância entre elas menor ou ligeiramente maior que o diâmetro de uma delas) . **65**

63(62). Sutura frontoclipeal presente; labro membranoso e, em geral, parcialmente escondido sob o clípeo; garras simples (Fig. 31.243) ou denteadas, sem apêndice membranoso; tarsômero IV bilobado; pubescência, em geral, uniforme (Fig. 31.247) ..... **Cantharidae**

— Sutura frontoclipeal ausente; labro esclerosado e completamente exposto **64**

64(63). Garras, geralmente, com apêndices membranosos; se tarsômero IV lobado, então tarsômero III também lobado; pubescência dorsal composta de cerdas finas e tufos de cerdas eretas espessas e escuras; protórax e base do abdômen geralmente com vesículas membranosas eversíveis ..... **Melyridae**

— Garras com dente basal desenvolvido; tarsômeros não lobados; pubescência dorsal ausente; sem vesículas membranosas eversíveis (Fig. 31.224).... **Cneoglossidae**

— Garras sem dente ou apêndice basal (Fig. 31.304) ..... **Jurasaidae**

65(62). Abdômen com órgãos luminescentes (visíveis como estruturas branco-amareladas nos ventritos apicais); olhos grandes e aproximados; junção metatrocanter-metafêmur fortemente oblíqua ..... **Lampyridae**

— Abdômen sem órgãos luminescentes; olhos moderadamente grandes, mas bem separados; junção metatrocanter-metafêmur (Figs 31.315–316) transversa ou ligeiramente oblíqua (Figs 31.317–319) ..... **Lycidae**

66(56). Um ou mais tarsômeros distintamente lobados; ventritos I e II ou I–V conatos **67**

— Todos os tarsômeros não lobados; ventritos livres ou I–III conatos **68**

67(66). Ventritos I e II conatos, sutura entre eles pouco evidente ou incompleta; lobos tarsais membranosos (Fig. 31.211); olhos inteiros (Fig. 31.212); procoxas globulares; espécies grandes; coloridas ou com brilho metálico (Fig. 31.218) ..... **Buprestidae**

— Ventritos I–V conatos, suturas entre eles distintas; lobos tarsais não membranosos; olhos parcialmente divididos pelo **cantus**; procoxas fortemente transversas; espécies com até 3 mm de comprimento; coloração castanha. ... **Limnichidae**

68(66). Corpo alongado, 3 vezes mais longo que largo, fortemente achatado; glabro; cabeça (Fig. 31.480) com constrição posterior abrupta formando pescoço largo; mesoventrito sem cavidade; placas metacoxais ausentes (Fig. 31.481) ..... **Cucujidae**

— Comprimento menor que 3 vezes a largura; não fortemente achatado; com pilosidade; cabeça sem constrição abrupta; mesoventrito com cavidade para inserção do processo prosternal; placas metacoxais bem desenvolvidas e completas **69**

69(68). Antenômeros V–X transversos; base do protórax distintamente mais estreita que a largura combinada das bases dos élitros; pronoto constrito anteriormente ou com par de carenas longitudinais basais; metacoxas moderada a amplamente separadas; ventrito I sem carenas pós-coxais (Fig. 31.229) ..... **Elmidae**

— Antenômeros V–X mais longos que largos; base do protórax tão ou mais larga que a largura combinada das bases dos élitros; pronoto sem constrição anterior ou carenas longitudinais basais; metacoxas contíguas ou estreitamente separadas; ventrito I com carenas pós-coxais ... **Limnichidae**

70(42). Mesanepisternos (Fig. 31.266) estreitamente separados, contíguos ou amplamente unidos na região mediana de modo que o mesoventrito é agudo anteriormente ou separado da região anterior do metatórax **71**

— Mesanepisternos distintamente separados (distância entre eles de mais de 0,25 vezes o diâmetro da cavidade mesocoxal) de modo que a margem anterior do mesoventrito é truncada. Mesocoxas separadas por distância menor que a largura de uma cavidade coxal; pronoto sem carena lateral; cabeça sem constrição abrupta posterior; procoxas cônicas e projetando-se além do prosterno; corpo convexo ou levemente achatado, pubescente (Figs 31.399, 401) ..... **Oedemeridae**

71(70). Todos os tarsômeros simples; garras pectinadas, cada uma com apêndice cerdoso basal; abdômen com seis ventritos; olhos não ou levemente emarginados; esporões tibiais glabros (Figs 31.387–388) ..... **Meloidae**

— Penúltimo tarsômero lobado; garras simples, sem apêndice cerdoso basal; abdômen com cinco ventritos; olhos profundamente emarginados; esporões tibiais pubescentes (Figs 31.406–407) ..... **Scraptiidae**

72(41). Antenas com 7–9 antenômeros **73**

— Antenas com 10 antenômeros **76**

— Antenas com 11 antenômeros **79**

73(72). Escapo curto e largo, com formato irregular; antenômeros com cerdas conspícuas; antenômero anterior a clava não cupuliforme; palpo maxilar raramente mais longo que a metade do comprimento das antenas; corpo oval a levemente alongado, fortemente achatado ..... **Trogossitidae**

— Escapo mais longo que largo; antenômeros precedentes à clava glabros; antenômero anterior à clava cupuliforme; palpo maxilar mais longo que a metade do comprimento das antenas; corpo moderado a fortemente convexo ... **74**

74(73). Pronoto (Fig. 31.88) com projeção ântero-mediana que encobre a cabeça; cabeça fortemente defletida; cúpula pouco diferenciada; ♀♀ com casulo de seda com ovos preso ao abdômen (Figs 31.88–89) ..... **Epimetopidae**

— Pronoto não como acima **75**

75(74). Clava antenal com três antenômeros; abdômen quase sempre com cinco ventritos (se seis ventritos presentes, o corpo é oval e os élitros cobrem totalmente o abdômen) ..... **Hydrophilidae**

— Clava antenal (Fig. 31.105) com cinco ou seis antenômeros; abdômen quase sempre com seis ou sete ventritos; se o corpo é oval, os élitros são truncados deixando o ápice do abdômen exposto (Fig. 31.55) ..... **Hydraenidae**

76(72). Abdômen com seis ventritos; inserções antenais não visíveis quando observados pelo dorso; clava com quatro antenômeros ..... **Leiodidae**

— Abdômen com cinco ventritos; inserções antenais visíveis quando observados pelo dorso; clava com três ou menos antenômeros. 77

77(76). Mandíbulas com tubérculo dorsal e cavidade cerdosa; sutura frontoclipeal distinta e fortemente curvada; discrímen metaventral moderadamente a muito longo; cavidades procoxais estreitamente abertas; élitros glabros com estríola escutelar e dez fileiras distintas de pontos (Fig. 31.519) ..... **Sphindidae**

— Mandíbulas sem tubérculo dorsal ou cavidade cerdosa; sutura frontoclipeal ausente ou indistinta; discrímen metaventral ausente **78**

78(77). Cabeça prognata ou levemente declinada; carena occipital transversal ausente; processo prosternal completo, estendendo-se atrás das coxas; margem externa da mesotíbia com espinhos ou dentes em quase toda sua extensão; corpo oval, fortemente achatado ..... **Trogossitidae**
— Cabeça hipognata; carena occipital transversal presente; processo prosternal incompleto, às vezes terminando entre as coxas; margem externa da mesotíbia simples; corpo globular coberto por cerdas decumbentes enroladas.... **Rentoniidae**

79(72). Protarsômeros I–IV compactados, estreitos e transversos. (Fig. 31.471) ..... **Thanerocleridae**
— Protarsômeros I–IV não compactados **80**

80(79). Abdômen com seis ou sete ventritos **81**
— Abdômen com menos de seis ventritos **84**

81(80). Abdômen com sete ventritos; clava antenal com três antenômeros, pubescência fina; clava precedida por antenômero cupuliforme e glabro; corpo achatado; coloração castanho-amarelada a preta; pronoto e élitros explanados; élitros com tubérculos próximos ao terço apical e geralmente formando costas .... **Silphidae**
— Abdômen com seis ventritos; clava antenal não precedida por antenômero cupuliforme e glabro **82**

82(81). Clava antenal (Fig. 31.109) com cinco antenômeros, segundo antenômero claval menor (mais curto ou mais estreito ou ambos) que o primeiro antenômero claval (Figs 31.108, 111–112) ..... **Leiodidae**
— Clava antenal, se com cinco antenômeros, então segundo antenômero claval subigual ou maior que o primeiro antenômero claval **83**

83(82). Cavidades procoxais fechadas externamente (Fig. 31.6B); procoxas fortemente transversas, não projetadas, bem separadas pelo processo prosternal; membrana intersegmental abdominal com escleritos organizados em padrão de parede de tijolos ..... **Nitidulidae**
— Cavidades procoxais abertas externamente (Figs 31. 6C-D); procoxas globulares ou cônicas, projetadas além do prosterno, não separadas pelo processo prosternal que é incompleto; membrana intersegmental abdominal sem padrão acima ..... **Leiodidae**

84(80). Cabeça moderada a fortemente declinada (hipognata) **85**
— Cabeça prognata ou levemente declinada **87**

85(84). Inserções antenais lateralmente sob carena suave, não visíveis quando observadas do dorso; comprimento menor que 1,5 vezes a largura; corpo fortemente convexo; mesoventrito com cavidade onde se aloja o processo prosternal (Fig. 31.219) ..... **Byrrhidae**
— Inserções antenais dorsalmente entre os olhos, visíveis quando observadas do dorso; se comprimento menor que 1,5 vezes a largura, então cavidade mesoventral ausente **86**

86(85). Comprimento menor que 1,5 mm, corpo globoso; metacoxas achatadas, não escavadas, sem placas coxais; ventrito I mais longo que a largura combinada dos dois seguintes; ocelo mediano ausente (Fig. 31.470) ..... **Rentoniidae**
— Comprimento maior que 1,5 mm, corpo alongado e / ou achatado; metacoxas escavadas, com placas coxais; ventrito I mais curto que a largura combinada dos dois seguintes; ocelo mediano presente ou não..... **Dermestidae**

87(84). Processo intercoxal do ventrito I amplamente arredondado a amplamente angulado ou truncado **88**
— Processo intercoxal do ventrito I agudo ou estreitamente agudo **89**

88(87). Placas metacoxais (Fig. 31.85) bem desenvolvidas e completas; inserções antenais (Fig. 31.86) encobertas por projeções frontais; sutura metacatepisternal completa ou quase completa (Figs 31.84, 87).... **Nosodendridae**
— Placas metacoxais ausentes; inserções antenais expostas; sutura metacatepisternal ausente ..... **Nitidulidae**

89(87). Cavidade procoxal fechada externamente (Fig. 31.6B) ... **90**
— Cavidade procoxal aberta externamente **91**

90(89). Clava antenal (Figs 31.499–500) oval, tão longa quanto larga ou levemente mais longa que larga, simétrica; corpo oval ou oblongo; protórax não constrito posteriormente, base tão larga quanto ou ligeiramente mais estreita que a largura combinada dos élitros; lacínia ausente; pilosidade variável, mas nunca com escamas achatadas (Figs 31.503, 505–506) ..... **Nitidulidae**
— Clava antenal pelo menos 2 vezes mais longa que larga, assimétrica; corpo quase sempre alongado, lados paralelos; protórax constrito posteriormente, base distintamente mais estreita que a largura combinada dos élitros; corpo glabro ou com pilosidade escamiforme (Figs 31.472, 476–477) ... . **Trogossidae**

91(89). Clava antenal (Figs 31.109–110) com quatro ou cinco antenômeros; protarsos frequentemente fortemente expandidos e cerdosos; corpo oblongo, convexo; pilosidade densa, decumbente; sutura frontoclipeal ausente (Figs 31.108, 112) ..... **Leiodidae**
— Clava antenal com três antenômeros; protarsos não expandidos e cerdosos; se sutura frontoclipeal ausente, corpo alongado e achatado ou glabro; pronoto explanado; procoxas fortemente transversas; protocantinos amplamente expostos; metacoxas expandidas lateralmente, alcançando a epipleura de modo que os escleritos metapleurais estão separados dos ângulos ântero-laterais do ventrito I ..... **Trogossidae**

92(40). Antenas com 11 antenômeros (raramente com mais de 11 antenômeros) **93**
— Antenas com menos de 11 antenômeros **119**

93(92). Tarsos 5-5-5 ..... **94**
— Tarsos 5-5-4 ..... **106**

94(93). Pronoto com ângulos posteriores projetados posteriormente, agudos **95**
— Pronoto com ângulos posteriores não projetados **97**

95(94). Labro total ou quase totalmente encoberto pelo clípeo (Figs 31.297, 300); metacoxas (Fig. 31.297) amplamente separadas, sem placas; metaventrito com dois pares de suturas coxais; pronoto com sulcos basais (Fig. 31.301) ..... **Eucnemidae**
— Labro livre e quase totalmente visível; metacoxas contíguas ou estreitamente separadas, com placas; metaventrito sem suturas coxais (raramente com um par) **96**

96(95). Ventritos I–IV conatos; antenas não clavadas; metaventrito e abdômen sem sulcos tarsais (Fig. 31.254); corpo geralmente alongado com lados subparalelos ou com élitros afunilando-se em direção ao ápice (Figs 31.259, 290) ..... **Elateridae**
— Ventritos I–V conatos; antenas quase sempre com clava com três antenômeros; corpo quase sempre ligeiramente achatado, convergindo anterior e posteriormente a partir da junção do pronoto e élitros; se antena desprovida de clava e corpo com lados paralelos, então metaventrito e abdômen com sulcos tarsais (Fig. 31.323) ..... **Throscidae**

97(94). Abdômen com seis ventritos; pelo menos três tarsômeros lobados; base do pronoto distintamente mais estreita que a largura combinada da base dos élitros; corpo alongado; coloração chamativa e cerdoso; OU olhos protuberantes (Figs 31.459, 461) ..... **Cleridae**

— Abdômen com cinco ventritos; outras características diferentes **98**

98(97). Processo prosternal com ápice fortemente expandido .... **Laemophloeidae** (♀♀)

— Processo prosternal com ápice não expandido fortemente **99**

99(98). Cavidades procoxais fechadas externamente (Fig. 31.6B) **100**

— Cavidades procoxais abertas externamente **101**

100(99). Área pré-gular com par de cavidades cerdosas abertas lateralmente; metaventrito com carenas coxais; prosterno, na frente das coxas, pelo menos, ligeiramente mais curto que a cavidade procoxal; cavidade procoxal levemente transversa ..... **Biphyllidae**

— Área pré-gular sem par de cavidades; metaventrito com carenas coxais; prosterno, na frente das coxas, distintamente mais longo que a cavidade procoxal; cavidade procoxal aproximadamente circular ..... **Silvanidae**

101(99). Antenas sem clava distinta (pode ser incrassada) **102**

— Antenas com clava distinta **104**

102(101). Corpo estreito e alongado, mais de 3 vezes mais longo que largo; cabeça abruptamente constrita posteriormente formando pescoço largo; escapo (Fig. 31.517) mais de 3 vezes mais longo que o pedicelo (Fig. 31.518).... **Silvanidae**

— Comprimento do corpo menor que 3 vezes a largura; cabeça sem constrição abrupta posterior (por vezes com estreitamento gradual); escapo menos de 3 vezes o comprimento do pedicelo **103**

103(102). Cavidades mesocoxais separadas por distância menor que o menor diâmetro de uma delas; ocelo mediano presente ou não; metaventrito sem sutura catepisternal; placas metacoxais desenvolvidas e completas; antenas pubescentes...**Dermestidae**

— Cavidades mesocoxais separadas por distância maior que o menor diâmetro de uma delas; ocelo mediano ausente; metaventrito com sutura catepisternal; placas metacoxais pouco desenvolvidas ou ausentes; antenas glabras..... **Elmidae**

104(101). Cavidades mesocoxais (Fig. 31.92) separadas por distância maior que o menor diâmetro de uma delas; antenas (Figs 31. 5D, 93) geniculadas; comprimento do escapo maior que 3 vezes o do pedicelo; élitros (Fig. 31.91) truncados, expondo, pelo menos, um tergito abdominal; corpo glabro e brilhante (Fig. 31.95) ..... **Histeridae**

— Cavidades mesocoxais separadas por distância menor que o menor diâmetro de uma delas; antenas não geniculadas; comprimento do escapo menor que 3 vezes o do pedicelo; élitros cobrindo todos os tergitos abdominais ou deixando exposto o ápice de um deles; corpo pubescente **105**

105(104). Placas metacoxais bem desenvolvidas, completas; cabeça hipognata; ocelo mediano presente ou não; fronte sem cavidades ou sulcos ..... **Dermestidae**

— Placas metacoxais ausentes; cabeça prognata; sem ocelo mediano; fronte com par de cavidades pequenas geralmente unidas por sulco fortemente arqueado (Fig. 31.478) .... **Cavognathidae**

106(93). Cavidades mesocoxais separadas por distância maior que o menor diâmetro de uma delas **107**

— Cavidades mesocoxais separadas por distância menor que o menor diâmetro de uma delas **111**

107(106). Processo prosternal forte e geralmente abruptamente expandido no ápice **108**

— Processo prosternal não ou expandido leve e gradualmente no ápice **109**

108(107). Metacoxas contíguas ou separadas estreitamente e o processo intercoxal do ventrito I agudo ou estreitamente arredondado; inserções antenais não visíveis do dorso; prosterno na frente das coxas mais curto que o processo prosternal; cavidades procoxais fechadas internamente; corpo oval a oblongo, moderadamente convexo (Figs 31.372–374) ... . **Archeocrypticidae**

— Metacoxas moderada a amplamente separadas e o processo intercoxal do ventrito I amplamente arredondado ou truncado; inserções antenais expostas; prosterno na frente das coxas mais longo que o processo prosternal; cavidades procoxais abertas internamente; corpo alongado, lados paralelos, achatado..... **Laemophloeidae** (♂♂)

109(107). Ventritos I–III conatos; élitros cobrindo todos os tergitos ou deixando somente o ápice deles exposto; corpo alongado, mais de 2 vezes mais longo que largo, fortemente achatado. ..... **Tenebrionidae**

— Todos os ventritos livres ou I e II conatos; élitros deixando, pelo menos, um tergito exposto; corpo com comprimento de menos de 2 vezes a largura ou comprimido lateralmente, fortemente achatado, posteriormente estreitado e cuneiforme..... **110**

110(109). Antenas (Fig. 31.391) sem clava distinta (por vezes incrassada); ápice abdominal (Fig 31.390) projetado além do élitro, formando espinho; metacoxas grandes, achatadas, contíguas e fundidas ao metaventrito; cabeça com constrição abrupta posterior formando pescoço estreito, bem adpressa ao protórax de modo que o pescoço não é visível; corpo comprimido lateralmente, estreitado posteriormente e cuneiforme, pubescente (Fig. 31.392) ..... **Mordellidae**

— Antenas (Fig. 31.91) com clava com um a três antenômeros; ápice abdominal não projetado em forma de espinho; metacoxas (Fig. 31.92) pequenas, móveis e amplamente separadas; cabeça sem constrição abrupta posterior; corpo glabro não comprimido ou cuneiforme (Figs 31.95–98) .. .. **Histeridae**

111(106). Cavidades procoxais abertas externamente..... **112**

— Cavidades procoxais fechadas externamente (Fig. 31.6B) **117**

112(111). Antenas sem clava distinta (por vezes incrassada). ... **113**

— Antenas com clava com três antenômeros (por vezes não muito distinta) ..... **Anthicidae**

113(112). Tarsômeros do mesotarso não lobados ... **Ripiphoridae**

— Pelo menos um tarsômero do mesotarso não lobado ... **114**

114(113). Mesotarsômero III lobado e IV simples; abdômen geralmente com quatro ventritos, se cinco presentes, então sutura entre I e II fraca ou incompleta; comprimento raramente excedendo 3,5 mm ..... **Aderidae**

— Mesotarsômero IV lobado; abdômen com cinco ventritos **115**

115(114). Cabeça com constrição abrupta posterior formando pescoço estreito (às vezes escondido) **116**

— Cabeça gradualmente estreitada atrás dos olhos, encaixando-se no pronoto de maneira telescopada .... **Melandryidae**

116(115). Olhos (Fig. 31.406) profundamente emarginados; esporões tibiais pubescentes; ventrito I sem processo intercoxal (Fig. 31.407) ..... **Scraptiidae**
— Olhos não ou levemente emarginados; esporões tibiais sem pubescência; ventrito I com processo intercoxal agudo a amplamente arredondado (Fig. 31.371) ... **Anthicidae**

117(111). Processo prosternal não, ou leve e gradualmente expandido no ápice **118**
— Processo prosternal forte e geralmente abruptamente expandido no ápice ..... **Archeocrypticidae**

118(117). Inserções antenais expostas; processo prosternal incompleto, terminando entre as coxas; todos os ventritos livres ..... **Anthicidae**
— Inserções antenais não visíveis do dorso; processo prosternal completo, estendendo-se atrás das coxas; ventritos I–III conatos ..... **Tenebrionidae**

119(92). Cavidades procoxais fechadas externamente **120**
— Cavidades procoxais abertas externamente **122**

120(119). Antenas com oito ou nove antenômeros; cabeça com rostro mais longo que largo; pronoto com linhas ou carenas laterais submarginais..... **Silvanidae**
— Antenas com dez antenômeros; cabeça sem rostro; pronoto sem linhas ou carenas laterais submarginais **121**

121(120). Abdômen com cinco ventritos; procoxas globulares e não projetadas abaixo do prosterno; clava antenal com um ou dois antenômeros e globular (Fig. 31.497) ..... **Monotomidae**
— Abdômen com seis ventritos; procoxas cônicas e projetadas abaixo do prosterno; clava antenal com um antenômero e muito mais longa que larga ..... **Cleridae**

122(119). Cavidades mesocoxais (Fig. 31.100) separadas por distância menor que o menor diâmetro de uma delas; metacoxas contíguas ou estreitamente separadas; antena com nove antenômeros, clava com três antenômeros, clava precedida de antenômero fortemente transverso, glabro e cupuliforme (cúpula); tíbia geralmente espinhosa; palpo maxilar mais longo que a antena (Figs 31.101, 103) .... **Hydrophilidae**
— Cavidades mesocoxais separadas por distância maior que o menor diâmetro de uma delas; metacoxas moderada a amplamente separadas **123**

123(122). Élitros truncados deixando, pelo menos, um tergito exposto; antenas (Fig. 31.93) geniculadas, escapo 3 vezes mais longo que o pedicelo; superfície dorsal geralmente lisa, brilhante e glabra (Fig. 31.95) ..... **Histeridae**
— Élitros cobrindo todos os tergitos abdominais ou deixando exposto o ápice de um deles; antenas não geniculadas, comprimento do escapo menor que 3 vezes o do pedicelo ... **124**

124(123). Clava antenal com seis antenômeros, pectinada; prosterno na frente das coxas muito longo, estendendo-se abaixo da cabeça como mentoneira; tarsômero V mais longo que o comprimento combinado dos tarsômeros I–IV (Fig. 31.225). ..... **Dryopidae**
— Clava antenal com um a três antenômeros; prosterno relativamente curto, não formando mentoneira; tarsômero V muito mais curto que o comprimento combinado dos tarsômeros I–IV **125**

125(124). Cabeça moderada a fortemente declinada (hipognata); antenas com sete ou nove antenômeros, clava compacta que pode ser indivisa ou dividida indistintamente em três partes; superfície dorsal tuberculada; élitros costados; tergito VII sem sulco mediano (Fig. 31.90)..... **Georissidae**
— Cabeça prognata ou levemente declinada; antenas com dez antenômeros, clava claramente com três antenômeros, alongada, densamente pubescente; superfície dorsal lisa, pubescente; élitros não costados; tergito VII com sulco mediano ..... **Sphindidae**

126(39). Tarsos 5-5-5 ..... **127**
— Tarsos 5-5-4 ..... **156**

127(126). Cavidades procoxais abertas externamente **128**
— Cavidades procoxais fechadas externamente (Fig. 31.6B) **137**

128(127). Abdômen com seis ventritos. Cavidades mesocoxais separadas; élitros cobrindo todos os tergitos ou deixando exposto total ou parcialmente um deles; discrímen ausente ou presente no metaventrito; corpo pubescente, geralmente com constrição entre o protórax e élitros, assumindo aspecto de formiga (se não, então protórax com par de impressões basais) (Fig. 31.151) ..... **Staphylinidae**
— Abdômen com cinco ventritos **129**

129(128). Antenas sem clava distinta (por vezes incrassada) **130**
— Antenas com clava distinta, clava composta de um a sete antenômeros **133**

130(129). Pronoto com ângulos posteriores projetados; inserções antenais não visíveis do dorso **131**
— Pronoto com ângulos posteriores não projetados; inserções antenais visíveis do dorso **132**

131(130). Pronoto (Fig. 31.260) com ângulos posteriores fortemente projetados ..... **Elateridae**
— Pronoto com ângulos posteriores levemente projetados (Fig. 31.253) ..... **Cerophytidae**

132(130). Corpo alongado, lados paralelos, glabro; cabeça prognata; prosterno, na frente das coxas, muito mais longo que o menor diâmetro da cavidade coxal; comprimento quase sempre maior que 10 mm (Figs 31.513–514) ..... **Passandridae**
— Corpo geralmente curto e largo, se alongado então tegumento pubescente; cabeça (Fig. 31.340) fortemente declinada (hipognata); prosterno, na frente das coxas, mais curto que o menor diâmetro da cavidade coxal; comprimento menor que 8 mm ..... **Ptinidae**

133(129). Cabeça moderada a fortemente declinada (hipognata) ... **134**
— Cabeça prognata ou levemente declinada **135**

134(133). Margem externa da mesotíbia (Fig. 31.328) portando espinhos ou dentes na maior parte de sua extensão; sutura frontoclipeal distinta (Fig. 31.324); junção do metatrocanter com o fêmur fortemente oblíqua (Fig. 31.155) ... **Bostrichidae**
— Margem externa da mesotíbia simples; sutura frontoclipeal ausente; junção do metatrocanter com o fêmur transversa ou levemente oblíqua ..... **Ptinidae**

135(133). Comprimento menor que 1,5 vezes a largura; corpo amplamente oval e fortemente achatado; pronoto com endocarena mediana (visível como sutura distinta) .... **Laemophloeidae**
— Comprimento maior que 1,5 vezes a largura; pronoto sem endocarena mediana **136**

136(135). Epipleura incompleta ou ausente; região occipital sem área estridulatória; ventrito I distintamente mais longo que o II; ápices elitrais espaçados quando em repouso (causada por deflexão da borda sutural); porção anterior da carena pronotal lateral ou porção ântero-lateral do disco pronotal com uma ou mais aberturas glandulares geralmente alojadas em calosidades; cavidades procoxais geralmente amplamente abertas, sem ou com projeções coxais muito curtas; ventrito I geralmente sem carenas pós-coxais, se presentes são curvas .... **Cryptophagidae**

— Epipleura completa alcançando o ápice ou quase; ventrito I não ou ligeiramente mais longo que o II; corpo elíptico ou alongado, com élitros distintamente curvados lateralmente; se corpo alongado e com lados paralelos, então base do pronoto muito mais estreita que a largura combinada das bases dos élitros; carena lateral do pronoto simples, levemente ondulada ou microdenticulada; região occipital com ou sem áreas estridulatórias; tarsos simples ou tarsômeros I–III lobados.... **Erotylidae**

137(127). Protrocantinos, pelo menos, parcialmente expostos; cavidades procoxais fortemente transversas; processo prosternal distintamente expandido no ápice; antenas com dez ou menos antenômeros, clava com um antenômero; metacoxas estendendo-se lateralmente até a epipleura; empódio bem desenvolvido e bicerdoso ..... **Trogossitidae**
— Protrocantinos, completamente escondidos; demais caracteres diferentes ou ausentes **138**

138(137). Labro fundido ao clípeo, não aparente; carena pronotal lateral ausente ou incompleta; escapo antenal mais de 3 vezes o comprimento do pedicelo, clava antenal compacta ou com um antenômero; margem externa das tíbias denteadas (às vezes com espinhos encaixados em soquetes) ou tarsos filiformes e distintamente mais longos que as tíbias **139**
— Labro livre, visível; carena pronotal lateral completa; escapo antenal menos de 3 vezes o comprimento do pedicelo, clava antenal, pelo menos, com dois antenômeros, geralmente não compacta; margem externa das tíbias não denteadas ou espinhosas; tarsos sempre mais curtos que as tíbias **140**

139(138). Olhos aproximadamente circulares; tarsômero basal mais longo que o comprimento combinado dos dois seguintes; comprimento entre 5–10 mm ..... **Curculionidae**
— Olhos alongados dorso-ventralmente; tarsômero basal mais curto que o comprimento combinado dos dois seguintes; raramente com comprimento maior que 5 mm .... **Curculionidae**

140(138). Antenas com sete antenômeros, clava com três antenômeros e pubescente, antenômero precedente à clava glabro e cupuliforme; antenas mais curtas ou ligeiramente mais longas que os palpos maxilares; sutura frontoclipeal distinta, angulada e unida no meio à sutura mesocranial; dorso glabro, ventre densamente coberto por pubescência curta e fina; cabeça e pronoto granulados ou com pontuação confluente (Fig. 31.99) ..... **Hydrochidae**
— Antenas muito mais longas que os palpos maxilares, pelo menos com 9 antenômeros, antenômero precedente a clava não cupuliforme; sutura frontoclipeal ausente, ou, se presente, então levemente curvada e não unida a sutura mesocranial; dorso glabro ou pubescente, ventre não coberto por pubescência curta e fina **141**

141(140). Antenas com nove antenômeros, clava compacta com dois antenômeros; metacoxas estendendo-se lateralmente até a epipleura; corpo fortemente convexo e coberto por cerdas finas, longas e eretas; tarsômero I muito mais curto que o II ..... **Trogossitidae**
— Antenas com 11 antenômeros, clava com dois ou três antenômeros; metacoxas não se estendendo até a epipleura; corpo fortemente convexo e coberto por cerdas finas, longas e eretas; se tarsômero I muito mais curto que o II, então corpo alongado e lados aproximadamente paralelos **142**

142(141). Sutura frontoclipeal presente; epipleura incompleta ou ausente; cavidades procoxais amplamente fechadas internamente; tíbias não expandidas apicalmente; tarsômero I distintamente mais curto que o II (Fig. 31.155) ..... **Bostrichidae**
— Sutura frontoclipeal ausente; epipleura completa até o ápice; cavidades procoxais abertas internamente ou fechadas por barra estreita; tíbias expandidas apicalmente; tarsômero I não mais curto que o II **143**

143(142). Cavidades procoxais abertas externamente **144**
— Cavidades procoxais fechadas externamente **148**

144(143). Antenas sem clava distinta (por vezes incrassada) **145**
– Antenas com clava com dois ou três antenômeros **147**

145(144). Comprimento maior que 4 vezes a largura; corpo fortemente achatado; mesanepisternos distintamente separados na região mediana; mesoventrito amplamente arredondado na região anterior ..... **Mycteridae**
— Comprimento menor que 4 vezes a largura; corpo não fortemente achatado; se mesanepisternos separados na região mediana então mesoventrito truncado na região anterior **146**

146(145). Mesanepisternos contíguos ou estreitamente separados na região mediana de modo que o mesoventrito é agudo anteriormente; cavidades mesocoxais separadas; ventritos livres..... **Salpingidae**
— Mesanepisternos bem separados na região mediana; mesoventrito não agudo anteriormente; ventritos I–III ou IV conatos, ventrito II com área pubescente nos ♂♂ ..... **Mycteridae**

147(144). Inserções antenais visíveis do dorso**;** metatrocanter mais de 2 vezes mais longo que largo, junção com a fêmur transversa ou levemente oblíqua; região occipital com crista ou carena transversa ..... **Cryptophagidae** (♂♂)
— Inserções antenais não visíveis do dorso; corpo oval; base do protórax tão larga, ou mais estreita, quanto à largura combinada das bases dos élitros; olhos de tamanho variado; hipômero sem cavidade antenal; superfície lisa, glabra (Fig. 31.446) ou dorso tuberculado ou costado, coberto com cerdas escamiformes (Figs 31.447, 452) .... **Zopheridae**

148(143). Antenas com dez antenômeros; cabeça com rostro o qual é mais longo que largo; pronoto com três sulcos longitudinais ..... **Salpingidae**
— Antenas com 11 antenômeros; cabeça sem rostro; pronoto sem sulcos longitudinais **149**

149(148). Processo prosternal não ou somente leve e gradualmente expandido no ápice ..... **Tenebrionidae**
— Processo prosternal forte e abruptamente expandido no ápice **150**

150(149). Antenas alojadas em depressões no hipômero; todas as coxas moderada a amplamente separadas; dorso tuberculado; comprimento maior que 20 mm ..... **Zopheridae**
— Antenas não alojadas em depressões no hipômero; pró e metacoxas contíguas; dorso não tuberculado; comprimento menor que 5 mm ..... **Salpingidae**

151(38). Metatarso com quatro tarsômeros..... **152**
— Metatarso com cinco tarsômeros **153**

152(151). Corpo oval a subcircular (bordas laterais do pronoto e élitros formando arco contínuo); pronoto com margens laterais explanadas obliquamente, com carena lateral fina e simples; procoxas não projetadas, oval ou circular (Fig. 31.515) ..... **Phalacridae**
— Corpo alongado com lados subparalelos e não formando arco contínuo; pronoto com margens laterais não explanadas, sem carena lateral; procoxas projetadas ..... **Aderidae**

153(151). Cabeça sem rostro alongado **154**
— Cabeça com rostro alongado **174**

154(153). Antenas sem clava distinta (por vezes incrassada) **155**
— Antenas com clava distinta composta de um a sete antenômeros **167**

155(154). Metacoxas escavadas formando placa; carena pronotal lateral bem desenvolvida posteriormente, mas obsoleta próximo à parte anterior; parte posterior do pronoto finamente crenulada e com quatro escavações; escutelo profundamente fendido anteriormente; esporões tibiais pubescentes; antenômeros IV–X, nos ♂♂ , com apêndice articulado (Fig. 31.239) ..... **Ptilodactylidae**
— Metacoxas não escavadas, não formando placa; outros caracteres diferentes **156**

156(126, 155). Processo prosternal incompleto, terminando entre as coxas; cabeça fortemente declinada (hipognata); protórax estreitado anteriormente, com carena lateral incompleta; metafêmur expandido, um ou mais dentes na margem interna; garras denteadas (Figs 31.265,468, 541, 545–547) ..... **Chrysomelidae**
— Processo prosternal completo, terminando atrás das coxas; outros caracteres diferentes **157**

157(156). Antenas defletidas e inseridas em tubérculos elevados, escapo mais de 3 vezes o comprimento do pedicelo **158**
— Antenas inseridas em tubérculos elevados ou não; escapo mais curto que 3 vezes o comprimento do pedicelo; se escapo mais de 3 vezes o comprimento do pedicelo, antenas com comprimento menor que 2/3 do comprimento do corpo e não inseridas em tubérculos elevados **161**

158(157). Comprimento da antena no máximo atingindo 2/3 do comprimento do corpo (Figs 31.587, 588) .... **Vesperidae**
— Comprimento da antena, em geral, de maior que 2/3 do comprimento do corpo **159**

159(158). Ângulo apical externo da protíbia com um ou mais dentes ou espinhos retos ou voltados para fora (Fig. 31.581) ..... **Disteniidae**
— Ângulo apical externo da protíbia simples ou projetado levemente, sem lobo, dentes ou espinhos **160**

160(159). Esporões tibiais 2-2-1 ..... **Vesperidae**
— Esporões tibiais, na maioria das espécies, 2-2-2 ... **Cerambycidae**

161(157). Cavidades mesocoxais parcialmente fechadas lateralmente pelo mesepímero **162**
— Cavidades mesocoxais fechadas lateralmente pelo meso e metaventrito **166**

162(161). Inserções antenais visíveis do dorso **163**
— Inserções antenais não visíveis do dorso **165**

163(162). Mesonoto com área estridulatória, ou seja, ranhuras transversais muito finas entre o pronoto e escutelo (não facilmente visível) ..... **Megalopodidae**
— Mesonoto sem área estridulatória **164**

164(163). Escleritos cervicais (escleritos na membrana entre a cabeça e o protórax) ausentes, edeago do tipo crisomeloide (parâmeros se articulam-se à região póstero-ventral do tégmen) ..... **Chrysomelidae**
— Escleritos cervicais presentes, edeago do tipo cucujoide (tégmen reduzido, parâmeros fundidos, reduzidos ou ausentes) ..... **Orsodacnidae**

165(162). Labro visível; margens laterais do pronoto geralmente denteadas ou denticuladas; cavidades procoxais distintamente separadas; cabeça com carena occipital e par de sulcos longitudinais frontais (Fig. 31.518) ..... **Silvanidae**
— Labro não visível; margens laterais do pronoto simples; cavidades procoxais contíguas; cabeça sem carena occipital ou sulcos longitudinais ..... **Belidae**

166(161). Ventritos I–IV conatos; cabeça, (Fig. 31.598) quase sempre, com rostro curto; carenas laterais do pronoto distintas na região posterior e ausentes na anterior; maxilas reduzidas e parcialmente encobertas pelas projeções genais (Fig. 31.590) ..... **Anthribidae**
— Ventritos basais livres ou I e II conatos, em Cryptocephalinae, dois ou três sub-basais conatos; cabeça, sem rostro; carenas laterais do pronoto completas ou ausentes; maxilas bem desenvolvidas e não encobertas pelas projeções genais .. .. **Chrysomelidae**

167(154). Cavidades mesocoxais parcialmente fechadas lateralmente pelo mesepímero **168**
— Cavidades mesocoxais fechadas lateralmente pelo meso e metaventrito **170**

168(167). Procoxas projetadas abaixo do prosterno .... **Cleridae**
— Procoxas não projetadas abaixo do prosterno **169**

169(168). Cavidades procoxais com formato aproximadamente circular, amplamente fechadas externamente, abertas internamente; protrocantinos escondidos, maxila com gálea e lacínia ..... **Silvanidae**
— Cavidades procoxais distintamente transversas, estreitamente abertas a amplamente fechadas externamente; protrocantinos expostos (Fig. 31.249) .... **Nitidulidae**

170(167). Cavidades procoxais geralmente abertas externamente **171**
— Cavidades procoxais fechadas externamente **191**

171(170). Corpo muito curto e largo, comprimento menor que 1,5 vezes a largura; lados uniformemente curvados; cabeça distintamente transversa; lados do pronoto obliquamente explanados; garras denteadas ..... **Phalacridae**
— Corpo alongado, comprimento maior que 1,5 vezes a largura; lados aproximadamente paralelos; cabeça tão longa quanto larga; lados do pronoto não explanados; garras simples **172**

172(171) Carena pronotal lateral completa ou incompleta; palpômero maxilar apical bem desenvolvido, cupuliforme ou securiforme; sutura frontoclipeal presente ou ausente; disco do pronoto simples, com ou sem par de depressões sub-basais unidas por sulco transversal (Fig. 31.488) ..... **Erotylidae**
— Carena pronotal lateral incompleta anteriormente ou ausente; palpômero maxilar apical reduzido e cilíndrico ou fusiforme **173**

173(172). Labro (Fig. 31.592) livre e visível em sua maior parte; antenas (Fig. 31.589) não geniculadas, escapo menor que 3 vezes o comprimento do pedicelo; ventritos I–IV conatos ..... **Anthribidae**
— Labro solidamente fundido ao clípeo; antenas geniculadas, escapo maior que 3 vezes o comprimento do pedicelo; ventritos I e II conatos; margem externa da mesotíbia simples ou espinhos ou dentes em quase toda a extensão ..... **Curculionidae**

174(153). Antenas com 11 antenômeros **175**
— Antenas com menos de 11 antenômeros **183**

175(174). Labro livre e visível em sua maior parte **176**
— Labro fundido ao clípeo **177**

176(175). Cavidades mesocoxais distantes, separadas por distância menor que 0,4 vezes o menor diâmetro de uma delas; ventritos livres; pronoto sem carena lateral (Figs 31.631–632) ..... **Nemonychidae**

— Cavidades mesocoxais próximas, separadas por distância maior que 0,4 vezes o menor diâmetro de uma delas; ventritos I–IV conatos; pronoto quase sempre com carena lateral (às vezes muito curta ou indistinta) ..... **Anthribidae**

177(175). Antenas sem clava distinta, por vezes incrassada; comprimento dos élitros mais de 2 vezes a largura combinada de ambos **178**

— Antenas com clava distinta consistindo de um a três ou quatro antenômeros, se clava não muito distinta, então comprimento élitros menor que 2 vezes a largura combinada de ambos **179**

178(177). Cavidade mesocoxal parcialmente fechada lateralmente pelo mesepímero; ventritos I e II livres e com largura similar ou ligeiramente mais largos que o III, IV ou V; cabeça sem constrição abrupta posterior (Fig. 31.597) ..... **Belidae**

— Cavidade mesocoxal fechada lateralmente por junção ampla do meso e metaventritos; ventritos I e II conatos ou completamente fundidos (sutura entre eles incompleta ou ausente), muito mais longos que o III, IV ou V; cabeça com constrição abrupta posterior (Figs 31.600–601 ..... **Brentidae**

179(177). Comprimento do corpo maior que 3 vezes a largura ... **180**

— Comprimento do corpo menor que 3 vezes a largura ... **181**

180(179). Antenas (Fig. 31.598) não geniculadas, escapo menos de 3 vezes o comprimento do pedicelo .... **Brentidae**

— Antenas (Fig. 31.603) geniculadas, escapo maior que 3 vezes o comprimento do pedicelo (Fig. 31.619) ..... **Curculionidae**

181(179). Comprimento do metatrocanter maior que 2 vezes a largura; junção do metatrocanter com o fêmur transversa ou levemente oblíqua; corpo com formato característico, mais largo na região mediana dos élitros e gradualmente estreitado em direção a região anterior (Fig. 31.600) ..... **Brentidae**

— Comprimento do metatrocanter menor que 2 vezes a largura; junção do metatrocanter com o fêmur fortemente oblíqua **182**

182(181). Antenas (Fig. 31.604) geniculadas, escapo maior que 3 vezes o comprimento do pedicelo; ventritos I e II conatos (Fig. 31.624) ..... **Curculionidae**

— Antenas não geniculadas, escapo menor que 3 vezes o comprimento do pedicelo; ventritos I–III ou IV conatos (Fig. 31.594–29.596) ..... **Attelabidae**

183(174). Antenas não geniculadas, escapo menor que 3 vezes o comprimento do pedicelo; antenas com dez antenômeros, clava com um antenômero e 5 vezes mais longa que larga ..... **Brentidae**

— Antenas geniculadas, escapo maior que 3 vezes o comprimento do pedicelo; comprimento da clava menor que de 5 vezes a largura..... **184**

184(183). Comprimento do metatrocanter maior que 2 vezes a largura; junção do metatrocanter com o fêmur transversa ou levemente oblíqua; antenas com nove antenômeros, clava com três antenômeros e pouco compacta..... **Brentidae**

— Comprimento do metatrocanter menor que 2 vezes a largura; junção do metatrocanter com o fêmur fortemente oblíqua; clava compacta (Fig. 31.604)..... **Curculionidae**

185(38). Tarsômeros I–III expandidos e ventralmente cerdosos, III profundamente bilobado; vértex forte e profundamente declinado de modo que as peças bucais são direcionadas ventral ou póstero-ventralmente, apesar da base da cabeça não ser declinada; comprimento do corpo mais de 2 vezes mais longo que largo ou corpo subcircular e cabeça muito mais estreita que a base do pronoto **186**

— Se tarsômeros I–III expandidos e ventralmente cerdosos, então III não bilobado; cabeça quase tão larga quanto a base do pronoto; vértex não declinado; se peças bucais são direcionadas ventralmente, então cabeça hipognata **187**

186(185). Inserções antenais bem separadas, distintamente elevadas e frequentemente localizadas na emarginação dos olhos; antenas estendendo-se bem além da metade dos élitros; protíbia com limpador de antena subapical (sulco cerdoso) ..... **Cerambycidae**

— Inserções antenais (Fig. 31.542) aproximadas e não elevadas; antenas nunca se estendendo além da metade dos élitros; protíbia sem limpador de antena subapical ..... **Chrysomelidae**

187(185). Protrocantinos, pelo menos, parcialmente expostos..... **188**

— Protrocantinos completamente escondidos..... **194**

188(187). Antenas com sete antenômeros, cúpula pubescente, clava com três antenômeros; pronoto curto, largo e expandido anteriormente; carena pronotal lateral denticulada (Fig. 31.104) ..... **Spercheidae**

— Antenas com dez antenômeros, clava com dois antenômeros; metacoxas com placas amplas escondendo os fêmures; corpo capaz de conglobar; cabeça fortemente declinada e encaixando-se nas mesocoxas; tarsos simples e filamentosos (Fig. 31.80) ..... **Clambidae**

— Antenas com nove a 11 antenômeros; corpo, se capaz de conglobar, então metacoxas sem placa e tarsos com lobos ventrais cerdosos **189**

189(188). Antenas muito mais curtas que a largura da cabeça, incrassadas ou com os últimos sete antenômeros expandidos formando clava assimétrica e pouco compacta; comprimento do corpo maior que 2 vezes a largura, um pouco achatado e pubescente; margem externa com espinhos longos (Fig. 31.231) ..... **Heteroceridae**

— Antenas com clava distinta de um a cinco antenômeros; se antena ligeiramente mais curta que a largura da cabeça, então comprimento do corpo menor que 1,5 vezes a largura, fortemente convexo e glabro **190**

190(189). Clava antenal (Fig. 31.108) com cinco antenômeros sendo o segundo (antenômero VIII) menor que o primeiro ou terceiro antenômeros clavais; procoxas globulares ou cônicas externamente e projetadas muito além do prosterno (Figs 31.111–112) ..... **Leiodidae**

— Número de antenômeros da clava antenal diferente de cinco ou o segundo antenômero claval subigual ou maior que o primeiro; procoxas transversas e não projetadas além do prosterno 191

191(170, 190). Cavidades mesocoxais contíguas ou subcontíguas; mesoventrito sem cavidade **192**

— Cavidades mesocoxais moderada a amplamente separadas; mesoventrito com cavidade distinta na qual o processo prosternal se encaixa **193**

192(191). Corpo muito curto e largo, comprimento menor que 1,5 vezes a largura, fortemente convexo, glabro, capaz de conglobar; cabeça fortemente declinada encaixando-se nas mesocoxas; metacoxas moderada a amplamente separadas; tarsômeros basais lobados ..... **Nitidulidae**

— Comprimento do corpo maior que 1,5 vezes a largura, leve a fortemente achatado, densamente cerdoso; metacoxas contíguas a estreitamente separadas; tarsômeros não lobados; ♂♂ com protarsos com três tarsômeros (Fig. 31.394) ..... **Mycetophagidae**

193(191). Metacoxas transversas, estreitamente separadas, com placas coxais completas e transversas; tíbias espinhosas; cabeça com crista ou carena occipitais transversais; olhos laterais, bem separados; clava antenal com dois antenômeros; cerdas escamiformes (Fig. 31.219) ..... **Byrrhidae**
— Metacoxas subglobulares, amplamente separadas, sem placas coxais; tíbias não espinhosas; cabeça sem crista ou carena occipital transversais; olhos laterais, bem separados; clava antenal com três antenômeros; cerdas finas e decumbentes ..... **Limnichidae**
— Metacoxas grandes e oblíquas, aproximadas, placas coxais bem desenvolvidas; metatíbias espinhosas; cabeça sem crista ou carena occipital transversais; olhos dorsais, aproximados; clava antenal com quatro antenômeros; cerdas finas e decumbentes ..... **Limnichidae**

194(187). Cabeça hipognata e escondida pelo pronoto; antenas curtas, com 9 antenômeros, clava com três antenômeros; procoxas grandes, encobrindo o prosterno; prosterno curto e côncavo, formando apoio para a cabeça; dorso tuberculado; élitros com cristas ..... **Georissidae**
— Cabeça não hipognata e não escondida pelo pronoto; antenas com mais de nove antenômeros, se número de antenômeros menor, então clava com um antenômero; outros caracteres diferentes **195**

195(194). Cavidades procoxais abertas externamente **196**
— Cavidades procoxais fechadas externamente **208**

196(195). Inserções antenais visíveis do dorso **197**
— Inserções antenais não visíveis do dorso **203**

197(196). Abdômen com seis ventritos **198**
— Abdômen com cinco ventritos **199**

198(197). Antenas com quatro antenômeros, clava com um antenômero; comprimento do corpo maior que 1,5 vezes a largura; mesocoxas separadas por distância menor que o menor diâmetro de uma cavidade coxal; lados do pronoto e élitros não formando curva contínua; ventrito I sem carenas coxais ..... **Endomychidae**
— Antenas (Figs 31.358–359) com 11 antenômeros, clava com três antenômeros; comprimento do corpo menor que 1,5 vezes a largura; mesocoxas separadas por distância maior que o menor diâmetro de uma cavidade coxal; lados do pronoto e élitros formando curva contínua; ventrito I com par de carenas coxais (Fig. 31.360) ..... **Corylophidae**

199(197). Processo intercoxal do ventrito I estreitamente arredondado ou agudo **200**
— Processo intercoxal do ventrito I amplamente truncado .. **201**

200(199). Comprimento do corpo menor que 1,5 vezes a largura; lados do pronoto e élitros formando curva contínua, forte e obliquamente explanados; sutura frontoclipeal ausente; tarsômeros I–III lobados; garras denteadas (Fig. 31.515) ..... **Phalacridae**
— Comprimento do corpo maior que 1,5 vezes a largura; lados do pronoto e élitros não formando curva contínua, não explanados; sutura frontoclipeal presente; tarsômeros não lobados; garras simples (Fig. 31.344) .... **Bothrideridae**

201(199). Margem posterior do ventrito V crenulada; sutura frontoclipeal ausente; palpo maxilar apical acicular, muito mais estreito e geralmente mais curto que o pré-apical ..... **Cerylonidae**
— Margem posterior do ventrito V não crenulada; sutura frontoclipeal presente; palpo maxilar apical não acicular, não ou somente ligeiramente mais estreito e geralmente mais longo que o pré-apical..... **202**

202(201). Clava antenal com um antenômero; ventrito I com par de carenas pós–coxais; crista ou carena occipital transversal presente; comprimento do discrímen metaventral maior que 0,25 vezes o comprimento do metaventrito; protórax com par de cavidades nos ângulos anteriores para recepção das antenas ..... **Cerylonidae**
— Clava antenal (Fig. 31.362) com três antenômeros; ventrito I sem par de carenas pós–coxais; crista ou carena occipital transversal ausente; protórax sem cavidades nos ângulos anteriores (Fig. 31.364) ..... **Endomychidae**

203(196). Cavidades mesocoxais parcialmente fechadas lateralmente pelo mesepímero **204**
— Cavidades mesocoxais fechadas lateralmente pelo meso e metaventrito; se meso e metaventrito levemente separados então mesepímero não se estende entre eles até a cavidade coxal **206**

204(203). Ventrito I com processo intercoxal amplamente truncado e par de carenas pós-coxais; cavidades mesocoxais separadas por distância maior que o menor diâmetro de uma delas; metaventrito com par de carenas pós-coxais; antenas com dez antenômeros, clava com dois antenômeros ..... **Endomychidae**
— Ventrito I com processo intercoxal agudo, sem carenas pós-coxais; cavidades mesocoxais separadas por distância menor que a metade do menor diâmetro de uma delas; metaventrito sem par de carenas pós-coxais..... **205**

205(204). Antenas (Fig. 31.393) com 11 antenômeros, clava com três antenômeros; cavidades procoxais amplamente abertas externamente e fechadas internamente; tarsos 3-4-4 nos ♂♂ ..... **Mycetophagidae**
— Antenas com dez antenômeros, clava com dois ou três antenômeros; cavidades procoxais estreitamente abertas externamente e abertas internamente; tarsos 4-4-4 nos ♂♂ e ♀♀ (Fig. 31.375) ..... **Ciidae**

206(203). Cavidades procoxais fechadas internamente por trave estreita; ventritos livres; ventrito V sem sulco transverso **207**
— Cavidades procoxais abertas internamente por trave estreita; três ou mais ventritos basais conatos (às vezes aparentemente livres quando separados por sulcos distintos); ventrito V frequentemente com sulco subapical transverso e curvo **229**

207(206). Corpo com lados não paralelos; discrímen metatorácico presente; dorso densamente cerdoso ... **Mycetophagidae**
— Corpo com lados paralelos; discrímen metatorácico ausente; dorso glabro; olhos geralmente presentes; carena pronotal lateral simples, levemente ondulada posteriormente ou com alguns dentes não muito distintos; processo prosternal com lados paralelos ou fortemente expandido no ápice (Fig. 31.403) ..... **Salpingidae**

208(195). Cavidades mesocoxais parcialmente fechadas lateralmente pelo mesepímero **209**
— Cavidades mesocoxais fechadas lateralmente pelo meso e metaventrito **213**

209(208). Ventritos livres **210**
— Ventritos I–II ou I–III conatos **211**

210(209). Antenas com oito antenômeros, clava com um antenômero; metacoxas contíguas, mas levemente transversas e bem separadas das epipleuras; sutura frontoclipeal ausente; empódio bem desenvolvido; ventritos fortemente achatados e no mesmo plano ..... **Trogossitidae**

— Antenas com dez antenômeros, clava com dois ou três antenômeros; metacoxas fortemente transversas, estendendo-se quase até as epipleuras; sutura frontoclipeal presente; empódio reduzido ou aparentemente ausente; ventritos fortemente curvos e em planos diferentes ..... **Ciidae**

211(209). Antenas com três ou oito antenômeros, clava com um antenômero; lados do pronoto subparalelos e não explanados; carena pronotal lateral simples; processo prosternal não expandido apicalmente; pronoto e élitros com cristas longitudinais ..... **Tenebrionidae**

— Antenas com 11 antenômeros, clava com dois ou cinco antenômeros; lados do pronoto aproximadamente arredondados, explanados ou denteados; carena pronotal lateral simples; processo prosternal expandido apicalmente; pronoto e élitros sem cristas **212**

212(211). Dois ventritos conatos; clava antenal com dois antenômeros; carena lateral do pronoto explanada; processo prosternal reto, mas oblíquo em vista lateral ..... **Archeocrypticidae**

— Três ventritos conatos; clava antenal com cinco antenômeros, assimétrica; carena lateral do pronoto denteada; processo prosternal distintamente curvado em vista lateral .... **Tenebrionidae**

213(208). Inserções antenais visíveis do dorso **214**

— Inserções antenais não visíveis do dorso **217**

214(213). Carena pronotal lateral incompleta anteriormente ou ausente ..... **Zopheridae**

— Carena pronotal lateral completa e definida **215**

215(214). Margem posterior do ventrito V crenulada; palpo maxilar apical acicular, muito mais estreito e geralmente mais curto que o pré-apical; sutura frontoclipeal ausente .. .. **Cerylonidae**

— Margem posterior do ventrito V simples; palpo maxilar apical não acicular, não ou somente ligeiramente mais estreito e geralmente mais longo que o pré-apical; sutura frontoclipeal presente **216**

216(215). Trocnter muito reduzido e escondido em fenda na base do fêmur, não visível em vista ventral; esporões protibiais desiguais em tamanho. Corpo cilíndrico ou achatado; carena pronotal lateral geralmente distinta e visível quando vista por cima, ou muito fina e não visível em toda a extensão quando vista por cima; disco pronotal simples, com sulcos ou impressões; cavidades procoxais subcontíguas ou separadas (Fig. 31.344) ..... **Bothrideridae**

— Trocanter não reduzido, visível em vista ventral; esporões protibiais aproximadamente do mesmo tamanho. Comprimento do corpo maior ou menor que 2 vezes a largura, lados aproximadamente paralelos ou curvos; ventrito I com ou sem carenas pós-coxais retas ou curvas; ventritos sem expansões laterais, ou presentes nos ventritos III e IV que se encaixam em depressões da epipleura (Fig. 31.345).... **Cerylonidae**

217(213). Ventritos livres ..... **Thanerocleridae**

— Pelo menos ventritos I–III conatos **218**

218(217). Processo prosternal achatado, não curvado dorsalmente às vezes abruptamente expandido lateralmente no ápice; ventritos III e IV no mesmo plano; ângulo apical externo a protíbia projetado e agudo; metacoxas amplamente separadas; ventrito I com processo truncado; corpo alongado, lados paralelos, subglabro ... **Zopheridae**

— Processo prosternal distintamente curvado dorsalmente; ventrito III em plano diferente do IV; antena com 6-11 antenômeros, clava presente ou ausente, com 1-6 antenômeros; se presente clava simétrica ou assimétrica, pectinada ou flabelada; carena pronotal lateral presente ou ausente; disco pronotal com ou sem carena longitudinal; sulco subantenal presente ou ausente; tíbias podem ser ligeiramente expandidas e achatadas (Fig. 31.441) ..... **Tenebrionidae**

219(38). Cavidades mesocoxais fechadas lateralmente pela junção do meso e metaventrito; sutura frontoclipeal ausente; comprimento da antena maior que 2 vezes a largura da cabeça, clava com três antenômeros, pouco compacta, com vesículas sensoriais; cabeça encoberta pela porção anterior do pronoto ou, se não, então comprimento do prosterno na frente das coxas maior que 2 vezes o menor diâmetro da cavidade procoxal projetado formando mentoneira; palpômero maxilar apical cilíndrico ou estreitado apicalmente **250**

— Cavidades mesocoxais parcialmente fechadas lateralmente pelo mesepímero; se sutura frontoclipeal ausente, então comprimento da antena menor que 2 vezes a largura da cabeça, clava relativamente compacta, pouco distinta; cabeça raramente encoberta pela porção anterior do pronoto ou, se assim, então palpômero maxilar apical expandido apicalmente e securiforme **220**

220(219). Sutura frontoclipeal presente; comprimento da antena maior que 2 vezes a largura da cabeça, geralmente com clava grande e pouco compacta; ventrito I sem carenas pós-coxais; palpômero maxilar apical cilíndrico ou fusiforme, não expandido apicalmente; pronoto geralmente com par de impressões basais, carena basal ou carena submarginal (Fig. 31.362) ..... **Endomychidae**

— Sutura frontoclipeal ausente; comprimento da antena menor que 2 vezes a largura da cabeça, clava curta, compacta e pouco distinta; ventrito I com carenas pós-coxais curvas; palpômero maxilar apical expandido e truncado apicalmente, em Microweiseinae e Sticholotidini e Scymnillini (Coccinellinae) estreitado apicalmente; pronoto sem par de impressões basais ou carena. (Fig. 31.346) ..... **Coccinellidae**

221(38). Protrocantinos, pelo menos, parcialmente expostos; cavidades mesocoxais parcialmente fechadas lateralmente pelo mesepímero; metacoxas contíguas ou estreitamente separadas; clava antenal com 5 antenômeros, segundo antenômero menor (mais curto e / ou mais estreito) que o primeiro e o terceiro..... **Leiodidae**

— Protrocantinos completamente escondidos ou aparentemente ausentes; cavidades mesocoxais fechadas lateralmente pela junção do meso e metaventrito; metacoxas moderada a amplamente separadas; segundo antenômero da clava antenal sempre maior que o primeiro.....**222**

222(221). Cavidades procoxais abertas externamente **223**

— Cavidades procoxais fechadas externamente **228**

223(222). Cavidades mesocoxais parcialmente fechadas lateralmente pelo mesepímero **224**

— Cavidades mesocoxais fechadas lateralmente pelo meso e metaventrito **226**

224(223). Placas metacoxais bem desenvolvidas e completas; corpo muito curto e largo (comprimento menor que 1,5 vezes a largura); lados do pronoto e élitros fortemente explanados; cavidades procoxais amplamente abertas externamente e amplamente fechadas internamente; antenas delgadas, com 11 antenômeros, clava com dois antenômeros ..... **Clambidae**

— Placas mesocoxais ausentes; outros caracteres diferentes **225**

225(224). Sutura frontoclipeal distintamente impressa; antenas com 11 antenômeros, distintamente mais longas que a largura da cabeça, clava com três antenômeros, pouco compacta; cabeça constrita atrás dos olhos formando pescoço largo

e têmporas; comprimento do corpo maior que 2 vezes a largura, lados paralelos..... **Mycetophagidae**

— Sutura frontoclipeal ausente; antenas com seis a nove antenômeros, muito mais curtas que a largura da cabeça, clava com um a quatro antenômeros; cabeça não constrita posteriormente; corpo amplamente oval, lados distintamente curvos ..... **Coccinellidae**

226(223). Margem posterior do ventrito V crenulada; labro alongado, agudo e estreitado anteriormente, formando tubo sugador contendo mandíbulas e maxilas estiliformes; antenas com nove antenômeros, clava com dois antenômeros; palpo maxilar apical aciculado ..... **Cerylonidae**

— Margem posterior do ventrito V não crenulada; peças bucais não formando tubo sugador; antenas com mais de nove antenômeros ou palpo maxilar apical não aciculado **227**

227(226). Inserções antenais não visíveis do dorso; comprimento do corpo maior ou menor que 2 vezes a largura; antena com 9-11 antenômeros, clava com 3; lados do pronoto subparalelos, sinuosos ou distintamente curvos, ângulos anteriores do pronoto projetados ou não anteriormente; superfície subglabra ..... **Endomychidae**

— Inserções antenais visíveis do dorso; antenas com dez antenômeros, clava com um antenômero; olhos bem desenvolvidos; cavidades procoxais abertas internamente; ventrito I sem carenas pós-coxais; dorso pubescente ..... **Cerylonidae**

228(222). Cabeça com rostro muito mais longo que largo; labro fundido a cápsula cefálica; antenas geniculadas; ventritos I e II solidamente fundidos, sutura entre eles incompleta; garras e tarsômero apical altamente reduzidos, de modo que o tarsômero pré-apical aparenta ser o último e o tarso com três tarsômeros ..... **Curculionidae**

— Cabeça sem rostro; labro livre; antenas não geniculadas; ventritos livres; garras presentes **229**

229(228). Margem posterior do ventrito V crenulada; sutura frontoclipeal ausente; pronoto e élitros aproximadamente paralelos; dorso glabro e brilhante; élitros com quatro a seis estrias ..... **Cerylonidae**

— Margem posterior do ventrito V não crenulada; sutura frontoclipeal presente; pronoto e élitros independente ou conjuntamente curvados; élitros não estriados **230**

230(229). Comprimento do corpo menor que 1,5 vezes a largura; lados fortemente curvados; metacoxas amplamente separadas, porção exposta (maior parte oculta) globular; antenas com nove antenômeros, clava com um antenômero (Figs 31.367–368) ..... **Murmidiidae**

— Margem posterior do ventrito V não crenulada; sutura frontoclipeal presente; pronoto e élitros independente ou conjuntamente curvados; élitros não estriados; lados do pronoto constritos ou não ; carena pronotal lateral bem definida ou indistinta, lisa ou denteada; disco do pronoto simples, com carena longitudinal ou duas impressões rasas; dorso glabro, por vezes coberto com exudado ceroso ..... **Latridiidae**

231 (11). Pernas com uma garra; cabeça com um a seis estemas; olho formado por um omatídio **232**

— Pernas com par de garras; olho composto ou com número reduzido de omatídios **233**

232(230). Gonóporo presente ..... **Phengodidae** (♀♀)

— Gonóporo ausente ..... **Larva de Coleoptera**

233(231). Cabeça hipognata, antenas com 11 antenômeros .... **Ripiphoridae** (♀♀)

— Cabeça prognata, antenas com nove ou menos antenômeros **234**

234(233). Pronoto expandido anteriormente; corpo achatado dorso-ventralmente; luminescente ..... **Lampyridae** (♀♀)

— Pronoto não expandido anteriormente; corpo arredondado; não luminescente ..... **Jurasaidae (♀♀)**

No tratamento das famílias abaixo, as informações básicas estão baseadas principalmente nos livros editados por Beutel & Leschen (2005, 2016), Leschen *et al.* (2010a) e Leschen & Beutel (2014), que poderão servir como fonte primária para cada família e subfamílias, e as referências mais específicas, principalmente aquelas que apresentam chaves de identificação, estão informadas no final de cada táxon. Vanin & Ide (2002) apresentaram uma classificação comentada de Coleoptera. Após a finalização deste capítulo foram publicados trabalhos atualizando a classificação aqui utilizada (por ex. Cai *et al*. 2022), mas não foi possível incluir tais mudanças.

Subordem ARCHOSTEMATA

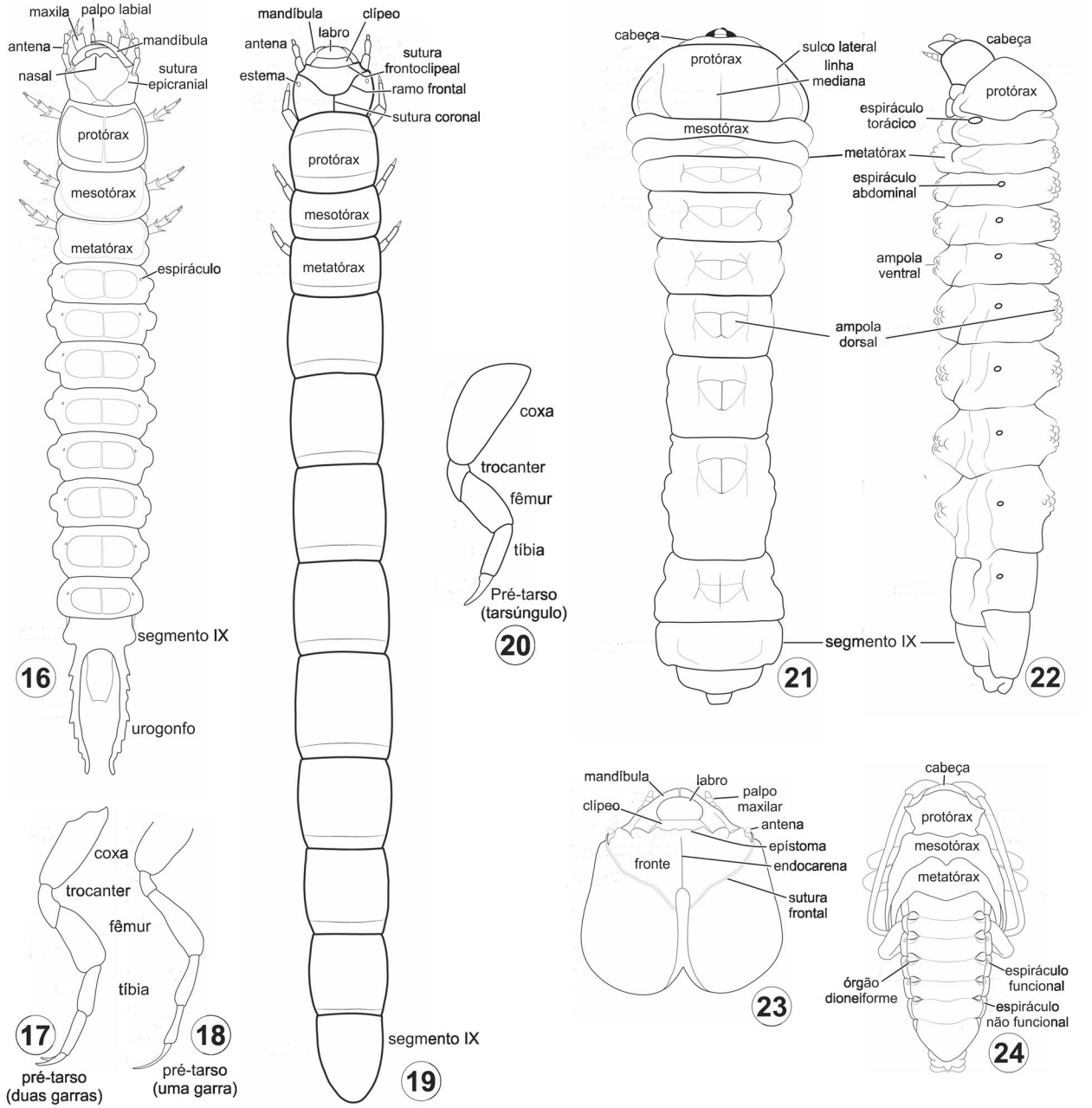
Sutura notopleural protorácica (Fig. 31.3) geralmente visível, ausência de escleritos cervicais, e asa posterior enrolada embaixo do élitro e geralmente com células oblonga e anal (Fig. 31.13B). Asa membranosa com célula Radial curta e larga, completamente despigmentada. Com exceção de Micromalthidae, o élitro é parcialmente esclerosado (apenas ao longo das 9 veias longitudinais e margens anterior e posterior) e corpo coberto por escamas. Perna larval (Fig. 31.18) com 6 segmentos. Larva da maioria dos táxons desconhecida.

Inclui 5 famílias, das quais três (com *) ocorrem no Brasil: Crownsoniellidae, Cupedidae*, Jurodidae (*incertae sedis*), Micromalthidae e Ommatidae*. Referências: Beutel & Frank (2008) e Beutel *et al.* (2008).

Cupedidae (Fig. 31.25). Caracterizados pela gálea com pedúnculo estreito, e região distal arredondada e pubescente, e penúltimo tarsômero alargado. Comprimento: 7–12 mm. Corpo alongado, paralelo lateralmente, convexo dorsalmente (*Paracupes* Kolbe); coloração castanho-avermelhada clara; pubescência escamiforme longa, densa e castanho-clara; tegumento corporal esculturado; cabeça mais larga que longa, constrita atrás dos olhos, formando pescoço; clípeo e fronte fundidos; labro pequeno; antenas filiformes com 11 antenômeros; pronoto mais largo na metade anterior; cavidades procoxais separadas e abertas posteriormente; élitros com pontuação grossa, cutícula translúcida e cristas longitudinais dando aspecto reticulado, formando 9–10 fileiras (interestrias); tarsômero IV lobado; abdômen com cinco ventritos.

Larva alongada, subcilíndrica, paralela lateralmente; esbranquiçada exceto cabeça, peças bucais e ápice do abdômen, castanho-escuros; sutura epicranial ausente; labro livre; antena geralmente com 4 antenômeros; meso e metatergo com ampolas transversais; segmentos I–VIII com ampolas tergais e esternais; tergo IX esclerosado e com processo póstero-mediano.

Adultos alimentam-se de pólen (Crowson 1962); adultos e larvas podem ser encontrados embaixo de casca de troncos mortos ou semiapodrecidos infectados por fungos. As larvas são broqueadoras de madeira dura e infestada por fungos. Adultos podem ser atraídos por soluções de hipoclorito de sódio ou clorato de sódio.

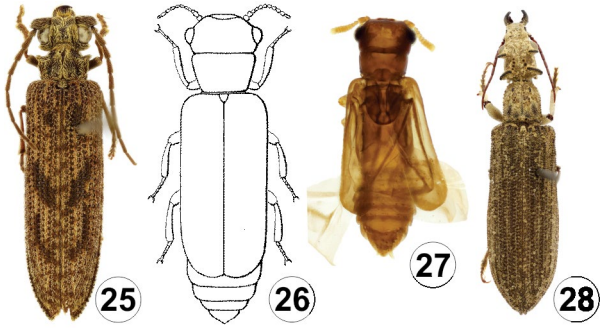


Figuras 31.16–**24**. Carabidae, Tenebrionidae e Cerambycidae, morfologia de larvas. **16–18**, Carabidae. **16,** larva, vd; **17–18**, pernas, vl; **19–20**, Tenebrionidae; **19**, larva, vd; **20**, perna, vl; **21–24**, Cerambycidae, larva; **21,** vd; **22**, vl; **23**, cabeça, vd; **24**, pupa.

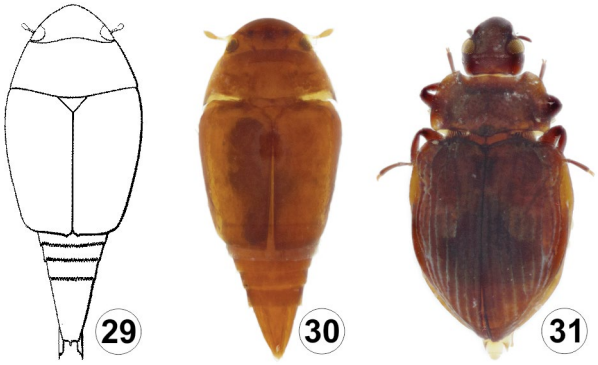
Inclui cerca de 31 espécies em nove gêneros, separados em duas subfamílias: Priacminae e Cupedinae. No Brasil, ocorre *Paracupes* Kolbe (Cupedinae), com duas espécies, cujas larvas são desconhecidas. Referências: Atkins (1963, 1979), Vulcano & Pereira (1975), Beutel & Frank (2008) e Rodríguez-Mirón & López-Pérez (2019).

Micromalthidae (Figs 31.26–27). Caracterizados pelo tamanho pequeno, cabeça tão ou mais larga que a margem anterior do protórax, antena moniliforme, élitro liso e encurtado, ausência de lobos maxilares e de sutura lateral no protórax, e presença de 6–7 ventritos. Comprimento: 1,5–2,8 mm. Corpo levemente achatado e alongado, paralelo lateralmente; fracamente esclerosado; castanho claro a escuro, com pernas e antenas amareladas; cerdas esparsas, longas e eretas; cabeça prognata; olho proeminente e inserido lateralmente; labro, clípeo e fronte fundidos; cavidade antenal ausente; antena com 11 antenômeros; suturas notopleural e pleurosternal ausentes; metatórax mais longo que pró e mesotórax combinados; élitro curto, truncado, deixando 5 tergitos expostos, sem áreas com cutícula translúcida; fórmula tarsal 5-5-5.

Durante o ciclo de vida apresentam quatro tipos de larvas, morfologicamente diferentes, não pigmentadas exceto a cabeça e escleritos do segmento IX: cerambicoide (2,6–3,4 mm) alongada, cilíndrica e ápoda, cabeça castanha bem esclerosada, corpo não pigmentado exceto esterno e tergo do segmento IX, segmento IX com processo póstero-mediano serrado; triungulinídeo (1,5–1,7 mm) alongada, levemente achatada, pernas bem desenvolvidas, e abdômen como de cerambicoide; pedogenética, possui dois



Figuras 31.25–28. Cupedidae, Micromalthidae e Ommatidae, hábito, adulto, vd. **25**, Cupedidae, Cupedinae, *Paracupes brasiliensis* Kolbe; **26–27**, Micromalthidae, *Micromalthus debilis* LeConte; **28**, Ommatidae**,** *Tetraphalerus wagneri* Waterhouse.



Figuras 31.29–31. Hydroscaphidae e Torridincolidae, hábito, adulto, vd. **29–30**, Hydroscaphidae, *Scaphydra angra* (Reichardt); **31**, Torridincolidae, *Ytu zeus* Reichardt.

tipos externamente idênticos, uma em que os ovários produzem cerca de 10 ovos, que se desenvolvem em triungulinídeos dentro do corpo da mãe, e outra, põe um ovo que eclode uma larva curculionoide.

Ocorrem em madeira morta. O ciclo de vida é um dos mais complexos da ordem e envolve pedogênese e partenogênese. A larva pedogenética ocupa posição central no ciclo de vida, onde os dois tipos de larvas semelhantes morfologicamente, são capazes de formas diferentes de reprodução: um que se reproduz por ovoviviparidade, põe apenas um ovo que se desenvolve em macho adulto enquanto o segundo tipo é vivípara e dá origem a cerca de 10 larvas triungulinídeos, que se locomovem e se alimentam da madeira infectada de fungo. Depois de cerca de uma semana, os triungulinídeos mudam para larva tipo cerambicoide que se alimenta de madeira e provavelmente de fungo; pode viver alguns meses durante os quais sofrem mudas. Após curto período de quiescência sofre muda e torna-se uma larva pedogenética, ou raramente pupa, a partir da qual eventualmente emerge uma fêmea adulta (diploide). A larva pedogenética pode começar o ciclo novamente em cerca de 2 semanas por viviparidade, produzindo os primeiros ínstares. A opção alternativa é produzir apenas um ovo que fica preso ao corpo da larva. Depois de cerca de 10 dias, emerge do ovo, uma larva curculionoide, que insere sua cabeça na abertura genital da mãe e alimenta-se dela. Depois de consumir alimento suficiente, muda e transforma-se em um tipo de pré-pupa, que muda novamente para transformar-se em pupa. Desta pupa emerge macho adulto (haploide)

A cópula e a produção de espermatozoides e de poucos ovos (dois ou três por fêmea) já foram documentados. Entretanto, até agora não foi comprovado que fêmeas aladas sejam capazes de depositar ovos que deem origem a larvas. É aventada a hipótese de que as fêmeas sejam estéreis e que a reprodução e dispersão sejam totalmente dependentes do estágio larval.

A única espécie conhecida, *Micromalthus debilis* LeConte, é nativa da América do Norte e foi introduzida em várias partes do mundo. Referências: Costa *et al.* (1988) e Beutel & Hörnschemeyer (2002).

Ommatidae (inclui Tetraphaleridae) (Figs 31.13, 28). É caracterizada por antena inserida lateralmente, labro reduzido, extremidade cortante da mandíbula vertical, sensilas dorso-laterais dos palpômeros apicais localizados em cavidade profunda, procoxa reduzida e tegumento assemelha-se a um cogumelo. Comprimento: 10–16 mm. Corpo estreito, achatado, paralelo lateralmente; coloração acinzentada, às vezes com fileiras de pontos marrons nos élitros; superfície com microtubérculos, cada um com uma cerda curta e robusta; cabeça prognata, abruptamente constrita atrás dos olhos; olho arredondado, inserido lateralmente próximo à região mediana da cabeça; sulco antenal abaixo do olho; labro transverso; antena filiforme com 11 antenômeros cilíndricos; protórax mais largo na região mediana; élitro com 9–10 fileiras com pontuação grossa e cutícula translúcida; tarso simples, com 5 tarsômeros; abdômen com 8 tergitos, totalmente coberto pelos élitros, e 5 ventritos.

Está dividida em duas subfamílias: Tetraphalerinae e Ommatinae as quais diferem muito no habitus. Apenas Tetraphalerinae está registrada para o Brasil, cujas as larvas são desconhecidas.

A América do Sul, está representada por duas espécies de *Tetraphalerus* Waterhouse; no Brasil, ocorre apenas *T. wagneri* Waterhouse. A biologia é pouco conhecida. As espécies de *Tetraphalerus* ocorrem em áreas abertas de arbustos o que sugere que as larvas se alimentam de raízes ou caules de arbustos. Os adultos são aparentemente noturnos, voam em épocas com temperaturas altas e são atraídos pela luz. Referências: Vulcano & Pereira (1975) e Beutel *et al.* (2008).

Subordem MYXOPHAGA.

Apresentam tamanho pequeno (máximo 2,7 mm comprimento). Todos os estágios se alimentam de algas. Antena clavada, geralmente com menos de 9 antenômeros; mala mandibular e dente móvel na mandíbula esquerda presentes (também em Lepiceridae); gálea ausente; propleura exposta, de tamanho variável, e sutura notopleural (Fig. 31.3) presente; asa posterior com franja de cerdas marginais, enrolada apicalmente em repouso e com oblongo geralmente presente; ventritos muito curtos.

As larvas apresentam brânquias espiraculares, órgão respiratório não conhecido em outros grupos de Coleoptera; pernas 5-segmentadas. Inclui 4 famílias, duas das quais (com *) ocorrem no Brasil: Hydroscaphidae*, Lepiceridae, Sphaeriusidae e Torridincolidae*. Referências: Reichardt (1973a), Beutel (1999, 2016) e Beutel *et al.* (1999).

Hydroscaphidae (Figs 31.29–30). Larva e adulto semelhantes, fusiformes, com cabeça e tórax largos, e abdômen distintamente estreitando para o ápice; segmentos V–VIII altamente móveis, semelhante a anel; tergitos III–IV com pubescência recumbente característica. Assemelham-se a alguns Tachyporinae (Staphyli-

nidae), mas a sutura notopleural distinta e a biologia aquática separam os dois grupos. Comprimento: 1–2 mm. Corpo fusiforme; região distal do abdômen exposta pelo élitro curto; geralmente negro; cabeça grande em relação ao tamanho do corpo, larga e curta; olho grande, integrado ao contorno arredondado da margem lateral da cabeça; labro livre; antena com 5 (*Scaphydra* Reichardt) ou 8 antenômeros, último antenômero clavado; protórax curto; élitro encurtado, truncado, deixando 2–4 tergitos expostos; metafêmur parcialmente coberto pela placa metacoxal; 6 ventritos.

Larva fusiforme; tergitos com cerdas laterais longas; cabeça com estruturas dorsais semelhantes a escamas; pronoto com escamas cuticulares serradas; brânquias espiraculares da forma de balão; urogonfo ausente; segmento X com um par de ganchos.

No Brasil, ocorrem os gêneros *Scaphydra* Reichardt e *Yara* Reichardt & Hinton. Short *et al.* (2015) apresentaram sinopses e chaves de identificação para os gêneros e um catálogo para as espécies do mundo.

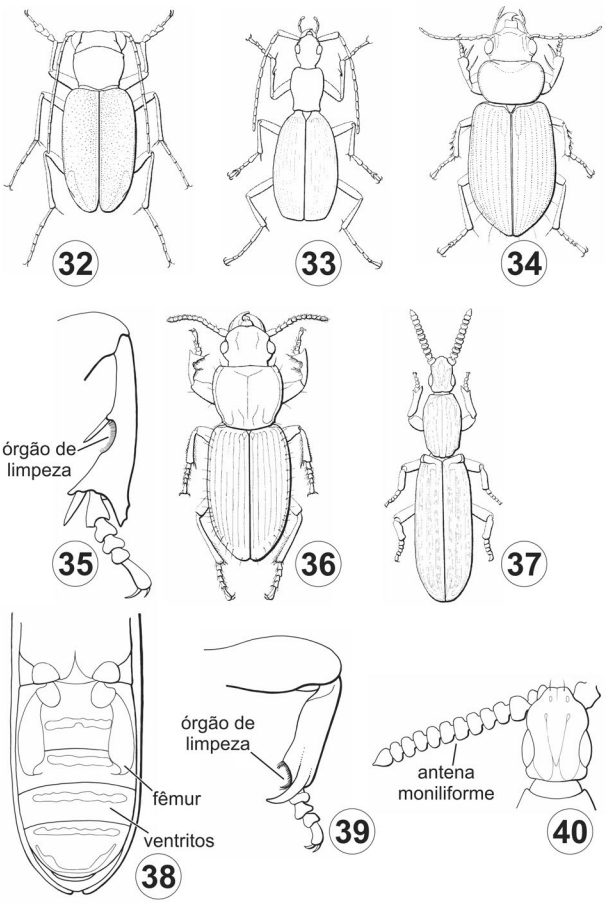
Larvas e adultos aquáticos, vivem em ambientes higropétricos e alimentam-se de algas. Parecem preferir ambientes aquáticos bem oxigenados e de fluxo rápido. O desenvolvimento da larva é totalmente aquático. Empupam entre as algas, geralmente abaixo da superfície da água, dentro da última exúvia larval. A pupa tem várias adaptações aquáticas, tais como projeções espiraculares longas e brânquias espiraculares com plastrão, e respira através da membrana das brânquias espiraculares. O adulto carrega suprimento de ar sob os élitros, mantido pela franja de cerdas das asas e pelo dorso do abdômen coberto pelos élitros, que agem como plastrão. Referências: Reichardt (1973a, 1974a), Reichardt & Hinton (1976), Short *et al.* (2015) e Sampaio & Short (2018).

Torridincolidae (Fig. 31.31). Larva e adulto em forma de disco, cabeça do adulto com quilha dorso-mediana e ângulo pronoto-elitral distinto. Comprimento: 1–2,5 mm. Corpo curto, largo e convexo, arredondado lateralmente; coloração escura ou negra, frequentemente com brilho metálico; cabeça fortemente retraída, com parte anterior alongada e quilha dorso-mediana larga; antena curta e com 9 antenômeros; labro livre; pronoto arredondado lateralmente; élitro quase paralelo e com estrias distintas.

Larva em forma de disco e fortemente achatada, com cerdas longas nas margens laterais dos tergitos torácicos; região dorsal parcialmente coberta por estruturas semelhante a escamas, com bordos serrados; tórax aproximadamente do mesmo comprimento do abdômen (exceto urogonfos); segmentos I–VIII com brânquias espiraculares; segmento IX com urogonfos fixos na margem póstero-lateral.

São aquáticos em todas as fases do ciclo de vida. São os únicos insetos conhecidos com plastrão respiratório nos três estágios, pelo menos em algumas espécies. Adulto com plastrão no abdômen, larva e pupa com plastrão sobre as brânquias espiraculares. As larvas são as únicas conhecidas com brânquias espiraculares cobertas por uma malha do plastrão.

Larva e adulto geralmente são encontrados em ambientes higropétricos, em filme fino de água sobre paredões rochosos. Geralmente preferem águas limpas, mas adulto e larva de *Iapir britskii* (Reichardt & Costa) foram coletados em córrego muito



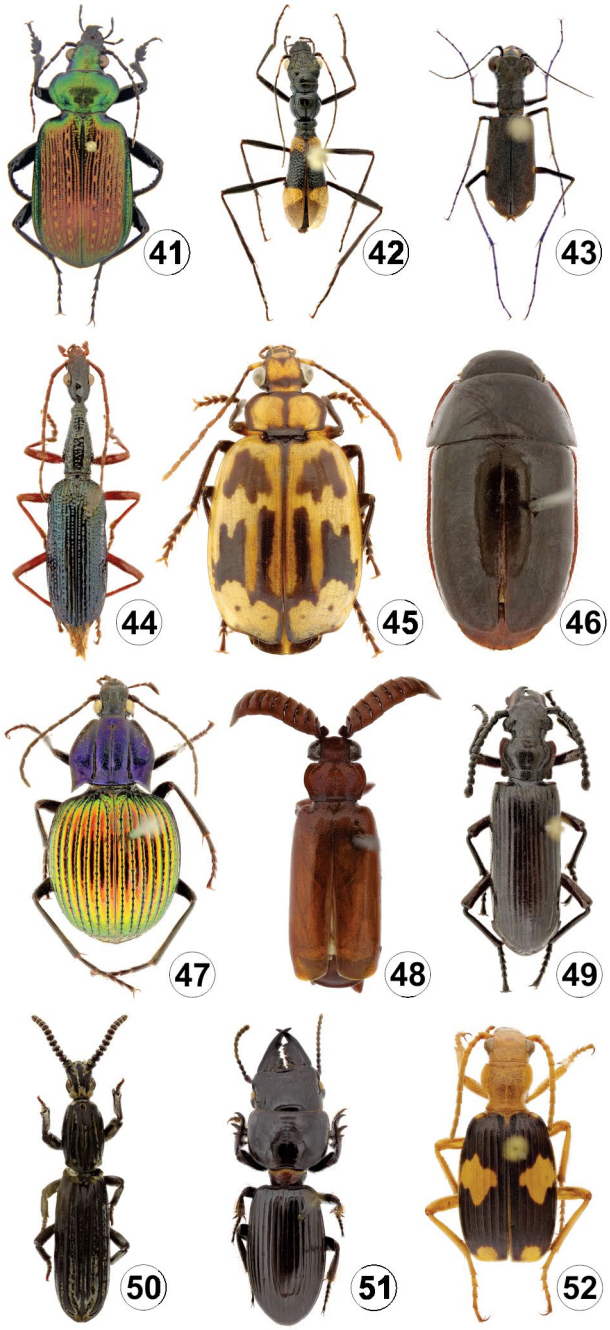
Figuras 31.32–40. Carabidae, morfologia e hábito, adulto, vd. **32**, Cicindelinae, *Megacephala brasiliensis* Kirby; **33**, Harpalinae, *Galerita carbonaria* Mannerheim; **34**, Harpalinae, *Polpochila* sp.; **35–36**, Harpalinae, *Morion brasiliensis* Dejean; **35**, tíbia e tarso anterior; **36**, hábito, vd; **37**, Rhysodinae, *Rhysodiastes costatus* (Chevrolat); **38–40**, Rhysodinae, *Clinidium* sp.; **38**, abdômen, vv; **39,** perna protorácica; **40**, cabeça, vd.

poluído. Alimentam-se de algas que crescem sobre as rochas. Empupam na água, dentro da última exúvia larval. A biologia reprodutiva é pouco conhecida. A fêmea põe poucos ovos (3 a 5) relativamente grandes e o desenvolvimento leva menos de quatro semanas. No Brasil, ocorrem os gêneros *Iapir* Py-Daniel, Fonseca & Barbosa (= *Hintonia* Reichardt), *Ytu* Reichardt e *Claudiella* Reichardt & Vanin. Referências: Reichardt & Vanin (1976, 1977), Vanin & Costa (2001), Sampaio & Ferreira-Jr (2014, 2018)e Sampaio & Short (2018).

Subordem ADEPHAGA.

Grupo de besouros altamente especializado, o adulto apresenta sutura notopleural (Figs 31.1, 3), coxa posterior imóvel, 6 ventritos (o primeiro dividido pela coxa posterior), sendo II–IV conatos, e glândula pigidial de defesa; gálea (Fig. 31.6) palpiforme e 2-segmentada, mento com lobos laterais arredondados e metacoxa alargada. Larva e adulto da maioria das espécies são predadores. Larva com peças bucais adaptadas a dieta líquida, com cabeça prognata, labro fundido ao clípeo, mandíbula sem mola e perna (Fig. 31.9) com seis segmentos; apresentam digestão extra-oral.

Inclui 10 famílias, das quais 5 (com *) possuem representantes no Brasil, dentre as quais, apenas uma (Carabidae) é terrestre,



Figuras 31.41–52. Carabidae, hábito, vd. **41,** Carabinae, *Calosoma granulatus* Perty; **42-43,** Cicindelinae; **42**, *Ctenostoma* sp.; **43,** *Odontocheila* sp.; **44-46,** Harpalinae, **44**, *Agra buqueti* Gory; **45,** *Lebia nigropicta* (Chaudoir); **46,** *Pseudomorpha laevissima* (Chaudoir); **47,** Panagaeinae, *Brachygnathus oxygonus* Perty; **48-49,** Paussinae; **48**, *Homopterus* sp.; **49,** *Ozaena* sp.; **50,** Rhysodinae, *Rhysodiastes costatus* (Chevrolat); **51,** Scaritinae, *Scarites sulciceps* (Chaudoir); **52,** Trechinae, *Pheropsophus aequinoctialis* (Linnaeus).

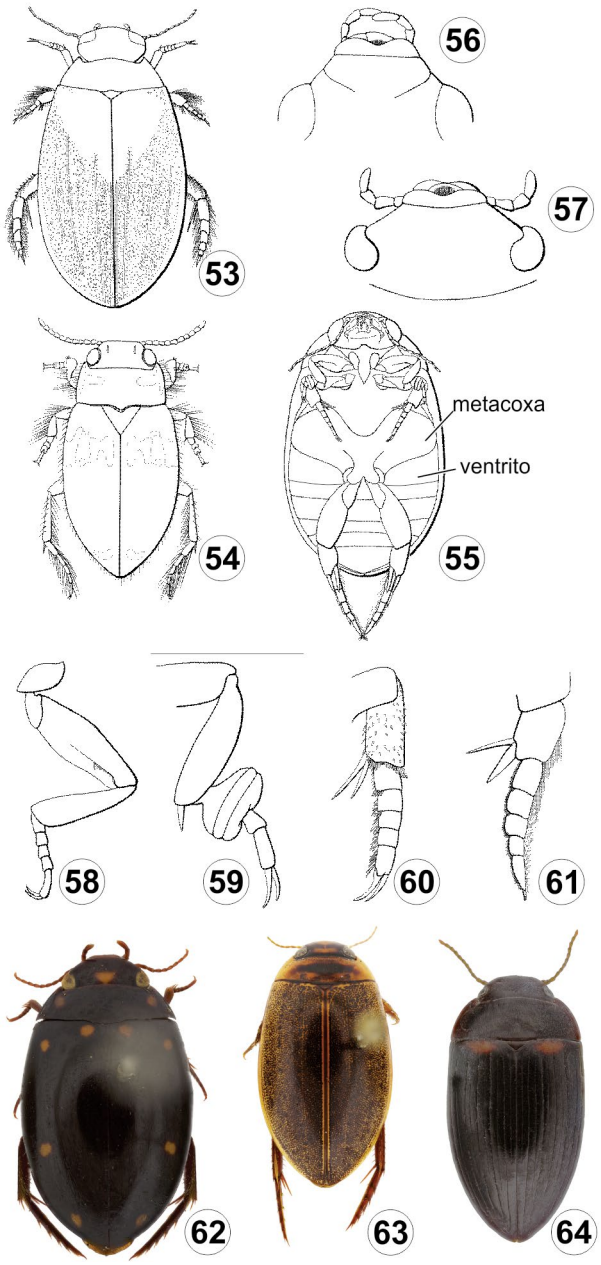
e as demais aquáticas: Amphizoidae, Aspidytidae, Carabidae*, Dytiscidae*, Gyrinidae*, Haliplidae*, Hygrobiidae, Meruidae, Noteridae* e Trachypachidae. Referência: Beutel *et al.* (2019).

Carabidae (inclui Rhysodidae, Cicindelidae, Paussidae) (Figs 31.32–52). Os principais nomes populares são: besouro artilheiro, besouro-bombardeiro, besouro-tigre, carocha, maria-angica, peidorreiro, tigre-veloz. São caracterizados principalmente pelo pronoto marginado, mandíbula e cabeça bem desenvolvidas e élitro estriado. Dorsalmente têm cerdas sensoriais longas e eretas em posições fixas. Na subfamília Cicindelinae a sutura notopleural pode estar ausente. Comprimento: 1–80 mm. Forma variada, geralmente achatada e alongada; geralmente brilhante, com coloração negra ou castanho-escura; muitas espécies coloridas, metálicas e/ou formando padrões; microescultura geralmente presente como uma fina rede poligonal; algumas espécies pubescentes; cabeça prognata, com olho bem desenvolvido; clípeo e labro geralmente livres; antena quase sempre filiforme (Fig. 31.5A) e com 11 antenômeros, inserida embaixo da projeção frontolateral; lacínia fundida com medioestipe, em forma de gancho, gálea palpiforme e palpo com 4 palpômeros; mento com lobo lateral distinto e palpo com 3 palpômeros; protórax arredondado lateralmente e estreitado na base (mais estreito que base dos élitros); pronoto dividido medianamente por linha longitudinal, geralmente com margem lateral elevada; protíbia geralmente com órgão de limpeza antenal; escutelo encoberto pela base dos élitros ou deslocado anteriormente; élitro geralmente cobrindo completamente o abdômen, geralmente com 8 estrias e 9 interestrias; abdômen com 6 ventritos.

Larva (Fig. 31.16) campodeiforme, subparalela e moderadamente achatada; partes esclerosadas castanhas a negra; cabeça prognata com até 6 pares de estemas, suturas frontais quase sempre sinuosas; labro fundido à fronte; antena com 4 antenômeros; segmento IX geralmente com um par de urogonfos longos e estreitos.

A maioria dos adultos tem asas bem desenvolvidas e voa, alguns poucos ápteros ou braquípteros. A maioria é predadora ativa, noturna, mais ativa à noite e no crepúsculo, geralmente encontrada no solo; alguns são diurnos e encontrados sobre a vegetação. Também são arbóreos ou estão associados à vegetação, em árvores vivas ou mortas ou sob casca de troncos caídos. Algumas espécies são subterrâneas, outras cavernícolas e algumas mirmecófilas ou termitófilas. Adulto da maioria das espécies são onívoros, mesmo que a nutrição carnívora prevaleça; alguns grupos são herbívoros. Adulto e larva fazem digestão extraoral parcial. Uma forma de defesa desse grupo consiste em exalar odores penetrantes. Membros de Brachininae são conhecidos como "besouros-bombardeiros", emitindo jatos de fluído pela extremidade anal, que, em contato com o ar, detonam imediatamente, produzindo fumaça, de ação cáustica para a pele. Esta estrutura está relacionada com a capacidade de ejetar substâncias voláteis por uma pequena abertura no tergito IX. O grande número de segmentos expostos permite maior mobilidade e melhor direcionamento do jato de substância e, com isso, conseguem espantar os inimigos. Os maiores bombardeiros pertencem a *Pheropsophus* Solier (Brachininae), mas esse comportamento não é restrito à subfamília desse gênero. Algumas espécies de Colyrini são desprovidas de asa e mimetizam formigas Ponerinae, com as quais se associam.

Está dividida em 17 subfamílias (Arndt *et al.* 2016 + Rhysodinae), das quais 10 (com *) ocorrem no Brasil: Brachininae*, Carabinae*, Cicindelinae*, Elaphrinae, Gehringiinae, Harpalinae*, Hiletinae*, Loricerinae, Migapodinae, Omophroninae, Panagaeinae*, Paussinae* (= Metriinae + Ozaeninae+ Protopaussinae + Paussinae), Pseudomorphinae, Rhysodinae*, Scaritinae*, Siagoninae e Trechinae*. Referências: Arrow (1942), Carvalho (1963), Reichardt (1977), Cicchino & Roigh-Juñent (2001),



Figuras 31.53–64. Dytiscidae, morfologia e hábito. **53**, Colymbetinae, *Rhantus calidus* (Fabricius) vd; **54–55**, Hydroporinae, *Amarodytes duponti* (Aubé), vd, vv; **56-57,** Dytiscinae, Colymbetinae, cabeça, vd.; **58**, perna protorácica; **59**, perna protorácica do macho; **60**, tíbia e tarso mesotorácico; **61**, tíbia e tarso metatorácico; **62,** Agabinae, *Platynectes undecimguttatus* (Aubé), vd; **63,** Colymbetinae, *Rhantus signatus* (Fabricius), vd; **64,** Copelatinae, *Copelatus bimaculatus* (Resende & Vanin), vd.

Will (2005), Ball & Shephey (2005, 2013), Martínez (2005), Erwin & Moore (2007), Erwin (2008), Erwin & Zamorano (2014), Orsetti & Lopes-Andrade (2016) e Erwin & Aldebron (2018).

Brachininae. Caracterizada principalmente por um mecanismo explosivo abdominal complexo, comparável apenas ao aparelho presente em Paussinae. Larvas conhecidas são parasíticas de pupas e ovos de outros insetos. Adulto apresenta mandíbula com uma cerda longa na parte anterior do escrobo externo; protórax estreito, no máximo, ligeiramente mais largo que a cabeça; élitro largo, com ápice abruptamente truncado; abdômen com 7 ventritos na fêmea e 8 no macho.

Carabinae (Fig. 31.41). Vários grupos com espécies coloridas, geralmente metálicas. Maioria vive no solo como predador mais ou menos generalista e quase todos não voam. Apresentam esporão protibial e órgão limpador de antena terminal ou um esporão subterminal e órgão limpador de antena levemente prolongado na direção proximal; processo prosternal com ápice afilado e estendendo-se além da margem posterior da procoxa; cavidade procoxal aberta.

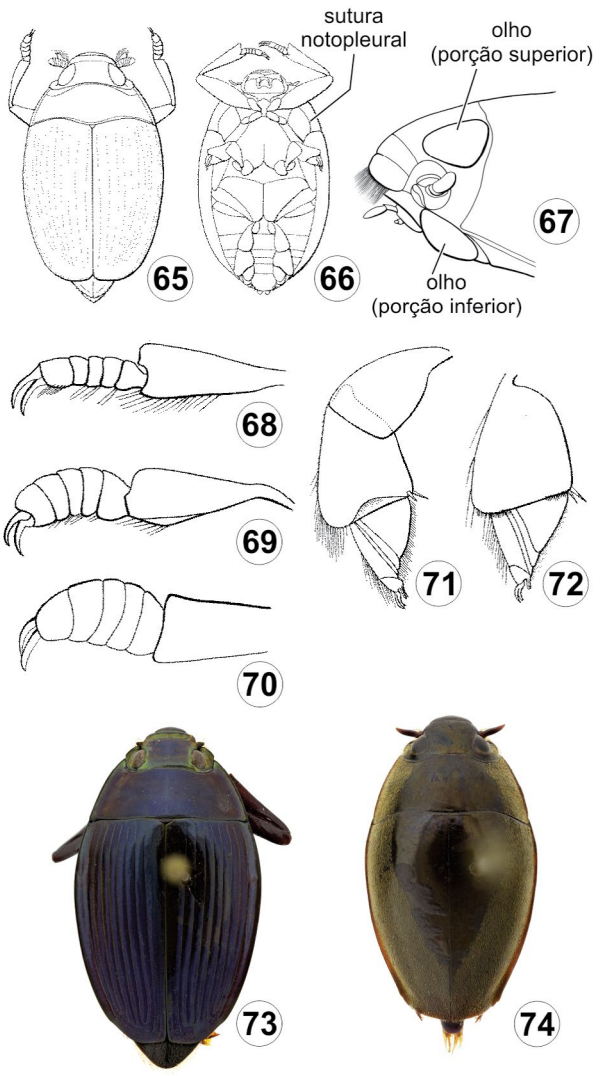
Cicindelinae (Figs 31.32, 42–43). Considerada por vários autores como família. Os adultos de vários gêneros possuem hábitos diurnos, locomoção terrestre muito rápida e excelente habilidade voadora. Representantes de Megacephalini são predominantemente noturnos. A larva vive em cavidade vertical ou horizontal no solo, substrato arenoso ou madeira apodrecida, e são predadoras. Os grupos basais possuem coloração negra com pernas robustas; outros com padrões de coloração conspícuos, áreas metálicas e pernas finas e longas. Apresentam labro bem desenvolvido e alargado; antena inserida dorsalmente na cabeça; protórax alongado; limpador de antena e esporão protibial terminal; élitro não estriado.

Harpalinae (Figs 31.33–36, 44–46). Biologia e ecologia muito variável. Mandíbula sem cerda escrobal; protarso do macho nunca com protarsômero proximal dilatado unilateralmente; cavidades procoxais uni ou biperfoliadas; élitro completo ou truncado no ápice.

Hiletinae. Vivem no solo de floresta ou em áreas de pastagens com árvores dispersas. Apresentam cabeça robusta em relação ao pronoto, com sulco transverso que conecta com os sulcos frontais; antena geniculada, com escapo tão longo quanto antenômeros 2–4; escapo encaixa-se em sulco embaixo do olho; mandíbula com ápice voltado para baixo, com 8–9 dentes triangulares; limpador de antena pouco desenvolvido; cerdas adesivas presentes nos protarsômeros I–III e mesotarsômeros I–II; cavidade procoxal aberta.

Panagaeinae (Fig. 31.47). Maioria das espécies noturna e predadora, emite odor característico. Podem ser ápteros ou alados, com tegumento geralmente pontuado e brilhante. Apresentam o palpômero maxilar distal articulado obliquamente com o penúltimo palpômero, élitros relativamente curtos, cerca de duas vezes a largura do protórax e constritos na base.

Paussinae (Figs 31.48–49). Os paussíneos superiores (=Protopaussinae+Paussinae) são caracterizados pelo hábito mirmecófilo, pelo menos no estágio larval. Este modo de vida incomum pode ter se originado do hábito predador especializado das larvas, que estão no plano básico da subfamília. Adulto geralmente negro ou marrom, com corpo arredondado ou paralelo lateralmente; cavidade procoxal sempre fechada; esporões tibiais, se presentes, apicais, geralmente obsoletos ou ausentes; órgão limpador de antena estendendo-se para a base da tíbia ou reduzido; mesocoxas separadas ou contíguas; élitro cobrindo ou não todo o abdômen; apresenta sistema de secreção de defesa abdominal especializado e rebordo elitral subapical (exceto em *Metrius* Eschscholtz).



Figuras 31.65–74. Gyrinidae, morfologia e hábito. **65**, *Gyretes* sp., vd; **66**, *Enhydrus tibialis* Régimbart, vv; **67**, cabeça, vl; **68**, protarso da fêmea; **69**-**70**, protarso do macho, vd, vv; **71**, perna mesotorácica; **72**, perna metatorácica; **73–74,** Gyrininae, vd; **73**, *Enhydrus sulcatus* (Wiedman); **74,** *Gyretes melanarius* Aubé.

Rhysodinae (Figs 31.37–40, 50). Adulto e larva geralmente encontrados em troncos e raízes onde se alimentam do lodo e fungos da madeira apodrecida. Geralmente são gregários e espécies diferentes podem ser encontradas no mesmo tronco. Pode ter asa completa ou vestigial. Adulto cilíndrico, estreito, fortemente esclerosado; apresenta sulcos na cabeça, pronoto e parte do élitro; cabeça fortemente estreitada na base; olho achatado e arredondado nas espécies aladas, e oval, crescente ou semelhante a ocelo, ou dividido nas formas braquípteras; área gular triangular; antena moniliforme (Fig.31.5C) perna média do macho com "calcars" (processo ou ângulo médio no ápice da tíbia).

Scaritinae (Fig. 31.51). Caracterizado especialmente pelo hábito escavador de solo ou substrato arenoso. Corpo achatado ou quase cilíndrico; protórax fortemente estreitado posteriormente, e corpo distintamente constrito entre pró e pterotórax; cavidade mesocoxal disjunta.

Trechinae (Fig. 31.52). Grupo muito diverso com biologia e ecologia muito variável. Macho com protarso geralmente com tarsômeros proximais dilatados unilateralmente; cavidade procoxal fechada; processo prosternal truncado.

Dytiscidae (Figs 31.53–64). Nome popular: mergulhão. São caracterizados pela forma hidrodinâmica e pernas média e posterior achatadas, em forma de remo; cabeça curta, compacta e retraída posteriormente; criptopleura expandida lateralmente; glândulas protorácicas bem desenvolvidas; metacoxa (Fig. 31.55) fortemente expandida anteriormente e processo metacoxal com lobo externo bem desenvolvido. Devido à forma característica, pode ser confundido com Hydrophilidae, mas possui ventrito I dividido e palpo maxilar curto. A falta da plataforma esternal distingue-o de Noteridae e olho não dividido, de Gyrinidae. Comprimento: 1,2–50 mm. Corpo rígido, de oval a alongado-oval, ou em forma de gota; achatado, moderadamente arqueado; geralmente liso e glabro a fortemente pontuado, rugoso e opaco; negro ou marrom, às vezes amarelado ou com manchas irregulares amarelas ou claras; geralmente com cerdas natatórias nas tíbias e tarsos; cabeça prognata, mais estreita que o protórax; ângulo pronoto-elitral ausente ou indistinto; olho emarginado ou inteiro; labro livre; antena geralmente filiforme e com 11 antenômeros, raramente clavada ou com alguns antenômeros alargados no macho; pronoto trapezoidal, geralmente mais largo na base, e com borda lateral; sutura notopleural distinta; par de glândulas protorácicas presente; tarso pentâmero, tarsômeros I–III do macho geralmente expandidos lateralmente, com cerdas adesivas ou discos de sucção ventral; metacoxas completamente imóveis, largas, semelhantes a placa, e fundidas mesialmente; placa metacoxal parcialmente reduzida, modificada com processo póstero-mesial lobado; perna posterior geralmente modificada como perna natatorial; 6 ventritos presentes; estrias elitrais presentes ou ausentes, sulco elitral presente em algumas fêmeas.

Larva campodeiforme, com corpo alongado e fusiforme, mais largo no meio, geralmente totalmente esclerosada dorsalmente; cabeça prognata de forma variável, sutura epicranial geralmente presente; labro fundido à fronte; 6 pares de estemas; antena longa filiforme com 4 antenômeros; mandíbula falciforme, canal de sucção geralmente presente; protórax mais longo que largo e mais longo que meso e metatórax; abdômen com 8 segmentos visíveis; segmentos I–VII com espiráculos funcionais no 3º ínstar; segmento VIII com um par de urogonfos articulados.

Adulto e larva são, com poucas exceções, aquáticos e bons nadadores, geralmente encontrados no mesmo ambiente. Vivem em uma enorme variedade de hábitats aquáticos, especialmente em coleções de água doce pouco profundas, e são carnívoros ou alimentam-se de carniça. Os adultos podem voar. A maioria das espécies produz substâncias em glândulas torácica e pigidial, usada como agente defensivo e refrescante. Podem permanecer longos períodos submersos, mas precisam vir à superfície para renovar o suprimento de ar preso embaixo dos élitros. Movem sincronicamente as pernas metatorácicas durante o nado. A fêmea põe ovos em superfícies submersas, sobre ou dentro do tecido de planta aquática, na água, na axila de folha de bromélia ou entre as folhas, e fendas de pedras. A larva geralmente capta o ar da superfície através dos espiráculos terminais, situados no ápice do último segmento abdominal, mas algumas espécies respiram

através da cutícula ou por brânquias abdominais. Empupam no solo próximo à água, em casulo feito de uma mistura de solo ou material vegetal, preparado pela larva em estágio pré-pupal.

O adulto precisa subir em algum substrato fora da água para iniciar o voo. Enquanto submerso, os sacos aéreos associados ao primeiro espiráculo torácico estão colapsados, mas tornam-se funcionais no voo. Retornam à água com algum impacto na superfície porque suas pernas, adaptadas para natação, não são utilizadas para descer de substratos. O forte impacto com a superfície da água os leva para baixo, mas retornam rapidamente para reabastecer o suprimento de ar.

O adulto produz secreções antimicrobianas pelas glândulas pigidiais, aplicadas ao corpo quando o limpam com as pernas. Também possui glândulas protorácicas que produzem secreção leitosa defensiva, que irrita os predadores.

Está dividida em 10 subfamílias (Balke & Hendrich 2016), das quais 8 (com *) ocorrem no Brasil: Agabinae*, Colymbetinae*, Copelatinae*, Coptotominae, Dytiscinae*, Hydrodytinae*, Hydroporinae*, Laccophilinae*, Lancetinae* e Matinae. Referências: Pederzani (1995), Nilsson (2001, 2003, 2004), Miller (2001, 2016, 2017), Benetti *et al.* (2003, 2018b), Miller *et al.* (2007), Toledo *et al.* (2010), Miller & Bergsten (2014) e Toledo & Michat (2015). Miller & Bergsten (2014) apresentaram os seguintes caracteres dos adultos como diagnósticos das subfamílias.

Agabinae (Fig. 31.62). Ângulo ântero-ventral do metafêmur com série de cerdas muito próximas.

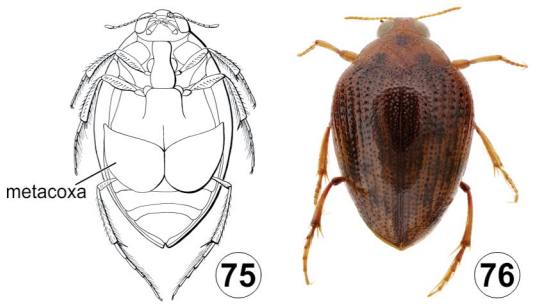
Colymbetinae (Figs 31.53, 57, 63). Olhos emarginados anteriormente, prosterno e processo prosternal no mesmo plano, ápices dos élitros uniformemente arredondados, pleurito abdominal II com ruga transversa (não visível com élitros fechados) e garras metatarsais desiguais em comprimento.

Copelatinae (Fig. 31.64). Linhas metacoxais aproximadas medianamente (ausentes em alguns gêneros, mas região mediana correspondente da metacoxa estreita), escutelo visível externamente, com élitros fechados, e garras metatarsais subiguais em comprimento em ambos os sexos.

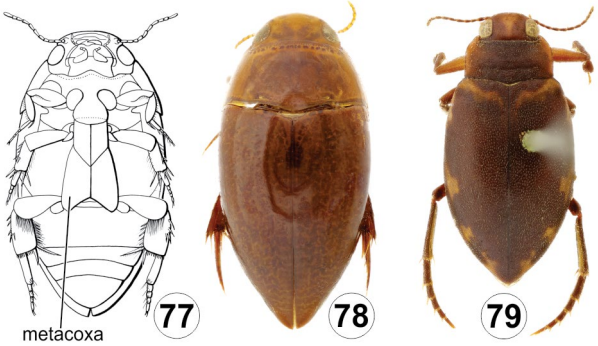
Dytiscinae (Figs 31.56, 58–61). Olhos não emarginados ao longo da margem ântero-lateral, uma abertura genital feminina, prosterno e processo prosternal no mesmo plano, pró e mesotarso distintamente pentâmeros, macho com cerdas adesivas protarsais apicais com disco suctorial circular, e esporão tibial anterior delgado e semelhante ao posterior.

Hydrodytinae. Escutelo visível com élitros fechados, pró e mesotarsos distintamente pentâmeros em ambos os sexos, e prosterno e processo prosternal no mesmo plano e sem tubérculo mediano.

Hydroporinae (Figs 31.54–55). porção ântero-mediana do prosterno em plano diferente daquele do processo prosternal (i.e., processo prosternal declive em relação ao prosterno), pró e mesotarso pseudotetrâmeros, tarsômero IV pequeno e escondido entre os lobos do tarsômero III (em alguns gêneros, pró e mesotarso mais distintamente pentâmeros), e escutelo escondido com élitros fechados (em alguns gêneros parcialmente visíveis).



Figuras 31.75–76. Haliplidae, hábito. **75**, vv; **76,** *Haliplus* sp., vd.



Figuras 31.77–79. Noteridae. **77**, *Hydrocanthus debilis* Sharp, vv; **78,** *Laccophilus tarsalis* Sharp, vd; **79,** *Macrovatellus ventralis* Sharp, vd.

Laccophilinae. Fêmea com duas aberturas genitais distintas, macho e fêmea com cerdas natatórias ao longo da margem póstero-ventral dos metatarsômeros, mas metatíbias sem cerdas natatórias póstero-ventrais.

Lancetinae. Ápices dos élitros sinuosos ou subtruncados, trato reprodutivo da fêmea com duas aberturas genitais, e garras metatarsais desiguais em comprimento em ambos os sexos.

Gyrinidae (Figs 31.65–74). Nome popular: mergulhão. Distinguem-se dos demais, principalmente por caracteres relacionados ao hábito na superfície da água, como corpo ovalado e achatado, sem ângulo pronoto-elitral, antenas clavadas e curtas, olhos (Fig. 31.67) completamente divididos em porção superior e inferior, pernas médias e posteriores achatadas e modificadas para natação. Comprimento: 4–18 mm. Corpo elíptico, achatado ou fortemente convexo dorsalmente; liso, região dorsal geralmente negra, alguns com brilho metálico azul ou bronze, ou áreas testáceas; região ventral amarelada ou negra; pubescência reduzida, exceto cerdas natatórias longas nas tíbias e tarsos; cabeça retraída no protórax; cristas frontais atingem os olhos; labro livre; antena modificada (Fig.31.5N), com escapo hemisférico, pedicelo semelhante a orelha, com fileira regular de sensilas longas na margem externa, flagelo compacto com 6–9 antenômeros; perna anterior longa e fina, modificada para prender a presa na superfície da água; protarso modificado no macho, com numerosas pequenas ventosas; escutelo visível ou não; élitro levemente truncado no ápice, expondo 1–2 tergitos.

Larva alongada e estreita, relativamente não pigmentada com brânquias traqueais abdominais longas; labro fundido com a cápsula cefálica; antena com 4 antenômeros; tórax mais largo que a cabeça; abdômen alongado com 10 segmentos; segmentos I–VIII com brânquias espiraculares e geralmente com franja de

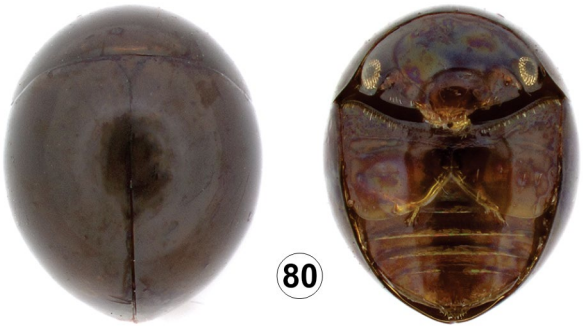
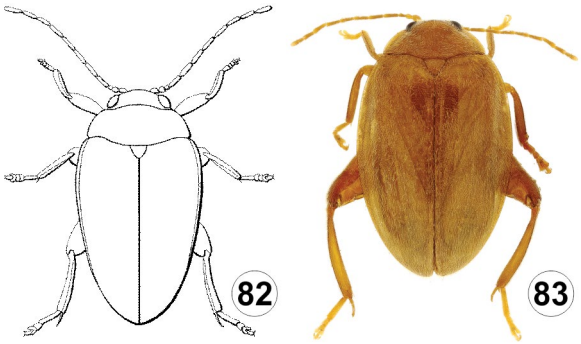


Figura 31.80. Clambidae, *Clambus* sp., vd, vv.

Figura 31.81. Eucinetidae**,** *Eucinetus* sp., vd, vv.



Figuras 31.82–83. Scirtidae, *Scirtes* sp., vd.

cerdas finas; segmento IX com um par adicional de brânquias; segmento X com 4 ganchos

Adultos nadam na superfície da água, em círculos, com a parte superior dos olhos acima do nível da água e a parte inferior, abaixo dela. Estão adaptados ao meio aquático e usam a superfície do filme d'água como suporte; vivem em hábitats lênticos e lóticos, e preferem áreas protegidas, com pouca ou nenhuma correnteza. Vibrações da superfície são usadas como meio de comunicação. São ágeis, nadam rapidamente na superfície, mas podem mergulhar muito bem quando perturbados e aderem-se a objetos submersos. Quando capturados, expelem líquido leitoso de cheiro desagradável, secretado pelas glândulas pigidiais, utilizado para tornar os besouros impalatáveis para peixes e também como alarme. O mergulho provavelmente também é uma reação de alarme. Quando mergulham, prendem uma bolha de ar embaixo dos élitros. Põem ovos sobre plantas aquáticas ou em massas flutuantes. Adulto e larva são predadores, principalmente de insetos que caem na água, localizados pelo órgão de Johnston, presente no pedicelo. Membros de *Gyretes* Brullé permanecem em filetes d'água durante o dia e saem à noite para forragear. Pelo menos as espécies de *Gyrinus* Geoffroy são capazes de voar, apesar da redução da musculatura do voo. Migram de uma poça a outra, quando o sol está baixo, e também são atraídos pela luz. Escalam objetos que se projetam fora da água para iniciar o voo. As larvas são bentônicas e apenas no último ínstar ocorrem espiráculos nos segmentos abdominais I a III.

Está dividida em duas subfamílias (Beutel & Roughley 2016), Gyrininae (inclui Gyrinini, Enhydrini e Orectochilini) e Spanglerogyrinae, das quais apenas a primeira ocorre no Brasil. Referências: Beutel (1990), Beutel & Roughley (1993), Benetti *et al.* (2003, 2018a), Colpani *et al.* (2014) e Miller & Bergsten (2014).

Haliplidae (Figs 31.75–76). São facilmente reconhecidos pela placa metacoxal extremamente larga (relacionada à respiração e estoque de ar), cobrindo grande parte dos ventritos; élitro geralmente pontuado; pubescência ausente exceto tíbias e tarsos, com cerdas natatórias. Comprimento: 1,5–4,5 mm. Corpo subelíptico, às vezes fusiforme ou mais ou menos paralelo lateralmente; convexo dorsalmente; coloração amarela ou de castanho-clara a castanho-avermelhada, com manchas negras presentes ou ausentes; microrreticulação geralmente presente em parte das coxas, margem dos esternitos e parte distal das pernas; maior parte do corpo com pontuação de tamanho variado; micropontuação presente no élitro da fêmea de várias espécies; olho oval em vista lateral; labro curto; antena filiforme, glabra e com 11 antenômeros; pronoto estreitando-se anteriormente, geralmente com bordo lateral distinto e margem posterior proeminente no meio cobrindo o escutelo; prosterno elevado medianamente, com apófise larga truncada posteriormente (processo prosternal) que atinge a apófise metaventral (processo metaventral); sutura notopleural presente; élitros cobrindo totalmente o abdômen; geralmente com 10 ou mais fileiras de pontuação primária; algumas espécies produzem som pelo atrito do aparelho estridulatório no lado ventral do élitro e ao longo da extremidade posterior do abdômen; pernas anterior e média com coxas inseridas em cavidades profundas, restringindo o movimento rotatório; tíbia alargada distalmente, com 2 esporões bem desenvolvidos e fileira de espinhos, e geralmente com fileira de cerdas natatórias longas; tarsos pentâmeros.

Larva estreita e alongada, esbranquiçada com cabeça e partes dos segmentos abdominais mais escuras; cabeça prognata, labro fundido ao clípeo; 1–6 estemas cada lado; sutura epicranial distinta; antena com 4 antenômeros; mandíbula proeminente e pontiaguda, com canal sugador; segmentos torácicos com tubérculos filamentosos segmentados ou tubérculos cerdosos representando as brânquias traqueais; coxa longa; segmentos abdominais com tubérculos e brânquias como no tórax.

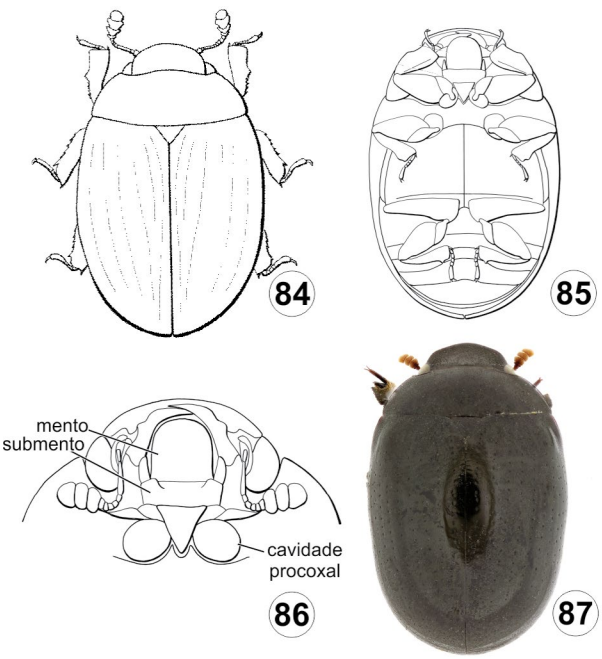
São aquáticos, vivem em água estagnada ou de correnteza lenta; também habitam águas temporárias ou semipermanentes, e o adulto geralmente se locomove rastejando. A maioria prefere corpos d'água com vegetação de algas filamentosas. Tem habilidade natatória moderada. A natação é efetuada pela alternância de movimentos leves das pernas médias e posteriores, assistidos pelas cerdas natatórias dos tarsos e tíbias de todas as pernas. Movem as pernas posteriores alternadamente, dando a impressão de caminhar sobre a água. A força de propulsão é criada pela perna média. Algumas espécies podem voar. Vêm à superfície

em intervalos para renovar o suprimento de ar, que funciona como brânquia física. O ar é estocado na cavidade subelitral e placas coxais em contato com os espiráculos abdominais. O tamanho da brânquia física é ampliado pela utilização do espaço embaixo da placa metacoxal, que está em contato com o espaço subelitral através da reentrância da epipleura. São atraídos por fontes de luz. Adulto e larva alimentam-se de algas ou outra matéria vegetal. Ocasionalmente os adultos podem alimentar-se de hidrozoários (Cnidaria, Hydrozoa), anelídeos (Annelida), ovos de insetos, larvas de Chironomidae (Diptera) e de outros insetos aquáticos, pequenos crustáceos (Arthropoda, Crustacea) e matéria animal em decomposição. Os ovos são depositados na superfície de plantas aquáticas, em cavidades nas algas ou em plantas vasculares aquáticas. As larvas são aquáticas, vivem entre a vegetação das margens de lagos e riachos e não estão aptas a nadar. Obtêm oxigênio através de tráqueo-brânquias longas ou micro tráqueo-brânquias; alimentam-se de algas, sugadas através das perfurações mandibulares. Empupam no solo, em câmaras construídas pelo último ínstar larval. A larva é desconhecida para o Brasil. Inclui apenas o gênero *Haliplus* Latreille, com 4 subgêneros. No Brasil ocorrem 12 espécies. Referências: Benetti *et al.* (2003, 2018a).

Noteridae (Figs 31.77–79). Semelhante a Dytiscidae, diferencia-se pelo escutelo invisível, protíbia encaixada em uma escavação na margem ventral do profêmur, presença de órgão limpador de antena pré-femural, placa metacoxal larga, e presença de plataforma esternal (Fig. 31.77) bem desenvolvida. Comprimento: 1–5,8 mm. Corpo de subelíptico a fusiforme, fortemente convexo dorsalmente, com superfície ventral achatada; tegumento geralmente liso e brilhante; coloração de negra a castanho-avermelhada ou castanho-clara, com ou sem pontuação elitral; pubescência ausente, exceto cerdas natatórias longas nas tíbias e tarsos; cabeça prognata, labro transverso, antena com 11 antenômeros, escapo globoso na base, antenômeros geralmente alargados no macho; protórax com suturas notopleural e pleurosternal; fêmur, tíbia e tarso geralmente com cerdas natatórias; pró e mesotarsômeros III geralmente alargados no macho.

Larva alongada, mais ou menos paralela lateralmente, subcilíndrica ou globosa; coloração esbranquiçada, pálida ou marron-avermelhada; perna geralmente curta e fossorial, cutícula dorsal esclerosada; cabeça prognata, com 6 pares de estemas; labro fundido com a cápsula cefálica; abdômen com 8 segmentos, segmento IX reduzido, com um par de urogonfos curtos; segmento X ausente.

São aquáticos em todas as fases da vida. A larva é desconhecida para o Brasil. Larva e adulto geralmente habitam as margens de lagos ou reservatórios de água rasa, com plantas aquáticas vasculares. Espécies de alguns gêneros podem ser encontradas entre as raízes de plantas flutuantes, ou na serapilheira submersa perto de floresta; alguns estão associados a algas filamentosas. Também podem ser vistos em água parada próxima a ervas daninhas. É característica uma tendência para escavação do substrato lamacento, sendo que as pernas anteriores dos adultos geralmente são modificadas para escavar. Saem da água apenas quando o hábitat seca, mas são bons voadores e são atraídos por luz artificial.



Figuras 31.84–87. Nosodendridae, *Nosodendron angelum* Reichardt; **84,** vd; **85,** vv; **86**, cabeça, vf; **87,** vd.

O adulto é primariamente carnívoro, alimentando-se de larvas e ovos de outros insetos, embora possa comer detritos e insetos mortos. Os ovos geralmente são postos entre as raízes de plantas aquáticas ou na lama. As larvas vivem no lodo nas margens de lagos, lagoas e riachos e acredita-se que se alimentam de tecidos de plantas ou detritos. Algumas larvas obtêm ar perfurando plantas com a ajuda do sifão com espiráculo no ápice do abdômen. Empupam em casulos cheios de ar que ficam presos a raízes ou outras partes submersas de plantas aquáticas. Está dividida em três subfamílias, das quais, apenas a primeira (com *) está registrada no Brasil: Noterinae*, Notomicrinae e Phreatodytinae. Referências: Benetti *et al.* (2003, 2018a), Miller (2009, 2010), Gómes & Miller (2013), Baca *et al.* (2014), Guimarães & Ferreira-Jr. (2015, 2017) e Guimarães *et al.* (2018).

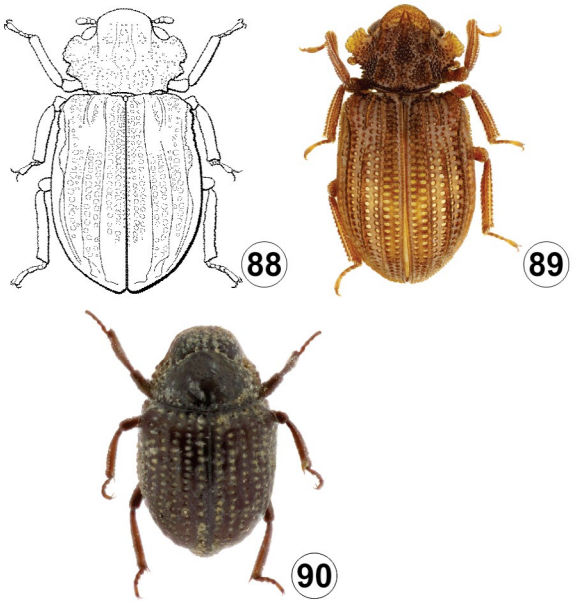
Subordem POLYPHAGA

Geralmente caracterizados pela presença de escleritos cervicais presternal, propleura internalizada (reduzida ou perdida em alguns grupos) (Fig. 31.254), ausência da veia transversal rp-mp1 (essencialmente a perda do oblongo completo), fusão da propleura e trocantino (compartilhada com Myxophaga), ausência de músculos esterno-coxal protorácico e coxal-subalar mesotorácico, presença de ovaríolos telotróficos, e perna larval (Fig. 31.20) com perda de um segmento e pretarso único (pernas 5-segmentadas). Referências: Crowson (1981) e Cai *et al.* (2019).

Série Scirtiformia.

Superfamília Scirtoidea (= Eucinetoidea). Inclui Clambidae, Eucinetidae, Scirtidae e Decliniidae; apenas a última não ocorre no Brasil.

Retêm várias características primitivas de Polyphaga e compartilham o tipo de mecanismo compacto, em que a cabeça em repouso é hipognata e encaixa-se contra as procoxas ou metaventrito. Referência: Anton *et al.* (2016).



Figuras 31.88–90. Epimetopidae e Georissidae, vd. **88–89**, *Epimetopus trogoides* (Sharp); **90**, Georissidae, *Georissus humeralis* Pic.

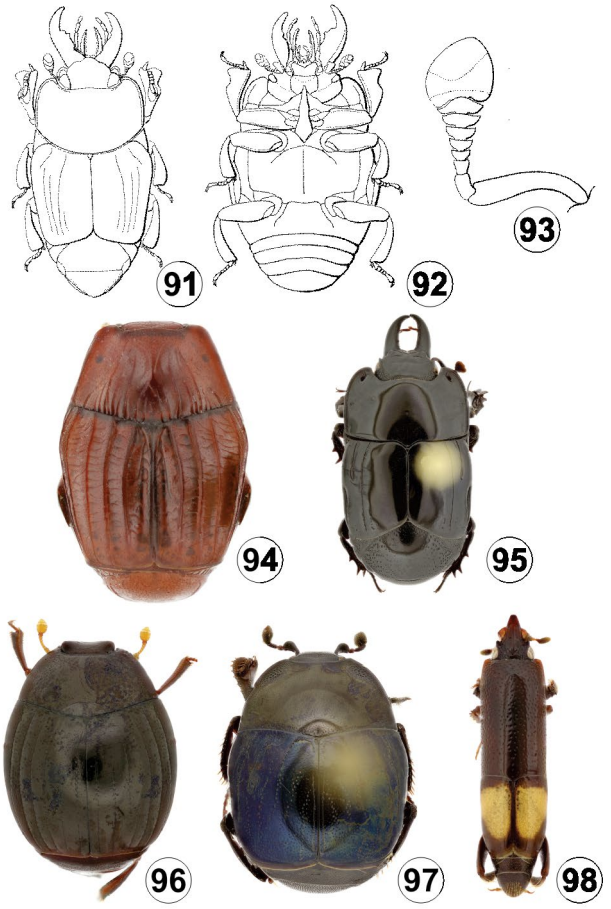
Clambidae (Fig. 31.80). Caracteriza-se pela antena com menos de 11 antenômeros (geralmente 8–10) e clava com 2, placas metacoxais bem desenvolvidas, largas, cobrindo as pernas e a base do abdômen; corpo congloboso no adulto; e gálea e lacínia fundidas na larva. Comprimento: 0,7–2,0 mm. Corpo arredondado e globoso, altamente convexo e congloboso, ou ligeiramente achatado; cutícula glabra coberta por cerdas decumbentes ou eretas; cabeça fortemente defletida (hipognata), fortemente côncava ventralmente encaixando-se contra as mesocoxas (formas conglobosas); olho inteiro ou dividido pelo cantus (Clambinae); labro livre, parcialmente visível ou não visível; clava antenal frouxa e não achatada; protórax mais largo posteriormente; carena lateral completa e visível de cima; sutura pleurosternal presente ou ausente (Clambinae); élitro estriado ou não; metaventrito mais longo que ventrito abdominal I; metacoxas contíguas; placas metacoxais bem desenvolvidas, escondendo a maior parte do ventrito I; tarso simples 4-4-4 ou 3-3-3 (*Acalyptomerus* Crowson).

Larva fusiforme; superfície dorsal ligeiramente pigmentada ou esclerosada, geralmente lisa ou com granulação fraca e tubérculos pequenos; cabeça prognata e declive ou hipognata (*Acalyptomerus*), sutura epicranial presente ou ausente; labro livre; pernas bem desenvolvidas; segmento IX sem urogonfo e X orientado posteriormente.

Biologia pouco conhecida, melhor conhecida para fauna da Europa. Larvas foram coletadas em vegetação em decomposição, folhiço e troncos apodrecidos. Os adultos são encontrados voando no crepúsculo. Provavelmente alimentam-se de microfungos.

Está dividida em 3 subfamílias: Acalyptomerinae, Calyptomerinae e Clambinae; apenas a última está registrada no Brasil. Referências: Endrödi-Younga (1998) e Anton *et al.* (2016).

Eucinetidae (= Cryptomeridae) (Fig. 31.81). Adulto caracterizado pelo corpo fusiforme e compacto com placas metacoxais bem desenvolvidas, e larva com espiráculos torácicos localizados em tubos curtos, e segmento X visível dorsalmente.



Figuras 31.91–98. Histeridae. **91-92**, Histerinae, *Oxysternus maximus* (Linnaeus), vd, vv; **93**, Histerinae, *Hololepta quadridentatum* (Fabricius), antena; **94,** Hetaeriinae, *Paroecister zikani* Reichensperger, vd; **95–96,** Histerinae; **95**; *Hololepta reichei* (Marseul), vd; **96,** *Phelister* sp., vd; **97,** Saprininae, *Euspilotus azureus* (Sahlberg), vd; **98,** Trypanaeinae, *Trypanaeus* sp., vd.

Comprimento: 1,3–4 mm. Corpo levemente achatado a convexo, uniformemente curvado lateralmente; coloração castanha ou negra, com antenas e pernas mais claras; geralmente pubescência clara e densa; cabeça hipognata, escondida pelo protórax, achatada principalmente em formas suctoriais; olho presente, ausente ou reduzido; labro pelo menos parcialmente exposto; antena com 11 antenômeros, filiforme, clavada ou incrassada; peças bucais normais ou suctoriais; protórax mais largo na base, carena lateral do pronoto completa; hipômero reduzido ou bem desenvolvido e côncavo, escondido em vista lateral; prosterno reduzido; sutura pleurosternal presente; élitro não pontuado, irregularmente pontuado, ou estriado; metacoxas contíguas; placas metacoxais bem desenvolvidas e muito alargadas, quase atingindo a cavidade mesocoxal; pernas média e posterior com fileira de espinhos no ápice e no bordo externo das tíbias e tarsômeros; mesotíbia fortemente alargada ou modificada, esporões duplos; metatíbias com esporões duplos ou simples; tarsos 5-5-5; abdômen com 5 ventritos, I–II conatos, ventrito I quase completamente dividido pela metacoxa.

Larva relativamente reta ou curvada ventralmente; alongada, mais ou menos paralela lateralmente e ligeiramente achatada; superfície dorsal com cerdas simples, às vezes inseridas em tubérculos cerdosos; cutícula levemente pigmentada ou esclerosada,

granulada ou tuberculada; cabeça prognata ou de levemente a fortemente declinada (hipognata); ramos frontais presentes; 5 estemas cada lado; antena com 3 antenômeros; labro livre ou parcialmente fundido à cápsula cefálica; peças bucais não formando tubo sugador; tergo IX sem urogonfos; segmento X orientado posteriormente.

As larvas são semelhantes às de muitos Cucujoidea, diferindo principalmente pela presença de gálea e lacínia distintas e espiráculos anulares. São desconhecidas para o Brasil. Os adultos estão associados a madeira apodrecida e folhiço, onde ocorrem sob casca (às vezes agregados) e são micófagos. *Jentozkus plaumanni* Vit possui aparelho bucal picador-sugador.

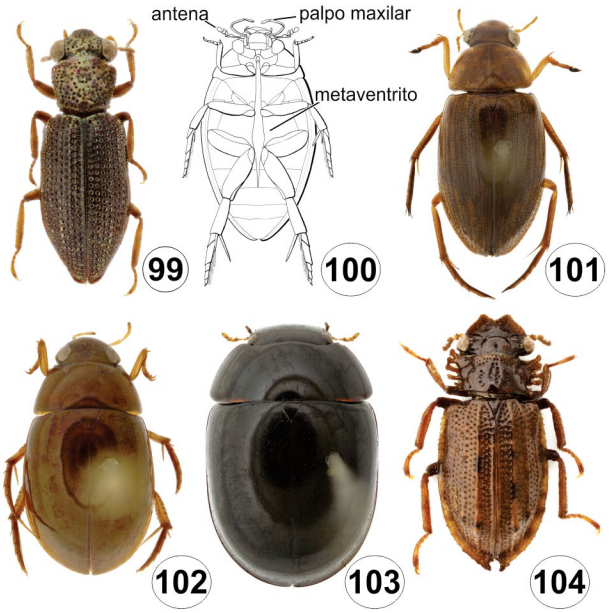
A família possui nove gêneros; no Brasil, ocorrem *Jentozkus* Vit e *Eucinetus* Germar. Referências: Vit (1977, 1990).

Scirtidae (= Cyphonidae, Helodidae, Elodidae) (Figs 31.82–83). Caracterizada pela cabeça defletida, procoxas cônicas, largas, ligeiramente achatadas e protórax curto e largo. Comprimento: 1,5–12 mm. Corpo de oblongo ou ovoide a ligeiramente alongado, de levemente achatado a fortemente convexo; coloração de amarelada a negra, às vezes com manchas; geralmente finamente pubescente; cabeça de moderada a fortemente declive, labro pelo menos parcialmente livre; antena com 11 antenômeros, filiforme, serrada, pectinada ou raramente incrassada; sutura pleurosternal completa e curta; élitro não pontuado ou irregularmente pontuado; metafêmur às vezes mais desenvolvido que os demais; bordo externo das tíbias quase sempre com carenas longitudinais pares, mais ou menos espinhosas, esporões tibiais duplos.

Larva alongada a elíptica e achatada; cabeça prognata, sutura frontal presente; 1–3 estemas cada lado, labro livre; antena com 80–130 antenômeros (1º ínstar 3–4, e o número aumenta nos últimos ínstares); abdômen com 8–9 segmentos; ápice do abdômen com câmera respiratória formada a partir do tergo VIII e IX que envolve um par de espiráculos.

Os adultos geralmente são encontrados sobre a vegetação perto da água, enquanto as larvas geralmente ocorrem em hábitats lênticos, como lagos, pântanos e buracos de árvores, mas também foram encontradas em madeira apodrecida e úmida. São voadores ativos e espécies de alguns gêneros, como *Scirtes* Illiger, possuem metafêmures alargados e podem saltar. A preferência alimentar dos adultos é pouco conhecida, mas a variação nas mandíbulas pode indicar que alguns são predadores, enquanto outros não se utilizam de alimento sólido. As larvas são de um tipo remanescente de estágios imaturos de insetos exopterigotos, com antenas multianeladas, peças bucais filtradoras e sistema respiratório metapnêustico. São campodeiformes, aparentando imaturos de baratas, esclerosadas e marrons. Larvas de *Scirtes* vivem na água que se acumula na bainha de bromélias e em buracos de árvores. São detritívoras filtradoras e usam o oitavo espiráculo abdominal para respirar na superfície, enquanto as papilas anais também têm função na respiração.

Está dividida em três subfamílias, apenas uma delas com registro no Brasil (com *): Nipponocyphoninae, Scirtinae* e Stenocyphoninae. Uma das espécies mais comuns no Brasil é *Ora complanata* (Guérin-Méneville). Referência: Libonatti & Ruta (2018).



Figuras 31.99–104. Hydrochidae, Hydrophilidae e Spercheidae**. 99**, Hydrochidae, *Hydrochus* sp., vd.; **100–103,** Hydrophilidae**, 100–102,** Hydrophilinae; **100**, *Hydrophilus* sp., vv; **101,** *Berosus* (*Erosus*) *masculinus* Knisch, vd; **102,** *Tropisternus* (*Priosternus*) *ovalis* Laporte de Castelnau, vd; **103,** Sphaeridinae *Phaenonotum* sp., vd.; **104**, Spercheidae, *Spercheus fimbriicollis* Bruch, vd.

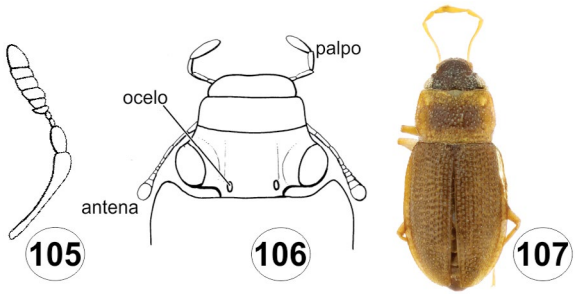
Série Derodontiformia

Superfamília Derodontoidea. A superfamília Derodontoidea é a única da série Derodontiformia e foi restabelecida na classificação de Lawrence *et al.* (2010a), embora com ressalvas quanto à possível parafilia do clado. Lawrence *et al.* (2010b) apresentaram um histórico da problemática classificação da superfamília e de suas três famílias e das classificações alternativas baseadas em estudos morfológicos. Para os autores, a classificação dessas três famílias como uma superfamília separada seria necessária para a manutenção da monofilia de Bostrichoidea (Lawrence *et al.* 2010a, b).

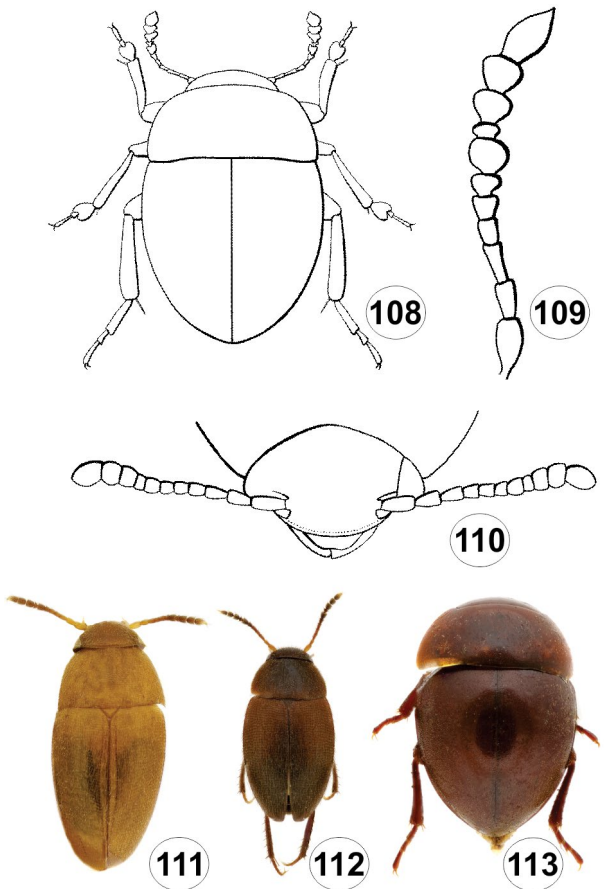
Estudos filogenéticos subsequentes (e.g. Lawrence *et al.* 2011; McKenna *et al.* 2015; Zhang *et al.* 2018) demonstraram que a superfamília é, de fato, um agrupamento artificial, com as três famílias distribuídas por diversos clados na filogenia de Coleoptera. Embora demonstrem a polifilia de Derodontoidea, esses trabalhos não propõem classificações alternativas, limitando-se a indicar as posições filogenéticas das famílias. Lawrence (2016a) reconhece a controvérsia acerca da classificação das famílias de Derodontoidea, mas não as classifica em nenhuma superfamília.

Derodontoidea *sensu* Lawrence *et al.* (2010a) é composta pelas famílias Derodontidae, Jacobsoniidae e Nosodendridae*. Apenas a última ocorre no Brasil. Referências: Lawrence *et al.* (2010a, b, 2011), Zahradník & Háva (2014), McKenna *et al.* (2015) e Zhang *et al.* (2018).

Nosodendridae (Figs 31.84–87). São reconhecidos especialmente pela forma oval, coloração negra, habilidade de retrair os apêndices, pernas anteriores achatadas, mantendo a tíbia anterior em contato com fêmur quando em repouso, e clava antenal protegida em cavidades no hipômero. Comprimento: 2,3–9 mm. Glabros ou subglabros; cabeça prognata; inserções antenais não visíveis dorsalmente; labro parcialmente visível;



Figuras 31.105–107. Hydraenidae, Hydraeninae. **105**, *Hydraena* sp., antena; **106**, *Parhydraenida reichardti* Balfour-Browne, cabeça, vd; **107,** *Hydraena scintillutea* Perkins, vd.



Figuras 31.108–113. Leiodidae. **108**, Leiodinae, *Scotocryptodes germaini* Portevin, vd. **109–112**, Cholevinae; **109,** *Dissochaetus villosus* Szymczakowski, antena; **110**, *Adelopsis* sp., cabeça, vf; **111,** *Adelopsis leo* Gnaspini, vd.; **112,** *Dissochaetus vanini* Gnaspini, vd.; **113,** Leiodinae, *Scotocryptus* (*Scotocryptopsis*) *parasitus* Reitter, vd.

antena com 11 antenômeros e clava com 3; protórax mais largo que longo, fortemente convexo dorsalmente; processo prosternal largo, atingindo a margem posterior da procoxa; élitro convexo e pontuado; tíbia protorácica geralmente mais larga, adaptada para escavar; abdômen com 5 ventritos.

Larva alongada e fusiforme, achatada; granulada e tuberculada dorsalmente; cabeça prognata, ramos frontais em forma de U; 5 estemas cada lado; tórax e abdômen com franja lateral de cerdas longas; segmento VIII alongado e estreitado para o ápice.

São principalmente comedores de fungos, vivendo em associação com fluxos de seiva em fermentação ou madeira infestada por fungos. Larvas e adultos de *Nosodendron angelum* Reichardt foram encontrados juntos em exsudatos de *Casuarina* sp. (Casuarinaceae) atacada por Pantophthalmidae (Diptera). No Brasil ocorre apenas *Nosodendron* Latreille.

Diversos posicionamentos filogenéticos já foram propostos para Nosodentridae: entre os Bostrichoidea, entre os Derodontoidea, associados aos Scirtoidea, como grupo-irmão de Scarabaeiformia, ou agrupado com Elateriformia. Zhang *et al.* (2018) posicionaram a família Nosodendridae como um clado irmão das séries Staphyliniformia, Bostrichiformia e Cucujiformia, porém, não a classificou em nenhuma série ou superfamília. Referências: Reichardt (1976), Costa *et al.* (1986), Beutel (1996), Ivie (2002a), Zahradník & Háva (2014) e Zhang *et al.* (2018).

Série Staphyliniformia. Adulto caracterizado pela redução na venação das asas (exceto Hydrophilidae), dobra da asa sem mecanismo elástico intrínseco e com participação do abdômen, e com quatro ou seis túbulos de Malpighi. A larva possui urogonfos articulados e espiráculos com aparelho de fechamento. Inclui duas superfamílias, Hydrophiloidea e Staphylinoidea.

Superfamília Hydrophiloidea (inclui Histeroidea). Caracterizada principalmente pelo clípeo bem desenvolvido, cabeça abruptamente constrita atrás dos olhos, mandíbula quase sempre escondida pelo clípeo; antena usada para quebrar o filme da superfície em espécies aquáticas, superfície corporal ventral com pubescência hidrófuga fina e densa (plastrão), e ovos postos em grupos envolvidos por casulo de seda.

Grupo biologicamente muito diverso, com membros encontrados tanto em hábitats terrestres quanto aquáticos. Os adultos podem ser predadores, comedores de carniça ou herbívoros; larvas geralmente predadoras. Possuem antena relativamente curta, com escapo longo e clava trímera, pubescente; antenômero precedente à clava transverso, côncavo e, nas formas aquáticas, usado para auxiliar no reabastecimento do suprimento de ar. Procoxa bem desenvolvida, perna geralmente espinosa ou denteada. Asa membranosa quase sempre com R–M curva e sem mecanismo de mola. Espiráculos 7 ou 7 e 8 atrofiados. Edeago do tipo trilobado (com parâmeros fundidos na maioria dos Histeridae) e seis túbulos de Malpighi.

A larva é predadora, com mandíbula falciforme e proeminente, sem mola, labro fundido ao clípeo, maxila geralmente sem lobos apicais, palpífero maxilar completo e geralmente com apêndices articulados, espiráculo quase sempre bíforo, com aparelho de fechamento, urogonfos relativamente pequenos e articulados ou às vezes ausentes. A pupa sem espiráculo funcional no primeiro segmento abdominal.

Inclui 9 famílias das quais 6 (com *) estão registradas para o Brasil: Epimetopidae*, Georissidae*, Helophoridae, Histeridae*, Hydrochidae*, Hydrophilidae*, Spercheidae*, Sphaeritidae e Syntellidae.

Epimetopidae (Figs 31.88–89). Apresentam estrututura característica no pronoto, olhos emarginados, ventrito III muito curto e ausência de pubescência basal no profêmur. Comprimento: 1–4 mm. Corpo robusto, contorno interrompido entre pronoto e élitro por fenda profunda; pronoto com projeção anterior bem desenvolvida, escondendo a cabeça defletida; cabeça e pronoto com escultura granulada; olho profundamente emarginado anteriormente, com crista posterior distinta; labro livre; antena

com 9 antenômeros; cúpula antenal apenas levemente diferenciada, clava compacta; élitro pontuado-estriado; fêmur sem pubescência hidrófuga; tíbias média e posterior com espinhos finos e finamente serradas na face externa; tarso simples, com 5 tarsômeros; ventrito III curto e parcialmente escondido embaixo da metacoxa.

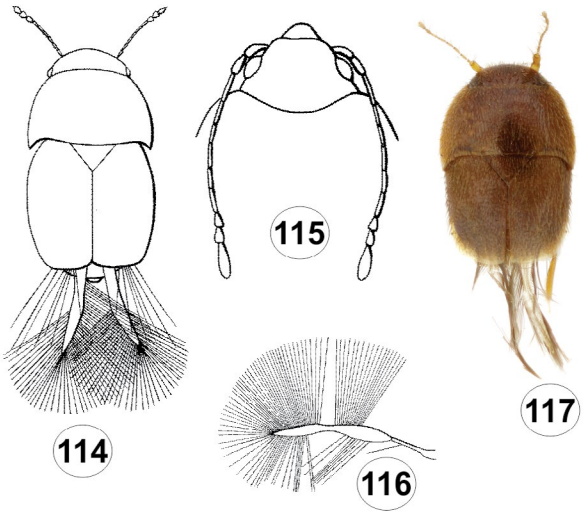
Larva em aspecto geral, geralmente semelhante a Hydrophilidae, mas sem átrio estigmático; cabeça prognata; sutura epicranial presente; labro fundido à fronte formando nasal; mandíbula em forma de foice, com margem interna distal serrada; estemas indistintos ou agregados formando uma ou duas manchas de cada lado; segmento X reduzido; segmento IX com um par de urogonfos curtos e um par de projeções digitiformes longas.

Apenas o gênero *Epimetopus* Lacordaire, ocorre no Brasil, cujas espécies parecem ser ripárias, vivendo entre vegetação na margem de córregos e algumas espécies são encontradas embaixo de pedras de cascalho molhado; as fêmeas carregam casulos de seda com ovos embaixo do abdômen que são mantidos na posição com a ajuda do metafêmur. Os adultos geralmente são cobertos por crosta de partículas de solo. As larvas possuem espiráculos funcionais, o que sugere que podem permanecer acima do nível de água. Membros de *Epimetopus* estão associados à água corrente, mas não está claro se são aquáticos ou vivem na zona ripária. Rocha (1967) coletou fêmeas com sacos ovígeros atraídas pela luz, a cerca de 10 m de um riacho. Referências: Rocha (1967, 1969), Perkins (2012) e Fikáček *et al.* (2021).

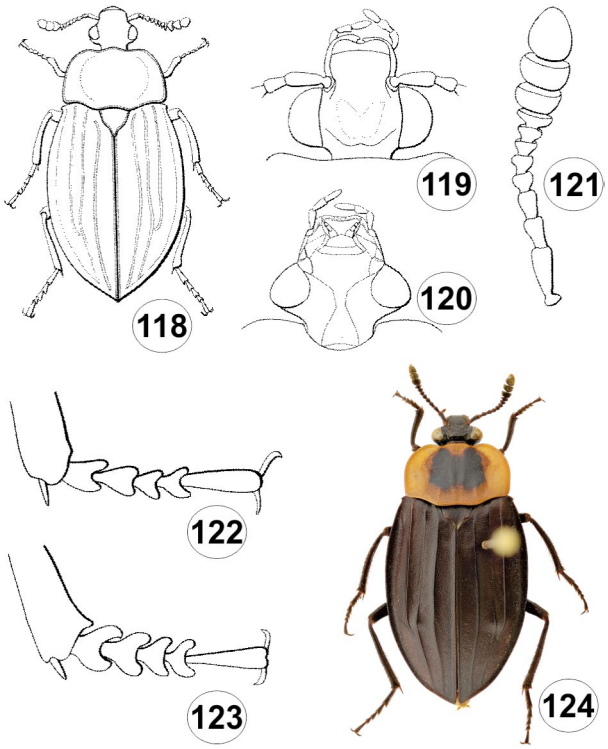
Georissidae (Fig. 31.90). Caracterizada principalmente pelo prosterno reduzido, procoxas alargadas, mesocoxas separadas, ausência de pubescência ventral hidrófuga, modificações elitrais específicas, e esternito III alargado. Comprimento: 1–2 mm. Corpo curto e largo, fortemente convexo; pronoto e élitros separadamente redondos; pronoto mais largo na metade posterior, com projeção anterior bem desenvolvida, escondendo a cabeça defletida; cabeça e pronoto com granulação pronunciada; labro livre; antena geralmente com 9 antenômeros, escapo abruptamente engrossado apicalmente, cúpula antenal pequena e não distintamente diferenciada, clava compacta; prosterno reduzido a uma ponte estreita e levemente esclerosada, sem processo prosternal; procoxas alargadas, fundidas ao protrocanter; hipômero com sulco antenal anterior; escutelo indistinto; élitro bem encaixado no pterotórax e abdômen, pontuado estriado; metacoxas amplamente separadas, fortemente estreitadas lateralmente; tíbia anterior achatada e sem esporões; tíbias média e posterior cilíndricas com esporões delgados; tarsos 4-4-4.

Larva semelhante à de Hydrophilidae, mas com pernas curtas e sem átrio estigmático. Cabeça prognata, nasal subtriangular, mandíbula em forma de foice, antena dorsal, com 3 antenômeros; perna com segmentação reduzida; segmento IX com uma placa dorsal e um par de urogonfos curtos; segmento X com pequena placa dorsal e um par de tergitos laterais.

Geralmente ripários, encontrados nas margens de córregos ou rios, entre lama e algas. Algumas espécies podem ser encontradas em água estagnada temporária e poucas habitam o folhiço em florestas tropicais. Os adultos necessitam de corpos de água produzindo bancos de areia sobre os quais lodo e detritos são permanentemente depositados. Após o voo de dispersão, os adultos recém-emergidos vivem no solo ou areia úmida. Adultos



Figuras 31.114–117. Ptiliidae, vd. **114**, vd; **115**, cabeça, vd; **116**, asa; **117**, Ptiliinae, vd.



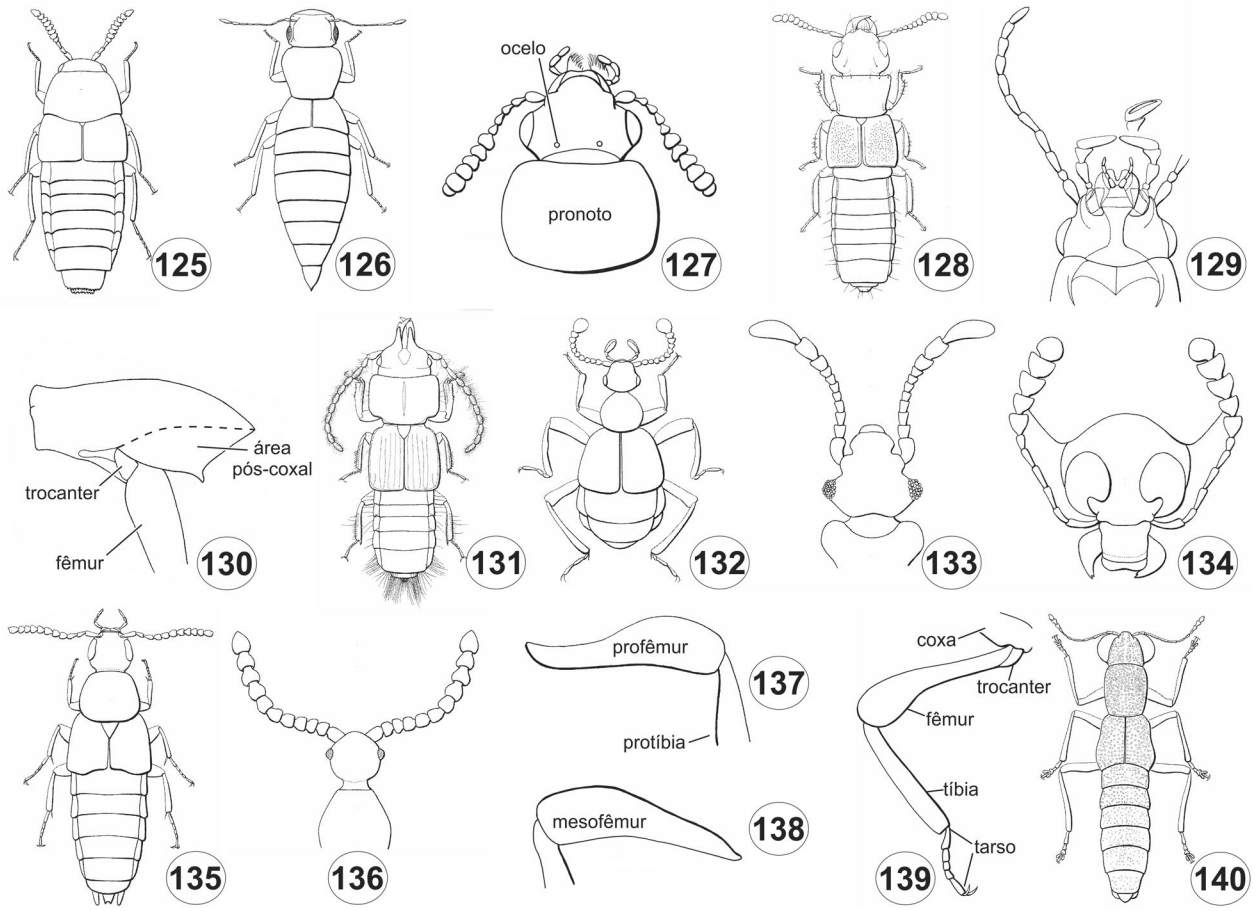
Figuras 31.118–124. Silphidae, Silphinae, *Oxelytrum discicollis* (Brullé); **118**, vd; **119–120**, cabeça, vd, vv; **121**, antena; **122-123,** protarsos da fêmea e do macho; **124,** *Oxelytrum* sp. vd.

de espécies ripárias são geralmente cobertos por crosta feita de areia fina ou lama cuja camuflagem torna difícil a observação.

As larvas predam pequenos invertebrados ou podem ser canibais em condições de laboratório. Os casulos de ovos são construídos de seda e enterrados no solo úmido.

Inclui apenas o gênero *Georissus* Latreille. No Brasil ocorre apenas *G. humeralis* Pic. Referência: Reichardt (1973b).

Histeridae (inclui Niponiidae) (Figs 31.91–98). Formam um grupo distinto de besouros negros, principalmente predadores. A maioria com forma compacta, e cabeça e apêndices retráteis. São arredondados ou ovais, às vezes achatados ou cilíndricos; antena



Figuras 31.125–140. Staphylinidae. **125**, *Aleochara lateralis* Erichson (Aleocharinae), vd; **126**, *Stenaesthetus* sp. (Euaesthetinae), vd; **127,** *Phloeonomus* sp. (Omaliinae), pronoto e cabeça, vd; **128**, *Oxytelus* sp. (Oxytelinae), vd; *Ophites fauveli* Lynch (Paederinae); **129**, cabeça, vv; **130**, metacoxa; **131**, *Piestus* sp. (Piestinae), vd; **132**, *Hamotus* sp. (Pselaphinae), vd; **133**, *Hamotocellus* sp. (Pselaphinae), cabeça, vd; **134**, *Scaphidium* sp. (Scaphidiinae), cabeça, vd; **135**, *Philonthus aeruginosus* Nordmann (Staphylininae), vd; **136–139**, Scydmaeninae; **136**, cabeça, vd; **137**, profêmur; **138**, mesofêmur; **139**, perna metatorácica; **140**, *Stenus* sp. (Steninae), vd.

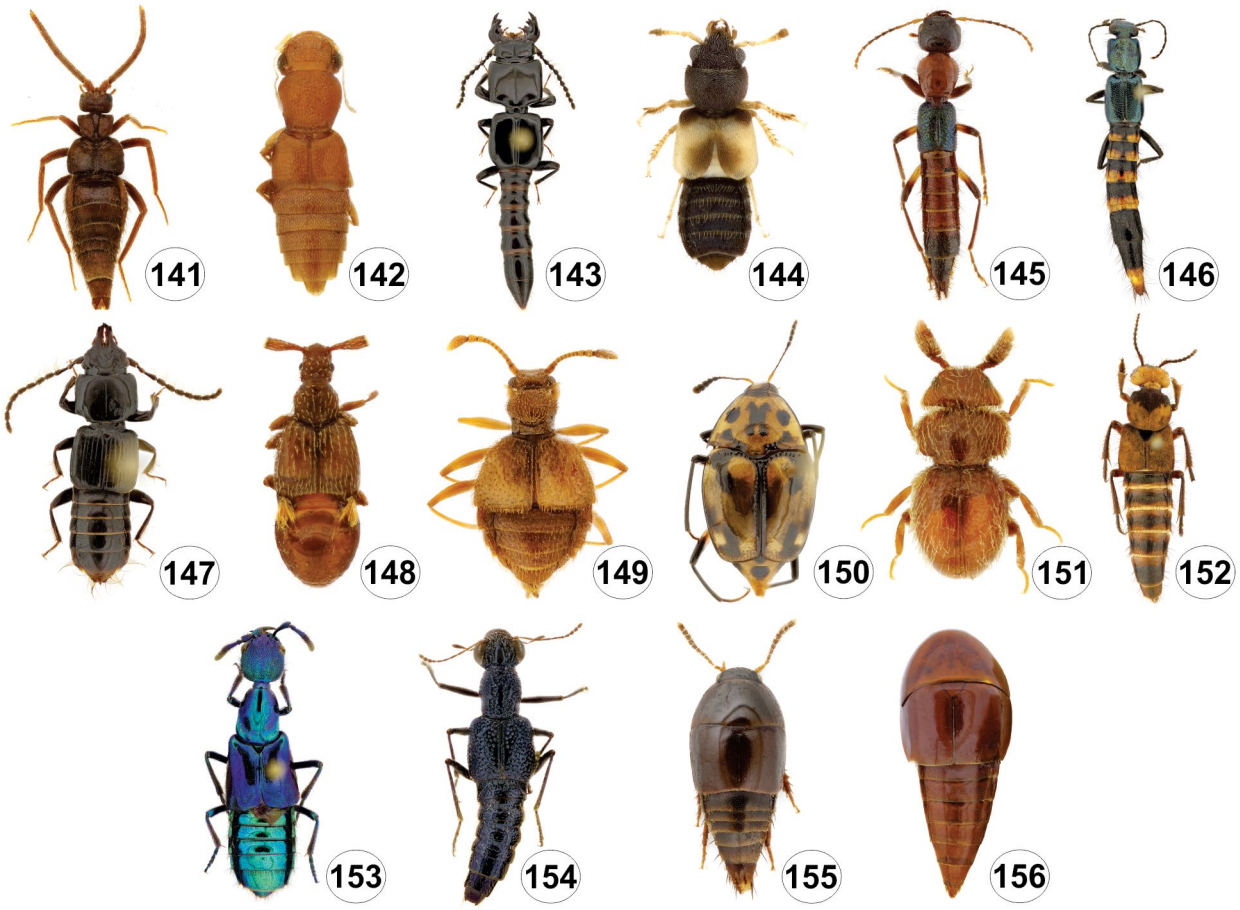
(Figs 31.5D, 93) geniculada, com clava compacta trímera, élitro curto e truncado, expondo pelo menos os dois últimos tergitos e pigídio operculado. Comprimento: 1–23 mm. Geralmente bem esclerosado dorsal e ventralmente, às vezes com mandíbulas proeminentes; maioria negra e brilhante, mas alguns verdes ou azuis metálicos, ou com listras. Cabeça geralmente hipognata, ocasionalmente prognata; clípeo e fronte fundidos para formar o epistoma; labro livre; protórax geralmente marginado lateralmente, escavado ventralmente para a recepção das pernas protorácicas; prosterno consiste em quilha mediana elevada, geralmente marginada por estrias; élitro geralmente retangular e estriado; meso e metatíbia espinosas lateralmente geralmente com esporões apicais.

Larva alongada, cilíndrica, paralela lateralmente; escleritos torácicos e abdominais de tamanho variável; cabeça prognata, cutícula bem esclerosada, sutura epicranial presente; estemas presentes ou ausentes; labro fundido à cápsula cefálica; antena com 3 antenômeros; mandíbula falcada; pronoto cobrindo toda a superfície dorsal do protórax e geralmente com 21–22 poros cada lado; segmentos I–VIII geralmente com cerdas, poros, e asperites, ocasionalmente esterno com falsas pernas; segmento IX geralmente com um par de urogonfos 2-segmentados; segmento X ou pigópodo presente.

Larva e adulto geralmente são predadores de insetos de corpo mole, larvas e ovos, principalmente de Cyclorrhapha (Diptera). São encontrados embaixo de casca de troncos apodrecidos, galerias de Scolytinae (Curculionidae) e de outros besouros broqueadores, excrementos, bromélias, carniça, fungos apodrecidos e outras matérias orgânicas em decomposição ou fermentação, ninhos de aves ou mamíferos, ninhos ou colônias de insetos sociais e cavernas. Algumas espécies ocorrem em produtos estocados, serapilheira, solo de floresta ou areia de dunas; outras são atraídas pela seiva exsudada por árvores. Os túneis e galerias de besouros broqueadores de madeira são habitados por histerídeos com corpo tipicamente cilíndrico. Algumas espécies são agentes potenciais de controle biológico contra insetos broqueadores pragas.

Quase todos são capazes de voar e são muito suscetíveis à captura via interceptação de voo. A maioria parece ser diurna e, quando perturbada, retrai a cabeça e dobra as pernas contra o corpo, fingindo-se de morta. Alguns estão aptos a endireitar-se quando invertidos, abrindo e fechando rapidamente os élitros. As larvas têm dois ínstares, alimentam-se de líquidos e a digestão é extraoral.

Está dividida em onze subfamílias (Kovarik & Caterino 2016), sete delas (com *) ocorrem no Brasil: Abraeinae*, Chlamydopsinae, Dendrophilinae*, Haeteriinae* (Fig. 31.94),



Figuras 31.141–156. Staphylinidae, vd. **141,** Aleocharinae, *Ecitogaster schmalzi* Wassmann; **142,** Euaesthetinae, *Stenaestethus* sp.; **143,** Osoriinae, *Leptochirus scoriaceus* Germar; **144,** Oxytelinae, *Bledius hermani* Caron & Ribeiro-Costa; **145,** Paederinae, *Paederus mandibularis* Erichson; **146,** Paederinae, *Taenodema* sp.; **147,** Piestinae, *Piestus bicornis* (Olivier); **148,** Pselaphinae, *Fugister* sp.; **149,** Pselaphinae, *Hamotocellus hirsutus* Raffary; **150,** Scaphidiinae, *Scaphidium* sp.; **151,** Scydmaeninae, *Plaumanniola sanctaecatharinae* Costa Lima; **152,** Staphylininae, *Glenus chrysis* (Gravenhorst); **153,** Staphylininae, *Plochionocerus* sp.; **154,** Steninae, *Stenus cyaneosplendidens* Bernhauer; **155,** Tachyporinae, *Coproporus hepaticus* (Erichson); **156,** Tachyporinae, *Vatesus goianus* Borgmeier.

Histerinae* (Figs 31.91–93, 95–96), Niponiinae, Onthophilinae, Saprininae* (Fig. 31.97), Tribalinae*, Trypanaeinae* (Fig. 31.98) e Trypeticinae. Referências: Mazur (1984, 1997), Ślipiński & Mazur (1999), Leivas *et al.* (2013, 2015), Caterino & Tishechkin (2014, 2016), Celli *et al.* (2015), Gonçalves & Leivas (2017) e Correa *et al.* (2020).

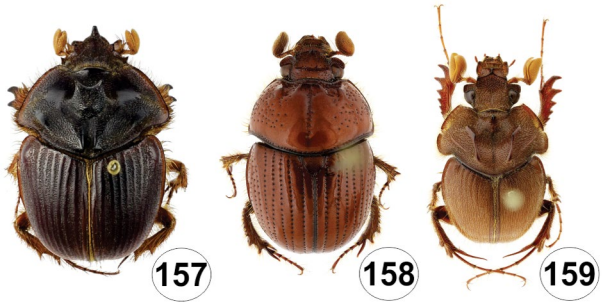
Hydrochidae (Fig. 31.99). Grupo homogêneo, com cavidades procoxais fechadas externamente, ventritos com pontuação grossa e placa semitransparente no esternito abdominal VII. Comprimento: 1,5–6 mm. Corpo alongado, geralmente estreito; pronoto mais largo na região mediana anterior, distintamente estreitado atrás, mais estreito que a base dos élitros; cabeça e pronoto com superfície irregularmente granulada; grânulos geralmente metálicos, cada um com um ponto cerdoso central. Cabeça fortemente estreitada na frente dos olhos; labro livre; antena com 7 antenômeros, escapo tão longo quanto a largura da cabeça, cúpula antenal bem diferenciada, projetada internamente, clava compacta; pronoto com fileira transversa de 4 impressões arredondadas na base, e uma fileira transversa com três impressões em frente as anteriores; élitro pontuado-estriado; tíbia com esporões muito pequenos; tarsos 5-5-5, tarsômeros I–IV curtos.

Larva: hábito semelhante a Hydrophilidae, mas difere principalmente nas características ventrais da cabeça; nasal presente ou indistinto; suturas frontais curtas; mandíbulas em forma de foice; estemas pequenos, fundidos ou agregados; antena robusta, com 3 antenômeros; perna bem desenvolvida; segmento IX com vários lobos esclerosados e um par de urogonfos 2-segmentado.

Adulto e larva são aquáticos e vivem associados a plantas aquáticas (raízes ou ramos), nas margens de lagos ou águas com movimento lento. Os adultos movem-se muito lentamente no substrato, alimentam-se de algas ou matéria vegetal em decomposição; fingem-se de mortos quando perturbados. As fêmeas constroem casulos de seda e o 1º ínstar emerge 7–10 dias após a construção do casulo. As larvas rastejam no substrato e sua dieta permanece desconhecida.

Está representada apenas pelo gênero *Hydrochus* Leach. Referência: Oliva (1996).

Hydrophilidae (Figs 31.100–103). Nomes populares: besouro-d'água, mãe-d'água, mergulhão. Caracterizados principalmente pela margem lateral do pronoto formando uma linha convexa contínua com os élitros; tíbias anteriores com as duas séries de espinhos mais externas intimamente agregadas; epipleura vertical; e fêmures com cristas definindo os sulcos tibiais. Comprimento: 0,5–50 mm. A maioria oval, convexo dorsalmente e



Figuras 31.157–159. Geotrupidae, Bolboceratinae, vd. **157**; *Athyreus* sp.; **158,** *Bolbapium striatopunctatum* (Laporte de Castelnau); **159,** *Parathyreus* sp.

Figura 31.160. Glaresidae. *Glaresis pardoalcaidei* Martinez, Pereira & Vulcano. Fonte: Maria E. Maldaner.

achatado ou côncavo ventralmente; geralmente lisos, brilhantes, com coloração negra, às vezes com manchas marrons, raramente amarelados ou metálicos. Pubescência dorsal escassa, moderada nas pernas e densa no esterno, na clava antenal e nas peças bucais; pronoto mais largo na base; cabeça livre, ligeiramente inclinada (fortemente em Berosini), e ligeiramente estreitada atrás dos olhos; antena com 7-9 antenômeros (variável ao nível específico), com comprimento variável mas geralmente mais curta que a cabeça; clava frouxa, assimétrica ou não; pronoto quase sempre convexo e pontuado; élitro frequentemente com estrias distintas ou fileiras de pontos seriais, mas às vezes apenas com estria sutural; metaventrito com porção mediana elevada, a qual pode projetar-se anteriormente; metacoxa geralmente levemente estreitada lateralmente; tarso geralmente com 5 tarsômeros (4 tarsômeros em machos de *Berosus* Leach).

Larva com cabeça prognata fortemente esclerosada, corpo não esclerosado; geralmente com pernas bem desenvolvidas e atrio estigmático formado pelos segmentos VIII-IX (reduzido em *Berosus*); ramos frontais completos ou incompletos; labro fundido à fronte formando nasal; mandíbulas em forma de foice; 6 ou menos estemas cada lado; antena com 3 antenômeros; perna bem desenvolvida, reduzida ou ausente; segmentos VIII-IX modificados para formar o átrio espiracular; segmento IX geralmente trilobado, formando a valva ventral do átrio, com um par de urogonfos 1-segmentado.

Os hidrofilídeos formam dois agrupamentos principais, um de besouros aquáticos e outro de terrestres necrófagos. Os aquáticos geralmente podem ser reconhecidos pelo palpo maxilar longo, às vezes confundidos com antena, e antena curta, com 6 a 9 antenômeros, geralmente formando clava com três antenômeros. São encontrados em águas paradas de lagos e lagoas ou riachos com águas calmas, contendo vegetação em abundância. Os adultos geralmente são vegetarianos, onívoros e ocasionalmente, predadores ou necrófagos; algumas espécies são predadores de moluscos e outros invertebrados. Os terrestres pertencem à subfamília Sphaeridiinae, com alguns membros semiaquáticos e geralmente têm palpo maxilar igual ou mais curto que a antena.

Os adultos nadam alternando movimentos das pernas metatorácicas. Muitas espécies colocam as antenas embaixo da cabeça enquanto estão na água, mas geralmente ficam estendidas no ar. Quando submersos, usam as antenas para quebrar a tensão superficial da água, trazendo ar puro para a bolha do plastrão. Respiram o ar atmosférico e retém uma bolha ventral com a densa pubescência hidrófuga (plastrão). O plastrão estende-se da parte posterior da cabeça até a superfície ventral do abdômen e, desse modo, leva ar aos espiráculos abdominais. Quando necessitam renovar a bolha de oxigênio, nadam para a superfície e quebram a tensão superficial com a ajuda das antenas, que possuem a clava coberta de pubescência hidrófuga. Muitas espécies, especialmente de Hydrophilini, podem produzir sons usando o mecanismo elitral-abdominal. Adultos voam bem e são geralmente atraídos pela luz. Nas espécies aquáticas, a cópula dá-se na água, seguindo breve corte.

As fêmeas das espécies semiaquáticas e aquáticas mais basais põem ovos individuais ou em massas cobertas por seda. Os grupos aquáticos mais distais põem ovos em casulos de seda flutuante, submerso ou semissubmerso, geralmente com prolongamento apical longo semelhante a fita. Os casulos são produzidos com a ajuda dos gonocoxitos e são variáveis na forma, tamanho e número de ovos que contém. A seda é produzida pelas glândulas anais e liberada pelas fiandeiras.

As larvas ocorrem em hábitats semelhantes aos adultos, são predadoras ativas ou ficam à espreita da presa e podem ser canibais. Alimentam-se de todos os tipos de invertebrados aquáticos e pequenos vertebrados. As larvas aquáticas podem respirar na superfície da água através dos espiráculos ou possuem brânquias traqueais laterais. Empupam fora da água em um casulo, no solo ou na serapilheira.

Várias subfamílias foram elevadas ao nível de família, como Epimetopinae, Georissinae, Hydrochinae e Spercheinae.

Está dividida em seis subfamílias (Archangelsky *et al.* 2016b), das quais apenas Cyclominae não ocorre no Brasil: Acidocerinae, Chaetarthriinae, Cyclominae, Enochrinae, Hydrophylinae e Sphaeridinae. Referências: Smetana (1975), Hansen (1991), Gustafson & Short (2010), Clarkson *et al.* (2014, 2018), Kohleberg & Short (2017), Short *et al.* (2017), Girón & Short (2017, 2018) e Short & Girón (2018).

Hydrophilinae (Figs 31.100–102). Apresentam um braço mesofurcal longo e cerdas natatórias longas nas tíbias; inclui Amphiopini, Berosini, Hydrobiusini, Hydrophylini e Laccobiini.

Sphaeridinae (Fig. 31.103). Possuem labro retraído embaixo do clípeo; tufo subapical de cerdas no palpômero labial 2; metatarsômero I distintamente mais longo que II; presença de uma placa mediana elevada no mesoventrito; e ventrito I carenado; inclui Coelotomatini, Megasternini, Omicrini, Protosternini e Sphaeridini.

Spercheidae (Fig. 31.104). Táxon homogêneo, apresenta antena com pedicelo e cúpula densamente pubescentes; gálea longa,

delgada, em forma de foice, com uma fileira longitudinal bem definida de cerdas da base ao ápice; empódio multicerdoso em todos os tarsos, e hábito filtrador incomum. Comprimento: 3–5 mm. Corpo oval, moderadamente convexo, às vezes levemente atenuado posteriormente; contorno mais ou menos interrompido entre pronoto e élitros; cabeça e pronoto mais ou menos pontuado-ruguloso, nunca granulado; cabeça fortemente estreitada atrás dos olhos; clípeo com margens elevadas; labro escondido pelo clípeo; antena com 7 antenômeros, pedicelo mais robusto que escapo, com pubescência hidrófuga longa; antenômero 3 (intermediário) muito pequeno, curto e glabro; cúpula antenal bem desenvolvida, coberta por pubescência hidrófuga densa semelhante aos antenômeros da clava; clava frouxa; pronoto mais ou menos distintamente explanado lateralmente; élitro sem (ou apenas muito fina) fileiras de pontos cerdosos; fêmures médio e posterior com cerdas hidrófugas basais; tíbias robustas, cilíndricas, finamente serradas externamente; esporões pouco desenvolvidos; tarsos com 5 (tarsômeros I–IV muito curtos) ou 4 tarsômeros.

Casulo de ovos feitos de seda são carregados pela fêmea embaixo do abdômen, mantidos com o fêmur posterior.

Larva com cabeça, pronoto, pernas e tergos abdominais VII–IX bem esclerosados; cabeça pentagonal; labro proeminente e fundido à cápsula cefálica; 5 estemas cada lado; antena com 3 antenômeros; mandíbula em forma de foice; pernas sem cerdas natatórias; segmentos VIII–IX formam átrio estigmático de tamanho moderado.

Pouco se conhece da biologia da família. O que se conhece está baseado em *Spercheus halophilus* Archangelsky e *S. emarginatus* (Schaller). Adulto e larva são aquáticos. Adulto de *S. halophilus* vive em lagos temporários de água salgada entre a vegetação emergente. Eles movem-se muito devagar pelo substrato e podem andar sob a superfície da água. Adulto respira o ar atmosférico e retém uma bolha de ar ventral em um plastrão. Renova a bolha de oxigênio quebrando o filme de água da superfície com a clava pubescente. Adultos geralmente são bons voadores.

Adultos alimentam-se de material vegetal e matéria orgânica em decomposição. Larvas não são muito ativas, rastejam vagarosamente no substrato e também são capazes de andar sob a superfície da água. Consomem algas e detritos, e também podem se alimentar de organismos mortos, mas não são predadoras.

Inclui apenas o gênero *Spercheus* Kugelann; no Brasil ocorre apenas *Spercheus fimbriicollis* Bruch. Referência: Reichardt *et al.* (1975).

Superfamília Staphylinoidea. Os adultos são morfologicamente variáveis, mas com pronoto sem crista acessória abaixo da margem posterior, face ventral dos élitros sem mancha lateral mediana, asas posteriores sem mecanismo de mola distal à célula radial e sem *loop* mediano, peça basal do edeago reduzida ou ausente (membranosa) e quatro túbulos de Malpighi. Procoxas geralmente fortemente projetadas, metaventrito quase sempre sem sutura ou linha mediana, pernas geralmente espinhosas com tarsos simples (pelo menos nas pernas metatorácicas), ventrito II geralmente visível apenas lateralmente e élitros geralmente truncados, expondo de um a vários tergitos. Inclui 6 famílias, das quais apenas a primeira não corre no Brasil: Agyrtidae, Hydraenidae, Leiodidae, Ptiliidae, Silphidae e Staphylinidae.

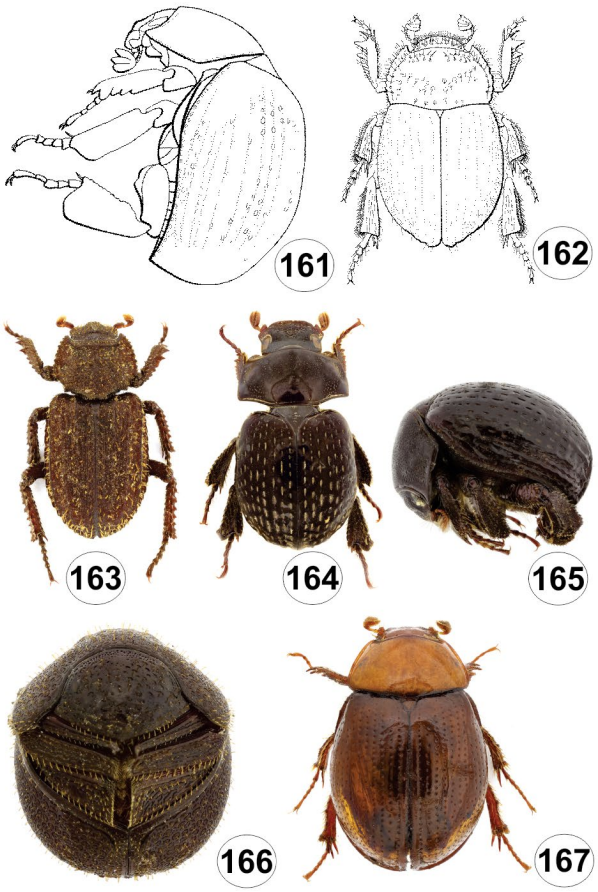
Hydraenidae (= Limnebiidae) (Figs 31.105–107). São reconhecidos pela presença de seis ou sete ventritos e uma pequena projeção entre as metacoxas, e suturas gulares confluentes anteriormente. São superficialmente semelhantes aos hidrofilídeos de pequeno tamanho e geralmente têm a região ventral coberta de pubescência hidrófuga e às vezes palpos maxilares mais longos que as antenas. Comprimento: 0,5–3 mm. Forma de alongada a oval, moderadamente convexa; coloração de negra a castanho-avermelhada, às vezes com reflexo metálico; pernas e palpos geralmente mais claros; dorso geralmente esculturado com impressões ou sulcos no pronoto, e cerdas esparsas; ventre coberto de pubescência hidrófuga, formando o plastrão; cabeça prognata, geralmente abruptamente constrita atrás dos olhos; região dorsal da cabeça convexa, pontuada ou microesculturada, com fóveas ou sulcos, microtuberculados ou granulados; labro livre; antenas curtas, com 7–11 antenômeros, inseridas em frente aos olhos; clava com 1–6 antenômeros; élitro bem esclerosado, cobrindo totalmente o abdômen ou deixando 2 tergitos expostos; tarsos com 5 tarsômeros.

Larva campodeiforme; tórax e abdômen com tergitos esclerosados; cabeça subprognata, com 5 estemas cada lado; sutura epicranial presente, labro livre; antena com 3 antenômeros; urogonfos 2-segmentados; segmento X com um par de ganchos.

As larvas são desconhecidas para o Brasil. A maioria é aquática, mas numerosas espécies são estritamente ripárias e vários gêneros têm representantes terrestres (humícolas). Habitam quedas d'água, cascatas e porções higropétricas de riachos. Também são encontrados em estacas de madeira, escombros e troncos acumulados pela corrente. Podem viver em depósitos arenosos úmidos ao longo de rios, lagoas e lagos.

Os adultos, quando submergem, estocam ar em um reservatório na superfície ventral e embaixo dos élitros. Muitas espécies, especialmente as que vivem em águas estagnadas ou de fluxo lento, usam as antenas modificadas para reabastecer o reservatório de ar; as espécies que vivem em águas bem oxigenadas podem ficar submersas por longo tempo, pois respiram através de um microplastrão (camada de ar muito fina, mantida ventralmente por densa camada de cerdas hidrófugas). As espécies aquáticas geralmente não são capazes de nadar; muitas espécies, especialmente aquelas que vivem em águas estagnadas ou nas margens de água corrente, são capazes de locomover-se debaixo d'água, suspensas na película de tensão superficial. Quando vistos de cima, são facilmente reconhecidos pela bolha de ar ventral prateada. Registros de voo são raros. Alguns autores acreditam que são fitófagos, alimentando-se principalmente de algas, esporos, detritos etc., enquanto outros acreditam que as larvas são predadoras. A oviposição ocorre adjacente ao hábitat da larva. Os ovos são presos e cobertos com seda produzida pelas fiandeiras caudais.

Os adultos possuem plastrão, mas a maioria das larvas não apresenta adaptações aquáticas especiais, exceto aquelas que vivem em quedas d'água que respiram através de um par de tubos espiraculares atrás do protórax. Os Hydraenidae são muito sensíveis à poluição e podem ser utilizados como indicadores da qualidade de rios e riachos.



Figuras 31.161–167. Hybosoridae. **161**, *Germarostes macleayi* (Perty) (Ceratocanthinae), vl; **162**, *Chaetodus* sp. (Hybosorinae), vd; **163,** Anaidinae, *Cryptogenius fryi* Westood; **164–166,** Ceratocanthinae; **164,** *Germarostes* sp., vd; **165,** *Germarostes* sp., vl; **166,** *Astaenomoechus* sp., vv; **167,** Hybosorinae *Coilodes* sp, vd.

Está dividida em quatro subfamílias: Hydraeninae*, Ochthebiinae*, Orchymontinae e Prosthetopinae, sendo que as duas primeiras ocorrem no Brasil.

No Brasil, ocorrem quatro gêneros, *Adelphydraena* Perkins, *Gymnochthebius* d´Orchymont, *Hydraena* Kugelann e *Parhydraenida* Balfour-Browne. Referência: Delgado *et al.* (2018).

Leiodidae (Figs 31.108–113). Geralmente são reconhecidos pelo antenômero VIII menor que o VII e IX; possuem apenas um tipo de vesícula sensorial interna, geralmente aberta na superfície distal dos segmentos abdominais VII, IX e X.

Comprimento: 1–8 mm. Forma do corpo geralmente ovalada, mas muito variada, mais ou menos alongada, convexa a achatada; alguns com capacidade para dobrar-se; coloração de castanha a negra, raramente com áreas coloridas. Cabeça de prognata a levemente hipognata, coberta em parte pelo pronoto; élitro geralmente cobrindo todo o abdômen e não truncado, ou levemente truncado e expondo um tergito abdominal; antena com 11 ou raramente 10 antenômeros, geralmente com clava com 5; labro livre; todos os tarsos com 5 tarsômeros ou reduzidos (3-3-3) às vezes heterômeros ou dimórficos sexualmente.

Larva alongada, paralela lateralmente ou ovalada, fortemente achatada; superfície forte ou ligeiramente pigmentada; cabeça prognata, ramos frontais geralmente presentes; geralmente 5 estemas cada lado, podendo variar de 0–5; antena longa, com 3–4 antenômeros; labro livre; tergo IX com um par de urogonfos, que pode ser 1- ou 2-segmentados, com segmento 2 longo e multianelado; segmento X visível dorsalmente.

Geralmente são saprófagos de vários tipos de matéria orgânica em decomposição, incluindo material vegetal e animal, ou são micófagos. Adulto e larva têm peças bucais "micrófagas", adaptadas à alimentação de partículas finas. Vivem em grande variedade de hábitats, principalmente áreas florestadas, incluindo serapilheira, excrementos, carniça, fungos apodrecidos e matéria orgânica em decomposição. Alguns ocorrem em cavernas e ninhos de mamíferos, pássaros, formigas, cupins e abelhas sem ferrão. A maioria pode ser capturada com iscas de fezes ou carne apodrecida. Vários Leiodinae se alimentam de esporos e outros tecidos de fungos. A redução ou perda das asas é comum na família.

Está dividida em seis subfamílias, das quais três (com *) ocorrem no Brasil: Camiarinae*, Catopocerinae, Cholevinae* (Figs 31.109–112), Coloninae, Leiodinae* (Figs 31.108, 113) e Platypsyllinae. Referências: Gnaspini (1996), Newton (1998), Peck & Cook (2003) e Peck *et al.* (2020).

Ptiliidae (= Trichopterygidae; inclui Cephaloplectidae, Limulodidae) (Figs 31.114–117). Distinguem-se principalmente pela presença de espirais de cerdas nos antenômeros e franja de cerdas nas margens das asas membranosas. Estão entre os menores besouros conhecidos. Comprimento: 0,25–1,2 mm. Corpo geralmente alongado, oval ou limuloide, e convexo em grau variável; coloração variada, amarelada, castanha, castanho-a-vermelhada, negra ou cinza, geralmente densamente pubescente, com cerdas douradas. Cabeça prognata, geralmente redonda ou sub-quadrada, constrita atrás dos olhos; antena inserida na frente dos olhos, na margem anterior da cabeça, com 11 antenômeros; antenômero 3 inserido no 2, os últimos 3 formando clava fraca; élitro cobrindo quase todo o abdômen ou encurtado, expondo 3–5 tergitos abdominais; asa membranosa, quando presente, estreita e marginada por cerdas longas; fórmula tarsal 3-3-3, tarsômero basal reduzido, II vestigial e III longo e estreito; abdômen com 6 ventritos.

Larva alongada, linear, de branca a castanha com cerdas esparsas e simples; cabeça subprognata, sutura epicranial e estemas ausentes; antena com 3 antenômeros; labro livre; abdômen 10-segmentado; tergito IX com urogonfo 1-segmentado; segmento X cilíndrico.

Vivem em matéria orgânica em decomposição e geralmente se alimentam de esporos e hifas de fungos e outras partículas orgânicas (micrófagos). Podem ser encontrados em troncos apodrecidos, dossel da floresta, excrementos de mamíferos, fungos que cobrem troncos, buracos de árvores, ninhos de formigas, serapilheira e detritos orgânicos em decomposição. Alguns grupos são mirmecófilos ou termitófilos. Adulto e larva geralmente habitam o mesmo nicho, a maioria se alimentando das mesmas fontes de alimentos. Em condições favoráveis, reproduzem-se continuamente.

Alguns gêneros, como *Ptinella* Motschulsky (que não ocorre no Brasil), têm dimorfismo sexual no desenvolvimento das asas e dos olhos: os olhos estão ausentes nos machos e as asas, ausentes nas fêmeas.

Está dividida em quatro subfamílias, das quais duas (com *) ocorrem no Brasil: Acrotrichinae*, Cephaloplectinae, Nanoselllinae e Ptilinae*. Referências: Sörensson & Delgado (2019) e Darby (2020).

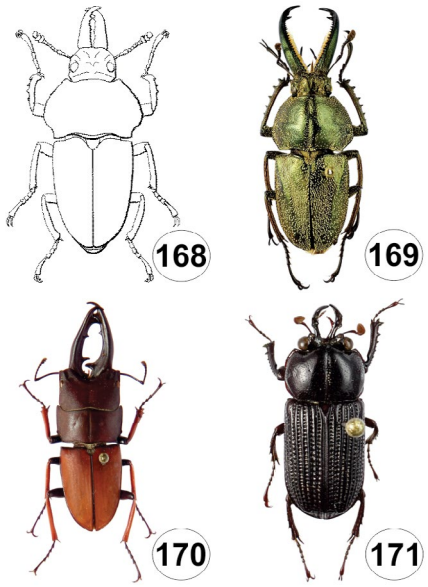
Silphidae (Figs 31.118–124). Nome popular: coveiros (*Nicrophorus* sp.). Os adultos são facilmente reconhecidos pela antena clavada ou capitada, procoxa proeminente e élitro não estriado, às vezes formando costas (elevações). Comprimento: 12–30 mm. Corpo de ovalado a moderadamente alongado; geralmente glabro dorsalmente; pronoto geralmente total ou parcialmente amarelado ou avermelhado; élitros geralmente com cores escuras, negra, castanha com áreas avermelhadas, alaranjadas ou amareladas.

Larva campodeiforme ou eruciforme; sutura epicranial presente, 6 estemas cada lado ou ausentes; tergito IX com um par de urogonfos.

Geralmente são encontrados associados a matéria orgânica em decomposição, principalmente carcaças de vertebrados. São necrófagos e geralmente vivem em carne apodrecida ou escavando o solo, enterrando-se sob as carcaças. Algumas espécies se alimentam de fungos (micófagas), de matéria orgânica vegetal em decomposição (saprófagas) ou são predadoras. Os ovos são postos próximos às carcaças e, quando a larva emerge, é alimentada pelo adulto e também alimenta-se diretamente das carcaças. O desenvolvimento dura poucos dias e a empupação ocorre perto da carcaça.

Está dividida em duas subfamílias, Nicrophorinae e Silphinae, a segunda com registros para o Brasil, representada pelo gênero *Oxelytrum* Gistel. Referências: Peck & Anderson (1985) e Sikes *et al.* (2002).

Staphylinidae (inclui Scydmaenidae, Pselaphidae, Scaphidiidae) (Figs 31.125–156). Os principais nomes populares são: bicho-de-fogo, caga-fogo, caga-pimenta, fogo-selvagem, mijão, podó, potó, potó-pimenta, trepa-moleque, tucura. É a segunda maior família de Coleoptera. É muito variável na forma, mas a maioria possui élitros curtos e truncados, expondo mais da metade do abdômen (seis ou sete tergitos) e procoxas geralmente contíguas. Membros de Pselaphinae têm o abdômen mais rígido e geralmente apenas cinco ventritos, mas são facilmente reconhecidos pelo corpo compacto e antenas geralmente clavadas. Outros estafilinídeos atípicos também podem ser reconhecidos pela forma particular do corpo. Alguns possuem élitros longos, que cobrem quase todo o abdômen, mas podem ser identificados pela presença de seis ventritos e ausência do quarto tarsômero lobado. Comprimento: 1–40 mm. Corpo geralmente alongado, com margens laterais paralelas; às vezes achatado ou abaulado; sempre muito esclerosado; maioria negra ou castanha, mas alguns amarelados, castanho-avermelhados, metálicos ou formando padrões coloridos; glabros ou pubescentes. Cabeça prognata a hipognata, com ou sem pescoço distinto; inserções antenais geralmente expostas; antenas muito variáveis, às vezes filiformes ou incrassada-clavadas, mas geralmente moniliformes, com 11 antenômeros, numerosas vezes reduzidas; labro pelo menos parcialmente livre; tarsos geralmente 5-5-5, menos frequentemente 5-5-4 (alguns Euaesthetinae), 4-5-5 ou 4-4-5 (muitos Aleocharinae), 4-4-4, 3-4-4, 3-3-3, 2-2-2 ou 5-4-4.



Figuras 31.168–171. Lucanidae, vd. **168–170**, Lucaninae; **168,** *Casignetus spixi* (Perty); **169,** *Casignetus humboldti* (Gyllenhal); **170,** *Leptinopterus tibialis* (Eschscholtz); **171,** Syndesinae, *Psilodon schuberti* (Perty).

Larva geralmente campodeiforme e com urogonfos 1–3-segmentados; cabeça prognata, sutura epicranial presente; labro geralmente livre; 0–6 estemas; antena com 3 antenômeros; abdômen 10-segmentado.

Os adultos possuem glândulas defensivas abdominais associadas a reservatórios e estruturas para dispersão, com posição e estrutura diferentes nas várias subfamílias.

Adulto e larva, com algumas exceções, consomem o mesmo tipo de alimento. Geralmente são predadores (generalistas ou especialistas), micófagos ou saprófagos. São abundantes em hábitats de floresta ou de bosque, mas muitas espécies ocorrem no gramado, arbusto ou na copa das árvores. Vivem em ambientes úmidos; em geral, são raros em hábitats secos. Geralmente ocupam superfície de escombros de plantas, solo, grama, embaixo de casca ou dentro de troncos, serapilheira, excrementos, carniça e fungos. Adultos de algumas espécies ficam na vegetação esperando sua presa ou nas flores alimentando-se de pólen; algumas são fungívoras, fitófagas ou inquilinas de ninhos de vertebrados e insetos sociais ou não sociais. Os mirmecófilos ou termitófilos vivem em comensalismo, mutualismo ou simbiose com formigas e cupins. Em troca do alimento que recebem, oferecem a secreção das glândulas anexas aos tricomas nas laterais do abdômen. As larvas geralmente são predadoras e ocorrem nos mesmos hábitats dos adultos. Larvas e adultos podem ser importantes predadores de invertebrados pragas da agricultura. Espécies de Scaphidiinae são encontradas em cogumelos, tronco de árvores, sobre casca ou madeira em decomposição; muitas espécies de Pselaphinae vivem sob pedras e casca alimentando-se principalmente de ácaros.

A maioria é solitária, mas um comportamento subsocial envolvendo cuidado parental dos ovos e/ou larvas foi observado em Aleocharinae, Oxyporinae e Oxytelinae. Hipermetamorfose foi observada em espécies de *Aleochara* Gravenhorst.

As maiores espécies brasileiras pertencem a *Eulissus* Mannerheim, *Sterculia* Laporte de Castelnau e *Trigonopselaphus*

Figura 31.172. Ochodaeidae**,** Ochrodainae, **172,** *Parachodaeus* sp., vd.

Gemminger & Harold. A mobilidade dos tergitos e ventritos permite andar com o abdômen voltado para cima, principalmente quando atacados. Espécies de *Paederus* Fabricius (Paederinae), conhecidas como potós, causam lesões produzidas pela secreção das glândulas pigidiais. A secreção do potó possui propriedades cáusticas e vesicantes à pele, determinando eritema, prurido, vesiculação e ulceração. Várias espécies termitófilas têm o abdômen desenvolvido (fisogastria) ou projeções membranosas salientes. Membros de Gyrophaenina, associados a cogumelos frescos, evoluíram para uma condição subsocial, onde a fêmea cuida dos ovos em uma câmara. Espécies de *Amblyopinus* Solsky (Habrocerinae) são ectoparasitas de ratos e gambás.

Está dividida em 32 subfamílias (Lawrence 2016a), sendo que 15 (com *) ocorrem no Brasil: Aleocharinae*, Apateticinae, Dasycerinae, Empelinae, Euaesthetinae*, Glypholomatinae, Habrocerinae*, Leptotyphlinae, Megalopsidiinae*, Micropeplinae, Microsilphinae, Neophoninae, Olisthaerinae, Omalinae*, Osorinae*, Oxyporinae, Oxytelinae*, Paederinae*, Phloeocharinae, Piestinae*, Proteininae, Protopselaphinae, Pselaphinae*, Pseudopsinae, Scaphidiinae*, Scydmaeninae*, Solieriinae, Staphylininae*, Steninae*, Tachyporinae*, Trichophyinae e Trigonurinae. Referências: Herman (1970, 1981, 2001a-g), Ashe (1984), Chandler (1988), Newton *et al.* (2001), O´Keefe (2002), Hlavac & Chandler (2005), Newton & Chandler (2006/2007), Asenjo *et al.* (2013, 2019) e Castro *et al.* (2016).

Chave para subfamílias com registros para o Brasil (adaptada de Newton *et al*. 2001)

1. Antena inserida na superfície da cabeça, posterior à linha que limita a margem anterior dos olhos **2**

— Antena inserida na fronte ou margem lateral da cabeça, anterior à linha que limita a margem anterior dos olhos ... **4**

2(1). Élitros longos, expondo um ou dois tergitos abdominais; corpo curto, convexo, oval ou oval alongado com contorno curvo; tegumento geralmente brilhante e pouco ou muito glabro; cabeça hipognata. (Figs 31.134, 150) ..... **Scaphidiinae**

— Élitros curtos, expondo 5–6 tergitos abdominais; corpo alongado, raramente oval, raramente com contorno curvo; tegumento geralmente cerdoso e não brilhante; geralmente prognato, raramente hipognato **3**

3(2). Procoxas fechadas na base; trocantinos não visíveis; metacoxas pequenas, separadas; cabeça mais larga que o protórax, com olhos enormes, bulbosos; tarsos diferentes do abaixo. (Figs 31.140, 154) ..... **Steninae**

— Procoxa não fechada; trocantino pequeno, mas visível; metacoxas contíguas; olhos variáveis, mas não enormes e bulbosos; tarsos 4-4-5 ou outra combinação heterômera. (Figs 31.125, 141) ..... **Aleocharinae** (parte)

4(1). Corpo robusto, relativamente inflexível, geralmente castanho-avermelhado, com fóvea cônica profunda no vértice e geralmente outras partes do corpo; palpo maxilar com 1 a 4 palpômeros; tarsos 3-3-3, raramente aparentando 2-2-2; ventritos abdominais III e IV geralmente com densa franja de cerdas cobrindo a impressão basal no ventrito IV. (Figs 31.132–133, 148–149) ..... **Pselaphinae**

— Corpo menos robusto, mais flexível; geralmente castanho-escuro ou preto; sem fóvea profunda no vértice, este às vezes com fosseta tentorial; palpo maxilar aparentando não ter mais que quatro palpômeros; tarsos geralmente 5-5-5, às vezes 2-2-2, 3-3-3 ou 4-4-4; ventritos III e IV sem densa franja de cerdas **5**

5(4). Cabeça com um par de ocelos (Fig. 31.127) entre as margens posteriores dos olhos; se ocelos indistintos, então élitros escondendo todos ou todos exceto dois últimos tergitos e antena com clava distinta, trímera..... **Omaliinae** (parte)

— Cabeça sem ocelos; sem a outra combinação de caracteres **6**

6(5). Abdômen com sete ventritos; ventrito II completo. (Figs 31.128, 144) ..... **Oxytelinae**

— Abdômen com seis ventritos; ventrito II ausente ou rudimentar 7

7(6). Margem anterior do labro com processos longos, cerdosos medianamente; olhos enormes e bulbosos .... (*Megalopinus*) **Megalopsidiinae**

— Labro sem tais processos; olhos menores **8**

8(7). Antena com 10 antenômeros; menores que 2 mm de comprimento; forma amplamente oval .... **Aleocharinae: Hypocyphtini**

— Antena com 11 antenômeros; tamanho e forma variada **9**

9(8). Metacoxa com parte exposta estreita, mais ou menos cônica, com impressão transversa e ápice projetado posteriormente; extremidade anterior fortemente convexa; face posterior da coxa vertical (escondida pelo metaventrito em vista ventral) **10**

— Metacoxa variável, geralmente transversa, com parte lateral visível em vista ventral, ápice não proeminente, margem anterior reta ou ligeiramente curvada.....**11**

10(9). Inserções antenais escondidas embaixo da elevação frontal; hipômero pronotal com processo coxal bem desenvolvido; último palpômero maxilar alargado, levemente arqueado, com ápice obliquamente truncado, margem apical levemente côncava, com textura. (Figs 31.129–130, 145–146 ..... **Paederinae**

— Inserções antenais visíveis de cima ou parcialmente escondidas; hipômero pronotal geralmente estreito e sem processo pós-coxal esclerosado, no máximo com processo translúcido estreito; último palpômero diferente. (Fig. 31.135) ..... **Staphylininae**

11(9). Abdômen sem suturas laterais separando a maioria dos tergos e esternos; cada segmento abdominal formando um anel contínuo; abdômen cilíndrico **12**

— Abdômen com suturas laterais separando tergos e esternos, geralmente com paratergitos formando margem proeminente

perto do tergito; se paratergitos ausentes e suturas inconspícuas, então abdômen estreitado da base para o ápice **13**

12(11). Labro largo com margem anterior geralmente denteada; mandíbula longa, falciforme ..... **Euaesthetinae** (parte)
— Labro com margem anterior não denteada; mandíbula curta, não falciforme ..... **Osoriinae** (parte)

13(11). Procoxa com uma pequena parte exposta no ápice; protrocantino bem desenvolvido, maior que a parte apical da coxa e, às vezes, maior que o hipômero pronotal; corpo extremamente achatado; pronoto estreitado na base; abdômen sem laterotergitos; cabeça geralmente maior que o pronoto. (Fig. 31.143) ..... **Osoriinae: Eleusinini**
— Protrocantino não tão desenvolvido, menor que a parte exposta da procoxa ou completamente escondido pelo prosterno e hipômero pronotal; outros caracteres não como acima **14**

14(13). Procoxa pequena e globular em vista ântero-lateral **15**
— Procoxa maior, mais alongada em vista ântero-lateral **16**

15(14). Protrocantino escondido. (Figs 31.126, 142) .... **Euaesthetinae** (parte)
— Protrocantino exposto. Protíbia espinhosa externamente. (Figs 31.131, 147) ..... **Piestinae**

16(14). Cabeça constrita atrás dos olhos para formar um pescoço distinto, claramente visível de cima **17**
— Cabeça paralela lateralmente ou convergindo ininterruptamente para a base, não constrito para formar pescoço claramente visível de cima. **18**

17(16). Antenômeros 3–11 extremamente delgados, filamentosos; élitros não estriados ..... (*Habrocerus*) **Habrocerinae**
— Antenômeros não delgados; élitros com, no máximo, uma estria sutural impressa (pode ter fileiras de pontos (*Tachinus*), mas não em estrias impressas). (Figs 31.155–156) .... **Tachyporinae**

18(16). Corpo acinturado, com constrição distinta na junção do protórax e élitros; élitros longos e levemente arredondados, cobrindo todo o abdômen. (Figs 31.136–139, 151) ..... **Scydmaeninae**
— Corpo não acinturado; élitros geralmente curtos; se élitros longos, nunca cobrindo totalmente o abdômen **19**

19(18). Protrocantino achatado, na forma de lâmina, geralmente projetando-se anteriormente; parte exposta da metacoxa estreita, mais ou menos cônica, com impressão transversa, ápice fortemente projetado posteriormente, extremidade anterior fortemente convexa, face posterior da coxa (escondida pelo metaventrito em vista ventral) vertical.... **20**
— Protrocantino com extremidade externa mais ou menos reta, cortante, não projetada ou raramente escondida pelo prosterno e hipômero pronotal; metacoxa posterior variável, geralmente transversa, com parte lateral visível em vista ventral, ápice não muito proeminente, extremidade anterior reta ou levemente curva; abdômen sem aberturas glandulares no tergito IX, mas com glândulas defensivas associadas a projeção interna anterior na base do ventrito VIII. (Fig. 31.127) ..... **Omaliinae** (parte)

20(19). Protórax com área pós-coxal grande; membranas intersegmentais do abdômen com padrão quadriculado ..... **Paederinae: Paederini**
— Protórax sem área pós-coxal ou com área translúcida pequena; membranas intersegmentais do abdômen geralmente com escleritos pequenos com padrão-triangular ou arredondado ..... **Staphylininae**

Série Scarabaeiformia (= Lamellicornia)

Superfamília Scarabaeoidea. Os adultos distinguem-se principalmente por apresentar: (1) protórax escavador, com coxas bem desenvolvidas (quase sempre com trocantinos escondidos e cavidades fechadas) e tíbias geralmente denteadas lateralmente com um esporão; (2) asas membranosas com venação reduzida e forte mecanismo elástico intrínseco para dobramento; (3) clava antenal lamelada; (4) sem placas metacoxais; (5) ventrito II representado apenas pela porção lateral; (6) tergito VIII formando um pigídio verdadeiro e não escondido pelo VII; e (7) quatro túbulos de Malpighi. Larvas em forma de C; estemas geralmente ausentes. Há uma tendência para a redução do oitavo espiráculo, movimento dorsal ou ventral do espiráculo terminal, perda do aparelho de fechamento do espiráculo larval, redução do número de antenômeros do adulto e aumento dos ínstares larvais de 3 para 4. O grupo parece ser primariamente adaptado a escavar o solo, secundariamente tendendo a outras direções. A perda do aparelho de fechamento espiracular pode estar correlacionada com o desenvolvimento do espiráculo cribriforme, embora em Trogidae as duas estruturas ocorram juntas.

Inclui 12 famílias, 8 das quais (com *) ocorrem no Brasil: Belohinidae, Dyphyllostomatidae, Geotrupidae*, Glaphyridae, Glaresidae*, Hybosoridae*, Lucanidae*, Ochodaeidae*, Passalidae*, Pleocomidae, Scarabaeidae* e Trogidae*. Referência: Jameson & Ratcliffe (2005).

Geotrupidae (inclui Bolboceratidae) (Figs 31.157–159). Tem ampla distribuição geográfica, com adultos arredondados e fortemente convexos, coloração geralmente negra, castanho-escura ou amarelada, ocasionalmente metálica ou bicolorida. Comprimento: 5–40 mm. Olho total ou parcialmente dividido pelo cantus; antena com 11 antenômeros e clava com três; empódio presente; espiráculos abdominais nos segmentos I–VII ou I–VIII.

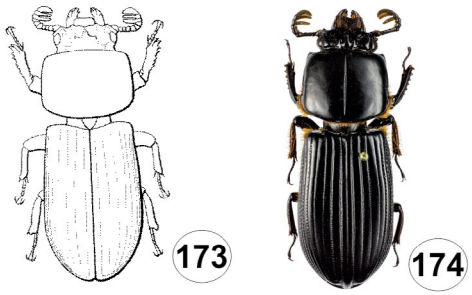
Larva com segmentos torácicos e abdominais I–VI com duas dobras dorsais; labro trilobado; pernas metatorácicas reduzidas em comprimento em alguns grupos, aparelho produtor de som nas pernas médias e posteriores presentes ou ausentes.

Pouco se sabe sobre a biologia da maioria das espécies, mas alguns adultos já foram observados provisionando cavidades com húmus para servirem de alimento para as larvas. Nas espécies americanas de *Odonteus* Samouelle, ovos, larvas, pupas e adultos já foram encontrados juntos em um mesmo orifício. Os túneis podem se estender a uma profundidade de até 3 metros. Os adultos são geralmente noturnos e podem ser coletados com armadilhas de luz e de interceptação de voo.

Está dividida em três subfamílias, das quais uma (*) com registros para o Brasil: Bolboceratinae*, Geotrupinae e Taurocerastinae. Referências: Howden & Martínez (1963, 1978), Martínez (1976), Howden (1985a, b, 2002), Ide & Martínez (1994) e Jameson (2002c, 2005a).

Glaresidae (Fig. 31.160). Comprimento: 2,5–6 mm. Oblongo-ovais, convexos. Coloração variando de castanho-avermelhada a castanho-escura; dorso com cerdas curtas e moderadamente densas. Cabeça defletida; antena com 10 e clava com 3 antenômeros; 5 ventritos. Larvas desconhecidas.

Habitam áreas arenosas áridas. Pouco se sabe sobre seus hábitos. Os adultos são atraídos por luz. Estridulam quando



Figuras 31.173–174. Passalidae, Passalinae, vd. **173**, *Passalus plicatus* Percheron; **174,** *Passalus punctiger* Le Peletier & Audinet-Serville.

manipulados e, baseado na forma da lacínia, supõe-se que sejam micófagos.

Família monogenérica para *Glaresis* Erichson. Ocorre em todos os continentes, exceto Austrália. Referências: Scholtz *et al.* (1994), Jameson (2002a, 2005b), Gordon & Hanley (2014) e Paulsen (2016).

Hybosoridae (inclui Ceratocanthidae) (Figs 31.161–167). Comprimento: 2–15 mm. Coloração de castanho-clara a negra, verde e geralmente brilhante; antena com 8–10 antenômeros e clava com 3; em Hybosorinae, 1º antenômero da clava cupuliforme para receber os antenômeros apicais; cabeça defletida ou não; empódio ausente; superfície elitral variavelmente esculturada ou polida. Membros de Ceratocanthinae são capazes de enrolar o corpo encaixando perfeitamente as partes, formando uma bola.

Larva com segmentos torácicos e abdominais subdivididos em 3 dobras; sutura frontoclipeal presente; antena com 4 antenômeros; órgãos produtores de som nas pernas anteriores e médias de Hybosorinae.

Pouco se sabe sobre a biologia, a não ser que os adultos são atraídos pela luz e que possuem hábitos alimentares variados, mas geralmente associados a matéria em decomposição, como carcaças de vertebrados e invertebrados nos estágios iniciais de decomposição (Anaidinae, Hybosorinae), fungos (Ceratocanthinae, Hybosorinae), fezes (Anaidinae, Hybosorinae), madeira (Anaidinae, Cerathocanthinae) e associados a cupins (Ceratocanthinae, Hybosorinae). As larvas são encontradas em matéria animal ou vegetal em decomposição ou no solo.

Inclui 5 subfamílias, três das quais (com *) ocorrem no Brasil: Anaidinae*, Cerathocanthinae*, Hybosorinae*, Liparochrinae e Pachyplectrinae. Referências: Paulian (1982), Ide *et al.* (1990), Howden & Gill (2000), Jameson (2002d), Ocampo & Jameson (2005), Ocampo (2005, 2006, 2010) e Basílio *et al.* (2023)

Lucanidae (Figs 31.168–171). Nomes populares: cabra-loira (*Lucanus* sp.), cervo-voador (*Lucanus cervus* L.).

Comprimento: 8–90 mm. Corpo alongado, levemente convexo, ligeiramente achatado ou cilíndrico; coloração de castanho-clara a avermelhada ou negra. Cabeça prognata; antena (Fig. 31.5I) com 10 antenômeros, geniculada ou reta; clava lamelada e espessa com 3–7 antenômeros, incapazes de se dobrar em aposição; empódio bem desenvolvido.

Larva com segmentos torácicos e abdominais sem dobras; sutura frontoclipeal presente; órgão produtor de som nas pernas meso e metatorácicas.

Os machos da maioria das espécies têm as mandíbulas extremamente desenvolvidas, que, em geral, são utilizadas para o combate com machos oponentes para estabelecer dominância. As mandíbulas da fêmea são normais. Na maioria dos machos, o desenvolvimento das mandíbulas é alométrico, isto é, o tamanho delas é proporcional ao tamanho do corpo. Aqueles com mandíbulas bem desenvolvidas são chamados de machos maiores, mas existem espécimes com mandíbulas normais que são denominados machos menores.

Os lucanídeos geralmente estão associados a madeira em decomposição. Os adultos de algumas espécies são atraídos pela luz e podem se alimentar de exsudatos de árvores. Espécies de tamanho pequeno foram observadas alimentando-se em flores. Os ovos são postos em fendas de troncos mortos e madeira caída e a larva alimenta-se de madeira em decomposição.

Está dividida em seis subfamílias, duas das quais (*) com registros para o Brasil: Aesalinae, Ceratognathinae, Lamprominae, Lucaninae* (Figs 31.168–170), Nicaginae e Syndesinae* (Fig. 31.171). Referências: Mizunuma & Nagai (1994), Ratcliffe (2002), Grossi & Racca-Filho (2004), Paulsen & Ratcliffe (2005), Grossi & Vaz-de-Mello (2007) e Grossi & Koike (2011).

Ochodaeidae (Fig. 31.172). Comprimento: 3–10 mm. Forma alongada e convexa; coloração amarelada, castanha, castanho-avermelhada ou negra, raramente bicolorida. Labro proeminente; antena com 9–10 antenômeros e clava com 3; esporão mesotibial pectinado/crenulado; empódio ausente; élitro com ou sem estrias, geralmente pontuado ou granulado e cerdoso.

A única larva descrita é de *Pseudochodaeus estriatus* (Shaeffer) da América do Norte.

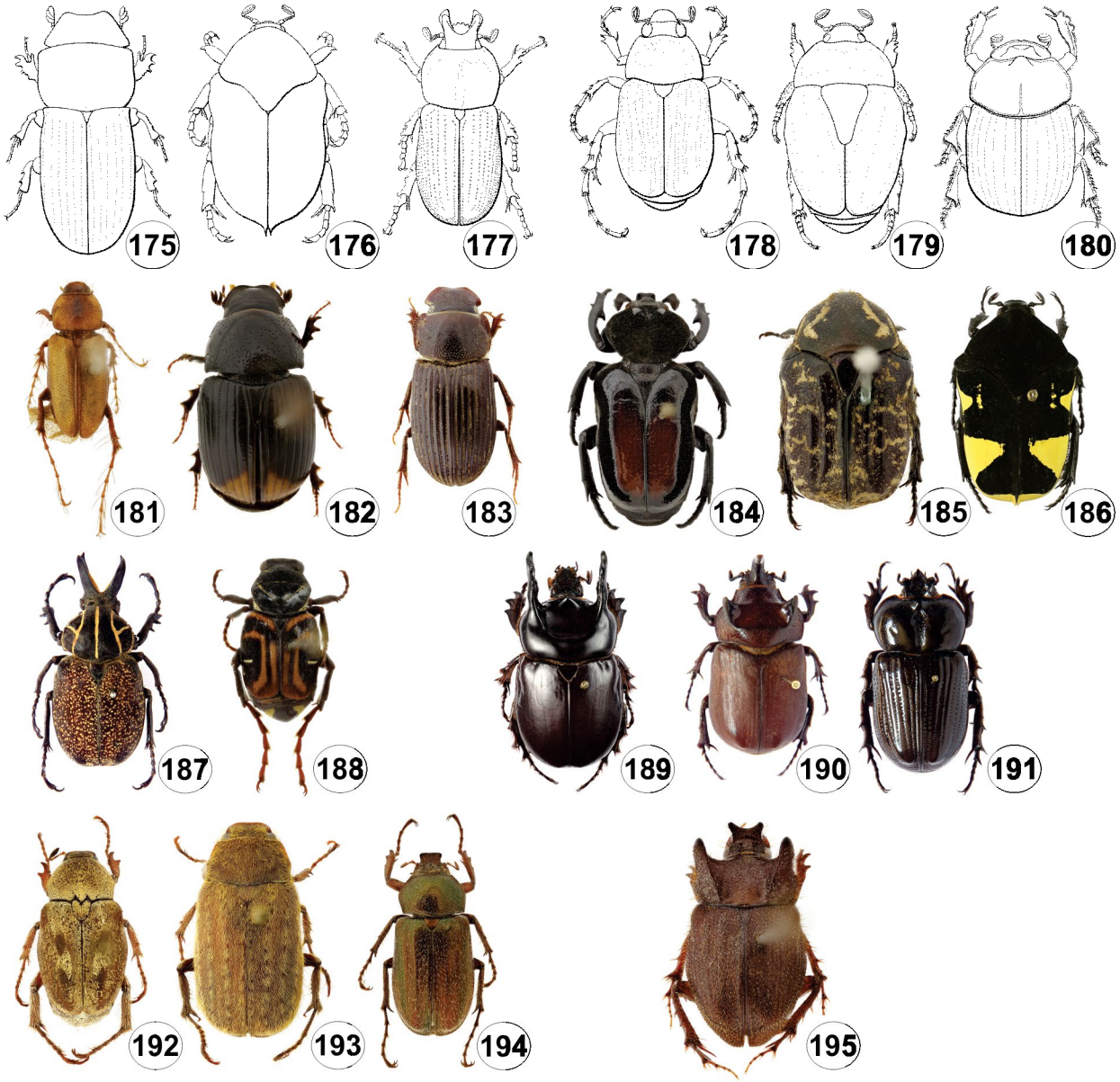
Pouco se sabe sobre a biologia. Existem poucos registros de observações, exceto de que os adultos da maioria das espécies são noturnos e atraídos pela luz, às vezes em grande número; algumas espécies são diurnas e coletadas com redes de varredura e armadilha Malaise. Adultos já foram encontrados associados a detritos de formigas ceifadeiras, com esporos de basidiomicetos nos intestinos médio e posterior. Muitos são encontrados em áreas arenosas e estridulam; acredita-se que se alimentam de fungos.

Constituem um pequeno grupo com distribuição mundial (exceto Austrália). Está dividida em duas subfamílias, Chaetocanthinae e Ochodaeinae*, a última com registro para o Brasil. Referências: Carlson (2002) e Carlson & Paulsen (2012).

Passalidae (Figs 31.173–174). Nome popular: carapicu. A forma do corpo (alongada e achatada dorso-ventralmente) e a forma do mento, profundamente emarginado na região apical, ajudam a distinguir esta família das outras de Scarabaeoidea.

Comprimento: 18–80 mm. Forma cilíndrico-alongada e achatada; coloração negra (espécimes jovens alaranjados a castanhos); região ventral com ou sem cerdas eretas, amareladas e moderadamente densas. Cabeça prognata, mais estreita que o protórax; olhos divididos pelo cantus; labro proeminente; antena inserida embaixo de uma proeminência da fronte, com 10 antenômeros (Fig. 30.5K); clava com 3–6 antenômeros, incapazes de se fechar em aposição, mas capazes de enrolar-se; mandíbulas projetadas além do labro; empódio presente; élitros estriados, paralelos lateralmente, com ápice arredondado.

Larva com cabeça prognata; segmentos torácicos e abdominais sem dobra; antena com dois antenômeros; órgão produtor



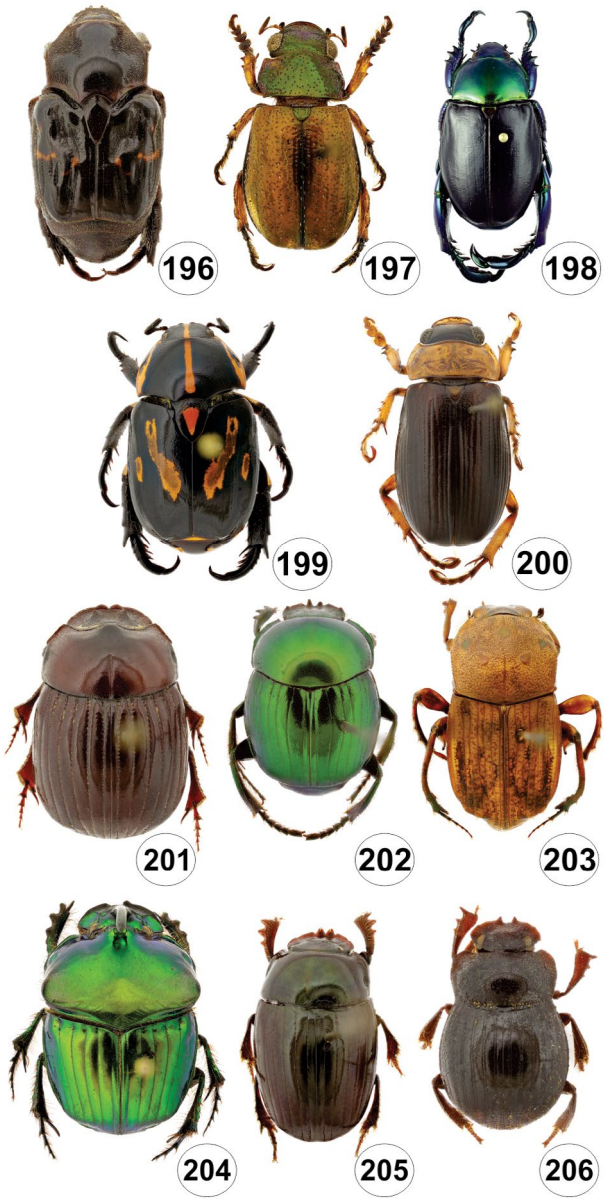
Figuras 31.175–195. Scarabaeidae, vd. **175**, *Saprosites* sp. (Aphodiinae); **176**, *Hoplopyga brasiliensis* (Gory & Percheron) (Cetoniinae); **177**, *Trioplus cylindricus* (Mannerhein) (Dynastinae); **178**, *Isonychus* sp. (Melolonthinae); **179**, *Macraspis cincta* (Drury) (Rutelinae); **180**, *Ateuchus mutilatus* (Harold) (Scarabaeinae); **181,** Aclopinae, *Aclopus wuenschei* Ohaus; **182,** Aphodinae, *Neodiapterna erichsoni* (Harold); **183,** Aphodinae, *Ataenius* sp.; **184–188,** Cetoniinae; **184,** *Cyclidius nero* MacLeay; **185,** *Euphoria lurida* (Fabricius); **186,** *Gymnetis holosericea* (Voet); **187,** *Inca clathratus* (Olivier); **188,** *Trigonopeltastes triangulum* (Kirby); **189–191,** Dynastinae; **189,** *Bothynus entellus* (Lepeletier & Audinet-Serville); **190,** *Coelosis* sp.; **191,** *Phileurus didymus* (Linnaeus); **192–194,** Melolonthinae; **192,** *Ceraspis signata* Blanchard; **193,** *Plectris caliginosa* Blanchard; **194,** *Rhinaspis aenea* (Billberg); **195,** Orphiinae, *Paraegidium costalimai* Vulcano, Pereira & Martinez.

de som na perna mesotorácica; perna metatorácica reduzida a um segmento.

Os adultos vivem em madeira em adiantado estado de decomposição e, junto com as larvas, formam grupos familiares subsociais. Todos os estágios são encontrados em galerias na madeira que são escavadas pelos adultos. Os ovos geralmente são postos em um "ninho" de serragem. Os ovos recém-postos de muitas espécies são vermelhos e, conforme amadurecem, mudam para castanho e, depois, verde. Adultos e larvas comunicam-se por estridulação e podem produzir 14 diferentes chamados. Os adultos cuidam e alimentam as larvas e preparam o alimento mascando-o e misturando com saliva. As larvas parecem depender da polpa de madeira preparada pelos adultos e são incapazes de se desenvolver sem a presença dos adultos. Adultos e larvas precisam ingerir fezes de adultos que estão pré-fermentadas pela microflora intestinal (essencialmente um rúmen externo).

Constituem um grupo com distribuição predominantemente tropical. Está dividida em duas subfamílias, Aulacocyclinae e Passalinae*, a última com registros para o Brasil. Referências: Luederwaldt (1931), Reyes-Castillo (1970), Schuster & Schuster (1985), Schuster (2002, 2005), Fonseca & Reyes-Castillo (2004), Boucher (2006, 2015), Mattos & Mermudes (2013, 2016, 2018), Jiménez-Ferbans *et al.* (2016) e Beza-Beza *et al.* (2020).

Scarabaeidae (inclui Aclopidae, Cetoniidae, Melolonthidae etc.) (Figs 31.175–206). Os principais nomes populares são:



Figuras 31.196–206. Scarabaeidae, vd. **196–200**, Rutelinae; **196,** *Cnemida retusa* (Fabricius); **197,** *Leucothyreus* sp.; **198,** *Pelidnota burmeisteri* Burmeister; **199,** *Rutela lineola* (Linnaeus); **200,** *Trizogeniates bicolor* Ohaus; **201–206**, Scarabaeinae; **201,** *Ateuchus mutilatus* (Harold); **202,** *Canthon* (*Canthon*) *virens* (Mannerheim); **203,** *Eurysternus hamaticolis* Balthasar; **204,** *Phanaeus kirbyi* Vigors; **205,** *Uroxys terminalis* Waterhouse; **206,** *Zonocopris gibbicollis* (Harold).

besouro-da-cana, besouro-de-chifre, besouro-mamona, besouro-rinoceronte, bicho-bolo, bicho-gordo, bosteiro, capitão, caracachá, cascudo, coró, embola bosta, escaravelho, forreca, pão-de-galinha, rola-bosta, torresmo, touro-voador, vira-bosta. Comprimento: 1,4–180 mm. Forma variável, oval, suboval, quadrada, cilíndrica; coloração variável, com aspecto metálico, com ou sem reflexos metálicos, tegumento cerdoso ou não. Cabeça levemente defletida ou não; antena geralmente com 10 antenômeros, raramente 9, com clava "oponente" com 3–7 antenômeros; antenômero distal da clava glabro (Melolonthinae, Dynastinae, Rutelinae, Cetoniinae) ou tomentoso (Aphodiinae, Scarabaeinae); olhos parcialmente divididos; clípeo com ou sem chifres; élitro achatado ou convexo, com ou sem estrias; pigídio escondido pelo élitro (Aphodiinae) ou exposto (maioria das outras subfamílias); protíbia bi, tri, quadridentada ou serrada na margem externa, e ápice com um esporão.

Larva com sutura frontoclipeal; área estridulatória maxilar geralmente presente; perna 3-segmentada (Scarabaeinae) ou 5-segmentada, sem aparelho de produção de som; abertura anal transversa ou em forma de Y.

Formam um grupo extremamente diversificado de insetos. Constituem-se em componentes conspícuos da fauna de Coleoptera da maioria das regiões zoogeográficas. Adultos de muitas espécies são notáveis pelo tamanho, coloração brilhante, ornamentação frequentemente elaborada e ciclos de vida interessantes. Inclui o besouro-elefante, *Megasoma elephas* (Fabricius) e o besouro-hércules, *Dynastes hercules* (L.), ambos da América tropical, conhecidos por seu grande tamanho (mais de 160 mm de comprimento para o besouro-hércules) e cornos bem desenvolvidos nos machos.

A biologia é extremamente diversificada e inclui adultos que se alimentam de excrementos, cadáveres, fungos, vegetação, pólen, frutos ou raízes. Algumas espécies são mirmecófilas, termitófilas ou vivem em ninhos de roedores e aves. Algumas espécies de *Canthon* Hoffmannsegg e *Copris* Geoffroy (Scarabaeinae) cuidam das larvas ou das bolas de excrementos nas quais as larvas se desenvolvem. Alguns são diurnos e podem ser observados em flores ou sobre vegetação, enquanto muitos outros são noturnos e atraídos pela luz. Adultos e larvas de poucas espécies são considerados de importância econômica e podem causar danos devido à desfolha ou ataque às raízes. Muitas espécies são consideradas benéficas, pois são polinizadoras, reciclam material vegetal e excrementos.

Muitas espécies têm requisitos ecológicos específicos. Algumas são especializadas em excrementos de uma espécie de vertebrado, outras produzem bolas de excrementos e as rolam para longe da massa para evitar competição com outros coprófagos, podem estar associadas a ninhos de vertebrados, alimentar-se de fungos ou ocorrem em ninhos de formigas. A maioria dos Melolonthinae, Dynastinae, Rutelinae e Cetoniinae alimenta-se de material vegetal. Larvas de muitos dinastíneos e rutelíneos utilizam madeira em decomposição com o alimento, enquanto de melolontíneos (por exemplo, *Phyllophaga* spp.), rutelíneos (*Anomala* spp.) e dinastíneos (*Cyclocephala* spp.) alimentam-se de raízes de gramíneas.

As larvas da maioria das espécies se desenvolvem de maneira similar. Os ovos são depositados em solo apropriado, excremento ou outro tipo de material orgânico. Após a emergência, as larvas sofrem duas mudas e empupam em casulo construído pela larva de último ínstar. A emergência dos adultos ocorre em resposta a estímulos ambientais como chuva e temperatura.

Está dividida em 10 subfamílias, das quais oito (com *) estão registradas para o Brasil: Aclopinae*, Allidiostomatinae, Aphodiinae*, Cetoniinae*, Dynastinae*, Melolonthinae*, Orphninae*, Phaenomeridinae, Rutelinae* e Scarabaeinae*. Referências: Ratcliffe & Jameson (2005) e Cherman & Morón (2014).

Chave para as subfamílias com registros para o Brasil

1. Abdômen com cinco ventritos; antena com nove antenômeros; pronoto e élitros com cerdas longas e esparsas. Macho com meso e metatarsos mais longos que o protarso; corpo muito alongado, alados. Fêmea áptera,

com élitros soldados, curtos, deixando os dois últimos tergitos expostos; pernas mais curtas que as do macho. Comprimento entre 4 e 12 mm. (Fig. 31.181) .... **Aclopinae**

— Abdômen com seis ventritos **2**

2(1). Cabeça com bordo anterior formado por bordos anteriores do clípeo e das genas contínuos, cobrindo totalmente as peças bucais (Figs 31.175, 180), labro e mandíbulas membranosas ... 3

— Cabeça com clípeo e genas sem formar um bordo anterior contínuo, não cobrindo totalmente as peças bucais, mandíbulas sempre esclerosadas e visíveis pelo menos em vista frontal, labro quase sempre também esclerosado e geralmente visível ... 4

3(2). Tíbias posteriores com dois esporões apicais, pigídio coberto pelo menos parcialmente pelos ápices dos élitros; comprimento entre 1,4 e 10 mm (Figs 31.175, 182–183) ..... **Aphodiinae**

— Tíbias posteriores com um esporão apical, pigídio sempre totalmente exposto; comprimento a partir de 1,9 mm, geralmente maior que 3 mm. (Figs 31.180, 201–206) ..... **Scarabaeinae**

4(2). Inserção antenal visível dorsalmente; clípeo com lados constritos medianamente pouco antes dos olhos (Figs 31.176, 184–188) ..... **Cetoniinae**

— Inserção antenal não visível dorsalmente; clípeo com lados não constritos **5**

5(4). Garras meso e metatarsais com comprimentos diferentes (Figs 31.179, 196–200) ..... **Rutelinae**

— Garras meso e metatarsais com comprimentos iguais ... **6**

6(5). Garras meso e metatarsais bífidas ou denteadas ou base do pronoto muito mais estreita que a base dos élitros (Figs 31.178, 192–194) ..... **Melolonthinae**

— Garras meso e metatarsais simples, largura da base do pronoto similar a largura da base dos élitros 7

7(6). Bases dos esporões metatibiais adjacentes; comprimento superior a 10 mm (Figs 31.177, 189–191) ..... **Dynastinae**

— Bases dos esporões metatibiais separadas pelo tarsômero basal; comprimento inferior a 10 mm, se maior, coloração cinzento-acastanhada e corpo coberto por pontuação grossa e densa (Fig. 31.195) ..... **Orphninae**

Aclopinae (Fig. 31.181). Biologia pouco conhecida. Adultos machos coletados na luz, mas as fêmeas não voam. Os caracteres morfológicos, como asa e tarso posterior reduzidos e abdômen inflado, sugerem que os adultos passam a maior parte da vida enterrados. Corpo oval alongado, com pernas longas; coloração de marrom a negra; tíbia e tarso posterior juntos tão ou mais longo que o corpo; antena com 8–9 e clava com 3 antenômeros; labro e mandíbulas proeminentes; coxas largas, transversas; pronoto com ou sem projeções anteriores; escutelo exposto; cinco ventritos expostos; garras tarsais iguais com pequeno dente basal, e não móveis independentemente em todas as pernas; pigídio exposto. Referência: Ocampo & Mondaca (2012).

Aphodiinae (Figs 31.175, 182–183). Apresentam hábitat e preferência alimentar altamente diversos. A preferência alimentar varia de detritos a excrementos, carniça, fungos, e de plantas vivas a associações altamente especializadas com cupins e formigas. Mas a maioria das espécies se alimenta de húmus ou são coprófagas. Apresentam forma do corpo geralmente alongada, coloração marrom ou negra, às vezes formando padrões elitrais; cabeça prognata; olho dividido pelo cantus; clípeo geralmente dilatado para cobrir as peças bucais; antena com 9 e clava com 3 antenômeros; metatíbia com 2 esporões apicais; tarsos com garras distintas; élitro cobrindo o pigídio total ou parcialmente; 6 ventritos. Referências: Dellacasa *et al.* (2001) e Skelley (2008).

Cetoniinae (Figs 31.176, 184–188). Os adultos alimentam-se quase que exclusivamente de fluídos dependendo do fluxo de seiva de feridas nas árvores, frutos e néctar, embora membros de Cremastochelini deram um passo adiante e atacam estoques de alimento de insetos sociais. Vários adultos foram encontrados em excrementos, e ninhos de cupins. A maioria das espécies é diurna. Corpo achatado, coloração opaca marrom a negra, a brilhante e geralmente metálico; labro geralmente membranoso e escondido; olho dividido pelo cantus longo; inserções antenais visíveis de cima, ao lado do clípeo; antena com 10 e clava com 3 antenômeros; mandíbulas pouco desenvolvidas, escondidas pelo clípeo; élitro com emarginação pós-umeral distinta e geralmente com vértices umeral e subapical distintos; empódio presente; mesotíbia com 2 esporões apicais; garras tarsais simples e subiguais em tamanho; pigídio exposto. Referência: Ratcliffe (2005a).

Dynastinae (Figs 31.177, 189–191). Conhecidos como besouros rinocerontes, devido aos chifres presentes na cabeça e/ou pronoto do macho de algumas espécies. Os adultos alimentam-se de tubérculos, grãos ou flores, enquanto as larvas se alimentam principalmente de raízes e húmus. Coloração geralmente testácea, marrom ou negra; antena com 9–10 e clava com 3 antenômeros; cabeça e pronoto do macho com ou sem chifres; olho dividido; clípeo com margem anterior bidenteada, arredondada, acuminada ou truncada; labro escondido pelo clípeo; procoxa transversa; mesotíbia com 2 esporões apicais; na maioria, todas as garras tarsais subiguais em tamanho. Referências: Endrödi (1985) e Ratcliffe (2005b).

Melolonthinae (Figs 31.178, 192–194). Maior subfamília de Scarabaeidae. Adultos e larvas principalmente fitófagos embora os adultos de muitas espécies não se alimentem. As larvas alimentam-se principalmente de raízes de plantas. Apresentam coloração geralmente de marrom-avermelhada a negra, às vezes com brilho metálico azul ou verde, ou com áreas com escamas; olho dividido; labro embaixo do clípeo ou preso à margem clipeal anterior; inserções antenais não visíveis de cima; antena com 7–10, ou raramente 11 antenômeros, clava oval ou alongada com 3–7 antenômeros; escutelo exposto; garras tarsais geralmente simples, as quais podem ser bífidas ou denteadas, serradas ou pectinadas; garras metatarsais geralmente pares e iguais; margens elitrais retas, sem cavidade posterior no úmero; 5–6 ventritos fundidos, com suturas visíveis apenas lateralmente; pigídio exposto. Referências: Evans (2003, 2005).

Orphninae (Fig. 31.195). Adultos e larvas dos grupos do Novo Mundo são encontrados alimentando-se de bananeiras caídas. Corpo oval alongado, coloração marrom; labro e mandíbulas proeminentes; antena com 10 antenômeros; clava com 3 antenômeros tomentosos; procoxa transversa; pronoto com ou sem projeções anteriores ou laterais; escutelo exposto; metatíbia com espinhos apicais separados pelo metatarsômero basal; garras tarsais iguais, em todas as pernas e não móveis independentemente; pigídio levemente exposto. Referências: Frolov (2012) e Frolov *et al.* (2017a, b, 2019).

Figura 31.207. Trogidae, *Omorgus persuberosus* (Varie), vd.

Rutelinae (Figs 31.179, 196–200). Adultos são fitófagos e alimentam-se de folhas e flores; larvas alimentam-se de raízes e matéria vegetal em decomposição. Corpo oval alongado, coloração marrom e amarela opaca (espécies noturnas) a padrões coloridos e brilhantes metálicos; antena com 9–10 e clava com 3 antenômeros; olho dividido pelo cantus; labro levemente proeminente à frente do clípeo; escutelo exposto; procoxa transversa; mesotíbia com 2 esporões apicais; garras tarsais de todas as pernas móveis independentemente; garras de tamanhos diferentes e geralmente fracamente divididas no ápice; uma garra de cada par reduzida; empódio presente; pigídio exposto. Referência: Jameson (2005d).

Scarabaeinae (Figs 31.180, 201–206). Considerados os verdadeiros "rola-bosta", e adultos e larvas alimentam-se de excrementos ou são derivados de um ancestral comedor de excremento. As larvas geralmente se alimentam de uma massa de esterco aprovisionada pelo adulto. O cuidado com a prole é comum e pode ser altamente especializado. Podem ser funcionalmente divididos em dois grupos principais baseados no comportamento de rolar ou fazer túneis: o primeiro coleta e rola o excremento para longe para ser enterrado a uma distância da fonte, enquanto o segundo enterra pedaços de excremento diretamente embaixo ou ao lado da massa. Em uma terceira categoria de comportamento, adultos e larvas vivem dentro do excremento (também ocorrem em Aphodiinae). O comportamento no ninho é complexo. Corpo geralmente amplamente oval, coloração principalmente negra, mas algumas espécies com colorido brilhante, metálico; cabeça prognata; olho dividido pelo cantus; antena com 8–9 e clava com 3 antenômeros; peças bucais cobertas pela frontoclípeo; mandíbula membranosa. Referências: Halffter & Matthews (1966), Hanski & Cambefort (1991) e Vaz-de-Mello *et al.* (2011, 2020).

Trogidae (Fig. 31.207). Constitui um pequeno grupo que ocorre na maioria dos continentes. Os adultos são reconhecidos pela aparência enrugada, incrustada com sujeira, coloração castanha, cinza ou negra e abdômen achatado. Comprimento: 2,5–20 mm. Corpo oblongo-oval, convexo; frequentemente com cerdas curtas, moderadamente densas, castanhas ou cinzas; superfície dorsal geralmente com aspecto gorduroso ou com sujeira incrustada. Cabeça defletida; olhos sem cantus; antena com 10 antenômeros, clava com três; empódio ausente.

Larva com cabeça quase negra; segmentos torácicos e seis abdominais basais, cada um com 3 dobras; um estema de cada lado; espiráculos bíforos ou cribriformes.

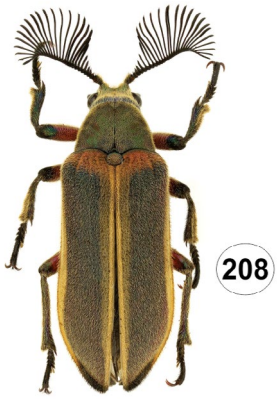


Figura 31. 208. Rhipiceridae, *Polytomus marginatus* (Kirby), vd.

Adultos e larvas são encontrados em restos secos de carcaças, em ninhos de aves e mamíferos alimentando-se de fezes, pelos, penas e pele.

São mais diversificados nas regiões temperadas e subtropicais e mais comuns em hábitats áridos. Adultos e larvas estão entre os últimos necrófagos que visitam animais mortos, onde se alimentam de penas, pelos e pele. São os únicos Scarabaeoidea em que as larvas e adultos de todas as espécies se alimentam primariamente de queratina. Adultos de muitas espécies são atraídos por luz à noite. A biologia de muitas espécies permanece pouco conhecida devido à associação especializada com ninhos de aves e mamíferos. Quando ameaçados, os adultos fingem-se de mortos e permanecem imóveis. Esse comportamento, associado à aparência de sujeira incrustada, os capacitam a evadir-se de predadores potenciais que podem estar ocupando as carcaças. Adultos estridulam raspando o plectro, localizado no penúltimo segmento abdominal, na margem interna dos élitros. As larvas que se alimentam de carcaças vivem em orifícios curtos e verticais e sob elas, mas não estridulam.

Está dividida em duas subfamílias, Troginae e Omorginae*, a última com registros para o Brasil. Referências: Scholtz (1990), Jameson (2002b, 2005c), Zídek (2013) e Costa-Silva *et al.* (2021).

Série Elateriformia (= Dasciliformia; inclui Eucinetiformia). Uma característica geral compartilhada pela maioria dos membros dessa série é o ciclo de vida heterogêneo, com larvas de vida longa e adultos de vida curta, geralmente ocupando diferentes hábitats. Os adultos geralmente têm corpo aerodinâmico e mecanismo de articulação pró-mesotorácico complexo ou, se ausente, com um sistema de defesa químico e coloração aposemática.

Inclui as superfamílias Buprestoidea, Byrroidea, Dascilloidea e Elateroidea.

Superfamília Buprestoidea. Caracterizada principalmente pela cabeça hipognata, antenas serradas, presença de sutura transversa no metaventrito e dois ventritos basais conatos. Inclui Buprestidae e Schizopodidae, mas apenas a primeira ocorre no Brasil. Referências: Bellamy (2003, 2008, 2009), Kolibáč (2001), Evans *et al.* (2015) e Kundrata *et al.* (2016).

Buprestidae (Figs 31.209–218). Nomes populares: broca-de-cabeça-chata, broca-da-figueira (*Colobogaster cyanitarsis* Laporte de Castelnau & Gory), mãe-de-sol (*Euchroma gigantea* (L.)),

olho-de-sol, vaca-loura. Comprimento: 1,5–80 mm. Corpo compacto geralmente alongado, de cilíndrico a achatado, esclerosado e rígido, aparentando bloco único devido à forte junção do protórax com o resto do corpo; com colorido brilhante e iridescente, geralmente metálico ou escuro com manchas coloridas; pubescência ausente ou variada, às vezes com cerdas escamiformes. Cabeça defletida, geralmente tão larga quanto a região anterior do pronoto; antena serrada, em alguns machos flabelada ou pectinada; labro pequeno geralmente bilobado; hipômero geralmente largo; tarsos 5-5-5, às vezes tarsômero pré-apical bilobado.

Larva estreita, alongada, cilíndrica, geralmente com segmentos torácicos alargados; ápoda; coloração próxima de branca; cabeça quase totalmente retraída no protórax; labro livre; abdômen geralmente com dois lobos carnudos apicais; espiráculos cribriformes.

Adultos são facilmente reconhecidos pela cabeça hipognata, antenas geralmente serradas, sutura catepisternal e dois primeiros ventritos conatos. A maior espécie brasileira, *Euchroma gigantea* L., pode atingir 80 mm de comprimento; as menores, com corpo cilíndrico ou curto e ovalado (*Agrilus* Curtis, *Pachyschellus* Solier), com cerca de 2–4 mm. São coletados em flores, onde se alimentam de pólen ou néctar; algumas espécies se alimentam de raízes, galhos, folhagens ou fungos. Podem ser pragas de árvores florestais e frutíferas e plantas ornamentais; algumas espécies atacam material de construção.

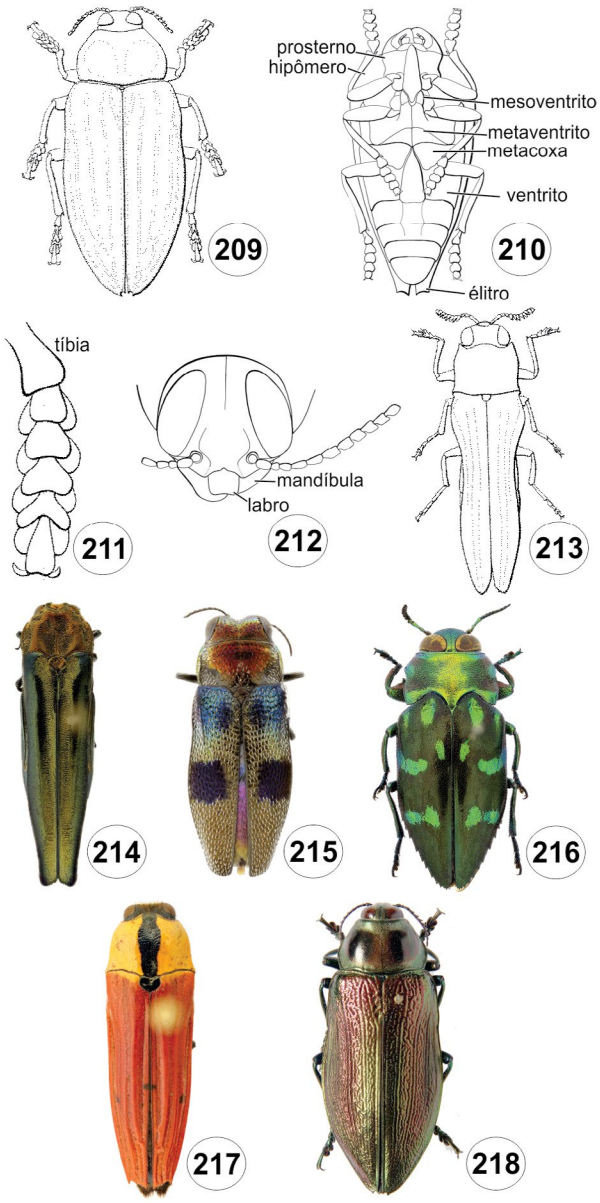
As larvas são xilófagas, geralmente brocas de caule, muitas de importância econômica. Abrem galerias em galhos e troncos, vivos ou mortos; muitas são minadoras de folhas ou produzem galhas.

Está dividida em seis subfamílias, das quais quatro (com*) ocorrem no Brasil: Agrilinae* (Figs 31.214–215), Buprestinae* (Figs 31.210–213, 216–217), Chrysochroinae* (Figs 31.209, 218), Galbellinae, Julodinae e Polycestinae*. Referências: Costa *et al.* (1988), Hespenheide (1991), Hołyński (1993), Bellamy (2003, 2008, 2009, 2013), Bílý (2013), Evans (2018) e Migliore *et al.* (2020a, b).

Superfamília Byrrhoidea (inclui Dryopoidea, Psephenoidea). Grupo muito variável e difícil de caracterizar. Os adultos possuem um tipo de dobramento da asa especializado (tipo driopoide de Forbes 1926), que foi modificado subsequentemente nas formas com tamanho maiores, alongadas (Callirhipidae, Eulichadidae), para assemelhar-se àquela encontrada na maioria dos elateroides. As larvas de Byrrhoidea geralmente têm pretarsos com uma cerda, mas os de Byrrhidae têm duas, de Eulichadidae têm várias e os de Callirhipidae não têm cerdas.

Inclui 13 famílias: Byrrhidae, Callirhipidae, Chelonariidae, Cneoglossidae, Dryopidae, Elmidae, Eulichadidae, Heteroceridae, Limnichidae, Lutrochidae, Protelmidae, Psephenidae e Ptilodactylidae, apenas Eulichadidae não ocorre no Brasil. Referências: Forbes (1926), Costa *et al.* (1999b) e Kundrata *et al.* (2016).

Byrrhidae (inclui Syncalyptidae) (Fig. 31.219). Reconhecidos pelo corpo compacto e muito convexo dorsalmente, cabeça defletida, procoxa transversa, apêndices retráteis; estão associados a musgos. Comprimento: 1–3 mm. Corpo oval alongado, convexo. Cabeça hipognata, retrátil; antena com clava com 2–3

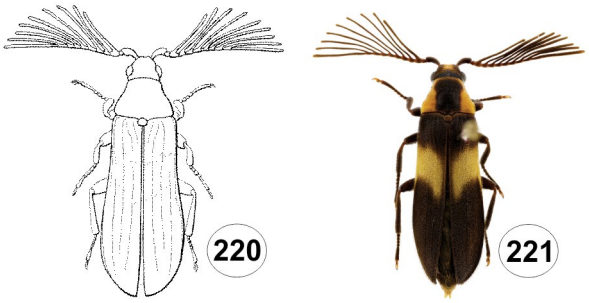


Figuras 31.209–218. Buprestidae. **209**, *Euchroma gigantea* (Linnaeus) (Chrysochroinae), vd; **210,** *Psiloptera bicarinata* (Thunberg) (Buprestinae), vv; **211**, protarso; **212**, cabeça, vf; **213,** *Agrilaxia* sp. (Buprestinae), vd; **214–215**, Agrilinae, vd; **214,** *Agrilus postulator* Kerremans; **215,** *Eurynodes gemmatus* Migliore, Biffi & Curletti; **216–217**, Buprestinae, vd; **216,** *Chrysobotris biimpressa* (Chevrolat); **217,** *Hyperantha* sp.; **218,** Chrysochroinae, *Euchroma gigantea* (Linnaeus).

antenômeros; cavidades procoxais abertas atrás, separadas pelo prosterno; pernas curtas e robustas, retráteis; tíbias dilatadas, geralmente sulcadas para alojamento dos tarsos; tarsos pentâmeros, excepcionalmente tetrâmeros em espécies de *Syncalypta* Stephens; três primeiros ventritos mais longos que os demais. *S. striata* Pic possui cerdas eretas e eriçadas ou escamiformes.

Larva alongada, cilíndrica ou oblonga, levemente curvada ventralmente; ligeiramente pigmentada exceto cabeça e tergo X; cabeça protraída e levemente hipognata; sutura epicranial em forma de Y; geralmente 6 estemas cada lado; labro livre; protórax mais longo que meso e metatórax combinados; pernas bem desenvolvidas. As larvas são desconhecidas para o Brasil.

Figura 31. 219. Byrrhidae, *Syncalypta striata* Pic (Syncalyptinae), vd.



Figuras 31.220-221. Callirhipidae, *Celadonia scapularis* (Laporte de Castelnau), vd. **220**, *Callirhipis goryi* Castelnau, vd; **221,** *Callirhipis goryi* Castelnau, vd.

Adultos e larvas são saprófagos, geralmente encontrados em musgos, líquens e raízes. Os adultos são ativos sob luz fraca ou à noite e ficam escondidos sob fragmentos de madeira, folhas, embaixo de pedras etc. durante as horas mais claras do dia. Quando em perigo, retraem-se bruscamente, ficando como mortos e com aspecto pilular.

Está dividida em três subfamílias, Amphicyrtinae, Byrrhinae e Syncalyptinae, a última com registro no Brasil, representada apenas por *Syncalypta striata* Pic. Referência: Reichardt (1974b).

Callirhipidae (Figs 31.220–221). É reconhecida principalmente pela antena sexualmente dimórfica, pectinada e flabelada, inserida em uma proeminência frontal; olhos bem desenvolvidos, pronoto com mecanismo de encaixe basal bem desenvolvido e ausência de projeção prosternal articulada. Comprimento: 9–23 mm. Corpo alongado, tegumento geralmente castanho-escuro ou negro com faixas claras; pubescência fina e densa. Cabeça declinada, subquadrada ou transversa; inserções antenais estreitamente separadas, elevadas, originando-se no pedicelo frontal central; labro livre; antena com 11 antenômeros; protórax transverso, mais largo posteriormente; disco geralmente com um par de impressões basais largas; processo prosternal completo; élitro irregularmente pontuado ou estriado; união trocantero-femoral fortemente oblíqua; todas as tíbias com dois esporões curtos; tarsos 5-5-5; tarsômeros não lobados; empódio bem desenvolvido e multicerdoso; três primeiros ventritos conatos.

Larva alongada, cilíndrica, fortemente esclerosada e pigmentada; cabeça protraída; sutura epicranial em forma de Y; labro livre; suturas gulares separadas; tórax às vezes com asperites ou rugas.

No Brasil, ocorrem apenas os gêneros *Callirhipis* Latreille e *Celadonia* Laporte de Castelnau. Os adultos geralmente são noturnos e podem ser atraídos pela luz. Podem ser encontrados embaixo de casca ou associados a madeira em decomposição. As larvas são xilófagas e escavam madeira dura; vivem cerca de dois anos, enquanto os adultos têm vida curta. Referências: Costa & Vanin (1985), Costa *et al.* (1988) e Hájek (2011).

Chelonariidae (Figs 31.222–223). São reconhecidos principalmente pela forma oval e compacta, cabeça fortemente defletida, pronoto carenado lateral e anteriormente, pronoto e escutelo crenulados na base, com escavação mediana no pró e mesoventrito para recepção dos antenômeros basais, tarsômero IV reduzido, parcialmente escondido pelo tarsômero III, lobado. Podem retrair a cabeça e os apêndices em cavidades localizadas na superfície ventral, formando um corpo compacto, com a cabeça não visível de cima. Comprimento: 5,5–10 mm. Coloração negra, castanha ou pálida. Labro muito reduzido, não visível; tarsos 5-5-5: tarsômeros I–II cerdosos ventralmente, III com lobo membranoso, IV reduzido, V alongado, com garra denteada e empódio bicerdoso.

Larva alongada e subcilíndrica, estreitada posteriormente; grupos de cerdas longas na margem lateral dos segmentos torácicos e abdominais anteriores; superfície dorsal com cutícula rígida e tufos de cerdas; cabeça prognata com um estema grande de cada lado; labro livre; meso, metatórax e segmentos abdominais I–VIII com protuberâncias e tufos de cerdas.

No Brasil, ocorre apenas *Chelonarium* Fabricius. Os adultos são atraídos pela luz e podem ser coletados na vegetação com redes, guarda-chuva entomológico ou com armadilha Malaise, especialmente à noite. As larvas alimentam-se de detritos na serapilheira sobre o solo, nas bases de árvores, em bromélias e outras plantas, em galerias de cupins em galhos e troncos, em ninhos de formigas ou sob casca. Os adultos de algumas espécies têm, nos élitros, estruturas semelhantes a tricomas, que podem indicar relação com formigas. A forma compacta do corpo pode ser uma adaptação que facilite a ovipostura em colônias de cupins e formigas.

Lenko (1967) observou *Chelonarium semivestitum* inquilino da formiga *Camponotus rufipes* (L). Referências: Lenko (1967) e Ivie (2001).

Cneoglossidae (Fig. 31.224). Besouros com tegumento pouco esclerosado, élitros escuros e pronoto com mancha amarelada, e cabeça parcialmente escondida pelo pronoto. Assemelham-se a Lampyridae. Comprimento: 3–5 mm. Corpo alongado e ovalado, levemente esclerosado; coloração escura com pronoto geralmente amarelado, com mancha mediana escura e élitros totalmente escuros ou com margens laterais amareladas. Antena serrada a pectinada com 11 antenômeros; pronoto arqueado lateralmente; tarsos 5-5-5, garras robustas com dente basal.

Larva alongada, cilíndrica; cabeça prognata; sutura frontal em forma de V; um par de estemas; labro livre; antena longa com 3 antenômeros; região gular membranosa; segmento IX com margem posterior arredondada; urogonfos ausentes.

O único gênero conhecido é *Cneoglossa* Guérin-Méneville. As larvas de *Cneoglossa edsoni* Costa, Vanin & Ide foram encontradas dentro de gravetos submersos em riacho pequeno e raso, com correnteza moderada a rápida e fundo lodoso ou arenoso. Referências: Crowson (1972) e Costa *et al.* (1999b).

Dryopidae (Parnidae, Pelonomidae, Chiloeidae) (Fig. 31.225). São reconhecidos pelas antenas curtas, com a maioria dos antenômeros mais largos que longos e estão associados a ambientes aquáticos. É um dos poucos grupos de insetos com espécies cujos adultos são aquáticos e as larvas terrestres. Comprimento: 1–8 mm. Corpo fortemente esclerosado, curto, largo e compacto; oval e compacto ou alongado e paralelo lateralmente, convexo ou ligeiramente achatado; coloração geralmente negra, cinza-opaca ou castanha; apêndices geralmente mais claros que o corpo. Cabeça geralmente larga e arqueada, hipognata; inserções antenais visíveis de cima; antena curta, geralmente pectinada (total ou parcialmente) ou capitada, com 6–13 antenômeros; 1º e 2º antenômeros mais longos, 3º mais curto que o 2º, geralmente subcilíndrico, 2º às vezes mais largo que os demais, 4–13 formando uma clava frouxa; labro curto e largo, parcialmente escondido pelo clípeo; tarsos 5-5-5 ou 4-4-4.

Larva alongada, cilíndrica, fortemente esclerosada; coloração de amarelada a marrom com terço posterior dos segmentos torácicos e abdominais mais escuros; superfície pontuada; cabeça prognata; sutura epicranial em forma de Y; 6 estemas cada lado, ou ausente; labro curto e transverso; complexo maxilolabial presente; pernas curtas, estreitamente separadas; segmento IX com opérculo ventral achatado.

Os adultos de modo geral estão intimamente associados à água; vivem em troncos, galhos ou pedras dentro d'água; alguns vivem entre a vegetação na margem de lagos, enquanto outros são ripários. A maioria das larvas são terrestres e vivem em solo úmido perto de rios, enquanto algumas são aparentemente aquáticas e vivem entre musgos que crescem em rochas submersas. Alimentam-se primariamente de matéria vegetal em decomposição. A pupa é terrestre. Referências: Brown (1981b), Vanin *et al.* (1997), Passos *et al.* (2018) e Polizei *et al.* (2022).

Elmidae (Helmidae, Elminthidae, Helminthidae, Elmididae, Limniidae) (Figs 31.226–229). Os adultos distinguem-se principalmente pelo hábito aquático ou semiaquático, corpo compacto, antena fina ou levemente dilatada, olhos glabros e pernas não natatórias, com garras bem desenvolvidas. Comprimento: 2,3–11 mm. Corpo de ovalado a alongado, achatado ou moderadamente convexo; coloração de negra a castanho-escura, algumas espécies com manchas ou bandas vermelhas ou amarelas; cerdas geralmente finas, plastrão cobrindo grande parte do ventre e pernas. Cabeça quase tão longa quanto larga; inserções antenais expostas, amplamente separadas; gula distinta; antena com 11 antenômeros, capitada (curta), clavada ou serrada (moderadamente longa), ou filiforme (longa); labro e clípeo distintos; procoxa transversa; cavidade procoxal aberta atrás; metacoxa transversa, oblíqua, encontrando o élitro; asa membranosa presente ou ausente; 5–6 ventritos; élitro estriado.

Larva alongada, paralela lateralmente, achatada ventralmente e convexa dorsalmente; bem esclerosada; coloração de castanha a castanho-escura; superfície com áreas glabras (*signa*); geralmente com asperites, cerdas de várias formas, tubérculos e sulcos, formando padrões distintos; plastrão de cerdas presente; cabeça com 1-6 estemas agrupados de cada lado; labro transverso; protórax com 6–7 escleritos ventrais; meso e metatórax com 5–6 escleritos; perna curta; segmento IX arredondado ou

Figuras 31.222-223. Chelonariidae, vd. **222,** *Chelonarium ornatum* Klug; **223,** *Chelonarium* sp.

Figura 31.224. Cneoglossidae, *Cneoglossa edsoni* Costa, Vanin & Ide, vd.

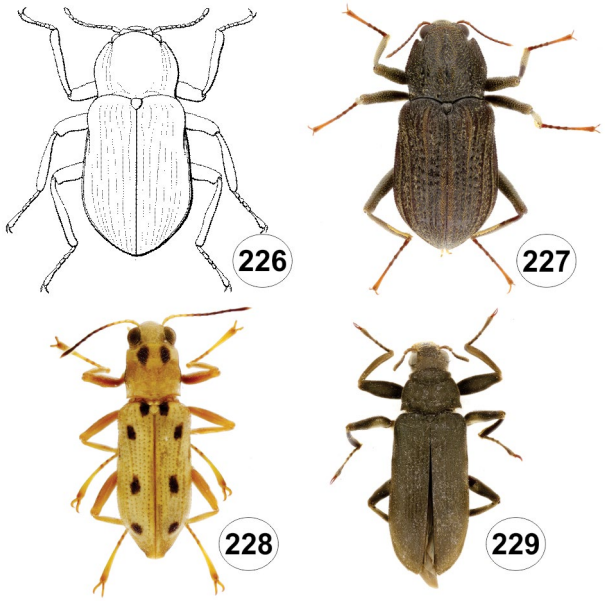
emarginado apicalmente com opérculo ventral com ganchos operculares; com tufo de traqueobrânquias anais.

Habitam quase que exclusivamente águas correntes e muito oxigenadas, mas geralmente não ocorrem em cascatas ou correntes rápidas. Os adultos de Larainae são ripários e os de Elminae são aquáticos e raramente deixam a água e respiram através do plastrão. Os adultos das duas subfamílias, principalmente recém-emergidos, são atraídos por luz ultravioleta, mas, após o voo inicial, voltam para a água. Nos Elminae, os músculos do voo atrofiam.

As larvas geralmente são aquáticas; algumas vivem entre raízes ou musgos aquáticos. O alimento consiste principalmente de matéria vegetal em decomposição, detritos e micro-organismos, como diatomáceas e algas verdes. Seus movimentos são vagarosos e geralmente se aderem firmemente ao substrato. As larvas de ambas as subfamílias respiram pelas brânquias caudais; larvas de último ínstar adquirem espiráculos funcionais. Empupam em células no substrato fora d'água. Após a emergência, os adultos podem voar. Muitas espécies são coletadas à luz. As duas subfamílias, Elminae (Figs 31.226–228) e Larainae (Fig. 31.229), ocorrem no Brasil. Referências: Brown (1981a), Spangler & Santiago (1987), Spangler (1990), Manzo (2005), Passos *et al.* (2007, 2018), Segura *et al.* (2012, 2013), Barbosa *et al.* (2013), Jäch *et al.* (2016), Polizei & Barclay (2018) e Polizei & Fernandes (2020).

Heteroceridae (Figs 31.230–231). São reconhecidos principalmente pela pubescência densa, mandíbulas longas e projetadas para frente, tíbias achatadas e espinhosas, adaptadas para escavar e ventrito I com limas estridulatórias pareadas.

Figura 31.225. Dryopidae, *Parigrus* sp., vd.



Figuras 31.226-229. Elmidae, vd. **226**, *Macrelmis* sp. (Elminae); **227-228**, Elminae; **227,** *Cylloepus quinquecarinatus* Sampaio, Passos & Ferreira-Jr; **228,** *Hintonelmis opis* Hinton; **229,** Larainae, *Potamophilus* sp.

Comprimento: 2,2–5,3 mm. Corpo alongado, achatado, paralelo lateralmente; coloração de castanha a enegrecida, élitros geralmente com máculas. Cabeça prognata; labro e clípeo distintos; antena com 9–11 antenômeros; 6–7 antenômeros distais formando clava serrada frouxa; pronoto transverso, arredondado lateralmente; protíbia com fileira de espinhos espessos na margem externa; élitro coberto de cerdas recumbentes; crista estridulatória ventro-lateral na base do abdômen.

Larva campodeiforme; superfície dorsal marrom-escura com cerdas curtas e longas; cabeça prognata; ramos frontais em forma de V ou U; 5 estemas cada lado; clípeo e labro distintos; complexo maxilolabial presente; perna protorácica fossorial; segmento IX com ápice arredondado; segmento X tubular e ventral.

São besouros semiaquáticos, sem adaptações para a vida aquática. Alimentam-se de algas, diatomáceas e detritos finos.

Larvas e adultos estão associados a hábitos ripários ou areia úmida e lama. Os adultos são bons voadores e podem ser encontrados a alguma distância da água; são atraídos por luz. Cavam a areia para por os ovos e as larvas podem ser encontradas em túneis superficiais na areia, onde ingerem quantidade de substrato do qual extraem algas, diatomáceas e outra matéria orgânica. São ativos e podem voar ou rastejar para longe quando o hábitat fica inundado. Durante a inundação, também podem respirar por um curto espaço de tempo com o ar preso no túnel. Podem ser coletados lavando a camada superficial de areia e, desse modo, forçando os besouros a abandonar o túnel. Empupam dentro do túnel ou em uma câmara construída na lama. A câmara pupal geralmente tem uma "chaminé" na extremidade. Larvas, pupas e adultos de *Efflagitatus freudei* Pacheco foram coletados em areia de praias litorâneas. No Brasil, ocorrem os gêneros *Efflagitatus* Pacheco, *Heterocerus* Fabricius e *Tropicus* Pacheco.

Está dividida em duas subfamílias, Elythomerinae e Heterocerinae*, das quais apenas a última está registrada para o Brasil. Referências: Pacheco (1964), Vanin *et al.* (1995) e Skalicky (2017).

Limnichidae (Fig. 31.232). É caracterizada principalmente pelo tamanho pequeno, pubescência densa, protrocantinos expostos e hábitat ripário. Assemelham-se aos Byrrhidae pelas cavidades ventrais onde as pernas podem ser alojadas, mas diferem por serem mais convexos e, geralmente, pelas antenas mais delgadas, prosterno mais longo, estendendo-se além das procoxas e suturas catepisternal e frontoclipeal distintas. Comprimento: 0,5–4,5 mm. Corpo alongado ou oval, convexo dorsalmente; tegumento de castanho a castanho-escuro, coberto por cerdas hidrófugas decumbentes, eretas ou ocasionalmente microcerdas. Cabeça fortemente defletida ou opistognata; clípeo e labro distintos; antena com 11 antenômeros, filiforme ou com antenômeros apicais engrossados, não formando lamela; pronoto com margens laterais afiladas e base crenulada em algumas espécies; processo prosternal largo; pernas encaixadas no tórax e abdômen quando em repouso; tarsos 5-5-5 ou 4-4-4; metacoxas geralmente aproximadas; élitros geralmente não estriados.

Larva morfologicamente semelhante às de Dryopidae e Elmidae. Corpo alongado, subcilíndrico, paralelo lateralmente; castanha dorsalmente e menos pigmentada ventralmente; cabeça prognata; ramos frontais em forma de V ou U; 4–5 estemas cada lado, às vezes com mancha pigmentada adicional; labro e clípeo livres; segmentos VIII–X curvados; sem urogonfo. As larvas são desconhecidas para o Brasil.

Os adultos geralmente são semiaquáticos ou ripários, vivem sobre plantas ao lado do leito de rios ou vegetação e madeira que emerge na água; podem ser atraídos pela luz. Geralmente são encontrados com outras famílias de Dryopoidea ripárias, como Heteroceridae ou Dryopidae. As larvas geralmente vivem na areia, lama ou serapilheira e aparentemente alimentam-se de matéria orgânica em decomposição.

Está dividida em quatro subfamílias: Cephalobyrrhinae, Hyphalinae, Limnichinae e Thaumastodinae. Apenas Limnichinae ocorre no Brasil, representada pelos gêneros *Byrrhinus* Motschulsky, *Corrinea* Wooldridge, *Eulimnichus* Casey, *Limnichoderus* Casey, *Phalacrichus* Sharp e *Physemus* LeConte. Referências: Wooldridge (1975) e Spangler *et al.* (2002).

Lutrochidae (Figs 31.233–234). É reconhecida pelos adultos com forma oval característica, pubescência densa e antenas curtas, com os dois primeiros antenômeros longos e largos. Comprimento: 4,5–6 mm. Corpo convexo dorsal e plano ventral; tegumento brilhante, castanho-escuro, densamente pontuado; pubescência densa. Cabeça hipognata; epicrânio com carena em forma de Y invertido; inserções antenais visíveis de cima;

labro livre; antena curta, não atingindo a margem posterior da cabeça, com 11 antenômeros; escapo quase tão longo quanto flagelo, globoso na base e com cerdas longas na margem externa; pedicelo quase tão largo quanto escapo e tão longo quanto antenômeros 3–5 juntos; flagelo mais estreito que o escapo; pronoto transverso, trapezoidal; lobo prosternal bem desenvolvido; élitro densamente pontuado e cerdoso.

Larva semelhante ao verme-arame; região dorsal bem esclerosada; castanho-escura, fortemente pontuada e cerdosa (cerdas curtas e plumosas entre cerdas longas); cabeça prognata; ramos frontais em forma de V; 5 estemas cada lado; clípeo e labro livres; segmento IX alongado e achatado, semielíptico; segmento X formando um opérculo ventral articulado; traqueobrânquias anais retráteis.

Esses besouros não são aquáticos verdadeiros, mas são quase sempre encontrados em situações ripárias. Adultos e larvas de *Lutrochus germari* Grouvelle foram encontrados em troncos caídos e submersos. Os adultos ficam permanentemente submersos, com uma bolha de ar presa pelas cerdas hidrófugas, que cobrem a maior parte do corpo.

No Brasil, ocorre apenas *Lutrochus* Erichson. Referência: Spangler *et al*. (2002).

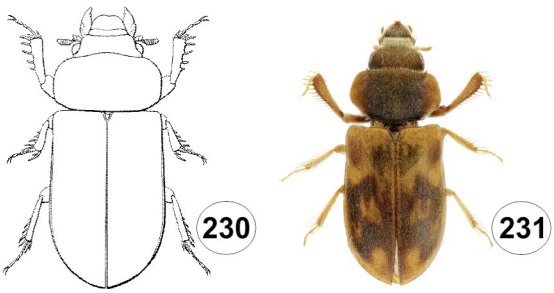
Protelmidae (Fig. 31.235). Esta família era tradicionalmente considerada como Protelmini, uma tribo de Elmidae (Elminae) com seis espécies em quatro gêneros da região Afrotropical. No entanto, estudos morfológicos revelaram que os Protelmini diferem consideravelmente dos demais Elmidae, e devem ser considerados como uma família distinta (Jäch *et al.* 2016). A principal característica que os diferencia dos Elmidae é a antena com 9 antenômeros.

Membros de Protelmidae foram registrados na América do Sul e o material coletado no Brasil encontra-se em estudo e será publicado em breve. Referência: Jäch *et al.* (2016)

Psephenidae (Figs 31.236–237). Comprimento: 2,8–8,5 mm. Corpo oblongo ou oval; alguns lampiriformes, levemente esclerosados; coloração negra ou castanha, às vezes amarelada ou com manchas amareladas. Cabeça hipognata; labro exposto parcialmente ou escondido pelo clípeo; antena com 6–11 antenômeros, sexualmente dimórficas ou não; serrada, pectinada ou flabelada; margens lateral e posterior do pronoto lisas ou crenuladas; processo prosternal estreito ou largo; tarsos 5-5-5 (Fig. 31. 9A); tarsômeros I–II do macho às vezes dilatado (pernas anterior e média ou todas); garras simples ou com dente basal; abdômen com 5 ventritos em ambos os sexos ou com 7 ventritos no macho e 6 na fêmea; élitros estriados ou não.

Larva geralmente onisciforme ou alongada e cilíndrica; castanha, com padrão de pigmento característico; cabeça prognata, visível ou totalmente coberta pelo protórax; estemas presentes; labro livre; abdômen com 9 ou 10 segmentos visíveis de cima.

As larvas de Psepheninae são estritamente aquáticas, enquanto os adultos são estritamente terrestres. Os adultos geralmente são ripários, exceto as fêmeas, que podem por ovos sobre rochas submersas. São terrestres de vida curta e voam rapidamente, geralmente em dias ensolarados. As larvas são encontradas embaixo de rochas ou outros substratos lisos em riachos de águas torrenciais ou calmas, de onde raspam as algas para alimentação. Seu corpo achatado permite que fiquem agarradas firmemente



Figuras 31.230-231. Heteroceridae, vd. **230**, *Efflagitatus freudei* Pacheco; **231,** *Efflagitatus freudei* Pacheco (Heterocerinae).

Figura 31.232. Limnichidae, vd.

às rochas, a salvo de predadores e de serem levadas pela correnteza. Empupam no solo, em lugar protegido, perto da água e permanecem dentro da última exúvia larval.

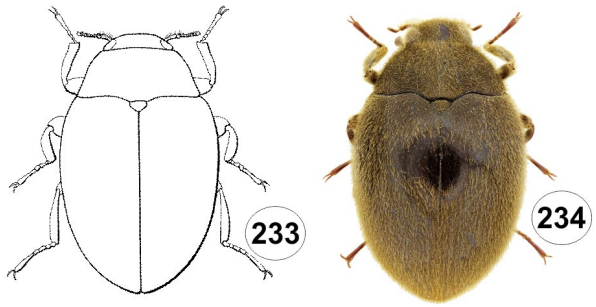
As pupas de Psephenidae, Hydroscaphidae e Torridincolidae são as únicas com brânquias espiraculares conhecidas em Coleoptera.

Está dividida cinco subfamílias, das quais uma (com *) ocorre no Brasil, representada pelos gêneros *Psephenus* Haldeman e *Pheneps* Darlington: Afroeubriinae, Eubrianacinae, Eubriinae, Psepheninae* e Psephenoidinae. Além disso, imaturos de Eubriinae foram coletados, mas ainda não descritos. Referências: Fernandez *et al*. (2001), Shepard & Barr (2014) e Passos *et al.* (2018).

Ptilodactylidae (inclui Podabrocephalidae) (Figs 31.238–240). São reconhecidos principalmente pelo pronoto estreitado e arredondado anteriormente, com margens laterais incompletas ou obsoletas e margem basal crenulada, antenas às vezes apendiculadas, élitros macios e escutelo cordiforme. Comprimento: 2,5–8,5 mm. Alongado-oval, convexo, pubescente. Cabeça declive, inserções antenais expostas; antena com 11 antenômeros, filiforme, serrada, pectinada ou flabelada, com ramos começando no 3º ou apêndices articulados começando no 4º antenômero; tarsos 5-5-5 ou pseudotetrâmeros; garras simples, apendiculadas, serradas ou pectinadas.

Larva alongada, cilíndrica, paralela lateralmente; superfície pigmentada em grau variável; cabeça prognata; ramos frontais em forma de V; estemas em número variável; labro livre; abdômen com 10 segmentos visíveis de cima.

Geralmente vivem em hábitat ripário, semiaquático e aquático. Os adultos são atraídos pela luz e podem ser coletados sobre



Figuras 31.233-234. Lutrochidae, *Lutrochus germairi* Grouvelle, vd.

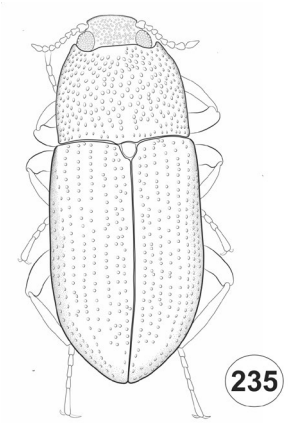


Figura 31.235. Protelmidae, vd.

a vegetação ripária ou com armadilhas de interceptação de voo. Os hábitos alimentares dos adultos não foram registrados. As larvas geralmente ocorrem em hábitats úmidos e podem ser ripárias ou aquáticas. Geralmente são saprófagas, encontradas na serapilheira, madeira apodrecida, matéria vegetal úmida em decomposição e detritos acumulados nas margens de riachos. As larvas de Anchytarsinae, parecem ser verdadeiramente aquáticas, alimentando-se de madeira submersa. Todas empupam no solo.

Está dividida em cinco subfamílias, das quais quatro (com *) registradas para o Brasil: Anchytarsinae*, Aploglossinae*, Araeopidiinae, Cladotominae* (Fig. 31.238) e Ptilodactylinae* (Figs 31.237, 239). Referências: Ivie (2002c), Kundrata *et al.* (2019b) e Stribling (1986).

Superfamília Dascilloidea. Os adultos compartilham os tipos de interligação protorácica, de metaendosternito, venação e dobra da asa, e de edeago. Inclui Dascillidae e Rhipiceridae; apenas a última ocorre no Brasil.

Rhipiceridae (= Sandalidae) (Fig. 31.208). São sexualmente dimórficos, antenas pectinadas nas fêmeas e flabeladas nos machos, inseridas em tubérculos na base das mandíbulas, olho bem desenvolvido e tarsômeros I–IV com lobos membranosos. Comprimento: 17–27 mm. Corpo de castanho-escuro a negro, às vezes com antenas alaranjadas ou cor de cedro; tórax mais escuro que os élitros; pubescência fina, curta e densa. Cabeça mais longa que larga, levemente declinada; sutura frontoclipeal ausente; labro visível; antena com 11 antenômeros em todas as fêmeas, 11–40 antenômeros nos machos; escapo três vezes o comprimento do pedicelo; sutura pleurosternal completa; cavidades procoxais separadas pelo processo prosternal; élitro pontuado irregularmente, geralmente com cristas longitudinais; junção trocantero-femoral oblíqua; margem externa da mesotíbia geralmente crenulada, denticulada ou espinosa; esporão tibial em todas as pernas; tarsos pentâmeros, geralmente com lobos ventrais nos tarsômeros I–IV ou II–IV.

Larva hipermetamórfica; larva de último ínstar vermiforme, alongada, fusiforme com abdômen alongado; ligeiramente pigmentada; cabeça prognata; sutura epicranial em forma de V; antena com um antenômero; labro fundido à cápsula cefálica; protórax mais estreito que o abdômen; pernas reduzidas, 3- ou 4-segmentadas; segmento IX com um urogonfo fixo. Larva de 1º ínstar semelhante a um triungulinídeo: alongada, achatada, ligeiramente esclerosada; ovorruptores nos tergos abdominais III–VII; tergo IX sem urogonfo.

As larvas são desconhecidas para o Brasil. Geralmente são parasitoides externos de ninfas de cigarras.

Os adultos não são coletados com frequência, e podem ser encontrados agregados durante o dia, ou atraídos por luz; aparentemente não se alimentam. Os machos voam em volta das árvores onde encontram as fêmeas. Depois da cópula, a fêmea insere o ovipositor tubular em buracos ou fendas embaixo de casca, provavelmente no mesmo lugar de ovipostura das cigarras. A eclosão dos ovos produz larvas semelhantes a triungulinideos, que caem no chão ou são lançados pela chuva e entram no solo juntamente com as ninfas de cigarras.

No Brasil, ocorrem os gêneros *Polytomus* Dalman e *Sandalus* Knoch. Referência: Jin *et al.* (2013).

Superfamília Elateroidea. Os elateroides adultos desenvolveram um tipo de comportamento defensivo conhecido como 'clic' em adultos de Cerophytidae, Eucnemidae, Throcidae e Elateridae; redução na esclerosação da cutícula, geralmente acompanhada por mecanismos de defesa química e coloração aposemática ("Cantharoidea"); e retenção de características larvais (neotenia) em adultos. Nas larvas, ocorre ecdise do tipo elateroide associada a espiráculos bíforos e perda do aparelho de fechamento espiracular, mola mandibular ausente, e consolidação das maxilas e lábio larval para formar o complexo maxilolabial, adaptado para alimentação líquida. A família Artematopodidae possui um tipo de dobramento da asa muito primitivo, o que sugere uma posição mais basal dentro do grupo.

Inclui 15 famílias, sendo que 11 (com *) ocorrem no Brasil: Artematopodidae*, Brachypsectridae, Cantharidae*, Cerophytidae*, Elateridae*, Eucnemidae*, Jurasaidae*; Lampyridae*, Lycidae*, Omalisidae, Omethidae*, Phengodidae*, Rhagophthalmidae, Rhinorhipidae e Throscidae*. Referências: Beutel (1995), Kundrata *et al.* (2014) e Bocak *et al.* (2018).

Artematopodidae (= Artematopidae; inclui Eurypogonidae) (Figs 31.241–242). Assemelham-se aos Elateridae, mas os adultos não possuem processo prosternal tão bem desenvolvido e a carena frontal está ausente, enquanto as larvas apresentam labro distinto. Comprimento: 3–10 mm. Forma ovalada; convexidade de moderada a forte; coloração de castanha a negra; pubescência moderadamente longa; cabeça fortemente declive; antena longa e filiforme, tarsos pentâmeros; tarsômeros II–IV ou III–IV bífidos ou lamelados.

Larva semelhante à de Elateridae, mas com labro livre; alongada, levemente achatada e fortemente esclerosada; sutura frontal presente; um estema cada lado; segmento IX côncavo

dorsalmente e marginado por tubérculos com cerdas; segmento X ventral.

A biologia é pouco conhecida. Adultos são coletados varrendo ou batendo a vegetação. Larvas de *Artematopus* Perty foram encontradas no solo de floresta, embaixo de serapilheira. São consideradas carnívoras, apesar de não atacarem as presas.

Está dividida em três subfamílias, das quais apenas uma (com *) ocorre no Brasil, representada por *Artematopus* Perty: Allopogoninae, Artematopodinae* e Electribiinae. Referências: Costa *et al.* (1985, 1988), Cooper (1991) e Lawrence (2005).

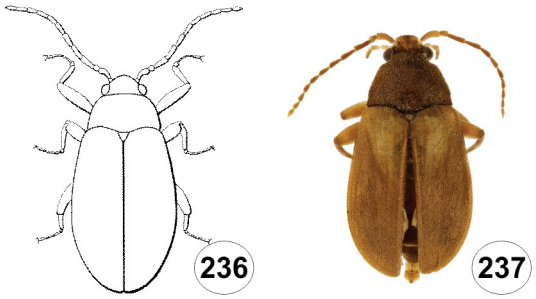
Cantharidae (= Telephoridae; inclui Chauliognathidae) (Figs 31.243–252). São caracterizados principalmente pelo labro membranoso e geralmente encoberto pelo clípeo, mesocoxas geralmente contíguas, abdômen com 7 a 8 ventritos e larvas e adultos com poros glandulares tergais. Comprimento: 2–30 mm. Alongados, paralelos lateralmente e moderadamente achatados; corpo mole, com cutícula levemente esclerosada e flexível; coloração muito variada, de totalmente negra a predominantemente vermelha, amarela ou alaranjada; coloração aposemática no corpo e élitros, ou restrita ao pronoto; geralmente com pubescência curta, moderadamente densa e decumbente. Cabeça parcialmente visível dorsalmente; cavidades procoxais contíguas; mesocoxas contíguas, cavidades mesocoxais abertas lateralmente; tarsos pentâmeros; tarsômero IV expandido e bilobado ventralmente; élitros curtos ou cobrindo todo o abdômen; pubescência e escultura dos élitros variadas; abdômen com 7 (fêmeas e alguns machos) ou 8 (maioria dos machos) ventritos.

Larva alongada, mais ou menos paralela lateralmente; cutícula com protuberâncias diminutas densas, dando aspecto aveludado, geralmente com cerdas curtas e eretas; parcialmente ou totalmente escuras, pelo menos com máculas dorsais; cabeça prognata; suturas epicraniais ausentes; geralmente um estema cada lado da cabeça; labro fundido à cápsula cefálica; antena com 3 antenômeros; mandíbula falciforme com canal longitudinal; palpo maxilar com 3 ou 4 palpômeros; tergitos torácicos e abdominais I–VIII, cada um com um par de aberturas glandulares lateral (às vezes também no IX).

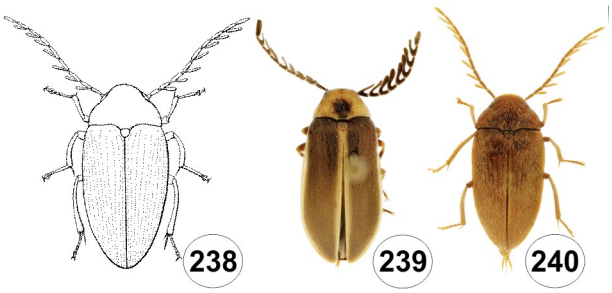
São besouros diurnos, abundantes em folhagens e flores, onde se alimentam de insetos, néctar e pólen. Muitos adultos que permanecem longo tempo expostos aos predadores, sobre a vegetação, estão envolvidos em um eficiente sistema químico de defesa. Adultos e larvas possuem glândulas tergais que secretam substâncias repugnantes que reduzem a palatabilidade para o predador. Produzem vários compostos defensivos que acredita-se sejam, em parte, sintetizados a partir do material da dieta. Adultos de muitas espécies possuem coloração aposemática, e algumas espécies estão envolvidas em complexos miméticos com outros cantarídeos e membros de muitas outras famílias de Coleoptera.

As larvas são noturnas, vivem sobre vegetação, no solo, embaixo de pedras ou troncos, serapilheira ou madeira apodrecida, onde geralmente predam outros invertebrados, mas algumas podem alimentar-se de plantas. Alimentam-se predominantemente de líquidos dos hospedeiros. Algumas larvas, quando perturbadas, expelem pela cavidade bucal, líquido escuro e de gosto desagradável.

Está dividida em cinco subfamílias, apenas a primeira não está registrada no Brasil: Cantharinae, Chauliognathinae, Dysmorphocerinae, Malthininae e Silinae. Referências: Delkeskamp (1977), Brancucci (1980, 1981), Constantin (2008, 2010, 2020), Biffi (2015, 2016, 2017, 2019, 2020), Biffi & Casari (2017), Biffi & Constantin (2018a, b) e Biffi & Geiser (2020).



Figuras 31.236-237. Psephenidae, vd. **236**, *Psephenus* sp.; **237,** *Pheneps* sp.



Figuras 31.238-240. Ptilodactylidae, vd. **238**, Ptilodactylinae, *Ptilodactyla* sp.; **239,** Cladotominae, *Cladotoma ovalis* Westwood; **240,** Ptilodactylinae, *Ptilodactyla* sp.

Chave para subfamílias com registros para o Brasil (modificada de Constantin 2008)

1. Sutura frontoclipeal completa; palpômeros maxilares I–III de comprimento subigual; esporões tibiais ausentes; machos com ventrito VIII e genitália assimétricos. (Figs 31.242–248) ..... **Chauliognathinae**

— Sutura frontoclipeal ausente; palpômeros maxilares de comprimentos diferentes; esporões tibiais robustos e bem visíveis; machos com abdômen e genitália simétricos ... **2**

2(1). Quarto tarsômero com um vinco transversal na base; abdômen com 7 ventritos (esternitos visíveis), os demais invaginados; último ventrito dos machos dividido longitudinalmente. (Figs 31.251–252) ..... **Silinae**

— Quarto tarsômero sem vinco transversal na base; abdômen com 8 ventritos (esternitos visíveis); último ventrito dos machos não dividido longitudinalmente 3

3(2). Último palpômero maxilar globoso com ápice acuminado; élitros geralmente curtos, expondo 2 ou mais tergitos abdominais ..... **Malthininae**

— Último palpômero maxilar em forma de machadinha; élitros cobrindo completamente o abdômen (Figs 31.249–250) ..... **Dysmorphocerinae**

Cerophytidae (Fig. 31.253). São reconhecidos principalmente pelas antenas serradas ou pectinadas, com ramos surgindo da base, cabeça defletida com fronte proeminente entre os olhos, peças bucais ventrais, olhos proeminentes e globulares, protórax transverso, sem carenas laterais, placas coxais ausentes e metatrocanteres longos; último tarsômero lobado, garra tarsal pectinada. Comprimento: 4,3–9,2 mm. Corpo alongado, levemente convexo; coloração de amarelo-avermelhada a castanho-avermelhada

ou negra; pubescência escura, moderadamente densa; cabeça levemente defletida; fronte proeminente em frente aos olhos; antena com 11 antenômeros, pectinada; élitro com 9 fileiras de pontos grossos e profundos.

Larva alongada, mais ou menos paralela lateralmente, branca, exceto pernas e cápsula cefálica, amarelas; cabeça prognata, sutura epicranial ausente; um estema cada lado; maxilas e lábio formando o complexo maxilobial; processo prosternal moderadamente amplo e curvado dorsalmente.

Os adultos, como em Elateridae, possuem habilidade para saltar e capacidade de emitir o "clic", mas a natureza do mecanismo de salto ainda não está bem entendido.

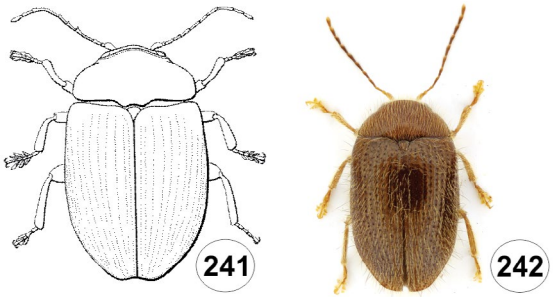
No Brasil, ocorre apenas *Phytocerum* Costa, Vanin, Lawrence & Ide.

As larvas são desconhecidas para o Brasil; em outras regiões, estão associadas a várias angiospermas, alimentando-se de madeira em decomposição. Adultos geralmente são capturados, voando no final da tarde e podem ser capturados com armadilhas, redes ou varredura. Também são encontrados na serapilheira e embaixo de escombros no chão. Referências: Costa *et al.* (2003, 2014).

Elateridae (inclui Cebrionidae, Dicronychidae, Drilidae, Lissomidae, Plastoceridae) (Figs 31.254–295). Nomes populares: alfinete, larva-arame (*Conoderus scalaris* (Germar)), pirilampo, salta-Martim, toque-toque, tuco, verme-arame. Geralmente são reconhecidos pelo protórax relativamente grande, articulado livremente e com ângulos posteriores pontiagudos, processo prosternal bem desenvolvido, encaixando-se na fosseta mesosternal, pernas delgadas e antenas serradas. Comprimento: 2–70 mm. Corpo geralmente achatado; geralmente com cores pouco vistosas, de castanha a negra; muitos com manchas amareladas ou avermelhadas. A maioria com pubescência simples, moderadamente longa e decumbente; alguns com cerdas escamiformes; labro livre; pronoto com carena lateral geralmente completa, ângulos posteriores agudos e geralmente carenados; placa metacoxal presente; tarsos pentâmeros e tarsômeros geralmente simples.

Larva alongada, cilíndrica (verme-arame) ou achatada, fortemente esclerosada; sutura frontal presente; labro fundido à fronte formando nasal mediano e lobos paranasais; com ou sem estemas; maxilas e lábio unidos formando o complexo maxilolabial; segmento IX com ou sem urogonfos fixos; segmento X ventral.

Os adultos são primariamente noturnos e voam muito bem. Podem ser encontrados sobre ou sob plantas, sob pedras, na serapilheira, embaixo de casca ou de troncos caídos. As espécies noturnas são atraídas pela luz. As espécies diurnas são encontradas sobre flores, folhagens, grama e troncos e, quando ameaçadas, se deixam cair no solo para evitar captura. Os adultos possuem articulação perfeita do protórax com o resto do corpo, mas em repouso as partes ficam firmemente encaixadas. A flexibilidade da conexão entre o protórax (através do processo prosternal) e mesotórax (pela fosseta mesosternal) permite o salto quando colocados de costas. Durante esse processo, o corpo é mantido arqueado com as antenas e pernas fortemente aderidas ao corpo e, em um movimento brusco, endireitam o corpo, saltando no ar e caindo no solo na posição correta. Durante o movimento, emitem um "clic" característico, resultante do forte encaixe do processo prosternal na fosseta mesosternal.



Figuras 31.241-242. Artematopodidae, vd. **241**, *Artematopus discoidalis* Pic; **242,** *Artematopus* sp. (Artematopodinae).

Há várias espécies bioluminescentes, com duas vesículas próximas aos ângulos posteriores do pronoto e às vezes uma ventral entre o tórax e o abdômen, visível apenas durante o voo. São as espécies conhecidas como vaga-lumes e emitem luz verde-azulada pelos órgãos luminescentes do protórax e do abdômen.

Algumas espécies de Agrypnini (Agrypninae) possuem suturas pleurosternais sulcadas formando bolsas para alojar as antenas embaixo do hipômero; também podem ter sulcos para receber os tarsos no hipômero ou metaventrito.

Nas formas luminescente, larvas e pupas também emitem luz. As larvas podem ser confundidas com as de Tenebrionidae, mas não possuem labro distinto. Larvas de Cardiophorinae têm segmentação secundária nos segmentos I a VIII dando a impressão de três segmentos para cada segmento verdadeiro.

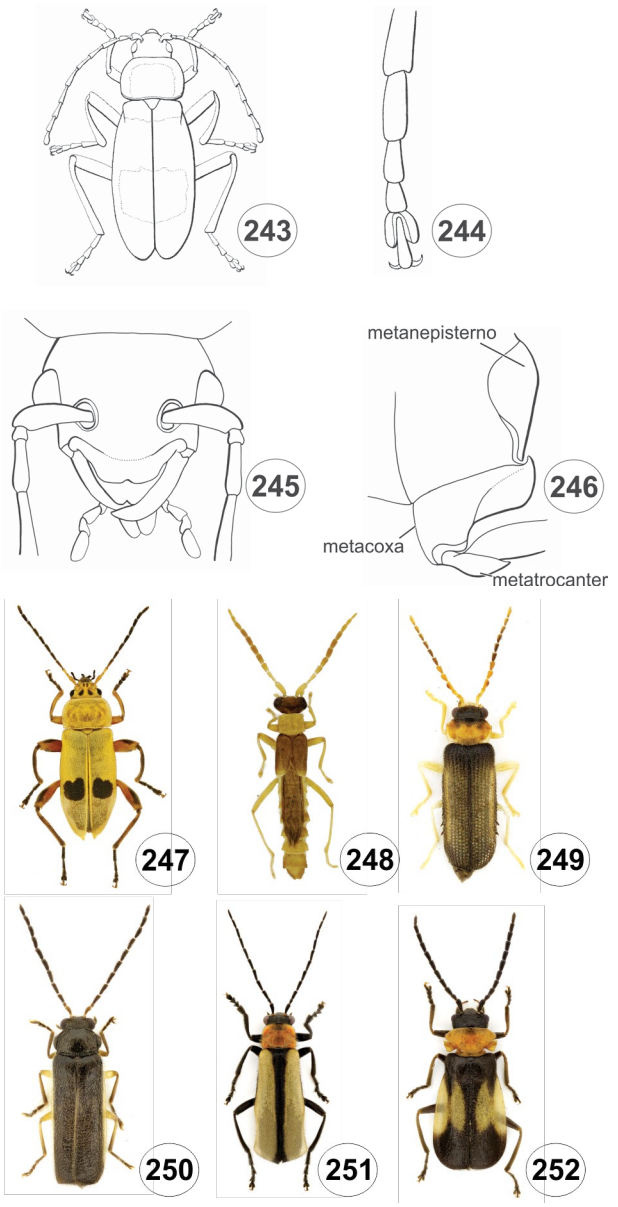
As larvas vivem no solo, folhiço, sob casca de tronco, em raízes de plantas e dentro de cupinzeiros. Geralmente são predadoras ou se alimentam de madeira em decomposição, raízes e tubérculos e a digestão é extraoral. Algumas espécies ocorrem em grande número e são importantes pragas da agricultura, principalmente nas regiões temperadas. O desenvolvimento larval geralmente leva até três anos, embora algumas espécies possam completar seu ciclo em menos tempo.

Está dividida em 19 subfamílias (Kundrata *et al.* 2018; Bi *et al.* 2019), oito delas (com *) com registros para o Brasil: Agrypninae*, Campyloxeninae, Cardiophorinae*, Dendrometrinae*, Elaterinae*, Eudicronychinae, Hemiopinae, Lissominae*, Morostominae, Negastriinae, Oestodinae, Parablacinae, Physodactylinae*, Plastocerinae*, Pityobiinae, Subprotelaterinae, Synopyrophorinae, Tetralobinae e Thylacosterninae*. Referências: Hayek (1973), Costa (1975), Stibick (1979), Golbach (1994), Wells (2003), Casari (2008, 2013, 2017), Kundrata & Bocak (2011, 2019), Rosa (2014), Barbosa (2016), Douglas (2017), Kundrata *et al.* (2018, 2019c) e Bi *et al.* (2019).

Chave para subfamílias com registros para o Brasil

1. Abdômen com 5 ventritos **2**
— Abdômen com 6 ventritos ..... **Plastocerinae**

2(**1**). Processo prosternal curto; antena inserida internamente na fronte; sutura pleurosternal geralmente com sulco profundo para recebimento da antena; tegumento relativamente mole **3**
— Processo prosternal geralmente longo; antena não inserida na fronte; sutura pleurosternal sem sulco profundo para recebimento da antena; tegumento fortemente esclerosado **4**



Figuras 31.243-252. Cantharidae. **243-246**, *Chauliognathus opacipennis* Pic (Chauliognathinae); **243**, vd; **244**, tarso, vd; **245**, cabeça, vd; **246**, coxa e trocanter metatorácico; **247-248**, Chauliognathinae, vd; **247,** *Chauliognathus binotaticeps* Pic; **248,** *Lobetus lemoulti* Pic; **249-250**, Dysmorphocerinae, vd; **249,** *Oontelus* sp.; **250,** *Plectonotum laterale* Pic; **251-252**, Silinae, vd; **251,** *Discodon cinctum* (Laporte de Castelnau); **252,** *Silis laeta* Blanchard.

Figura 31.253. Cerophytidae, *Phytocerum ingens* Costa, Vanin, Lawrence & Ide, vd.

3(**2**). Corpo achatado; antena levemente serrada; tegumento liso e brilhante; cabeça prognata; sutura pleurosternal com sulco profundo para recebimento da antena. (Figs 31.276–277, 292) ..... **Lissominae**

— Corpo cilíndrico; antena flabelada; tegumento geralmente tuberculado; cabeça hipognata (Figs 31.282–284, 294–295) ..... **Thylacosterninae**

4(**2**). Garras tarsais (Fig. 31.255) com uma ou várias cerdas basais. (Figs 31.254, 256–261, 285–288) ..... **Agrypninae**

— Garras tarsais sem cerdas basais 5

5(**4**). Pernas fossoriais; processo prosternal fortemente curvado para dentro; mandíbulas longas e proeminentes. (Figs 31.278–280, 293) ..... **Physodactylinae**

— Pernas não fossoriais; processo prosternal de forma diferente; mandíbula de tamanho moderado, não proeminente **6**

6(**5**). Escutelo geralmente cordiforme; carena lateral do protórax incompleta; processo prosternal estreito e encurtado. (Figs 31.262–268, 289) ..... **Cardiophorinae**

— Escutelo não cordiforme; carena lateral do protórax completa; processo prosternal diferente do acima. **7**

7(**6**). Bordos da fosseta mesosternal declives; mesoventrito separado do metaventrito; mesocoxas distantes; tarsômeros geralmente dilatados ou lamelados (Figs 31.273–275, 291) .... **Elaterinae**

— Bordos da fosseta mesosternal horizontal ou declives; meso e metaventrito fundidos ou não atrás da fosseta mesoventral; tarsômeros simples ou lobados (Figs 31.269–272, 290) ..... **Dendrometrinae**

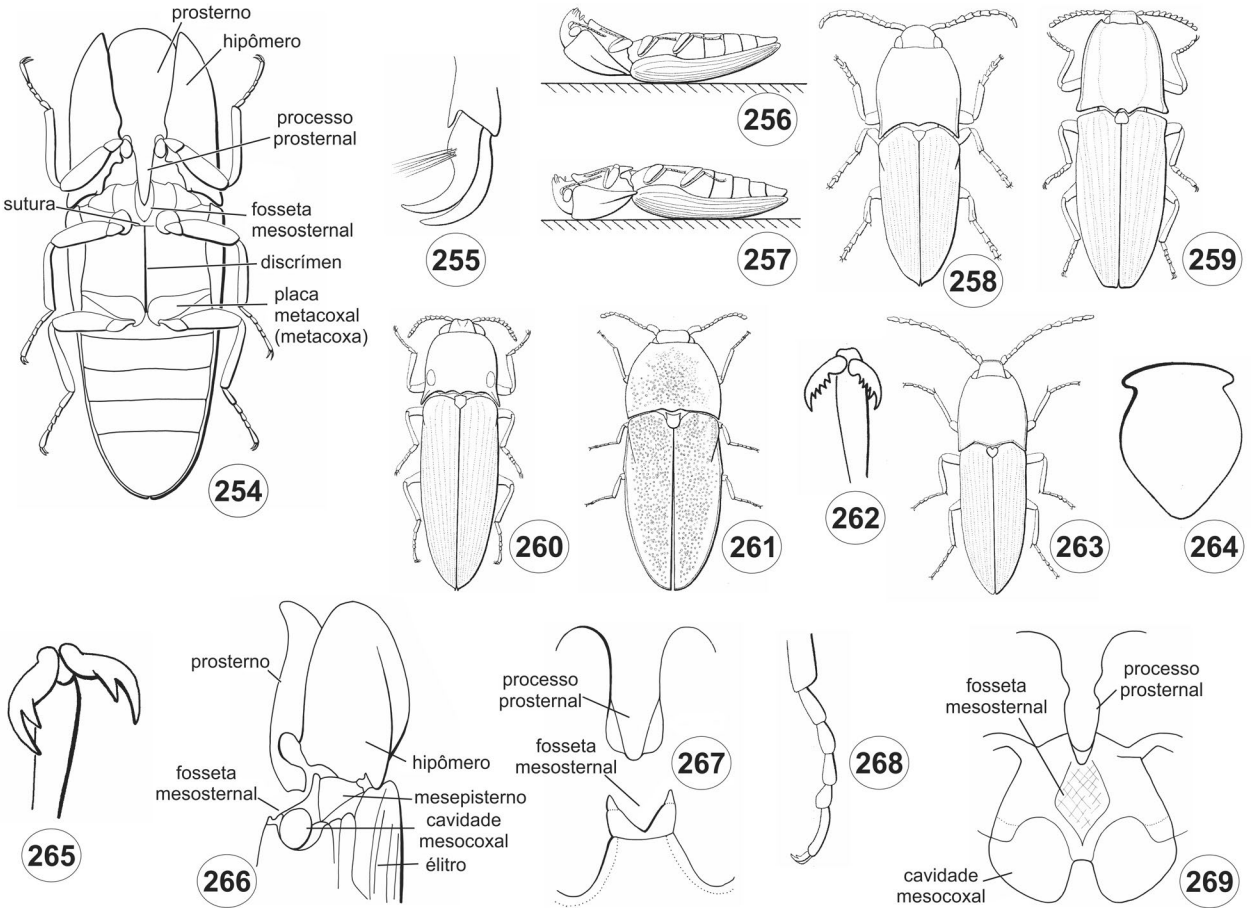
Subfamílias que ocorrem no Brasil.

Agrypninae (Figs 31.254–261, 285–288). O adulto apresenta uma ou mais cerdas inseridas no lado externo de cada garra tarsal e asa membranosa sem célula anal. A larva é achatada dorso-ventralmente. Inclui Agrypnini, Anaissini, Euplinthini (Cleidecostina (=Heligmini; Compsoplinthina e Euplinthina)), Drilini, Hemirhipini (Hemirhipina e Tetrigusina), Oophorini (=Monocrepidiini), Platycrepidiini, Pseudomelanactini e Pyrophorini (Hapsodrilina Nyctophyxina e Pyrophorina), entre as quais alguns grupos apresentam formas bioluminescentes e neotênicas.

Cardiophorinae (Figs 31.262–268, 289). Os adultos são reconhecidos pela presença de cavidade mesocoxal fechada lateralmente, processo prosternal curto e com ápice truncado, escutelo cordiforme e carena lateral do pronoto incompleta ou ausente. A larva é única dentro da família, com corpo cilíndrico, vermiforme, com segmentos abdominais I–VII formados, cada um por 3 anéis subiguais.

Dendrometrinae (Figs 31.269–272, 290). Caracterizada especialmente pela fusão do meso e metaventritos. As larvas são achatadas. Inclui 10 tribos, Dendrometrini (Denticollina e Hemicrepidiina), Hypnoidini e Semiotini ocorrem no Brasil.

Elaterinae (Figs 31.273–275, 291). Adultos geralmente apresentam cabeça globular e defletida e tarsômeros com ou sem lamelas embaixo. Larva geralmente cilíndrica. Inclui 12 tribos das quais 7 ocorrem no Brasil: Agriotini (Agriotina e Cardiorhinina), Ampedini, Dicrepidiini, Elaterini, Megapenthini, Physorhinini e Pomachiliini.



Figuras 31.254-269. Elateridae. **254-262**, Agrypninae. **254**, vv; **255**, garras; **256-257**, processo do salto; **258**, *Heteroderes* sp. (Oophorini), vd; **259**, *Chalcolepidius zonatus* Eschscholtz (Hemirhipini), vd; **260**, *Pyrophorus divergens* Eschscholtz (Pyrophorini), vd; **261**, *Dilobitarsus abbreviatus* Candèze (Agrypnini), vd; **262**, *Aptopus* sp. (Cardiophorinae), garras; **263-268,** Cardiophorinae, *Horistonotus* sp.; **263**, vd; **264**, escutelo; **265**, garras; **266**, tórax, vl; **267**, processo prosternal e fosseta mesosternal, vv; **268**, tarso; **269**, Dendrometrinae, *Cylindroderus indutus* Candèze, processo prosternal e fosseta mesosternal, vv.

Lissominae (Figs 31.276–277, 292). Apresentam corpo brilhante e geralmente antenas, quando em repouso, recebidas em sulcos prosternais. No Brasil ocorre *Drapetes* Dejean, *Hypochaetes* Bonvouloir, *Lissomus* Dalman e *Paradrapetes* Schwarz. *Drapetes* e *Lissomus* já fizeram parte de Throscidae.

Physodactylinae (Figs 31.278–280, 293). Adultos apresentam mandíbulas falciformes (pelo menos em um sexo) e pernas posteriores escavadoras. A larva é desconhecida.

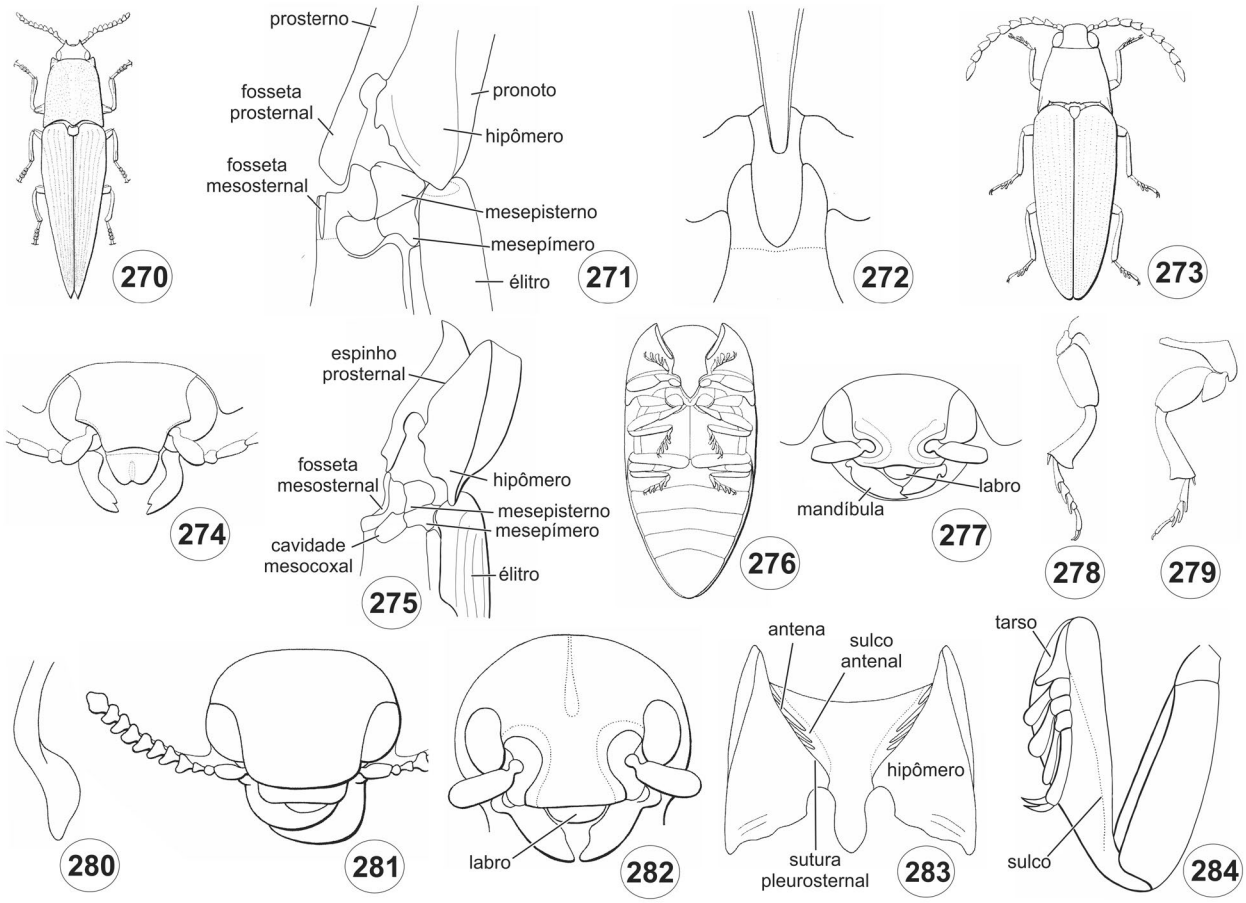
Plastocerinae. Já foi considerada família de Elateroidea, possui abdômen com 6 ventritos.

Thylacosterninae (Figs 31.282–284, 294–295). Esta subfamília já pertenceu às famílias Eucnemidae e Throscidae. Inclui *Balgus schnusei* (Heller), a única espécie conhecida dessa subfamília que emite luz.

Eucnemidae (= Melasidae; inclui Perothopidae, Phylloceridae) (Figs 31.301–303). Assemelham-se aos elaterídeos na forma do protórax e na posse de mecanismo de salto, mas diferem especialmente pelo labro escondido embaixo do clípeo, todos os ventritos conatos e antenas geralmente recebidas em sulcos. Não têm a mesma facilidade de movimentação do protórax dos elaterídeos, o que os impede de saltar com a mesma eficiência. Comprimento: 2–40 mm. Corpo compacto; alongado, em geral levemente convexo, com pubescência fina, curta e esparsa; coloração de castanha a castanho-escura; inserções antenais expostas; antena geralmente com 11 antenômeros (12 em machos de *Phyllocerus* Lepeletier & Serville), de moniliforme a flabelada, às vezes incrassada ou clavada; escapo inflado e pedicelo minúsculo; labro parcialmente visível ou encoberto pelo clípeo; tarso pentâmeros; tarsômeros simples ou I–IV densamente pubescentes embaixo ou lobados; garra simples ou denteada na base; ventritos I–IV geralmente com comprimento semelhante, e V mais longo.

Larva alongada, cilíndrica ou subcilíndrica, paralela lateralmente; superfície macia ou bem esclerosada; coloração de esbranquiçada a amarelada com cabeça e ápice do abdômen mais escuros; ápodas; cabeça achatada formando uma placa esclerosada e serrada; mandíbula geralmente totalmente fundida à cápsula cefálica, móveis ou opostas.

A biologia dos adultos é pouco conhecida. São excelentes voadores e ativos ao entardecer na primavera e verão, quando podem ser coletados com batedor ou rede entomológica. Todas as espécies têm mecanismo de salto, mas muitas não podem saltar. A maioria dos adultos têm antenas longas, usadas para auxiliar o inseto a endireitar-se, quando cai de costas, mas parece que muitos deles perderam essa habilidade. As larvas da maioria das espécies são encontradas em madeira dura de troncos caídos, alimentando-se de fungos. A digestão é extraoral. Larvas em



Figuras 31.270-284. Elateridae. **270-272,** Dendrometrinae, *Semiotus intermedius* (Herbst); **270**, vd; **271**, tórax, vl; **272**, processo prosternal e fosseta mesosternal, vv; **273**, Elaterinae, *Anoplischius boraceiensis* Casari-Chen & Costa, vd; **274-275,** Elaterinae, *Cardiorhinus* sp.; **274**, cabeça, vf; **275**, tórax, vl; **276-277,** Lissominae, *Lissomus* sp.; **276**, vv; **277**, cabeça, vf; **278-281,** Physodactylinae, *Physodactylus* sp.; **278-279**, pernas protorácica e metatorácica; **280**, ápice do processo prosternal; **281**, cabeça, vf; **282-284,** Thylacosterninae, *Balgus* sp.; **282**, cabeça, vf; **283**, protórax, vv; **284**, perna protorácica.

estágio pré-pupal encontram-se dobradas em forma de V em câmaras na madeira.

Está dividida em dez subfamílias, das quais cinco (com *) ocorrem no Brasil: Anischinae*, Eucneminae*, Macraulacinae* (Figs 31.296–301), Melasinae* (Fig. 31.303), Palaeoxeninae, Perothopinae, Phlegoninae*, Phyllocerinae, Pseudomeninae e Schizophilinae. Referências: Muona (1993, 1995), Lawrence *et al.* (2007) e Muona & Teräväinen (2020).

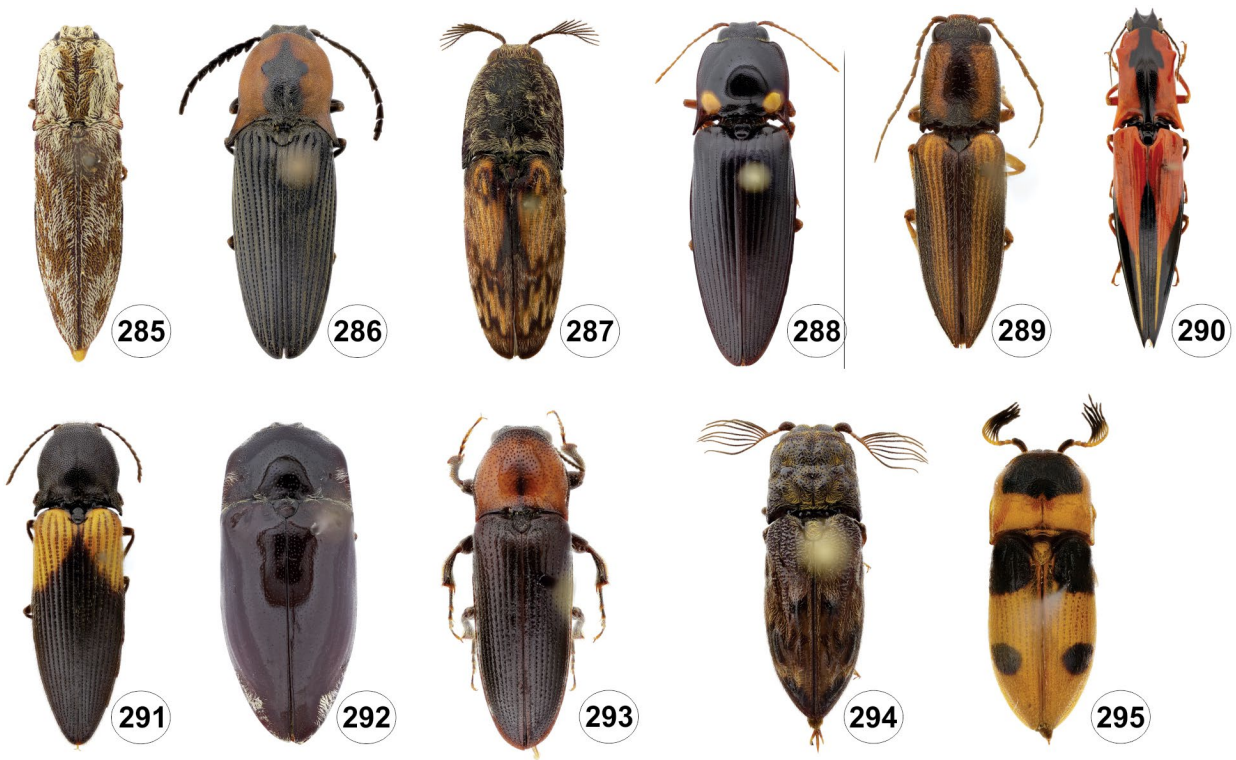
Jurasaidae (Fig. 31.304). Comprimento: 2,5–4,0 mm. Macho com corpo mole; sutura frontoclipeal ausente; labro livre; inserções antenais visíveis de cima; antena filiforme com 11 antenômeros; mandíbula falcada, com um dente; cardo, estipe, gálea e lacínia indistintos; suturas gulares separadas; pronoto mais largo que longo, mais estreito que élitros na base; processo prosternal curto, não se estende além das coxas; cavidades procoxais abertas interna e externamente, separadas pelo processo prosternal; esporões tibiais longos; tarsos 5-5-5; élitros macios, irregularmente pontuado; asa mais longa que élitro, dobrada longitudinalmente e escondendo o abdômen na posição de repouso; abdômen com 5 ventritos; esternito IX com ápice bilobado, densamente piloso; edeago trilobado e não inteiramente retráctil no abdômen.

Fêmea com corpo alongado, sem asas, com variado grau de neotenia mas sempre com pelo menos meso/metatórax e abdômen semelhante a larva (com oóporo na margem posterior do esternito VIII); perna curta com garras pares; oóporo com valvas semelhante a lobo membranoso, cada uma com uma placa esclerosada.

Larva. Corpo creme ou branco-leitoso, cilíndrico com poucas cerdas; cabeça esclerosada, em forma de cigarra; sutura epicranial e endocarena ausentes; clípeo-labro triangular; gula, maxilas e lábio fundidos um ao outro e à cápsula cefálica ventralmente; parte anterior do lábio projetada com um par de canais dorsalmente, encaixando-se na metade apical das mandíbulas pontiagudas, formando como que um bico; perna com 5 segmentos; pretarso glabro.

Está representada por seis espécies e dois gêneros, *Jurasai* Rosa *et al.* e *Tujamita* Rosa *et al.*, todas do Brasil. Referências: Rosa *et al.* (2020a, b), Roza (2021) e Biffi *et al.* (2021).

Lampyridae (Figs 31.305–312). Nomes populares: caga-fogo, caga-lume, cudelume, esmeraldina, lumeeiro, luze-luze, luzecu, mosca-de-fogo, tec-tec, tem-tem, vaga-lume. São facilmente reconhecidos pelo tegumento mole, pronoto geralmente cobrindo os olhos e pela emissão de lampejos luminosos à noite. Adultos da subfamília Chespiritoinae (do México) não emitem luz. As larvas emitem luz intermitente, especialmente ao anoitecer. Comprimento: 3–43 mm. Corpo alongado ou oval-alongado, levemente achatado; cabeça total ou parcialmente coberta pelo pronoto;



Figuras 31.285-295. Elateridae, vd. **285-288,** Agrypninae; **285,** *Dilobitarsus quadrituberculatus* Candèze; **286,** *Monocrepidius geminatus* (Germar); **287,** *Pherhimius fascicularis* (Fabricius); **288,** *Pyrearinus janus* (Herbst); **289,** Cardiophorinae, *Triplonychus plagiatus* Erichson; **290,** Dendrometrinae, *Semiotus sanguinicollis* Blanchard; **291,** Elaterinae, *Cardiorhinus pullatus* Candèze; **292,** Lissominae, *Lissomus* sp.; **293,** Physodactilinae, *Physodactylus niger* Feutiaux; **294-295**, Thylacosterninae, **294,** *Balgus tuberculosus* (Dalman); **295,** *Pterotarsus bimaculatus* Laporte de Castelnau.

coloração variada, negra, castanha, castanho-avermelhada, castanho-clara ou amarelada; pronoto primariamente amarelo e élitros castanho-escuros; geralmente com manchas amarelas, avermelhadas ou negras; antena filiforme a serrada, pectinada, flabelada, biflabelada ou raramente capitada; margem anterior do pronoto arredondada; abdômen hologastro em muitos machos, geralmente com 7–8 ventritos; órgãos bioluminescentes em um ou ambos os sexos, geralmente nos ventritos V, VI e VII.

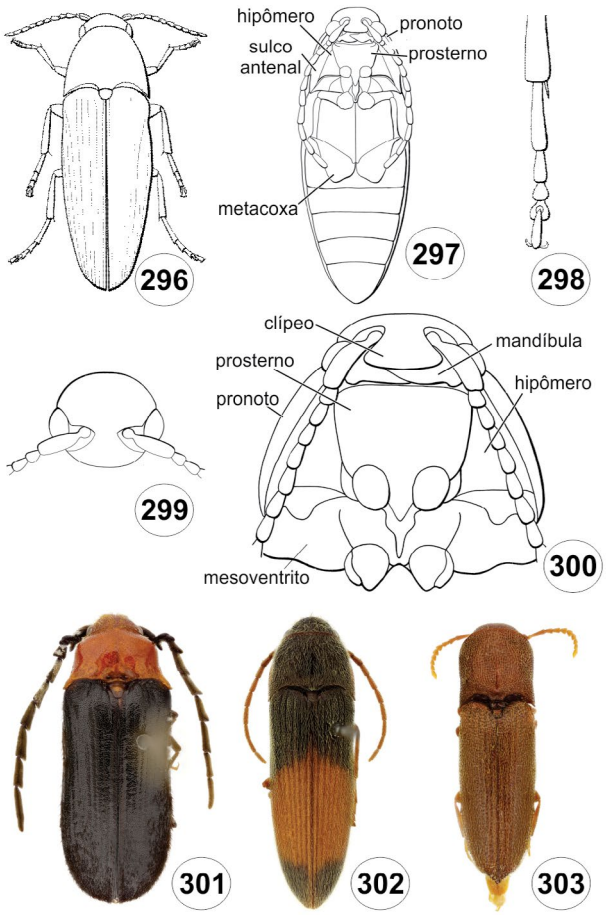
Larva onisciforme, fusiforme ou subparalela, achatada com cabeça estreita, geralmente encoberta pelo protórax; tegumento esclerosado e pigmentado; cabeça prognata; sutura epicranial geralmente presente; labro fundido à cápsula cefálica; mandíbula falcada com canal interno (da base ao ápice da mandíbula); segmento X reduzido e ventral.

A maioria dos adultos é alada, de corpo mole; fêmeas de algumas espécies possuem asas reduzidas ou são larviformes. Larvas e adultos possuem órgãos luminescentes que produzem lampejos de luz, utilizados na atração sexual e, às vezes, para atrair presas. Muitas espécies são ativas à noite e usam a luminescência como sinal sexual; as diurnas usam feromônios. O padrão de emissão de luz dos adultos é muito variável e pode ser usado para identificar as espécies durante o voo. Geralmente se alimentam de outros insetos ou de néctar. As larvas geralmente vivem em lugares encharcados, como solo, raízes, sob casca e pedras, e são ativas à noite. São predadoras de caramujos, lesmas, diplópodes, lagartas e outros invertebrados. Com suas mandíbulas falciformes, injetam substância paralisante e enzimas digestivas na presa, que é digerida extraoralmente; as larvas ingerem apenas líquido. As larvas emitem luz, geralmente ao anoitecer, a partir de órgãos no oitavo segmento abdominal. Chave para gêneros do mundo: Martin *et al.* (2020). A classificação dos gêneros em subfamílias é controversa devido à má definição dos limites morfológicos das subfamílias. Alguns gêneros permanecem classificados como *incertae sedis*.

Está dividida em doze subfamílias, cinco (com *) das quais com registros para o Brasil: Amydetinae* (Fig. 31.307), Cheguevariinae, Chespiritoinae, Cladodinae*, Cyphonocerinae, Lamprohizinae, Lampyrinae* (Figs 31.305–306, 308–310), Luciolinae, Ototretinae, Photurinae* (Fig. 31.311), Psilocladinae* (Fig. 31.312) e Pterotinae. Referências: McDermott (1964, 1966), Silveira & Mermudes (2014a, b), Silveira *et al.* (2016, 2020), Martin *et al.* (2019, 2020), Ferreira *et al.* (2020) e Vaz *et al.* (2020a, b).

Lycidae (Figs 31.313–319). Caracterizados especialmente pelo corpo relativamente mole, cabeça parcialmente coberta pelo pronoto, abdômen com sete (fêmeas) ou oito (machos) ventritos, mesocoxas separadas e pró e mesotrocanteres intersticiais (Figs 31.315–318).

Comprimento: 3–25 mm (algumas fêmeas larviformes, acima de 80 mm). Corpo estreito, pronoto mais estreito que élitros, com extremidade anterior proeminente; coxas separadas, trocanter obliquamente preso ao fêmur, tarsômeros II–IV geralmente com lamelas membranosas; élitros paralelos ou expandidos além das margens laterais do abdômen, geralmente com cristas longitudinais ou reticulados; aparência macia, coriácea; coberto por cerdas finas. Geralmente com coloração aposemática, envolvendo várias combinações de amarelo, avermelhado e



Figuras 31.296-303. Eucnemidae, **296-302,** Macraulacinae; **296-297**, *Fornax* sp., vd, vv; **298-300**, *Plesiofornax gravis* (Bonvouloir); **298**, tarso; **299**, cabeça, vf; **300**, cabeça e tórax, vv; **301,** *Ceratogonys spinicorne* (Fabricius), vd; **302,** *Fornax foersteri* Cobos, vd; **303,** Melasinae, *Arrhipis* sp., vd.

negro. Algumas espécies que não ocorrem no Brasil apresentam fêmeas larviformes, semelhantes a trilobita.

Larva campodeiforme, achatada; cabeça prognata, parcialmente retraída no protórax; labro fundido à fronte; mandíbulas falciformes, não opostas e divididas longitudinalmente, dando a aparência de dois pares; segmento IX com um par de urogonfos fixos ou ausente; segmento X reduzido e ventral; digestão extraoral. Geralmente são encontradas sob ou sobre casca ou troncos caídos; a maioria se alimenta de material mole ou líquidos associados à madeira apodrecida, apesar de alguns autores as considerarem predadoras. Alguns grupos possuem fêmeas larviformes.

Os adultos geralmente são ativos durante o dia e abundantes sobre folhas e flores, onde muitas espécies se alimentam de pólen e néctar. Algumas espécies têm colorido aposemático, imitando o tipo cromático de outros insetos. A biologia é pouco conhecida e vários autores discordam sobre suas preferências alimentares. Os adultos aparentam ter vida curta. Várias espécies são gregárias em um dos estágios e os adultos podem servir como modelo de complexos miméticos. Tanto larvas quanto adultos não são palatáveis e possuem colorido aposemático. Algumas espécies de *Calopteron* Guérin-Méneville têm um tipo cromático que imita insetos de outras ordens, como algumas mariposas Arctiinae.

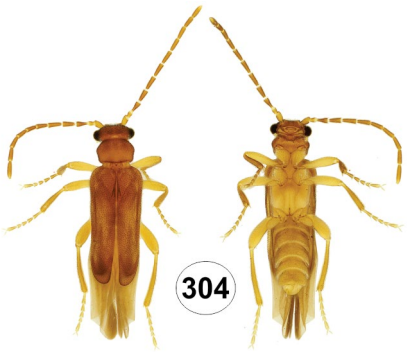
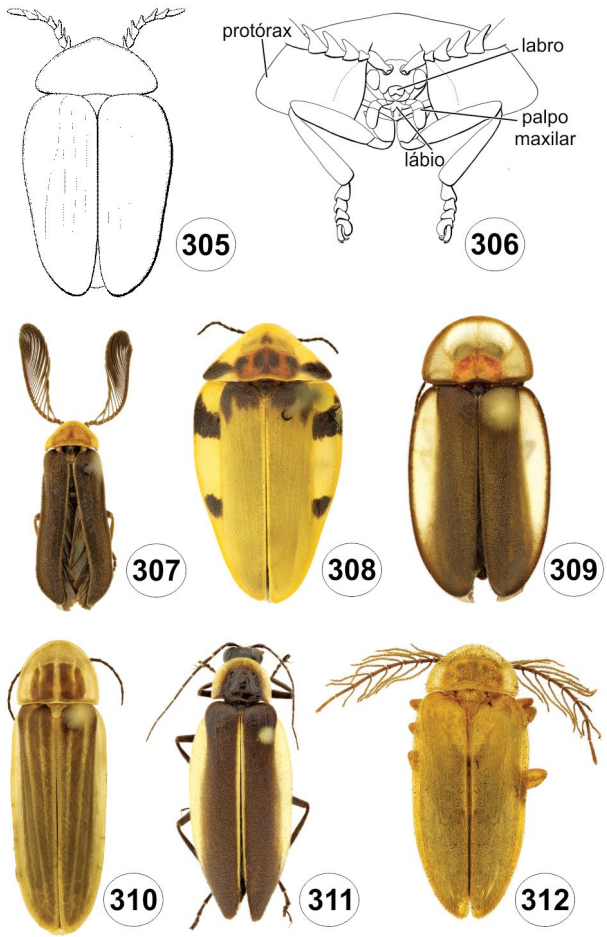


Figura 31.304. Jurasaidae, *Jurasai digitusdei* Rosa *et al.*, 2020, macho, vd, vv.

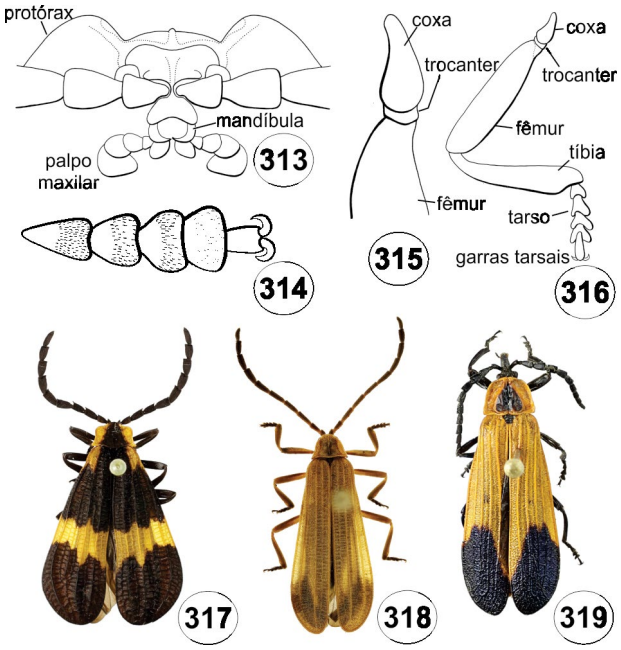


Figuras 31.305-312. Lampyridae. **305-306**, Lampyrinae, *Lucio castelnaui* Kirsch; **305,** vd; **306**, cabeça e protórax, vf; **307,** Amydetinae, *Amydetes* sp., vd; **308-310**, Lampyrinae, vd; **308,** *Aspisoma sticticum* (Gemminger); **309,** *Cratomorphus besckei* Olivier; **310,** *Macrolampis omissa* (Olivier); **311,** Photurinae, *Pyrogaster* sp.; **312,** Psilocladinae, *Psilocladus* sp.

Mimetismo com outros coleópteros inclui alguns clerídeos e vários cerambicídeos.

Está dividida em seis subfamílias: Ateliinae, Dexorinae, Dictyopterinae, Libnetinae, Lycinae e Lyropaeinae. Apenas Lycinae ocorre no Brasil. Referências: Bocák & Bocáková (1989, 2008), Nascimento & Bocáková (2010a, b, 2012, 2017), Bocáková *et al.* (2012a), Nascimento (2013) e Ferreira (2016a, b).

Omethidae (inclui Telegeusinae e Penicillophorinae). Comprimento: 2,5–8 mm. Corpo alongado, mais ou menos paralelo



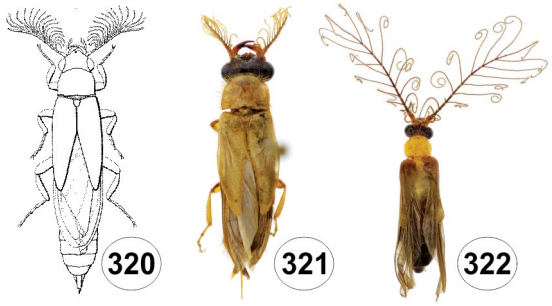
Figuras 31.313-319. Lycidae, Lycinae. **305-312**. *Calopteron brasiliense* Laporte de Castelnau; **313**, cabeça e protórax, vf; **314**, protarso, vv; **315**, protrocanter (intersticial); **316**, perna protorácica; **317,** *Calopteron* sp.; vd; **318,** *Calopteron* sp., vd; **319,** *Macrolygistopterus* sp., vd.

lateralmente e achatado. Coberto por cerdas eretas ou suberetas. Cabeça mais longa que larga, mais longa que o pronoto; região frontal abruptamente declive anteriormente; olhos proeminentes, amplamente separados; inserções antenais levemente elevadas, separadas e expostas dorsalmente; sutura frontoclipeal ausente; labro livre, trilobado anteriormente; antena com 11 antenômeros, geralmente moniliforme (fortemente serrada ou pectinada em *Pseudotelegeusis* Wittmer); mandíbula longa, delgada, curvada e aguda, com canal aberto mesialmente; palpo maxilar com 4 palpômeros, palpômero apical mais longo que os basais combinados, levemente achatados e densamente cobertos por cerdas bifurcadas especializadas; élitros mais largos que o protórax, irregularmente pontuados; ápices independentemente arredondados, expondo vários tergitos abdominais; pernas delgadas; esporões tibiais bem desenvolvidos; tarsos pentâmeros; tarsômeros simples; garra tarsal mais ou menos serrada e pectinada.

Machos são frequentemente coletados à luz ou armadilha de interceptação de voo, mas nada se conhece da biologia das fêmeas e as larvas são desconhecidas.

Está dividida em duas subfamílias, Omethinae e Telegeusinae. Apenas a última está registrada no Brasil, cujos táxons encontram-se em estudo. Referências: Crowson (1972), Kundrata *et al.* (2014) e Roza *et al.* (2019).

Phengodidae (Figs 31.320–322). Nomes populares: bonde-elétrico, caga-fogo, caga-lume, cudelume, esmeraldina, fere-lume, lumeeiro, luze-luze, luzeco, mosca-de-fogo, tec-tec, tem-tem, vaga-lume. Os machos são facilmente identificados pelo corpo mole e élitros geralmente curtos, antenas com 10–12 antenômeros pectinados ou biflabelados, olhos grandes e convexos; as fêmeas são larviformes. São luminescentes em todas as fases do ciclo de vida (ovo maduro, larvas, pupa e adulto). Comprimento do macho: 6–30 mm. Tegumento macio, pouco esclerosado;



Figuras 31.320-322. Phengodidae, macho, vd. **320-321,** Mastinocerinae **320**, *Phrixothrix hirtus* Olivier; **321,** *Phrixothrix tiemanni* Wittmer; **322,** Phengodinae, *Phengodes bipennifera* Gorham.

alongado, achatado dorso-ventralmente; corpo ligeiramente castanho-amarelado; cabeça geralmente castanho-escura ou negra, pronoto amarelado, élitros enegrecidos ou de castanho-claros a escuros; pubescência curta, densa e ereta; labro livre ou fundido à fronte; antena geralmente com 12 antenômeros, ocasionalmente 10 ou 11, de serrada a bipectinada ou plumosa; élitro encurtado em grau variável, com porção distal lobada ou acuminada; tarsos pentâmeros, simples ou tarsômeros III–IV com lamela ventral; garra simples ou denteada; 8 ventritos livres.

Fêmea larviforme, semelhante à larva exceto principalmente por apresentar espiráculos anulares, esternito IX com ooporo transverso e abertura anal com duas lamelas transversas, escuras e esclerosadas.

Larva ortosomática, tegumento moderadamente esclerosado; coloração de creme, laranja, amarelo ou vermelho a negra; cabeça prognata; sutura epicranial ausente; um estema cada lado; labro fundido à fronte; mandíbula falciforme, sulcada dorsalmente; segmento X reduzido e ventral, provavelmente agindo como proleg.

As larvas são encontradas na serapilheira ou no solo. São predadoras e, juntamente com as fêmeas larviformes, alimentam-se principalmente de diplópodes. Injetam substância paralisante e enzimas em suas presas.

A pupa fêmea também é larviforme e, assim como a fêmea (larviforme), são capazes de locomover-se e emitir luz. Nas fêmeas larviformes e nas larvas, os órgãos luminescentes estão distribuídos na cabeça e ao longo do corpo como órgãos laterais verde-amarelados ou vermelhos. Os machos são atraídos à distância por feromônios e nas proximidades pelos órgãos luminescentes da fêmea (Tiemman 1967; Lloyd 1971, 1979). Em *Phengodes* Illiger e *Zarhipis* LeConte, os machos são fracamente luminescentes, mas, em *Phrixotrix* Olivier, são muito luminescentes e possivelmente usam a luz para se comunicar com a fêmea.

Está dividida em três subfamílias, sendo que duas (com *) ocorrem no Brasil: Cydistinae, Mastinocerinae* (Figs 31.320–321) e Phengodinae* (Fig. 31.322). Referências: Tiemman (1967), Lloyd (1971, 1979), Costa *et al.* (1999a), Zaragoza-Caballero & Pérez-Hernández (2014), Kundrata *et al.* (2019a) e Roza & Mermudes (2020).

Throscidae (= Trixagidae) (Fig. 31.323). São caracterizados especialmente pela forma oblonga, cabeça defletida, pronoto encaixado na base dos élitros e antena capitada. Possuem mecanismo de salto envolvendo a projeção prosternal e a cavidade me-

Figura 31.323. Throscidae, *Aulonothroscus* sp., vd.

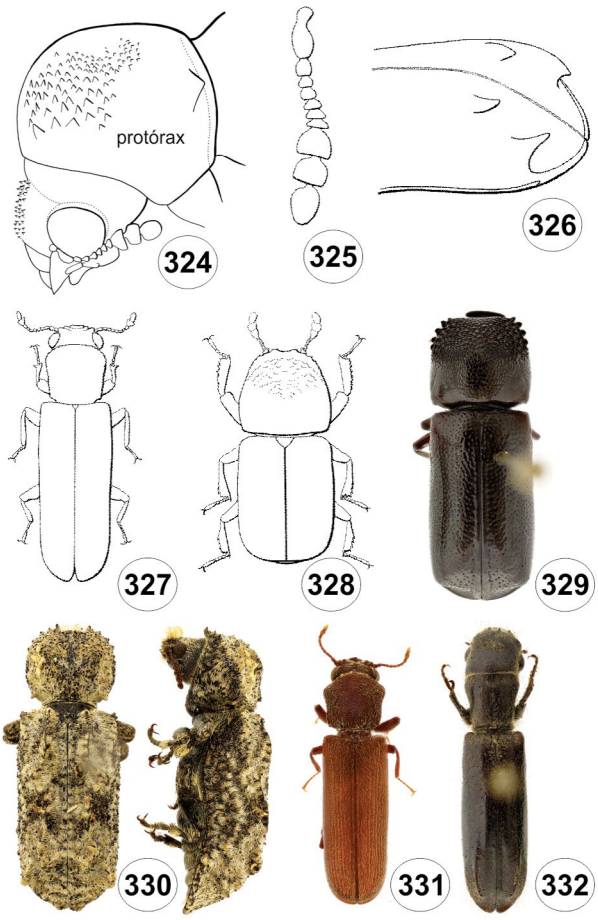
sosternal. Comprimento: 1–5 mm. Corpo oblongo, compacto; ligeiramente achatado ou raramente subcilíndrico; coloração de castanho-avermelhada a negra; pubescência fina, subereta. Antena geralmente com 11 antenômeros e clava assimétrica com 2–5 antenômeros; pronoto não mais estreito que a base dos élitros, geralmente mais largo posteriormente; carena lateral do pronoto geralmente incompleta; margem posterior encaixando-se firmemente contra os élitros; sutura pleurosternal completa, aberta anteriormente formando sulco antenal; hipômero escavado atrás dos sulcos antenais para receber o profêmur; placas metacoxais contíguas; abdômen com 5 ventritos conatos, geralmente com impressões pares transversas para alojar as pernas.

Larva alongada, mais larga no meio, levemente pigmentada e macia, de branca a amarelada exceto a cabeça, escura; cabeça prognata e protraída; sutura epicranial ausente; mandíbulas não opostas; complexo maxilolabial presente; perna anterior mais desenvolvida; tergito IX com urogonfo pequeno, semelhante a dente, ou ausente; segmento X reduzido e apical.

No Brasil, ocorrem *Aulonothroscus* Horn e *Cryptophthalma* Cobos. A biologia é pouco conhecida e as larvas são desconhecidas para o Brasil; em outras regiões, vivem em madeira apodrecida ou solo úmido embaixo de folhiço; a digestão é extraoral e provavelmente se alimentam de sucos extraídos de micorrizas. Os adultos alimentam-se de pólen e bolor e geralmente são capturados com armadilhas luminosas ou redes. Voam ao entardecer e são encontrados sobre flores, na serapilheira perto de madeira apodrecida e várias folhagens. Compartilham com os Elateridae e Eucnemidae a habilidade de saltar, pela articulação rápida do protórax e mesotórax contra o substrato. Referências: Cobos (1963) e Muona (2019).

Série Bostrichiformia. Uma potencial autapomorfia para Bostrichiformia é a cabeça larval globular e hipognata (Beutel 1996), convertida em uma cabeça mais alongada e retraída na maioria dos Bostrichidae e alguns Ptinidae. Excluindo Dermestidae, o corpo larval é vermiforme em forma de C, ápice do abdômen formado por segmento IX alargado e arredondado e ausência do segmento X. Inclui Bostrichoidea. Referências: Beutel (1996) e Zahradník & Háva (2014).

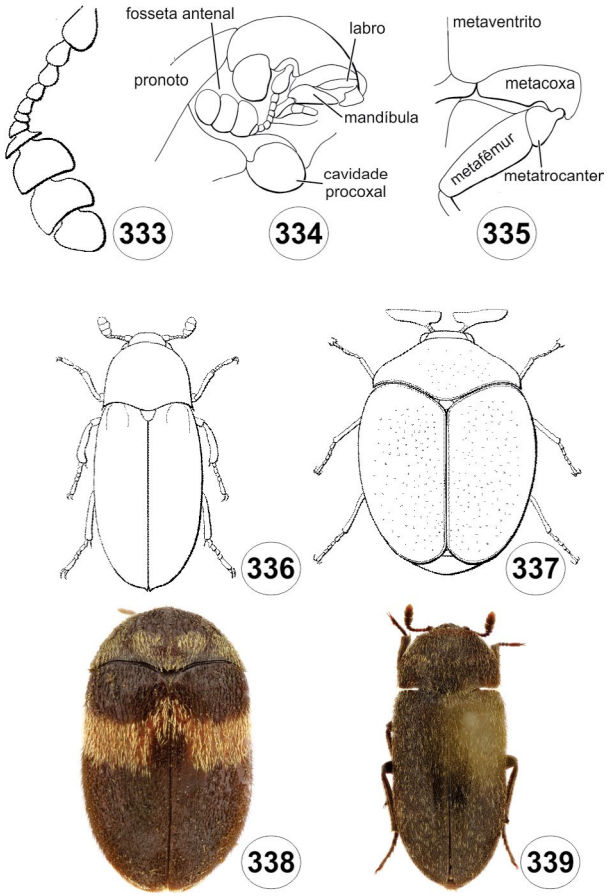
Superfamília Bostrichoidea. Inclui quatro famílias, Bostrichidae, Dermestidae, Ptiniidae e Endecatomidae, das quais apenas a última não ocorre no Brasil. Referência: Zahradník & Háva (2014).



Figuras 31.324-332. Bostrichidae. **324-326**; *Bostrychopsis uncinata* Germar (Bostrichinae); **324**, cabeça e pronoto, vl; **325**, antena; **326,** ápice dos élitros, vdl; **327,** Lyctinae, *Lyctus brunneus* (Stephens), vd; **328**, Dinoderinae, *Dinoderus minutus* (Fabricius), vd; **329-330**, Bostrichinae; **329,** *Dominikia laminifer* (Lesne), vd; **330,** *Lichenophanes plicatus* (Guérin), vd, vl; **331,** Lyctinae, *Lyctus brunneus* (Stephens), vd; **332,** Polycaoninae, *Melalgus gracilipes* (Blanchard), vd.

Bostrichidae (inclui Lyctidae) (Figs 31.324–332). Nomes populares: besourinho-do-trigo, broca-do-bambu (*Dinoderus minutus* (Fabricius)), carcoma, caruncho, broca-do-grão. É difícil de ser caracterizada pela morfologia externa. A maioria pode ser reconhecida pelo pronoto em forma de capuz, mas as espécies pequenas podem ser confundidas com Scolytinae (Curculionidae), das quais podem ser separados especialmente pelas antenas retas, com antenômeros da clava livres. Em Psoinae, Polycaoninae e Lyctinae (Fig. 31.161), o pronoto não tem forma de capuz. Os Lyctinae geralmente são confundidos com Colydiinae (Zopheridae), dos quais diferem pela fórmula tarsal 5-5-5. Comprimento: 1–50 mm. Corpo geralmente alongado, paralelo lateralmente, cilíndrico ou achatado; geralmente tegumento bem esclerosado com tubérculos ou granulações; coloração negra, castanha ou castanho-avermelhada; olhos protuberantes; antenas com 8–11 antenômeros (geralmente 10), sempre capitadas, clava com 2–4 antenômeros; carena lateral do protórax incompleta ou ausente.

Larva alongada, paralela lateralmente com tórax mais largo, levemente em forma de C; esbranquiçada e macia, exceto a cabeça; cabeça prognata, fortemente retraída no protórax; sutura epicranial ausente; labro livre; segmentos abdominais com 2–4 dobras transversas; segmento X reduzido e apical.



Figuras 31.333-339. Dermestidae. **333-336,** Dermestinae, *Dermestes maculatus* Degeer; **333**, antena; **334**, cabeça, vld; **335**, coxa, trocanter e fêmur metatorácico; **336**, vd; **337**, Megatominae, *Thaumaglossa* sp., vd; **338,** Attageninae, *Attagenus fasciatus* (Thunberg), vd; **339,** Dermestinae, *Dermestes ater* Degeer, vd.

Normalmente são xilófagos, encontrados em madeira seca. Eventualmente broqueiam galhos e troncos de plantas vivas como bambuzeiros (Poaceae), abacateiros (*Persea americana* Mill. – Lauraceae), cajueiros (*Anacardium occidentale* L. – Anacardiaceae) e outras plantas. Muitas espécies são polífagas. Algumas são as principais pragas de grãos armazenados e têm importância econômica.

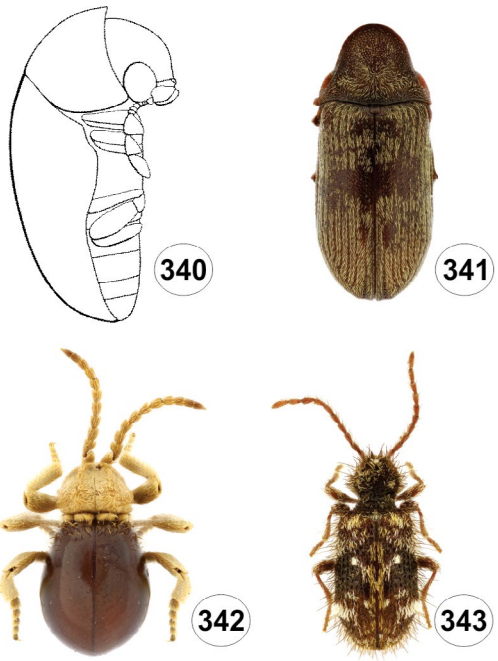
Os adultos são capazes de broquear verticalmente a madeira dura e escavar galerias horizontais, nas quais põem seus ovos. Após a postura, os adultos geralmente morrem na entrada do túnel, bloqueando a entrada de predadores ou parasitoides. As larvas escavam galerias paralelas à superfície da madeira; cada geração broqueia um pouco mais fundo na madeira e depois prossegue em direção à superfície para empupar.

Está dividida em sete subfamílias das quais cinco (com*) estão registradas para o Brasil: Bostrichinae*, Dinoderinae*, Dysidinae*, Euderiinae, Lyctinae*, Polycaoninae* e Psoinae. Referências: Teixeira (1992), Ivie (2002b) e Zahradník & Háva (2014).

Chave para subfamílias com registros para o Brasil (adaptada de Ivie 2002b)

1. Cabeça total ou parcialmente visível de cima; suturas gulares convergentes **2**

— Cabeça totalmente visível de cima; suturas gulares separadas, às vezes estreitamente separadas **4**



Figuras 31.340-343. Ptinidae. **340**, Mesocoelopodinae, *Tricorynus* sp., vl; **341,** Dorcatominae, *Petalium* sp., vd; **342-343**. Ptininae, vd; **342,** *Mezium americanum* (Laporte de Castelnau); **343,** *Ptinus brasiliensis* Pic.

2(1). Cabeça totalmente visível de cima; projeção prosternal longa, atingindo o mesoventrito e ligeiramente expandida no ápice; antena geralmente com 11 antenômeros, podendo variar entre 9 e 11. (Fig. 31.332) ..... **Polycaoninae**

— Cabeça parcialmente coberta pelo pronoto; projeção prosternal curta, aguda, não se estendendo entre as procoxas; antena geralmente com 10 antenômeros, podendo variar entre 8 e 10 ... **3**

3(2). Protíbia com um esporão apical; pronoto arredondado na frente; tarsômero basal longo, subigual ao segundo. (Fig. 31.328) ..... **Dinoderinae**

— Protíbia com dois esporões apicais; pronoto achatado ou escavado na frente; tarsômero basal muito mais curto que o segundo. (Figs 31.324–326, 329–330) ... **Bostrichinae**

4(1). Pronoto com margem lateral completa; antena com 11 antenômeros; clava geralmente dímera, raramente trímera; procoxas amplamente separadas; cavidades procoxais abertas ou fechadas externamente (Figs 31.327, 331) ..... **Lyctinae**

— Pronoto sem margem lateral ou apenas com a parte basal marginada; antena com 11 ou menos antenômeros e clava trimera ou tetrâmera; cavidades procoxais abertas externamente; primeiro ventrito com projeção intercoxal larga ..... **Dysidinae**

Dermestidae (inclui Thoractidae, Thylodriidae) (Figs 31.333–339). Nomes populares: polia, polilha, punilha. Os adultos são reconhecidos principalmente pela forma ovalada e compacta, antenas clavadas recebidas em fossetas antenais e metacoxas escavadas para recepção dos fêmures; algumas espécies possuem cerdas moderadamente densas, simples ou escamiformes e/ou ocelo mediano. Comprimento: 2–13 mm. Corpo compacto, de subparalelo a ovalado ou levemente arredondado, maioria fortemente convexa; coloração escura, alguns com cerdas escamiformes ou simples formando padrões com manchas brancas,

amarelas, marrons ou avermelhadas; antena (Fig. 31.5F) geralmente com 11 antenômeros, clavada ou capitada; clava com 1–6 antenômeros, raramente filiforme ou pectinada; tarsos simples, pentâmeros.

Larva alongada a oblonga ou ovalada; pubescência densa e longa, com um ou mais tipos de cerdas modificadas; cabeça hipognata; sutura epicranial completa; estemas presentes; labro livre; pernas bem desenvolvidas, garras pretarsais com 2 cerdas; segmento IX geralmente simples, às vezes com urogonfos unciformes.

A maioria se alimenta de matéria animal ou vegetal desidratada, rica em proteínas, embora alguns sejam encontrados sobre flores e alimentam-se de néctar ou pólen. Muitas espécies pequenas ocorrem em ninhos de vespas e abelhas, alimentando-se nos depósitos de pólen ou de restos de insetos secos. Outras são encontradas em ninhos de pássaros, alimentando-se de penas e outros restos orgânicos, ou em ninhos de mamíferos, alimentando-se de pelos. Espécies de *Thaumaglossa* Redtenbacher são encontradas em casulos de mantódeos. *Dermestes* L. são comuns em carcaças de animal; *Dermestes maculatus* DeGeer é utilizado para a limpeza de esqueletos de pequenos animais em taxidermia. Espécies de *Anthrenus* Schaeffer também são pragas de material seco em coleções zoológicas. Todavia, podem causar estragos roendo couros, tapetes, peles, artigos de lã etc., tornando-se pragas em armazéns e residências. As cerdas longas das larvas podem causar dermatites em seres humanos.

Está dividida em seis subfamílias, sendo três (com *) registradas para o Brasil: Attageninae* (Fig. 31.338), Dermestinae* (Figs 31.333–336, 339), Megatominae* (Fig. 31.337), Orphilinae, Trogoparvinae e Trinodinae. Referências: Mroczkowiski (1968), Háva *et al.* (2006), Háva (2015), Zahradník & Háva (2014) e Zhou *et al.* (2022).

Ptinidae (inclui Anobiidae) (Figs 31.340–343). Nomes populares: besouro/broca/caruncho-do-fumo, do-cigarro, dos-livros, do-charuto, traça-dos-livros. A maioria é reconhecida principalmente pela cabeça bastante defletida dentro do protórax, protórax em forma de capuz e apêndices retráteis. Comprimento: 0,9–10,5 mm. Corpo alongado, e cilíndrico a oval, geralmente fortemente convexo; geralmente coloração castanha a castanho-escura; cerdas simples ou escamiformes, às vezes aparentando glabros; alguns com manchas de cerdas ou escamas mais claras formando vários padrões. Cabeça geralmente defletida, moderada a fortemente inserida no protórax; antena geralmente com 11 antenômeros, ocasionalmente com 8, 9 ou 10; filiforme, serrada, pectinada ou raramente flabelada; às vezes clava com 1–3 antenômeros; tarsos pentâmeros.

Larva esbranquiçada, leve a fortemente curvada, em forma de C; cabeça hipognata e protraída; sutura coronal longa; ramos frontais presentes ou ausentes; labro livre; pernas geralmente 5-segmentadas, reduzidas ou ausentes; meso e metatórax e primeiros segmentos abdominais com 2–3 pregas dorsais; segmento X reduzido e terminal.

Geralmente são xilófagos e desenvolvem-se em madeira morta, mas alguns atacam árvores vivas, outros se alimentam de produtos estocados, charutos, goma de capa de livros ou corpos de frutificação de fungos. Algumas espécies são as maiores pragas econômicas de madeira tratada ou produtos dessecados de

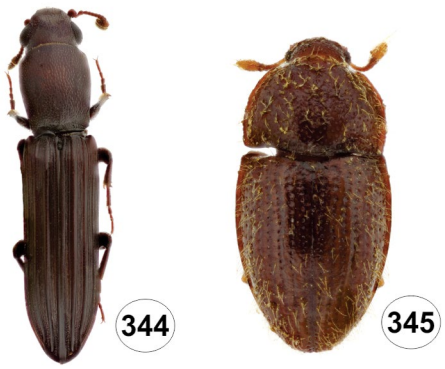


Figura 31.344-345. Bothrideridae e Cerylonidae. **344**, Bothrideridae, *Sosylus* sp., vd.; **345,** Cerylonidae, vd.

natureza vegetal ou animal. Larvas e adultos alimentam-se de matéria orgânica seca, de origem animal ou vegetal. Adultos de Ptininae causam danos em produtos de lã e encadernação de livros; as larvas podem ocorrer em excrementos e ninhos de pássaros, mamíferos e insetos sociais. *Lasioderma serricorne* (Fabricius) e *Stegobium paniceum* (L.) são cosmopolitas e praga séria de produtos estocados.

É comum provocarem ruídos nas galerias em que vivem, resultante de uma série de pancadas bruscas da cabeça, contra a madeira. Em alguns Ptininae, as asas são atrofiadas em graus variáveis ou completamente ausentes; em outros, as fêmeas não têm capacidade de voar.

Está dividida em dez subfamílias, das quais sete (com *) estão registradas para o Brasil: Alvarenganiellinae*, Anobiinae*, Dorcatominae*, Dryophilinae, Ernobiinae, Eucraninae, Mesocoelopodinae*, Ptininae*, Ptilininae*, Xyletininae*. Referências: Hinton (1941), White (1974) e Zahradník & Háva (2014).

Chave para as subfamílias com registros para o Brasil (adaptada de White 1974)

1. Élitros geralmente muito convexos; pernas relativamente longas; antenas inseridas muito próximas entre si na fronte; três antenômeros distais não alongados. (Figs 31.342–343) ..... **Ptininae**

— Élitros moderadamente convexos; pernas de comprimento normal; antenas inseridas moderadamente distantes entre si na fronte; três antenômeros distais geralmente alongados ... **2**

2(1). Corpo, quando retraído, com cabeça não muito defletida; mandíbulas distantes do metaventrito **3**

— Corpo, quando retraído, com cabeça muito defletida; mandíbulas próximas ou atingindo o metaventrito **5**

3(2). Pronoto geralmente granuloso anteriormente; antena do macho pectinada e da fêmea serrada ..... **Ptilininae**

— Pronoto nunca granuloso anteriormente; antena raramente como acima **4**

4(3). Protórax, visto dorsalmente, cerca de duas vezes mais largo que longo, com margem distintamente marcada; antena serrada, últimos três antenômeros não alargados ... **Alvarenganiellinae**

— Protórax, visto dorsalmente, nunca tão largo como acima, margem nunca distintamente marcada; antena raramente serrada, quase sempre com últimos três antenômeros alargados (Fig.31.5G) ..... **Anobiinae**

5(2). Primeiro ventrito não modificado, sem depressão ou sulco para as pernas posteriores ..... **Xyletininae**

— Primeiro ventrito modificado, com depressão ou sulcado para as pernas posteriores **6**

6(5). Margem anterior do metaventrito proeminente entre as mesocoxas, formando um lobo distinto que interrompe a carena transversal. (Fig. 31.341) ..... **Dorcatominae**

— Margem anterior do metaventrito não proeminente, formando lobo, carena transversal não interrompida. (Fig. 31.340) ..... **Mesocoelopodinae**

Série Cucujiformia. A série Cucujiformia constitui um clado com monofilia bem fundamentada: a presença de túbulos de Malpighi criptonéfricos (Lawrence & Newton 1982) otimizou o mecanismo de reabsorção da água, capacitando seus representantes a viver em ambientes mais áridos (por exemplo, Tenebrionidae) ou em partes expostas de plantas. Essa modificação é considerada essencial para a forte diversificação que ocorreu nos grupos fitófagos.

Os adultos possuem olhos acones com rabdomas abertos, ausência de placas nas metacoxas, ausência de espiráculos funcionais no segmento abdominal VIII, redução dos segmentos pré-genitais (IX e X) e edeago do tipo cucujoide. As larvas retêm a maioria dos caracteres primitivos de Polyphaga, mas geralmente com gálea e lacínia fundidas, formando uma mala.

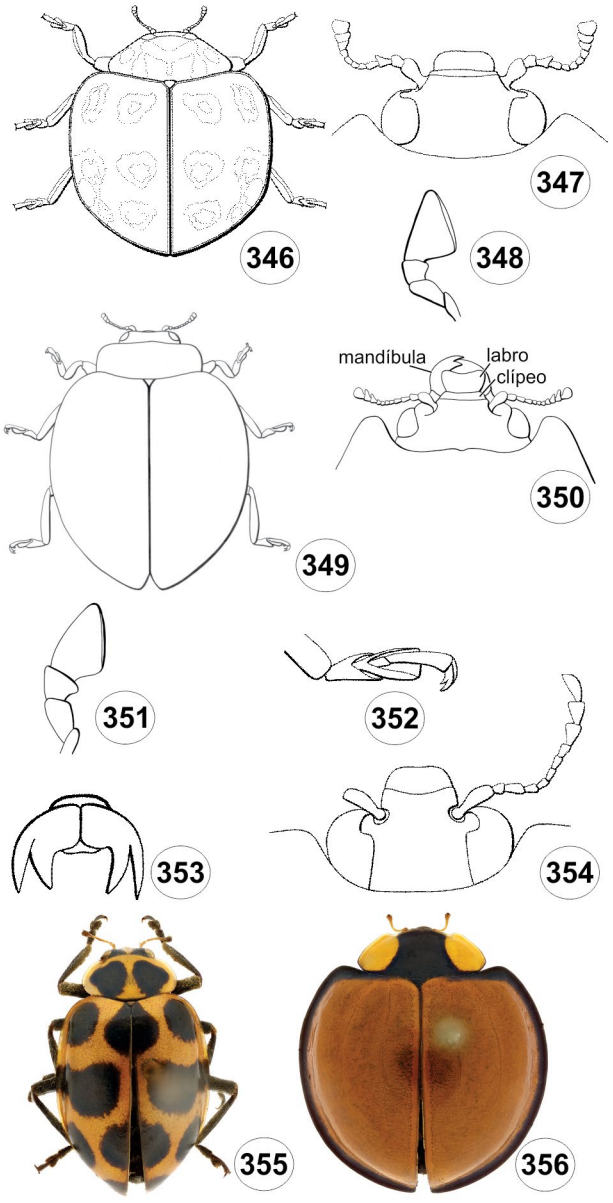
É a maior série de Polyphaga e inclui as seis superfamílias restantes de Polyphaga: Coccinelloidea, Tenebrionoidea, Cleroidea, Cucujoidea, Chrysomeloidea e Curculionoidea.

Superfamília Coccinelloidea. Inclui 15 famílias, das quais 7 (com *) estão registradas para o Brasil: Akalyptoischiidae, Alexiidae, Anamorphidae, Boridae, Bothrideridae*, Cerylonidae*, Coccinellidae*, Corylophidae*, Endomychidae*, Eupsilobiidae, Euxestidae, Latridiidae*, Murmidiidae*, Mycetaeidae e Teredidae. Referência: Robertson *et al.* (2015).

Bothrideridae (Fig. 31.344). A maioria é reconhecida pela forma oblonga ou estreita, corpo subcilíndrico ou ligeiramente achatado, clavas antenais com 1 a 2 antenômeros, trocanteres com articulação muito oblíqua (heteromeroide) ou muito reduzidos, inserções antenais expostas e fórmula tarsal 4-4-4. Assemelham-se superficialmente aos Zopheridae (Colydiinae), dos quais podem ser separados pelas inserções antenais expostas. Podem ser confundidos com Cerylonidae, mas estes nunca possuem trocanteres heteromeroides, são mais ovoides, o ventrito I é mais longo que os demais e geralmente o bordo posterior do último ventrito crenulado. Comprimento: 1,5–13 mm. Coloração de amarela a negra; geralmente subglabros, às vezes com cerdas eretas e decumbentes, raramente com cerdas escamiformes. Cabeça declinada; labro livre; antenas com 9–11 antenômeros; sutura pleurosternal completa.

Larva de vida livre: alongada, mais ou menos paralela lateralmente, ligeiramente pigmentada; superfície dorsal granulada, com asperites ou tuberculada; cabeça prognata, sutura coronal curta ou ausente; ramos frontais geralmente liriformes ou ausentes; estemas presentes ou ausentes; labro livre; pretarso com uma cerda; cada tergo abdominal com fileira transversal de cerdas escamiformes ou asperites; tergo IX com elevação mediana, um par de processos com urogonfos voltados para cima e dois ou três pares de processos adicionais na base dos urogonfos.

Larva ectoparasita: primeiro estágio triungulinídeos. Larva madura: corpo alongado, cilíndrico com abdômen variavelmente alargado (fisogástrico); cabeça protraída, prognata; ramos frontais ausentes ou retos e separados; labro geralmente livre; tórax relativamente curto e estreito; pernas geralmente reduzidas; tergo IX simples ou com urogonfos curtos.



Figuras 31.346-356. Coccinellidae, Coccinellinae. **346-348**. *Coccinella ocelligera* (Crotch); **346,** vd; **347**, cabeça, vd; **348,** palpo maxilar; **349-350**, *Epilachna clandestina* Mulsant; **349**, vd; **350**, cabeça, vd; **351-353**, *Epilachna* sp.; **351**, palpo maxilar; **352**, tarso; **353,** garras; **354**, *Poria* sp., cabeça, vd; **355,** *Coleomegilla maculata* (Degeer), vd; **356,** *Mononeda marginata* (Linnaeus), vd.

Essa família inclui membros ectoparasitas e comedores de fungos. Aparecem associados a galerias de besouros broqueadores de madeira, onde são ectoparasitas de larvas e pupas ou de vida livre. Nos grupos não ectoparasitas, as larvas são de vida livre, sem modificações associadas ao ectoparasitismo e provavelmente se alimentam de fungos, incluindo aqueles cultivados nas galerias de madeira. Também podem ser encontrados no solo e serapilheira. As espécies ectoparasitas são hipermetamórficas, com um triungulinídeo ativo e os ínstares mais tardios modificados como ectoparasitoides. As larvas são desconhecidas para o Brasil.

Está dividida em quatro subfamílias, das quais apenas uma (com *) está registrada para o Brasil, representada pelos gêneros *Bothrideres* Erichson, *Lithophorus* Sharp e *Sosylus* Erichson: Anommatinae, Bothriderinae*, Teredinae e Xylariophilinae. Referências: Ślipiński *et al.* (1989) e Klausnitzer (2005).

Cerylonidae (Fig. 31.345). Besouros de tamanho pequeno a minúsculo, lisos e brilhantes. Praticamente os únicos em que larvas e adultos possuem peças bucais sugadoras. Comprimento: 1–5 mm. Corpo oval, oblongo a alongado e quase cilíndrico; geralmente castanho ou negro, raramente bicolorido; geralmente com superfície lisa e brilhante; cabeça globular, moderadamente declinada; inserções antenais expostas dorsalmente, amplamente separadas; labro livre; antena com 6–11 antenômeros; clava antenal com 1–3 antenômeros; mandíbula em Ceryloninae e Loebliorylinae formando lâmina perfurante; margens laterais do pronoto curvadas; cavidades antenais na região anterior do prosterno, ao longo da sutura pleurosternal ou no hipômero; tarsos com III–IV tarsômeros; tarsômero I lobado em vários táxons; élitro cobrindo completamente o abdômen; pontuação geralmente em fileiras (estrias).

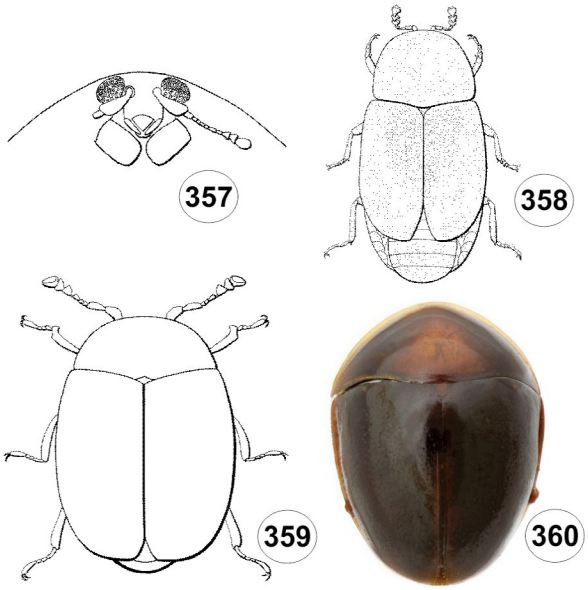
Larva alongada, quase paralela lateralmente; ligeiramente achatada e pigmentada; superfície dorsal densamente granulada e com asperites ou tubérculos cerdosos; cerdas de várias formas; cabeça prognata e protraída, sutura epicranial ausente; estema presente ou ausente; labro livre; pernas robustas, amplamente separadas, pretarsos com uma cerda; tergo IX com um par de urogonfos ou ausentes; segmento X reduzido e ventral.

Adultos e larvas são encontrados embaixo de casca e na serapilheira, onde aparentemente se alimentam de fungos. Hábitos pobremente documentados.

Está dividida em três subfamílias, das quais apenas uma (com*) está registrada para o Brasil: Ceryloninae*, Loebliorylo-ninae e Ostomopsinae. Referências: Ślipiński (1984, 1990), Sen Gupta & Crowson (1973) e Besuchet & Ślipiński (1987).

Coccinellidae (Figs 31.346–356). Nomes populares: cabeça-amarga, joaninha, maria guenza, michola, tartaruguinha, tatuzinho. Família difícil de caracterizar. A maioria pode ser identificada pelo corpo compacto e arredondado, convexo dorsalmente e achatado ventralmente, antenas clavadas, geralmente com linha pós-coxal no ventrito I, e fórmula tarsal geralmente 4-4-4 e tarsômero III diminuto e encaixado no II, largo e triangular (criptotetrâmeros ou pseudotrímeros). Comprimento: 0,8–28 mm. Muitas espécies com colorido aposemático, vermelho, alaranjado ou amarelo, frequentemente com manchas ou listras negras ou brancas; algumas com colorido negro, castanho, marfim ou cinza, poucas metálicas. Cabeça pequena, parcialmente encaixada no protórax, geralmente prognata e achatada, às vezes hipognata; labro geralmente livre; antena com 7–11 antenômeros, geralmente com clava fraca, às vezes serrada ou pectinada; inserções antenais geralmente expostas; protórax transverso, geralmente mais largo na base; disco pronotal convexo; tarso 4-4-4, às vezes 3-3-3, com tarsômeros I–II largos e lobados embaixo e III muito pequeno (Figs 31.9K–L); garras geralmente apendiculadas, raramente simples ou bífidas élitro geralmente irregularmente pontuado.

Larva geralmente oblonga a alongada, ou fusiforme; superfície dorsal geralmente coberta por exudação cerosa, combinada

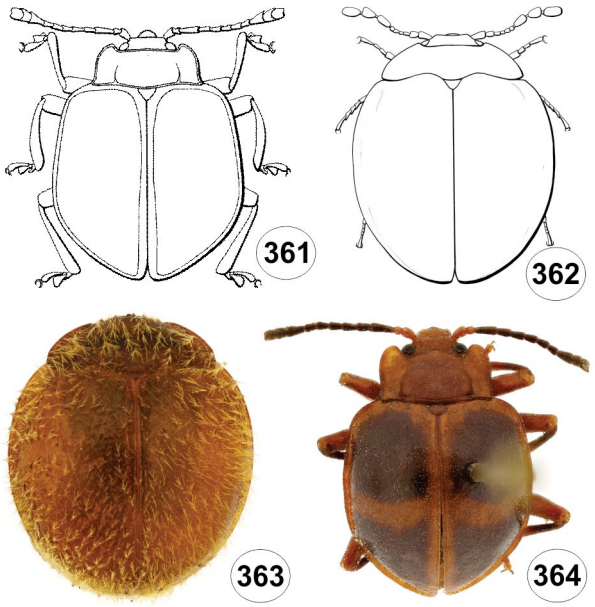


Figuras 31.357-360. Corylophidae. **357**, cabeça, vf; **358**, *Sacium* sp., vd; **359**, *Orthoperus* sp., vd; **360,** *Sacium* sp., vd.

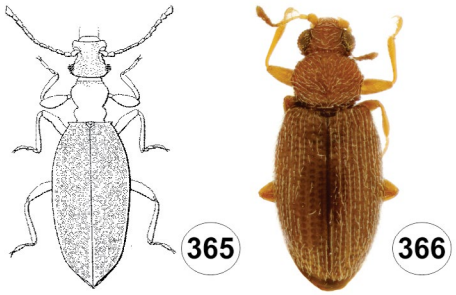
com tegumento levemente pigmentado; tegumento granuloso ou espinuloso, geralmente com placas esclerosadas; esclerosações dorsais geralmente associadas a armadura cuticular complexa e processos ramificados; cabeça prognata e protraída; ramos frontais variados, raramente ausentes; labro geralmente livre; pernas bem desenvolvidas; pretarso com dente basal com uma cerda; segmentos I–VII geralmente com um par de aberturas glandulares dorsais.

Adultos e larvas geralmente são predadores ativos, alimentando-se principalmente de afídeos (pulgões) (Hemiptera, Aphididae) e coccídeos (cochonilhas) (Hemiptera, Coccoidea), mas às vezes são especializados na predação de pequenos artrópodes, como ácaros, formigas e larvas de outros besouros pequenos. Alguns Psylloborini são micetófagos, enquanto membros de Epilachnini são fitófagos e alimentam-se principalmente de folhas de Solanaceae e Curcubitaceae, às vezes causando danos a plantas cultivadas. São de grande importância econômica devido a sua atividade benéfica no controle biológico de insetos pragas ou por sua própria posição de praga, atacando plantas da agricultura. Larvas e adultos geralmente estão associados ao mesmo hospedeiro ou na mesma planta, e as pupas ficam presas ao pedúnculo ou no lado inferior das folhas, dentro da última exúvia larval. Geralmente são encontrados em lugares infestados por formigas e os adultos defendem-se encolhendo as pernas e antenas sob o corpo e prendendo-se firmemente ao substrato. Também exsudam fluído pelas junções das pernas, para deter os predadores. As larvas geralmente são coloridas e acredita-se que são impalatáveis aos predadores ou são camufladas com uma exsudação serosa.

Está dividida em duas subfamílias, ambas registradas no Brasil: Coccinellinae (Figs 31.346–356) e Microweiseinae. Referências: Gordon (1977, 1994), Gordon & Vandenberg (1987), Duverger (2003), Escalona & Ślipiński (2012), González (2013), Gordon *et al.* (2013, 2014), Canepari *et al.* (2013, 2016), Almeida & Santos (2014), Krüger *et al.* (2016) e Gordon & Hanley (2017).



Figuras 31.361-364. Endomychidae. **361**, *Amphix* sp. (Lycoperdininae), vd; **362**, *Rhymbus pallidus* Gerstaecker (Epipocinae), vd; **363,** Epipocinae, *Bystus pallidulus* (Gerstaecker), vd; **364,** Lycoperdininae, *Corynomalus vexillarius* (Gorham), vd.



Figuras 31.365-366. Latridiidae. **365**, *Eufallia seminiveus* (Motschulsky), vd; **366**, vd.

Corylophidae (Figs 31.357–360). Forma do corpo semelhante à dos Coccinellidae, cabeça geralmente coberta pelo pronoto, sutura frontoclipeal ausente, apenas um lobo maxilar, antenas moderadamente alongadas com clava trímera, cavidades procoxais fechadas externamente, fórmula tarsal 4-4-4 e pigídio exposto na maioria dos táxons. Comprimento: 0,5–2,5 mm. Corpo globoso, geralmente oval ou arredondado, às vezes hemisférico; coloração variável, geralmente castanho-avermelhada ou negra, às vezes mais clara próximo à borda do pronoto ou em manchas discais; geralmente com pernas e antenas pálidas, com clavas enegrecidas. Cabeça pequena; inserções antenais expostas e separadas; labro livre e parcialmente visível; antena relativamente longa, geralmente com 11 antenômeros (às vezes, 8–10), com escapo longo e clava com 3 antenômeros, ou aparentemente com 5; antena com capacidade de dobrar-se no ápice do pedicelo e no meio dando a impressão de geniculada dupla; pronoto transverso; tíbia geralmente sexualmente dimórfica; tarsômero II ou I–II mais ou menos lobado embaixo; élitro irregularmente pontuado, cobrindo ou não completamente o abdômen; geralmente com 6 ventritos.

Larva oblonga ou alongada, mais ou menos paralela lateralmente, ou amplamente ovalada e achatada, semelhante a disco; superfície dorsal geralmente mais ou menos fortemente esclerosada e granulada; cabeça prognata e protraída; geralmente dois estemas cada lado; labro geralmente livre; pernas bem desenvolvidas; pretarso com uma cerda.

Larvas e adultos alimentam-se de esporos e hifas de fungos. Vivem em troncos caídos, sob casca de árvores e em acúmulos de matéria orgânica vegetal em decomposição; muitas espécies estão presentes sobre folhas e flores.

Está dividida em duas subfamílias: Corylophinae* e Pteryptyctinae; apenas a primeira está registrada para o Brasil, representada pelos gêneros *Corylophodes* Mattheus, *Hoplicnema* Mattheus e *Sacium* LeConte. Referência: Bowestead & Leschen (2002).

Endomychidae (Figs 31.361–364). Apresentam dois sulcos longitudinais ou linhas sublaterais no pronoto, sutura frontoclipeal, fórmula tarsal 4-4-4 e ausência de linhas subcoxais no ventrito I. Comprimento: 1–20 mm. Corpo de amplamente oval a alongado; de fortemente convexo a levemente achatado; coloração de negra, marrom, vermelha a amarela, geralmente com manchas contrastantes. Cabeça prognata; inserções antenais geralmente visíveis dorsalmente; labro livre, parcialmente exposto; antena geralmente com 11 antenômeros e clava trímera; protórax geralmente subquadrado; pronoto geralmente marginado lateralmente; em Lycoperninae com área estridulatória (=membrana estridulatória) no bordo ântero-mediano; sulcos pronotais basal e lateral bem definidos e geralmente presentes; élitro cobrindo completamente o abdômen, geralmente com pontuação irregular; linhas femorais ocorrem em "Eupsilobiinae" e alguns Lycoperdininae; tarsos geralmente 4-4-4; em Merophysiinae, 3-3-3; às vezes pseudotrímeros (Fig.31.9I).

Larva de curta e ovalada a alongada; de achatada dorsalmente a convexa ou subcilíndrica; região dorsal geralmente castanho-clara e moderadamente esclerosada; cabeça parcialmente visível dorsalmente, geralmente hipognata; ramos frontais geralmente longo, em forma de V ou U; labro livre; pernas bem desenvolvidas; tergito IX geralmente curto, raramente com urogonfo.

São encontrados em condições úmidas, geralmente associadas a troncos apodrecidos, sob ou sobre casca ou na serapilheira. A maioria é micófaga, geralmente se alimentando de grande variedade de fungos, mas alguns estão associados a formigas ou cupins, ou são predadores ou pragas de produtos estocados.

Está dividida em nove subfamílias, das quais três (com *) estão registradas para o Brasil: Danascelinae, Endomychinae, Epipocinae*, Holoparamecinae, Leiestinae, Lycoperdininae*, Merophysiinae*, Pleganoploinae e Xenomycetinae. Referências: Pakaluk & Ślipiński (1990), Tomaszewska (2000, 2005) e Arriaga-Varela *et al.* (2018).

Chave para as subfamílias com registros para o Brasil (adaptada de Tomaszewska 2000)

1. Segundo palpômero labial oval, inflado; cavidade mesocoxal estreitamente fechada externamente; tarsos simples, trímeros ..... **Merophysiinae**

— Segundo palpômero labial subcilíndrico ou transverso; cavidade mesocoxal aberta externamente; tarsos pseudotrímeros **2**

2(1). Cabeça com lima estridulatória occipital; margem anterior do pronoto geralmente com membrana estridulatória; margem lateral do pronoto não marginada; ovipositor com coxitos pelo menos parcialmente fundidos; esternito IX do macho e lobo médio diferentes do abaixo. (Figs 31.361, 364) ..... **Lycoperdininae**

— Cabeça sem lima; membrana estridulatória do pronoto ausente; margem lateral do pronoto marginada; ovipositor com coxitos separados; esternito IX do macho com bordos laterais assimétricos; lobo médio fortemente esclerosado, geralmente ramificado apicalmente. (Figs 31.362–363) ..... **Epipocinae**

Latridiidae (Figs 31.365–366). Reconhecida pela forma oval-alongada e tarsos trímeros. Comprimento: 1–3 mm. Alongado ou oval-alongado, de achatado a levemente convexo; coloração geralmente de castanha a castanho-escura; pubescência moderadamente longa, semiereta, recumbente ou ausente; superfície do corpo de membros de Latridiinae geralmente glabra, rugosa, geralmente com carena dorsal pelo menos no pronoto. Cabeça prognata, alargada na base; olhos geralmente com facetas grossas; labro livre; antena com 10–11 antenômeros; escapo globular, pedicelo alargado e alongado; 2–3 antenômeros apicais formam clava; protórax mais largo anteriormente ou no meio; margens laterais geralmente arqueadas, sinuosas ou emarginadas; membros de Latridiinae com carenas longitudinais dorsais; élitro geralmente mais largo que a base do pronoto e cobrindo totalmente o abdômen; sutura elitral fundida nas espécies que não voam; irregularmente pontuada ou formando estrias; tarsos geralmente 3-3-3; 5–6 ventritos.

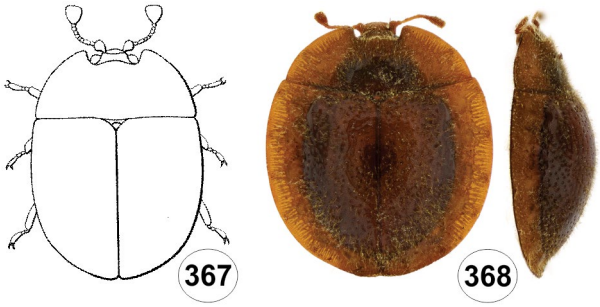
Larva de alongada a oval-alongada; superfície dorsal geralmente levemente pigmentada; sutura epicranial em forma de Y ou V; 6 estemas ou menos cada lado; labro livre; tórax ligeiramente mais curto que o abdômen; pernas bem desenvolvidas; pretarso com uma cerda.

Adultos e larvas alimentam-se de esporos e hifas de uma variedade de fungos, principalmente ascomicetos. Alguns se especializaram em Mixomicetos e outros se alimentam de produtos estocados atacados por fungos. Podem ser encontrados na serapilheira, sob musgo, casca de árvores, madeira apodrecida, ninhos de animais, habitações humanas e também sobre vegetação. Espécies encontradas em produtos estocados podem ser frequentemente vistas como pragas, mas sua presença geralmente indica condições úmidas de estocagem e não causam prejuízos porque se alimentam dos fungos. Outras espécies são encontradas em habitações humanas, onde a umidade permite crescimento de bolor.

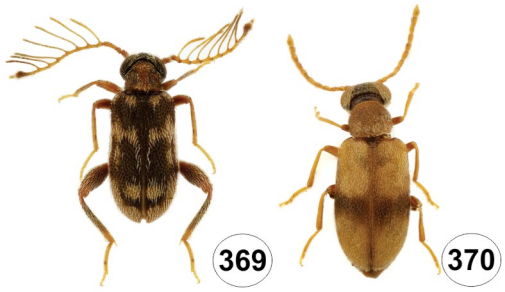
Está dividida em duas subfamílias: Corticariinae e Latridiinae*, a última registrada para o Brasil. Referência: Dajoz (1974).

Murmidiidae (inclui Discolomatidae) (Figs 31.367–368). São facilmente reconhecidos pela forma do corpo arredondada e achatada, com expansões laterais no pronoto e élitros e último antenômero clavado. Comprimento: 1,3–2 mm. Corpo achatado a ligeiramente convexo; geralmente castanho, subglabro ou pubescente; cerdas de formato variável. Cabeça de pró a hipognata, na maioria parcialmente escondida pelo pronoto; inserções antenais visíveis dorsalmente; antena com 9–10 antenômeros, com clava robusta com um antenômero; pronoto transverso; élitro forte e irregularmente pontuado; sutura elitral fundida nas espécies que não voam; tarsos trímeros.

Larva semelhante a disco, onisciforme; cerdas de formato variável; cabeça prognata, totalmente escondida pelo protórax; ramos frontais liriformes; labro distinto; abdômen com 9 segmentos visíveis dorsalmente.



Figuras 31.367-368. Murmidiidae, Discolomatinae. **367**, *Discoloma modestum* John, vd; **368,** Discolomatinae, vd, vl.



Figuras 31.369-370. Aderidae, vd.

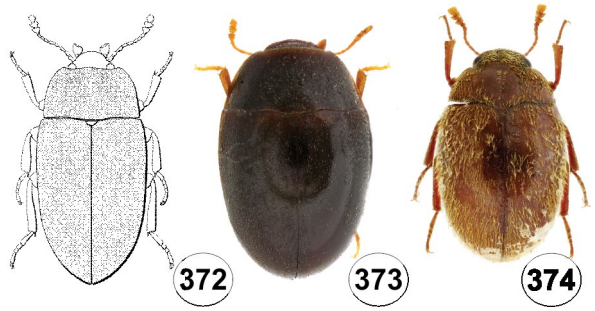
Larvas e adultos podem ser coletados na serapilheira ou embaixo de casca de troncos caídos, onde se alimentam de corpos de frutificação de vários fungos poliporos.

Está dividida em duas subfamílias, Discolomatinae e Murmidiinae, das quais apenas a primeira está registrada para o Brasil, representada pelos gêneros *Discoloma* Erichson, *Aphanocephalus* Wollaston e *Solitarius* John. Referências: Costa Lima (1956) e Sen Gupta & Crowson (1973).

Superfamília Tenebrionoidea (= Heteromera). Tarsos 5-5-4, embora alguns táxons reduzidos, 4-4-4 ou 3-4-4; procoxa projetada ou, se não, trocanter geralmente do tipo heteromeroide (oblíquo); ventritos I–III conatos; edeago do tipo heteromeroide (com falobase dorsal ou ventral, mas não formando anel em volta do pênis); abdômen com 7 pares de espiráculos; maxila com gálea e lacínia distintas; cabeça larval geralmente com sutura epicranial mediana. Inclui 21 famílias, das quais 16 (com *) ocorrem no Brasil: Aderidae*, Anthicidae*, Archeocrypticidae*, Chalcodryidae, Ciidae*, Lymexylidae*, Melandryidae*, Meloidae*, Mordellidae*, Mycetophagidae*, Mycteridae*, Oedemeridae*, Ripiphoridae*, Salpingidae*, Scraptiidae*, Synchroidae, Stenotrachelidae, Tenebrionidae*, Tetratomidae, Trictenotomidae, Ulodidae e Zopheridae*.

Aderidae (Euglenidae, Euglenesidae) (Figs 31.369–370). São reconhecidos principalmente pelos olhos emarginados, com granulação grossa e cerdas, cabeça transversa e defletida, abruptamente constrita na base e dois ventritos basais fundidos. São semelhantes aos Anthicidae, diferindo principalmente por apresentar pescoço curto e largo, último palpômero maxilar bem desenvolvido e securiforme, penúltimo tarsômero muito pequeno e primeiro metatarsômero longo. Comprimento: 1,5–3 mm. Corpo de oval a alongado; pubescência densa, variando de fortemente decumbente a subereta, geralmente com não mais

Figura 31.371. Anthicidae**,** Anthicinae, *Ischyropalpus goyasensis* (Pic), vd.



Figuras 31.372-374. Archeocrypticidae, vd. **373,** *Enneboeus* sp.; **374,** *Pseudenneboeus ruficolor* (Pic).

que dois tipos de cerdas; labro livre, antena geralmente filiforme, moniliforme, serrada ou clavada, raramente flabelada; tarso 5-5-4, com antepenúltimo tarsômero lobado embaixo.

Larva alongada, ligeiramente achatada; superfície dorsal e ventral ligeiramente pigmentada exceto mandíbulas e urogonfos, quando presentes, fortemente pigmentados; cabeça prognata, sutura epicranial presente; labro livre; coxas amplamente separadas; segmento IX geralmente com um par de urogonfos simples no ápice.

Os adultos geralmente são encontrados sobre a vegetação, principalmente de angiospermas de folhas largas; alguns são termitófilos. As larvas são desconhecidas para o Brasil; em outras regiões, são encontradas em madeira apodrecida, ninhos de abelhas e cupins, serapilheira e embaixo de casca. No Brasil, ocorre apenas *Aderus* Westwood. Referência: Lawrence & Ślipiński (2010).

Anthicidae (Fig. 31.371). São reconhecidos principalmente pela cabeça abruptamente constrita formando pescoço, pronoto mais largo na metade anterior ou mediana e estreitando-se para a base, base do pronoto mais estreita que a base dos élitros e dois primeiros ventritos articulados livremente. Comprimento: 1,5–15 mm. Forma geralmente alongada e característica, levemente convexa, cabeça totalmente exposta; superfície dorsal geralmente com pubescência curta, decumbente ou esparsa, ereta, ou aparentemente glabra; cabeça defletida, olhos geralmente presentes, proeminentes e finamente facetados; antena quase sempre com 11 antenômeros, geralmente filiforme com antenômeros descrescendo em comprimento e alargando ligeiramente do 4º ao penúltimo; tíbia ligeiramente alargada para o ápice, esporões tibiais pares; tarsos 5-5-4, penúltimo tarsômero geralmente bilobado e cerdoso ventralmente.

Larva alongada, subcilíndrica ou ligeiramente achatada; abdômen ligeiramente alargado em direção ao ápice; corpo esbranquiçado exceto peças bucais e ápice do abdômen; cabeça prognata, ramos frontais presentes; labro livre; coxas separadas; par de urogonfos fixos geralmente presente no ápice do tergito IX.

Os adultos são encontrados associados a matéria vegetal em decomposição, na serapilheira, solo, entre vegetação, sob pedras e escombros, ou sobre vegetação e flores. Algumas espécies estão associadas a ambientes mais específicos, como areias de dunas e de margens de rios. A maioria é onívora, alguns são predadores oportunistas de pequenos artrópodes, mas também podem se alimentar de pólen, exsudatos de plantas ou hifas e esporos de fungos. As larvas geralmente estão associadas a matéria vegetal em decomposição; são onívoras ou micetófagas, algumas predadoras oportunistas, alimentando-se de pequenos artrópodes e seus ovos. Algumas espécies estão sendo investigadas para serem utilizadas como agentes de controle biológico, primariamente através da predação de ovos ou larvas pequenas de espécies pragas. Larvas, pupas e adultos de *Lagrioida nortoni* Costa, Vanin & Ide foram coletados junto às raízes de vegetação das dunas no Rio Grande, RS. Esta espécie foi considerada por Lawrence *et al.* (2010c) como pertencente à subfamília Lagrioidinae Abdullah & Abdullah, no grupo de Tenebrionoidea *incertae sedis*.

Está dividida em oito subfamílias, das quais quatro (com *) estão registradas para o Brasil: Anthicinae* (Fig. 31.371), Copobaeninae*, Eurygeniinae*, Lemodinae, Macratriinae, Notoxinae, Steropinae e Tomoderinae*. Referências: Abdullah (1963), Werner (1983) e Costa *et al.* (1995b).

Archeocrypticidae (Figs 31.372–374). Possuem cavidades procoxais fechadas, tarsos simples e heterômeros. Diferem de Tenebrionidae especialmente pela extensão lateral posterior da projeção intercoxal protorácica envolvendo as procoxas e fechando parcialmente as cavidades coxais, e os dois ventritos basais conatos. Comprimento: 1,5–2 mm. Corpo oval alongado e fortemente convexo; de castanho-escuro a negro, finamente pubescente; antena com 11 antenômeros geralmente clavada; labro livre; carena lateral do pronoto com margens elevadas; cavidades procoxais levemente transversas a circulares, e separadas; ventritos III–V livres mas sem membrana visível separando-os; tarsos quase sempre 5-5-4; tarsômeros I–II ou I–III densamente cerdosos embaixo, penúltimo às vezes bem reduzido.

Larva alongada, paralela, levemente pigmentada dorsal e ventral, com cerdas esparsas e eretas; cabeça prognata e totalmente protraída; labro livre; ramos frontais liriformes; 5 estemas cada lado; pernas separadas, bem desenvolvidas; tergito IX com um par de urogonfos não articulados. A larva é desconhecida para o Brasil.

Larvas e adultos parecem ser saprófagos e geralmente são encontrados na serapilheira ou matéria vegetal em decomposição.

No Brasil estão registradas *Enneboeus brasilianus* Merkl e *E. ruficolor* Pic, e *Pseudenneboeus* Kaszab é endêmico do Brasil. Referência: Gimmel *et al.* (2018).

Ciidae (Cisidae) (Figs 31.375–377). Pequenos ou minúsculos, convexos, geralmente oval ou alongados, com fórmula tarsal 4-4-4, antenas com 8 a 10 antenômeros, últimos dois ou três antenômeros formando clava, olhos ovais, projeção prosternal

estreitada apicalmente ou paralela lateralmente, mesocoxas não fechadas lateralmente pelo esterno, élitros geralmente não estriados e abdômen com cinco ventritos articulados. Comprimento: 0,5–6 mm. Coloração geralmente de castanha a castanho-escura, parcialmente ferrugínea ou amarelada; glabro ou subglabro, alguns com cerdas curtas e eretas; cabeça globular; região frontoclipeal elevada no macho formando uma ou duas placas ou chifres ou 2–4 tubérculos ou dentes; labro livre.

Larva alongada, subcilíndrica e paralela lateralmente, ligeiramente pigmentada, exceto cabeça e ápice do urogonfo; segmento IX com disco côncavo esclerosado ou um par de urogonfos fixos.

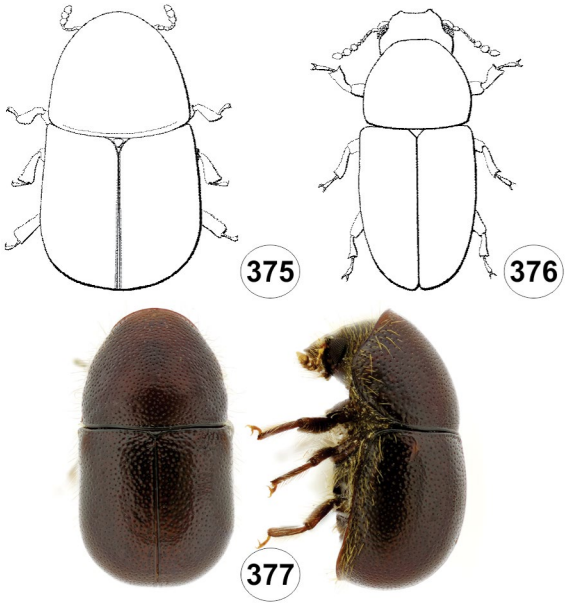
Adultos e larvas alimentam-se de fungos, geralmente no interior de corpos de frutificação ou de hifas vegetativas de basidiomicetos. Geralmente empupam dentro do fungo. Ocasionalmente são encontrados embaixo de casca de troncos, madeira apodrecida ou galerias de broqueadores (Curculionidae, Scolytinae), mas provavelmente associados a fungos. A maioria se alimenta e reproduz em um pequeno número de espécies de fungos. Algumas espécies são atraídas por fungos secos e podem se transformar em pragas de fungo seco comercial. Os machos de algumas espécies usam os cornos da cabeça e às vezes do pronoto para lutar com outros dentro do túnel que habitam.

Está dividida em duas subfamílias, Ciinae e Sphindociinae, a primeira com registros para o Brasil. Referências: Lawrence (1987), Lopes-Andrade (2005, 2007, 2008), Antunes-Carvalho *et al.* (2012) e Araujo & Lopes-Andrade (2016).

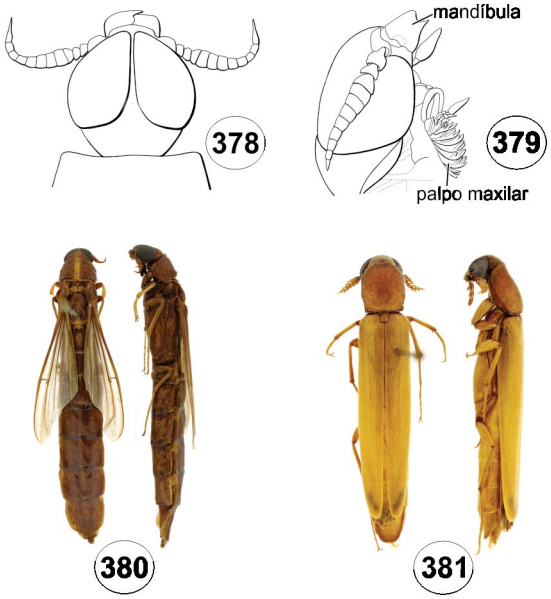
Lymexylidae (Figs 31.378–381). Família com poucas espécies, reconhecida principalmente pelos olhos salientes, antena curta, de filiforme a serrada ou clavada, raramente flabelada, palpo maxilar muito modificado no macho, procoxa cilíndrica e projetada, e corpo alongado e cilíndrico. Comprimento: 6–45 mm. Alongado, estreito, paralelo lateralmente, subcilíndrico ou ligeiramente achatado; finamente pubescente; corpo aparentemente macio; cabeça prognata; inserções antenais quase sempre escondidas; labro pequeno, antena com 11 antenômeros; élitro irregularmente pontuado, geralmente expondo de um a 5–7 tergitos; tarsos 5-5-5; empódio multicerdoso em Atractocerinae.

Larva alongada e mais ou menos cilíndrica com protórax alargado; cabeça hipognata, globular; superfícies dorsal e ventral ligeiramente pigmentada ou fortemente pigmentada no tergo IX; sutura coronal longa, ramos frontais em forma de V; 5 estemas cada lado ou ausentes; labro livre; coxas separadas; tergo IX proeminente póstero-dorsalmente formando um processo achatado coberto por microespinhos ou côncavo e circular e marginado por dentes, ou com par de urogonfos.

Os adultos são encontrados em madeira apodrecida, andando sobre troncos de árvores ou embaixo da casca e, provavelmente, apresentam vida curta. As larvas são broqueadoras de madeira, atacando principalmente madeira morta, mas às vezes também árvores vivas, retém gálea e lacínia separadas. Acredita-se que formam uma associação com o fungo ambrosia (*Ascoides* spp., Ascomycetes) que cresce na parede das cavidades. Fêmeas adultas carregam esporos de fungos na micângia (área para transporte de fungos) perto da extremidade do ovipositor, postos juntamente com os ovos. Quando os ovos eclodem, as larvas de primeiro ínstar carregam os esporos no corpo para dentro da madeira. Empupam na madeira.



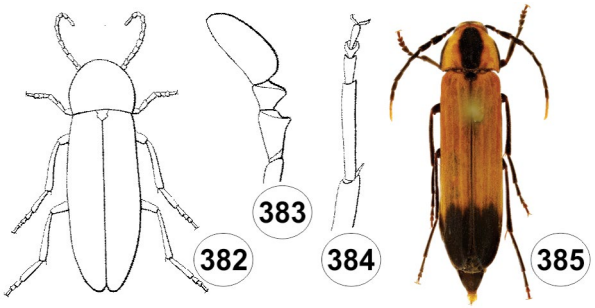
Figuras 31.375-377. Ciidae. **375**, *Xylographus* sp., vd; **376**, *Porculus vianai* (Pic), vd; **377,** *Xylographus brasiliensis* Pic, vd, vl.



Figuras 31.378-381. Lymexylidae. **378-379**, *Atractocerus* sp. (Atractocerinae), cabeça (macho), vd, vl; **380,** Atractocerinae, *Atractocerus* sp., vd, vl; **381,** Melitomatinae *Melitoma* sp., vd, vv.

Está dividida em quatro subfamílias, duas das quais (com*) estão registradas para o Brasil: Atractocerinae* (Figs 31.378–380), Hylecoetinae, Lymexylinae e Melittomatinae* (Fig. 31.381), representadas pelos gêneros *Atractocerus* Palisot de Beauvois e *Melittomma* Murray. As espécies de *Atractocerus* lembram neurópteros ou dípteros e possuem élitros muito curtos. A espécie brasileira mais conhecida é *A. brasiliensis* (Lepeletier & Serville). Referências: Wheeler (1986) e Fonseca & Vieira (2001).

Melandryidae (= Serropalpidae) (Figs 31.382–385). Diversidade estrutural moderada e difícil caracterização, a maioria com metatarsômero basal alongado, esporões tibiais distintos nas metatíbias e palpômero maxilar distal bem desenvolvido, securiforme ou cultriforme. Comprimento: 2–20 mm. Corpo



Figuras 31.382-385. Melandryidae, Melandryinae. **382-384**, *Phloeotrya* sp.; **382**, vd; **383**, palpo maxilar; **384**, metatarso; **385,** *Eudircaea* sp., vd.

alongado, paralelo lateralmente ou eventualmente curvo; de achatado a convexo; coloração geralmente uniforme, de castanha a negra; às vezes com padrão de colorido contrastante; pubescência dorsal geralmente combinando cerdas eretas e decumbentes; labro livre; antena com 11 antenômeros, raramente com 10; filiforme, moniliforme, serrada, pectinada ou clavada.

Larva alongada, esbranquiçada com cápsula cefálica escura; suturas frontais distintas; labro livre; coxas geralmente separadas; segmento IX com urogonfo desenvolvido ou ausente.

Adultos e larvas geralmente alimentam-se de madeira apodrecida e corpos de frutificação de fungos. Geralmente são encontrados sob casca, raízes de árvores ou fungos que crescem em madeira morta. Ocasionalmente podem ser encontrados parados sobre flores. Os adultos são primariamente noturnos e podem ser divididos em duas categorias: fungívoros e xilófagos.

Está dividida em duas subfamílias, ambas com registros para o Brasil: Melandryinae (Figs 31.382–385) e Osphyinae. Referências: Costa *et al.* (1988) e Lawrence *et al.* (1999).

Meloidae (inclui Tetraonychidae) (Figs 31.386–389). Nomes populares: burrinho-da-batata, burrinho-cinzento, burrinho-da-pimenteira, burrinho-zebra, caga-fogo, papa-pimenta, vaquinha-da-batatinha, vaquinha. Pode ser reconhecida principalmente pelo corpo mole, alongado, pernas longas, cabeça defletida, com pescoço estreito, pronoto não carenado lateralmente, tarsos heterômeros, pernas longas e garras com apêndice ventral ou inferior. Comprimento: 5–35 mm. Forma heterogênea; coloração variável, de opaca a metálica ou colorida de vermelho ou amarelo e preto (típica coloração de alerta); pubescência variável; cabeça defletida, mais larga que a região anterior do protórax; olhos alargados e estendendo-se ventralmente nas espécies noturnas, alguns (*Meloetyphlus* Waterhouse) sem olhos; antena com 11 antenômeros ou menos, geralmente subfiliforme ou submoniliforme, às vezes clavada, raramente serrada; labro variável, às vezes estendendo-se até o ápice da mandíbula; pronoto sem margem lateral distinta, mais estreito que élitros; élitros inteiros ou encurtados; perna longa, trocanter geralmente com um apêndice no macho; tíbia modificada no macho de várias espécies; tarsômeros bilobados apenas em Tetraonycinae e alguns Eleticinae; geralmente tarsômeros com lobos embaixo, particularmente nos machos, os quais em algumas espécies de Meloinae tem modificado também nas pernas anterior e média; abdômen macio com 6 ventritos, exceto em Eleticinae com 5, e ventrito I apresenta depressão para acomodar a metacoxa.

Apresentam desenvolvimento larval hipermetamórfico, com vários ínstares larvais, diferindo tanto na morfologia quanto no comportamento, embora Eleticinae, com biologia pouco conhecida, pode ser exceção.

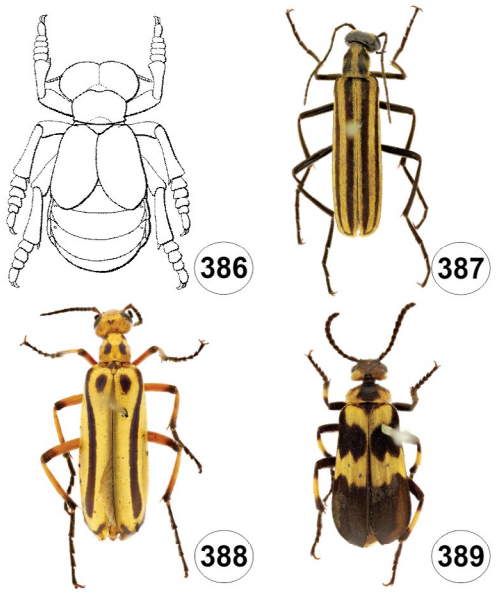
Os ovos são postos no solo, sobre a vegetação e menos comumente no ninho do hospedeiro. As larvas de primeiro ínstar são muito ativas triungulinídeos, fortemente esclerosadas, campodeiformes, com cabeça prognata. Seguem-se mais quatro ínstares sedentários, do tipo escarabeiforme, ligeiramente esclerosado e com cabeça hipognata. A larva de sexto ínstar, possui peças bucais e pernas reduzidas, e permanece em diapausa. O sétimo e último ínstar é escarabeiforme, semelhante ao quinto, mas não se alimenta. Pupa exarata.

As larvas geralmente são parasitoides e predadoras, geralmente atacando ninhos de abelhas, onde consomem tanto os imaturos do hospedeiro quanto as provisões de uma ou mais células. Também são encontradas em ootecas de gafanhotos, onde predam os ovos. Os parasitoides de abelhas atingem o ninho do hospedeiro por forésia, preso a abelhas adultas visitando flores. Esses triungulinídeos podem ser carregados por seus hospedeiros a distâncias consideráveis.

Os adultos de meloídeos são fitófagos e alimentam-se de folhas e flores de várias famílias de plantas; os de algumas espécies não se alimentam. Os machos produzem cantaridina, substância defensiva e vesicante, que é eliminada quando perturbados. Essa substância é transferida para a fêmea durante a cópula e está presente também nas larvas. É utilizada na medicina, mas pode ser perigosa, causando bolhas externas ou hemorragias internas e morte se ingerida pelo homem ou por animal. Devido ao tamanho moderado e comportamento de enxamear, podem causar danos consideráveis a colheitas, alimentando-se da folhagem ou brotos. Mas algumas espécies podem ser benéficas à agricultura enquanto larvas, ajudando a controlar populações de gafanhotos, apesar de ser praga enquanto adulto.

Está dividida em quatro subfamílias, todas com registros para o Brasil: Eleticinae, Meloinae (Figs 31.387–388), Nemognathinae (Fig. 31.386) e Tetraonychinae (Fig. 31.389). Referências: Selander (1966), Selander & Selander (1992/1993), Pinto & Bologna (1999), Campos-Soldini & Roig-Juñent (2015) e Campos-Soldini *et al.* (2018).

Mordellidae (Figs 31.390–392). Besouros em forma de cigarra, com antenas curtas, parte anterior do corpo retrátil, élitros inteiros, pigídio geralmente longo e em forma de ponta e pernas posteriores longas. Comprimento: 1,5–15 mm. Aerodinâmicos, caracteristicamente curvados quando vistos de perfil, comprimidos lateralmente e afilados em direção ao ápice (forma de cigarra); região ventral convexa; coloração variada, frequentemente negra, geralmente bicoloridos, com cabeça e pronoto diferindo dos élitros; pubescência de esparsa a densa, cerdas grossas e decumbentes ou cerdas escamiformes de várias cores, geralmente branca ou acinzentada, frequentemente formando vários padrões; cabeça fortemente inclinada com peças bucais voltadas para trás; labro livre; antena geralmente filiforme, serrada ou levemente clavada; protíbia do macho levemente dilatada com franja de cerdas internamente; esporões metatibiais bem desenvolvidos e geralmente assimétricos; tarsos 5-5-4, às vezes



Figuras 31.386-389. Meloidae, vd. **386,** Nemognathinae, *Meloetyphlus attacephalus* Borgmeier; **387,** Meloinae, *Epicauta excavata* (Klug); **388,** Meloinae, *Pyrota vittigera* Blanchard; **389,** Tetraonychinae, *Tetraonyx* sp.

penúltimo protarsômero lobado embaixo; garras geralmente levemente serradas.

Larva alongada, paralela lateralmente, cilíndrica, ligeiramente pigmentada; cabeça hipognata; sutura epicranial ausente, endocarena longa; labro livre; perna curta, 3- ou 4-segmentada; segmento IX com um par de urogonfos curtos e agudos ou um processo mediano esclerosado.

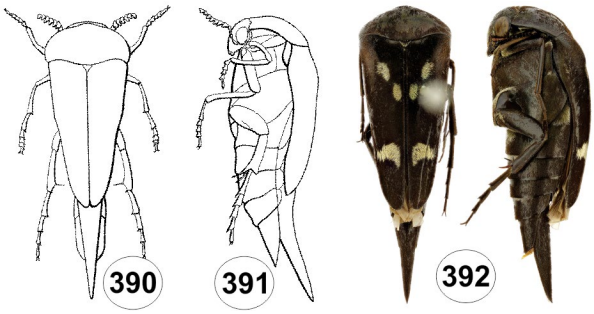
Os adultos podem ser encontrados sobre a vegetação, especialmente sobre flores, onde aparentemente se alimentam de néctar e pólen. Em certas condições, podem se formar grandes enxames de adultos. A maioria se desenvolve em madeira morta e apodrecida, mas algumas espécies se desenvolvem em corpos de frutificação de fungos e outras, em caule de arbustos e plantas herbáceas, causando danos a algumas espécies cultivadas.

Está dividida em duas subfamílias, Ctenidiinae e Mordellinae; a última com registros para o Brasil. Referência: Ray (1939).

Mycetophagidae (Figs 31.393–394). Distingue-se dos demais Tenebrionoidea principalmente pela forma do corpo de oblonga a ovalada, levemente achatada e pubescente, olhos grosseiramente facetados e antenas clavadas. Comprimento: 1,5–5 mm. Coloração de castanha a castanho-escura, geralmente com mancha amarelada; pubescência densa e longa; labro livre; antena com 11 antenômeros, clavada ou capitada; clava geralmente com 2–5 antenômeros; esporões tibiais bem desenvolvidos, às vezes serrados ou pectinados; tarsos quase sempre 4-4-4 na fêmea e 3-4-4 no macho; tarsômero I muito mais longo que II, e geralmente tão longo quanto II e III juntos.

Larva alongada, mais ou menos paralela; superfície dorsal mais pigmentada que ventral; cabeça prognata e protraída; ramos frontais liriformes; labro livre; 4–5 estemas cada lado; pernas bem desenvolvidas, coxas bem separadas; segmento IX com um par de urogonfos unciformes e não articulados.

A maioria dos membros dessa família se alimenta de fungos, e geralmente é encontrada nos próprios fungos, sob casca de troncos, madeira apodrecida ou matéria vegetal em decomposição. Alguns podem ser encontrados em produtos estocados, onde sua presença é indicativa de condições com umidade e bolor. As larvas são desconhecidas para o Brasil.



Figuras 31.390-392. Mordellidae. **390-391**, *Mordella* sp., vd, vl; **392**, *Mordella clavicornis* Kirby, vd, vl.

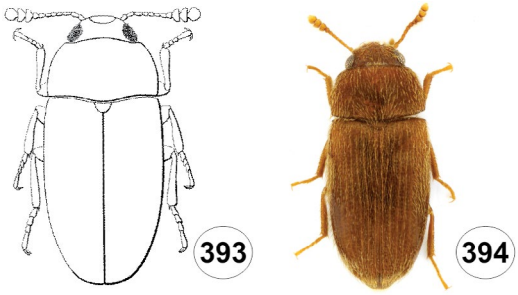
Está dividida em três subfamílias, apenas a última ocorre no Brasil: Bergininae, Esarcinae e Mycetophaginae, representada pelos gêneros *Caserus* Dajoz, *Pseudochrodes* Reitter e *Typhaea* Stephens. Referência: Lawrence *et al.* (2014).

Mycteridae (= Pythidae, Salpingidae; inclui Hemipeplidae) (Figs 31.395–398). Antenômeros relativamente curtos, prosterno encoberto pelas procoxas na região anterior, élitros com mancha sutural apical na superfície ventral, frequentemente visível dorsalmente como área elíptica de cor contrastante e machos geralmente com área elevada e/ou área cerdosa nos ventritos. Comprimento: 2,5–9 mm. Corpo alongado, paralelo lateralmente e achatado ou robusto e convexo dorsalmente; pubescência dorsal geralmente densa e curta; labro livre, a maioria com faixa de cutícula na base do labro; antena com 11 antenômeros, moniliforme, filiforme, serrada, pectinada ou flabelada; às vezes sexualmente dimórficas, com artículos mais pronunciados nos machos; tarsos 5-5-4, penúltimo tarsômero expandido lateralmente formando lobo ventral, garra tarsal dilatada na base ou com dente basal; élitros paralelos a subovais, às vezes mais largos próximos ao ápice.

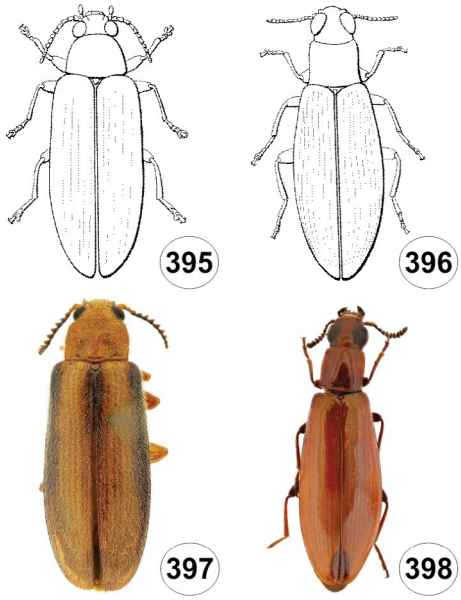
Larva alargada, paralela lateralmente, fortemente achatada a ligeiramente cilíndrica (*Stilpnonotus* Gray); tegumento levemente esclerosado exceto cabeça e placa urogonfal, fortemente esclerosada; cabeça e tórax mais estreitos que abdômen; cabeça prognata, ramos frontais presentes; labro livre; coxas amplamente separadas; segmento IX formando placa urogonfal, com margem posterior lisa, denteada, com 2–4 pequenos tubérculos no meio, ou com processo mediano simples. Pupa adéctica e exarata.

A biologia é pouco conhecida. Alguns adultos estão associados a palmeiras. Uma espécie de *Hemipeplus* Berthold é apontada como praga de palmeiras. As larvas de Mycteridae são fitófagas e ocorrem embaixo de casca ou na axila de folhas vivas ou mortas de plantas monocotiledôneas. Durante o desenvolvimento, após o último ínstar larval, *Eurypus muelleri* Seidlitz, passa por estágio morfologicamente distinto e quiescente (pré-pupa) que antecede o estágio pupal (Costa & Vanin 1977).

Está dividida em três subfamílias, das quais as duas primeiras (com *) ocorrem no Brasil: Eurypinae* (Figs 31.395–39), Hemipeplinae* e Mycterinae. Referências: Costa & Vanin (1977), Pollock (1999, 2006, 2016) e Pollock *et al.* (2000).



Figuras 31.393-394. Mycetophagidae, vd.

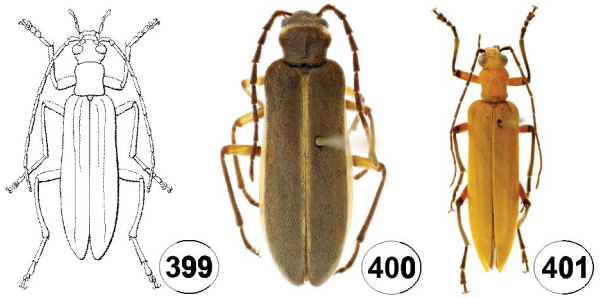


Figuras 31.395-398. Mycteridae, Eurypinae, vd. **395**, *Eurypus muelleri* Seidlitz; **396**, *Stilpnonotus postsignatus* (Fairmaire); **397,** *Eurypus muelleri* Seidlitz; **398,** *Stilpnonotus* sp.

Oedemeridae (Figs 31.399–401). Assemelham-se a Meloidae, mas são reconhecidos pelo corpo alongado com élitro cobrindo o abdômen, tegumento macio e colorido variado, pronoto alongado e alargado anteriormente, sem carenas laterais e base mais estreita que os élitros, cavidades procoxais abertas e tarsos 5-5-4. Comprimento: 5–20 mm. Coloração variável, de pálida a castanho-escura, às vezes metálica, geralmente com manchas amarelas; pubescência muito variada, recumbente ou ereta; labro livre; antena geralmente filiforme (serrada Polypriinae, Calopodinae e alguns Oedemerinae); perna longa, união trocantero-femoral fortemente oblíqua; esporões tibiais sempre pareados; penúltimo tarsômero lobado embaixo (Fig. 31.9D); cerdas adesivas especiais geralmente presentes no penúltimo tarsômero.

Larva alongada, cilíndrica, geralmente ligeiramente esclerosada, exceto a cabeça e urogonfos; sutura epicranial presente, endocarena longa; labro livre; tergos do tórax e segmentos abdominais I–III ou I–IV geralmente com áreas transversais com microespinhos; geralmente esternitos abdominais III–IV ou II–IV com ampolas e microespinhos (funcionando como falsas pernas); tergito IX com ou sem urogonfos fixos.

Geralmente desenvolvem-se em lugares úmidos e raízes de plantas. Os adultos normalmente são encontrados sobre flores, onde se alimentam de néctar. Também são encontrados em folhagens, madeira flutuante ou troncos apodrecidos úmidos. A



Figuras 31.399-401. Oedemeridae. Oedemerinae, vd. **399**, *Diplectrus vicinus* Pic; **400,** *Diplectrus* sp.; **401,** *Vodomaris* sp.

Figura 31.402. Ripiphoridae, Pelecotominae, *Trigonodera* sp., vd, vl.

maioria das larvas se alimenta de madeira apodrecida, algumas ocorrem em caules ou raízes de arbustos ou plantas herbáceas. Nenhuma espécie tem importância econômica na silvicultura ou agricultura. Entretanto, uma espécie cosmopolita pode causar danos à madeira estrutural. Secretam cantaridina e são conhecidos por causar dermatites vesiculares agudas na pele humana (Mizota 2001).

Está dividida em três subfamílias, das quais apenas uma (com *) ocorre no Brasil: Calopodinae, Oedemerinae* e Polypriinae. Referências: Arnett (1951) e Mizota (2001).

Ripiphoridae (=Rhipiphoridae) (Fig. 31.402). Com pequeno número de espécies e difícil de caracterizar, apresenta larvas parasitoides de outros insetos. Comprimento: 3,5–38 mm. Forma variada, geralmente curvada, comprimida lateralmente e afilada em direção ao ápice; levemente em forma de cigarra, mas ápice do abdômen não apresenta forma de espinho; geralmente subglabros ou cobertos com cerdas decumbentes; cabeça fortemente declinada, geralmente abruptamente estreitada na base; olho inteiro a fortemente emarginado; labro livre; antena geralmente com 11 antenômeros (com 10 antenômeros nas fêmeas de alguns grupos), serrada, unipectinada ou uniflabelada a partir do antenômero 3–6; pronoto mais largo na base; carena lateral do pronoto incompleta ou ausente; élitro cobrindo total ou parcialmente o abdômen. Fêmeas de alguns grupos são larviformes.

Ciclo de vida pouco estudado, mas são endoparasitas de outros insetos pelo menos em algum ponto do seu desenvolvimento. Nada se sabe sobre Ptilophorinae (grupo mais basal, não ocorre no Brasil). A maioria dos grupos tem pelo menos uma fase ectoparasítica antes de entrar no corpo do hospedeiro; em Ripidiinae, o triungulinídeo consome hemolinfa antes de entrar no hospedeiro. Os hospedeiros de Pelecotominae e Hemirhipidiinae são larvas de brocadores de madeira. Larvas de 1º ínstar de Pelecotominae não são do tipo triungulinídeo

enquanto aquelas de Ripidiinae e Ripiphorinae são deste tipo, mas nenhuma delas apresenta urogonfo.

Os ínstares seguintes são variados nos diversos grupos. Ulysséa & Albertoni (2020) descreveram a larva triungulinídeo e apresentaram dados biológicos de *Macrosiagon octomaculata* (Gerstäcker), a única informação de imaturos para o Brasil.

Os Ripiphoridae são parasitoides hipermetamórficos de imaturos de Hymenoptera, Blattaria (baratas) e alguns Coleoptera (Curculionidae, Scolytinae). Os ovos são postos em massas de poucos a várias centenas, em botões de flores, folhas, no solo ou em madeira. O desenvolvimento envolve estágios com alimentação interna e externa. São entomófagos e possuem uma larva de primeiro ínstar ativa (triungulinídeo ou não) que se prende nos adultos dos hospedeiros. Nos ínstares posteriores, podem se transformar em larva com pernas reduzidas, indistintamente segmentadas, que se alimenta externamente de larvas de vespas, abelhas ou besouros, ou em uma larva degenerada, ápoda, semelhante a um saco, que se alimenta internamente de ninfas de barata. O último tipo adquire, posteriormente, apêndices distintos. Ambos os tipos abandonam o hospedeiro para empupar e transformam-se em adultos de vida livre. Pupa exarata ou obtecta.

Está dividida em cinco subfamílias, das quais, quatro (com *) ocorrem no Brasil: Hemirhipidiinae*, Pelecotominae*, Ptilophorinae, Ripidiinae* e Ripiphorinae*. Referências: Barclay (2015) e Ulysséa & Albertoni (2020).

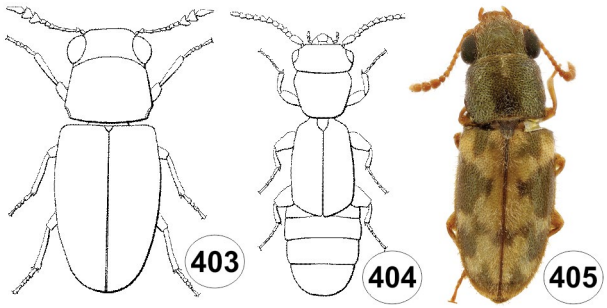
Salpingidae (inclui, Elacatidae, Inopeplidae, Othniidae) (Figs 31.403–405). Comprimento: 1,5–8 mm. Corpo alongado, mais ou menos paralelo lateralmente (pedunculado em Inopeplinae), convexo a fortemente achatado; cabeça declinada, fortemente constrita na base; olhos geralmente protuberantes; região frontoclipeal proeminente; labro livre; antenas com 11 antenômeros, clava com 3–5 antenômeros; filiforme in Inopeplinae; pronoto mais largo anteriormente ou no meio; élitro cobrindo os tergitos abdominais exceto em Inopeplinae onde vários tergitos estão expostos; irregularmente pontuado ou estriado; tarso geralmente 5-5-4 (4-4-4 em alguns Inopeplinae); penúltimo tarsômero às vezes mais curto que antepenúltimo.

Larva alongada, paralela lateralmente, moderada a fortemente achatada; tegumento dorsal e ventral geralmente pouco esclerosado exceto cabeça e segmento IX; cabeça prognata, ramos frontais presentes; labro livre; coxas moderada a amplamente separadas; segmento IX com par de urogonfos fixos geralmente bifurcado ou com espinhos ou tubérculos acessórios.

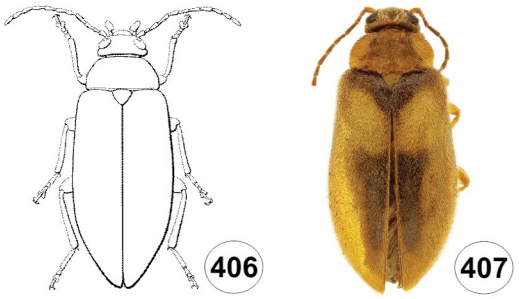
Os adultos são encontrados sobre flores, folhagens ou associados a galhos e troncos apodrecidos. As larvas são encontradas embaixo da casca de tronco apodrecido ou na axila de folhas.

Está dividida em sete subfamílias, das quais 4 (com *) estão registradas para o Brasil: Aegialitinae, Agleninae, Dacoderinae, Inoplepinae* (Fig. 31.404), Othniinae* (Figs 31.403, 405), Prostominiinae* e Salpinginae*.

Scraptiidae (inclui Anaspididae) (Figs 31.407–407). Comprimento: 3,5–13 mm. Corpo alongado, alargado na junção pronoto-elitral, levemente estreitado para a frente e fortemente estreitado para o ápice; coloração geralmente castanho-avermelhada a negra, às vezes formando padrões de cores contrastantes; cabeça declinada, abruptamente constrita na base; inserções



Figuras 31.403-405. Salpingidae, vd. **403**, Othniinae, *Elacatis ruficornis* (Pic); **404**, Inopeplinae, *Inopeplus* sp.; **405,** Othniinae, *Elacatis ruficornis* (Pic).



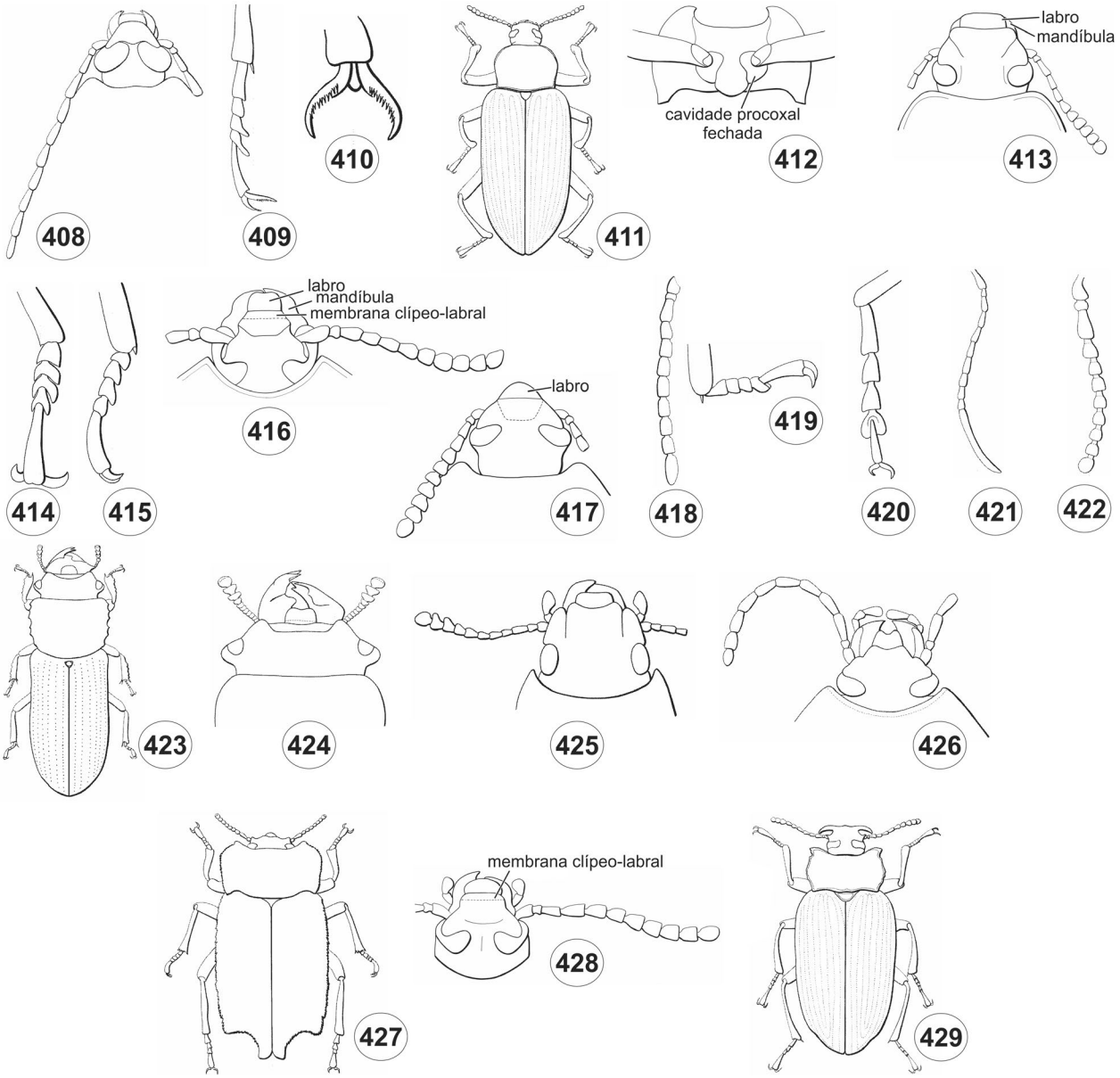
Figuras 31.406-407. Scraptiidae, vd. **406**, *Scraptia* sp.; **407,** *Scraptia triangularis* Champion.

antenais expostas; antena com 11 antenômeros geralmente filiforme a serrada ou clavada (clava com 3–5 antenômeros em Anaspidinae, que não ocorre no Brasil); labro livre; palpômero maxilar apical de fusiforme a subtriangular, securiforme ou cultriforme; palpômero labial apical de fusiforme a fortemente expandido apicalmente; suturas pleurosternais incompletas ou ausentes; cavidades procoxais transversas, contíguas; élitro irregularmente pontuado; tarsos 5-5-4, penúltimo tarsômero lobado embaixo em Scraptiinae.

Larva alongada, levemente pigmentada exceto região anterior da cabeça mais escura; corpo ligeiramente estreitado em direção ao ápice; cabeça prognata, ramos frontais presentes, labro livre; coxas amplamente separadas; segmento IX mais curto que VIII, completamente dorsal e com processo deiscente bem desenvolvido em Scraptiinae. Adultos são encontrados sobre flores e folhagens. As larvas sob casca de troncos apodrecidos.

Está dividida em duas subfamílias, das quais a última está registrada para Brasil: Anaspidinae e Scraptiinae*, representada apenas pelo gênero *Scraptia* Latreille. Referência: Vanin *et al.* (1996).

Tenebrionidae (inclui Alleculidae, Lagriidae, Nilionidae) (Figs 31.408–445). Nomes populares: besouro-preto, besouro-cornudo-das-farinhas, bicho-do-amor, bicho-do-amendoim, bicho-do-pão, bicho-capixaba, bicho-da-farinha, dragão-da-lua, gorgulho-da-farinha, idiamin (Lagriinae), ligeirinho (às vezes, na forma diminutiva, como besourinho-preto ou bichinho-do-amor). Família muito diversa e difícil de caracterizar pelas muitas exceções nos caracteres diagnósticos: corpo tipicamente rígido, antenas tipicamente com 11 antenômeros, inseridas embaixo de expansões laterais da fronte, cavidades procoxais fechadas; abdômen com ventritos I a III conatos e IV a V móveis, e fórmula tarsal geralmente 5-5-4. Comprimento: 1–80 mm.



Figuras 31.408-429. Tenebrionidae. **408**, *Lobopoda* sp. (Alleculinae), cabeça, vd; **409-410**, *Lobopoda velutina* Laporte de Castelnau; **409**, tarso; **410**, garras tarsais; **411**, *Mylaris maxima* (Germar) (Stenochiinae), vd; **412-414**, *Mylaris gigas* (Linnaeus) (Stenochiinae); **412**, protórax, vv; **413**, cabeça vd; **414**, tarso, vd; **415**, *Talaus* sp. (Stenochiinae), tarso; **416**, *Strongylium bicolor* (Laporte de Castelnau) (Stenochiinae), cabeça, vd; **417**, *Platydema* sp. (Diaperinae), cabeça, vd; **418-419**, *Goniadera* sp. (Lagriinae); **418**, antena; **419**, tarso. **420-421**, *Statira gemmifera* Mäkllin (Lagriinae); **420**, tarso; **421**, antena; **422,** *Nilio testaceum* Thomson (Nilioninae), antena; **423-424**, *Delognatha* sp. (Phrenaptinae); **423**, vd; **424**, cabeça, vd; **425-427**, Pimeliinae; **425**, *Epitragus aurulentus* (Kisch), cabeça, vd; **426**, *Scotinus platynotos* (Perty), cabeça, vd; **427**, *Scotinus* sp., vd; **428-429**, Tenebrioninae; **428**, *Pyanisia nebulosa* (Fabricius), cabeça, vd; **429**, *Tauroceras aries* Dalman, vd.

Tamanho e forma do corpo muito variada; bem esclerosado e muito rígido; geralmente negros ou marrons e subglabros; alados ou ápteros; cabeça de prognata a fortemente declive, inserções antenais geralmente escondidas pela fronte; labro livre; antena geralmente filiforme, moniliforme ou clavada; união trocantero-femoral fortemente oblíqua; tarsômeros geralmente simples, ocasionalmente penúltimo tarsômero lobado embaixo; garra tarsal simples (pectinada na maioria dos Alleculinae).

Larva alongada, levemente achatada ou cilíndrica, fortemente esclerosada; sutura epicranial geralmente presente, labro livre; urogonfos presentes ou ausentes; se presente, simples ou bifurcado. Algumas larvas se assemelham a Elateridae das quais podem ser facilmente separadas por apresentar labro livre (nasal em Elateridae). Pupa adéctica e exarata, geralmente com órgãos dioneiformes laterais no abdômen.

A maioria é crepuscular ou ativos à noite. Devido à rigidez do corpo, são geralmente bem adaptados a ambientes xéricos. A maioria também é caracterizada por possuírem reservatórios glandulares pares, associados ao sistema de defesa química, geralmente localizados na base do ventrito V. Vivem em madeira apodrecida, geralmente amolecida e alterada quimicamente pela ação de vários fungos, sob casca de árvores, troncos caídos, em galerias de outros besouros broqueadores, associados a corpos de frutificação de fungos, em líquens, algas e musgos que crescem em troncos, sobre folhas e flores, no solo, serapilheira, sob pedras ou troncos. Algumas espécies estão associadas a ninhos

de insetos ou outros invertebrados e produtos estocados. Em alguns grupos, os adultos estão adaptados a escavar o substrato e ocupam o mesmo hábitat das larvas; em outros, possuem corpo relativamente mole e vida curta, e geralmente são diurnos e coloridos. Algumas espécies podem ser braquípteras ou ápteras. São primariamente saprófagos e alimentam-se de matéria vegetal e animal, incluindo húmus, serapilheira, troncos apodrecidos, carniça, excrementos e corpos de frutificação de fungos; alguns são predadores. Devido a seu tamanho grande e associação com plantas, podem ser encontrados na agricultura, mas possuem pouca ou nenhuma importância econômica. Entretanto, algumas espécies podem ser pragas de produtos estocados e outras, cujas larvas se alimentam de raiz, podem se tornar pragas da agricultura, especialmente de plantas jovens, durante condições secas. Também podem danificar sementes plantadas ou mudas jovens. Espécies que se alimentam de fungos podem se tornar pragas de cogumelos cultivados.

Está dividida em nove subfamílias, das quais apenas a última não está registrada para o Brasil: Alleculinae, Diaperinae, Lagriinae, Nilioninae, Phrenapatinae, Pimeliinae, Stenochiinae, Tenebrioninae (inclui Trachelostenidae) e Zolodininae. Referências: Freude (1967, 1968) e Flores & Triplehorn (2002).

Chave para subfamílias com registros para o Brasil

1. Corpo curto e largo, quase arredondado, de moderado a fortemente convexo dorsalmente e achatado ventralmente; antena mais ou menos moniliforme, com anel de sensores composto no ápice dos antenômeros IV–X. (Figs 31.422, 433) ..... **Nilioninae**

— Corpo alongado, convexidade variável; antena de outra forma **2**

2(1). Abdômen geralmente sem membrana visível na margem posterior dos ventritos III e IV; antena geralmente filiforme, com 2 a 3 antenômeros distais formando clava fraca, às vezes moniliforme ou clavada, com sensores setiformes simples geralmente agrupados em anéis apicais nos últimos três antenômeros. (Figs 31.425–427, 434–435) ..... **Pimeliinae**

— Abdômen geralmente com membrana visível na margem posterior dos ventritos III e IV; antena de forma variada **3**

3(2). Garras tarsais pectinadas. (Figs 31.408–410, 430) .. .. **Alleculinae**

— Garras tarsais não pectinadas **4**

4(3). Tarsômeros simples, não dilatados; membrana clípeo-labral exposta **5**

— Pelo menos um tarsômero dilatado ou lamelado; membrana clípeo-labral exposta ou não **7**

5(4). Antena geralmente clavada, com sensores setiformes nos antenômeros apicais; escapo às vezes muito alongado (geniculado em Phrenaptini); mandíbula de moderada a fortemente projetada, tridenteada. (Figs 31.423–424) .... **Phrenaptinae**

— Antena gradualmente alargada para o ápice ou formando clava com 5 a 7 antenômeros, com sensores nos antenômeros apicais; outros caracteres diferentes **6**

6(5). Labro em forma de faixa estreita. (Figs 31.417, 431) ..... **Diaperinae**

— Labro de comprimento moderado; membrana clípeo-labral exposta ou escondida. (Figs 31.428–429, 443–445) .....**Tenebrioninae**

7(4). Antena de filiforme a gradualmente expandida (Fig. 31.5B); antenômero apical geralmente longo (Lagriini); sensores setiformes apenas no antenômero apical; pelo menos penúltimo tarsômero lobado ventralmente e mais largo que os demais; tarsômero apical originando-se antes do ápice. (Figs 31.418–421, 432) ..... **Lagriinae**

— Antena de modo geral gradualmente dilatada para o ápice ou levemente clavada; tarsômeros dilatados e/ou o tarsômero IV menor que os demais. (Figs 31.411–416, 436–442) ..... **Stenochiinae**

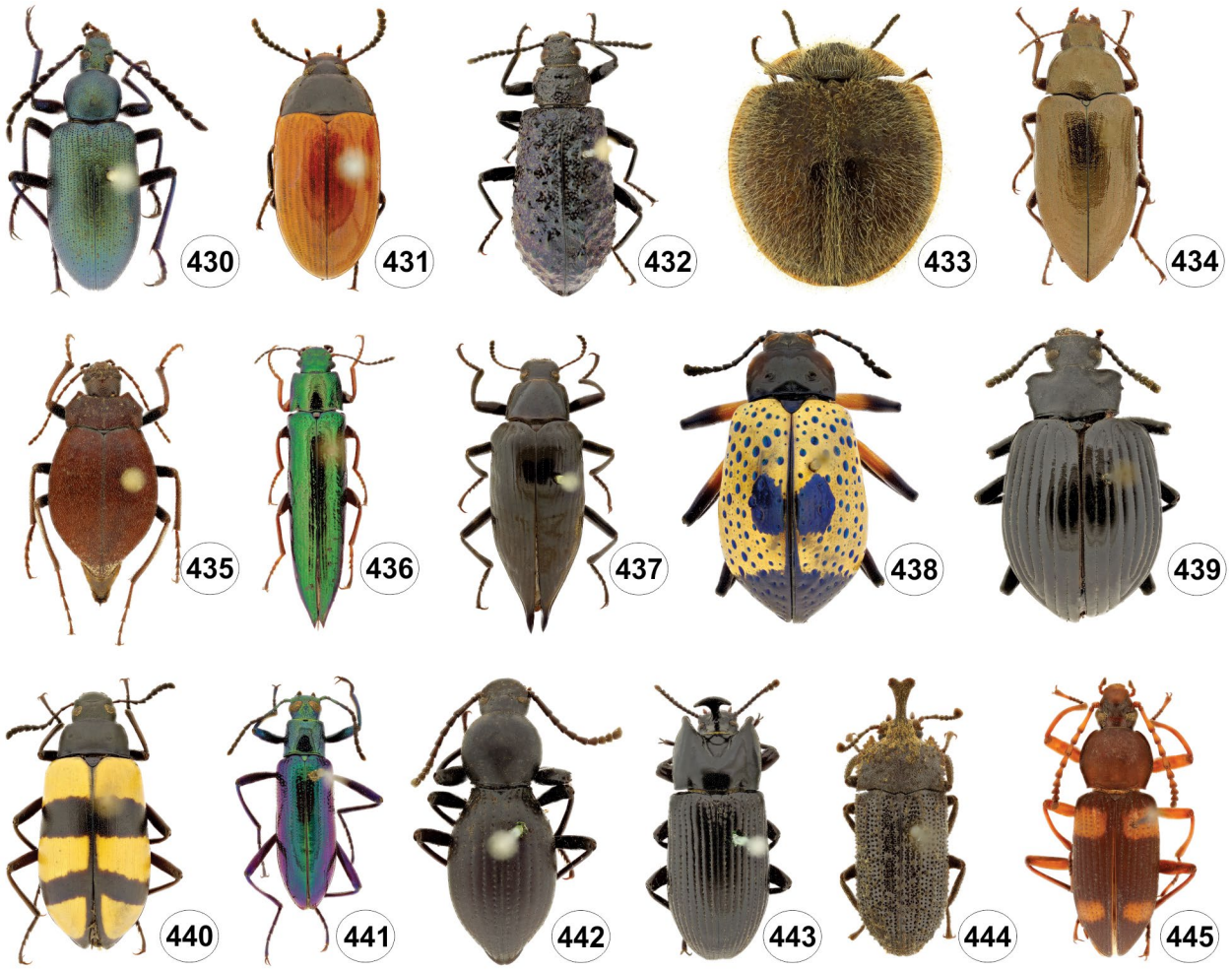
Subfamílias que ocorrem no Brasil

Alleculinae (Figs 31.408–410, 430). Adultos geralmente ligeiramente esclerosados e levemente pigmentados, ocorrem sobre plantas, incluindo flores, ou atraídas pela luz; algumas espécies não voam. As larvas vivem no solo ou em madeira apodrecida. Cabeça às vezes estreitada posteriormente ou proeminente anteriormente formando focinho curto; olho vertical, oval e emarginado anteriormente; antena geralmente filiforme, serrada ou levemente clavada; pronoto com margens laterais mais ou menos arredondadas ou curvadas anteriormente; garra tarsal quase sempre pectinada; abertura dos reservatórios de glândulas defensivas simples, entre os esternitos VII–VIII; 5–6 ventritos.

Diaperinae (Figs 31.417, 431). Vivem principalmente na floresta, mas alguns grupos ocorrem em regiões mais áridas, frequentemente em áreas arenosas ou praias e são principalmente saprófagos. Outros vivem embaixo de casca ou em madeira morta. Forma do corpo muito variável, com superfície geralmente glabra e colorida; olho geralmente oval, vertical e emarginado; antena com 11 antenômeros ou menos, filiforme, serrada, perfoliada, clavada (1 ou 3–5 antenômeros) ou capitada; sutura pleurosternal geralmente incompleta ou ausente; processo prosternal elevado atrás das procoxas; membranas intersegmentais visíveis entre ventritos III–V; abertura dos reservatórios de glândulas defensivas entre os esternitos VII–VIII.

Lagriinae (Figs 31.418–421, 432). As larvas ocorrem na serapilheira ou acúmulo de matéria vegetal, internamente em madeira morta ou em axila de folhas de samambaia. Adultos com corpo geralmente alongado e convexo; cabeça prognata, abruptamente constrita na base; antena quase sempre com 11 antenômeros e filiforme, moniliforme ou levemente incrassada; pronoto mais estreito que base dos élitros; carena lateral do pronoto completa ou incompleta; élitro com pontuação geralmente seriada ou estriada, com 10 estrias e estríola escutelar; penúltimo tarsômero geralmente pelo menos fracamente lobado embaixo, com tarsômero terminal surgindo acima e antes do ápice do anterior; abertura dos reservatórios de glândulas defensivas variável; 5–6 ventritos; membrana intersegmentar quase sempre exposta entre ventritos III–V; margem externa do ventrito V sulcada para receber a margem elitral. Larva cilíndrica ou fortemente achatada.

Nilioninae (Figs 31.422, 433). Larvas e adultos de *Nilio varius* Ihering são gregários sobre galhos cobertos por fungos e líquens, raspando a superfície para alimentação. Antes de empupar, a larva fixa-se no substrato, pelas pernas e ápice do abdômen, e empupa dentro da última exúvia larval. O ápice de cada processo halteriforme excreta um líquido que se acumula como pequena gota (Jorge 1974). Adultos com corpo arredondado ou elíptico e convexo, e com pilosidade moderadamente longa,



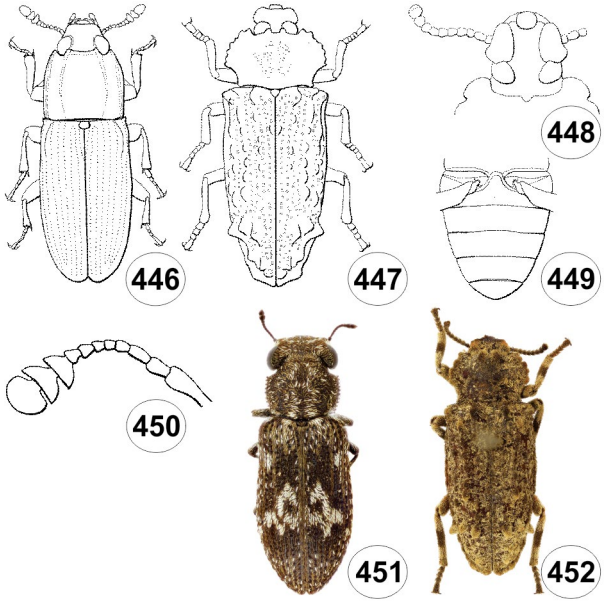
Figuras 31.430-445. Tenebrionidae, vd. **430,** Alleculinae, *Lystronichus coeruleus* Solier; **431,** Diaperinae, *Cosmonota rubripennis* Chevrolat; **432,** Lagriinae, *Phymatestes spathifer* Gebien; **433,** Nilioninae, *Nilio brunneus* Thomson; **434-435,** Pimeliinae, **434**, *Epitragus* sp.; **435,** *Scotinus* sp.; **436-442,** Stenochiinae; **436,** *Acropteron* sp.; **437,** *Blapida okeni* Perty; **438,** *Cuphotes formosus* (Thomsom); **439,** *Cyrtosoma unicolor* Perty; **440,** *Poecilesthus fasciatus* Fabricius; **441,** *Strongylium aurichalceum* Germar; **442,** *Tentyriopsis striipuncta* Perty; **443-445,** Tenebrioninae; **443,** *Antimachus nigerrimus* (Perty); **444,** *Watius cucullatus* (Pascoe); **445,** *Zophobas quadrimaculatus* (Olivier).

fina e subereta; cabeça não constrita na base; antena com 11 antenômeros, levemente moniliforme com anel de sensórios no ápice dos antenômeros 4–10; pronoto mais estreito que bases elitrais, arredondado e explanado lateralmente; élitro pontuado irregularmente ou com 9 fileiras de pontos, sem estríola escutelar; epipleura elitral larga e explanada na base; ventrito I com processo intercoxal estreitamente arredondado; abertura dos reservatórios de glândulas defensivas entre os segmentos VII–VIII, marcadas por impressões na margem externa do esternito VIII. Referência: Jorge (1974).

Phrenapatinae (Figs 31.423–424). Adultos e larvas vivem e alimentam-se em madeira apodrecida. *Phrenapates ohausi* Gebien exibe cuidado parental, com a larva alimentando-se de aparas finas de madeira providas pelo adulto (Ohaus 1909). Adultos geralmente com corpo alongado, paralelo lateralmente e convexo; inserções antenais não visíveis dorsalmente; sulco subantenal geralmente bem desenvolvido; antena geralmente com 11 antenômeros, capitada com clava com 2–4 antenômeros; antena geniculada em Phrenapatini; pronoto não explanado, com carena lateral completa, simples, raramente crenulada; élitro com 9 fileiras regulares de pontos, sem estríola escutelar; membrana intersegmentar entre esternitos V–VII visíveis; glândulas defensivas abdominais ausentes.

Pimeliinae (Figs 31.425–427, 434–435). Maioria dos membros é saprófaga, geralmente em regiões abertas áridas ou semiáridas, com larvas quase sempre vivendo no solo e caracterizadas por possuir primeiro par de pernas alargado, para escavar. A mirmecofilia evoluiu em vários grupos. Apresentam forma variável e cor escura; cabeça de prognata a fortemente inclinada; antena estreita, geralmente com 11 antenômeros e 2–3 últimos formando clava fraca; às vezes moniliforme, clavada ou geniculada; processo prosternal sempre mais ou menos elevado atrás das procoxas; aberturas de glândulas defensivas ausentes.

Stenochiinae (Figs 31.411–416, 436–442). São primariamente habitantes de florestas. Adultos geralmente são encontrados na superfície à noite ou no dossel de florestas, enquanto a larva geralmente se alimenta de madeira apodrecida. Forma do corpo muito variável, com coloração negra, e às vezes brilhante ou metálica. Antena geralmente filiforme, moniliforme ou clavada, raramente pectinada; tarsômeros basais geralmente com área ventral com pilosidade amarela; membrana intersegmentar visível

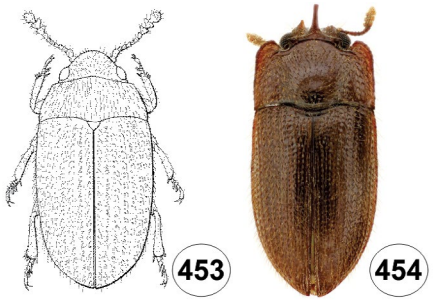


Figuras 31.446-452. Zopheridae. **446**, *Aulonium* sp. (Colydiinae), vd; **447,** *Noserinus dormeanus* (Fairmaire) (Zopherinae), vd; **448-449**, *Noserinus* sp.; **448**, cabeça, vd; **449**, metacoxa e ventritos; **450**, *Hyporhagus rufocinctus* Pic (Zopherinae), antena; **451,** Colydiinae, *Ethelema luctuosa* Pascoe, vd; **452,** Zopherinae, *Noserinus dormeanus* Fairmaire, vd.

entre ventritos III–V; aberturas dos reservatórios das glândulas defensivas presente entre esternitos VII–VIII.

Tenebrioninae (Figs 31.428–429, 443–445). Grande parte com larvas que se alimentam de madeira apodrecida enquanto outros ocorrem no solo, onde são saprófagos ou se alimentam de raízes, e poucos se tornaram pragas de grãos estocados. Adultos com forma muito variável; sulcos subantenais ausentes na maioria dos grupos; antena quase sempre com 11 antenômeros, geralmente de filiforme ou clavada; antenômeros apicais com sensórios compostos (aglomerados de sensilas dispostos em círculo sobre base elevada) ou simples; tarsômeros raramente com lobos ventrais; aberturas dos reservatórios das glândula defensivas quase sempre presentes entre esternitos VII–VIII; membranas intersegmentares entre os ventritos III–V quase sempre exposta.

Zopheridae (inclui Colydiidae, Monommatidae) (Figs 31.446–452). É reconhecida pela presença de quatro ventritos conatos, antenas inseridas abaixo da margem frontal, tarsos variáveis e metacoxas separadas por distância maior que sua largura. Comprimento: 1,8–34 mm. Alongado, cilíndrico ou achatado, de paralelo lateralmente a oval convexo; glabro ou coberto de cerdas simples ou escamiformes; liso ou tuberculado, carenado ou pustulado, geralmente com camada de secreções. Cabeça prognata, fortemente encaixada no protórax ou constrita na base; labro geralmente parcialmente escondido embaixo do clípeo; antena com 8–11 antenômeros, filiforme, moniliforme, clavada (principalmente em Colydiinae) ou capitada; élitro irregularmente pontuado ou estriado; tarsos 5-5-4 na maioria dos Zopherinae (4-4-4 em alguns gêneros), 4-4-4 na maioria dos Colydiinae (aparentemente 3-3-3 em alguns gêneros); tarsômeros geralmente simples e similares; tarsômeros I ou I–II alargados e lobados embaixo em alguns Colydiinae.



Figuras 31.453-454. Biphyllidae, vd. **453**, *Diplocoelus* sp.; **454,** *Diplocoelus* sp.

Larva alongada, paralela lateralmente, achatada ou cilíndrica; superfície dorsal levemente pigmentada, cabeça e segmento IX esclerosados; cabeça prognata, ramos frontais presentes, labro livre; tergito IX geralmente com um par de urogonfos fixos de comprimento variado.

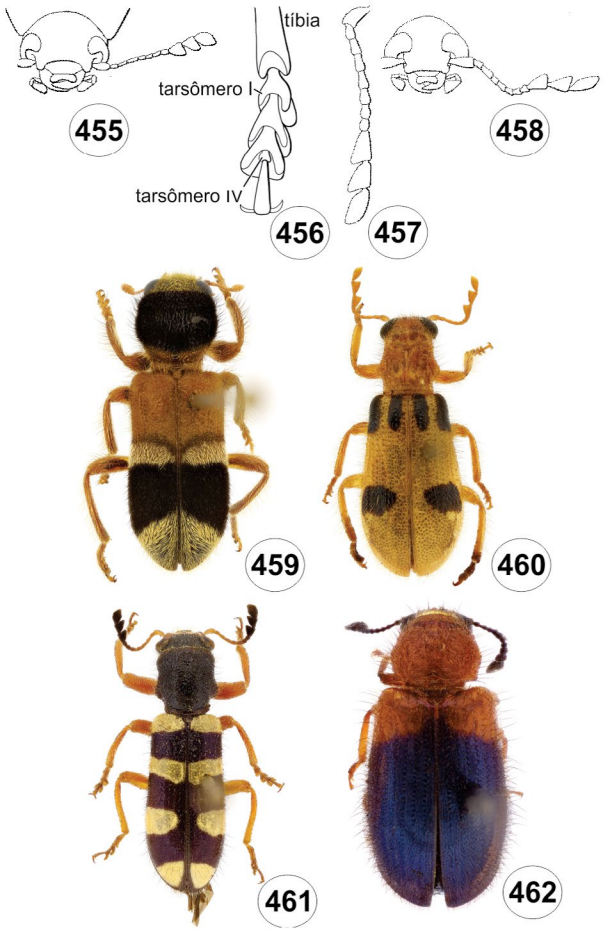
Adultos e larvas geralmente encontrados em madeira apodrecida ou em corpos de frutificação de fungos. Larvas, pupas e adultos foram coletados em galerias escavadas no cerne de troncos caídos.

Está dividida em duas subfamílias, ambas registradas para o Brasil: Colydiinae (Figs 31.446, 451) e Zopherinae (Figs 31.447–450, 452). Referências: Doyen & Lawrence (1979), Ferreira & Santos (2015), Ivie & Ślipiński (1990) e Węgrzynowicz (1999).

Superfamília Cleroidea. Inclui 18 famílias, das quais sete (com *) estão registradas para o Brasil: Acanthocnemidae, Biphyllidae*, Byturidae, Chaetosomatidae, Cleridae*, Lophocateridae*, Mauroniscidae, Melyridae*, Peltidae, Phloiophilidae, Phycosecidae, Prionoceridae, Protopeltidae, Rentoniidae*, Rhadalidae, Thanerocleridae*, Thymalidae e Trogossitidae*. Referências: Crowson (1964), Bocáková *et al.* (2012) e Gimmel *et al.* (2019).

Biphyllidae (= Diphyllidae) (Figs 31.453–454). Comprimento: 2,3–6,5 mm. Corpo oval, levemente convexo; coloração castanho-avermelhada a castanho-escura; pubescência moderada, mais longa e ereta dorsalmente, decumbente ventralmente; cabeça prognata, inserida no protórax; olho globoso, grosseiramente facetado; inserções antenais não visíveis de cima; labro livre; antena geralmente com 11 e clava com 3 antenômeros; pronoto transverso, margens laterais às vezes finamente crenulada ou serrulada, geralmente com 1 ou 2 pares de carenas sublaterais longitudinais; escutelo transverso; élitro estriado; protíbias geralmente com espinhos ou esporões apicais; tarsos 5-5-5; tarsômeros II–IV com lobos delgados pubescentes, penúltimo reduzido, último tão longo quanto os demais juntos; garras simples; ventrito I com linhas pós-coxais que se estendem até ou perto da borda do esclerito.

Larva alongada, paralela lateralmente, gradualmente estreitada no ápice; levemente achatada; superfície dorsal esclerosada e ligeira a moderadamente pigmentada; protergo com uma ou mais placas esclerosadas; cabeça prognata, ramos frontais liriformes; labro parcialmente fundido à cápsula cefálica; pernas bem desenvolvidas; mesotergo, metatergo e segmentos I–VIII com carena transversa perto do bordo anterior; tergo IX com ou sem urogonfos.

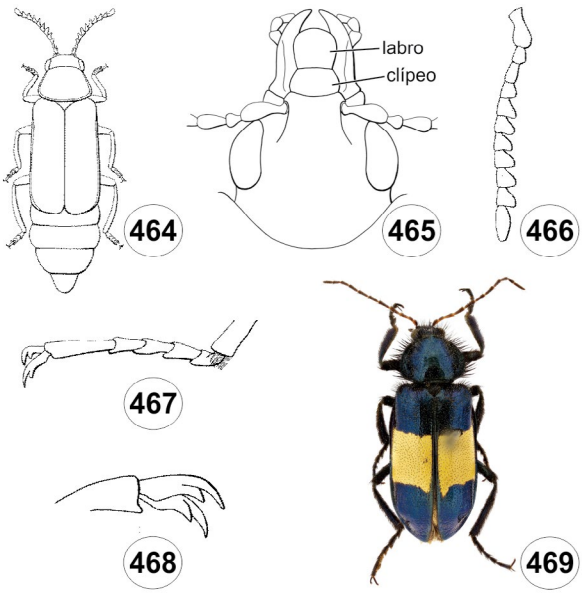


Figuras 31.455-462. Cleridae. **455-457**, *Lasiodera rufipes* (Klug) (Korynetinae); **455**, cabeça, vf; **456**, antena; **457**, tarso; **458**, *Pelonium scoparium* Klug (Korynetinae), cabeça, vf; **459,** Clerinae, *Enoclerus jucundus* (Klug), vd; **455-462**, Korynetinae, vd; **460,** *Cregya sexnotata* (Klug); **461,** *Lasiodera rufipes* (Klug); **462,** *Necrobia ruficollis* (Fabricius).

Geralmente vivem sob casca de árvores mortas ou galhos caídos, onde aparentemente se alimentam de fungos e seus esporos. Larvas de *Diplocoelus* aff. *amplicollis* Reitter foram coletadas em cones masculinos de pinheiro-do-paraná (*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze – Araucariaceae). No Brasil, ocorre apenas o gênero *Diplocoelus* Guérin. Referências: Costa *et al.* (1988) e Węgrzynowicz (2015).

Cleridae (inclui Corynetidae [= Korynetidae]) (Figs 31.455–462). Os adultos são geralmente reconhecidos pelas cores vivas e contrastantes, pubescência densa e ereta, palpômero distal geralmente bem desenvolvido, pronoto mais estreito que élitros e tarsômeros geralmente lobados. Comprimento: 2–50 mm. Geralmente alongado, subcilíndrico ou levemente achatado; ângulos umerais dos élitros quadrangulares; geralmente com colorido formando padrões com faixas de cores vivas, avermelhadas ou amareladas; pubescência geralmente densa, formada por cerdas eretas longas ou moderadamente longas; olhos emarginados anteriormente; labro livre; antena com 4–11 antenômeros, serrada, pectinada, filiforme, geralmente com clava com 3 antenômeros; tarsos 5-5-5, 1–4 com lobos membranosos; garras com ou sem dentículos; abdômen geralmente com 6 ventritos, sendo I–III fundidos.

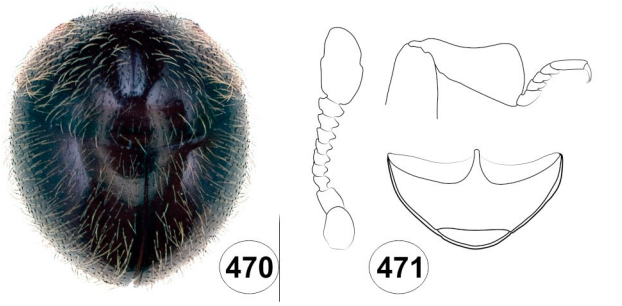
Figura 31.463. Lophocateridae, *Leptonyxa* sp., vd.



Figuras 31.464-469. Melyridae. **464**, *Lemphus* sp. (Malachinae), vd; **465**, *Astylus gayi* (Solier) (Melyrinae), cabeça, vd; **466-468**, *Astylus* (*Astylus*) *cyanerythrus* (Perty) (Melyrinae); **466**, antena; **467**, tarso; **468**, garras; **469,** Melyrinae, *Astylus* (*Macroastylus*) *antis* (Perty), vd.

Larva alongada, paralela lateralmente; cilíndrica a ligeiramente achatada; pubescência longa e esparsa; coloração rosa a esbranquiçada; cápsula cefálica, escleritos notais, pernas e urogonfos (não articulados) fortemente esclerosados; cabeça prognata e protraída; ramos frontais em forma de U, V ou Y; 5 estemas cada lado ou menos; labro livre; pernas curtas; coxas distantes; tergito IX geralmente com urogonfos de tamanho variado.

Adultos e larvas da maioria das espécies são predadores, especialmente de larvas de besouros broqueadores de madeira e de outras pragas de produtos estocados. Podem ser encontrados sobre ou sob casca de tronco caído, em galerias de insetos broqueadores de madeira, fungos, serapilheira, carniça, ninhos de abelhas, vespas e cupins, e em vários produtos estocados. Alguns adultos podem ser encontrados sobre flores, onde se alimentam de pólen. Algumas larvas são provavelmente ectoparasitas. Adultos de algumas espécies de *Necrobia* Olivier podem ser encontrados em estoques de carne, onde geralmente não apenas predam, mas também se alimentam da própria carne. Algumas espécies mimetizam formicídeos ou mutilídeos (Hymenoptera).



Figuras 31.470-471. Rentoniidae. *Globorentonium plaumanni* Lawrence & Ślipiński; **470,** vd; **471,** antena, perna protorácica e ventritos. Fonte: fig. 470, Adam Ślipiński (CSIRO, Austrália); 471, adaptada de Lawrence & Ślipiński (2013).

Segundo Gimmel *et al*. (2019), está dividida em cinco subfamílias, das quais quatro (com *) estão registradas para o Brasil: Clerinae*, Epiclininae, Hydnocerinae*, Korynetinae* e Tillinae*. Referências: Opitz (1997, 2004, 2005, 2006, 2010, 2011, 2013, 2015a, b, 2016).

Chave para as subfamílias com registros para o Brasil

1. Terceiro e quarto tarsômeros aproximadamente do mesmo comprimento; pronoto sem rebordo lateral; garras com ou sem dente **2**

— Quarto tarsômero muito curto, normalmente envolvido pelos lóbulos do terceiro; pronoto com rebordo lateral; garras geralmente bífidas ou com dente basal. (Figs 31.455–458, 460–462) ..... **Korynetinae**

2(1). Olhos geralmente achatados; cavidade procoxal fechada; tarsos pentâmeros ..... **Tillinae**

— Cavidade procoxal aberta ou fechada; tarsômero I geralmente reduzido **3**

3(2). Olhos de largura normal; antena de forma variada; garras geralmente simples; pronoto com ou sem tubérculos. (Fig. 31.459) ..... **Clerinae**

— Olhos largos, elevados; três antenômeros distais geralmente formando clava; ápice do último tarsômero com membrana conectando o empódio; garras com um dente; pronoto com dois tubérculos ..... **Hydnocerinae**

Lophocateridae (Fig. 31.463). Corpo achatado, densa e grosseiramente pontuado; pronoto e élitros explanados. Olhos protuberantes; sutura frontoclipeal ausente ou fraca; mandíbula com dois dentes apicais, extremamente desenvolvida no macho; mola ausente. Antena com 10 antenômeros; clava com 3 antenômeros, levemente assimétrica. Cavidades procoxais abertas externa e internamente. Pronoto transverso com ângulos posteriores amplamente arredondados. Élitro com pontuação grossa e irregular, e costas longitudinais. Protíbias com espinhos moderados. Esporões tibiais presentes; tarsos pentâmeros e garras simples. Provavelmente larvas e adultos predadores.

Larvas desconhecidas para o Brasil.

No Brasil estão registradas cinco espécies do gênero *Leptonyxa* Reitter.

Grupo taxonomicamente problemático, às vezes considerado subfamília de Trogossitidae, não está incluído na chave de identificação aqui apresentada. Referência: Crowson (1964), Kolibáč (2013) e Gimmel *et al.* (2019).

Melyridae (inclui Malachidae e Dasytidae) (Figs 31.464–469). Diferenciam-se de outros Cleroidea especialmente pelo clípeo

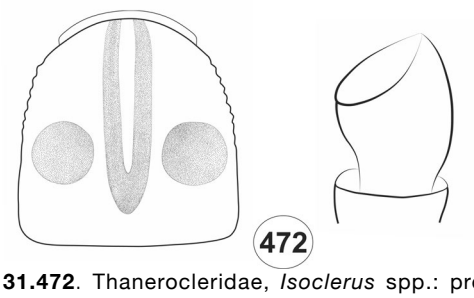


Figura 31.472. Thanerocleridae, *Isoclerus* spp.: pronoto (*I. triimpressus* (Pic) e palpo labial (*I. tantillus* (Leconte)). Fonte: adaptado de Kolibáč (1992).

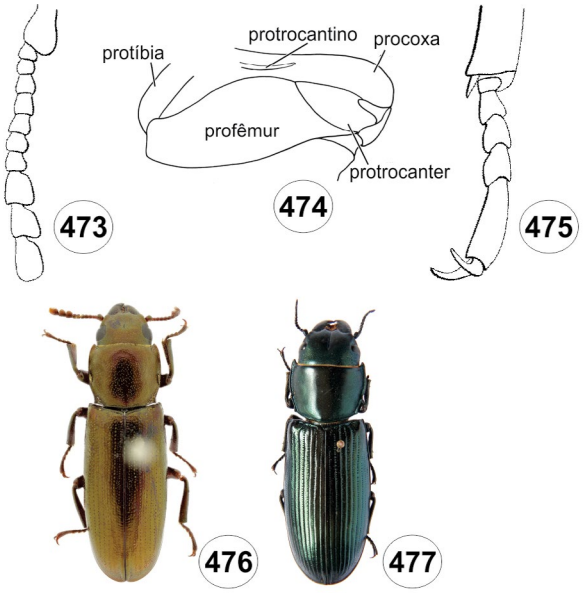
distinto, e élitros com pontuação irregular, não estriados. Comprimento: 1–20 mm. Corpo mole e piloso; forma variada, de robusta a delicada, de ligeiramente achatada a fortemente convexa; geralmente com cores vistosas, de azul ou verde metálico (alguns Melyrinae) a uma combinação de vermelho e azul ou laranja e preto (alguns Melyrinae e muitos Malachinae), ou uniformemente preto, marrom ou amarelo (maioria dos Dasytinae); pubescência geralmente formada por cerdas decumbentes e cerdas eretas esparsas. Cabeça prognata, inserções antenais visíveis de cima; labro livre; antena geralmente com 11 antenômeros (9–10 em alguns grupos), filiforme, serrada, pectinada ou levemente incrassada; pronoto geralmente mais largo no meio ou perto da base, carena lateral geralmente completa e visível de cima; élitros mais largos que o pronoto, irregularmente pontuado, à vezes truncado, expondo vários tergitos abdominais; tarsos geralmente 5-5-5, (4-4-4 ou 4-5-5 em algumas espécies); tarsômeros geralmente simples; garras tarsais geralmente denteadas ou com apêndice membranoso; abdômen com 6 ventritos.

Larva alongada levemente achatada, paralela lateralmente, geralmente com cabeça e segmento IX mais estreitos e mais pigmentados; superfície dorsal levemente esclerosada exceto a cabeça e tergo IX, às vezes com pigmentação avermelhada similar a Cleridae; cabeça prognata; sutura epicranial em forma de Y; labro livre; pernas bem desenvolvidas com coxas separadas; segmento IX geralmente mais estreito e esclerosado com um par de urogonfos fixos.

Adultos são ativos e geralmente diurnos, encontrados em flores e sobre folhagem. Malachiinae contém espécies aposemáticas, muito coloridas, que possuem glândulas de defesa eversíveis (carúnculas) na parte anterior do protórax e base do ventrito I; essa mesma subfamília é caracterizada por uma variedade de estruturas glandulares na cabeça, antenas ou élitros do macho, que são usados na corte. Os adultos geralmente são polífagos e podem se alimentar de pólen, néctar e outros insetos. As larvas ocorrem embaixo de casca de troncos caídos, solo, serapilheira, em galerias de besouros broqueadores e cupinzeiros, e são necrófagas ou predadoras.

Está dividida em três subfamílias, todas com registros para o Brasil: Dasytinae (Fig. 31.469), Malachiinae (Fig. 31.464) e Melyrinae (Figs 31.465–468). Referências: Marshal (1954), Peacock (1987), Majer (1999, 2002) e Bocáková *et al.* (2012b), .

Rentoniidae (=Trogossitidae (parte), Rentoniinae) (Fig. 31.470). Besouros pequenos, micófagos da serapilheira ou saproxílicos. Caracterizados pelo tamanho entre 1–2 mm, corpo fortemente globular e convexo, com capacidade de conglobulação; margens laterais do pronoto mais ou menos explanada



Figuras 31.473-477. Trogossitidae. **473-475**, *Temnoscheila colossus* (Audinet-Serville); **473**, antena; **474**, procoxa e protrocantino; **475**, tarso; **476,** *Temnoscheila aenea* Olivier, vd; **477,** *Temnoscheila colossus* (Audinet-Serville), vd.

verticalmente; antena clavada e com 10–11 antenômeros, clava com 1 ou 3 antenômeros; edeago com tégmen não dividido.

Larva com processo lacinial agudo e único, e urogonfo com um par de processos adjacentes medianamente ou consistindo de um gancho único, não pareado.

No Brasil ocorre apenas uma espécie, *Globorentonium plaumanni* Lawrence & Ślipiński, caracterizada pela antena com 10 antenômeros e clava com um antenômero, antenômero IX levemente mais largo que VII ou VIII, corpo globular, fortemente convexo, élitros mais curtos que a largura combinada, asas membranosas ausentes, escutelo pequeno e geralmente escondido, e protíbia fortemente expandida apicalmente, mais larga no terço apical. Referências: Lawrence & Ślipiński (2013a), Gimmel & Leschen (2014) e Gimmel *et al.* (2019).

Thanerocleridae (=Cleridae, Thaneroclerinae) (Fig. 31.471). Comprimento: 1,8–8 mm. Corpo alongado e cilíndrico ou ligeiramente achatado; pubescência esparsa e curta, às vezes formando tufos no úmero; superfície dorsal com microescultura fina: cabeça pontuada ou com rugas longitudinais, pronoto e élitros com pontuação regular ou irregular. Cabeça prognata, levemente inclinada; margem anterior da fronte emarginada; antena com 11 antenômeros (10–11 podem estar fundidos, mas sempre com suturas distintas), clava com 3 antenômeros geralmente presente; labro livre; pronoto geralmente com 1 ou 3 depressões, constrito ou não na base; sutura pleurosternal completa; tarsos 5-5-5 ou 5-4-4; tarsômero I mais longo ou tão longo quanto o II, protarsômeros I–IV alargados; garras simples.

Larva alongada, achatada a cilíndrica, paralela lateralmente; superfície do corpo lisa, esbranquiçada exceto cabeça, escleritos notais, pernas e superfície dorsal do segmento IX; cabeça prognata, mais estreita que o protórax; sutura epicranial presente; labro livre; protórax com um esclerito dorsal (maior) e um ventral; mesonoto com 1 ou 2 e metanoto com 2–3 escleritos; pernas

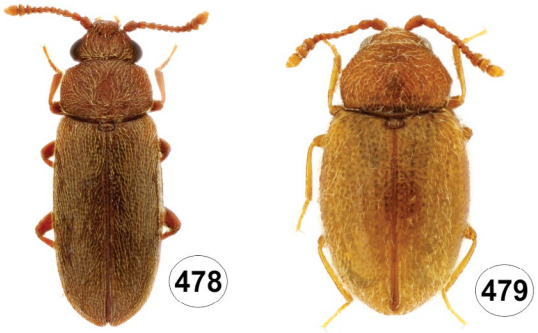


Figura 31.478-479. Cavognathidae e Cryptophagidae. **478**, Cavognathidae, *Taphropiestes plaumanni* Ślipiński & Tomaszewska, vd.; **479**. Cryptophagidae, vd.

bem desenvolvidas; segmento IX com placa dorsal esclerosada e um par de urogonfos pequenos, reduzidos a ausentes.

Todas as espécies conhecidas aparentam ser predadoras. Larvas e adultos predam larvas de besouros broqueadores e micófagos como Ptinidae, Tenebrionidae e Curculionidae. Membros de *Isoclerus* Lewis são encontrados em ramos e em fungos arborizados e foram registrados em fardos de tabaco estocado

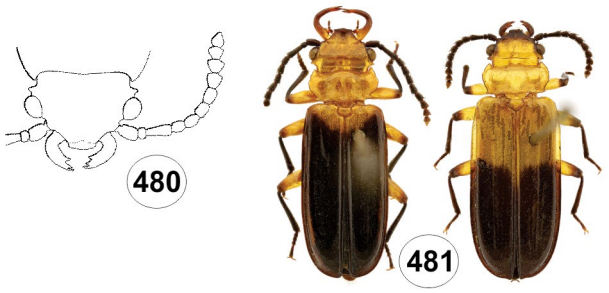
Originalmente classificada como subfamília de Cleridae, está formada por cerca de 30 espécies incluídas em 7 gêneros e com distribuição mundial. Membros de Thanerocleridae diferem daqueles de Cleridae principalmente pelos protarsos compactos, com tarsômeros I–IV distintamente alargados.

No Brasil foram registradas duas espécies, *Parathaneroclerus triimpressus* Pic e *Ababa tantilla* (LeConte), a última provavelmente introduzida. Ambas são diminutas (1,8 mm em *A. tantilla* e 4,0 mm em *P. triimpressus*), com corpo achatado e coloração marrom uniforme. Referências: Kolibáč (1992) e Peris *et al.* (2022).

Trogossitidae (inclui Ostomidae, Ostomatidae, Peltidae, Temnochilidae) (Figs 31.472–477). Grupo heterogêneo caracterizado especialmente pelo corpo relativamente rígido, protrocantino exposto e carena lateral do protórax geralmente bem desenvolvida. Comprimento: 1–50 mm. Corpo alongado, paralelo lateralmente, ou ovalado; achatado ou convexo, às vezes cilíndrico; coloração variada, negra, castanho-avermelhada, verde ou azul; suturas gulares separadas; antena com 8–11 antenômeros, e clava com 1–3 antenômeros ou antenômeros distais alargados e assimétricos; pronoto com carena lateral quase sempre presente, geralmente denticulada; procoxa transversa; tarsos pentâmeros e não lamelados; tarsômeros I–II às vezes parcialmente fundidos dando aparência de 4-4-4 ou 4-4-5; abdômen com 5–6 ventritos, I–III fundidos.

Larva alongada, levemente achatada; esbranquiçada com cabeça e protórax pigmentados e áreas específicas no tórax e abdômen; cabeça prognata e protraída; ramos frontais presentes, labro livre; tergito IX geralmente com um par de urogonfos não articulados.

A maioria é predadora, alguns são micófagos ou pragas de produtos estocados. Geralmente vivem embaixo de casca de troncos, em galerias de insetos broqueadores de madeira e corpos de frutificação de fungos. Alguns ocorrem em produtos estocados, especialmente cereais, ou estão associados a flores e alimentam-se de pólen. As larvas geralmente são predadoras de



Figuras 31.480-481. Cucujidae, *Palaestes freyreissi* (Heyden); **480,** cabeça, vd; **481**, macho, fêmea, vd.

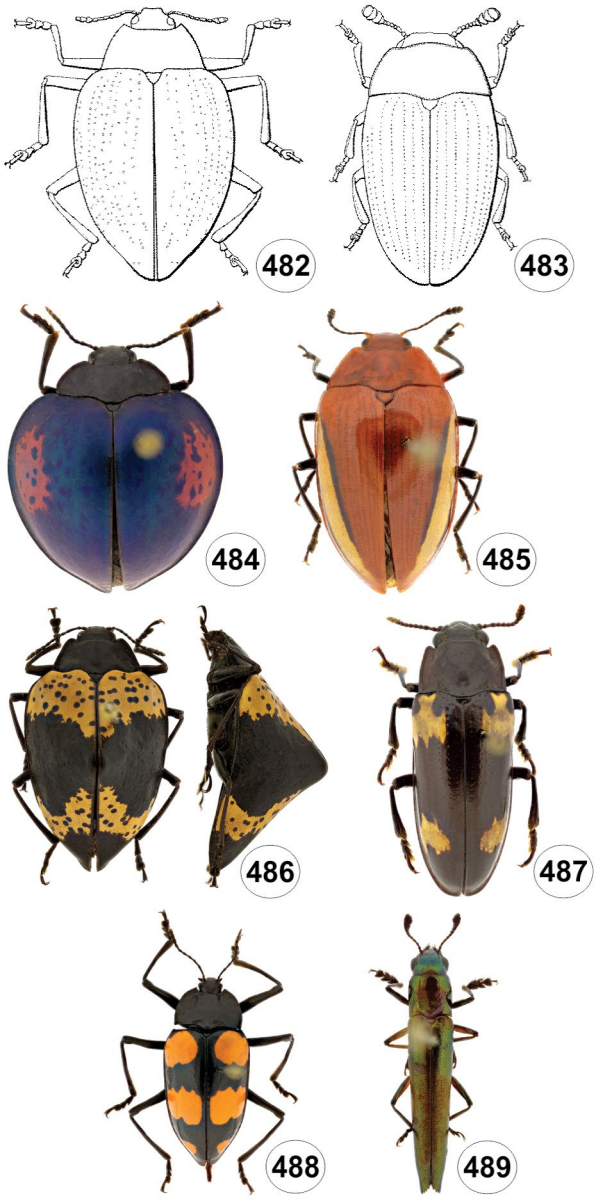
outros insetos ou alimentam-se de fungos. Algumas são onívoras e alimentam-se de cereais estocados e outras sementes, e também predam outras pragas dos produtos estocados.

Está dividida em quatro subfamílias, das quais apenas uma (com *) está registrada para o Brasil: Calityinae, Egoliinae, Larinotinae e Trogossitinae*. Alguns autores consideram ainda Lophocateridae (5 espécies no Brasil) como subfamília de Trogossitidae. Kolibáč (2013) revisou a família e propôs chaves de identificação para gêneros, tribos e subfamílias, além de um catálogo das espécies do mundo. Referências: Ślipiński (1992), Kolibáč (2013) e Lawrence & Ślipiński (2013a, b).

Superfamília Cucujoidea (= Clavicornia). Superfamília mais problemática da Série Cucujiformia; nenhuma sinapomorfia para suportar o grupo (Leschen & Ślipiński 2010). Distinguem-se dos Tenebrionoidea pelo edeago do tipo cucujoide ou tipo anel e segmento X da larva mais ou menos cilíndrico, semelhante ao pigopódio. Adultos com a união trocantero-femoral raramente muito oblíqua, fêmeas nunca com fórmula tarsal 5-5-4 e podem ter mais que quatro veias atrás da MP. Nas larvas, as mandíbulas geralmente têm prosteca, mala geralmente falciforme e podem ter seis pares de estemas. Inclui 26 famílias, das quais 12 (com *) ocorrem no Brasil: Agapythidae, Boganiidae, Cavognathidae*, Cryptophagidae*, Cucujidae*, Cybocephalidae, Cyclaxyridae, Erotylidae*, Helotidae, Hobartiidae, Kateretidae*, Laemophloeidae*, Lamingtoniidae, Monotomidae*, Myraboliidae, Nitidulidae*, Passandridae*, Phalacridae*, Phloeostichidae, Priasilphidae, Propalticidae, Protocucujidae, Silvanidae*, Smicripidae, Sphindidae* e Tasmosalpingidae.

Cavognathidae (Fig. 31.478). Comprimento: 2,4–4,6 mm. Corpo mais longo que largo, coberto por cerdas finas e decumbentes. Cabeça transversa, declive, constrita abruptamente na base; olhos redondos, proeminentes e grosseiramente facetados; inserção antenal coberta parcialmente pela carena frontal; clípeo projetado à frente das inserções antenais; antena com 11 antenômeros e clava com três; antenômeros 5 e 7 (principalmente nos machos) mais largos que os demais; labro livre; pronoto mais estreito que élitros na base; sutura pleurosternal incompleta anteriormente; escutelo transverso; élitro com pontuação densa e irregular; metacoxa fortemente transversa; tarsos 5-5-5; nos machos, tarsos anterior e médio com tarsômeros I–III expandidos e esponjosos embaixo.

Larva alongada, paralela lateralmente, levemente achatada; levemente pigmentada, exceto cabeça, tergos torácicos e abdominais e urogonfos; cabeça prognata, ramos frontais presentes, antena moderadamente longa; labro livre; pernas bem desenvolvidas, coxas amplamente separadas; tergito IX com um par de urogonfos fixos, dirigidos para cima.



Figuras 31.482-489. Erotylidae, vd. **482**, *Erotylus histrio* Fabricius (Erotylinae); **483**, *Mycotretus* sp. (Erotylinae); **484-488,** Erotylinae; **484,** *Aegithus cyanipennis* Guérin; **485,** *Brachysphoenus flavovittatus* (Duponchel); **486,** *Gibbifer tigrinus* Voet, vd, vl; **487,** *Megalodacne indica* (Linnaeus); **488,** *Scaphidomorphus bosci* Guérin; **489,** Languriinae, *Goniolanguria latipes* (Saunders).

São vistos como parasitas de pássaros. Adultos e larvas foram encontrados no ninho de pássaro ou em restos de ninho peneirado, mas essa associação ainda não foi entendida.

A família contém apenas um gênero, *Taphropiestes* Reitter, com três espécies na América do Sul, duas com registros para o Brasil. Referências: Ślipiński & Tomaszewska (2010) e Di Iorio & Turienzio (2016).

Cryptophagidae (Fig. 31.479). São caracterizados principalmente pelo tamanho pequeno, inserções antenais expostas em vista dorsal, mandíbulas sem micângia, protórax com ou sem carena lateral bem desenvolvida, cavidades mesocoxais fechadas lateralmente pelo metaventrito, ventrito I mais longo que os

demais, epipleuras distintas na metade basal e pontuação elitral irregular. Comprimento: 0,8–5,2 mm. Corpo em geral oblongo ou oval, convexo ou achatado; coloração variada, a maioria escura ou castanho-avermelhada; pubescência variada; ductos glandulares presentes em várias partes do corpo; cabeça geralmente mais larga que longa, com carena occipital transversa pelo menos em Cryptophaginae; clípeo estendendo-se em frente às inserções antenais; labro transverso; antena com clava com 2–3 antenômeros ou incrassada; tarsos 5-5-5 ou 4-4-4 em ambos os sexos, ou 5-4-4 no macho; tarsômeros geralmente simples a ligeiramente lobados.

Larva alongada, paralela lateralmente; levemente achatada a cilíndrica; pigmentação leve a moderada; cutícula dorsal lisa ou com asperites finas, finamente granulada a tuberculada; cabeça prognata e protraída, ramos frontais presentes; labro livre; perna bem desenvolvida, coxas separadas por 1–2 vezes seu diâmetro; tergo IX simples ou com um par de urogonfos fixos curtos.

São tipicamente micófagos e ocorrem em hábitats com material em decomposição, que permite o crescimento de fungos, como troncos, serapilheira e embaixo de casca. Também são encontrados em ninhos de animais ou produtos estocados. São em geral fungívoros, mas muitos são florícolas ou vivem em depósitos de produtos armazenados, roendo principalmente sementes. As larvas são desconhecidas para o Brasil. As espécies conhecidas vivem em ninhos de abelhas e vespas sociais, aves e mamíferos.

Está dividida em duas subfamílias, ambas com registro para o Brasil: Atomariinae e Cryptophaginae. Referências: Leschen (1996) e Lyubarsky (1998).

Cucujidae (Figs 31.480–481). São reconhecidos principalmente pelo corpo achatado e geralmente colorido. A maioria com as têmporas bem desenvolvidas e fórmula tarsal heterômera nos machos. Comprimento: 14–21 mm. Alongado, paralelo lateralmente, fortemente achatado dorso-ventralmente; brilhante e castanho-escuro; superfície dorsal lisa ou pontuada; cabeça prognata, abruptamente constrita na base; em *Palaestes* Perty, têmpora reduzida a processo agudo; linha ou crista do vértice presente; clípeo estendendo-se à frente das inserções antenais; inserções antenais não visíveis; antena com 11 antenômeros, filiforme; 3º antenômero mais longo que os demais; mandíbula modificada no macho de *Palaestes*; pronoto com margens laterais fortemente curvadas; élitro com pontuação irregular; união trocantero-femoral fortemente oblíqua; protarso do macho levemente expandido lateralmente quando comparado com o da fêmea; tarsos 5-5-5 na fêmea e 5-5-4 no macho.

Larva ortosomática; de esbranquiçada a marrom-avermelhada, exceto cabeça e ápice do abdômen mais escuros; cabeça prognata; sutura epicranial em forma de Y; 6 estemas cada lado; labro livre; pernas bem desenvolvidas; pretarso com 2 cerdas. Larva desconhecida para o Brasil.

Larvas e adultos vivem juntos sob casca de árvores e provavelmente são predadores. Está dividida em três subfamílias, das quais uma (com *) ocorre no Brasil: Cucujinae, Platisinae* e Pediacinae; no Brasil ocorre apenas *Palaestes freyreissi* Heyden. Referências: Pereira & Almeida (2001), Jin *et al.* (2020) e Jaskuła *et al.* (2021).

Erotylidae (inclui Languriidae) (Figs 31.482–489). Assemelham-se a alguns Tenebrionidae associados a fungos, principalmente pelo tamanho, coloração e forma do corpo, mas podem ser diferenciados deles principalmente pela fórmula tarsal 5-5-5 (muitos pseudotetrâmeros) e antenas geralmente clavadas. Comprimento: 2,5–25 mm. Forma de oval a alongada, convexa, às vezes semi-hemisférica ou gibosa; geralmente glabro, de colorido brilhante, amarelo, vermelho ou negro com manchas coloridas; cabeça alongada com região anterior curvada ventralmente; clava antenal com 3–6 antenômeros; clípeo estendendo-se bem à frente da inserção antenal; labro livre; carena lateral do pronoto com margem elevada ou gota, frequentemente finamente serrada, crenulada ou grosseiramente denteada; sutura pleurosternal incompleta; élitro irregularmente pontuado ou estriado; lobo tarsal ausente ou presente apenas no antepenútimo tarsômero, ou em mais de um tarsômero.

Larva alongada, paralela lateralmente a fusiforme, cilíndrica ou achatada; pigmentada ou não; superfície dorsal lisa, com placas esclerosadas ou com asperites, tubérculos cerdosos, grânulos, espinhos ou escolus complexos; cabeça prognata ou hipognata, geralmente protraída; ramos frontais presentes; labro livre; antena longa; mesocoxas separadas por dois ou mais diâmetros; tergo IX geralmente com um par de urogonfos fixos ou processo mediano simples.

Larvas e adultos alimentam-se quase que exclusivamente de fungos superiores, especialmente aqueles que crescem em ambientes úmidos ou troncos caídos. Os adultos podem ser encontrados associados ou sob casca com crescimento de fungos; depositam os ovos nos fungos em que as larvas se alimentam. É comum encontrar larvas bem desenvolvidas junto aos adultos no mesmo fungo.

Está dividida em seis subfamílias, três das quais (com *) registradas para o Brasil: Cryptophilinae, Erotylinae*, Languriinae*, Loberinae*, Pharaxonothinae e Xenoscelinae. Referências: Alvarenga (1994), Martins & Pereira (1965), Sen Gupta & Crowson (1971), Węgrzynowicz (2002), Leschen (2003) e Lopes (2006).

Chave para subfamílias com registros para o Brasil (adaptada de Leschen 2003)

1. Articulação entre meso e metaventrito (metaventral) dicondílica ou achatada; cavidade procoxal completamente fechada atrás pela borda da projeção prosternal. (Figs 31.482–488) ..... **Erotylinae**

— Articulação entre meso e metaventrito (metaventral) monocondílica; cavidade procoxal aberta ou ligeiramente aberta **2**

2(1). Linhas submesocoxais ausentes; gonóstilo apical; célula anal da asa posterior ausente; inserção antenal apenas parcialmente visível dorsalmente ..... **Loberinae**

— Linhas submesocoxais presentes (ausentes em grupos com gonocoxito agudo); gonóstilo, se presente, subapical ou apical; célula anal da asa posterior presente (ausente em *Penolanguria* Kolbe); inserção antenal visível dorsalmente na maioria dos táxons. (Fig. 31.489) ..... **Languriinae**

Kateretidae (=Brachypteridae) (Fig. 31.490). São reconhecidos principalmente pela fórmula tarsal 5-5-5, maxilas com gálea e lacínia separadas, clava antenal fraca, cavidades procoxais abertas e élitros geralmente curtos. Comprimento: 1,5–6 mm. Geralmente oval alongado, convexo ou levemente achatado;

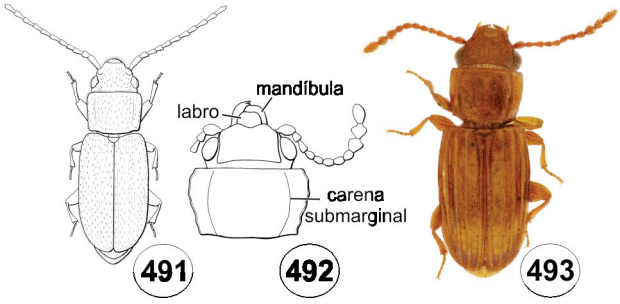
coloração de castanha a castanho-escura; cabeça prognata, olhos moderadamente convexos, finamente facetados; inserções antenais expostas; clípeo projetado à frente da inserção antenal; labro livre; antena com 11 e clava fraca com 3 antenômeros; antenômero 9, às vezes prolongado, aparentando uma clava com 2 antenômeros; pronoto transverso, mais largo próximo ao meio ou posteriormente, arqueado lateralmente; élitro encurtado, deixando o pigídio e parte dos tergos precedentes expostos, irregularmente pontuado; linhas pós coxais bem desenvolvidas; tíbia alargada posteriormente, com 2 esporões; tarsômeros I–III bilobados, geralmente com lamela cerdosa embaixo; garras simples ou denteadas.

Larva alongada a oblonga oval, moderadamente convexa; cutícula lisa ou com tubérculos pigmentados. Cabeça prognata a hipognata, mais estreita que o protórax; ramos frontais presentes; labro livre antena curta; pernas robustas; urogonfos sempre ausentes, mas às vezes, processo terminal presente.

As larvas são desconhecidas para o Brasil.

Larvas e adultos são antófagos, desenvolvendo-se em flores de angiospermas. Os adultos são voadores ativos e encontram-se sobre flores. O desenvolvimento larval dura de 1–3 semanas. São consumidores de pólen tanto no estágio larval quanto no adulto. A família inclui 14 gêneros, dos quais *Cercometes* Leng e *Neobrachypterus* Jelínek ocorrem no Brasil. Referência: Jelínek (1979).

Figura 31.490. Kateretidae, *Neobrachypterus* sp., vd.



Figuras 31.491-493. Laemophloeidae, vd. **491**, *Laemophloeus* sp.; **492**, cabeça e protórax; **493,** *Laemophloeus mathani* Grouvelle.

Laemophloeidae (inclui Propalticidae) (Figs 31.491–493). São reconhecidos principalmente pelo corpo achatado, pronoto com um par de carenas submarginais longitudinais, élitro geralmente com células elitrais e antena longa. Comprimento: 1–5 mm. Forma ovalada ou alongada, geralmente fortemente achatada; coloração castanha ou castanho-escura; pubescência geralmente inconspícua; cabeça com carenas ou linhas sublaterais sulcadas, olhos grosseiramente facetados; antena alongada, filiforme, raramente moniliforme, com 11 antenômeros (raramente 10), com clava mal definida com 3 (maioria) a 6 antenômeros; clípeo projetado à frente da inserção antenal, com 3–5 emarginações; labro livre; pronoto mais estreito na base; sutura pleurosternal ausente; élitro não pontuado, irregularmente pontuado ou formando estrias; tarsos 5-5-5 nas fêmeas e raramente em ambos os sexos, geralmente 5-5-4 nos machos, tarsômeros simples; tarsômero basal, geralmente mais curto que os demais.

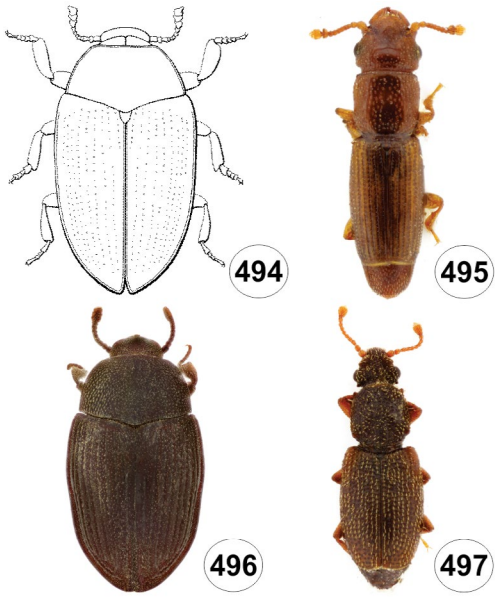
Larva alongada, achatada dorso-ventralmente, maior parte do corpo esbranquiçada e ligeiramente pigmentada; mandíbulas e segmentos VIII–IX pigmentados; tegumento dorsal e ventral com ou sem asperites arranjadas em elipses longitudinais incompletas; cabeça prognata; ramos frontais presentes; labro livre; perna bem desenvolvida; coxas amplamente separadas; segmentos I–VII mais largos que o tórax; segmento VIII mais longo que anteriores; tergito IX formando uma placa esclerosada com um par de urogonfos fixos e curtos, orientados posteriormente.

A maioria parece se alimentar de fungos, especialmente ascomicetos, mas alguns gêneros com adultos cilíndricos, associados a túneis de escolitíneos (Curculionidae), podem ser predadores. Várias espécies são pragas de grãos estocados. Aqueles sem importância econômica geralmente são subcorticais e considerados predadores, apesar do pouco conhecimento sobre a sua biologia. Larvas de algumas espécies de *Cryptolestes* Ganglbauer (que não ocorre no Brasil) são as únicas entre os insetos que possuem glândulas de seda prosternal, com as quais constroem casulo para empupar. Referências: Halstead (1993) e Thomas (2002/2003, 2009, 2014).

Monotomidae (inclui Rhizophagidae) (Figs 31.494–497). Besouros pequenos, semelhantes aos Nitidulidae. Diferenciam-se especialmente pela antena curta, com dez antenômeros e clava formada por um ou dois antenômeros. Comprimento: 1–6 mm. Alongado, subcilíndrico ou achatado; coloração fosca; pubescência curta e esparsa, ou ausente; cabeça prognata; inserções antenais amplamente separadas; clípeo projetado à frente da inserção antenal; labro geralmente escondido pelo clípeo; margens laterais do pronoto geralmente retas, levemente curvas ou levemente divergentes anteriormente, lisas ou crenuladas; ângulo posterior do pronoto geralmente arredondado; élitro geralmente paralelo, e estriado e grosseiramente pontuado, com ápice truncado, expondo um (fêmea) ou dois (macho) tergitos; tarsos geralmente 5-5-5 na fêmea, 5-5-4 no macho, ocasionalmente 5-5-5 ou 4-4-4 nos dois sexos; tarsômeros simples.

Larva alongada, subcilíndrica a levemente achatada; superfície dorsal geralmente granulada ou tuberculada, e levemente pigmentada; cabeça prognata, mais estreita que protórax; ramos frontais presentes; labro livre; tergos abdominais I-IX geralmente com asperites, às vezes com 2 ou 3 tubérculos palmados; tergo IX com um par de urogonfos fixos e complexos. As larvas são desconhecidas para o Brasil.

A maioria das espécies vive sob casca de árvores, algumas ocorrem em matéria vegetal em decomposição, outras em ninhos de formigas ou abelhas. Larvas e adultos de *Rhizophagus* Herbst (que não ocorre no Brasil) são listados como predadores de insetos xilófagos, como larvas de escolitíneos (Curculionidae), embora haja algumas indicações de que se alimentam também de fungos. Informações sobre outros grupos de Monotomidae sugerem que se alimentam de fungos. Membros de *Crowsonius*



Figuras 31.494-497. Monotomidae. Monotominae, vd. **494**, *Hyporhagus* sp.; **495,** *Hesperobaenus* sp.; **496,** *Hyporhagus* sp.; **497,** *Monotoma* sp.

Pakaluk & Ślipiński, foram encontrados em ninhos de abelhas sem ferrão *Trigona* Jurine (Hymenoptera, Apidae).

Está dividida em duas subfamílias, Monotominae e Rhizophaginae, das quais a primeira ocorre no Brasil. Referências: Pakaluk & Ślipiński (1993), Sen Gupta (1988), McElrath *et al.* (2016), e Wagner *et al.* (2020).

Nitidulidae (inclui Cybocephalidae) (Figs 31.498–508). Distinguem-se de outras famílias de tarsos pentâmeros especialmente pelas cavidades procoxais transversas, metacoxas sulcadas, tarsômeros dilatados, quarto tarsômero pequeno e clava com três antenômeros. Comprimento: 1–40 mm. Forma oblonga ou oval, achatada ou convexa; coloração de castanha a castanho-escura, geralmente com manchas avermelhadas ou amareladas; maioria com pubescência esparsa, fina e curta; cabeça prognata, fortemente declive, olho protuberante, oval, arredondado ou reniforme; vértice da cabeça com área estridulatória em alguns Cryptarchinae; labro livre, geralmente bilobado; antena (Fig. 31.5H) geralmente com 11 e clava com 3 antenômeros, mas alguns com antena com 10 e clava com 2 antenômeros; tarsos pentâmeros, três tarsômeros basais subiguais, variando de simples a dilatado ou lobado; tarsômero IV sempre menor que qualquer outro; élitro quadrado, sub-rectangular a subtriangular, atingindo o comprimento máximo perto da sutura, na maioria cobrindo todo o abdômen (às vezes excluindo o pigídio), mas expondo múltiplos segmentos abdominais em outros; dimorfismo sexual manifestado pelo ápice dos élitros acuminados nas fêmeas; superfície dorsal dos élitros com pontuação difusa ou com fileiras indistintas.

Larva alongada, paralela lateralmente a fusiforme, cilíndrica ou achatada; região dorsal fraca a moderadamente esclerosada (às vezes com placas); região ventral membranosa ou esclerosada; tegumento com cerdas simples, grossas e eriçadas, espinhos, escamas, escolos ou a combinação desses; tegumento liso ou granulado, seco ou viscoso (visco produzido por glândulas cuticulares em alguns Nitidulinae de corpo mole); corpo curvado ventralmente; cabeça prognata, ramos frontais presentes ou incompletos; antena inserida em elevação membranosa; labro livre; pernas bem desenvolvidas, coxas moderadamente separadas; tergo IX com urogonfo fixo, simples bífido ou ramificado, ou urogonfos ausentes.

São primariamente saprófagos e micetófagos, ocasionalmente necrófagos; muitas espécies se alimentam em corpos de frutificação de fungos ou esporos, e algumas são predadoras ou atacam folhas, flores e frutos saudáveis. O hábito mais característico da família é a associação com levedura e outros fungos que causam a fermentação em feridas de árvores, embaixo de casca ou entre folhas, frutos e flores apodrecidos. Algumas espécies vivem em flores, mas a maioria é encontrada em frutos caídos, sucos de plantas fermentadas e em fungos. Relativamente poucos têm importância econômica, mas várias espécies de *Carpophilus* Stephens (gênero cosmopolita) são pragas de produtos estocados. Várias espécies estão implicadas na transmissão de fungos patogênicos.

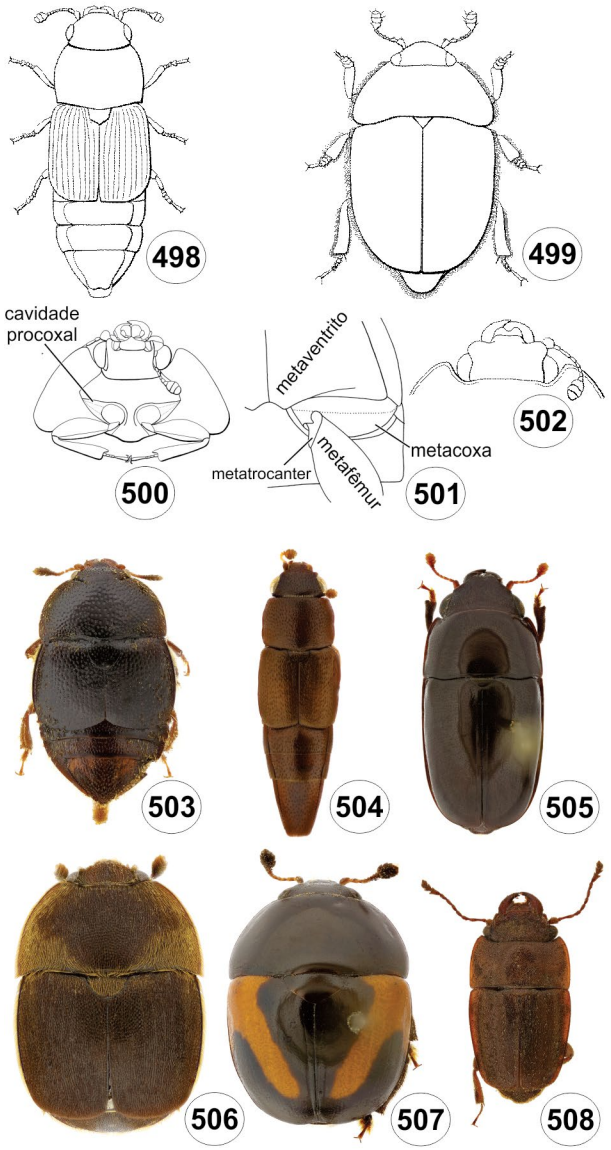
Larvas geralmente se encontram junto com os adultos, pelo menos no mesmo substrato; alimentam-se tanto como herbívoras (maioria), quanto imersas no fluído da fermentação (alguns Nitidulinae e Cryptarchinae), constroem túneis através de fungos frescos (muitos Nitidulinae) ou raramente minando folhas de plantas. A vasta maioria se alimenta em fungos macro ou microscópicos que ocorrem em matéria orgânica em decomposição ou tecido de plantas.

Está dividida em dez subfamílias, cinco das quais (com *) com registros para o Brasil: Amphicrossinae, Calonecrinae, Carpophilinae* (Fig. 31.499), Cillaeinae* (Figs 31.498, 503–504), Cryptarchinae* (Fig. 31.505), Epuraeinae, Maynipeplinae, Meligethinae*, Nitidulinae* (Figs 31.500–502, 506–508) e Prometopinae. Referências: Gillogly (1965), Audisio (1993), Leschen (1999), Cline & Carlton (2004) e Hisamatu *et al.* (2016).

Passandridae (= Catogenidae) (Figs 31.509–514). Alongado, paralelo lateralmente, geralmente com antenas moniliformes, suturas gulares confluentes e genas expandidas; muito esculturado, com sulcos e carenas longitudinais. Comprimento: 3–30 mm. Achatado ou cilíndrico; coloração castanha, castanho-avermelhada ou negra; superfície dorsal geralmente glabra; cabeça larga, não protraída no protórax, levemente declive, frequentemente com carena occipital transversa; fronte geralmente com carena ou sulco mediano; labro pequeno; antena robusta, com 11 antenômeros (10 em *Passandrella* Grouvelle), às vezes assimétricos, antenômeros com áreas ou pontos sensoriais; antenômero terminal geralmente com quilha na extremidade externa; fêmur dilatado, tíbia com ápice alargado e acuminado lateralmente; tarsos pentâmeros, tarsômeros simples; tarsômero I geralmente mais curto que II.

As larvas são desconhecidas para o Brasil. Em outras regiões, são ectoparasitas de besouros broqueadores de madeira, principalmente pupas de Cerambycidae. O primeiro ínstar é ativo, triungulinídeo, bem esclerosado, com pernas bem desenvolvidas; os últimos ínstares têm corpo mole e pernas reduzidas.

Os hábitos alimentares dos adultos são desconhecidos. Referências: Ślipiński (1987, 1989), Buckhardt & Ślipiński (1991, 2003) e Zubarán & Di Iorio (2018).



Figuras 31.498-508. Nitidulidae. **498**, *Urophorus* sp. (Carpophilinae), vd; **499**, *Amphicrossus* sp. (Carpophilinae), vd; **500-502,** *Lobiopa insularis* (Laporte de Castelnau) (Nitidulinae); **500**, cabeça e protórax, vv; **501**, coxa e trocanter metatorácico; **502**, cabeça, vd; **503-504**, Cillaeinae, vd; **503,** *Colopterus alvarengai* Marek; **504,** *Conotelus* sp.; **505,** Cryptarchinae, *Paromedia ebenina* (Blanchard); **506-508**, Nitidulinae, vd; **506,** *Aethina tumida* Murray; **507,** *Camptodes vittatus* Erichson; **508,** *Platychora lebasi* Erichson.

Phalacridae (inclui Phaenocephalidae) (Fig. 31.515). São reconhecidos principalmente pela forma oval e fortemente convexa, superfície dorsal brilhante, cabeça visível, antena clavada e quarto tarsômero curto. Comprimento: 1–4,5 mm. Contorno do corpo de largamente oval a ligeiramente circular; compacto, fortemente convexo dorsalmente, achatado ventralmente; geralmente glabro e brilhante; coloração de negra a castanha ou bicolorida; cabeça declive, transversa; olhos não protuberantes; labro livre; antena com 11 antenômeros, clava (4–5 antenômeros) simétrica ou assimétrica; pronoto transverso, fortemente curvado lateralmente; pontuação do élitro formando ou não estrias; fêmur geralmente largo e escavado para receber a tíbia; tíbia pode ser fortemente alargada no ápice e armada com franja de espinhos; tarso em Phalacrinae 5-5-5 em ambos os sexos ou 5-5-4 nos machos com penúltimo tarsômero reduzido e pelo menos antepenúltimo lobado embaixo; 4-4-4 em Phaenocephalinae (não ocorre no Brasil); garras denteadas ou bífidas.

Larva alongada, mais ou menos paralela lateralmente; superfície dorsal ligeiramente a mais ou menos fortemente pigmentada; cabeça prognata, ligeiramente protraída; ramos frontais presentes; labro geralmente livre; tergos torácicos e abdominais às vezes com placas esclerosadas; pernas bem desenvolvidas, mesocoxas amplamente separadas; tergo IX com par de urogonfos curtos e não articulados.

Alimentam-se principalmente de fungos. Geralmente associados a vários fungos, incluindo aqueles que causam doenças em plantas vasculares. As larvas são desconhecidas para o Brasil; em outras regiões, vivem em botões florais ou são saprófagas. Está dividida em duas subfamílias, Phaenocephalinae e Phalacrinae, a última com registros para o Brasil. Referências: Champion (1925), Steiner (1984), Lawrence *et al.* (2010d) e Gimmel (2013).

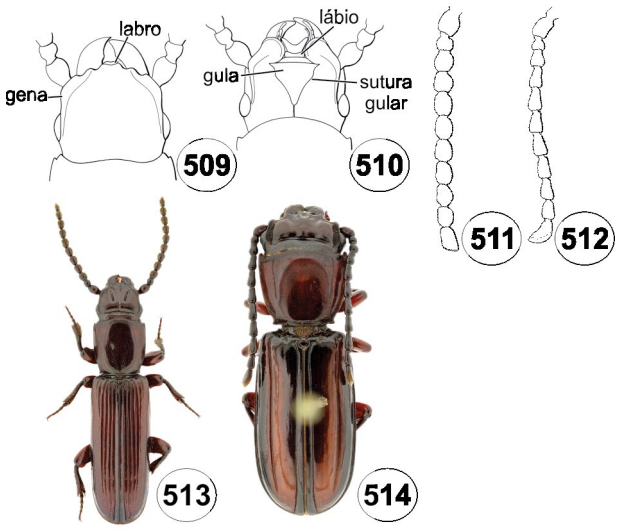
Silvanidae (Figs 31.516–518). Família muito diversa e difícil de caracterizar. Alguns caracteres são diagnósticos para toda a família, como a presença de micângia mandibular, tarsos pentâmeros e cabeça geralmente constrita atrás dos olhos. Comprimento: 1,7–15 mm. Corpo alongado, paralelo lateralmente ou ovalado; coloração geralmente de castanha a negra, alguns com manchas formando padrões de colorido; pubescência geralmente conspícua; tegumento geralmente densamente pontuado; cabeça prognata, geralmente mais longa que larga, com margem anterior reta ou emarginada; labro muito curto; antena com 11 antenômeros e de dois tipos: alongada e filiforme, com escapo alongado e clava inconspícua ou menos alongada, com escapo curto e clava com 3 antenômeros.

Larva alongada, paralela lateralmente, cilíndrica a levemente achatada; ligeiramente pigmentada exceto cabeça e urogonfos; cabeça prognata, antena longa; ramos frontais presentes; labro livre ou parcialmente fundido à cápsula cefálica; pernas bem desenvolvidas e coxas separadas; tergito IX com ou sem par de urogonfos em forma de chicote.

Geralmente são encontrados sob casca, sobre plantas, na serapilheira e no solo, onde adultos e larvas provavelmente se alimentam de fungos. Algumas espécies podem estar associadas a ninhos de formigas ou às secreções açucaradas dos coccídeos; outras são predadoras facultativas. Algumas espécies são regularmente encontradas em produtos estocados e sua presença é indicativa de condições úmidas, permitindo o crescimento de bolor. Espécies de *Oryzaephilus* Ganglbauer são pragas de produtos estocados, economicamente importantes. As larvas são desconhecidas para o Brasil. Em outras regiões, são semelhantes às de Cucujidae, exceto pelos ramos frontais contíguos na base.

Está dividida em duas subfamílias, Brontinae e Silvaninae, a última registrada para o Brasil. Referências: Halstead (1973, 1980, 1993), Ślipiński (1983) e Pereira & Almeida (2001).

Sphindidae (inclui Aspidiphoridae) (Fig. 31.519). Distinguem-se dos táxons semelhantes especialmente pelas antenas com 10 a 11 antenômeros, com clava abrupta, pilosa, com 2 a 3 antenômeros; escapo e pedicelo dilatados assimetricamente; fórmula tarsal 5-5-5 nas fêmeas e 5-5-4 nos machos e élitros pontuado-estriados. Comprimento: 1,5–3,5 mm. Forma de



Figuras 31.509-514. Passandridae. **509-511**, *Catogenus castaneus* Perty; **509**, cabeça, vd; **510**, cabeça, vv; **511**, antena; **512**, *Passandra rubrolineata* Blanchard, antena; **513,** *Catogenus castaneus* (Perty), vd; **514,** *Passandra fasciata* (Gray), vd.

Figura 31.515. Phalacridae, Phalacrinae, vd.

oval alongada a fortemente oval, convexa, com cabeça defletida, parcialmente visível de cima; coloração de castanha a negro-a-vermelhada, às vezes élitros bicoloridos; pubescência geralmente esparsa, curta e suberecta; cabeça com margem dorsal posterior fortemente sinuosa, geralmente com faixa de pontuação grossa; antena inserida perto da margem frontal dos olhos e base da mandíbula; antenômeros 1–3 geralmente se encaixam em sulcos na superfície dorsal ou ventral da cabeça; labro quase totalmente coberto pelo clípeo; mandíbula larga com tubérculo proeminente e cavidade dorsal; estrias elitrais simples ou geminadas; fêmur mais largo medianamente, geralmente sulcado ventralmente para receber a tíbia; tíbia sulcada distalmente para receber o tarso; tarsômeros simples; ventritos geralmente com pontuação grossa ou concavidades irregulares.

Larva de alongada a fusiforme, levemente achatada; corpo uniformemente esbranquiçado ou com cabeça mais escura e tergos abdominais pigmentados; tegumento liso ou com asperites, principalmente no tergo; cerdas longas dispostas em fileiras transversais; cabeça prognata, sutura coronal curta ou ausente; ramos frontais em forma de U; antena longa, labro livre; tergo IX simples ou com par de urogonfos fixos curtos.

Pouco se conhece da biologia. As larvas são desconhecidas para o Brasil. Ocasionalmente os adultos são coletados em armadilhas de interceptação de voo, armadilhas de luz ultravioleta ou extraídos de matéria vegetal em decomposição por funil de Berlese ou Winkler.

Larvas e adultos alimentam-se de esporos de mixomicetos. Supõe-se que as cavidades das mandíbulas dos adultos servem como micângia (cavidades associadas a glândulas para transporte de fungos); a maioria é encontrada pelo menos parcialmente coberta por esporos.

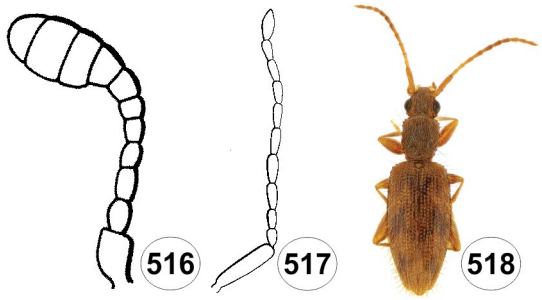
Está dividida em quatro subfamílias, Odontosphindinae, Protosphindinae, Sphindinae* e Sphindiphorinae, sendo apenas uma (com *) registrada no Brasil, representada pelos gêneros *Euyrysphindus* LeConte, *Genisphindus* McHugh e *Sphindus* Chevrolat. Referências: Sen Gupta & Crowson (1979) e McHugh (1993).

Superfamília Chrysomeloidea (Phytophaga). Adultos com tarsos pseudotetrâmeros, edeago do tipo cucujoide reduzido e órgãos reprodutivos internos do macho semelhantes; nas larvas, falta a mola mandibular e uma área gular distinta. Diferem de Curculionoidea pelos adultos com peças bucais bem desenvolvidas, mas sem rostro ou clava antenal distinta, e falta de trave hipofaríngea nas larvas. Reid (2000) apresentou uma chave para famílias e subfamílias de Chrysomeloidea.

Inclui as famílias Cerambycidae, Chrysomelidae, Disteniidae, Megalopodidae, Orsodacnidae, Oxypeltidae e Vesperidae, várias das quais megadiversas. Geralmente apresentam espécies de colorido brilhante e estão bem representadas nas coleções. Apenas Oxypeltidae não ocorre no Brasil. Referências: Reid (1995).

Cerambycidae (inclui Parandridae, Spondylidae) (Figs 31.520–540). Os principais nomes populares são arlequim, arlequim-pequeno, besouro-maguari, besouro-serrador, besouro-das-hastes, carocha, corintiano, serrador-da-acácia, serrador-da-bracatinga, serrador-do-cacau, serrador-do-jenipapeiro, serra-pau, tange-viola, testa-de-lã, tigre-do-mate, toca-viola. São reconhecidos pelas antenas longas, geralmente inseridas em emarginação dos olhos, e tarsos característicos. Inclui os maiores besouros conhecidos, *Macrodontia cervicornis* (L.) e *Titanus giganteus* (L.) da Amazônia, que podem atingir mais de 150 mm de comprimento. Comprimento: 3–200 mm. Forma extremamente variável, geralmente alongada, de cilíndrica a fortemente achatada; coloração geralmente castanha ou com cores brilhantes, às vezes metálica; pubescência variável, simples, aveludada ou escamiforme; cabeça de prognata a fortemente declive, às vezes abruptamente constrita na base, proeminente na frente para formar um focinho curto a moderado; labro livre ou fundido ao anteclípeo; antena geralmente com 11 antenômeros, raramente com menos; 12 antenômeros em vários grupos não relacionados, pela divisão do antenômero terminal; mais que 12 (até mais de 30) em vários outros grupos; escapo pode ser muito longo (ultrapassando a base do pronoto), mas nunca geniculado; geralmente filiforme ou serrada e muito longa, ocasionalmente moniliforme, pectinada, bipectinada ou flabelada; tarsos 5-5-5 em ambos os sexos (4-4-4 em alguns Lamiinae pela fusão dos tarsômeros IV e V), geralmente pseudotetrâmeros (Fig.31.9E).

Larva cerambicoide, ápoda ou com pernas reduzidas; tórax e abdômen com ampolas dorsal e ventral; ampolas com ou sem asperites; tegumento geralmente com áreas com microespinhos



Figuras 31.516-518. Silvanidae. **516,** *Eunausibius lophius* Parsons, antena; **517-518,** *Telephanus* sp.; **517**, antena; **518,** vd.

principalmente no pronoto.

Adultos são bons voadores e podem ser diurnos ou noturnos; há muitas dúvidas sobre sua alimentação, e acredita-se que a maioria não se alimenta, uma vez que geralmente têm vida curta, morrendo após completar as etapas de reprodução e postura de ovos. São conhecidas muitas adaptações comportamentais das fêmeas envolvendo a preparação dos lugares para ovipostura. Por exemplo, fazendo sulco circundando o galho de plantas vivas, interrompe o fluxo normal da seiva da planta através dos tecidos do floema, o que proporciona o desenvolvimento da larva com um aumento da quantidade de nutrientes.

As larvas são fitófagas e geralmente se alimentam internamente da casca, floema, seiva ou cerne de árvores. Algumas se desenvolvem em mudas ou no caule de plantas herbáceas. Atacam principalmente árvores mortas ou danificadas, mas algumas podem atacar árvores vivas e saudáveis; devido ao seu tamanho moderado a grande, podem causar danos consideráveis. Muitas espécies são pragas especialmente de árvores que produzem madeira comercial. Por outro lado, a perfuração da madeira morta pelos cerambicídeos e suas larvas é uma parte essencial do processo de decomposição e reciclagem de nutrientes dentro do ecossistema de floresta, e a maioria das espécies é de importância econômica. Algumas larvas carregam simbiontes no tubo digestivo, que secretam celulase, permitindo assim utilizar os componentes da celulose da madeira. O desenvolvimento leva de poucos meses a vários anos, dependendo da qualidade dos nutrientes e componentes do tecido do hospedeiro. Geralmente empupam dentro do hospedeiro em uma câmara pupal perto ou fora da superfície. Muitas larvas que se alimentam de raízes empupam no solo. Duffy (1960) apresentou uma monografia dos imaturos de Cerambycidae da região Neotropical.

Está dividida em oito subfamílias, cinco das quais (com *) com registros para o Brasil: Cerambycinae*, Dorcasominae, Lamiinae*, Lepturinae*, Necydalinae, Parandrinae*, Prioninae* e Spondylidinae.

A família possui dois catálogos voltados para o Novo Mundo ou região Neotropical, ambos publicados em vários volumes; aqui citam-se a primeira e a última publicação de cada catálogo, através das quais o interessado poderá obter informações sobre as demais: Monné (1993, 1995), com o catálogo dos cerambicídeos do hemisfério ocidental; e Monné (2001, 2004), com o catálogo dos cerambicídeos neotropicais e suas plantas hospedeiras. Os catálogos desse autor complementam-se com os de Monné (2005a, b, 2006), em catálogo dos cerambicídeos neotropicais. Outra série sobre a família tratando da taxonomia das diferentes tribos também publicada em vários volumes é de Martins (1997, 2014) (a primeira e a última publicação dessa série). Há também uma base de dados "titan" (Tavakilian & Chevillotte s.d.).

Figura 31.519. Sphindidae, *Genisphindus* sp., vd.

Chave para as subfamílias com registros para o Brasil (adaptada de Triplehorn & Johnson 2005, Monné *et al.* 2017).

1. Tarsos distintamente pentâmeros (Fig. 31.9B), sem lobos pubescentes ventrais; tarsômero III não dilatado, tarsômero IV pequeno; antena curta, geralmente se estendendo além da base do pronoto; pronoto com margem lateral elevada. (Figs 31.522, 535) ..... **Parandrinae**

— Tarsos pseudotetrâmeros, com lobos pubescentes ventrais; tarsômero III dilatado, ocultando o IV; antena longa a muito longa, estendendo-se muito além da base do pronoto; carena lateral do pronoto ausente **2**

2(1). Cabeça vertical ou retraída; margem genal sempre dirigida posteriormente; protíbia com sulco oblíquo interno ou posterior na metade ou terço distal; mesotíbia geralmente entalhada ou sulcada externamente; último palpômero fusiforme, quase pontiagudo. (Figs 31.521, 529–533) ..... **Lamiinae**

— Cabeça geralmente prognata ou obliquamente inclinada anteriormente; margem genal nunca dirigida posteriormente; protíbia sem sulcos; mesotíbia nunca entalhada ou sulcada externamente; último palpômero maxilar obtuso ou com ápice truncado **3**

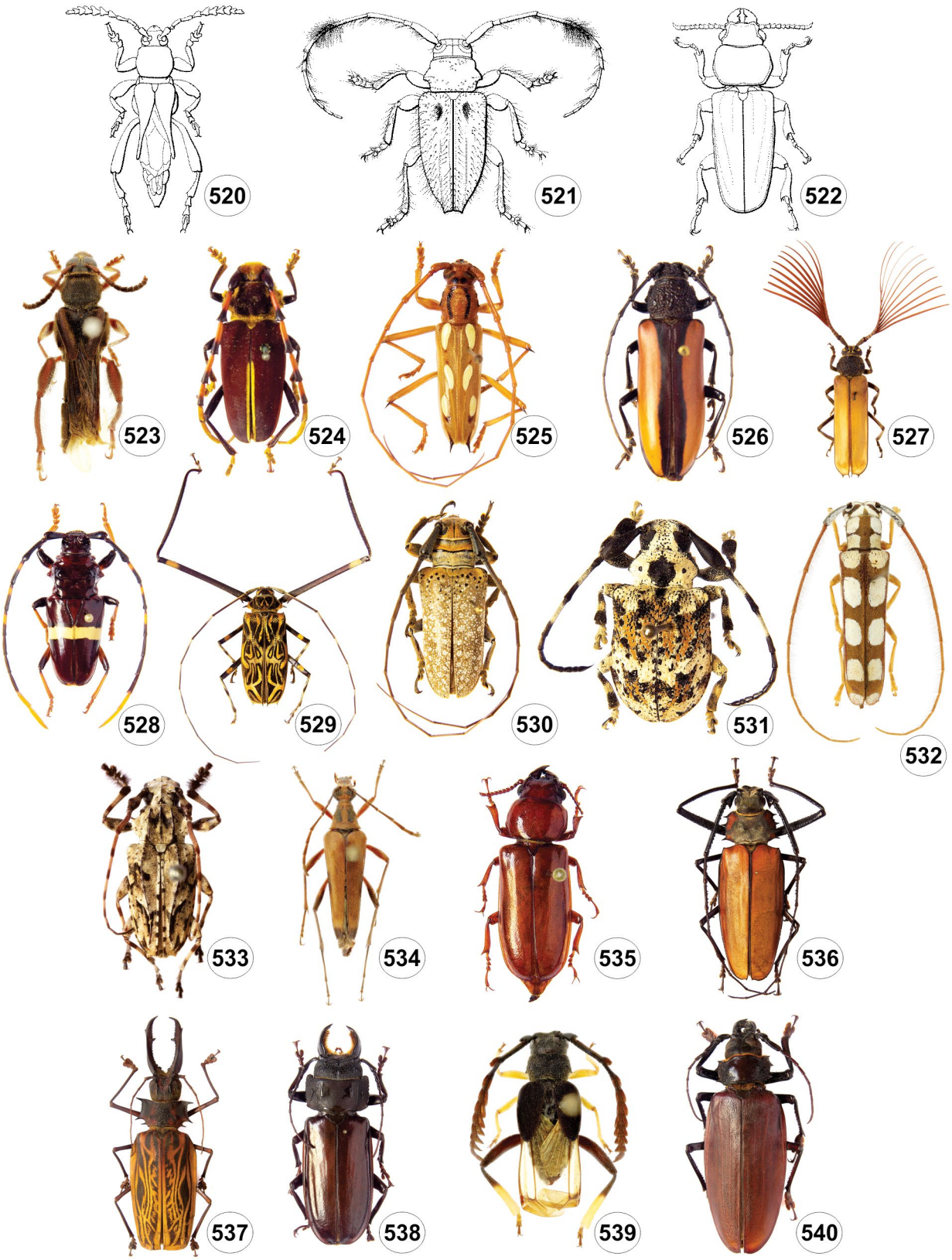
3(2). Pronoto com margem lateral elevada, geralmente carena lateral denteada ou espinosa; labro fundido ao epistoma; lobo interno da maxila (gálea) obsoleto; procoxa fortemente transversa; mesoscuto sem área estridulatória estriada. (Figs 31.536–540) ..... **Prioninae**

— Pronoto sem carena lateral distinta; labro livre; lobo interno da maxila (gálea) bem desenvolvido; procoxa geralmente globular; mesoscuto com área estridulatória estriada **4**

4(3). Placa estridulatória do mesonoto bem desenvolvida (ausente em alguns), não dividida; cabeça não estrangulada atrás dos olhos; sutura pleurosternal raramente completa, geralmente indistinta ou incompleta anteriormente, ou ausente; empódio geralmente pequeno ou indistinto (Figs 31.520, 523–528) .....**Cerambycinae**

— Placa estridulatória do mesonoto dividida por faixa longitudinal mediana; cabeça proeminente atrás dos olhos formando têmporas, seguida por constrição formando pescoço; procoxas cônicas, proeminentes e projetando-se fortemente abaixo do processo prosternal. (Fig. 31.534) .... **Lepturinae**

Cerambycinae (Figs 31.520, 523–528). Segunda maior subfamília, com distribuição mundial. As peças bucais larvais demonstram especialidade em material compacto resistente, e



Figuras 31.520-540. Cerambycidae, vd. **520**, *Acyphoderes aurulenta* (Kirby) (Cerambycinae); **521**, *Cosmotoma sertifer* (Audinet-Serville) (Lamiinae); **522.** *Parandra* sp. (Parandrinae); **523-528**, Cerambycinae; **523,** *Charisia melanaria* Gounelle; **524,** *Dorcacerus barbatus* (Olivier); **525,** *Eburodacrys sexmaculata* (Olivier); **526,** *Poeciloxestia suturalis* (Perty); **527,** *Psygmatocerus wagleri* Perty; **528,** *Trachyderes succinctus* (Linnaeus); **529-533**, Lamiinae; **529,** *Acrocinus longimanus* (Linnaeus); **530,** *Oncideres saga* (Dalman); **531,** *Onychocerus albitarsis* Pascoe; **532,** *Phoebella phoebe* (Lepeletier & Audinet-Serville); **533,** *Steirastoma stellio* Pascoe; **534,** Lepturinae, *Strangalia fulvicornis* (Bates); **535,** Parandrinae, *Parandra* (*Parandra*) *brasilica* Zikán; **536-540**, Prioninae; **536,** *Enoplorecus armillatus* (Linnaeus); **537,** *Macrodontia cervicornis* (Linnaeus); **538,** *Mallodon spinibarbis* (Linnaeus); **539,** *Myzomorphus quadripunctatus* (Gray); **540,** *Titanus giganteus* (Linnaeus).

larvas não ocorrem em madeira macia ou solo. As mandíbulas larvais arredondadas são especializadas em remover pequenos pedaços do material do hospedeiro, geralmente deixando galerias com padrão característico, mas não produzem fibras longas principalmente na construção da câmara pupal. Como Lamiinae, as larvas desenvolvem-se em ramos ou galhos finos, e tipicamente são longas e delgadas, geralmente com áreas intersegmentais expandidas ou pseudosegmentadas. Os adultos são extremamente diversos, de formas noturnas escuras a espécies diurnas, miméticas, coloridas e brilhantes. São comuns espécies florícolas. Referências: Monné & Martins (1992), Clarke (2015) e Botero & Monné (2019).

Lamiinae (Figs 31.521, 529–533). É a maior subfamília, com distribuição mundial, particularmente diversa nos trópicos. São biologicamente especializados e desenvolvem-se em hospedeiros lenhosos e herbáceos, vivos ou recém-caídos. As fêmeas nunca ovopositam em madeira sem casca e quase sempre preparam ou modificam o lugar de oviposição com as mandíbulas. O desenvolvimento pode ser rápido, às vezes com pequeno número de ínstares (3). Adultos alimentam-se de tecidos fresco de plantas, cascas ou fungos. Formas não voadoras são comuns e o dimorfismo sexual moderado. Hábitos crepusculares ou noturno são amplamente distribuídos; espécies miméticas são geralmente crípticas; muitos Hemilophini e alguns Colobotheini, mimetizam Lycidae. Referências: Galileo & Martins (1995), Martins & Galileo (1998), Nearns *et al.* (2019) e Souza *et al*. (2020).

Lepturinae (Fig. 31.534). É mais abundante na região Holártica, penetrando nas regiões Neotropical e Oriental, e uma espécie Afrotropical. Larvas geralmente se alimentam de madeira morta e alguns táxons se desenvolvem em madeira morta e apodrecida em árvores vivas. Os adultos são geralmente florícolas e a morfologia da cabeça e peças bucais de muitos estão adaptadas a alimentação do pólen e néctar: cabeça com rostro, mandíbula longa e extensivamente franjada com cerdas e com placa molar esculturada; gálea e lacínia com armadura coletora de pólen especializada.

Parandrinae (Figs 31.522, 535). Está amplamente distribuída, principalmente pelas regiões mais quentes. As larvas desenvolvem-se em troncos apodrecidos de diâmetro moderado a grande, ou madeira morta em árvores vivas. Muitas espécies são polífagas, mas geralmente as angiospermas são preferidas, e algumas associadas a gimnospermas do gênero *Araucaria*. Os adultos são encontrados em cavidades de árvores, rachaduras na madeira e casca solta, e geralmente são noturnos. A oviposição ocorre na madeira com várias gerações geralmente se desenvolvendo dentro do mesmo material. Referência: Santos-Silva & Martins (2010).

Prioninae (Figs 31.536–540) de distribuição mundial, predominantemente nas regiões mais quentes. Larva geralmente se desenvolve na madeira morta, mas também nas partes mortas em árvores vivas, e algumas espécies com habilidade de penetrar no tecido vivo ou morto recentemente. Adultos com vida curta, parecem não se alimentar, são crepusculares ou noturnos, com colorido brilhante (alguns miméticos) ou metálicos. Formas que não voam ou braquipteria é comum, particularmente nas regiões secas, mas é restrita a fêmeas que podem ser também braquielitras e fisogástricas; algumas fêmeas aladas não podem voar até a oviposição de uma porção de ovos. Referência: Santos-Silva *et al.* (2016).

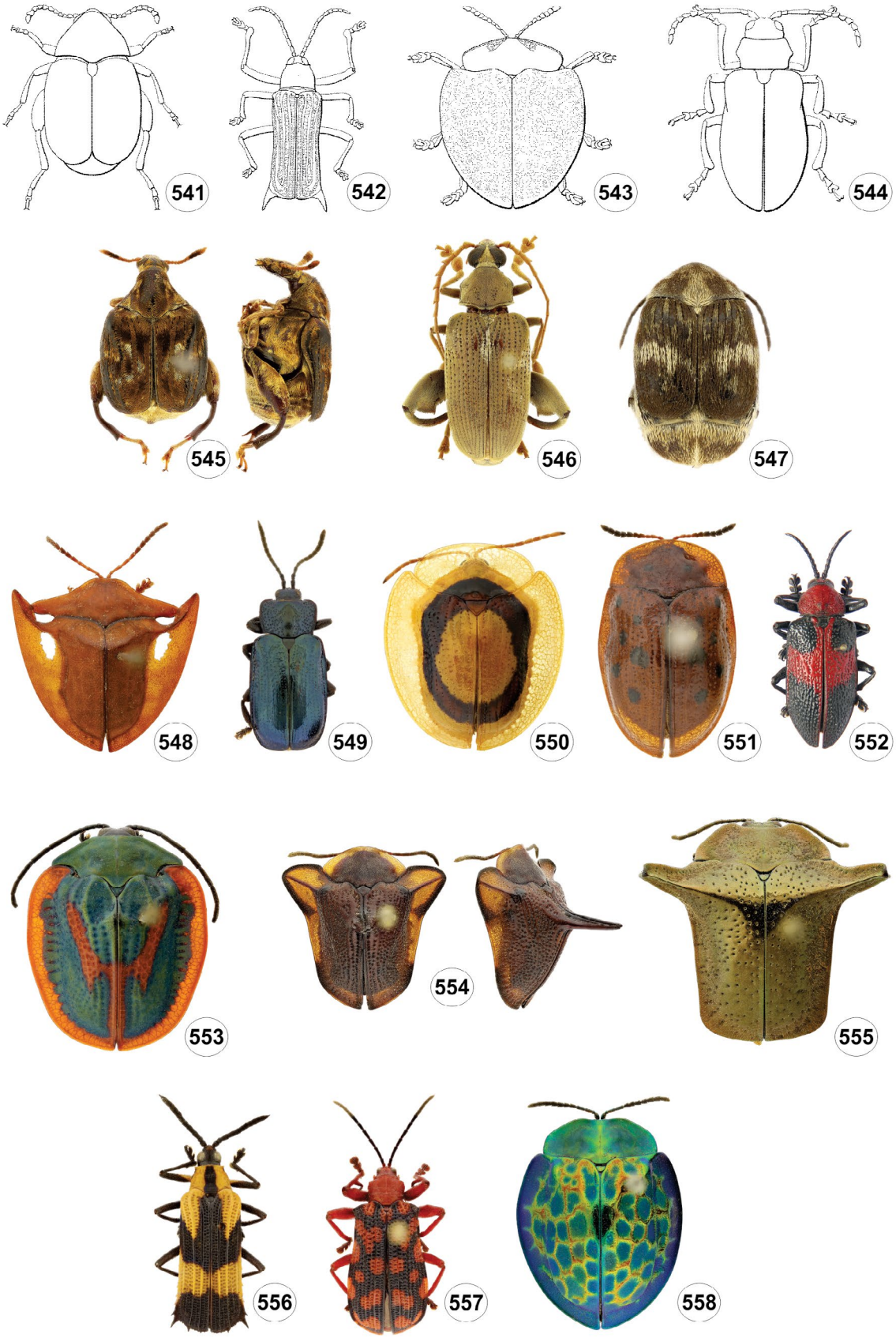
Chrysomelidae (inclui Bruchidae, Sagridae) (Figs 31.541–579). Os principais nomes populares são apaga-luz (Bruchinae), barata-do-coqueiro, barata-da-palmeira, bicho-do-coco, bicho-do-feijão, brasileirinho, carcoma (Bruchinae), caruncho (Bruchinae), caruncho-do-feijão, cascudinho, gorgulho-do-feijão, gorgulho-da-ervilha, vaquinha-da-aboboreira, vaquinha-do-algodoeiro, vaquinha-da-batatinha, vaquinha-do-cacau, vaquinha-do-feijão, vaquinha-do-fumo, vaquinha-da-goiabeira, vaquinha-da-melancia, voador, etc.

Dentre os fitófagos, ocupa o segundo lugar em número de espécies, atrás de Curculionidae. Distingue-se das demais famílias de Chrysomeloidea pela presença de apódemas anteriores da genitália masculina fundidos, formando uma peça basal semelhante a um capuz, estrutura única entre as famílias de Phytophaga. Falta também a área estridulatória do mesonoto e algumas espécies possuem lígula exposta e membranosa. Outros caracteres, mais facilmente observáveis, incluem antenas geralmente de curtas a médias, não inseridas em proeminências e não parcialmente circundadas pelos olhos, esporões tibiais reduzidos, forma do corpo muito variada, mas geralmente oval-alongada.

Comprimento: 0,5–35 mm. Forma extremamente variada, de cilíndrica a hemisférica, às vezes achatada; coloração variável, com frequência brilhante ou metálica, geralmente bicolorida dorsalmente ou formando padrões distintos, muitas vezes com pronoto pálido e élitros mais escuros; geralmente glabro, às vezes superfície dorsal com pubescência esparsa ou densa, formada por cerdas simples ou escamiformes, eretas ou inclinadas; superfície mais ou menos esculturada por pontuação superficial com vários níveis de pontuações secundárias e microrreticulações.

Larvas com formas muito variadas, geralmente alongadas, de fraca a fortemente curvadas, achatadas ou convexas dorsalmente; às vezes com pequenos tubérculos cerdosos; cabeça geralmente defletida com 5-6 estemas cada lado; sutura epicranial geralmente presente, labro livre; tergitos abdominais simples ou com 2-4 dobras transversais; tergito IX sem urogonfos, mas ocasionalmente formando uma placa mais esclerosada.

Todos são fitófagos. Os adultos alimentam-se externamente e as larvas externa e internamente de uma grande variedade de tecidos de plantas, incluindo raízes, folhagens, caules herbáceos, folhas, flores, pólen, frutos e sementes. A maioria dos adultos se alimenta de folhas, embora alguns de pólen e anteras; o hábito alimentar das larvas é mais diverso, podendo se alimentar sobre ou dentro das folhas, como minadores, dentro do caule ou raízes, ou externamente sobre raízes no solo. Algumas espécies são mirmecófilas, enquanto outras se alimentam no interior de certos frutos. Adultos e larvas podem ter hábitos alimentares diferentes: algumas larvas se alimentam de raízes de gramíneas (Monocotyledoneae), enquanto seus adultos, de folhas de dicotiledôneas. Muitas espécies são pragas de plantas cultivadas, causando dano direto pela redução da área foliar, danificando as raízes, minando o caule e causando atrofia por afetar o transporte de nutrientes ou injúrias indiretas pela transmissão de viroses. Entretanto, várias espécies são utilizadas com sucesso, no controle biológico de ervas daninhas.



Figuras 31.541-558. Chrysomelidae, vd. **541**, *Pachymerus lacerdae* Chevrolat (Bruchinae); **542**, *Sceloenopla* sp. (Cassidinae); **543**, *Botanochara impressa* (Panzer) (Cassidinae); **544**, *Coelomera lanio* (Dalman) (Galerucinae); **545-547**, Bruchinae; **545,** *Caryedes brasiliensis* (Thunberg), vd, vl; **546,** *Speciomerus giganteus* (Chevrolat); **547,** *Zabrotes subfasciatus* (Boheman); **548-558**, Cassidinae; **548,** *Acromis spinifex* (Linnaeus); **549,** *Cephaloleia caeruleata* Baly; **550,** *Charidotis consentanea* (Boheman); **551,** *Cistudinella notata* (Boheman); **552,** *Coraliomela aeneoplagiata* (Lucas); **553,** *Cyclosoma* (*Cyclosoma*) *palliata* (Fabricius); **554,** *Dorynota* (*Dorynora*) *monoceros* (Germar), vd, vl; **555,** *Omocerus* (*Platytauroma*) *truncatus* (Boheman); **556,** *Oxychalepus opacicollis* Ramos; **557,** *Sceloenopla maculata* (Olivier); **558,** *Stolas imperialis* (Spaeth).

Chrysomelidae está dividida em 12 subfamílias, das quais 9 (com *) estão registradas no Brasil: Bruchinae*, Cassidinae* (inclui Hispinae), Chrysomelinae*, Criocerinae*, Cryptocephalinae* (inclui Chlamisinae, Clytrinae), Donaciinae, Eumolpinae*, Galerucinae* (inclui Alticinae), Lamprosomatinae*, Sagrinae*, Spilopyrinae e Synetinae. Referências: Crowson (1946), Costa Lima (1955) e Reid (1995, 2000).

Chave para as subfamílias com registros para o Brasil (adaptada de Costa Lima 1955)

1. Margens laterais do pronoto e dos élitros foliáceas, explanadas, encobrindo respectivamente a cabeça e o abdômen; contorno do corpo na maioria das espécies subcircular. (Figs 31.543, 548, 550–551, 553–555, 558) ..... **Cassidinae** (parte)

— Outro aspecto **2**

2(**1**). Cabeça sempre visível adiante do protórax; peças bucais hipognata; élitros relativamente bem esclerosados, quase sempre fortemente carenados, sulcados, ou profundamente pontuados; margem apical largamente arredondada ou truncada e, neste caso, denteada ou espinosa; antenas aproximadas na base, rígidas e estendidas horizontalmente. (Figs 31.542, 549, 552, 556–557) ..... **Cassidinae** (parte)

— Outro aspecto; cavidade e peças bucais na parte anterior da cabeça **3**

3(**2**). Cabeça completamente visível de cima, com base mais ou menos alongada; olhos afastados da margem anterior do protórax; protórax distintamente mais estreito que a base dos élitros, quase sempre arredondado lateralmente ou tuberculado e não marginado; se marginado, as antenas são curtas, não mais longas que a cabeça e o pronoto reunidos e com 7 antenômeros distais dilatando-se até o ápice **4**

— Cabeça invisível ou parcialmente escondida sob o pronoto, quando vista de cima; olhos tocando a margem anterior do pronoto ou escondidos sob ela; pronoto na base tão largo ou, se não tão largo quanto os élitros, quase sempre distintamente marginado **6**

4(**3**). Fêmures posteriores extraordinariamente dilatados e denteados ventralmente; metatíbias geralmente recurvadas na base; prosterno geralmente distinto entre as procoxas; olhos inteiros, arredondados; cabeça geralmente constrita posteriormente, formando pescoço distinto **5**

— Fêmures posteriores normais ou dilatados; tíbias retas; prosterno raramente distinto entre as procoxas, neste caso os olhos são distintamente chanfrados; cabeça não constrita posteriormente em pescoço distinto. (Figs 31.563–564) ..... **Criocerinae**

5(**4**). Cabeça prognata, geralmente com sulcos, em forma de X ou H, entre as inserções antenais; olhos inteiros; raramente com carena pronotal lateral; metaendosternito com placa lamelar na base dos ramos. (Fig. 31.579) ..... **Sagrinae**

— Cabeça geralmente hipognata, sem sulcos em forma de X ou H; olhos emarginados ou reniformes; pronoto carenado lateralmente, pelo menos na base; metaendosternito reduzido, em forma de Y. (Figs 31.541, 545–547) ..... **Bruchinae**

6(**3**). Pigídio exposto, vertical ou quase vertical; ventritos intermediários mais ou menos estreitados no meio; cabeça escondida no protórax até a fronte que é vertical; antenas longas e filiformes, ou mais curtas que a cabeça e o protórax reunidos, com 7–8 antenômeros distais serrados; em repouso, livres, ou escondidas em sulco sob as bordas do pronoto, que são pouco desenvolvidas; olhos fracamente chanfrados ou inteiros; garras simples, apendiculadas ou bífidas e soldadas. (Figs 31.565–568) ..... **Cryptocephalinae**

— Pigídio encoberto pelos élitros, não vertical; ventritos intermediários não estreitados no meio; cabeça mais saliente ... **7**

7(**6**). Tarsômero 3 geralmente inteiro, não bilobado; garras geralmente simples, em alguns gêneros com dente na base (apendiculadas); cavidades procoxais transversalmente ovais (procoxas transversas). (Figs 31.559–562) ... **Chrysomelinae**

— Tarsômero 3 bilobado; cavidades procoxais circulares (procoxas arredondadas) **8**

8(**7**). Margens laterais do pronoto continuando com a dos élitros na base e providas, embaixo, de sulco para o alojamento das antenas em repouso; antenas geralmente mais longas que o protórax; corpo curto, arredondado globular; quase sempre de cor metálica brilhante; olhos fracamente chanfrados; garras tarsais geralmente apendiculadas, às vezes simples, soldadas na base, ou bífidas; epipleuras elitrais com depressões femurais. (Figs 31.577–578) ..... **Lamprosomatinae**

— Margens laterais do pronoto não em continuação com a dos élitros, sem sulcos antenais embaixo ou com sulcos antenais curtos; epipleuras elitrais simples ou ausentes; garras tarsais variáveis **9**

9(**8**). Antenas afastadas na base (distância maior que o comprimento do escapo); procoxas arredondadas. (Figs 31.569–571) ..... **Eumolpinae**

— Antenas aproximadas na base, geralmente inseridas na fronte entre os olhos; procoxas cônicas e proeminentes; fêmures posteriores dilatados ou não (Figs 31.544, 572–576) ..... **Galerucinae**

Subfamílias que ocorrem no Brasil.

Bruchinae (Figs 31.541, 545–547). Ocorre em todos os continentes, exceto Antártica. É o único grupo dentro de Chrysomelidae que se alimenta quase exclusivamente de sementes. O crescimento larval ocorre inteiramente dentro da semente, e o 1º ínstar larval possui uma placa esclerosada denteada no pronoto, que ajuda na penetração do tecido da semente. Normalmente as larvas cortam um buraco de saída na semente antes de retornar ao interior para empupar. As peças bucais do adulto parecem ser especializadas em finalizar o buraco de saída que foi iniciado pela larva. Espécies economicamente importantes incluem pragas de leguminosas estocadas como espécies de *Callosobruchus* Pic, *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) e *Acanthocelides obtectus* (Say); pragas de campos de leguminosas, como múltiplas espécies dos gêneros *Bruchus* L., *Acanthoscelides* Schilsky, *Bruchidius* Schilsky, *Borowiecius* Anton e *Conicobruchus* Decelle, e as pragas tropicais de tamarindo e amendoim do gênero *Caryedon* Schoenher. Espécies do gênero *Pachymerus* Thunberg são pragas de palmeiras, e larvas do gênero *Megacerus* atacam batata doce (*Ipomoea batatas* (L.)). É provável que os adultos da maioria das espécies geralmente se alimentam de pólen e muitas espécies têm especializações morfológicas na maxila.

Cryptocephalinae (Figs 31.565–568). Distribuição mundial. Larvas saprófagas, alimentam-se de folhas em decomposição da serapilheira e da vegetação que cresce sobre rochas, mas também remove a camada externa de galhos e frutos; algumas se alimentam de folhas frescas e mudas. Adultos geralmente encontrados sobre flores, onde se alimentam de pólen e pétalas, mas também de folhas frescas. Semelhante a Lamprosomatinae, exibe construção de casulo e comportamento de oviposição complexos. A biologia única envolve invólucros fecais providos pela fêmea, na

forma de escatoteca. Cada ovo é revestido individualmente com uma mistura de suas próprias fezes e secreções retais. Durante a oviposição e durante o processo de revestimento de cada ovo, a fêmea mantém seu corpo dirigido para frente sobre as pernas anteriores e médias, enquanto seu tarso posterior segura e gira o ovo dentro de uma pequena fóvea ou depressão, no ventrito V. O processo de colocação e arranjo das camadas, ou das placas fecais, envolta dos ovos para formar a escatoteca, pode levar aproximadamente 20–30 minutos. Os ovos assemelham-se a pequenas vagens. Referência: Moldenke (1981).

Eumolpinae (Figs 31.569–571). Distribuição cosmopolita. Os adultos alimentam-se externamente em folhas de plantas, enquanto as larvas são comedoras de raízes subterrâneas. Adultos que se alimentam de plantas tóxicas, também são tóxicos e muitos têm cores aposemáticas. Maioria se alimenta de plantas dicotiledôneas, mas há exceções. Adultos de muitas espécies são polífagos, mas espécies de muitos gêneros possuem uma tendência rigidamente especializada. As larvas parecem ser todas habitantes de solo que se alimentam de raízes, mas poucos detalhes são conhecidos sobre o ciclo de vida da maioria das espécies.

Galerucinae (Figs 31.544, 572–576). Distribuição mundial com maior diversidade nas regiões tropicais. Adultos alimentam-se externamente de folhas de grande variedade de angiospermas, preferencialmente dicotiledôneas; algumas espécies consomem pólen, sugam néctar de flores femininas ou pecíolos de folhas. Espécies que se alimentam externamente e minadoras, põem ovos na superfície inferior da folha, enquanto as habitantes de solo, ovipositam na superfície, dentro do solo superficialmente ou na base de haste de plantas. Ovos são postos individualmente ou em grupos 6-100; podem conter uma cola onde cerca de 70 ovos são mantidos em um tipo de ooteca. Algumas espécies mascaram o grupo de ovos com excremento ou substância espumosa. O desenvolvimento do ovo dura 5-8 dias e há 3-4 ínstares larvais. As larvas de Galerucini são geralmente gregárias sobre folhas, e empupam no solo ou penduradas na folha. Adultos geralmente são bons voadores, quando a asa posterior está totalmente desenvolvida. São muito vulneráveis a predação e ataque de parasitas, e apresentam vários mecanismos de defesa, como por ex., a fêmea envolver os ovos com fezes e várias espécies são tóxicas. Em espécies de *Coelomera* Chevrolat, as larvas são gregárias e formam um anel de defesa, enquanto em *Macrohaltica* Bechyně, os adultos alimentam-se gregariamente formando grandes agregados. Também pode ocorrer sangramento reflexo na membrana intersegmentar entre os dois últimos ventritos (*Diabrotica* Chevrolat), na junção tibiofemural (*Galerucella*, *Altica* Geoffroy) ou na região pré-bucal (*Coelomera*).

Lamprosomatinae (Figs 31.577–578). Distribuição mundial. As larvas constroem casulos fecais portáteis, e alimentam-se ativamente e às vezes destrutivamente, da casca de árvores vivas, incluindo suas hastes. Algumas espécies (ex. *Lamprosoma azureum* Germar) têm sido consideradas como agentes potenciais de controle biológico de plantas invasivas.

Sagrinae (Fig. 31.579). Biologia pouco conhecida. Adultos geralmente se alimentam em flores, provavelmente incluindo pólen, mas não das flores que são hospedeiras das larvas. Os ovos são postos na haste e as larvas desenvolvem-se dentro da haste, causando dilatações ou galhas. Referência: Monrós (1956).

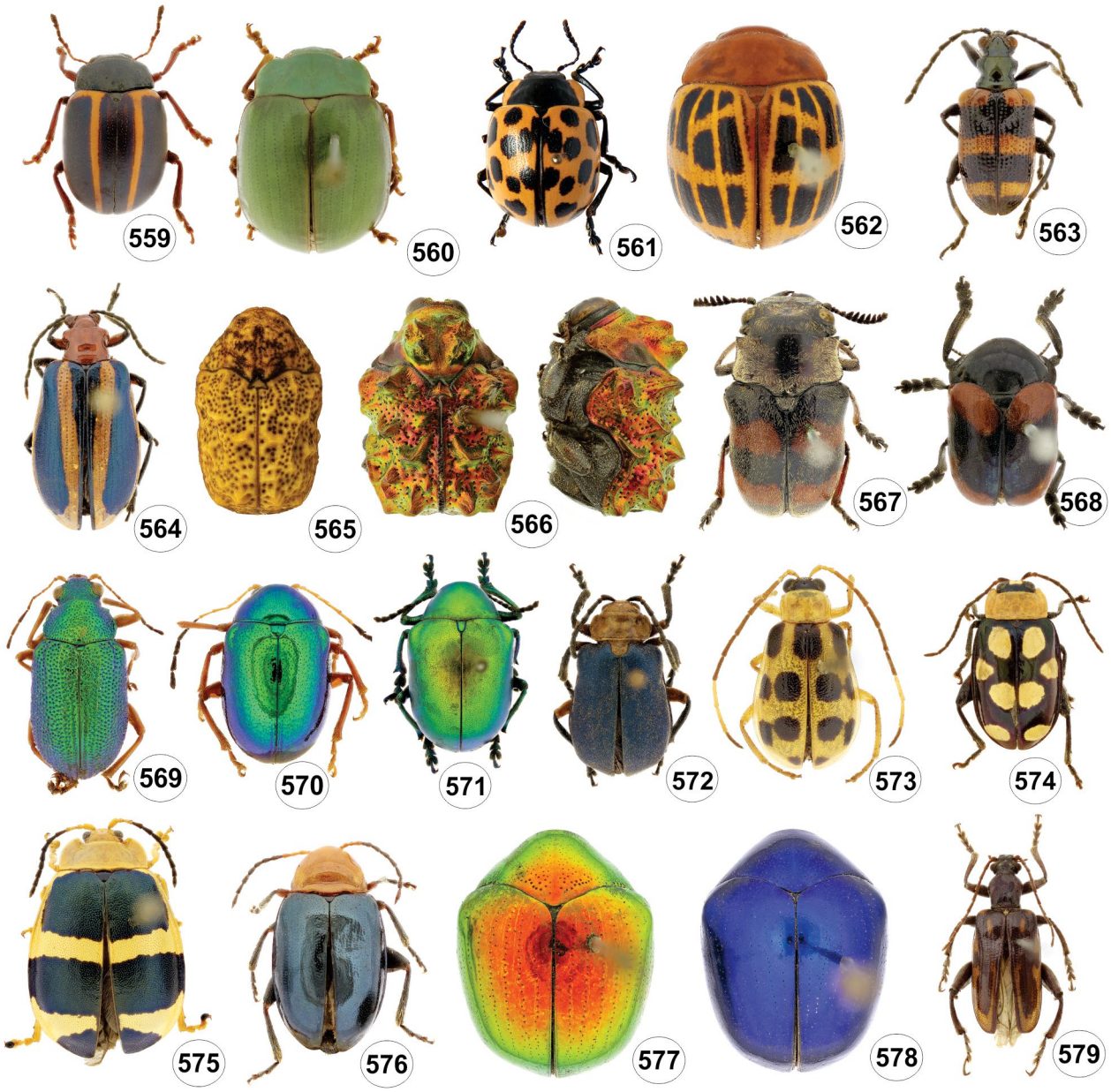
Disteniidae (Figs 31.580–581). Grupo que foi tradicionalmente incluído em Cerambycidae. Formado por insetos elegantes e com aspecto homogêneo. Possuem mandíbulas em forma de cinzel e clípeo oblíquo à fronte. Comprimento: 5–40 mm. Corpo alongado e estreito; base dos élitros mais larga que o pronoto; coloração negra, amarela ou azul, verde ou violeta metálico, geralmente a parte anterior do corpo mais sóbria que os élitros, algumas espécies com base dos élitros castanho-avermelhada ou avermelhada; tegumento geralmente com pontuação densa, muito fina ou grossa, com cerdas curtas ou longas, às vezes formando padrões característicos; região frontal com sulco ou linha média, que pode continuar atrás dos olhos; inserções antenais expostas, próximas à articulação mandibular; carena curta geralmente presente atrás do soquete antenal; clípeo anterior membranoso, esclerosação pós clipeal atingindo a articulação mandibular; labro livre; antenas filiformes com 11 antenômeros, geralmente ultrapassando o ápice dos élitros; escapo longo, ocasionalmente atingindo a margem posterior do protórax; pedicelo curto (no máximo levemente mais longo que largo) mas com côndilo encaixando-se na ampla abertura distal do escapo; protórax geralmente com espinhos ou tubérculos laterais; suturas pleurosternais incompletas ou indistintas; élitros cobrindo totalmente o abdômen, irregularmente pontuado ou com fileiras de pontos obliteradas posteriormente; esporões tibiais 2-2-2; geralmente protíbia internamente e mesotíbia externamente com sulcos cerdosos oblíquos (semelhante a limpadores de antenas); tarsos pseudotetrâmeros, tarsômeros 1–3 com lamela pilosa ventral.

Larva cerambicoide com pernas reduzidas e ampolas dorsal e ventral.

Pouco se sabe sobre seus hábitos. Alguns adultos são diurnos, mas muitos são predominantemente crepusculares ou noturnos e são atraídos pela luz. Pouco é conhecido sobre a alimentação dos adultos, e alguns possivelmente não se alimentam. As larvas são desconhecidas para o Brasil. As larvas conhecidas alimentam-se de ou embaixo da casca e às vezes da seiva de árvores e arbustos mortos ou morrendo, e geralmente assumem uma posição dobrada característica como larvas de Buprestidae. Fazem galerias sinuosas embaixo da casca onde empupam.

Está dividida em quatro tribos, das quais, duas (com *) ocorrem no Brasil: Cyrtonopini, Distenini*, Dynamostini e Heteropalpini*. Referências: Monné & Giesbert (1995), Santos-Silva & Martins (2004) e Botero & Almeida (2019).

Megalopodidae (Figs 31.582–585)**.** Compartilham com a maioria dos cerambicídeos caracteres plesiomórficos, como esporões tibiais apicais pareados em todas as pernas e apódemas anteriores da genitália do macho alongados e separados. O principal caráter distintivo é a presença de antena localizada acima da base da mandíbula, não inserida em tubérculo e não defletida para trás. Todos possuem área estridulatória mesonotal e a maioria possui lígula bilobada, membranosa e bem desenvolvida. Comprimento: 3,3–15 mm. Forma alongada na maioria das espécies, com margens laterais paralelas ou subparalelas; coloração geralmente escura, de negra a castanha, às vezes levemente metálica; unicoloridos ou bicoloridos, com padrões de manchas dorsalmente; cabeça abruptamente constrita na base; olhos protuberantes e



Figuras 31.559-579. Chrysomelidae, vd. **559-562**, Chrysomelinae; **559,** *Cosmograma fulvocincta* Stål; **560,** *Platyphora albovirens* (Stål); **561,** *Platyphora vigintiunopunctata* (Chevrolat); **562,** *Stilodes decorata* (Perty); **563-564,** Criocerinae; **563,** *Lema* (*Neolema*) *fasciata* (Germar); **564,** *Lema* (*Quasilema*) *reticulosa* Clark; **565-568,** Cryptocephalinae; **565,** *Chlamisus mimicus* Monrós; **566,** *Fulcidax bacca* (Kirby), vd, vl; **567,** *Megalostomis obesa* Lacordaire, 1848; **568,** *Stereoma angularis* Lacordaire; **569-571,** Eumolpinae; **569,** *Colaspis calcarifera* (Bechyně); **570,** *Colaspoides itaituba* Bechyně & Špringlová; **571,** *Eumolpus opacus* Špringlová; **572-576,** Galerucinae; **572,** *Coelomera raquia* Bechyně; **573,** *Diabrotica* sp.; **574,** *Omophoita superba* Weise; **575,** *Paranaita generosa* (Harold); **576,** *Syphraea speciosa* (Olivier); **577-578,** Lamprosomatinae; **577,** *Lamprosoma bicolor* Kirby; **578,** *Lamprosoma chamaelon* Lacordaire; **579,** Sagrinae, *Megamerus alvarengai* Monrós.

emarginados; inserções antenais geralmente expostas dorsalmente; labro livre; antena com 11 antenômeros, serrada a incrassada ou clavada; sutura pleurosternal geralmente completa; procoxas projetando-se bem abaixo do prosterno; cavidade procoxal transversa, fechada externamente; mesoscuto com aparato estridulatório; élitro com pontuação irregular, não formando fileiras; sutura metacapisternal longa, discrímen moderado a longo; metacoxas contíguas ou levemente separadas, placas ausentes; união trocantofemural oblíqua; metafêmur inflado com dente mesial perto do ápice em alguns Megalopodinae; tarsos pseudotetrâmeros; garra tarsal simples.

Larva cerambicoide, levemente mais achatada e cabeça menos introvertida que Cerambycidae; pernas reduzidas ou ausentes; segmentos abdominais com ou sem ampolas ambulatórias dorsais e ventrais.

Adultos estão associados a grande variedade de famílias de plantas. Possuem mandíbulas bem desenvolvidas, usadas para cortar as folhas e o caule terminal em crescimento e preparar os lugares para ovipostura; alimentam-se de fluídos de exsudatos dos caules cortados. Foram observados alguns adultos expelindo jatos curtos de fluído pelo ápice do abdômen, sugerindo que a quantidade ingerida é grande. Também se alimentam de sólidos, incluindo a casca interna do caule e brotos das folhas. Voam bem à luz do sol e produzem barulho estridente, causado pelo atrito do pronoto com a parte estriada do mesonoto. As fêmeas põem ovos no haste e as larvas alimentam-se internamente dos tecidos.

Figuras 31.580-581. Disteniidae, Disteniinae, vd. **580,** *Cometes hirticornis* Lepeletier & Audinet-Serville; **581,** *Distenia viridicyanea* (Thomson).

As larvas conhecidas são broqueadoras de madeira, minadoras de folhas jovens de plantas adultas ou consomem pólen dentro de cones masculinos de Araucariaceae. Podem danificar solanáceas em geral. Fazem galerias nos caules de seus hospedeiros, mas saem para empupar no solo.

Apresenta distribuição Pantropical. Está dividida em três subfamílias, das quais apenas a primeira ocorre no Brasil: Megalopodinae*, Palophaginae e Zeugophorinae. Referências: Monrós (1947), Reid (1995), Carvalho & Monné (2006), Rodríguez-Mirón (2018) e Biffi *et al.* 2021.

Orsodacnidae (Fig. 31.586). Comprimento: 3.5–16 mm. Corpo mais ou menos paralelo lateralmente, levemente achatado; coloração amarela a vermelha ou negra, élitros às vezes mais escuros que cabeça e protórax, ou élitros e protórax bicoloridos; olhos fortemente protuberantes e finamente facetados; inserções antenais expostas dorsalmente; sutura clipeal fracamente impressa no meio; labro livre; antena com 11 antenômeros, fracamente serrada a partir do antenômero 4; escapo globular a levemente alongado e ligeiramente mais longo que o pedicelo; pronoto levemente arredondado ou sinuoso lateralmente; base do pronoto, mais estreita que bases dos élitros; suturas pleurosternais completas; cavidades procoxais transversas estreitamente separadas; élitros irregularmente pontuados, disco simples ou com uma ou duas costas longitudinais fracas; metaventrito com discrímen longo, sutura metacatepisternal mais ou menos completa; junção trocantero-femural oblíqua; tíbia geralmente com 4 carenas longitudinais, as duas mais externas alinhadas com uma franja de cerdas cada uma; mesotíbia curvada para fora pelo menos em algumas espécies de *Janbechynea* Monrós; ápice das tíbias levemente alargados; tarsos 5-5-5 nos dois sexos; protarsômero e metatarsômero I alargados no macho de pelo menos alguns espécies de *Janbechynea*; tarsômero 4 altamente reduzido e parcialmente escondido na base do tarsômero 3 bilobado; tarsômeros 1–3 ventralmente cobertos com cerdas adesivas densas; garras tarsais simples.

Larva alongada, cilíndrica, mais ou menos paralela lateralmente; esbranquiçada com superfície ligeiramente esclerosada, exceto cabeça, placa pronotal, segmento IX e par de placas tergais no meso e metatórax mais escuras; cabeça prognata, mais estreita que o protórax, suturas epicranial e frontoclipeal presentes; labro livre; pernas bem desenvolvidas, mesocoxas bem separadas.

Adultos de Aulacoscelidinae geralmente se alimentam de folhas de várias espécies de Cycadales: Zamiacea. Os hábitos larvais são pobremente conhecidos.

Está dividida em duas subfamílias: Aulacoscelidinae e Orsodacninae. Apenas a primeira está registrada no Brasil, representada pelo gênero *Janbechynea*. Referências: Monrós (1953), Crowson (1955), Reid (1995, 2000) e Santiago-Blay (2004).

Vesperidae (Figs 31.587–588). Nomes populares: iaiá-de-cintura, vaqueiro (*Hypocephalus armatus* Desmarest), lalá-de-cintura (*Migdolus fryanus* Westwood). É formada por um agrupamento de três subfamílias, consideradas por vários autores como pertencentes a Cerambycidae. Comprimento: 8,6–50,0 mm. Corpo achatado ou globoso, paralelo lateralmente, geralmente com cerdas curtas, mais concentradas no pronoto e região ventral; coloração de negra a castanho-escura; cabeça quase prognata, mas extensivamente móvel verticalmente, abruptamente constrita na base; olhos moderadamente ou não emarginados; inserções antenais geralmente parcialmente expostas; clípeo variável, anteclípeo e labro parcialmente cobertos por projeção pós-clipeal esclerosada em alguns Anoplodermatinae; antenas geralmente com 11 antenômeros, 8–10 na fêmeas de alguns Anoplodermatinae e 12 em ambos os sexos de *Veperoctenus* Bates; mais longa que o corpo em alguns machos, curta a muito curta em fêmeas de Anoplodermatinae e alguns *Vesperus*; antenas filiformes, moniliformes, serradas ou pectinadas; escapo de curto a moderado, de anelado a ligeiramente mais longo que largo e flagelo sem cerdas longas; base do pronoto distintamente mais estreito que base dos élitros; élitro totalmente desenvolvido ou encurtado em algumas fêmeas, irregularmente pontuado ou rugoso; metacoxas geralmente contíguas ou estreitamente separadas; pernas geralmente moderadamente longas e delgadas, mais curtas e mais robustas a fossoriais em vários Anoplodermatinae, e extremamente modificadas em *Hypocephalus* Desmarest; união trocantero-femural oblíqua, mas base do fêmur permanece separada da coxa; extremidade distal do metatrocanter em machos de *Paramigdolus* Dias projetados em um espinho geralmente ultrapassando metade do fêmur; metafêmur extremamente alargado em *Hypocephalus*; esporões tibiais 1-2-2, 2-2-2 ou 2-2-1; tarsos 5-5-5 em ambos os sexos, mais ou menos pseudotetrâmeros em alguns grupos.

Larva cerambicoide, esbranquiçada com corpo macio e cilíndrico ou subcilíndrico; tórax e parte do abdômen com microtríquia e/ou ampolas dorsal e ventral; cabeça embutida no protórax, labro livre, pernas reduzidas.

Os adultos geralmente não se alimentam e têm vida curta; as larvas conhecidas são terrícolas e alimentam-se de raízes; os dados disponíveis consideram-nas fitófagas. *Migdolus fryanus* Westwood é praga de cana-de-açúcar, os adultos são escavadores e as larvas são subterrâneas, alimentando-se de raízes.

Está dividida em três subfamílias, das quais apenas a primeira está registrada para o Brasil: Anoplodermatinae, Philinae e Vesperinae.

É a família mais problemática do agrupamento cerambicoide, e dessa forma será apresentada a biologia da subfamília que ocorre no Brasil (Švácha & Lawrence 2014c).

Anoplodermatinae apresenta adultos noturnos, que são atraídos pela luz. *Hypocephalus armatus* Desmarest, áptero em ambos os sexos, possui hábito fossorial. Adultos são encontrados rastejando ou escondidos embaixo de vários objetos em áreas abertas com alguns arbustos, mas sem árvores ou cobertura contínua de vegetação, em solo com barro ou arenoso com

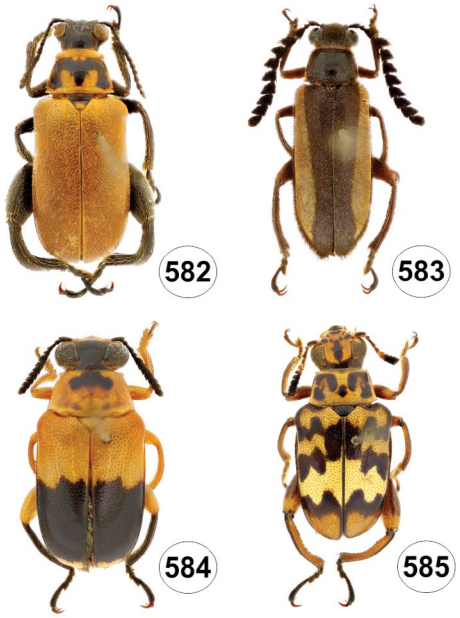
fragmentos de quartzo. Como em todos os anoplodermatíneos, as fêmeas raramente são encontradas e provavelmente permanecem no solo a maior parte de sua vida. As larvas são pouco conhecidas, mas muito provavelmente subterrâneas. *Migdolus fryanus*, único anoplodermatíneo com desenvolvimento larval conhecido, causa danos à cana de açúcar e algumas outras plantas cultivadas no Brasil. Referências: Dias (1984, 1986, 1988) e Švácha *et al.* (1997).

Superfamília Curculionoidea (= Rhynchophora). São caracterizados pelo alongamento da parte anterior da cabeça, formando rostro que acompanha modificações das peças bucais, como fusão do labro, redução das mandíbulas, fusão da gálea e lacínia, presença de palpos curtos e rígidos etc. Compartilham com membros de Chrysomeloidea a posse de tarsos pseudotetrâmeros, às vezes perdido secundariamente, e a redução do edeago cucujiforme nos adultos, ausência de gula e redução ou perda da mola mandibular na larva. Os curculionoideos são separados dos crisomeloideos pelas modificações nas peças bucais dos adultos e presença de trave hipofaringeal nas larvas. Membros de Curculionoidea geralmente apresentam corpo mais ou menos rígido, com cavidades pró e mesocoxais fechadas, procoxas globulares, com trocantinos escondidos e dois ou mais ventritos conatos em muitas formas. Além disso, as antenas geralmente são clavadas, com escapo longo muitas vezes encaixado em um sulco (escrobo) de cada lado do rostro. As larvas geralmente são ápodes, mas pernas muito curtas ou moderadamente desenvolvidas ocorrem em alguns Nemonychidae, muitos Anthribidae e Brentidae. O hábito fitófago é quase universal para a superfamília; Nemonychidae alimenta-se de pólen.

Vivem em ambientes tanto terrestres quanto de água doce; sementes de todos os táxons e quase todas as partes das plantas são utilizadas como alimento pelos gorgulhos. As larvas geralmente se alimentam de partes doentes ou estressadas da planta, aparentando explorar o estágio em que os tecidos já não se defendem contra substâncias químicas ou toxinas, mas ainda contêm nutrientes suficientes para o rápido crescimento da larva. O desenvolvimento em madeira morta ou apodrecida é menos comum, a não ser que esta esteja associada com fungos.

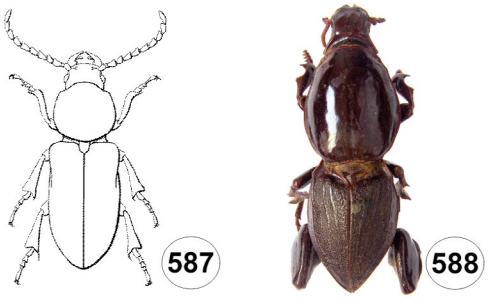
Inclui 7 famílias, das quais seis (com *) estão registradas para o Brasil: Anthribidae*, Attelabidae*, Belidae*, Brentidae*, Caridae, Curculionidae* e Nemonychidae*. Referências: Kuschel (1995a), Morrone (1996), Thompson (1992), Marvaldi (2003), Marvaldi & Lanteri (2005), Oberprieler *et al.* (2007), McKenna et al. (2009) e Shin *et al.* (2018).

Anthribidae (= Platystomidae, Platostomatidae, Platyrhinidae; inclui Bruchelidae, Urodontidae) (Figs 31.589–593). Nomes populares: besouro (ou caruncho)-do-café-armazenado, besouro-do-nariz-largo, besouro-das-tulhas. Caracterizam-se pelo rostro largo, antena não geniculada, pigídio geralmente exposto, apenas o tarsômero III bilobado e tomentoso embaixo, pubescência da cabeça e pronoto dirigida para frente e dos élitros dirigida para trás; élitros geralmente com estria escutelar curta. Comprimento: 0,5–40 mm. Corpo compacto, forma variada, de moderadamente alongada a ovalada, de leve a fortemente convexa. Coloração geralmente negra, castanha, marrom-avermelhada a cinza, geralmente com faixas ou máculas; geralmente coberto por cerdas ou escamas decumbentes, negras, marrons e/ou brancas, às vezes



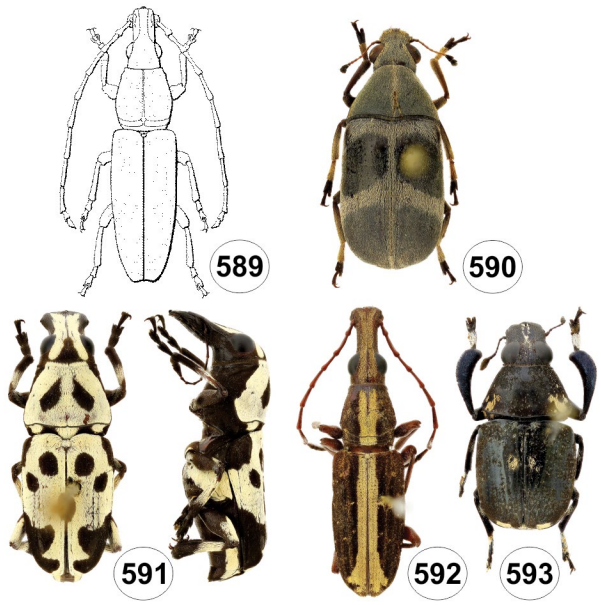
Figuras 31.582-585. Megalopodidae, vd. **582,** *Agathomerus testaceus* (Klug); **583,** *Homalopterus tristis* Perty; **584,** *Mastosthethus frontalis* (Klug); **585,** *Mastosthethus variegatus* (Klug).

Figura 31.586. Orsodacnidae, *Janbechynea paradoxa* Monrós, vd.



Figuras 31.587-588. Vesperidae, vd. **587**, *Migdolus fryanus* (Westwood); **588,** *Hypocephalus armatus* Desmarest.

formando padrões; sutura frontoclipeal ausente, labro livre, parcialmente visível; antena filiforme, incrassada ou clavada, com 11 antenômeros; clava frouxa ou compacta, geralmente com 3 antenômeros; carena pronotal lateral completa, incompleta ou ausente; élitro deixando pigídio visível, não pontuado, irregularmente pontuado ou com 10 estrias, ápice com cristas internas que se encaixam em sulcos do pigídio; tarso pseudotetrâmero.



Figuras 31.589-593. Anthribidae, Anthribinae, vd. **589**, *Ptychoderes elongatus* (Germar) (Anthribinae); **590,** *Euparius equestris* Fåhraeus; **591,** *Gymnognathus aulicus* Jordan, vd, vl; **592,** *Hypselotropis vittata* (Kirsch); **593,** *Phaenithon albipennis* Jordan.

Larva esbranquiçada, cilíndrica, em forma de C; pernas geralmente reduzidas ou ausentes; cabeça hipognata; sutura epicranial presente; labro livre; antena com um antenômero; tergitos I–VII geralmente com duas dobras.

Os adultos geralmente são encontrados nas plantas que são alimentos das larvas. Nas espécies cujas larvas se alimentam do caule ou receptáculo de ervas daninhas, parece que os adultos se alimentam do pólen dessas plantas. Espécies com larvas fungívoras são encontradas alimentando-se na superfície do mesmo fungo; aquelas com larvas broqueadoras de madeira ocorrem sobre troncos mortos ou galhos caídos e, em alguns casos, pelo menos se alimentam sobre a casca. Ainda existem espécies que se alimentam de sementes. Espécies de *Anthribus* Geoffroy (Anthribinae) são predadores de Coccidae (Hemiptera, Sternorrhyncha). A praga do café, *Araecerus fasciculatus* (DeGeer) (Choraginae), cosmopolita, alimenta-se de sementes e, às vezes, ataca produtos estocados.

Está dividida em três subfamílias, duas das quais (com *) estão registradas para o Brasil: Anthribinae* (Figs 31.589–593), Chyoraginae* e Urodontinae. Referências: Kuschel (1995a), Mermudes (2003, 2004, 2005), Marvaldi & Lanteri (2005), Mermudes & Mourão (2010), Queiroz *et al.* (2014, 2017), Legalov (2018a) e Lopes & Mermudes (2018).

Attelabidae (inclui Apoderidae, Pterocolidae, Rhynchitidae) (Figs 31.594–596). Possuem antenas retas inseridas dorso-lateralmente. Comprimento: 2–24 mm. Corpo de oblongo a ligeiramente alongado, estreitado anteriormente; geralmente metálicos, mas algumas espécies são amarelas, marrons, ou avermelhadas com negro; subglabras ou cobertas com cerdas decumbentes e eretas; olhos projetados; rostro geralmente mais longo que a cabeça, reto ou curvado ventralmente (Rhynchitinae) ou mais curto que a cabeça, e robusto (Atellabinae); labro fundido ao clípeo; inserção antenal dorsolateral entre o terço basal e o meio do rostro, mas excepcionalmente basal (muitos Aulectini) ou apical (macho de *Pilolabus girafa* Hamilton); escrobo antenal indistinto, como um sulco longitudinal (Rhynchitinae) ou uma fóvea sub-rotunda (Atellabinae); clava antenal geralmente bem definida, com 3 antenômeros e artículo terminal aparentando subdividido (pseudotetrâmero), compacta (Attelabinae), frouxa (alguns Rhynchitinae) ou delgada e confluente com o funículo (alguns Deporaini); sutura pleurosternal distinta; fêmur clavado, com ou sem dente ventral; tíbia com (Rhynchitinae) ou sem (Atellabinae) esporões.

Larva ápoda, alongada, cilíndrica, geralmente fortemente curvada (ortossomática e achatada nos minadores de folhas); esbranquiçada com corpo macio, com asperites distintos (Rhynchitinae) ou indistintos (Atellabinae); sutura epicranial presente; labro livre; segmentos abdominais com 2 dobras.

Maioria das espécies associada a dicotiledôneas. Geralmente são oligófagos, alimentando-se de várias espécies relacionadas de plantas.

Os Attelabinae incluem os gorgulhos enroladores de folhas, têm rostro curto e dilatado no ápice, mandíbulas robustas e denteadas apenas na margem interna, pernas anteriores alargadas e garras tarsais conatas. Os Rhynchitinae têm rostro estreito e alongado, mandíbulas achatadas e denteadas nas margens interna e externa, pernas subiguais e garras tarsais apendiculadas.

Muitas espécies são de importância econômica, prejudiciais a plantas herbáceas e produtoras de madeira, especialmente árvores frutíferas. Os adultos alimentam-se de folhas e ovipositam em brotos, veias das folhas (causando seu enrolamento), pecíolos, talo das flores e pedúnculos e polpa de frutos. As fêmeas ovipositam no parênquima ou veia foliar, e o enrolamento da folha é precedido ou acompanhado por uma incisão no pecíolo ou na base da veia principal, causando secamento da folha. As larvas alimentam-se da folha no interior do cartucho, onde se desenvolvem, constroem um casulo e empupam. As larvas de Rhynchitinae, até o momento desconhecidas para o Brasil, geralmente se desenvolvem em frutos, caules, flores e folhas. A única larva de Attelabinae descrita para o Brasil é *Hybolabus amazonicus* Voss (Vanin & Benà 2020).

Hybolabus amazonicus Voss e *H. columbinus* (Erichson) foram registrados causando danos em castanheiras na região amazônica.

Está dividida em duas subfamílias, Attelabinae (Figs 31.594–595) e Rhynchitinae (Fig. 31.596), ambas com registros para o Brasil. Referências: Kuschel (1995a), Hamilton (2005), Marvaldi & Lanteri (2005), Legalov (2007) e Vanin & Benà (2020).

Belidae (Fig. 31.597). São reconhecidos principalmente pelas antenas retas e pernas moderadamente robustas, com fêmures alargados, principalmente nos machos. Comprimento: 5–23 mm. Alongado, achatado a moderadamente convexo. Coloração de pálida a castanho-escura ou marrom-avermelhada, subglabro ou coberto por cerdas decumbentes; cabeça de forma variada, nunca semiesférica; cabeça convexa dorsal e achatada ventralmente, rostro inserido ventralmente (Belinae) ou não, ou apenas levemente convexo e região ventral convexa, e rostro inserido medialmente ou dorsalmente (Oxycorinae); rostro estendido a suavemente arqueado, geralmente alongado, dimórfico sexualmente (mais longo na fêmea, mais curto e mais espesso no macho); inserções antenais escondidas em vista dorsal; escrobos (sulcos subantenais) geralmente foveiformes ou fracamente

definidos, às vezes sulciformes; labro indistinto; antena com antenômeros alargando gradualmente em direção ao ápice (Belinae) ou formando clava de 3 antenômeros (Oxycoryninae); élitro cobrindo todos os tergitos abdominais, maioria irregularmente pontuado, ou em alguns Oxycoryninae, com pontuação alinhada regularmente, geralmente em 10 estrias e estríola escutelar; meso e metatíbias às vezes com crenulação dorsal; tarsômero I mais curto que II em Oxycoryninae.

Larva ápoda, alongada, tegumento macio, de ligeiramente achatada e paralela lateralmente a robusta e fortemente curvada; ampolas ambulatoriais dorsais geralmente presentes; labro livre.

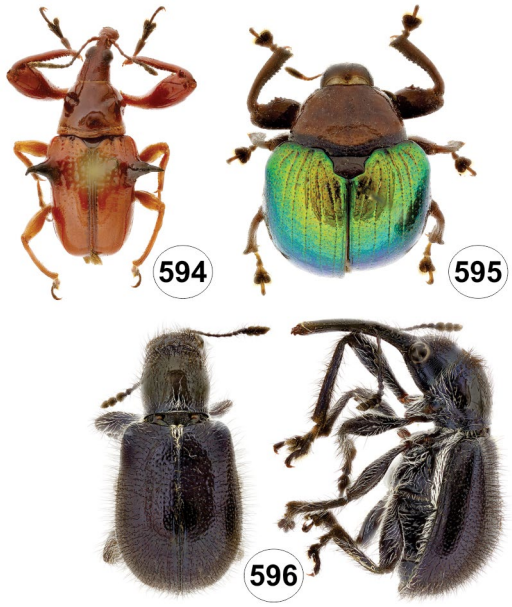
Possuem hábito fitófago, aparentemente relacionado a Pteridophyta (Filicineae) e Gymnospermae (principalmente Coniferae). Os adultos voam ativamente durante o dia. As larvas são desconhecidas para o Brasil; em outras regiões, geralmente broqueiam madeira.

As fêmeas usam o rostro para preparar o lugar para oviposição; os ovos são depositados dentro do tecido da planta e a larva desenvolve-se endofiticamente. Oxycoryninae desenvolve-se principalmente em órgãos reprodutivos da planta, de gimnospermas (araucárias e cicas), assim como angiospermas, mas também em hastes ou embaixo de cascas. Referências: Vanin (1976, 2014), Kuschel (1995a, b, 2003), Alonso-Zarazaga & Lyal (1999), Kuschel & Leschen (2003), Marvaldi & Lanteri (2005), Marvaldi *et al.* (2006), Mermudes (2006), Aquino dos Santos *et al.* (2007), e Legalov (2018a).

Belinae (Fig. 31.597). Apresenta base dos élitros com rebordo arredondado projetando-se sobre o pronoto; metaventrito conspicuamente inchado; epipleura elitral indistinta; procoxa na linha média, mais ou menos equidistante das margens anterior e posterior. Larva com região posterior do pronoto alargada e inclinada para a margem posterior.

Oxycorinae. Rostro inserido na região dorsal da cabeça em vista lateral; região ventral da cabeça fortemente convexa; funículo antenal com segundo antenômero igual ou subigual ao primeiro; mesoventrito plano ou apenas levemente convexo; ápice do protrocanter saliente além da coxa; tarsômero I muito curto, mais curto que o II e quase escondido; rostro aproximadamente uniforme em largura, da base para o ápice. Larva: antena com um antenômero, palpômero maxilar distal sem cerda, e todos os espiráculos unicamerais, com tubos de ar simples, não anelados.

Brentidae (= Brenthidae; inclui Apionidae, Cyladidae, Eurhynchidae, Ithyceridae) (Figs 31.598–601). Composta pelas formas basais de Curculionoidea, que não são facilmente reconhecidas por um ou poucos caracteres. Possuem antena reta, não geniculada, com élitros ovais e expandidos (em forma de pera); élitros às vezes tão largos quanto o pronoto, raramente mais largos. Comprimento: 3–80 mm. Corpo longo e estreito, ligeiramente achatado ou fortemente convexo; geralmente cores escuras, de marrom avermelhado a negro; geralmente subglabro, às vezes com cerdas eretas ou escamiformes; cabeça constrita ou não na base; rostro pode ser sexualmente dimórfico, e pode ser dividido em 3 regiões: metarostro (corresponde a área da margem anterior dos olhos à extremidade posterior do escrobo ou placa mesorostral), mesorostro (área da inserção antenal, às vezes com a placa mesorostral), prorostro (área da margem anterior da placa



Figuras 31.594-596. Attelabidae. **594-595**, Attelabinae, vd; **594,** *Euscelus* (*Pheleuscelus*) *spiniger* Voss; **595,** *Hybolabus ater* (Olivier); **596,** Rhynchitinae, *Pseudauletes luceus* (Gyllenhal), vd, vl.

mesosrostral ou inserções antenais até a articulação mandibular); rostro variado em forma e comprimento; labro escondido ou aparentemente ausente; inserções antenais estreitas ou amplamente separadas, visíveis de cima; antena com 11 antenômeros (9–10 em vários gêneros), filiforme ou capitada, às vezes moniliforme, incrassada ou clavada; escutelo pouco desenvolvido ou ausente; élitros não pontuados, pontuados irregularmente ou formando estrias; tarsos pseudotetrâmeros ou 4-4-4, tarsômero I geralmente alongado, III simples ou bilobado, garras simples. As fêmeas usam o rostro delgado e longo para perfurar a madeira para ovipositar.

Larva ápoda, esbranquiçada, cilíndrica e curvada; tórax e abdômen com dobras dorsais; sutura epicranial presente.

Larvas e adultos geralmente são encontrados sob a casca de madeira. As larvas cavam galerias na madeira e provavelmente se alimentam de fungo que cresce nas paredes das galerias. Algumas espécies fazem posturas em galerias de coleobrocas. Lima *et al.* (2020) descreveram a primeira larva de Apioninae para o Brasil, coletada em vagens de sementes de *Copaifera* L. (Fabaceae).

Está dividida em 6 subfamílias, das quais, duas (com *) registradas para Brasil: Apioninae* (Fig. 31.599), Brentinae* (Figs 31.598, 600–601), Eurhynchinae, Ithycerinae, Microcerinae e Nanophyinae. Referências: Kissinger (1968), Scivittaro (1975), Thompson (1992), Kuschel (1995a), Sforzi & Bartolozzi (2004), Marvaldi & Lanteri (2005), Mantilleri & Sforzi (2006), De Sousa & Ribeiro-Costa (2018), Legalov (2018a) e Lima *et al.* (2020).

Subfamílias registradas para o Brasil.

Apioninae. Corpo em forma de pera, trocanter longo e cilíndrico com fêmur preso ao ápice. Coloração uniforme, variegada ou com padrões contrastantes, bandas ou manchas mais escuras nos élitros; fronte geralmente sulcada, às vezes escavada; rostro variável em forma e comprimento; inserções antenais de pré a pós-mediana; quando sub-basal, margem posterior do escrobo

Figura 31.597. Belidae, Belinae, *Homalocerus lyciformis* (Germar), vd.

geralmente expandido e semelhante a dente; escrobo antenal geralmente moderadamente profundo com borda ventral afilada; antena com 11 antenômeros, curta e reta, (em alguns aparentando geniculada devido ao longo comprimento do escapo), capitada; clava distinta com 3 antenômeros; nos gêneros basais, pseudotetrâmeros; pronoto em vista dorsal trapezoidal ou sub-retangular, raramente subcircular; escutelo exposto (exceto nas forma ápteras); élitros em forma de pera ou oval, geralmente fortemente convexo e estriado; tíbia com ápice truncado e com franja de cerdas curtas e espessas, sem esporões; garras denteadas na base ou raramente simples. Especialmente fitófagos, com larvas e adultos alimentando-se de tecidos de plantas vivas, geralmente oligófagos. Os adultos são encontrados sobre a planta hospedeira. Larvas de Apioninae minam pericarpo de frutos ou vagens de leguminosas.

Brentinae. Corpo alongado, paralelo lateralmente, geralmente com rostro reto, com dimorfismo sexual. Rostro alargado apicalmente e na base; olhos inteiros, às vezes sexualmente dimórficos; sutura frontoclipeal ausente; labro escondido ou aparentemente ausente; inserções antenais visíveis de cima ou não; antena não geniculada, filiforme ou capitada, com 11 antenômeros. A maioria das espécies tropicais e subtropicais é xilófaga, enquanto que a mirmecofilia ocorre predominantemente nas espécies de áreas xéricas. Habitam predominantemente florestas secundárias e degradadas. Os adultos são encontrados principalmente sob casca de árvores mortas ou parcialmente decompostas, mas às vezes também sobre flores e folhas. A maioria das espécies é noturna e geralmente atraída pela luz artificial, enquanto outras são encontradas de dia andando sobre troncos caídos, procurando túneis de Platypodinae e Scolytinae, nos quais põem ovos.

Curculionidae (inclui Calendridae, Cossonidae, Rhynchophoridae, Platypodidae, Scolytidae etc.) (Figs 31.602–630). Os principais nomes populares são: aramandaia, besouro-(ou besourinho-)-da-orquídea, besouro-negro, besouro-ambrosia, besouro-australiano, besouro-da-tromba-de-elefante, bicho-do-arroz, bicho-carpinteiro, bicho-da-goiaba, bicho-da-jabuticaba, bicudo-do-algodão, bicudo-do-coqueiro, bicudo-da-soja, broca (ou caruncho- ou gorgulho-)-do-abacateiro, broca-do-abacaxi, broca-do-algodoeiro, broca-do-bambu, broca-da-bananeira, broca-do-café, broca-do-coqueiro, broca-do-fumo, broca-da-laranjeira, broca-da-mangueira, broca-da-mandioca, broca-do-milho (e outras brocas), caracho, elefantinho, furão-das-maçãs-do-algodoeiro, manhoso, maromba, rapa-cuia, rola, tamanduá-soja.

A forma do corpo dos membros da família é muito variável, mas são reconhecidos por rostro alongado, com peças bucais situadas no ápice, antena geniculada e clava antenal compacta. Alguns Entiminae, Cossoninae e Scolytinae têm o rostro reduzido. Comprimento: 0,5–90 mm. Besouros geralmente compactos, bem esclerosados; geralmente de moderada a fortemente convexos e cobertos por cerdas ou escamas; alguns com brilho metálico ou formando padrões contrastantes, outros subglabros ou apenas com cerdas eretas ou suberetas. Coloração de modo geral tipicamente negra ou castanho-escura, alguns com cores vivas. Cabeça com rostro longo e estreito, em vista lateral mais ou menos curvado e estreitado da base para o ápice; a maioria sexualmente dimórfico, mais longo nas fêmeas; escrobo terminando antes da margem anterior dos olhos; antena geralmente inserida perto do meio do rostro, mas geralmente mais basal na fêmea que no macho; funículo com 5–7 antenômeros, geralmente com os dois primeiros mais longos que os demais; mandíbulas às vezes movendo-se verticalmente (alguns Curculionini); escutelo distinto ou não; fêmur fraca a distintamente clavado, geralmente com dente; tíbia com ápice oblíquo, geralmente sem esporões; protíbia às vezes sexualmente dimórfica; tarso (Fig. 31.9G) com tarsômero III geralmente bilobado e mais largo que II, oníquio (*onychium*) (tarsômero 5) geralmente longo, às vezes curto, reduzido ou totalmente perdido; garra simples a apendiculada, denteada ou bífida, divergente a divaricada.

Larva alongada, leve a fortemente curvada; tegumento geralmente branco, de ruguloso a liso; tuberculado a espinoso, asperites geralmente distribuídas por todo o corpo; cabeça livre, amarelada, marrom ou negra; sutura epicranial presente; clípeo e labro distintos; segmentos abdominais I–VII, cada um com 3 dobras dorsais.

A maioria dos adultos é estritamente fitófaga e as larvas geralmente têm uma estreita variedade de plantas hospedeiras. A maioria está associada a angiospermas, mas algumas podem estar associadas a gimnospermas, principalmente várias coníferas.

Os hábitos alimentares de adultos e larvas variam muito, mas podem ser separados em dois grupos: um grupo em que adultos e larvas são polífagos (Entiminae) e outro no qual adultos e larvas têm plantas hospedeiras mais restritas (outras subfamílias). Entre as espécies polífagas, as larvas alimentam-se externamente de raízes, no solo, enquanto os adultos geralmente se alimentam de folhagens. Espécies com hospedeiros mais restritos geralmente se alimentam pouco como adultos; geralmente visitam flores, alimentam-se de folhagem ou estruturas reprodutivas e suas larvas alimentam-se internamente no caule, raízes, folhas ou estruturas reprodutivas de algumas plantas de um mesmo gênero ou mesma família. A maioria das fêmeas põe ovos no tecido da planta em fendas ou orifícios feitos com o rostro, embora alguns possam pôr os ovos no solo adjacente ao tronco do hospedeiro, enquanto outros põem grupos de ovos sobre as folhas. Geralmente empupam dentro da planta hospedeira ou no solo.

Curculionidae é, provavelmente, a família de Coleoptera com maior importância econômica. Grande número de espécies causa danos a plantas cultivadas pelo homem. Algumas espécies estão relacionadas com a transmissão de viroses. Muitas espécies são benéficas, sendo utilizadas no controle de ervas daninhas ou como polinizadores.

Está dividida em 12 subfamílias, todas registradas para o Brasil: Brachycerinae, Conoderinae, Cossoninae, Curculioninae, Cyclominae, Dryophthorinae, Entiminae, Lixinae, Mesoptiliinae, Molytinae, Platypodinae e Scolytinae. Gonipterinae e Hyperinae foram consideradas por Oberprieler *et al.* (2014a, b) como tribos e não incluídas em qualquer subfamília. Referências: O'Brien & Wibmer (1981), Wibmer & O´Brien (1986), Kuschel (1995a), Vanin (1999), Alonso-Zarazaga & Lyal (1999), Marvaldi (2003), Marvaldi & Lanteri (2005) e Oberprieler (2014b).

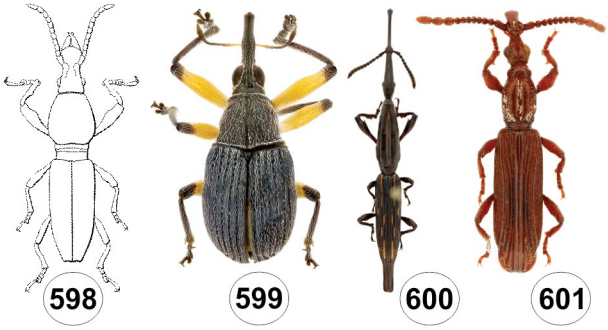
Devido à grande variação e complexidade, apresenta-se um breve resumo de cada subfamília.

Brachycerinae (inclui Erirhininae) (Fig. 31.607). Frequentemente ocorre em regiões áridas a xéricas, embora muitos estão associados a grama que cresce em volta de corpos de água permanentes ou sazonais. Estão associados predominantemente a angiospermas monocotiledôneas. Adultos geralmente noturnos; durante o dia escondem-se entre plantas, embaixo de escombros ou pedras ou sob água. A maioria pode voar, mas a apteria ocorre em vários gêneros não relacionados. As larvas geralmente são endofíticas, escavando folhas, caules, raízes ou bulbos jovens, mas poucas vivem ectofiticamente sobre raízes na água. Várias espécies de Tanysphyrini (não ocorre no Brasil) são empregadas como agente de controle biológico contra várias espécies aquáticas de monocotiledôneas que se tornaram umas das principais ervas daninhas do mundo. Algumas formas desta tribo e também de Erirhinini são consideradas pragas de cultura de arroz em várias partes do mundo. *Lissorhoptrus oryzophylus* Kuschel reproduz-se partenogeneticamente.

Conoderinae (inclui Baridinae e Zygopinae) (Figs 31.602, 604, 608–611). Representada em todas as regiões biogeográficas, exceto ecossistemas polares. Maioria das espécies com adultos diurnos e larvas endofíticas associadas a espermatófitas. São oligófagos ou mesmo monófagos, mas pouco é conhecido sobre a especificidade do hospedeiro das espécies associadas à madeira. Referências: Davis (2009, 2010) e (Baridinae *sensu* Alonso-Zarazaga & Lyal 2009).

Cossoninae. Espécies encontradas em todos os continentes, exceto Antártica. A alimentação e o desenvolvimento larval ocorrem tanto em matéria vegetal viva ou morta, de plantas herbáceas a arborizadas, de madeira fresca a apodrecida, de tecidos extremamente secos a muito úmidos, às vezes também usando folhas, sementes, frutos, folhas de palmeiras, ou folhas de samambaia como hábitats para reprodução. Geralmente copulam no exterior da planta hospedeira, e a fêmea põe os ovos nas frestas ou buracos da epiderme da planta.

Curculioninae (Figs 31.612–614). Adultos geralmente encontrados sobre flores, frutos, ramos e folhas de várias plantas herbáceas e árvores, em quase todos os tipos de hábitats, desde planícies baixas a altas montanhas, e de desertos a florestas tropical pluvial. As larvas são predominantemente endofíticas das partes reprodutivas das plantas, como flores, sementes e frutos, mas algumas induzem a formação de galhas ou minam folhas. A biologia da subfamília varia consideravelmente entre as tribos e, às vezes, entre os gêneros. Referências: Vanin (1986), Pelsue & O'Brien (2011) e Cardona-Duque & Franz (2012).

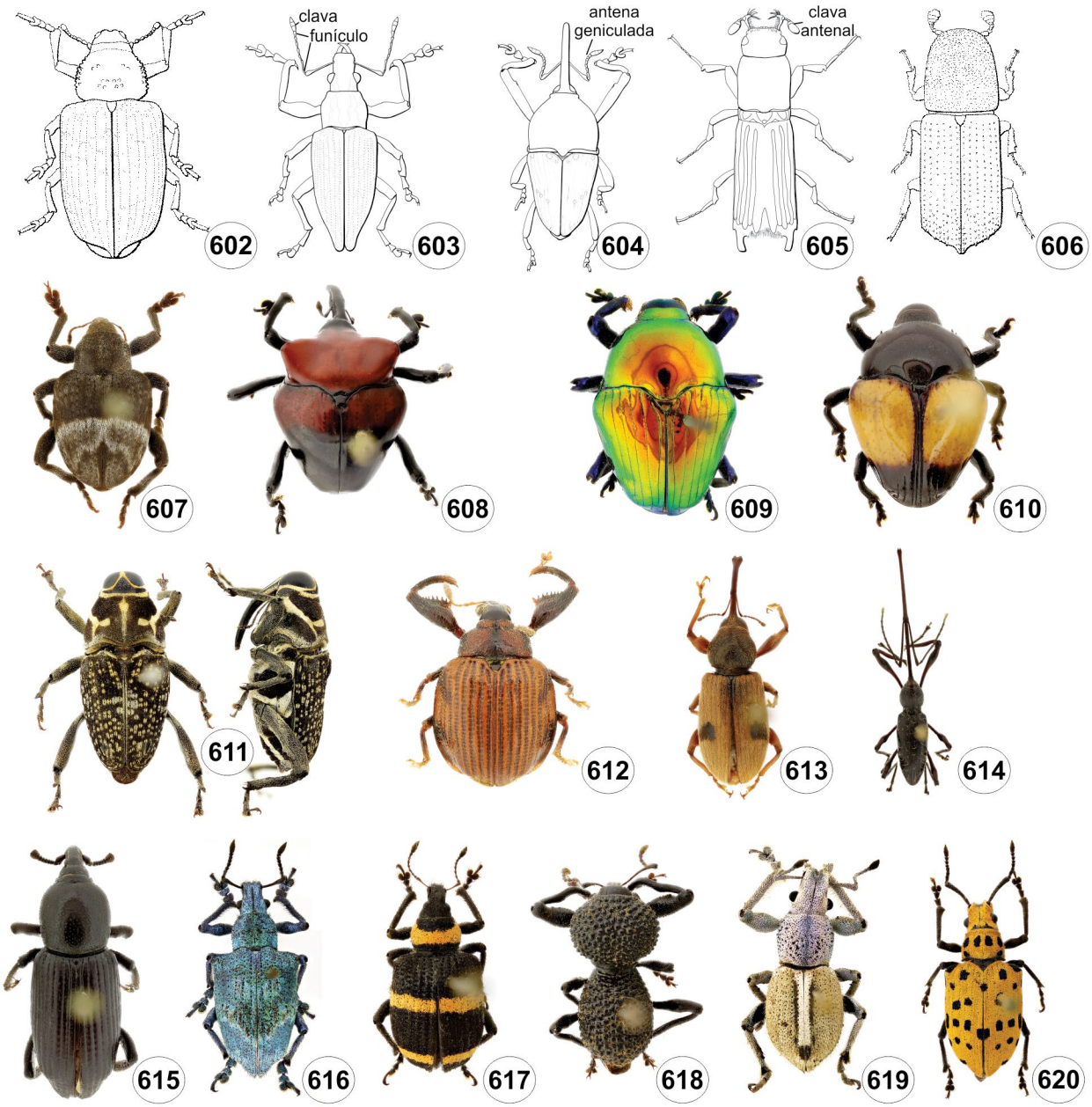


Figuras 31.598-601. Brentidae, vd. **598**, Brentinae, *Estenorrhinus angulicollis* (Gyllenhal); **599,** Apioninae, *Apionion* sp.; **600-601**, Brentinae; **600,** *Brentus armiger* Herbst; **601,** *Stereodermus similis* Mantilleri & Sforzi.

Cyclominae (inclui Eugnominae, Listroderinae, Rhythirininae). Ocorre principalmente no hemisfério sul. Algumas poucas espécies, principalmente de Listroderini, foram introduzidas por humanos em regiões fora do seu alcance natural, onde geralmente se tornaram pragas agrícolas. A maioria ocorre em regiões abertas, esparsamente vegetadas. Muitas espécies são terrícolas e não voam, os adultos emergindo apenas ao entardecer ou à noite para alimentar-se. Geralmente apresentam rostro curto ou muito curto e alimentam-se de folhas ou caules. Os ovos geralmente são postos no solo, próximo ao caule da planta hospedeira da larva, geralmente com um ovipositor altamente modificado. As larvas geralmente se alimentam ectofiticamente ou semiendofiticamente nas raízes subterrâneas, bulbos, cormos e hastes, mas alguns se desenvolvem endofiticamente em raízes, troncos e ramos de árvores. Poucas se alimentam nas partes aéreas da planta, escalando seu hospedeiro à noite. Algumas espécies se reproduzem partenogeneticamente em áreas em que foi introduzida.

Dryophthorinae (Fig. 31.615). Ocorre em todas as maiores regiões do mundo, mas é muito mais abundante e diversa nos climas tropical e subtropical. Várias espécies da subfamília são sérias pragas da agricultura de banana, cana de açúcar e palmas (coco), e horticultura de bromélias. Maioria das espécies associada a angiospermas monocotiledôneas. Maioria das larvas se desenvolve em plantas vivas e geralmente se alimenta em haste e raízes. Litosomina inclui algumas espécies que se alimentam de sementes, entre as quais estão várias espécies de *Sitophilus* Schönherr, conhecidas por atacar grãos de cereais estocados. Fêmeas desta subfamília usam o rostro para preparar os pontos de oviposição dentro dos tecidos da planta, sendo os ovos postos individualmente em cada orifício.

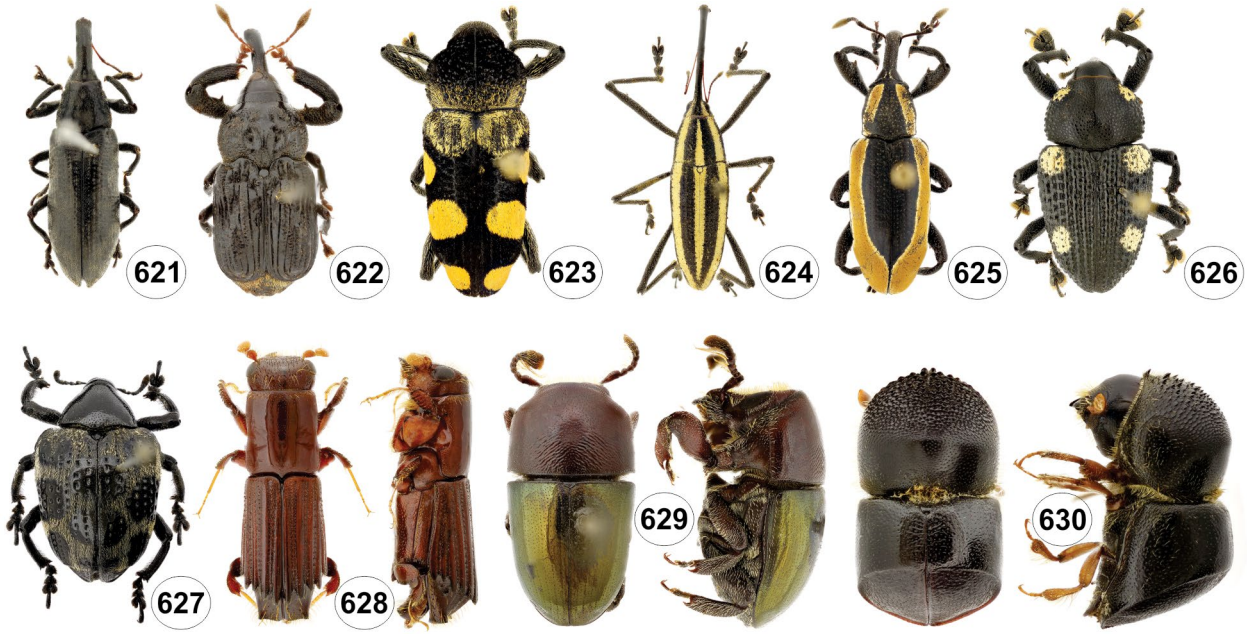
Entiminae (Figs 31.616–20). Distribuição mundial, ocorre em todas as regiões biogeográficas. A larva da maioria das espécies vive livremente no solo, alimentando-se externamente da raiz das plantas hospedeiras. Empupam no solo, em uma célula de barro forrada com secreção larval. Os adultos alimentam-se nas partes aéreas verdes das plantas, especialmente folhas e flores frescas, cortando suas arestas em "entalhe" com um padrão característico. O ciclo geralmente dura cerca de um ano, mas em alguns casos, completa em 2 ou 3 anos. As fêmeas não usam o rostro para preparar o lugar de oviposição. Os ovos são depositados aleatoriamente sobre plantas, serapilheira ou solo (ovos



Figuras 31.602-620. Curculionidae, vd. **602**, *Cratosomus flavofasciatus* Guérin (Conoderinae); **603**, *Naupactus* sp. (Entiminae); **604**, *Linomadarus* sp. (Conoderinae); **605**, *Tesserocerus insignis* (Saunders) (Platypodinae); **606**, *Pityophthorus* sp. (Scolytinae); **607,** Brachycerinae, *Haplopodus westermanni* (Boheman); **608-611**, Conoderinae; **608,** *Diorymerus auritus* Boheman; **609,** *Eurhinus splendidus* Blanchard; **610,** *Orissus flavipennis* (Blanchard); **611,** *Zygops sanctus* (Fabricius), vd, vl; **612-614**, Curculioninae; **612,** *Camarotus attelaboides* Karsch; **613,** *Celetes binotatus* Gyllenhaal; **614,** *Hammatostylus longirostris* (Pascoe); **615,** Dryophthorinae, *Mesocordylus memnonius* Cisiki; **616-620**, Entiminae; **616,** *Briarius augustus* (Illiger); **617,** *Entyus auricinctus* (Germar); **618,** *Hyphantus titan* Vaurie; **619,** *Pantomorus glaucus* (Perty); **620,** *Platyomus besckei* (Germar).

escurecem durante o desenvolvimento), ou ovos depositados em grupos e cobertos com substância viscosa adesiva, secretada durante a oviposição, escondidos entre a superfície adjacente (ovos permanecem pálidos). A maioria das larvas desta subfamília habita o solo e é polífaga, alimentando-se de uma variedade de plantas nos estágios larval e adulto. Algumas espécies, pragas cosmopolitas, são extremamente polífagas, com centenas de plantas hospedeiras registradas, a maioria cultivada. Geralmente os adultos não causam danos sérios às plantas, mas as larvas são prejudiciais às raízes. Algumas espécies se reproduzem por partenogênese telítoca: ovos não fertilizados produzem apenas fêmeas. Referências: Vanin (1983), Morrone (1999/2000), Vanin & Gaiger (2005), Lanteri & del Río (2005, 2006, 2017a, b), Girón (2020) e del Río & Lanteri (2013).

Lixinae (Fig. 31.621). Cosmopolita, com maior número de táxons presente nas regiões Paleártica e Afrotropical. Larvas geralmente brocam caule ou raíz, mas também podem se alimentar de sementes ou formar galhas. Os adultos alimentam-se das mesmas espécies que as larvas, ou são polífagos, e alguns podem ser pragas de cultivos.



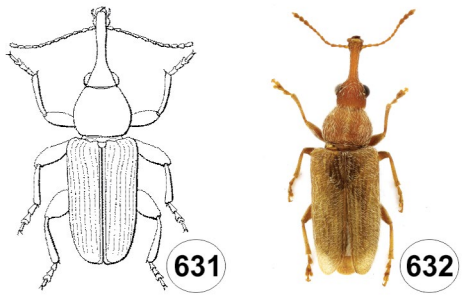
Figuras 31.621-630. Curculionidae, vd. **621,** Lixinae, *Lixus* sp.; **622,** Mesoptiliinae, *Laemosaccus canaliculatus* Hustache; **623-627**, Molytinae; **623,** *Ameris dufresnii* (Kirby); **624,** *Desmosomus longipes* (Perty); **625,** *Heilipus discoidalis* (Fabricius); **626,** *Homalinotus hystrix* (Olivier); **627,** *Tylomus guttatus* Germar; **628,** Platypodinae, *Megaplatypus subsulcatus* (Chapuis), vd, vl; **629-630**, Scolytinae; **629,** *Camptocerus noel* Smith & Cognato, vd, vl; **630,** *Xyleborus retusus* Eichhoff, vd, vl.

Mesoptiliinae (Fig. 31.622) Distribuição mundial, encontrados particularmente nas regiões Neotropical e Australiana. Adultos alimentam-se de folhas, geralmente das árvores em que a larva se desenvolve, produzindo o dano típico de 'buraco da bala'. Aparentemente, todas as larvas se alimentam de madeira viva ou morta de galhos e ramos, dentro ou sob a casca; se viva, a madeira está geralmente estressada ou morta. Às vezes, causam prejuízos econômicos.

Molytinae (inclui Cryptorynchinae) (Figs 31.623–627). Encontrada em todas as regiões zoogeográficas, com maior diversidade nas regiões tropicais. Adultos e larvas podem se alimentar em diferentes plantas e de diferentes modos. A associação dos adultos às plantas pode ser devido à alimentação, mas também porque macho e fêmea tendem a estar associados no momento da oviposição, portanto agrupamento de adultos sobre as plantas pode indicar apenas o hospedeiro da dieta larval em vez de preferência do adulto. Adultos geralmente se alimentam de folhas vivas. Acredita-se que as larvas são endofíticas e que muitas se alimentam inicialmente dos tecidos vivos, que se degrada e apodrece com o progresso da alimentação. Referências: Vanin & Reichardt (1976) , Lanteri & Marvaldi (2005) e Kuschel (1955).

Platypodinae (Figs 31.605, 628). Encontrados em regiões tropical ou subtropical. Praticamente todas as espécies cultivam fungos para alimentação em túneis escavados profundamente no alburno ou cerne de uma árvore morta. Apenas duas linhagens mais basais alimentam-se no câmbio de madeira morta. Todas as demais espécies são inteiramente dependentes do fungo que cresce nos túneis, e o desenvolvimento larval é possivelmente dependente dos componentes esteroides da sua dieta fungal. A transmissão do esporo ou hifa fungal entre plantas é facilitada por estruturas altamente especializadas no tegumento do besouro, formando micângia, que é comumente encontrada apenas nas fêmeas. São tipicamente monogâmicos, e o macho permanece com a fêmea durante todos os estágios do desenvolvimento larval. A entrada do túnel em um novo sistema de galeria é sempre feita pelo macho, que admite apenas uma fêmea no novo túnel. A cópula ocorre na ou próximo à entrada do túnel; a fêmea então escava um sistema de túneis mais longo e põem ovos em grupos, no fundo do túnel. O macho ajuda a fêmea a remover as fezes do túnel. Referência: Schedl (1972).

Scolytinae (Figs 31.606, 629–630). Encontrados em todos os continentes florestados, com uma grande proporção nos trópicos. A alimentação e desenvolvimento larval ocorre em muitos tipos de substratos arborizados, mas principalmente em troncos e ramos de árvores a arbustos mortos. As preferências pela planta-hospedeira ou tecido-hospedeiro pode ser restrita ou extremamente ampla. A maioria possui associação facultativa ou obrigatória a fungos que proporcionam, exclusiva ou parcialmente, nutrientes de outra forma não disponíveis para esses besouros. Os adultos fazem túneis na planta hospedeira com todo o corpo, e escava nichos de cópula e túneis para ovos, dentro do tecido do hospedeiro. Os túneis proporcionam abrigo contra predadores e parasitoides e também valioso recurso para colonização secundária do inseto. O ciclo completo dentro do tecido hospedeiro está associado à evolução de diferentes sistemas de cópula e comportamento subsocial. A monogamia é o mais comum, e geralmente a fêmea inicia a construção do túnel. O macho permanece com a fêmea durante a postura dos ovos e desenvolvimento larval, ou deixa o túnel em algum desses estágios. Quando permanece com a fêmea, ajuda na remoção das fezes do sistema de túneis e o bloqueio da entrada. Também pode ocorrer "*harem polygyny*" que consiste em pareamento regular de um macho e duas fêmeas; nesse caso o túnel dos ovos é construído longe do nicho de cópula. Referências: Wood & Bright (1987, 1992a, b), Bright & Skidmore (1997, 2002),



Figuras 31.631-632. Nemonychidae, vd. **631**, *Rhynchitoplesius eximius* (Voss); **632,** *Rhynchitoplesius eximius* (Voss).

Wood (2007), Smith & Cognato (2010, 2016), Smith (2017) e Atkison *et al.* (2018).

Nemonychidae (= Rhinomaceridae) (Figs 31.631–632). É caracterizada principalmente pelas antenas retas e rostro alongado ou ausente, combinado com labro distinto. Comprimento: 3,5–5,5 mm. Corpo moderadamente alongado, ligeiramente achatado, coberto com cerdas decumbentes e com cerdas eretas esparsas; coloração de castanha a negra; escapo curto, ligeiramente mais longo que o primeiro artículo do funículo, funículo com 7 artículos, subiguais em comprimento, clava com 3 artículos; tarsos pseudotetrâmeros.

Larva esbranquiçada, cilíndrica com pernas reduzidas ou ausentes; cabeça hipognata, suturas frontais completas, labro livre, antena com um antenômero; abdômen com segmentos I–VIII com duas dobras dorsais.

Estão associados a coníferas da família Araucariaceae. No Brasil, ocorre *Brarus mystes* Kuschel & May e *Rhynchitoplesius eximius* Voss (Rhinorhynchinae) além de duas espécies fósseis de *Cratomacer* Zherikhin. Larvas de *R. eximius* e *B. mystes* são encontradas em estróbilos masculinos de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae) (pinheiro-do-paraná) onde se alimentam de pólen. Quando o cone masculino libera o pólen, as larvas deixam o cone e permanecem no solo, onde empupam.

Está dividida em três subfamílias, Cimberidinae, Nemonychinae e Rhinorhynchinae, apenas a última com registros para o Brasil. Referências: Kuschel (1995a, 2003), Kuschel & May (1997), Marvaldi & Lanteri (2005) e Legalov (2018a).

Agradecimentos. Aos muitos colegas que fizeram comentários, sugestões e correções no texto e na identificação das figuras e providenciaram bibliografia. Ao Carlos Campaner, Thiago Polizei, Bruno Zilberman e Juan Pablo Botero (MZUSP) pela ajuda na escolha e separação do material para ser fotografado. Ao Fernando Vaz de Mello (UFMT) pelos comentários, sugestões e correções na sessão de Scarabaeoidea. Ao Thiago Polizei (MZUSP) pela figura de Protelmidae, Vinícius Costa-Silva (UFMT) pela foto de Orsodacnidae, Adam Ślipiński (CSIRO, Austrália) pela foto de Rentoniidae, Maria Eduarda Maldaner (UFMT) pela foto de Glaresidae e Elisa von Groll, Fabiano Albertoni, Renato Azevedo e Guilherme Ide pelas fotos de hábito dos besouros na página inicial. SAC: À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo auxílio concedido (proc. 03/05306-9) para a primeira edição; GB: à Fundação de Apoio à Universidade de São Paulo (FUSP 3587- ITV/MZ).

Referências bibliográficas

Abdullah, M. 1963. A key to the genera of Eurygeniini, with redescription of the genus *Bactrocerus* and description of a new genus (Coleoptera, Anthicidae, Pedilinae). **Annals and Magazine of Natural History** (1962) 13: 595–600.

Almeida, L.M. & P.B. Santos 2014. Synopsis of Oryssomini Gordon (Coleoptera: Coccinellidae) from the Neotropical region with new species of *Oryssomus* Mulsant, *Pseudoryssomus* Gordon and *Gordonoryssomus* Almeida & Lima. **Zootaxa** 3846 (1): 042–068.

Alonso-Zarazaga, M.A. & C.H.C. Lyal 1999. **A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excepting Scolytidae and Platypodidae)**. Barcelona, Entomopraxis, 315 pp.

Alvarenga, M. 1994. Catálogo dos Erotylidae (Coleoptera) Neotropicais. **Revista Brasileira de Zoologia** 11(1): 1–175.

Anton, E.; M.I. Yavorskaya & R.G. Beutel 2016. The head morphology of Clambidae and its implications for the phylogeny of Scirtoidea (Coleoptera: Polyphaga). **Journal of Morphology** 277: 615–633.

Antunes-Carvalho, C.; V.E. Sandoval-Gómez & C. Lopes-Andrade 2012. *Grossicis*, a new genus of Neotropical minute tree-fungus beetles (Coleoptera: Ciidae), with a detailed discussion on its systematic position in the family. **Comptus Rendus Biologies** 335: 107–119.

Aquino Santos, M.F.; J.R.M. Mermudes & V.M. Medina da Fonseca 2007. Descrição de um novo gênero e espécie de Belinae (Belidae, Curculionoidea, Coleoptera) da Formação Santana (membro do Crato, Cretáceo inferior) da base do Araripe, nordeste do Brasil. pp.449–455, *In*: de Souza Carvalho *et al.* (eds). **Paleontologia: Cenários de vida**. vol. 1. Rio de Janeiro, Editora Interciencia Ltda., 834 pp.

Araujo, L.S. & C. Lopes-Andrade 2016. A new species of *Falsocis* (Coleoptera: Ciidae) from the Atlantic Forest biome with new geographic records and an updated identification key for the species of the genus. **Zoologia** 33(1): e20150173 | doi: 10.1590/S1984-4689zool-20150173.

Arnett, R.H. 1951. A preliminary key to the Neotropical genera of Oedemeridae. **Coleopterists Bulletin** 5: 57–59.

Arriaga-Varela, E.; W. Tomaszewska; L. Huo & M. Seidel 2018. On Neotropical Merophysiinae with descriptions of a new genus and new species (Coleoptera, Endomychidae). **ZooKeys** 736: 1–41 (2018).

Arrow, G.J. 1942. The beetle family Rhysodidae with some new species and a key to those presently known. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London** 11(B): 171–183.

Asenjo, A.; I. Ulrich; J. Kewski; L.H. Herman & D.S. Chandler 2013. A complete checklist with new records and geographical distribution of the rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of Brazil. **Insecta Mundi** 277: 1–419.

Asenjo, A.; U. Irmler; J. K. Szewski; D.S. Chandler; H.E. Fierro-Lópes & J.S. Vieira 2019. Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) in Latin America: synopsis, annotated catalog, diversity and distribution. **Zootaxa** 4621(1): 1–406.

Ashe, J.S. 1984. Generic revision of the subtribe Gyrophaenina (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) with a review of the described subgenera and major features of evolution. **Quaestiones entomologicae** 20: 129–349.

Atkins, M.D. 1963. The Cupedidae of the World. **Canadian Entomologist** 95: 140–162.

Atkins, M.D. 1979. A catalog of the Coleoptera of America north of Mexico. Family Cupedidae. **U. S. Department of Agriculture Agriculture** supl 529-1: i-x, 1–5.

Atkison, T.H.; A.V. Petrov & C. Flechtmann 2018. New records and combinations in Neotropical *Premnobius* Eichhoff (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae: Ipini) with an illustrated key to New World species. **Insecta Mundi** 658: 1–11.

Audisio P. 1993. Coleoptera, Nitidulidae-Kateretidae. **Fauna d´Italia** 32: 1–971.

Baca, S.M.; G.T. Gustafson; M. Toledo & K.B. Miller 2014. Revision of the Neotropical burrowing water beetle genus *Liocanthydus* Guignot (Coleoptera: Noteridae: Noterinae: Noterini) with the description of two new species. **Zootaxa** 3793(2): 231–246.

Baehr, M. 1979. Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera. Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Adephaga (Coleoptera, Insecta). **Zoologica** 44(130): 1–76.

Ball, G.E. & D. Shephey 2005. Taxonomic review of the Tribe Melaenini (Coleoptera: Carabidae), with observations on morphological, ecological and chorological evolution. **Zootaxa** 1099: 1–120.

Ball, G.E. & D. Shephey 2013. Western Hemisphere Zuphiini: descriptions of *Coarazuphium whiteheadi*, new species, and *Zuphioides*, new genus, and classification of the genera (Coleoptera, Carabidae). **ZooKeys** 315: 17–54.

Barbosa, F.F.; A.S. Fernandes & L.G. Oliveira 2013. Taxonomic key for the genera of Elmidae (Coleoptera, Byrrhoidea) occurring in Goiás State, Brazil, including new records and distributional notes. **Revista Brasileira de Entomologia** 57(2): 149–156.

Barbosa, F.F. 2016. Revision and phylogeny of the genus *Balgus* Fleutiaux, 1920 (Coleoptera, Elateridae, Thylacosterninae). **Zootaxa** 4083(4): 451–482.

Basílio, D.S.; M.A. Cherman; F.Z. Vaz-De-Mello & L.M. Almeida 2023. Phylogenetic relationships in Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea), **Zoological Journal of the Linnean Society**, 2023: zlac095

Barclay, M.V.L. 2015. *Ivierhipidius*, an enigmatic new Neotropical genus of Ripiphoridae (Coleoptera: Tenebrionoidea) with four new species. **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae** 55(2): 691–701.

Beaulieu, J.M.; B.C. O'Meara; P. Crane & M.J. Donoghue 2015. Heterogeneous rates of molecular evolution and diversification could explain the Triassic age estimate for angiosperms. **Systematic Biology** 64: 869–878.

Beckemeyer, R.J. & M.S. Engel 2018. A second specimen of *Permocoleus* (Coleoptera) from the lower Permian Wellington formation of noble County, Oklahoma. **Journal of the Kansas Entomological Society** 81: 4–7.

Bell, C.D.; D.E. Soltis & P.S. Soltis 2010. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. **Journal of Botany** 97: 1296–1303.

Bellamy, C.L. 2003. An illustrated summary of the higher classification of the superfamily Buprestoidea. **Folia Heyrovskiana** Supplement 10: 1–197.

Bellamy, C.L. 2008. **A World Catalogue and Bibliography of the Jewel Beetles (Coleoptera: Buprestoidea)**. Pensoft Publishers, Sofia, Moscow, vols. 1-4, pp. 1–2684.

Bellamy, C.L. 2009. **A World Catalogue and Bibliography of the Jewel Beetles (Coleoptera: Buprestoidea)**. Appendices, Bibliography, Indices. Pensoft Publishers, Sofia, Moscow, vol. 5, pp. 2685–3264.

Bellamy, C.L. 2013. **The world of Jewel beetles, Insecta: Coleoptera: Buprestidae**. Version: 25 August 2014. <http://cerambycids.com/buprestidae/index.html>.

Benetti, C.J.; J.A. Regil-Cueto & G.L. Fiorentin 2003. Gêneros de Hydradephaga (Coleoptera: Dystiscidae, Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae) citados para o Brasil, com chaves de identificação. **Biota Neotropica** 3(1): 1–20.

Benetti, C.J.; M. Toledo; D. Colpani & B.A.C. Guimarães 2018a. Chapter 15.2 - Families Gyrinidae, Haliplidae and Noteridae, pp. 527–537. *In:* N. Hamada; J.H. Thorp & D.C. Rogers (eds). **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (4th ed.). Vol. 3: Keys to Neotropical Hexapoda**. San Diego, Academic Press, 836 pp.

Benetti, C.J.; M.C Michat; N. Ferreira-Jr.; R.B. Braga; Y.S. Megna & M. Toledo 2018b. Chapter 15.3 - Family Dytiscidae, pp. 539–560. *In:* N. Hamada; J.H. Thorp & D.C. Rogers (eds). **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (4th ed.). Vol. 3: Keys to Neotropical Hexapoda**. San Diego, Academic Press, 836 pp.

Besuchet, C. & A.S. Ślipiński 1987. A review of *Glyptolopus* Erichson (Coleoptera, Cerylonidae) with descriptions of new species. **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft** 60(1–2): 73–81.

Beutel, R.G. 1990. Phylogenetic analysis of the family Gyrinidae (Coleoptera) based on meso- and metathoracic characters. **Quaestiones entomologicae** 26(2): 163–191.

Beutel, R.G. 1995. Phylogenetic analysis of Elateriformia (Coleoptera: Polyphaga) based on larval characters. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** 33: 145–171.

Beutel, R.G. 1996. Study of the larva of *Nosodendron fasciculare* (Olivier, 1790) (Coleoptera: Nosodendridae) with implications for the phylogeny of Bostrichiformia. **Journal of Zoological Systematics and Evolution Research** 34: 121–134.

Beutel, R.G. 1997. Über Phylogenese und Evolution der Coleoptera (Insecta), insbesondere der Adephaga. **Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg** (NF) 31: 1–164.

Beutel, R.G. 1999. Phylogenetic analysis of Myxophaga (Coleoptera) with a redescription of *Lepicerus horni* (Lepiceridae). **Zoologischer Anzeiger** 237: 291–308.

Beutel, R.G. 2005. Systematic position, basal branching pattern and early evolution, pp. 1–9. *In*: R.G. Beutel & R.A.B. Leschen (eds). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles Vol. 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)**. 1ª ed. Walter de Gruyter, Berlin, XI + 567 pp.

Beutel, R.G. & F. Frank 2008. The phylogeny of Archostemata (Coleoptera) and new approaches in insect morphology. **Entomologia Generalis** 31 (2): 141–154.

Beutel, R.G.; S. Ge & T. Hornschemeyer 2008. On the head morphology of *Tetraphalerus*, the phylogeny of Archostemata and the basal branching events in Coleoptera. **Cladistics** 24(3): 270–298.

Beutel, R.G. & F. Haas 2000. Phylogenetic relationships of suborders of Coleoptera (Insecta). **Cladistics** 16: 103-141.

Beutel, R.G. & T. Hörnschemeyer 2002. Larval morphology and phylogenetic position of *Micromalthus debilis* LeConte (Coleoptera: Micromalthidae). **Systematic Entomology** 27: 169–190.

Beutel, R.G. & J.F. Lawrence 2005. Coleoptera, morphology, pp. 23–27. *In*: R.G. Beutel & R.A.B. Leschen (eds). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles Vol. 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)**. 1ª ed. Walter de Gruyter, Berlin, XI + 567 pp.

Beutel, R.G. & R.A.B. Leschen 2005. **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles Vol. 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)**. 1ª ed. Walter de Gruyter, Berlin, XI + 567 pp.

Beutel, R.G. & R.A.B. Leschen 2016. **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Vol. 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)**. 2ª ed. Walter de Gruyter, Berlin, XI + 684 pp.

Beutel, R.G.; D.R. Maddison & F. Haas 1999. Phylogenetic analysis of Myxophaga (Coleoptera) using larval characters. **Systematic Entomology** 24 (2): 171–192.

Beutel, R.G.; H. Pohl; E.V. Yan; *et al.* 2018. The phylogeny of Coleopterida (Hexapoda) – morphological characters and molecular phylogenies. **Systematic Entomology** 43(1): 1–28.

Beutel, R.G.; I. Ribera; M. Fikáček; A. Vasilikopoulos; B. Misof & M. Balke 2019. The morphological evolution of the Adephaga (Coleoptera). **Systematic Entomology** 45(2): 378–395.

Beutel, R.G. & R.E. Roughley 1993. Phylogenetic analysis of Gyrinidae based on characters of the larval head (Coleoptera: Adephaga). **Entomologica scandinavica** 24(4): 459–468.

Beza-Beza, C. F.; L. Jiménez-Ferbans & D.D. McKenna 2020. Phylogeny and Systematics of Wood-Degrading Neotropical Bess Beetles (Coleoptera: Passalidae: Passalinae). **Arthropod Systematics & Phylogeny** 78(2): 287–308.

Bi, W-X.; J-W. He; C-C. Chen; R. Kundrata & X-Y. Li 2019. Sinopyrophorinae, a new subfamily of Elateridae (Coleoptera, Elateroidea) with the first record of a luminous click beetle in Asia and evidence for multiple origins of bioluminescence in Elateridae. **ZooKeys** 864: 79–97.

Biffi, G. 2015. Three new species and distributional records for *Paramaronius* Wittmer (Coleoptera, Cantharidae, Chauliognathinae). **ZooKeys** 516: 49–69.

Biffi, G. 2016. On the identity of *Chauliognathus flavipes* (Coleoptera: Cantharidae): revision of type specimens, new synonyms and new status. **Zoologia** 33(6): e20160088.

Biffi, G. 2017. Taxonomic revision of *Psilorrhynchus* Gemminger & Harold, 1869, the neglected replacement name for *Psilorhynchus* Blanchard, 1844 (Coleoptera: Cantharidae). **Annales de la Société entomologique de France (N.S.)** 53(2): 131–142.

Biffi, G. 2019. Taxonomic revision of *Microdaiphron* Pic, 1926 (Coleoptera: Cantharidae: Chauliognathinae). **Insect Systematics & Evolution** 51(2020): 408–443.

Biffi, G. 2020. A review and morphological study of *Lobetus* Kiesenwetter, 1852 (Coleoptera: Cantharidae). **Annales Zoologici (rozarzawa)** 70(2): 143–179.

Biffi, G. & S.A. Casari 2017. Comparative morphology of immatures of neotropical Chauliognathinae (Coleoptera, Cantharidae). **Zoologischer Anzeiger** 267: 111–138.

Biffi, G. & R. Constantin 2018a. A revision of *Macromalthinus* Pic, 1919 with description of six new species (Coleoptera: Cantharidae: Chauliognathinae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 58: e20185858.

Biffi, G. & R. Constantin 2018b. Taxonomic revision of *Pygodiscodon* (Coleoptera: Cantharidae). **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae** 58(1): 77–90.

Biffi, G.; M.M. Defraia & C. Campaner 2021. Illustrated catalogue of type specimens of Megalopodidae (Coleoptera) deposited at the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. **Papéis Avulsos de Zoologia** 61: e20216117.

Biffi, G. & M. Geiser 2020. A revision of *Peltariosilis* Wittmer (Coleoptera: Cantharidae), a surprisingly diverse Amazonian radiation. **Papéis Avulsos de Zoologia** 60(Special Issue): 1–26, e202060(s.i.).16.

Biffi, G.; S.P. Rosa & R. Kundrata 2021. Hide-and-seek with tiny neotenic beetles in one of the hottest biodiversity hotspots: towards the understanding of real diversity of Jurasaidae (Coleoptera: Elateroidea) in the Brazilian Atlantic Forest. **Biology** 10(5): 420.

Bílý, S. 2013. A study on the Neotropical Anthaxiini (Coleoptera, Buprestidae, Buprestinae). **ZooKeys** 304: 17–47.

Bocák, L. & M. Bocáková 1989. Revision of the supergeneric classification of the family Lycidae (Coleoptera). **Polskie Pismo Entomologiczne** 59(4): 623–676.

Bocák, L. & M. Bocáková 2008. Phylogeny and classification of the family Lycidae (Insecta, Coleoptera). **Annales Zoologici (Warszawa)** 58(4): 695–720.

Bocák, L.; M. Motyka; M. Bocek & M. Bocáková 2018. Incomplete sclerotization and phylogeny: The phylogenetic classification of *Plastocerus* (Coleoptera: Elateroidea). **PLoS ONE** 13(3): e0194926.

Bocáková, M.; B. Baciakova & E.A. do Nascimento 2012a. Revision of the genus *Falsocaenia* (Coleoptera, Lycidae). **Zootaxa** 3478: 282–296.

Bocáková, M.; R. Constantin & L. Bocak 2012b. Molecular phylogenetics of the melyrid lineage (Coleoptera: Cleroidea). **Cladistics** 28: 117–129.

Borowiec, L. 1995. Tribal classification of the cassidoid Hispinae (Coleoptera: Chrysomelidae), pp. 541–558, vol. 1. *In*: J. Pakaluk & S.A. Ślipiński (eds). **Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson.** Muzeum i Instytut Zoologii PAN. Warsaw, pp. I-xii + 1-558.

Botero, J.P. & L.M. Almeida 2019. New species and new geographical records in Disteniidae (Coleoptera, Chrysomeloidea) with revised keys to species of *Novantinoe* and American species of Distenia (Distenia). **Zootaxa** (1): 40–58.

Botero, J.P. & M.L. Monné 2019. Cladistic analysis of the tribe Eburiini Blanchard, 1945 and revalidation of the tribe Dychophyiini Gistel, 1848 (Coleoptera: Cerambycidae). **Zoological Journal of the Linnean Society** 185(4): 1095–1122.

Boucher, S. 2006. Evolution and phylogeny of Passalidae (Scarabaeoidea). **Annales de la Société entomologique de France (N.S.)** 41(3/4): 239–604.

Boucher, S. 2015. Splitting of the polyphyletic genus *Passalus* Fabricius, s. auct. (Coleoptera, Passalidae). **Bulletin de la Société entomologique de France** 120(1): 113–120.

Bowestead, S. & R.A.B. Leschen 2002. Corylophidae Le Conte, 1852, pp. 390–394, v. 2. *In*: R.H. Arnett; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles, Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea.** CRC Press, Boca Raton, 861 pp.

Brancucci, M. 1980. Morphologie comparée, évolution et systématique des Cantharidae (Insecta: Coleoptera). **Entomologica Basiliensia** 5: 215–388.

Brancucci, M. 1981. Révision du genre *Maronius* Gorham et notes sur les genres voisins (Coleoptera: Cantharidae). **Entomologica Basiliensia** 6: 328–367.

Bright, D.E. & R.E.A. Skidmore 1997. **A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera).** Supplement 1 (1990–1994), pp. i-vii, 1–368, Ottawa, NRC Research Press..

Bright, D.E. & R.E.A. Skidmore 2002. **A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera).** Supplement 2 (1995–1999), pp. i-x, 1–50, Ottawa, NRC Research Press.

Brown, H.P. 1981a. Key to the world genera of Larinae (Coleoptera, Dryopoidea, Elmidae), with descriptions of new genera from Hispaniola, Colombia, Australia, and New Guinea. **Pan-Pacific Entomologist** 57(1): 76–104.

Brown, H.P. 1981b. A distributional survey of the world genera of aquatic dryopoid beetles (Coleoptera: Dryopidae, Elmidae and Psephenidae sens. lat.). **Pan-Pacific Entomologist** 57(1): 133-148.

Buckhardt, D. & S.A. Ślipiński 1991. A review of the Passandridae of the world (Coleoptera: Cucujoidea). III. Genera *Anisocerus*, *Aulonosoma*, *Passandrella*, Passandrina, Scalidiopsis and Taphroscelidia. **Revue suisse de Zoologie** 98: 453–497.

Buckhardt, D. & S.A. Ślipiński 2003. Phylogeny and taxonomy of the world Passandridae (Coleoptera). **Memoir on Entomology International** 17: 753–883.

Cai, C.; J.F. Lawrence; S. Yamamoto; R.A.B. Leschen; A.F. Newton; A. Ślipiński; Z. Yin; D. Huang & M.S. Engel 2019. Basal polyphagan beetles in mid-Cretaceous amber from Myanmar: biogeographic implications and long-term morphological stasis. **Proceedings of the Royal Society B (Biological Sciences)**: 28620182175.

Cai, C.; E. Tihelka; M. Giacomelli; J.F. Lawrence; A. Ślipiński; R. Kundrata; S. Yamamoto; M.K. Thayer; A.F. Newton; R.A.B. Leschen; M.L. Gimmel; L. Lü; M.S. Engel; P. Bouchard; D. Huang; D. Pisani & P.C.J. Donoghue 2022. Integrated phylogenomics and fossil data illuminate the evolution of beetles. **Royal Society Open Science** 9: 211771.

Campos-Soldini, M.P. & S.A. Roig-Juñent 2015. Phylogenetic analysis and redefinition of the *maculata* species group of *Epicauta* (Meloidae: Meloinae: Epicautini). **Insect Systematics & Evolution** 46: 431–470.

Campos-Soldini, M.P.; M.E. Safenraiter; L.S. Wagner; E.N. Fernández & C.J. Sequin 2018. Checklist of *Epicauta* Dejean from America (Meloidae, Meloinae, Epicautini). **ZooKeys** 807: 47–125.

Canepari, C.; R.D. Gordon & G.A. Hanley 2013. South American Coccinellidae (Coleoptera), Part XV: systematic revision of *Dilatitibialis* Duverger (Coccidulinae; Hyperaspidini). **Insecta Mundi** 0312: 1–91.

Canepari, C.; R.D. Gordon & G.A. Hanley 2016. American Coccinellidae (Coleoptera), Part XVII: Systematic revision of the genera *Cyrea* Gordon and *Canepari* and *Tiphysa* Mulsant (Hyperaspidinae: Brachiacanthini). **Insecta Mundi** 0486: 1–180.

Cardona-Duque, J. & N.M. Franz 2012. Description and phylogeny of a new Neotropical genus of Acalyptini (Coleoptera: Curculionidae: Curculioninae) associated with the *staminodes* of Cyclanthaceae. **Zoological Journal of the Linnean Society** 166: 559–623.

Carlson, D.C. 2002. Ochodaeidae Mulsant and Rey 1870, pp. 28–31, vol. 2. *In*: R.H. Arnett Jr.; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. CRC Press LLC, Boca Raton, 861 pp.

Carlson, D.C. & M.J. Paulsen 2012. Ochodaeidae Mulsant & Rey, 1871, Ochodaeid scarab beetles. <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Ochodaeidae/Ochodaeidae-Overview/OchodaeidaeO.html>

Carvalho, E.B. & M.L. Monné 2006. *Agathomerus* (*Agathomeroides*) *flavomaculatus* (Coleoptera, Megalopodidae, Megalopodinae): morfologia da larva e do adulto. **Iheringia, série zoologia** 96(3): 329–334.

Carvalho, E.L. 1963. Paussídeos americanos (Col. Carab. Pauss.) (8ª contribuição para o estudo monográfico dos Paussídeos). **Memórias e Estudos do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra** 283: 1–22, 1 map, 37 Figs

Casari, S.A. 2008. Cladistic analysis of Hemirhipini with establishment of *Propalaus* gen. nov. (Coleoptera, Elateridae, Agrypninae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 48(16): 139–180.

Casari, S.A. 2013. New species of *Dilobitarsus* Latreille with tetra-tuberculated pronotum (Coleoptera, Elateridae, Agrypninae). **Revista Brasileira de Entomologia** 57(4): 377–391.

Casari, S.A. 2017. A New Genus and two new Species of Dicrepidiina (Coleoptera: Elateridae: Elaterinae: Ampedini) from Brazil, with a revised key to the genera of the subtribe. **Coleopterists Bulletin** 71(4): 753–763.

Castro, J.C.; E. Caron & L.C. Rosa 2016. Update on the Brazilian coastal species of *Bledius* Leach (Coleoptera: Staphylinidae: Oxytelinae) with the description of two new species. **Zootaxa** 4111(2): 145–157.

Caterino, M.S. & A.K. Tishechkin 2014. New genera and species of Neotropical Exosternini (Coleoptera, Histeridae). **ZooKeys** 381: 11–78.

Caterino, M.S. & A.K. Tishechkin 2016. A revision of *Megalocraerus* Lewis, 1902 (Coleoptera, Histeridae: Exosternini). **ZooKeys** 557: 59–78.

Caveney, S. 1986. The phylogenetic significance of ommatidium structure in the compound eyes of polyphagan beetles. **Canadian Journal of Zoology** 64: 787–819.

Celli, N.G.R.; F.W.T. Leivas; M.F.C. Caneparo & L.M. Almeida 2015. Chave de identificação e diagnose dos Histeridae (Insecta: Coleoptera) de interesse forense do Brasil. **Iheringia, série zoologia** 105(4):461–473.

Champion, G.C. 1925. Studies in Phalacridae (II). Asiatic and tropical American forms (Coleoptera). **Annals and Magazine of Natural History** (Series 9) 16: 601–621.

Chandler, D.S. 1988. A cladistic analysis of the world genera Tychini (Coleoptera: Pselaphidae). **Transactions of the American Entomological Society** 114: 147–165.

Cherman, M.A. & M.A. Morón 2014. Validación de la familia Melolonthidae Leach, 1819 (Coleoptera: Scarabaeoidea). **Acta Zoológica Mexicana, Nueva Série** 30(1): 201–220.

Cicchino, A.C. & S. Roig-Juñent 2001. Description and relationships of *Paranillopsis* new genus, two new species from Argentina, and a key to the Neotropical genera of the Subtribe Anillina (Coleoptera: Carabidae: Bembidiini). **The Coleopterists Bulletin** 55(2): 185–193.

Clarke, J.T.; R. Warnock & P.C. Donoghue 2011. Establishing a time-scale for plant evolution. **New Phytologist** 192: 266–301.

Clarke, R.O.S. 2015. Revision of the genus *Acyphoderes* Audinett-Serville, 1833, with a brief synopsis of the genus *Bromiades* Thomson, 1864 (Coleoptera, Cerambycidae). **Insecta Mundi** 401: 1–92.

Clarkson, B.; F.F. Albertoni & M. Fikáček 2014. Taxonomy and biology of the bromeliad-inhabiting genus *Lachnodacnum* (Coleoptera: Hydrophilidae: Sphaeridiinae). **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae** 54(1): 157–194.

Clarkson, B.; M. Archangelsky; P.L.M. Torres & A.E.Z. Short 2018. Chapter 15.4 - Family Hydrophilidae, pp. 561–576. *In*: N. Hamada; J.H. Thorp & D.C. Rogers (eds). **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (4th ed.). Vol. 3: Keys to Neotropical Hexapoda**. San Diego, Academic Press, 836 pp.

Cline, A.R. & C.E. Carlton 2004. Review of *Lasiodactylus* Perty, with descriptions of three new species (Coleoptera: Nitidulidae: Nitidulinae). **Coleopterists Bulletin** 58(3): 355–368.

Cobos, A. 1963. Estudios sobre Throscidae I (Col. Sternoxia). **EOS, Revista Española de Entomología** 39: 135–176.

Coleoptera Home Page (s.d.). <http://www.coleoptera.org.uk>. Versão: 12/nov/2019. Acesso: 27/abr/2021.

Colpani D.; C.J. Benetti & N. Hamada 2014. A Checklist of the Gyrinidae (Coleoptera: Adephaga) of Brazil. **Zootaxa** 3889(2): 185–213.

Constantin, R. 2008. A contribution to the genus *Plectonotum* Gorham, 1891, in Ecuador (Coleoptera, Cantharidae). **Entomologica Basiliensia et Collectionis Frey** 30: 49–74.

Constantin, R. 2010. Les genres de Cantharidae, Lampyridae, Lycidae et Telegeusidae de Guyane française (Coleoptera, Elateroidea). **Le Coléoptériste** (Suppl. 2): 32–45.

Constantin, R. 2020. A contribution to the genera *Plectonotum* Gorham and *Hyponotum* Wittmer with the description of sixteen new species from Peru (Coleoptera, Cantharidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 60(Special Issue): 1–27, e202060(s.i.).34.

Cooper, K.W. 1991. Artematopodidae (Elateroidea) (=Eurypogonidae), pp. 407–409, vol. 2. *In*: F.W. Stehr (ed.). **Immature Insects.** Kendall/Hunt Publishing Co., Iowa, 974 pp.

Correa, R.C.; F.W.T. Leivas; D.P. Moura & L.M. Almeida 2020. Necrophilous Histeridae (Insecta: Coleoptera): What do We Know after 200 Years? **Coleopterists Bulletin** 74(2): 375–383.

Costa, C. 1975. Systematics and evolution of the tribes Pyrophorini and Heligmini, with description of Campyloxeninae, new subfamily (Coleoptera, Elateridae). **Arquivos de Zoologia** 26 (2): 49–190.

Costa, C.; S.A. Casari-Chen & S.A. Vanin 1985. Larvae of Neotropical Coleoptera, XII. Artematopoidea, Artematopiodae. **Revista Brasileira de Entomologia** 29(2): 309–314.

Costa, C. & S. Ide 2006. Coleoptera, cap 13, pp. 107–145. *In*: C. Costa, S. Ide & C.E. Simonka (eds). **Insetos Imaturos. Metamorfose e Identificação**. Ribeirão Preto, Holos Editora, 249 pp.

Costa, C.; S. Ide & É.P. Teixeira 1995. Larvae of Neotropical Coleoptera. XX. *Glyptolopus quadricostatus* Heinze (Cerylonidae, Ceryloninae). **Revista Brasileira de Entomologia** 39(4): 771–777.

Costa, C. & S.A. Vanin 1977. Larvae of Neotropical Coleoptera I. Mycteridae, Lacconotinae. **Papéis Avulsos de Zoologia** 31(9): 163–168.

Costa, C. & S.A. Vanin 1985. Larvae of Neotropical Coleoptera XI: Callirhipidae, Artematopoidea. **Revista Brasileira de Zoologia** 2(6): 351–355.

Costa, C.; S.A. Casari-Chen & E.P. Teixeira 1986. Larvae of Neotropical Coleoptera. XVI. Nosodendridae. **Revista Brasileira de Entomologia** 30(2): 291-297.

Costa, C.; S.A. Vanin; S.A. Casari & V.R. Viviani 1999a. Larvae of Neotropical Coleoptera. 27. *Phrixothrix hirtus*: immatures, neotenic female, adult male and bionomic data (Phengodinae, Phengodidae, Coleoptera). **Iheringia, série zoologia** 86: 9–28.

Costa, C.; S.A. Vanin & S.A. Casari-Chen 1988. **Larvas de Coleoptera do Brasil.** São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, v + 282 pp., 165 est.

Costa, C.; S.A. Vanin & S. Ide 1995b. Larvae of Neotropical Coleoptera XXII. Description of adults and immatures of *Lagrioida nortoni* sp. nov. and bionomics (Coleoptera, Tenebrionoidea, Anthicidae). **Iheringia, série zoologia** 78:113–126.

Costa, C.; S.A. Vanin & S. Ide 1999b. Systematics and bionomics of Cneoglossidae with a cladistic analysis of Byrroidea *sensu* Lawrence & Newton (1995) (Coleoptera, Elateriformia). **Arquivos de Zoologia** 35(3): 231–300.

Costa, C.; S.A. Vanin; J.F. Lawrence & S. Ide 2003. Systematics and cladistic analysis of Cerophytidae (Elateroidea: Coleoptera). **Systematic Entomology** 28(3): 375–407.

Costa, C.; S.A. Vanin & S.P. Rosa 2014. Description of a new genus and species of Cerophytidae (Coleoptera Elateroidea) from Africa with cladistic analysis of the family. **Zootaxa** 3878(3): 248–260.

Costa Lima, A.M. da 1952. **Insetos do Brasil.** 7.º tomo, capítulo XXIX: coleópteros, 1ª parte. Escola Nacional de Agricultura, série didática nº 9. Rio de Janeiro. 372 pp.

Costa Lima, A.M. da 1953. **Insetos do Brasil.** 8.º tomo, capítulo XXIX: coleópteros, 2ª parte. Escola Nacional de Agricultura, série didática nº 10. Rio de Janeiro. 323 pp.

Costa Lima, A.M. da 1955. **Insetos do Brasil.** 9.º tomo, capítulo XXIX: coleópteros, 3ª parte. Escola Nacional de Agricultura, série didática nº 11. Rio de Janeiro. 289 pp.

Costa Lima, A.M. da 1956a. **Insetos do Brasil.** 10.º tomo, capítulo XXIX: coleópteros, 4ª e última parte. Escola Nacional de Agricultura, série didática nº 12, Rio de Janeiro. 373 pp.

Costa Lima, A.M. da 1956b. Nova espécie de *Lapethus* (Col. Colydiidae, Murmidiidae, Lapethini). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 54(2): 429–432.

Costa-Silva, V.; W.P. Strümpher & F.Z. Vaz-de-Mello 2020. Review of the Brazilian species of *Omorgus* Erichson, 1847 (Coleoptera: Trogidae: Omorginae). **Journal of Natural History** 54: 31–32.

Crowson, R.A. 1946. A revision of the genera of the chrysomelid group Sagrinae (Coleoptera). **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 97(4): 75–115.

Crowson, R.A. 1955. **The natural classification of the families of Coleoptera**. London, Nathaniel Lloyd, 187 pp.

Crowson, R.A. 1962. Observations on the beetle family Cupedidae, with descriptions of two new fossil forms and a key to the recent genera. **Annals & Magazine of Natural History** 5(13): 147–157.

Crowson, R.A. 1964. A review of the classification of Cleroidea (Coleoptera), with descriptions of two new genera of Peltidae and several new larval types. **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 116: 275–327, plate I.

Crowson, R.A. 1972. A review of the classification of Cantharoidea (Coleoptera) with the definition of two new families, Cneoglossidae and Omethidae. **Revista de la Universidad de Madrid** 21(82): 35–77.

Crowson, R.A. 1981. **The biology of the Coleoptera**. London, Academic Press, 802 pp.

D'Hotman, D. & C.H. Scholtz 1990. The comparative morphology of the male genitalia of derived groups of Scarabaeoidea (Coleoptera). **Elytron** 4: 3–39.

Dajoz, R. 1974. Révision des *Adistemia* et *Aridius* (Col. Latridiidae) d'Amérique du Sud. **Annales de la Societé entomologique de France** (N.S.) 10(3): 675–678.

Darby, M. 2020. A revision of *Cissidium* Motschulsky (Coleoptera: Ptiliidae) with seventy seven new species. **European Journal of Taxonomy** 622: 1–188.

Davis, S.R. 2009. Morphology of Baridinae and related groups (Coleoptera, Curculionidae). **Zookeys** 10: 1–136.

Davis, S.R. 2010. Delimiting baridine weevil evolution (Coleoptera: Curculionidae: Baridinae). **Zoological Journal of the Linnean Society** 2010: 1–69.

De Albuquerque, F.P.; D. Manfio & C.S. Ribeiro-Costa 2014. A contribution to the knowledge of New World Bruchinae (Coleoptera, Chrysomelidae): taxonomic revision of *Ctenocolum* Kingsolver & Whitehead, with description of five new species. **Zootaxa** 3838(1): 1–45.

De Sousa, W.O. & C.S. Ribeiro-Costa 2018. Two new Brazilian species of *Neapion* Alonso-Zarazaga, 1990 subgenus *Neotropion* Alonso-Zarazaga, 1990 with a key to South American species (Brentidae: Apioninae). **Zootaxa** 4402 (3): 551–562.

del Río, M.G. & A.A. Lanteri 2013. Taxonomic revision of the genus *Stenocyphus* Marshall (Coleoptera, Curculionidae) from Brazil. **ZooKeys** 357: 29–43.

Delgado, A.; J. Garrido; A. Deler-Hernández & L.F. Valladares 2018. Chapter 15.5 - Family Hydraenidae, pp. 577–582. *In*: N. Hamada; J.H. Thorp & D.C. Rogers (eds). **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (4ª ed.). Vol. 3: Keys to Neotropical Hexapoda**. San Diego, Academic Press, 836 pp.

Delkeskamp, K. 1977. Col. Cantharidae. *In*. J.A. Wilcox (ed.): **Coleopterorum Catalogus Supplementa. Pars 165, fasc 1**. Dr. W. Junk, The Hague, 485 pp.

Dellacasa, G.; P. Bordat & M. Dellacasa 2001. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera Aphodiidae). **Memorie della Società Entomologica Italiana** 79:1–482.

Di Iorio, O. & P. Turienzios 2016. The family Cavognathidae (Coleoptera: Cucujoidea) in Argentina and adjacent countries. **Zootaxa** 4092(1): 090–106.

Dias, M.M. 1984. Revisão da subfamília Anoplodermatinae. Parte I. Tribo Anoplodermatini. Gênero *Migdolus* Westwood, 1863 (Coleoptera, Cerambycidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 28(4): 507–535.

Dias, M.M. 1986. Revisão da subfamília Anoplodermatinae. Parte II. Tribo Anoplodermatini. Gêneros: *Acanthomigdolus* Bruch, 1941, *Paramigdolus* gen.n., *Anoploderma* Guérin-Méneville, 1840, *Sypilus* Guérin-Méneville, 1840 (Coleoptera, Cerambycidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 30(1): 115–139.

Dias, M.M. 1988. Revisão da subfamília Anoplodermatinae. Parte IV. Tribo Mysteriini. Gêneros: *Mysteria* Thomson, 1860, *Pathocerus* Waterhouse, 1901, *Pseudopathocerus*, gen. n. (Coleoptera, Cerambycidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 32(2): 139–160.

Douglas, H.B. 2017. World reclassification of the Cardiophorinae (Coleoptera, Elateridae), based on phylogenetic analyses of morphological characters. **ZooKeys** 655: 1–130.

Doyen, J.T. & J.F. Lawrence 1979. Relationships and higher classification of some Tenebrionidae and Zopheridae (Coleoptera). **Systematic Entomology** 4(4): 333–377.

Duffy, E.A.J. 1960. **A monograph of the immature stages of Neotropical timber beetles (Cerambycidae).** London, British Museum (Natural History), 327 pp.

Duverger, C. 2003. Phylogénie des Coccinellidae. **Bulletin de la Société linnéenne de Bordeaux** 31(2): 57–76.

Eickwort, G.C. 1981. Presocial insects, pp.199–280, vol 2. *In*: H.R. Hermann (ed.). **Social Insects**. New York, Academic Press, 491 pp.

Endrödi, S. 1985. **The Dynastinae of the world.** Dordrecht, Dr. W. Junk Publishers, 800 pp., XLVI pls.

Endrödi-Younga, S. 1998. The genus *Clambus* in Central and South America (Coleoptera: Eucinetoidea: Clambidae). **Annals of the Transvaal Museum** 36(27): 373–403.

Erwin, T.L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. **Coleopterists Bulletin** 36(1): 74–75.

Erwin, T.L. 2008. A review of *Gallerucidia* Chaudoir (Carabidae: Lebiini: Gallerucidiina): their occurrences, ways of life, and another genus record for Costa Rica. **Annals of Carnegie Museum** 77(1): 135–146.

Erwin, T.L. & C. Aldebron 2018. Neotropical *Thoasia* Liebke, 1939 and *Straneotia* Mateu, 1961 of the *Cryptobatida* group, subtribe Agrina: Taxonomic revisions with notes on their ways of life (Insecta, Coleoptera, Carabidae, Lebiini). **ZooKeys** 742: 57–90.

Erwin, T.L. & W. Moore 2007. Taxonomic review of the Neotropical genus *Moriosomus* Motschulsky (Insecta: Coleoptera, Carabidae, Morionini) with notes on the way of life of the species. **Zootaxa** 1438: 49–63.

Erwin, T.L. & L.S. Zamorano 2014. A synopsis of the tribe Lachnophorini, with a new genus of Neotropical distribution and a revision of the Neotropical genus *Asklepia* Liebke, 1938 (Insecta, Coleoptera, Carabidae). **ZooKeys** 430: 1–108.

Escalona, H.E. & A. Ślipiński 2012. Revision of the Neotropical ladybird genus *Parinesa* Gordon (Coleoptera, Coccinellidae). **Zootaxa** 3198: 29–53.

Evans, A.M. 2018. **Molecular phylogeny of the wood-boring beetle family Buprestidae and insights into de evolution of host use**. <https://dash.harvard.edu/handle/1/40050058>.

Evans, A.M.; D.D. McKenna; C.L. Bellamy & B.D. Farell 2015. Large-scale molecular phylogeny of metallic wood-boring beetles (Coleoptera: Buprestoidea) provides new insights into relationships and reveals multiple evolutionary origins of the larval leaf-mining habit. **Systematic Entomology** 40: 385–400.

Evans, A.V. 2003. A checklist of the New World chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). **Zootaxa** 211: 1–458.

Evans, A.V. 2005. Melolonthinae MacLeay, 1819. May Beetles, June Beetles, and Chafers. <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Melolonthinae/Melolonthinae-Overview/MelolonthinaeO.html>

Fernandez, M.F.S.; C.R.V. Fonseca & P.J. Spangler 2001. Estudo taxonômico dos Psephenidae (Coleoptera: Byrrhoidea) da Amazônia Brasileira. **Acta Amazonica** 31(3): 469–500.

Ferreira, V.S. & G.I.M. Santos 2015. *Colydodes flavisetis* sp. nov. (Coleoptera, Zopheridae, Colydiinae), new species from southeastern Brazil with an updated key to the species of the genus. **Zootaxa** 3981(3): 437–443.

Ferreira, V.S. 2016a. A revision of the genus *Macrolygistopterus* Pic, 1929 (Coleoptera, Lycidae, Calochromini). **Zootaxa** 4105(4): 321–338.

Ferreira, V.S. 2016b. A new species of *Falsocaenia* Pic, 1922 from Amazonian Rainforest (Coleoptera, Lycidae) with an updated key to species. **Zootaxa** 4105(5): 497–499.

Ferreira, V.S.; O. Keller & A. Branham 2020. Multilocus Phylogeny Support the Nonbioluminescent Firefly Chespirito as a New Subfamily in the Lampyridae (Coleoptera: Elateroidea). **Insect Systematics and Diversity** 4(6): 1–13.

Fikáček, M.; K. Matsumoto; P. Perkins; A. Alexander; A. Sazhnev; S.S. Litovkin & M.A. Jäch 2021. The family Epimetopidae (Coleoptera: Hydrophiloidea): review of current knowledge, genus level phylogeny, and taxonomic revision of *Eupotemus*. **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae** 61(1): 1-34.

Flores, G. & C.A. Triplehorn 2002. *Entomobalia*, new genus, the first member of Nycteliini (Coleoptera, Tenebrionidae) from Brazil. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 104(3): 602–613.

Fonseca, C.R.V. & M.F. Vieira 2001. Descrição de três novas espécies do gênero *Melittomma* (Coleoptera: Lymexylidae) da região Neotropical e considerações sobre *Melittomma brasiliense* (Castelnau, 1832). **Acta Amazonica** 31(1): 91–107.

Fonseca, C.R.V. & P. Reyes-Castillo 2004. Synopsis on Passalidae family (Coleoptera: Scarabaeoidea) of Brazil with description of a new species of *Veturius* Kaup, 1871. **Zootaxa** 789: 1–26.

Forbes, W.T.M. 1926. The wing folding patterns of the Coleoptera. **Jounal of the New York Entomological Society** 34:42-68, 91–138.

Freude, H. 1967. Revision der Epitragini (Coleoptera: Tenebrionidae). **Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey** 18: 137–307.

Freude, H. 1968. Revision der Epitragini (Coleoptera: Tenebrionidae). **Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey** 19: 32–143.

Frolov, A.V. 2012. Diagnosis, classification, and phylogenetic relationships of the orphnine scarab beetles (Coleoptera, Scarabaeidae: Orphninae). **Entomological Review** 92:782–797.

Frolov, A.V.; L.A. Akhmetova & F.Z. Vaz-de-Mello 2017a. Revision of the mainland species of the Neotropical genus *Aegidium* Westwood (Coleoptera: Scarabaeidae: Orphninae). **Journal of Natural History** 51:1035–1090.

Frolov, A.V.; L.A. Akhmetova & F.Z. Vaz-de-Mello 2017b. Revision of the South American genus *Paraegidium* (Coleoptera: Scarabaeidae: Orphninae). **Journal of Natural History** 51: 995–1014.

Frolov, A.V.; L.A. Akhmetova & F.Z. Vaz-de-Mello 2019. Contribution to the knowledge of *Aegidinus* Arrow (Coleoptera: Scarabaeidae: Orphninae): new species and comments on the classification and nomenclature. **Journal of Natural History** 53(11–12): 725–747.

Galileo, M.H.M. & U.R. Martins 1995. Revisão da tribo Eupromerini, trib. n. (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae) da região Neotropical. **Revista Brasileira de Entomologia** 39(1): 131–150.

Gillogly, L.R. 1965. A key to genera of the subfamily Nitidulinae (Nitidulidae, Coleoptera) and description of a new genus and a new species. **Occasional Papers** 8: 1–24.

Gimmel, M.L.; M. Bocakova; N.L. Gunter & R.A.B. Leschen 2019. Comprehensive phylogeny of the Cleroidea (Coleoptera, Cucujiformia). **Systematics Entomology** 44(3): 527–558.

Gimmel, M.L.; M.A. Johnston & O. Merkl 2018. *Enneboeus marmoratus* Champion new to the USA, with a world catalog of the family Archeocrypticidae (Coleoptera: Tenebrionoidea). **Coleopterists Bulletin** 72(2): 269–278.

Gimmel, M.L. 2013. Genus-level revision of the family Phalacridae (Coleoptera: Cucujoidea). **Zootaxa** 3605: 1–147.

Gimmel, M.L. & R.A.B. Leschen 2014. A new species of mycophagous *Rentonium* (Coleoptera: Cleroidea: Trogossitidae) based on larvae and adults, and a catalogue of Rentoniinae. **Journal of Natural History** 48(15-16): 863–880.

Girón, J.C. 2000. Status of knowledge of the broad-nosed weevils of Colombia (Coleoptera, Curculionidae, Entiminae). **Neotropical Biology and Conservation** 15(4): 583–674.

Girón, J.C. & A.E.Z. Short 2017. Revision of the Neotropical water scavenger beetle genus *Quadriops* Hansen, 1999 (Coleoptera, Hydrophilidae, Acidocerinae). **ZooKeys** 705: 115–141.

Girón, J.C., & A.E.Z. Short 2018. Three new genera of acidocerine water scavenger beetles from tropical South America (Coleoptera, Hydrophilidae, Acidocerinae). **ZooKeys** 768: 113–158.

Gnaspini, P. 1996. Phylogenetic analysis of the Tribe Ptomaphagini, with description of new neotropical genera and species (Coleoptera, Leiodidae, Cholevinae, Ptomaphagini). **Papéis Avulsos de Zoologia** 39: 509–556.

Golbach, R. 1994. Elateridae (Col.) de la Argentina. Historia, catálogo actualizado hasta 1991 inclusive y clave de subfamilias y de géneros de centro y sudamerica. **Opera Lilloana** 41: 1–48.

Gómez, R.A. & K.B. Miller 2013. *Prionohydrus*, a new genus of Noterini Thomson (Coleoptera: Noteridae) from South America with three new species and its phylogenetic considerations. **Annals of the Entomological Society of America** 106(1): 1–12.

Gonçalves, G.M. & F.W.T. Leivas 2017. Checklist de Histeridae do sul do Brasil (Insecta: Coleoptera: Staphyliniformia). **EntomoBrasilis** 10(3): 194–213.

González, G. 2013. *Gordonita* new genus and other contributions to the knowledge of South American Chnoodini (Coleoptera: Coccinellidae). **Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa** 53: 63–79.

Gordon, R.D. 1977. Classification and phylogeny of the world Sticholotidinae (Coccinellidae). **Coleopterists Bulletin** 31(3): 185–228.

Gordon, R.D. 1994. South American Coccinellidae (Coleoptera). Part 3: definition of Exoplectrinae Crotch, Azynae Mulsant and Coccidulinae Crotch; a taxonomic revision of Coccidulini. **Revista Brasileira de Entomologia** 38(3-4): 681–775.

Gordon, R.D.; C. Canepari & G.A. Hanley 2013. South American Coccinellidae (Coleoptera), Part XII: New name for *Cyra* Mulsant, review of Brachiacanthini genera, and systematic revision of *Cleothera* Mulsant, *Hinda* Mulsant and *Serratitibia* Gordon and *Canepari*, new genus. **Insecta Mundi** 0278: 1–150.

Gordon, R.D.; C. Canepari & G.A. Hanley 2014. South American Coccinellidae (Coleoptera), Part XVI: systematic revision of *Brachiacantha* Dejean (Coccinellinae: Hyperaspidini). **Insecta Mundi** 0390: 1–76.

Gordon, R.D. & G.A. Hanley 2014. Systematic revision of American Glaresidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). **Insecta Mundi** 0333:1–91.

Gordon, R.D. & G.A. Hanley 2017. South American Coccinellidae (Coleoptera), Part XVII: systematic revision of Western Hemisphere Cephaloscymnini (Coccinellinae) with description of a cryptic new genus and species of Coccidulini (Coccinellinae). **Insecta Mundi** 601: 1–158.

Gordon, R.D. & N. Vandenberg 1987. Eremochilini, a new tribe of Neotropical Epilachninae (Coleoptera: Coccinellidae). **Journal of the New York Entomological Society** 95(1): 5–9.

Grossi, P.C. & R.M. Koike 2011. Description of a new species of the stag beetle genus *Altitatiayus* Weinreich (Coleoptera, Lucanidae, Lucaninae). **Insecta Mundi** 0189:1–4.

Grossi, P.C. & F. Racca-Filho 2004. A new Brazilian stag beetle of the genus *Sclerostomus* Burmeister, 1847 (Insecta: Coleoptera: Lucanidae). **Zootaxa** 575:1–4.

Grossi, P.C. & F.Z. Vaz-de-Mello 2007. A new species of *Metadorcinus* Kriesche from Brazil with notes on the genus (Coleoptera: Scarabaeoidea: Lucanidae). **Zootaxa** 1478: 49–59.

Guérin, J. 1953. **Coleópteros do Brasil**. São Paulo: Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, 356 pp.

Guimarães, B.A.C. & N. Fereira Jr. 2015. Two new species and new records of *Liocanthydrus* Guignot (Coleoptera, Noteridae) from Brazil. **Zootaxa** 3914 (5): 591–596.

Guimarães, B.A.C. & N. Ferreira-Jr. 2017. Four new species and new records of *Canthysellus* from Brazil (Coleoptera: Noteridae). **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae** 57(2): 521–534.

Guimarães B.A.C.; N. Ferreira Jr. & K. Miller 2018. On *Hydrocanthus* Say, 1823 (Coleoptera: Noteridae): description of a new species, two new synonyms and key to Brazilian species. **Zootaxa** 4508(2): 288–300.

Gustafson, G.T. & A.E.Z. Short 2010. Revision of the Neotropical water scavenger beetle genus *Guyanobius* Spangler, 1986 (Coleoptera: Hydrophilidae: Chaetarthriini). **Aquatic Insects** 32(4): 245–258.

Hájek, J. 2011. World catalogue of the Family Callirhipidae (Coleoptera: Elateriformia) with nomenclatural notes. **Zootaxa** 2914: 1–66.

Halffter, G. & E.G. Matthews 1966. The natural history of dung beetles of the subfamilly Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). **Folia entomologica mexicana** 12–14: 1–312.

Halstead, D.G.H. 1973. A revision of the genus *Silvanus* Latreille (*s.l.*) (Coleoptera: Silvanidae). **Bulletin of the British Museum (Natural History): Entomology** 29(2): 37–112.

Halstead, D.G.H. 1980. A revison of the genus *Oryzaephylus* Ganglbauer, including descriptions of related genera (Coleoptera: Silvanidae). **Zoological Journal of the Linnean Society of London** 69: 271–374.

Halstead, D.G.H. 1993. Keys for the identification of beetles associated with stored products-II. Laemophloeidae, Passandridae e Silvanidae. **Journal of Stored Products Research** 29: 99–197.

Hamilton, R.W. 2005. *Omolabus* Jekel in North and Central America (Coleoptera, Attelabidae). **Zootaxa** 986: 1–58.

Hansen, M. 1991. The hydrophiloid beetles: phylogeny, classification and a revision of the genera (Coleoptera, Hydrophiloidea). **Biologiske Skrifer, Kongelige Danske Videnskabernes Selskab** 40: 1–367.

Hanski, I. & Y. Cambefort 1991. **Dung Beetle Ecology**. Princeton, NJ, Princeton University Press, 481 pp.

Háva, J. 2015. **Dermestidae (Coleoptera)**. Brill, Leiden, XXVI + 419 pp.

Háva, J.; M. Kadej & S.A. Casari 2006. Revision of the genera *Thaumaglossa* Redtenbacher, 1867 and *Pseudothaumaglossa* Pic, 1918 (Coleoptera: Dermestidae: Megatomini) from Neotropical region. **Polskie Pismo Entomologiczne** 75(3): 391–399.

Hayek, C.M.F. von 1973. A reclassification of the subfamily Agrypninae (Coleoptera: Elateridae). **Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology** (Supplement) 20: 1–309.

Herman, L.H. Jr. 1970. Phylogeny and classification of the genera of the rove-beetle subfamily Oxytelinae of the world (Coleoptera, Staphylinidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 142: 343–454.

Herman, L.H. Jr. 1981. Revision of the subtribe Dolicaonina of the New World, with discussions of phylogeny and the Old World genera (Staphylinidae, Paederinae). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 167: 327–520.

Herman, L.H. Jr. 2001a. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second millennium I. Introduction, history, biogeographical sketches, and omaliine group. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 265(1): i-v, 1–649.

Herman, L.H. Jr. 2001b. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second millennium. II Tachyporine group. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 265(2): i-v, 651–1066.

Herman, L.H. Jr. 2001c. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second millennium III. Oxyteline group. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 265(3): i-v, 1–1806.

Herman, L.H. Jr. 2001d. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second millennium IV. Staphylynine group (part 1). Euaesthetinae, Leptotyphlinae, Megalopsidiinae, Oxyporinae, Pseudopsinae, Solieriinae, Stetinae. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 265(4): i-v,1807–2439.

Herman, L.H. Jr. 2001e. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second millennium V. Staphylynine group (part 2). Staphylininae: Diochini, Maorothini, Othiini, Platyprosopini, Staphylinini (Amblyopinina, Anisolinina, Hyptiomina, Philonthina). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 265(5): i-v, 2441–3020.

Herman, L.H. Jr. 2001f. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second millennium. VI. Staphylynine group (part 3). Staphylininae: Staphylinini (Quediina, Staphylinina, Tanygnathinina, Xanthopygina), Xantholini. Staphylinidae incertae sedis. Fossil, Protactinae. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 265(6): i-v, 3021–3829.

Herman, L.H. Jr. 2001g. Catalog of the Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). 1758 to the end of the second millennium. VII. Bibliography and index. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 265(7): i-v, 3841–4218.

Hespenheide, H.A. 1991. Bionomics of leaf-mining insects. **Annual Review of Entomology** 36: 535–560.

Hincks, W.D. 1952. The genera of the Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 103(10): 327–355.

Hinton, H.E. 1941. The Ptinidae of economic importance. **Bulletin of Entomological Research** 31: 331–381.

Hisamatsu, S.; V.M. Bayless & C.E. Carlton 2016. Revision of *Cyclocaccus* Sharp (Coleoptera: Nitidulidae: Nitidulinae). **Coleopterists Bulletin** 70(4): 825–870.

Hlavac, P. & D.S. Chandler 2005. World catalog of the species of Tyrini with key to the genera (Coleoptera, Staphylinidae, Pselaphinae). **Folia Heyrovskyana** 13(3): 81–143.

Hołyński, R. 1993. A reassessment of the internal classification of the Buprestidae Leach (Coleoptera). **Crystal** (Ser. Zool.) 1: 1–42.

Hörnschemeyer, T. 1998. Morphologie und Evolution des Flügelgelenks der Coleoptera und Neuropteridae. **Bonner Zoologische Monographien** 43: 1-127.

Howden, H.F. 1985a. A revision of the South American genus *Parathyreus* Howden and Martínez (Coleoptera: Scarabaeidae: Geotrupinae). **Coleopterists Bulletin** 39(2): 161–173.

Howden, H.F. 1985b. A revision of the South American species in the genus *Neoathyreus* Howden and Martínez (Coleoptera, Scarabaeidae, Geotrupinae). **Contributions of the American Entomological Institute** 21(4): 1–95.

Howden, H.F. 2002. The *Athyreus tribuliformis* Felsche complex with descriptions of three new species (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae: Athyreini). **Entomotropica** 17(1): 25–35.

Howden, H.F. & B.D. Gill 2000. Tribes of New World Ceratocanthinae, with keys to genera and description of new species (Coleoptera: Scarabaeidae). **Sociobiology** 35 (2B): 281–329.

Howden, H.F. & A. Martínez 1963. The new tribe Athyreini and its included genera (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupinae). **Canadian Entomologist** 95(4): 345–352.

Howden, H.F. & A. Martinez 1978. A review of the New World genus *Athyreus* Macleay (Scarabaeidae, Geotrupinae, Athyreini). **Contributions of the American Entomological Institute** 15(4): 1–70.

Hunt, T.; J. Bergsten; Z. Levkanicova; A. Papadopoulou; O.S. John; R. Wild; P.M. Hammond; D. Ahrens; M. Balke; M.S. Caterino; J. Gómez-Zurita; I. Ribera; T.G. Barraclough; M. Bocakova; L. Bocak & A.P. Vogler 2007. A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. **Science** 318: 1913–1916.

Iablokoff-Khnzorian, S.M. 1980. Le segment genital male des Coléoptères et son importance phylogenique (Coleoptera). **Deutsche Entomologische Zeitschrift** (N.F.) 27: 251–295.

Iannuzzi, L.; C.N. Liberal; T.B. Souza; T.G. Pellegrini; J.C.S. Cunha; R. Koroiva; L.S.C. Albuquerque; F.C. Costa; R.P. Salomão; A.C.D. Maia & F.W.T. Leivas 2021. Sampling Methods for Beetles (Coleoptera), pp. 125–186. In: J.C. Santos & G.W. Fernandes (eds.). **Measuring Arthropod Biodiversity**. Cham, Springer, xvii+600 pp.

Ide, S.; C. Costa & S.A. Vanin 1990. Redescription of *Cryptogenius fryi* Arrow, 1909 with notes on sexual dimorphism and biological data (Coleoptera, Hybosoridae). **Revista Brasileira de Entomologia** 34(4): 757–765.

Ide, S. & A. Martínez 1994. Description of *Parabolbapium aequatoriensis*, new genus and new species from Ecuador (Coleoptera, Geotrupidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 38(2): 435–446.

Ivie, M.A. 2001. Chelonariidae Blanchard 1845, pp. 139–143, vol. 2. *In*: R.H. Arnett Jr.; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. Boca Raton, CRC Press LLC, 861 pp.

Ivie, M.A. 2002a. Nosodendridae Erichson, 1846, pp. 224–226, vol. 2. *In*: R.H. Arnett Jr.; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. Boca Raton, CRC Press LLC, 861 pp.

Ivie, M.A. 2002b. Bostrichidae Latreille, 1802, pp. 233–244, vol. 2. *In*: R.H. Arnett Jr.; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles.**

Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Boca Raton, CRC Press LLC, 861 pp.

Ivie, M.A. 2002c. Family 49. Ptilodactylidae, pp. 135–138, vol. 2. *In*: R.H. Arnett Jr.; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. Boca Raton, CRC Press LLC, 861 pp.

Ivie, M.A. & S.A. Ślipiński 1990. Catalog of the genera of the world Colydiidae (Coleoptera). **Annales Zoologici** 43(supl.1): 1–32.

Jäch, M.A.; J. Kodada; M. Brojer; W.D. Shepard & F. Čiampor, Jr. 2016. Coleoptera: Elmidae and Protelmidae, xxii + 318 pp. *In*: M.A. Jäch; J. Kodada; M. Brojer; W.D. Shepard & F. Čiampor, Jr. (eds). **World Catalogue of Insects**, vol. 14. Leiden, Brill Academic Publishers.

Jameson, M.L. 2002a. Glaresidae Semenov-Tian-Shanskii & Medvedev 1932, pp. 15–16, vol. 2. *In*: R.H. Arnett Jr.; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. Boca Raton, CRC Press LLC, 861 pp.

Jameson, M.L. 2002b. Trogidae MacLeay 1819, pp. 17–19, vol. 2. *In*: R.H. Arnett Jr.; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. Boca Raton, CRC Press LLC, 861 pp.

Jameson, M.L. 2002c. Geotrupidae Latreille 1802, pp. 23–27, vol. 2. *In*: R.H. Arnett Jr.; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. Boca Raton, CRC Press LLC, 861 pp.

Jameson, M.L. 2002d. Hybosoridae Erichson 1847 pp. 32–33, vol. 2. *In*: R.H. Arnett Jr.; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. Boca Raton, CRC Press LLC, 861 pp.

Jameson, M.L. 2005a. **Geotrupidae Latreille 1802. Earth-boring dung beetles**. <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Geotrupidae/Geotrupidae-Overview/GeotrupidaeO.html>

Jameson, M.L. 2005b. **Glaresidae Semenov-Tian-Shanskii and Medvedev 1932. Glaresid beetles**. <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Glaresidae/Glaresidae-Overview/GlaresidaeO.html>

Jameson, M.L. 2005c. **Trogidae MacLeay, 1819. Skin or hide beetles**. <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Trogidae/Trogidae-Overview/TrogidaeO.html>

Jameson, M.L. 2005d. **Rutelinae MacLeay, 1819. Shining leaf chafers**. <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Rutelinae/Rutelinae-Overview/RutelinaeO.html>

Jameson, M.L. & B.C. Ratcliffe 2005. Scarabaeoidea Scarabaeoid beetles (=Lamellicornia). <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeoidea-pages/Scarabaeoidea-Overview/ScarabaeoideaO.html>

Jaskuła R.; M. Michalski & J.W.M. Marris 2021. First records of the *Palaestes abruptus* Sharp, 1899 and *P. nicaraguae* Sharp, 1899 (Coleoptera: Cucujidae) from South America, with a checklist of flat bark beetles from the continent. **Biodiversity Data Journal** 9: e62576.

Jelínek, J. 1979. A new genus of Neotropical Cateretinae (Coleoptera, Nitidulidae). **Acta Entomologica Bohemoslovaca** 76: 188–202.

Jiménez-Ferbans, L.; P. Reys-Castillo & C.R.V. da Fonseca 2016. *Passipassalus brevicornis* n. sp.: a New Passalidae (Coleoptera) from Brazilian Amazonian, with a Key to the species of *Passipassalus* Reyes-Castillo & Fonseca. **Neotropical Entomology** 45(3): 288–290.

Jin, Z.; H.E. Escalona; A. Ślipiński & H. Pang 2013. Phylogeny and classification of Rhipicerinae (Coleoptera: Rhipiceridae) with a review of the Australian taxa. **Annales Zoologici (Warszawa)** 63(2): 275–317.

Jin, M.; A. Zwick; A. Ślipiński; J.W. Marris; M.C. Thomas & H. Pang 2020. A comprehensive phylogeny of flat bark beetles (Coleoptera: Cucujidae) with a revised classification and a new South American genus. **Systematic Entomology** 45: 248–268.

Jorge, M.E. 1974. Immature stages of Nilionidae: a contribution toward the taxonomic position of the family (Coleoptera). **Revista Brasileira de Entomologia** 18: 123–128.

Kirejshuk, A.G.; M. Poschmann; J. Prokop; R. Garrouste & A. Nel 2014. Evolution of the elytral venation and structural adaptations in the oldest Palaeozoic beetles (Insecta: Coleoptera: Tshekardocoleidae). **Journal of Systematic Palaeontology** 12: 575–600.

Kissinger, D.G. 1968. **Curculionidae subfamily Apioninae of North and Central America with reviews of the world genera of Apioninae and world subgenera of *Apion* Herbst (Coleoptera).** Taxonomic Publications. South Lancaster, Massachusetts, i-vii, 559 pp., 41 pl., 148 Fig 29.32 map.

Klausnitzer, B. 2005. On the biology of *Bothrideres bipunctatus* (Gmelin, 1790) (Coleoptera, Bothrideridae). **Entomologische Nachrichten und Berichte** 49(1): 71–72.

Kohlenberg, A.T. & A.E.Z. Short 2017. Revision of the Neotropical water scavenger beetle genus *Tobochares* Short & García, 2007 (Coleoptera, Hydrophilidae, Acidocerinae). **ZooKeys** 669: 113–146.

Kolibáč, J. 1992. Revision of Thanerocleridae n. stat. (Coleoptera, Cleroidea). **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft** 65 (3–4): 303–340.

Kolibáč, J. 2001. Classification and phylogeny of the Buprestoidea (Insecta: Coleoptera). **Acta Musei Moraviae Scientiae Biologicae** (Brno) 85(2000): 113–184.

Kolibáč, J. 2013. Trogossitidae: A review of the beetle family, with a catalogue and keys. **ZooKeys** 366: 1–194.

Krüger, T.C.; C.F. Castro-Guedes & L.M. Almeida 2016. Two new species of *Chnoodes* Chevrolat (Coleoptera: Coccinellidae) from Brazil. **Zootaxa** 4078 (1): 269–283.

Kukalová, J. 1969. On the systematic position of the supposed Permian beetles, Tshecardocoleidae, with a description of a new collection from Moravia. **Sborník Geologických Věd Řada Paleontologie** 11: 139–162.

Kukalová-Peck, J. & J.F. Lawrence 2004. The hind wing of Coleoptera: subordinal differentiation and relationships between the endoneopteran taxa. **European Journal of Entomology** 101: 95–144.

Kundrata, R.; S.M. Blank; A.S. Prosvirov *et al.* 2019a. One less mystery in Coleoptera systematics: the position of Cydistinae (Elateriformia *incertae sedis*) resolved by multigene phylogenetic analysis. **Zoological Journal of the Linnean Society** 187(4): 1259–1277.

Kundrata, R. & L. Bocák 2011. The phylogeny and limits of Elateridae (Insecta, Coleoptera): is there a common tendency of click beetles to soft-bodiedness and neoteny? **Zoologica Scripta** 40: 364–378.

Kundrata R. & L. Bocák 2019. Molecular phylogeny reveals the gradual evolutionary transition to soft-bodiedness in click-beetles and identifies sub-Saharan Africa as a cradle of diversity of Driliini (Coleoptera, Elateridae). **Zoological Journal of the Linnean Society** 187(2): 413–452.

Kundrata, R.; M. Bocáková & L. Bocák 2014. The comprehensive phylogeny of the subfamily Elateroidea (Coleoptera: Elateriformia). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 76: 162–171.

Kundrata, R.; N.L. Gunter; D. Janosikova & L. Bocák 2018. Molecular evidence for the subfamilial status of Tetralobinae (Coleoptera: Elateridae), with comments on parallel evolution of some phenotypic characters. **Arthropod Systematics & Phylogeny** 76 (1): 137–145.

Kundrata, R.; M.A. Ivie & L. Bocak 2019b. *Podabrocephalus* Pic is the morphologically modified lineage of Ptilodactylinae (Coleoptera: Elateriformia: Ptilodactylidae). **Insect Systematics & Evolution** 50: 147–161.

Kundrata, R.; M.A. Jäch & L. Bocák 2016. Molecular phylogeny of the Byrrhoidea–Buprestoidea complex (Coleoptera, Elateriformia). **Zoologica Scripta** 46: 150–164.

Kundrata R.; M. Kubaczkova; A.S. Prosvirov *et al.* 2019c. World catalogue of the genus-group names in Elateridae (Insecta, Coleoptera). Part I: Agrypninae, Campyloxeninae, Hemiopinae, Lissominae, Oestodinae, Parablacinae, Physodactylinae, Pityobiinae, Subprotelaterinae, Tetralobinae. **ZooKeys** 839: 83–154.

Kuschel, G.A. 1955. Nuevas sinonimias y anotaciones sobre Curculionoidea. **Revista Chilena de Entomologia** 4: 261–312.

Kuschel, G. 1995a. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. **Memoirs of the Entomological Society of Washington** 14: 5-33.

Kuschel, G. 1995b. *Oxycorynus missiones* spec. nov. from NE Argentina, with key to the South American species of Oxycoryninae (Coleoptera, Belidae). **Acta Zoologica Lilloana** 43(1): 45–48.

Kuschel, G. 2003. Nemonychidae, Belidae, Brentidae (Insecta: Coleoptera: Curculionoidea). **Fauna of New Zealand** 45: 1–97.

Kuschel, G. & R.A.B. Leschen 2003. Phylogenetic relationships of the genera of Belinae. **Fauna of New Zealand** 45: 48–55.

Kuschel, G. & B.M. May 1997. A new genus and species of Nemonychidae (Coleoptera) associated with *Araucaria angustifolia* in Brazil. **New Zealand Entomologist** 20: 15–22.

Lanteri, A.A & M.G. del Río 2006. Taxonomic revision of the genus *Cyphopsis* Roelofs (Coleoptera, Curculionidae). **Deutsche entomologische Zeitschrift** 53(2): 275–281.

Lanteri, A.A. & M.G. del Río 2005. Taxonomic revision of *Thoracocyphus* Emden (Coleoptera: Curculionidae). **Insect Systematics & Evolution** 35(4): 449–456.

Lanteri, A.A. & M.G. del Río. 2017a. *Naupactus xanthographus* (Germar) species group (Curculionidae: Entiminae: Naupactini): a comprehensive taxonomic treatment. **ZooKeys** 357: 29–43.

Lanteri, A.A. & M.G. del Río 2017b. Phylogeny of the tribe Naupactini (Coleoptera: Curculionidae) based on morphological characters. **Systematic Entomology** 42(2): 429–447.

Lawrence, J.F. 1987. A genus of Ciidae (Coleoptera: Tenebrionoidea) from neotropical region. **Revista Brasileira de Entomologia** 31(1): 41–47.

Lawrence, J.F. 2005. *Brevipogon*, a new genus of North American Artematopodidae (Coleoptera), with a key to world genera. **Coleopterists Bulletin** 59(2): 223–236.

Lawrence, J.F. 2016. 2. Classification (families & subfamilies), p.13–22. In: R.G. Beutel & R.A.B. Leschen (eds.). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim).** 2.ed. Walter de Gruyter, Berlin, XI + 684 p.

Lawrence, J.F. & E.B. Britton 1991. Coleoptera (beetles), pp 543–683. In: CSIRO (ed.). **The Insects of Australia. Vol. 2**. Carlton, Melbourne University Press, XIII + 1137 pp.

Lawrence, J.F.; R.G. Beutel; R.A.B. Leschen & A. Ślipiński 2010a. 1. Changes in classification and list of families and subfamilies, pp. 1–7. *In*: R.A.B. Leschen; R.G. Beutel & J.F. Lawrence (eds). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Vol. 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)**. Berlim, Walter de Gruyter, XI + 786 pp.

Lawrence, J.F.; R.G. Beutel & R.A.B. Leschen 2010b. 5. Derodontiformia, pp. 179–180. *In*: R.A.B. Leschen; R.G. Beutel & J.F. Lawrence (eds). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Vol. 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)**. Berlim, Walter de Gruyter, XI + 786 pp.

Lawrence, J.F. & E.B. Britton 1994. **Australian beetles**. Carlton, Melbourne University Press, x + 192 pp., 16 pls.

Lawrence, J.F.; H. Escalona & R.A.B. Leschen 2010c. 11.29. Tenebrionoidea Incertae sedis, pp. 750–760. *In*: R.A.B. Leschen; R.G. Beutel & J.F. Lawrence (eds). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Vol. 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)**. Berlin, Walter de Gruyter, XI + 786 pp.

Lawrence, J.F.; H.E. Escalona; R.A.B. Leschen & A. Ślipiński 2014. Review of the genera of Mycetophagidae (Coleoptera: Tenebrionoidea) with descriptions of new genera and a world generic key. **Zootaxa** 3826 (1): 195–229.

Lawrence, J.F.; M.L. Gimmel & W.E. Steiner Jr 2010d. 10.20 Phalacridae Leach, 1815, pp. 368–374. *In*: R.A.B. Leschen, R.G. Beutel & J.F. Lawrence (eds). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Vol. 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)**. Berlin, Walter de Gruyter, XI + 786 pp.

Lawrence, J.F.; A.M. Hastings; M.J. Dallwitz; T.A. Paine & E.J. Zurcher 1999. **Beetles of the world: a key and information system for families and subfamilies.** Version 1.0 for MS-Windows. CSIRO Publishing, Melbourne, CD-Rom & user manual.

Lawrence, J.F.; J. Muona; M. Teräväinen; G. Ståhls & V. Vahtera 2007. *Anischia*, *Perothops* and the phylogeny of Elateroidea (Coleoptera: Elateriformia). **Insect Systematics & Evolution** 38: 205–239.

Lawrence, J.F. & A.F. Newton Jr. 1982. Evolution and classification of beetles. **Annual Review of Systematic and Ecology** 13: 261–290.

Lawrence, J.F. & A. Ślipiński 2010. 11.27 Aderidae Winkler, 1927, pp. 741–746. *In*: R.A.B. Leschen; R.G. Beutel & J.F. Lawrence (eds). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Vol. 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)**. Berlin, Walter de Gruyter, XI + 786 pp.

Lawrence, J. F. & A. Ślipiński 2013a. **Australian beetles**, v. 1: morphology, classification and keys. Collingwood, CSIRO Publishing, viii + 561 pp.

Lawrence, J.F. & A. Ślipiński 2013b. *Globorentonium*, a new genus of rentoniine Trogossitidae (Coleoptera: Cleroidea) from Australia and Brazil. **Zootaxa** 3710 (3): 257–270.

Lawrence, J.F.; A. Ślipiński; A.E. Seago; M.K. Thayer; A.F. Newton & A.E. Marvaldi 2011. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. **Annales Zoologici (Warszawa)** 61(1): 1–217.

Lawrence, J.F.; Y.-L. Zhou; C. Lemann; B. Sinclair & A. Ślipiński 2021. The hind wing of Coleoptera (Insecta): morphology, nomenclature and phylogenetic significance. Part 1. General discussion and Archostemata–Elateroidea. **Annales Zoologici (Warszawa)** 71(3): 421–606.

Lawrence, J.F.; Y.-L. Zhou; C. Lemann; B. Sinclair & A. Ślipiński 2022. The Hind Wing of Coleoptera (Insecta): Morphology, Nomenclature and Phylogenetic Significance: Part 2. Further Discussion, Histeroidea, Bostrichoidea to Curculionoidea. **Annales Zoologici (Warszawa)**, 72(3): 433–755

Legalov, A.A. 2007. **Leaf-rolling weevils (Coleoptera, Rhynchitidae, Attelabidae) of the world fauna.** Agro-Siberia, Novosibirk, 523 pp.

Legalov, A.A. 2018a. Annotated key to weevils of the world. Part 1. Families Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Ithyceridae, Rhynchitidae, Brachyceridae and Brentidae. **Ukrainian Journal of Ecology** 8(1): 780–831.

Legalov, A.A. 2018b. Annotated key to weevils of the world. Part 2. Subfamily Molytinae (Coleoptera, Curculionidae). **Ukrainian Journal of Ecology** 8(4): 340–350.

Leivas, F.W.T.; P.G. Grossi & L.M. Almeida 2013. Histerídeos (Staphyliniformia: Coleoptera: Histeridae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. **Biota Neotrópica** 13(2): 196–204.

Leivas, F.W.T.; D.P. Moura & M.S. Caterino 2015. Brazilian Histerini (Coleoptera, Histeridae, Histerinae): a new species, key to the genera, and checklist of species. **Zootaxa** 3941: 437–444.

Lenko, K. 1967. *Chelonarium semivestitum* inquilino da formiga *Camponotus rufipes* (Coleoptera: Chelonariidae). **Studia Entomologica** 10: 433–438.

Leocádio, M.; M.V.P. Simões; L. Sekerka *et al.* 2020. Molecular systematics reveals the origins of subsociality in tortoise beetles (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). **Systematic Entomology** 2020 [1–17].

Leschen, R.A.B. 1996. Phylogeny and revision of the genera of the Cryptophagidae (Coleoptera: Cucujoidea). **University of Kansas Science Bulletin** 55: 549–634.

Leschen, R.A.B. 1999. Systematics of Nitidulinae (Coleoptera: Nitidulidae): phylogenetic relationships, convexity and the origin of phallalophagy. **Invertebrate Taxonomy** 13(5): 845–882.

Leschen, R.A.B. 2003. Erotylidae (Insecta: Coleoptera: Cucujoidea): phylogeny and review. **Fauna of New Zealand** 47: 1–105.

Leschen R.A.B. & R.G. Beutel 2014. **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Vol. 3: Morphology and systematics (Phytophaga)**. Berlin, Walter de Gruyter, XI + 675 pp.

Leschen, R.A.B.; R.G. Beutel & J.F. Lawrence 2010. **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Vol. 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)**. Berlin, Walter de Gruyter, XI + 786 pp.

Leschen, R.A.B. & A. Ślipiński 2010. 10. Cucujoidea Latreille, 1802, pp. 281–282. *In*: R.A.B. Leschen; R.G. Beutel & J.F. Lawrence (eds). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Vol. 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)**. Berlin, Walter de Gruyter, XI + 786 pp.

Libonatti, M.L. & R. Ruta 2018. Chapter 15.7 - Family Scirtidae, pp. 599–603. *In*: N. Hamada; J.H. Thorp & D.C. Rogers (eds). **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (4th ed.). Vol. 3: Keys to Neotropical Hexapoda**. San Diego, Academic Press, 836 pp.

Lima, R.M.; S.B.O. Santos; S. Vaz & W.O. de Sousa 2020. First description of the larva and pupa of *Apion brevicorne* Gerstaecker, 1854 (Coleoptera: Brentidae: Apioninae) with biological information. **Papéis Avulsos de Zoologia** 60(Special Issue): 1–13, e202060(s.i.).08.

Lloyd, J.E. 1971. Bioluminescent communication in insects. **Annual Review of Entomology** 16: 97–122.

Lloyd, J.E. 1979. Sexual selection in luminescent beetles, pp. 93–342. *In*: M.S. Blum & N.A. Blum (eds). **Sexual selection and reproductive competition in Insects**. New York, NY, Academic Press, i-xi, 463 pp.

Lopes, P.L. 2006. Taxonomic revision of *Mycolybas* Crotch, 1876 (Coleoptera, Erotylidae). **Zootaxa** 1373: 1–35.

Lopes, M.P.A.M. & L.R. Mermudes 2018. Four new species and new synonymy in *Stenocerus* Schoenherr, 1826 (Coleoptera, Anthribidae, Anthribinae, Stenocerini). **Zootaxa** 4472(3): 471–488.

Lopes-Andrade, C. 2005. *Phellinocis*, a new genus of Neotropical Ciidae (Coleoptera: Tenebrionoidea). **Zootaxa** 1034: 46–60.

Lopes-Andrade, C. 2007. Notes on *Falsocis* Pic (Coleoptera: Tenebrionoidea: Ciidae) with the description of an endangered Brazilian species. **Zootaxa** 1544: 41–58.

Lopes-Andrade, C. 2008. An essay on the tribe Xylographellini (Coleoptera: Tenebrionoidea: Ciidae). **Zootaxa** 1832: 1–110.

Lubkin, S.H. & M.S. Engel 2005. *Permocoleus*, new genus, the first Permian beetle (Coleoptera) from North America. **Annals of the Entomological Society of America** 98: 73–76.

Luederwaldt, H. 1931. Monografia dos passalídeos do Brasil (Col.). **Revista do Museu Paulista** 17: 1–262.

Lyubarsky, G.Y. 1998. Phylogenetics of the beetles of the family Cryptophagidae: a gradistic analysis. **Zoologicheskie Issledovania** 1: 1–92.

Maddison, D.R. 2000. Coleoptera. Beetles. Version 11 September 2000. <http://tolweb.org/Coleoptera/8221/2000.09.11>, *in* The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>. Acesso 27/abr/2021.

Majer, K. 1999. Generic synopsis of Neotropical Danaceinae and revision of the genus *Hylodanaceae* Pic, 1926 (Coleoptera: Dasytidae). **Boletin del Museo Nacional de Historia Natural** 48: 77–137.

Majer, K. 2002. Subfamilial classification of the family Malachidae (Coleoptera, Cleroidea). **Entomologica Basiliensia** 24: 179–244.

Manfio, D.; C.S. Ribeiro-Costa & E. Caron 2013. Phylogeny and revision of the New World seed-feeding bruchine genus *Gibbobruchus* Pic (Coleoptera: Chrysomelidae). **Invertebrate Systematics** 27(1): 1–37.

Manfio, D.; I.R. Jorge; G.E. Morse & C.S. Ribeiro-Costa 2016. The New World *Gibbobruchus* Pic (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae): description of a new species and phylogenetic insights into the evolution of host associations and biogeography. **Zootaxa** 4103(6): 513–525.

Manfio, D. & C.S. Ribeiro-Costa 2016. A key to American genus *Merobruchus* Bridwell (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) with descriptions of species and two new host plant records for the subfamily. **Zootaxa** 4078(1): 284–319.

Mantilleri, A. & A. Sforzi 2006. Review of the Neotropical species of the genus *Stereodermus* Lacordaire, 1866 (Coleoptera: Brentidae, Stereodermini). **Zootaxa** 1207: 1–64.

Manzo, V. 2005. Key to the South America genera of Elmidae (Insecta: Coleoptera) with distributional data. **Studies on Neotropical Fauna and Enviroment** 40(3): 201–208.

Marshall, M.Y. 1954. A key of the world genera of Malachiidae. **The Coleopterists Bulletin** 8: 69–82.

Martin, G.J.; M.A. Branham; L.F.L. Silveira & S.M. Bybee 2020. **Lampyrid-ID: Key to the world genera of fireflies (Coleoptera: Lampyridae)**. <https://keys.lucidcentral.org/keys/v3/lampyridae/>

Martin, G.J.; K.F. Stanger-Hall; M.A. Branham; L.F.L. Silveira; S.E. Lower; D.H. Hall; X.Y. Li; A.R. Lemmon; E. Moriarty Lemmon & S.M. Bybee 2019. Higher-Level Phylogeny and Reclassification of Lampyridae (Coleoptera: Elateroidea). **Insect Systematics and Diversity** 3(6): ixz024.

Martínez, A. 1976. Contribucion al conocimiento de los Bolboceratini sudamericanos (Coleoptera, Scarabaeidae, Geotrupinae, Bolboceratini). **Studia Entomologica** 19(1/4): 531–551.

Martínez, C. 2005. **Introducción a los escarabajos Carabidae (Coleoptera) de Colombia.** Bogotá, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 546 pp.

Martins, U.R. & F.S. Pereira 1965. Revisão dos Languriinae Neotropicais (Coleoptera, Languriidae). **Arquivos de Zoologia** 13: 139–300.

Martins, U.R. & M.H.M. Galileo 1998. Revisão da tribo Aerenicini Lacordaire, 1972 (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae). **Arquivos de Zoologia** 35(1): 1–133.

Martins, U.R. [org.] 1997. **Cerambycidae Sul-Americanos (Coleoptera). Taxonomia. Subfamília Cerambycinae: Oemini Lacordaire, 1869, Methiini Thomson, 1860, Dodecosini Aurivillius, 1912, Paraholopterini trib. nov.** vol. 1, São Paulo, SP, Sociedade Brasileira de Entomologia, 217 pp.

Martins, U.R. [org.] 2014. **Cerambycidae Sul-Americanos. Taxonomia. Subfamília Lamiinae: Tribo Hemilophini Thomson, 1868, parte II.** vol. 14. Sociedade Brasileira de Entomologia, São Paulo, SP, 296 pp.

Marvaldi, A.E. 2003. Key to larvae of the South American subfamilies of weevils (Coleoptera, Curculionoidea). **Revista Chilena de Historia Natural** 76(4): 603–612.

Marvaldi, A.E. & A.A. Lanteri 2005. Key to higher taxa of South American weevil base on adult characters (Coleoptera, Curculionoidea). **Revista Chilena de Historia Natural** 78(1): 65–87.

Marvaldi, A.E.; R.G. Oberprieler; C.H.C. Lyal; T. Bradbury & R.S. Anderson 2006. Phylogeny of the Oxycoryninae sensu lato (Coleoptera: Belidae) and evolution of host-plant associations. **Invertebrate Systematics** 20(4): 447–476.

Matsuda, R. 1976. **Morphology and evolution of the insect abdomen**. Oxford, Pergamon Press, 532 pp.

Mattos, I. & J.R.M. Mermudes 2013. Synopsis of *Paxillus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Passalidae): distributional records and descriptions of four new species from Brazil. **Zootaxa** 3652 (3): 327–342.

Mattos, I. & J.R.M. Mermudes 2016. First survey of the Passalidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) species from Reserva Ecologica de Guapiacu (REGUA), Cachoeiras de Macacu, RJ, Brazil. **Check List** 12(3): 1893.

Mattos, I. & J.R.M. Mermudes 2018. A new species of *Passalus* (*Passalus*) from Atlantic Rainforest, with a key and checklist for the Brazilian *Petrejus* group (Coleoptera, Passalidae). **Journal of Natural History** 52(37-38): 2351–2367.

Mazur, S. 1984. A world catalogue of Histeridae. **Polskie Pismo Entomologiczne** 54(3-4): 1–379.

Mazur, S. 1997. A world catalogue of Histeridae. **Genus** (suppl.): 1–373.

McDermott, F.A. 1964. The Taxonomy of the Lampyridae. **Transactions of the American Entomological Society** 90: 1–72.

McDermott, F.A. 1966. Lampyridae. **Coleopterorum Catalogus Supplementa** 9, 1–149.

McElrath, T.C; O.F. Boyd & J.V. McHugh 2016. MonotomidGen – A matrix-based interactive key to the New World genera of Monotomidae (Coleoptera, Cucujoidea). **ZooKeys** 634: 47–55.

McHugh, J.V. 1993. A revision of the *Eurysphindus* LeConte and a review of sphindid classification and phylogeny. **Systematics Entomology** 18(1): 57– 92.

McKenna D.D., A.S. Sequeira, A.E. Marvaldi & B.D. Farrell 2009. Temporal lags and overlap in the diversification of weevils and flowering plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 10617: 7083–7088.

McKenna, D.D. & B.D. Farrell 2009. Beetles (Coleoptera) pp. 278-289. *In:* S.B. Hedges & S. Kumar (eds). **The Timetree of Life**. University Press, Oxford, 576 pp.

McKenna, D.D.; A.L. Wild; K. Kanda *et al.* 2015. The beetle of life reveals that Coleoptera survived end Permian mass extinction to diversity during the Cretaceous terrestrial revolution. **Systematic Entomology** 40(4): 835–880.

McKenna, D.D.; S. Shin; D. Ahrens *et al.* 2019. The evolution and genomic basis of beetle diversity. **Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America** 116(49): 24729–24737.

Mermudes, J.R.M. 2003. *Unanthribus*, um novo gênero Neotropical de Ptychoderini Jekel, 1855 (Coleoptera, Anthribidae, Anthribinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 47(2): 239–244.

Mermudes, J.R.M. 2004. Sinopse do gênero *Parexillis* Jordan 513. **Revista Brasileira de Entomologia** 48(4): 513–518.

Mermudes, J.R.M. 2005. Análise cladística e biogeografia dos gêneros *Tribotropis* e *Hypselotropis*. **Revista Brasileira de Entomologia** 49(4): 465–511.

Mermudes, J.R.M. 2006. A new species of *Dicordylus* Lacordaire, 1863 from Brazil (Coleoptera, Belidae, Pachyurinae, Agnesiotidini), with a new record of *D. serranus* Vanin 1976 for Brazil. **Papéis Avulsos Zoologia** 46(8):73–75.

Mermudes, J.R.M. & J.S.R. Mourão 2010. Description of two new species of *Hypselotropis* Jekel with a revised key and phylogenetic reanalysis of the genus (Coleoptera, Anthribidae, Anthribinae). **Zootaxa** 2575:49–62.

Migliore, L.J.; G. Biffi & G. Curletti 2020a. A revision of Cylindromorphoidina: comparative morphology, genera reassessment and description of new species (Coleoptera, Buprestidae, Agrilinae). **Insect Systematics & Evolution** 2020: [1–41].

Migliore, L.J.; S.A. Casari & G. Paiola 2020b. Morphology of the adult and immatures of a striking new species of leaf-mining *Brachys* Dejean from Brazil (Buprestidae, Agrilinae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 60(Special Issue): 1–11, e202060(s.i.).32.

Miller, K.B. 2001. Revision of the Genus *Agaporomorphus* Zimmermann (Coleoptera: Dytiscidae). **Entomological Society of America** 94(4): 520-529.

Miller, K.B.; J. Bergsten & M.F. Whitting 2007. Phylogeny and classification of diving beetles in the tribe Cybistrini (Coleoptera, Dytiscidae, Dytiscinae). **Zoologica Scripta** 36(1): 41–59.

Miller, K.B. 2009. On the systematics of Noteridae (Coleoptera: Adephaga: Hydradephaga): Phylogeny, description of a new tribe, genus and species, and survey of female genital morphology. **Systematics and Biodiversity** 7(2): 191–214.

Miller, K.B. 2010. On the systematics of Noteridae (Coleoptera: Adephaga: Hydradephaga): Phylogeny, description of a new tribe, genus and species, and survey of female genital morphology. **Systematics and Biodiversity** 7(2): 191–214.

Miller, K.B. 2016. Revision of the Neotropical diving beetle genus *Hydrodessus* J. Balfour-Browne, 1953 (Coleoptera, Dytiscidae, Hydroporinae, Bidessini). **ZooKeys** 580: 45–124.

Miller, K.B. 2017. A review of the Neotropical genus *Bidessodes* Régimbart, 1895 including description of four new species (Coleoptera, Adephaga, Dytiscidae, Hydroporinae, Bidessini). **ZooKeys** 658: 9–38.

Miller, K.B. & J. Bergsten 2014. The phylogeny and classification of predaceous diving beetles, pp. 49–172. *In***:** Yee (ed.). **Ecology, systematics, and the natural history of predaceous diving beetles (Coleoptera, Dytiscidae)**. Springer, 488 pp.

Mizota, K. 2001. Additional records on dermatitis caused by three oedemerid species (Coleoptera, Oedemeridae). **Medical Entomology and Zoology** 52(1): 63-66.

Mizunuma, T. & S. Nagai 1994. **The lucanid beetles of the world**. Mushi-Sha (Iconographic Series of Insecta 1). Nakano, 337 pp., 156 pls.

Moldenke, A.R. 1981. A generic reclassification of the New World Clytrinae (Coleoptera, Chrysomelidae) with a description of new species. **Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey** 29-30: 75–116.

Monné, M.A. 1993. **Catalogue of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Western Hemisphere. Part I. Subfamily Cerambycinae: Tribes Erlandiini, Smodicini, Oemini, Methiini, Xystrocerini, Dodecosini, Opsimini, Achrysonini and Pleiarthocerini**. São Paulo, Sociedade Brasileira de Entomologia, II + 76 pp.

Monné, M.A. 1995. **Catalogue of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Western Hemisphere. Part XXII. Subfamily Prioninae**. São Paulo, Sociedade Brasileira de Entomologia, 115 pp.

Monné, M.A. 2001. Catalogue of the Neotropical Cerambycidae (Coleoptera) with known host plant - part I: subfamily Cerambycinae, tribes Achrysonini to Elaphidiini. **Publicações Avulsas do Museu Nacional** 88: 3–108.

Monné, M.A. 2004. Catalogue of the Neotropical Cerambycidae (Coleoptera) with known host plant - part VI: host plant index. **Publicações Avulsas do Museu Nacional** 100: 3–9.

Monné, M.A. 2005a. Catalogue of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Neotropical region. Part I. Subfamily Cerambycinae. **Zootaxa** 946: 3–765.

Monné, M.A. 2005b. Catalogue of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Neotropical region. Part II. Subfamily Lamiinae. **Zootaxa** 1023: 3–759.

Monné, M.A. 2006. Catalogue of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Neotropical region. Part III. Subfamilies Parandrinae, Prioninae, Anoplodermatinae, Aseminae, Spondylidinae, Lepturinae, Oxypeltinae, and addenda to the Cerambycinae and Lamiinae. **Zootaxa** 1212: 3–244.

Monné, M.A. & U.R. Martins 1992. Eburiini (Coleoptera, Cerambycidae): chave para os gêneros, chave para as espécies de *Cupanoscelis* Gounelle, 1909, novas sinonímias e descrição de novos táxons. **Revista Brasileira de Entomologia** 36(2): 263–275.

Monné, M.L.; M.A. Monné & Q. Wang 2017. General morphology, classification and biology of Cerambycidae, pp. 1-70. *In*: Q. Wang (ed.). **Cerambycidae of the World. Biology and Management**. Boca Raton, London, New York, CRC Press, Taylor & Francis Group, 628 pp.

Monrós, F. 1947. Revisión de los Megalopodidae Argentinos (Col. Chrysomeloidea). **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina** 13: 150–217.

Monrós, F. 1953. Aulacoscelinae, eine neue Chrysomeliden-Unterfamilie, mit Beschreibung einer neuen bolivianischen Gattung (Col.). **Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey** 4: 19–25.

Monrós, F. 1956. Sur le genre *Megamerus* Macleay (Col., Chrysomelidae). **Revue française d'entomologie** 23: 104–115.

Morrone, J.J. 1996. Clave ilustrada para la identificacion de las famílias sudamericanas de gorgojos (Coleoptera, Curculionoidea). **Revista Chilena de Entomologia** 23: 59–63.

Morrone, J.J. 1999/2000. The species of Entiminae (Coleoptera, Curculionidae) ranged in America south of United States. **Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (ser.Zool.)** 70(2): 99–168.

Mroczkowiski, M. 1968. Distribution of Dermestidae (Coleoptera) of the world with a catalogue of all known species. **Annales Zoologici** 26: 15–191.

Muona, J. 1993. Review of the phylogeny, classification and biology of the family Eucnemidae (Coleoptera). **Entomologica Scandinavica** (Supplement) 44: 1–133.

Muona, J. 1995. The phylogeny of Elateroidea (Coleoptera), or which tree is best today? **Cladistics** 11: 317–341.

Muona, J. 2019. Throscidae (Coleoptera) relationships, with descriptions of new fossil genera and species. **Zootaxa** 4576(3): 521–543.

Muona, J. & M. Teräväinen 2020. A Re-evaluation of the Eucnemidae larval characters (Coleoptera). **Papéis Avulsos de Zoologia** 60 (Special Issue): 1–13, e202060(s.i.).28.

Nascimento, E.A. 2013. The current status of knowledge on Lycidae Laporte, 1836 from Brazil (Insecta: Coleoptera). **Check List** 9(2): 323–328.

Nascimento, E.A. & M. Bocáková 2010a. A new genus of net-winged beetles from Neotropical region (Coleoptera, Lycidae). **Annales de la Societé entomologique de France** 46(3-4): 449–452.

Nascimento, E.A. & M. Bocáková 2010b. Review of Neotropical genus *Cartagonum* (Coleoptera, Lycidae). **Canadian Entomologist** 142(2): 120–127.

Nascimento, E.A. & M. Bocáková 2012. A new species of *Picomicrolycus* (Coleoptera, Lycidae), first record from south America and key to species. **Annales Zoologici (Warszawa)** 62(2): 267–271.

Nascimento, E.A. & M. Bocáková 2017. A revision of the Neotropical genus *Eurrhacus* (Coleoptera, Lycidae). **Annales Zoologici (Warszawa)** 67(4): 689–697.

Nears, E.H.; F.E.L. Nascimento & S.A. Casari 2019. Onciderini Thomson, 1860 (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae) types of the Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo (MZSP), with a brief history of the Coleoptera collection. **Insecta Mundi** 0715: 1–27.

Newton, A.F. Jr. 1998. Phylogeny and evolution of subterranean and endogean Cholevidae (=Leiodidae Cholevinae), pp. 41–178. *In*: S.B., Peck (ed,). Proceedings of a symposium (30 August, 1996)

Newton, A.F. 2020. Potential phylogenetic significance of the number of functional abdominal spiracles in beetle pupae, with focus on Staphylinoidea (Coleoptera). **Papéis Avulsos De Zoologia**, 60(Special Issue), e202060(s.i.).36.

Newton, A.F. Jr. & D.S. Chandler 2006/2007. World catalog of the species of Tyrini (Hlavac & Chandler, 2005): additions, corrections and a new name (Coleoptera, Staphylinidae, Pselaphinae). **Folia Heyrovskyana** 14(3): 113–116.

Newton, A.F.; M.K. Thayer; J.S. Ashe & D.S. Schandler 2001. 22. Staphylinidae Latreille, 1802, pp. 272–418. *In*: Arnett & Thomas (ed.). American Beetles. Archostemata, Adephaga, Polyphaga: Staphylinifornia. vol. 1. CRC Press LLC, 443 pp.

Nilsson, A.N. 2001. Dytiscidae (Coleoptera). **World Catalogue of Insects** 3: 1–395.

Nilsson, A.N. 2003. World catalogue of Dytiscidae (Coleoptera)-corrections and additions, I (Coleoptera: Dytiscidae). **Koleopterologische Rundschau** 73: 65–74.

Nilsson, A.N. 2004. World catalogue of Dytiscidae (Coleoptera)-corrections and additions, 2 (Coleoptera: Dytiscidae). **Koleopterologische Rundschau** 74: 157–174.

Oberprieler RG, A.E. Marvaldi & R.S. Anderson 2007. Weevils, weevils, weevils everywhere. **Zootaxa** 1668:491–520.

Oberprieler, R.G., R.S. Anderson & A.E. Marvaldi. 2014a. 3 Curculionoidae Latreille, 1802: Introduction, Phylogeny. p. 285–300. In: R.A.B. Leschen & R.G. Beutel (eds.). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Volume 3: Morphology and systematics (Phytophaga)**. Walter de Gruyter, Berlin, XI + 675 p.

Oberprieler, R.G., R. Caldara & J. Skuhrovec. 2014b. 3.7.2. Bagoini Thomson, 1859; Gonipterini Lacordaire, 1863; Hyperini Marseul, 1863, p. 452–476. In: R.A.B. Leschen & R.G. Beutel (eds.). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Volume 3: Morphology and systematics (Phytophaga)**. Walter de Gruyter, Berlin, XI + 675 p.

O'Brien, C.W. & G.J. Wibmer 1981. An annotated bibliography of keys to Latin America weevils, Curculionidae *sensu lato* (Coleoptera: Curculionoidea). **Southwestern Entomologist** (suppl.) 2: 1–58.

Ocampo, F.C. 2005. A new species of the neotropical genus *Daimothoracodes* Petrovitz (Coleoptera: Scarabaeoidea: Hybosoridae). **Zootaxa** 1048: 45–51.

Ocampo, F.C. 2006. Phylogenetic analysis of the Anaidini based on morphological data and revision of the New World tribe Anaidini. **Bulletin of the University of Nebraska State Museum** 19:13–177.

Ocampo, F.C. 2010. A new species of the South American genus *Metachaetodus* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Hybosoridae: Hybosorinae). **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina** 69(3–4): 201–207.

Ocampo, F.C. & M.L. Jameson 2005. **Hybosoridae Erichson 1847. Hybosorid scarab beetles.** <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Hybosoridae/Hybosoridae-Overview/HybosoridaeO.html>

Ocampo, F.C. & J. Mondaca 2012. Revision of the scarab subfamily Aclopinae Blanchard (Coleoptera: Scarabaeidae) in Argentina and Chile. **Zootaxa** 3409: 1–29.

Ohaus, F. 1909. Bericht über eine entomologische Studienreise in Südamerika. **Stettiner Entomologische Zeitung** 70: 3–139.

O´Keefe, S.T. 2002. Revision of the Neotropical genus *Leptochromus* Motschulsky (Coleoptera: Scydmaenidae). **Systematic Entomology** 27(2): 211–234.

Oliva, A. 1996. The genus *Hydrochus* Leach (Coleoptera; Hydrophiloidea; Hydrochidae) in South America, with special reference to Argentina. **Bulletin et annales de la Société royale belge d'entomologie** 132(3): 301–341.

Opitz, W. 1997. Classification, natural history and evolution of Epiphloeinae (Coleoptera, Cleridae). Part I. The genera of Epiphloeinae. **Insecta Mundi** 11(1): 51–96.

Opitz, W. 2004. Classification, natural history and evolution of the Epiphloeinae (Coleoptera, Cleridae). Part II. The genera *Chaetophloeus* Opitz and *Plocamocera* Spinola. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 280: 1–82.

Opitz, W. 2005. Classification, natural history and evolution of the genus *Aphelocerus* Kirsch (Coleoptera: Cleridae: Clerinae). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 293: 6–128.

Opitz, W. 2006. Classification, natural history and evolution of the Epiphloeinae (Coleoptera, Cleridae). Part III. The genera *Parvochaetus* n. gen., *Amboakis* n. gen. and *Ellipotoma* Spinola. **Insecta Mundi** 20(3-4): 97–163.

Opitz, W. 2010. Classification, evolution, and subfamily composition of the Cleridae, and generic content and key of the subfamilies (Coleoptera: Cleroidea). **Entomologica Basiliensia et Collectionis Frey** 32: 31–128.

Opitz, W. 2011. Classification, natural history, and evolution of Epiphloeinae (Coleoptera, Cleridae) Part IX. The genus *Megaphloeus* Opitz, 2010. **Entomologica Basiliensia et Collectionis Frey** 33: 63–132.

Opitz, W. 2013. Revision of the New World genus *Neorthopleura* Barr (Coleoptera: Cleridae). **Annales de la Société entomologique de France** 49(1): 1–35.

Opitz, W. 2015a. Classification, Natural History, and Evolution of the Enopliinae Gistel (Coleoptera: Cleridae). Part IV. The New World genus *Pyticara* Spinola. **Linzer Biologische Beitraege** 47(1): 711–730.

Opitz, W. 2015b. Systematics of the checkered beetle subfamily Platynopterinae Spinola (Coleoptera: Cleridae). **Linzer Biologische Beitraege** 47(2):1513–1572.

Opitz, W. 2016. Classification, Natural History, and Evolution of Tarsosteninae (Coleoptera: Cleroidea: Cleridae). Part III. Taxonomy of the New World Genera *Ardearsus* Opitz, new genus, *Abiliella* Peracchi, *Ochracea* Opitz, new genus, and *Somaovalis* Opitz, new genus. **Coleopterists Bulletin** 70(1): 153–167.

Orsetti, A. & C. Lopes-Andrade 2016. A new species of *Pelecium* Kirby (Coleoptera: Carabidae: Peleciini) from the Atlantic Forest biome, Brazil. **Zootaxa** 4179(1): 123–127.

Pacheco, F.M. 1964. **Sistemática, filogenia y distribución de los Heterocéridos de América (Coleoptera: Heteroceridae).** Monografias del Colégio de Post-Graduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo 1: 1–155.

Pakaluk, J. & S.A. Ślipiński 1990. Review of Eupsilobiinae (Coleoptera: Endomychidae) with descriptions of new genera and species from South America. **Revue suisse de Zoologie** 97(3): 705–728.

Pakaluk, J. & S.A. Ślipiński 1993. A new genus and two new species of Neotropical Rhizophagidae (Coleoptera) from *Trigona* (Hymenoptera: Apidae) nests, with a review of rhizophagid biology. **Coleopterists Bulletin** 47(4): 349–358.

Passos, M.I.S.; V. Manzo & C.A. Maier 2018. Chapter 15.6 - Families Dryopidae, Elmidae, and Psephenidae, pp. 583–598. *In:* N. Hamada; J.H. Thorp & D.C. Rogers (eds). **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (4th ed.). Vol. 3: Keys to Neotropical Hexapoda**. San Diego, Academic Press, 836 pp.

Passos, M.I.S.; J.L. Nessimian & N. Ferreira-Jr. 2007. Chaves para identificação dos gêneros de Elmidae (Coleoptera) ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** 51(1): 42–53.

Paulian, R. 1982. Révision des cératocanthides (Coleoptera Scarabaeoidea) d'Amérique du Sud. **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle** (Série A Zool.) 124: 1–110.

Paulsen, M.P. 2016. Two new species of South American Glaresidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). **Zootaxa** 4154 (5): 595–600.

Paulsen, M.P. & B.C. Ratcliffe 2005. **Lucanidae (Leach 1815). Stag beetles.** <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Lucanidae/Lucanidae-Overview/LucanidaeO.html>

Peacock, E.R. 1987. A review of Rhadalinae (=Aplocneminae) (Coleoptera: Melyridae). **Bulletin of the British Museum (Natural History) (Ent. Ser.)** 56: 129–170.

Peck, S.B. & R.S. Anderson 1985. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). **Quaestiones entomologicae** 21: 247–317.

Peck, S.B. & J. Cook 2003. Neotropical species of *Dietta* (Coleoptera: Leiodidae: Leiodinae: Estadiini). **Canadian Entomologist** 135(6): 775–810.

Peck, S.B.; P. Gnaspini & A.F. Newton 2020. Updated catalog and generic keys of the Leiodidae (Insecta: Coleoptera) of the Neotropical region ("Latin America": Mexico, the West Indies, and Central and South America). **Zootaxa** 4741(1): 1–114.

Pederzani, F. 1995. Keys to the identification of the genera and subgenera of adult Dytiscidae (sensu lato) of the world. (Coleoptera Dytiscidae). **Atti della Accademia Roveretana degli Agiati Serie 7 B Classe di Scienze Matematiche Fisiche e Naturali** 4B: 5–83.

Pelsue, F.W.Jr. & C.W. O'Brien 2011. A redefinition of the Curculionini of the world, with a key to subtribes and genera, and two new genera: *Pseudoculio* and *Megaoculis* (Coleoptera: Curculionidae: Curculioninae). **Zootaxa** 3102: 27–49.

Pereira, P.R.V.S. & L.M. Almeida 2001. Chaves para a identificação dos principais Coleoptera (Insecta) associados com produtos armazenados. **Revista Brasileira de Zoologia** 18(1): 271–283.

Perkins, P.D. 2012. A revision of *Epimetopus* Lacordaire, the New World hooded shore beetles (Coleoptera: Epimetopidae). **Zootaxa** 3531: 1–95.

Peris, D.; B. Mähler & J. Kolibáč 2022. Review of the Family Thanerocleridae (Coleoptera: Cleroidea) and the Description of *Thanerosus* gen. nov. from Cretaceous Amber Using Micro-CT Scanning. **Insects** 13(2): 438.

Pinto, J.D. & M.A. Bologna 1999. The New World genera of Meloidae (Coleoptera): a key and synopsis. **Journal of Natural History** 33: 569–620.

Polizei, T.T.S. & M.V.L. Barclay 2018. The genus *Hintonelmis* (Coleoptera: Elmidae: Elminae), new species and records. **Journal of Natural History** 52(45–46): 2949–2959.

Polizei, T.T.S. & A.S. Fernandes 2020. The Neotropical genus *Portelmis* Sanderson, 1953 (Coleoptera: Elmidae): three new species, new records and updated key. **Zootaxa** 4810 (3): 452–467.

Polizei, T.T.S.; A.S. Fernandes & N. Hamada 2022. "Out of the Shield": the Discovery of *Platyparnus* Shepard and Barr, 2018 (Coleoptera: Dryopidae) in Brazil with New Species. **Neotropical Entomology** 51: 256–269.

Pollock, D.A. 1999. Review of the New World Hemipeplinae (Coleoptera: Mycteridae) with descriptions of new species. **Entomologica Scandinavica** 30: 47–73.

Pollock, D.A. 2006. *Brasilaccoderus*, a new genus of Eurypinae (Coleoptera: Mycteridae) form Brazil. **Zootaxa** 1368: 41–48.

Pollock, D.A. 2016. Revision of *Thisiomorphus* Pic (Coleoptera: Mycteridae: Eurypinae) with descriptions of eleven new species from Central and South America and a key to genera of Neotropical Eurypinae. **Zootaxa** 4093 (3): 301–322.

Pollock, D.A.; S. Ide & C. Costa 2000. Review of the Neotropical genus *Physiomorphus* Pic (Coleoptera: Mycteridae: Lacconotinae), with description of the larva of three species. **Journal of Natural History** 34: 2209–2239.

Ponomarenko, A.G. 1969. The historical development of Archostematan beetles. **Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademiya Nauk SSSR**125: 1–238 [em russo].

Queiroz, F.L.C.A.V.; M. Elgueta & J.R.M. Mermudes 2017. Taxonomy of *Hylotribus* Jekel (Coleoptera: Anthribidae, Anthribinae): new synonymies, combinations and type designations. **Zootaxa** 4227 (2): 173–195.

Queiroz, F.L.C.A.V. & J.R.M. Mermudes 2014. Six new species of *Hylotribus* Jekel, 1860 from Brazil (Coleoptera, Anthribidae, Anthribinae, Discotenini). **Zootaxa** 3814 (2): 242–258.

Ratcliffe, B.C. 2002. Lucanidae, pp. 6–9, vol. 2. *In*: R.H. Arnett Jr.; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. Boca Raton, CRC Press LLC, 861 pp.

Ratcliffe, B.C. 2005a. **Cetoniinae Leach, 1815. Flower chafers.** <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Cetoniinae/Cetoniinae-Overview/CetoniinaeO.html>

Ratcliffe, B.C. 2005b. **Dynastinae MacLeay, 1819. Rhinoceros beetles.** <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Dynastinae/Dynastinae-Overview/DynastinaeO.html>

Ratcliffe, B.C. & M.L. Jameson 2005. **Scarabaeidae (Latreille, 1802). Scarab beetles.** <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Scarabaeidae-pages/Scarabaeidae-Overview/ScarabaeidaeO.html>

Ray, E. 1939. A taxonomic study of neotropical beetles of the family Mordellidae, with descriptions of new species. **Proceedings of the United States National Museum Washington** 87(3075): 271–314.

Reichardt, H. 1973a. A critical study of the suborder Myxophaga, with a taxonomic revision of Brazilian Torridincolidae and Hydroscaphidae (Coleoptera). **Arquivos de Zoologia** 24: 73–162, 8 pls.

Reichardt, H. 1973b. New and little known neotropical Coleoptera. 2. The rediscovery of *Georyssus numeralis* Pic. 1923 (Georyssidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 26(20): 247–251.

Reichardt, H. 1974a. Relationships between Hydroscaphidae and Torridincolidae, based on larvae and pupae, with the description of the immature stages of *Scaphydra angra* (Coleoptera, Myxophaga). **Revista Brasileira de Entomologia** 18: 117–122.

Reichardt, H. 1974b. New and little known Neotropical Coleoptera III. *Syncalypta striata* Pic, 1922, with discussion on *Syncalypta* Stephens, 1830 (Byrrhidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 27 (18): 227–234.

Reichardt, H. 1976. Monograph of the New World Nosodendridae and notes on the Old World forms (Coleoptera). **Papéis Avulsos de Zoologia** 29: 185–219.

Reichardt, H. 1977. A synopsis of the genera of Neotropical Carabidae (Insecta: Coleoptera). **Quaestiones entomologicae** 13: 346–493.

Reichardt, H. & H.E. Hinton 1976. On the new beetles of the family Hydroscaphidae. **Papéis Avulsos de Zoologia** 30: 1–24.

Reichardt, H. & S.A. Vanin 1976. Two new Torridincolidae from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil (Coleoptera, Myxophaga). **Studia Entomologica** 19: 211–218.

Reichardt, H. & S.A. Vanin 1977. The Torridincolidae genus *Ytu* (Coleoptera, Myxophaga). **Papéis Avulsos de Zoologia** 31: 119–140.

Reichardt, H.; S.A. Vanin & P.J. Spangler 1975. New and little known Neotropical Coleoptera 4. Notes on Spercheidae especially *Spercheus fimbriicollis* Bruch. **Papéis Avulsos Zoologia** 29(11): 71–78.

Reid, C.A.M. 1995. A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae *sensu lato* (Chrysomeloidea), pp. 559–631, vol. 1. *In*: J. Pakaluk & S.A. Ślipiński (eds). **Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson.** Muzeum i Instytut Zoologii PAN. Warsaw, pp. i-xii + 1–558.

Reid, C.A.M. 2000. Spilopyrinae Chapuis: a new subfamily in the Chrysomelidae and its systematic placement (Coleoptera). **Invertebrate Taxonomy** 14: 837–862.

Reyes-Castillo, P. 1970. Coleoptera, Passalidae: morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. **Folia Entomológica Mexicana** 20-22: 1–217.

Robertson, J.A.; M. Moulton; F.W. Shockley *et al.* 2015. Phylogeny and classification of Cucujoidea and the recognition of a new superfamily Coccinelloidea (Coleoptera: Cucujiformia). **Systematic Entomology** 40: 745–778.

Rocha, A.A. 1967. Biology and first instar larva of *Epimetopus trogoides* (Col., Hydrophilidae). **Papéis Avulsos Zoologia** 20: 223–228.

Rocha, A.A. 1969. Sobre o gênero *Epimetopus* (Col., Hydrophilidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 22: 175–189.

Rodríguez-Mirón, G.M. 2018. Checklist of the family Megalopodidae Latreille (Coleoptera: Chrysomeloidea); a synthesis of its diversity and distribution. **Zootaxa** 4434(2): 265–302.

Rodríguez-Mirón, G.M. & S. López-Pérez 2019. A new reticulated beetle (Coleoptera: Cupedidae) from Mexico with a catalogue of Cupedidae species of the world. **Zootaxa** 4567(1): 147–160.

Rosa, S.P. 2014. Phylogenetic analysis and taxonomic revision of Physodactylinae (Coleoptera, Elateridae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 54(18): 217–292.

Rosa, S.P.; C. Costa; K. Kramp & R. Kundrata 2020a. Hidden diversity in the Brazilian Atlantic rainforest: the discovery of Jurasaidae, a new beetle family (Coleoptera, Elateroidea) with neotenic females. **Scientific Reports** 10: 1544; 10.1038/s41598-020-58416-6

Rosa, S.P.; C. Costa; K. Kramp & R. Kundrata 2020b. Author Correction: Hidden diversity in the Brazilian Atlantic rainforest: the discovery of Jurasaidae, a new beetle family (Coleoptera, Elateroidea) with neotenic females. **Scientific Reports** 10: 3769.

Roza, A.S. 2021. *Jurasai ypauoca* sp. nov., the sixth species of Jurasaidae, with a key to species of the genus (Coleoptera: Elateroidea). **Studies on Neotropical Fauna and Environment; 10.1080/01650521.2021.1968755**

Roza, A.S.; R. Constantin & J.R.M. Mermudes 2019. *Pseudotelegeusis meloi* sp. nov., the first Telegeusinae from Peru (Coleoptera: Omethidae, Telegeusinae). **European Journal of Taxonomy** 553: 1–13.

Roza, A. & J.R.M. Mermudes 2020. A new genus of railroad-worm beetles from the Atlantic Rainforest from Brazil (Coleoptera: Phengodidae, Mastinocerinae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 60(Special Issue): 1–12, e202060(s.i.).10.

Sampaio, B.H.L. & N. Ferreira Jr. 2014. A new species of *Iapir* Py-Daniel, Fonseca & Barbosa (Coleoptera: Myxophaga: Torridincolidae) from Brazil with key to species of the genus. **Zootaxa** 3753(2): 196–200.

Sampaio, B.H.L. & N. Ferreira-Jr. 2018. Five new species of *Ytu* Reichardt (Coleoptera: Myxophaga: Torridincolidae) and new records from Brazil. **Zootaxa** 4402(3): 508–524.

Sampaio, B.H.L. & A.E.Z. Short 2018. Chapter 15.1 - Families Hydroscaphidae and Torridincolidae, pp. 519–525. *In:* N. Hamada; J.H. Thorp & D.C. Rogers (eds). **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (4th ed.). Vol. 3: Keys to Neotropical Hexapoda**. Academic Press, San Diego, 836 pp.

Santiago-Blay, J.A. 2004. Description of seven new species of *Janbechynea* (Orsodacnidae or Chrysomelidae, sensu lato) from Mexico: Availability of new names and corrections. **Entomologica News** 115 (2):108–112.

Santos-Silva, A. & U.R. Martins 2004. Notas e descrições em Disteniinae (Coleoptera, Cerambycidae). **Revista Brasileira de Zoologia** 21(1): 145–152.

Santos-Silva, A. & U.R. Martins 2010. Subfamília Parandrinae - Tribo Parandrini, pp. 5-79. *In*: U.R. Martins (org.). **Cerambycidae sul-americanos (Coleoptera).** vol. 11. Curitiba, Sociedade Brasileira de Entomologia.

Santos-Silva, A.; E.H. Nearns & I.P. Swift 2016. Revision of the American species of the genus *Prionus* Geoffroy, 1762 (Coleoptera, Cerambycidae, Prioninae, Prionini). **Zootaxa** 4134(1): 1–103.

Schedl, K.E. 1972. **Monographie der Familie Platypodidae, Coleopt.** Verlag Dr. W. Jung, N. V. Den Haag, pp. i-vi, 1–322.

Scholtz, C.H. 1990. Revision of the Trogidae of South America (Coleoptera: Scarabaeoidea). **Journal of Natural History** 24: 1391–1456.

Scholtz, C.H.; D.J. Browne & J. Kukalová-Peck 1994. Glaresidae, archaeopteryx of the Scarabaeoidea (Coleoptera). **Systematic Entomology** 19: 259–277.

Schuster, J.C. 2002. Passalidae Leach 1815, pp. 12–14, vol. 2. *In*: R.H. Arnett Jr.; M.C. Thomas; P.E. Skelley & J.H. Frank (eds). **American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea**. Boca Raton, CRC Press LLC, 861 pp.

Schuster, J.C. 2005. Passalidae Leach, 1815. Bess beetles. <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Passalidae/Passalidae-Overview/PassalidaeO.html>.

Schuster, J.C. & L.B. Schuster 1985. Social behavior in passalid beetles (Coleoptera: Passalidae): cooperative brood care. **Florida Entomologist** 68(2): 266–273.

Scivittaro, A. 1975. Revisão dos Taphroderinae Neotropicais (Coleoptera, Brenthidae). **Studia Entomologica** 18: 433–554.

Segura, M.O.; M.I.S Passos; A.A. Fonseca-Gessner & C.G. Froehlich 2013. Elmidae Curtis, 1830 (Coleoptera, Polyphaga, Byrrhoidea) of the Neotropical region. **Zootaxa** 3731 (1): 1–057.

Segura, M.O.; F. Valente-Neto & A.A. Fonseca-Gessner 2012. Checklist of the Elmidae (Coleoptera: Byrrhoidea) of Brazil. **Zootaxa** 3260: 1–18.

Sekerka, L. 2016. Taxonomic and nomenclatural changes in Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae** 56(1): 275–344.

Selander, R.B. & T.M. Selander 1992/1993. A new species and new records of *Tetraonyx* from Argentina (Coleoptera, Meloidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** 65(4): 357–368.

Selander, R.B. 1966. A classification of the genera and higher taxa of Meloid subfamily Eleticinae (Coleoptera). **Canadian Entomology** 98: 449–481.

Sen Gupta, T. & R.A. Crowson 1971. A review of classification of the family Languriidae (Coleoptera: Clavicornia) and the place of Languriidae in the natural system of Clavicornia. **Memoirs of the Zoological Survey of India** 15: 1–42.

Sen Gupta, T. & R.A. Crowson 1973. A review of the classification of Cerylonidae (Coleoptera, Clavicornia). **Transaction of the Royal Entomological Society of London** 124: 365–446.

Sen Gupta, T. & R.A. Crowson 1979. The coleopteran family Sphindidae. **Entomologist's Monthly Magazine** 113: 177–191.

Sen Gupta, T. 1988. Review of the genera of the family Rhizophagidae (Clavicornia: Coleoptera) of the world. **Memoirs of the Zoological Survey of India** 17(1): 1–58, plates I–XXIV.

Sforzi, A. & L. Bartolozzi 2004. Brentidae of the World (Coleoptera, Curculionidae). **Museo Regionale di Scienze Naturali Monografie** 39: 1–974.

Sforzi, A.; L. Bartolozzi; F. Ciaferoni & F. Zinetti. (s.d.). **Brentidae of the World. A database of all the species described in Brentidae family (Insecta: Coleoptera).** <https://www.catalogueoflife.org/data/dataset/1161>.

Shepard, W.D. & C.B. Barr 2014. *Neoeubria inbionis* Shepard & Barr, a new genus and new species of Neotropical water penny beetle (Coleoptera: Psephenidae: Eubriinae) with a key to the adult Eubriinae of the Neotropic Zone. **Zootaxa** 3811(4): 553–568.

Shin S., D.J. Clarke, A.R. Lemmon, E.M. Lemmon, A.L. Aitken, S. Haddad, B.D. Farrell, A.E. Marvaldi, R.G. Oberprieler & D.D. McKenna 2018. Phylogenomic Data Yield New and Robust Insights into the Phylogeny and Evolution of Weevils. **Molecular Biology and Evolution** 35(4): 823–836.

Short, A.E.Z.; M. García & J.C. Girón 2017. Revision of the Neotropical water scavenger beetle genus *Globulosis* Garcia, 2001 (Coleoptera: Hydrophilidae: Acidocerinae). **Zootaxa** 4232 (2): 271–281.

Short, A.E.Z. & J.C. Girón 2018. Review of the *Helochares* (*Hydrobaticus*) MacLeay of the New World (Coleoptera: Hydrophilidae: Acidocerinae). **Zootaxa** 4407 (1): 029-050.

Short, A.E.Z.; L.J. Joly; M. García; A.L. Wild; D.D. Bloom & D.R. Maddison 2015. Molecular phylogeny of the Hydroscaphidae (Coleoptera: Myxophaga) with description of a remarkable new lineage from the Guiana Shield. **Systematic Entomology** 40: 214–229.

Sikes, D.S.; R.B. Madge & A.F. Newton 2002. A catalog of the Nocrophorinae (Coleoptera Silphidae) of the world. **Zootaxa** 65: 1–304.

Silveira, L.F.L.; G. Khattar; S. Vaz; V.A. Wilson *et al.* 2020. Natural History of the fireflies of the Serra dos Órgãos mountain range (Brazil: Rio de Janeiro) – one of the 'hottest' firefly spots on Earth, with a key to genera (Coleoptera: Lampyridae). **Journal of Natural History** 54(5-6): 275–308.

Silveira, L.F.L. & J.R.M. Mermudes 2014a. Systematics review of the firefly genus *Amydetes* Illiger, 1807 (Coleoptera, Lampyridae) with description of 13 new species. **Zootaxa** 3765 (3): 201–248.

Silveira, L.F.L. & J.R.M. Mermudes 2014b. *Ybytyramoan*, a new genus of fireflies (Coleoptera, Lampyridae, Lampyrinae, Photinini) endemic to the Brazilian Atlantic Rainforest, with description of the three new species. **Zootaxa** 3835 (3): 325–337.

Silveira, L.F.L.; J.R.M. Mermudes & M. Bocakova 2016. Systematics review of the firefly genus *Scissicauda* (Coleoptera, Lampyridae, Amyfetinae) from Brazil. **ZooKeys** 558: 55–75.

Simões, M.V.P. 2014. Taxonomic revision of the genus *Paranota* Monrós and Viana, 1949 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Dorynotini). **Coleopterists Bulletin** 68(4): 631–655.

Simões, M.V.P. & L. Sekerka 2015. Review of the Neotropical leaf beetle subgenus *Dorynota* s-str. Chevrolat (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Dorynotini). **Coleopterists Bulletin** 69(2): 231–254.

Skalicky, S. 2017. New faunistic records of Heteroceridae, mainly from Brazil, with description of a new species of *Heterocerus* Fabricius, 1792 (Coleoptera: Heteroceridae). **Koleopterologische Rundschau** 87: 275–281.

Skelley, P.E. 2008. Aphodiinae Leach, 1815. "Small dung beetles". <http://unsm-ento.unl.edu/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Aphodiinae/Aphodiinae-Overview/AphodiinaeO.html>.

Ślipiński, S.A. 1983. Silvanidae. **Klucze do Oznaczania Owadow Polski** 19(57) (supl. 130): 1–15.

Ślipiński, S.A. 1984. Notes on the Lapethini with a revision of the world *Lapethus* Casey (Coleoptera, Cerylonidae), including descriptions of related genera. **Polskie Pismo Entomologiczne** 54(1): 3–104.

Ślipiński, S.A. 1987. A review of the Passandridae of the world (Coleoptera, Cucujoidea). I. Genus *Passandra* Dalman. **Annali del Museo Civico do Storia Naturale "Giacomo Doria"** 86: 553–603.

Ślipiński, S.A. 1989. A review of the Passandridae (Coleoptera, Cucujoidea) of the world. II. Genus *Catogenus* Westwood. **Polskie Pismo Entomologiczne** 59: 85–129.

Ślipiński, S.A. 1990. A monograph of the world Cerylonidae (Coleoptera: Cucujoidea) Part I – Introduction and higher classification. **Annali del Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria"** 33: 1–273.

Ślipiński, S.A. 1992. Larinotinae – a new subfamily of Trogossitidae (Coleoptera) with notes on the constitution of Trogossitidae and related families of Cleroidea. **Revue suisse de Zoologie** 99(2): 439–463.

Ślipiński, S.A.; R.A.B. Leschen & J.F. Lawrence 2011. Order Coleoptera Linnaeus, 1758. Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness. **Zootaxa** 3148: 203–208.

Ślipiński, S.A. & S. Mazur 1999. *Epuraeosoma*, a new genus of Histerinae and phylogeny of the family Histeridae (Coleoptera, Histeroidea). **Annales Zoologici (Warszawa)** 49(3): 209–230.

Ślipiński, S.A.; R.D. Pope & R.J. Aldridge 1989. A review of the world Bothriderini (Coleoptera: Bothrideridae). **Polskie Pismo Entomologiczne** 59: 131–202.

Ślipiński, A. & W. Tomaszewska 2010. Revision of the family Cavognathidae (Coleoptera: Cucujoidea). **Australian Journal of Entomology** 49: 256–267.

Smetana, A. 1975. Revision of the New World genera of the tribe Omicrini trib. nov. of the Hydrophilid subfamily Sphaeridiini (Coleoptera). **Studies on the Neotropical Fauna and Environment** 10: 153–182.

Smith, S.M. 2017. *Dinoxyleborus* Smith, a new genus of Neotropical xyleborine ambrosia beetle (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae). **Zootaxa** 4303 (1): 131–139.

Smith, S.M. & A.I. Cognato 2010. A taxonomic revision of *Camptocerus* Dejean (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). **Insecta Mundi** 0148: 1–88.

Smith, S.M. & A.I. Cognato 2016. A Revision of *Coptonotus* Chapuis, 1869 (Coleoptera: Curculionidae: Coptonotinae) with Notes on Its Biology. **Coleopterists Bulletin** 70(3): 409–428.

Sörensson, M. & J.A. Delgado 2019. Unveiling the smallest – systematics, classification and a new subfamily of featherwing beetles based on larval morphology (Coleoptera: Ptiliidae). **Invertebrate Systematics** 33: 757–806.

Souza, D.S.; L. Marinoni; M.L. Monné & J. Gómes-Zurita 2020. Molecular phylogenetic assessment of the tribal classification of Lamiinae (Coleoptera: Cerambycidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 145: 106736.

Spangler, P.J. & S. Santiago 1987. A revision of the Neotropical aquatic beetle genera *Disersus*, *Pseudisersus*, and *Potamophilops* (Coleoptera: Elmidae). **Smithsonian Contributions to Zoology** 446: 1–39.

Spangler, P.J. 1990. A revision of the Neotropical aquatic beetle genus *Stegoelmis* (Coleoptera: Elmidae). **Smithsonian Contributions to Zoology** 502: 1–52.

Spangler, P.J.; C.L. Staines; P.M. Spangler & S.L. Staines 2002. A checklist of the Limnichidae and the Lutrochidae (Coleoptera) of the world. **Insecta Mundi** 15(3): 151–165.

Steiner, W.E.Jr. 1984. A review of the biology of phalacrid beetles (Coleoptera), pp. 424–445. *In*: Q. Wheeler & M. Blackwell (eds). **Fungus-Insect relationships: perspectives in ecology and evolution**. New York, Columbia University Press.

Staines, C.L. 2002. The New World tribes and genera of hispines (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 104(3): 721–784.

Staines, C.L. 2014. A revision of the genus *Acentroptera* Guérin-Méneville, 1844 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Insecta Mundi** 332: 1–19.

Staines, C. & C. Garcia-Robledo 2014. The genus *Cephaloleia* Chevrolat, 1836 (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). **ZooKeys** 436: 1–355.

Staines, C.L. 2015. Catalog of the Hispines of the World (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). <https://naturalhistory.si.edu/research/entomology/collections-overview/coleoptera/catalog-hispines-world>

Stibick, L.N.L. 1979. Classification of the Elateridae (Coleoptera). Relationships and classification of the subfamilies and tribes. **Pacific Insects** 20(2-3): 145–186.

Stribling, J.B. 1986. Revision of *Anchytarsus* (Coleoptera: Dryopoidea) and a key to the New World genera of Ptilodactylidae. **Annals of the Entomological Society of America** 79: 219–234.

Švácha, P. & J.F. Lawrence. 2014. Vesperidae Mulsant, 1839, p. 16–49. In: R.A.B. Leschen & R.G. Beutel (eds.). **Handbook of Zoology. Coleoptera, Beetles. Volume 3: Morphology and systematics (Phytophaga)**. Walter de Gruyter, Berlin, XI + 675 p.

Švácha, P.; J.J. Wang & S.C. Chen 1997. Larval morphology and biology of *Philus antennatus* and *Heterophilus punc*tulatus, and systematic position of the Philinae (Coleoptera: Cerambycidae and Vesperidae). **Annales de la Société Entomologique de France** (N.S.) 33 (3): 323–369.

Tavakilian, G. & H. Chevillotte s.d. Titan: base de données internationals sur les Cerambycidae ou Longicornes. Versão 3.0 28/dez/2015. <http://titan.gbif.fr/accueil_uk.html>. Acesso: 27/jan/2023.

Teixeira, É.P. 1992. Revisão das espécies Neotropicais do gênero *Bostrichopsis* Lesne, 1898 (Coleoptera, Bostrichidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 36: 607–646.

Thomas, M.C. 2002/2003. Descriptions of four new species of *Cryptolestes* Ganglbauer, with a revised key to the New World species and notes on other species (Coleoptera: Laemophloeidae). **Insecta Mundi** 16(1-3): 147–155.

Thomas, M.C. 2009. A review of the genus *Dysmerus* Casey (Coleoptera: Laemophloeidae). **Insecta Mundi** 74:1–30.

Thomas, M.C. 2014. A review of New World *Laemophloeus* Dejean (Coleoptera: Laemophloeidae): 2. Neotropical species with antennal club of three antennomeres. **Insecta Mundi** 363:1–38.

Thompson, R.T. 1992. Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) with key to major group. **Journal of Natural History** 26(4): 835–891.

Tiemman, D. 1967. Observation on the natural history of the western banded glow worm *Zarhipis integripennis*. **Proceedings of the California Academy of Sciences** 35: 235–264.

Toledo, M.; P.J. Spangler & B. Michael 2010. Taxonomic revision of the Neotropical diving beetles genus *Laccodytes* Regimbart, 1895 (Coleoptera: Dytiscidae). **Zootaxa** 2347: 37–58.

Toledo, M. & M.C. Michat 2015. Description of *Laccomimus gen.n.* and eleven new species from the Neotropical region. (Coleoptera, Dytiscidae, Laccophilinae). **Zootaxa** 3990(3): 301–354.

Tomaszewska, K.W. 2000. Morphology, phylogeny and classification of adult Endomychidae (Coleoptera: Cucujoidea). **Annales Zoologici (Warszawa)** 50(4): 449–558.

Tomaszewska, K.W. 2005. Phylogeny and generic classification of the subfamily Lycoperdininae with a re-analysis of the family Endomychidae (Coleoptera, Cucujoidea). **Annales Zoologici (Warszawa)** 55(supl. 1): 1–172.

Toussaint, E.F.A.; M. Seidel; E. Arriaga-Varela; J. Hájek; D. Král; L. Sekerka; A.E.Z. Short & M. Fikáček 2017. The peril of dating beetles. **Systematic Entomology** 42: 1–10.

Triplehorn, C.A. & N.F. Johnson 2005. Borror and Delong´s Introduction to the study of Insects. Books, cole, Thomson Learning, 864 pp.

Tuxen, S.L. 1970. **Taxonomist's glossary of genitalia in insects**. Munksgaard Copenhagen 359 pp.

Ulysséa, M.A. & F.F. Albertoni 2020. Morphology and biological notes of *Macrosiagon octomaculata* (Gerstaecker) triungulinid and a summary of the knowledge on immature stages of the genus (Ripiphoridae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 60(Special Issue): 1–26, e202060(s.i.).25.

Vanin, S.A. 1976. Taxonomic revision of the South American Belidae. **Arquivos de Zoologia** 28(1): 1–75.

Vanin, S.A. 1983. Revision of *Phaedropus* Schoenherr with notes on the male genitalia of Entimini (Coleoptera, Curculionidae, Leptopiinae). **Coleopterists Bulletin** 37(3): 283–298.

Vanin, S.A. 1986. Systematics, cladistic analysis and geographical distribution of the tribe Erodiscini (Coleoptera, Curculionidae, Otidocephalinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 30(3-4): 427–-670.

Vanin, S.A. 1999. Curculionidae, p. 133–140. In: C.R.F. Brandão & E. Cancello (eds). **Invertebrados terrestres. Vol. V. Biodiversidade no Estado de São Paulo: Síntese do conhecimento no final do século XX.** São Paulo, FAPESP.

Vanin, S.A. 2014. A new species of *Homalocerus* Schoenherr from the Atlantic coast of the State of São Paulo, Brazil (Coleoptera, Belidae, Belinae), with notes on color pattern and on the sclerites of the internal sac. **Revista Brasileira de Entomologia** 58(1): 47–51.

Vanin, S.A. & H. Reichardt 1976. Revision of the genera of Pacholenini, a Neotropical tribe of Hylobiinae (Coleoptera, Curculionidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 29(19): 155–176.

Vanin, S.A. & C. Costa 2001. Description of immature stages of *Claudiella ingens* Reichardt & Vanin, 1976 and comparative notes on other Torridincolidae (Coleoptera, Torridincolidae). **Aquatic Insects** 23 (1): 1–10.

Vanin, S.A. & D.C. Bená 2020. Description of larva and pupa of the weevil *Hybolabus amazonicus* Voss (Attelabidae: Attelabinae), a leaf roller on leaves of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa*). **Papéis Avulsos de Zoologia** 60 (Special Issue): 1–8, e202060(s.i.).03.

Vanin, S.A. & F. Gaiger 2005. A cladistic analysis of the genera of the tribe Entimini (Coleoptera, Curculionidae), with description of the new genus and species from the Amazonian Region. **Zootaxa** 1053: 1–21.

Vanin, S.A. & S. Ide 2002. Classificação comentada de Coleoptera, p 193–205. *In*: C. Costa; S.A. Vanin; J.M. Lobo & A. Melic (eds). **Proyecto de Red**

Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática. Sociedad Entomológica Aragonesa, v. 2, Zaragoza, España. 327 pp.

Vanin, S.A.; C. Costa & N.M. Gianuca 1995. Larvae of Neotropical Coleoptera 21: description of immatures and ecology of *Efflagitatus freudei* Pacheco, 1973 (Dryopoidea, Heteroceridae). **Iheringia, série zoologia** 78: 99–112.

Vanin, S.A.; S. Ide & C. Costa 1997. Larvae of Neotropical Coleoptera. XXVI: Description of immatures and adults of new species of *Onopelmus* Spangler, 1980, with notes on hábitats and rearing (Dryopoidea, Dryopidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 40 (4): 87–103.

Vanin, S.A.; S. Ide; S.A. Casari & C. Costa 1996. Larvae of Neotropical Coleoptera XXIV: *Scraptia triangularis* Champion, description of immatures and redescription of adult (Tenebrionoidea, Scraptiidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 40(1): 89–96.

Vaz, S.; L.F.L. Silveira & S.P. Rosa 2020a. Morphology and life cycle of a new species of *Psilocladus* Blanchard, 1846 (Coleoptera, Lampyridae, Psilocladinae), the first known bromeliad-inhabiting firefly. **Papéis Avulsos de Zoologia** 60(Special Issue): 1–15, e202060(s.i.).24.

Vaz, S.; J.R.M. Mermudes; P.C. Paiva & L.F.L. Silveira 2020b. Systematic review and phylogeny of the firefly genus *Dilychnia* (Lampyridae: Lampyrinae), with notes on geographical range. **Zoological Journal of the Linnean Society** 2020: 1–4.

Vaz-de-Mello, F.Z.; W.D. Edmonds; F. Ocampo& P. Schoolmeesters 2011. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). **Zootaxa** 2854: 1–73.

Vaz-de-Mello, F.Z.; L.G. de O.A. Nunes & V. Costa-Silva 2020. A new species of the genus *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae, Deltochilini) from central Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, 60(special), e202060(s.i.).04.

Vit, S. 1977. Contribution à la connaissance des Eucinetidae (Coleoptera). **Revue suisse de Zoologie** 84(4): 917–935.

Vit, S. 1990. Révision des espèces néotropicales du genre *Eucinetus* Germar (Coleoptera: Eucinetidae). **Naturaliste Canadian** (Révue Écologie Systematique) 117: 103–122.

Vulcano, M.A. & F.S. Pereira 1975. Cupesidae (Coleoptera). **Arquivos do Instituto Biológico** 42: 31–68.

Wagner, G.K.; B. Staniec; M. Zagaja & E. Pietrykowska-Tudruj 2020. First insight into detailed morphology of monotomids, with comments on chaetotaxy and life history based on myrmecophilous *Monotoma angusticollis*. **Bulletin of Insectology** 73 (1): 11–27.

Węgrzynowicz, P. 1999. A revision of the genus *Colydium* Fabricius, 1792 (Coleoptera: Zopheridae: Colydiinae). **Annales Zoologici (Warszawa)** 49(3): 265–328.

Węgrzynowicz, P. 2002. Morphology, phylogeny and classification of the family Erotylidae based on adult characters (Coleoptera: Cucujoidea). **Genus** 13(4): 435–504.

Węgrzynowicz, P. 2015. Catalogue of Biphyllidae (Coleoptera) of the world. **Annales Zoologici (Warszawa)** 65(3): 409–471.

Wells, S. 2003. Revision of the Neotropical click beetle genus *Semiotinus* Pjatakowa (Elateridae, Semiotinae). **Proceedings of Entomological Society of Washington** 105 (3): 647–663.

Werner, F.G. 1983. Neotropical *Sapintus*, with a general key to species (Coleoptera: Anthicidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 85(3): 405–425.

Wheeler, Q.D. 1986. Revision of the genera of Lymexylidae (Coleoptera: Cucujiformia). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 183: 113–210.

White, R.E. 1974. The Dorcatominae and Tricorynae of Chile (Coleoptera: Anobiidae). **Transactions of the American Entomological Society** 100: 191–253.

Wibmer, G.J. & C.W. O'Brien 1986. Annotated checklist of the weevils (Curculionidae *sensu lato*) of South America (Coleoptera, Curculionoidea). **Memoirs of the American Entomological Institut** 39: 1–563 + xvi.

Will, K.W. 2005. The Neotropical genera *Oxycrepis* Reiche and Stolonis Motschulsky: a taxonomic review, key to the described species and description of new Stolonis species from Ecuador (Coleoptera: Carabidae: Loxandrini). **Zootaxa** 1049: 1–17.

Wood, S.L. & D.E. Bright Jr. 1987. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), part 1: bibliography. **Great Basin Naturalist Memoirs** (supl.) 11: 1–685.

Wood, S.L. & D.E. Bright Jr. 1992a. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), part 2: taxonomic index. **Great Basin Naturalist Memoirs** 13(A): 1–833.

Wood, S.L. & D.E. Bright Jr. 1992b. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), part 2: taxonomic index. **Great Basin Naturalist Memoirs** 13(B): 835–1553.

Wood, S.L. 2007. **Bark and ambrosia beetles of South America (Coleoptera, Scolytidae)**. Brigham Young University, 900 pp.

Wooldridge, D.P. 1975. A key to the New World genera of the beetle family Limnichidae. **Entomological News** 86: 1-4.

Zahradník, P. & J. Háva 2014. Catalogue of the world genera and subgenera of the superfamilies Derodontoidea and Bostrichoidea (Coleoptera: Derodontiformia, Bostrichiformia). **Zootaxa** 3754(4): 301–352.

Zaragoza-Caballero, S. & C.X. Pérez-Hernández 2014. **Sinopsis de la familia Phengodidae (Coleoptera): trenecitos, bigotudos, glow-worms, railroad-worms o besouros trem de ferro.** México, D.F., Universidad Nacional Autónoma de México. 128 pp.

Zhang, S.Q.; L.H. Che; Y. Li; D. Liang; H. Pang; A. Ślipiński & P. Zhang 2018. Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. **Nature Communications** 9: 205.

Zhou, Y-L.; J.A. Nicholls; Z.H. Liu; D. Hartley; A. Szito; A. Ślipiński & A. Zwick 2022. Molecular Phylogeny of Dermestidae (Coleoptera) Reveals the Polyphyletic Nature of *Trogoderma* Latreille and the Taxonomic Placement of the Khapra Beetle *Trogoderma granarium* Everts. **Insect Systematics and Diversity** 6(6): 1–24

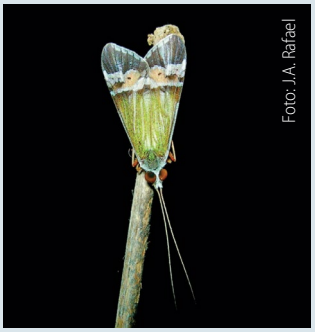
Zídek, J. 2013. Checklist and bibliography of the Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). **Insecta Mundi** 0314: 1–38.

Zubarán, G.E. & O.R. Di Iorio 2018. The family Passandridae (Coleoptera: Cucujoidea) in Argentina with comments on species from Brazil and Paraguay. **Zootaxa** 4425(3): 471–497.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 32
TRICHOPTERA KIRBY, 1813

Hydroptilidae: *Alisotrichia* sp.



Hydropsychidae: *Macronema* sp.

Leptoceridae: *Nectopsyche* sp.

Odontoceridae: *Marilia* sp.

Henrique Paprocki Museu de Ciências Naturais - PUC Minas, Belo Horizonte, MG. https://orcid.org/0000-0002-7535-1062

Larissa Moreira Silva UFMG - Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre, Belo Horizonte, MG. https://orcid.org/0000-0002-4649-3416

Etimologia. Do grego *trichos* = pelos; *pteron* = asas. Refere-se às cerdas presentes nas asas.

Diagnose. Insetos holometábolos com larvas aquáticas. Variam de 1 a 50 mm de comprimento. A maioria das espécies com coloração pouco exuberante, alguns grupos com coloração chamativa. Olho composto bem desenvolvido, ocelos presentes. Antena filiforme, longa, às vezes até várias vezes o comprimento do corpo. Peças bucais reduzidas, hipofaringe formando o haustelo. Palpos labiais e maxilares bem desenvolvidos. Tubérculos cerdosos presentes dorsalmente na cabeça e tórax. Três pares de pernas bem desenvolvidas, não diferenciadas e com esporões tibiais conspícuos. Fêmeas de algumas espécies com perna posterior achatada lateralmente utilizada para natação e ovipostura. Dois pares de asas desenvolvidas, cobertas de cerdas, com venação generalizada, nigma presente próximo à bifurcação das veias R4–R5 e a asa posterior geralmente menor, às vezes mais larga. Asa anterior com as veias anais formando um duplo Y. Larvas exclusivamente aquáticas, com cinco ínstares.

Introdução. Não há registros de nomes comuns para adultos de tricópteros no Brasil. Dicionários indicam "frigana" como substantivo que nomeia os tricópteros, mas este uso é restrito a Portugal. As casas construídas pelas larvas eram chamadas de grumixás ou curubixás pelos índios, sendo utilizadas para confecção de adornos (Ihering 2002). Na língua Tupi, "curubixá" ou "grumixá" significa "lugar onde vive o menino", indicando o conhecimento dos índios sobre o fato de a larva ser a forma imatura de um inseto e que ela constroi e vive dentro das casinhas em ambientes aquáticos. Esse nome foi utilizado para descrição do gênero *Grumicha* por Müller (1879).

Trichoptera compreende a maior ordem de insetos exclusivamente aquáticos. São registrados para todos os continentes, exceto a Antártica. A aparência dos adultos é variada, lembrando pequenas mariposas. A maioria das espécies tem seu pico de atividade durante o crepúsculo vespertino ou a noite. Algumas espécies de atividade diurna podem ser vistas em comportamento de corte sobre a vegetação ripária, muitas vezes com padrões de coloração chamativos. As espécies noturnas ficam escondidas entre folhas e rochas às margens dos corpos d'água durante o dia. Há 16.266 espécies descritas no mundo (Morse *et al.* 2019), 3.262 espécies na Região Neotropical (Holzenthal & Calor 2017) e para o Brasil, 796 espécies (Santos *et al.* 2020). A estimativa é de aproximadamente 50 mil espécies de Trichoptera no mundo (Schmid 1984). Hydroptilidae, Hydropsychidae e Leptoceridae são as famílias mais especiosas no Brasil, seguida de Polycentropodidae, Philopotamidae e Leptoceridae. A maior parte das espécies endêmicas ao país está registrada na Mata Atlântica, com cerca de 60% das suas espécies sendo exclusivas a este bioma. O bioma Mata Atlântica também detém a maior riqueza de tricópteros brasileiros, com 495 espécies conhecidas, enquanto a Amazônia possui 255 espécies, Cerrado 192 espécies, Caatinga 74 espécies, Pantanal 10 espécies e Pampa 8 espécies (Santos *et al.* 2020). O conhecimento sobre a fauna brasileira dos tricópteros teve um aumento de mais de 100% nos últimos 15 anos, passando de 378 espécies (Paprocki *et al.* 2004) para atualmente 796. Apesar do rápido avanço, estamos aquém do número estimado de 1.586 espécies ocorrentes no Brasil. A taxonomia da ordem é historicamente baseada em adultos (geralmente machos), negligenciando o conhecimento sobre os estágios imaturos, fêmeas e história natural dos táxons. O conhecimento sobre larvas na Região Neotropical não ultrapassa 9% com 292 larvas descritas (Pes *et al.* 2018). No Brasil, apenas 70 espécies são conhecidas de larvas associadas aos adultos (8,7%) e

Como citar: Paprocki, H.; Moreira-Silva, L.. 2024. Cap. 32, Trichoptera Kirby, 1813, pp. 699-709. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c32

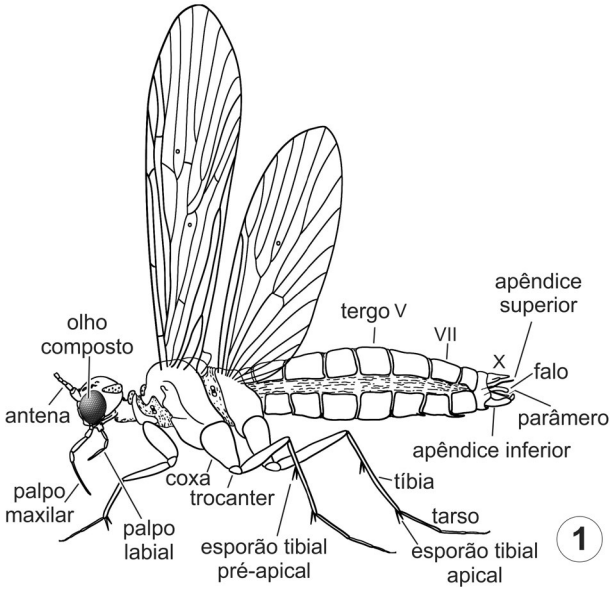


Figura 32.1. Trichoptera adulto, morfologia, vl.

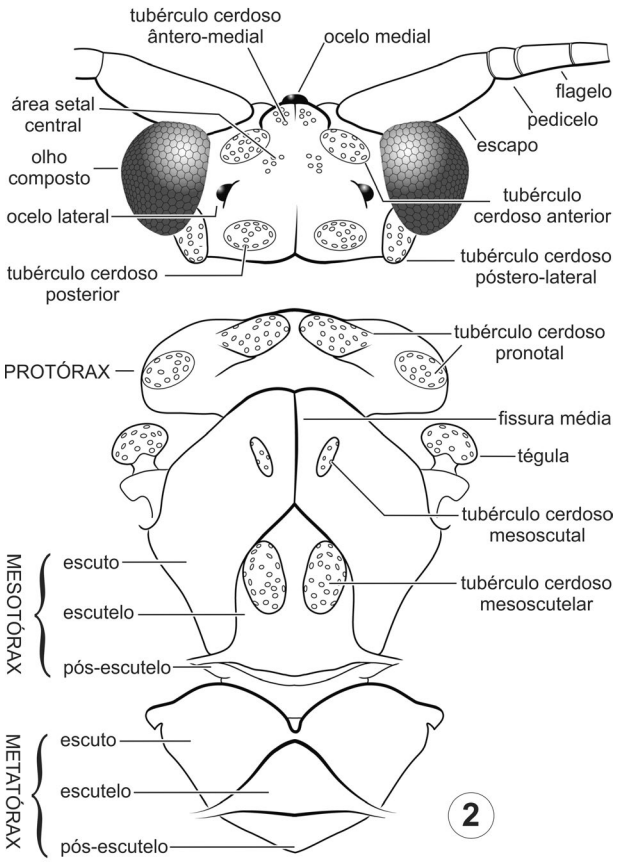


Figura 32.2. Trichoptera adulto, cabeça e tórax, morfologia, vd.

151 espécies descritas de fêmeas (18%). As fêmeas de algumas famílias possuem grande valor taxonômico para diferenciar espécies e resolver incertezas taxonômicas.

A origem de Trichoptera foi datada do Permiano médio (253–298 Ma), entretanto os fósseis mais antigos da ordem pertencem a extinta família Necrotauliidae e datam do Triássico médio (230–245 Ma) (Morse 1997; Thomas *et al*. 2020).

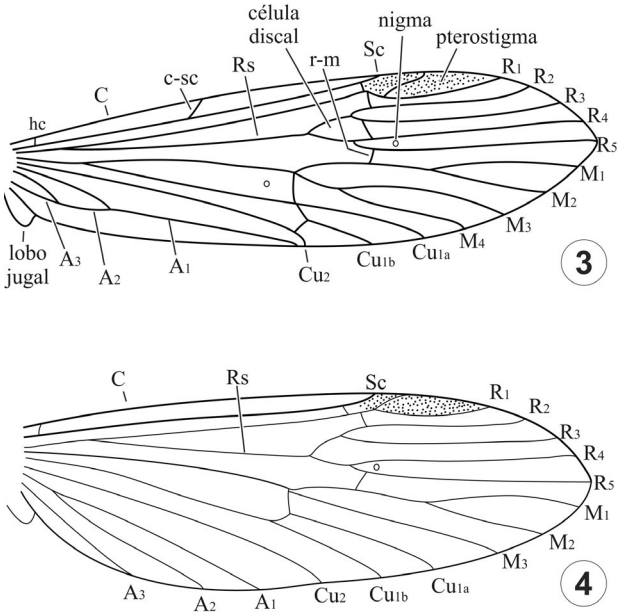
O primeiro tricóptero descrito para a Região Neotropical foi feito por Perty (1833) para *Phryganea maculata* hoje *Macrostemum brasiliense* (Fischer), coletado entre as cidades de São Paulo e Ouro Preto. Em seguida, *Macronema lineatum* Pictet foi descrita para a cidade de Caravelas na Bahia e *Barypenthus concolor* Burmeister, para o Brasil, sem precisar a localidade. Esta última espécie é o maior tricóptero conhecido do Brasil, que atinge até 50 mm de comprimento. Os menores tricópteros pertencem às famílias Hydroptilidae e Glossosomatidae, variando entre 1 e 5 mm de comprimento. Referências úteis são de Holzenthal & Calor (2017) e Morse (2019). Uma lista de Trichoptera do Brasil pode ser encontrada em Santos *et al*. (2020).

Morfologia (adultos). Cabeça hipognata, com tubérculos cerdosos no vértice, póstero-lateralmente aos olhos e entre os alvéolos antenais (Fig. 32.2). Antena filiforme, do comprimento do corpo ou mais longa. Olhos compostos desenvolvidos. Ocelos (2–3) presentes (Fig. 32.2) ou ausentes. Mandíbula vestigial ou ausente. Maxila e gálea vestigiais ou ausentes. Palpo maxilar trímero ou pentâmero. Lábio e hipofaringe fusionados formando o haustelo, órgão esponjoso exclusivo da Ordem que permite a absorção de líquidos e açúcares. Palpo labial bem desenvolvido, trímero (Fig. 32.1).

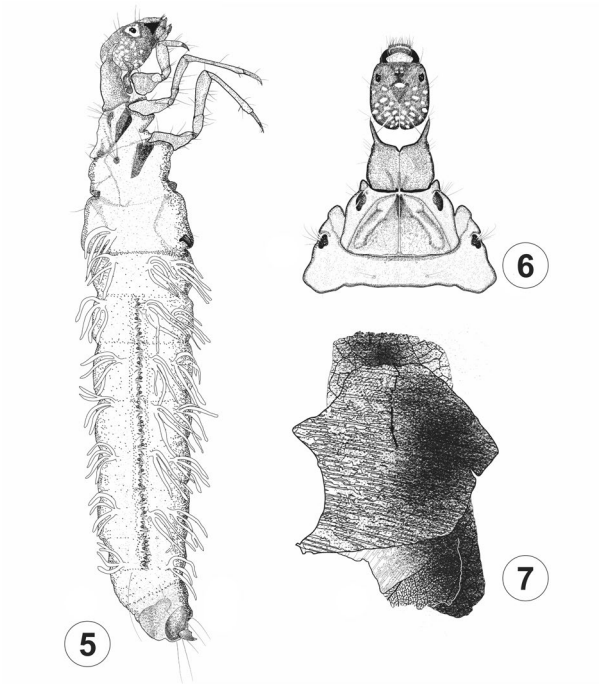
Tórax bem desenvolvido. Protórax e mesotórax com tubérculos cerdosos (Fig. 32.2). Pernas bem desenvolvidas. Tíbias com esporões pré-apicais e apicais conspícuos na maioria das espécies. A fórmula dos esporões é um caráter taxonômico importante e representa o número de esporões tibiais nas pernas anterior, média e posterior, respectivamente. Por exemplo, 0:2:2 significa nenhum esporão na tíbia anterior, dois na média e dois na posterior. Tarsos pentâmeros e garra tarsal simples. Em algumas espécies, principalmente de Hydropsychidae, as fêmeas possuem perna posterior achatada, supostamente para auxiliar na natação e ovipostura. Dois pares de asas bem desenvolvidos. Asa anterior usualmente mais longa que a posterior (Fig. 32.1), entretanto a posterior pode ser mais larga, dobrada em forma de telhado sobre o corpo, ou plana sobre o corpo em algumas famílias. Asas com cerdas ou, em alguns casos, com cerdas e algumas poucas escamas ou mais raramente nuas. Padrões de cores são formados pela distribuição das cerdas nas asas ou pela coloração direta da membrana. Venação generalizada, mas com as veias anais da asa anterior formando um duplo Y, uma sinapormorfia de Trichoptera. Nigma presente na bifurcação das veias R4–R5 da asa anterior e posterior.

Abdômen com dez segmentos, sem esterno no segmento I. Tergo e esterno separados pela pleura membranosa, exceto segmento IX dos machos, anelar e sem pleura membranosa distinta (Fig. 32.1). Segmentos IX e X modificados em uma armadura genital com estruturas variadas, frequentemente utilizadas para a identificação de espécies. A genitália generalizada de um macho adulto é composta de um apêndice superior, o falo, parâmeros laterais e um apêndice inferior bissegmentado (Fig. 32.1). A abertura genital das fêmeas é entre os segmentos VIII e IX ou IX e X. Segmentos terminais das fêmeas modificados em ovipositor em algumas famílias, mas usualmente terminando em apêndices digitiformes. Esterno abdominal do segmento V pode apresentar um par de glândulas de feromônio.

Imaturos. Os estágios imaturos representam a parte mais longa do ciclo de vida dos tricópteros. Desenvolvem-se na maioria dos



Figuras 32.3–4. Trichoptera, asas. **3**, asa anterior; **4**, asa posterior. Fonte: Ross (1956).



Figuras 32.5–7. Trichoptera, larvas de *Phylloicus angustior* Ulmer. **5**, vl; **6**, tórax e cabeça, vd; **7**, grumixá construída com fragmentos de folhas e seda.

ambientes permanentes de água doce, especialmente em riachos, sendo mais diversos em rios encachoeirados de ordens primárias. Com exceção de larvas da família Chathamiidae encontradas na Nova Zelândia e Austrália, que são marinhas e depositam seus ovos em uma espécie específica de estrela do mar (Riek 1976). As larvas são abundantes e ricas em ambientes lóticos, mas podem também habitar ambientes lênticos. Algumas larvas são capazes de viver em áreas semiaquáticas, tanques de bromélias e ainda em hábitats higropétricos. A diversidade de hábitos das larvas é atribuída a sua capacidade de produzir seda, possibilitando a ocupação de nichos variados em um rio, sendo ubíquos em qualquer ambiente aquático.

Os ovos são esféricos ou ovais, variam de 0,05 – 0,6 mm, geralmente brancos ou esbranquiçados, envoltos em uma substância gelatinosa de polissacarídeos chamada espumalina, que se expande em contato com a água aderindo ao substrato. O formato da massa de ovos e o local de deposição possibilita diferenciar táxons.

As larvas constroem casas ou abrigos (grumixás), com seda das glândulas salivares modificadas e utilizando diversos tipos de materiais, como folha, areia, fragmentos de rocha ou exclusivamente seda (Fig. 32.7). As grumixás são espetaculares exemplos de engenharia, com formas diversas como caracois, tubos, carapaças de tartaruga, bolsas e outras. Os abrigos construídos podem ter uma rede de captura que filtra partículas de matéria orgânica para alimentação. As grumixás de *Barypenthus concolor* Burmeister são construídas com fragmentos de rochas e chegam a ter 50 mm de comprimento. Algumas famílias possuem larvas de vida livre, sem a construção de um abrigo ou tubo, entretanto o casulo pupal é construído.

As larvas possuem a forma geral do corpo alongada e cilíndrica, em alguns casos, achatados dorso-ventralmente. Cabeça esclerosada, podendo ocorrer cerdas, padrões de manchas e pontos pigmentados oriundos de cicatrizes musculares. Em alguns gêneros de Hydropsychidae, a superfície ventral da cabeça apresenta estrias transversais. Olhos presentes, formados por estemas. Antenas com segmento único, extremamente curtas, visíveis em representantes de Leptoceridae e alguns Hydroptilidae. Aparelho bucal desenvolvido, labro presente, com algumas modificações em Philopotamidae. Mandíbulas reforçadas, com dentes que variam em números e formato dependendo do hábito alimentar larval. Quando raspadoras, em geral as mandíbulas possuem as bordas mais lisas em relação a larvas predadoras, que possuem mandíbulas com dentes pontiagudos ou arredondados. Um par de maxilas e um lábio, formando uma estrutura composta (maxilo-labial). Palpos labiais curtos e muito reduzidos. Tórax com segmentos diferenciados em graus de esclerosação (Fig. 32.6). Pronoto esclerosado, dividido medialmente por uma sutura. Meso e metanoto total, parcialmente esclerosados ou totalmente membranosos. Geralmente representantes de Hydropsychidae e Hydroptilidae apresentam meso e metanoto muito esclerosados. Pernas presentes nos três segmentos do tórax, com modificações como cerdas, escovas e outras relacionadas aos hábitos ou alimentação. Predadores, por exemplo como *Synoestropsis* Ulmer, *Atopsyche* Banks e *Plectromacronema* Ulmer, possuem tíbia e tarso da perna anterior raptoriais. Abdômen membranoso, com dez segmentos, podendo ou não conter cerdas (Fig. 32.5). Em Hydropsychidae o abdômen é coberto de cerdas curtas, em algumas espécies chegam a ser modificadas em escamas. A presença ou ausência de brânquias varia entre espécies do mesmo gênero. Quando presentes, as brânquias abdominais ocorrem em geral nos segmentos II a VII, raramente no segmento I. Algumas famílias possuem brânquias simples ou ramificadas, dispostas ventralmente, lateralmente e ou dorso-lateralmente. Linha lateral composta por uma franja de cerdas curtas e finas entre os segmentos abdominais II e VIII. Os últimos segmentos são modificados em falsas pernas anais, terminando em uma garra anal (Fig. 32.5).

Em geral, as larvas passam por cinco ínstares. Assim que maduras, elas constroem novos abrigos ou modificam o já existente, secretando novas sedas (Figs 32.8–11). Durante essa etapa de migração para forma pupal, os escleritos do ínstar final da larva são eliminados e geralmente ficam na extremidade posterior do casulo. Um abrigo selado é construído, onde o processo de metamorfose se completa. Os locais escolhidos para empupar são usualmente protegidos da correnteza. Algumas espécies são adaptadas a empupar em zonas de correnteza forte.

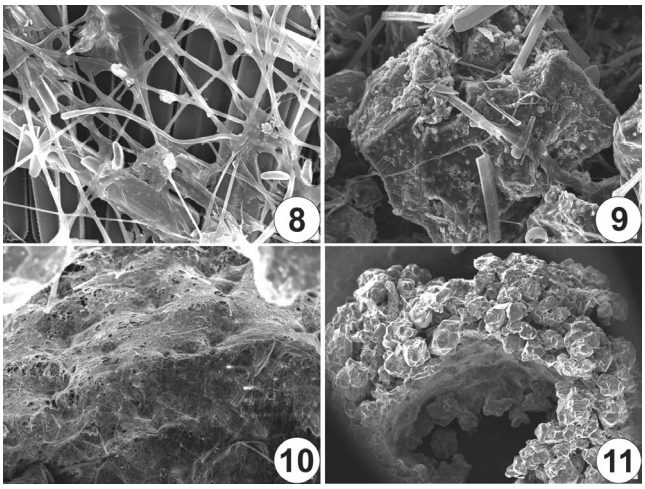
As pupas nos estágios avançados de desenvolvimento são muito semelhantes aos adultos. Possuem antenas, pernas e asas afastadas do corpo (exarata), mandíbulas desenvolvidas e esclerosadas. As mandíbulas não são funcionais enquanto pupa, no entanto podem ser úteis ao adulto farado no corte do casulo pupal durante a sua emergência. As asas são compactas e retraídas em tecas alares (pterotecas). Em algumas espécies é possível identificar no tarso uma fileira densa de cerdas longas, utilizadas para natação até a superfície após a saída do casulo. O Abdômen pode ou não apresentar remanescentes de brânquias larvais. Segmentos abdominais II ao VIII com ganchos e escleritos na parte dorsal. O formato dos ganchos, a esclerosação, quantidade de dentes e posição nos segmentos, são características taxonômicas importantes. O final do abdômen termina em um par de saliências anais, semiesclerosadas com ou sem cerdas.

Adultos farados são estágios de desenvolvimento onde o casulo pupal possui os escleritos da larva, a exúvia da pupa e o adulto totalmente desenvolvido em seu interior. Eles são importantes porque permitem a associação entre adultos e imaturos e possibilitam a identificação da larva no nível de espécie. Associações entre estágios de desenvolvimento também são realizados através de DNA e criação em laboratório. Estas associações são muito procuradas pela importância das formas imaturas em programas de biomonitoramento de qualidade de água e estudos de ecologia evolutiva.

Biologia. Os tricópteros são holometábolos, onde a oviposição, o desenvolvimento da larva e pupa ocorre, quase que exclusivamente, em ambientes aquáticos de água doce. As fêmeas de algumas espécies nadam até o fundo do riacho para depositar os ovos em pedras. Outras espécies depositam os ovos diretamente sobre a lâmina d'água, na vegetação sobre o riacho, em plantas aquáticas parcialmente submersas ou até mesmo no solo nas margens dos rios. Os ovos são depositados em massas, filamentos ou individualmente e chegam até 1.000 ovos por deposição.

Os imaturos são frequentemente encontrados em lagos, mas são mais diversos em rios de montanhas, com águas bem oxigenadas. No Brasil, há grande diversidade em riachos e rios de pequeno porte. Há poucos exemplos de espécies consideradas semiterrestres e apenas uma espécie com larvas marinhas. As larvas são divididas em grupos funcionais quanto à utilização da matéria orgânica: raspadores, coletores (subdividida em filtradores e catadores), fragmentadores, mas também há espécies de predadores e sugadores de plantas.

Adaptações como movimentos ondulatórios abdominais das larvas que geram um fluxo contínuo de água no interior do abrigo, corcovas dorsais no segmento abdominal I que distanciam o contato da larva com a casa e brânquias abdominais são provavelmente os responsáveis pela sobrevivência de algumas larvas em ambientes com baixa concentração de oxigênio dissolvido na água.



Figuras 32.8–11. Trichoptera, microscopia eletrônica de varredura do abrigo de *Plectromacronema solaris* Paprocki e Moreira-Silva. **8**, seda em detalhe; **9**, grão de areia fixado por seda com diatomáceas; **10**, manto de seda cobrindo o interior do abrigo; **11**, abertura do abrigo.

A fase adulta corresponde ao período de vida mais curto dos espécimes onde os adultos não ingerem alimentos sólidos e vivem de poucos dias a um mês. O haustelo é utilizado para ingestão de líquidos, como orvalho e néctar. A maioria das espécies é crepuscular vespertina ou noturna, algumas são diurnas e habitualmente têm padrões de coloração chamativos, como *Macrostemum* Kolenati, que podem influenciar na seleção sexual e corte. As espécies diurnas cortejam seus pares sobre folhas que margeiam rios e riachos. Em regiões tropicais, a maioria é multivoltina e o pico de emergência dos adultos ocorre antes da época chuvosa. No sul e sudeste do Brasil, a melhor época para coleta de adultos é entre os meses de setembro e dezembro. A maioria das espécies pode voar, sendo conhecidas algumas formas com asas pouco desenvolvidas ou ápteras.

A habilidade de voo é variada e está associada ao tamanho. Espécies de maior porte são encontradas mais distantes dos criadouros. Espécies menores podem ser carregadas pelo vento para longe de sua origem, facilitando sua dispersão. A maioria dos adultos permanece próximo aos corpos d'água, com tendência de voar rio acima durante o crepúsculo vespertino. O enxameamento é comum e já foi observado no Brasil para espécies de *Nectopsyche* Müller, *Marilia* Müller, *Barypenthus* Burmeister e *Macrostemum* Kolenati. Este comportamento reprodutivo ocorre acima da lâmina d'água, quando grande número de espécimes voa junto formando uma coluna. Esse é um comportamento de corte, seguido de cópula que acontece em pleno voo ou sobre algum substrato.

Machos e fêmeas produzem feromônios químicos, detectados em órgãos sensoriais como as antenas. Os feromônios provavelmente também têm papel importante no enxameamento.

Classificação. A primeira classificação para o grupo foi feita por Ulmer (1907) e, depois, por Fischer (1960, 1973), quando apresentou um índice de toda sua obra e respectivas referências. Posteriormente Weaver & Morse (1986) propuseram um novo sistema, tendo mais táxons adicionados por diferentes autores. A classificação abaixo é adaptada de Thomas *et al.* (2020), com

algumas modificações. São listadas todas as famílias reconhecidas em Trichoptera. Entre parênteses, é fornecido o número de espécies por família conhecidas para o Brasil com base em Santos *et al*. (2020). Aspas representam táxons parafiléticos ou polifiléticos.

Subordem Annulipalpia
- **Hydropsychoidea**
  - Hydropsychidae (138)
- **Philopotamoidea**
  - Philopotamidae (93)
  - Stenopsychidae
- **Psycomyoidea**
  - Dipseudopsidae
  - Ecnomidae (27)
  - Polycentropodidae (105)
  - Pseudoneureclipsidae
  - Psychomyiidae
  - Xiphocentronidae (13)

Subordem Integripalpia
- Glossosomatidae (57)
- Hydrobiosidae (27)
- Hydroptilidae (158)
- "Ptilocolepidae"
- Rhyacophilidae

Infraordem Brevitentoria
- **Leptoceroidea**
  - "Atriplectididae" (1)
  - Calamoceratidae (25)
  - Leptoceridae (88)
  - Molannidae
  - Odontoceridae (19)
  - Philorheithridae
- **Sericostomatoidea**
  - Anomalopsychidae (6)
  - Antipodoeciidae
  - Barbarochthonidae
  - Beraeidae
  - Calocidae
  - Chathamiidae
  - Conoesucidae
  - "Helicophidae"
  - "Helicopsychidae" (34)
  - Hydrosalpingidae
  - Limnocentropodidae
  - Parasericostomatidae
  - Petrothrincidae
  - Sericostomatidae (3)
  - Tasimiidae

Infraordem Plenitentoria
- **Limnephiloidea**
  - "Apataniidae"
  - "Goeridae"
  - Limnephilidae (1)
  - Rossianidae
  - "Thremmatidae"
  - Uenoidae
- **Phryganeoidea**
  - Brachycentridae
  - Kokiriidae
  - Lepidostomatidae
  - Oeconesidae
  - Phryganeidae
  - Phryganopsychidae
  - Pisuliidae
  - Plectrotarsidae

Relações filogenéticas. Trichoptera é grupo irmão de Lepidoptera e juntos compreendem a superordem Amphiesmenoptera. As primeiras hipóteses de afinidades internas foram propostas por Ross (1967) e Weaver (1984), diferentes entre si, indicando a instabilidade e desconhecimento das relações internas da ordem. Abordagens moleculares, comportamentais e morfológicas, foram investigadas por Martynov (1924), Ross (1967), Morse (1997) e Kjer *et al*. (2016). Há uma congruência na aceitação de duas subordens monofiléticas em Trichoptera: Annulipalpia e Integripalpia (Brevitentoria e Plenitentoria), baseadas em aspectos morfológicos e comportamentais, como a construção de abrigos. As larvas de Annulipalpia constroem abrigos fixos, com ou sem rede de captura. As larvas de Integripalpia constroem abrigos portáteis, em sua maioria tubulares, feitos com materiais variáveis (Wiggins 2004). A posição taxonômica de Rhyacophilidae, Hydrobiosidae, Glossosomatidae, Ptilocolepidae e Hydroptilidae, são muito debatidas. As larvas dessas famílias são predadoras de vida livre e caracterizadas pela construção de um casulo pupal semipermeável diferenciado. No Brasil ocorrem as famílias Hydrobiosidae, com larvas de vida livre, Glossosomatidae, cujas larvas constroem grumixás em formato de uma carapaça de tartaruga, e Hydroptilidae, que constroem grumixás em forma de bolsa no último ínstar. As cinco famílias agrupadas, já foram classificadas em Annulipalpia, Integripalpia e em sua própria subordem Spicipalpia. Embora muitas hipóteses tenham sido apresentadas, a monofilia de Spicipalpia foi raramente recuperada em análises filogenéticas moleculares modernas. Thomas e colaboradores (2020), propuseram Annulipalpia monofilética, Integripalpia monofilética e Spicipalpia parafilética. As famílias Rhyacophilidae, Hydrobiosidae, Glossosomatidae, Ptilocolepidae e Hydroptilidae anteriormente classificadas como Spicipalpia foram incluídas em Integripalpia pelos autores. Um resumo da filogenia das famílias é apresentado na (Fig. 32.12).

Importância. A diversidade de espécies e hábitos torna os tricópteros bons indicadores de qualidade de água e importantes nos índices utilizados para o monitoramento dos níveis de poluição em rios e riachos. São importantes na teia trófica de ambientes aquáticos e limítrofes, sendo junto às outras ordens de insetos aquáticos responsáveis pela maior quantidade de biomassa animal transferida dos ecossistemas dulciaquícolas para os ecossistemas terrestres. As larvas são importantes na dinâmica de nutrientes em um rio. Ajudam na quebra da matéria orgânica grossa (folhas, frutos e galhos) que cai em um riacho, transformando-a em matéria particulada fina, disponibilizando-a para organismos de menor porte. Os tricópteros são alimentos para vários insetos aquáticos predadores, como Odonata, Plecoptera, Megaloptera e Coleoptera, ou mesmo vertebrados, como peixes e anfíbios. Larvas foram registradas causando danos a uma ponte de madeira em Maryland, Estados Unidos (Flint 1996). Há registros isolados de entupimento de canos por ocorrência em massa de larvas de Hydropsychidae ou de danos a plantas aquáticas ou mesmo plantações de arroz.

Os adultos são importante fonte de produção secundária em ambientes dulciaquícolas e fonte de alimento para peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos (morcegos). A emergência em massa pode afetar a visibilidade e o trânsito de veículos.

Coleta e fixação. Adultos são encontrados principalmente nas rochas ou vegetação ripária dos corpos d'água. Espécimes diurnos são coletados com redes entomológicas ou aspiradores, quando visualizados no substrato, como pedras ensolaradas que emergem dos corpos d'água, sobre folhas largas da vegetação ripária. A varredura na vegetação ribeirinha é eficiente para conseguir espécimes adultos. Armadilha com lençol iluminado, principalmente com luz ultravioleta, colocada próxima dos corpos d'água, atrai grande diversidade e quantidade de adultos. Uma lâmpada de luz branca ao lado da lâmpada de luz ultravioleta, tendo como fundo uma parede branca ou lençol branco, ajuda na seleção dos espécimes a serem coletados. As lâmpadas devem ser acesas momentos antes do crepúsculo vespertino, quando inicia se a atividade de voo. Para coletas na beira de rios, com floresta ripária bastante densa, as lâmpadas devem ser ligadas ainda mais cedo.

Os espécimes devem ser coletados preferencialmente a seco, com frascos mortíferos contendo fitas impregnadas com piretroide e com papel higiênico cortado em tiras para acomodar os corpos delicados. Frascos mortíferos com éter ou acetato de etila são indesejáveis por molharem suas asas, danificando as cerdas e os padrões de coloração. Armadilhas Malaise montadas sobre rios e riachos coletam boa quantidade de espécimes.

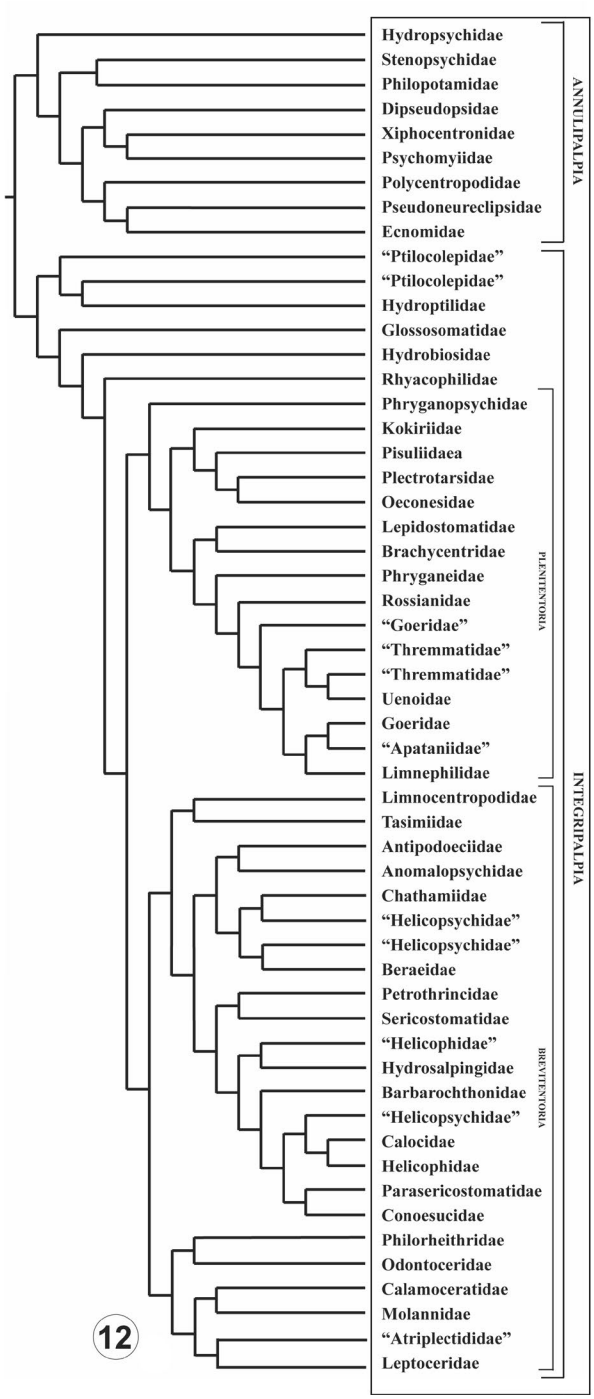


Figura 32.12. Trichoptera, hipótese de afinidades entre as famílias. Fonte: Thomas *et al.* (2020).

Outra maneira de se coletar é com uma armadilha que utiliza uma bandeja branca com pelo menos 5 cm de etanol 80% e uma lanterna com luz ultravioleta sobre ela. O uso de uma tela com malha de 2 cm de diâmetro para uma coleta seletiva evita que anfíbios, mariposas ou outros animais maiores sejam capturados. Deve ser montada às margens dos corpos d'água ou sobre alguma rocha emergente, desde o crepúsculo até a hora desejada. Os insetos coletados dessa maneira devem ser preservados em etanol 80%, não servindo mais para montagem em alfinetes entomológicos.

Exemplares que serão utilizados para taxonomia ou mesmo coleções de referência devem ser coletados a seco, em frascos mortíferos e espetados com alfinetes entomológicos. Exemplares coletados com outros objetivos podem ser preservados em etanol 80% ou mesmo 100% e congelados para uso em estudos moleculares. Os espécimes conservados em etanol ficam mais flexíveis, mais fáceis de manipular e o processo de coleta e preparação toma menos tempo quando em meio líquido. No entanto, no meio líquido, as cerdas, que dão os padrões de coloração nas asas e corpo, são perdidas e os pigmentos que dão cor, os lipídeos e proteínas vão sendo gradativamente transferidos à solução. Com o passar do tempo, os espécimes ficam descoloridos e com os apêndices quebradiços, restando nos recipientes o corpo sem os apêndices. As larvas devem ser fixadas e conservadas em álcool 80% para fins morfológicos e 100% para fins moleculares.

Chave para identificação de famílias de Trichoptera para o Brasil.

1. Ocelos presentes (Fig. 32.2) **2**
— Ocelos ausentes **3**

2(1). Quinto palpômero maxilar duas a três vezes mais comprido do que o quarto, usualmente flexível, com estrias aneladas. Segundo palpômero com uma escova de cerdas na margem interna (Fig. 32.33). Mesoscuto sem tubérculos. Tubérculos cerdosos do mesoscutelo pares (Fig. 32.26) ..... **Philopotamidae**
— Quinto e quarto palpômeros maxilar aproximadamente do mesmo comprimento. Segundo palpômero sem escova de cerdas (Fig. 32.30). Mesoscuto com ou sem tubérculos. Tubérculos do mesoscutelo presentes ou ausentes **4**

3(1). Quinto palpômero maxilar duas a três vezes mais comprido do que o quarto, usualmente flexível e com estrias aneladas (Fig. 32.29), algumas espécies com partes bucais atrofiadas (*Synoestropsis* Ulmer) **5**
— Quinto e quarto palpômeros maxilar aproximadamente do mesmo comprimento ou palpômeros maxilar reduzidos **6**

4(2). Mesoscutelo triangular, achatado, com a margem posterior vertical. Corpo com menos de 5 mm. Mesoscuto sem tubérculos cerdosos. Tubérculos do mesoscutelo formando uma quilha vertical (Fig. 32.20). Asas estreitas, com margem distal afilada, venação reduzida, com franja de cerdas em sua margem. Esporões tibiais 0–1: 2–3: 3–4 ..... **Hydroptilidae** (parte)
— Mesoscutelo convexo, com a margem posterior não diferenciada. Comprimento do corpo variável. Mesoscuto com tubérculos variáveis ou ausentes. Tubérculos cerdosos do mesoscutelo sem formar quilha vertical. Asas não afiladas e com venação normal **9**

5(3). Asa anterior com veia R1 bifurcada. Comprimento do corpo variando de 3 a 10 mm. Tubérculos cerdosos do mesoscuto pequenos, pares (Fig. 32.15) .... **Ecnomidae**
— Asa anterior com veia R1simples. Comprimento do corpo variável. Tubérculos cerdosos do mesoscuto variáveis ou ausentes **7**

6(3). Mesoscutelo triangular, achatado com a margem posterior vertical. Comprimento do corpo menor que 5 mm. Mesoscuto sem tubérculos. Tubérculos cerdosos do mesoscutelo formando uma quilha vertical (Fig. 32.20). Asas estreitas, com margem distal afilada, venação reduzida, com franja de cerdas em sua margem. Esporões tibiais 0–1: 2–3: 3–4 ..... **Hydroptilidae** (parte)
— Mesoscutelo convexo. Comprimento do corpo maior que 5 mm. Tubérculos cerdosos do mesoscuto presentes. Tubérculos

cerdosos do mesoscutelo sem formar quilha vertical. Asas normais, venação normal. Esporões tibiais variáveis ... **12**

7(5). Asa anterior com veia R2+3 bifurcada. Comprimento do corpo maior que 5 mm. Tubérculos cerdosos do mesoscuto ausentes. Tubérculo cerdosos do mesoscutelo único (Fig. 32.19). Esporões tibiais 0–2: 2–4: 2–4. Inseto achatado dorso-ventralmente (Macronematinae com antenas muito longas), usualmente com padrões de cores nas asas ..... **Hydropsychidae**

— Asa anterior com veia R2+3 simples. Comprimento do corpo variável. Tubérculos cerdosos do mesoscuto variáveis. Tubérculos cerdosos do mesoscutelo variáveis. Insetos não achatados dorso-ventralmente. Com ou sem padrões de cores nas asas **8**

8(7). Tubérculos cerdosos do mesoscuto grandes, subquadrados (Fig. 32.28). Asa anterior negra, frequentemente com uma pequena marca branca ..... **Xiphocentronidae**

— Tubérculos cerdosos do mesoscuto pequenos, subcirculares. Tubérculo cerdoso do mesoscutelo único (Fig. 32.27) ... . **Polycentropodidae**

9(4). Esporões tibiais 1–2: 4: 4. Abdômen com apêndices ventrais nos segmentos VI e VII. Cerdas alares direcionadas tanto posteriormente quanto anteriormente ..... **Hydrobiosidae**

— Esporões tibiais variáveis. Abdômen sem protuberâncias ventrais nos segmentos VI e VII. Cerdas alares não direcionadas anteriormente **10**

10(9). Asa anterior com uma faixa branca transversal. Cabeça com tubérculo posterior não alongado. Tubérculos cerdosos do mesoscuto pequenos, pares. Tubérculos cerdosos do mesoscutelo pares, pequenos (Fig. 32.16). Esporões tibiais 0–1: 2–4: 4. Pequenos, de 1 a 5 mm de comprimento ..... **Glossosomatidae**

— Asa anterior sem faixa branca transversal. Cabeça com tubérculo posterior alongado (Fig. 32.13) ou não alongado (Fig. 32.23). Tubérculos cerdosos do mesoscuto único ou cerdas esparsas **11**

11(10). Esporões tibiais 2: 2: 4, segundo espinho tibial apical muito reduzido. Geralmente menos de 5 mm de comprimento .. .. **Anomalopsychidae**

— Esporões tibiais 1: 0–1: 4, esporão da tíbia anterior bem desenvolvido ..... **Limnephilidae**

12(6). Antena muito longa, duas a três vezes mais longa que o corpo. Corpo achatado lateralmente, (exceto em *Triplectides* Kolenati). Tubérculos cerdosos do mesoscuto em filas ou esparsos (Fig. 32.22). Comprimento do corpo maior que 5 mm ..... **Leptoceridae**

— Antena do comprimento do corpo ou menor. Corpo não achatado lateralmente. Tubérculos do mesoscuto variáveis. Comprimento do corpo variável **13**

13(12). Asa anterior com veias R1 R2 separadas até a margem da asa (Fig. 32.3). Tubérculos cerdosos do mesoscuto em filas. Tubérculos cerdosos do mesoscutelo espalhados. Tubérculos posteriores da cabeça grandes. Esporões tibiais 2: 4: 4 ..... **Atriplectididae**

— Asa anterior com veias R1 e R2 unidas antes da margem da asa. Tubérculos cerdosos do mesoscuto variáveis. Tubérculos cerdosos do mesoscutelo variáveis **14**

14(13). Antena com escapo não alongado (Fig. 32.14) **15**

— Antena com escapo alongado (Fig. 32.21) **17**

15(14). Cabeça com tubérculo posterior grande (Fig. 32.17). Esternos abdominais reticulados. Asa posterior com margem anterior portando uma fileira de cerdas em forma de gancho ..... **Helicopsychidae**

— Cabeça com o tubérculo posterior normal (Figs 32.14, 24). Esternos abdominais não reticulados. Asa posterior sem fileira de cerdas em forma de gancho **16**

16(15). Mesoscuto com um par de tubérculos cerdosos. Mesoscutelo com um par de pequenos tubérculos cerdosos. Comprimento do corpo de 5 a 10 mm ..... **Sericostomatidae**

— Mesoscuto com tubérculos cerdosos esparsos por todo o escuto (Fig. 32.14). Mesoscutelo pequeno e retangular ..... **Calamoceratidae**

17(14). Mesoscutelo grande e arredondado (Fig. 32.24). Tubérculos cerdosos do mesoscuto esparsos (*Marilia*) ou pequenos e pares (*Barypenthus*). Esporões tibiais 2: 2–4: 4 em *Marilia* e 2: 2: 1 em *Barypenthus*. Machos com os olhos grandes, contíguos ou quase assim dorso-medianamente em *Marilia* (Fig. 32.25) ..... **Odontoceridae**

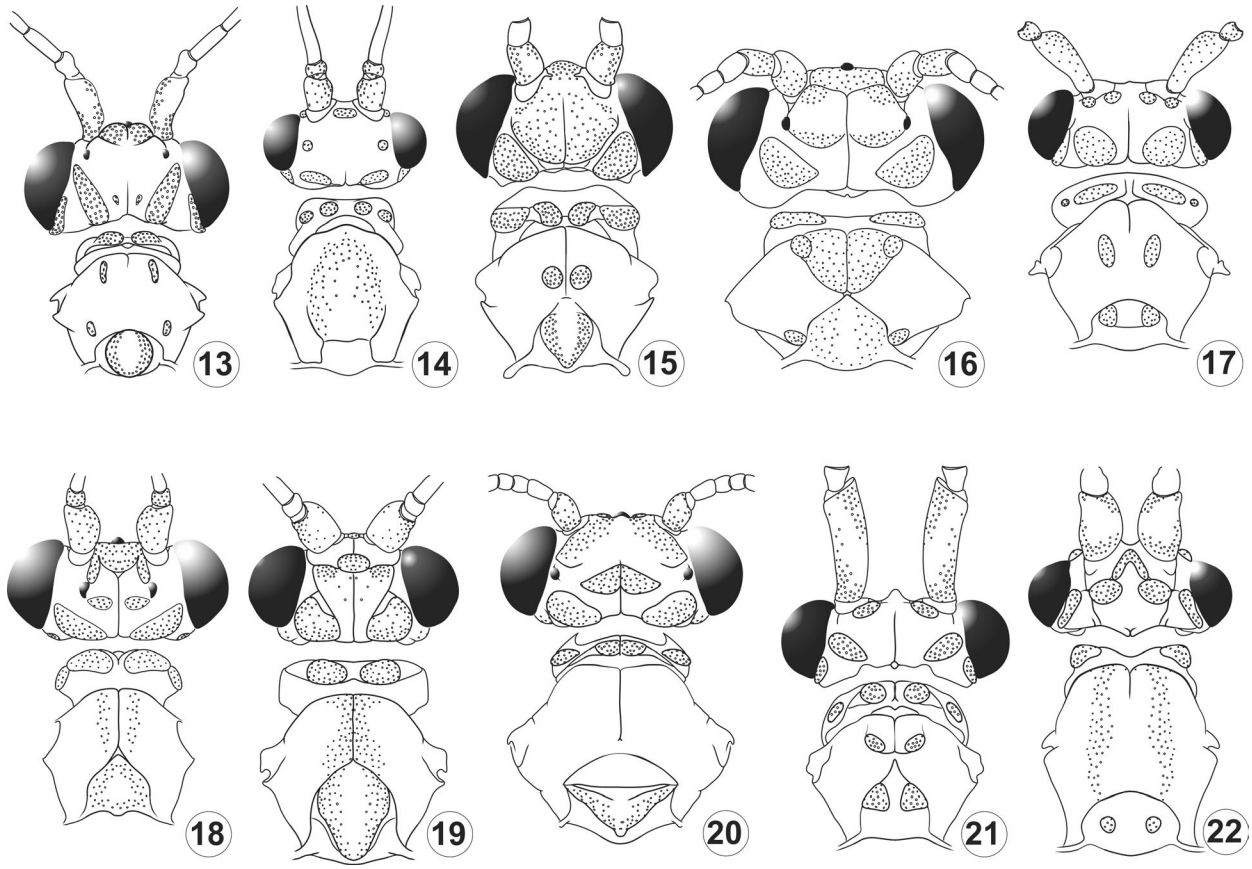
— Mesoscutelo grande e triangular (Fig. 32.21). Tubérculos cerdosos do mesoscutelo pares ..... **Lepidostomatidae**

Anomalopsychidae (Fig. 32.13). De distribuição neotropical, com cerca de 30 espécies em *Anomalopsyche* Flint e *Contulma* Flint. Apenas *Contulma* Flint é conhecida para o Brasil contando com 6 espécies. As larvas constroem tubos de grãos de areia e são mais frequentes em pequenos rios. A família foi descrita por Flint Jr. (1981).

Atriplectididae. O comprimento do corpo varia de 10 a 14 mm. Têm quatro gêneros e seis espécies descritas na Austrália, Brasil, Equador, Peru e Ilhas Seicheles. No Brasil, é rara, conhecida apenas por *Neoatriplectides desiderata* Dumas & Nessimian, de Campos do Jordão, São Paulo e previamente descrita a ocorrência somente para a larva (Holzenthal 1997). As larvas possuem o pronoto telescopado, modificação que auxiliaria na necrofagia. Os abrigos são em formato de tubo construídos com fragmentos de substrato possuindo projeções laterais em forma de pequenas asas.

Calamoceratidae (Fig. 32.14). Comprimento do corpo maior que 5 mm. É cosmopolita, mais comum nas regiões subtropicais. A maioria é diurna. Asa anterior com uma veia transversal distinta entre os ramos da veia M. Asas largas, frequentemente com padrões de cores. Esporões tibiais variáveis. Há duas subfamílias: Anisocentropodinae e Calamoceratinae. São conhecidos oito gêneros, com aproximadamente 190 espécies descritas. Para o Brasil, são 27 espécies em *Phylloicus* Müller (Calamoceratinae). As larvas de *Phylloicus* constroem grumixás com fragmentos de folhas. São usualmente encontradas em remansos com acúmulo de folhas no fundo de riachos. *Phylloicus bromeliarum* Müller foi descrita de larvas que vivem na fitotelmata (reservatório de água) de bromélias. Os adultos de muitas espécies de *Phylloicus* são diurnos, com coloração habitualmente escura, mas muitas com padrões de cores chamativos. O gênero foi revisado por Prather (2003). As espécies de *Phylloicus* têm sido amplamente usadas em artigos de ecologia experimental pela facilidade de criação em laboratório em aquários com aeradores.

Ecnomidae (Fig. 32.15). Comprimento do corpo variando de 3 a 10 mm. Ocorre em todas as regiões biogeográficas, com 12 gêneros e aproximadamente 518 espécies. Todas as espécies neotropicais pertencem a *Austrotinodes* Schmid, com exceção de uma



Figuras 32.13–22. Trichoptera, cabeça e tórax, vd. **13**, Anomalopsychidae; **14**, Calamoceratidae; **15**, Ecnomidae; **16**, Glossosomatidae; **17**, Helicopsychidae; **18**, Hydrobiosidae; **19**, Hydropsychidae; **20**, Hydroptilidae; **21**, Lepidostomatidae; **22**, Leptoceridae.

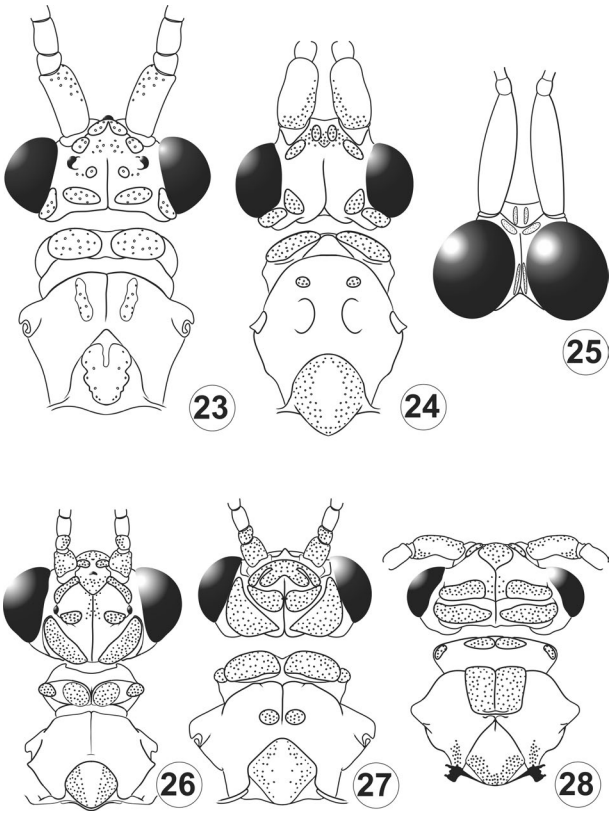
do Chile, em *Chilocentropos* Navás, com posição taxonômica duvidosa pela descrição precária e falta de holótipo. *Austrotinodes* tem 27 espécies registradas para o Brasil. Os adultos não são habitualmente coletados com armadilhas luminosas, sendo frequentemente coletados com rede entomológica. Larvas foram descritas por Ulmer (1907) como construtoras de tubo de seda. O gênero foi revisado por Flint & Denning (1989).

Glossosomatidae (Fig. 32.16). Comprimento do corpo menor que 5 mm, de coloração escura. É cosmopolita, com aproximadamente 785 espécies em 20 gêneros. Está dividida em três subfamílias: Protoptilinae, Agapetinae e Glossosomatinae. Apenas Protoptilinae está registrada para o Brasil, com cinco gêneros: *Canoptila* Mosely, *Itauara* Müller, *Mexitrichia* Mosely, *Protoptila* Banks e *Mortoniella* Ulmer. Os adultos usualmente passam despercebidos aos olhos dos leigos, pelo tamanho pequeno e hábito crepuscular ou noturno. As larvas constroem grumixás em forma de carapaça de tartaruga, frequentemente encontradas sobre rochas submersas expostas ao sol em corredeiras de rios e riachos de montanha. Quando empupam, removem a parte inferior, que seria análoga ao plastrão da tartaruga, fixando com seda a parte superior, em forma de domo, e tecendo o casulo pupal internamente. Atualmente há 57 espécies de Glossosomatidae registradas para o Brasil.

Helicopsychidae (Fig. 32.17). Os adultos de *Helicopsyche* Siebold são pequenos, com menos de 8 mm de comprimento, algumas vezes com padrões de cinza-claro e cinza-escuro. Habita todas as regiões biogeográficas, tendo dois gêneros e aproximadamente 280 espécies. No Brasil, ocorre *Helicopsyche* Siebold, com 36 espécies. As larvas constroem uma das mais incríveis grumixás, compondo uma espiral como a de moluscos planorbídeos com diversas conformações, largura, altura, sendo específicas em sua forma de construção. Machado (1957) foi o primeiro brasileiro, após Müller (1879), a descrever uma nova espécie, onde sugeriu relações miméticas da grumixá em forma de caracol com moluscos planorbídeos. A família foi revisada por Johanson (1998), que também apresentou uma hipótese de filogenia.

Hydrobiosidae (Fig. 32.18). Comprimento do corpo maior que 5 mm. Foi considerada subfamília de Rhyacophilidae. Tem aproximadamente 51 gêneros e 427 espécies, com distribuição neotropical e australasiana. No Brasil, ocorre *Atopsyche* Banks, com 27 espécies. Os adultos têm porte médio, com cerdas direcionadas tanto posteriormente quanto anteriormente sobre a venação alar. As larvas são de vida livre e predadoras, possuem a perna anterior quelada. Quando empupam, constroem uma proteção com pedras, em forma de domo onde tecem o casulo pupal. A família foi revisada por Schmid (1989).

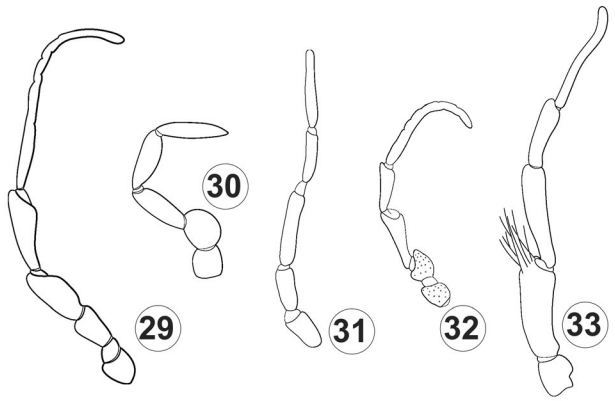
Hydropsychidae (Fig. 32.19). Comprimento do corpo variando de 5 a 25 mm. Tem cerca de 2.000 espécies em 41 gêneros, em todas as regiões biogeográficas. Está dividida em cinco subfamílias: Arctopsychinae, Diplectroninae, Hydropsychinae, Macronematinae e Smicrideinae. Apenas Macronematinae e Smicrideinae são conhecidas do Brasil, com oito gêneros, *Blepharopus* Kolenati, *Centromacronema* Ulmer, *Leptonema* Guérin,



Figuras 32.23–28. Trichoptera, cabeça e tórax, vd. **23**, Limnephilidae; **24**, Odontoceridae; **25**, Odontoceridae, cabeça de *Marilia* sp., macho; **26**, Philopotamidae; **27**, Polycentropodidae; **28**, Xiphocentronidae.

Macronema Pictet, *Macrostemum* Kolenati, *Plectromacronema* Ulmer, *Pseudomacronema* Ulmer e *Synoestropsis* Ulmer em Macronematinae. Smicrideinae tem apenas o gênero *Smicridea* McLachlan conhecido do Brasil. Smicrideinae é mais diversa, com exemplares de menor porte, com antenas mais curtas que o corpo. Membros de Macronematinae é de porte mais avantajado, tendo antenas usualmente bem mais longas que o corpo. Muitas espécies têm belos padrões de cores nas asas. As espécies diurnas são habitualmente observadas cortejando aos pares sobre folhas largas nas margens de riachos. As larvas constroem abrigos fixos, de aparência variada com uma rede de captura também com abertura bastante variada. São consideradas filtradoras de matéria orgânica particulada. Atualmente o território brasileiro conta com 156 registros de espécies pertencentes a Hydropsychidae.

Hydroptilidae (Fig. 32.20). Corpo com menos de 5 mm de comprimento. Ocorre em todas as regiões biogeográficas. Tem aproximadamente 74 gêneros e 2.570 espécies. No Brasil, são conhecidas 188 espécies em 22 gêneros. Está dividida em duas subfamílias: Ptilocolepinae, de distribuição boreal, e Hydroptilinae, cosmopolita. Esta última está dividida em seis tribos, das quais cinco são registradas para o Brasil. Hydroptilini tem os gêneros *Hydroptila* Dalman, *Oxyethira* Eaton e *Tricholeiochiton* Kloet & Hincks. Stactobiini tem *Bredinia* Flint e *Flintiella* Angrisano. Ochrotrichiini inclui *Nothotrichia* Flint, *Ochrotrichia* Mosely e *Rhyacopsyche* Müller. Leucotrichiini tem *Abtrichia* Mosely, *Acostatrichia* Mosely, *Alisotrichia* Flint, *Anchitrichia* Flint, *Ascotrichia* Flint, *Betrichia* Mosely, *Byrsopterix* Flint, *Ceratotrichia* Flint, *Leucotrichia* Mosely e *Peltopsyche* Müller. Neotrichiini apresenta no Brasil os gêneros *Neotrichia* Morton e *Taraxitrichia*



Figuras 32.29–33. Trichoptera, palpos maxilares. **29**, Ecnomidae; **30**, Glossosomatidae, **31**, Hydrobiosidae; **32**, Hydropsychidae; **33**, Philopotamidae.

Flint & Harris. Orthotrichiini não tem registro para o Brasil. *Tupiniquintrichia* Santos foi um gênero descrito para o Brasil em um mesmo artigo revisionário da subfamilia Leucotrichiinae (Santos *et al.* 2016). Há dois gêneros que não estão classificados nas subfamílias acima, porque não se conhecem as larvas nem os adultos. O primeiro, *Dicaminus* Müller, foi descrito de grumixás com duas chaminés dorsais. O segundo, *Eutonella* Müller, é conhecido pela ilustração da mandíbula da pupa. As larvas são de vida livre até o quarto ínstar e constroem grumixás em forma de bolsa, garrafa e outras. Estas são construídas inteiramente de seda ou podem ter fragmentos de plantas, algas, grãos de areia ou outros materiais incorporados. A família está entre as mais diversas e conta com pequeno número de sistematas na região Neotropical. Muitos novos registros e novas espécies ainda estão por ser revelados em Hydroptilidae.

[Lepidostomatidae] (Fig. 32.21). Ainda não foi registrada para o Brasil, mas ocorre em países vizinhos andinos. Está sendo incluída pela provável ocorrência no Brasil. Comprimento do corpo de 5 a 10 mm. Tem cerca de 500 espécies descritas, de distribuição principalmente nas regiões Holártica, Afrotropical e Oriental. Está dividida em duas subfamílias: Lepidostomatinae e Theliopsychinae. O único gênero Neotropical é *Lepidostoma* Rambur. As espécies da América do Norte e Central foram revisadas por Weaver (1988).

Leptoceridae (Fig. 32.22). Comprimento do corpo de 4 a 20 mm. Possui aproximadamente 50 gêneros e 2.235 espécies descritas em todas as regiões biogeográficas. Há 95 espécies descritas para o Brasil nas subfamílias Leptocerinae— com os gêneros *Achoropsyche* Holzenthal, *Nectopsyche* Müller, *Neoathripsodes* Holzenthal e *Oecetis* McLachlan— e Triplectidinae— com *Amazonatolica* Holzenthal & Pes, *Atanatolica* Mosely, *Triplectides* Kolenati, *Grumichella* Müller e *Notalina* Mosely. Os adultos são, de uma maneira geral, delgados e muitos são comprimidos lateralmente. Muitos têm padrões de cores elaborados nas asas, definidos por escamas coloridas. As larvas constroem grumixás de formato e materiais diversos, desde totalmente de seda, com fragmentos de plantas, com grãos de areia e até com pequenos gravetos ocos (como em *Triplectides*). Morse (1981) apresentou uma filogenia da família e Morse & Holzenthal (1987) revisaram a subfamília Triplectidinae.

Limnephilidae (Fig. 32.23). Comprimento do corpo variando entre 10 e 20 mm. Muito comum, distribuída principalmente nas regiões Paleártica e Neártica. Bastante diversa, com mais de mil espécies descritas em cerca de 97 gêneros. Na região Neotropical, são 50 espécies descritas em dez gêneros. Apenas uma espécie ocorre no Brasil, *Antarctoecia brasiliensis* Huamantinco & Nessimian.

Odontoceridae (Fig. 32.24). Comprimento do corpo entre 5 e 50 mm. De distribuição ampla, exceto a região Afrotropical e Antártica. Aproximadamente com 270 espécies descritas em 15 gêneros, apenas três com registros para o Brasil: dois monotípicos, *Barypenthus concolor* Burmeister e *Anastomoneura guahybae* Huamantinco & Nessimian, e o gênero *Marilia* Müller que possui 22 espécies. Os machos de *Marilia* possuem olhos muito grandes, tocando-se dorsalmente (Fig. 32.25). *Barypenthus concolor* é endêmico do sudeste do Brasil e o maior tricóptero conhecido para o país, chegando a 50 mm de comprimento. Espécies de *Marilia* e *Barypenthus* podem ser vistos em enxames de corte sobre remansos dos rios. *B. concolor* voa muito bem e rapidamente, em trajetórias em formato de 8, onde mais indivíduos vão se agrupando. As pupas são encontradas agrupadas às dezenas nas laterais de poções em rios limpos de montanha. Espécimes de *Marilia* enxameiam formando colunas acima de regiões de remanso ou corredeira. As larvas de Odontoceridae constroem grumixás com fragmentos de rochas, empupando em regiões a salvo da corredeira.

Philopotamidae (Fig. 32.26). Comprimento do corpo de 5 a 10 mm. Bastante diversa e presente em todas as regiões biogeográficas. Atualmente têm 26 gêneros, com mais de 1.500 espécies. Está dividida em três subfamílias, Paulianodinae, Philopotaminae e Chimarrinae, as duas últimas registradas para o Brasil, com três gêneros. Chimarrinae, com o gênero *Chimarra* Stephens. Philopotaminae, com dois gêneros, *Alterosa* Blahnik e *Wormaldia* McLachlan. *Dolophilodes* foi revisto (Blahnik 2005) e muitas de suas espécies foram transferidas para *Alterosa*, e subsequente a esta revisão, várias outras espécies foram descritas compreendendo um total de 41 espécies para o Brasil. Já *Wormaldia* McLachlan tem registro de apenas uma espécie no território nacional.

Polycentropodidae (Fig. 32.27). Comprimento do corpo de 5 a 10 mm. Está presente em todas as regiões biogeográficas, com aproximadamente 860 espécies em 18 gêneros. Há divergências nas subfamílias reconhecidas por diferentes autores. Entretanto, mantendo a consistência da classificação usada aqui (Morse 2011), três subfamílias são reconhecidas: Kambaitipsychinae, Pseudoneureclipsinae e Polycentropodinae. Somente a última ocorre no Brasil, com 114 espécies em *Cernotina* Ross, *Nyctiophylax* Brauer, *Polycentropus* Curtis, *Polyplectropus* Ulmer e *Cyrnellus* Banks.

Sericostomatidae. Comprimento do corpo de 5 a 10 mm. Tem mais de 110 espécies em 16 gêneros no mundo. São mais diversos e comuns nas regiões Holártica e Oriental. No Brasil, há dois gêneros com uma espécie, *Grumicha grumicha* Müller, com registros para os estados de São Paulo e Santa Catarina. As outras duas espécies conhecidas para o Brasil são do gênero *Notidobiella* Holzenthal e Blahnik. As grumixás são construídas inteiramente de seda.

Xiphocentronidae (Fig. 32.28). Comprimento do corpo de 3 a 10 mm. Tem aproximadamente 183 espécies, descritas em sete gêneros de distribuição pantropical, sendo especialmente diversa na região Oriental. Está dividida em duas subfamílias, Proxiphocentroninae e Xiphocentroninae, somente a última, com 12 espécies de *Xiphocentrum* Brauer e uma de *Machairocentron* Schmid está registrada para o Brasil. Os adultos são de coloração escura, com pequena mancha branca central na asa anterior. As larvas constroem um tubo de seda, às vezes saindo parcialmente da água, na região que ainda é constantemente molhada pelos respingos da correnteza.

Agradecimentos. Ao Felipe Dato Liberato pela prancha da larva de *Phylloicus angustior*.

Referências bibliográficas

Blahnik, R.J. 2005. *Alterosa*, a new caddisfly genus from Brazil (Trichoptera: Philopotamidae). **Zootaxa** 991: 3–60.

Fischer, F.C.J. 1960. **Necrotaulidae, Prosepididontidae, Rhyacophilidae. Trichopterorum Catalogus**. Nederlandsche Entomologische Vereeniging, Amsterdam. Vol. 1, iv + 168 pp.

Fischer, F.C.J. 1973. **Index Vols I–XV. Trichopterorum Catalogus.** Nederlandsche Entomologische Vereeniging, Amsterdam. Index, v + 118 pp.

Flint Jr., O.S. 1981. Studies of Neotropical caddisflies, XXVII: Anomalopsychidae, a new family of Trichoptera, pp. 75–85. *In*: G.P. Moretti (ed.). **Proceedings of the 3rd International Symposium on Trichoptera**. Dr W. Junk Publishers. The Hague.

Flint Jr., O.S. & D.G. Denning 1989. Studies of Neotropical caddisflies, XLI: new species and records of Austrotinodes (Trichoptera: Psychomyiidae). **Pan-Pacific Entomologist** 65(2): 108–122.

Holzenthal, R.W. 1997. The caddisfly (Trichoptera) family Atriplectididae in the Neotropics. **Proceedings of the 8th International Symposium on Trichoptera**, pp. 157–165. *In*: R.W. Holzenthal & O.S. Flint Jr. (eds). Columbus, Ohio, Ohio Biological Survey.

Holzenthal, R.W & A. Calor 2017. Catalog of the Neotropical Trichoptera (Caddisflies). **ZooKeys** 654(654): 1-566. DOI: 10.3897/zookeys.654.9516

Ihering, R.V. 2002. Dicionário dos Animais do Brasil. Editora Difel (Brasil), 604 pp.

Johanson, K.A. 1998. Phylogenetic and biogeographic analysis of the family Helicopsychidae (Insecta: Trichoptera). **Entomologica Scandinavica**, **Supplement** 53: 1–172.

Machado, A.B.M. 1957. *Helicopsyche planorboides* n. sp. (Trichoptera Helicopsychidae) and its mimetic relations to planorbids (Mollusca Pulmonata). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 29:193–200.

Morse, J.C. 1981. A phylogeny and classification of family-group taxa of Leptoceridae (Trichoptera), pp. 257–264. *In*: G.P. Moretti (ed.). **Proceedings of the Third International Symposium on Trichoptera**. Dr W. Junk publisher, The Hague.

Morse, J.C. 1997. Phylogeny of Trichoptera. **Annual Review of Entomology** 42: 427–450.

Morse, J.C. 2011. The Trichoptera world checklist. **Zoosymposia** 5: 372-380.

Morse, J.C. & R.W. Holzenthal 1987. Higher classification of Triplectidinae (Trichoptera: Leptoceridae), pp. 139–144. *In*: M.A.T. Bournaud (ed.). **Proceedings of the 5th International Symposium on Trichoptera**. Dr. W. Junk Publisher. The Hague.

Morse, J.C.; P.B Frandsen; W. Graf & J.A. Thomas 2019. Diversity and ecosystem services of Trichoptera. **Insects** 10(5): 125.

Müller, F. 1879. Notes on the cases of some South Brazilian Trichoptera. **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 4(2): 131–144.

Paprocki, H.; R.W. Holzenthal & R.J. Blahnik 2004. **Checklist of the Trichoptera (Insecta) of Brazil I**. Biota Neotropica. 4 (1): 1–22.

Pes, A.M.O; R.W. Holzenthal; J.V. Sganga; A.P.M. Santos; P. Barcelos-Silva & L.M Camargos 2018. Order Trichoptera. *In*: N. Hamada; J.H Thorp & D.C Rogers (eds). **Keys to Neotropical Hexapoda, Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates**. London, Academic Press, Elsevier, vol. 3, 237–324.

Prather, A.L. 2003. Revision of the Neotropical caddisfly genus *Phylloicus* (Trichoptera: Calamoceratidae). **Zootaxa** 275: 1–214.

Riek, E.F. 1976. The marine caddisfly family Chathamiidae (Trichoptera). **Journal of the Australian Entomological Society** 15: 405–419.

Ross, H.H. 1956. **Evolution and classification of the mountain caddisflies**. University of Illinois Press, 213 pp.

Ross, H.H. 1967. The evolution and past dispersal of the Trichoptera. **Annual Review of Entomology** 12: 169–206.

Santos, A.P.M.; J.L. Nessimian & D.M. Takiya 2016. Revised classification and evolution of leucotrichiine microcaddisflies (Trichoptera: Hydroptilidae) based on morphological and molecular data. **Systematic Entomology** 41(2): 458–480.

Santos, A.P.M.; L.L. Dumas; A.L. Henriques-Oliveira; W.R.M. Souza; L.M. Camargos; A.R. Calor & A.M.O. Pes 2020. Taxonomic Catalog of the Brazilian Fauna: order Trichoptera (Insecta), diversity and distribution. **Zoologia** 37: 1–13.

Schmid, F. 1984. Un essai d'évaluation de la faune mondiale des Trichoptères, pp. 337. *In*: J.C. Morse (ed.). **Proceedings of the 4th International Symposium on Trichoptera**. Dr. W. Junk, Publishers. The Hague.

Schmid, F. 1989. Les hydrobiosides (Trichoptera, Annulipalpia). **Bulletin de l'Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie Supplement** 59, 154 pp.

Thomas, J. A.; P.B. Frandsen; E. Prendini; X. Zhou & R.W Holzenthal 2020. A multigene phylogeny and timeline for Trichoptera (Insecta). **Systematic Entomology** 45: 670–686.

Ulmer, G. 1907. Trichoptera. *In*: P. Wytsman (ed.). **Genera Insectorum**. Bruxelles, L. Desmet Verteneuil, part 60, 259 pp.

Weaver III, J.S. 1984. The evolution and classification of Trichoptera. Part I: the groundplan of Trichoptera, pp. 413–419. *In*: J.C. Morse (ed.). **Proceedings of the Fourth International Symposium on Trichoptera.** Dr W. Junk publisher, The Hague.

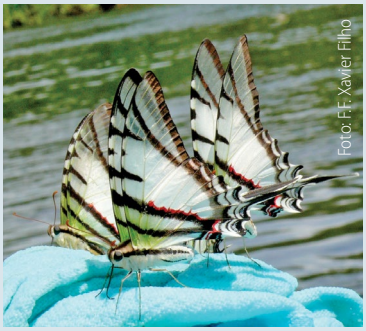
Weaver III, J.S. 1988. A synopsis of the North American Lepidostomatidae (Trichoptera). **Contributions of the American Entomological Institute** 24(2): 1–141.

Weaver III, J.S. & J.C. Morse 1986. Evolution of feeding and case-making behavior in Trichoptera. **Journal of the North American Benthological Society** 5(2): 150–158.

Wiggins, G. B. 2004. **Caddisflies: the underwater architects.** Toronto, University of Toronto Press, 292 pp.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 33
LEPIDOPTERA LINNAEUS, 1758



Papilionidae: *Protesilaus glaucolaus*

Nymphalidae: *Morpho epistrophus*

Hedylidae: *Macrosoma bahiata*

Saturniidae: *Copiopteryx semiramis*

Eduardo Carneiro UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0002-4796-0020

Gláucia Marconato

Alexandre Specht Embrapa Cerrados, Planaltina, DF. https://orcid.org/0000-0002-8921-0340

Marcelo Duarte USP, Museu de Zoologia, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0002-9562-2974

Mirna M. Casagrande UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0002-6076-8463

Etimologia. Do grego *lepis* ou *lepidos* = escamas, *pteron* = asa. O nome refere-se às asas cobertas por escamas.

Diagnose. São holometábolos ou endopterigotos. Adultos variam de 1 a 100 mm de comprimento e envergadura alar de 2 a 300 mm. Dois pares de asas membranosas, corpo e demais apêndices densamente cobertos por escamas. Peças bucais do tipo sugador; probóscide (gáleas modificadas) geralmente desenvolvida, raramente com peças bucais mastigadoras na fase adulta. São facilmente distinguidos de Trichoptera pelas antenas mais curtas e pela presença de uma densa camada de escamas protegendo todo seu corpo.

Introdução. A Ordem Lepidoptera inclui as mariposas e borboletas. Estimativas sobre a diversidade dos lepidópteros em geral expressam números muito aquém da realidade. Acredita-se que, com novas ferramentas como análise molecular, uma intensificação de inventários faunísticos e revisões taxonômicas de famílias pouco estudadas, é possível que se encontre algo em torno de 500 mil espécies de Lepidoptera em todo mundo (Gaston 1991). Essa estimativa demonstra o quanto se desconhece sobre um dos principais grupos de insetos que, reconhecidamente, auxiliam na manutenção de vários ecossistemas. No Brasil, são conhecidas quase 26 mil espécies de lepidópteros, o que representa metade das espécies da região Neotropical (Heppner 1991); são estimadas entre 40 e 60 mil espécies para o país. Das 124 famílias reconhecidas por Heppner (1998), 78 ocorrem no Brasil.

Os fósseis mais antigos conhecidos de Lepidoptera têm aproximadamente 193 milhões de anos (Mitter *et al*. 2017), embora estime-se através de metodologias moleculares que a ordem deve ter surgido há mais tempo, no fim do Carbonífero (aproximadamente 299 milhões de anos). A correlação de sua origem com a origem das Angiospermas ainda é controversa (Beaulieu *et al*. 2015; Kawahara *et al*. 2019), mas a maior diversificação parece ter ocorrido junto com as principais radiações de plantas com flores, durante o Cretáceo Inferior, entre 100 a 130 milhões de anos atrás (Kristensen & Skalski 1998; Kawahara *et al*. 2019).

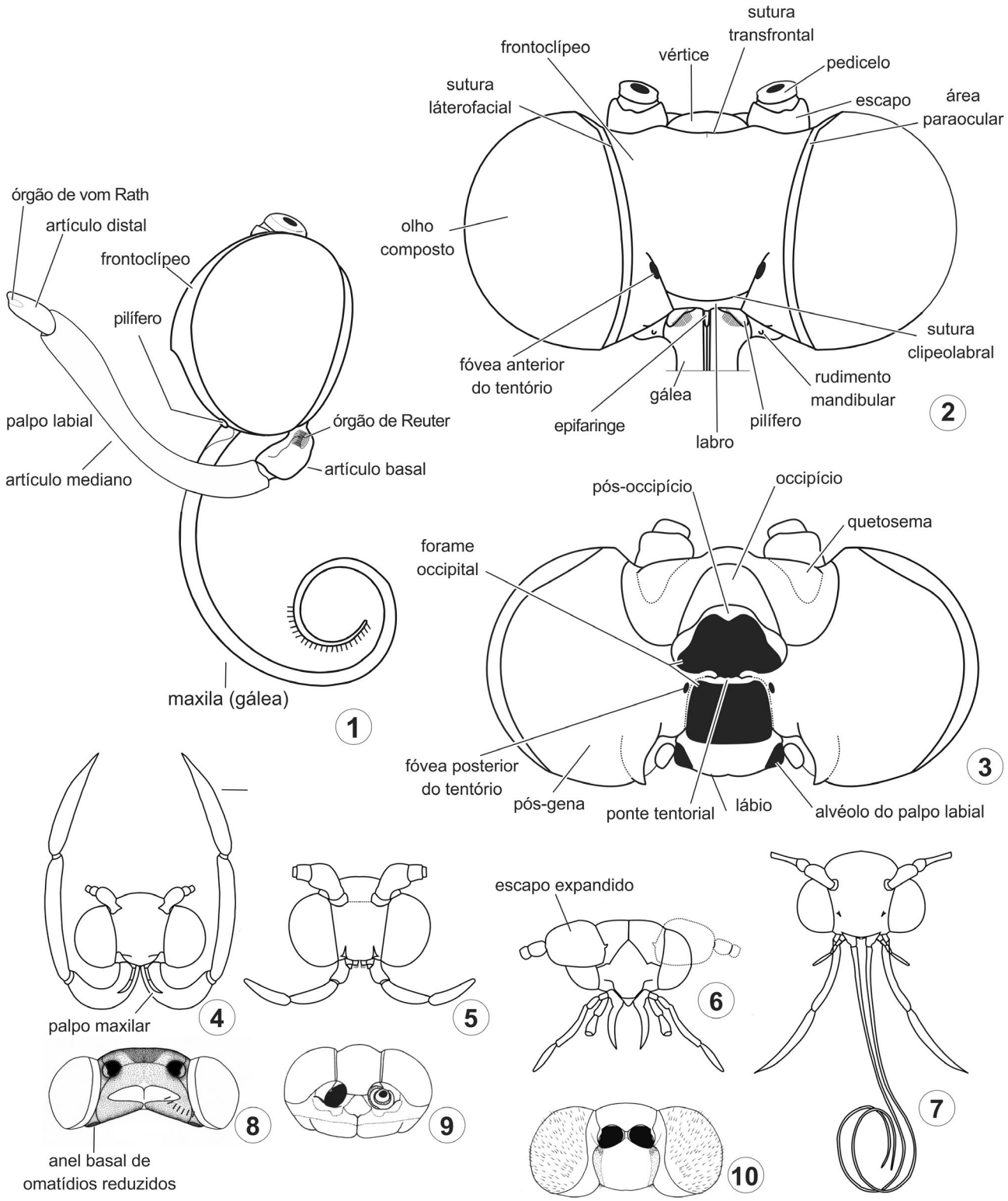
Este capítulo apresenta informações atualizadas sobre a ordem, principalmente com relação a sua classificação. Até então, o principal compêndio sobre o tema eram os tomos quinto e sexto das obras de Costa Lima (1945, 1949).

Morfologia (adultos). A cabeça consiste em uma cápsula subglobular hipognata, formada por poucos escleritos. O maior deles está na região anterior e corresponde ao frontoclípeo (=área frontal) (Figs 33.1–2), de forma quadrangular ou subtriangular, delimitado lateralmente pela sutura látero-facial (= sutura látero-frontal ou ocular), desde a base das antenas até as suturas subgenais. Entre as antenas, estão as suturas transfrontal (= sutura frontal) e epicranial na linha médio-dorsal da cabeça; em algumas espécies, a fronte e o clípeo estão distintamente separados pela sutura clipeal. Em geral, as bases das antenas são separadas pelo vértice. Em

Como citar: Carneiro, E.; Marconato, G.; Specht, A.; Duarte, M.; Casagrande, M.M. 2024. Cap. 33, Lepidoptera Linnaeus, 1758, pp. 710-766. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c33

algumas espécies, na porção inferior do esclerito frontoclipeal e junto às suturas subgenais estão os rudimentos mandibulares. Com exceção dos olhos, toda a superfície da cabeça é revestida por escamas, algumas distintamente alongadas e, por vezes, formando tufos no vértice e no frontoclípeo; entretanto, na maioria não formam tufos eriçados.

Olhos compostos subglobulares, glabros ou cerdosos, com o maior diâmetro geralmente se estendendo dorso-ventralmente (Figs 33.2–10). Área paraocular (= esclerito ocular) separa os olhos do frontoclípeo; dorsalmente essa área termina na base da antena e ventralmente na região da subgena. Cada olho composto é formado por inúmeras facetas hexagonais denominadas



Figuras 33.1–10. Morfologia externa da cabeça e apêndices. 1, Nymphalidae, vl; 2, vf; 3, vp; 4, Tineidae, vf; 5, Psychidae, vf; 6, Nepticulidae, vf; 7, Gracillariidae, vf; 8, Hesperiidae, vd; 9, Lycaenidae, vd; 10, Nymphalidae, vd. Figuras modificadas de Kristensen (1998), Duarte *et al.* (2001), Carneiro *et al.* (2012), Leite *et al*. (2013)

omatídios. Em alguns grupos, há um par de ocelos, posteriormente à antena e relativamente próximo à margem lateral de cada olho composto. A perda do ocelo mediano é considerada uma autapomorfia da ordem. Segundo alguns autores, os ocelos laterais estão presentes em todos os lepidópteros, mas em alguns táxons, como os esfingídeos, saturniídeos e todas as borboletas, são internos, sendo reconhecidos somente em estudos histológicos. Nas laterais do vértice e do frontoclípeo, também podem ser encontrados órgãos sensoriais de Jordan (= quetosemas), facilmente distinguíveis dentre as demais escamas da cabeça por formarem tufos de cerdas eretas e alongadas, frequentemente alocadas sobre uma protuberância na cabeça.

Na face posterior (Fig. 33.3), o forâmen occipital é dividido em dois pela ponte tentorial. A porção superior tem diferentes formas: oval, retangular, trapezoidal e triangular são alguns exemplos; está delimitado dorsalmente pelo pós-occipício, lateralmente pela pós-gena e ventralmente pela ponte tentorial. A porção inferior tem a ponte tentorial, como limite dorsal, lateralmente a pós-gena e ventralmente a ponte pós-occiptal; em geral, tem formato triangular ou retangular. Nas extremidades da borda superior da ponte tentorial, encontram-se os côndilos occipitais, como duas estruturas proeminentes e semicirculares, onde se articulam os escleritos cervicais; na borda inferior, estão as fóveas posteriores do tentório, opostamente marcadas pelas fóveas anteriores. A face ventral da cabeça é caracterizada por uma acentuada depressão, a fossa proboscidial, onde se alojam o lábio no centro e, as maxilas lateralmente (Fig. 33.2).

Em geral, a antena é longa, mas raramente excede o comprimento do corpo, como nos machos de Adelidae, tendo até três vezes o comprimento do corpo. A antena apresenta formas e tamanhos que podem variar entre os sexos de uma mesma espécie. O escapo é globular e robusto, às vezes com uma fileira de cerdas piliformes denominada pécten; o pedicelo é anelar e pouco variável e o flagelo é formado por vários flagelômeros, que podem ser filiformes, clavados ou pectinados (uni, bi, tri ou quadripectinado) (Figs 33.11–16), geralmente têm inúmeros sensores que funcionam como quimio, mecano e/ou termorreceptores.

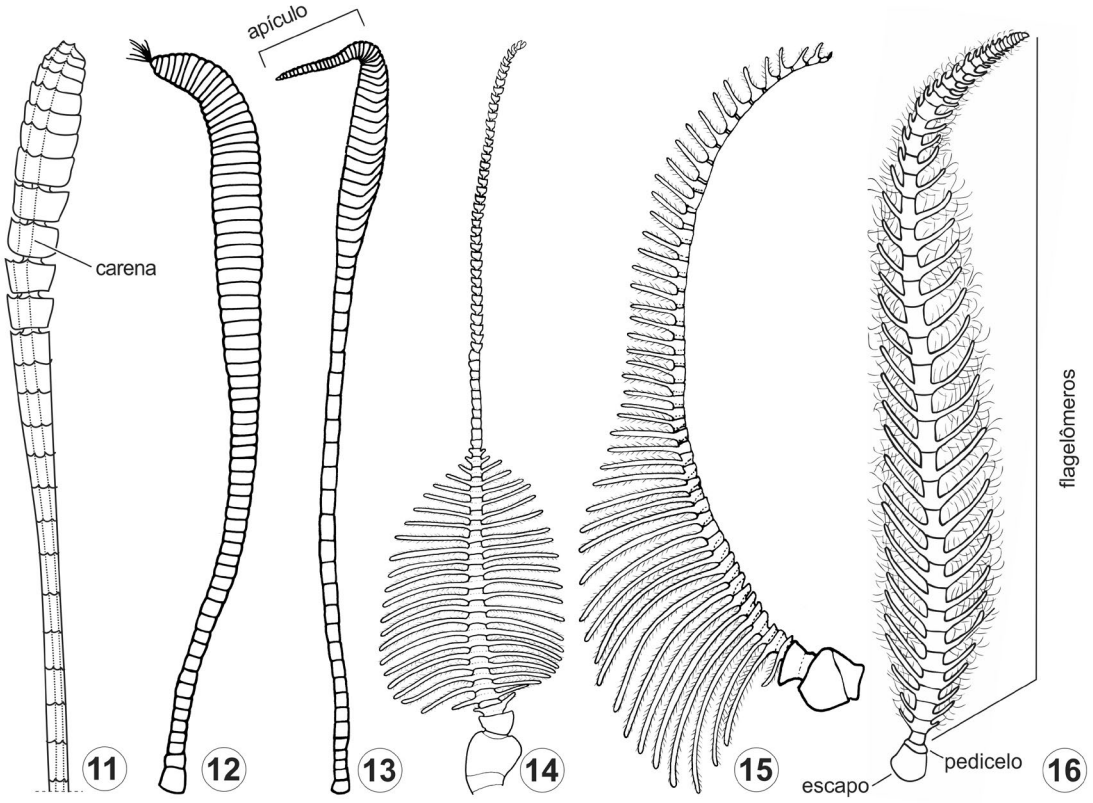
As peças bucais são do tipo sugador, com maxilas modificadas e relativamente alongadas, gáleas semi tubulares e distintamente unidas, formando um órgão tubuliforme denominado probóscide ou espirotromba. A probóscide (Figs 33.1,7) teve origem única na história evolutiva dos lepidópteros e seu desenvolvimento ocorreu a partir de ancestrais com peças bucais mastigadoras, como aquelas encontradas em Micropterigidae, Agathiphagidae e Heterobathmiidae, grupos que não ocorrem no Brasil. Os palpos maxilar e labial podem variar em tamanho e em número de palpômeros; ambos, no entanto, costumam ter uma densa cobertura de escamas. O palpo maxilar está ausente em 90% dos lepidópteros, quando presente, é curto, no máximo com cinco palpômeros; o labial geralmente é bem desenvolvido, constituído de três palpômeros (Figs 33.1, 4–7), raramente reduzidos a um ou a dois, como em algumas espécies de Hepialidae, Zygaenidae, Papilionidae e Noctuidae. A direção (ascendentes, porrectos ou pendentes) e a forma dos palpos labiais e dos órgãos sensoriais de Reuter e de vom Rath (Fig. 33.1), nos palpômeros proximal e distal, respectivamente, além do comprimento relativo dos artículos mediano e distal, são importantes para o reconhecimento de alguns táxons. As demais peças bucais são pouco desenvolvidas ou vestigiais. O labro é um pequeno esclerito subtriangular entre a margem inferior do frontoclípeo e a base da probóscide, com lobos laterais cerdosos e relativamente pequenos, denominados pilíferos (Fig. 33.2).

O tórax é formado pelo protórax, mesotórax e metatórax que contêm os três pares de pernas (Figs 33.17–25), os dois pares de asas membranosas e respectivas estruturas responsáveis pelo seu acoplamento (Figs 33.26–34) e, dependendo do grupo, podem abrigar estruturas timpânicas (Figs 33.35–42).O protórax (Figs 33.17–19) é o menor dos três segmentos torácicos, embora em alguns grupos basais ele possa ser tão desenvolvido quanto os demais segmentos. Possui um par de escleritos na porção anterior, os patágios, que em Papilionoidea, no entanto, são membranosos. Lateralmente, estão o pré-episterno e o episterno, este se projetando ventralmente até o discrimen I.

O mesotórax (Figs 33.17–19) é o maior segmento torácico. O noto geralmente alargado na porção mediana, divide-se em pré-escuto, escuto e escutelo; com um par de escleritos móveis a cada lado, as tégulas, densamente revestidas de escamas, cuja função associada é a proteção da porção basal das asas. Alguns autores associam à tégula função semelhante à de um esclerito axilar, além de auxiliar no acoplamento das asas, por meio da pressão exercida sobre elas. Além disso, poderia também funcionar como sensor de ressonância do ar devido às ramificações do nervo tegular na região de maior contato com a asa anterior. Lateralmente, estão o episterno e o epímero, situados dorsal e ventralmente respectivamente; o primeiro desses escleritos é dividido em anepisterno e catepisterno. Ventralmente está o discrimen II.

O metatórax (Figs 33.17–19) é o segundo maior segmento torácico, constituído por um escuto reduzido, se comparado com o segmento anterior. Essa redução é progressiva entre os táxons que compõem o clado Ditrysia; em Macrolepidoptera, essa redução é ainda mais acentuada pelo fato de o escutelo estar projetado anteriormente sobre o escuto. Em Noctuoidea, o metatórax constitui abrigo para os órgãos timpânicos (Figs 33.41–42), especificamente alojados a cada lado do respectivo segmento, entre o epímero e o posnoto, cuja função é captar as vibrações sonoras e, provavelmente, as vibrações do ar, funcionando como órgãos proprioceptivos. Os órgãos timpânicos em Noctuoidea são basicamente constituídos por um saco e uma membrana timpânica associados ao órgão cordotonal, formado por dois escolopídeos (Scoble 1995). Látero-ventralmente, o metatórax possui os mesmos escleritos que o mesotórax.

Pernas e asas são importantes na caracterização e reconhecimento de grandes grupos. A coxa tem a forma de um cone truncado, aparentemente fundido à porção látero-ventral do tórax articulada com a pleura e, exceto pela perna anterior, as demais divididas em eucoxa e mero. O fêmur é o artículo mais robusto da perna, articulado com a tíbia, relativamente mais fina e com esporões frequentemente dispostos segundo as fórmulas 0–2–4 ou 0–2–2, porém, em alguns grupos como Hepialidae e Dalceridae, estão completamente ausentes. A tíbia anterior geralmente é mais curta que as demais, particularmente nas borboletas Nymphalidae, além disso, possui um apêndice tipicamente laminado, a epífise (Fig. 33.21), utilizado na limpeza das antenas e da probóscide, sua ausência em algumas espécies



Figuras 33.11–16. Antenas. **11**, Nymphalidae; **12**, Sesiidae; **13**, Hesperiidae; **14 – 15**, Cossidae; **16**, Hedylidae.

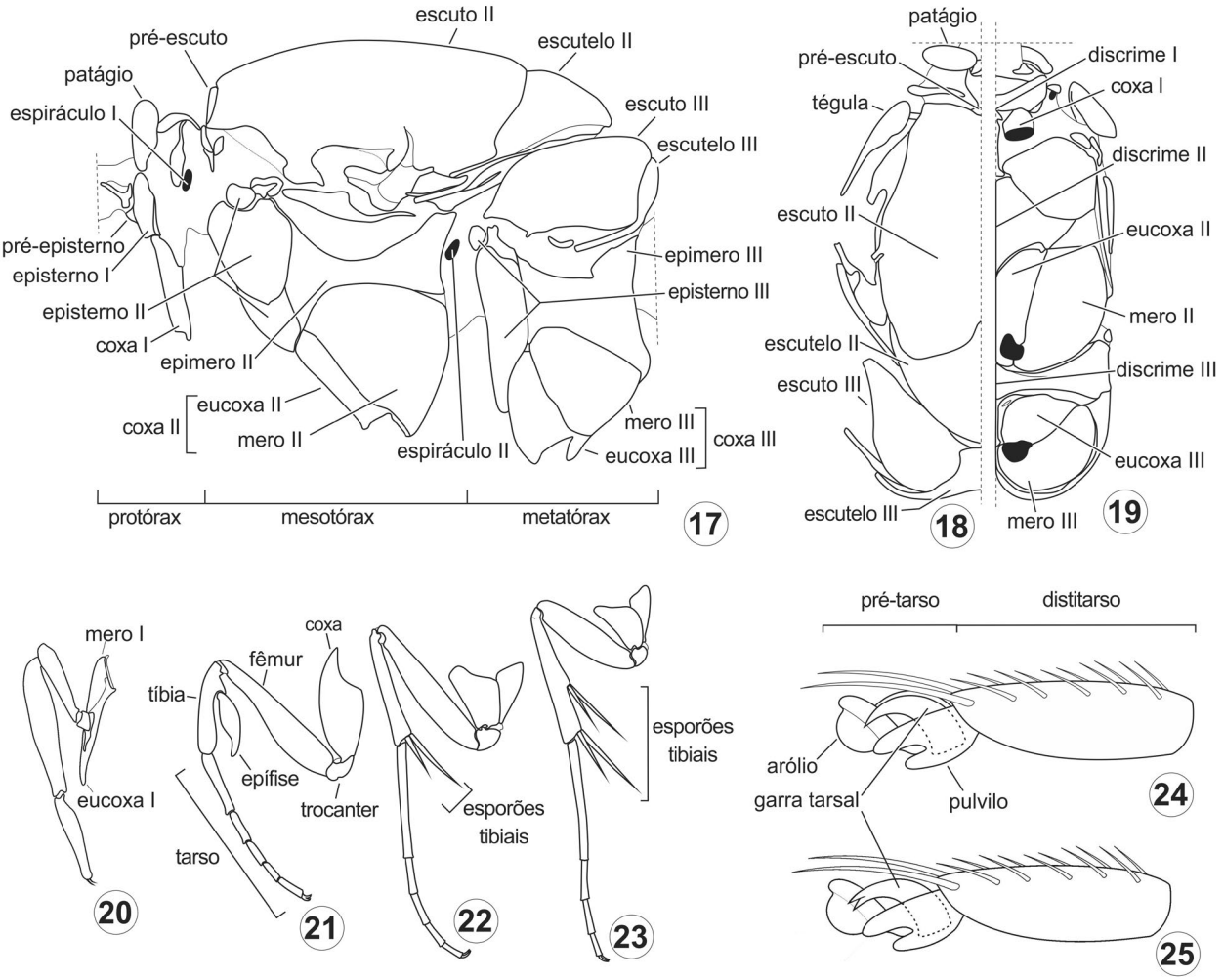
é considerada secundária. O tarso é dividido em até cinco tarsômeros, essa redução parece ser secundária, já que os grupos basais possuem o número máximo. O primeiro tarsômero é sempre mais longo (Figs 33.21–23); o último, também denominado como distitarso, possui, na porção distal, um par de garras tarsais simples ou bífidas, um empódio ou arólio entre as garras e um pulvilo na lateral externa de cada garra (Figs 33.24–25). Modificações em vários elementos do distitarso são comuns em alguns grupos, como por exemplo, a redução do arólio e dos pulvilos em Papilionidae.

As asas, dois pares, são membranosas com formas e tamanhos variados. Em geral, a asa anterior é subtriangular e a posterior arredondada, menos desenvolvida que a anterior, mas ambas com uma área proximal ao corpo denominada base, um ângulo umeral, um ápice e um ângulo anal, além das margens costal, externa e interna (Figs 33.26–31), que podem ser retas ou curvas, às vezes, com saliências ou prolongamentos caudais na asa posterior, como os que são encontrados em Papilionidae e Lycaenidae. Nos grupos basais, como Nepticuloidea e Incurvarioidea, machos e fêmeas têm asas tipicamente lanceoladas, mais longas que largas. As asas de Alucitoidea e Pterophoroidea são distintas pelas divisões longitudinais em tiras plumosas. Em muitas espécies, o dimorfismo sexual é acentuado principalmente com relação ao tamanho e formato das asas. Em Geometridae e Psychidae, há espécies cujos machos são alados, enquanto as fêmeas podem ser ápteras ou braquípteras.

A membrana alar geralmente é totalmente revestida de escamas, embora sua ausência parcial seja característica de alguns grupos, como Sesiidae, Arctiinae (Erebidae) e Danainae (Nymphalidae); nos grupos basais, além de escamas, encontram-se cerdas em forma de espinhos (acúleos ou microtríquias).

O sistema de venação é relativamente simples, sendo constituído quase que exclusivamente de veias longitudinais, com algumas transversais, diferentemente dos grupos basais de Pterygota, em que a venação muito se assemelha àquela de Trichoptera, devido ao maior número de veias transversais.

Há dois sistemas de venação entre os lepidópteros: a homoneura e a heteroneura. No primeiro tipo (Figs 33.26–27), as asas anterior e posterior têm praticamente a mesma configuração de veias: Subcostal (Sc), com um ou dois ramos; Radial (R), com cinco ramos, às vezes seis; Média (M), com três ramos; Cubital Anterior (CuA), com dois ramos; Cubital Posterior (CuP), com um ramo e Anal (A), com dois ramos. Esse tipo ocorre em Micropterigidae, Agathiphagidae, Heterobathmiidae, Eriocraniidae, Acanthopteroctetidae, Lophocoronidae, Neopseustidae, Mnesarchaeidae e Hepialidae. No segundo tipo (Figs 33.28–31), a asa posterior tem menor número de veias que a asa anterior, resultando em um sistema diferente. Ocorre nas demais superfamílias (clado Heteroneura). Nesse tipo de venação, há uma veia Radial com cinco ramos na asa anterior, um setor não ramificado (Rs) na asa posterior, sendo que a primeira radial (R_1) geralmente funde-se a Sc; além disso, a porção basal de M é vestigial ou ausente, delimitando uma ampla célula no centro da asa, à qual se dá o nome de célula discal, limitada na porção superior pela R e suas ramificações e na inferior pela CuA; na porção distal desta célula estão as veias transversais discocelular superior (dcs), discocelular mediana (dcm), discocelular inferior (dci) e médio-cubital (m-cu) (Figs 33.30–31); na presença ou ausência destas, diz-se que a célula é fechada ou aberta, respec-



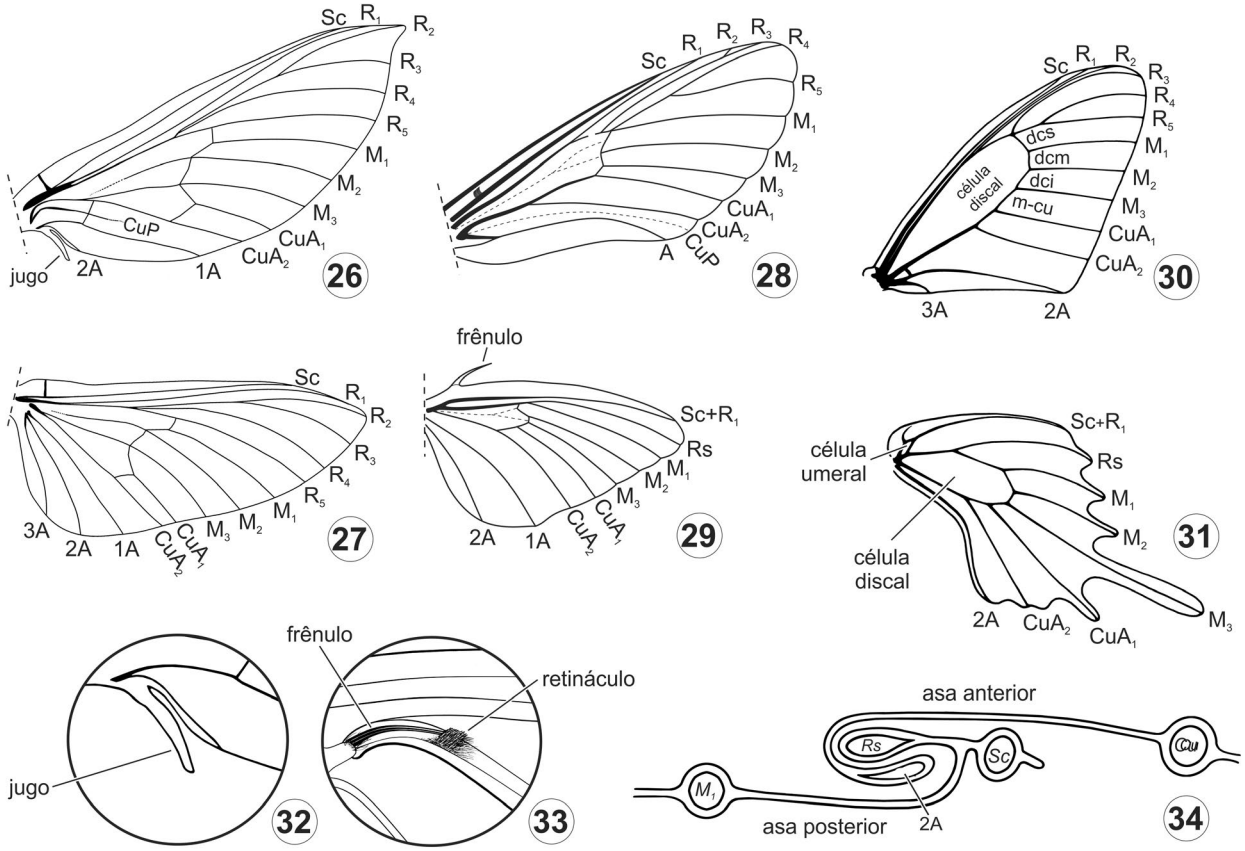
Figuras 33.17–25. Morfologia externa do tórax e apêndices. **17**, Nymphalidae, vl; **18**, vd; **19**, vv; **20**, Riodinidae, perna protorácica; **21**, Nymphalidae, perna protorácica; **22**, mesotorácica; **23**, metatorácica; **24**, distitarso; **25**, Pieridae, garra tarsal bífida.

tivamente. Além dessas veias transversais, na asa posterior ocorre a veia umeral, localizada no ângulo umeral, entre a margem costal e a Sc.

Nos grupos com venação heteroneura, as veias podem estar fundidas de várias formas. A Sc da asa anterior origina-se independentemente da célula discal, logo abaixo da margem costal. Diferentemente, os ramos da R originam-se na célula discal, no limite superior ou no ângulo superior dessa célula; dependendo do grupo, terminam em diferentes pontos da margem costal, do ápice e da margem externa. Quando dois ou mais ramos da R estão fundidos além da origem na célula discal e possuem um pedúnculo comum, diz-se que essas veias são pedunculadas. Em algumas espécies, as radiais, mesmo depois de separadas, voltam a se fundir, formando as células acessórias, como as encontradas nos geometrídeos. Os três ramos da veia M geralmente partem da extremidade distal da célula discal, no entanto, M_1 às vezes compartilha do mesmo pedúnculo que R_5, como ocorre em muitos lasiocampídeos. A origem de M_2 também é importante para distinção de alguns grupos: quando sua origem está no meio ou acima da extremidade distal da célula discal, a veia CuA_1, que delimita a porção inferior dessa célula, parece trirramificada, como na maioria dos lepidópteros; quando M_2 está mais próxima de M_3 que de M_1, então a Cubital parece ter quatro ramos, como nos castniídeos.

Com relação à venação da asa posterior, os caracteres utilizados na identificação dos grandes grupos referem-se à fusão entre o número de anais e o grau de desenvolvimento da CuP, isto é, quando presente, ela pode ser completa ou incompleta (em alguns trabalhos é indicada como sendo 1A de Comstock 1918). Em Bombycidae, por exemplo, a R está separada de Sc na base da asa e R_1 surge como uma veia transversal entre Rs e Sc, originando-se a partir da célula discal. Contudo, na maioria dos lepidópteros, na asa posterior R_1 está fundida à Sc, daí a indicação Sc + R_1 nas ilustrações. Em muitas espécies, Sc e R_1 estão fundidas na base ou fundem-se em algum ponto ao longo do limite superior da célula discal.

O acoplamento das asas é feito de três maneiras. Em alguns grupos basais como Micropterigoidea e Hepialoidea, há um prolongamento basal, o lobo jugal ou jugo, na margem interna da asa anterior (Figs 33.26,32), e nele se encaixa a porção costal da asa posterior. Em Micropterigoidea, o acoplamento é reforçado pelas cerdas do ângulo umeral da asa posterior, que passam sob a asa anterior, alojando-se no lobo jugal. O segundo tipo compreende um frênulo e um retináculo (Figs 33.29, 33). Ocorre na maioria dos lepidópteros com venação heteroneura e em muitos com venação homoneura, já estando presente em Acanthopteroctetoidea. O frênulo pode ser composto por uma ou mais cerdas situadas no ângulo umeral da asa posterior. Nos



Figuras 33.26–34. Venação e tipos de acoplamento de asas. **26–27**, homoneura, Hepialidae; **28–29**, heteroneura, Sphingidae; **30–31**, heteroneura, Papilionidae; **32**, jugo, asa anterior, Hepialidae; **33**, frênulo e retináculo, asas anterior e posterior, Sphingidae; **34**, dobras alares, asas anterior e posterior, Sesiidae (modificado de Heppner & Duckworth 1981); Para acoplamento amplexiforme vide figuras 30–31.

machos, é formado por uma cerda, distintamente forte; nas fêmeas, por duas ou mais cerdas, embora em algumas famílias, como Sesiidae, possa ter uma cerda que geralmente é menos desenvolvida que a do macho. O retináculo é formado por um tufo de cerdas ou uma dobra na membrana ventral da asa anterior (Fig. 33.33), quase sempre localizada na base da veia Sc. O terceiro tipo de acoplamento, conhecido como amplexiforme, é encontrado nos grupos basais de Macrolepidoptera – Mimallonoidea, Lasiocampoidea e Bombycoidea, exceto Sphingidae – e em todas as borboletas, exceto em Hedylidae e nos machos de *Euschemon* Doubleday (Hesperiidae). Este sistema é desprovido de prolongamento e cerdas para manter as asas acopladas e se caracteriza pela pressão do ângulo umeral, geralmente expandido, sob a porção basal da asa anterior (Figs 33.30–31).

O abdômen tem a forma de um cilindro alongado, composto de dez segmentos. Nos machos (Fig. 33.43) os dois últimos segmentos modificaram-se para formar a genitália; nas fêmeas (Fig. 33.44) os três últimos. Os espiráculos estão presentes do primeiro ao oitavo segmento, às vezes ausentes neste último. Nas fêmeas, entre o oitavo e o nono segmentos, em geral, se notam tufos densos de cerdas piliformes, cuja função primária é auxiliar na dispersão de feromônios produzidos pelas respectivas glândulas encontradas no tegumento. Tufos semelhantes podem ser encontrados nos machos, principalmente na base ou no final do abdômen.

Os segmentos abdominais proximais e os distais possuem modificações importantes relacionadas à articulação com o tórax, ao desenvolvimento de órgãos timpânicos em alguns grupos de mariposas e à formação das genitálias masculina e feminina. Entre as modificações mais evidentes ocorridas na região proximal, está o desaparecimento do primeiro esterno em Heteroneura e o desenvolvimento de apódemas e vênulas que podem ser visualizadas no exemplar dissecado. As vênulas formam um par de estrias longitudinais no esterno, sendo sua presença considerada plesiomórfica em Ditrysia. As vênulas são espessadas e contíguas à apódemas anteriores (Figs 33.45). Já em Apoditrysia, as apódemas são reduzidas, não são contíguas às vênulas, e a margem ântero-lateral dos esternos é normalmente projetada anteriormente (Figs 33.46–48).

A genitália masculina (Fig. 33.49) é bastante variável. O tergo IX ou tegume geralmente é desenvolvido, com formato subtriangular ou trapezoidal; o tergo X ou unco é variável quanto ao formato, podendo ser vestigial ou ausente em alguns grupos; sob o unco, está alojado o tubo anal, que pode estar associado a uma placa dorsal, o escafio, e a uma placa ventral, o subescafio.

O esterno IX ou saco tem forma de "U". Seus braços dorsais unem-se aos braços ventrais do tergo IX (tegume), formando com este um anel esclerosado; esse esclerito também pode ter uma projeção mediana anterior denominada projeção anterior do saco, algumas vezes atingindo a proximidade do metatórax; posteriormente, articula-se com duas estruturas achatadas médio-lateralmente, as valvas, derivadas dos lobos fálicos primários, assim como o falo ou pênis. Cada lobo divide-se em um parâmero (parte externa) e um mesômero (parte interna). Os parâmeros deram origem às valvas, consideradas, por alguns autores, como estruturas homólogas aos telepoditos (ver Snodgrass

1935), com formas que variam da mais simples à mais complexa, consistindo de um número variável de partes ou regiões. Entre as mais facilmente observadas, estão costa, ampula, cuculo, válvula, harpe e sáculo. A fusão dos mesômeros deu origem a um tubo quitinizado, às vezes membranoso, como em Hepialidae, com ápice invaginado, denominado de endofalo ou vésica, que se comunica internamente com a porção caudal do duto ejaculatório. A vésica é uma membrana eversível, algumas vezes com um ou mais espinhos, os cornutos, que durante a cópula, atuam prendendo o edeago na bolsa copuladora das fêmeas.

O esterno X ou gnato articula-se à porção inferior do tegume, podendo ser simples, bífido, modificado de outra forma ou mesmo ausente.

A porção posterior do abdômen é fechada por uma membrana, o diafragma, possivelmente derivada da membrana intersegmentar dos segmentos abdominais IX e X. No centro do diafragma, observa-se um forâmen com cone eversível, o anel, constituído de uma bainha formada por duas membranas, por onde passa o pênis, e somente a membrana mais interna recebe nome de manica. Alguns autores reconhecem duas regiões no diafragma com relação à posição do anel: uma dorsal e outra ventral, em muitos casos sem limites claros, diferentemente dos escleritos que se alojam nessas regiões, a fultura superior e a fultura inferior.

A genitália feminina é igualmente variável, principalmente com relação ao arranjo interno de suas estruturas e à comunicação com o meio externo. Três tipos diferentes de sistemas relativamente simples podem ser encontrados: 1. Sistema sem abertura genital. A comunicação com o exterior é feita exclusivamente pela cloaca e pelo ânus (Fig. 33.50) ocorre em Micropterigidae, a família mais basal de Lepidoptera. 2. Sistema com uma ou duas aberturas genitais, sempre posteriores ou póstero-dorsais ao esterno VIII e muito próximas ao ânus. Ocorre nos demais clados, exceto Tineoidea. Em Eriocranioidea, Nepticuloidea e Incurvarioidea, existe uma abertura genital e esta é apenas para cópula; a oviposição, nesse caso, é feita pela cloaca e pelo ânus. Em Hepialoidea, existem duas aberturas genitais, uma dorsal, para oviposição, e outra, ventral, para cópula; em alguns Hepialidae, estes dutos genitais são interligados internamente por um pequeno duto, pelo qual passam os espermatozoides para fertilização dos ovos; nas espécies desprovidas dessa conexão, os espermatozoides são transferidos diretamente da abertura de cópula para a abertura de oviposição por um sulco relativamente profundo (Fig. 33.51). 3. Sistema com duas aberturas genitais amplamente separadas: uma nos segmentos IX+X, próxima ao ânus, que é a abertura de oviposição e a outra, correspondendo à abertura de cópula, no esterno VIII; em casos raros, pode deslocar-se para o centro do esterno VII (Fig. 33.52). Ocorre no clado Ditrysia, onde estão 99% dos lepidópteros conhecidos.

Circundando o óstio da bolsa copuladora e o seio vaginal, nota-se grande número de estruturas complexas, para as quais alguns autores empregam o termo esterigma ou placa genital e, em trabalhos mais recentes, outros termos têm sido utilizados para nomear partes dessa placa, como lamela antevaginal para a porção ântero-ventral do óstio e lamela pós-vaginal para a porção póstero-dorsal.

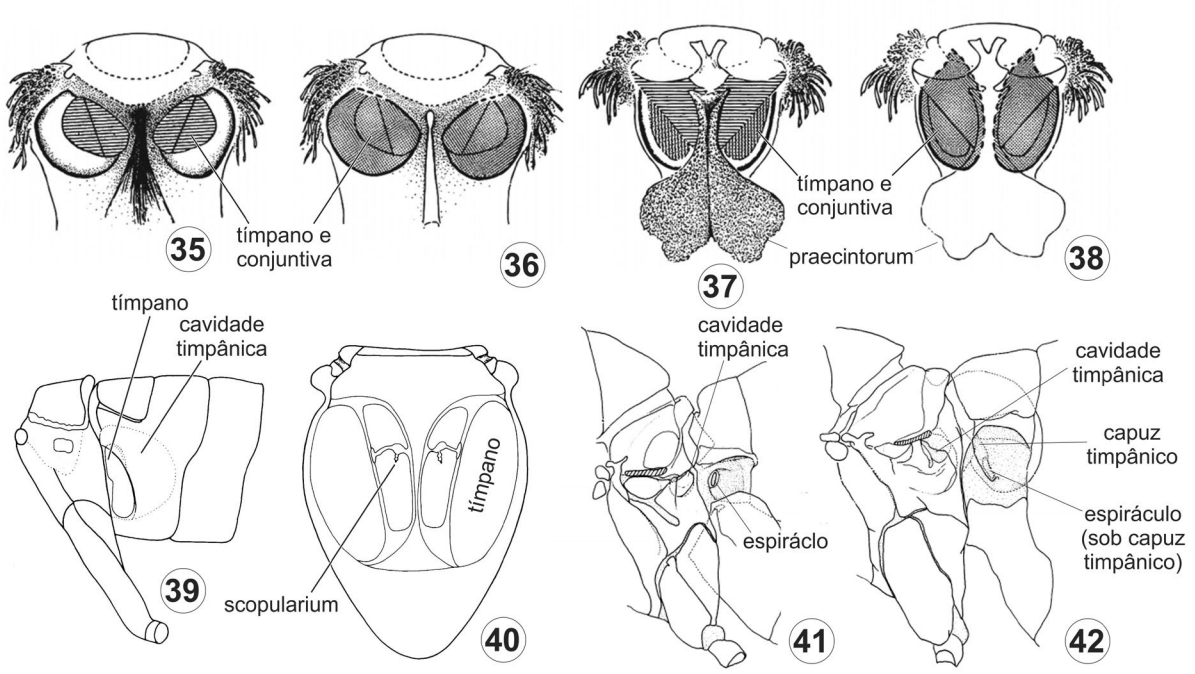
Os tergos VIII e IX+X possuem um par de apódemas ântero-laterais, que normalmente são alongados e denominados apófises anteriores no tergo VIII, e apófises posteriores, no tergo IX+X; no entanto, em algumas espécies, estão ausentes ou então podem ter um par ou ainda podem ser vestigiais. A porção final do abdômen é formada por um par de papilas anais, possivelmente derivadas dos tergos IX ou X, ou de ambos. Compreendem dois lobos relativamente flexíveis com inúmeras cerdas piliformes, entre os quais estão alojados o ânus e o oviporo.

Imaturos. O ovo geralmente dura poucos dias, o tempo necessário para o desenvolvimento do embrião. Entretanto, algumas espécies podem iniciar diapausa nesse estágio, o que invariavelmente leva a um prolongamento, de dias a meses, no ciclo de vida. Variam em forma, tamanho e coloração. Costumam ser cuidadosamente depositados um a um ou em grupos na face abaxial e/ou adaxial de folhas, ou em flores, galhos e troncos; em alguns grupos, as fêmeas ovipositam durante o voo, sendo literalmente largados sobre o substrato. O formato varia entre os mais diversos: esférico, hemisférico, elipsoide, fusiforme, achatado e cuboide. A textura do cório pode ser lisa, rugosa ou pontuada e, quanto à ornamentação, é comum ocorrerem estrias longitudinais ou reticulações. A região da micrópila, orifício do cório onde ocorre a fecundação, possui um padrão de estrias axiais e concêntricas, bastante úteis na taxonomia. A coloração também varia entre as espécies e ao longo da incubação ou desenvolvimento embrionário. Quando recém-depositado, a coloração difere daquela próxima à emergência da larva e, durante o desenvolvimento embrionário. Além da alteração da coloração geral, podem também ser ornamentado por manchas de diferentes tamanhos e cores.

Do ovo, emerge a larva de primeiro ínstar, também conhecida como lagarta, geralmente com poucos milímetros de comprimento. O estágio larval constitui a fase de crescimento e, para tal, normalmente as larvas passam por cinco a sete ecdises, contando com cinco a oito ínstares. Geralmente, são fitófagas e sua atividade de herbivoria tem papel ecológico importante em seus ecossistemas.

As larvas das borboletas e mariposas são majoritariamente do tipo eruciforme. O corpo tem formato cilíndrico, coberto ou não por espinhos ou cerdas que, em alguns grupos, podem ser extremamente urticantes, como os que são encontradas em *Lonomia obliqua* Walker (Saturniidae), por exemplo. Os casos de erucismo (acidentes causados por larvas) envolvendo essa espécie estão entre os mais citados na literatura especializada (Specht *et al*. 2008). As cerdas e os espinhos encontrados no corpo das larvas recebem nomes específicos, dependendo do formato e tamanho, com pináculo, calaza, escolo e verruga (Dias 2006).

A cabeça ou cápsula cefálica é geralmente lisa, mas pode possuir escolos e espinhos, além de coloração e textura variáveis. Frontalmente, é demarcada pela presença da sutura epicranial, em forma de "Y" invertido. As larvas são mastigadoras e, suas peças bucais, particularmente as mandíbulas, estão adaptadas à raspagem e ao corte de tecido vegetal e animal. Atrás das mandíbulas, estão as maxilas e os palpos maxilares e, entre estes, a fiandeira, por onde saem os fios de seda que as larvas tecem para orientação no substrato, confecção de abrigos entre folhas e de casulos, como é o caso do bicho-da-seda, dentro dos quais empupam.



Figuras 33.35–42. Órgãos timpânicos em diferentes famílias de Lepidoptera. **35–36**, primeiro segmento abdominal, vav, Pyralidae; **37–38**, Crambidae (modificado de Munroe & Solis 1998); **39**, metatórax e três primeiros segmentos abdominais, vl, Geometridae; **40**, primeiro segmento abdominal (modificado de Cook & Scoble 1992), va, Geometridae; **41**, metatórax, vl, sem capuz timpânico evidenciando o primeiro espiráculo abdominal, Noctuoidea; **42**, metatórax, vl, com capuz timpânico pós-espiracular, recobrindo o primeiro espiráculo abdominal, Noctuoidea.

O tórax tem três segmentos – protórax (T1), mesotórax (T2) e metatórax (T3) –, cada um com um par de pernas articuladas. O primeiro segmento distingue-se dos demais principalmente pela presença de um par de espiráculos, e de uma placa dorsal esclerosada, a placa pronotal.

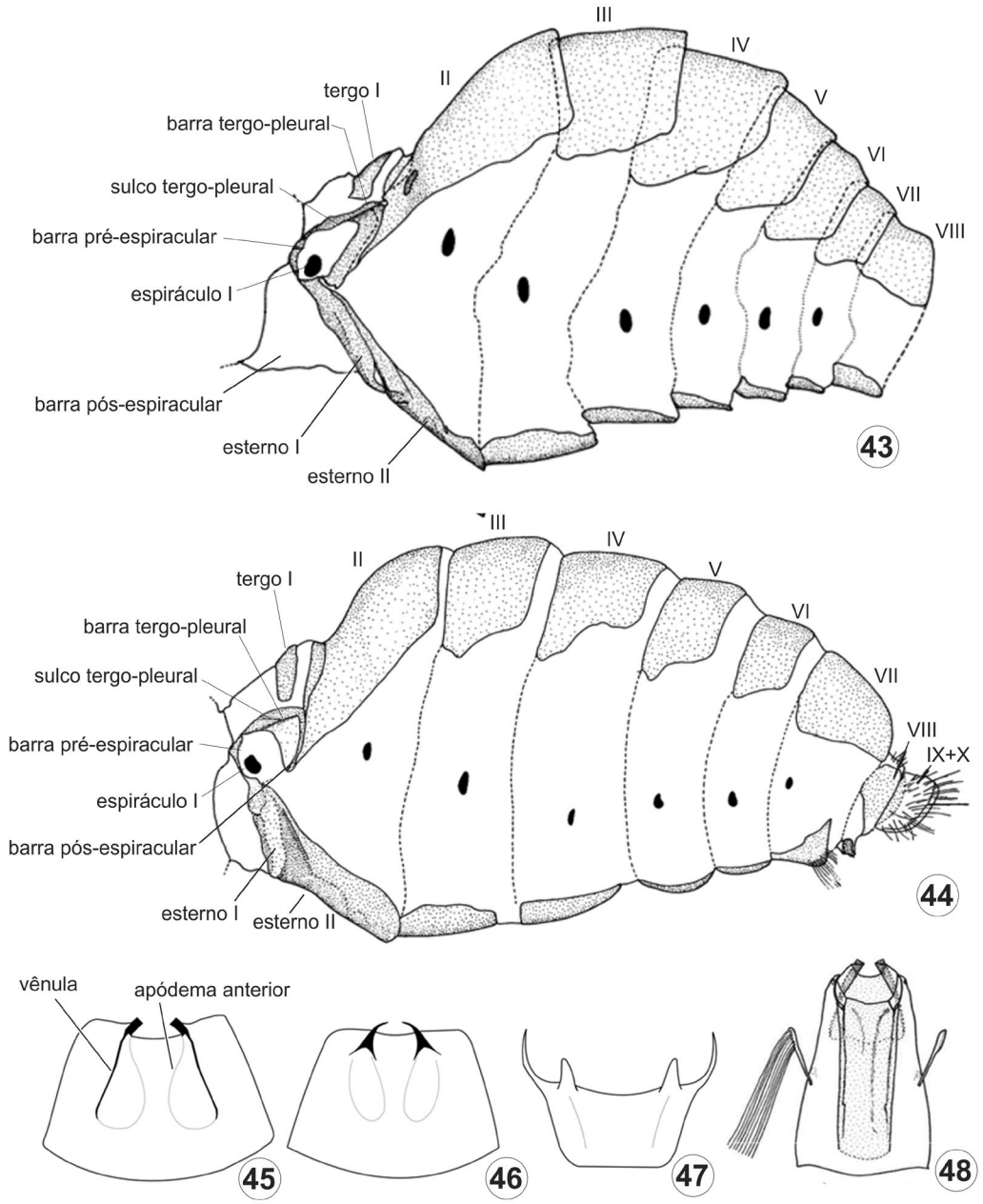
O abdômen é constituído de dez segmentos (A1–A10), mas somente os oito primeiros possuem um par de espiráculos cada. Na maioria das famílias, os segmentos A3–A6 e A10 são ainda caracterizados pela presença de um par de pernas abdominais ou larvópodes (homólogos às pernas torácicas); há famílias, como Geometridae, com número reduzido de larvópodes, que, algumas vezes, estão modificadas em estruturas semelhantes a ventosas. Na extremidade de cada larvópode, há espinhos "crochets" em forma de ganchos cuja disposição é muito importante para a taxonomia dos grupos. Os larvópodes do último segmento abdominal são denominados larvópodes anais; são parcialmente recobertos por uma placa dorsal, a placa anal, que em muitos grupos é distintamente ornamentada. O estudo do arranjo, número e tipos de cerdas, pontuações e estruturas presentes no corpo de uma larva, especialmente a de primeiro ínstar, é ferramenta básica para identificação de diferentes grupos de lepidópteros. As cerdas são classificadas basicamente em primárias e secundárias; as primárias estão presentes do primeiro ao último ínstar e geralmente têm distribuição definida, diferentemente das secundárias, que estão ausentes no primeiro ínstar e não têm distribuição definida. Por esse motivo, o estudo das cerdas normalmente restringe-se à larva de primeiro ínstar.

No final do último ínstar, a larva cessa a alimentação, vai perdendo mobilidade e seu corpo torna-se intumescido e pode até mudar a coloração, outras vezes ficam inquietas procurando avidamente um local para a formação da pupa. Muitos estudos relacionam este período como prépupal ou pré-pupa. Pupa é o estágio de transformação propriamente dito, no qual as estruturas larvais são absorvidas por histólise, restando apenas os brotos imaginais que se diferenciam formando os tecidos do adulto. Nesse estágio, também pode ocorrer diapausa.

As pupas de Lepidoptera, em sua maioria, são do tipo adéctica (com mandíbulas não-funcionais) e obtecta (com apêndices colados ao corpo). As pupas podem ficar expostas na natureza ou protegidas dentro de casulos, normalmente encontrados na vegetação, embaixo de folhiço ou enterrados no solo. As pupas expostas podem ser do tipo suspensa ou sucinta. Denominam-se suspensas aquelas que se prendem ao substrato pelo cremáster, mantendo-se penduradas de cabeça para baixo. Sucintas, quando se fixam ao substrato por meio de uma cinta de seda passando sobre o tórax, o cremáster está presente, mas, diferentemente das pupas suspensas, a cabeça fica voltada para cima.

A pupa tem um tegumento bastante enrijecido que a protege contra alguns predadores e contra dessecação; às vezes, é possível visualizar por transparência várias estruturas do adulto em formação, como, por exemplo, os olhos, antenas, probóscide e asas. Os segmentos torácicos são visíveis apenas dorsalmente, assim como os primeiros segmentos abdominais; ventralmente, eles estão total ou parcialmente encobertos pelas tecas alares. Em algumas pupas, os últimos segmentos podem ser móveis e possuir sulcos que marcam os futuros orifícios do ânus e das genitálias masculina ou feminina, possibilitando a identificação do sexo antes mesmo da emergência do adulto. As ornamentações presentes nos olhos, espiráculos, tecas alares e cremáster são de reconhecida importância taxonômica.

Informações complementares sobre a morfologia dos estágios imaturos estão disponíveis em Stehr (1987) e Dias (2006).



Figuras 33.43–48. Morfologia do abdômen. **43**, Nymphalidae, vl macho; **44**, vl fêmea; (modificado de Mielke *et al,* 2005) **45–48**: vv do segundo esterno abdominal (modificado de Kristensen 1998); **45**, Psychidae; **46**, Tineidae; **47**, Carposinidae; **48**, Epermeniidae.

Biologia. As larvas, em geral, são herbívoras, (consumindo preferencialmente folhas verdes, mas também casca, madeira, sementes, folhas secas, flores, frutos e raízes), enquanto os adultos se alimentam de néctar e pólen e, nesses casos, são polinizadores; há também os que se alimentam de líquidos de frutos fermentados (frugívoros), os que vivem nas excretas animais ou em resinas vegetais (detritívoros) e os que se alimentam de sangue (hematófagos). Em vários grupos, especialmente entre as mariposas, os adultos não se alimentam e passam a vida adulta consumindo as reservas de energia acumuladas durante o estágio larval. Esses adultos geralmente têm o ciclo de vida mais curto que os que se alimentam. Os hábitos alimentares têm implicações diretas na ecologia desses insetos, regulando, por exemplo, a estratégia reprodutiva dos adultos, o hábito alimentar das larvas (monofagia *vs*. polifagia), a quantidade de ovos viáveis produzidos pelas fêmeas, a aprendizagem, a migração e a velocidade do voo.

Em geral, os lepidópteros adaptam-se às condições locais de clima e vegetação. Dependendo das condições climáticas, que normalmente determinam se as espécies devem ou não entrar em diapausa, e da oferta limitada ou não da planta alimentícia, os lepidópteros podem ter uma, duas ou mais gerações ao longo do ano, sendo caracterizados como espécies uni, bi ou multivoltinas, respectivamente. As espécies univoltinas são previsíveis quanto à melhor época para serem encontradas em campo, seja como imaturos ou como adultos, pois o ciclo de vida é repetido na mesma época anualmente.

São inúmeras as relações ecológicas dos lepidópteros com outros grupos de organismos. Estão envolvidos em diferentes teias alimentares. Como herbívoros, participam no controle de

várias espécies de plantas. Com o consumo da biomassa vegetal, participam ativamente na ciclagem de nutrientes em diferentes ecossistemas. Larvas da maioria das espécies alimentam-se de folhas verdes das plantas, cujos dejetos voltam ao ambiente na forma de nutrientes.

Diversos grupos de lepidópteros especializaram-se em alimentar-se de restos vegetais, como alguns Lycaenidae e Erebidae (Herminiinae); outros ainda dependem exclusivamente de fungos e líquens. Alguns lepidópteros mantêm estreitas relações com suas plantas hospedeiras. Na América do Sul, destacam-se as relações entre heliconíneos e passifloráceas ou entre papilionídeos e aristoloquiáceas; outros são monofitófagos, como *Cydia araucariae* (Pastrana) (Tortricidae) e *Dirphia araucariae* Jones (Saturniidae) (Fig. 33.112), que dependem de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae). A maioria das espécies nos estágios de ovo, larva ou pupa hospeda inimigos naturais, especialmente parasitoides (Diptera: Tachinidae e diversos grupos de Hymenoptera). Também são encontradas relações simbióticas, como a que ocorre entre *Bradypodicola hahneli* (Spuler) (Pyralidae), que se alimenta das fezes e dos pelos de bicho-preguiça. Podem ainda ser predados ou parasitados nos estágios de ovo, larva, pupa e adulto. Alguns micro-himenópteros parasitoides desenvolvem todo seu ciclo de vida dentro dos ovos de vários grupos de mariposas ou borboletas, embora o estágio larval seja o período em que os lepidópteros estão mais vulneráveis à predação e ao parasitismo. A maioria das espécies é parasitada por vespas ou moscas e predada por vespas, aves, aranhas, répteis e outros animais. As pupas podem ser parasitadas e/ou predadas pelos mesmos animais citados anteriormente. Os adultos costumam ser predados por outros insetos, como libélulas, moscas, louva-a-deus e também por aves, aranhas, anfíbios, morcegos e outros pequenos mamíferos.

Lepidópteros são dotados de estruturas e estratégias de defesa contra seus inimigos naturais. Uma das estratégias mais peculiares é o uso de aleloquímicos tóxicos sequestrados das plantas hospedeiras pelas larvas e pelos adultos. A advertência dessa toxicidade normalmente é estabelecida pelo padrão de coloração aposemática.

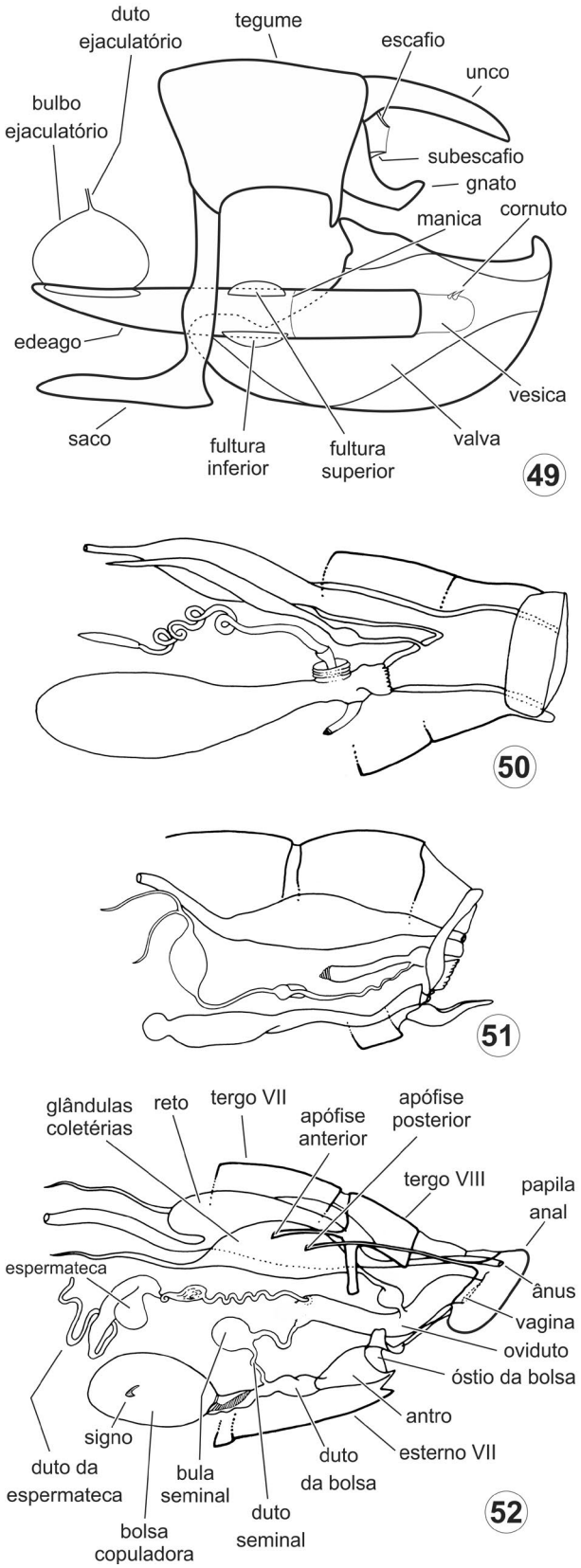
Outra estratégia de defesa relativamente comum em vários grupos de mariposas e borboletas é a camuflagem. Na natureza, muitas espécies passam despercebidas aos predadores graças aos aspectos crípticos que as deixam indistintas sobre o substrato em que vivem. Larvas e pupas de alguns geometrídeos e papilionídeos, por exemplo, imitam pequenos galhos; pupas e adultos de alguns ninfalídeos imitam folhas verdes ou secas; algumas mariposas camuflam-se com cascas de árvores, imitando o padrão de líquens e musgos, como observado em alguns esfingídeos e em tantos outros grupos, que durante o dia repousam em troncos, pedras e embaixo de folhas.

Os lepidópteros que se defendem por meio de cores aposemáticas em geral formam anéis miméticos relativamente complexos e, dependendo da estratégia que utilizam, podem ser classificados como miméticos müllerianos ou batesianos. No primeiro caso, as espécies miméticas são impalatáveis e aposemáticas em diferentes graus de intensidade em relação ao modelo. Esse fenômeno parece vantajoso quando a densidade dos mímicos tende a reforçar a imagem de advertência aprendida pelo predador. No segundo caso, as espécies miméticas são palatáveis, mas seu modelo não. Se o predador teve uma experiência prévia desagradável com o modelo, dificilmente os mímicos serão atacados pelo mesmo predador em outras situações. Entretanto, o sucesso do mimetismo batesiano como estratégia de sobrevivência depende da densidade dos mímicos palatáveis, pois se ela ultrapassa a do modelo impalatável, torna-se mais provável a perda da imagem aposemática pelo predador.

Muitas vezes, a evolução de alguns grupos caminhou no sentido de munir uma mesma espécie com diferentes estratégias de defesa como, por exemplo, uma espécie pode ser críptica em repouso, com a face dorsal ou ventral com um padrão disruptivo e a outra face com cores aposemáticas ou ocelos grandes, que simulam olhos de vertebrados. Em borboletas, as cores aposemáticas da face dorsal, que não ficam expostas em repouso, podem estar ligadas ao reconhecimento intraespecífico e à seleção de parceiros para reprodução, principalmente nas espécies em que há dimorfismo sexual.

A iridescência das escamas em Lepidoptera está diretamente associada aos fenômenos de camuflagem e advertência, à reprodução e ao reconhecimento intraespecífico. É um fenômeno físico que confere cor e brilho a algumas espécies, como é o caso das borboletas *Morpho* Fabricius (Nymphalidae) e das mariposas Uraniidae. Muitos lepidópteros também utilizam a coloração e a iridescência para estabelecer e defender seus territórios; esse comportamento é bastante comum entre as espécies de borboletas frugívoras. Há espécies que são extremamente territorialistas, que podem realizar vôos rasantes e agressivos sobre qualquer intruso que tente ocupar a área patrulhada. Algumas espécies de *Hamadryas* Hübner (Nymphalidae: Biblidinae), por exemplo, podem produzir estalos nas asas, que servem para afugentar outros indivíduos de seu território. As estratégias de defesa podem ainda ser diferentes entre os sexos, o que faz com que um dos sexos, normalmente o macho, marque territórios para garantir recursos, sem que a fêmea também o faça. Os territórios podem existir apenas em determinadas épocas do ano e em diferentes estratos da mata, próximo ao chão, sobre o curso de riachos, no dossel e ainda no topo de colinas e morros dependendo da espécie.

Em muitas espécies, o patrulhamento de territórios pode estar diretamente associado à reprodução. Uma vez que as fêmeas estejam em seu território, o macho pode responder com um comportamento de corte que varia desde exibições de voo para que a fêmea o escolha, até a abordagem e subsequente perseguição em voo com acrobacias aéreas, próprias de cada espécie. Ao pousarem, se não houver rejeição por parte da fêmea, e isto é sinalizado por uma determinada postura de corpo, o acasalamento tem seu início, podendo ainda parte dele ser completado em voo com um dos parceiros, o maior e mais forte, conduzindo o outro. Os feromônios têm papel fundamental nesse comportamento reprodutivo. Feromônios podem sinalizar aos machos a receptividade das fêmeas, estimulando-os a iniciar o comportamento de corte. Quando a população é muito dispersa na natureza, são os feromônios da fêmea que indicam ao macho sua localização mesmo a uma grande distância. Esfingídeos são capazes de esquadrinhar uma área muito grande durante a noite à procura de uma pista química de feromônio exalado por uma fêmea. Pela concentração de moléculas no ar, eles são capazes de avaliar se a fêmea está longe ou perto. Para muitas espécies, não há tempo



Figuras 33.49–52. Morfologia interna generalizada de segmentos abdominais com ênfase na genitália. **49**, macho vl; **50**, fêmea vl, Monotrysia; **51**, fêmea vl, Exoporia; **52**, fêmea vl, Ditrysia.

para o comportamento de corte e a fêmea ainda emergindo da pupa emite seu feromônio reprodutivo para atrair os machos. Estes aguardam até que ela saia da pupa e o acasalamento se dá antes mesmo que as asas estiquem e sequem. Isso pode ser observado em alguns Heliconiinae e Saturniidae, por exemplo.

O voo das borboletas e mariposas pode ser muito variado. Há espécies que voam muito suave e lentamente, como os Ithomiini e Haeterini (Nymphalidae), diferentemente dos Charaxinae (Nymphalidae) e Sphingidae, por exemplo, que têm voo rápido e forte. Alguns grupos se especializaram em fazer manobras rápidas dentro da mata para escapar de predadores. O vôo errático de algumas espécies de Papilionidae também é uma adaptação contra a predação. Mesmo com todas estas estratégias de defesa, há predadores especializados em caçar borboletas, como as gálbulas, aves que deixam no chão da mata, abaixo do seu posto de pouso, um acúmulo de asas que foram recusadas na refeição. As borboletas *Morpho* Fabricius estão entre suas presas preferidas.

A biologia dos lepidópteros, de forma geral, é complexa, diversas linhagens desenvolveram diferentes estratégias ecofisiológicas ao longo de sua evolução. No entanto, o conhecimento da biologia desses insetos pode auxiliar na compreensão de inúmeros processos como a polinização, por exemplo, que direta ou indiretamente, mantém a sobrevivência de tantos outros organismos, entre eles a espécie humana.

Classificação. Adotou-se aqui a classificação de Van Nieukerken (2011) com atualizações pontuais para alguns relacionamentos e famílias (p. ex. Kristensen *et al.* 2015, Regier *et al.* 2015). Na atual classificação, omitiu-se o uso de categorias superiores às de superfamília (subordens, infraordens, divisões, seções, subseções e séries), cujo reconhecimento ainda é debatido na literatura. No seu lugar, foi dada preferência aos clados (p. ex. Heteroneura, Ditrysia, Apoditrysia, Obtectomera) cuja monofilia é recorrentemente corroborada. Salienta-se que a classificação abaixo segue os princípios da sistemática filogenética, a qual preconiza que as classificações biológicas devem refletir o conhecimento atual sobre as relações de parentesco entre os táxons de maneira precisa (Amorim 2002). Famílias entre colchetes indicam provável ocorrência no Brasil, embora da sem registros na literatura. O número entre parênteses indica o número de espécies registradas para o Brasil.

Micropterigoidea
Micropterigidae
Agathiphagoidea
Agathiphagidae
Heterobathmioidea
Heterobathmiidae

Clado Glossata
Acanthopteroctetoidea
Acanthopteroctetidae
Eriocranioidea
Eriocraniidae
Hepialoidea (Exoporia)
Anomosetidae
Hepialidae (43)
Mnesarchaeidae
Neotheoridae (3)
Palaeosetidae
Prototheoridae
Lophocoronoidea
Lophocoronidae
Neopseustoidea
Aenigmatineidae
Neopseustidae

Clado Heteroneura
Nepticuloidea
Nepticulidae (2)
Opostegidae (19)

Clado Eulepidoptera
Adeloidea
Adelidae (7)
Cecidosidae (5)
Heliozelidae (5)
[Incurvariidae]
Prodoxidae
Tridentaformidae
Andesianoidea
Andesianidae
Palaephatoidea
Palaephatidae
Tischerioidea
Tischeriidae (2)

Clado Ditrysia
Gracillarioidea
Bucculatricidae
Gracillariidae (39)
Roeslerstammiidae
Tineoidea
Dryadaulidae (1)
Eriocottidae (2)
Meessiidae
Psychidae (58)
Tineidae (82)
Yponomeutoidea
Argyresthiidae
Attevidae (4)
Bedelliidae
Glyphipterigidae (28)
Heliodinidae (10)
Lyonetiidae (13)
Plutellidae (10)
Praydidae
Tonzidae
Yponomeutidae
Ypsolophidae

Clado Apoditrysia
Douglasiidae
Prodidactidae
Choreutoidea
Choreutidae (29)
Cossoidea
Cossidae (47)
Dudgeoneidae
Galacticoidea
Galacticidae
Gelechioidea
Autostichidae (9)
Batrachedridae (2)
Blastobasidae (12)
Chimabachidae
Coelopoetidae
Coleophoridae (1)
Cosmopterigidae (19)
Depressariidae (440)
Elachistidae (20)
Epimarptidae
Gelechiidae (200)
Lecithoceridae
Lypusidae
Momphidae (11)
Oecophoridae (40)
Peleopodidae
Pterolonchidae
Schistonoeidae
Scythrididae (2)
Stathmopodidae (5)
Syringopaidae
Xyloryctidae
Immoidea
Immidae (17)
Sesioidea
Brachodidae (19)
Castniidae (82)
Sesiidae (111)
Schreckensteinioidea
Schreckensteiniidae
Tortricoidea
Tortricidae (597)
Urodoidea
Urodidae (20)
Ustyurtiidae
Zygaenoidea
Aididae (5)
Anomoeotidae
Cyclotornidae
Dalceridae (39)
Epipyropidae (1)
Heterogynidae
Himantopteridae
Lacturidae (1)
Limacodidae (91)
Megalopygidae (119)
Somabrachyidae
Zygaenidae (33)

Clado Obtectomera
Alucitoidea
Alucitidae (7)
Tineodidae
Carposinoidea
Carposinidae (1)
Copromorphidae (2)
Epermenioidea
Epermeniidae (5)
Hyblaeoidea
Hyblaeidae (2)
Pterophoroidea
Pterophoridae (63)
Pyraloidea
Crambidae (553)
Pyralidae (259)
Simaethistoidea
Simaethistidae
Thyridoidea
Thyrididae (66)
Whalleyanoidea
Whalleyanidae

Clado Macroheterocera
Bombycoidea
Anthelidae
Apatelodidae (68)
Bombycidae (42)
Brahmaeidae
Carthaeidae
Endromidae
Eupterotidae
Phiditiidae (7)
Saturniidae (465)
Sphingidae (195)
Calliduloidea
Callidulidae
Drepanoidea
Cimeliidae
Doidae
Drepanidae (3)
Epicopeiidae
Geometroidea
Geometridae (1130)
Pseudobistonidae
Sematuridae (7)
Uraniidae (42)
Lasiocampoidea
Lasiocampidae (261)
Mimallonoidea
Mimallonidae (146)
Noctuoidea
Erebidae (2616)
Eutelidae (27)
Noctuidae (668)
Nolidae (46)
Notodontidae (524)
Oenosandridae
Papilionoidea
Hedylidae (23)
Hesperiidae (1205)
Lycaenidae (426)
Nymphalidae (846)
Papilionidae (67)
Pieridae (72)
Riodinidae (814)

Relações filogenéticas. Muitas das relações filogenéticas envolvendo as principais linhagens de Lepidoptera ainda são constantemente debatidas, entre elas as relações mais basais da ordem. Niels Kristensen e Ebbe S. Nielsen foram alguns dos pesquisadores que mais contribuíram para o conhecimento destes grupos e de suas relações evolutivas, propondo algumas das hipóteses que explicariam a diversificação de Lepidoptera (ver Kristensen & Skalski 1998). Nomes oferecidos a clados, como Agathiphagoidea, Heterobathmiina, Coelolepida e Myoglossata, foram propostos por eles para representar novas entidades evolutivas e/ou contextualizar sinapomorfias que estariam associadas à origem de linhagens dentro de Lepidoptera. Desde então, as mais recentes hipóteses filogenéticas baseadas em caracteres moleculares surgem, cada qual, com interpretações distintas sobre as relações entre estes clados basais (Regier *et al*. 2015, Kristensen *et al*. 2015, Bazinet *et al.* 2017).

Curiosamente, a maioria das linhagens basais de Lepidoptera revela uma diversidade diminuta de espécies, frequentemente reduzida a um ou poucos gêneros compostos de poucas espécies. Micropterigoidea, Agathiphagoidea e Heterobathmioidea formam as primeiras destas linhagens, cujos adultos possuem aparelho bucal mastigador provido de mandíbulas e maxilas funcionais, compostas de lacínia, gálea e palpos maxilares tal qual um aparelho mastigador comum. Tanto as hipóteses morfológicas como moleculares recuperam Micropterigoidea (= subordem Zeugloptera) como a linhagem mais basal de

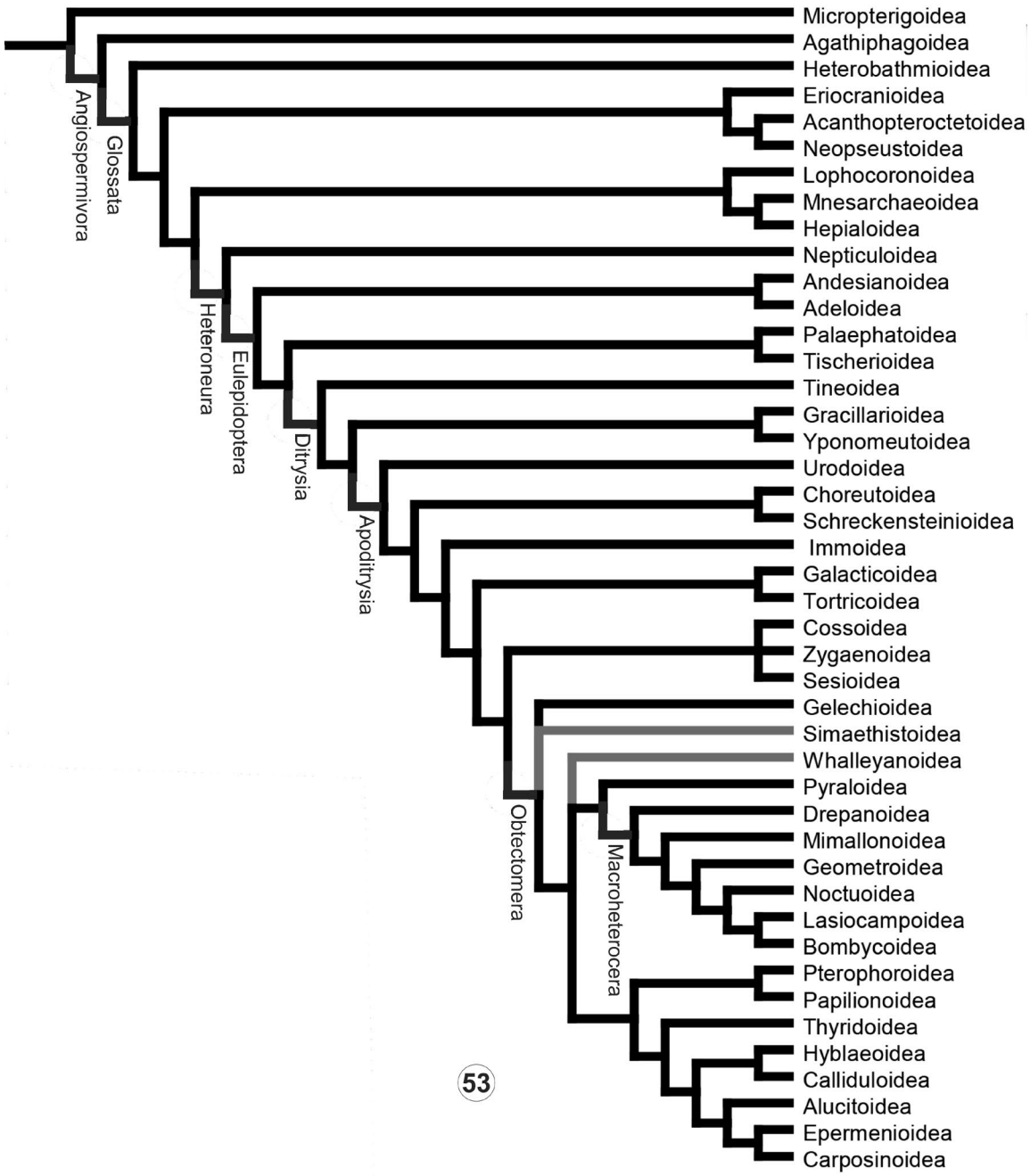


Figura 33.53. Filogenia das superfamílias de Lepidoptera. Esquema modificado de Kristensen (1998), atualizado com base nas recentes topologias obtidas por Bazinet *et al*. (2017) e Mitter *et al*. (2017).

Lepidoptera (Kristensen 1984; Wiegmann *et al*. 2002; Bazinet *et al*. 2017). Representada por uma família (Micropterigidae), 21 gêneros e 160 espécies, sua distribuição geográfica inclui todos os continentes do globo exceto Antartica, embora nunca tenha sido registrada no Brasil. Algumas hipóteses chegaram a propor a monofilia de Micropterigidae e Agatiphagidae (Regier *et al*. 2013, Kristensen *et al*. 2015), mas esse relacionamento foi contraposto com dados de transcriptoma (Bazinet *et al*. 2017) (Fig. 33. 53). Consequentemente, o clado irmão de Agatiphagoidea é hoje reconhecido como Angiospermivora. Ao contrário dos demais lepidópteros, as espécies de Micropterigidae e Agatiphagidae não utilizam plantas fanerógamas como fonte de alimento de suas larvas. Enquanto os Micropterigidae utilizam briófitas hepáticas, as larvas de Agatiphagidae são minadoras de sementes Araucariaceae.

A primeira ramificação de Angiospermivora resulta em uma linhagem representada por apenas três espécies, distribuição restrita ao sul do Chile e Argentina, denominado Heterobathmioidea. Os adultos desses microlepidópteros supostamente alimentam-se do pólen de *Nothofagus* Blume (Fagaceae), gênero endêmico de regiões de clima temperado do hemisfério sul. Ainda possuindo um aparelho bucal mastigador, os Heterobathmioidea se diferenciam do seu clado irmão Glossata por este apresentar uma grande redução das mandíbulas e das peças maxilares, com exceção da gálea. Este endito, forma o aparelho bucal sugador e tubuliforme, típico da grande maioria dos

lepidópteros, que os permite se alimentar de diferentes tipos de flores e compostos em decomposição, através de um aprimorado conjunto de músculos que lhe garantem maior flexibilidade (Krenn & Kristensen 2004). Além do adulto, os Glossata também compartilham de sinapomorfias larvais de grande relevância, como a presença de fiandeira. O registro fóssil mais antigo de uma larva Glossata também apresenta a mesma estrutura (Grimaldi 1996), evidenciando o surgimento deste grupo ao menos no início do Cretáceo.

Até hoje, os relacionamentos das principais linhagens de Glossata ainda são bastante controversos. Coelolepida, Myoglossata e Neolepidoptera foram linhagens propostas com base em caracteres morfológicos que explicariam como determinadas novidades adaptativas estariam relacionadas à diversificação e sucesso evolutivo dos Glossata. Coelolepida, por exemplo, representaria a presença compartilhada de escamas perfuradas ou porosas (não sólidas), comuns aos Glossata exceto Eriocranioidea (Kristensen 1997). Tradicionalmente relacionadas à termorregulação e à aerodinâmica, as perfurações nas escamas exercem um papel fundamental na diversidade de padrões de coloração dos lepidópteros, incluindo efeitos estruturais como a iridescência. Myoglossata representa a linhagem contendo todos os Glossata exceto Eriocranioidea, Acanthopteroctetidae e Lophocoronoidea, cuja autapomorfia inclui a presença de músculos com origens e inserções dentro da própria probóscide, oferecendo uma maior flexibilidade e controle da estrutura para melhor aproveitamento dos recursos alimentares (Krenn & Mühlberger 2002). Por fim, o clado Neolepidoptera representaria a monofilia de Heteroneura e Exoporia. Esta linhagem compartilharia o surgimento de ganchos nas pernas abdominais das larvas e fileiras de espinhos dorsais nas pupas adécticas e obtectas. Pernas abdominais com ganchos são tradicionalmente consideradas adaptações larvais para fixação nas plantas hospedeiras. No entanto, acredita-se que os ganchos abdominais teriam surgido originalmente para sustentação das larvas nos caminhos que constroem com fios de seda, comportamento típico dos neolepidópteros (Kristensen 1997). Embora Coelolepida, Myoglossata e Neolepidoptera sejam hipóteses reproduzidas em diversas referências da literatura de Lepidoptera (ver Kristensen 2003), alguns estudos mais recentes questionam essas topologias, evidenciando a necessidade de estudos mais aprofundados para elucidar as relações evolutivas mais basais de Glossata.

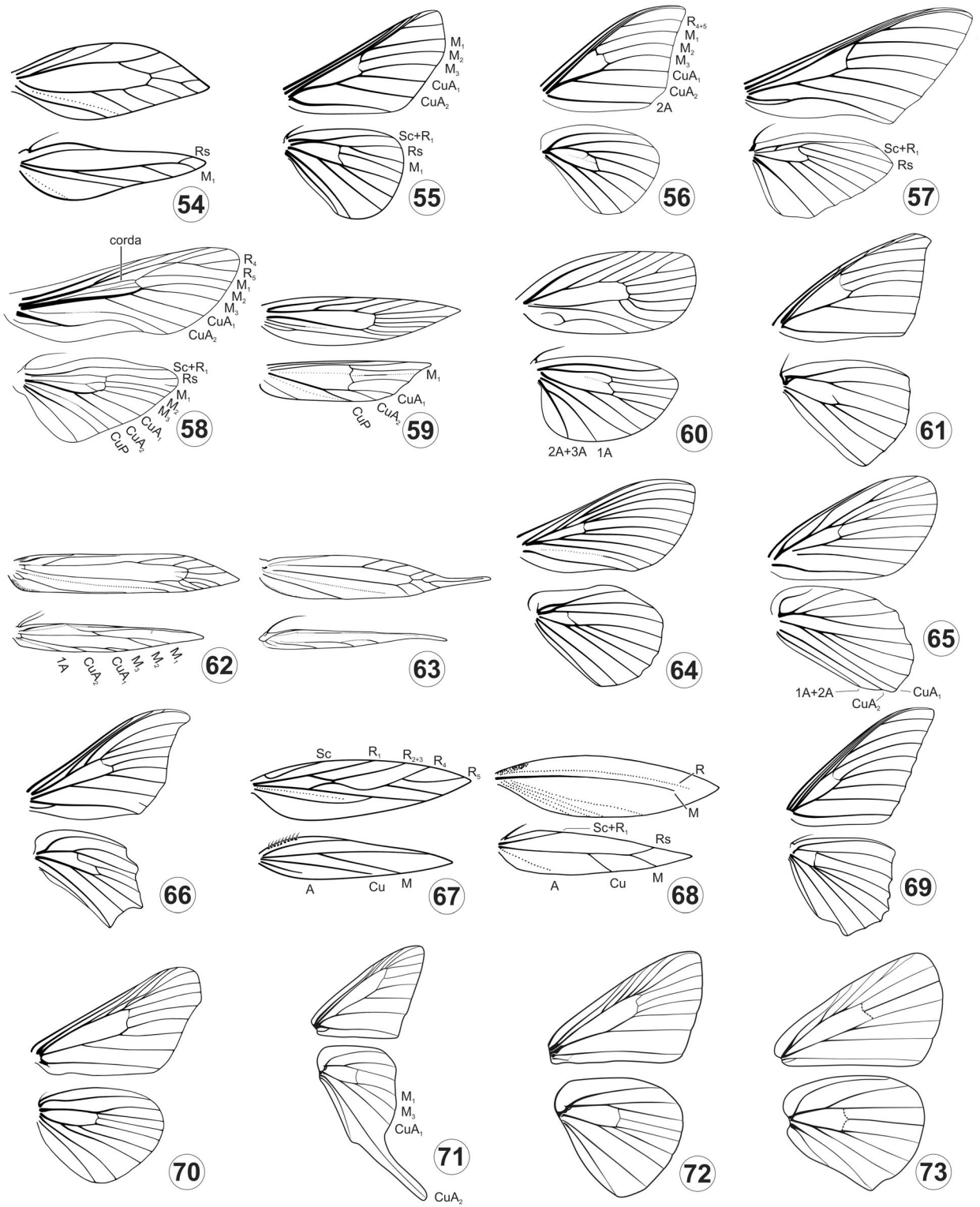
Em contraposição, a monofilia de clados como Heteroneura, Eulepidoptera e Ditrysia vem sendo recuperada tanto com dados morfológicos quanto moleculares. Os Heteroneura se distinguem pela considerável redução do número de veias na asa posterior, resultando em padrões de venação muito dissimilares entre as asas anterior e posterior. Eulepidoptera também se destaca por apresentar novidades evolutivas em sua morfologia, como o surgimento do pilífero e o desenvolvimento do acoplamento das duas gáleas formando uma probóscide mais rigidamente unida (Regier *et al.* 2015). Já os Ditrysia compreendem 99% das espécies de lepidópteros conhecidos (Kristensen *et al.* 2007), distinguindo-se dos demais grupos pela genitália feminina com comunicação interna entre o duto copulatório e o oviduto, por onde passam os espermatozoides (Dugdale 1974). Outro evento importante na evolução de Ditrysia corresponde à mudança no hábito larval endofítico para o exofítico, embora alguns grupos basais, como Tineoidea e Gracillarioidea, tenham ainda conservado a condição plesiomórfica de larvas minadoras em folhas.

Minet (1983) reuniu no clado Apoditrysia todos os Ditrysia com apódemas modificados no esternito abdominal II. O clado é constituído por pelo menos cinco linhagens principais, com relações de parentesco pouco resolvidas, três das quais merecem destaque pela diversidade e abundância em ambientes naturais: Tortricoidea, Zygaenoidea (*sensu lato*) e Obtectomera. Nesta última estão incluídos os táxons mais diversos da ordem, como Noctuoidea, Geometroidea e Papilionoidea, além de outras 12 superfamílias que formam o clado piraloide: Whalleyanoidea, Immoidea, Copromorphoidea, Hyblaeoidea, Pyraloidea e Thyridoidea. Essas linhagens de Obtectomera distinguem-se das demais pelo fato das pupas não possuirem mobilidade nos segmentos abdominais I-IV. Além disso, os adultos possuem pulvilos prétarsais especializados. É necessário, contudo, interpretar esses caracteres com cautela, pois muitas linhagens de Dytrisia também podem apresentar pupas obtectas (Kristensen 2003).

No início do Terciário (há cerca de 65 milhões de anos), ocorreu uma das principais radiações de espécies dentro de Obtectomera e que deu surgimento às mais diversas e abundantes superfamílias de Lepidoptera encontradas até hoje (Heikkillä *et al.* 2011). Suas relações basais são hoje melhor conhecidas devido à ampla amostragem de terminais já utilizada em estudos moleculares, apesar de muitos dos relacionamentos entre as superfamílias, ou mesmo a monofilia de Drepanoidea ainda estejam em debate. Os Macroheterocera, por exemplo, (Pyraloidea + Drepanoidea + Mimallonoidea + Geometroidea, Noctuoidea + Lasiocampoidea + Bombycoidea), têm sido frequentemente recuperados como um grupo monofilético, contradizendo a hipótese de que as borboletas (Papilionoidea) teriam surgido deste mesmo grupo (hipótese Macrolepidoptera). Esta linhagem inclui, em sua maioria, os lepidópteros com tímpanos torácico-abdominais, sugerindo que a presença deste órgão estaria envolvida no surgimento e grande diversificação desta linhagem. Desta forma, Mimallonoidea, Lasiocampoidea e Bombycoidea apresentariam a perda secundária desta estrutura.

Já o clado de Obtectomera que inclui as borboletas (Papilionoidea) vem apresentando topologias muito contraditórias a cada nova proposta filogenética do grupo. Papilionoidea já foi recuperada como grupo irmão de Hyblaeoidea (Mutanen *et al.* 2010), Calliduloidea (Regier *et al.* 2009), e Pterophoroidea + Carposinoidea (Regier *et al.* 2013). Estes resultados, consideram Hedylidae como Papilionoidea, dada sua relação irmã com Hesperiidae (Heikkillä *et al.* 2011; Espeland *et al.* 2018). Consequentemente, a antiga reunião de borboletas em um clado denominado Rhopalocera não pode mais ser vista como monofilética, apesar das tradicionais famílias de borboletas compartilharem a presença de antenas clavadas e hábito de vida diurno dos adultos.

Importância. Mariposas e borboletas são importantes em ecossistemas tropicais devido às interações com a vegetação e a fauna de artrópodes (Gilbert 1984). Depois de Chrysomeloidea e Curculionoidea (Coleoptera), representam a principal radiação de insetos fitófagos (Scoble 1995), tendo como plantas hospedeiras representantes de praticamente todas as ordens de gimnospermas e angiospermas, assim como de briófitas e pteri-

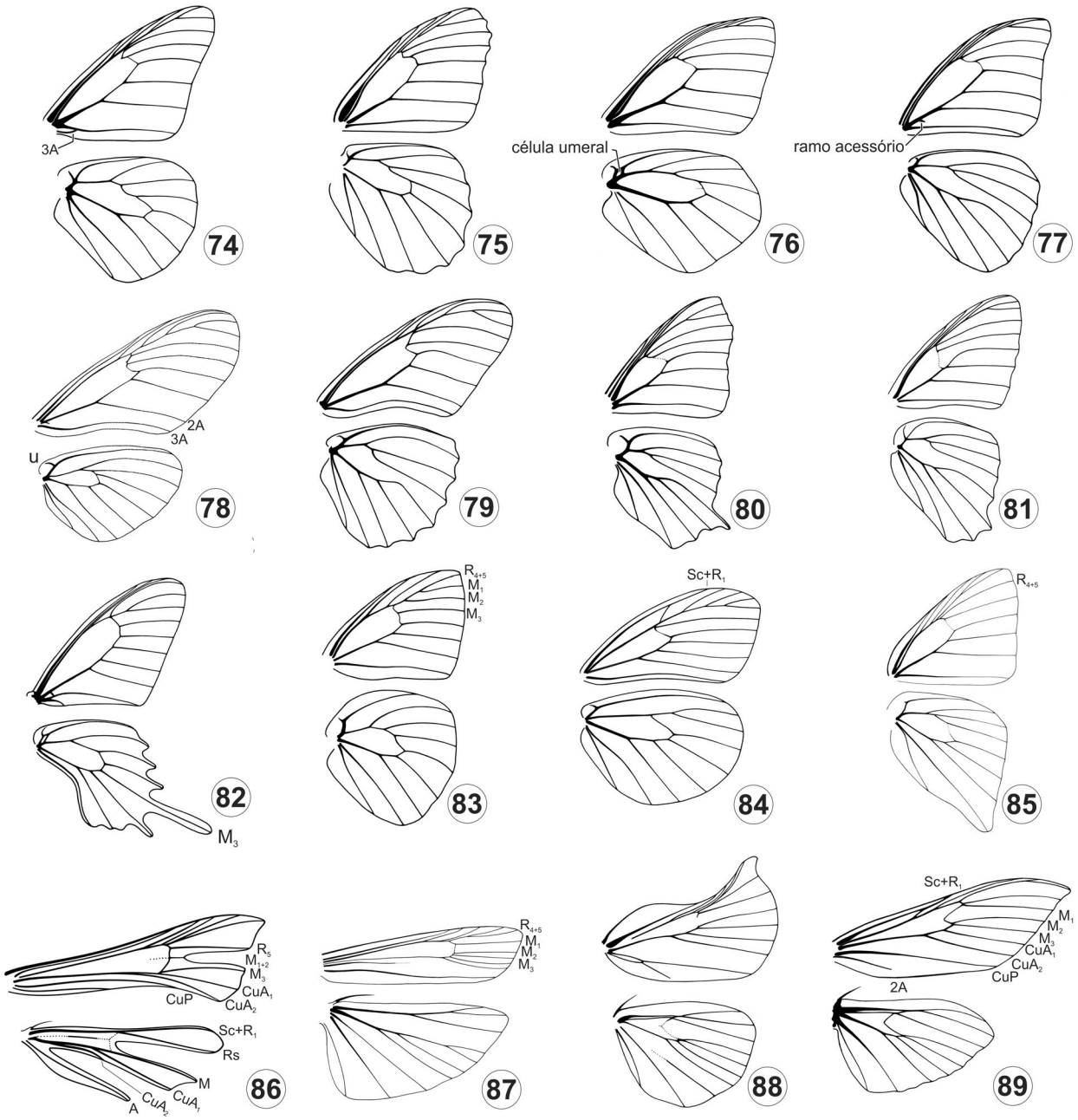


Figuras 33.54–73. Venação alar, asas anterior e posterior. **54**, Heliozelidae; **55**, Apatelodidae; **56**, Saturniidae; **57**, Sphingidae; **58**, Cossidae; **59**, Gelechiidae; **60**, Oecophoridae; **61**, Geometridae; **62**, Gracillariidae (Gracillariinae); **63**, Gracillariidae (Phyllocnistinae); **64**, Lasiocampidae (Lasiocampinae); **65**, Lasiocampidae (Macromphalinae); **66**, Mimallonidae; **67**, Nepticulidae; **68**, Opostegidae; **69**, Erebidae (Erebinae); **70**, Hedylidae; **71**, Hesperiidae (Eudaminae); **72**, Hesperiidae (Hesperiinae); **73**, Lycaenidae (Polyommatinae).

dófitas (Kristensen & Skalski 1998). São indicadores biológicos para monitoramento da diversidade, integridade de paisagens e para o uso sustentável de recursos naturais (Sparrow *et al*. 1994).

Adultos em sua maioria contribuem para a polinização de angiospermas que dependem dos insetos para se reproduzirem. Muitas plantas têm correlação de seus longos tubos da corola com o comprimento da probóscide de alguns lepidópteros, como alguns esfingídeos e, são polinizadas especificamente por essas mariposas. A facilidade de dispersão determina que os lepidópteros se destaquem como polinizadores.

Simbioses complexas também estão envolvidas, como aquelas entre plantas *Yucca* Linnaeus (Agavaceae) e a mariposa *Tegeticula*



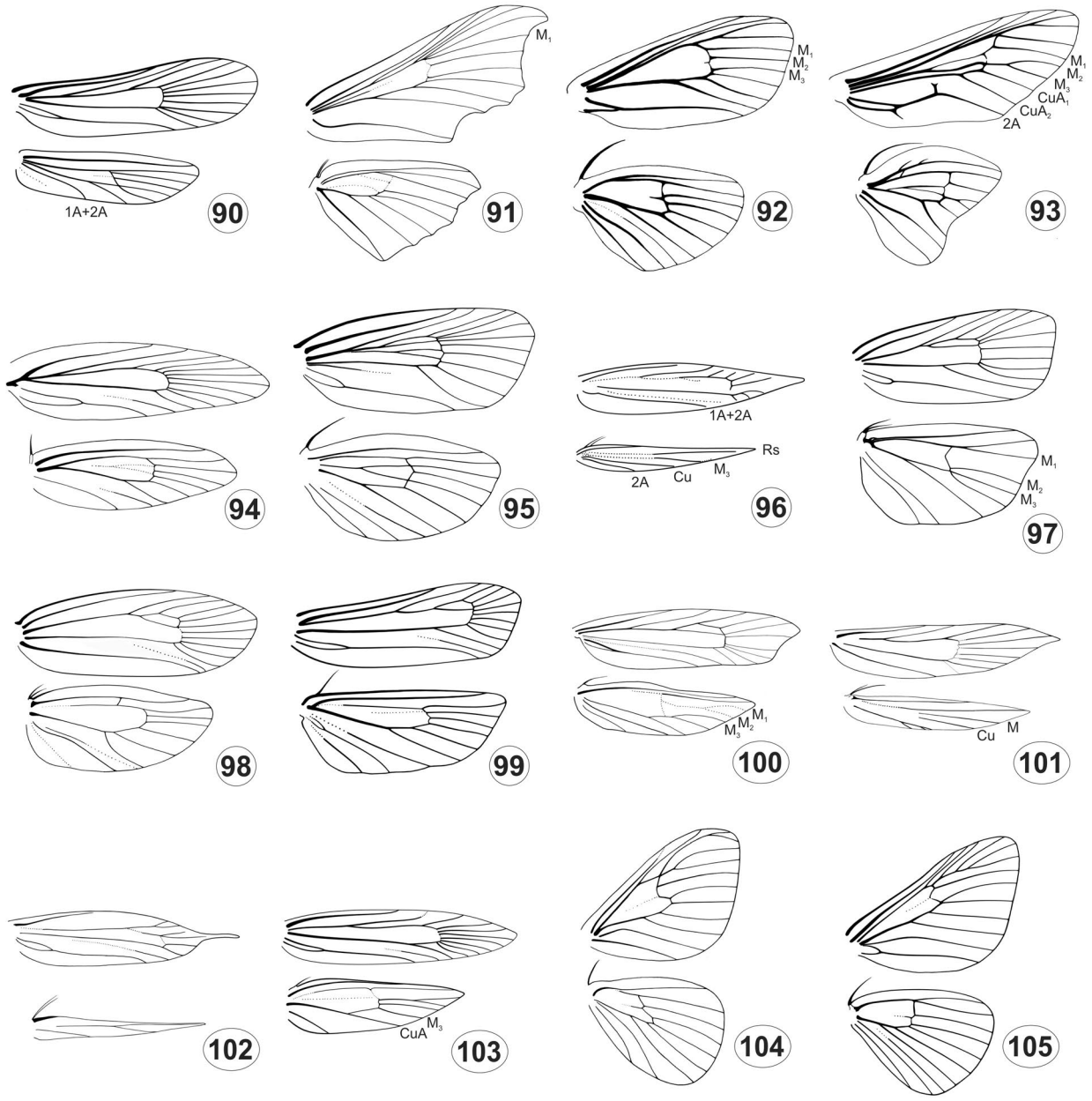
Figuras 33.74–89. Venação alar, asas anterior e posterior. **74**, Nymphalidae (Danainae); **75–77**, Nymphalidae (Satyrinae); **78–79**, Nymphalidae (Heliconiinae); **80**, Nymphalidae (Nymphalinae); **81**, Nymphalidae (Limenitidinae); **82**, Papilionidae; **83**, Pieridae (Coliadinae); **84**, Pieridae (Dismorphiinae); **85**, Riodinidae; **86**, Pterophoridae; **87**, Pyralidae (Phycitinae); **88**, Pyralidae (Chrysauginae); **89**, Crambidae (Crambinae).

yuccasella (Riley) (Prodoxidae), com uma total interdependência entre autopolinização e disponibilização de recursos alimentares para a larva.

Larvas de muitos lepidópteros constroem um casulo de seda dentro do qual se transformam em pupa. Especialmente em Bombycoidea, alguns grupos produzem casulos de diferentes formatos e composição, e há milênios são explorados pelo homem devido a sua seda, como de *Bombyx mori* Linnaeus (Bombycidae) (Fig. 33.109). Apesar dos tecidos sintéticos, ainda hoje a produção de seda de origem animal figura entre as atividades agrícolas de muitas localidades em todo o mundo, incluindo o Brasil.

O desfolhamento intenso de plantas pelas larvas de lepidópteros pode ocasionalmente se tornar vantajoso no controle de plantas daninhas introduzidas em uma região. Um noctuídeo comum no Brasil, *Neogalea sunia* (Guenée) (Noctuidae), no estágio larval alimenta-se principalmente de *Lantana camara* Linnaeus (Verbenaceae), causando sérios danos em ajardinamentos. Entretanto, sua especificidade fez com que tenha sido empregado com sucesso no controle biológico de *L. camara* em locais em que a planta se tornou praga, como na Austrália, Hawaii e Ilha Norfolk.

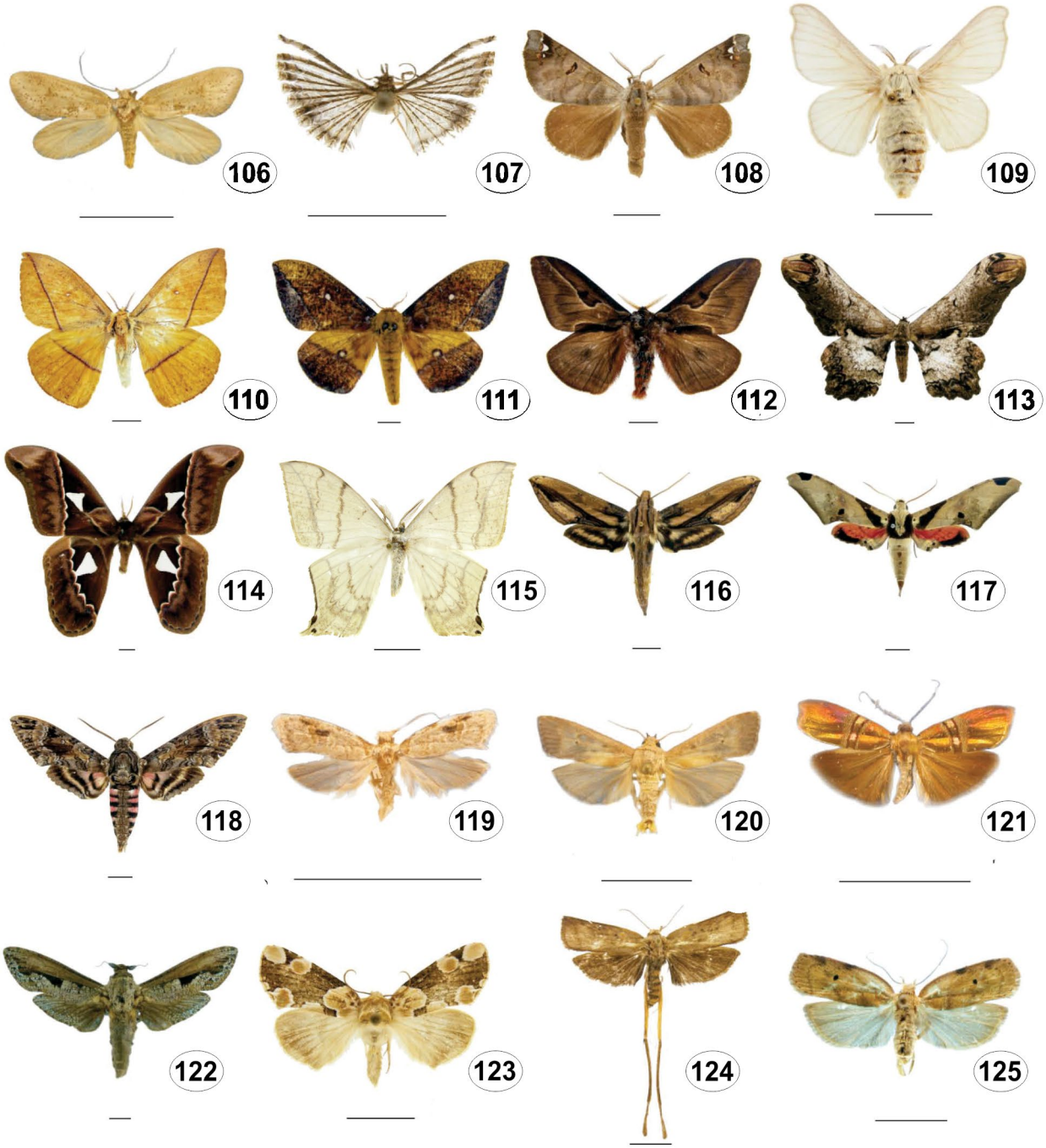
Alguns lepidópteros são benéficos ao homem por se alimentarem de outros insetos. Os predadores facultativos incluem espécies de Tineidae, Psychidae, Gelechiidae, Pyralidae, Geometridae, Erebidae, Noctuidae; os predadores obrigatórios incluem Tineidae, Oecophoridae, Coleophoridae, Cosmopterigidae, Tortricidae, Pyralidae, Geometridae, Erebidae, Noctuidae e Lycae-



Figuras 33.90–105. Venação alar, asas anterior e posterior. **90**, Sesiidae; **91**, Thyrididae; **92**, Psychidae (Arrhenophaninae); **93**, Psychidae (Oiketicinae); **94**, Tineidae; **95**, Tineidae (Acrolophinae); **96**, Tischeriidae; **97**, Tortricidae; **98**, Urodidae; **99**, Attevidae; **100**, Glyphipterigidae; **101**, Heliodinidae; **102**, Lyonetiidae; **103**, Plutellidae; **104**, Dalceridae; **105**, Megalopygidae.

nidae; entre os parasitos e ou parasitoides, estão Coleophoridae, Cyclotornidae, Epipyropidae, Erebidae, Noctuidae e Pyralidae. Entre os predados ou parasitados, destacam-se os hemípteros, especialmente cochonilhas, larvas de outros lepidópteros e até aranhas. Como um grupo a parte, destacam-se os licenídeos devido a suas interações com formigas (Hymenoptera). Entre Erebidae há grande número de espécies predadoras obrigatórias de hemípteros. Quanto ao parasitoidismo, são conhecidas larvas de *Sthenobaea uniformis* (Jordan) (Pyralidae) sobre larvas de último ínstar de *Hylesia vindex* Dyar (Saturniidae). As larvas parasitas ocorrem individualmente sobre cada hospedeiro, permanecendo aneladas transversalmente, entre os escolos, sobre uma cinta de seda por elas elaborada. A alimentação consiste primeiramente dos escolos e, posteriormente, do tegumento, levando o hospedeiro à morte em poucos dias.

Muitas espécies de borboletas e de mariposas possuem coloração vistosa e têm sido estudadas sob os mais diversos aspectos biológicos e morfológicos. A exuberante fauna brasileira, com espécies que ocorrem em grande parte do ano, faz com que a maioria das pessoas tenha contato visual frequente com esses insetos e os aprecie. Borboletários com fins didáticos e/ou científicos vêm sendo mantidos, especialmente por instituições de ensino e pesquisas ou em fazendas ou reservas, com fins didáticos e conservacionistas. Assim, a criação e o desenvolvimento de atividades relacionadas como forma de explorar comercialmente os lepidópteros é importante e pode levar à conservação de hábitats. Exemplos podem ser encontrados na Costa Rica

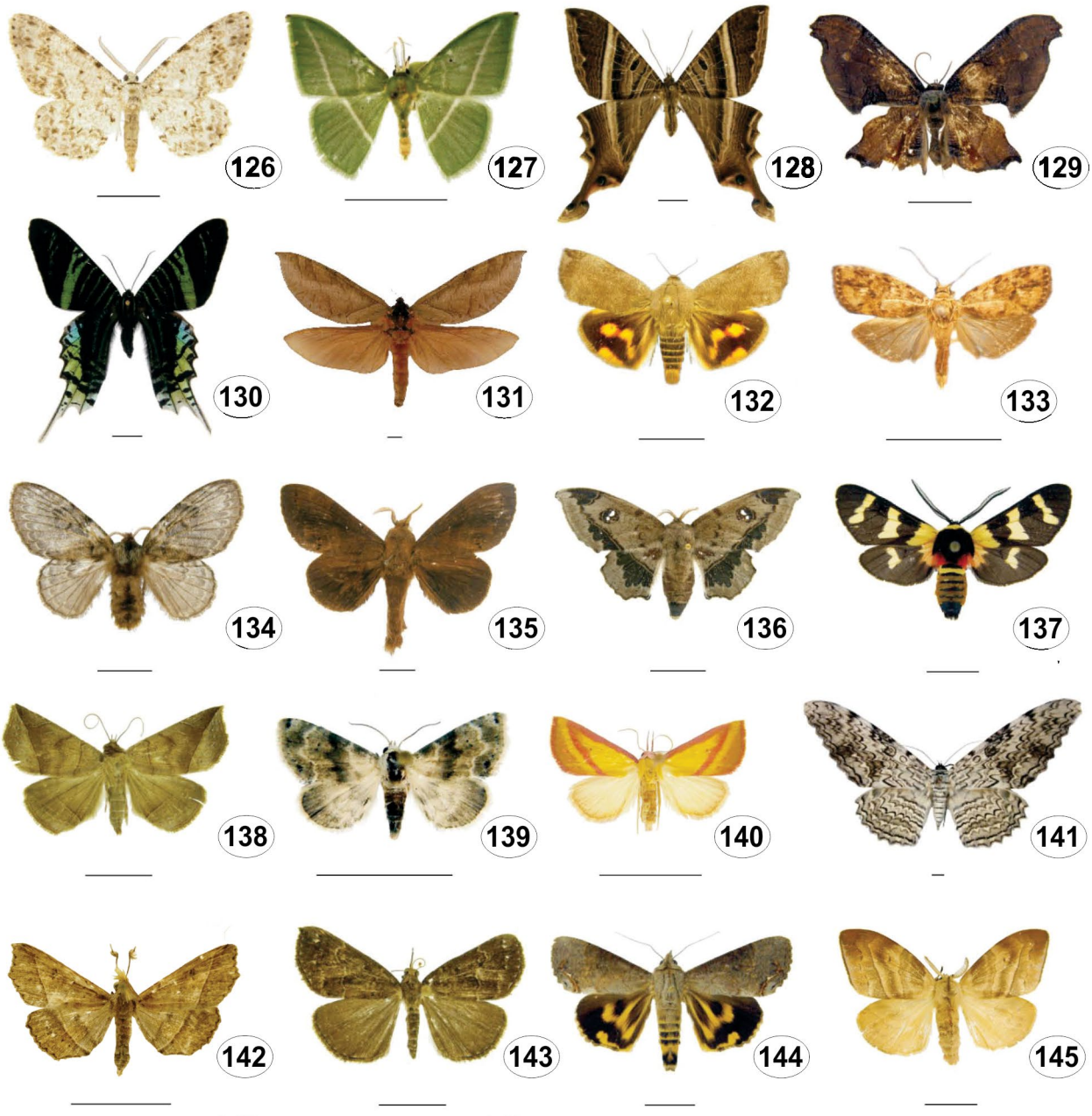


Figuras 33.106–125. Adultos, vista dorsal. **106**, Cecidosidae, *Cecidose eremita* Curtis; **107**, Alucitidae, *Alucita* Linnaeus; **108**, Apatelodidae; *Pantelodes* Herbin. **109**, Bombycidae, *Bombyx mori* (Linnaeus); **110–115**, Saturniidae; **110**, Hemileucinae, *Lonomia obliqua* Walker; **111**, Ceratocampinae, *Eacles ducalis* Walker; **112**, Hemileucinae, *Dirphia araucaria* Jones; **113**, Arsenurinae, *Loxolomia serpentina* Maassen; **114**, Saturniinae, *Rothschildia aurota* (Cramer); **115**, Oxyteninae, *Therinia lactucina* (Cramer); **116–118**, Sphingidae; **116**, Macroglossinae, *Xylophanes xylobotes* Burmeister; **117**, Smerinthinae, *Adhemarius eurysthenes* (R. Felder); **118**, Sphinginae, *Agrius cingulata* (Fabricius); **119**, Carposinidae, *Carposina engalactis* (Meyrick); **120**, Copromorphidae, *Ordrupia friserella* Busck; **121**, Choreutidae, *Tortyra sporodelta* Meyrick; **122**, Cossidae, *Morpheis* Hübner; **123**, Drepanidae, *Thyatira mexicana* Edwards; **124**, Depressariidae (Depressariinae) *Thioscelis geranomorpha* Meyrick; **125**, Depressariidae (Stenomatinae), *Lethata* Duckworth.

e Papua Nova Guiné. No Brasil, algumas espécies têm sido coletadas e criadas com finalidades conservacionistas ou comerciais, atividades estas devidamente monitoradas pelos órgãos competentes.

Algumas espécies têm sido criadas de forma massiva para o desenvolvimento de produtos ou patógenos com atividade biológica contra insetos. Em função da sua importância e com o intuito de padronizar os resultados, foram aprimoradas diversas metodologias de criação e desenvolvidas diversas dietas artificiais

Devido à diversidade e susceptibilidade a mudanças nos ambientes onde são encontrados, os lepidópteros, que são facilmente amostrados com armadilhas luminosas, coletados com relativa precisão com redes entomológicas e bem estudados taxonomicamente, são particularmente úteis para o diagnósti-

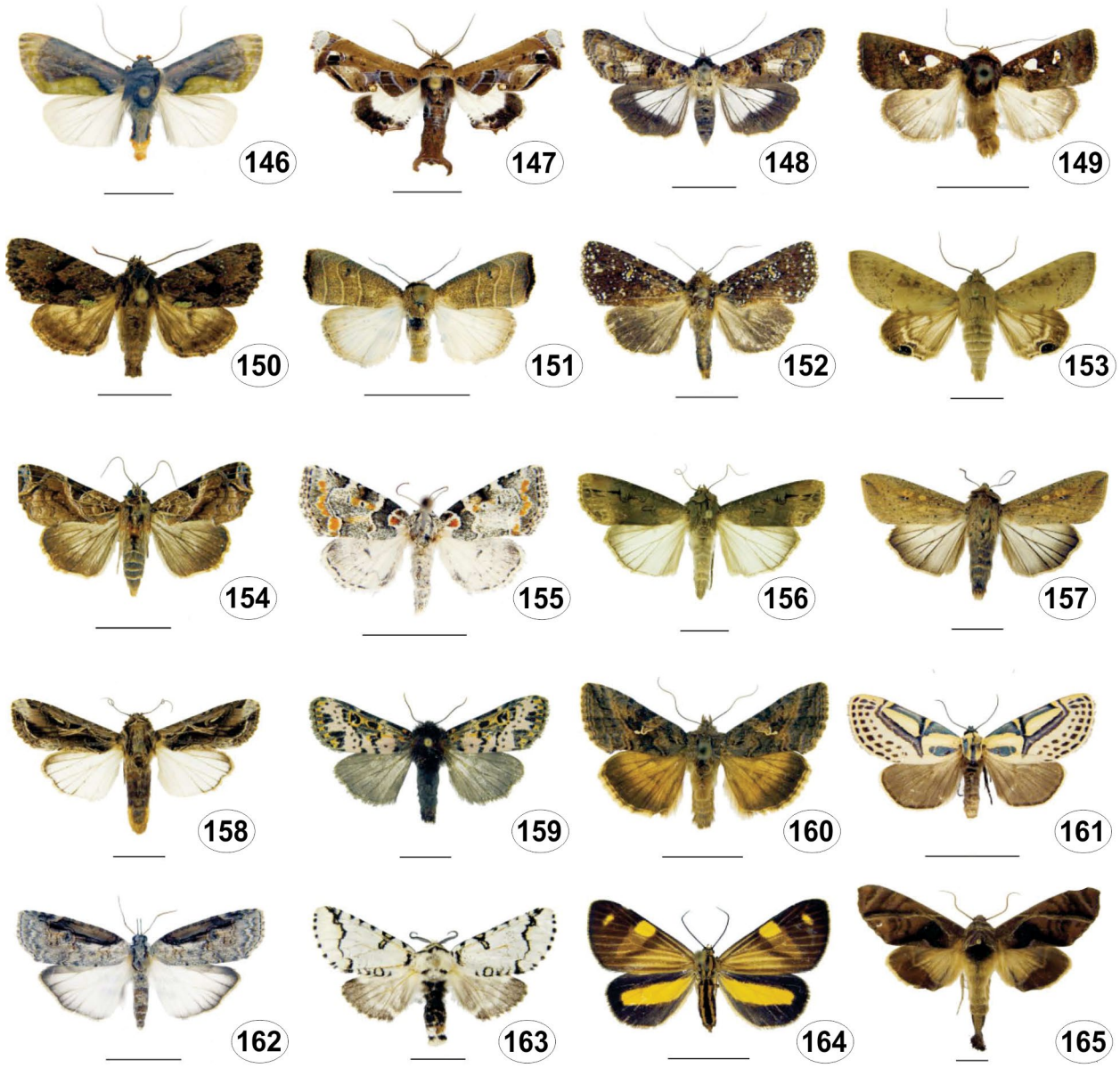


Figuras 33.126–145. Adultos, vista dorsal. **126–127**, Geometridae; **126**, Ennominae, *Glena bipennaria* (Guenée); **127**, Geometrinae, *Tachyphyle olivia* Schaus; **128**, Sematuridae, *Sematura* Dalman; **129–130**, Uraniidae; **129**, Epipleminae, *Epiplema incendiata* (Guenée); **130**, Uraniinae, *Urania leilus* (Linnaeus). **131**, Hepialidae, *Trichophassus giganteus* (Herrich-Schäffer); **132**, Hyblaeidae, *Hyblaea puera* (Cramer); **133**, Immidae, *Moca aphrodora* (Meyrick); **134–135**, Lasiocampidae; **134**, Lasiocampinae, *Prorifrons* Barnes & McDunnough; **135**, Macromphalinae, *Euglyphis submarginalis* Walker. **136**, Mimallonidae, *Mimallo amilia* (Cramer); **137–145**, Erebidae; **137**, Arctiinae, *Eurata herrickii* Butler; **138**, Boletobiinae, *Isogona natatrix* Guenée; **139**, Boletobiinae, *Eublemma minima* (Guenée); **140**, Boletobiinae, *Phytometra heostrophis* (Dyar); **141**, Erebinae, *Thysania agrippina* (Cramer); **142**, Herminiinae, *Salia lysippusalis* (Walker); **143**, Hypeninae, *Hypena castricalis* (Schaus); **144,** Hypocalinae, *Hypocala andremona* (Stoll); **145**, Lymantriinae, *Sarsina violascens* Herrich-Schäffer.

co de mudanças ambientais em sistemas agrícolas, florestais, naturais e urbanos.

As larvas de importância econômica de maior destaque são as que ocasionam danos ou perda total das plantações, especialmente em lavouras anuais. Lepidópteros desfolhadores ocorrem na maioria das famílias, merecendo destaque as espécies pertencentes à Noctuidae, popularmente conhecidos como curuquerê-do-algodão - *Alabama argillacea* (Hübner), curuquerê-do-milho - *Mocis latipes* (Guenée), lagarta-da-espiga-do-milho - *Helicoverpa zea* (Boddie), lagarta-da-soja - *Anticarsia gemmatalis* Hübner, lagarta-militar - *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith), lagarta-do-trigo - *Mythimna sequax* Franclemont, lagarta-rosca - *Agrotis ipsilon* (Hufnagel) e falsa-medideira-da-soja - *Chrysodeixis includens* (Walker).

Algumas espécies cortam porções da área foliar e enrolam juntamente com seda, formando uma cela protetora, como é o caso de *Urbanus proteus* (Linnaeus) (Hesperiidae) (Fig. 33.171),



Figuras 33.146–165. Adultos, vista dorsal. **146**, Erebidae, *Arbostola heuritica* Dyar; **147–148**, Euteliidae; **147**, Euteliinae, *Eutelia abscondens* (Walker); **148**, Stictopterinae, *Nagara fenestra* (Guenée); **149–160**, Noctuidae; **149**, Acronictinae, *Calymniodes conchylis* (Guenée); **150**, Amphipyrinae, *Heterochroma hadenoides* Guenée; **151**, Bagisarinae, *Bagisara repanda* (Fabricius); **152**, Condicinae, *Condica stelligera* (Guenée); **153**, Dyopsinae, *Litoprosopus futilis* (Grote & Robinson); **154**, (Eriopinae) *Callopistria floridensis* Guenée. **155**, Eustrotiinae, *Lithacodia mella* Schaus; **156**, Noctuinae, *Agrotis ipsilon* (Hüfnagel); **157**, Noctuinae, *Mythimna sequax* (Franclemont); **158**, Noctuinae, *Spodoptera dolichos* (Fabricius); **159**, Noctuinae, *Xanthopastis timais* (Cramer); **160**, Plusiinae, *Rachiplusia nu* Guenée; **160–161**, Eutelidae; **161**, Diphtherinae, *Diphthera festiva* (Fabricius); **162**, Eligminae, *Iscadia dukinfieldia* Schaus. **163–165**, Notodontidae; **163**, Cerurinae, *Tecmessa splendens* Jones; **164**, Dioptinae, *Phaeochlaena gyon* (Fabricius); **165**. Dudusinae, *Crinodes besckei* (Hübner).

Bonagota salubricola (Meyrick) (Tortricidae) e *Omiodes indicata* (Fabricius) (Pyralidae).

Em geral, os microlepidópteros como Nepticulidae, Incurvariidae, Gracillariidae e Lyonetiidae têm larvas pequenas, que se alimentam em galerias entre a epiderme superior e a inferior das folhas, e alguns são de grande importância econômica, como o minador-do-café, *Perileucoptera coffeella* (Guérin-Menéville) (Lyonetiidae) (Fig. 33.215) e o minador-do-citrus, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Gracillariidae).

Há também espécies, por exemplo, *Diatraea saccharalis* (Fabricius) (Pyralidae) e *Telchin licus* (Drury) (Castniidae), que broqueiam hastes de plantas anuais, como a cana-de-açúcar, causando o tombamento do colmo e a perda de produtividade. Grandes quantias anuais são gastas em insumos agrícolas para conter o ataque de *Azochis gripusalis* Walker (Pyralidae) em pomares comerciais de figo. Ramos apicais e frutos de rosáceas, como pessegueiros e ameixeiras, são frequentemente atacados por *Grapholita molesta* (Busk) (Tortricidae) (Fig. 33.209).

Algumas mariposas na fase larval, em particular os castniídeos e hepialídeos, alimentam-se do xilema, causando danos a palmeiras produtoras de óleo comestível e a plantas frutíferas como a videira, respectivamente. Já a lagarta-da-maçã-do-algo-

doeiro, *Pectinophora gossypiella* (Saunders) (Gelechiidae), cuja detecção é muito difícil devido a poucas evidências externas da sua presença, ataca os botões florais e os frutos do algodoeiro, algumas vezes inviabilizando a cultura.

Larvas de lepidópteros polífagos podem alimentar-se de frutos e sementes. A lagarta-da-espiga-do-milho, *Helicoverpa zea* (Boddie) (Noctuidae: Heliothinae), alimenta-se dos grãos de milho ainda em formação, também pode se alimentar de frutos como tomate, sendo chamada de broca-gigante-do-tomateiro. A maior parte das espécies comedoras de frutos e sementes pertence a algumas famílias, especialmente de microlepidópteros, destacando-se: os tortricídeos *Cydia pomonella* (Linnaeus) (Fig. 33.210), que broqueiam os frutos de maçã e outras rosáceas; *Cydia araucariae*, que consome o pinhão, semente de *Araucaria angustifolia*; *Grapholita molesta* (Busk), que ataca ramos e frutos de rosáceas; *Bonagota salubricola* (Meyrick), que é praga de diversas frutíferas de clima temperado e, finalmente, *Ecdytolopha aurantiana* (Lima), popularmente conhecida como bicho-furão, atacando os frutos dos citros.

Algumas espécies de Erebidae (Calpinae) têm a probóscide modificada, que lhes possibilita perfurar frutos. Além das injúrias mecânicas produzidas por esses lepidópteros, também são propagadas leveduras, que levam a uma rápida deterioração dos frutos.

Inúmeras espécies que presumivelmente estavam adaptadas a alimentar-se de sementes caídas e de detritos de origem animal ou vegetal tornaram-se pragas de grãos armazenados (cletrófagos) e de produtos têxteis. Entre os mais nocivos e mundialmente distribuídos, destaca-se *Sitotroga cerealella* (Oliver) (Gelechiidae), que é a segunda maior praga de grãos armazenados, perdendo apenas para os gorgulhos (Coleoptera). Em função da globalização da economia e comércio de grãos, hoje podem ser encontradas atacando sementes e derivados as espécies *Nemapogon granella* (Linnaeus) (Tineidae), *Anagasta kuehniella* (Zeller), *Plodia interpunctella* (Hübner) e *Pyralis farinalis* (Linnaeus) (Pyralidae). *Hofmannophila pseudospretella* (Stainton) (Oecophoridae) figura como uma das pragas mais comuns de casa, que se alimenta de materiais secos de origem vegetal e animal. Muito tineídeos (Tineidae) conhecidos como traças alimentam-se de roupas, peles e tapetes – a traça brasileira mais conhecida é *Phereoeca uterella* (Walsingham).

Alguns lepidópteros são de importância médica, já que causam dermatites urticantes, periartrite falangeana e síndrome hemorrágica. A dermatite urticante é conhecida pelas queimaduras causadas pelo contato com diversas lagartas ou provocada pelas cerdas de mariposas fêmeas do gênero *Hylesia* (Saturniidae: Hemileucinae). Periartrite falangeana ou pararamose é provocada pela lagarta de *Premolis semirufa* (Walker) (Erebidae: Arctiinae), da região amazônica. A síndrome hemorrágica é causada por *Lonomia obliqua* Walker (Saturniidae: Hemileucinae) (Fig. 33.110), espécie muito comum no sul do Brasil.

Coleta e fixação. O método de coleta para lepidópteros depende do estágio de desenvolvimento que se quer obter para estudo, sejam adultos ou imaturos. Para adultos, o método pode variar conforme o hábito de vida da espécie, se diurno ou noturno, se frugívoro ou polinizador, e principalmente da finalidade da coleta.

Quando se objetiva a obtenção de adultos recém-emergidos, ovos, larvas ou pupas são coletados, criados em laboratório, aguardando-se a emergência dos adultos a partir das pupas. Logo após terminarem de distender as asas, os adultos são sacrificados por compressão toráxica, pressionando os dedos entre a base das asas, ou por congelamento ou na câmara mortífera com substância letal, como acetato de etila; posteriormente, devem ser conservados a seco, transpassados por alfinetes entomológicos, fixados em extensores apropriados até completa secagem, etiquetados e incluídos em coleção.

Borboletas e mariposas podem ser amostradas de diferentes formas na natureza. Para lepidópteros diurnos, o método mais utilizado é a rede entomológica, fazendo uso da fácil visualização destes insetos na natureza, pousando sobre a vegetação, solo, ou visitando flores e restos de material orgânico em decomposição. Também é possível coletar lepidópteros com uso de iscas atrativas, geralmente frutas, carne em decomposição ou fezes. Normalmente, diferentes métodos de coleta são combinados. As espécies frugívoras, por exemplo, podem ser simplesmente atraídas com iscas, método passivo e, coletadas com rede entomológica, método ativo. O sacrifício dos indivíduos adultos coletados segue o método descrito acima para os indivíduos criados; posteriormente devem ser acondicionados em envelopes entomológicos, conservados até a montagem definitiva.

Para os lepidópteros noturnos, o método mais utilizado é o de atração pela luz, podendo ser uma armadilha ou um pano branco esticado próximo a uma lâmpada. As lâmpadas devem ter frequências específicas de emissão de luz, tais como: mista de vapor de mercúrio, luz negra, ou a mais recente algumas com tecnologia LED desenvolvidas exclusivamente para atração de lepidoptera (Brehm 2017). As lâmpadas podem ser alimentadas por um gerador, rede elétrica ou por uma bateria, em locais altos ou clareiras da mata. Após a instalação da armadilha luminosa, espera-se a chegada das mariposas que pousam no pano. Para indivíduos de porte pequeno ou médio, utilizam-se câmaras mortíferas de vapor de acetato de etila para coleta e sacrifício. Indivíduos maiores, como alguns saturniídeos e esfingídeos, devem ser capturados manualmente e sacrificados com injeção de amônia no tórax.

Chave para as superfamílias de Lepidoptera que ocorrem no Brasil

1. Rs da asa posterior com pelo menos 3–4 ramos. Asa anterior geralmente com jugo distintamente desenvolvido (Fig. 33.26-27). Mariposas robustas, de médio a grande porte; probóscide e palpos maxilares pouco desenvolvidos ..... **HEPIALOIDEA**

— Rs da asa posterior não-ramificado. Asa anterior desprovida de jugo (Figs 33.26-31) **2**

2(1). Antenas clavadas ou filiformes. Se filiformes, com três carenas longitudinais ventrais (Figs 33.11-13) **3**

— Antenas filiformes ou pectinadas. Se filiformes, nunca com três carenas ventrais (Figs 33.14-16) **5**

3(2). Acoplamento das asas sem frênulo e retináculo (Figs 33.30-31) ..... **PAPILIONOIDEA** (em parte)

— Acoplamento das asas com frênulo e retináculo, sendo o último variável (Figs 33.29, 33) **4**

4(2). Ocelos ausentes ..... **BOMBYCOIDEA** (em parte)

— Ocelos presentes ..... **SESIOIDEA** (em parte)

5(2). Órgão timpânico no metatórax ou no abdômen (Figs 33.35–42) **6**

— Órgão timpânico ausente **9**

6(5). Órgão timpânico localizado no metatórax (Figs 33.41–42) ..... **NOCTUOIDEA**

— Órgão timpânico localizado no abdômen (Figs 33.35–40) ... **7**

7(6). Probóscide com escamas imbricadas próximo à base .... **PYRALOIDEA**

— Probóscide nua **8**

8(7). Quetosema ausente ou inconspícuo. Primeiro tergo abdominal conectado ao segundo esterno abdominal por uma barra lateral (às vezes parte do tímpano) ... **DREPANOIDEA**

— Quetosema presente e desenvolvido, ou raramente reduzido à margem látero-posterior do vértice. Segundo tergo abdominal livre, não conectado ao segundo esterno abdominal por uma barra lateral .... **GEOMETROIDEA** (em parte)

9(5). Asa posterior fendida em duas ou mais plumas. Em alguns casos as fendas são reduzidas, formando múltiplos lobos terminais em ambas as asas (Fig. 33.86) **10**

— Asa posterior não fendida **11**

10(9). Asa posterior dividida em três plumas (Fig. 33.196) .... **PTEROPHOROIDEA** (em parte)

— Asa posterior dividida em seis ou sete plumas (Fig. 33.107) ..... **ALUCITOIDEA**

11(9). R_2 e R_3 da asa anterior distintamente sinuosas (Fig. 33.70) ..... **PAPILIONOIDEA** (em parte)

— R_2 e R_3 da asa anterior retas **12**

12(11). Asa anterior com 3A sinuosa, livre, sem alcançar a margem interna ou externa da asa. Tíbia metatorácica do macho com projeção apical truncada e com pincel de cerdas. Mariposas de tamanho médio e asas posteriores marrons com manchas discais e apicais alaranjadas (Fig. 33.132) .... **HYBLAEOIDEA**

— Outra combinação de caracteres **13**

13(12). Antenas filiformes com um leve espessamento pré-apical e ápice afilado. Mariposas de médio a grande porte, com asas posteriores geralmente possuindo projeção caudal ao longo das veias M_2 e M_3 (Fig. 33.130) ....**GEOMETROIDEA** (em parte)

— Antenas não filiformes, ou se assim sem espessamento pré-apical. Mariposas variadas **14**

14(13). Cabeça distintamente revestida por escamas piliformes, veia M dentro da célula e CuP ausentes **15**

— Cabeça revestida por escamas lameladas misturadas às escamas piliformes. Se revestida apenas por escamas piliformes, as asas possuem veia M no interior da célula bem desenvolvida e/ou CuP **16**

15(14). Asa anterior com veias R_2 e R_3 pedunculadas; ramo comum, originando-se na célula discal (Figs 33.64-65) .... **LASIOCAMPOIDEA**

— Asa anterior com veias R_2 e R_3 conectadas independentemente ao ramo R; se pedunculadas, o ramo comum é curto, originando-se distalmente à célula discal .... **BOMBYCOIDEA** (em parte)

16(14). Esterno II com apódemas anteriores. Superfície das asas desprovida de microtríquias (acúleos) **17**

— Esterno II retangular, sem apódemas anteriores ou projeções laterais. Superfície das asas com a presença de microtríquias (acúleos) **38**

17(16). Esterno II do tipo "tortricídeo": ângulos ântero-laterais projetados anteriormente e apódemas curtos e truncados, frequentemente reduzidos ou ausentes (Fig. 33.47) **18**

— Esterno II do tipo "tineídeo": ângulos ântero-laterais truncados, não projetados anteriormente, apódemas finos e alongados (Fig. 33.46), frequentemente estendendo-se ventralmente sobre a placa esternal (vênulas) (Figs 33.45, 48) **35**

18(17). Frênulo e retináculo pouco desenvolvidos ou ausentes **19**

— Frênulo desenvolvido, retináculo variável **22**

19(18). Asa posterior com veia $Sc+R_1$ aproximando-se ou anastomosando-se a Rs próximo à célula discal (Fig. 33.91) ..... **THYRIDOIDEA**

— Asa posterior com veia Sc + R_1 quase sempre paralela a Rs quando próximo à célula discal **20**

20(19). Asa anterior com R_4+R_5 quase tocando R_2+R_3, ou todas elas partindo de um pedúnculo .... **BOMBYCOIDEA** (em parte)

— Asa anterior com radiais com outro padrão de ramificação **21**

21(20). Asa anterior com M_2 mais próxima de M_3 que de M_1, dando um aspecto quadrifurcado à veia CuA (Fig. 33.65) ....**LASIOCAMPOIDEA**

— Asa anterior com M_2 mais próxima de M_1 que de M_3 ou equidistante, dando um aspecto trifurcado a veia CuA (Fig. 33.66) ..... **MIMALLONOIDEA** (em parte)

22(17). Margem posterior da asa anterior dobrada ventralmente, acoplando-se à dobra dorsal da margem anterior da asa posterior, auxiliando o já presente sistema de acoplamento frênulo-retináculo. Mariposas geralmente com asas estreitas e transparentes, miméticas a vespas ... (Fig. 33.34) .... **SESIOIDEA** (em parte)

— Margem posterior da asa anterior dobrada e margem anterior da asa posterior sem dobras **23**

23(22). Asa anterior com tufos de escamas eriçadas localizadas na face dorsal ou em alguma região da superfície de asa. Mariposas de tamanho reduzido e asas estreitadas **24**

— Asa anterior desprovida de escamas eriçadas. Mariposas com outro aspecto **25**

24(23). Tufos de escamas eriçadas restritas à margem costal. Margens costal e interna quase paralelas, dando a asa um formato quase retangular ..... **EPERMENIOIDEA**

— Tufos de escamas eriçadas distribuídas em outras partes da asa anterior. Margem costal não paralela à interna, dando a asa um formato quase triangular .... **COPROMORPHOIDEA** (em parte)

25(23). Ocelos ausentes **26**

— Ocelos presentes **31**

26(25). Comprimento da asa anterior quatro vezes ou mais sua largura. Mariposas pequenas, com envergadura alar variando de 13 a 40 mm, e pernas alongadas ....**PTEROPHOROIDEA**

— Comprimento da asa anterior menor que três vezes sua largura. Mariposas com outro aspecto **27**

27(26). Asa posterior com $Sc+R_1$ fortemente arqueada além da base da asa (Fig. 22.66) Esporões tibiais 0-2-2. Mariposas de médio porte, geralmente com asas de margens falcadas e/ou sinuosas ... **MIMALLONOIDEA**

— Asa posterior com Sc+R_1 retas ou levemente arqueada além da base da asa. Esporões tibiais 0-0-0, 0-2-2 ou 0-2-4 ... **28**

28(27). Epífises protibiais ausentes ..... **ZYGAENOIDEA**
— Epífises protibiais presentes **29**

29(28). Probóscide desenvolvida. Asa anterior com veia corda ausente ..... **IMMOIDEA**
— Probóscide curta ou reduzida a um lobo triangular. Veia corda frequentemente presente **30**

30(29). Asa anterior com veia M normalmente ausente dentro da célula discal. Mariposas de pequeno porte, asas anteriores ovaladas e antenas lameladas (machos) ou filiformes (fêmeas) ..... **URODOIDEA**
— Asa anterior com veia M normalmente presente na célula discal, bifurcada distalmente. Mariposas de pequeno porte, asas anteriores normalmente retangulares, e antenas pectinadas (machos) e filiformes (fêmeas) ... **COSSOIDEA**

31(25). Probóscide presente, com escamas imbricadas na base ..... **CHOREUTOIDEA**
— Probóscide reduzida ou ausente, se presente sem escamas imbricadas na base **32**

32(31). Quetosema presente **33**
— Quetosema ausente **34**

33(32). Porção inferior do frontoclípeo com escamas voltadas para cima ..... **TORTRICOIDEA**
— Porção inferior do frontoclípeo sem escamas voltadas para cima ..... **ZYGAENOIDEA**

34(32). Probóscide reduzida a um pequeno lobo triangular, ou ausente ..... **COSSOIDEA** (em parte)
— Probóscide desenvolvida ..... **SESIOIDEA** (em parte)

35(17). Probóscide com escamas imbricadas na base **36**
— Probóscide nua, frequentemente reduzida **37**

36(35). Palpo labial longo, recurvado sobre a cabeça, em alguns casos o artículo distal ultrapassa o vértice da cabeça .... **GELECHIOIDEA**
Palpos labiais voltados para frente ou reduzidos .... **GRACILLARIOIDEA**

37(35). Segmento abdominal VIII do macho com lobos pleurais proeminentes, cobrindo lateralmente a genitália .... **YPONOMEUTOIDEA**
— Segmento abdominal VIII do macho desprovido de lobos pleurais. ..... **TINEOIDEA**

38(16). Escapo expandido, cobrindo parte do olho, formando um antolho. Tíbia posterior com espinhos desenvolvidos (Fig. 33.6) ..... **NEPTICULOIDEA**
— Escapo não expandido. Tíbia posterior sem espinhos **39**

39(38). Probóscide com escamas imbricadas próximo à base. Palpo labial com cerdas laterais no artículo mediano ..... **ADELOIDEA**
— Probóscide com ou sem escamas imbricadas próximo à base. Palpo labial sem cerdas laterais no artículo mediano ..... **TISCHERIOIDEA**

ADELOIDEA. O monofiletismo do grupo é sustentado com base na morfologia das genitálias masculina e feminina. Este é o segundo maior grupo de microlepidópteros com uma abertura na genitália feminina. São conhecidas aproximadamente 600 espécies, das quais aproximadamente 50 ocorrem na região Neotropical. Embora a endofagia seja comum nessa superfamília, muitas espécies são exófagas ou detritívoras durante o estágio larval.

1. Asa posterior com veia transversal m-cu **2**
— Asa posterior desprovida de m-cu (Fig. 33.54) ... **Heliozelidae**

2(1). Antena muito mais longa que o comprimento da asa anterior ..... **Adelidae**
— Antena mais curta ou tão longa quanto o comprimento da asa anterior **3**

3(2). Sistema de acoplamento das asas tipo frênulo-retináculo ausente nos machos. Palpo maxilar ausente, vestigial ou com um a três palpômeros .....**Cecidosidae**
— Sistema de acoplamento das asas tipo frênulo-retináculo presente nos machos. Palpo maxilar com cinco palpômeros ..... [**Incurvariidae]**

Adelidae. A família é dividida em Adelinae e Nematopogoninae, sendo esta última a única com representantes da fauna brasileira, diferindo da outra principalmente pelo palpo maxilar com mais de três palpômeros. O único gênero que ocorre no Brasil é *Ceromitia* Zeller, que também está presente no sul da África; adultos são acinzentados e normalmente podem ser coletados à noite atraídos à luz. São microlepidópteros com asa anterior medindo até 12 mm de comprimento. A principal característica do grupo é a antena distintamente longa, que, nos machos, pode ser até três vezes o comprimento da asa anterior, enquanto, nas fêmeas, embora menores, sempre excede o ápice da asa. Espécies sul-americanas são conhecidas pelos hábitos crepusculares e noturnos, contrastantes com os hábitos essencialmente diurnos daquelas da região Paleártica, onde é comum ver enxameamentos próximos às flores. As larvas normalmente são detritívoras, com algumas espécies fitófagas, alimentando-se principalmente de plantas baixas. Referências: Pastrana (1961), Davis (1984, 1998) e Becker (2000).

Cecidosidae. São conhecidas 21 espécies da família, distribuídas em oito gêneros, sendo seis sul-americanos – *Andescecidium* Moreira & Vargas, *Cecidoses* Curtis, *Cecidonius* Moreira & Gonçalves, *Dicranoses* Kieffer & Jörgensen, *Eucecidoses* Brèthes e *Oliera* Brèthes–, um sul-africano, *Scyrothis* Meyrick, e um para a Nova Zelândia, *Xanadoses* Hoare & Dugdale. Da fauna brasileira, destaca-se o gênero *Cecidoses*, contando com a espécie-tipo, *C. eremita* Curtis (Fig. 33.106), cuja biologia é relativamente conhecida, e *C. minutanus* Brèthes, ainda pouco estudada. Suas larvas induzem galhas em suas plantas hospedeiras, uma característica rara entre os lepidópteros. Suas plantas hospedeiras (por exemplo, *Schinus* Linnaeus e *Rhus* Linnaeus) pertencem a Anacardiaceae. As cecídias de *C. eremita* são sésseis, de formato esférico e fechadas no polo superior por um opérculo circular destacável no momento da emergência do adulto. Referências: Nielsen & Davis (1985), Moreira *et al*. (2012, 2017).

Heliozelidae. Inclui microlepidópteros diurnos e pequenos, com asa anterior com até 10 mm de comprimento. A fauna Neotropical é pouco conhecida, compreendendo sete gêneros, dos quais quatro são monotípicos na América do Sul: *Coptodisca* Walsingham, *Lamprozela* Meyrick, *Monachozela* Meyrick e *Phanerozela* Meyrick. As larvas são minadoras, exceto no último ínstar, quando constroem um tipo de casulo, geralmente ovalado e achatado, com pequenos pedaços da epiderme da folha minada, reunidos pelos fios de seda da própria larva. As

plantas hospedeiras citadas com mais frequência são Betulaceae, Cornaceae, Fagaceae e Vitaceae. Referências: Heppner (1984, 1998) e Davis (1998).

[Incurvariidae]. Na região Neotropical, são conhecidas cinco espécies pertencentes a *Basileura* Nielsen & Davis e *Simacauda* Nielsen & Davis, ambos endêmicos do Chile e Argentina. Embora não exista nenhum registro formal desses microlepidópteros para o Brasil, espera-se que, com mais levantamentos nas áreas limítrofes com a Argentina, ao menos duas espécies sejam encontradas em nosso país, *Basileura elongata* Nielsen & Davis e *Simacauda virescens* Nielsen & Davis. Larvas são minadoras no primeiro ínstar e, nos subsequentes, cortam e agregam pequenos pedaços circulares da planta alimentícia, formando um casulo que carregam junto ao corpo. As principais plantas hospedeiras pertencem a Myrtaceae, Proteaceae e Fabaceae. Referências: Nielsen & Davis (1985) e Davis (1998).

ALUCITOIDEA. Compreende Tineodidae, endêmica da região Indo-australiana, com 19 espécies e 11 gêneros, além de Alucitidae, que é um grupo cosmopolita, com 186 espécies e nove gêneros. Adultos são caracterizados pela presença de fileiras transversais de espinhos em cada tergito abdominal e de uma vênula (= estrias esternais muito esclerosadas) em forma de "V" no esternito abdominal II. Às vezes é considerada como grupo-irmão de Pterophoroidea, no entanto, caracteres de imaturos a colocam mais próxima de Copromorphoidea e/ou de Epermenioidea que de Pterophoroidea.

Alucitidae. Conhecidos como mariposas poliplumadas, possuem asas posteriores geralmente recortadas em seis ou sete plúmulas, raramente são inteiras (somente em espécies sul-americanas). Diferem das demais mariposas de "plumas" (Pterophoridae) pelo maior número de plúmulas (Fig. 33.107). Adultos são crepusculares ou noturnos, de corpo delgado, com envergadura alar variando de 10 a 20 mm. Atingem sua maior diversidade e riqueza nas regiões Afrotropical e Australiana. Somente uma espécie tem sido considerada como praga agrícola, *Alucita coffeina* (Viette), causando sérios danos ao plantio de café em Madagascar. A biologia dos alucitídeos tem sido pouco detalhada na literatura e a fauna brasileira é praticamente desconhecida. Sabe-se que as larvas costumam ser robustas e muito ágeis, vivendo como brocas de botões florais, sementes, folhas, raízes e galhos; algumas induzem a formação de galhas, onde às vezes permanecem até a emergência do adulto. As plantas hospedeiras incluiem membros de Bignonaceae, Caprifoliaceae e Rubiaceae. Casulos contendo as pupas geralmente são encontrados na superfície do solo ou nele enterrados. Referências: Dugdale *et al.* (1998), Gielis (2003) e Moreira *et al.* (2018).

BOMBYCOIDEA. São conhecidas cerca de 6.092 espécies de Bombycoidea, distribuídas em 520 gêneros. A monofilia é sustentada pelas seguintes sinapomorfias: coxas protorácicas do último ínstar larval fundidas anteriormente; A8 com cerda D1 implantada em um escolo médio-dorsal ou, às vezes, em uma protuberância cônica; asa anterior com R_2+R_3 paralela ou fusionada a R_4+R_5 (paralela em Carthaeidae e Sphingidae, fusionada nos demais Bombycoidea) (caráter compartilhado com *Bombycomorpha* Felder, gênero de Lasiocampidae); genitália masculina com os músculos flexores das valvas originando-se no tegume.

1. Asa posterior com Sc+R_1 quase tocando Rs na porção pós-discal (Fig. 33.57) ..... **Sphingidae**
— Asa posterior com Sc+R_1 distintamente separada de Rs na porção pós-discal (Fig. 33.56) **2**

2(1). Frênulo ausente (Fig. 33.56) ..... **Saturniidae**
— Frênulo geralmente longo, às vezes tipicamente curto **3**

3(2). Perna posterior com um par de esporões tibiais ... **Bombycidae**
— Perna posterior com dois pares de esporões tibiais (Fig. 33.23) **4**

4(3). Asa anterior com M_2 equidistante de M_1 e M_3 ou, na base, mais próxima de M_1 que de M_3 (Fig. 33.55) .... **Apatelodidae**
— Asa anterior com M_2, na base, mais próxima de M_3 que de M_1 ..... **Phiditiidae**

Apatelodidae. Exclusivas da região Neotropical. Mariposas noturnas, de corpo robusto, com envergadura alar entre 30 e 50 mm (Fig. 33.108), pousam elevando o tórax e abdômen a uma posição vertical, deixando a cabeça para baixo. É especialmente representada pelo gênero *Apatelodes* Packard contendo 115 espécies, embora gêneros como *Drepatelodes*, *Ephoria*, *Olceclostera* e *Pantelodes* sejam também bastante comuns em armadilhas luminosas. Até o momento, 68 espécies foram registradas no Brasil. Seus imaturos são também muito pouco estudados, embora sejam conhecidas algumas plantas hospedeiras e o hábito de empupar no solo. Referências: Lemaire & Minet (1998), Zwick *et al.* (2011), Kitching *et al.* (2018).

Bombycidae. Na região Neotropical são representados apenas pelos Epiinae e *Bombyx mori* (Linnaeus 1758), esta criada *ex situ* para produção de seda (Fig. 33.109). De hábito noturno, apresentam corpo relativamente delgado, com padrões de coloração que variam entre diferentes tons de laranja, brancos ou com manchas esverdeadas. *Colla*, *Epia* e *Quentalia* são os gêneros mais comuns. Sabe-se pouco sobre seus estágios imaturos, especialmente das 35 espécies que ocorrem no Brasil. Referências: Lemaire & Minet (1998), Zwick *et al.* (2011), Kitching *et al.* (2018).

Phiditiidae. Família pouco numerosa, contendo apenas 23 espécies, todas Neotropicais. São mariposas noturnas de tamanho médio, de corpo relativamente delgado. Quando em repouso, enrolam as asas longitudinalmente. *Rolepa* Walker, *Sorocaba* Moore e *Tepilia* Walker têm espécies registradas no Brasil, somando 7 no total. Seus imaturos são também pouco conhecidos. Sabe-se que se alimentam de Bignoniaceae e que as larvas apresentam uma pequena protuberância no segmento A8. Referências: Lemaire & Minet (1998), Zwick *et al.* (2011), Kitching *et al.* (2018).

Saturniidae. Conhecidas cerca de 3.500 espécies em 180 gêneros, que, embora cosmopolitas, se distribuem predominantemente pelas regiões tropicais do Novo Mundo. Está dividida em nove subfamílias: Cercophaninae, Agliinae, Ludiinae, Salassinae, Arsenurinae, Oxyteninae (Fig. 33.115), Ceratocampinae (Fig. 33.111), Hemileucinae (Figs 33.110,112) e Saturniinae (Fig. 33.114). As cinco últimas estão representadas na fauna brasileira, reunindo 488 espécies. Muitas são noturnas e algumas poucas, principalmente entre os Saturniinae e Hemileucinae, são diurnas. Distinguem-se dos demais Bombycoidea principalmente pela antena do adulto com flagelômero distal em forma de cone sensorial e pelo dimorfismo sexual da perna anterior:

as fêmeas têm um par de estruturas dentiformes na superfície látero-ventral do quarto tarsômero, ausentes em algumas poucas espécies de *Coloradia* Blake (Hemileucinae) e *Meroleuca* Packard (Hemileucinae), que não ocorrem no Brasil. A família inclui algumas das maiores mariposas do mundo, como *Attacus atlas* (Linnaeus), encontrada nas regiões Oriental e Australiana, com aproximadamente 300 mm de envergadura alar. No Brasil, também são encontradas espécies grandes e vistosas, como *Arsenura sylla* (Cramer), *Copiopteryx jehovah* (Strecker), *Loxolomia serpentina* Maassen (Fig. 33.113) e *Rothschildia aurota* (Cramer) (Fig. 33.114). Em geral, o tamanho do corpo desses insetos é relativamente pequeno em relação ao tamanho de suas asas. Em Saturniidae, estão incluídas algumas espécies causadoras de erucismo e lepidopterismo, como são conhecidos os acidentes provocados pelos lepidópteros na fase larval e adulta, respectivamente. O contato com cerdas urticantes acarretam queimação imediata e inchaço local, com complicações clínicas, às vezes, fatais aos humanos, como é o caso de *Lonomia obliqua* Walker (Hemileucinae) (Fig. 33.110); também são conhecidos os acidentes provocados por algumas espécies de *Hylesia* Hübner (Hemileucinae), tanto na fase larval como na fase adulta – as fêmeas adultas possuem cerdas microscópicas no abdômen que, em contato com a pele humana, podem provocar reações inflamatórias papulosas e pruriginosas intensas, semelhantes às observadas em acidentes por cerdas de aranhas caranguejeiras. Entre as famílias de Bombycoidea assinaladas para o Brasil, Saturniidae é a que tem maior número de espécies com descrições disponíveis sobre seus estágios imaturos. Os ovos são grandes, arredondados ou elipsoides, achatados ou comprimidos. as larvas ocasionalmente são confundidas com as de algumas borboletas Nymphalidae (Papilionoidea) devido à presença de calazas e escolos, com espinhos ou cerdas laterais no tórax e abdômen. As pupas são do tipo adéctica obtecta, com ou sem cremáster. Algumas espécies de Saturniinae e Hemileucinae têm as pupas protegidas em casulos de seda. Machos voam rápido à procura das fêmeas, em geral mais pesadas e mais lentas; vários ovos são depositados de uma vez, minimizando, assim, contatos com inimigos naturais. Sugere-se que as manchas ocelares das asas de alguns gêneros servem como mecanismo de defesa para distrair ou afugentar predadores, conforme já observado em *Automeris*, onde as manchas encontram-se nas asas posteriores cobertas pelas anteriores, geralmente crípticas. Quando o animal é perturbado, as asas posteriores são rapidamente deixadas à mostra, o que faz destacar as manchas ocelares. Larvas podem ser solitárias ou gregárias, polífagas (muitos Ceratocampinae e Saturniinae) ou monófagas (Arsenurinae, Hemileucinae); alimentam-se de várias espécies de Anacardiaceae, Aquifoliaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Fagaceae, Loganiaceae, Malvaceae (incluindo Bombacaceae, Sterculiaceae e Tiliaceae), Moraceae, Myristicaceae, Oleaceae, Rosaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Salicaceae, Sapindaceae, Sapotaceae e Simaroubaceae, entre outras. Referências: Lemaire (1978, 1980, 1988, 1996), Stone (1991), D'Abrera (1995a, 1998), Lemaire & Minet (1998), Camargo *et al*. (2009) e Kitching *et al.* (2018).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de Lemaire 1978; Lemaire & Minet 1998)

1. Nos machos, antena com escamas dorsais do primeiro ao último flagelômero; ramos (= pectinações) imbricados látero-ventralmente na base **2**

— Nos machos, antena sem escamas em todos ou quase todos flagelômeros; ramos (= pectinações) imbricados laterais ou látero-dorsalmente na base **3**

2(1). Probóscide evidente. Esporões tibiais com a extremidade distal pouco pontiaguda ..... **Oxyteninae**

— Probóscide vestigial ou ausente. Esporões tibiais com a extremidade distal em forma de gancho .... **Hemileucinae** (em parte)

3(1). Pilíferos ou margem anterior do clípeo com cerdas robustas ..... **Arsenurinae**

— Pilíferos e margem anterior do clípeo desprovidos de cerdas **4**

4(3). Frontoclípeo com as laterais convexas ocultando as suturas laterais em vista anterior. Cones antenais simples .... **Ceratocampinae**

— Frontoclípeo com as laterais planas; se convexas, com cones antenais distintos **5**

5(4). Antena quadripectinada (bipectinada nas fêmeas de *Copaxa* Walker), com ramos (= pectinações) apicais de cada flagelômero separados dos ramos basais do flagelômero anterior ..... **Saturniinae**

— Antena quadripectinada ou não; se o são, ramos apicais de cada flagelômero adjacentes aos ramos basais do flagelômero anterior ..... **Hemileucinae** (em parte)

Sphingidae. Com 1.602 espécies e 205 gêneros, estão distribuídos em todo o mundo, exceto na Antártica e Groenlândia. Para a região Neotropical, são estimadas cerca de 400 espécies. De tamanho médio a grande, com envergadura alar entre 25 e 200 mm (Figs 33.116–118). Excelentes voadores e, em geral, as espécies brasileiras têm hábitos crepusculares e noturnos. Alimentam-se de néctar e pairam em frente às plantas alimentícias, como beija-flores, com batimentos das asas bastante rápidos. A monofilia de Sphingidae tem sido suportada com base em uma série de autapomorfias, entre as quais podem ser citadas: M_2 originando-se ligeiramente mais próxima de M_3 que de M_1; margem externa da asa posterior com angulação na extremidade de 1A+2A; segmentos abdominais I–VII das larvas com faixas oblíquas nas laterais; nas pupas, superfície exposta da asa posterior não alcançando o segmento abdominal IV. Está dividida em Smerinthinae, Sphinginae e Macroglossinae. Smerinthinae, considerada a mais basal das três, compreende as tribos Smerinthini, Sphingulini e Ambulycini, das quais somente a última possui espécies da fauna brasileira, arroladas em *Adhemarius* Oiticica Filho (Fig. 33.117), *Orecta* Rothschild & Jordan e *Protambulyx* Rothschild & Jordan. Em Macroglossinae as tribos são facilmente amostradas em nossa fauna: Dilophonotini é a que possui o maior número de gêneros, entre eles, *Erinnyis* Hübner, um dos mais comuns da tribo; Macroglossini, com *Hyles* Hübner e *Xylophanes* Hübner (Fig. 33.116); e Philampelini, com *Eumorpha* Hübner. As espécies brasileiras pertencentes a Sphinginae estão arroladas em duas tribos: Acherontini e Sphingini; a primeira, com *Agrius cingulata* (Fabricius) (Fig. 33.118), a outra, com sete gêneros, incluindo *Amphimoea* Rothschild & Jordan e *Neococytius* Hodges, representados por uma espécie cada e indivíduos

com as probóscides mais longas do mundo. A probóscide de *Amphimoea walkeri* (Boisduval), quando completamente estendida, pode atingir até 280 mm de comprimento. Imaturos são relativamente fáceis de serem reconhecidos. Na internet, há um site com fotos de praticamente todos os esfingídeos da Área de Conservación Guanacaste, Costa Rica, (http://janzen.sas.upenn.edu/caterpillars/database.lasso). Nesse site, estão incluídas espécies assinaladas para a fauna brasileira, o que o torna uma ferramenta importante para a identificação de alguns representantes da nossa fauna, pelo menos ao nível de gênero. Os ovos são relativamente grandes, medem entre um e três milímetros de diâmetro; arredondados ou elípticos, com eixo micropilar paralelo ao substrato; cório finamente reticulado. As larvas distinguem-se dos demais bombicoides pelo número de ânulos, entre seis e oito, em cada segmento do corpo e pela projeção dorsal em forma de espora no segmento abdominal VIII. Pupas são do tipo adéctica obtecta; a maioria dos Sphinginae tem probóscide com bainha própria, destacada do restante do corpo, geralmente glabras, curtas e fusiformes; segmentos abdominais V a VII móveis; cremáster evidente. Esfingídeos são polinizadores de uma grande variedade de plantas com flores; possuem adaptações morfológicas que os auxiliam na polinização e na própria alimentação: probóscide relativamente longa e músculos torácicos fortes, garantindo o voo em ponto fixo. Voam longas distâncias e transportam pólen de uma planta a outra por mais de 400 m. As principais fontes de néctar dessas mariposas incluem espécies de Amaryllidaceae, Apocynaceae, Bignoniaceae, Bombacaceae, Cactaceae, Convolvulaceae, Fabaceae, Gesneriaceae, Martyniaceae, Onagraceae, Orchidaceae, Rubiaceae e Solanaceae, entre outras. Fêmeas depositam os ovos isoladamente ou em grupos de dois ou três na superfície adaxial das folhas de algumas poucas espécies vegetais, geralmente pertencentes a uma família, diferindo-as, dessa forma, das fêmeas de saturnídeos. Uma das características mais peculiares das larvas de Sphingidae, que inclusive originou o nome do gênero-tipo da família, *Sphinx* Linnaeus, refere-se à postura de seu corpo quando molestadas: a cabeça fica retraída dentro do primeiro segmento torácico e a parte anterior do corpo levantada, lembrando a figura de uma esfinge egípcia. Pupas podem ser encontradas sob o solo, enroladas em folhas da própria planta hospedeira ou da serapilheira, ou enterradas no solo a uma profundidade de até 15 cm. Algumas espécies da fauna brasileira são de importância econômica, como é o caso de *Erinnyis ello* (Linnaeus) (Macroglossinae), cujas larvas, conhecidas como mandarová-da-mandioca, podem causar sérios danos às Euphorbiaceae, principalmente mandioca e seringueira. Inclui-se aqui um dos lepidópteros noturnos mais bem estudados do mundo, *Manduca sexta* (Linnaeus) (Sphinginae), cujas larvas são conhecidas pelos danos que causam em várias culturas de solanáceas (fumo, batatinha, tomateiro). Referências: Rothschild & Jordan (1903), D'Abrera (1986), Lemaire & Minet (1998), Kawahara *et al*. (2009), Camargo *et al.* (2018) e Haxaire & Mielke (2019).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de Lemaire & Minet 1998)

1. Superfície lateral-interna do palpômero basal com microtríquias ..... **Macroglossinae**

— Superfície lateral-interna do palpômero basal sem microtríquias **2**

2(1). Último flagelômero longo **3**

— Último flagelômero relativamente curto **4**

3(2). Face dorsal da asa anterior sem listras longitudinais entre M_3 e CuA_2; ápice truncado ou falcado; margem interna côncava ..... **Smerinthinae** (em parte)

— Outra combinação de caracteres; ápice nunca truncado ou falcado ..... **Sphinginae** (em parte)

4(2). Asa anterior com margem externa convexa; margem interna retilínea a ligeiramente côncava; face dorsal geralmente com listras longitudinais entre as células M_3–CuA_1 e CuA_1–CuA_2. Esporões tibiais não raro curtos ..... **Sphinginae** (em parte)

— Outra combinação de caracteres. Esporões tibiais longos a curtos ..... **Smerinthinae** (em parte)

CARPOSINOIDEA. As duas famílias incluídas neste grupo compartilham a presença de escamas eriçadas na superfície dorsal da asa anterior e um pécten cubital na asa posterior. São conhecidos 29 gêneros e 319 espécies, predominantemente de distribuição indo-australiana. Ausentes na região Paleártica. Na região Neotropical são conhecidas menos de 20 espécies.

1. Asa anterior com três médias (M_1, M_2 e M_3) .... **Copromorphidae**

— Asa anterior com menos de três médias (M_2 sempre ausente e M_1 eventualmente ausente) ..... **Carposinidae**

Carposinidae. Com 24 gêneros e cerca de 300 espécies distribuídas mundialmente, tem quase três quartos das espécies com distribuição indo-australiana. A fauna Neotropical encontra-se constituída por sete espécies em *Carposina* Herrich-Schäffer (Fig. 33.119) e *Atoposea* Davis. Somente uma espécie é conhecida para o Brasil, *Carposina engalactis* (Meyrick), descrita para o estado de Santa Catarina. Estimativas recentes, no entanto, sugerem que a fauna brasileira tenha uma riqueza dez vezes maior. Carposinidae caracteriza-se pela ausência de M_2 na asa posterior e M_1 eventualmente ausente ou vestigial, pelas antenas com cerdas longas nos machos e curtas nas fêmeas, segundo esterno abdominal diferenciado (Fig. 33.47) e pela genitália masculina com ceco fálico alongado. Ovos são depositados individualmente nas plantas hospedeiras. Larvas são endofíticas, encontradas em folhas, flores, frutos, brotos e galhas. Alimentam-se principalmente de dicotiledôneas, como Fagaceae, Ericaceae, Rosaceae, Myrtaceae, Proteaceae, Rutaceae, Campanulaceae e Asteraceae. Pupas desenvolvem-se nas galerias larvais ou protegidas em casulos, geralmente no solo. Nada se conhece sobre a biologia e os hábitos alimentares das espécies brasileiras. Referência: Davis (1969), Dugdale *et al*. (1998).

Copromorphidae. Microlepidópteros noturnos, com envergadura alar variando de 12 a 37 mm. Com corpo robusto e coloração críptica, diferem dos táxons afins pela presença de M_2 nas asas anteriores (Fig. 33.120). Até o momento, nenhum dano economicamente significativo tem sido atribuído às espécies brasileiras. Pouco se conhece sobre os imaturos. Referências bibliográficas apontam apenas duas espécies para o Brasil. Larvas muito pequenas, raramente com mais de 40 mm de comprimento, vivendo na superfície externa das plantas hospedeiras ou em túneis construídos em flores, frutos e pequenos galhos

de Ericaceae; algumas espécies alimentam-se dentro de abrigos construídos com folhas de Berberidaceae e Moraceae, sendo pragas do figo na Índia. Pupas se desenvolvem nas galerias larvais ou em células de seda e os adultos geralmente pousam com as asas planas sobre o corpo. Referência: Heppner (1986).

CHOREUTOIDEA

Choreutidae. Previamente arrolada em Glyphipterigidae (Yponomeutoidea), estudos de morfologia comparada demonstraram que Choreutidae e Glyphipterigidae apresentam adaptações convergentes quanto ao hábito diurno dos adultos, portanto pertencem a linhagens distintas. Os coreutídeos podem ser facilmente distinguidos dos demais Apoditrysia não-Obtectomera pela presença de escamas na base da probóscide. Há 20 gêneros e 407 espécies, predominantemente das regiões Oriental e Australiana, pertencentes a duas subfamílias, sendo Millieriinae restrita à Europa, Flórida e ao Chile, e Choreutinae, cosmopolita. São microlepidópteros tipicamente diurnos, com envergadura alar entre 2 e 11 mm; não raro com cores vistosas e máculas metálicas na asa anterior (Fig. 33.121). Até o momento, nenhuma espécie brasileira foi registrada como tendo importância econômica. Praticamente todas as larvas vivem na superfície externa das plantas, alimentando-se de suas folhas; algumas poucas obtêm abrigo e alimento dentro de troncos ocos; outras são minadoras. Pouco se sabe sobre a biologia das espécies neotropicais. Registros de plantas hospedeiras incluem Aristolochiaceae, Betulaceae, Boraginaceae, Bromeliaceae, Asteraceae, Ericaceae, Fagaceae, Lamiaceae, Fabaceae, Moraceae, Arecaceae, Rosaceae, Salicaceae, Scrophulariaceae, Ulmaceae, Apiaceae e Urticaceae. Referências: Brock (1971) e Dugdale *et al*. (1998).

COSSOIDEA. Tem cerca de 2 mil espécies distribuídas mundialmente, exceto Nova Zelândia. Dudgeoneidae distingue-se de Cossidae pela presença de órgãos timpânicos abdominais. No Brasil, todas as espécies conhecidas pertencem à família Cossidae. Adultos são robustos, de tamanho médio ou grande, com envergadura alar entre 9 e 236 mm e machos geralmente bem menores que as fêmeas. A maioria das espécies tem a veia M distintamente bifurcada no interior da célula discal em ambas as asas (Fig. 33.58), além de uma célula acessória na asa anterior e o abdômen prolongando-se muito além da asa posterior, quando aberta. As larvas em geral vivem como brocas em caules, galhos e raízes; muitas são consideradas pragas agrícolas, especificamente do café, noz-pecã, maçã, pêssego e ameixa.

Cossidae. Inclui mariposas cujas asas em geral têm coloração de fundo variando do acinzentado ao castanho-escuro, não raro com tons mais claros de castanho, quase bege, normalmente com padrão de máculas reticulado (Fig. 33.122). A família está subdividida nas subfamílias Cossinae, Zeuzerinae, Cossulinae, Metarbelinae, Ratardinae e Hypoptinae, sendo que Metarbelinae é predominantemente afrotropical e Ratardinae, conhecida por dez espécies da região Oriental. Duas espécies são bem conhecidas da fauna brasileira pelos danos que causam a algumas plantas: *Morpheis pyracmon* (Cramer) e *M. strigillatus* (Felder), cujas larvas são respectivamente brocas de bracatinga e sansão-do-campo (Fabaceae), e do caule da laranjeira (Rutaceae). Referências: Edwards *et al*. (1998) e Davis *et al*. (2008).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de Edwards *et al*. 1998)

1. Antena bipectinada somente na base; ápice serrilhado (Fig. 33.14). Esporões tibiais 0–2–2, curtos ..... **Zeuzerinae**
— Antena filiforme, uni ou bipectinada da base até o ápice (Fig. 33.15). Esporões tibiais 0–2–2, geralmente alongados **2**

2(1). Esporões tibiais assimétricos ..... **Cossulinae**
— Esporões tibiais simétricos **3**

3(2). Tíbia e primeiro tarsômero protorácico dilatados. Em geral, mariposas acinzentadas, com padrão de máculas reticulado ..... **Cossinae**
— Tíbia e primeiro tarsômero protorácico não dilatados. Com outro padrão de coloração ..... **Hypoptinae**

DREPANOIDEA. Com duas famílias: Epicopeiidae (endêmica da região Oriental) e Drepanidae. Mariposas de tamanho médio e aparência bastante distinta entre si: drepanídeos têm cores pardas, com as extremidades das asas falcadas ou não; epicopeídeos mimetizam alguns papilionídeos orientais, sendo normalmente negros, com manchas vermelhas, outros mimetizam pierídeos, geometrídeos e arctiíneos diurnos. Diferem também em seus hábitos, adultos de drepanídeos sendo noturnos e de epicopeídeos, diurnos. O monofiletismo de Drepanoidea sustenta-se com base nos seguintes caracteres: presença de um esclerito pré-espiracular tergo-esternal completo conectando a parte anterior da extremidade do primeiro esternito abdominal com a barra lateral do tergito abdominal I; fêmur protorácico da pupa escondido ou pouco visível; presença de cerdas em uma área lateral achatada da mandíbula da larva; e pelo menos uma cerda secundária associada à cerda L3 nos segmentos A1–A8 da larva. No entanto, o caráter mais característico deste clado está no lábio larval, cuja fiandeira é menor que o premento na sua linha mediana.

Drepanidae. Com 122 gêneros e 680 espécies, a família Drepanidae está dividida em três subfamílias: Thyatirinae, Cyclidiinae e Drepaninae, das quais apenas a primeira tem ocorrência no Brasil, com duas espécies apenas. Os Drepaninae são conhecidos por terem asas anteriores de ápice falcado, ao contrário dos Thyatirinae neotropicais, cujo formato é geralmente arredondado (Fig. 33.123) As espécies brasileiras brasileiras não possuem ocelos, quetosema ou epífases na tíbia anterior. A principal sinapomorfia da família refere-se a presença de um órgão timpânico presente na base do esternito abdominal II (o primeiro esternito visível), derivado de escleritos tergo-esternais, que conectam o tergito I ao esternito II. O tímpano está situado entre duas câmaras, uma maior e outra menor, associadas a escleritos tergo-esternais. Na genitália masculina, os braços do saco e as projeções ventrais do tegume nem sempre estão fundidos e o unco, quando presente, pode ser simples ou bífido. Na genitália feminina, os signos geralmente são pequenos, arredondados ou distintamente lineares. Ovos achatados, ovais ou elípticos, normalmente postos em grupo. Larvas variam em suas características; algumas têm tubérculos e protuberâncias bifurcadas, durante o repouso podendo manter a extremidade posterior do abdômen levantada; normalmente se alimentam completamente expostas, mas há espécies que utilizam abrigos de folhas enroladas. Pupas geralmente formadas dentro de casulos fabricados entre folhas. As

principais plantas hospedeiras assinaladas para os drepanídeos incluem Betulaceae, Caprifoliaceae, Cornaceae, Ebenaceae, Fagaceae, Juglandaceae, Rosaceae, Salicaceae, Anacardiaceae, Arecaceae, Daphniphyllaceae, Musaceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Sapindaceae, Theaceae, Tiliaceae e Zingiberaceae. Referências: Minet (1983, 1991) e Minet & Scoble (1998).

EPERMENIOIDEA

Epermeniidae. Cosmopolita com cerca de 80 espécies, das quais nove estão assinaladas para a região Neotropical. Está filogeneticamente mais próxima de Alucitoidea e Pterophoroidea, compartilhando com elas a presença de escamas lamelares na franja da asa anterior. Segundo esterno abdominal característico (Fig. 33. 48). São microlepidópteros com envergadura alar variando entre 8 a 14 mm. Ovos de Epermeniidae são depositados individualmente e as larvas vivem endofiticamente ou na superfície externa das plantas hospedeiras; algumas espécies são brocas de botões florais, frutos e sementes; outras minadoras nos ínstares iniciais, completando o desenvolvimento larval na superfície externa das folhas. Alimentam-se principalmente de Apiaceae (= Umbelliferae) e complementam a lista de plantas hospedeiras as famílias Araliaceae, Ammiaceae, Loranthaceae, Olacaceae e Santalaceae. Nada se conhece sobre os hábitos alimentares das espécies brasileiras. Adultos emergem dentro de casulos. Referências: Gaedike (1984, 1996), Minet (1991) e Dugdale *et al.* (1998).

GELECHIOIDEA. Considerada uma das principais radiações dentre as linhagens de microlepidópteros, com cerca de 18,5 mil espécies reunidas em 1.478 gêneros. É também provavelmente o grupo de Lepidoptera de mais desconhecida diversidade. Sua monofilia é sustentada pela presença de escamas imbricadas na superfície dorsal da probóscide, estendendo-se da base até a metade de seu comprimento. Esse caráter é considerado universal para o grupo, embora também está presente em duas outras superfamílias: Choreutoidea e Pyraloidea. Além deste caráter, os Gelechioidea compartilham as antenas da pupa unidas próximo à metade de seu comprimento. A sistemática do grupo ainda é bastante controversa, recuperando diferentes topologias nos estudos mais recentes. Consequentemente, a delimitação de várias das famílias de Gelechioidea ainda requer maiores evidências e, portanto, deve mudar rapidamente nos próximos anos. Devido à ausência de chaves dicotômicas atualizadas para a superfamília, esta aqui proposta é uma primeira tentativa de contribuir para o reconhecimento das principais famílias de ocorrência no Brasil. Recomenda-se a dissecção de abdômen e genitália para a confirmação de caracteres. Referências: Heppner (1984), Heikillä *et al.* (2014) e Sohn *et al.* (2016).

1. Protórax com órgão corematal apendicular .... **Batrachedridae**
— Protórax sem órgão corematal apendicular **2**

2(1). Tergo I com uma crista esclerosada interna, longitudinal, levemente recurvada **3**
— Tergo I sem cristas esclerosadas internas **4**

3(2). Pernas posteriores com tufo de cerdas especializadas; tergos abdominais com cerdas espiniformes apenas nas margens posteriores; asas anteriores com cores aposemáticas; valvas não divididas em dois grandes lobos ..... **Stathmopodidae**
— Pernas posteriores sem tufo de cerdas especializadas; tergos abdominais com cerdas espiniformes, mas presentes em outras localidades do tergo; asas anteriores normalmente com cores crípticas; valvas divididas em lobos distintos ..... **Blastobasidae**

4(2). Esterno VIII lobular, recobrindo a base das valvas, de alguma forma fundido ao braço do saco **5**
— Esterno VIII de outra forma, não conectado à genitália masculina **6**

5(4). Margem externa da asa posterior sinuosa; gnato presente ..... **Gelechiidae**
— Margem externa da asa posterior reta ou arredondada; gnato ausente ..... **Cosmopterigidae**

6(4). Asas posteriores com escamas acessórias ao frênulo, dispostas paralelamente ou sobre à veia $Sc+R_1$; manica esclerosada; duto da bolsa copuladora distintamente afilada; mariposas pequenas, asas escuras com faixa ou mancha branca ..... **Scythrididae**
— Asas posteriores sem escamas acessórias ao frênulo; manica membranosa; duto da bolsa copuladora variável; mariposas de tamanhos e padrões de cores variáveis **7**

7(6). Mariposas com a seguinte combinação de caracteres: pecten antenal presente, pterostigma ausente, R_5 terminando na margem costal da asa; valvas sem divisão ou reentrância na margem posterior ..... **Elachistidae**
— Mariposas com outra combinação destes caracteres **8**

8(7). Asas posteriores com Rs e M_1 fusionadas ... **Autostichidae**
— Asas posteriores com Rs e M_1 totalmente separadas ... **9**

9(8). Asas posteriores com Rs recurvada em direção à $Sc+R_1$, próximo ao ápice da célula discal; esterno II fracamente conectado ao tórax, sem vênulas e apódemas .... **Depressariidae (Stenomatinae)**
— Asas posteriores com Rs paralela $Sc+R_1$ ao longo de toda a extensão da célula discal; esterno II com vênula ou apódema em diferentes graus de desenvolvimento **10**

10(9). Tergos abdominais com a presença de cerdas espiniformes organizadas em manchas. Mariposas de pequeno porte, asas anteriores lanceoladas e posteriores alongadas, com longas franjas **11**
— Tergos abdominais sem cerdas espiniformes organizadas em manchas; se presentes mariposas com asas anteriores e posteriores ovaladas, com franjas reduzidas **12**

11(10). Unco ausente, gnato fundido ao tegumen ..... **Coleophoridae**
— Unco presente, gnato ausente ..... **Momphidae**

12(10). Gnato livre, não fundido ao tegumen; asas largas, normalmente com a célula discal fechada .... **Depressariidae (Depressariinae)**
— Gnato fundido ao tegumen; asas com formato variado **13**

13(12) Terceiro artículo dos palpos labiais muito longos, geralmente ultrapassando o comprimento do segundo. Duto da bolsa copuladora reto. Mariposas de coloração diversa, geralmente homogênea ou com combinação de cores aposemáticas ..... **Oecophoridae**
— Terceiro artículo dos palpos labiais geralmente menores que o comprimento do segundo. Duto da bolsa copuladora espiralado. Mariposas de coloração acinzentada, com manchas circulares ou faixas negras marcando as asas anteriores ..... **Depressariidae (Ethmiinae)**

Autostichidae. Recuperada através de estudos moleculares, ainda se desconhece um caráter morfológico que caracterize a família, além de possuir larvas com hábitos saprófagos. É formada pelas subfamílias Deocloninae e Glyphidocerinae, anteriormente reconhecidas como famílias distintas. Os Deocloninae foram registrados em países vizinhos (p. ex. Guiana e Argentina), mas ainda não tem registros para o Brasil. Possuem antena pouco menor ou tão longa quanto a asa anterior, basalmente quase tocando o olho composto; na asa anterior a R_5 termina na margem costal; M_1 e M_2 são fusionadas; CuA_1 e CuA_2 separadas; CuP ausente; 1A e 2A em forquilha basal; asa posterior subtrapezoidal, com ápice arredondado e margem externa retilínea ou ligeiramente convexa; fêmeas com duas cerdas frenulares; célula discal aberta, com Sc e R_1 fusionadas desde a base da asa, porém separadas de Rs; Rs–M_1 e M3–CuA1 pedunculadas; M_1 e M_2 separadas. Larvas alimentam-se de vegetais em decomposição, como, por exemplo, vagens secas de fabáceas e liliáceas, e frutos mumificados de rosáceas. Pupas são caracterizadas pela presença de protuberâncias estriadas no protórax. Os Glyphidocerinae possuem a asa anterior com CuA_1 e CuA_2 fusionadas, curvada a partir do ângulo póstero-distal da célula; o ramo R_5 da asa anterior termina na margem posterior. São conhecidos os imaturos de uma espécie americana, *Glyphidocera juniperella* Adamski, encontrada no sudeste dos Estados Unidos. Ovo elíptico, simples, com pequenas ondulações e aerópilas aleatoriamente distribuídas pelo córion. Larvas com cabeças hipognatas, com seis estemas de cada lado Larvas da única espécie criada até o momento alimentam-se de *Juniperus* spp. (Cupressaceae) e são consideradas importantes pragas dessa planta. No Brasil são registradas apenas 9 espécies dos gêneros *Oecia*, *Glyphidocera* e *Symmoca*. Referências: Hodges (1998) e Kaila (2004).

Batrachedridae. A família tem distribuição mundial, possuindo um pouco mais de 100 espécies em 5 gêneros. No Brasil apenas duas espécies são registradas: *Batrachedra nuciferae* Hodges e *Ifeda perobtusa* (Meyrick). Em geral, são microlepidópteros de pequeno porte, nunca maiores que 20mm, ocelos ausentes, asas anteriores alongadas, com M_1 e M_2 fusionadas. Asa posterior com franjas longas, veia Rs e M_1 independentes, M_3 e CuA1 fundidas. Os tergos abdominais apresentam cerdas espiniformes em duas manchas submesais. A genitália masculina pode ser identificada pela combinação de três caracteres: gnatos fundidos, edeago alongado e valva inteira, sem divisões. Duas importantes sinapomorfias suportam sua monofilia: a presença de dois côndilos dorso-ventrais no abdômen da pupa e a presença de um órgão corematal no protórax. As larvas de alguns Batrachedrinae são detritívoras ou predadoras, vivendo como inquilinos em galhas ou como comensais em ninhos de aranhas; muitas não confeccionam abrigos. Algumas espécies de *Batrachedra* Herrich-Shcäffer podem ter importância agrícola. No Brasil, *Batrachedra nuciferae* Hodges se destaca pelos prejuízos causados em cultivos de coqueiros. As larvas polinívoras podem danificar quase a totalidade das flores masculinas do coqueiro, diminuindo a probabilidade de fecundação e consequentemente da frutificação da espécie. Referências: Bondar (1940), Hodges (1966, 1998) e Heppner (1984).

Blastobasidae. A família tem distribuição cosmopolita, apresentando cerca de 300 espécies, grande parte concentrada nas Américas. No Brasil 12 espécies foram registradas até o momento, pertencentes aos gêneros *Balstobasis* Zeller, *Auximobasis* Walsingham e *Holcocera* Clemens. Adultos são diminutos, entre 5–35mm, palpos maxilares com quatro artículos, e asas anteriores com um pterostigma entre Sc e R_1. O primeiro tergo abdominal apresenta uma crista esclerosada ligando a corda e o ângulo látero-posterior do tergo. A metade posterior dos tergos abdominais apresentam cerdas espiniformes. Genitália masculina com valva profundamente dividida, com a costa desenvolvida como um lobo livre. As larvas são pouco conhecidas além de seu hábito detritívoro, necrófago, predadores oportunistas ou alimentando-se de frutos, flores e sementes de diferentes famílias de plantas. Referências: Heppner (1984), e Hodges (1978, 1998).

Coleophoridae. A família tem distribuição mundial, mas, em número de espécies, está mais bem representada nas regiões Neártica e Paleártica. São microlepidópteros com envergadura alar entre 6 e 22 mm, de asas estreitas, lanceoladas e com franjas longas. No Brasil duas espécies são registradas: *Coleophora lepyropis* Meyrick, que apresenta coloração ocre-esbranquiçada, veias indistintas e faixas marrom-claras e, *Coleophora cisoriella* Landry, com asas anteriores longas, de ápice arredondado, coloração geral acinzentada e veias marcadas em branco. Os representantes de Coleophoridae possuem antenas normalmente estendida para frente quando em repouso; R_2 originando-se próximo, ou antes, do ângulo superior da célula discal; R_4 e R_5 pedunculadas; R_3 terminando na margem externa; pterostigma, quando presente, entre Sc e R_1; CuA_1 e CuA_2 pedunculadas, dirigidas posteriormente para a margem posterior; veias anais em forquilha. Os sete primeiros tergitos abdominais são cobertos por dois pequenos grupos de cerdas espiniformes, distribuídas longitudinalmente. Genitália masculina com valva profundamente dividida, com a costa desenvolvida como um lobo livre. Forrageiam com o corpo paralelo ao substrato e com as asas enroladas. Poucas espécies têm seus estágios imaturos conhecidos, em geral, somente as larvas costumam ser identificadas. Os ovos conhecidos são alongados e de cório finamente reticulado. Larvas com cabeça prognata, com os seis estemas distribuídos em semicírculo. Pupas em geral diferem dos demais grupos pelo palpo labial e fêmures proeminentes; normalmente são encontradas dentro de abrigos larvais. A maioria das espécies de *Coleophora* Hübner tem larvas minadoras somente no primeiro ínstar. Nos ínstares subsequentes, vivem na superfície externa das folhas, em abrigos construídos com materiais provenientes da própria alimentação. Algumas espécies podem ser minadoras durante todo o estágio larval, mas, nesse caso, somente a parte anterior do corpo da larva fica no interior da folha, a outra fica protegida pelo abrigo larval que normalmente se adere à superfície externa da folha. Referências: Meyrick (1916-1923), Patrana (1963), Hodges (1998), Kaila (2004) e Bucheli & Wenzel (2005).

Cosmopterigidae. São encontrados em todas as partes do mundo, mas, das quase 1.700 espécies descritas para a família até o momento, menos de 150 ocorrem na região Neotropical. Das três subfamílias atualmente reconhecidas, Chrysopeleiinae e Cosmopteriginae ocorrem no Brasil. A envergadura alar varia entre 4 e 26 mm. Venação com grande variação: célula discal da asa posterior aberta nos Chrysopeleiinae; asas posteriores podem ter Rs e M_1 pedunculadas ou independentes, e M_3 e

CuA_1 quase sempre independentes. Algumas espécies são pragas agrícolas, como a lagarta-rosada-do-algodoeiro, *Sathrobrota rileyi* (Walsingham), que não ocorre na América do Sul, cujos ganchos dos larvópodes são ordenados em círculo. Ovos são difíceis de ser encontrados na natureza; em geral, não excedem a 0,5 mm de diâmetro. As larvas são prognatas ou ligeiramente hipognatas, em geral minadoras foliares de monocotiledôneas, mas há também algumas espécies que se alimentam de parênquima ou que vivem como brocas de caule e sementes de outros grupos vegetais, incluindo, por exemplo, espécies de Fabaceae, Moraceae e Urticaceae; outras são predadoras de cocoideos (Heteroptera: Sternorrhyncha). Pupas de algumas espécies são mantidas dentro de casulos, onde costumam ser encontradas as exúvias pupais após a emergência dos adultos. Adultos têm hábitos e comportamento pouco conhecidos e, geralmente são coletados à noite, com lençol branco e lâmpada de vapor de mercúrio, embora o gênero *Cosmopteryx* Hübner compreenda espécies diurnas e crepusculares. Referências: Heppner (1984), Hodges (1998) e Kaila (2004).

Depressariidae. Estudos sistemáticos recuperam Depressariidae (Figs 33.124,125) como uma linhagem não monofilética, composta dos grupos antes considerados subfamílias de outras linhagens de Gelechioidea, como Ethmiinae, Hypertrophinae, Aeolanthinae, Oditinae, Acriinae e Stenomatinae. Destas Ethmiinae e Stenomatinae juntam-se a Depressariinae dentre as linhagens com ocorrência para o Brasil, sendo as duas últimas as mais representativas. *Anteotricha* Zeller e *Stenoma* Zeller são gêneros com grande número de espécies, cada qual com mais de 100 espécies registradas no Brasil. Algumas representam mariposas de porte médio chegando a ultrapassar 80 mm de envergadura. Com os recentes conhecimentos sobre a natureza evolutiva dos Depressariidae, poucos caracteres morfológicos são reconhecidos para o grupo como um todo, além da presença de côndilos laterais na pupa, também presente em Elachistidae. Aparentemente, grande parte das espécies compartilham um gnato lobular e espinhoso. Nos Ethmiinae os ocelos são ausentes; palpo maxilar varia desde um pequeno artículo diminuto até quatro artículos; asa posterior com Rs e M_2 separadas na base; gnato normalmente largo e fusionado com o tegume; valva frequentemente com reentrância apical; duto da bolsa normalmente recurvado em espiral. Os Depressariinae têm o palpo maxilar normalmente quadrisegmentado; asa posterior com Rs e M_1 separadas; e apresentam asas anterior e posterior largas. Já os Stenomatinae podem ser reconhecidos pela veia Rs da asa posterior, recurvada em direção à Sc, próximo ao ápice da célula discal. As espécies de importância econômica são as mais estudadas e conhecidas, como a broca-do-abacate, *Stenoma catenifer* Walsingham e a broca-da-graviola, *Cerconota anonella* (Sepp) (Stenomatinae). Pouco se conhece sobre os imaturos das espécies brasileiras, além de algumas espécies do cerrado brasileiro e do gênero *Timocratica* Meyrick que tem sido estudada nos últimos anos. Referências: Powell (1973), Hodges (1998), Heikillä *et al*. (2014) e Sohn *et al.* (2016).

Elachistidae. A exemplo de Oecophoridae, a família Elachistidae também já abrigou algumas linhagens de grande diversidade de Gelechioidea, como Depressariinae e Stenomatinae. Este clado era suportado pela presença de côndilos laterais no abdômen da pupa. Entretanto, as filogenias mais recentes recuperam a linhagem como um grupo derivado mais restrito, de relacionamento irmão aos Momphidae. Desta forma, Elachistidae é hoje composta por três subfamílias. Agoxeninae é o grupo mais representado no Brasil, com cerca de 20 registros até o momento. As mariposas têm porte pequeno, entre 7–20 mm de envergadura, geralmente com padrão de cor esbranquiçadas, acinzentadas ou enegrecidas. Asas anteriores são alongadas, lanceoladas, enquanto as posteriores são franjadas, normalmente acinzentadas. A biologia das espécies brasileiras é desconhecida. Em outras regiões, as larvas são brocadoras, minadoras ou consomem externamente as folhas de Arecaceae, Euphorbiaceae, Proteaceae, Rosaceae, Teacaceae e Tiliaceae. Referências: Heppner (1984), Hodges (1998), Kaila (2004) e Bucheli & Wenzel (2005).

Gelechiidae. É uma das maiores famílias de "Microlepidotera", com mais de 4.700 espécies e cerca de 500 gêneros descritos e distribuídos no mundo. Contudo, devido a grande dificuldade de identificação das espécies, somado à ausência de estudos e especialistas nas regiões tropicais, estima-se que pelo menos a mesma quantidade de espécies esteja para ser descrita. A região Neotropical abriga a segunda maior riqueza (depois da região Paleártica), com aproximadamente 860 espécies. Quatro das seis subfamílias reconhecidas no grupo ocorrem no Brasil: Gelechiinae, Anacampsinae, Anomologinae e Apatetrinae; totalizando cerca de 200 espécies registradas no país. Algumas sinapomorfias suportam a identidade da linhagem, dentre elas: superfície ventral da asa anterior das fêmeas com uma fileira de escamas estreitas sobre a veia radial; em vista ventral, porção mediana do gnato falciforme e curvada para baixo. Possuem coloração pouco vistosa, geralmente são amarelados ou acinzentados, com envergadura alar entre 7 e 25 mm. Asas anteriores com CuP ausente. Asas posteriores com Sc e Rs unidas próximo à base; facilmente reconhecidas pela margem externa sinuosa e ápice pontiagudo, lembrando o perfil da proa de um navio (Fig. 33.59). Quando em repouso, os adultos costumam manter a porção anterior do corpo erguida. Algumas espécies são de importância econômica, sendo bem conhecidos os danos causados: *Sitotroga cerealella* (Olivier) (Apatetrinae, Pexicopini), traça-do-milho, cujas larvas se desenvolvem em grãos, na espiga ou em armazenados; *Pectinophora gossypiella* (Saunders) (Apatetrinae, Pexicopini), lagarta-rosada-do-algodoeiro e do quiabeiro, identificadas pelos crochets larvais ordenados em penelipse mesial; *Phthporimaea operculella* (Zeller) (Gelechiinae), traça-da-batatinha, cujas larvas são brocas de solanáceas (batata, tomate, berinjela, tabaco); e *Stegasta bosqueella* (Chambers) (Gelechiinae), larva-do-pescoço-vermelho, que ataca as pontas e axilas das folhas de amendoim. Imaturos de Gelechiidae são pouco mais conhecidos que os das demais famílias de Gelechioidea pelo fato de algumas espécies serem pragas agrícolas. Porém, mesmo para essas espécies, ainda faltam estudos morfológicos detalhados, fundamentais para complementar a sistemática do grupo. Os ovos são pequenos e variam de subcilíndricos a fusiformes. Larvas prognatas ou hipognatas; semelhantes às de Cosmopterigidae e Oecophoridae, às vezes de difícil distinção. No estágio larval, Gelechiidae compreende praticamente todos os tipos de hábitos alimentares conhecidos para Lepidoptera, incluindo uma grande diversidade de famílias de plantas. Não há registros de fungivoria e exofagia. Pupas

quase sempre protegidas em casulos; a exúvia pupal permanece no casulo mesmo após a emergência do adulto. A maioria das espécies da região Neártica é univoltina, porém populações de latitudes mais ao sul costumam ter duas ou mais gerações por ano. A hibernação pode ocorrer em qualquer um dos estágios imaturos. Adultos são crepusculares ou noturnos. Referências: Hodges (1998), Kaila (2004), Bucheli & Wenzel (2005), e Karsholt *et al.* (2013).

Momphidae. Com distribuição concentrada na região Holártica, com poucos representantes Neotropicais e na Nova Zelândia. No Brasil, 11 espécies são registradas dos gêneros *Mompha* Hübner, *Echinophrictis* Meyrick e *Palaeomystella* Fletcher. São mariposas diminutas, geralmente entre 4–10 mm de envergadura, normalmente de cores crípticas. Pecten antenal presente; asas anteriores longas e lanceoladas, CuP pouco desenvolvida; veias anais em forquilha; asa posterior estreita e pontiaguda, com longas franjas, Sc+R_1 e Rs fusionadas na base; CuP ausente ou pouco desenvolvido; genitália masculina com valva profundamente dividida, com a costa desenvolvida como um lobo livre; gnato ausente; signo da bolsa copuladora no formato de gancho. As larvas de Momphinae são minadoras, galhadoras, ou alimentam-se de folhas, caules e raízes, podendo migrar para diferentes tecidos vegetais ao longo de seu desenvolvimento. No Brasil, a biologia de algumas espécies de *Palaeomystella* já são conhecidas, incluindo seu comportamento galhador intimamente associado com *Tibouchina* (Melastomataceae). As larvas empupam no interior da galha, em casulos produzidos com seda. As pupas são alongadas e crípticas. Referências: Hodges (1998), Becker & Adamski (2008) e Luz *et al*. (2014).

Oecophoridae. Abriga cerca de 3.400 espécies distribuídas pelo mundo, mas interpretações anteriores tinham a família como um grupo mais abrangente de linhagens. Depressariinae, Ethmiinae, Stenomatinae e Stathmopodinae são exemplos de grupos anteriormente incluídos em Oecophoridae, mas que notadamente não formam um grupo monofilético. Por essa razão, a família é reconhecida atualmente por uma linhagem mais restrita, formada por duas subfamílias: Oecophorinae (cosmopolita) e Pleurotinae (sem ocorrência na América do Sul). Grande parte da diversidade do grupo se concentra na Austrália, enquanto no Brasil cerca de 40 espécies são registradas, grande parte delas pertencentes ao gênero *Inga* Busck. Os adultos são de pequeno a médio porte, com envergadura alar entre 3 e 30 mm, caracterizados pela asa anterior ligeiramente ovalada (Fig. 33.60), de duas a três vezes mais longa do que larga, ápice quase sempre arredondado; margem externa pouco definida, convexa ou reta; ângulo anal desenvolvido em algumas espécies. Asa posterior variável, geralmente larga, ovalada a lanceolada, mais curta ou aproximadamente do mesmo comprimento da anterior; margem costal arredondada; região anal às vezes bem definida; frênulo com duas ou três cerdas nas fêmeas; franja até duas vezes o comprimento da asa. Imaturos semelhantes aos de Gelechiidae e Cosmopterigidae. A maioria dos ecoforídeos no estágio larval é fitófaga, sendo que algumas são detritívoras (Oecophorinae), atacando cereais armazenados, frutas secas, artigos de lã, peles de animais e carne seca, e outras podem estar associadas a fungos. Algumas espécies brasileiras têm sido assinaladas como pragas de plantas cultivadas, e outras do Cerrado foram registradas em várias plantas hospedeiras. Referências: Hodges (1974), Kaila (2004), Bucheli & Wenzel (2005), Diniz *et al*. (2007), Kim *et al*. (2016) e Sohn *et al*. (2016).

Scythrididae. Com aproximadamente de 26 gêneros e mais de 700 espécies, a família está distribuída mundialmente, mas apenas o gênero tipo *Scythris* Hübner ocorre no Brasil, com duas espécies registradas. Outras dez espécies do gênero ocorrem em outros países da América do Sul (p. ex. Colômbia, Peru e Paraguai). Adultos medem em geral entre 10 a 12 mm de envergadura alar, e são caracterizados pelo pécten antenal e pelos ocelos, quando presentes, distintamente separados dos olhos. Asa anterior lanceolada, com um pterostigma adjacente à margem costal, entre Sc e R_1; R_1 originando-se na metade superior ou próximo à base da célula discal; R_2 mais próxima de R_3 que de R_1; CuP indistinta ou ausente mesmo próximo à margem externa da asa; veias anais em forquilha na base. Asa posterior mais estreita que a anterior, com Sc+R_1 e Rs fusionadas na base. As espécies de *Scythris* são reconhecidas pela presença de escamas frenulares acessórias, ou seja, dois conjuntos de escamas especializadas no acoplamento das asas. Tergitos abdominais com cerdas espiniformes distribuídas em bandas transversais. A genitália masculina apresenta uma grande diversidade de formas, incluindo assimetrias; o duto da bolsa da genitália feminina é distintamente mais fino que nas demais famílias de Gelechioidea. Não há nenhuma informação disponível sobre a biologia das espécies que ocorrem no Brasil. No entanto, para algumas espécies não neotropicais, sabe-se que as larvas são fitófagas e geralmente encontradas em folhas jovens e brotos; algumas vivem como minadores. As pupas são robustas e desprovidas de cremáster. No total, são registradas mais de 20 famílias de plantas hospedeiras, entre as quais citam-se: Apiaceae, Asteraceae, Cactaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Convolvulaceae, Fabaceae, Hydrophyllaceae, Lamiaceae, Malvaceae, Onagraceae, Poaceae, Polygonaceae, Portulacaceae e Solanaceae. Referências: Heppner (1984), Hodges (1998) e Kaila (2004).

Stathmopodidae. Reconhecida como família, o grupo compreende cerca de 150 espécies distribuídas em 26 gêneros em todo o mundo. No Brasil apenas cinco espécies foram registradas até o momento, representadas pelos gêneros *Arauzona* Walker, *Snelenia* Walsingham e *Tinaegeria* Walker. Os adultos podem apresentar cores chamativas e hábitos diurnos. São facilmente reconhecidos na natureza pela sua postura, deixando as pernas posteriores erguidas quando em repouso. Estas pernas apresentam tufos de cerdas característicos, não encontrados em outros grupos de Gelechioidea. Outra autapomorfia refere-se aos tergos abdominais com uma mancha de cerdas espiniformes localizadas sobre a margem posterior. O primeiro tergo abdominal apresenta uma crista semelhante à descrita em Blastobasidae. As larvas apresentam hábitos diversificados, podendo alimentar-se de frutos, flores, esporângios de pteridófitas, tecidos vegetais mortos, ou até serem predadoras de Sternorrhyncha ou de ovos de aranhas. Referências: Heppner (1984) e Hodges (1998).

GEOMETROIDEA

Segunda superfamília mais diversa de Lepidoptera, abriga cerca de 1200 espécies regristradas no Brasil, número que ainda deve aumentar substancialmente. Caracterizado principalmente pela

forma típica do lábio larval, com fiandeira geralmente mais curta que o premento em sua linha mediana. Nos adultos, o órgão timpânico abdominal está presente em Geometridae e Uraniidae e a sua presença é uma plesiomorfia para a superfamília, já que Drepanidae (Drepanoidea) também possui um órgão timpânico abdominal supostamente homólogo; mesmo assim, a presença dessa estrutura constitui uma sinapomorfia para o grupo formado por Drepanoidea e Geometroidea, ainda que tenham ocorrido perdas secundárias nas duas superfamílias.

1. Órgão timpânico abdominal morfologicamente distinto (Fig. 33.39) ..... **Geometridae**

— Órgão timpânico abdominal ausente ou, se presente, localizado no segundo ou terceiro segmentos abdominais ... **2**

2(1). Abdômen sem órgão timpânico. Olhos pilosos. Quetosema conspícuo, com cerdas longas (alcançando ou ultrapassando a borda do olho composto). Flagelômeros apicais normalmente espessados ..... **Sematuridae**

— Abdômen com órgão timpânico dimórficos. Nos machos os órgãos são presentes lateralmente no tergo II e III, enquanto nas fêmeas eocntra-se ventralmente no esterno II. Olhos glabros. Quetosema não conspícuo, com cerdas curtas. Antena sem espessamento apical ..... **Uraniidae**

Geometridae. Mariposas pequenas a grandes, com corpo robusto e envergadura alar variando de 5 a 50 mm. Coloração geral muito variável. Algumas espécies são totalmente brancas, amarelas, róseas, alaranjadas ou esverdeadas. Entre as asas, é comum ocorrer linhas transversais mais escuras, muitas vezes imitando nervuras de folhas. Em alguns grupos, ocorre braquipteria, micropteria e mesmo apteria. É a família com maior número de espécies dentro de Geometroidea e a segunda maior de Lepidoptera, com aproximadamente 21 mil espécies descritas. No Brasil, as mubfamílias mais comuns são: Desmobathrinae, Ennominae (Fig. 33.126), Geometrinae (Fig. 33.127), Sterrhinae, Larentiinae e Oenochrominae. Caracterizadas pela presença de órgãos timpânicos abdominais nos adultos (Figs 33.39,40) (Cook & Scoblee pela presença, nas larvas, de dois pares de larvópodes, um no segmento abdominal VI e outro no X. Devido ao número reduzido de larvópodes, as larvas locomovem-se de maneira bastante peculiar e são popularmente conhecidas como mede-palmos. O monofiletismo da família está sustentado pela estrutura dos órgãos timpânicos, que difere significativamente dos demais grupos com a mesma estrutura. Muitos geometrídeos possuem um padrão de linhas onduladas transversais nas asas, formando complexos sistemas de simetria. Asa anterior com uma ou duas aréolas, formadas pelas veias R_1 e R_2; R_5 pedunculada com R_3 e R_4; M_2 geralmente com a base mais próxima de M_1 que de M_3, mas também pode estar equidistante das duas ou raramente mais próxima de M_3. Asa posterior caracterizada por Sc muito curvada na base, estendendo-se junto com a Rs ou fundindo-se a ela por curta distância, ou ainda, conecta-se à Rs pela R_1 (Fig. 33.61). Os ovos são ornamentados ou lisos, achatados, alongados, circulares, elípticos ou ovais; em algumas espécies, as fêmeas ovipositam em linhas ou em anéis. Na maioria das vezes, os ovos são colados sobre o substrato, mas também podem ser inseridos em cavidades da casca das árvores ou, mais raramente, liberados durante o voo. A maioria é glabra, cilíndrica e alongada, não raro com modificações e ornamentações no tegumento que são importantes para a camuflagem. Larvas de *Thyrintheina arnobia* (Stoll), *Macaria regulata* (Fabricius), *Hymenomima amberia* (Schaus) e *Glena unipennaria* (Guenée) se assemelham a pequenos gravetos; as de *Eois tegularia* (Guenée) se assemelham às nervuras das folhas de *Piper* spp. Ao emergirem, as larvas de várias espécies são muito semelhantes entre si e em geral têm hábitos noturnos; durante o dia, permanecem imóveis ou escondidas em abrigos, como os que são utilizados por *Sabulodes* Guenée, que normalmente são confeccionados por duas folhas unidas pelos fios de seda produzidos pelas larvas, formando casulos simples ou bem elaborados. Larvas em geral fitófagas, mas algumas espécies carnívoras, com o hábito de emboscar pequenos insetos e aranhas. Poucas são minadoras, a maioria alimentando-se de bulbos, flores e folhas. Poucas espécies são consideradas pragas de plantas cultivadas, ocorrendo eventualmente em monoculturas silvícolas. Pupas que constroem casulos usualmente têm cremáster com ganchos desenvolvidos. Em repouso, os adultos raramente dobram as asas sobre o abdômen, assumem uma posição típica da família, na qual as asas ficam abertas e justapostas ao substrato. Referência: McGuffin (1967), Minet & Scoble (1998), e Scoble (1999).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de McGuffin 1967; Minet & Scoble 1998)

1. M_2 da asa posterior tubular **2**

— M_2 da asa posterior ausente ou fraca e não tubular ..... **Ennominae**

2(1). Sc da asa posterior livre de Rs ou anastomosada com esta na base **3**

— Sc da asa posterior anastomosada com Rs por quase todo o comprimento da célula discal, raramente conectada a esta por R_1 ..... **Larentiinae**

3(2). Mariposas geralmente verdes. Asa posterior com M_2 equidistante de M_1 e M_3 ..... **Geometrinae**

— Mariposas sem verde nas asas. Asa posterior com M_2 geralmente mais próxima de M_1 que de M_3 ..... **4**

4(3). Corpo delicado, fino. Asas pálidas ou rosadas. Sc e Rs da asa posterior fundidas em menos de um quarto do comprimento da célula discal ou apenas em contato, após o que diverge imediatamente ..... **Sterrhinae**

— Corpo mais robusto. Asas cinzentas, pardas ou amareladas. Sc e Rs da asa posterior próximas, mas não fundidas ..... **Oenochrominae**

Sematuridae. A monofilia da família é sustentada pelos seguintes caracteres: antena ligeiramente mais dilatada na extremidade apical, não visível em algumas espécies, antes de tornar-se afilada e recurvada na ponta, com escapo robusto; segmento abdominal I com tergito estreito e barras tergo pleurais largas, contíguas às expansões ântero-laterais do tergo II; genitália masculina com esterno IX parcialmente coberto por diminutos espinhos. Mariposas predominantemente noturnas, de corpo delgado e tamanho médio a grande, com envergadura alar de até 80 mm. Inclui 35 espécies e uma distribuição disjunta, com um gênero na África e o restante das espécies predominantemente neotropicais. Apoprogoninae é monotípica e exclusivamente africana, e Sematurinae é predominantemente neotropical, com quatro gêneros endêmicos: *Coronidia* Westwood, *Homidiana* Strand, *Sematura* Dalman (Fig. 33.128) e *Lonchotura* Hampson e um gênero na região Neártica. Todas as espécies neotropicais têm olhos

pilosos. Os ovos têm estrias longitudinais bem marcadas e estrias transversais relativamente mais finas; em geral são postos com o eixo micropilar perpendicular ao substrato. Larvas de último ínstar não possuem cerdas secundárias. As plantas hospedeiras são pouco conhecidas, mas há registros de larvas de *Sematura luna* Linnaeus camuflando-se entre as flores de Mimosaceae e Myrtaceae. Referências: Minet (1986) e Minet & Scoble (1998).

Uraniidae. Com 700 espécies, a família está distribuída mundialmente, dividida em quatro subfamílias: Auzeinae, Epipleminae (Fig. 33.129), Microniinae e Uraniinae (Fig. 33.130). Pequenas ou de médio e grande porte, com envergadura alar entre 20 a 90 mm e cores pardas e esbranquiçadas, ou ainda caracterizadas pelas cores vistosas e pela iridescência das escamas; além disso, podem apresentar prolongamentos caudais nas asas posteriores (Fig. 33.130) entre M_3 e CuA_1. Órgãos timpânicos localizados no segmento abdominal II, cuja posição é sexualmente dimórfica: nos machos, estão localizados póstero-lateralmente no tergo abdominal II, geralmente se estendendo para a porção ântero-lateral do tergo III, enquanto, nas fêmeas, estão na margem ântero-lateral do esterno abdominal II. Entre as espécies mais conhecidas, destaca-se *Urania fulgens* (Walker) pelo fato de ser migratória, voando do México até a Colômbia, incluindo parte da região amazônica brasileira. Populações de *Urania* spp. têm flutuações cíclicas que não estão diretamente ligadas à sazonalidade, mas à toxicidade de sua planta hospedeira. Esse fenômeno é uma resposta ao grau de herbivoria que as plantas sofrem, com produção de compostos tóxicos desencadeados principalmente pela presença de ferimentos nas folhas, o que as torna mais tóxicas em relação àquelas que não sofreram nenhum ataque por herbívoros. Consequentemente, as mariposas são obrigadas a migrar em busca de novos sítios de alimentação para as larvas. Os ovos são arredondados, com estrias reforçando o cório, sempre com o eixo micropilar perpendicular ao substrato. Larva com série completa de pernas abdominais, oito pares. A monofilia da família sustenta-se principalmente pelo compartilhamento de plantas hospedeiras de uma família – Euphorbiaceae. As larvas de Epipleminae são generalistas, incluindo em sua alimentação plantas das famílias Rubiaceae, Caprifoliaceae, Oleaceae, Daphniphillaceae, Bignoniaceae e Verbenaceae. Referências: Minet (1982, 1983), Minet & Scoble (1998).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de Minet & Scoble 1998)

1. Mariposas diurnas, grandes, semelhantes a borboletas, com cores iridescentes. Coloração das asas predominantemente preta e verde ..... **Uraniinae**

— Mariposas noturnas, pequenas, com cores pálidas .... **Epipleminae**

GRACILLARIOIDEA. Em todo o mundo, são conhecidas cerca de 2.300 espécies, em pouco mais de 100 gêneros. Caracteriza-se pelas larvas minadoras ou brocadoras nos ínstares jovens e pelos ganchos dos larvópodes distribuídos em penelipse lateral, com ganchos dispersos internamente; na fase de pupa, pela extrusão parcial do casulo antes da emergência do adulto e pela presença de espinhos tergais no abdômen; na fase adulta, pelas escamas assentadas na fronte, palpo labial desprovido de cerdas laterais, gálea alongada e aproximada nas bases, ausência de células intercalares na asa anterior e de lobos pleurais no segmento abdominal VIII do macho.

1. Cabeça subtriangular em vista frontal, com tufo de cerdas piliformes no vértice. Escapo maior que a soma do pedicelo mais o primeiro flagelômero. Cada flagelômero com duas fileiras de escamas curtas e afiladas. Comprimento da probóscide até uma vez e meia o maior diâmetro do olho. Palpo labial com um palpômero ..... **[Bucculatricidae]**

— Cabeça sub-retangular em vista frontal, sem tufo de escamas piliformes no vértice. Escapo menor que a soma do comprimento do pedicelo mais o primeiro flagelômero. Cada flagelômero com uma fileira de escamas. Comprimento da probóscide no mínimo o dobro do maior diâmetro do olho. Palpo labial com três palpômeros (Fig. 33.7) .... **Gracillariidae**

[Bucculatricidae]. Seu posicionamento taxonômico é controverso. Incluída em Gracillarioidea por caracteres da pupa, posteriormente transferida para Yponomeutoidea e, em seguida, para Tineoidea com base na ausência de lobos pleurais no segmento abdominal VIII dos machos. Atualmente foi incluída novamente em Gracillarioidea, mais proximamente relacionada aos Gracillariidae (cosmopolita) e Roeslerstammiidae (Velho Mundo). Compreende 250 espécies distribuídas no mundo, cerca de 40% das quais ocorrem na região Neártica. Na região Neotropical, encontramos *Bucculatrix* Zeller, com 10 espécies, facilmente distinguidas das demais espécies de microlepidópteros pelo formato subtriangular da cabeça em vista anterior, pela presença de escamas eriçadas no vértice, escapo expandido e primeiro flagelômero escavado nos machos. São mariposas pequenas, com comprimento da asa anterior variando entre 2,5 a 7,0 mm. São conhecidas as biologias das espécies de *Bucculatrix* Zeller encontradas ao norte do México, incluindo *B. gossypiella* Morril e *B. thurberiella* Busck, também registradas para a região Neotropical como importantes pragas do algodoeiro. Possuem modo de vida do tipo minador nos dois primeiros ínstares larvais e parte do terceiro; nos demais ínstares passam a alimentar-se da parte superficial das folhas de suas plantas hospedeiras. Referências: Mosher (1916), Braun (1963), Kyrbi (1984), Robinson (1988), Davis & Robinson (1998) e Kristensen & Skalski (1998).

Gracillariidae. Considerada a principal linhagem de lepidópteros minadores, com cerca de 200 espécies Neotropicais. Gracillariidae é grupo-irmão de Roeslerstammiidae. Nessas duas famílias, a antena é geralmente longa ou quase tão longa quanto o comprimento da asa anterior e, além disso, o óstio da bolsa copuladora encontra-se no esternito VIII. Em Gracillarioidea, Gracillariidae e Roeslerstammiidae são as únicas famílias que possuem signos em forma de adaga. No entanto, essa característica parece pouco informativa, pois está presente em outros grupos, como Erechthiinae (Tineidae). Estão divididos em Gracillariinae, Lithocolletinae e Phyllocnistinae. Gracilariídeos são mariposas pequenas, com comprimento alar variando de 2 a 10 mm. Em repouso, mantém a porção anterior do corpo levantada, com as pontas das asas tocando a superfície onde estão pousadas. Há espécies de considerável importância econômica devido ao hábito minador das larvas, atacando principalmente as folhas e os frutos de árvores ou pequenos arbustos. No Brasil, desde que foi encontrada no Estado de São Paulo, *Phyllocnistis citrella* Stainton (Phyllocnistinae), originária da região Asiática, tem

causado sérios danos aos citros. Larvas causam danos diretos às brotações, destruindo-as completamente. Contudo, os danos indiretos podem ser os mais severos, porque o dano causado pelo inseto aumenta a infestação da bactéria do cancro cítrico, doença que pode reduzir e comprometer toda a produção em escala internacional. Referências: Davis & Robinson (1998), Prins & Prins (2005) e Prins *et al*. (2019).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil

1. Asa posterior com a base de Rs formando uma alça em direção à margem costal, quase tocando o ápice da Sc (Fig. 33.62) ..... **Gracillariinae**

— Asa posterior com a base de Rs paralela ou quase paralela à margem costal (Fig. 33.63) **2**

2(1). Cabeça geralmente com tufos de cerdas piliformes na região occipital ..... **Lithocolletinae**

— Cabeça sem tufos de cerdas piliformes na região occipital ..... **Phyllocnistinae**

HEPIALOIDEA. Mariposas caracterizadas pelo arranjo peculiar da genitália feminina e pela ausência de um duto seminal livre. Em Hepialoidea e Mnesarchaeoidea (=Exoporia), esse duto é representado por um canal entre o óstio e o oviporo ou por um sistema no qual esses poros estão arranjados opostamente dentro de uma bolsa genital (Dugdale 1974). Os adultos são de tamanhos variados, geralmente com antenas curtas e probóscide vestigial.

1. Tíbia metatorácica com quatro esporões tibiais .... **Neotheoridae**

— Tíbia metatorácica nunca com mais de dois esporões tibiais ..... **Hepialidae**

Hepialidae. Cosmopolita, com mais de 50% das espécies distribuídas exclusivamente pelas regiões Neotropical e Australiana. Adultos variam quanto ao tamanho, a maior espécie da região Neotropical, *Trichophassus giganteus* (Herrich-Schäffer), tem cerca de 20 cm de envergadura alar e é uma das espécies mais bem conhecidas no Brasil (Fig. 33.131). A biologia dos hepialídeos difere em vários aspectos de outros lepidópteros. No estágio larval, podem ser brocas de raízes, caules e galhos de árvores; algumas espécies são micófagas durante todos os ínstares larvais, em outras a micofagia se estabelece nos primeiros ínstares, com substituição para a fitofagia nos demais. Não se alimentam na fase adulta, tendo a probóscide vestigial. São crepusculares ou noturnas e, em geral, os machos formam enxameamentos induzidos pela redução de luminosidade; nesse caso, as fêmeas são atraídas para a cópula por meio de estímulos químicos. Nas espécies cujos machos não possuem glândulas de cheiro nas tíbias metatorácias, são as fêmeas que os cortejam antes da cópula. Referências: Kristensen (1978, 1998), Nielsen & Robinson (1983), Nielsen *et al.* (2000) e C. Mielke & Grehan (2012).

Neotheoridae. Com status de família ainda controverso na literatura (Kristensen 1998; Regier *et al.* 2015; Simonsen & Kristensen 2017), compreende atualmente 4 espécies, todas elas endêmicas do Brasil, reconhecidas em dois gêneros: *Neotheora* Kristensen e *Paratheora* Kristensen & Simonsen. As espécies são todas conhecidas por poucos exemplares, provavelmente devido à curta duração dos adultos na natureza e de seus hábitos crípticos (Simonsen & Kristensen 2017). São mariposas diminutas (cerca de 2cm de comprimento), asas castanhas, homogêneas, geralmente com ápice aculeado. O estágio larval é desconhecido. Referências: Kristensen (1978, 1984), Nielsen *et al*. (2000), Simonsen & Kristensen 2017.

HYBLAEOIDEA

Hyblaeidae. Inclui *Erythrochrus* Herrich-Schäffer, com duas espécies de distribuição Neotropical, e *Hyblaea* Fabricius, com 16 espécies de distribuição indo-australiana, exceto *Hyblaea puera* (Cramer) (Fig. 33.132), que foi introduzida em várias partes do mundo, inclusive no Brasil, junto com o cultivo de *Tectona grandis* Linnaeus (Lamiaceae), popularmente conhecida como teca, espécie florestal originária da Índia, Tailândia, Burma, Camboja e Indonésia. Embora reconhecidamente homoplásticos, os caracteres morfológicos larvais apontam para um possível parentesco com Pyraloidea. O fato de suas larvas, quando ameaçadas pelos predadores, regurgitarem e esguicharem o conteúdo estomacal, da mesma forma que se comportam as larvas de Thyridoidea, pode sustentar uma hipótese alternativa de parentesco para Hyblaeoidea, mas os detalhes da morfologia larval ainda não estão totalmente esclarecidos. Inclui mariposas com envergadura alar entre 25 e 40 mm. Assemelham-se a noctuídeos Catocalinae devido à asa anterior pardacenta e posterior enegrecida, com máculas amareladas ou alaranjadas. No Brasil, são conhecidas duas espécies, *Erythrochrus bicolor* Herrich-Schäffer e *Hyblaea puera* (Cramer) (Fig. 33.132). São caracterizadas pela perna posterior modificada no macho, com coxa escavada, onde se insere o pincel de cerdas da tíbia; pela superfície posterior dos tarsos com inúmeras cerdas espiniformes; pela furca metatorácica com braços secundários largos; pelas veias 1A e 2A da asa anterior livres, não-anastomosadas, e pela ausência de CuP na asa anterior. Das duas espécies que ocorrem no Brasil, somente os estágios imaturos de *H. puera* foram descritos. Larvas de último ínstar medem entre 25 e 35 mm de comprimento. Possuem corpo cilíndrico, robusto e desprovido de cerdas secundárias. Geralmente, alimentam-se dentro de galerias que constroem com as folhas das plantas hospedeiras e fios de seda. No Brasil, *H. puera* está associada à teca (Lamiaceae); em outras regiões, pode estar associada a outras famílias vegetais, principalmente Rhizophoraceae, Myrtaceae e Bignoniaceae. Adultos pousam com antenas voltadas para trás, assemelhando-se a algumas espécies de Tortricidae (Olethreutinae) e Pyralidae. Referência: Dugdale *et al*. (1998).

IMMOIDEA

Immidae. São conhecidas 36 espécies para a região Neotropical, a maioria distribuída em *Moca* Walker (Fig. 33.133), *Imma* Walker e *Loxotrochis* Meyrick. Mariposas de pequeno a médio porte, com envergadura alar variando entre 12 a 45 mm; geralmente são noturnas, de corpo robusto e coloração críptica, assemelhando-se, em alguns aspectos, aos Tortricoidea. Embora abundantes na natureza em determinadas épocas do ano, esses microlepidópteros não causam danos economicamente significativos. Imaturos são praticamente desconhecidos. Durante o estágio larval, vivem na superfície externa das plantas hospedeiras que, além de coníferas, incluem várias famílias de dicotiledô-

neas. Quanto aos adultos, sabe-se somente que são noturnos. Referências: Heppner (1984) e Dugdale *et al*. (1998).

LASIOCAMPOIDEA. Compreende apenas Lasiocampidae, de distribuição cosmopolita, com mais de 220 gêneros e 1.900 espécies na região Neotropical, com parte da diversidade de espécies concentra-se na subfamília Macromphalinae (Fig. 33.135), sobretudo nos gêneros *Euglyphis* Hübner, *Tolype* Hübner e *Titya* Walker. Entretanto, a sistemática e biologia ainda são pouco conhecidas e provavelmente esses gêneros representam grupos monofiléticos. No Brasil estima-se cerca de 250 espécies de Macromphalinae e apenas três de Lasiocampinae (Fig. 33.134), todas do gênero *Prorifrons* Barnes & McDunnough, 1911. Mariposas pouco vistosas, em geral de coloração críptica e tons escuros (Figs 33.134,135), corpo robusto com muitas cerdas piliformes, não raro de aspecto lanuginoso. Adultos são reconhecidos pelos seguintes caracteres: pilíferos glabros; asa anterior com a porção distal da R muito próxima de Sc; aréolas ausentes; CuA_2 na asa anterior originando-se mais próxima da base alar que de M_3; sistema de acoplamento das asas do tipo amplexiforme. Ovos são ovais ou subcilíndricos e achatados dorsalmente, com eixo micropilar paralelo ou perpendicular ao substrato, cório liso ou distintamente ornamentado. Larvas de Lasiocampidae são frequentemente confundidas com larvas de Arctiinae (Erebidae) e Apatelodidae. Possuem corpo cilíndrico ou achatado, todo recoberto por escolos, alguns podendo ser urticantes. A pupa é do tipo adéctica obtecta, mantida em casulo confeccionado com seda e cerdas larvais. São escassas as informações sobre a biologia dos lasiocampídeos brasileiros. Não há registros de danos econômicos importantes causados à agricultura brasileira, mas em outras partes do mundo as espécies de *Malacosoma* Hübner, também conhecidas por "lagartas-de-tenda", têm causado grandes estragos a muitas espécies vegetais de importância econômica, sendo reconhecidas pelas extensas teias que tecem sobre os ramos da planta hospedeira. Referências: Franclemont (1973), Heppner (1996), Lemaire & Minet (1998) e Specht *et al*. (2008).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de Lemaire & Minet 1998)

1. Asa posterior com $Sc+R_1$ geralmente separada de Rs (Fig. 33.65) ..... **Macromphalinae**

— Asa posterior com $Sc+R_1$ fusionada ou conectada de diferentes formas a Rs (Fig. 33.64) ..... **Lasiocampinae**

MIMALLONOIDEA

Mimallonidae. Tem cerca de 30 gêneros e 200 espécies endêmicas do Novo Mundo, predominantemente neotropicais, com quatro espécies, em três gêneros registradas para a região Neártica. Como autapomorfias, os mimalonídeos possuem: antenas bipectinadas com ramos apicais bastante curtos ou ausentes nos machos; probóscide pouco desenvolvida ou ausente; palpômero labial mediano curto, nunca excedendo o comprimento do basal; tíbia metatorácica com um par de esporões; asa posterior com $Sc + R_1$ bastante arqueada além da base; pupa com reentrâncias dorsais ornadas com pequenos espinhos e paralelas às margens anteriores dos segmentos abdominais II a VII. Historicamente, foram classificados como grupos próximos à Bombycoidea, um relacionamento que não é corroborado em estudos filogenéticos recentes. De médio a grande porte, com comprimento alar variando entre 30 a 60 mm (Fig. 33.66) e de hábitos noturnos. Adultos possuem coloração pouco vistosa, geralmente de tons escuros, algumas espécies com linhas ou máculas sobressaindo nas asas anterior e posterior. Poucas espécies brasileiras têm os imaturos conhecidos e, em geral, suas descrições são sucintas, estando dispersas na literatura. Ovos com eixo micropilar paralelo ao substrato; cório forte, transparente ou translúcido, não raro ornamentado com inúmeras estrias longitudinais e transversais. As larvas são semelhantes às de outras famílias devido à ausência de cerdas secundárias e à presença de duas cerdas do grupo lateral no primeiro segmento torácico. Costumam ser encontradas em abrigos que elas próprias confeccionam utilizando folhas, bolotas fecais e fios de seda. Passam a maior parte do estágio larval dentro desses abrigos, deixando-os apenas para se alimentarem. Suas plantas hospedeiras compreendem espécies de Anacardiaceae, Clusiaceae, Combretaceae, Fagaceae, Melastomataceae, Myrtaceae e Rubiaceae. A pupa é do tipo adéctica obtecta, mantida em casulos espessos de seda ou de seda com folhas e bolotas fecais aglutinadas. Algumas espécies são economicamente importantes do ponto de vista agrícola, como *Mimallo amilia* (Cramer) (Fig. 33.136), cujas larvas são pragas da goiabeira e de outras mirtáceas. Referências: Lemaire & Minet (1998), Regier *et al*. (2008) e St Laurent & Kawahara (2019).

NEPTICULOIDEA. A monofilia da superfamília está sustentada em uma série de sinapomorfias dos estágios de larva, pupa e adulto. Entre elas, citam-se estemas larvais reduzidos a um par, ausência de ganchos nos larvópodes e escapo antenal tipicamente expandido nos adultos (reduzido em alguns Nepticulidae), semelhante a um antolho, encobrindo total ou parcialmente a porção dorsal do olho (Fig. 33.6). Tem ampla distribuição geográfica, excetuando a Antártica. Formado pelos menores lepidópteros conhecidos até o momento, com envergadura alar entre 2 e 16 mm.

1. Asa anterior com Radial ramificada (Fig. 33.67). Macho sem frênulo ..... **Nepticulidae**

— Asa anterior com Radial não ramificada (Fig. 33.68). Macho com frênulo ..... **Opostegidae**

Nepticulidae. Possui a maior radiação de espécies entre as famílias cujas fêmeas são caracterizadas por uma abertura genital. Das aproximadamente 900 espécies de Nepticulinae, a maior representatividade está nas latitudes de clima temperado, enquanto Pectinivalvinae tem distribuição restrita à região Australiana. Adultos são caracterizados pela ausência de probóscide e pela asa anterior com escamas bem desenvolvidas em relação ao tamanho do corpo. Muitas vezes, com colorido típico na asa anterior que contrasta com a coloração pálida da asa posterior. As larvas são glabras, ápodes e incolores; a maioria é minadora de folhas, vivendo em mais de 30 famílias de angiospermas, como Betulaceae, Ericaceae, Fagaceae, Rhammaceae, Rosaceae e Salicaceae, entre as mais citadas na literatura. Como as larvas são pequenas e suas peças bucais não tão fortes, normalmente não conseguem construir suas galerias onde o parênquima é mais fibroso e resistente. Com isso, estão constantemente fazendo desvios irregulares, que são característicos de algumas espécies. Referências: Davis (1984, 1998) e Puplesis & Diškus (2003).

Opostegidae. Distribui-se mundialmente, com 87% das espécies conhecidas nos trópicos. São conhecidas 91 espécies em quatro gêneros, *Pseudopostega* Kozlov, *Neopostega* Davis & Stonis, *Notiopostega* Davis e *Opostegoides* Kozlov. *Pseudopostega* e *Neopostega* são os gêneros de ocorrência no Brasil, totalizando 18 espécies registrada no país. Alem destas, *Neopostega longispina* Davis & Stonis deve também ocorrer em território brasileiro pelo fato de sua localidade-tipo, Cerro de la Neblina (Venezuela), fazer parte do maciço do Pico da Neblina, na fronteira entre o Brasil e a Venezuela. A biologia do grupo é pouco conhecida. Apenas 11 das 196 espécies conhecidas mundialmente foram criadas até o momento, porém nenhuma da fauna americana. Larvas são minadoras de folhas, caules e cascas de árvores e os principais registros de plantas hospedeiras incluem Betulaceae, Boraginaceae, Fagaceae, Polygonaceae, Rutaceae e Saxifragaceae. Referência: Davis & Stonis (2007).

NOCTUOIDEA. Cosmopolita, esta é a maior superfamília de Lepidoptera, concentra mais de 40% de todas as espécies descritas na ordem, o que perfaz um total de 70 mil espécies organizadas em 7.200 gêneros. Reúne táxons relativamente recentes, cujos registros fósseis mais antigos datam do Terciário Médio ao Superior. Há registros de ovos fósseis do Cretáceo supostamente de noctuídeos, porém a dubiedade dessas informações ainda não permite inferir categoricamente a origem desses lepidópteros. A monofilia está sustentada pela presença do órgão timpânico metatorácico, estruturalmente distinto de todos os demais órgãos timpânicos encontrados em Lepidoptera. Além de captar as vibrações produzidas pelo ultrassom de morcegos, o órgão timpânico pode estar envolvido na recepção dos sinais emitidos durante a cópula. Associados aos tímpanos, outras estruturas podem estar presentes e são importantes para identificação, como o esclerito timpânico, álula, capuz timpânico e as câmaras timpânicas (Figs 33.41,42).

O histórico sistemático da superfamília é problemático e ainda é motivo de repetidas alterações em sua classificação (Lafontaine & Schmidt 2010; Minet *et al*. 2012; Zahiri *et al*. 2012a, b, 2013). Um exemplo disso é Arctiinae reconhecida como família no século XX, mas passou a ser recuperada como uma subfamília de Erebidae nos estudos com base em informações moleculares. Similarmente, Nolidae e Euteliidae foram erigidas ao status de família. Sobretudo, a grande modificação sistemática está concentrada na diferenciação e delimitação de Noctuidae e Erebidae. A história sistemática incluía estes dois grupos como Noctuidae, que por sua vez era dividida nas linhagens "trifinae" (cujo tronco da cubital aparenta ter três ramos) e "quadrifinae" (cujo tronco da cubital aparenta ter quatro ramos). Entretanto, o uso deste caráter se mostrou problemático desde que estudos mais aprofundados na morfologia dos Noctuidae demonstravam relações contraditórias à dicotomia "trifinae" vs. "quadrifinae" (ver Fibiger & Lafontaine 2005). Mais recentemente, diferentes estudos moleculares delimitando as famílias de Noctuoidea corroboram a ampla manifestação homoplásica da presença e localização da origem de M_2 (Zahiri *et al*. 2012a, b, 2013).

Ao passo que os estudos modernos de biologia molecular auxiliam na delimitação das famílias e subfamílias de Noctuoidea, grande parte destes grupos ainda não é suportada por sinapomorfias morfológicas, dificultando assim a produção de chaves de identificação. Além disso, as chaves de identificação disponíveis para Noctuoidea são focadas para a fauna neártica ou do Velho Mundo, negligenciando muitas linhagens estritamente neotropicais. Por essa razão, a presente chave de identificação é uma tentativa de facilitar a identificação das famílias de Noctuoidea, segundo os mais recentes estudos sistemáticos. Os caracteres utilizados são uma combinação daqueles citados por Kitching & Rawlins (1998), Fibiger & Lafontaine (2005), Minet *et al*. (2012), e de observações próprias de exemplares da fauna brasileira. Para tal, o usuário deve ter um bom conhecimento da complexa estrutura timpânica dos Noctuoidea e utilizar pincéis finos embebidos em xilol para facilitar a visualização dos caracteres taxonômicos.

1. Asa anterior com M_2 originando-se equidistante de M_1 e M_3, dando um aspecto trifurcado à veia cubital (Fig. 33.70) ..... **Notodontidae**

— Asa anterior com M_2 originando-se muito mais próxima de M_3 do que de M_1, dando um aspecto quadrifurcado à veia cubital (Fig. 33.69) **2**

2(1). Esporões da metatíbia curtos, menores que 1/5 do comprimento da tíbia. Capuz timpânico pré-espiracular presente (Fig. 33.42) ..... **Erebidae** (Arctiinae)

— Esporões da metatíbia alongados, pelo menos 1/4 do comprimento da tíbia. Se menores, capuz timpânico ausente (Fig. 33.41) **3**

3(2). Esporões da metatíbia curtos, menores que 1/5 do comprimento da tíbia. Capuz timpânico ausente .... **Noctuidae** (Pantheinae)

— Esporões da metatíbia alongados, pelo menos 1/4 do comprimento da tíbia. Capuz timpânico normalmente presente **4**

4(3). Asa posterior com M_3 e CuA_1 fusionadas até próximo à margem da asa. Ocelos ausentes ..... **Nolidae** (Nolinae)

— Asa posterior com M_3 e CuA_1 livres ou fusionadas no máximo por uma distância curta além da célula discal **5**

5(4). Fronte com protuberância central ... **Nolidae** (Diphtherinae)

— Fronte sem protuberância central **6**

6(5). Capuz timpânico pré-espiracular presente .... **Erebidae** (Herminiinae)

— Capuz timpânico ausente ou pós-espiracular **7**

7(6). Asa posterior com M_2 ausente ou pouco desenvolvida. Se presente, sua origem ocorre na metade da altura da célula discal; e/ou esclerito timpânico nodular .... **Noctuidae** (várias subfamílias)

— Asa posterior com M_2 bem desenvolvida, com origem inferior à metade da altura da célula discal. Esclerito timpânico nunca nodular **8**

8(7). Asa posterior com origem de M_3 próximo a 1/3 da altura da célula discal **9**

— Asa posterior com origem de M_3 próximo a 1/4 da altura da célula discal ou conectada diretamente com a origem de CuA_1 ..... **10**

9(8). Porção inferior da fronte desprovida de escamas .... **Erebidae** (várias subfamílias)

— Porção inferior da fronte revestida por escamas .... **Noctuidae** (várias subfamílias)

10(8). Capuz timpânico lobular, ocultando a cavidade timpânica e parte da conjuntiva, normalmente acompanhado de uma bolsa pleural **11**

— Capuz timpânico pouco desenvolvido ou ausente, cavidade timpânica e conjuntiva expostas **12**

11(10). Porção inferior da fronte revestida por escamas. Mariposas normalmente apresentando pequenas manchas em forma de Y na asa anterior .... **Noctuidae** (Plusiinae)

— Porção inferior da fronte revestida por escamas. Mariposas com asas anteriores alongadas e triangulares, e asas posteriores com área central branca, às vezes levemente translúcida ..... **Euteliidae** (Stictopterinae)

12(10). Artículo apical do palpo labial alongado, pelo menos do mesmo tamanho que o artículo mediano. Retináculo normalmente membranoso e alongado, mais longo que largo ..... **Nolidae** (Eligminae)

— Artículo apical do palpo labial curto, menor que o artículo mediano. Retináculo formado por escamas oriundas da Sc ou da CuA; se membranoso mais largo que longo; ou ausente **13**

13(12). Palpo labial curto e delgado. Se normal, escapo antenal com tufo de cerdas alongadas ("eyelash") direcionadas ventralmente sobre os olhos compostos .... **Nolidae** (Collomelinae)

— Palpo labial normal. Tufo de cerdas alongadas ("*eyelash*") presentes ou ausentes **14**

14(13). Porção inferior da fronte totalmente nua **15**

— Porção inferior da fronte revestida por escamas, pelo menos lateralmente **16**

15(14). Escapo antenal com um tufo de cerdas alongadas ("*eyelash*") direcionadas ventralmente sobre os olhos compostos ..... **Euteliidae** (Euteliinae)

— Escapo antenal sem um tufo de cerdas alongadas ("*eyelash*") ..... **Erebidae** (várias subfamílias)

16(14). Escamas da porção inferior e superior da fronte da mesma cor e formato ..... **Erebidae** (Hypocalinae)

— Escamas da porção inferior da fronte claramente distintas das demais, normalmente achatadas, de menor tamanho ou de cor diferente daquelas localizadas na porção superior ..... **Noctuidae** (Dyopsinae e Bagisarinae)

Erebidae. Considerada uma das maiores mariposas do mundo, com envergadura alar de aproximadamente 300 mm. Atualmente com as seguintes subfamílias registradas para o Brasil: Anobinae, Arctiinae (Fig. 33.137), Boletobiinae (Figs 33.138–140), Calpinae, Erebinae, Eulepidoptinae, Herminiinae (Fig. 33.142), Hypeninae (Fig. 33.143), Hypocalinae (Fig. 33.144), Lymantriinae (Fig. 33.145), Pangraptinae, Phytometrinae, Rivulinae, Scolecocampinae e Scoliopteryginae. Podem ter asas largas e corpo tipicamente estreito (Fig. 33.146), semelhantes aos geometrídeos, podem mimetizar vespas (p. ex. Arctiinae), ou mesmo apresentar corpo robusto, com inúmeras cerdas piliformes, assemelhando-se a muitas espécies de Bombycidae (p. ex. *Paracles*). Caracterizada pela venação quadrífida da asa posterior, ver exceções em Noctuidae, atualmente a família é reconhecida apenas com base em caracteres moleculares. É cosmopolita, embora bem mais representada nos trópicos. Hábito predominantemente noturno, facilmente atraídas por armadilhas luminosas, com exceção de certas linhagens (p. ex. alguns gêneros de Arctiinae) de coloração vistosa e que visitam flores. Em geral, com espirotromba desenvolvida, às vezes com modificações que servem para perfurar frutos de casca grossa (p. ex. Calpinae). A longevidade geralmente varia de duas a três semanas. Algumas espécies, no entanto, vivem até seis meses, como é o caso das gigantes *Thysania* spp. (Erebinae). Além da presença do órgão timpânico, muitos erebídeos possuem estruturas produtoras de sons, especialmente desenvolvidas entre os representantes de Arctiinae. Muitos possuem também estruturas relacionadas à liberação de feromônios, conhecidas como órgãos androconiais. Em geral, as fêmeas ovipositam diretamente nas plantas hospedeiras e nas estruturas que serão utilizadas pelas larvas como alimento. Ovos esféricos ou sub esféricos, em algumas espécies podem ser cônicos ou irregulares. Larvas tipicamente eruciformes, com padrões de coloração, morfologia e comportamento variados. Podem ser fitófagas ou mesmo detritívoras, como as larvas de Herminiinae. Pupas glabras e de coloração castanha, com cremáster pouco desenvolvido; em algumas subfamílias, podem ser tipicamente opacas, escuras, revestidas como em *Mocis latipes* (Guenée) (Erebinae), ou não, por uma camada serosa esbranquiçada; eventualmente podem ter uma densa cobertura de cerdas secundárias (Lymantriinae). Em vários grupos, no entanto, as pupas são encontradas dentro de casulos epígeos, sendo que em algumas subfamílias, especialmente aquelas cujas larvas possui densa cobertura de cerdas secundárias (Arctiinae, Lymantriinae), os casulos costumam ser resistentes e em suas paredes podem ficar aderidas as cerdas do último ínstar larval. Referências: Kitching & Rawlins (1998), Yela & Kitching (1999), Lafontaine & Fibiger (2006) e Zahiri *et al.* (2012a).

Euteliidae. Com duas subfamílias: Euteliinae (Fig. 33.147) e Stictopterinae (Fig. 33.148) formam um grupo monofilético, baseado em grande número de sinapomorfias como: frênulo feminino reduzido, sensilas basicônicas modificadas na probóscide, presença de uma pequena placa oval no ducto ejaculatório, papilas anais modificadas de modo que suas superfícies internas sejam direcionadas posteriormente, capuz contra-timpânico com uma estrutura dupla (Richards 1932; Holloway 1985; Kitching 1984; Kitching & Rawlins 1998). Em repouso as mariposas se caracterizam por manter as asas dobradas no sentido longitudinal, com corpo preso em um ângulo entre 45 – 90º ao abdômen, o qual é curvado dorsalmente ou dorso-lateralmente. Nestas condições a aparência das mariposas é de uma folha seca dobrada ou um pequeno conjunto de ramos. As larvas são lisas, com os cinco pares de larvópodes desenvolvidos, a pupação ocorre em um casulo no solo ou em restos vegetais. A maior diversidade de Euteliidae ocorre nos trópicos, mas podem ser encontrados nas savanas, hábitats semiáridos e até subtrópicos. Apesar da grande diversidade de plantas hospedeiras de suas larvas destaca-se a família Anacardiaceae, onde algumas espécies podem, em determinadas situações, tornarem-se pragas de manga (Holloway 1985). Entre as espécies mais características e vistosas encontradas no Brasil encontra-se *Eutelia abscondens* (Walker) (Fig. 33.147) e *Paectes devincta* (Walker).

Noctuidae. Cosmopolitas, muito abundantes nas áreas tropicais, subtropicais e temperadas do mundo todo. Suas espécies geralmente são noturnas, de corpo robusto e coloração parda ou castanho-acinzentada, embora grupos como Agaristinae possam apresentar hábitos diurnos e cores aposemáticas. Tamanho relativamente pequeno e pouco variável, geralmente compreendendo envergaduras de 25 a 50 mm. Em campo, podem ser reconhe-

cidos pelo posicionamento das asas anteriores, frequentemente escondendo as posteriores, posicionando-se como uma "tenda", ou dispostas longitudinalmente uma sobre a outra. Esta disposição alar se deve ao fato que a asa posterior apresenta apenas três veias partindo da célula discal da asa posterior, dobrando-se sobre si mesma. Neste caso, a veia M_2 emerge aproximadamente um terço acima da porção inferior da célula discal. Em outros casos a veia M_2 é reduzida ou vestigial, de forma que parece que a veia Cubital apresenta apenas três ramificações. Entretanto, grupos como Plusiinae, Bagisarinae e Dyopsinae apresentam M_2 bem desenvolvida e algumas linhagens de Erebidae e Nolidae também apresentam, convergentemente, a redução da M_2. Lafontaine & Fibiger (2006) identificaram uma fusão medial da base da bula timpânica no abdômen (Fibiger & Lafontaine 2005) e uma placa em forma de losango subapical nas apófises posteriores da genitália feminina como autapomorfias de Noctuidae. Outros caracteres são bastante comuns em Noctuidae, embora relativamente variáveis, como frontoclípeo com escamas, palpos labiais relativamente curtos, asas anteriores geralmente estreitas, e o par de lóbulos do fragma entre o primeiro e o segundo tergitos abdominais inconspícuos ou ausentes. A espirotromba é desenvolvida para alimentação de néctar e de outras soluções açucaradas, ou não funcional em alguns grupos, como *Tripseuxoa* Hampson. A longevidade dos adultos geralmente varia de duas a três semanas. Muitas espécies pragas têm hábito migratório e podem ser encontradas em dois ou mais continentes. Em geral, as fêmeas ovipositam diretamente nas plantas hospedeiras e nas estruturas que serão utilizadas pelas larvas como alimento. Algumas espécies de Heliothinae, por exemplo, são atraídas por néctar, alimentam-se e ovipositam um a dois ovos, que dão origem às larvas que se alimentarão das sementes, no caso da cultura do milho, ou dos frutos, no caso do tomate ou outras solanáceas. Grande parte das espécies oviposita grandes massas de ovos, geralmente podendo ser cobertas com escamas especiais do abdômen da própria fêmea; em Plusiinae, as fêmeas ovipositam poucos ovos, distribuídos em vários pontos da planta hospedeira. Os ovos são geralmente esféricos ou subesféricos, larvas tipicamente eruciformes, com padrões de coloração, morfologia e comportamento variados. Via de regra, são polífagas em nível de espécie, ou seja, se alimentam de diversas plantas onde as mariposas ovipositam; algumas são polífagas em nível de indivíduo, quando uma mesma larva pode se alimentar de diversas plantas hospedeiras, assim quando consomem toda uma planta hospedeira podem migrar para outras adjacentes. Nestes casos, em que as larvas procuram outras plantas "em marcha", são conhecidas como lagartas militares este comportamento é descrito para espécies pragas, como as dos gêneros *Mythimna* Ochsenheimer e *Spodoptera* Guenée. Alguns grupos, entretanto, apresentam alimentação mais restrita como os representantes de *Callopistria floridensis* (Guenée) cujas larvas se alimentam apenas de pteridófitas ou *Neogalea sunia* (Guenée) e *Notioplusia illustrata* (Guenée), cujas lagartas se alimentam exclusivamente de *Lantana camara* (Verbenaceae). As pupas são glabras e de coloração castanha, com cremáster pouco desenvolvido. A maioria dos noctuídeos tem pupas hipógeas, ou seja, ficam enterradas no solo, em casulos (câmaras pupais) relativamente frágeis construídos com pequenas partículas do próprio solo, entremeadas com fios de seda. Em vários grupos, no entanto, as pupas são encontradas dentro de casulos epígeos. Entretanto, em Plusiinae, os casulos são formados unicamente de seda hialina, que os sustentam entre as folhas das plantas hospedeiras; em Oncocnemidinae, os casulos são confeccionados com líquens ou restos vegetais, dando-lhes um aspecto camuflado em relação aos troncos onde são encontrados. Atualmente, 17 subfamílias têm registro para o Brasil: Acontiinae, Acronictinae (Fig. 33.149), Agaristinae, Amphipyrinae (Fig. 33.150), Bagisarinae (Fig. 33.151), Condicinae (Fig. 33.152), Cuculliinae, Dyopsinae (Fig. 33.153), Eriopinae (Fig. 33.154), Eustrotiinae (Fig. 33.155), Heliothinae, Metoponinae, Noctuinae (Figs 33. 156–159) Oncocnemidinae, Pantheinae, Plusiinae (Fig. 33.160) e Stiriinae, muitas destas necessitando melhor delineamento devido escassez de estudos sistemáticos, sobretudo sobre as linhagens Neotropicais. A família agrupa a maior parte das espécies de importância agrícola de todo o mundo e, no Brasil, especialmente com relação aos representantes das subfamílias Plusiinae, Heliothinae e Noctuinae. Em Plusiinae destacam-se a falsa-medideira-da-soja, *Chrysodeixis includens* (Walker), *Rachiplusia nu* (Guenée) (Fig. 33.217). Entre os Heliothinae, *Helicoverpa armigera* (Hübner), introduzida na América do Sul, e *Helicoverpa zea* (Boddie). Em Noctuinae é possível listar vários representantes dos gêneros *Agrotis* Ochsenheimer, *Feltia* Walker, *Leucania* Ochsenheimer, *Mythimna* Ochsenheimer, *Peridroma* Hübner e *Spodoptera* Guenée. Referências: Kitching & Rawlins (1998), Yela & Kitching (1999), Lafontaine & Fibiger (2006) e Zahiri *et al*. (2013).

Nolidae. Constituída por mariposas de tamanho corporal variável, desde pequenos e delicados com cerca de 10mm (e.g. *Nola* Leach), até grupos de médio porte como *Diphtera* Ochsenheimer e *Lepidodes* Guenée, geralmente com mais de 35mm. Atualmente com as seguintes subfamílias registradas para o Brasil: Afridinae, Chloephorinae, Collomelinae, Diphtherinae (Fig. 33.161), Eligminae (Fig. 33.162) e Nolinae. O histórico sistemático do grupo é de mudanças constantes em sua definição e constituição. Nas últimas décadas, alguns gêneros até então atribuídos a outras famílias de Noctuoidea têm sido transferidos para Nolidae, como o caso de *Acanthodica* Schaus (Minet *et al*. 2012), *Concana* Walker (Lafontaine & Schmidt 2010), *Diphtera* e *Lepidodes* (Zahiri *et al*. 2012b). Algumas sinapomorfias morfológicas incluem a construção de um casulo em forma de canoa com uma saída vertical, anterior, em forma de fenda; o alongamento do retináculo anterior em forma de uma barra ou digitada; presença de uma capa contra-timpânica pós-espiracular; e presença de órgãos produtores de sons, estridulação, associados aos escleritos basais abdominais. Além disso, a produção de som também ocorre na fase de pupa. Poucos gêneros incluem pragas agrícolas, como ocorre com representantes de *Earias* Hübner, conhecidos como brocas espinhosas da maçã-do-algodoeiro, constituindo-se pragas-chave da cultura na África, Indo-austrália e Austrália. Surtos populacionais de *Nola cereella* (Bosc) ocasionalmente podem causar danos em sorgo nos Estados Unidos. No Brasil, a espécie mais conhecida é *Diphtera festiva* (Fabricius) (Fig. 33.161), Diphtherinae que ocorre em todo o continente americano, especialmente nas áreas mais quentes. Diphtherinae é considerada a linhagem irmã aos demais Nolidae, onde há a perda do par proximal de esporões metatibiais nos machos, substituídos por um tubérculo, presumivelmente associado a es-

tratégia derivada da emergência das mariposas do casulo. Outras espécies características incluem *Meganola bifiliferata* (Walker) e *Iscadia dukinfieldia* Schaus (Fig. 33.162). Referências: Holloway (1998), Yela & Kitching (1999), Lafontaine & Fibiger (2006) e Zahiri *et al*. (2012b).

Notodontidae. Mariposas noturnas e diurnas (Dioptinae), de tamanho médio, raramente com mais de 60 mm de envergadura alar. São conhecidas aproximadamente 2.800 espécies, distribuídas mundialmente, com exceção da Nova Zelândia e ilhas do Pacífico. A maior diversidade de Notodontidae, incluindo Dioptinae, é encontrada na região Neotropical, onde estão quase 60% das espécies descritas até o momento. São caracterizados pelo ápice dos esporões tibiais tipicamente esclerosados, com margens serreadas, tal como são os esporões tibiais de alguns noctuídeos, e pela presença de uma bula metescutal, exceto em alguns Dudusinae. Todas as larvas (exceto as de Dioptinae) podem ser reconhecidas pela presença de duas cerdas microdorsais, MD1 e MD2, enquanto os demais noctuoides têm uma no primeiro segmento abdominal. Larvas com formas e cores variadas, porém muitas vezes possuem espinhos e projeções dorsais. O corpo pode ser liso ou densamente coberto pelas cerdas secundárias. Frequentemente se alimentam de folhas de plantas arborescentes ou arbóreas; algumas espécies de Dioptinae, no entanto, se especializaram em ervas. Dependendo da espécie ou do ínstar, as larvas vivem agregadas ou solitárias e, apesar de serem cripticamente coloridas, muitas são capazes de pulverizar contra seus predadores ácido fórmico e cetonas provenientes da glândula cervical, como mecanismo de defesa. Algumas larvas também erguem e chicoteiam os larvópodes anais, com várias posturas defensivas; em geral, permanecem em repouso, com a cabeça e a região caudal levantadas e dobradas sobre o dorso. No Brasil estão presentes as subfamílias Cerurinae (Fig. 33.163), Dudusinae (Fig. 33.165), Hemiceratinae (Fig. 33.166), Heterocampinae (Figs 33.167,168), Nystaleinae (Fig. 33.169) e Dioptinae (Fig. 33.164), de acordo com a proposta de Regier *et al.* (2016). Muitas espécies são caracterizadas pela presença de grandes tufos de escamas no escapo antenal e a adoção de uma postura de repouso que faz lembrar pequenos galhos ou ramos. O uso de plantas tóxicas pelas larvas e o hábito diurno dos adultos contribuem para que a biologia de alguns notodontídeos se assemelhe muito mais à biologia das borboletas que a de qualquer outro grupo de mariposas. Referências: Kitching & Rawlins (1998), Lafontaine & Fibiger (2006), Miller (2009) e Becker (2014).

PAPILIONOIDEA

Em todo o mundo, são conhecidas aproximadamente 20 mil espécies dessa superfamília. Papilionoidea representava, até pouco tempo atrás, a origem monofilética das borboletas entre a grande diversidade de mariposas. Entretanto, estudos moleculares recentes vêm recorrentemente reconstruindo as relações filogenéticas de Papilionoidea, incluindo Hedylidae, uma família até então considerada próxima aos Geometroidea. Algumas hipóteses morfológicas pretéritas já previam esta relação (Scoble 1986, 1998). As demais famílias de Papilionoidea apresentam hábitos predominantemente diurnos, uma ampla diversidade de padrões de coloração alar, e dois tipos básicos de alimentação dos adultos: nectarívoras e/ou polinívoras (aqui incluídas Papilionidae, Pieridae, Lycaenidae, Riodinidae e algumas subfamílias de Nymphalidae, como Libytheinae, Danainae, Heliconiinae e Nymphalinae); e as frugívoras, que consomem frutos fermentados, excrementos, exudados de plantas e animais em decomposição, como os ninfalídeos da linhagem satiroide (aqui incluídas Satyrinae, Charaxinae, Biblidinae, além de alguns Nymphalinae). Os imaturos são predominantemente filófagos de Angiospermas e alguns grupos em particular apresentam relações mirmecófilas, como alguns Riodinidae e Lycaenidae.

1. Antenas filiformes ou pectinadas. R_2 e R_3 da asa anterior sinuosas. Insetos de hábito noturno e padrões alares crípticos ..... **Hedylidae**

— Antenas clavadas. R_2 e R_3 da asa anterior normais. Insetos de hábito diurno ou crepuscular. Padrões alares variados **2**

2(1). Antenas largamente separadas na base (Fig. 33.8). Olhos compostos com um anel basal de omatídios reduzidos. Clava antenal normalmente retorcida em forma de taco de golfe, ou dobrada apicalmente e afilada na ponta (Fig. 33.13). Asa anterior com todas as veias partindo de pontos diferentes da célula discal (Figs 33.71,72) ..... **Hesperiidae**

— Antenas aproximadas na base (a uma distância menor que 1,5x a largura do escapo, Fig. 33.10). Olhos compostos sem anel de omatídios reduzidos. Asa anterior com no mínimo uma dicotomia, ou seja, uma veia partindo de outra e não diretamente da célula discal (Figs 33.28,30) **3**

3(2). Perna protorácica de tamanho proporcional às demais e funcional em ambos os sexos, com epífise ou com garra tarsal bífida **4**

— Perna protorácica menor que as demais, ao menos em um dos sexos, sem epífise e com garra tarsal simples, exceto em *Manataria hercyna* (Hübner) (Nymphalidae: Satyrinae), com garra bífida; nesse caso, as veias da asa anterior são pouco dilatadas na base **5**

4(3). Asa anterior com duas veias Anais, uma terminando na margem externa e a outra na margem interna, próximo da base (Fig. 33.30). Perna anterior com epífises (Fig. 33.21). Garras tarsais simples ou, quando bífidas, somente as do metatarso .... **Papilionidae**

— Asa anterior com uma veia Anal, terminando na margem externa (Figs 33.83, 84). Perna anterior sem epífise. Todas as garras tarsais bífidas (Fig. 33.25) ..... **Pieridae**

5(3). Olhos emarginados na base da antena ou, no mínimo, olho e base da antena contíguos. Perna anterior do macho geralmente pouco desenvolvida, porém funcional; normal na fêmea **6**

— Olhos não emarginados na base da antena (Fig. 33.10); olho e base da antena não contíguos. Perna anterior pouco desenvolvida em ambos os sexos, sem garra tarsal (exceto nas fêmeas de Libytheinae) ..... **Nymphalidae**

6(5). Coxa protorácica do macho prolongada em forma de espinho após sua articulação com o trocanter (Fig. 33.20) ..... **Riodinidae**

— Coxa protorácica do macho não prolongada após a sua articulação com o trocanter ..... **Lycaenidae**

Hedylidae. Suas características morfológicas apontam para um relacionamento de parentesco com as borboletas e não com as mariposas, em particular com Geometridae, como era usualmente classificada. Estudos mais recentes indicam a

monofilia da família e sua origem entremeio às demais famílias de Papilionoidea com base nas seguintes sinapomorfias: primeiro tergito abdominal distintamente inflado, ovo com o maior eixo perpendicular ao substrato e pupa com uma fina cinta contornando-a na parte média do corpo. Compreende *Macrosoma* Hübner e 37 espécies restritas à região Neotropical, incluindo Cuba e as ilhas de Trinidad e Tobago. São de médio porte, com envergadura alar variando entre 15 a 30 mm. Têm corpo delgado e coloração pálida entre o castanho e o castanho-acinzentado, algumas espécies, no entanto, são predominantes ou completamente esbranquiçadas. As asas (Fig. 33.70) acoplam-se por meio de frênulo e retináculo, porém, nas fêmeas e às vezes nos machos, como em *Macrosoma napiaria* (Guenée), o retináculo está aparentemente ausente; além disso, nos machos de algumas espécies, o frênulo é curto e não funcional. *M. tipulata* Hübner (Fig. 33.170) é a única espécie da fauna brasileira com imaturos e biologia descritos na literatura até o momento. Essa espécie é considerada praga do cupuaçuzeiro, *Theobroma grandiflorum* (Wild. ex Spreng) K. Schum. (Sterculiaceae), nos estados do Amazonas, Pará e Rondônia. Os ovos são caracterizados pela presença de várias estrias longitudinais e transversais, às vezes comparados aos ovos das borboletas Pieridae. Larvas com ou sem escolos cefálicos (ausentes no primeiro ínstar) e placa anal com dois prolongamentos caudais. Pupas obtectas adécticas, aderidas ao substrato por meio dos ganchos do cremáster e de um fio de seda que cobre o primeiro segmento abdominal, como em vários grupos de borboletas. Além de esterculiáceas, há também registros na literatura que incluem representantes de Euphorbiaceae, Malpighiaceae, Malvaceae e Tiliaceae como plantas hospedeiras. Referências: Scoble (1986, 1998).

Hesperiidae. Com aproximadamente 4.000 mil espécies e distribuição mundial, estão ausentes apenas na Nova Zelândia e nos polos. É na região Neotropical onde se encontra mais bem representada, com 2.370 espécies. Reunida em treze subfamílias: Barcinae, Coeliadinae, Chamundinae, Eudaminae, Euschemoninae, Hesperiinae, Heteropterinae, Katreinae, Malazinae, Pyrginae, Pyrrhopyginae, Tagiadinae e Trapezitinae. Destas, Eudaminae (Fig. 33.171), Hesperiinae (Fig. 33.172), Heteropterinae (Fig. 33.173), Pyrginae (Fig. 33.174), Pyrrhopyginae (Fig. 33.175) e Tagiadinae estão representadas na região Neotropical e no Brasil. Relacionada ao grupo das demais borboletas, hipótese atualmente aceita, com base em características genômicas, morfológicas e comportamentais bastante peculiares, sendo a maioria de hábitos diurnos, no entanto, há espécies crepusculares e mesmo noturnas. Diferenciam-se das demais borboletas pelas antenas separadas na base, no mínimo duas vezes a largura do escapo (Fig. 33.8), apicalmente dilatadas, afilando na extremidade e com a parte terminal, apículo (Fig. 33.13), normalmente presente, curva ou recurvada; pelas veias que partem das células discais de ambas as asas normalmente não anastomosadas (Figs 33.71,72); por um anel completo e distinto de pequenos omatídios na base dos olhos; pelo terceiro esclerito axilar da asa anterior em forma de Y; pela asa posterior com uma célula basal, estreita e fechada formada por R e Sc, estas permanecendo fundidas até a margem externa da asa e, finalmente, pelas larvas com o protórax distintamente mais estreito que a cabeça. Em geral são de pequeno a médio porte, com envergadura alar entre 1,5 cm e 7,8 cm, e corpo robusto. As larvas frequentemente constroem abrigos usando folhas da planta hospedeira ou parte delas dobradas ou enroladas sobre si mesmas e presas com fios de seda. A pupa é encontrada dentro do abrigo confeccionado pela larva de último ínstar. Como plantas hospedeiras, predominam os registros de Fabaceae, Piperaceae e Malvácea para Pyrrhopyginae, Eudaminae e Pyrginae, e Cyperaceae e Poaceae, entre outras monocotiledôneas para Hesperiinae e Heteropterinae. Referências: Heppner (1998), Mielke (2001, 2005), Warren *et al*. (2009) e Li *et al.* (2019).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil

1. Asa anterior com M_2 mais próxima de M_1 do que de M_3 ou equidistante **2**
— Asa anterior com M_2 mais próxima de M_3 do que de M_1 ..... **5**

2(1). Clava antenal totalmente recurvada no macho e inteiramente curva na fêmea ..... **Pyrrhopyginae**
— Clava antenal com somente a parte distal, apículo, recurvada ou sem apículo **3**

3(2). Asa anterior com a célula discal igual ou maior que 2/3 do comprimento da asa, se menor com veia recorrente dentro da célula **4**
— Asa anterior com a célula discal menor que a metade do comprimento da asa e sem veia recorrente dentro da célula ..... **Pyrginae**

4(3). Artículos distais dos palpos labiais divergentes, ou se paralelos, com as veias R_5 e M_1 aproximadas na base .. .. **Eudaminae**
— Artículos distais dos palpos labiais paralelos e com as veias R_4 e R_5 aproximadas na base, no Brasil somente o gênero *Celaenorrhinus* .....**Tagiadinae**

5(1). Antena com a massa terminal igualmente curva .... **Heteropterinae**
— Antena com a ponta terminal, apículo, recurvada ou sem apículo ..... **Hesperiinae**

Lycaenidae. A monofilia de Lycaenidae está estabelecida com base em evidências morfológicas e moleculares. Distinguidos das demais borboletas pelas seguintes características: olho composto emarginado na base da antena; presença de um lobo espatulado nas pernas abdominais da larva; ausência de glândula protorácica eversível na larva; e redução da teca alar metatorácica na pupa. Evidências morfológicas e moleculares têm corroborado a hipótese de parentesco entre Lycaenidae e Riodinidae, com o *status* de família para ambas. Estão divididos em oito subfamílias: Lipteninae, Poritiinae, Liphyrinae, Miletinae, Curetinae, Theclinae, Lycaeninae e Polyommatinae. Destas, Theclinae (Fig. 33.177) e Polyommatinae (Fig. 33.176) ocorrem no Brasil. Possui a maior riqueza de espécies depois de Nymphalidae, geralmente representando cerca de um terço do total de espécies que compõem uma comunidade de borboletas na região Neotropical. Existem mais de 5 mil espécies em todo o mundo. A gama de recursos que utilizam como alimento na fase larval difere de outras borboletas. Muitas larvas são fitófagas, como a maioria dos lepidópteros, com predileção para alguns grupos vegetais, como Fabaceae, Fagaceae e Loranthaceae. No entanto, são as espécies que se alimentam de fungos, algas, líquens, material em decomposição e as carnívoras que mais têm despertado atenção dos pesquisadores nas últimas duas décadas, por se

tratar de hábitos alimentares (afitofagia) pouco comuns entre as borboletas. Existem ainda larvas mirmecófilas, que vivem em contato íntimo com formigas; essas possuem estruturas especiais para interagir com as formigas, como órgãos estridulatórios e glândulas produtoras de substâncias apaziguadoras, ricas em aminoácidos. Esses aspectos da biologia larval dos licenídeos são pelo menos em parte responsáveis pela grande diversidade do grupo. Referências: Eliot (1973), Lamas *et al.* (1995), D'Abrera (1995b), Lamas (2004) e Duarte & Robbins (2010).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil

1. Asa anterior com veia Radial trirramificada; na face dorsal, muitas vezes com mancha odorífera (androcônia). Asa posterior geralmente com um ou dois prolongamentos caudais (Fig. 33.177) ..... **Theclinae**

— Asa anterior com Radial tetrarramificada, no mínimo com duas veias pedunculadas; face dorsal da asa anterior sem mancha odorífera (Fig. 33.176). Asa posterior sem prolongamentos caudais ..... **Polyommatinae**

Nymphalidae. A monofilia da família está sustentada pela presença de três carenas longitudinais na superfície ventral das antenas. Esse caráter é universal e exclusivo dos ninfalídeos. Estão divididos em 12 subfamílias: Libytheinae (Fig. 33.185), Danainae (Fig. 33.182), Limenitidinae (Fig. 33.186), Heliconiinae (Figs 33.183,184), Pseudergolinae, Apaturinae (Fig. 33.178), Biblidinae (Fig. 33.179), Cyrestinae (Fig. 33.181), Nymphalinae (Fig. 33.187), Callinaginae, Charaxinae (Fig. 33.180) e Satyrinae (Figs 33.188–190). Dentre as subfamílias, somente Pseudergolinae e Callinaginae não ocorrem no Brasil. Libytheinae é considerada a subfamília mais basal de Nymphalidae, principalmente porque, ao contrário das outras, as fêmeas têm pernas anteriores normais, não atrofiadas. A posição basal de Libytheinae é sustentada por similaridades plesiomórficas de seus imaturos com os de Pieridae. Ithomiinae que até então vinha se mantendo como um grupo independente dentro da família, atualmente figura como um clado subordinado a Danainae, grupo-irmão dos demais ninfalídeos; os caracteres morfológicos que sustentam a inclusão de Ithomiinae como tribo de Danainae, no entanto, são reconhecidamente homoplásticos. As demais subfamílias estão divididas em três clados: os "heliconiíneos", com Limenitidinae e Heliconiinae; os "ninfalíneos", com Pseudergolinae + ((Apaturinae + Biblidinae) + (Cyrestinae + Nymphalinae)); e os "satiríneos", compreendendo Callinaginae + (Charaxinae + Satyrinae). Neste último grupo, estão as principais dúvidas com relação à taxonomia e sistemática dos ninfalídeos. Nymphalidae é o grupo mais diversificado dentro de Papilionoidea. Com aproximadamente 7.200 espécies e distribuição mundial, nos mais variados tipos de ambientes, de geleiras a desertos, estão ausentes apenas nos polos. Mantêm inúmeras e complexas relações com as plantas hospedeiras. Estão entre as borboletas mais admiradas do público em geral e as mais bem estudadas pelos especialistas. Adultos têm padrão de coloração e formato de asas muito variáveis. Diferem, com raras exceções, dos demais grupos de borboletas pelas pernas protorácicas pouco desenvolvidas, em alguns casos verdadeiramente atrofiadas, em ambos os sexos. Na maioria dos ninfalídeos, o primeiro par de pernas não é utilizado na locomoção. Os ovos são globosos ou cônicos, depositados em grupos ou isoladamente. As larvas com formas e padrões de coloração variados. Entre as plantas hospedeiras mais frequentemente consumidas pelas larvas, estão representantes de Acanthaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Passifloraceae, Poaceae e Scrophulariaceae. Algumas pupas têm pontos ou todo o tegumento dourado, de onde vem o termo crisálida, e são suspensas pelo cremáster, mas nunca por uma cinta de seda, como nos papilionídeos e pierídeos. Referências: D'Abrera (1984, 1987a, b, 1988), Lamas *et al.* (1995), Freitas & Brown Jr. (2004), Lamas (2004), Wahlberg *et al.* (2005, 2009) e Kawahara (2009).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (baseada em Freitas & Brown Jr. 2004).

1. Palpo labial geralmente mais longo ou tão longo quanto o tórax, voltado para frente (Fig. 33.185) ..... **Libytheinae**

— Palpo labial mais curto que o tórax **2**

2(1). Asa anterior com 3A livre na base, depois anastomosada com 2A (Figs 33. 74,182), sem veias dilatadas na base ..... **Danainae**

— Asa anterior geralmente desprovida de 3A, às vezes vestigial, se desenvolvida, então sem anastomose com 2A ou com veias dilatadas na base **3**

3(2). Asa anterior com R_3 surgindo relativamente próxima da veia transversal dcm (Fig. 33.81) **4**

— Asa anterior com R_3 surgindo relativamente distante da veia transversal dcm **5**

4(3). Órgão de Vogel presente. Genitália masculina com saco estreito, comprimento maior que o dobro da largura..... **7**

— Órgão de Vogel ausente. Genitália masculina com saco largo, comprimento igual ou menor que o dobro da largura **8**

5(3). Asa anterior com veia Sc ou CuA dilatada na base (Figs 33. 75–77)..... **Satyrinae** (em parte)

— Asa anterior sem veias dilatadas na base **6**

6(5). Asa posterior com a veia transversal umeral dirigida nitidamente para a base da asa anterior, com célula discal sempre fechada por uma veia tubular proeminente. Asas normalmente alongadas (Fig. 33.78).... **Heliconiinae** (em parte)

— Asa posterior com a veia transversal umeral normalmente não dirigida para a base; se assim, então célula discal da asa anterior fechada por uma veia rudimentar. Asa posterior com célula discal aberta ou fechada por uma veia rudimentar. Asas normalmente subtriangulares (Fig. 33.80) ..... **Nymphalinae** (em parte)

7(4). Hipândrio presente (modificação do esternito VIII) .... **Biblidinae**

— Hipândrio ausente **9**

8(4). Perna protorácica do macho com tarso mais curto que a metade do comprimento da tíbia ..... **Cyrestinae**
Outra razão entre o comprimento do tarso e da tíbia .. .. **Limenitidinae**

9(7). Perna protorácica esverdeada ..... **Apaturinae**

— Perna protorácica não esverdeada; se esverdeada, R_4 e R_5 maiores que seu tronco comum **10**

10(9). Asas anterior e posterior com célula discal fechada pela veia transversal dci (Fig. 33.76). Uma ou mais veias dilatadas na base da asa anterior ou com R_1, na asa posterior, formando com Sc uma célula basilar da qual parte a veia umeral. Célula discal da asa posterior, se aberta, com um ramo acessório na base da cubital, quase tocando a Anal,

às vezes fundindo-se parcialmente a esta e daí em direção à margem externa ..... **Satyrinae** (em parte)

— Asas anterior e posterior com célula discal aberta ou fechada; existindo célula umeral, asa posterior com célula discal aberta e veia transversal dci rudimentar. Ramo acessório na base da cubital da asa anterior, quando presente, sem tocar a Anal e geralmente pouco desenvolvido, voltado para a margem externa, com célula discal da asa posterior fechada **11**

11(10). Asa posterior com célula discal fechada por veia tubular proeminente e veia transversal umeral nitidamente curvada para a margem costal ..... **Heliconiinae** (em parte)

— Asa posterior com célula discal aberta ou fechada por veia rudimentar, quando por veia proeminente, veia umeral voltada para a base, algumas vezes bifurcada **12**

12(11). Asa posterior com veia transversal umeral nitidamente voltada para a base da célula discal, aberta ou fechada por veia tubular proeminente. Asa anterior com célula discal sempre fechada por veia tubular proeminente. Asas normalmente alongadas (Figs 33.78,79) ..... **Heliconiinae** (em parte)

— Asa posterior com veia transversal umeral normalmente não voltada para a base; se assim, então célula discal da asa anterior fechada por veia rudimentar. Asa posterior com célula discal aberta ou fechada por veia rudimentar. Asas normalmente subtriangulares **13**

13(12). R_4 e R_5 maiores que seu tronco comum ou R_4 curvada para baixo em seu término ..... **Charaxinae**

— R_4 e R_5 com características diferentes (Fig. 33.80) .... **Nymphalinae**

Papilionidae. Com aproximadamente 600 espécies, em geral grandes e vistosas. Cosmopolita, está bem representada nas regiões tropicais do Velho Mundo. É um dos grupos mais estudados e conhecidos dentro de Papilionoidea. Sua taxonomia e sistemática estão estáveis e o monofiletismo da família é sustentado em parte pela presença na larva de uma glândula epidérmica eversível e em forma de Y, localizada próximo à cabeça, denominada osmetério, que extroverte quando a larva é ameaçada por algum predador, em geral outros invertebrados. A secreção liberada pelo osmetério contém produtos voláteis repelentes cuja composição inclui uma diversidade de terpenoides com fortes aromas. Outras características que sustentam seu monofiletismo incluem asa anterior com 2A e 3A (Fig. 33.82), uma terminando na margem externa e outra na margem interna (em outros lepidópteros, 3A está aparentemente ausente ou fundida a 2A) e, terceiro esclerito axilar da asa anterior projetado anteriormente, quase tocando a base do tronco da Anal (em outros lepidópteros, o terceiro esclerito axilar é relativamente curto). Estão divididos em três subfamílias: Baroniinae, Parnassinae e Papilioninae. Somente a última ocorre no Brasil e é a maior subfamília, com cerca de 500 espécies. A maioria das espécies pode ser facilmente distinguida das demais borboletas pelo prolongamento da M_3 na asa posterior, formando um tipo de cauda, de onde vem o nome popular, rabo-de-andorinha. A biologia e a etologia das espécies brasileiras são, em geral, conhecidas graças às espécies com alguma importância econômica para a agricultura, como é o caso de *Heraclides thoas brasiliensis* (Rothschild & Jordan) e *H. anchisiades* (Esper) (Fig. 33.191), duas espécies comuns em áreas urbanas, cujas larvas atacam folhas de *Citrus* spp. e de outras rutáceas, causando sérios danos às plantações quando as larvas ocorrem em grandes densidades. As pupas dessas espécies mimetizam pequenos gravetos suspensos por um fio de seda que passa pelo dorso e, por essa razão, são denominadas sucintas. Outras plantas hospedeiras frequentemente utilizadas incluem Annonaceae, Apiaceae, Aristolochiaceae, Cannelaceae, Hernandiaceae, Lauraceae, Magnoliaceae, Moraceae e Piperaceae. Referências: Tyler *et al*. (1994), Lamas *et al*. (1995), Lamas (2004) e Wahlberg *et al.* (2005).

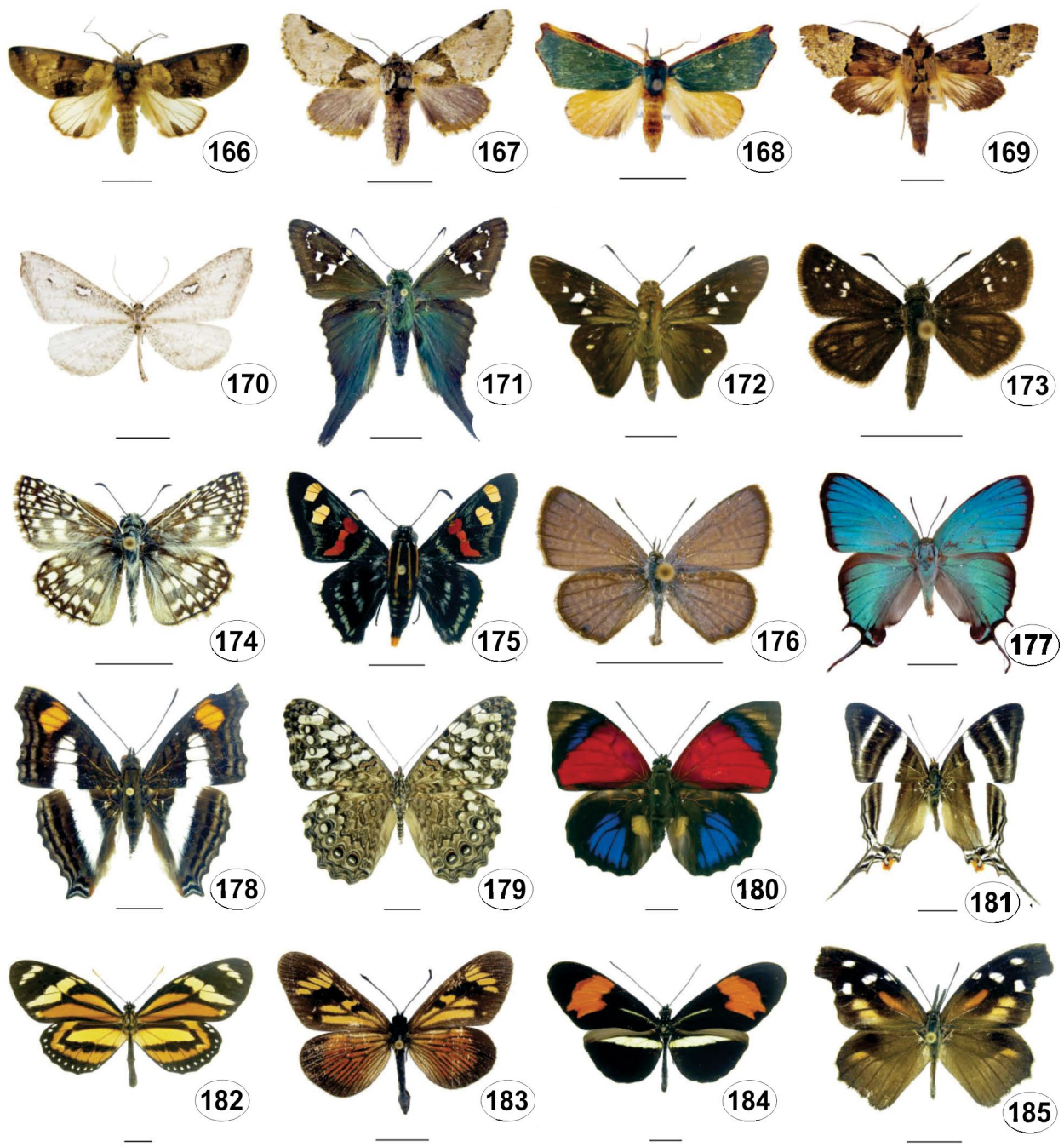
Pieridae. A monofilia da família está sustentada em parte pelas garras tarsais bífidas dos adultos e pelo depósito de pteridinas nas escamas. Pigmentos pteridinas são considerados universais em Pieridae, responsáveis pela coloração amarelada e alaranjada dessas borboletas. A família está dividida em quatro subfamílias: Dismorphiinae (Fig. 33.193), Pseudopontiinae, Pierinae (Fig. 33.194) e Coliadinae (Fig. 33.192). Pseudopontiinae é endêmica da África; as demais podem ser encontradas no Brasil. Compreende aproximadamente 1.200 espécies, distribuídas pelos diferentes domínios biogeográficos do mundo, exceto nos polos. No Brasil, são particularmente abundantes os gêneros *Colias* Fabricius, *Eurema* Hübner e *Phoebis* Hübner. Pierídeos são predominantemente brancos, amarelados ou alaranjados, outros são distintamente coloridos e participam de anéis miméticos com Troidini (Papilionidae: Papilioninae), Danainae e Heliconiinae (Nymphalidae). Variações sazonais e polimorfismos na coloração das asas são relativamente comuns. O dimorfismo sexual também pode ser marcante em algumas espécies, como em *Colias lesbia* (Fabricius) (Fig. 33.192) e *Phoebis argante* (Fabricius). Além da coloração, diferenciam-se das demais borboletas pelos três pares de pernas normais, não reduzidas, utilizadas para caminhar, pelas garras tarsais bífidas e pela venação, asa anterior com uma veia Anal. Muitas espécies têm comportamento migratório, como *Glutophrissa drusilla* (Cramer), *Phoebis argante* (Fabricius) e *P. philea* (Linnaeus), o que explica em parte a ampla distribuição dessas espécies, especialmente no Brasil. Os ovos são alongados, amarelados e com estrias longitudinais. As larvas são cilíndricas, lisas e desprovidas de escolos ou espinhos; podem ser solitárias ou gregárias. As plantas hospedeiras mais usadas pertencem às famílias Brassicaceae, Caesalpinaceae, Capparidaceae, Fabaceae, Leguminosae, Loranthaceae, Mimosaceae, Simaroubaceae e Tropaeolaceae. As pupas são crípticas em relação a alguma parte da planta hospedeira ou a fezes de aves; geralmente com a porção anterior da cabeça fusiforme; repousam em posição horizontal ou são suspensas por um fio de seda que passa dorsalmente entre o tórax e o abdômen. Adultos alimentam-se principalmente de néctar, mas algumas espécies costumam visitar praias de rios para obtenção de sais minerais, formando grandes aglomerados de indivíduos. Referências: D'Abrera (1981), Lamas *et al*. (1995), Lamas (2004) e Braby *et al*. (2006).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil

1. Asa anterior com cinco ramos da Radial, todas pedunculadas. CuA aparentemente quadrirramificada (Fig. 33.84) ..... **Dismorphiinae**

— Asa anterior com três a cinco ramos da Radial, pelo menos uma com origem na célula discal. CuA aparentemente trirramificada (Fig. 33.83) **2**

2(1). Patágios não esclerosados. Antena com clava bem evidenciada. Geralmente borboletas brancas ou negras .... **Pierinae**



Figuras 33.166–185. Adultos, vista dorsal. **166–169**, Notodontidae; **166**, Hemiceratinae, *Hemiceras meona* (Cramer); **167**, Heterocampinae, *Dognina bleura* (Schaus); **168**, Heterocampinae, *Rosema demorsa* R.Felder; **169**, Nystaleinae, *Nystalea aequipars* Walker; **170**, Hedylidae, *Macrosoma tipulata* Hübner; **171–175**, Hesperiidae; **171**, Eudaminae, *Urbanus proteus* (Linnaeus); **172**, Hesperiinae, *Aides aegita* (Hewitson); **173**, Heteropterinae, *Dardarina amadryas* Hayward; **174**, Pyrginae, *Pyrgus orcus* (Stoll); **175**, Pyrrhopyginae, *Mimoniades versicolor* (Latreille); **176–177,** Lycaenidae; **176**, Polyommatinae, *Hemiargus hanno* (Stoll); **177**, Theclinae, *Evenus regalis* (Cramer); **178–185,** Nymphalidae **178**, Apaturinae, *Doxocopa linda* (C.Felder & R.Felder); **179**, Biblidinae, *Hamadryas februa* (Hübner); **180**, Charaxinae, *Agrias claudina* (Godart); Riodinidae, *Mesosemia judicialis* Butler; **181**, Cyrestinae, *Marpesia orsilochus* (Fabricius); **182**, Danainae, *Lycorea halia* (Hübner); **183**, Heliconiinae, *Actinote carycina* Jordan; **184**, Heliconiinae, *Heliconius erato* (Linnaeus); **185**, Libytheinae, *Libytheana carinenta* (Cramer).

— Patágios esclerosados. Antena com clava pouco evidenciada. Geralmente borboletas amarelas ou negras, raramente brancas ..... **Coliadinae**

Riodinidae. Atualmente com duas subfamílias: Nemeobiinae (Fig. 33.85) e Riodininae (Fig. 33.195). No Brasil, as coleções desse grupo são relativamente pequenas, com muitas espécies representadas por poucos indivíduos. Distribuídos mundialmente, tem na região Neotropical mais de 93% de suas espécies – cerca de 1.300. Algumas são tipicamente coloridas, com linhas ou manchas metálicas. Muitos vivem em ambientes com vegetação densa e voam por curto período durante o dia. As populações são extremamente localizadas e costumam repousar na epiderme abaxial das folhas. Algumas espécies têm voo rápido e, não raro,

particularmente as fêmeas, voam muito alto. Morfologicamente são caracterizados pela antena com clava tipicamente afilada; perna anterior atrofiada nos machos, normal nas fêmeas; coxa protorácica do macho prolongada em forma de espinho após articulação com o trocanter; genitália masculina com o unco relativamente desenvolvido. Essas duas últimas características os distinguem dos licenídeos, com os quais foram reunidos na mesma família por alguns autores. Ovos esféricos, às vezes com ornamentações coriônicas distintas. Larvas onisciformes, com corpo coberto por muitas cerdas e padrão de coloração variável; como as larvas de licenídeos, mantêm importantes interações com formigas (larvas mirmecófilas). Registros de plantas hospedeiras somam mais de 40 famílias de espermatófitas. Referências: D'Abrera (1994), Lamas *et al*. (1995), Lamas (2004), Espeland *et al.* (2015) e Seraphim *et al*. (2018).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil

1. Esporões meso e metatibiais presentes. Asa posterior com a parte basal da margem costal espessada..... **Riodininae**
— Esporões meso e metatibiais ausentes. Asa posterior com a parte basal da margem costal não espessada (Fig. 33.102) ..... **Nemeobiinae**

PTEROPHOROIDEA

Pterophoridae. Com cerca de mil espécies distribuídas mundialmente, a região Neotropical tem pouco mais de 200 espécies conhecidas. A principal diversificação de espécies, em especial de Pterophorinae, encontra-se na região Paleártica. Semelhantes aos alucitídeos, as mariposas de plumas, como são popularmente conhecidas, possuem asas fendidas em lobos plumuliformes, exceto em Macropiratinae, Agdistinae e Ochyroticinae. Diferem dos alucitídeos pelo número reduzido de plúmulas – duas ou três na asa anterior e três na posterior. O monofiletismo de Pterophoroidea é sustentado por oito apomorfias, entre as quais citam-se: ausência de ocelos; fenestra média reduzida ou ausente (área membranosa do metatórax, em vista posterior); epímero III formando um ângulo agudo na extremidade posterior do subalar; tíbia posterior cerca de duas vezes o comprimento do fêmur; e tergitos do segundo e terceiro segmentos abdominais mais longos que largos. São microlepidópteros crepusculares ou noturnos, relativamente pequenos, com envergadura alar variando entre 13 a 40 mm (Figs 33.86, 196). Em repouso, diferem dos demais lepidópteros pelas asas estreitas completamente afastadas do corpo e perpendiculares a este, formando um "T". Dividem-se em cinco subfamílias: Macropiratinae, com distribuição indo-australiana; Agdistinae, Holártica e Oriental; Ochyroticinae e Deuterocopinae, pantropicais; e Pterophorinae, cosmopolita. Nenhum dano economicamente importante tem sido atribuído às espécies brasileiras. Em outros países, são utilizados no controle biológico de plantas daninhas. Informações sobre o desenvolvimento dos imaturos encontram-se restritas a algumas espécies não registradas no Brasil. Larvas podem viver endofiticamente ou na superfície externa de suas plantas hospedeiras; algumas espécies são enroladoras de folhas, com as quais constroem seus abrigos. Além das compostas, alimentam-se de outras famílias de arbustos e herbáceas, tais como Lamiaceae, Fabaceae, Plantaginaceae, Verbenaceae e Dipsacaceae. Adultos são frequentemente encontrados nas proximidades de suas plantas hospedeiras, com voo bastante lento. Referência: Dugdale *et al*. (1998), Gielis (2003).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de Dugdale *et al*. 1998)

1. Asa anterior fendida (com plúmulas) **2**
— Asa anterior não-fendida (sem plúmulas) ... **Ochyroticinae**

2(1). Com uma fenda (Fig. 33.86) ..... **Pterophorinae**
— Com duas ou três fendas ..... **Deuterocopinae**

PYRALOIDEA. Esta superfamília é uma das maiores da ordem Lepidoptera, com cerca de 16 mil espécies em Pyralidae e Crambidae. São cosmopolitas e estão mais bem representadas nas regiões Neotropical e Australiana.

1. Cada câmara timpânica comunicando-se externamente por uma pequena abertura na margem anterior; sem extensão membranosa torácico-abdominal entre as câmaras ... **Pyralidae**
— Cada câmara timpânica comunicando-se externamente por abertura tomando toda margem anterior e parte da lateral interna; com extensão membranosa torácico-abdominal conspícua entre as câmaras ..... **Crambidae**

Crambidae. Maior família de Pyraloidea, inclui 9.437 espécies de hábitos diurnos, crepusculares ou noturnos. A maioria dessas espécies têm entre 15 e 30 mm de envergadura alar (Fig. 33.197), porém há espécies que são tão robustas quanto alguns Macrolepidoptera, como *Myelobia smerintha* (Hübner) (Crambinae) (Fig. 33.198), com até 120 mm de envergadura alar. Algumas espécies desenvolvem-se em plantas aquáticas ou semi aquáticas durante o estágio larval. Crambídeos diferem morfologicamente dos demais piraloides pela presença de uma ou duas cerdas do grupo lateral no nono segmento abdominal das larvas e, nos adultos, pelos órgãos timpânicos abdominais com extensão membranosa entre as câmaras e com conjuntiva e tímpano dispostos em planos diferentes. Das 17 subfamílias atualmente reconhecidas, 10 ocorrem no Brasil e estão na chave abaixo. Ovos têm formas variadas, eixo micropilar paralelo ou perpendicular ao substrato e cório liso ou ornamentado. As larvas são pouco distintas de Pyralidae, diferenciadas pela quetotaxia do nono segmento abdominal e pelas brânquias presentes nas espécies de vida aquática ou semiaquática. Muitas espécies são fitófagas no estágio larval, vivendo na superfície externa de suas plantas hospedeiras, em túneis ou galerias de seda, ou como brocas de caules e raízes ou enroladoras de folhas, geralmente causando sérios danos à agricultura, como a broca-da-cana-de-açúcar, *Diatraea saccharalis* (Fabricius) (Crambinae), considerada uma das principais pragas em países de clima quente do hemisfério ocidental. Os crambídeos compreendem as principais diversificações de microlepidópteros cujas larvas (alguns Schoenobiinae e praticamente todos Acentropinae) se adaptaram a ambientes aquáticos, com águas paradas ou correntes, graças ao desenvolvimento de brânquias filamentosas distribuídas simetricamente pelos metâmeros. Referências: Munroe & Solis (1998), Solis & Maes (2003) e Solis (2007).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de Munroe & Solis 1998; Solis & Maes 2003)

1. Quetosema presente **2**
— Quetosema ausente **5**

2(1). Asa anterior com CuP **3**
— Asa anterior sem CuP **4**

3(2). Probóscide geralmente desenvolvida. Asa anterior com R_2 pedunculada à R_{3+4}. Asa posterior desprovida de M_2 ..... **Acentropinae** (em parte)
— Probóscide curta. Asa anterior com R_2 nitidamente separada de R_{3+4}. Asa posterior com M_2 .... **Schoenobiinae**

4(2). Asa anterior com R_2 basalmente unida ou pedunculada a R_{3+4}. Palpo labial recurvado; palpômero basal mais longo que o mediano ..... **Acentropinae** (em parte)
— Asa anterior (Fig. 33.89) com R_2 nitidamente separada de R_{3+4}. Palpo labial porrecto; palpômero basal mais curto que o mediano ..... **Crambinae**

5(1). Palpo labial desenvolvido **6**
— Palpo labial diminuto ..... **Linostinae**

6(5). Palpo labial porrecto **7**
— Palpo labial recurvado **10**

7(6). Margem externa da asa anterior com escamas alongadas **8**
— Margem externa da asa anterior sem escamas alongadas ..... **Cybalomiinae**

8(7). Porção da asa posterior entre CuA e a margem interna aparentemente sem cerdas filiformes **9**
— Porção da asa posterior entre CuA e a margem interna com cerdas filiformes evidentes ..... **Glaphyriinae**

9(8). Asa anterior com 2A curta e separada de 1A .... **Evergestinae**
— Asa anterior com 2A formando forquilha com 1A .... **Pyraustinae**

10(6). Extensão membranosa entre as câmaras timpânicas simples ..... **Dichogaminae**
— Extensão membranosa entre as câmaras timpânicas bilobada ..... **Spilomelinae**

Pyralidae. Mariposas de porte variável, pouco vistosas, geralmente de coloração pardacenta, com o comprimento alar variando de 13 a 40 mm. Com base na morfologia dos órgãos timpânicos abdominais e na presença ou ausência de uma extensão membranosa entre eles, Pyralidae é constituída por Galleriinae, Chrysauginae, Pyralinae, Epipaschiinae e Phycitinae (Fig. 33.200). Tem cerca de 3 mil espécies no Brasil, representando pouco menos da metade dos piralídeos conhecidos mundialmente. Relacionamentos de parentesco entre as subfamílias, com base em evidências morfológicas, sustentam Epipaschiinae + Phycitinae como grupo monofilético ao qual se une Pyralinae. Devido a sua importância econômica, os imaturos são em geral mais estudados do que qualquer outra família abordada no presente capítulo. Contudo, poucas espécies brasileiras têm imaturos conhecidos e descritos na literatura. A maioria dos trabalhos trata de aspectos ligados ao manejo integrado de pragas. Ovos têm formas variadas, com eixo micropilar paralelo ou perpendicular ao substrato, cório liso ou ornamentado. As larvas são semelhantes às de Hyblaeidae e Thyrididae. Possuem corpo cilíndrico, robusto e geralmente desprovido de cerdas secundárias. Geralmente fitófagas, vivem na superfície externa das plantas hospedeiras ou como minadoras, brocas e enroladoras de folhas, causando danos significativos a diversas culturas, como a broca-do-colo, *Elasmopalpus lignosellus* (Zeller) (Phycitinae), e a broca-da-vagem, *Etiella zincknella* (Treitschke) (Phycitinae), pragas do arroz e do feijão, respectivamente. No Brasil, inúmeras espécies são consideradas pragas agrícolas e de produtos armazenados, como *Pyralis farinalis* Linnaeus (Pyralinae), *Corcyra cephalonica* (Stainton) (Galleriinae) e *Elasmopalpus lignosellus* (Zeller) (Phycitinae), entre outras. As principais fontes de alimento incluem Burseraceae, Erythroxylaceae, Leguminosae, Rubiaceae e Vochysiaceae, entre outras. Alguns hábitos alimentares pouco comuns em Lepidoptera podem ser observados nessa família, como é o caso das larvas de *Pyralis manihotalis* Guenée (Pyralinae), alimentando-se em guano de morcego, e de algumas larvas de Chrysauginae, parasitando insetos, inclusive larvas de outros lepidópteros, principalmente *Automeris* Hübner (Saturniidae). Referências: Costa Lima (1949), Munroe & Solis (1998), Gallo *et al.* (2002) e Solis (2007).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de Costa Lima 1949 e de Munroe & Solis 1998)

1. Asa posterior com CuA pectinada na face superior **2**
— Asa posterior com CuA não pectinada na face superior **4**

2(1). Asa anterior com R_5 ..... **3**
— Asa anterior sem R_5 (Fig. 33.87) ..... **Phycitinae**

3(2). Asa anterior com dobras costais e/ou câmara de ressonância (Fig. 33.88) ..... **Chrysauginae**
— Asa anterior sem dobras costais e/ou câmara de ressonância .... **Galleriinae**

4(1). Terceiro palpômero labial pontiagudo distalmente. Asa anterior com tufo de escamas eretas na célula discal .... **Epipaschiinae**
— Terceiro palpômero labial obtuso distalmente. Asa anterior sem tufo de escamas na célula discal ..... **Pyralinae**

SESIOIDEA. A relação de parentesco entre as famílias de Sesioidea está bem estabelecida. Brachodidae é grupo-irmão do clado formado por Sesiidae e Castniidae, o qual, por sua vez, pode ser caracterizado pela antena dilatada na porção distal, com inúmeras cerdas piliformes no ápice. Larvas de Sesiidae e Castniidae são endofíticas, enquanto as de alguns Brachodidae se alimentam exclusivamente na superfície externa das folhas.

1. Asa anterior estreita e longa (Fig. 33.90), porém não lanceolada, de aspecto característico (miméticas a vespas); não raro com áreas relativamente extensas, desprovidas de escamas (áreas hialinas). Com um sistema único de acoplamento das asas (Fig. 33.34), auxiliado pela presença de frênulo e retináculo ..... **Sesiidae**
— Forma da asa diferente. Asas anterior e posterior acopladas exclusivamente por meio de frênulo e retináculo. Não miméticas a vespas **2**

2(1). Antena filiforme ou clavada. Asas anterior e posterior bem desenvolvidas e coloridas ..... **Castniidae**
— Antena filiforme, porém não dilatada no ápice. Asas anterior e posterior com padrão de coloração típico de mariposa (escuras) ..... **Brachodidae**

Brachodidae. Tem cerca de 100 espécies, a maioria do Velho Mundo, principalmente da região Indo-australiana. Somente 14 estão registradas para a região Neotropical. A classificação atual reconhece as subfamílias Brachodinae e Phycodinae, ambas representadas no Brasil: a primeira, por *Callatolmis* Butler,

Sagalassa Walker (Fig. 33.201) e *Polyphlebia* Felder; a segunda, por *Hoplophractis* Meyrick. Os adultos são pequenos ou de tamanho médio, com envergadura alar entre 8 e 42 mm; em geral, voam no período diurno e raramente são atraídos à luz em coletas noturnas. Larvas de algumas espécies atacam raízes de gramíneas, construindo túneis de seda no solo; outras são brocas em troncos e galhos de palmeiras, às vezes, acarretando sérios danos econômicos aos plantios; há também as que se alimentam externamente e as que são enroladoras de folhas. Outras plantas hospedeiras incluem espécies de Bromeliaceae, Melastomataceae e Moraceae. Referências: Heppner (1995), Heppner & Duckworth (1981) e Edwards *et al*. (1998).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de Heppner & Duckworth 1981)

1. Escamas do palpo labial e do tórax não diferindo em tamanho das demais escamas do corpo .... **Brachodinae**

— Escamas do palpo labial e tórax distintamente maiores que as demais escamas do corpo ..... **Phycodinae**

Castniidae. Tem pouco mais de 150 espécies, distribuídas em Castniinae e Tascininae. Castniinae está dividida em Castniini e Gazerini, com 84 espécies desde o México até o Chile e Argentina, além de Synemonini, endêmica da Austrália, com 43 espécies em um gênero, *Synemon* Doubleday. Em Tascininae, são conhecidas três espécies, todas em *Tascina* Westwood, com distribuição geográfica restrita à região Oriental. As espécies neotropicais de Castniinae têm hábitos diurnos, com atividades nos períodos mais quentes do dia, geralmente entre 10 e 14 horas. A principal característica é a antena clavada, geralmente estendida formando um apículo (Fig. 33.202). A maioria das espécies possui coloração críptica ou padrão disruptivo na asa anterior, enquanto a posterior é caracteristicamente colorida. Em geral, têm escamas iridescentes em diferentes regiões do corpo. Larvas são brocadoras de troncos e raízes, e forrageiam quase que exclusivamente sobre monocotiledôneas. Algumas espécies são economicamente importantes por serem pragas em cultivos de cana-de-açúcar, bananas, bromélias, palmeiras e orquídeas. Referência: Miller (1995).

Sesiidae. Com cerca de 1.400 espécies em 149 gêneros, Sesiidae está dividida em duas subfamílias, Tinthiinae e Sesiinae. Mariposas de pequeno a médio porte, com envergadura alar entre 15 e 50 mm. Distribuídas mundialmente, em geral com hábitos diurnos. A semelhança com vespas e abelhas (Fig. 33.203) é um dos exemplos clássicos de mimetismo batesiano. Adultos são visitantes florais de várias famílias, porém poucos costumam ser facilmente observados na natureza; alguns voam muito rápido e nas horas mais quentes do dia. A fauna brasileira está representada por aproximadamente 150 espécies, a maioria em Sesiinae. Referências: Naumann (1971), Edwards *et al*. (1998) e Pühringer & Kallies (2004).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil

1. Quetosema presente ..... **Sesiinae**

— Quetosema ausente ..... **Tinthiinae**

THYRIDOIDEA

Thyrididae. Tem cerca de 760 espécies descritas, cosmopolita, mais bem representada nas regiões tropicais e subtropicais. Suas autapomorfias são a margem látero-ventral do primeiro tergito abdominal com lóbulos pós-espiraculares bem desenvolvidos nos adultos, pernas medianas, quando em repouso, não tocando o substrato e asa posterior com CuP fracamente desenvolvida. Além desses caracteres, as larvas possuem duas cerdas do grupo lateral (L1 e L2) nos segmentos meso e metatorácico– e não três cerdas– como nos demais lepidópteros. São mariposas de pequeno a grande porte, com envergadura alar entre 14 e 70 mm (Fig. 33.204). Asas anterior e posterior com diferentes formatos e padrões de coloração, variando do castanho ao castanho-avermelhado, geralmente com máculas hialinas. Às vezes, assemelham-se a esfingídeos, geometrídeos e licenídeos. Asa posterior geralmente frenada, com duas ou três cerdas frenulares nas fêmeas; em algumas espécies, ângulo umeral desenvolvido e frênulo ausente, como em *Belonoptera patercula* (Guenée) e *Draconia fenestratalis* Costa Lima. A família está dividida em Striglininae, Thyridinae, Siculodinae e Charideinae, todas com representantes na fauna brasileira, exceto a última, endêmica da região Afrotropical. Tiridídeos são pouco abundantes na natureza e raros nas coleções científicas. Costumam ser distinguidos dos piraloides pela ausência de escamas na base da probóscide e de órgãos timpânicos abdominais. No Brasil, há espécies economicamente importantes sob o ponto de vista agrícola, como é o caso de *Siculodes falcata* Felder & Rogenhöfer (Siculodinae), cujas larvas são pragas da goiabeira no Estado da Paraíba. Poucas espécies brasileiras têm os imaturos conhecidos e descritos na literatura. Estudos disponíveis tratam quase que exclusivamente das espécies com alguma importância para a agricultura, como a praga do sapoti, *Banisia myrsusalis* (Walker) (Striglininae), para cujos imaturos (ovos e larvas) ainda faltam informações morfológicas mais detalhadas. Os ovos são ovais, com eixo micropilar perpendicular ao substrato e exocório estriado. Podem ser brocas de caules e ramos, às vezes induzindo o desenvolvimento de galhas; outras se alimentam dentro de abrigos formados pela união das bordas de duas ou mais folhas de sua planta hospedeira; utilizam principalmente Euphorbiaceae, Leguminosae, Sapotaceae, Myrtaceae, Dipterocarpaceae, Capparidaceae e Combretaceae. A pupa é do tipo adéctica e obtecta, sem espinhos dorsais, protegida em um casulo distinto, confeccionado com fios de seda produzidos pela larva. Thyrididae possui características morfológicas e comportamentais que lhe confere semelhanças muito precisas com folhas mortas, garantindo proteção contra predadores e adaptação a ecossistemas de florestas. Referências: Whalley (1971, 1976) e Dugdale *et al*. (1998).

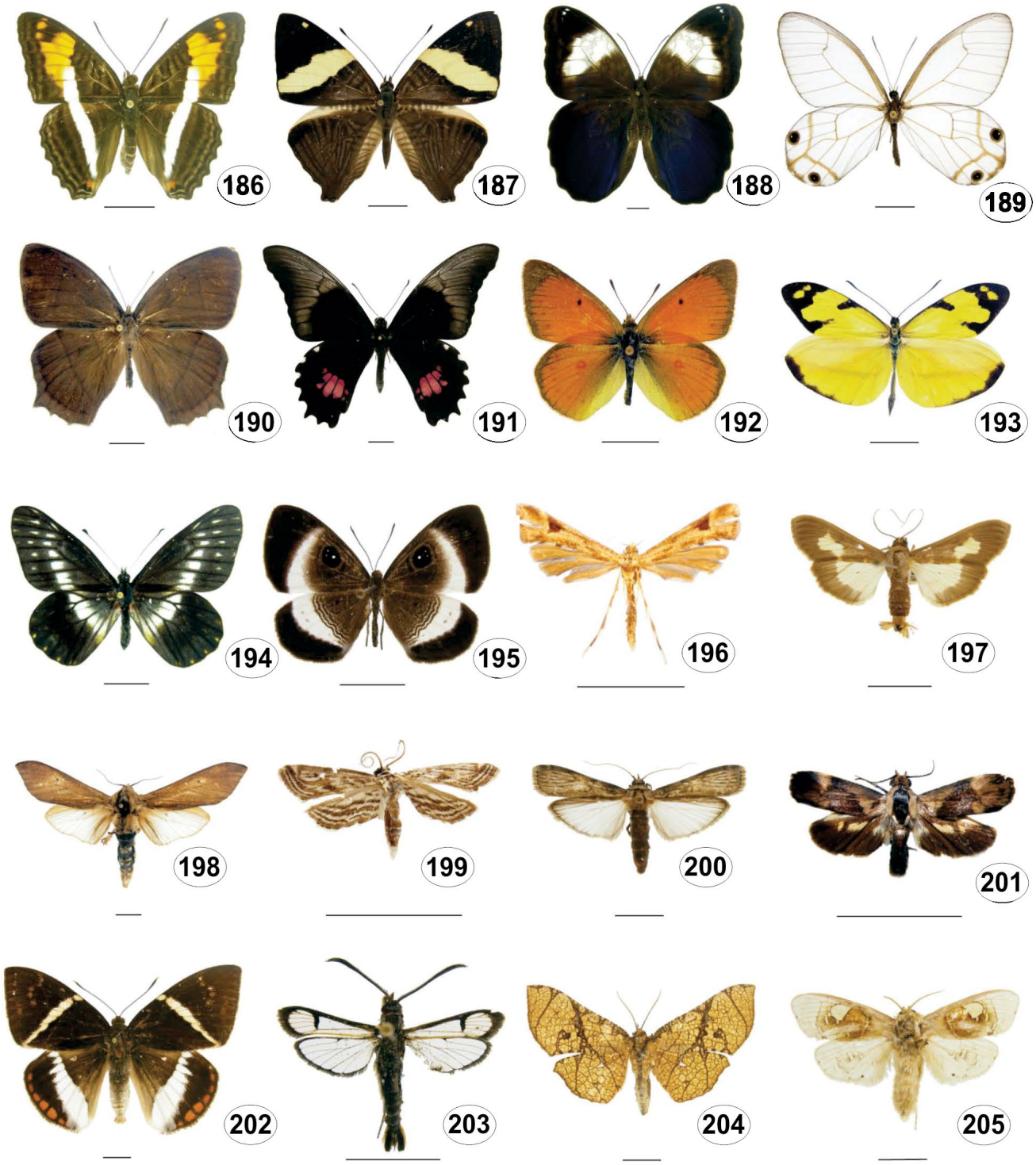
Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de Whalley 1971)

1. Asa posterior com áreas translúcidas desenvolvidas. Geralmente mariposas de corpo robusto ..... **Thyridinae**

— Asa posterior sem áreas translúcidas **2**

2(1) Tarsômeros sem espinhos. Asa posterior com $Sc+R_1$ e Rs livres (Fig. 33.91) ..... **Siculodinae**

— Tarsômeros com um par de espinhos apicais ou com mais de uma fileira de espinhos. $Sc+R_1$ e Rs anastomosadas por curta distância ..... **Striglininae**



Figuras 33.186–205. Adultos, vista dorsal. **186–190**, Nymphalidae; **186**, Limenitidinae, *Adelpha malea* (C.Felder & R.Felder); **187**, Nymphalinae, *Colobura dirce* (Linnaeus);**188**, Satyrinae, *Caligo martia* (Godart); **189**, Satyrinae, *Haetera piera* (Linnaeus); **190**, Satyrinae, *Taygetis virgilia* (Cramer); **191**, Papilionidae, *Heraclides anchisiades* (Esper); **192–194**, Pieridae; **192**, Coliadinae, *Colias lesbia* (Fabricius); **193**, Pieridae (Dismorphiinae) *Enantia clarissa* (Weymer); **194**, Pierinae, *Catasticta bithys* (Hübner). **195**; Riodinidae, *Mesosemia judicialis* Butler; **196**, Pterophoridae, *Platyptilia* Hübner; **197–200**, Crambidae; **197**, Pyraustinae, *Diaphania nitidalis* (Cramer); **198**, Crambinae, *Myelobia smerintha* (Hübner); **199**, Acentropinae, *Parapoynx restingalis* Silva & Nessimian; **200**, Pyralidae (Phycitinae) *Hypsipyla grandella* (Zeller); **201**, Brachodidae, *Sagalassa* Walker.; **202**, Castniidae, *Telchin licus* Drury; **203**, Sesiidae, *Carmenta* Edwards ; **204**, Thyrididae, *Rhodoneura lunula* (R. Felder & Rogenhofer); **205**, Psychidae (Arrhenophaninae), *Arrhenophanes perspicilla* (Stoll).

TISCHERIOIDEA

Tischeriidae. É a única família incluída e compreende somente *Tischeria* Zeller. Ocorre predominantemente na região Holártica, com mais da metade de suas espécies restrita à América do Norte; os demais registros de ocorrência incluem as regiões Neotropical, Afrotropical e Oriental. Até o momento, são conhecidas apenas duas espécies com ocorrência no Brasil. Compreende espécies com asa anterior lanceolada e pontiaguda (Fig. 33.96), geralmente esbranquiçada, amarelada ou escura, com envergadura entre 2 e 11 mm. Asa posterior relativamente mais estreita, com venação reduzida e desprovida de célula discal. Larvas são minadoras. Algumas espécies constroem um tipo de ninho circular, com fios de seda, onde ficam abrigadas quando perturbadas ou quando não estão se alimentando, não raro dando um aspecto empolado à parte lesada da folha. As principais plantas hospedeiras incluem algumas espécies de Asteraceae, Combretaceae, Ericaceae, Fagaceae, Malvaceae, Rhamnaceae, Rosaceae, Sterculiaceae e Tiliaceae. Nenhum dano economicamente importante tem sido atribuído às espécies brasileiras. Referências: Davis (1998) e Diškus & Puplesis (2003).

TINEOIDEA. Constantemente citada com uma das linhagens mais basais de Ditrysia, Tineoidea tem sido recuperada como parafilética nos mais recentes estudos filogenéticos (Mutanen *et al*. 2010; Regier *et al*. 2013), embora ainda mantida no aguardo de novas evidências. Atualmente, os Tineidae incluem Acrolophinae, representada principalmente pelo gênero *Acrolophus* Poey, com 225 espécies no Novo Mundo. Similarmente, em Arrhenophaninae as espécies do gênero *Arrhenophanes* Walsingham são atualmente classificadas em Psychidae, ao invés de família própria. Os Tineoidea podem ser distinguidos dos demais grupos de Lepidoptera pelas escamas eriçadas na fronte e na lateral externa do palpo labial, pela gálea distintamente curta e desconectada e pelas características do segundo esterno abdominal (Figs 33. 45,46).

1. Mariposas diminutas (< 20 mm de envergadura); terceiro artículo do palpo labial espatulado; sutura transfrontal da cabeça em formato de "V" invertido .... **Dryadaulidae**

— Mariposas de tamanhos variados; terceiro artículo do palpo labial cilíndrico ou cônico; sutura transfrontal da cabeça nunca em formato de "V" invertido **2**

2(1). Asa anterior com todos os ramos da Radial terminando antes ou no ápice (Fig. 33.94), com raras exceções; antena filiforme; palpo maxilar em geral com cinco palpômeros ..... **Tineidae** (em parte)

— Asa anterior com pelo menos um ramo da Radial terminando na margem externa (Fig. 33.95); antena bipectinada; palpo maxilar geralmente com quatro palpômeros **3**

3(2). Antena com pécten; palpo maxilar com três a cinco palpômeros ..... **Eriocottidae**

— Antena sem pécten; palpo maxilar ausente ou diminuto, com até três palpômeros **4**

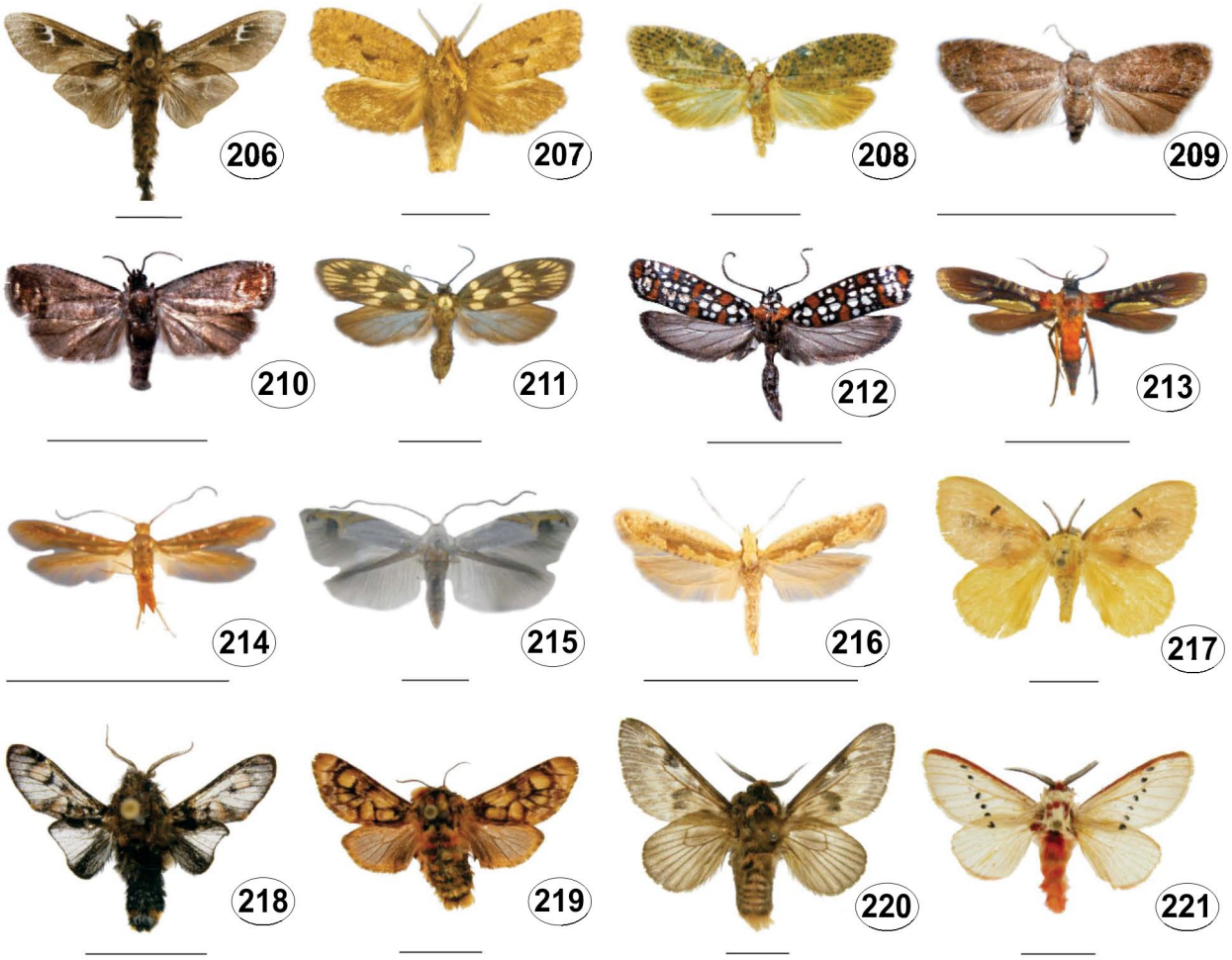
4(3). Asa anterior com todos os ramos da Radial livres (não pedunculadas) (Fig. 33.95) .... **Tineidae** (Acrolophinae)

— Asa anterior com pelo menos dois ramos da Radial pedunculados (Figs 33.92,93) .... **Psychidae** (incluindo Arrhenophaninae)

Dryadaulidae. Antes considerada subfamília de Tineidae, o clado é caracterizado por muitas autapomorfias, dentre as quais destacamos: sutura transfrontal da cabeça refletida dorsalmente, forma de "Y invertido"; palpo labial espatulado, sem cerdas apicais; veia Sc da asa anterior deslocada anteriormente; asa posteror com veias M3 e 3A ausentes; segmentação abdominal muito reduzida, e genitália masculina assimétrica (Davis & Robinson 1998). São pequenas mariposas (7-13mm de envergadura) de cabeça revestida por densa camada de escamas piliformes, asas delicadas e oblongas. Pouco se sabe sobre seu comportamento larval, embora infere-se que sejam detritívoros, fungívoros ou liquenívoros como parte dos Tineoidea (Regier *et al*. 2015). No mundo são estimadas cerca de 50 espécies, dentre as quais *Dryadaula discatella* (Walker) é registrada para o Brasil (Yang & Li 2021). Outras cinco espécies são registradas para a Guiana e podem, possivelmente, ser registradas futuramente no Brasil.

Eriocottidae. Esta família inclui cerca de 70 espécies em Eriocottinae e Compsocteninae. Eriocottinae é encontrada mais comumente no Velho Mundo, no sudeste da região Paleártica, Espanha e norte da África, até a Austrália, com um gênero, *Crepidochares* Meyrick. Há cinco espécies dessa subfamília assinaladas para a América do Sul, sendo *C. subtigrina* Meyrick a espécie-tipo do gênero e a única registrada até o momento para o Brasil. Uma segunda, *C. neblinae* Davis, conhecida apenas da localidade tipo, Cerro de La Neblina, Venezuela, talvez também ocorra no Brasil. Compsocteninae distribui-se do sudeste africano até Taiwan. Imaturos são desconhecidos. Sobre o comportamento dos adultos sabe-se que são atraídos por armadilhas luminosas e que também podem ser coletados durante o dia. Referência: Davis & Robinson (1998).

Psychidae. Constituem 1.246 espécies (van Nieukerken *et al*. 2011). São conhecidos como bicho-do-cesto ou simplesmente bicho-cesto, em alusão às larvas que vivem dentro de cestos, construídos inicialmente com pedaços de folhas e/ou outros tipos de fragmentos. Curiosamente, alguns grupos possuem fêmeas braquípteras ou larviformes, que normalmente nunca deixam o cesto em que se criaram. Machos são sempre alados e, em geral, de coloração escura e corpo robusto, com asa anterior variando de 4 a 28 mm de comprimento. Costa Lima (1945) transcreve com detalhes a biologia de *Oiketicus kirbyi* Guilding (Fig. 33.206), praga do cafeeiro. Outra espécie relativamente comum em nossa fauna é *O. geyeri* Berg, conhecida como bicho-do-cigarro ou bicho-cigarreiro, alusivo ao formato alongado dos cestos onde vivem as larvas e as fêmeas larviformes. Pouca importância econômica tem sido atribuída a essa espécie. *Arrhenophanes perspicilla* (Stoll) (Fig. 33.205) é uma das espécies de Arrhenophaninae mais conhecidas e amplamente distribuídas pela região Neotropical, ocorrendo de Veracruz (México) até Missiones (Argentina) e Rio Grande do Sul, onde também é encontrada *A. volcanica* Walsingham. Aspectos da biologia e dos estágios imaturos de *A. perspicilla* são conhecidos e foram incluídos em estudo taxonômico e cladístico da família. Larvas vivem em fungos de *Polyporus* (Persoon) Gray (Polyporaceae), popularmente conhecidos como orelha-de-pau. Referências: Costa Lima (1945), Davis (1984, 2003, 2006) e Davis & Robinson (1998).



Figuras 33.206–221. Adultos, vista dorsal. **206–207** Psychidae, **206**; Psychidae, *Oiketicus kirbyi* Guilding; **207**, Tineidae (Acrolophinae), *Acrolophus cossoides* Felder & Rogenhofer; **208–210**, Tortricidae; **208**, Tortricinae, *Polythora viridescens* (Meyrick); **209**, Olethreutinae, *Grapholita molesta* (Busck); **210**, Olethreutinae, *Cydia pomonella* (Linnaeus); **211**, Urodidae, *Urodus venatella* Busck; **212**, Attevidae, *Atteva pustulella* (Fabricius); **213**, Glyphipterigidae, *Cotaena mediana* Walker; **214**, Heliodinidae, *Heliodines* Stainton; **215**, Lyonetiidae, *Perileucoptera coffeella* (Guérin-Menéville); **216**, Plutellidae, *Plutella xylostella* (Linnaeus); **217**, Dalceridae, *Dalcerina tijucana* (Schaus); **218**, Limacodidae, *Phobetron hipparchia* (Cramer), macho; **219**, Limacodidae, *Phobetron hipparchia* (Cramer), fêmea; **220**, Megalopygidae (Megalopyginae), *Megalopyge lanata* (Cramer); **221**, Megalopygidae (Trosiinae), *Trosia* Hübner.

Tineidae. A classificação dos Tineidae foi extensamente modificada na última década devido ao acréscimo de evidências moleculares suportando sua origem parafilética. Atualmente, a família inclui Acrolophinae e exclui Meesiidae e Dryadaulidae, recentemente elevados à categoria de famílias (Regier et al. 2015). Em todo o mundo, são conhecidas aproximadamente 2.200 mil espécies, distribuídas em 320 gêneros. Na fauna brasileira, são majoritariamente representados pelos Myrmecozelinae, Scardiinae, Tineinae, Setomorphinae, Hapsiferinae, Hieroxestinae, Erechthiinae e Acrolophinae (Fig. 33.207). São pequenas mariposas que podem ser reconhecidas pela densa camada de escamas pilosas que recobre a fronte (Robinson 2009). Popularmente, são conhecidas como traças-das-roupas ou traças-das-paredes em alusão aos hábitos e hábitats das larvas. Em geral, não são fitófagas, alimentando-se de uma variedade de detritos, líquens e fungos. Quase todas as larvas locomovem-se dentro de um tipo de casulo achatado e fusiforme, dentro do qual se abrigam quando não estão em atividade. Algumas espécies são de considerável importância econômica, principalmente de produtos armazenados, como é o caso de *Phereoeca uterella* (Walsingham), conhecida pelos danos que pode causar em tecidos de origem animal. Entre os Acrolophinae, destaca-se o gênero *Acrolophus*, endêmico do continente americano com 245 espécies descritas. São mariposas pequenas ou de tamanho médio, com corpo robusto, maxilas reduzidas e palpos labiais longos contornando a cabeça (Fig. 33.207). No estágio larval, podem construir túneis subterrâneos, por onde alcançam as raízes de suas plantas hospedeiras, Poaceae. Algumas espécies são coprófagas, alimentando-se, por exemplo, de fezes de tartarugas e roedores. Referências: Davis (1984), Davis & Robinson (1998), Robinson (2009) e Regier et al. (2015).

TORTRICOIDEA

Tortricidae. Constituída pelas subfamílias Tortricinae (Fig. 33.97), Olethreutinae (Fig. 33.209) e Chlidanotinae. Somente Tortricinae (Fig. 33.208) não compreende um grupo natural. Trata-se de uma família homogênea e cosmopolita. Com cerca de 9.200 espécies, das quais aproximadamente 20% na região

Neotropical. Mariposas de pequeno a médio porte, com envergadura alar entre 7 e 35 mm, raramente com mais de 60 mm (Tortricinae: Ceracini, da região Oriental). Diferem dos grupos afins pelo palpo labial porrecto e probóscide desprovida de escamas na base. Para o Brasil, são estimadas cerca de 800 espécies. Muitas são consideradas pragas agrícolas e os danos causados são bem conhecidos, como os de *Grapholita molesta* (Busck) (Olethreutinae) (Fig. 33.209), cujas larvas se alimentam das folhas e do fruto do pessegueiro; *Cydia pomonella* (Linnaeus) (Olethreutinae) (Fig. 33.210), principal praga da macieira; e *Ecdytolopha aurantiana* (Lima) (Olethreutinae), cujas larvas atacam frutos da laranjeira e de outras Rutaceae. Algumas espécies também são pragas florestais e de plantas ornamentais. Referências: Horak (1998) e Brown (2005).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil (modificada de Horak 1998)

1. Flagelômeros geralmente com duas fileiras anelares de escamas; se houver apenas uma fileira de escamas, flagelômeros distintamente cerdosos. Pécten cubital da asa posterior ausente (excepcionalmente presente) **2**

— Flagelômeros com uma fileira anelar de escamas e cílios (= cerdas sensoriais) muito curtos. Pécten cubital quase sempre presente ..... **Olethreutinae**

2(1). Genitália masculina com valva invaginada dorso-longitudinalmente ..... **Chlidanotinae**

— Genitália masculina com valva não invaginada dorso-longitudinalmente ..... **Tortricinae**

URODOIDEA

Urodidae. Dos três gêneros atualmente reconhecidos para esta família, *Urodus* Herrich-Schäffer e *Spiladarcha* Meyrick são os que estão mais amplamente distribuídos pelo Novo Mundo; *Wockia* Heinemann tem distribuição geográfica disjunta, com uma espécie conhecida para a América do Sul, *W. pelotas* Heppner, descrita a partir de uma fêmea coletada em Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil. Tem pouco mais de 60 espécies, das quais 20 ocorrem no Brasil. São microlepidópteros em geral acinzentados ou castanhos, com reflexos azulados ou violáceos, pequenos ou de porte médio, com envergadura alar variando de 11 a 37 mm (Figs 33.98, 211). No Brasil, está representada por *Urodus* Herrich-Schäffer e *Wockia* Heinemann; até o momento, nenhuma espécie é tida como praga de plantas cultivadas e somente duas espécies do Velho Mundo tiveram suas larvas descritas. A pupa tem poucos espinhos. Não há dados disponíveis sobre a biologia das espécies brasileiras. Referência: Dugdale *et al*. (1998).

YPONOMEUTOIDEA. Formam um grupo bastante heterogêneo de mariposas, com hábitos diversificados de imaturos e adultos. Duas sinapomorfias foram propostas para suportar a monofilia dos Yponomeutoidea, embora ambas apresentem reversões em clados importantes. A primeira refere-se à presença de lobos pleurais no segmento abdominal VIII dos machos, sendo estes perdidos independentemente em Glyphipterigidae e Bedelliidae. A segunda é a presença de uma costa transversal, localizada logo atrás da margem anterior do primeiro esterno II. Esta estrutura não é encontrada em uma linhagem de Ypsolophidae e em alguns Lyonetiidae. Uma recente filogenia rearranja o grupo em 10 famílias, dentre as quais cinco com ocorrência para o Brasil. Estudos biogeográficos da superfamília ainda carecem de melhor representatividade de seus representantes Neotropicais. Chave para famílias modificada de Dugdale *et al*. (1998).

1. Ocelos presentes, às vezes rudimentar; neste caso, palpo maxilar com três ou quatro artículos voltados para frente **2**

— Ocelos ausentes **4**

2(1). Palpo labial com padrão aternado de bandas claras e escuras. Laterais da genitália masculina não encobertas por lobos pleurais membranosos; asa anterior frequentemente com máculas metálicas ..... **Glyphipterigidae**

— Palpo labial sem o padrão alternado de bandas claras e escuras. Laterais da genitália masculina largamente encobertas por lobos pleurais membranosos. Asa anterior na maioria das espécies sem máculas metálicas **3**

3(2). Asa posterior com CuP vestigial; asa anterior geralmente com máculas metálicas (Fig. 33.101)..... **Heliodinidae**

— Asa posterior com CuP vestigial; margem anal da asa anterior dos machos com uma faixa castanho clara de bordas sinuosas (Fig. 33.103) ..... **Plutellidae**

4(2). Escamas do escapo cobrindo parcialmente o olho composto; asas posteriores lanceoladas com franjas longas; esporões metatibiais desenvolvidos; mariposas diminutas, geralmente com manchas metálicas no ápice da asa anterior (Fig. 33.102) ..... **Lyonetiidae**

— Escamas do escapo normais; asas posteriores largas de franjas ausentes ou diminutas; esporões metatibiais ausentes; mariposas de pequeno a médio porte, algumas com cores vistosas nas asas anteriores..... **Attevidae**

Attevidae. Com distribuição pantropical, compreende um pouco mais de 50 espécies combinadas a um gênero, *Atteva*. No Brasil, apenas quatro espécies foram registradas até o momento. Em geral são mariposas de pequeno a médio porte, entre 20–35mm de envergadura alar. Asas anteriores alongadas, margem externa truncada (Fig. 33.99), geralmente com máculas de cores vistosas. Asas posteriores largas, brancas ou pardas. *Atteva pustulella* (Fabricius) (Fig. 33.212) é a espécie mais comum no Brasil, distribuída desde o Panamá até a Argentina. As larvas vivem sob a superfície externa de suas plantas hospedeiras, não raro, protegidas em abrigos construídos com folhas do próprio alimento. As espécies brasileiras são conhecidas por se alimentarem de Simaroubaceae, Lauraceae e Meliaceae. Referência: Dugdale *et al*. (1998), Becker (2009); e Sohn *et al*. (2013).

Glyphipterigidae. Atualmente, a família inclui Acrolepiinae, Orthoteliinae e Glyphipteriginae, somando mais de 450 espécies. No Brasil são registradas apenas duas espécies de Acrolepiinae e 25 em Glyphipteriginae. As duas subfamílias diferem quanto aos hábitos diurnos e noturnos, respectivamente. São mariposas de pequeno porte, entre 4,5 e 30mm, não raro com máculas metálicas nas asas anteriores (Fig. 33.213). Asas anteriores e posteriores podem apresentar veias reduzidas ou anastomosadas (Fig. 33.100). As larvas de Acrolepiinae neotropicais são minadoras de folhas de Asteraceae, Convolvulaceae e Solanaceae. A pupa é permanece fora da folha e pode apresentar casulos em forma de renda. Já dentre os Glyphipteriginae, as larvas podem ser brocas de sementes ou galhos, ou vivem dentro das axilas foliares; poucas são minadoras. Alimentam-se principalmente de monocotiledôneas como Juncaceae e Cyperaceae; outros registros de plantas hospedeiras incluem representantes de Poa-

ceae, Araceae, Piperaceae, Urticaceae e Crassulaceae. Empupam em suas próprias galerias. No Brasil, até o momento, nenhuma espécie com importância econômica foi registrada. Referências: Gaedike (1984), Kyrki (1984), Dugdale *et al*. (1998), Becker (2000) e Moreira *et al*. (2019).

Heliodinidae. Formam uma família relativamente pequena de microlepidópteros, com pouco mais de 50 espécies descritas. A maioria delas encontra-se na região Neotropical, embora o Brasil tenha registro de apenas três até o momento: *Copocentra porphyropis* Meyrick, *C. saltatoria* Meyrick e *Ecrectica fasciata* Walker. Estima-se ainda um número significativo de táxons ainda não descritos. Os adultos (Fig. 33.214) forrageiam em flores ao longo do dia e são pouco atraídos à luz; suas atividades normalmente se restringem aos ambientes próximos às fontes de alimento. Se as flores não são inspecionadas com cuidado, passam despercebidos devido ao tamanho, que varia de 7 a 15 mm de comprimento. Muitas espécies são minadoras de folhas no estágio larval, algumas vivem como brocas em galhos e frutos, outras vivem em comunidades exofíticas; alimentam-se de dicotiledôneas pertencentes a Chenopodiaceae, Nytaginaceae, Araliaceae, Onagraceae e Aizoaceae. Referências: Kyrki (1984), Dugdale *et al*. (1998) e Hsu & Powell (2005).

Lyonetiidae. Possui pouco mais de 200 espécies descritas ao redor do mundo, classificadas em duas subfamílias: Lyonetiinae e Cemiostominae. No entanto, apenas *Perileucoptera coffeella* (Guérin-Menéville) (Cemiostominae) (Fig. 33.215) foi registrada até o momento para o Brasil. Outros gêneros como *Hapalothyma* Meyrick e *Thomictis* Meyrick, ocorrem em países fronteiriços. São pequenas mariposas, raramente excedendo 3 cm de envergadura alar; a maioria das espécies tem coloração clara e máculas metálicas nas asas. Em geral, têm hábitos noturnos; durante o dia, podem ser encontrados na superfície abaxial das folhas, onde normalmente as fêmeas realizam suas posturas, que podem ser externas, típicas de Cemiostominae, ou internas, típicas de Lyonetiinae. *Perileucoptera coffeella*, popularmente conhecida como bicho-mineiro, é a principal praga do cafeeiro. Essa espécie é originária do continente africano, mas com a extensão das plantações de café, se espalhou rapidamente pelo mundo. No Brasil, os danos causados pelas larvas começaram a ser constatados a partir de 1850. Nas espécies cujas posturas são externas, como é o caso de *P. coffeella*, as larvas, ao emergirem, passam diretamente do ovo para o parênquima foliar, alimentando-se do tecido existente entre as duas epidermes. Outras espécies e gêneros do grupo produzem danos aos cultivos de maçã ou outros frutos de Rosaceae. As larvas geralmente são minadoras de folhas, alimentando-se principalmente de dicotiledôneas como Betulaceae, Fabaceae e Rosaceae, além de monocotiledôneas como Liliaceae. Referências: Dugdale *et al*. (1998) e Sohn *et al*. (2013).

Plutellidae. A família é pouco representada no Novo Mundo. A maioria das espécies neotropicais encontra-se registrada para Argentina e Chile. *Plutella xylostella* (Linnaeus) (Fig. 33.216), a traça-das-crucíferas, é o único registro da família no Brasil. Originária do Mediterrâneo, centro de diversidade das brássicas, espalhou-se rapidamente pelo mundo. Alimenta-se da parte externa ou interna das folhas, inutilizando-as para o consumo. Algumas das dificuldades observadas no seu controle devem-se ao fato das áreas de cultivo coexistirem durante o ano todo, com plantas de diferentes idades, proporcionando à praga quantidade abundante e contínua de alimento. Além disso, devido a seu hábito alimentar, a fase larval na maioria das vezes encontra-se protegida no interior da folha. Os plutelídeos alimentam-se também de outros grupos vegetais, como Caprifoliaceae, Celastraceae, Fagaceae, Juglandaceae, Oleaceae, Rutaceae e Ulmaceae. Referências: Kyrki (1984), Heppner (1984) e Dugdale *et al*. (1998).

ZYGAENOIDEA. Tanto a monofilia de Zygaenoidea quanto as relações filogenéticas entre suas famílias são ainda bastante controversas na literatura (Epstein 1996; Epstein *et al.* 1998). No Brasil o grupo é representado pelas famílias Dalceridae, Epipyropidae, Lacturidae, Limacodidae, Megalopygidae e Zygaenidae. Formam em geral mariposas de pequeno a médio porte, de coloração variável, e grande variação na presenta e desenvolvimento da gálea, ocelos e quetosema. Alguns grupos, como Megalopygidae e Limacodidae apresentam larvas de importância médica.

1. Ocelo presente ..... **Zygaenidae**
— Ocelo ausente **2**

2(1). Quetosema presente **3**
— Quetosema ausente **5**

3(2). Asa anterior com R_2, R_3, R_4 e R_5 com pedúnculo único partindo da célula discal (Fig. 33.105) ..... **Megalopygidae**
— Outra configuração **4**

4(3). Asa anterior ovalada, ápice arredondado ..... **Lacturidae**
— Asa anterior triangular, ápice oblíquo ..... **Aididae**

5(2). R_2+R_3 e R_4+R_5 pedunculadas ou fusionadas (Fig. 33.104) ..... **Dalceridae**
— R_2 e R_3 independentes (não pedunculadas) **6**

6(5). Asa anterior com todos os ramos da R livres, sem pedúnculo, quando pedunculadas, sempre a partir da extremidade distal da célula discal. M não bifurcada no interior da célula discal ..... **Epipyropidae**
— Asa anterior raramente com todos os ramos de R livres, ramificando-se além da extremidade distal da célula discal. Veia M não raro bifurcando-se distalmente no interior da célula discal ..... **Limacodidae**

Aididae. Com base em caracteres morfológicos, está filogeneticamente próxima do clado formado por Limacodidae e Dalceridae, porém se mantém como família independente. Composta por *Aidos* Hübner e *Brachycodilla* Dyar, contém as seguintes espécies: *A. amanda* (Stoll), *Aidos alencari* (Lourido), *A. perfusa* (Schaus), *A. yamouna* (Dognin), *B. admirabilis* (Schaus), *B. carmen* (Schaus) e *B. osorius* (Herrich-Schäffer). Destas, somente *Aidos yamouna* e *Aidos perfusa* ainda não possuem registros para o Brasil. São mariposas de corpo robusto, quase sempre com asa anterior acinzentada, contrastando com a posterior, avermelhada. Suas larvas são urticantes, como as de Megalopygidae. Apenas *Aidos amanda* e *Aidos alencari* possuem imaturos e biologia conhecidos. As larvas têm verrucas abdominais carregando cerdas urticantes dorsais e subdorsais. Como plantas hospedeiras, são citadas Annonaceae, Fabaceae e Rubiaceae. Referências: Epstein (1996), Epstein *et al*. (1998), Specht *et al*. (2008) e Lourido (2021).

Dalceridae. Com 11 gêneros predominantemente neotropicais, somente *Dalcerides ingenita* (Edwards) chega ao sul dos Estados Unidos. Fazem parte de um mesmo clado, com base na morfologia da pupa, com Limacodidae, Megalopygidae e Epipyropidae. Posteriormente tiveram indicação de relação de parentesco com Limacodidae com base em caracteres de larvas e de adultos (Figs 33.104,217). Larvas de Dalceridae locomovem-se muito lentamente, como as de Limacodidae e de alguns Megalopygidae, diferindo pela presença de tubérculos cônicos gelatinosos, parcialmente translúcidos, distribuídos pelo corpo (exceto na superfície ventral), os quais provavelmente servem de proteção contra seus predadores. Devido a essa característica, são vulgarmente conhecidas como lagarta-gelatina, lagarta-gelatinosa ou lagarta-de-vidro. O voo dos dalcerídeos é descrito como errático e ondulante. São principalmente noturnos e ocasionalmente atraídos à luz. Não se alimentam na fase adulta; em repouso, os dois pares de asas dobram-se sobre o abdômen como um telhado; as pernas anteriores e medianas mantêm-se estendidas lateralmente e as antenas para cima. Mais de 20 famílias de plantas hospedeiras já foram associadas a esses lepidópteros que, mesmo sendo generalistas, causam danos leves a plantios economicamente importantes. Para o Brasil, estão registrados três gêneros e seis espécies com algum dano econômico: *Acraga fiava* (Walker), em goiabeira, *A. elinda* (Druce), em goiabeira e roseira, *A. moorei* Dyar e *Dalcera abrasa* (Herrich-Schäffer), em plantios de café, *A. citrinopsis* (Dyar), em mamoneira, e *Dalcerina tijucana* (Schaus), em laranjeira. Larvas empupam dentro de um casulo resistente e oval. Referências: Miller (1994) e Epstein (1996), Epstein *et al*. (1998)

Epipyropidae. No estágio larval, são ectoparasitas de hemípteros Cicadomorpha (Cicadellidae e Cicadidae) e Fulgoromorpha (Fulgoroidea). Não se conhece outra família de Lepidoptera, exceto Cyclotornidae (Zygaenoidea), endêmica da Austrália, com hábitos larvais tão distintos. As larvas assemelham-se às de Limacodidae e Megalopygidae pela cápsula cefálica pouco desenvolvida e pelo corpo robusto, com pernas abdominais praticamente ausentes. Os adultos são pequenos e de coloração escura. Embora constituam um grupo cosmopolita, estão mais bem representados na região Oriental. O posicionamento taxonômico da família sempre foi controverso, em parte devido à venação alar pouco informativa, ausência de peças bucais nos adultos e genitália masculina pouco desenvolvida. Atualmente são conhecidas cerca de 40 espécies, porém somente *Protacraga micans* Hopp foi descrita para o Brasil. Estima-se que a fauna brasileira compreenda dez espécies, o mesmo número atualmente assinalado para a região Neotropical. Fêmeas adultas fazem posturas em massa nas plantas em que são encontrados os hospedeiros das larvas. As larvas de primeiro ínstar são as que procuram ativamente pelos seus hospedeiros. Após esse encontro, tornam-se sésseis, permanecendo no mesmo hospedeiro até o último ínstar. Em geral, alimentam-se exclusivamente da hemolinfa dos hospedeiros por meio das mandíbulas modificadas, que se assemelham a estiletes; às vezes, as larvas passam para o interior dos hospedeiros e consomem todos seus órgãos, levando-os à morte. Adultos têm voo rápido e errático, com frequência sendo atraídos à luz nas primeiras horas do período noturno. Referência: Epstein *et al*. (1998).

Lacturidae. Cosmopolita, com maior diversidade concentrada nos trópicos. São mariposas pouco estudadas, aparentemente noturnas, mas com cores vistosas. Pelo pequeno porte e formato das asas, foram anteriormente incluídos em Yponomeutoidea. No entanto, caracteres como a presença de antenas filiformes, de uma veia corda na asa anterior, e a aparência de "lesmas" de suas larvas, seguramente suportam a família dentre os Zygaenoidea. Apenas um gênero ocorre no Novo Mundo, e uma espécie é registrada no Brasil: *Lactura quadrifrenis* Meyrick. Outras espécies brasileiras aguardam descrição. Larvas de espécies americanas alimentam-se de folhas de *Syderoxylum* (Sapotaceae), podem ter cores chamativas e serem venenosas. As pupas são encontradas dentro de casulos revestidos por uma seda delicada, com uma abertura larga em forma de "boca-de-sapo", similar às de Limacodidae. Referências: Heppner (1984), Epstein *et al.* (1998) e Matson *et al*. (2019).

Limacodidae. Entre as famílias de Zygaenoidea, esta é a que possui o maior número de espécies, agrupadas em duas subfamílias: Chrysopolominae, restrita à região Afrotropical, com 30 espécies; e Limacodinae, cosmopolita, com aproximadamente mil espécies, das quais 304 são do continente americano. A maioria das espécies tem hábito noturno, voo errático e rápido, sendo frequentemente atraídas pela luz; poucas espécies têm hábitos diurnos. Considerando apenas os táxons do continente americano, Dalceridae, Aididae e Megalopygidae são os grupos mais próximos de Limacodidae, compartilhando os seguintes caracteres: adulto desprovido de ocelos; larvas com os esternitos VIII e IX curtos em relação ao tergito abdominal I, placa anal pouco desenvolvida e encoberta por segmento abdominal IX; pupa com olho ornamentado e palpo labial tão largo quanto a tíbia. Limacodídeos têm corpo robusto, de aspecto piloso devido à grande quantidade de escamas longas e finas (cerdas piliformes). Coloração parda e tamanho médio, com envergadura alar entre 15 e 50 mm. Algumas espécies são tipicamente coloridas. O dimorfismo sexual pode ser bastante acentuado, como em *Phobetron hipparchia* (Cramer) (Figs 33.218,219), considerada uma das principais pragas de cajueiro, carvalho, goiabeira, palmeira e roseira. Em geral, pousam de forma característica: o eixo longitudinal do corpo forma um ângulo agudo com o substrato e seu peso é sustentado pelas pernas estendidas e pelas asas comprimidas contra os flancos. Todos os estudos que tratam de Limacodidae salientam a grande diversidade de formas encontradas no estágio larval e os problemas causados pelas espécies urticantes. Entre as espécies cujas larvas não têm ação urticante, como em *Semyra* Hübner, tem sido reportada a secreção de substâncias defensivas pelos poros dorsais. Geralmente polífagas, estão entre as principais pragas de plantas cultivadas, como coqueiro, dendezeiro, bananeiras, chá-preto, café, cacau, arroz e cana-de-açúcar, entre outras de interesse econômico. São relativamente bem conhecidas as biologias das espécies que atacam plantações de bananas e palmeiras. Para algumas espécies que ocorrem no Brasil, também são igualmente conhecidos os predadores (Hemiptera: Pentatomidae) e os parasitoides (Diptera: Tachinidae, Hymenoptera: Braconidae, Ichneumonidae). Ao final do desenvolvimento, as larvas constroem casulos escuros, subesféricos e resistentes, com fios de seda bastante aderidos ao substrato. Algumas espécies, como

Acharia rufescens megasomoides (Walker), possuem casulos envoltos por uma massa difusa de cerdas urticantes. Após a construção do casulo, a larva faz uma incisão circular em uma das extremidades para a saída do adulto que só pode ser vista após a emergência. Referência: Epstein *et al.* (1998).

Megalopygidae. Restrita ao continente americano, primariamente nos trópicos, tem suas espécies agrupadas em Megalopyginae (Fig. 33.220) e Trosiinae (Fig. 33.221), com 68 e 164 espécies, respectivamente. Compreendem mariposas de corpo robusto, geralmente de tamanho médio, com envergadura alar entre 5 e 8 cm, algumas são menores e medem até 2 cm; as de grande porte podem atingir 11 cm de envergadura. Inteiramente esbranquiçadas ou acinzentadas com máculas negras ou pardas, coloridas de róseo ou vermelho, geralmente de aspecto acetinado ou aveludado. Compartilham com a família Aididae o mesonoto escavado ântero-medianamente e a presença de um par de esporões tibiais nas pernas meso e metatorácica. Além disso, as larvas de ambas são urticantes, com estemas distribuídos de forma semelhante. Alguns megalopigídeos são economicamente importantes, como *Megalopyge lanata* (Cramer) (Fig. 33.220), cujas larvas podem causar danos significativos em abieiro, algodoeiro, algodoeiro-bravo, amendoeira-da-praia, assaçú, cajueiro, goiabeira, laranjeira-azeda, laranjeira-doce, mamoneira, pau-santo, pessegueiro, roseira e videira. O ciclo de vida pode ser longo, com uma ou mais gerações por ano. Tem característica pouco comum entre os lepidópteros, que é a troca da planta alimentícia durante o desenvolvimento larval. Larvas possuem corpo revestido por cerdas densas, sendo a maioria das cerdas longas, sedosas e não-urticantes, porém entre elas há cerdas menores, pontiagudas, robustas e inoculadoras de substâncias urticantes, produzidas pelas glândulas de veneno localizadas na base de cada cerda. Praticamente toda a bibliografia de Megalopygidae refere-se à ação urticante de suas larvas, processo denominado erucismo. Larvas são frequentemente parasitadas por inimigos naturais, como moscas Tachinidae, vespas apócritas e nematódeos. Referências: Heppner (1995), Epstein (1996), Epstein *et al*. (1998) e Specht *et al*. (2008).

Chave de identificação para as subfamílias que ocorrem no Brasil

1. Probóscide curta, em geral menor que a largura da cabeça. Asa posterior com $Sc+R_1$ e Rs fundidas pelo menos até metade do comprimento da célula discal ..... **Trosiinae**

— Probóscide ausente. Asa posterior com $Sc+R_1$ e Rs fundidas até a extremidade distal da célula discal (fêmeas) ou livres (machos) (Fig. 33.105) ..... **Megalopyginae**

Zygaenidae. Constituída principalmente de mariposas de hábitos diurnos e coloração aposemática; algumas são capazes de produzir e liberar ácido cianídrico, entre outros compostos impalatáveis, a partir da hidrólise de dois glicosídeos cianogênicos, linamarina e lotoaustralina, sintetizados a partir de valina e isoleucina. Com o sucesso adaptativo dessa defesa química, algumas espécies formam complexos miméticos muito eficientes. Nesse aspecto, Zygaenidae e *Heliconius* Kluk (Nymphalidae: Heliconiinae) são muito semelhantes. Frequentemente são estudadas para elucidar questões sobre mimetismo, especiação e coevolução entre insetos e plantas. A sistemática de Zygaenidae permanece pouco resolvida. Considerada grupo-irmão dos demais Zygaenoidea, compreende as subfamílias Procridinae, Callizygaeninae, Chalcosiinae e Zygaeninae. As espécies brasileiras estão incluídas em Procridinae, a única subfamília de Zygaenidae encontrada em todos os domínios biogeográficos, incluindo Austrália, Tasmânia e regiões temperadas da América do Sul e África. Os adultos são pequenos ou de tamanho médio, com envergadura alar entre 10 e 30 mm. Larvas geralmente de cores vivas (amarelo e preto), com inúmeras verrugas, onde se inserem cerdas curtas. Vivem geralmente em plantas baixas. Referências: Epstein *et al*. (1998) e Niehuis *et al*. (2006).

Agradecimentos. Aos inúmeros colegas brasileiros e estrangeiros que, direta ou indiretamente, contribuíram para o desenvolvimento deste capítulo (disponibilizando referências, dados, espécimes, comentários, correções), em especial a Alfred Moser (São Leopoldo, RS), André V. L. Freitas (UNICAMP), Donald D. Davis (USNM, Washington, DC), Gilson R. Moreira (UFRGS), Manoel M. Dias Filho (UFSCar), Olaf H. H. Mielke (UFPR), Reinhard Gaedike (Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde der BZA, Berlim), Robert K. Robbins (USNM, Washington, DC), Sibyl R. Bucheli (Sam Houston State University, Huntsville, TX) e Vitor O. Becker (Camacã, BA); Simeão S. Moraes (MZUSP), Fernando Maia Silva Dias (UEL), Carolina Cafiso (UFPR) pelo auxílio na confecção de alguns dos desenhos e fotos que ilustram o presente trabalho. Marcelo Duarte agradece à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo auxílio concedido (proc. no. 02/13898-0), no âmbito do Projeto de Jovem Pesquisador e à Pró-Reitoria de Pesquisa da Universidade de São Paulo, pelos auxílios complementares (Projeto 1).

Referências Bibliográficas

Ackery, P.R.; R. De Jong & R.I. Vane-Wright 1998. The butterflies: Hedyloidea, Hesperioidea and Papilionoidea, pp. 263–300. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography.** Vol.1. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Amorim, D.S. 2002. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. Ribeirão Preto, Holos Editora. 154 pp.

Bazinet, A.L.; K.T. Mitter; D. Davis; E.J. Van Nieukerken; M.P. Cummings; C. Mitter 2017. Phylotranscriptomics resolves ancient divergences in the Lepidoptera. **Systematic Entomology** 42: 305-316.

Beaulieu, J.M.; B.C. O'Meara; P. Crane; M.J. Donoghue 2015. Heterogeneous rates of molecular evolution and diversification could explain the Triassic age estimate for angiosperms. **Systematic Biology** 4:869–878.

Becker, V.O. 2000. Microlepidoptera, pp. 453–468. *In*: J. Llorente-Bousquets; E.G. Soriano & N. Papavero (eds). **Biodiversidad, taxonomia y biogeografia de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento**. Vol. 2. México, D.F., Universidad Nacional Autônoma de México, 676 pp.

Becker, V.O. 2009. A review of the New World *Atteva* Walker moths (Yponomeutidae, Attevinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 53: 349–355.

Becker, V.O. 2014. Checklist of the New World Notodontidae (Lepidoptera: Noctuoidea). **Lepidoptera Novae** 7: 1–40.

Becker, V.O. & D. Adamski 2014. Three new cecidogenous *Palaeomystella* Fletcher (Lepidoptera, Coleophoridae, Momphinae) associated with Melastomataceae in Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 52: 647–657.

Bondar, G. 1940. Notas entomologicas da Bahia. **Revista de Entomologia** 11: 199–214.

Braby, M.F.; R. Vila. & N.E. Pierce 2006. Molecular phylogeny and systematics of the Pieridae (Lepidoptera: Papilionoidea): higher classification and biogeography. **Zoological Journal of the Linnean Society** 147: 239–275.

Braun, A.F. 1963. The genus *Bucculatrix* in America north of Mexico (Microlepidoptera). **Memoirs of the American Entomological Society** 18: 208.

Brehm, G. 2017. A new LED lamp for the collection of nocturnal Lepidoptera and a spectral comparison of light-trapping lamps. **Nota Lepidopterologica** 40(1): 87-108.

Brock, J.P. 1971. A contribution towards an understanding of the morphology and phylogeny of the Ditrysian Lepidoptera. **Journal of Natural History** 5:29–102.

Brown, J.W. 2005. **Tortricidae (Lepidoptera). World catalogue of insects**. Vol. 5. Stenstrup, Apollo Books, 741 pp.

Bucheli, S.R. & J. Wenzel 2005. Gelechioidea (Insecta: Lepidoptera) systematics: a reexamination using combined morphology and mitochondrial DNA data. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 35: 380–394.

Camargo, A.J.A.; O.H.H. Mielke & M.M. Casagrande 2009. Cladistic analysis of the subfamily Arsenurinae (Lepidoptera, Saturniidae) based on adult morphology. **Zootaxa** 2218: 1–34.

Camargo, A.J.A.; W.R.F. Camargo; D.C.V. Corrêa; M.F. Vilela & F.W. Amorin 2018. **Mariposa Polinizadoras do Cerrado Identificação, distribuição, importância e conservação. Familia Sphingidae (Insecta-Lepidoptera).** EMBRAPA Cerrados, Planaltina, DF, 125 pp.

Comstock, J.H. 1918. **The wings of insects**. Ithaca, New York, Comstock Publishing Company, 430 pp.

Comstock J.H. 1918. **The wings of Insects**. Ithaca, The Comstock Publication Company, 423 pp.

Cook M.A. & M.J. Scoble 1992. Tympana1 organs of geometrid moths: a review of their morphology, function, and systematic importance. **Systematic Entomology** 17: 219–232.

Costa Lima, A.M. da 1945. **Insetos do Brasil. 5º Tomo. Lepidópteros. 1ª parte**. Escola Nacional de Agronomia. Série Didática nº 7. Rio de Janeiro, 379 pp.

Costa Lima, A.M. da 1949. **Insetos do Brasil. 6º Tomo. Lepidópteros. 2ª parte**. Escola Nacional de Agronomia. Série Didática nº 8. Rio de Janeiro, 420 pp.

D'Abrera, B. 1981. **Butterflies of the Neotropical Region, Part 1. Papilionidae & Pieridae**. East Melbourne, Lansdowne Editions, 172 pp.

D'Abrera, B. 1984. **Butterflies of the Neotropical Region, Part II. Danaidae, Ithomiidae, Heliconidae** [sic] **& Morphidae**. Victoria, Hill House, 212 pp.

D'Abrera, B. 1986. **Sphingidae Mundi. Hawkmoths of the World**. Faringdon, E.W. Classey, 226 pp.

D'Abrera, B. 1987a. **Butterflies of the Neotropical Region, Part III. Brassolidae, Acraeidae & Nymphalidae (partim)**. Victoria, Black Rock, Hill House, 149 pp.

D'Abrera, B. 1987b. **Butterflies of the Neotropical Region, Part IV. Nymphalidae (partim)**. Victoria, Black Rock, Hill House, 152 pp.

D'Abrera, B. 1988. **Butterflies of the Neotropical Region, Part V. Nymphalidae (conc.) & Satyridae**. Victoria, Black Rock, Hill House, 199 pp.

D'Abrera, B. 1994. **Butterflies of the Neotropical Region, Part VI. Riodinidae**. Victoria, Black Rock, Hill House, 226 pp.

D'Abrera, B. 1995a. **Saturniidae Mundi. Saturniid Moths of the World. Part I**. Keltern, Goecke & Evers, 177 pp.

D'Abrera, B. 1995b. **Butterflies of the Neotropical region. Part VII. Lycaenidae**. Victoria, Black Rock, Hill House, 173 pp.

D'Abrera, B. 1998. **Saturniidae Mundi. Saturniid Moths of the World. Part III**. Keltern, Goecke & Evers, 171 pp.

Davis, D.R. 1969. A revision of the American moths of the family Carposinidae (Lepidoptera: Carposinoidea). **United States National Museum Bulletin** 289: 1–105.

Davis, D.R. 1984. Neopseustidae, Nepticulidae, Opostegidae, Tischeriidae, Incurvariidae, Cecidosidae, Adelidae, Prodoxidae, Tineidae, Psychidae, Arrhenophanidae, pp. 16–25. *In*: J.B. Heppner (ed.). **Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part I. Micropterigoidea – Immoidea**. Hague, Dr W. Junk Publishers, 112 pp.

Davis, D.R. 1998. The Monotrysian Heteroneura, pp. 65–90. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography.** Vol. 1. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Davis, D.R. 2003. A monograph of the family Arrhenophanidae (Lepidoptera: Tineoidea). **Smithsonian Contributions to Zoology** 620: 1–80.

Davis, D.R. 2006. Arrhenophanidae. *In*: J.B. Heppner (ed.). **Lepidopterorum Catalogus** (New Series): 28: 1–11.

Davis, D.R. & G.S. Robinson 1998. The Tineoidea and Gracillarioidea, pp. 91–117. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography.** Vol. 1. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Davis, D.R. & J.R. Stonis 2007. A revision of the New World Plant-Mining moths of the family Opostegidae (Lepidoptera: Nepticuloidea). **Smithsonian Contributions to Zoology** 625: 1–212.

Davis, S.R.; P. Gentili-Poole & C. Mitter 2008. A revision of the Cossulinae of Costa Rica and cladistic analysis of the world species (Lepidoptera: Cossidae). **Zoological Journal of the Linnean Society** 154: 222–277.

Dias, M.M. 2006. Lepidoptera, pp. 175–204. *In*: C. Costa; S. Ide & C.E. Simonka (eds). **Insetos imaturos: metamorfose e identificação**. Ribeirão Preto, Holos Editora, 249 pp.

Diniz, I.; C. Bernardes; S. Rodovalho & H.C. Morais 2007. Biology and occurrence of *Inga* Busk species (Lepidoptera: Oecophoridae) on Cerrado host plants. **Neotropical Entomology** 36: 489–494

Diškus, A. & R. Puplesis 2003. Catalogue of the world Nepticuloidea & Tischerioidea, pp. 318–436. *In*: R. Puplesis & A. Diškus (eds). **Nepticuloidea ir Tischerioidea (Lepidoptera) pasaulio ir lietuvos faunoje. The Nepticuloidea & Tischerioidea (Lepidoptera) – a global review, with strategic regional revisions**. Kaunas, Lutute Publ., 512 pp.

Duarte, M. & R.K. Robbins 2010. Description and phylogenetic analysis of the Calycopidina (Lepidoptera, Lycaenidae, Theclinae, Eumaeini): a subtribe of detritivores. **Revista Brasileira de Entomologia** 54: 45–65.

Dugdale, J.S. 1974. Female genital configuration in the classification of Lepidoptera. **New Zealand Journal of Zoology** 1: 127–146.

Dugdale, J.S.; N.P. Kristensen; G.S. Robinson & M.J. Scoble 1998. The Yponomeutoidea, pp. 119–130. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography. Vol. 1**. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Edwards, E.D.; P. Gentili; M. Horak; N.P. Kristensen & E.S. Nielsen 1998. The Cossoid/Sesioid Assemblage, pp. 181–197. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography. Vol. 1**. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Eliot, J.N. 1973. The higher classification of the Lycaenidae (Lepidoptera): a tentative arrangement. **Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology** 28: 371–505.

Epstein, M.E. 1996. Revision and phylogeny of the limacodid-group families, with evolutionary studies on slug caterpillars (Lepidoptera: Zygaenoidea). **Smithsonian Contributions to Zoology** 582:1–102.

Epstein, M.E.; H. Geertsema; C.M. Naumann & G.M. Tarmann 1998. The Zygaenoidea, pp. 159–180. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography. Vol. 1**. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Espeland, M.; D.C.L. DeVries; M. Cornwall *et al.* 2015. Ancient Neotropical origin and recent recolonisation: Phylogeny, biogeography and diversification of the Riodinidae (Lepidoptera: Papilionoidea). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 93: 296–306.

Espeland, M.; J. Breinholt; K.R. Willmott *et al.* 2018. A Comprehensive and Dated Phylogenomic Analysis of Butterflies. **Current Biology** 28:1-9.

Fibiger, M. & J.D. LaFontaine 2005 A review of the higher classification of the Noctuoidea (Lepidoptera) with special reference to the Holarctic fauna. **Esperiana** 11: 7–92.

Franclemont, J.G. 1973. Mimallonoidea (Mimallonidae) and Bombycoidea (Apatelodidae, Bombycidae, Lasiocampidae). *In*: R.B. Dominick *et al.* (eds). **The Moths of America north of Mexico**. Fascicle 20.1. London, R.B.D. Publications/ E.W. Classey, 86 pp.

Freitas, A.V.L. & K.S. Brown Jr. 2004. Phylogeny of the Nymphalidae (Lepidoptera). **Systematic Biology** 53: 363–383.

Gaedike, R. 1984. Revision der nearktischen und neotropischen Acrolepiidae (Lepidoptera). **Entomologische Abhandlungen** 47: 179–194.

Gaedike, R. 1996. Epermeniidae. *In*: J.B. Heppner (ed.). **Lepidopterorum Catalogus** (New Series) 48: 1–20.

Gallo, D.; O. Nakano; S.S. Neto *et al.* 2002. **Entomologia Agrícola**. Piracicaba, Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz – FEALQ, 920 pp.

Gaston, K.J. 1991. The magnitude of global insect species richness. **Conservation Biology** 5: 283–296.

Gielis, C. 2003. **World catalogue of insects. Pterophoroidea & Alucitoidea**. Vol. 4. Stenstrup, Apollo Books, 198 pp.

Gilbert, L.E. 1984. The biology of butterfly communities, pp. 41–54. *In*: R.I. Vane-Wright & P.R. Ackery (eds). **The biology of butterflies**. London, Academic Press, 429 pp.

Grimaldi, D.A. 1996. **Amber: window to the past**. New York, Abrams/ American Museum of Natural History, 216 pp.

Haxaire, J. & C.G.C. Mielke 2019. A revised and annotated checklist of the Brazilian Sphingidae with new records, taxonomical notes, and description

of one new species (Lepidoptera, Sphingidae). **European Entomologist** 11(3–4): 101–187.

Heikkilä, M.; M. Mutanen; M. Kekkonena; L. Kaila 2014. Morphology reinforces proposed molecular phylogenetic affinities: a revised classification for Gelechioidea (Lepidoptera). **Cladistics** 30: 563–589.

Heppner, J.B. 1984. **Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 1. Micropterigoidea – Immoidea**. Hague, Dr W. Junk Publishers, 112 pp.

Heppner, J. B. 1986. Revision of the New World genus *Lotisma* (Lepidoptera: Copromorphidae). **Pan-Pacific Entomologist** 62: 273–288.

Heppner, J.B. 1991. Faunal regional and the diversity of Lepidoptera. **Tropical Lepidoptera** 2 (suppl. 1): 1–85.

Heppner, J.B. 1995. **Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 2. Hyblaeoidea – Pyraloidea – Tortricoidea**. Gainesville, Association for Tropical Lepidoptera/ Scientific Publishers, 243 pp.

Heppner, J.B. 1996. **Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4B. Drepanoidea – Bombycoidea – Sphingoidea**. Gainesville, Association for Tropical Lepidoptera/ Scientific Publishers, 87 pp.

Heppner, J.B. 1998. Classification of Lepidoptera: Part I. Introduction. **Tropical Lepidoptera 5**(suppl. 1): 1–148.

Heppner, J.B. & W.D. Duckworth 1981. Classification in the superfamily Sesioidea (Lepidoptera: Ditrysia). **Smithsonian Contributions to Zoology** 314(suppl.): 1–144.

Hodges, R.W. 1966. Review of new world species of batrachedra, with description of three new genera (Lepidoptera: Gelechioidea). **Transactions of the American Entomological Society** 92: 585–651.

Hodges, R.W. 1974. Gelechioidea. Oecophoridae. *In*: R.B. Dominick *et al.* (eds). **The Moths of America north of Mexico**. Fascicle 6.1. London, E. W. Classey Limited and The Wedge Entomological Research Foundation, 142 pp.

Hodges, R.W. 1978. Gelechioidea, Cosmopterigidae. *In*: R.B. Dominick *et al.* (eds). **The Moths of America north of Mexico**, Fascicle 6.1. London E. W. Classey Limited and The Wedge Entomological Research Foundation, 166 pp.

Hodges, R.W. 1998. The Gelechioidea, pp. 131–158. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography. Vol. 1**. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Holloway, J.D. 1998. The classification of the Sarrothripinae, Chloephorinae, Camptolominae and Nolinae as the Nolidae (Lepidoptera: Noctuoidea). **Quadrifina** 1: 247–276.

Holloway, J.D. 1985. The moths of Borneo: family Noctuidae: subfamilies Euteliinae, Stictopterinae, Plusiinae, Pantheinae. **Malayan Nature Journal** 38: 157-317.

Holloway, J.D. 1998. The classification of the Sarrothripinae, Chloephorinae, Camptolominae and Nolinae as
Nolidae (Lepidoptera: Noctuoidea). **Quadrifina** 1: 247-276.

Horak, M. 1998. The Tortricoidea, pp. 199–215. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography. Vol. 1**. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Hsu, Y.F. & J.A. Powell 2005. Phylogenetic relationships within Heliodinidae and systematics of moths formerly assigned to *Heliodines* Stainton (Lepidoptera: Yponomeutoidea). **University of California Publications in Entomology** 124: 1–158.

Kaila, L. 2004. Phylogeny of the superfamily Gelechioidea (Lepidoptera: Ditrysia): an exemplar approach. **Cladistics** 20: 303–340.

Karsholt, O.; M. Mutanen; S. Lee; L. Kaila 2013. A molecular analysis of the Gelechiidae (Lepidoptera, Gelechioidea) with an interpretative grouping of its taxa. **Systematic Entomology** 38: 334–348.

Kawahara, A. 2009. Phylogeny of snout butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae: Libytheinae): combining evidence from the morphology of extant, fossil, and recently extinct taxa. **Cladistics** 25: 263–278.

Kawahara, A.Y.; A.A. Mignault; J.C. Regier; I.J. Kitching & C. Mitter 2009. Phylogeny and Biogeography of Hawkmoths (Lepidoptera: Sphingidae): evidence from five nuclear genes. **PLos ONE** 4: e5719.

Kawahara, A.Y.; D. Plotkin; M. Espeland *et al.* 2019. Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflies and moths. **PNAS** 116: 22657–22663

Kim, S.; L. Kaila; S. Lee 2016. Evolution of larval life mode of Oecophoridae (Lepidoptera: Gelechioidea) inferred from molecular phylogeny. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 101: 314–335.

Kitching, I. 1984. Spectacles and Silver Ys: a synthesis of the systematics, cladistics and biology of the Plusiinae (Lepidoptera: Noctuidae). **Bulletin of the British Museum (Natural History)** 54(2): 75-261.

Kitching, I. & J.E. Rawlins 1998. The Noctuoidea, pp. 355–401. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography.** Vol.1. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Kitching I.J.; R. Rougerie; A. Zwick; C.A. Hamilton; R.A. St Laurent; S. Naumann; L.B. Mejia & A.Y. Kawahara 2018. A global checklist of the Bombycoidea (Insecta: Lepidoptera). **Biodiversity Data Journal** 6: e22236.

Krenn, H.W. & N. Müehlberger 2002. Groundplan anatomy of the proboscis of butterflies (Papilionoidea, Lepidoptera). **Zoologischer Anzeiger** 241: 369–380.

Krenn, H.W. & N.P. Kristensen 2004. Evolution of proboscis musculature in Lepidoptera. **European Journal of Entomology** 101: 565–575.

Kristensen, N.P. 1978. A new family of Hepialoidea from South America, with remarks on the phylogeny of the suborder Exoporia (Lepidoptera). **Entomologica Germanica** 4: 272–294.

Kristensen, N.P. 1984. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). **Steenstrupia** 10: 141-191.

Kristensen, N.P. 1997. Early evolution of the Lepidoptera + Trichoptera lineage: phylogeny and the ecological scenario. **Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle** 173: 253–271.

Kristensen, N P. 1998. **Band/ Vol.IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography.** Vol.1. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Kristensen, N.P. 2003. **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: morphology, physiology, and development**. Vol. 2. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 564 pp.

Kristensen, N.P. & A.W. Skalski 1998. Phylogeny and palaeontology, pp. 7–25. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography. Vol.1**. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Kristensen, N.P.; M.J. Scoble & O. Karsholt 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. **Zootaxa** 1668: 699–747.

Kristensen, N.P.; D.J. Hilton; A. Kallies *et al.* 2015. A new extant family of primitive moths from Kangaroo Island, Australia, and its significance for understanding early Lepidoptera evolution. **Systematic Entomology** 40: 5–16.

Kyrki, J. 1984. The Yponomeutoidea: a reassessment of the superfamily and its suprageneric groups (Lepidoptera). **Entomologica scandinavica** 15: 71–84.

Lafontaine, J.D. & M. Fibiger 2006. Revised higher classification of the Noctuoidea (Lepidoptera). **Canadian Entomologist** 138: 610–635.

Lafontaine, J.D. & B.C. Schmidt 2010. Annotated check list of the Noctuoidea (Insecta, Lepidoptera) of North America north of Mexico. **ZooKeys** 40: 1–239.

Lamas, G. 2004. **Checklist: Part 4A. Hesperioidea – Papilionoidea**. *In*: J.B. Heppner (ed.) **Atlas of Neotropical Lepidoptera 5A**. Gainesville, Scientific Publishers/ Association for Tropical Lepidoptera, 439 pp.

Lamas, G.; R.G. Robbins & W.D. Field 1995 **Bibliography of butterflies. An annotated bibliography of the Neotropical butterflies and skippers (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea)**. *In*: J.B. Heppner (ed.). **Atlas of Neotropical Lepidoptera**. Gainesville, Scientific Publishers/ Association for Tropical Lepidoptera, Vol. 124, 463 pp.

Lemaire, C. 1978. **Les Attacidae amèricans. The Attacidae of America (= Saturniidae). Attacinae**. Neuilly-sur-Seine, C. Lemaire, 238 pp., 49 pranchas.

Lemaire, C. 1980. **Les Attacidae amèricans. The Attacidae of America (= Saturniidae). Arsenurinae**. Neuilly-sur-Seine, C. Lemaire, 199 pp., 76 pranchas.

Lemaire, C. 1988. **Les Saturniidae amèricans. The Saturniidae of America. Los Saturniidae americanos (= Attacidae). Ceratocampinae**. San José, Museo Nacional de Costa Rica, 480 pp., 64 pranchas.

Lemaire, C. 1996. Saturniidae, pp. 28–49. *In*: J.B. Heppner (ed.). **Atlas of Neotropical Lepidoptera. Checklist: Part 4B. Drepanoidea - Bombycoidea - Sphingoidea**. Gainesville, Association for Tropical Lepidoptera, 87 pp.

Lemaire, C. & J. Minet 1998. The Bombycoidea and their relatives, pp. 321–353. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography.** Vol. 1. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Li, W.; Q. Cong; J. Shen *et al.* 2019. Genomes of skipper butterflies reveal extensive convergence of wing patterns. **Procedings of the National Academy of Science** 116(13):6232–6237 + SI Appendix, 120 pp.

Lourido, G. 2021. A new species of Aididae (Lepidoptera, Zygaenoidea) and the first record of the family for the Northern Region of Brazil. **EntomoBrasilis** 14: e973

Luz F.A.; G.L. Gonçalves; G.R.P. Moreira; V.O. Becker 2014. Three new cecidogenous species of Palaeomystella Fletcher (Lepidoptera, Momphidae) from the Brazilian Atlantic Rain Forest. **Zookeys** 433: 97–127.

Matson, T.A.; D.L. Wagner; S.E. Miller 2019. A revision of North American *Lactura* (Lepidoptera, Zygaenoidea, Lacturidae). **ZooKeys** 846: 75–116.

Meyrick, E. 1916-1923. **Exotic Microlepidoptera**. Taylor & Francis, Vol II, 640 pp.

McGuffin, W.C. 1967. Guide to Geometridae of Canada (Lepidoptera). I. Subfamily Sterrhinae. **Memoirs of the Entomological Society of Canada** 50: 1–67.

Mielke, C.G.C. & J.R. Grehan 2012. Catalogue of the Latin American Hepialidae with taxonomic remarks (Lepidoptera). **Nachrichten des Entomologischen Vereins Apollo** 32(2/4):131–158

Mielke, O.H.H. 2001. Estudo cladístico e descrições de tribos em Pyrrhopyginae (Lepidoptera, Hesperiidae). **Revista Brasileira de Zoologia** 18: 897–905.

Mielke, O.H.H. 2005. **Catalogue of the American Hesperioidea: Hesperiidae (Lepidoptera)**. Curitiba, Sociedade Brasileira de Zoologia. 6 vols, 1536 pp.

Miller, J.S. 2009. Generic revision of the Dioptinae (Lepidoptera: Noctuoidea: Notodontidae). Part 1: Dioptini. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 321(1,2): 1–971.

Miller, J.Y. 1995. Castniidae, pp. 133–137, 176–177. *In*: J.B. Heppner (ed.). **Checklist: Part 2. Hyblaeoidea-Pyraloidea-Tortricoidea**. *In*: **Atlas of Neotropical Lepidoptera**. Gainesville, Association for Neotropical Lepidoptera/ Scientific Publishers, 243 pp.

Miller, S.E. 1994. Systematics of the Neotropical moth family Dalceridae (Lepidoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology** 153: 301–495.

Minet, J. 1982. Les Pyraloidea et leurs principales divisions systématique. **Bulletin de la Société Entomologique de France** 86: 262–280.

Minet, J. 1983. Etude morphologique et phylogenetique des organes tympaniques des Pyraloidea. 1. Generalites et homologies. (Lep., Glossata). **Annales de la Societé Entomologique de France** 19: 175–207.

Minet, J. 1986. Ebauche d'une classification moderne de l'ordre des Lépidoptères. **Alexanor** 14: 291–313.

Minet, J. 1991. Tentative reconstruction of the ditrysian phylogeny (Lepidoptera: Glossata). **Entomologica Scandinavica** 22: 69–95.

Minet, J. & M.J. Scoble 1998. The Drepanoid/Geometroid Assemblage, pp. 301–320. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography. Vol.1**. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Minet, J.; J. Barbut & B. Lallane-Cassou 2012. Les Noctuelles: classification et clef de détermination des familles (Lepidoptera: Noctuoidea). **Alexanor** 25: 131–151.

Mitter, C.; D. Davis & M.P. Cummings 2017. Phylogeny and evolution of Lepidoptera. **Annual Review of Entomology** 62: 265-283.

Moreira, G.R.P.; G.L. Gonçalves; R.P. Eltz *et al.* 2012. Revalidation of Oliera Brèthes (Lepidoptera: Cecidosidae) based on a redescription of *O. argentinana* and DNA analysis of Neotropical cecidosids. **Zootaxa** 3557: 1–19.

Moreira, G.R.P.; R.P. Eltz; R.B. Pase1 *et al.* 2017. *Cecidonius pampeanus*, gen. et sp. n.: an overlooked and rare, new gall-inducing micromoth associated with Schinus in southern Brazil (Lepidoptera, Cecidosidae). **Zookeys** 695: 37–74.

Moreira, G.R.P.; R. Brito; R.M.S. Isaias; J.L. Silveira Jr. & G.L. Gonçalves 2019. A redescription of *Antispastis clarkei* Pastrana (Lepidoptera, Glyphipterigidae) immature stages, with notes on the life history and phylogenetic placement of the genus. **Revista Brasileira de Entomologia** 63: 183–194.

Moreira, G.R.P.; C. Pereira; V.O. Becker; A. Specht & G.L. Gonçalves 2019. A new cecidogenous species of many-plumed moth (Alucitidae) associated with Cordiera A. Rich. ex D.C. (Rubiaceae) in the Brazilian Cerrado. **Zoologia** 36: 1-15.

Mosher, E. 1916. A classification of the Lepidoptera based on characters of the pupa. **Bulletin of the Illinois State Laboratory of Natural History** 12: 1–165.

Munroe, E. & M.A. Solis 1998. The Pyraloidea, pp. 233–256. *In*: N.P. Kristensen (ed.). **Band/ Vol. IV Arthropoda: Insecta. Lepidoptera, moths and butterflies: evolution, systematics, and biogeography. Vol. 1**. *In*: M. Fischer (ed.). **Handbuch der Zoologie. Handbook of Zoology**. Berlin, Walter de Gruyter, 491 pp.

Mutanen, M.; N. Wahlberg & L. Kaila. 2010. Compreensive gene and taxon coverage elucidates radiation patterns in moths and butterflies. **Proceedings of Royal Society B** 277:2839–2848.

Naumann, C.M. 1971. Untersuchungen zur Systematik und Phylogenese der holarktischen Sesiiden (Insecten, Lepidoptera). **Bonner Zoologische Monographie** 1: 1–190.

Niehuis, O.; S.-H. Yen; C.M. Naumann & B. Misof. 2006. Higher phylogeny of zygaenid moths (Insecta: Lepidoptera) inferred from nuclear and mitochondrial sequence data and the evolution of larval cuticular cavities for chemical defence. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 39: 812–829.

Nielsen, E.S. & G.S. Robinson 1983. Ghost moths of southern South America (Lepidoptera: Hepialidae). With a summary in Spanish prepared by P. Gentilli: 'Mariposas Fantasmas del sur de Sudamerica'. **Entomonograph** 4: 1–192.

Nielsen, E.S. & D.R. Davis 1985. The first Southern Hemisphere prodoxid and the phylogeny of the Incurvarioidea (Lepidoptera). **Systematic Entomology** 10: 307–322.

Nielsen, E.S.; G.S. Robinson & D.L. Wagner 2000. Ghost-moths of the world: a global inventory and bibliography of the Exoporia (Mnesarchaeoidea and Hepialoidea) (Lepidoptera). **Journal of Natural History** 34: 823–878.

Nieukerken, E.J.; L. Kaila; I.J. Kitching *et al.* 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. *In*: Z.-Q. Zhang (ed.). Animal Biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. **Zootaxa** 3148: 212–221

Pastrana, J.A. 1961. La familia Adelidae (Lep.) en la República Argentina. **Physis** 12: 191–201.

Pastrana, J.A. 1963. La familia Coleophoridae (Lep.) en la America Latina. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina** 26: 89–101.

Powell, J.A. 1973. A Systematic Monograph of New World Ethmiid Moths (Lepidoptera: Gelechioidea). **Smithsonian Contributions to Zoology** 120: 1–302.

Prins, W. & J. Prins 2005. **World Catalogue of Insects. Vol. 6. Gracillariidae (Lepidoptera)**. Stenstrup, Apollo Books, 502 pp.

Prins, J.; H.A. Arévalo-Maldonado; D.R. Davis 2019. An illustrated catalogue of the Neotropical Gracillariidae (Lepidoptera) with new data on primary types. **Zootaxa** 4575: 1–110.

Pühringer, F. & A. Kallies 2004. Provisional checklist of the Sesiidae of the world (Lepidoptera: Ditrysia). **Mitteilungen der Entomologischen Arbeitsgemeinschaft Salzkammergut** 4: 1–85.

Puplesis, R. & A. Diškus 2003. **Nepticuloidea ir Tischerioidea (Lepidoptera) pasaulio ir lietuvos faunoje. The Nepticuloidea & Tischerioidea (Lepidoptera) – a global review, with strategic regional revisions**. Kaunas, Lutute Publishers, 512 pp.

Regier, J.C.; C.P. Cook; C. Mitter & A. Hussey 2008. A phylogenetic study of the 'bombycoid complex' (Lepidoptera) using five protein-coding nuclear genes, with comments on the problem of macrolepidopteran phylogeny. **Systematic Entomology** 33**:** 175–189.

Regier J.C.; A. Zwick; M.P. Cummings *et al.* 2009. Toward reconstructing the evolution of advanced moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia): an initial molecular study. **BMC Evolutionary Biology** 9: 280.

Regier J.C.; C. Mitter; A. Zwick; A.L. Bazinet; M.P. Cummings *et al.* 2013. A Large-Scale, Higher-Level, Molecular Phylogenetic Study of the Insect Order Lepidoptera (Moths and Butterflies). **Plos One**, vol.8, e58568, 1–26.

Regier, J.C.; C. Mitter; N. Kristensen; D.R. Davis; E. van Nieukerken *et al.* 2015 A molecular phylogeny for the oldest (nonditrysian) lineages of extant Lepidoptera, with implications for classification, comparative morphology and life-history evolution. **Systematic Entomology** 40:671–704.

Regier, J.C.; C. Mitter; K. Mitter N.; M.P. Cummings; A.L. Bazinet *et al.* 2016. Further progress on the phylogeny of Noctuoidea (Insecta: Lepidoptera) using an expanded gene sample. **Systematic Entomology** 42:82–93.

Richards, A.G. 1932. Comparative skeletal morphology of the noctuid tympanum. **Entomologia Americana** 13(1): 1-43.

Robinson, G.S. 1988. A phylogeny for the Tineoidea (Lepidoptera). **Entomologica Scandinavica** 19: 117–129.

Robinson, G.S. 2009. **Biology, distribution and diversity of tineid moths**. Kuala Lumpur, Malaysia & Natural History Museum, London. 143 pp.

Rothschild, L.W. & K. Jordan 1903. A revision of the lepidopterous family Sphingidae. **Novitates Zoologicae** 9(suppl.1–2): 1–972.

Scoble, M.J. 1986. The structure and affinities of the Hedyloidea: a new concept of the butterflies. **Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology** 53: 251–286.

Scoble, M.J. 1995. **The Lepidoptera: form, function, and diversity**. New York, Oxford University Press, 404 pp.

Scoble, M.J. 1998. Hedylidae. *In*: J.B. Heppner (ed.). **Lepidopterorum Catalogus** (New Series) 93: 1–9.

Scoble, M.J. 1999. **Geometrid moths of the world: a catalogue (Lepidoptera, Geometridae)**. Vol. 1. 484 pp., Vol. 2, 532 pp. Collingwood, Victoria, CSIRO.

Seraphim, N.; L.A. Kaminski; P.J. DeVries *et al.* 2018. Molecular phylogeny and higher systematics of the metalmark butterflies (Lepidoptera: Riodinidae). **Systematic Entomology** 12282:1–19.

Simonsen, T.J. & N.P. Kristensen 2017. Revision of the endemic Brazilian 'neotheorid' hepialids, with morphological evidence for the phylogenetic relationships of the basal lineages of Hepialidae (Lepidoptera: Hepialoidea). **Arthropod Systematics and Phylogeny** 75(2): 281-301.

Snodgrass, R.E. 1935. **Principles of insect morphology.** New York. McGrow-Hill Book Company, 667 pp.

Sohn, J.C.; J. Regier; C. Mitter; D. Davies; J.F. Landry; A. Zwick & M.P. Cummings 2013. A molecular phylogeny for Yponomeutoidea (Insecta, Lepidoptera, Ditrysia) and its implications for classification, biogeography and the evolution of host plant use. **Plos One** 8: 1–23.

Sohn, J.C.; J. Regier; C. Mitter; D. Adamski; J.F. Landry; M. Heikillä *et al.* 2016. Phylogeny and feeding trait evolution of the mega-diverse Gelechioidea (Lepidoptera: Obtectomera): new insight from 19 nuclear genes. **Systematic Entomology** 41:112–132.

Solis, M.A. 2007. Phylogenetic studies and modern classification of the Pyraloidea (Lepidoptera). **Revista Colombiana de Entomologia** 33: 1–9.

Solis, M.A. & K.V.N. Maes 2003. Preliminary phylogenetic analysis of the subfamilies of Crambidae (Pyraloidea Lepidoptera). **Belgian Journal of Entomology** 4: 53–95.

Sparrow, H.R.; T.D. Sisk; P.R. Ehrlich & D.D. Murphy 1994. Techniques and guidelines for monitoring Neotropical butterflies. **Conservation Biology** 8: 800–809.

Specht, A.; E. Corseuil & H.B. Abella 2008. **Lepidópteros de importância médica: principais espécies no Rio Grande do Su**l. Pelotas, Editora USEB, 240 pp.

Stehr, F.W. 1987. **Immature insects**. Vol. 1. Dubuque, Kendall/ Hunt Publishing, 754 pp.

St Laurent, R.A. & A.K. Kawahara. 2019. Reclassification of the sack-bearer Moths (Lepidoptera, Mimallonoidea, Mimallonidae). **Zookeys** 815:1–114.

Stone, S.E. 1991. Foodplants of World Saturniidae. **Lepidopteritsts' Society Memoirs** 4: 1–186.

Tyler, H.; K.S. Brown Jr. & K. Wilson 1994. **Swallowtail butterflies of the Americas: a study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics, and conservation**. Gainesville, Scientific Publishers, 376 pp.

van Nieukerken, E.J; L. Kaila; I.J. Kitching et al. 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness (ed. Z.-Q. Zhang). **Zootaxa**, 3148, 212–221

Wahlberg, N.; M.F. Braby; A.V.Z. Brower *et al.* 2005. Synergistic effects of combining morphological and molecular data in resolving the phylogeny of butterflies and skippers. **Proceedings of the Royal Society B** 272: 1577–1586.

Wahlberg, N.; J. Leneveu; U. Kodandaramaiah *et al.* 2009. Nymphalid butterflies diversify following near demise at the cretaceous/tertiary boundary. **Proceedings of the Royal Society B**. 276: 4295–4302.

Warren, A.D.; J.R. Ogawa & A.V.Z. Brower 2009. Revisded classification of the family Hesperiidae (Lepidoptera: Hesperioidea) based on combined molecular and morphological data. **Systematic Entomology** 34: 467–523.

Whalley, P.E.S. 1971. The Thyrididae of Africa and its islands, a taxonomic and zoogeography study. **Bulletin of the British Museum Natural History (Entomology)** 17: 1–198.

Whalley, P.E.S. 1976. **Tropical leaf moths: a monograph of the subfamily Striglininae (Lepidoptera: Thyrididae)**. London, British Museum (Natural History), 194 pp.

Wiegmann, B.M.; J.C. Regier & C. Mitter 2002. Combined molecular and morphological evidence on the phylogeny of the earliest lepidopteran lineages. **Zoologica Scripta** 31: 67–81.

Yang L.L. & H.H. Li 2021 The genus *Dryadaula* Meyrick (Lepidoptera, Tineoidea, Dryadaulidae) in China, with descriptions of four new species and a world checklist. **ZooKeys**, 1074: 61–81. 10.3897/zookeys.1074.73067

Yela J.L. & I.J. Kitching 1999. La filogenia de Noctuidos, revisada (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae). **Boletin de la Sociedad Entomológica Aragonesa** 26: 485–520.

Zahiri, R.; J.D. Holloway; I.J. Kitching *et al.* 2012a Molecular phylogenetics of Erebidae (Lepidoptera, Noctuoidea). **Systematic Entomology** 37: 102–124.

Zahiri, R.; D. Lafontaine; J.D. Holloway *et al.* 2012b Major lineages of Nolidae (Lepidoptera, Noctuoidea) elucidated by molecular phylogenetics. **Cladistics** 29: 337–359.

Zahiri, R.; D. Lafontaine; B.C. Schmidt; J.D. Holloway *et al.* 2013 Relationships among the basal lineages of Noctuidae (Lepidoptera, Noctuoidea) based on eight gene regions. **Zoologica Scripta** 42: 488–507.

Zwick, A.; J.C. Regier; C. Mitter & M. Cummings 2011. Increased gene sampling yields robust support for higher-level clades within Bombycoidea (Lepidoptera). **Systematic Entomology** 36: 31-43.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 34

MECOPTERA PACKARD, 1886

Bittacidae: *Bittacus* sp.

Bittacidae: *Bittacus femoralis*

Renato J. P. Machado UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0003-3155-3639

Eliana Collucci Secretaria Municipal da Saúde, Prefeitura de São Paulo, São Paulo, SP.

Etimologia. Do grego *meco* = longo; *pteron* = asa. Refere-se ao formato alongado das asas de algumas espécies.

Diagnose. Insetos holometábolos, terrestres, variando de 2 a 27 mm de comprimento. Clípeo e labro geralmente prolongados em um rostro. Peças bucais mastigadoras. Pernas longas e delgadas. Dois pares de asas membranosas, subiguais, com venação semelhante, completa e várias veias transversais.

Introdução. Os mecópteros não possuem nome popular no Brasil. A ordem é cosmopolita, ocorrendo em todas as regiões biogeográficas, exceto Antártica. Mecoptera compreende cerca de 740 espécies, distribuídas em nove famílias e 39 gêneros (Bicha 2018). A maioria das espécies ocorre em duas famílias, Panorpidae e Bittacidae, com cerca de 450 e 220 espécies respectivamente (Bicha 2018). A região Neotropical possui 77 espécies descritas, distribuídas em dez gêneros e quatro famílias: Bittacidae é a maior, com 72 espécies; Eomeropidae possui uma espécie, que ocorre no Chile. Meropeidae é representada também por uma espécie com registro somente para o Brasil (Machado *et al.* 2013) e Nannochoristidae com três espécies, encontradas na região Andina do Chile e da Argentina (Machado 2018). Para o Brasil, são registradas 26 espécies, 5 gêneros e duas famílias, Bittacidae e Meropeidae (Tab. 34.1) (Machado *et al.* 2009, 2013, 2018, 2022). Estima-se que o número real de espécies no mundo seja em torno de 1.200 e no Brasil, cerca de 100 espécies. A maioria das áreas da região Neotropical é subamostrada e as coletas são ocasionais, carecendo de uma padronização de metodologia. No Brasil, as regiões norte e sudeste são as mais bem amostradas.

Apesar de atualmente ser considerada uma das menores ordens de insetos, os mecópteros possuem um extenso registro fóssil, com cerca de 700 espécies (Blades 2019) distribuídas em 98 gêneros e 34 famílias (Bicha 2018), indicando uma grande diversidade evolutiva do grupo. Os registros mais antigos datam do baixo Permiano (Willmann 1983, 1987; Martynova 1991; Grimaldi & Engel 2005), mas foi durante os períodos Jurássico e Cretáceo que o grupo atingiu uma grande diversidade, possivelmente atuando como importantes polinizadores de gimnospermas (Ren *et al.* 2009; Labandeira 2010). Maiores informações sobre as espécies e a bibliografia podem ser encontradas em Penny (1997), e dados sobre as espécies brasileiras podem ser encontrados em Machado (2022).

Morfologia (adultos). Cabeça geralmente hipognata, prolongada para baixo em um rostro formado pelo clípeo, labro e gena (Fig. 34.1) (exceto em Nannochoristidae). Olho composto proeminente (exceto em *Apteropanorpa* Carpenter), usualmente três ocelos (ausentes em Meropeidae) (Fig. 34.2). Antena filiforme, variando entre 16 artículos em Bittacidae e 60 em Choristidae. Peças bucais do tipo mastigador. Mandíbula curta, denteada nas espécies fitófagas (Boreidae, Panorpodidae, Eomeropidae, Meropeidae e Apteroparnopidae), alongada nas saprófagas (Panorpidae e Choristidae), laminar nas carnívoras (Bittacidae) e reduzida em Nannochoristidae, cuja estrutura do aparelho bucal sugere uma dieta líquida, provavelmente néctar (Beutel & Baum 2008; Palmer 2010). Gálea, lacínia e estipe alongados. Palpo maxilar com cinco artículos. Glossa e paraglossa reduzidas e palpo labial com dois artículos.

Como citar: Machado, R.J.P.; Collucci, E. 2024. Cap. 34, Mecoptera Packard, 1886, pp. 767-772. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.

https://doi.org/10.61818/56330464c34

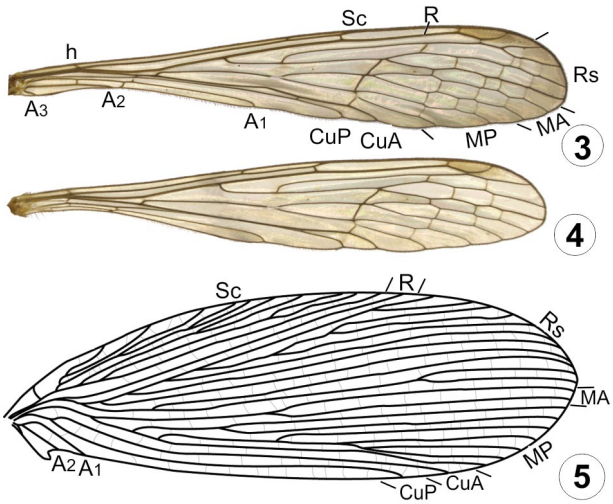
Tórax com escleritos cervicais alongados e pronoto livre, com formato de sela. Meso e metatórax igualmente desenvolvidos. Escleritos torácicos reduzidos, geralmente fundidos nas formas ápteras. Pernas alongadas e delgadas; tíbias com dois esporões apicais fortes. Tarsos pentâmeros, pretarsos com duas garras. Os bitacídeos possuem garras simples e o quinto tarsômero dobra-se sobre o quarto para formar um tarsômero raptorial (Fig. 34.1). Asas anterior e posterior usualmente membranosas, similares no tamanho e no formato (Figs 34.3–4). Asas ausentes em Apteropanorpidae e *Apterobittacus* MacLachlan (Bittacidae) e reduzidas em *Anomalobittacus* Kimmins (Bittacidae), em Boreidae e em muitas fêmeas de Panorpidae e Panorpodidae. Membrana alar pigmentada em Panorpidae e em várias espécies de Bittacidae. Venação completa, com numerosas veias transversais adicionais em Eomeropidae e Meropeidae (Fig. 34.5). As asas não ficam efetivamente acopladas durante o voo. Abdômen com 11 segmentos. Tergo I fundido ao metatórax e esterno I livre, usualmente subdividido. Segmentos abdominais VII e VIII mais longos que os segmentos anteriores, em algumas espécies recobrindo o gonocoxito (=coxopodito) do macho.

Na genitália masculina (exceto Boreidae), o segmento abdominal IX forma um anel contínuo, sem membrana pleural (Fig. 34.6). Fusão semelhante ocorre também nos segmentos VI a VIII de Panorpidae, no segmento VIII de Nannochoristidae e Meropeidae, e VII e VIII de Panorpodidae. Gonocoxitos fundidos (exceto Meropeidae), funcionando como uma cápsula para a bomba espermática. Gonóstilo variando no tamanho e formato, desde um simples lobo em Bittacidae até ramificado e complexo em Choristidae ou extremamente alongado em Meropeidae (Fig. 34.2). Segmento X pequeno, com os cercos simples em seu ápice (ausentes em Apteropanorpidae e Boreidae). Edeago simples e curvo em Bittacidae, muito complexo em Choristidae, Panorpidae e Eomeropidae.

Na genitália feminina, os esternos VIII e IX fundem-se às gonapófises VIII e IX, respectivamente. Em Bittacidae, o esterno IX está reduzido a um apódema interno (placa genital). Segmento X pequeno, com formato de anel, em cujo ápice se insere o par de cercos, com um ou dois segmentos. Segmento XI reduzido a duas pequenas placas situadas entre os cercos.

Imaturos. Os ovos possuem córion duro (principalmente nas espécies em regiões de clima frio). São depositados no solo em pequenos conjuntos ou individualmente. O desenvolvimento leva de poucos dias a vários meses. As larvas são terrestres e geralmente saprófagas, exceto as larvas de Nannochoristidae que são aquáticas, vivendo em pequenos riachos e predando larvas de insetos, principalmente Diptera (Winterbourn 1982; Machado 2018). Após a terceira muda, forma uma pré-pupa (quarto ínstar larval), que se enterra a pouca profundidade no solo. As larvas geralmente são eruciformes, mas em Boreidae e Panorpodidae são escarabeiformes e em Nannochoristidae, campodeiformes (Byers & Thornhill 1983). Distinguem-se das larvas de outros insetos holometábolos por possuírem olhos variando de 3 a 30 estemas, exceto nas larvas de Panorpodidae, sem olhos. As larvas de Bittacidae possuem duas fileiras de protuberâncias dorsais ramificadas, presentes do mesotórax ao segmento abdominal IX. Essas protuberâncias possuem cerdas utilizadas para coleta de partículas do solo, que são unidas com

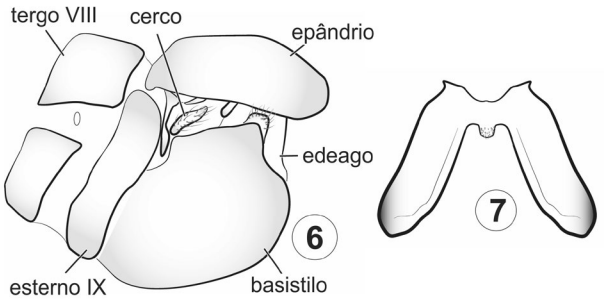
Figura 34.1–2. Mecoptera, hábito. **1**, Bittacidae, *Bittacus varzeanus* Machado, vl; **2**, Meropeidae, *Austromerope brasiliensis* Machado, Kawada & Rafael, vd. Fonte: fig. 1, Diego M. M. Mendes; 2, Ricardo Kawada.



Figuras 34.3–5. Mecoptera, asas. **3–4**, Bittacidae, *Bittacus varzeanus* Machado; **3**, asa anterior; **4**, asa posterior; **5**, Meropeidae, *Austromerope brasiliensis* Machado, Kawada & Rafael, asa anterior.

as fezes da larva para sua camuflagem (Grimaldi & Engel 2005). As pupas são exaradas (tecas alares e pernas externas) adécticas (mandíbulas não articuladas) (Byers 1991). O estágio de pupa ocorre em uma célula no solo e o adulto emerge após 10 a 50 dias (Costa Lima 1943).

Biologia. A biologia dos imaturos das espécies que ocorrem no Brasil é muito pouco estudada. Apenas *Nannobittacus elegans* Esben-Petersen possui descrição do ovo e do primeiro ínstar larval (Penny & Arias 1981). A biologia dos bitacídeos norte-americanos é de modo geral bem conhecida e detalhada (Setty 1940). Os adultos são encontrados em ambientes úmidos e sombreados das florestas, ao longo de rios, lagos e riachos. Na maioria das famílias os adultos são saprófagos, entretanto os representantes de Boreidae e Panorpodidae são fitófagos, e a maioria das espécies de Bittacidae é predadora, alimentando-se preferencialmente de outros insetos, mas existem registros de espécies alimentando-se de grãos de pólen, matéria orgânica em decomposição e ovos de Lepidoptera (Martynova 1991; Palmer 2010). Os adultos de Bittacidae são predadores e vistos pendurados em galhos de árvores pelas pernas anteriores e/ou



Figuras 34.6–7. Mecoptera, Bittacidae, *Bittacus cruzi* Machado, terminália masculina; **6**, vl; **7**, epândrio, vd.

médias. Nessa posição, ocorre a alimentação, a corte e a cópula. A corte é complexa e com grande diversidade entre os grupos. Geralmente os machos de Bittacidae oferecem uma presa para as fêmeas como um convite para a cópula, que ocorre enquanto a fêmea está se alimentando. Variações da estratégia de atração das fêmeas ocorrem em outras famílias de Mecoptera (Byers & Thornhill 1983).

Classificação. A classificação da ordem ainda é controversa, assim como as relações entre as famílias, existindo inclusive dúvidas quanto ao seu monofiletismo (Whiting 2002b; Tihelka *et al.* 2020). No entanto, seguimos aqui a classificação proposta por Willmann (1987) e adotada por Bicha (2018) por ser a classificação mais detalhada do grupo (Fig. 34.8). Entre parênteses, o número de espécies para as famílias com registros para o Brasil.

Subordem Nannomecoptera
Nannochoristidae

Subordem Pistillifera

Infraordem Raptipedia
Bittacidae (25)

Infraordem Opisthogonopora
Apteropanorpidae
Boreidae
Choristidae
Eomeropidae
Meropeidae (1)
Panorpidae
Panorpodidae

Relações filogenéticas. No geral, todas as famílias de Mecoptera são tidas como monofiléticas, mas a relação de parentesco entre elas está longe de ser bem definida (Smiczyjew 2002). Entre as famílias de grande importância filogenética destaca-se Nannochoristidae, principalmente pelo fato de tanto os adultos quantos as larvas reterem muitas características plesiomórficas, fazendo com que esta família seja, às vezes, referida como "fóssil vivo" (Grimaldi & Engel 2005). Devido ao formato do aparelho bucal dos adultos e o hábito aquático das larvas, Nannochoristidae já foi considerada como grupo irmão de Diptera (Beutel & Baum 2008) ou até mesmo como uma ordem diferente, Nannomecoptera (Hinton 1981).

A posição da família Boreidae dentro de Mecoptera também gera muita discussão, visto que já foi sugerida como grupo-irmão de Siphonaptera (Whiting 2002b). Meropeidae é outra família cuja posição filogenética ainda não está clara. Geralmente está associada à Eomeropidae devido às semelhanças na forma do corpo e asas, sendo estas classificadas, às vezes, em uma subordem chamada Protomecoptera (Whiting 2002b), mas ela já foi anteriormente considerada como grupo-irmão das demais famílias de Mecoptera (Penny 1975) ou até mesmo como grupo-irmão do restante de Antliophora (Friedrich & Beutel 2010). Entretanto, análises morfológicas detalhadas (Friedrich *et al.* 2013) sugeriram uma associação entre Meropeidae e as demais famílias classificadas na infraordem Opisthogonopora, como sugerido por Willmann (1987) em sua classificação (adotada aqui).

A posição das demais famílias são geralmente mais estáveis. Bittacidae muitas vezes é colocada como uma linhagem única dentro de Pistillifera devido ao formato de suas pernas, enquanto Panorpidae parece ser a família mais derivada, tendo Panorpodidae como grupo-irmão (Willmann 1987; Friedrich *et al.* 2013). Como discutido acima, as relações entre as famílias de Mecoptera estão longe de um consenso e certamente mudarão ao longo dos próximos anos principalmente com os avanços de estudos moleculares, mas enquanto isso não acontece optamos por apresentar aqui o cladograma obtido por Willmann (1987), visto que até hoje é um dos mais completos e reflete a classificação adotada aqui e em outros estudos recentes (Fig. 34.8).

Importância. As espécies descritas até o momento não possuem importância econômica. Seu estudo, no entanto, é imprescindível para a compreensão das relações filogenéticas entre os grupos de Holometabola, e da história evolutiva dos insetos, devido principalmente à grande diversidade de linhagens fósseis. O encontro de exemplares em áreas reflorestadas revela provável potencial de Mecoptera como bioindicadores da qualidade do ambiente e indicação para a conservação de áreas (Machado *et al* 2013). No entanto, os mecópteros registrados para o estado de São Paulo estão na lista vermelha de espécies ameaçadas de extinção do estado (Almeida 2018).

Coleta e fixação. Os imaturos são encontrados em solos ricos em matéria orgânica, exceto os de Nannochoristidae, que são aquáticos; devem ser conservados em álcool 70 a 80%. Os adultos podem ser coletados com rede entomológica e armadilhas luminosas, mas armadilhas de interceptação de voo, como Malaise, vem se mostrando como o método mais eficiente (Byers & Thornhill 1983; Barrows & Flint 2009). Os adultos de Bittacidae geralmente são coletados em regiões florestadas, perto de cursos d'água. Existem relatos de espécimes encontrados no interior de residências ou no peridomicílio, atraídos por iluminação artificial. Já os adultos de Meropeidae encontrados no Brasil foram todos coletados com Malaise em áreas preservadas de mata Atlântica. Devem ser alfinetados ou mantidos a seco em envelopes ou mantas.

No Brasil, ocorrem apenas representantes de duas famílias, Bittacidae e Meropeidae (Tab. 34.1), que podem ser diferenciadas na chave abaixo.

Chave para as famílias que ocorrem no Brasil (adultos)

1. Tarso com uma garra. Ocelo presente. Asas delgadas com menos de 30 veias transversais (Figs 34.3–4) ... **Bittacidae**

— Tarso com duas garras. Ocelo ausente. Asas largas com mais de 50 veias transversais (Fig. 34.5)....**Meropeidae**

Bittacidae. É a única família que ocorre em todas as regiões biogeográficas, sendo mais diversificada na região Neotropical, onde se encontram sete dos 19 gêneros conhecidos (Machado

et. al. 2009; Bicha 2018). Bittacidae provavelmente se originou na Gondwana, sendo particularmente diversa na Austrália e América do Sul, além de ser a única família presente na África (Grimaldi & Engel 2005).

Adultos variam de 14 a 24 mm de comprimento, são predadores, penduram-se na vegetação pelas pernas anteriores, capturando as presas com as pernas posteriores. Quinto tarsômero raptorial com garra única. Asas longas e membranosas. Gonocoxitos bulbosos, fundidos na base. Gonóstilos pequenos. Epândrio com reentrância mediana em forma de U (Fig. 34.7). Larvas eruciformes, com duas fileiras de protuberâncias ramificadas dorsais. As espécies brasileiras pertencem a quatro gêneros: *Bittacus* Latreille, *Issikiella* Byers, *Nannobittacus* Esben-Petersen e *Pazius* Navás, que podem ser identificados pelas chaves apresentadas por Machado *et al.* (2009, 2018). Os gêneros *Neobittacus* Esben-Petersen e *Thyridates* Navás, nos quais parte das espécies brasileiras foram classificadas por um período (Penny & Byers 1979; Collucci & Amorim 2000, 2001), foram sinonimizados com *Bittacus* devido a grande plasticidade dos caracteres diagnósticos destes gêneros (Machado *et al.* 2009).

As duas espécies de *Pazius* que ocorrem no Brasil são extremamente delgadas, com olhos compostos contíguos dorsalmente, todas com registro somente para áreas de floresta na Amazônia. Para a identificação das espécies de *Pazius* ver Ascuntar-Osnas *et al.* (2016) e Lima & Dias (2016). As espécies de *Issikiella* e *Nannobittacus* possuem asas iridescentes e membrana alar densamente pigmentada. *Issikiella* é representado por três espécies e ao menos uma possível nova espécie registrada em Alagoas (Machado *et al.* 2022). Os demais registros do gênero são para os estados do Amazonas, Bahia, Maranhão, Pará, Paraná, Santa Catarina e São Paulo, com as espécies ocorrendo em áreas de floresta de terra firme, cerrado e caatinga (Penny & Arias 1982; Machado *et al.* 2010, 2022). Para a identificação das espécies de *Issikiella* ver Penny & Arias (1983). As duas espécies de *Nannobittacus* até o momento só foram coletadas em florestas na Amazônia (Penny & Arias 1982; Machado *et al.* 2022). Os adultos de *Bittacus* são grandes (14–17 mm) e possuem na asa anterior a veia RP_{3+4} longa e uma ou mais veias transversais subcostais, entre a margem da asa e a veia subcosta, além da veia umeral (Figs 34.3–4). É o gênero mais comum e ocorre em todas as regiões do Brasil e do mundo, e certamente constitui um grupo parafilético (Bicha 2018). Para o Brasil são conhecidas 18 espécies que podem ser identificadas pelas chaves apresentadas por Machado *et al.* (2018) e Machado (2019). Os adultos podem ser coletados em áreas de floresta fechada, mas muitas espécies ocorrem preferencialmente em áreas abertas de cerrado (Penny & Arias 1982). Recentes coletas apontam que algumas espécies são relativamente abundantes durante períodos específicos, como por exemplo *B. femoralis* Klug e *B. pintoi* Souza Lopes & Mangabeira que são facilmente coletados em períodos chuvosos em áreas de cerrado do Maranhão e Minas Gerais respectivamente (Machado *et al.* 2010; Dias & Kumagai 2011), além de *B. varzeanus* Machado abundante durante a estação vazante em áreas de várzea na Amazônia Central (Machado *et al.* 2018).

Meropeidae. Os adultos são mecópteros atípicos, apresentando um corpo achatado dorso-ventralmente, medindo entre 10 e 27 mm de comprimento. A cabeça é parcialmente coberta

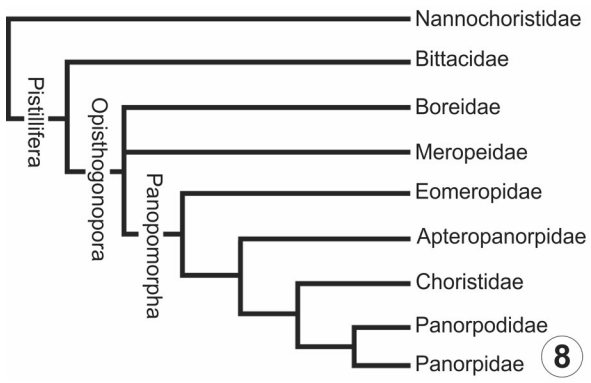


Figura 34.8. Mecoptera, cladograma representando as afinidades entre as famílias. Fonte: Willmann (1987).

pelo pronoto e opistognata, com a aparência geral semelhante a baratas (Machado *et al.* 2013) (Fig. 34.2). As asas são largas, dobradas sobre o corpo e com venação elaborada. Os machos apresentam um fórceps genital grande que ocupa mais da metade do comprimento do abdômen (Fig. 34.2). Pouco se conhece sobre a biologia das espécies e as larvas ainda são desconhecidas. Os adultos vivem no solo de áreas florestadas, são noturnos, provavelmente saprófagos, capazes de estridulação (Sanborne 1982; Palmer 2010; Bicha 2018), e são geralmente coletados em armadilhas Malaise (Barrows & Flint 2009) ou armadilhas tipo pitfall (Abbott *et al.* 2007).

A família é hoje representada por três espécies de distribuição disjunta, *Merope tuber* Newman ocorrendo na parte leste dos Estados Unidos e Canadá, *Austromerope poultoni* Killington localizada no sudoeste da Austrália e *A. brasiliensis* Machado, Kawada & Rafael descoberta em uma área de mata Atlântica no Espírito Santo (Machado *et al.* 2013). Além das três espécies atuais, outras quatro espécies fósseis são conhecidas para a família e são de grande importância na discussão da origem do grupo, que provavelmente se deu durante a era Mesozoica (Soszynska-Maj *et al.* 2017; Sun *et al.* 2020).

Referências bibliográficas

Abbott, I.; T. Burbidge & A. Wills 2007. *Austromerope poultoni* (Insecta, Mecoptera) in south-west Western Australia: occurrence, modelled geographical distribution, and phenology. **Journal of the Royal Society of Western Australia** 90: 97–106.

Almeida, E.A.B. (org.) 2018. Lista das espécies ameaçadas do estado de São Paulo. Decreto nº 63.853, de 27 de novembro de 2018. **Diário Oficial do Estado de São Paulo, São Paulo, SP** 128(221), Seção I: 2-11. Publicado anonimamente. <https://www.al.sp.gov.br/repositorio/legislacao/decreto/2018/decreto-63853-27.11.2018.html>

Ascuntar-Osnas, O.; D.T. Domínguez; P.C. Ulloa & R.J.P. Machado 2016. First record of the order Mecoptera (Insecta) for the Gorgona Island (Colombia), with the description of a new species. **Zootaxa** 4097(2): 271–279.

Barrows, E.M. & O.S. Flint 2009. Mecopteran (Mecoptera: Bittacidae, Meropeidae, Panorpidae) flight periods, sex ratios, and habitat frequencies in a United States Mid-Atlantic freshwater tidal marsh, low forest, and their ecotone. **Journal of the Kansas Entomological Society** 82(3): 223–230.

Beutel, R.G. & E. Baum 2008. A longstanding entomological problem finally solved? Head morphology of Nannochoristidae (Mecoptera, Insecta) and possible phylogenetic implications. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** 46(4): 346–367.

Bicha, W.J. 2018. Biodiversity of Mecoptera. pp. 705–720. *In*: R.G. Foottit & P.H. Adler (eds). **Insect Biodiversity: science and society.** Vol. II. New York, John Wiley & Sons.

Blades, D.C.A. 2019. Mecoptera of Canada. **Zookeys** 819: 451–453.

Byers, W. 1991. Mecoptera, pp. 696–704. *In*: I.D. Naumann; P.B. Carne; J.F. Lawrence *et al.* (eds). **The Insects of Australia. A textbook for students**

and research workers. CSIRO, Melbourne University Press, 2ª ed., 2 vols, 1137 pp.

Byers, W. & R. Thornhill 1983. Biology of the Mecoptera. **Annual Review of Entomology** 28: 203–228.

Collucci, E. & D.S. Amorim 2000. Three new species of *Thyridates* Navás, 1908 (Mecoptera, Bittacidae) from Brazil, with new combinations and some comments about relationships within the genus. **Contribuições Avulsas sobre a História Natural, Ser. Zoologia** 21: 1–8.

Collucci, E. & D.S. Amorim 2001. Descrição de uma nova espécie de *Thyridates* Navás, 1908 de Governador Valadares, Minas Gerais, Brasil e redescrição de *T. femoralis* (Kluge, 1836) (Mecoptera, Bittacidae). **Contribuições Avulsas sobre a História Natural, Ser. Zoologia** 36: 1–6.

Costa Lima, A.M. da 1943. **Insetos do Brasil.** 4º Tomo. Escola Nacional de Agronomia. Série Didática nº 5, Rio de Janeiro. 141 pp.

Dias, P.G. & A.F. Kumagai 2011. Abundância e Sazonalidade de Bittacidae (Mecoptera) em duas áreas de conservação em Minas Gerais, Brasil. **Acta Biológica Paranaense** 40(1−2): 33–37.

Friedrich, F. & R.G. Beutel 2010. The thoracic morphology of *Nannochorista* (Nannochoristidae) and its implications for the phylogeny of Mecoptera and Antliophora. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research** 48(1): 50–74.

Friedrich, F.; H. Pohl; F. Beckmann & R.G. Beutel 2013. The head of *Merope tuber* (Meropeidae) and the phylogeny of Mecoptera (Hexapoda). **Arthropod Structure & Development** 42(1): 69–88.

Grimaldi, D. & M.S. Engel 2005. **Evolution of the Insects**. Cambridge University Press, xv + 755 pp.

Hinton, H.E. 1981. **Biology of the Insect Egg**. Vols. I-III. Pergamon Press, Oxford.

Labandeira, C.C. 2010. The pollination of mid Mesozoic seed plants and the early history of long-proboscid insects. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 97: 469–513.

Lima, A.R. & P.G. Dias 2016. The uncommon Neotropical genus *Pazius* Navás, 1913 (Mecoptera: Bittacidae): a comprehensive synthesis, with description of a new Brazilian species. **Zootaxa** 4169(3): 504–514.

Machado, R.J.P. 2018. Order Mecoptera. *In*: N. Hamada; J.H. Thorp; D.C. Rogers (eds). **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates**. 4ª ed., Academic Press, Boston, pp. 349–351.

Machado, R.J.P. 2019. One new species of hangingfly from Bolivia, *Bittacus vazdemelloi* sp. nov. (Mecoptera: Bittacidae), with an identification to the South American species of *Bittacus* Latreille. **Austral Entomology** 58: 739–744.

Machado, R.J.P. 2022. **Mecoptera.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/219>. Acesso: 03/Fev/2022.

Machado, R.J.P.; F.S.P. Godoi & J.A. Rafael 2009. Neotropical Mecoptera (Insecta): new generic synonymes, new combinations, key to families and genera, and checklist of species. **Zootaxa** 2148: 27–35.

Machado, R.J.P.; F. Limeira-de-Oliveira & J.A. Rafael 2010. Mecoptera (Insecta) do estado do Maranhão: chave para identificação das espécies e descrição da fêmea de *Bittacus latreillei* (Collucci & Amorim). **Revista Brasileira de Entomologia** 54(4): 604–607.

Machado, R.J.P.; R. Kawada & J.A. Rafael 2013. New continental record and new species of *Austromerope* (Mecoptera, Meropeidae) from Brazil. **Zookeys** 269: 51–65.

Machado, R.J.P.; D.M.M. Mendes & J.A. Rafael 2018. The genus *Bittacus* Latreille (Insecta: Mecoptera) in Brazil: key to species, distribution maps, new synonym, and three new species. **Zootaxa** 4526(3): 303–330.

Machado, R.J.P.; M.M.M. Soares & F.S. Carvalho-Filho 2022. Updates on the Brazilian hangingfly species of the genera *Issikiella* Byers, *Nannobittacus* Esben-Petersen, and *Pazius* Navás (Insecta: Mecoptera: Bittacidae). **Neotropical Entomology** 51: 742-751.

Martynova, O.M. 1991. Order Mecoptera. Scorpion flies, pp. 405–424. *In*: B.B. Rohdendorf (ed.). **Fundamentals of Paleontology**, Smithsonian Institution libraries and The Nation Science Foundations, vol. 9, 894 pp.

Palmer, C.M. 2010. Diversity of feeding strategies in adult Mecoptera. **Terrestrial Arthropod Reviews** 3: 111–128.

Penny, N.D. 1975. Evolution of the extant Mecoptera. **Journal of the Kansas Entomological Society** 48: 331–350.

Penny, N.D. 1997. Mecoptera. World Checklist of Extant Mecoptera Species. Acesso: 17/jul/2006.

Penny, N.D. & J.R. Arias 1981. Observations on the egg and larva of "Nannobittacus elegans" Esben-Petersen, 1927 (Mecoptera: Bittacidae). **Journal of the Kansas Entomological Society** 54(3): 465–468.

Penny, N.D. & J.R. Arias 1982. Notes on Amazonian Bittacidae (Mecoptera) with the descriptions of two new species. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 77(3): 263–274.

Penny, N.D. & J.R. Arias 1983. A new species of Issikiella from the Amazon basin (Mecoptera: Bittacidae). **Acta Amazonica** 13(3–4): 701–704.

Penny, N.D. & G.W. Byers 1979. A check-list of the Mecoptera of the world. **Acta Amazonica** 9(2): 365–388.

Ren, D.; C.C. Labandeira; J.A. Santiago-Blay; A. Rasnitsyn; C.K. Shih; A. Bashkuev; M.A. Logan; C.L. Hotton & D. Dilcher 2009. A probable pollination mode before Angiosperms: Eurasian, long-proboscid scorpionflies. **Science** 326: 840–847.

Sanborne, P.M. 1982. Stridulation in *Merope tuber* (Mecoptera: Meropeidae). **The Canadian Entomologist** 114(3): 177–180.

Setty, L.R.1940. Biology and morphology of some north American Bittacidae (Order Mecoptera). **The American Midland Naturalist** 23(2): 257–353.

Smiczyjew, B. 2002. Structure of the ovary in *Nannochorista neotropica* Navás (Insecta: Mecoptera: Nannochoristidae) with remarks on mecopteran phylogeny. **Acta Zoologica** (Stockolm) 83: 61–66.

Soszyńska-Maj, A.; K. Kopeć; P. Müller; C. Gröhn & W. Krzemiński 2017. Cretaceous inclusions in Burmese amber throw a new light on the evolution of the Meropeidae (Mecoptera). **Cretaceous Research** 79: 191–198.

Sun, H.; Y. Gao; X. Zhao; B. Wang & C. Xiao 2020. A new species of Meropeidae (Insecta: Mecoptera) from mid Cretaceous Myanmar amber. **Cretaceous Research** 116: 104570.

Tihelka, E.; M. Giacomelli; D.Y. Huang; D. Pisani; P.C.J. Donoghue & C.Y. Cai. 2020. Fleas are parasitic scorpionflies. **Palaeoentomology** 3(6): 641–653.

Whiting, M.F. 2002a. Phylogeny of the holometabolous insect orders: molecular evidence. **Zoologica Scripta** 31: 3–17.

Whiting, M.F. 2002b. Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and a phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. **Zoologica Scripta** 31: 93–105.

Willmann, R. 1983. Die phylogenetischen beziehungen unter den südamerikanischen Bittacidae (Insecta: Mecoptera). **Zoologishe Beitrager** 28: 47–65.

Willmann, R. 1987. The phylogenetic system of the Mecoptera. **Systematic Entomology** 12(4): 519–524.

Winterbourn, M.J. 1982. The invertebrate fauna of a forest stream and its association with fine particulate matter. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research** 16: 271–281.

Tabela 34.1. Lista das espécies de Mecoptera registradas para o Brasil.

Famílias / espécies	Registros geográficos
Bittacidae	
Bittacus angrensis Souza Lopes & Mangabeira	PR, RJ, SP
B. aripuanaensis (Penny)	MT, RO
B. blancheti Pictet	BA, ES, RJ
B. boraceiensis Morgante	SP
B. brasiliensis Klug	RS, Argentina
B. brunipennis (Collucci & Amorim)	SP
B. cruzi Machado	AM
B. diversinervis Souza Lopes & Mangabeira	AC, AM, AP, BA, ES, GO, MA, MG, MS, MT, PE, RJ, RO, RR, SP, TO
B. femoralis Klug	BA, CE, ES, GO, MA, MG, MT, PA, RO
B. ferreirai Machado	BA
B. flavescens Klug	BA, ES, MG, RJ, RS, SC, SP, Venezuela
B. froehlichi (Collucci & Amorim)	SP
B. geniculatus Erichson	Amazonia, Guiana
B. latreillei (Collucci & Amorim)	GO, MA, MT, PA, TO
B. maculosus Byers	AM, RR, Trinidad
B. omega Morgante	MG
B. pintoi Souza Lopes & Mangabeira	MG, MT, TO
B. varzeanus Machado	AM
Issikiella araguaienis Penny& Arias	MA, PA
I. byersi Penny & Arias	AM, PA
I. pulchra Byers	BA, PR, SC
Nannobittacus elegans Esben-Petersen	PA
N. souzalopesi Penny & Arias	AM, PA
Pazius angaibara Lima & Dias	RO
P. ornaticaudus Penny	AC, AM, MT, PA, RR, Colômbia
Meropeidae	
Austromerope brasiliensis Machado, Kawada & Rafael	ES

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 35
SIPHONAPTERA LATREILLE, 1825

Tungidae: *Tunga penetrans,* macho

Pulicidae: *Ctenocephalides felis felis,* fêmea

Pedro Marcos Linardi UFMG, Departamento de Parasitologia, Belo Horizonte, MG

Etimologia. Do grego *siphon* = tubo; *a* = sem; *pteron* = asa, em referência a insetos sugadores e ápteros.

Diagnose. Insetos holometábolos, secundariamente ápteros, ectoparasitas de aves e principalmente de mamíferos, variando de 1 a 3 mm de comprimento. Corpo esclerosado e comprimido lateralmente. Segmentos imbricados uns sobre os outros, providos de cerdas voltadas para trás, coloração castanha a negra. Olhos, quando presentes, arredondados e quase sempre negros. Antena curta, alojando-se em sulco ao lado da cabeça. Aparelho bucal sugador-pungitivo. Palpo maxilar com quatro artículos e palpo labial com dois a dezessete artículos. Pernas longas e coxas dilatadas, adaptadas para o salto. Tarsos pentâmeros. Fêmeas maiores que os machos, com a parte posterior do abdômen arredondada. Machos com a parte posterior do abdômen voltada para cima. Algumas espécies com fêmeas penetrantes ou semipenetrantes.

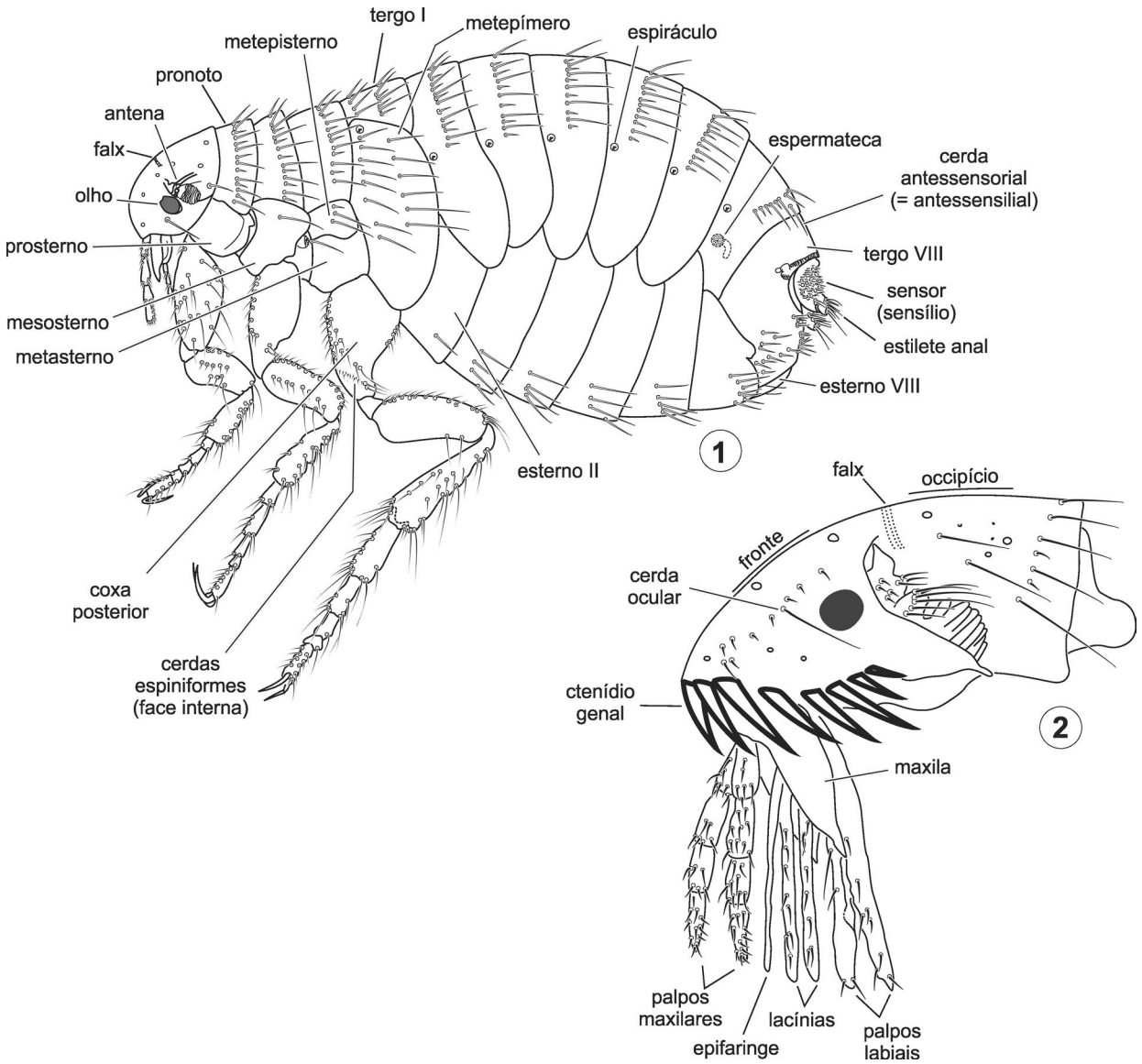
Introdução. São conhecidos popularmente como pulgas. As espécies penetrantes são conhecidas como bichos-do-pé, bichos-de-porco, jatecuba, bicho-do-cachorro, tunga, tom e sico. São cosmopolitas, com quase três mil espécies e subespécies (Lewis 1998). As regiões temperadas são as mais ricas e isso se deve à preferência dos roedores, hospedeiros frequentes, pelos climas mais frios. Entretanto, na região Neotropical, as localidades mais quentes e, consequentemente, mais próximas do equador, apresentaram maior riqueza e abundância de pulgas em pequenos mamíferos do que aquelas situadas em localidades mais frias (Linardi & Krasnov 2013). Para o Brasil, foram assinaladas 60 espécies em 19 gêneros e oito famílias (Tab. 35.1), em 223 espécies hospedeiras, das quais 115 de roedores (Linardi & Guimarães 2000). Recentemente, outras três espécies foram descritas ou assinaladas no país, elevando-se o total para 63 espécies (Linardi 2017a). Acredita-se que cerca de 500 espécies estejam ainda para ser descritas na ordem, o que totalizaria cerca de 3.500 espécies no mundo; no Brasil, deverá totalizar cerca de 90 espécies.

Aproximadamente, 15% dos gêneros e 29% das espécies brasileiras são endêmicas, com 33 espécies descritas de localidades do Brasil. A maioria das espécies possui ctenídios destinados à fixação e locomoção entre os pelos ou penas dos hospedeiros. A locomoção é cursorial e saltatória. Algumas espécies chegam a pular quase 40 cm de altura e 30 cm em linha horizontal. Os hospedeiros são animais endotérmicos, aproximadamente 94% espécies de mamíferos e o restante, de aves. Entre as aves, infestações ocorrem essencialmente em aves marinhas e Passeriformes. Em Primatas, apenas o homem é tido como hospedeiro habitual.

A hematofagia é realizada pelos dois sexos e diretamente nos capilares (solenófagos). As associações são específicas ou ecléticas. As associações específicas, caracterizadas pela exclusividade de hospedeiros, constituem um meio auxiliar para a identificação taxonômica dos respectivos hospedeiros, podendo subsidiar mastozoologistas (Linardi 1977). A coassociação entre hospedeiros e ectoparasitos pode revelar linhas filogenéticas comuns. Todavia, no estudo de questões epidemiológicas, o ecletismo de certas espécies é parâmetro mais importante em razão do intercâmbio de pulgas entre hospedeiros, como por exemplo, entre roedores silvestres e sinantrópicos.

Como citar: Linardi, P.M. 2024. Cap. 35, Siphonaptera Latreille, 1825, pp. 773-782. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.

https://doi.org/10.61818/56330464c35



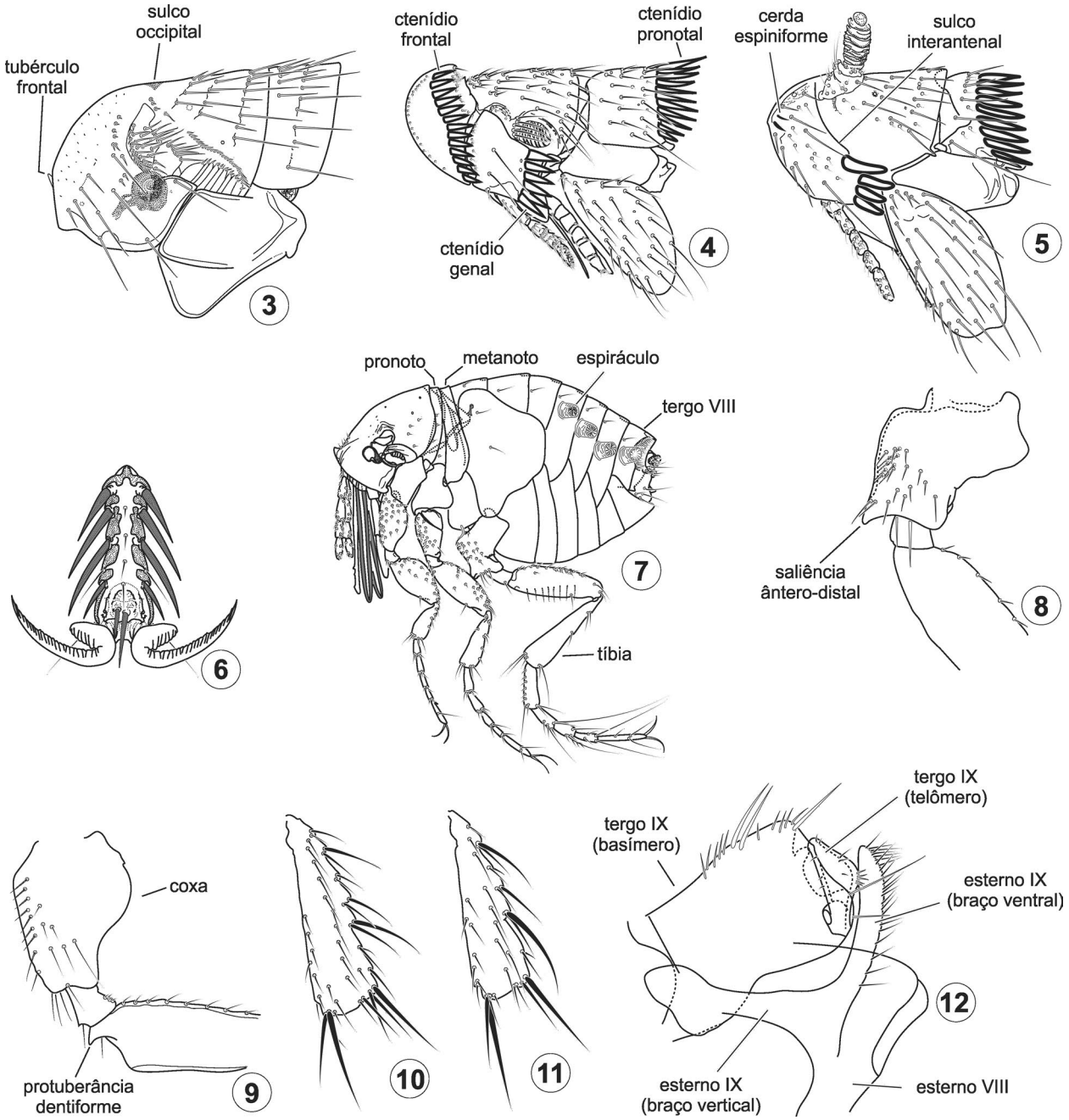
Figuras 35.1–2. Siphonaptera, morfologia, fêmea, vl. **1**, *Pulex irritans* (Linn.); **2**, *Ctenocephalides f. felis* (Bouché), cabeça e peças bucais. Fonte: Hopkins & Rothschild (1953).

Pulgas fósseis são conhecidas por duas espécies do Eoceno Inferior, no âmbar do Báltico, e por uma espécie do Mioceno Inferior, no âmbar dominicano.

Atualizações sobre a ordem até o ano de 2000 podem ser encontradas em Lewis (2000). Dados sobre morfologia, filogenia, classificações, referências e outras informações estão presentes em De la Cruz (2006) e Fleas Siphonaptera (2022). A ecologia de pulgas e sua aplicação em Parasitologia em face de vários fatores relacionados com a infestação, idade, sexo, sítios de infestação, biomas etc. foram apresentadas por Krasnov (2008).

Morfologia (adultos). A cabeça é constituída por duas partes, a anterior, com a fronte ou clípeo, e a posterior, o occipício (Fig. 35.2), separadas ou não por uma sutura antenal. Em várias espécies, essa sutura não é completa, sendo seu vestígio representado por uma região mais esclerosada na parte superior, denominada falx (Figs 35.1–2). Fronte arredondada, às vezes com uma saliência, o tubérculo frontal (Fig. 35.3). Em algumas famílias, a fronte possui um ctenídio frontal ou pente (Fig. 35.4). Nos machos, a borda dorsal do occipício tem o sulco occipital (Fig. 35.3). O número e a quetotaxia na região occipital são de importância sistemática. Olhos presentes (Figs 35.1–2) ou ausentes (Figs 35.4–5), correspondendo a ocelo arredondado ou, às vezes, reduzido a uma mancha ocular, pigmentado ou não. Antena curta, embutida lateralmente em sulco. Flagelo (Figs 35.1–4) geralmente com dez artículos, conhecido como clava e com sensores relacionados com a percepção de estímulos mecânicos e químicos. A gena às vezes tem um ctenídio genal (Figs 35.2, 4–5). Peças bucais constituídas por maxila, palpo maxilar, lacínia, palpo labial e o labro-epifaringe (Fig. 35.2). A forma da maxila é variável e a lacínia simples ou serrilhada, como em espécies penetrantes. O palpo maxilar é esclerosado, tetrâmero. Palpo labial não esclerosado, com 2 a 17 artículos.

Tórax com o pró, meso e metatórax distintos, subiguais (Fig. 35.1), atrofiados nas espécies penetrantes ou semipenetrantes (Fig. 35.7). Dada a forma lateralmente comprimida, o noto e pleura são os escleritos mais característicos. Pró e metanoto por vezes com ctenídios (Figs 35.4–5). Propleura e prosterno geralmente fundidos. Propleura raramente dividida. Meso e



Figuras 35.3–12. Siphonaptera, morfologia. **3–5**, cabeça e protórax, macho, vl; **3**, *Rhopalopsyllus saevus* Jordan & Rotschild; **4**, *Craneopsylla m. minerva* (Rotschild); **5**, *Leptopsylla segnis* (Schönherr); **6**, *Rhopalopsyllus australis* (Rotschild), dististarsômero posterior, macho; **7–8**, *Tunga penetrans* (Linn.), vl; **7**, fêmea; **8**, coxa posterior do macho; **9**, *Hectopsylla pulex* (Haller), perna posterior, fêmea; **10**, *Ctenocephalides canis* (Curtis), tíbia posterior, fêmea; **11**, *Ctenocephalides f. felis* (Bouché), tíbia posterior; **12**, *Polygenis (P.) bohlsi jordani* (Costa Lima), segmentos modificados, macho. Fonte: Figs 3 e 6, Smit (1987); 4, Tipton & Machado-Allison (1972); 5, Johnson (1957); 7, 10 e 11, Hopkins & Rothschild (1953); 8 e 9, Linardi & Guimarães (2000); 12, Guimarães (1972).

metatórax com as respectivas pleuras e esternos separados. Mesopleura por vezes dividida e metapleura sempre separada em metepisterno e metepímero (Fig. 35.1), este último cobrindo o primeiro segmento abdominal, não aparente. Espiráculos torácicos no meso e metatórax. Tarsos pentâmeros (Fig. 35.1), o quarto tarsômero mais curto. Tarsômeros com cerdas laterais plantares (Fig. 35.6); tarsômero distal com um par de garras. Os principais caracteres usados para identificação taxonômica são encontrados na perna posterior. Coxa posterior com cerdas espiniformes (Fig. 35.1) ou com saliência no ângulo ântero-distal (Fig. 35.8). Fêmur posterior por vezes com protuberância dentiforme basal (Fig. 35.9). Tíbia posterior com cerdas nos entalhes dorsais e na superfície externa (Figs 35.10–11), com variações em número e disposição importantes para a identificação de espécies, sobretudo na tíbia posterior.

Abdômen com 11 segmentos, o tergo I e o esterno I respectivamente cobertos parcial e integralmente pelo metepímero (Fig. 35.1). Tergos com uma ou duas fileiras de cerdas, raramente com ctenídios. Espiráculos abdominais presentes nos tergos II a VIII, no último segmento, mais longo e voltado para cima. Fêmeas

penetrantes com os quatro últimos espiráculos modificados e mais desenvolvidos (Fig. 35.7). Esterno II ou basal (Fig. 35.1), com o número de cerdas variando entre os grupos. Esterno VII das fêmeas com a forma da margem posterior variando entre espécies. Tergo VII com cerdas robustas, variando em número e tamanho, chamadas cerdas antessensoriais (= antepigidiais) (Fig. 35.1). Tergo IX com um sensor (Fig. 35.1) cuja função é permitir o alinhamento direcional das genitálias por ocasião do acasalamento, bem como emitir ultrassom para comunicação. O sensor possui orifícios ou fossetas em número variável para certos grupos taxonômicos. Os três últimos segmentos são modificados, com suas partes superiores consideradas ventrais. Nos machos, o tergo IX é representado pelo clasper (= fórceps) (Fig. 35.12), que, por sua vez, é constituído pelo basímero (imóvel) e pelo telômero (móvel). A forma, o comprimento e a relação entre esses dois são caracteres de valor taxonômico. O esterno IX é composto de dois braços, ventral (distal) e vertical (proximal) (Fig. 35.12), que se conectam em ângulo reto. As relações de comprimento entre os dois braços, bem como a forma e a quetotaxia do braço ventral, são caracteres de valor taxonômico. O edeago é visível após clarificação, sendo variável em forma, sentido de enrolamento, número de voltas e reflexão do duto ejaculador, estrutura e outros caracteres. Nas fêmeas, a espermateca é vista após clarificação, com forma característica para grande número de espécies. A espermateca (Figs 35.13–18) consta de duas partes, bulga (= corpo, cabeça) e hila (= apêndice, cauda), com ou sem uma linha demarcatória entre elas, articulando-se com um duto (área cribriforme) (Fig. 35.18). Algumas espécies com as espermatecas fortemente pigmentadas de negro. Bolsa copuladora é uma dilatação terminal desse duto, podendo ser encontrada em algumas preparações. As fêmeas de pulgas não penetrantes têm um estilete anal no segmento X, anteriormente ao ânus (Fig. 35.1)

Maiores detalhes sobre morfologia externa de pulgas podem ser encontrados em Costa Lima (1943) e Linardi & Guimarães (2000).

Imaturos. Ovos ovoides ou elipsoidais, esbranquiçados, medindo de 300 a 700 µm (Fig. 35.19), geralmente depositados nos ninhos dos hospedeiros. Larvas esbranquiçadas, eucéfalas, vermiformes, ápodes e cerdosas (Fig. 35.20), alimentam-se do excremento de pulgas adultas incorporados a detritos orgânicos e dejetos dos respectivos hospedeiros. Cabeça prognata. Antena localizada em um sulco. Aparelho bucal mastigador, com mandíbula, maxila, palpo maxilar dímero e palpo labial monômero. Passam por três ínstares larvais (L_1, L_2 e L_3), exceto *Tunga penetrans* (L.), com dois. L_1 com uma estrutura dorsal na cabeça, destinada a romper os ovos durante a eclosão. A fase de pré-pupa é de curta duração, tem forma de U e origina-se pelo dobramento da L_3 e posterior união de suas partes cefálica e anal. Pupas (Fig. 35.21) exaradas, nuas ou encasuladas, revestidas por material orgânico produzido pelas glândulas salivares. É o estágio de resistência, em que o adulto pré-emergente geralmente permanece em seu interior.

Biologia. Os principais dados conhecidos sobre a biologia de sifonápteros são de *Ctenocephalides felis felis* (Bouché), ectoparasitas de carnívoros domésticos, e de *Xenopsylla cheopis* (Rothschild), de roedores sinantrópicos. O ciclo desde o ovo até o adulto dura aproximadamente 25 a 30 dias, dependendo das condições de temperatura, umidade e alimentação obtida pelas larvas. O número de ovos colocados varia com a espécie e estado de nutrição das fêmeas: *X. cheopis* deposita cerca de 400 em toda a sua existência e *C. f. felis*, quase 1.800 durante um período de 50 dias. A eclosão ocorre entre 24 e 36 horas e é variável por espécie, indo desde 6,2% de sucesso de eclosão em *Polygenis tripus* (Jordan) (Cerqueira & Linardi 1979) a 74,2% em *C. f. felis* (Linardi *et al*. 1997).

As larvas são geotaticamente positivas, fototaticamente negativas e tigmotaticamente positivas. Esse comportamento permite que encontrem locais seguros e escondidos para protegerem-se contra a dessecação. Orientam-se também para fontes úmidas, sugerindo algum tipo de resposta higrotáctica. Em consequência, mais de 80% das larvas de *C. f. felis* desenvolvem-se na base dos carpetes dos domicílios. Quando confinadas à areia, as larvas penetram até 2,3 mm, de modo a evitarem a luz.

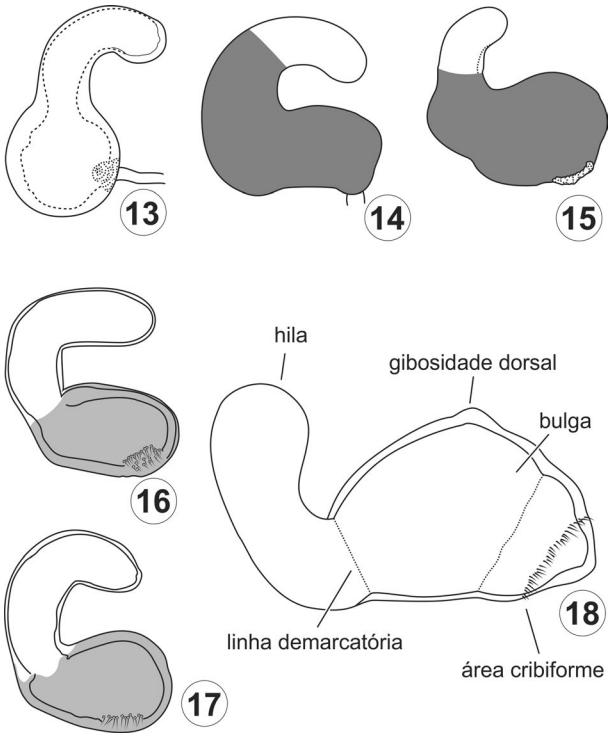
Após uma curta fase de pré-pupa, em que o imaturo fica em forma de U, segue-se a pupa, estádio de resistência e, posteriormente, o adulto pré-emergente, que geralmente permanece dentro do casulo.

A emergência dos adultos é estimulada por pressão mecânica, como o deslocamento de hospedeiros nas proximidades, por pisoteio sobre os casulos ou por aquecimento de um dado hospedeiro assentado sobre eles. A abertura de portas ou janelas em ambientes fechados também favorece a emergência. A emergência das fêmeas em *C. f. felis* antecede a dos machos em aproximadamente uma semana (Linardi & Nagem 1972).

Os adultos são hematófagos, tanto machos quanto fêmeas, com o repasto se prolongando após a repleção para que o sangue extravasado sirva de alimento às larvas. Cada repasto dura cerca de 10 minutos, com duas a três refeições ao dia. Em *C. f. felis*, num período de 48 horas, fêmeas e machos aumentam o peso do corpo em 140% e 19%, respectivamente (Dryden & Rust 1994), com as fêmeas ingerindo diariamente uma média de quase 14 µl de sangue, o que corresponde a 15 vezes o seu peso corpóreo. O sangue do hospedeiro normal é digerido mais depressa que o dos hospedeiros não usuais e o aumento da temperatura acelera a digestão. Assim, o número de repastos estaria relacionado com a rapidez da digestão, que é governada pelas condições de temperatura.

Os estímulos responsáveis para que as pulgas encontrem seus hospedeiros são principalmente os visuais e os térmicos. Luz, dióxido de carbono e correntes de ar estimulam apenas a locomoção. Ademais, o encontro do hospedeiro é influenciado pela ação de certos produtos de excreção do hospedeiro sobre as estruturas olfatórias do sifonáptero.

A longevidade dos adultos varia de acordo com a espécie e com as condições climáticas, e depende da situação alimentar. Em *C. f. felis* criadas em laboratório, a sobrevida foi de 30 e 19 dias quando alimentadas e em jejum, respectivamente (Linardi & Nagem 1972). Em colônias mantidas em gatos, a sobrevivência foi de 113 dias (Dryden 1989). O tempo que as pulgas despendem na ação parasitária apresenta três diferentes modalidades. 1). As que vivem sobre o corpo dos hospedeiros, com apenas as fêmeas penetrando sob sua pele. A penetração no corpo do hospedeiro pode incluir no hospedeiro a cabeça, tórax e alguns segmentos abdominais, levando ao crescimento do corpo e à for-



Figuras 35.13–18. Siphonaptera, Pulicidae, forma das espermatecas, fêmeas. **13**, *Pulex irritans* (Linn.); **14**, *Xenopsylla cheopis* (Rothschild); **15**, *X. brasiliensis* (Baker); **16**, *Ctenocephalides canis* (Curtis); **17**, *C. f. felis* (Bouché); **18**, *Polygenis (P.) tripus* (Jordan). Fonte: Linardi & Guimarães (2000).

mação de neosomas (Figs 35.29,30) no hospedeiro (conjunto de fêmeas hipertrofiadas do parasito, além dos tecidos inflamatórios do hospedeiro), em virtude de alimentação permanente – o que ocorre em todas as espécies de *Tunga* Jarocki (Fig. 35.22); ou apenas as maxilas, deixando o tórax e o abdômen a descoberto – como ocorre em espécies de *Hectopsylla* Frauenfeld. 2). As que vivem sobre a pele e pelagem, alimentando-se intermitentemente dos hospedeiros, como a maioria das espécies conhecidas, entre elas, as dos gêneros *Ctenocephalides* Stiles & Collins, *Xenopsylla* Glienkiewicz e *Polygenis* Jordan. 3). As que só procuram os hospedeiros para exercerem a hematofagia, como as habitantes de ninhos e as encontradas no ambiente do hospedeiro, como *Pulex irritans* L. e as pulgas de aves.

Classificação. As classificações antigas consideravam duas subordens, Integricipita e Fracticipita. Considerando que no gênero *Chiastopsylla* (Chimaeropsyllidae) a divisão integral da cabeça é variável por sexo, a classificação utilizando esse critério foi suprimida e passou a ser feita a partir das superfamílias. Duas dessas, Pulicoidea e Ceratophylloidea, já haviam sido consideradas por Hopkins & Rothschild (1953), além dos Rhopalopsylloidea, incluída anteriormente em Ceratophylloidea (Johnson 1957). A maioria das classificações reconhece cinco superfamílias, ainda que elas não sejam as mesmas para todos os autores. O número atual de famílias varia de 15 a 18, com algumas subfamílias sendo tratadas como famílias por alguns autores. Não há concordância entre as propostas e a classificação de Lewis (1998) é adotada aqui, nela incluindo-se Tungidae como família distinta, o que também é reconhecido por Smit (1987). As famílias de Siphonaptera são listadas a seguir, com o número de espécies e subespécies assinaladas para as famílias com registros para o Brasil indicado entre parênteses, de acordo com Linardi & Valim (2022). Duas delas, Pygiopsyllidae e Malacopsyllidae, ocorrem em países vizinhos e provavelmente serão registradas no Brasil.

Ceratophylloidea
- Ancistropsyllidae
- Ceratophyllidae (1)
- Ischnopsyllidae (5)
- Leptopsyllidae (1)
- Xiphiopsyllidae

Hystrichopsylloidea
- Chimaeropsyllidae
- Coptopsyllidae
- Ctenophthalmidae (5)
- Hystrichopsyllidae
- [Pygiopsyllidae]
- Stephanocircidae (1)

Malacopsylloidea
- [Malacopsyllidae]
- Rhopalopsyllidae (35)

Pulicoidea
- Pulicidae (5)
- Tungidae (10)

Vermipsylloidea
- Vermipsyllidae

Relações filogenéticas. Uma filogenia baseada em dados moleculares para determinar a posição de Siphonaptera com amostragem taxonômica relativamente pequena foi proposta por De la Cruz (2006). O resultado confirma Siphonaptera como um grupo monofilético, Boreidae como grupo-irmão de Siphonaptera e Nannochoristidae como a mais basal das famílias de Mecoptera amostradas, na seguinte topologia: (((Siphonaptera, Boreidae) Nannochoristidae) Diptera). Segundo Zhu *et al*. (2015), em um estudo de filogenia molecular baseado em 16 das 18 famílias consideradas, o ancestral comum de Siphonaptera teria se separado do grupo irmão mecopteriano no Cretáceo Inferior, com as linhagens basais diversificando-se durante o Cretáceo Superior. Ainda considerando a ancestralidade das associações com os hospedeiros – os mamíferos eutérios constituem os mais antigos – e distribuição geográfica, os autores sugerem uma alta probabilidade de as pulgas terem se originado no Gondwana e, posteriormente, terem migrado da América do Sul para as suas atuais regiões de ocorrência, em um tempo relativamente curto.

De la Cruz (2006) indicou uma filogenia elaborada em dados morfológicos, suportada em apenas 20 caracteres cefálicos e torácicos para 14 famílias de Siphonaptera (excetuando-se Tungidae) (Fig. 35.26). Linardi & Guimarães (1993) propuseram uma nova classificação para Rhopalopsyllinae tomando por base estudos morfológicos, com novos táxons sendo reconhecidos ao nível de tribo, subtribo, gênero e subgênero.

Importância. As pulgas participam de diferentes elos na cadeia epidemiológica: são parasitos, propriamente ditos, vetores biológicos e hospedeiros invertebrados.

Como ectoparasitos, exercem: a) ação irritativa, como dermatite alérgica, os animais tornando-se irrequietos; b) ação espoliadora, que conduz à anemia face às altas infestações em animais de pequeno porte; c) ação inflamatória, causada principalmente por espécies que são penetrantes ou semipenetrantes e cujos orifícios deixados no corpo dos respectivos hospedeiros se tornam passíveis de infecção por agentes oportunistas. À infestação pela fêmea da pulga penetrante *Tunga*, dá-se o nome de tungíase, que pode provocar dificuldades de postura e de locomoção dos hospedeiros, necrose óssea e tendinose, e até perda dos dedos dos pés. Estudos sobre tungíase em comunidades brasileiras foram realizados por Carvalho *et al*. (2003) em Araruama, Rio

de Janeiro; Heukelbach *et al.* (2004) no nordeste brasileiro e Linardi *et al.* (2010) em três diferentes regiões, incluindo Ceará, Maranhão e Roraima. Animais domésticos como cães, gatos, suínos e roedores sinantrópicos são os principais reservatórios da tungíase, com uma das espécies, *Tunga penetrans*, apresentando ampla distribuição geográfica no Brasil (Harvey *et al.* 2021).

Como vetores biológicos ou transmissores de agentes patogênicos, os sifonápteros são incriminados na transmissão de viroses (mixomatose), doenças bacterianas (tifo murino, bartonelose, salmoneloses, tularemia, peste), protozooses (tripanossomíases) e helmintoses (himenolepíases, dilepidiose, filarioses, infecções por tilenquídeos).

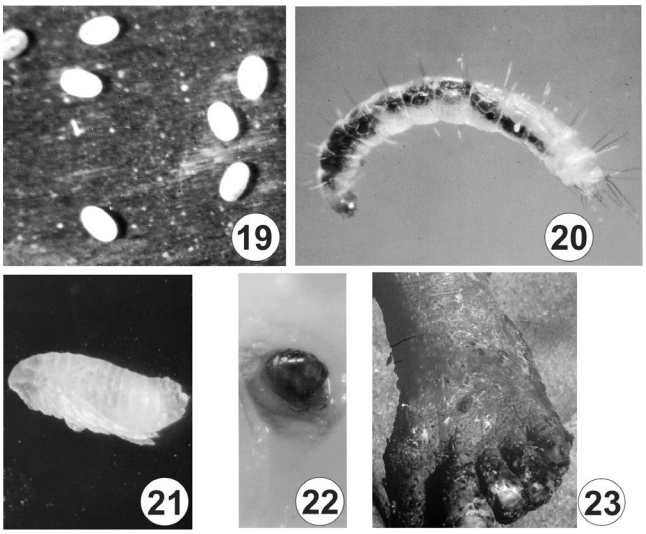
Como hospedeiros de invertebrados, as pulgas podem ser infectadas ou infestadas por artrópodes. Alguns parasitoides, como larvas de Chalcidoidea (Hymenoptera), têm sido observados em certas espécies de pulgas. Algumas espécies de ácaros também têm sido encontradas em associação com espécies de pulgas, quer em forésia, quer no interior da cavidade geral. Infestações naturais de *Polygenis tripus* por *Rhizoglyphus echinopus* (Fumouze & Robin) foram constatadas em Belo Horizonte.

A literatura contém ainda vários registros de outros parasitos em pulgas, como *Bacillus thuringiensis* Berliner, *Beauveria bassiana* (Balsamo-Criveli), *Escherichia coli* Escherich, *Hepatozoon erhardovae* Krampitz, *Nosema* sp. e gregarinas. Vários organismos endossimbiontes, incluindo vírus, bactérias (inclusive riquétsias e espiroquetas), fungos, protozoários, nematódeos e cestódeos foram reportados para 60 espécies de pulgas, desenvolvendo ações mutualísticas, comensalísticas ou parasíticas e, salvo poucas exceções, pouco se conhece sobre sua prevalência, biologia e grau de patogenicidade para as populações naturais de pulgas.

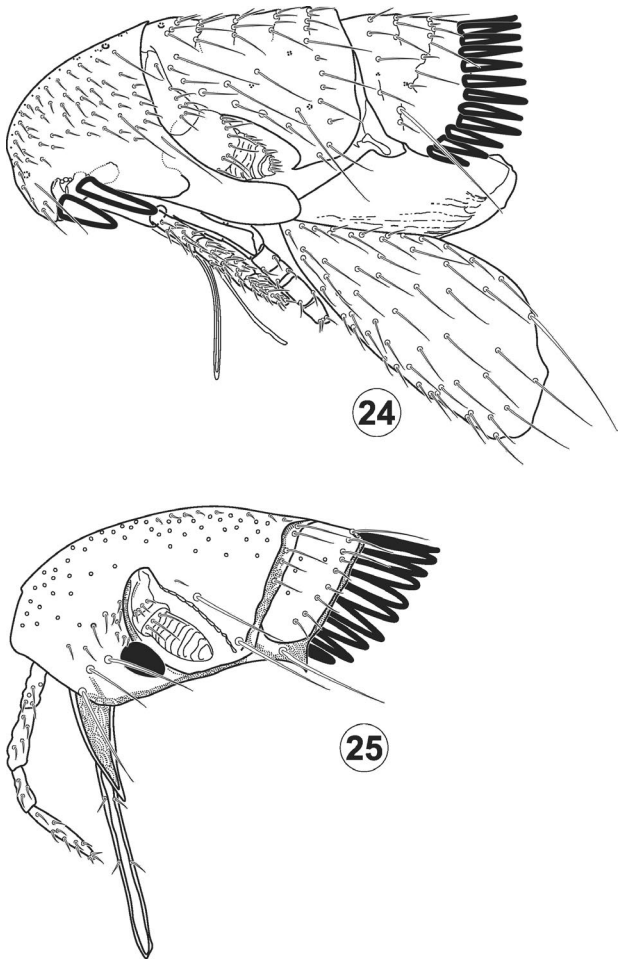
Mais detalhes relacionados à ação das pulgas como agentes infestantes e transmissoras de agentes patogênicos causadores de moléstias são encontrados em Linardi (2017b).

Coleta e fixação. Cada grupo de hospedeiros merece tratamento especial no que diz respeito à captura, com a inspeção devendo-se estender aos diferentes sítios do corpo dos vertebrados. As pulgas devem ser retiradas do hospedeiro logo após sua captura ou morte, já que certas espécies abandonam o hospedeiro, provavelmente devido ao estresse e contrações da pele, bem como a queda de temperatura. Por tais razões, a retirada das pulgas deve ser feita no próprio local de captura dos hospedeiros. Quando mortos, é conveniente envolver os hospedeiros em sacos de plástico, de modo a impedir a fuga das pulgas. Os sacos com hospedeiros poderão ser acondicionados em geladeira, de modo a imobilizá-las e facilitar a colheita, sobretudo por meio de penteação ou escovação da pelagem. A imersão do hospedeiro em água em um vasilhame branco permite o desprendimento das pulgas que, passando para o meio aquoso, são colhidas em papel de filtro. Quando não for necessária a morte dos hospedeiros, eles devem ser anestesiados no interior de frascos contendo éter sulfúrico ou clorofórmio, ou com o uso de anestésico intravenoso. Após a aplicação tópica de anestésico, a pelagem deve ser penteada, especialmente com um pente fino comum (usado para controle de pediculose) ou escovada (com escova dental comum), dela retirando-se as pulgas.

Os ninhos e tocas dos animais (roedores, tatus) e o guano (morcegos) podem ser examinados por meio de sondas constru-



Figuras 35.19–23. Siphonaptera, imaturos e tungíases. **19–21**, Pulicidae, *Ctenocephalides f. felis* (Bouché); **19**, ovos; **20**, larva (L_3); **21**, pupa; **22**, tecido de rato invadido por fêmea de *Tunga penetrans* (Linn.); **23**, Tungíase: lesões provocadas pela infestação de fêmeas de *T. penetrans* no pé de um paciente altamente infestado.



Figuras 35.24–25. Siphonaptera, morfologia. **24**, Ischnopsyllidae, *Hormopsylla fosteri* (Rothschild), cabeça e protórax macho; **25**, Ceratophyllidae, *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc), cabeça. Fonte: fig. 24, Tipton & Machado-Allison (1972); 25, Pinto (1930).

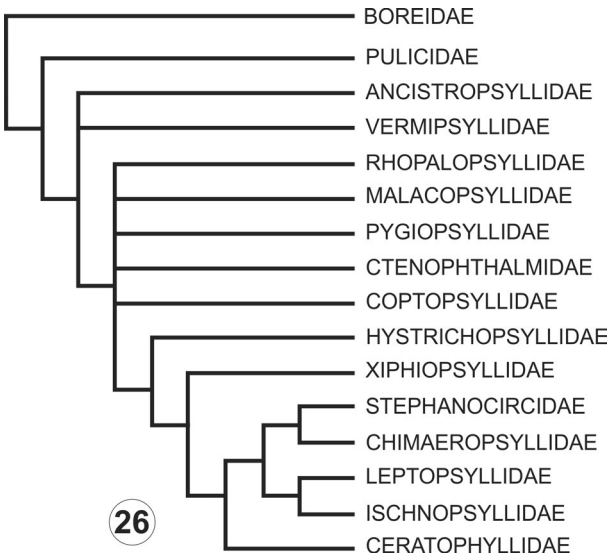


Figura 35.26. Siphonaptera, cladograma de afinidades entre as famílias, baseado em dados morfológicos. Fonte: De la Cruz (2006).

ídas por discos de lata acoplados a cabos de madeira, capazes de recolher um pouco de seu conteúdo, que pode incluir formas imaturas. Em alguns desses ambientes, os insetos são recolhidos usando-se aspiradores ou animais sentinelas (ratos albinos), bem como introduzindo-se gás carbônico. Em habitações, as pulgas podem ser colhidas com armadilhas luminosas contendo uma chama de vela ou lamparina (fototaxia positiva), colocada sobre um tijolo adequadamente imerso em um vasilhame com água, em ambiente escuro.

A preservação de pulgas é feita em álcool 70^0 a 80^0. Recomenda-se a troca periódica do líquido, a fim de evitar danos por evaporação do álcool. Para preservação por mais de um ano, é conveniente adicionar glicerina ao álcool. A montagem definitiva deve ser feita em bálsamo do Canadá, entre lâmina e lamínula, após diafanização em potassa a 10% (a frio), lavagem, desidratação em série crescente de álcoois e clarificação em creosoto de Faia (pelo menos 24 horas). As lâminas devem permanecer em estufa por algumas horas ou dias para secagem do bálsamo e acondicionadas horizontalmente.

Chave para as famílias de Siphonaptera

1. Tergos torácicos em seu conjunto mais longos que o primeiro tergo abdominal. Fêmeas não penetrantes. Sensor com mais de 16 fossetas de cada lado. Cerdas antessensoriais presentes. Fêmeas com estiletes anais (Fig. 35.1) **2**

— Tergos torácicos em seu conjunto mais curtos que o primeiro tergo abdominal. Fêmeas penetrantes ou semipenetrantes. Sensor com oito fossetas de cada lado. Cerdas antessensoriais ausentes (Fig. 35.7). Fêmeas sem estiletes anais .... **Tungidae**

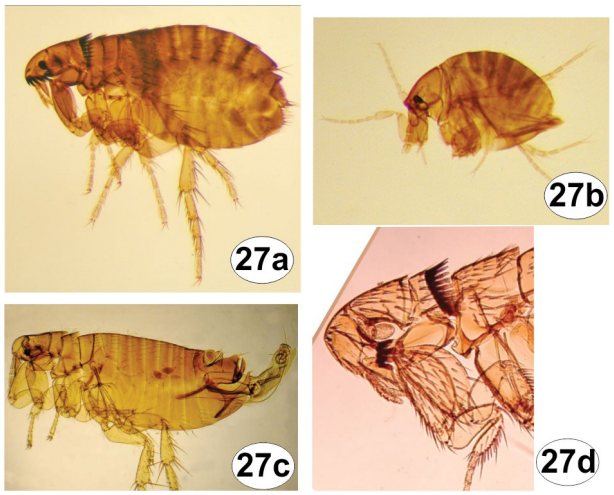
2(1). Região anterior da cabeça semelhante a um capacete, bordejada posteriormente por um ctenídio (Fig. 35.4) ... **Stephanocircidae**

— Região anterior da cabeça diferente **3**

3(2). Cabeça com um par de ctenídios na parte ântero-ventral da região pré-antenal (gena) e formado, cada um, por dois (raramente três) dentes (Fig. 35.24) ..... **Ischnopsyllidae**

— Cabeça com ou sem ctenídio, quando presente, o ctenídio em posição diferente ou com maior número de dentes **4**

4(3). Coxa posterior com um grupo de pequenas cerdas espiniformes na face interna (Fig. 35.1) ..... **Pulicidae**



Figuras 35.27a–d. Siphonaptera, hábitos, montagem em lâminas. **a**, Pulicidae; **b**, Tungidae; **c**, Rhopalopsyllidae; **d**, Leptopsyllidae.

— Coxa posterior sem cerdas espiniformes na face interna ... **5**

5(4). Ctenídios em vários tergos abdominais ..... **[Pygiopsyllidae]**

— Tergos abdominais sem ctenídios **6**

6(5). Cabeça sem ctenídio. Regiões anterior e posterior da cabeça não separadas por sulco interantenal, evidenciando o falx (integricipita) (Fig. 35.3) **7**

— Cabeça com ctenídio. Regiões anterior e posterior da cabeça separadas por sulco interantenal (fracticipita) (Fig. 35.5) **9**

7(6). Ctenídio pronotal presente, com vários dentes (Fig. 35.25). Duas cerdas antessensoriais, por vezes de comprimentos diferentes ..... **Ceratophyllidae**

— Pronoto sem ctenídios (exceções são os gêneros *Scolopsyllus* Mendez e *Phthiropsylla* Wagner, que não são assinalados para o Brasil). Duas cerdas antessensoriais de igual comprimento **8**

8(7). Tubérculo frontal presente (Fig. 35.3). Quinto tarsômero posterior mais curto que o primeiro. Tarsômeros com quatro (raramente três) pares de cerdas laterais plantares (Fig. 35.6)..... **Rhopalopsyllidae**

— Tubérculo frontal ausente. Quinto tarsômero posterior mais longo ou pelo menos igual aos precedentes. Todos tarsômeros com cinco pares de cerdas laterais plantares ... **[Malacopsyllidae]**

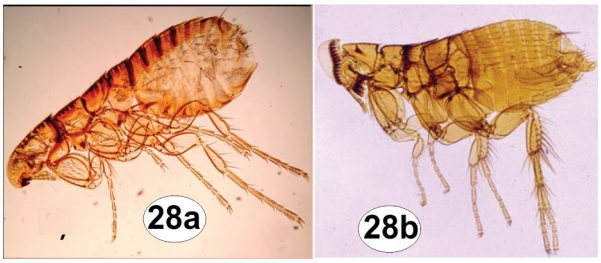
9(6). Ctenídio genal vertical, paralelo ao pronotal (Fig. 35.5). Duas cerdas espiniformes em forma de gancho próximas à borda anterior da cabeça (Fig. 35.5) ..... **Leptopsyllidae**

— Ctenídio genal inclinado. Sem cerdas espiniformes na região anterior da cabeça ..... **Ctenophthalmidae**

Ceratophyllidae. É a família mais expressiva em número de espécies na região Neártica e apenas *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc) (Fig. 35.25) ocorre no Brasil. Dada sua ampla distribuição e a preferência por roedores sinantrópicos, vários autores relacionam-na com a transmissão do tifo murino, tripanossomos do grupo *lewisi*, peste bubônica, himenolepíases e outros patógenos.

Ctenophthalmidae. Representada no Brasil por *Adoratopsylla* Ewing, subdividida em dois subgêneros, *A.* (*Adoratopsylla*) e A. (*Tritopsylla*) Cunha (Tab. 35.1).

Ischnopsyllidae (Fig. 35.28a). Ectoparasitos exclusivos de morcegos, com cinco gêneros e cinco espécies assinaladas para o Brasil (Tab. 35.1).



Figuras 35.28a–b. Siphonaptera, hábitos, montagem em lâminas. **a**, Ischnopsyllidae; **b**, Stephanocircidae.

Leptopsyllidae (Fig. 35.27d). Apenas *Leptopsylla segnis* (Schönherr) ocorre no Brasil. Os hospedeiros são roedores sinantrópicos, particularmente camundongo, *Mus musculus* L. Tem sido apontada como vetor de *Yersinia pestis* (Yersin), *Rickettsia mooseri* Monteiro (= *R. typhi*), *Francisella tularensis* (Mc Coy & Chapin), *Herpetomonas ctenopsfllae* Laveran & Franchini e *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi).

[Malacopsyllidae]. Provavelmente será registrada para o Brasil. Dois gêneros monotípicos, *Malacopsylla* Weyenbergh e *Phthiropsylla*, foram registrados parasitando edentados e carnívoros na Argentina.

Pulicidae (Fig. 35.27a). Infestam vários hospedeiros, mas essencialmente animais domésticos e, sobretudo, carnívoros e roedores sinantrópicos. Do ponto de vista epidemiológico, é a família mais importante de pulgas em virtude dos agentes etiológicos que podem transmitir. No Brasil, está representada por três gêneros, *Pulex* L., *Xenopsylla* e *Ctenocephalides*, englobando cinco espécies (Tab. 35.1), todas cosmopolitas, exceto *X. brasiliensis* (Baker). *Pulex irritans* é comum em hospedeiros urbanos, sendo, todavia, mais frequente fora deles, em especial nas habitações humanas. *Xenopsylla cheopis* é a mais suscetível à infecção pelo bacilo da peste e desenvolve mais facilmente e com maior rapidez o bloqueio do proventrículo, razão pela qual é considerada a mais eficiente vetor do agente infeccioso causador da peste. Consequentemente, é a espécie mais bem estudada do ponto de vista biológico. *Xenopsylla. brasiliensis* também é incriminada como boa transmissora de agentes causadores da peste urbana dos roedores sinantrópicos para o homem. *Ctenocephalides f. felis* é bem disseminada no Brasil, comum em cães, enquanto *C. canis* (Curtis) é mais rara. Chaves para gêneros e espécies podem ser encontradas em Hopkins & Rothschild (1953), Johnson (1957) e Linardi & Guimarães (2000).

[Pygiopsyllidae]. Provavelmente será registrada para o Brasil. *Ctenidiosomus* Jordan foi registrado em países vizinhos – Equador, Peru e Colômbia–, infestando marsupiais e roedores silvestres.

Rhopalopsyllidae (Fig. 35.27c). Esta família é constituída pelas duas subfamílias Rhopalopsyllinae e Parapsyllinae. A segunda, salvo certas espécies encontradas em aves australianas, africanas e das ilhas Falkland, é sul-americana em origem e parasita especialmente caviomorfos nas regiões andinas, com oito gêneros conhecidos. Rhopalopsyllinae ocorre apenas nas Américas, sendo essencialmente Neotropical e predominantemente sul-americana, com oito gêneros conhecidos – *Rhopalopsyllus* Baker, *Tiamastus* Jordan, *Polygenis*, *Scolopsyllus*, *Ayeshaepsylla* Smit, *Gephyropsylla* Barrera, *Hechtiella* Barrera e *Neotropsylla* Linardi & Guimarães. Gêneros e espécies que ocorrem no Brasil estão listados na Tab. 35.1. Chaves para separação de subfamílias, tribos, subtribos e gêneros são encontradas em Linardi & Guimarães (1993, 2000). Chave para identificação de espécies, em Johnson (1957), Smit (1987) e Linardi & Guimarães (2000). *Polygenis* é o gênero mais rico no Brasil, com 19 espécies e subespécies conhecidas; distribui-se do Amapá a Santa Catarina e há espécies envolvidas na manutenção da peste entre roedores silvestres.

Figuras 35.29–30. Siphonaptera, neosomas, **29**, *Tunga bossii* na cauda de *Delomys dorsalis* (Rodentia); **30**, *Tunga caecata* na orelha de *Oryzomys nigripes* (Rodentia). Fonte: P.M. Linardi; Linardi & Avelar (2014).

Stephanocircidae (Fig. 35.28b). A família está bem representada na região Neotropical, mas apenas *Craneopsylla minerva minerva* (Rothschild) (Fig. 35.4) foi assinalada no Brasil. A relação fêmea/macho é de aproximadamente 2,5:1. Na zona endêmica de peste do nordeste brasileiro, essa espécie representa 2,0% de todos os registros obtidos sobre animais silvestres (Guimarães 1972). A subespécie *C. minerva wolffhuegeli* (Rothschild), de ocorrência na Argentina, provavelmente ocorre no sul do Brasil, dada a continuidade de domínios morfoclimáticos e a existência de hospedeiros comuns.

Tungidae (Fig. 35.27b). Chaves para os gêneros e espécies de Tungidae estão disponíveis em Hopkins & Rothschild (1953), Johnson (1957) e Linardi & Guimarães (2000). Está dividida em duas subfamílias:

Chave para subfamílias de Tungidae

1. Ângulo ântero-distal da coxa posterior conspícuo, projetando-se para baixo como um largo dente (Fig. 35.8). Fêmur posterior sem protuberância dentiforme junto à base. Maxila não se estendendo além da margem ventral da cabeça. Fêmeas penetrantes, com os espiráculos dos segmentos abdominais II–IV diminutos ou rudimentares e aqueles dos segmentos V–VIII, muito desenvolvidos (Fig. 35.7) ..... **Tunginae**

— Coxa posterior sem dente ântero-distal. Fêmur posterior com protuberância dentiforme junto à base (Fig. 35.9). Maxila situada abaixo da margem ventral da cabeça. Fêmeas semipenetrantes, com os espiráculos abdominais II–VII de igual tamanho e um pouco maiores que aquele do metepímero ..... **Hectopsyllinae**

Tunginae (Fig. 35.27b). No Brasil, inclui oito espécies em *Tunga* (Tab. 35.1). Admite-se que a área de distribuição original para a espécie mais conhecida, *T. penetrans*, tenha sido as partes tropicais e subtropicais do continente sul-americano e Antilhas. *T. terasma* Jordan ocorre no Brasil e Paraguai. *T. travassosi* Pinto & Dreifus, *T. bondari* Wagner e *T. caecata* (Enderlein) são conhecidas apenas de fêmeas. Três outras espécies foram descritas ou registradas no Brasil recentemente: *T. trimamillata* Pampiglione *et al.*, *T. bossii* De Avelar *et al.* e *T. hexalobulata* De Avelar *et al.*,

com as duas últimas sendo conhecidas apenas por seus neosomas (Figs 35. 29, 30) (Linardi & De Avelar 2014).

Hectopsyllinae. Há duas espécies em *Hectopsylla* Frauenfeld ocorrendo no Brasil (Tab. 35.1). Fêmeas de *H. pulex* (Haller) são encontradas aderidas por suas maxilas aos quirópteros e os machos têm sido coletados exclusivamente em guano de morcegos, associados a espécies de Molossidae, na Colômbia e no Panamá (Hastriter & Méndez 2000). No Brasil, Esbérard (2001) observou uma prevalência média de 8,1%, com as pulgas aderindo-se preferencialmente na cabeça dos morcegos.

Referências bibliográficas

Carvalho, R.A.; A.B. Almeida; S.C. Barbosa-Silva; M. Amorim; P.C. Ribeiro & N.M. Serra-Freire 2003. The patterns of tungiasis in Araruama township, State of Rio de Janeiro, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 98(1): 31–36.

Cerqueira, E.J.L. & P.M. Linardi 1979. Ciclo evolutivo de *Polygenis tripus* (Jordan, 1933) em laboratório, com descrição da larva (Siphonaptera, Rhopalopsyllidae). **Revista Brasileira de Biologia** 39(2): 419–423.

Costa Lima, A.M. da 1943. **Insetos do Brasil.** 4º Tomo. Escola Nacional de Agronomia. Série Didática nº 5, Rio de Janeiro. 141 pp.

De la Cruz, K.D. 2006. Fleas of the World. <https://biology.byu.edu/fleas-of-the-world/databases>. Acesso: 5/nov/2021.

Dryden, M.W. 1989. Host association, on-host longevity and egg production of *Ctenocephalides felis felis*. **Veterinary Parasitology** 34: 117–122.

Dryden, M.W. & M.K. Rust 1994. The cat flea: biology, ecology and control. **Veterinary Parasitology** 52: 1–19.

Esbérard, C. 2001. Infestation of *Rhynchopsyllus pulex* (Siphonaptera: Tungidae) on *Molossus molossus* (Chiroptera) in southeastern Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 96(8): 1169–1170.

Guimarães, L.R. 1972. Contribuição à epidemiologia da peste endêmica no nordeste do Brasil e estado da Bahia. Estudo das pulgas encontradas nessa região. **Revista Brasileira de Malariologia e Doenças Tropicais** 24(1/4): 95–163.

Harvey, T.V.; P.M. Linardi; R.S.A. Carlos & J. Heukelbach 2021. Tungiasis in domestic, wild, and synanthropic animals in Brazil. **Acta Tropica** 222; 10.1016.actatropica 2021.106068

Hastriter, M.W. & E. Méndez 2000. A review of the flea genus *Hectopsylla* Frauenfeld and *Rhynchopsyllus* Haller (Siphonaptera, Pulicidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 100(3): 613–624.

Heukelbach, J.; S. Franck & H. Feldmeier 2004. High attack rate of *Tunga penetrans* (Linnaeus, 1758) infestation in an impoverished Brazilian community. **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Higiene** 98: 431–434.

Hopkins, G.H.E. & M. Rothschild 1953. **An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History), Vol. I. Tungidae and Pulicidae.** London, British Museum (Natural History), xv + 361 pp., 45 pl.

Johnson, P.T. 1957. A classification of the Siphonaptera of South America with descriptions of new species. **Memoirs of Entomological Society of Washington** 5: 1–298.

Krasnov, B. 2008. **Functional and Evolutionary Ecology of Fleas**. A Model for Ecological Parasitology. Cambridge, Cambridge University Press, 593 pp.

Lewis, R.E. 1998. Resumé of Siphonaptera (Insect) of the world. **Journal of Medical Entomology** 35(4): 377–389.

Lewis, R.E. 2000. **Flea News**. <https://www.ent.iastate.edu/fleanews/aboutfleanews.html> Acesso: 25/fev/2022.

Linardi, P.M. 1977. Relações pulgas/roedores observadas nos municípios de Salesópolis e Itapetininga, SP. **Boletim do Museu de História Natural UFMG, Zoologia** 23: 1–23.

Linardi, P.M. 2017a. Checklist dos Siphonaptera do estado do Mato Grosso do Sul. **Iheringia Série Zoologia** DOI: 10.1590/1678–4766e2017148.

Linardi, P.M. 2017b. Fleas and diseases, pp. 517–536. *In*: C.B. Marcondes (ed.). **Arthropod Borne Diseases**. Cham, Springer, 645 pp.

Linardi, P.M. & D.M. de Avelar 2014. Neosomes of tungid fleas on wild and domestic animals. **Parasitology Research** 113: 3517–3533.

Linardi, P.M. & L.R. Guimarães 1993. Systematic review of genera and subgenera of Rhopalopsyllinae (Siphonaptera: Rhopalopsyllidae) by phenetic and cladistic methods. **Journal of Medical Entomology** 30(1): 161–170.

Linardi, P.M. & L.R. Guimarães 2000. **Sifonápteros do Brasil.** São Paulo, Editora Museu de Zoologia USP/FAPESP 291 pp., 365 Figs.

Linardi, P.M. & B.R. Krasnov 2013. Patterns of diversity and abundance of fleas and mites on the Neotropics: host-related, parasite-related and environment-related factors. **Medical and Veterinary Entomology** 27: 49–58.

Linardi, P.M. & R.L. Nagem 1972. Observações sobre o ciclo evolutivo de *Ctenocephalides felis* (Bouché, 1835) (Siphonaptera, Pulicidae) e sua sobrevida fora do hospedeiro. **Boletim do Museu de História Natural UFMG, Zoologia** 3: 1–22.

Linardi, P.M. & M.P. Valim 2022. **Siphonaptera**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/273>. Acesso: 18/fev/2022.

Linardi, P.M.; M. De Maria & J.R. Botelho 1997. Effects of larval nutrition on the postembryonic development of *Ctenocephalides felis felis* (Siphonaptera: Pulicidae). **Journal of Medical Entomology** 34(4): 494–497.

Linardi, P.M.; C.M.L. Calheiros; E.B. Campello-Junior; E.M. Duarte; J. Heukelbach & H. Feldemeier 2010. Occurrence of the off-host life stages of *Tunga penetrans* (Siphonaptera) in various environments in Brazil. **Annals of Tropical Medicine & Parasitology** 104(4): 337–345.

Pinto, C. 1930. **Arthrópodes Parasitos e Transmissores de Doenças**. Rio de Janeiro, Pimenta de Mello & C., 395 pp.

Smit, F.G.A.M. 1987. **An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History), Vol. VII. Malacopsylloidea**. Oxford & London, Oxford University Press, 380 pp., 5 pl.

Tipton, V.J. & C.E. Machado-Allison 1972. **Fleas of Venezuela**. Brigham Young University, Provo, Utah, 115 pp.

Zoological Institute Fleas Home Page 2022. **Fleas Siphonaptera**. <https://www.zin.ru/Animalia/Siphonaptera/distr.htm>. Acesso: 3/mar/2022

Zhu, Q.; M. Hastriter; M. Whiting & K. Dittmar 2015. Fleas (Siphonaptera) are cretaceous, and evolved with Theria. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 90: 129–136.

Tabela 35.1. Espécies de pulgas registradas para o Brasil e respectivos hospedeiros.

Família / Espécies	Principais Hospedeiros
Ceratophyllidae	
Nosopsyllus fasciatus (Bosc)	Murídeos sinantrópicos
Ctenophthalmidae	
Adoratopsylla (A.) a. antiquorum (Roth.)	Marsupiais e roedores
A. (A.) antiquorum ronnai Guimarães	Marsupiais
A. (A.) bisetosa Ewing	*Monodelphis brevicaudata* (Erxleben) (catita)
A. (Tritopsylla) i. intermedia (Wagner)	Marsupiais e roedores
A. (T.) sinuata Guimarães	*Philander opossum* (L.) (cuíca-de-quatro-olhos)
Ischnopsyllidae	
Hormopsylla fosteri (Roth.)	Morcegos Molossidae e Phyllostomidae
Myodopsylla w. wolffsohni (Roth.)	Essencialmente morcegos Vespertilionidae
Ptilopsylla leptina (Jord. & Roth.)	Morcegos Molossidae e Phyllostomidae
Sternopsylla distincta distincta (Roth.)	Morcegos Molossidae
Rothschildopsylla noctilionis (Costa Lima)	Morcegos Noctilionidae
Leptopsyllidae	
Leptopsylla segnis (Schönherr)	Roedores sinantrópicos

Tabela 35.1. Continuação.

Família / Espécies	Principais Hospedeiros
Pulicidae	
Ctenocephalides canis (Curtis)**	Cães, gatos
Ctenocephalides felis felis (Bouché)**	Cães, gatos, marsupiais, roedores
Pulex irritans (L.) *	Homem, carnívoros, marsupiais, roedores
Xenopsylla brasiliensis (Baker)	Especialmente roedores sinantrópicos
Xenopsylla cheopis (Roth.)	Roedores sinantrópicos e comensais
Rhopalopsyllidae: Rhopalopsyllinae	
Gephyropsylla k. klagesi (Roth.)	*Proechimys* Allen (Echymiidae)
Gephyropsylla k. samuelis (Jord. & Roth.)	*Proechimys* (Echymiidae)
Hechtiella lakoi (Guimarães)	*Proechimys* (Echymiidae)
Hechtiella lopesi Guimarães & Linardi	*Proechimys* (Echymiidae)
Hechtiella nitidus (Johnson)	*Proechimys* (Echymiidae)
Neotropsylla guimaraesi (Linardi & Guimarães)	*Calomys* sp.
Polygenis (Neopolygenis) atopus (Jord. & Roth.)	Rodentia Sigmodontinae: *Akodon* e Marsupialia
Polygenis (N.) dentei Guimarães	Rodentia Sigmodontinae: *Akodon*, *Oxymycterus*
Polygenis (N.) frustratus Johnson	Rodentia Sigmodontinae
Polygenis (N.) pradoi (Wagner)	Rodentia Sigmodontinae: *Akodon*
Polygenis (N.) pygaerus (Wagner)	Rodentia Sigmodontinae: *Akodon*
Polygenis (Polygenis) acodontis (Jord. & Roth.)	Rodentia Sciuridae: *Guerlinguetus aestuans* (L.)
Polygenis (P.) adelus (Jord. & Roth.)	Rodentia: Sigmodontinae
Polygenis (P.) axius axius (Jord. & Roth.)	Rodentia: Sigmodontinae
Polygenis (P.) axius pessoai Guimarães	Rodentia: Sigmodontinae
Polygenis (P.) axius proximus Guimarães	Rodentia: Sigmodontinae
Polygenis (P.) b. bohlsi (Wagner)	Rodentia Sigmodontinae
Polygenis (P.) bohlsi jordani (Costa Lima)	Rodentia e Marsupialia
Polygenis (P.) occidentalis occidentalis (Cunha)	Roedores, marsupiais, tatus, carnívoros
Polygenis (P.) occidentalis steganus (Jord. & Roth.)	Rodentia Sigmodontinae: *Rhipidomys* Tschudi
Polygenis (P.) platensis platensis (Jord. & Roth.)	Rodentia Caviidae: *Ctenomys* Blainville
Polygenis (P.) rimatus (Jord.)	*Akodon* e *Oryzomys* (Rodentia: Sigmodontinae)
Polygenis (P.) roberti roberti (Roth.)	Rodentia Sigmodontinae: *Oryzomys*
Polygenis (P.) roberti beebei (Fox)	Rodentia Sigmodontinae: *Oryzomys*
Polygenis (P.) tripopsis Guimarães	Rodentia Sigmodontinae: *Oryzomys*
Polygenis (P.) tripus (Jord.)	Rodentia Sigmodontinae: *Akodon* e *Oryzomys*
Rhopalopsyllus australis australis (Roth.)	*Dasyprocta fuliginosa* Wagler (cutia)
Rhopalopsyllus a. tamoyus Jord. & Roth.	Roedores, carnívoros, xenartros
Rhopalopsyllus a. tupiniquinus Guimarães	Carnívoros silvestres
Rhopalopsyllus a. tupinus Jord. & Roth.	Roedores silvestres
Rhopalopsyllus crypturi Wagner	Ave (registro acidental). Provavelmente cutias
Rhopalopsyllus garbei Guimarães	*Myoprocta acouchy* (cutiara-vermelha)
Rhopalopsyllus l. lugubris Jord. & Roth.	Roedores, marsupiais
Rhopalopsyllus lutzi lutzi (Baker)***	Tatus, marsupiais, roedores, carnívoros
Rhopalopsyllus saevus Jord. & Roth.	Tatus, cutias
Stephanocircidae	
Craneopsylla minerva minerva (Roth.)	Roedores silvestres e marsupiais
Tungidae: Hectopsyllinae	
Hectopsylla psittaci Frauenfeld	Aves
Hectopsylla pulex (Haller)	Morcegos
Tungidae: Tunginae	
Tunga bondari Wagner	Tamanduás
Tunga bossii De Avelar *et al.*	*Delomys dorsalis*
Tunga caecata (Enderlein)	Roedores sinantrópicos
Tunga hexalobulata De Avelar *et al.*	*Bos indicus*
Tunga penetrans (L.)	Homem, suínos, bovinos, canídeos, felídeos e tatus
Tunga terasma Jord.	Tatus
Tunga travassosi Pinto & Dreyfus	Tatus
Tunga trimamillata Pampiglione *et al.*	*Bos taurus*, *Hydrochoerus hydrochoerus*

* Frequentemente encontrada em habitações; ** Livre, em habitações; *** Fora de hospedeiros, em ninhos.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

CAPÍTULO 36
DIPTERA LINNAEUS, 1758

Culicidae: *Sabethes* sp.

Mydidae: *Protomydas coerulescens*

Calliphoridae: *Mesembrinella* sp.

Pyrgotidae: *Leptopyrgota* sp.

Claudio José Barros de Carvalho UFPR, Departamento de Zoologia, Curitiba, PR. https://orcid.org/0000-0002-3533-6853

José Albertino Rafael INPA, Coordenação de Biodiversidade, Manaus, AM. https://orcid.org/0000-0002-0170-0514

Márcia Souto Couri Museu Nacional, UFRJ, Rio de Janeiro, RJ. https://orcid.org/0000-0002-5340-395X

Paula Raile Riccardi Museum für Naturkunde, Center for Integrative Discovery, Berlim, Alemanha. https://orcid.org/0000-0003-4850-7524

Vera Cristina Silva USP, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, Departamento de Biologia, Ribeirão Preto, SP. https://orcid.org/0000-0003-4219-3325

Sarah Siqueira de Oliveira UFG , Instituto de Ciências Biológicas, Goiás, GO. https://orcid.org/0000-0002-9453-4569

Carlos José Einicker Lamas USP, Museu de Zoologia, São Paulo, SP. https://orcid.org/0000-0002-7750-590X

Etimologia. Do grego *di* = duas, *pteron*= asa. Refere-se ao número de asas funcionais encontradas, apenas um par anterior, em quase todos os membros adultos.

Diagnose. Endopterigotos com um par de asas funcionais membranosas no mesonoto (ausente secundariamente em poucas espécies), asas posteriores reduzidas a halteres; protórax e metatórax muito reduzidos. Adultos com peças bucais sugadoras, frequentemente adaptadas para perfurar. Larva ápode. Pupa adéctica, obtecta ou exarata, inclusa em pupário (modificação do último tegumento larval).

Introdução. A ordem Diptera é composta por insetos comuns com muitas espécies estreitamente relacionadas ao homem e, consequentemente, com elevada importância econômica, seja do ponto de vista médico-veterinário ou agrícola. No Brasil, pela grande extensão territorial e riqueza linguística, receberam uma grande variedade de nomes: moscas e mosquitos são os nomes mais conhecidos e amplamente utilizados, mas outros nomes são aplicados, dependendo do grupo, como mutucas, carapanãs, pernilongos, maruins, mosca-varejeira, mosca-do-berne, mosca-das-frutas, mosquito-palha, piolho da abelha, piuns ou borrachudos referem-se a grupos particulares de famílias dentro da ordem.

Os dípteros estão entre as quatro ordens megadiversas de insetos holometábolos e, entre elas, é a que se encontra mais bem estruturada do ponto de vista taxonômico e, portanto, em estágio mais avançado de conhecimento, contando com manuais e catálogos taxonômicos para quase todas as regiões biogeográficas. Compreendem atualmente 159.294 espécies recentes descritas (além de 3.817 fósseis) em cerca de 160 famílias (Pape *et al.* 2011). A ordem compreende de 10 a 15% de toda a biodiversidade mundial (Yeates *et al.* 2007). Por outro lado, o número de espécies descritas ainda é incipiente – existe concordância que a ordem é pouco conhecida e o número de espécies ainda não descritas é extremamente elevado, em especial em algumas áreas (Brown *et al.* 2009).

Na região Neotropical, são reconhecidas mais de 31 mil espécies em 119 famílias (Amorim 2009b; Pivar *et al.* 2018). No Brasil, estão presentes cerca de 11.800 espécies (Rafael 2023). Esse conhecimento ainda é incipiente devido principalmente à elevada diversidade de espécies associada a um número proporcionalmente pequeno de taxonomistas para estudá-la (Rafael *et al.* 2009). Em

Como citar: Carvalho, C.J.B. de; Rafael, J.A.; Couri, M.S.; Riccardi, P.R.; Silva, V.C.; Oliveira, S.S.; Lamas, C.J.E. 2024. Cap. 36, Diptera Linnaeus, 1758, pp. 783-831. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c36

um país com dimensões continentais, é fácil presumir que ainda existam diversas localidades remotas e virtualmente inexploradas, em praticamente todos os biomas brasileiros.

Diptera é uma das ordens mais antigas entre os insetos holometábolos. A sua origem é estimada para o Permiano Superior, com grande diversificação no Triássico Médio, embora as principais linhagens tenham se originado no Triássico Superior (Yeates *et al.* 2007). As espécies fósseis foram catalogadas por Evenhuis (1994).

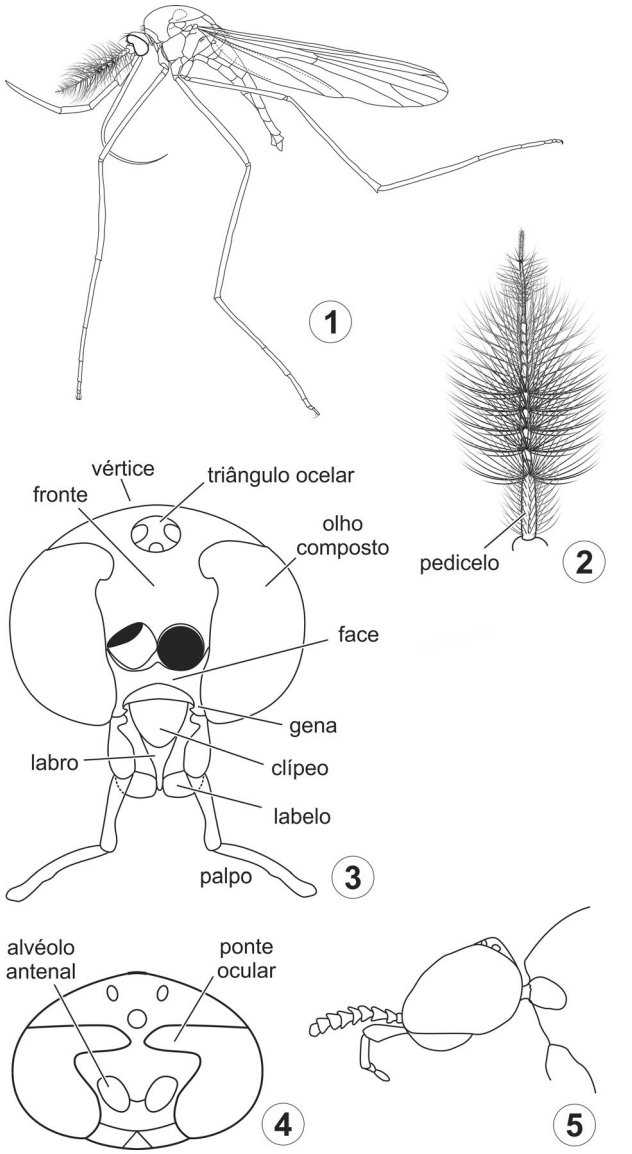
Além da grande diversidade morfológica, é também o grupo de insetos com maior espectro de nichos ecológicos. Possui representantes hematófagos e, consequentemente, importantes vetores, ativos e passivos, de patógenos que podem causar doenças no homem e em animais; endo ou ectoparasitas de vertebrados; galhadores; minadores; predadores ou parasitoides, atuando naturalmente no controle populacional de outras espécies, podendo ser utilizados como agentes de controle biológico de pragas, polinizadores, saprófagos e brocadores. Nenhuma das linhagens possui comportamento social. Existem espécies que foram importantes na compreensão de procedimentos genéticos, como *Drosophila melanogaster* Meigen (Drosophilidae), uma das espécies mais bem estudadas desde os primórdios do século XX.

Um histórico dos coletores na região Neotropical, inclusive no Brasil, até 1905, foi publicado por Papavero (1971, 1973), referência essencial aos que necessitam informação de antigos coletores de Diptera nesta região.

Morfologia (adultos) (Figs 36.1–77). O comprimento dos adultos varia de 0,39 mm, em Phoridae e Ceratopogonidae a 70 mm em alguns Mydidae sul-americanos.

Na cabeça (Figs 36.3–5), são encontrados os olhos compostos, que podem ser holópticos ou dicópticos, gena, subgena, vértice, fronte, face, clípeo e pós-crânio, incluindo occipício e pós-gena. Possui como apêndices antenas e peças bucais. As antenas (Figs 36.2, 29, 32–35, 40, 69) variam bastante entre as famílias. Podem ser multiarticuladas, com um número grande de pós-pedicelo semelhantes entre si na forma, nos grupos mais próximos da base de Diptera (Fig. 36.2). Nos grupos mais distantes da base, em Brachycera, geralmente existem maiores diferenças entre os artículos do pós-pedicelo, este geralmente desenvolvido com um estilo apical (Figs 36.29, 32) ou uma arista dorsal (Figs 36.40, 69), estruturas modificadas do último artículo. As peças bucais formam a probóscide, um órgão de sucção. São basicamente de dois tipos: sugador-pungitivo, encontrado em dípteros hematófagos e predadores, e sugador-lambedor, não perfurante, encontrado, por exemplo, em *Musca domestica* Linnaeus (Muscidae). Entretanto, existe uma considerável variação de estrutura e função entre esses dois tipos principais de aparelho bucal.

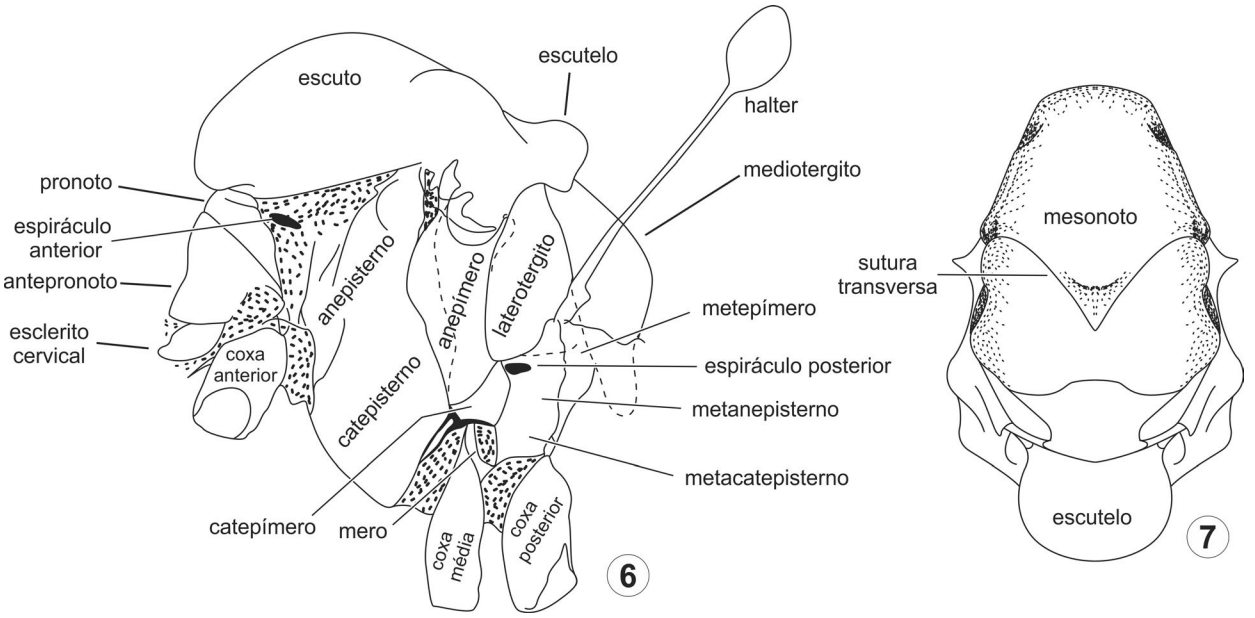
O tórax (Figs 36.6–7) possui o pro- e o metatórax pouco e o mesotórax muito desenvolvido, em função do desenvolvimento dos músculos utilizados para o voo. A mesopleura (Fig. 36.6) está subdividida por suturas pleurais em anepisterno, catepisterno, anepímero e catepímero. As pernas têm as mesmas subdivisões dos demais insetos, com tarsos pentâmeros. São bastante variáveis, com diversos caracteres de importância taxonômica, como presença ou ausência de espinhos tibiais apicais (Figs 36.8–9). Em grupos essencialmente predadores,



Figuras 36.1–5. Grupos basais de Diptera, hábito geral e morfologia da cabeça. **1**. Culicidae, *Toxorhynchites* sp., macho, hábito geral; **2**, Culicidae, *Toxorhynchites* sp., antena do macho; **3**, Mycetophiloidea, cabeça, vf; **4**, Sciaridae, cabeça esquemática, vd; **5**, Bibionidae, cabeça esquemática, vl.

como Asilidae e Dolichopodidae, por exemplo, e ectoparasitas de vertebrados, como Hippoboscidae, Streblidae e Nicterebiidae, ocorrem modificações nas pernas (presença de cerdas longas e espinhos) para a apreensão da presa e melhor fixação no corpo dos hospedeiros, respectivamente. O empódio, entre as garras no último tarsômero, pode estar ausente, ser cerdiforme (Fig. 36.42) ou pulviniforme (pulviliforme) (Fig. 36.43).

Apenas o par de asas mesotorácicas é desenvolvido. Alguns dípteros possuem lobos basais no lado posterior da asa, chamados de caliptra. A venação das asas (Figs 36.10, 44) varia consideravelmente e é de grande valor taxonômico. Nas famílias apicais, há desaparecimento ou fusão de veias, com uma redução em seu número. A asa posterior, metatorácica, é modificada em uma estrutura chamada halter, órgão especializado capaz de realizar movimentos oscilatórios que conferem estabilidade e equilíbrio durante o voo.



Figuras 36.6–7. Grupos basais de Diptera, tórax. **6**.Limoniidae, *Chilelimnophila lyra* (Alexander), vl; **7**. Tipulidae, vd. Fig. 6 modificada de Ribeiro (2007).

O abdômen é composto primariamente por 11 segmentos. Lateralmente estão os espiráculos, com redução em número na maioria das famílias. Os segmentos basais são chamados de pré-abdômen e os distais de pós-abdômen, ou terminália. A distinção entre os segmentos basais e distais é mais evidente nos grupos apicais. O último segmento abdominal possui apêndices chamados de cercos, onde se localiza a abertura anal, chamada de proctiger. Na fêmea, a abertura genital está localizada entre os esternos 7 e 9 dependendo do grupo. O edeago, órgão copulador masculino, está localizado atrás do esternito 9. A terminália possui segmentos modificados para a cópula e a oviposição.

A terminologia deste capítulo segue Cumming & Wood (2017) buscando a padronização entre os dipterólogos.

Imaturos. O ciclo de vida de ovo a adulto varia de cerca de 30 dias, como em diversas espécies de Calyptratae, até muitos anos, como em espécies de Chironomidae que ocorrem na Antártica. As larvas são extremamente variáveis em forma, estrutura e ocupação de hábitats. Não possuem pernas verdadeiras. São encontrados virtualmente em todos os tipos de ambientes. Cerca da metade das espécies é aquática, especialmente entre os Diptera basais, as demais vivendo em ambientes úmidos (Guimarães & Amorim 2006). A maioria das larvas é decompositora em ambientes aquáticos ou semiaquáticos, mas muitas são predadoras. As espécies parasitoides, em que a oviposição ou a eclosão não ocorrem diretamente sobre ou no interior do corpo do hospedeiro, apresentam uma fase ativa no primeiro ínstar larval, distinta das demais e, portanto, caracterizando uma hipermetamorfose, para que possam encontrar indivíduos da espécie hospedeira e dar sequência ao ciclo de desenvolvimento. A larva planidiforme utiliza os espinhos ou cerdas do corpo para auxiliar na locomoção até encontrar o hospedeiro. Existem espécies cujas larvas se desenvolvem em tecidos vegetais, seja se alimentando da epiderme de folhas e caules (minadores, e.g. Agromyzidae), da polpa dos frutos hospedeiros (Tephritidae) e ainda de seiva, protegidos no interior de uma galha (verruga) induzida em alguma parte do vegetal (galhadores, e.g. Cecidomyiidae). Outras, por sua vez, se desenvolvem em tecidos animais vivos causando as miíases (e.g. Calliphoridae, Oestridae, Muscidae). Diversas espécies são capazes de se desenvolver em ambientes inóspitos e bastante peculiares. Por exemplo, espécies de Chironomidae cujas larvas se desenvolvem em poças temporárias localizadas nos costões rochosos das zonas entremarés e ainda alguns Ephydridae abundantes em lagos com alta concentração salina ou, como *Helaeomyia petrolei* (Coquillett) (Ephydridae), encontrada em poças de petróleo cru (Wirth 1968).

Biologia. Diversas famílias como Athericidae, Ceratopogonidae, Corethrellidae (em anfíbios), Culicidae, Glossinidae, Hippoboscidae, Nycteribiidae, Psychodidae, Simuliidae, Streblidae e Tabanidae possuem representantes hematófagos. Outras espécies são predadoras e adquirem energia alimentando-se de suas presas. Essas espécies possuem um importante papel ecológico como inimigo natural de uma grande variedade de organismos. Cerca de 40 famílias, distribuídas desde os grupos basais aos mais apicais, possuem espécies com hábitos de predação no estágio larval ou adulto (Brooks 2002). É bastante conhecido o hábito parasitoide e parasita exibido por larvas de alguns dípteros. Diferentemente dos Hymenoptera, em que o comportamento de parasitoidismo parece ter evoluído apenas uma vez, os dípteros parecem ter desenvolvido este tipo de associação independentemente várias vezes durante a evolução do grupo. Trinta e três famílias possuem representantes com esse tipo de comportamento (Skevington 2002). Os adultos de algumas espécies são miméticos de vespas e abelhas, característica bastante comum nas espécies que visitam flores (como Bombyliidae e Syrphidae) e, nestes casos, os adultos se alimentam de néctar, pólen ou de ambos.

Classificação. Historicamente os dípteros foram classificados em três subordens: Nematocera, Brachycera e Cyclorrhapha. A primeira não representa um grupo monofilético e as infraordens de dípteros nematóceros foram elevadas a subordens (Amorim & Yeates 2006). "Acalyptratae", possivelmente um agrupamento

parafilético, ainda é utilizada. A classificação adotada segue basicamente a indicada por Yeates *et al.* (2007), com adendos e modificações de Amorim & Yeates (2006). Todas as famílias reconhecidas de Diptera estão listadas. Entre parênteses, após o nome de cada família, está incluído o número de espécies recentes conhecidas para o Brasil, de acordo com o Catálogo Taxonômico de Fauna do Brasil (Rafael 2023) e atualizações.

Subordem Tipulomorpha
- Limoniidae (481)
- Tipulidae (160)
- Cylindrotomidae
- Pediciidiidae
- Trichoceridae

Subordem Bibionomorpha
- Anisopodidae (23)
- Bibionidae (38)
- Bolitophilidae
- Cecidomyiidae (269)
- Diadocidiidae (1)
- Ditomyiidae (11)
- Keroplatidae (89)
- Lygistorrhinidae (5)
- Mycetophilidae (421)
- Pachyneuridae
- Rangomaramidae (2)
- Sciaridae (85)

Subordem Axymyiomorpha
- Axymyidae

Subordem Ptychopteromorpha
- Ptychopteridae
- Tanyderidae

Subordem Culicomorpha

Chironomoidea
- Ceratopogonidae (484)
- Chironomidae (653)
- Simuliidae (95)
- Thaumaleidae (1)

Culicoidea
- Chaoboridae (10)
- Culicidae (530)
- Corethrellidae (35)
- Dixidae (6)

Subordem Blephariceromorpha
- Blephariceridae (32)
- Deuterophlebiidae
- Nymphomyiidae

Subordem Psychodomorpha
- Canthyloscelidae
- Perissommatidae
- Psychodidae (546)
- Scatopsidae (3)

Subordem Brachycera

Tabanomorpha
- Athericidae (2)
- Austroleptidae (3)
- Pelecorhynchidae
- Rhagionidae (20)
- Tabanidae (488)
- Vermileonidae

Xylophagomorpha
- Xylophagidae (7)

Stratiomyomorpha
- Pantophthalmidae (12)
- Stratiomyidae (347)
- Xylomyidae (7)

Muscomorpha

Nemestrinoidea
- Acroceridae (30)
- Nemestrinidae (7)

Heterodactyla

Asiloidea
- Apioceridae
- Apsilocephalidae
- Asilidae (466)
- Bombyliidae (111)
- Evocoidae
- Hilarimorphidae
- Mythicomyiidae (15)
- Mydidae (31)
- Scenopinidae (9)
- Therevidae (36)

Eremoneura

Empidoidea
- Atelestidae (1)
- Brachystomatidae (3)
- Dolichopodidae (212)
- Empididae (149)
- Homalocnemidae
- Hybotidae (128)

Cyclorrhapha

Platypezoidea
- Ironomyiidae
- Opetiidae
- Platypezidae (3)

Phoroidea
- Lonchopteridae (1)
- Phoridae (851)

Syrphoidea
- Pipunculidae (171)
- Syrphidae (591)

Schizophora

Calyptratae

Hippoboscoidea
- Glossinidae
- Hippoboscidae (30)
- Mormotomyiidae
- Nycteribiidae (27)
- Streblidae (97)

Muscoidea
- Anthomyiidae (26)
- Fanniidae (49)
- Muscidae (363)
- Scathophagidae

Oestroidea
- Calliphoridae (32)
- Mesembrinellidae (16)
- Mystacinobiidae
- Oestridae (23)
- Rhinophoridae (4)
- Sarcophagidae (372)
- Tachinidae (777)

"Acalyptratae"

Nerioidea
- Micropezidae (102)
- Neriidae (17)
- Pseudopomyzidae (3)

Diopsoidea
- Diopsidae
- Gobyridae
- Heteromyzidae
- Megamerinidae
- Nothybidae
- Psilidae (3)
- Somatiidae (4)
- Strongylophthalmyiidae
- Syringogastridae (9)
- Tanypezidae (9)

Conopoidea
- Conopidae (102)

Tephritoidea
- Ctenostylidae (7)
- Lonchaeidae (40)
- Piophilidae (7)
- Platystomatidae (2)
- Pyrgotidae (36)
- Richardiidae (62)
- Tephritidae (286)
- Tachiniscidae
- Ulidiidae (58)

Lauxanioidea
- Celyphidae (1)
- Chamaemyiidae (11)
- Lauxaniidae (109)

Sciomyzoidea
- Coelopidae
- Helcomyzidae
- Helosciomyzidae (1)
- Phaeomyiidae
- Ropalomeridae (30)
- Sciomyzidae (28)
- Sepsidae (24)

Opomyzoidea
- Acartophthalmidae
- Agromyzidae (90)
- Anthomyzidae (2)
- Asteiidae (4)
- Aulacigastridae (8)
- Clusiidae (142)
- Fergusoninidae
- Neurochaetidae
- Odiniidae (25)
- Opomyzidae
- Pallopteridae
- Periscelididae (25)
- Teratomyzidae (1)
- Xenasteiidae

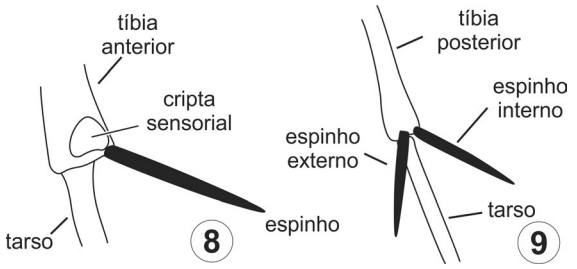
Sphaeroceroidea
- Chyromyidae
- Heleomyzidae (13)
- Nannodastiidae
- Notomyzidae
- Sphaeroceridae (70)

Carnoidea
- Acartophthalmidae
- Australimyzidae
- Braulidae (2)
- Canacidae (7)
- Carnidae
- Chloropidae (136)
- Cryptochetidae
- Inbiomyiidae (1)
- Milichiidae (21)

Ephydroidea (=Drosophiloidea)
- Camillidae
- Curtonotidae (18)
- Diastatidae
- Drosophilidae (305)
- Ephydridae (146)

As famílias sem indicação de número de espécies estão ausentes no Brasil ou sua presença ainda é desconhecida.

Relações filogenéticas. Não existe ainda uma hipótese para a filogenia dos Diptera de ampla aceitação na literatura, principalmente para as subordens basais e para os "Acalyptratae". A grande plasticidade dos dípteros torna difícil o reconhecimento de algumas homologias primárias e existe dificuldade de estabelecimento das hipóteses filogenéticas (Yeates & Wiegmann 1999). As hipóteses mais recentes mostram, entre os grupos maiores, Tipulomorpha, Culicomorpha, Bibionomorpha, Brachycera,



Figuras 36.8–9. Bibionomorpha, ápice da tíbia e base do primeiro tarsômero. **8,** Mycetophiloidea, perna anterior; **9**, Mycetophiloidea, perna posterior.

Muscomorpha, Eremoneura, Cyclorrhapha, Schizophora e Calyptratae como monofiléticos e Orthorrhapha e "Aschiza" como parafiléticos (Wiegmann *et al.* 2011, Lambkin *et al.* 2013, Wiegmann & Yeates 2017) (Fig. 36.170).

As afinidades entre os dípteros basais não estão bem resolvidas e existem diferentes hipóteses conflitantes, principalmente aquelas construídas a partir de dados moleculares (Bertone *et al.* 2008). Os nematóceros correspondem, como indica o nome, às espécies com antenas longas, com vários artículos, uma característica plesiomórfica. Esse grupo está dividido em algumas subordens (Fig. 36.170). Alguns autores apontam Culicomorpha e Ptychopteromorpha como um clado irmão dos demais dípteros, mas há fortes divergências. Blephariceromorpha compreende grupos reunidos por características larvais associadas ao hábitat, como falsas pernas, que ajudam a fixação e locomoção no substrato em rios e riachos. Bibionomorpha é suportada atualmente em bases moleculares, como a sequência 28S do rDNA (Yeates *et al*. 2007) e morfológicos (Amorim & Rindal 2007). Psychodomorpha constitui um grupo parafilético ou polifilético, de acordo com dados morfológicos ou moleculares, respectivamente. Tipulomorpha é um grupo problemático tanto quanto à composição de suas famílias, quanto às afinidades com outros táxons. Foi considerado grupo-irmão dos demais Diptera (Hennig 1981) e é considerado atualmente como um agrupamento monofilético (Ribeiro 2009).

A subordem Brachycera, com número reduzido de artículos antenais, dentre outras sinapomorfias, é seguramente um agrupamento monofilético (Sinclair *et al*. 1994; Woodley *et al*. 2009). Em seu conjunto, é mais diverso que as famílias basais de Diptera, tendo surgido há cerca de 200 milhões de anos e contando com aproximadamente 80 mil espécies conhecidas (Grimaldi & Engel 2005). Está dividida em quatro infraordens: Stratiomyomorpha, Xylophagomorpha, Tabanomorpha e Muscomorpha (Fig. 36.170). A infraordem Xylophagomorpha está bem suportada por caracteres extremamente distintos das larvas predadoras. Essa é considerada por alguns autores como grupo-irmão da infraordem Tabanomorpha com base nas sinapomorfias da genitália masculina, como a parede externa do edeago membranosa e o guia endofálico desenvolvido dentro da bolsa espermática. Esse clado é grupo-irmão da infraordem Stratiomyomorpha, com base em particularidades do cordão nervoso ventral.

A infraordem Muscomorpha compreende todas as demais famílias da ordem. Em Nemestrinoidea, estão incluídas as famílias que possuem larvas com hábitos parasitários, exceto Bombyliidae e Mythicomyiidae, que estão incluídos em Asiloidea. Este grupo, por sua vez, está sustentado pela posição do espiráculo posterior das larvas no penúltimo segmento abdominal.

Eremoneura (Empidoidea + Cyclorrhapha) é um dos grupos mais bem sustentados, com várias sinapomorfias, principalmente da genitália masculina (Cumming *et al*. 1995; Sinclair & Cumming 2006). A monofilia de Empidoidea foi corroborada por Sinclair & Cumming (2006) com base em caracteres larvais e dos adultos, a maioria deste último estágio, como veia CuA recurvada, espermateca única e apódema ejaculador em forma de alavanca, entre outros caracteres.

Cyclorrhapha é monofilético como indica a redução da cápsula cefálica e modificações das suas partes bucais na fase larval, bem como a empupação dentro da penúltima exúvia larval. Já foi dividido em dois grupos tradicionais (Fig. 36.170), "Aschiza" e Schizophora, com base na ausência e presença da sutura ptilinial, respectivamente. "Aschiza" corresponde a um grupo parafilético em relação a Schizophora e suas afinidades internas ainda não estão bem resolvidas. Evidências moleculares indicam Pipunculidae como grupo-irmão de Schizophora (Wiegmann *et al*. 2011; Wiegmann & Yeates 2017).

Schizophora compreende pelo menos 80 famílias. Os adultos emergem do pupário utilizando uma estrutura membranosa, o ptilínio, que se infla e é evertido através da sutura ptilinial, logo acima das bases das antenas, rompendo o pupário; em seguida, é retraído para o interior da cápsula cefálica pela ação muscular. A sutura frontal permanece no adulto em forma de U invertido. Schizophora compreende dois grupos maiores: Calyptratae e "Acalyptratae". Esses nomes baseiam-se no tamanho da caliptra inferior, que, por ser um caráter muito variável em ambos os grupos, não é adequado para definir a monofilia de nenhum deles.

Calyptratae está bem suportado com base na presença de um sulco na base do pedicelo, da sutura transversal completa no mesonoto e de cerdas costais alternadas em tamanho, dentre outros. Três grandes grupos são incluídos em Calyptratae: Hippoboscoidea, Muscoidea e Oestroidea. Hippoboscoidea é sustentada pelo desenvolvimento da larva dentro do oviduto da fêmea por viviparidade adenotrófica. Muscoidea é caracterizada pela abertura anal do macho localizada acima dos cercos, o esterno 10 do macho formando um esclerito baciliforme e o espiráculo abdominal do segmento 7 localizado no segmento 6. Oestroidea tem como autapomorfias uma série vertical de cerdas no mero (Fig. 36.72), um grupo de cerdas no anatergito, veia M terminando na veia C antes do ápice da asa e edeago com dentículos cuticulares ventrais no ápice.

A monofilia de "Acalyptratae" não é uma hipótese bem suportada, pois as homoplasias entre os vários grupos tornam difícil a delimitação das famílias incluídas (Amorim & Carvalho 1992). As superfamílias Ephydroidea, Lauxanioidea, Tephritoidea e Nerioidea são bem estabelecidas, enquanto as demais superfamílias de moscas acaliptradas têm pouco suporte (Wiegmann & Yeates 2017).

Importância. Muitas espécies são predadoras, parasitas ou parasitoides, ou alimentam-se de plantas ou de fungos, ajudando a manter o equilíbrio de populações de diversos organismos em seus ecossistemas. Outras espécies são de grande importância econômica pela injúria ou destruição de plantas, como os Agromyzidae, Cecidomyiidae e Tephritidae ou de injúrias aos

animais, como os Calliphoridae, Oestridae e Tabanidae, dentre outros. Os dípteros possuem grande capacidade de polinização e representantes de, pelo menos, 71 famílias estão entre os insetos mais comuns que visitam flores. Algumas plantas cultivadas importantes para a alimentação do homem são polinizadas primariamente por dípteros e incluem a mandioca (macaxeira, aipim), *Manihot esculenta* Crantz; o cacau *(Theobroma cacao* L.), polinizado por moscas do gênero *Forcipomyia* (Ceratopogonidae) e a mangueira (*Mangifera indica* L.) polinizada por moscas das famílias Tachinidae e Syrphidae (BPBES/REBIPP 2019).

Entre todas as espécies de insetos, muitas espécies de dípteros possuem uma relação muito próxima à espécie humana. São vetores de um número significativo de agentes patogênicos causadores de doenças, como a febre amarela (Culicidae), leishmaniose (Psychodidae), malária (Culicidae) ou doença-do-sono (Glossinidae), ou pela importância como ferramentas no desenvolvimento de outras áreas biológicas. A partir de estudos, por exemplo, com *Drosophila melanogaster* (Drosophilidae), foram desenvolvidos diversos estudos genéticos, com a descoberta de inversões, duplicações, translocações e *crossing over*, principalmente a partir de meados do século XX (Grimaldi & Engel 2005).

Outras espécies, como *Musca domestica* e diversas espécies de Calliphoridae – como *Chrysomya megacephala* (Fabricius) – são vetores de grande número de patógenos, que causam cólera, disenteria e febre tifoide, pelo hábito de frequentar detritos humanos. Por outro lado, na entomologia forense, os dípteros são rotineiramente utilizados como elementos na investigação de casos de natureza criminal, uma atividade que está se tornando muito importante no Brasil.

A partir do final do século XIX, diversas espécies de Calliphoridae foram utilizadas para cura de lesões cutâneas, antigamente pela falta de antibióticos e atualmente pelo aparecimento de resistência a ação destes medicamentos ou mesmo em pacientes diabéticos, que podem ter dificuldade de cicatrização. Larvas de *Lucilia eximia* Wiedemann (Wolff-Echeverri *et al*. 2010) ou mesmo *Chrysomya putoria* (Wiedemann) e *C. megacephala* (Fabricius) podem ser utilizadas para ajudar na limpeza de ferimentos e acelerar a cura (Ferraz *et al.* 2014). Esse procedimento, denominado terapia larval, é bem desenvolvido em países do hemisfério norte, como Áustria, Estados Unidos, França e Inglaterra.

Coleta e fixação. Os dípteros ocorrem em diversos tipos de ambientes e o tipo de coleta mais adequado depende do objetivo a ser alcançado. Para adultos, podem ser utilizadas armadilhas de interceptação de voo, como a armadilha Malaise, ou mesmo armadilhas que utilizam iscas atrativas (orgânicas, químicas, feromônios ou luz). Utilizar redes entomológicas, de diversos tamanhos, ou redes de varreduras, dependendo dos hábitos das espécies a serem coletadas, é um modo bem simples e eficiente para coletá-los. Para o transporte do material coletado à seco, até o laboratório, sugere-se acondicioná-lo em envelopes feitos com papel absorvente, com os dados da coleta e colocado em caixas plásticas de tamanho adequado. Pela condição frágil da maioria dos espécimes, é prudente que sejam montados logo após as coletas. Quando não for possível uma montagem imediata, os espécimes desidratados devem ser reidratados antes da montagem, utilizando-se câmara úmida.

A maioria dos dípteros adultos deve ser alfinetada e acondicionada em caixinhas entomológicas e disponibilizada em gavetas entomológicas. O material deverá ficar em coleções com temperatura ambiente controlada (20º C e 40% de umidade relativa do ar). Exemplares mais frágeis (principalmente de grupos basais, como por exemplo, Ceratopogonidae e Cecidomyiidae) devem ser montados em lâminas permanentes, fixados em Bálsamo do Canadá.

As larvas devem ser sacrificadas em água quente a cerca de 80º Celsius ou em líquido de Dietrich e, depois, fixadas em álcool 70 a 80%. Os ovos podem ser fixados em álcool a 80%.

Chave para as famílias de Diptera (adultos)

1. Asas desenvolvidas, distintas **2**
— Asas ausentes ou muito reduzidas **110**

2(1). Antena geralmente mais longa que o tórax, pós-pedicelo com mais de seis artículos livremente articulados. Palpo geralmente com 3–5 artículos (Figs 36.1, 3, 5). Corpo e pernas frequentemente delgados (Fig. 36.1) **4**
— Antena geralmente mais curta que o tórax, pós-pedicelo geralmente com menos de seis artículos, geralmente modificado, com estilo apical (Fig. 36.38) ou arista dorsal (Figs 36.40–41, 66–70). Palpo com 1–2 artículos (Fig. 36.30). Corpo e pernas geralmente robustos (Figs 36.128–157) .... **Brachycera** ... **3**

3(2). Sutura ptilinial e lúnula ausentes (Figs 36.38, 41). Veia CuA geralmente longa atingindo a margem da asa (Fig. 36.38) ou fundindo-se com a veia CuP próximo à margem da asa (Figs 36.44–57) **26**
— Sutura ptilinial e lúnula presentes (Figs 36.66, 70). Veia CuA geralmente curta, fundindo-se com a veia CuP próximo à base da asa (Figs 36.78–115)..... **Schizophora** **52**

4(2). Asa longa e estreita, com várias linhas semelhantes a dobras ou vincos, formando um emaranhado entre as veias verdadeiras. Lobo anal da asa distintamente projetado (Fig. 36.16) ..... **Blephariceridae**
— Asa variável, mas sem o emaranhado de dobras descrito acima. Lobo anal da asa geralmente pouco projetado ou não projetado **5**

5(4). Asa com a veia A_1, alcançando a margem (Fig. 36.28). Pernas longas e finas. Mesonoto com uma sutura transversa completa em forma de "V" (Fig. 36.7). Ocelos ausentes ou rudimentares ... **6**
— Asa com a veia A_1 ausente ou nunca alcançando a margem (Fig. 36.10). Pernas variáveis. Mesonoto sem sutura transversa completa em forma de "V". Ocelos variáveis **7**

6(5). Veia M_4 mais ou menos em linha reta até atingir a margem da asa; sua seção anterior mais ou menos alinhada com a seção posterior (Fig. 36.28). Último palpômero mais curto que os três precedentes. Rostro geralmente curto ..... **Limoniidae**
— Veia M_4 desalinhada a partir da bifurcação entre M_4 e CuA, formando angulação com a seção posterior (Fig. 36.27). Último palpômero geralmente mais longo que os três precedentes. Rostro muito desenvolvido, mais longo que a altura da cabeça ..... **Tipulidae**

7(5). Veia Costal continuando em volta da asa, embora mais fraca ao longo da margem posterior (Figs 36.17, 24–25) **8**
— Veia Costal terminando próximo à última veia R, geralmente próximo ao ápice da asa (Figs 36.10–13, 26) **13**

8(7). Asa geralmente com venação reduzida (Fig. 36.17); veia radial (R_{4+5}) simples e veias transversais ausentes ou muito raras. Olhos com ponte ocular acima da antena.

Esporões tibiais ausentes. Dípteros diminutos e delicados ..... **Cecidomyiidae** (parte)

— Asa geralmente com veias distintas. Veia radial (R_{4+5}) simples ou ramificada e veias transversais geralmente presentes. Olhos com ou sem ponte ocular acima da antena. Esporões tibiais presentes ou ausentes **9**

9(8). Corpo coberto por muitas cerdas, com aspecto semelhante ao de uma pequena mariposa. Asa (Fig. 36.25) com a veia Sc incompleta ou terminando na veia C ou na veia R_1 antes da metade do comprimento da asa; veia M com quatro ramos. Células bm e br, se presentes, com comprimento menor que a metade da asa. Pedicelo geralmente mais curto que o escapo ..... **Psychodidae**

— Corpo com cerdas apenas esparsas, com aparência geral de mosquito. Veia Sc completa terminando na veia C na metade do comprimento da asa ou além dela (Figs 36.14–15). Veia M com três ramos (Fig. 36.15). Células br e bm geralmente com comprimento maior que a metade da asa (Figs 36.1, 14–15). Pedicelo geralmente mais longo que o escapo **10**

10(9). Veias com escamas. Cabeça, pernas e geralmente outras áreas do corpo com escamas. Probóscide longa, estendendo-se muito além do clípeo (Fig. 36.1) ..... **Culicidae**

— Veias sem escamas, frequentemente com cerdas. Probóscide curta, estendendo-se pouco além do clípeo **11**

11(10). Veias com cerdas muito curtas, relativamente esparsas e inconspícuas. Veia R_{2+3} bastante abaulada (Fig. 36.14). Antena com cerdas relativamente curtas e esparsas ... **Dixidae**

— Veias com cerdas longas e densas. Veia R_{2+3} quase reta. Antena com muitas cerdas longas **12**

12(11). Veia R_1 terminando na veia C próximo ao ápice da asa, mais próximo da veia R_2 do que da veia Sc. Clípeo com muitas cerdas ..... **Chaoboridae**

— Veia R_1 terminando na veia C mais próxima à Sc que da R_2 (Fig. 36.15). Clípeo com poucas cerdas .... **Corethrellidae**

13(7). Ocelos ausentes **14**

— Ocelos presentes **17**

14(13). Corpo robusto, asas geralmente largas, tergo abdominal 1 com ou sem franja lateral de cerdas alongadas **15**

— Corpo esbelto, alongado, asas variáveis, geralmente alongadas, tergo abdominal 1 sem franja lateral de cerdas alongadas, com curtas cerdas laterais ou nu **16**

15(14). Tergo abdominal 1 com uma franja lateral de cerdas alongadas. Asa conspicuamente alargada na região anal, com veias posteriores fracas (Fig. 36.13). Veia C não atinge o ápice da asa. Antena curta, aproximadamente do comprimento da cabeça. Pós-pedicelo com cerdas curtas em ambos os sexos ..... **Simuliidae**

— Tergo abdominal 1 sem franja lateral de cerdas alongadas. Asa pouco alargada na região anal. Veia C contínua atinge o ápice da asa, até a veia M_1. Antena com escapo e pedicelo esféricos, pedicelo maior, pós-pedicelo fino e alongado, em formato de arista. ..... **Thaumaleidae**

16(14). Asa com ramo anterior medial com dois ramos, veias M_1 e M_2 (Fig. 36.11). Veias radiais curtas, geralmente encontrando a veia C bem antes do ápice da asa e incluindo uma ou duas células radiais. Peças bucais picadoras ..... **Ceratopogonidae**

— Asa com ramo anterior medial com um ramo, veia M_{1+2} (Fig. 36.12). Veias radiais longas quase sempre terminando próximo ao ápice da asa. Peças bucais quase sempre não picadoras ..... **Chironomidae**

17(13). Asa com célula discal (Fig. 36.23); se ausente, então com a bifurcação da veia Rs presente e posicionada anterior ou no nível da veia r–m ..... **Anisopodidae**

— Asa sem célula discal. Bifurcação da veia Rs, se presente, sempre posterior à veia r–m **18**

18(17). Tíbias média e posterior sem esporões apicais. Veias radiais muito mais fortes que as demais (Fig. 36.26); mero fundido aos escleritos torácicos ..... **Scatopsidae**

— Tíbias média e posterior com 1–2 esporões apicais (Figs 36.8–9). Veias radiais não conspicuamente mais fortes que as demais; mero nunca fundido aos escleritos torácicos **19**

19(18). Inserção da antena próxima ou abaixo do nível da margem inferior do olho (Fig. 36.5). Empódio e pulvilo bem desenvolvidos. Coxas curtas ..... **Bibionidae**

— Inserção da antena acima do nível da margem inferior do olho. Empódio não desenvolvido e pulvilo às vezes pouco desenvolvido. Coxas mais ou menos alongadas (Fig. 36.6) **20**

20(19). Subcosta sempre incompleta. Veia radial simples e r–m presente. Veia transversal m–cu ligada à M_4. Bifurcação cubital próximo à base da asa ..... **Rangomaramidae**

— Subcosta completa ou incompleta. Veia radial simples ou bífida e veia r–m presente ou ausente; se veia radial simples, então veia r–m ausente pela fusão da veia M_{1+2} com R_{2+3} ou m–cu ligada à CuA; se veia radial bífida, então bifurcação afastada da base da asa e veia r–m presente **21**

21(20). Olhos geralmente com ponte ocular, conectados dorsalmente acima da antena (Fig. 36.4). Veia r–m sempre longitudinal (Fig. 36.22). Tíbias sem espinhos fortes ..... **Sciaridae**

— Olhos não conectados dorsalmente acima da antena. Veia r–m longitudinal, oblíqua ou transversal. Tíbias com espinhos desenvolvidos **22**

22(21). Veia m–m posicionada após o nível da veia transversal h (Figs 36.18–19) **23**

— Veia m–m posicionada antes ou próximo ao nível da veia transversal h (Fig. 36.21) **25**

23(22). Bifurcação M_1 e M_2 próxima ao meio do seu comprimento (Fig. 36.18) ..... **Ditomyiidae**

— Bifurcação M_1 e M_2 próxima à base (Fig. 36.20) ou ausente ... **24**

24(23). Veia transversal r–m presente, alinhada com m–m (Fig. 36.19); veia R_{2+3} e veia M separadas na base. Veia R_{2+3} simples ..... **Diadocidiidae**

— Veia transversal r–m quase sempre ausente (Fig. 36.20), devido à fusão entre R_{2+3} e M; veia R_{2+3} bífida em alguns gêneros (Fig. 36.20) ..... **Keroplatidae**

25(22). Probóscide alongada, bem maior que a altura da cabeça. Seção basal de Rs ausente no nível da veia transversal h ..... **Lygistorrhinidae**

— Probóscide menor que a altura da cabeça. Veias Rs e R_1 bifurcadas bem além do nível da veia transversal h (Fig. 36.21) ..... **Mycetophilidae**

26(3). Empódio pulviniforme; tarsos com três almofadas (Fig. 36.43). Veia CuA terminando livre na margem da asa ou formando um ângulo agudo ao fundir-se com a veia CuP, próximo à margem da asa (Figs 36.44–50) **27**

— Empódio cerdiforme (Fig. 36.42) ou ausente; tarsos com duas almofadas; se empódio semelhante ao pulvilo (alguns Empididae e Dolichopodidae), então veia CuA formando um ângulo obtuso ao fundir-se com a veia CuP, longe da margem da asa (Fig. 36.59) **36**

27(26). Cabeça pequena, geralmente mais estreita que o tórax, geralmente em posição muito baixa em relação ao tórax, corpo de aparência corcunda (Fig. 36.143). Olhos holópticos ou quase, em ambos os sexos. Lobo inferior da caliptra muito grande, geralmente mais largo que a cabeça ... **Acroceridae**

— Cabeça aproximadamente da largura do tórax e em posição alta em relação ao tórax, corpo geralmente sem aparência corcunda. Olhos dicópticos nas fêmeas. Lobo inferior da caliptra menor, mais estreito que a cabeça **28**

28(27). Seções distais das veias R e M quase oblíquas, inclinadas em direção ao ápice da asa, raramente algum ramo de M termina após o ápice (Fig. 36.50) ..... **Nemestrinidae**

— Seções distais das veias R e M quase paralelas ao eixo longitudinal da asa **29**

29(28). Veia C incompleta, terminando próximo ao ápice da asa (Figs 36.47, 49) **30**

— Veia C completa, às vezes mais tênue ao longo da margem posterior da asa (Figs 36.51–54) **32**

30(29). Veia C e todos os ramos de R terminando antes do ápice da asa, raramente terminando próximo ao ápice (Fig. 36.49). Célula discal pequena, geralmente um pouco mais comprida que larga (Fig. 36.49, 153). Espinhos tibiais geralmente ausentes ..... **Stratiomyidae**

— Veia C terminando após o ápice da asa, veia R_5 terminando no ápice ou além do ápice. Célula discal pelo menos duas vezes mais comprida que larga (Figs 36.45–46). Espinho tibial presente pelo menos nas tíbias média e/ou posterior **31**

31(30). Tíbia anterior com espinho apical na face ventral. Antena pectinada (Figs 36.33, 157) ..... **Xylophagidae**

— Tíbia anterior sem espinho apical na face ventral. Antena não pectinada ..... **Xylomyidae**

32(29). Elevação escamiforme presente logo atrás do espiráculo torácico posterior (Fig. 36.31) **33**

— Elevação escamiforme ausente atrás do espiráculo torácico posterior **34**

33(32). Veia R_{2+3} terminando próximo a R_1, deixando a célula r_1 muito estreita distalmente (Fig. 36.45). Pós-pedicelo aparentemente dímero, com o artículo apical aristiforme ..... **Athericidae**

— Veia R_{2+3} terminando longe de R_1, deixando a célula r_1 muito larga distalmente (Fig. 36.44). Pós-pedicelo geralmente com quatro ou mais artículos, nunca com estilo aristiforme .... **Tabanidae**

34(32). Antenas comprimidas lateralmente. Pós-pedicelo com 3-5 artículos afilados em direção ao ápice, o artículo basal bem mais desenvolvido que os demais. Veia M_3 ausente ou reduzida a um pequeno resquício de sua porção basal, caracterizando a fusão das células m_2 e m_3 em uma célula m_{2+3} ..... **Austroleptidae**

— Antenas não como acima. Veia M_3 presente e desenvolvida, terminando na margem da asa (célula m_3 aberta) ou na veia M_4 (célula m_3 fechada) **35**

35(34). Célula m_3 fechada (Fig. 36.48). Veias R_4 e R_5 muito divergentes. Célula r_4 curta, subtriangular (Fig. 36.48). Tufo de cerdas presente logo abaixo do espiráculo posterior. Antena mais robusta, pós-pedicelo com 8 artículos, o primeiro retangular, o último mais afilado nos machos. Espécimes robustos, grandes com pernas fortes ..... **Pantophthalmidae**

— Célula m_3 aberta (Fig. 36.45). Veias R_4 e R_5 pouco divergentes. Célula r_4 alongada, sub-retangular (Fig. 36.45). Sem tufo de cerdas abaixo do espiráculo posterior. Antena mais delicada, pós-pedicelo com 3-8 artículos, o primeiro globular ou cônico, os demais delgados, aristiformes, ou antena afilando em direção ao ápice. Espécimes delgados, com pernas longas e finas ..... **Rhagionidae**

36(26). Veia CuA terminando livre na margem da asa (Fig. 36.53) ou fundida à veia CuP próximo à margem (Figs 36.51–52). Se fundida com CuP, então o comprimento da veia CuA pelo menos 1,5 vezes maior que a última seção CuA+CuP **37**

— Veia CuA ausente, vestigial ou fundida à veia CuP longe da margem da asa. Se fundida com CuP, então o comprimento da veia CuA menor ou apenas levemente mais longo que a seção CuA+CuP (exceto em alguns Empididae (Fig. 36.59) e Platypezidae (Fig. 36.61) **43**

37(36). Ramos da veia M inclinados para o ápice da margem anterior, terminando antes do ápice ou no ápice da asa (Fig. 36.54). Porções apicais das veias R_5 e M_1 paralelas uma à outra. Triângulo ocelar bem modificado, apenas o ocelo anterior distintamente presente ..... **Mydidae**

— Ramos das veias M voltados para o ápice ou para a margem posterior da asa. Porções apicais das veias R_5 e M_1 não paralelas uma à outra. Triângulo ocelar não como acima **38**

38(37). Veia espúria geralmente presente longitudinalmente entre as veias Rs/R_{4+5} e M (Fig. 36.65). Veia M_{1+2} voltada para a margem anterior, fundindo-se com a veia R_{4+5}, esta simples (Fig. 36.65) ..... **Syrphidae**

— Veia espúria ausente. Veia M_{1+2} ou M_1 geralmente não como acima. Se direcionada para a margem anterior, então fundida com R_{4+5}, nesse caso, bífida **39**

39(38). Cabeça grande proporcionalmente ao tórax, hemisférica com olhos compostos grandes (Fig. 36.39), holópticos ou estreitamente dicópticos, tanto na fronte quanto na face. Arista dorsal. Veia R_{4+5} simples (Fig. 36.64). Veia C terminando no ápice da asa ..... **Pipunculidae**

— Cabeça menor, geralmente não hemisférica. Se hemisférica, então pós-pedicelo sem arista. Veia R_{4+5} em geral bífida (Figs 36.51, 57). Veia C geralmente contínua ao longo da margem posterior ou ao menos terminando além do ápice da asa ... **40**

40(39). Vértice côncavo, geralmente profundo entre os olhos dicópticos (Fig. 36.36). Tubérculo ocelar abaixo do nível dorsal dos olhos (Fig. 36.36). Face longa, geralmente com série de cerdas longas denominadas místax (Fig. 36.37). Aparelho bucal curto e forte, picador (Fig. 36.144) ..... **Asilidae**

— Vértice convexo, reto ou pouco profundo entre os olhos. Tubérculo ocelar acima do nível dorsal dos olhos. Olhos holópticos nos machos. Face relativamente curta, às vezes cerdosa, mas sem místax. Aparelho bucal curto e forte a longo e delgado, não picador **41**

41(40). Veia transversal m–cu um tanto transversal em relação ao eixo longitudinal da asa, deixando a célula bm truncada distalmente (Fig. 36.57). Quatro veias partem da margem posterior da célula bm. Célula m_3 presente. Abdômen longo e gradualmente estreitado ..... **Therevidae**

— Célula m–cu um tanto oblíqua em relação ao eixo longitudinal da asa, deixando a célula bm aguda distalmente (Figs 36.53, 55). Três veias partem da célula bm. Célula m_3 ausente **42**

42(41). Veia Rs simples ou bífida (Fig. 36.55), se bífida, terminando na veia R_1, formando uma pequena célula. Moscas pequenas, menos de 1,5 mm de comprimento ..... **Mythicomyiidae**

— Veia Rs bífida, seus ramos R_{2+3} e R_{4+5} sempre terminando livres na margem da asa (Figs 36.52–53). Moscas geralmente maiores ..... **Bombyliidae**

43(36). Pós-pedicelo com estilo diminuto, às vezes indistinto, oculto em uma cova subapical. Veia transversal r–m posicionada aproximadamente no meio do eixo longitudinal da asa (Fig. 36.56). Veia M_{1+2} simples, inclinada para cima, fundindo-se com R_5 ou terminando livre antes do ápice ou no ápice da asa ..... **Scenopinidae**

— Pós-pedicelo com estilo ou arista distintamente expostos. Veia transversal r–m posicionada antes do meio do eixo longitudinal da asa ou ausente (Figs 36.58, 62). Veia M_{1+2} ramificada, quase paralela ao eixo longitudinal da asa, às vezes a veia M_4 não atinge a margem **44**

44(43). Asa com ápice agudo (Fig. 36.62). Veias quase paralelas, com cerdas dorsal e ventralmente, exceto as veias Sc e R_{2+3} ..... **Lonchopteridae**

— Asa com ápice arredondado. Venação e cerdas diferentes, pelo menos na metade posterior sem cerdas **45**

45(44). Veia C terminando aproximadamente no meio da margem anterior da asa; ramos R posicionados na base da margem anterior, distintamente mais fortes que as demais veias, estas fracas e oblíquas em relação ao eixo longitudinal da asa (Fig. 36.63) ..... **Phoridae** (parte)

— Veia C alcançando pelo menos até o ápice da asa. Ramos R subiguais ao diâmetro das demais veias e posicionados ao longo do eixo longitudinal da asa **46**

46(45). Pedicelo muito mais longo que o pós-pedicelo. Arista dorsal, trímera ..... **Sciomyzidae** (parte)

— Pedicelo mais curto ou levemente mais longo que o pós-pedicelo. Se arista trímera (Platypezidae), então posicionada no ápice **47**

47(46). Veias Sc e CuA+CuP completas (Fig. 36.61); célula cua aguda. Tíbia e tarso posteriores geralmente mais espessados que o anterior e médio, especialmente na fêmea. Arista distal, trímera ..... **Platypezidae**

— Veia Sc incompleta, raramente completa. Veia CuA+CuP raramente atinge a margem da asa (alguns Empidoidea); quando CuA+CuP completa, então Sc incompleta ou célula cua com ângulo obtuso (Fig. 36.59) ou com margem posterior arredondada. Tarso posterior semelhante aos tarsos anterior e médio. Arista ou estilo dímero, posicionado distal ou dorsalmente **48**

48(47). Veia Rs com origem no nível da veia transversal h (Fig. 36.58); veia r–m no quarto basal da asa. Geralmente verde metálicos ..... **Dolichopodidae**

— Veia Rs com origem após o nível da veia h; veia r–m além do quarto basal da asa (Fig. 36.60). Raramente verde metálicos (exceto alguns Empididae) **49**

49(48). Veia R_{4+5} geralmente bífida (R_4 e R_5 distintas). Tórax com laterotergito cerdoso ou veia costal contínua (circumambiente), estendendo-se além do ápice da asa. Se veia R_{4+5} simples e laterotergito glabro, ou veia costal terminando próximo ao ápice da asa, então escapo com cerdas dorsais **50**

— Veia R_{4+5} simples. Tórax com laterotergito glabro e veia costal terminando próximo ao ápice da asa. Escapo geralmente glabro **51**

50(49). Perna anterior sem modificações raptoriais. Asa larga ou delgada; se delgada, então com olho glabro; se larga, então com palpo reto, projetando-se obliquamente. Abdômen da fêmea truncado distalmente, com acantoforitos ..... **Brachystomatidae**

— Perna anterior raptorial ou não. Asa larga ou delgada; se delgada e fêmur anterior não raptorial, então com olho cerdoso (omatriquías); se larga, então com palpo distintamente curvado para cima. Abdômen da fêmea afilado distalmente, sem acantoforitos ..... **Empididae**

51(49). Pós-pedicelo alongado e afilado distalmente, sempre mais longo que o estilo aristiforme, este triarticulado. Tíbia anterior sem glândula póstero-ventral na base. Base do palpo sem placa ou palpífero. Terminália do macho alinhada com o eixo do abdômen ..... **Atelestidae**

— Pós-pedicelo mais curto que o estilo aristiforme, este uni ou biarticulado. Tíbia anterior com glândula póstero-ventral na base. Base do palpo sem placa esclerosada ou palpífero. Terminália do macho rotacionada para o lado direito do abdômen ..... **Hybotidae**

52(3). Escudo com sutura transversa completa (se incompleta, caliptras presentes). Caliptras geralmente presentes **53**

— Escudo com sutura transversa incompleta. Caliptras geralmente pequenas e não desenvolvidas ..... "**Acalyptratae**"... **64**

53(52). Cabeça mantida longe do tórax por pronoto comprido e semelhante a um pescoço. Escutelo bulboso. Abdômen geralmente amarelo, oval, mais largo que o tórax. Cerdas do tórax reduzidas. Asa com mácula dorsal, sem álula ou lobo anal ..... **Somatiidae**

— Outra combinação de caracteres. Ampola maior presente (Fig. 36.72). Caliptras geralmente bem desenvolvidas (*cf* Fig. 36.44) ..... **Calyptratae** ... **54**

54(53). Corpo distintamente achatado dorso-ventralmente. Coxas muito separadas entre si (Fig. 36.73). Garras tarsais curvadas, usualmente bifurcadas. Ectoparasitas de mamíferos **55**

— Corpo não achatado dorso-ventralmente. Coxas posteriores aproximadas entre si. Garras tarsais diferentes. De vida livre **56**

55(54). Olhos compostos desenvolvidos. Ectoparasitas de aves ou mamíferos ..... **Hippoboscidae** (parte)

— Olhos compostos reduzidos, às vezes ausentes. Ectoparasitas de morcegos ..... **Streblidae** (parte)

56(54). Mero (cf Fig. 36.31) sem fileira de cerdas; raramente com cerdas fracas espalhadas, não em fileira **57**

— Mero com uma fileira de cerdas fortes **59**

57(56). Escutelo geralmente com cerdas pequenas e delicadas na face ventral, principalmente próximo a margem posterior. Veia CuA+CuP geralmente atingindo a margem da asa ou quase (Fig. 36.78) (exceto *Coenosopsia* Malloch). Primeiro tarsômero posterior com uma cerda forte na base ..... **Anthomyiidae**

— Escutelo geralmente sem cerdas pequenas e delicada na face ventral, principalmente próximo a margem posterior. Veia CuA+CuP não atingindo a margem da asa (Figs 36.79, 80). Primeiro tarsômero posterior sem cerda forte na base **58**

58(57). Veia Sc atingindo a veia C em ângulo suave (Fig. 36.79). Veia A_1 pequena e forte; veia A_2 longa, em formato sigmoide ..... **Fanniidae**

— Veia Sc atingindo a veia C geralmente com angulação acentuada subapicalmente (Figs 36.80, 148). Veia A_1 e veia A_2 com formato diferente, não como acima ..... **Muscidae**

59(56). Moscas grandes, acima de 15 mm de comprimento. Corpo densamente cerdoso. Aparelho bucal rudimentar ou atrofiado (Fig. 36.70) ..... **Oestridae**

— Moscas normalmente menores que 15 mm de comprimento. Corpo geralmente com cerdas, mas não muito densas. Aparelho bucal desenvolvido, com peças funcionais **60**

60(59). Subescutelo muito desenvolvido (Fig. 36.72). Arista geralmente nua (Fig. 36.155) ..... **Tachinidae**

— Subescutelo pouco ou não desenvolvido. Arista geralmente cerdosa, pelo menos na base **61**

61(60). Veia M_{1+2} curva e fundida com R_{4+5}; célula r_{4+5} fechada (Fig. 36.83) ..... **Rhinophoridae**

— Veia M_{1+2} curva, mas termina livre no ápice da asa (Figs 36.82, 84–85); célula r_{4+5} geralmente aberta **62**

62(61). Mesonoto com três listras conspícuas castanho-escuras sobre um fundo acinzentado. Abdômen acinzentado. Notopleura geralmente com quatro cerdas, duas desenvolvidas ..... **Sarcophagidae**

— Mesonoto não como acima; frequentemente com três listras escuras em fundo brilhante. Abdômen não acinzentado. Notopleura geralmente com duas cerdas desenvolvidas ... **63**

63(62). Veia M_{1+2} suavemente curvada em direção a R_{4+5}. Espiráculo posterior com as margens com longos cílios e com um pequeno opérculo circular na margem dorsal ..... **Mesembrinellidae**

— Veia M_{1+2} distintamente curvada em direção a R_{4+5} (Fig. 36.81). Espiráculo posterior diferente do acima ..... **Calliphoridae**

64(52). Primeiro tarsômero posterior curto e/ou engrossado (Fig. 36.75). Face larga. Asa com duas quebras na C. Sc incompleta. Células bm e dm geralmente confluentes (Fig. 36.111) ..... **Sphaeroceridae** (parte)

— Primeiro tarsômero posterior nunca mais curto e mais espesso que os demais tarsômeros. Outra combinação de caracteres **65**

65(64). Escutelo mais longo do que o mesonoto (Fig. 36.169). Pós-pedicelo muito longo, cerca de 6 X mais longo do que sua largura basal; arista plumosa, com raios dorsais e ventrais. Cerdação reduzida. Corpo geralmente com brilho metálico azulado ..... **Celyphidae**

— Escutelo nunca tão longo; caso muito longo e corpo com brilho metálico, então pós-pedicelo muito mais curto e arista apenas com raios dorsais **66**

66(65). Probóscide pequena a completamente ausente, às vezes só o palpo bem desenvolvido. Arista na fêmea com ramificação dendrítica. Face com um par de grandes janelas translúcidas na fêmea. Asa com células br e bm em geral confluentes basalmente (Fig. 36.96) ..... **Ctenostylidae**

— Probóscide bem desenvolvida. Arista não ramificada. Face sem grandes áreas translúcidas. Células br e bm em geral separadas **67**

67(66). Palpo maxilar com uma cerda bem conspícua. Arista mais longa que o tórax (Fig. 36.134). Cercos ausentes ... **Inbiomyiidae**

— Palpo maxilar somente cerdoso. Arista mais curta que o tórax. Cerco geralmente presente **68**

68(67). Espiráculo metatorácico com uma cerda ou grupo de cerdas fortes e curtas posteriormente **69**

— Espiráculo metatorácico sem cerdas posteriormente **70**

69(68). Fêmur posterior engrossado, com espinhos na face ventral. Veia CuA+CuP longa, atingindo a margem posterior da asa (Fig. 36.101) ..... **Ropalomeridae**

— Fêmur posterior não engrossado e sem cerdas ou espinhos na face ventral. Veia CuA+CuP curta, geralmente não atingindo a margem posterior da asa (Fig. 36.103) ..... **Sepsidae**

70(68). Costa geralmente sem quebra ou indicação de quebra ao nível do ápice da veia Sc (Figs 36.86–87) **71**

— Costa com quebra ao nível do ápice da veia Sc, algumas vezes pouco distinta (alguns Ulidiidae e Clusiidae) (Figs 36.89, 109–113) **85**

71(70). Protórax bem desenvolvido, formando um colar ao redor da inserção da cabeça. Fêmur posterior inchado e com espinhos. Lobo anal da asa reduzido (Fig. 36.88). Os dois primeiros segmentos abdominais longos e delgados, formando um abdômen peciolado. Apenas um par de cerdas verticais ..... **Syringogastridae**

— Protórax indistinto dorsalmente. Outra combinação de caracteres **72**

72(71). Pedicelo com uma projeção triangular, externa e medianamente sobre o pós-pedicelo, que geralmente é arredondado. Cerdas pós-ocelares sempre divergentes. Vibrissa presente (*cf.* Figs 36.66–67) e quatro ou mais cerdas fronto-orbitais presentes. Veia Sc completa (Fig. 36.120) ..... **Clusiidae** (parte)

— Pedicelo sem projeção triangular externa. Outra combinação de caracteres **73**

73(72). Pedicelo com um apêndice digitiforme na face interna, adjacente ao pós-pedicelo. Pernas longas, a anterior tão longa quanto a média e a posterior ..... **Neriidae** (parte)

— Outra combinação de caracteres **74**

74(73). Veias R e Sc terminando na Costa a uma distância considerável entre si, esta distância no mínimo um terço da distância entre veia transversal h e o final da veia Sc (Fig. 36.97); R_1 com cerdas dorsalmente, desde o ápice até a base (entroncamento da base de R) ou quase até a base. Em geral, catepisterno ou anepisterno com uma cerda distinta ... **75**

— Outra combinação de caracteres **76**

75(74). Catepisterno cerdoso, mas sem cerdas sobressaindo-se. Anepímero com numerosas cerdas pequenas e às vezes com uma cerda sobressaindo-se. Célula cua sem extensão póstero-apical. Fronto-orbitais 0–2 ..... **Platystomatidae**

— Catepisterno com uma cerda sobressaindo-se. Anepímero com 1–5 cerdas desiguais, nunca com cerda sobressaindo-se. Célula cua com extensão póstero-apical na maioria dos gêneros (cf. Fig. 36.95). Cerdas fronto-orbitais variáveis em número. ..... **Ulidiidae** (parte)

76(74). Pernas longas e delgadas, especialmente as posteriores (Fig. 36.147). Cerdas ocelares reduzidas ..... **Micropezidae**

— Pernas nunca conspicuamente longas e delgadas. Cerdas ocelares variáveis ou ausentes **77**

77(76). Veia CuA+CuP curta, terminando longe da margem (Figs 36.99–100). Cerdas pós-ocelares cruzadas ou ausentes **78**

— Veia CuA+CuP estendendo-se até a margem da asa (Fig. 36.102). Cerdas pós-ocelares variáveis **79**

78(77). Tíbias, em geral, com cerda pré-apical dorsal, especialmente na perna média; pré-escutelo ausente ... **Lauxaniidae** (parte)

— Tíbias sem cerdas pré-apicais dorsais; pré-escutelo presente ..... **Chamaemyiidae**

79(77). Antena alongada, especialmente o pedicelo. Probóscide geralmente alongada e geniculada, se probóscide curta, arista em posição terminal, assemelhando-se a um curto "estilo" apical ..... **Conopidae**

— Antena geralmente curta, se longa a arista nunca em posição terminal. Probóscide sempre curta **80**

80(78). Tíbias sem cerda pré-apical dorsal **81**

— Todas ou pelo menos uma das tíbias com cerda pré-apical dorsal **83**

81(80). Cerdas pós-ocelares bem desenvolvidas, divergentes ou paralelas. Pernas delgadas. Veia Sc completa, alcançando a veia Costal ..... **Sciomyzidae** (parte)

— Cerdas pós-ocelares reduzidas ou ausentes; quando presentes, divergentes. Pernas variáveis. Veia Sc incompleta, não fundida a R_1 ..... **82**

82(81). Arista plumosa com raios alternados ou arista ausente. Pedicelo não modificado. Veia R_{2+3} muito curta, fundindo-se a C próximo à veia R_1 ou logo depois (Figs 36.107,

117). Célula cua ausente, às vezes marcada por dobras sutis (Figs 36.107, 117) ..... **Asteiidae**

— Arista bipectinada, com cerdas dorsais e ventrais longas. Pedicelo inchado dorsalmente. Veia R_{2+3} longa, fundindo-se a C próximo ao ápice da asa (Figs 36.108, 126). Célula cua geralmente presente ..... **Periscelididae**

83(80). Último segmento tarsal triangular, achatado e mais largo que os outros segmentos, com 2–3 cerdas apicais dorsais, curvas e longas. Cerdas do catepisterno direcionadas anteriormente ..... **[Coelopidae]**

— Último segmento tarsal não triangular ou alargado. Cerdas do catepisterno direcionadas para cima ou em direção posterior **84**

84(83). Cerdas pós-ocelares distintamente divergentes. Veia Costal com fileira anterior (e geralmente dorsal) de espinhos além das cerdas usuais; anepisterno sem cerdas ... **Helosciomyzidae**

— Cerdas pós-ocelares convergentes. Veia Costal sem espinhos extras na margem anterior (Fig. 36.100). Anepisterno com pelo menos uma cerda sobressaindo-se próxima à margem posterior ..... **Lauxaniidae** (parte)

85(70). Arista apical ou subapical (Fig. 36.149). Pedicelo com um apêndice digitiforme na face interna, adjacente ao pós-pedicelo. Corpo, inclusive a cabeça, alongado. Pernas caracteristicamente longas. Veia CuA+CuP curta (Fig. 36.87) ..... **Neriidae** (parte)

— Outra combinação de caracteres **86**

86(85). Pedicelo com uma projeção triangular, externa e medianamente sobre o pós-pedicelo, que geralmente é arredondado. Cerdas pós-ocelares sempre divergentes. Vibrissa presente (*cf.* Figs 36.66–67) e quatro ou mais cerdas fronto-orbitais presentes. Veia Sc completa (Fig. 36.120) ..... **Clusiidae** (parte)

— Pedicelo sem projeção triangular. Outros caracteres variáveis **87**

87(86). Face completamente esclerosada; arista não segmentada; 2 cerdas fronto-orbitais. Asa com veia Sc incompleta (Fig. 36.118) ..... **Aulacigastridae**

— Arista segmentada. Outro conjunto de caracteres **88**

88(87). Veia R_1 com uma dobra na porção apical. Asa longa com ângulo anal reduzido. Veia Sc incompleta (Fig. 36.116). Tíbia média com uma cerda ventro-apical distinta ..... **Anthomyzidae**

— Veia R_1 sem dobra. Outra combinação de caracteres **89**

89(88). Espécimes escuros com escudo muito desenvolvido e curvado dorsalmente (Fig. 36.145). Arista plumosa. Costa com pequenos espinhos entre R_1 e R_{2+3} (Fig. 36.121). Veia Sc completa. Anepisterno cerdoso. ..... **Curtonotidae**

— Escudo pouco curvado. Outro conjunto de caracteres **90**

90(89). Asa com duas quebras costais, ao nível das veias h e Sc (Figs 36.110, 122) **91**

— Quebra ao nível da veia h ausente **94**

91(90). Cerda fronto-orbital anterior proclinada e duas (raramente uma) fronto-orbitais posteriores reclinadas. Veia Sc incompleta (Fig. 36.122). Arista com cerdosidade curta ou plumosa, com raios dorsais e ventrais (algumas espécies com apenas um raio ventral) ..... **Drosophilidae**

— Outra combinação de caracteres **92**

92(91). Célula cua ausente (Fig. 36.123). Veia Sc incompleta. Arista nua, pubescente ou plumosa somente com ramos dorsais. Espiráculos abdominais 1–5 situados no tergo correspondente ..... **Ephydridae** (parte)

— Célula cua presente. Veia Sc variável. Espiráculos abdominais 1–5 situados na pleura **93**

93(92). Uma a três cerdas fronto-orbitais não muito látero-inclinadas ou ântero-curvadas. Veia Sc completa. Probóscide curta ..... **Heleomyzidae** (parte)

— Cerdas fronto-orbitais extremamente variáveis em número e orientação, em alguns casos com cerdosidade curta intercalada. Veia Sc incompleta na maioria dos gêneros (Fig. 36.125). Probóscide e/ou palpos frequentemente alongados ..... **Milichiidae**

94(90). Cerda fronto-orbital proclinada situada para fora e adjacente às cerdas fronto-orbitais reclinadas, entre estas e a margem ocular ..... **Diastatidae**

— Cerdas fronto-orbitais alinhadas e com orientação variável ... **95**

95(94). Triângulo ocelar geralmente longo e bem definido (Fig. 36.76). Propleura com uma carena longitudinal. Veia Sc incompleta. Célula cua ausente (Figs 36.113, 119). Veia C estendendo-se até M_1, mas algumas vezes mais fraca no último setor. Veia M_4 geralmente com sinuosidade basal à dm–m (Fig. 36.113) ..... **Chloropidae**

— Triângulo ocelar não como acima ou ausente. Carena propleural e sinuosidade basal à dm–m ausentes. Outro conjunto de caracteres **96**

96(95). Com uma a três cerdas fronto-orbitais reclinadas. Asa hialina ou manchada. Veia Sc completa. Vértice escavado e olhos proeminentes em algumas espécies (Rhinotorini) ..... **Heleomyzidae** (parte)

— Outro conjunto de caracteres **97**

97(96). Cerdas pós-ocelares, se presentes, sempre distintamente divergentes. Vibrissa ausente, embora possam ocorrer algumas poucas vezes cerdas subvibrissais mais desenvolvidas, assemelhando-se a vibrissas (neste caso, Lonchaeidae, podem ser identificados seguindo-se qualquer alternativa dessa dicotomia) **98**

— Cerdas pós-ocelares variáveis. Vibrissa presente; em certos casos, várias cerdas ocorrem ao longo da margem ântero-ventral da gena, assemelhando-se a vibrissas **104**

98(97). Veia R_1 com cerdas dorsalmente, desde o ápice até a base (entroncamento da base de R) ou quase até a base. Anepímero com sétulas, com ou sem cerdas que se destacam (casos dúbios, como alguns Ulidiidae, são identificados seguindo-se qualquer um dos passos) **99**

— Veia R_1 nua ou cerdas não se distribuem tão extensamente (porção apical ou basal nua), ou anepímero nu, ou ambas as condições presentes **102**

99(98). Ocelos ausentes ..... **Pyrgotidae**

— Ocelos presentes **100**

100(99). Fronte quase sempre com uma a muitas cerdas frontais inclinadas e um a três cerdas orbitais reclinadas (ocasionalmente a cerda posterior inclinada); veia Sc em geral dobrando-se de forma abrupta para a parte anterior, frequentemente em ângulo de quase 90° (Fig. 36.95) ..... **Tephritidae**

— Fronte com zero a três cerdas orbitais, cerdas frontais ausentes; veia Sc não se dobra abruptamente para a frente **101**

101(100). Veias R_{4+5} e M_{1+2} distintamente convergentes em direção à margem da asa; perna posterior com o primeiro tarsômero com projeção ventro-basal; catepisterno e anepímero com sétulas, mas sem cerdas em destaque ..... **Tanypezidae**

— Veias R_{4+5} e M_{1+2} mais ou menos paralelas próximas à margem da asa; perna posterior com o primeiro tarsômero simples; catepisterno com cerda em destaque; anepímero com cerca de um a cinco sétulas subiguais, sem cerdas em destaque ..... **Ulidiidae** (parte)

102(98). Veia CuA+CuP estendendo-se até a margem da asa (Fig. 36.90) ..... **Lonchaeidae** (parte)
— Veia CuA+CuP incompleta, não atinge a margem da asa (Figs 36.89, 127) **103**

103(102). Cerda notopleural anterior ausente. Cerdas fronto-orbitais e genais pouco conspícuas. Abdômen e fêmur anterior diferentes do indicado abaixo ..... **Psilidae**
— Cerda notopleural anterior presente (*cf* Fig. 36.71). Fronte com uma cerda fronto-orbital conspícua. Em geral, abdômen com sintergito I+II com um ou mais pares de cerdas laterais sobressaindo-se no disco e/ou pelo menos o fêmur posterior com um a muitos pares de cerdas ântero e póstero-ventrais fortes. Se nenhuma dessas características presente, então cerda supra-alar pré-sutural desenvolvida (*cf* Fig. 36.71) ou ponte poscoxal presente ..... **Richardiidae**

104(97). Três a cinco cerdas fronto-orbitais látero-inclinadas (Fig. 36.68). Clípeo grande e exposto. Algumas espécies (Canacinae) com cerdas na gena bem conspícuas e curvadas para cima ... **Canacidae**
— Combinação diferente de caracteres **105**

105(104). Asa com ângulo anal reduzido. Escudo achatado dorsalmente. Sc incompleta. Uma cerda um pouco mais conspícua anterior à quebra da C. Veia C não atinge a veia M. Veias transversais r–m e dm–m muito aproximadas ..... **Teratomyzidae**
— Combinação diferente de caracteres **106**

106(105). Com uma a cinco cerdas fronto-orbitais anteriores inclinadas e posteriores reclinadas. Gena bem desenvolvida. Corpo pruinoso, muito cerdoso. Vibrissa muito desenvolvida. Asa manchada (Figs 36.137, 151). Veia C evanescente entre os ápices de R_{4+5} e M_{1+2} (Fig. 36.105) ..... **Odiniidae**
— Sem essa combinação de caracteres **107**

107(106). Cerdas fronto-orbitais voltadas para o lado mesial na metade anterior da fronte ..... **Agromyzidae**
— Sem cerdas fronto-orbitais voltadas para o lado mesial na metade anterior da fronte **108**

108(107). Cerdas pós-ocelares distintamente cruzadas, além de uma cerda lateral (paravertical) também dirigida para dentro. Veia bm–cu ausente, de maneira que células bm e dm são confluentes. Veia Sc incompleta (Fig. 36.152) ..... **Pseudopomyzidae**
— Cerdas pós-ocelares longas e fortes, pelo menos tão longas quanto as cerdas verticais adjacentes, sempre divergentes. Veia bm–cu presente. Veia Sc completa **109**

109(108). Zero a duas cerdas fronto-orbitais látero-inclinadas a reclinadas. Corpo de coloração não enegrecida, especialmente o halter, pálido ..... **Piophilidae**
— Apenas uma cerda fronto-orbital, reclinada. Corpo predominantemente negro, com reflexos metálicos, incluindo o halter ..... **Lonchaeidae** (parte)

110(1). Pós-pedicelo com dois ou mais artículos, sem arista ou estilo **111**
— Pós-pedicelo com um artículo, com arista ou estilo **112**

111(110). Mesonoto com sutura transversa completa em forma de V (Fig. 36.7). Ocelos ausentes ou rudimentares ..... **Tipulidae** (parte)
— Mesonoto sem sutura transversa completa em forma de V. Ocelos variáveis ..... **Cecidomyiidae** (parte)

112(110). Coxas distintamente separadas. Segmentação abdominal às vezes indistinta **113**
— Coxas contíguas. Segmentação abdominal distinta **116**

113(112). Escudo curto, menos que metade do comprimento da cabeça quando visto dorsalmente e contíguo ao segmento abdominal I+II. Escutelo ausente. Tarsos sem garras, mas com um pente de dentes. Parasitas de abelhas ..... **Braulidae**
— Escudo diferenciado dos segmentos abdominais. Escutelo presente. Tarsos com garras. Parasita de aves e mamíferos **114**

114(113). Cabeça pequena e estreita, dobrando-se para trás num sulco do escuto torácico. Moscas com aspecto semelhante a aranhas. Parasitas de morcegos ..... **Nycteribiidae**
— Cabeça larga, não se dobrando para trás num sulco do escuto torácico. Moscas com aspecto diferentes. Parasita de aves e mamíferos (morcegos) **115**

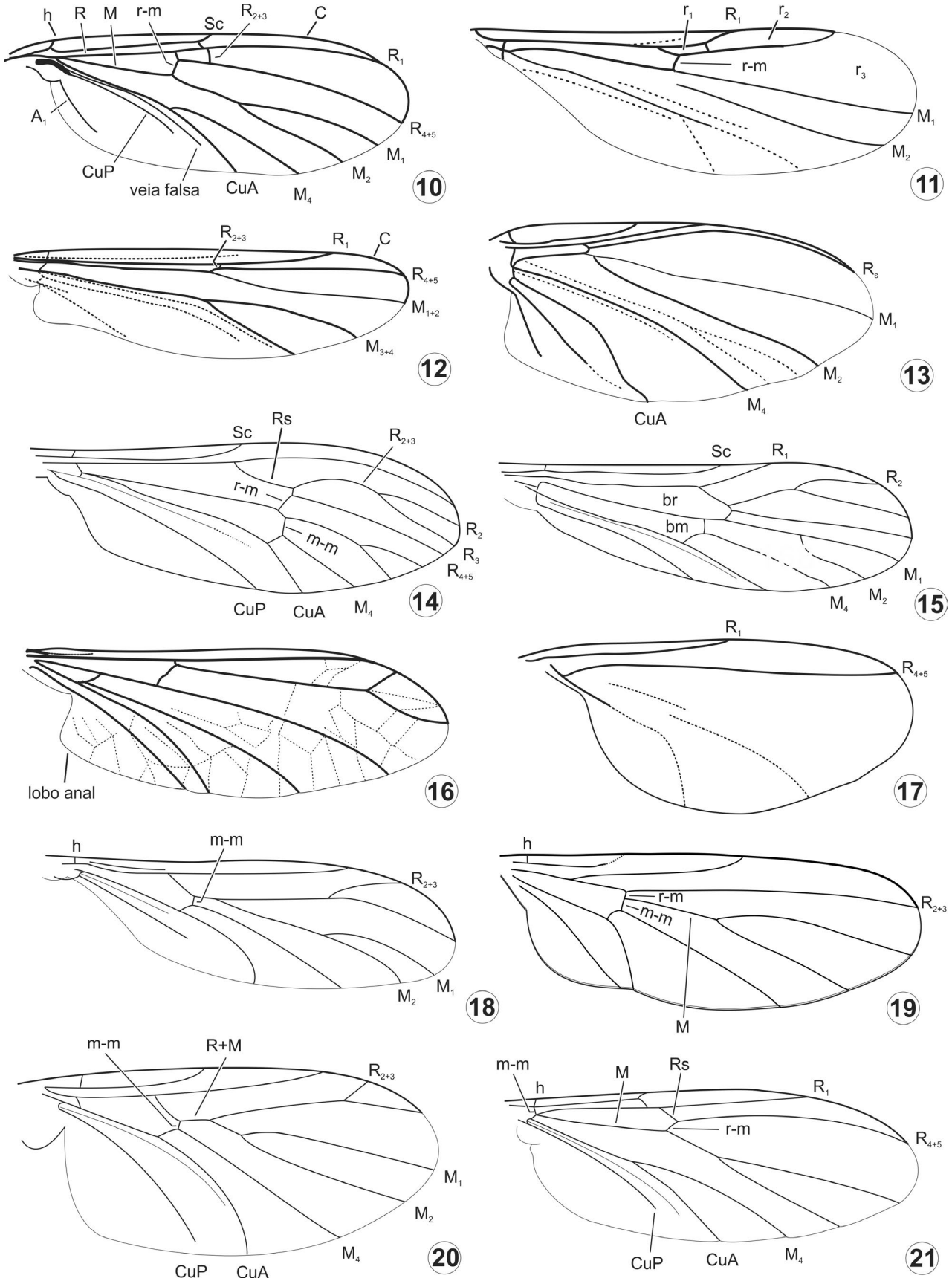
115(114). Olhos compostos desenvolvidos, ovais verticalmente. Cabeça encaixando-se em uma emarginação do tórax. Palpo alongado. Ectoparasitas de aves ou mamíferos, exceto morcegos ..... **Hippoboscidae** (parte)
— Olhos compostos reduzidos e pequenos, às vezes ausentes. Cabeça com pescoço carnoso móvel. Palpo largo, foliáceo. Ectoparasitas de morcegos ..... **Streblidae** (parte)

116(112). Sutura ptilinial ausente. Antena aparentemente composta somente pelo pós-pedicelo globular, geralmente oculta, um tanto aprofundada em cavidade na cabeça ... **Phoridae** (parte)
— Sutura ptilinial presente. Antena com os artículos distintos, dois ou três visíveis **117**

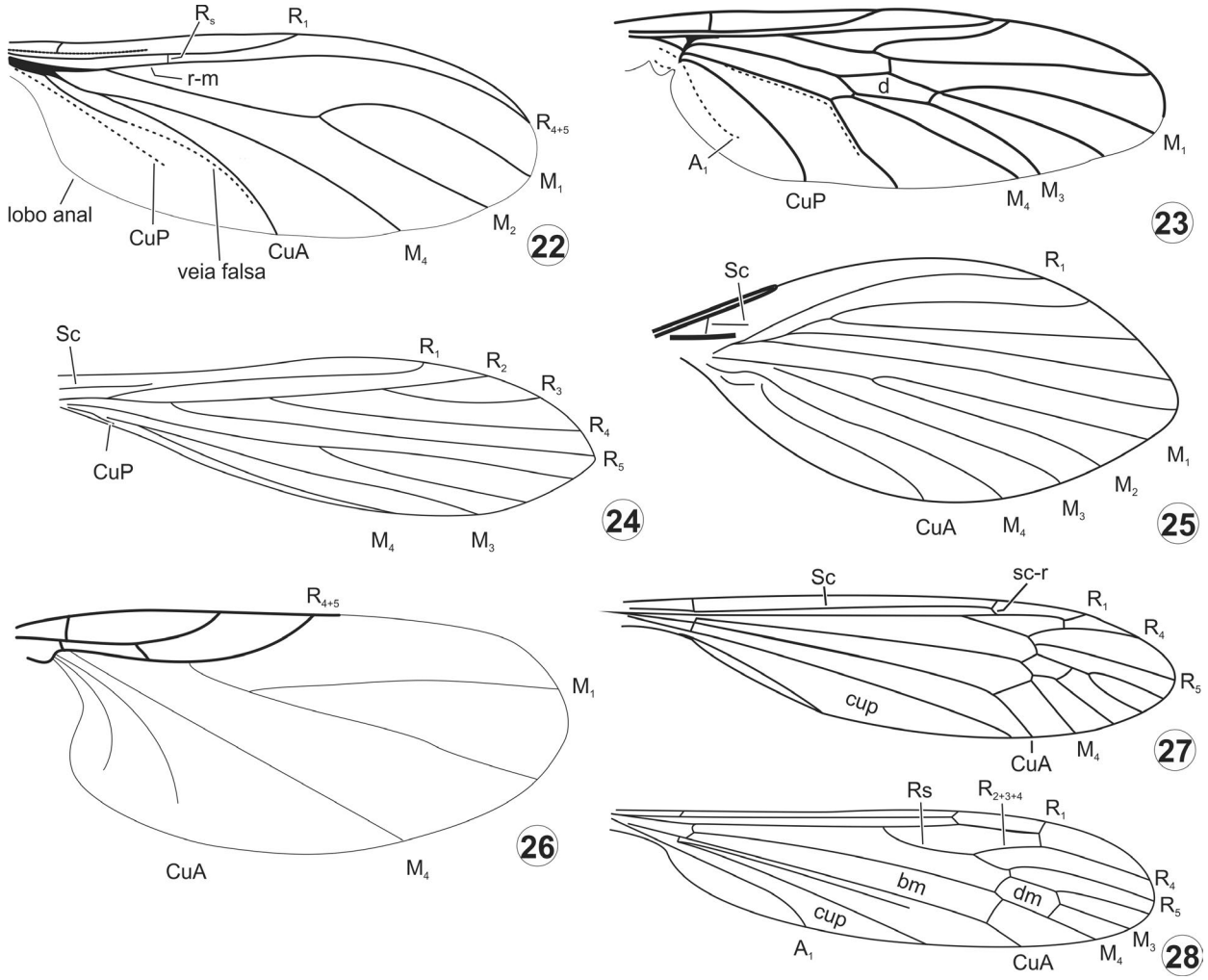
117(116). Primeiro tarsômero posterior dilatado, mais curto que o segundo. Anepisterno glabro ..... **Sphaeroceridae** (parte)
— Primeiro tarsômero posterior mais longo que o segundo, delgado. Anepisterno cerdoso ..... **Ephydridae** (parte)

Os gêneros das famílias que ocorrem no Brasil podem ser identificados, em sua maioria, pelas chaves apresentadas nos diferentes capítulos do livro "*Manual of Central American Diptera*" (Brown *et al.* 2009, 2010).

Acroceridae (= Cyrtidae) (Fig. 36.143). Cosmopolita. Os espécimes da família raramente são encontrados na natureza. São conhecidas 530 espécies em 60 gêneros no mundo, subdivididas em cinco subfamílias viventes (Acrocerinae, Cyrtinae, Ogcodinae, Panopinae e Philopotinae) e uma extinta (Archocyrtinae) (Gillung & Winterton 2019). Não existe catálogo para as espécies neotropicais, mas há o registro de 30 espécies para o Brasil (Gillung 2022). Os adultos variam de 2,5 a 21 mm de comprimento. Algumas espécies mimetizam abelhas e vespas. Adultos com aparelho bucal desenvolvido visitam flores e alimentam-se de néctar, enquanto aqueles com aparelho bucal reduzido não se alimentam (Nartshuk 1997). Em muitas espécies a cabeça é claramente menor que o tórax, quase toda ocupada pelos olhos; o tórax geralmente é corcunda. A coloração é forte e brilhante, podendo ser metálica, verde, azul, vermelha ou púrpura. Algumas espécies podem ser negras, castanho-escuras, amarelas ou com máculas brancas sobre o abdômen. As larvas passam por hipermetamorfose (heteromórficas) e são endoparasitoides de aranhas, geralmente solitárias (Gillung & Borkent 2017). O primeiro ínstar larval é planidiforme, de vida livre. As planídias locomovem-se por arrastamento, pulando ou dando cambalhotas. Espécies de Acroceridae raramente são ectoparasitoides, e nesses casos vivem nos túbulos serígenos das aranhas (Nartshuk 1997). Trabalhos de revisão ou chaves de identificação de gêneros neotropicais foram publicados por Schlinger (1956, 1971), Gillung & Winterton (2011), Winterton & Gillung (2012), Schlinger *et al.* (2013) e Gillung & Nihei (2016). Sobre a biologia das espécies, destacam-se as contribuições de



Figuras 36.10–21. Grupos basais de Diptera, asas. **10**, Mycetophiloidea, venação; **11**. Ceratopogonidae, *Palpomyia* sp.; **12**. Chironomyiidae; **13**. Simuliidae, *Simulium incrustatum* Lutz; **14**, Dixidae; **15**, Corethrellidae, *Corethrella* sp.; **16**, Blephariceridae, *Curupira mochlura* Lutz; **17**, Cecidomyiidae, *Dasineura gigantea* Angelo & Maia; **18**, Ditomyiidae; **19**, Diadocidiidae; **20**, Keroplatidae; **21**, Mycetophilidae.



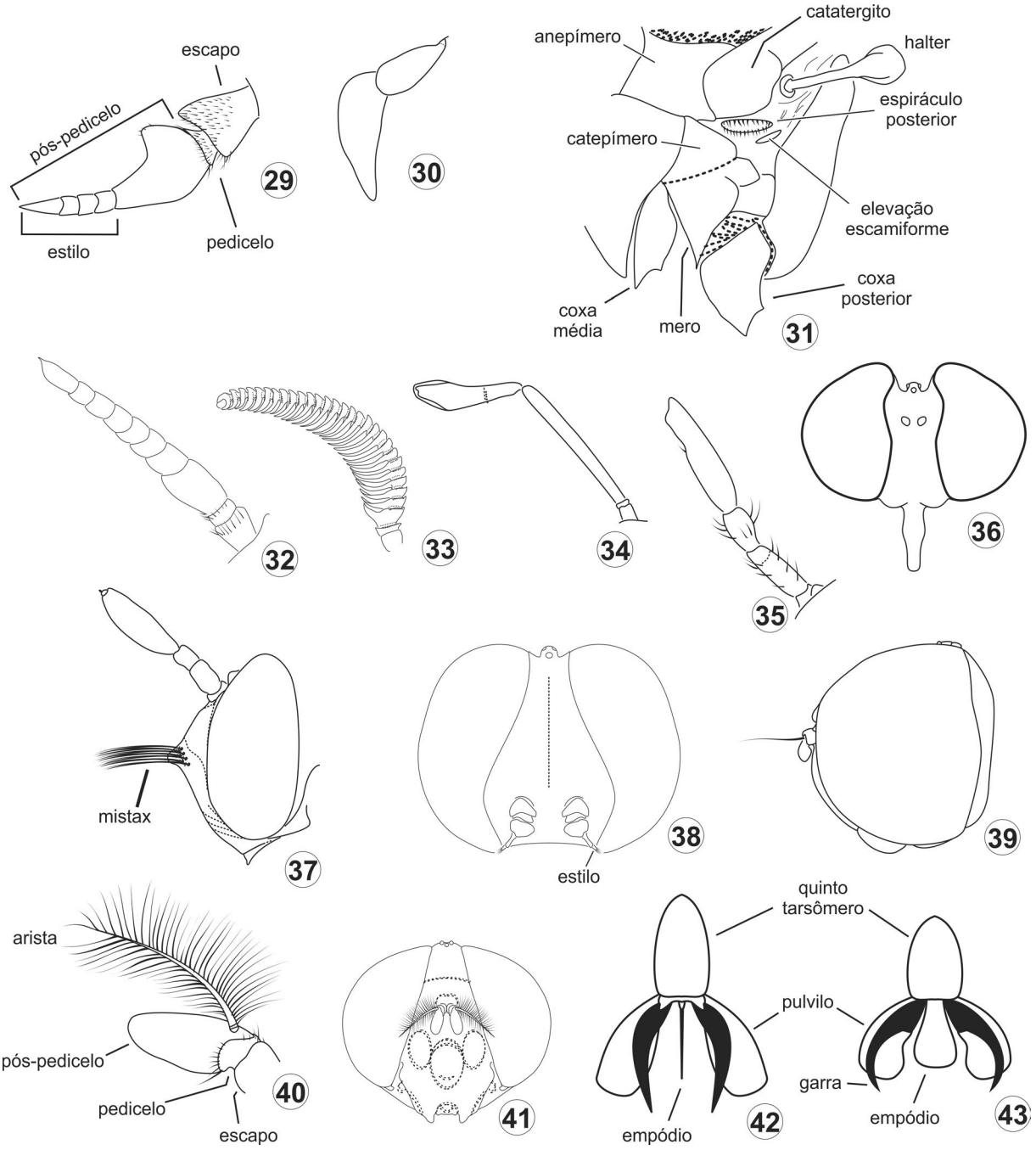
Figuras 36.22–28. Grupos basais de Diptera, asas. **22**, Sciaridae, *Rhynchosciara baschanti* Breuer; **23**, Anisopodidae, *Olbiogaster* sp.; **24**. Psychodidae, Phlebotominae, *Lutzomyia* sp.; **25**, Psychodidae; **26**, Scatopsidae, *Ectaetia* sp.; **27**, Tipulidae; **28**, Limoniidae.

Schlinger (1952, 1987) e Gillung & Borkent (2017). Para o Brasil, há diversas contribuições com dados sobre a biologia de espécies de *Pterodontia* Gray (Carrera 1946), *Pialea* Erichson (Schlinger 1956), *Exetasis* Walker (Von Eickstedt 1971; Schlinger 1972; Barneche *et al*. 2013) e *Ogcodes* Latreille (Schlinger 1960). Gillung & Carvalho (2009) apresentaram uma chave de identificação pictórica e diagnoses para os gêneros com espécies ocorrentes no Brasil.

Agromyzidae (Figs 36.106, 128). Cosmopolita. Ocorrem desde a tundra até os trópicos. São conhecidas 2.800 espécies, com 469 destas classificadas em 16 gêneros presentes na região Neotropical (Sousa & Couri 2016). No Brasil são conhecidas 90 espécies em 13 gêneros (Souza & Couri 2022). Os adultos variam entre 1 a 6,5 mm de comprimento. As larvas são fitófagas e atacam diferentes partes da planta. A maioria das espécies é minadora. Após a emergência, a larva alimenta-se do tecido vegetal, formando um canal ou mina dentro da planta, sendo que o formato da mina na folha é de grande importância na identificação da espécie. A empupação ocorre no solo. *Liriomyza* Mik é um dos maiores gêneros na região Neotropical, com espécies de considerável importância econômica (Esposito *et al.* 1992).

Anisopodidae (Figs 36.23, 158). Cosmopolita, embora rara em algumas regiões. Os adultos possuem o corpo estreito e alongado com pernas longas e finas. Variam entre 2 e 12 mm de comprimento. No mundo há 196 espécies em 24 gêneros (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, são encontradas 63 espécies (Hancock & Amorim 2009). Há adições mais recentes em relação ao catálogo da família publicado por Papavero (1967a), com a descrição de espécies de *Olbiogaster* por Tozoni (1993). No Brasil são conhecidas 23 espécies (Falaschi & Oliveira 2022).

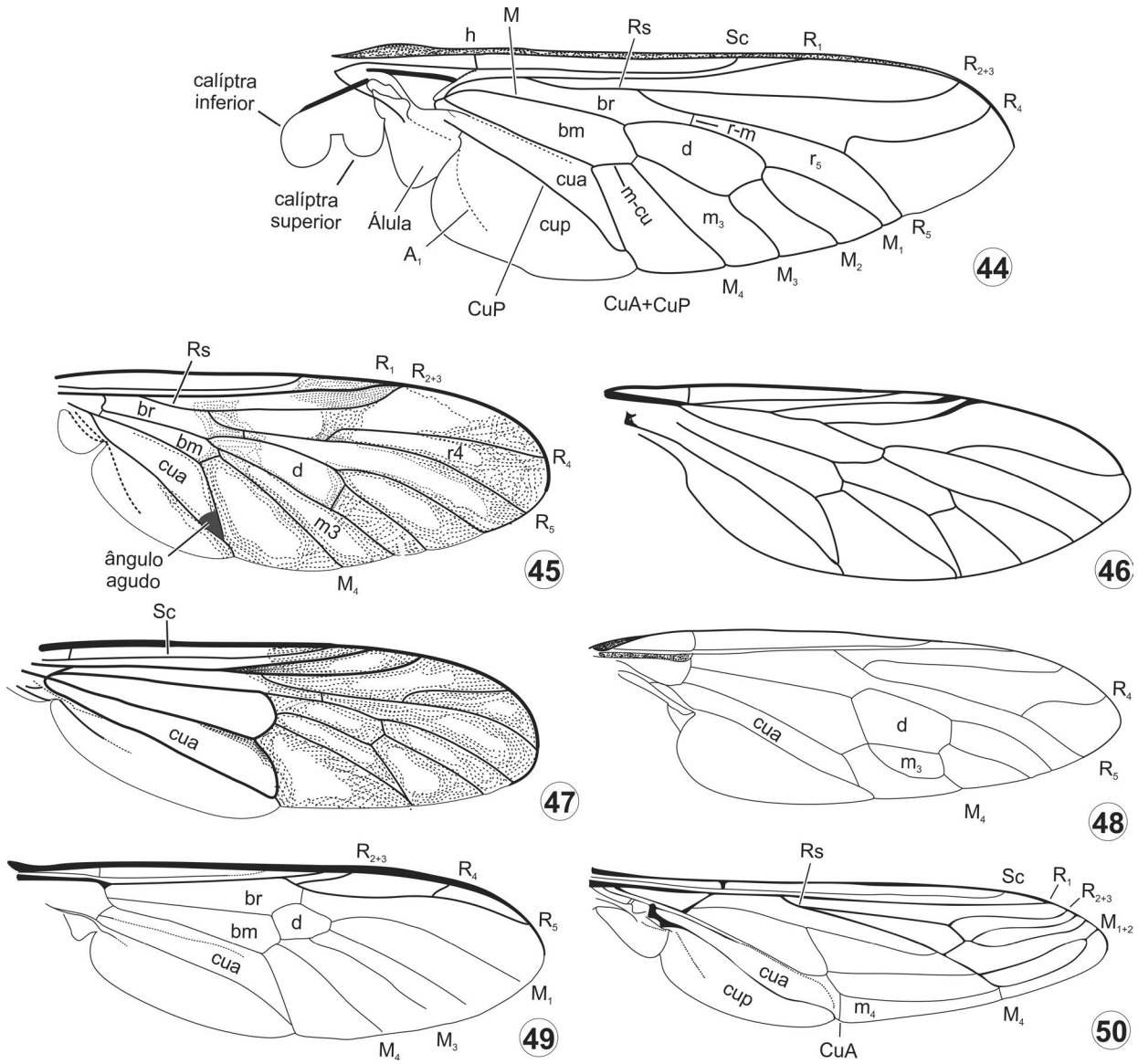
Anthomyiidae (Fig. 36.78). São conhecidas 1.941 espécies em 53 gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011). Na região Neotropical ocorre 108 espécies em 17 gêneros, catalogadas por Pont (1972, 1974), 26 delas assinaladas para o Brasil (Carvalho & Couri 2022a). São moscas que variam entre 1 e 12 mm de comprimento, geralmente de coloração amarela, cinza ou escura, nunca metálicas. São mais frequentes em áreas de clima ameno ou em altas altitudes. Os adultos geralmente são de hábito não muito ativo, preferindo florestas ou hábitats úmidos. Algumas espécies são polinizadoras (Michelsen 2010) e poucas são sinantrópicas (Carvalho *et al*. 2002b). As larvas têm hábitos variados, a maioria é fitófaga ou saprófaga, sendo encontradas em caules, raízes e ramos de plantas vivas ou em decomposição. Algumas espécies de



Figuras 36.29–43. Brachycera, morfologia da cabeça e tórax. **29**, Tabanidae, *Tabanus* sp., antena, vl; **30**, Tabanidae, *Tabanus* sp., palpo, vl; **31**, Tabanidae, *Phaeotabanus* sp., região posterior do tórax, vl; **32**, Pantophthalmidae, *Pantophthalmus tabaninus* Thunberg, antena; **33**, Xylophagidae, *Rachicerus shannoni* Carrera, antena; **34**, Mydidae, *Gauromydas apicalis* (Wiedemann); **35**, Asilidae, *Atomosia* sp., antena; 36, Asilidae, cabeça esquemática, vf, **37**, Asilidae, *Pseudodorus* sp., cabeça esquemática, vl; **38**, Bombyliidae, *Antrax* sp., cabeça esquemática, vf; **39**, Pipunculidae, *Elmohardyia congruens* (Hardy), vl; **40**, Syrphidae, *Ornidia obesa* Fabricius, antena de fêmea; **41**, Syrphidae, *O. obesa*, cabeça, vf; **42**, empódio cerdiforme, quinto tarsômero esquemático; **43**, empódio pulviniforme, quinto tarsômero esquemático.

Delia são de importância econômica, pois as larvas se alimentam de plantas de interesse agrícola (Griffiths 1986). Michelsen (2010) apresentou uma chave para os gêneros neotropicais. No Brasil, ocorrem espécies de oito gêneros. *Coenosopsia* Malloch é o gênero mais bem conhecido em relação à taxonomia, filogenia e biogeografia de suas espécies (Nihei & Carvalho 2004; Bortolanza *et al*. 2006). A identificação de muitas espécies e até mesmo de alguns gêneros depende da análise da genitália, tornando a taxonomia do grupo difícil (Michelsen 2010).

Anthomyzidae (Figs 36.116, 129). Os adultos geralmente são associados com ambientes úmidos, são pequenos, variando entre 1,1 a 3,4 mm de comprimento. Estão descritos 95 species em 22 gêneros (Pape *et al*. 2011). A fauna neotropical consiste em somente sete espécies conhecidas incluídas em três gêneros (Barber & Roháček 2010). No entanto estima-se que o número real de espécies da região seja equiparável ao número da fauna da região Afrotropical com cerca de 90 espécies. Para o Brasil não há registros de ocorrência publicados, mas há coletas na



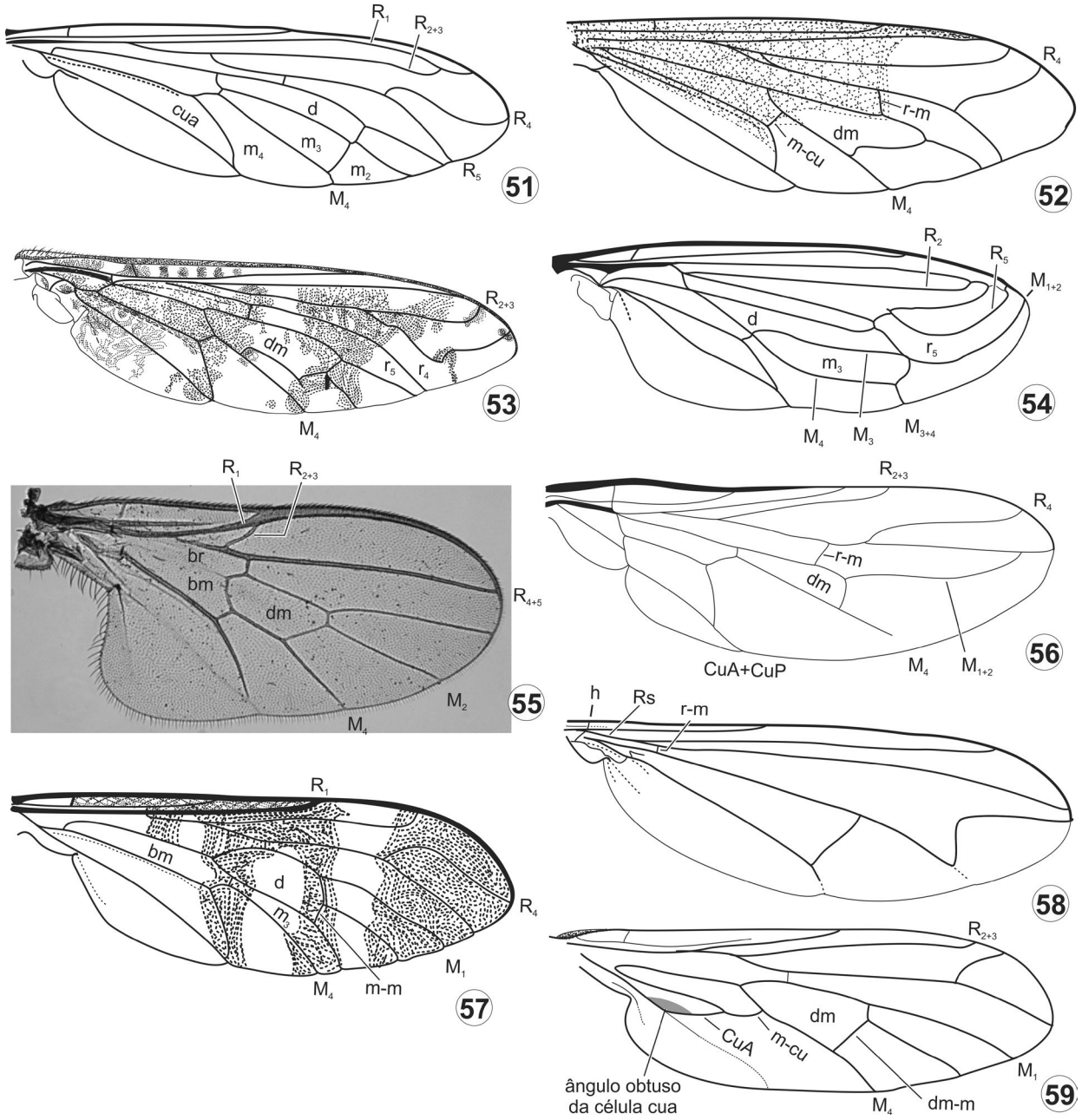
Figuras 36.44–50. Brachycera, asa. **44**, Tabanidae, *Tabanus* sp., venação; **45**, Rhagionidae, *Chrysopilus* sp.; **46**, Athericidae, *Suragina pacaraima* Rafael & Loureiro; **47**, Xylophagidae, *Rachicerus shannoni* Carrera; **48**, Pantophthalmidae, *Pantophthalmus tabaninus* Thunberg; **49**, Stratiomyidae, *Ptecticus testaceus* (Fabricius); **50**, Nemestrinidae, *Neorhynchocephalus tauscheri* (Fischer).

Amazônia que comprovam sua ocorrência no país (J.A. Rafael, obs. pess.). O corpo é alongado com coloração bem variável. A maior parte dos Anthomyzidae pode ser reconhecida pelo seu hábito e presença de um espinho no fêmur anterior (Barber & Roháček 2010).

Asilidae (Figs 36.35–37, 51, 144, 159). É uma das maiores e mais comuns famílias de Diptera. Variam entre 3 e 50 mm de comprimento. De distribuição cosmopolita, exceto Antártica, com 7.531 espécies descritas em 555 gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011). Para a região Neotropical, estão registradas 1.576 espécies em 217 gêneros (Martin & Papavero 1970; Papavero 2009b), e no Brasil 466 espécies e 101 gêneros (Lamas 2022a). São predadores ativos de insetos em geral e aracnídeos. Os adultos imobilizam a presa injetando saliva que contém enzimas neurotóxicas e proteolíticas. São frequentemente encontrados nas extremidades de galhos secos ou da vegetação, principalmente em áreas abertas, onde tem boa visão de suas presas potenciais. As larvas vivem no solo ou em madeira em decomposição e são predadoras de ovos, larvas e pupas de outros insetos. Artigas & Hengst (1999) publicaram chave de identificação dos gêneros das espécies ocorrentes na Argentina. Essa chave pode ser aplicada para a maioria dos grupos da fauna brasileira. Papavero *et al.* (2009) publicaram uma chave ilustrada para os gêneros de Asilidae da região Neotropical.

Asteiidae (Figs 36.107, 40.117). Cosmopolita e pouco diversa com aproximadamente 130 espécies em 11 gêneros no mundo. Metade das espécies descritas estão alocadas no gênero *Asteia* Meigen (O'Grady & Magnacca 2014). No Brasil ocorrem quatro espécies (Chagas 2022a). Os adultos são delicados, medindo no máximo 2,5 mm de comprimento. As associações ecológicas deste grupo são pouco conhecidas, com seus membros emergindo a partir de uma variedade de substratos incluindo fungos, pastagens e galhos secos (O'Grady & Magnacca 2014).

Atelestidae. É uma família pequena com 11 gêneros e 21 espécies (Pape *et al.* 2011), proposta como uma linhagem basal

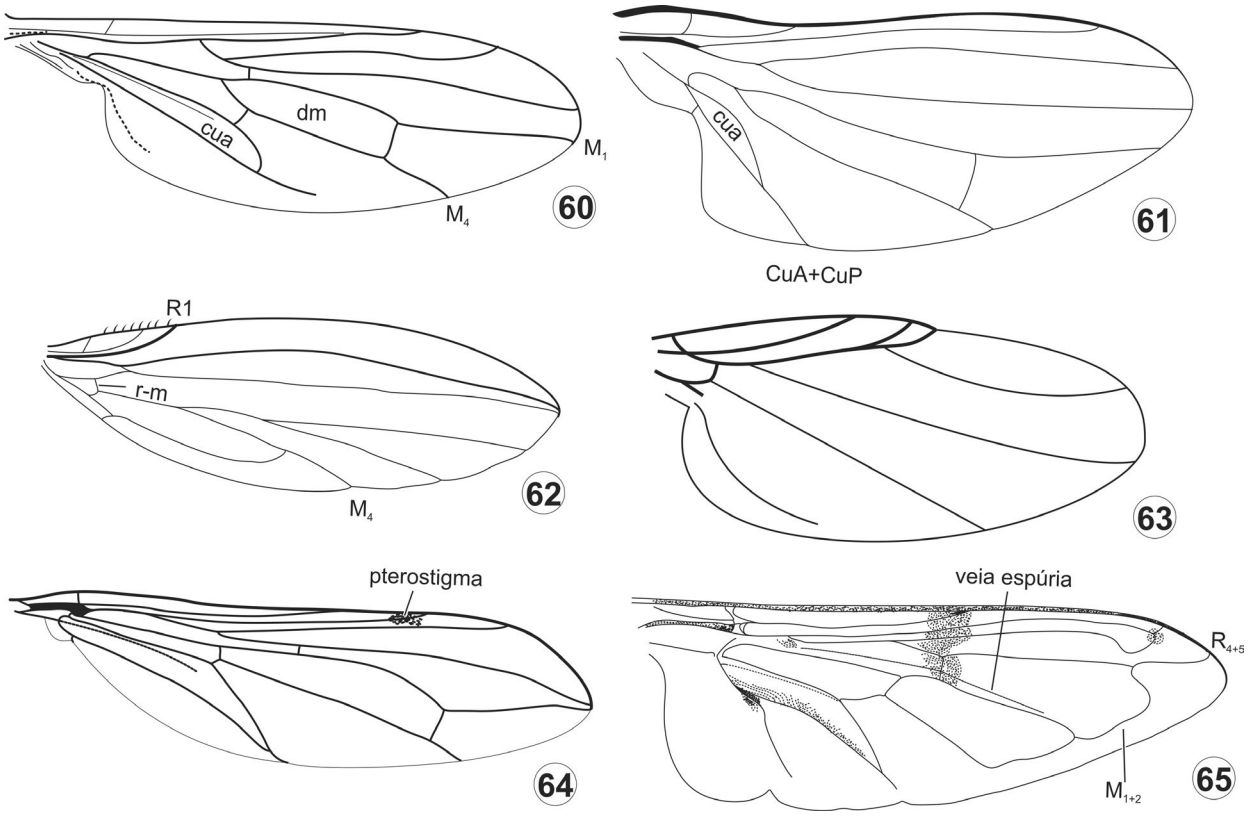


Figuras 36.51–59. Brachycera, asa. **51**, Asilidae, *Atomosia* sp.; **52**, Bombyliidae, *Antrax* sp.; **53**, Bombyliidae, *Systropus* sp.; **54**, Mydidae, *Gauromydas apicalis* (Wiedemann); **55**, Mythicomyidae, *Mythicomyia* sp.; **56**, Scenopinidae, *Metatrichia robusta* Kröber; **57**, Therevidae; **58**, Dolichopodidae, *Cheirocerus palmaticornis* Parent; **59**, Empididae, *Empis* sp.

de Empidoidea (Sinclair & Cumming 2006). *Acarteroptera recta* Collin, uma das espécies de Atelestinae, ocorre no Chile. No Brasil está registrada apenas *Alavesia leukoprosopa* Amorim, Riccardi & Rafael, recentemente descrita (Amorim *et al.* 2020).

Athericidae (Fig. 36.46). Foi incluída em Rhagionidae até há pouco tempo (Stuckenberg 1973). São conhecidas 133 espécies em 12 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Quatro gêneros ocorrem na região Neotropical, *Atherix* Meigen, *Dasyomma* Macquart, *Suragina* Walker e *Xeritha* Stuckenberg. No Brasil ocorrem apenas 2 espécies (Santos 2022a). As 27 espécies neotropicais desses gêneros foram catalogadas por James (1968) em Rhagionidae, sendo que Santos (2008) apresentou uma classificação atualizada e a distribuição das espécies da família. Uma espécie de *Suragina*, cujas fêmeas são hematófagas, foi registrada para o extremo norte do Brasil (Rafael & Henriques 1990). Adultos variam de 7 a 8 mm de comprimento e são semelhantes às mutucas (Tabanidae). As larvas neotropicais ainda são desconhecidas. Nas outras regiões, as larvas são aquáticas, predadoras de larvas de insetos aquáticos (Rozkosny & Nagatomi 1997). Uma chave para separação dos gêneros do mundo foi publicada por Nagatomi (1984) e Rafael & Henriques (1990) publicaram chave para identificação das espécies de *Suragina* neotropicais.

Aulacigastridae (Figs 36.118, 130). Os adultos possuem coloração enegrecida, olhos bem desenvolvidos e medem de 1,5 a 4 mm de comprimento (Rung & Mathis 2010). Há dois gêneros descritos: *Aulacigaster* com 56 espécies, cosmopolita e *Curiosi-*



Figuras 36.60–65. Brachycera, asa. **60**, Hybotidae; *Euhybos* sp.; **61**, Platypezidae, *Agathomyia argentata* Oldenberg; **62**, Lonchopteridae, *Lonchoptera* sp.; **63**, Phoridae; **64**, Pipunculidae, *Elmohardyia congruens* (Hardy); **65**, Syrphidae, *Ornidia obesa* Fabricius.

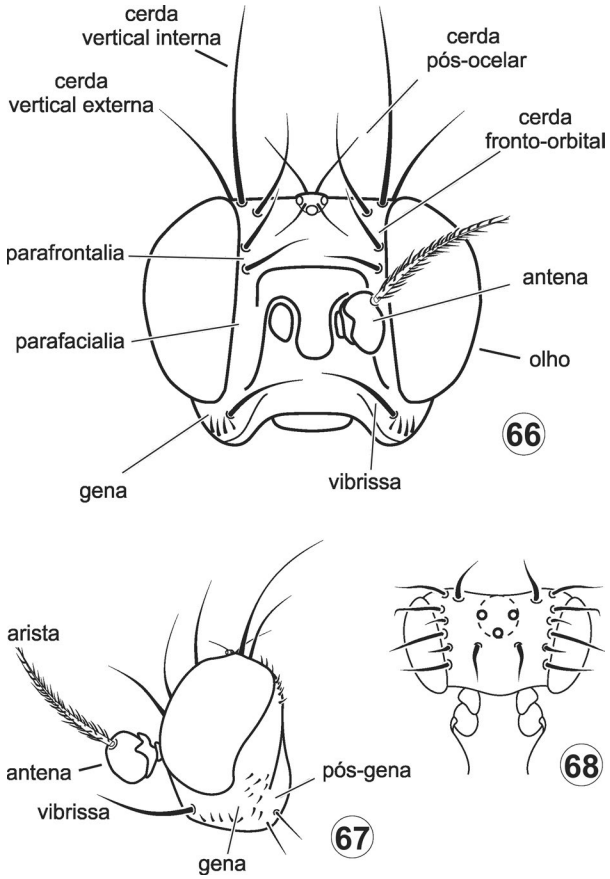
musca Rung, Mathis & Papp restrito à região Oriental. O grupo de espécies "bromeliae" habita bromélias na região Neotropical (Rung & Mathis 2011). As larvas são aquáticas e provavelmente se alimentam de matéria orgânica em decomposição. No Brasil, ocorre apenas *Aulacigaster* Macquart, com oito espécies registradas (Rung 2022a) e podem ser identificadas através da chave de *Aulacigaster* (Rung & Mathis 2011).

Austroleptidae. Três espécies de Austroleptidae foram encontradas no Brasil (Fachin & Santos 2022), todas com distribuição restrita na Floresta Atlântica (Fachin *et al.* 2018, 2020). Os adultos são pequenos, medindo de 3,1 a 7,7 mm com tórax arqueado, pernas curtas e asas grandes, geralmente maculadas (Fachin *et al.* 2018). As espécies podem ser identificadas através da chave de Fachin *et al.* (2020).

Bibionidae (Fig. 36.5)**.** Os adultos possuem corpo robusto e variam de 2 a 15,5 mm de comprimento (Pinto & Amorim 2000). Estão descritas 1.102 espécies em 12 gêneros (Pape *et al.* 2011). Na Região Neotropical, as espécies foram catalogadas por Hardy (1966), com 169 espécies em oito gêneros (Amorim *et al.* 2002). Para o Brasil são registradas 38 espécies (Falaschi & Prado 2022). A estrutura da cabeça é bastante característica e, em quase todas as espécies, os machos têm os olhos diferenciados, sendo os omatídios dos dois terços superiores maiores. Os adultos são encontrados principalmente sobre flores, voam mal e lentamente. As larvas vivem em matéria orgânica em decomposição, em solos ricos em húmus e entre raízes de plantas, podendo causar danos em plantas de importância econômica. Pinto & Amorim (2000) sintetizaram o conhecimento sobre a família, fornecendo dados de biologia, paleontologia e morfologia dos vários gêneros, e apresentaram uma proposta filogenética para a família.

Blephariceridae (Fig. 36.16). Cosmopolita, com predominância em ambientes mais temperados. Estão descritas 331 espécies em 39 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, ocorrem 76 espécies em cinco gêneros (Gil-Azevedo & Santos 2016). Os adultos são alongados, com pernas longas e finas, semelhantes a pernilongos, com comprimento do corpo variando de 4 a 7 mm (Courtney 2009). São robustos com os olhos divididos transversalmente em uma região superior com omatídios maiores. São encontrados próximo aos riachos, mas não são comuns. As larvas vivem em águas torrenciais, presas às pedras por uma série de ventosas ventrais. A fauna brasileira está representada por 32 espécies, todas pertencentes a *Kelloggina* Williston (Gil-Azevedo & Corrêa 2022a).

Bombyliidae (Figs 36.38, 52–53, 160). É mais abundante em regiões temperadas mais áridas (Painter *et al.* 1978), mas existe um número relevante de espécies conhecidas para o Brasil, em especial nos biomas mais secos e com vegetação aberta. Os adultos variam de 1,5 a 60 mm de comprimento. São conhecidas 5.382 espécies em 275 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011), sendo que para a região Neotropical são registradas 472 espécies (Evenhuis & Greathead 1999), das quais 111 ocorrem no Brasil (Lamas 2022b). Os adultos geralmente são cerdosos, com asas manchadas, mantidas abertas quando em repouso e visitam flores para obtenção de néctar. As fêmeas são obrigadas a se alimentar também de pólen, exceto as que possuem aparelho bucal reduzido ou ausente, para o desenvolvimento ovariano (Greathead & Evenhuis 1997). Como resultado dessa dieta ba-



Figuras 36.66–68. Brachycera, Schizophora, morfologia da cabeça. **66**, Clusiidae, cabeça esquemática, vf; **67**, Clusiidae, cabeça esquemática, vl; **68**, Canacidae, *Canaceoides angulatus* Wirth, cabeça, vf.

seada em néctar e pólen, os Bombyliidae, em muitos casos, são os principais polinizadores de certas plantas. Há espécies com a probóscide mais longa que o comprimento do próprio corpo. Existem espécies miméticas de vespas e, quando capturadas, emitem zumbido semelhante ao de abelhas. As larvas passam por hipermetamorfose com o primeiro estádio planidiforme; são predadoras de ovos de ortópteros (Caelifera), endoparasitoides ou ectoparasitoides de larvas ou pupas de dípteros, lepidópteros, coleópteros, himenópteros e neurópteros.

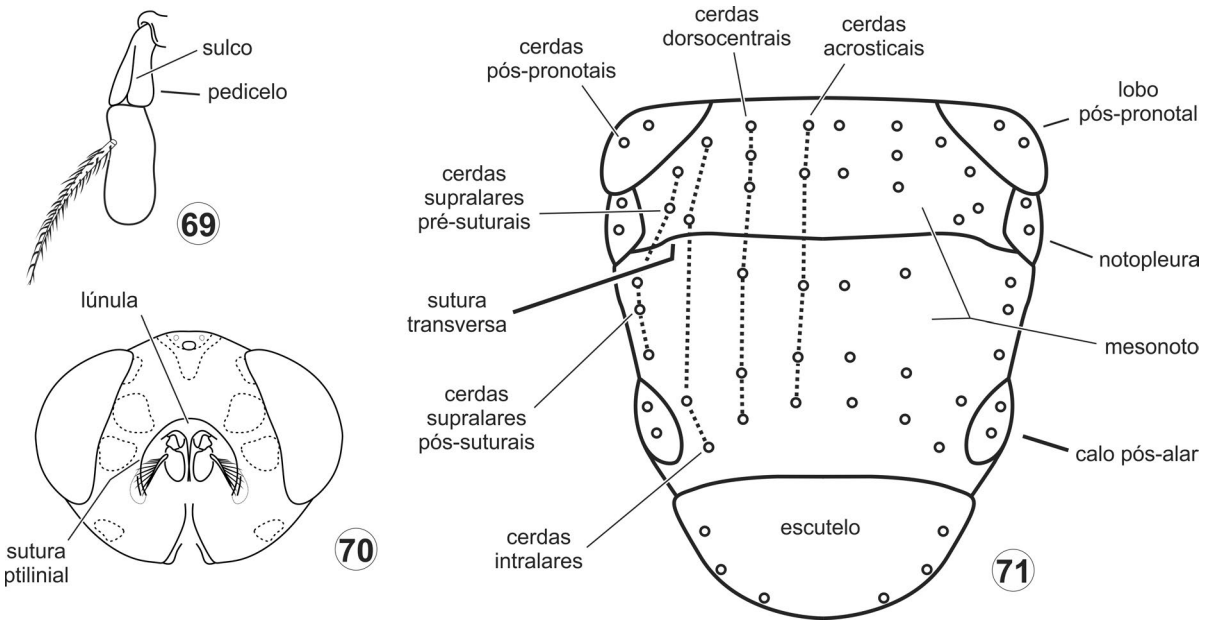
Brachystomatidae. É uma família pequena com 153 espécies (Pape *et al*. 2011) e 23 gêneros (Sinclair 2017). Os adultos variam de 1 a 10 mm de comprimento. A família diferencia-se dos demais empidoideos pelo palpo direcionado obliquamente e levemente curvado para cima; costa completa (circum-ambiente); veia R_1 sem dilatação distal; veia R_{4+5} bífida e abdômen da fêmea truncado, com acantoforitos e cercos bem esclerosados. No Brasil ocorrem dois gêneros e três espécies (Câmara & Rafael 2022a). Os imaturos são desconhecidos.

Braulidae. São conhecidas sete espécies em dois gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011). No Brasil ocorre uma espécie (Graciolli 2022a), conhecida popularmente como piolho-de-abelha ou pulga-de-abelha. Os adultos variam entre 1,5 e 1,7 mm de comprimento e possuem aparência peculiar de ácaros. A biologia de *Braula coeca* Nitzsch é bem conhecida. Os estágios imaturos são encontrados nas colmeias, onde aparentemente se alimentam de mel e grãos de pólen. Após a emergência, os adultos se fixam nas cerdas ramificadas das abelhas por meio das garras tarsais. É frequente cada abelha possuir um ou dois braulídeos, mas uma rainha pode conter 30 ou mais espécimes. Os adultos alimentam-se de gotas de líquido (presumivelmente de mel) das peças bucais da abelha. As espécies podem ter importância econômica considerável por prejudicar as colmeias (Stone 1966c).

Calliphoridae (Fig. 36.81). Inclui as moscas conhecidas popularmente como varejeiras. Cosmopolita e heterogênea, estão descritas 1.525 espécies em 97 gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011), sendo mais de 80% restritas ao Velho Mundo. Para a região Neotropical, são conhecidas 126 espécies (Amorim *et al.* 2002). As espécies neotropicais foram catalogadas por James (1970). Para o Brasil são registradas 32 espécies (Marinho 2022a). Os adultos variam de 4 e 16 mm de comprimento. A maioria das espécies é de importância médica, veterinária e sanitária. As larvas criam-se em matéria orgânica em decomposição ou podem causar miíases humanas e em outros animais (Guimarães & Papavero 1999). Os adultos podem transmitir mecanicamente patógenos de material em decomposição para o ambiente humano. Em meados de 1970, três espécies de *Chrysomya* Robineau-Desvoidy invadiram o Brasil e dispersaram-se rapidamente em direção ao norte (Guimarães *et al.* 1978), tendo alcançado grande distribuição atualmente. Estudos de sinantropia com Calliphoridae no Brasil investigaram diversos aspectos mostrando o grau de proximidade de muitas espécies com o homem utilizando índices de sinantropia. As espécies são de importância para a Entomologia Forense, fornecendo informações fundamentais do intervalo pós-morte, podendo ser importantes na resolução de crimes (Moura *et al.* 1997). Diversas chaves de identificação têm sido publicadas para a identificação dos adultos que ocorrem no Brasil (Dear 1985; Carvalho & Ribeiro 2000; Mello 2003). Uma chave de identificação das espécies de importância forense na América do Sul foi apresentada por Carvalho & Mello-Patiu (2008).

Canacidae (=Tethinidae) (Fig. 36.112). São conhecidas 308 espécies em 27 gêneros no mundo (Mathis & Marinoni 2012). Os adultos variam de 1,6 a 5 mm de comprimento (Mathis 2010a). O Brasil conta com 7 espécies descritas em duas das seis subfamílias (Marinoni 2022a). Ocorrem em regiões costeiras tropicais e subtropicais, sendo particularmente abundantes em regiões oceânicas (Mathis & Marinoni 2012). As larvas são encontradas em algas, em áreas rochosas atingidas pelo mar ou em regiões praianas (Wirth 1975a). Existe uma chave de identificação atualizada para a fauna brasileira (Mathis & Marinoni 2012).

Cecidomyiidae (Fig. 36.17). Família grande, cosmopolita, com adultos delicados, que variam entre 1 e 5 mm de comprimento. Possui antenas e pernas relativamente longas e venação bastante reduzida. Estão descritas 6.296 espécies em 761 gêneros no mundo (Gagné 2004; Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, ocorrem 360 espécies em 130 gêneros (Amorim *et al.* 2002). No Brasil são 269 espécies (Maia 2022). As larvas da maioria das espécies vivem em plantas, onde induzem a formação de galhas, sendo geralmente monófagas. Embora as galhas sejam encontradas em todas as partes da planta, cada espécie tem especificidade



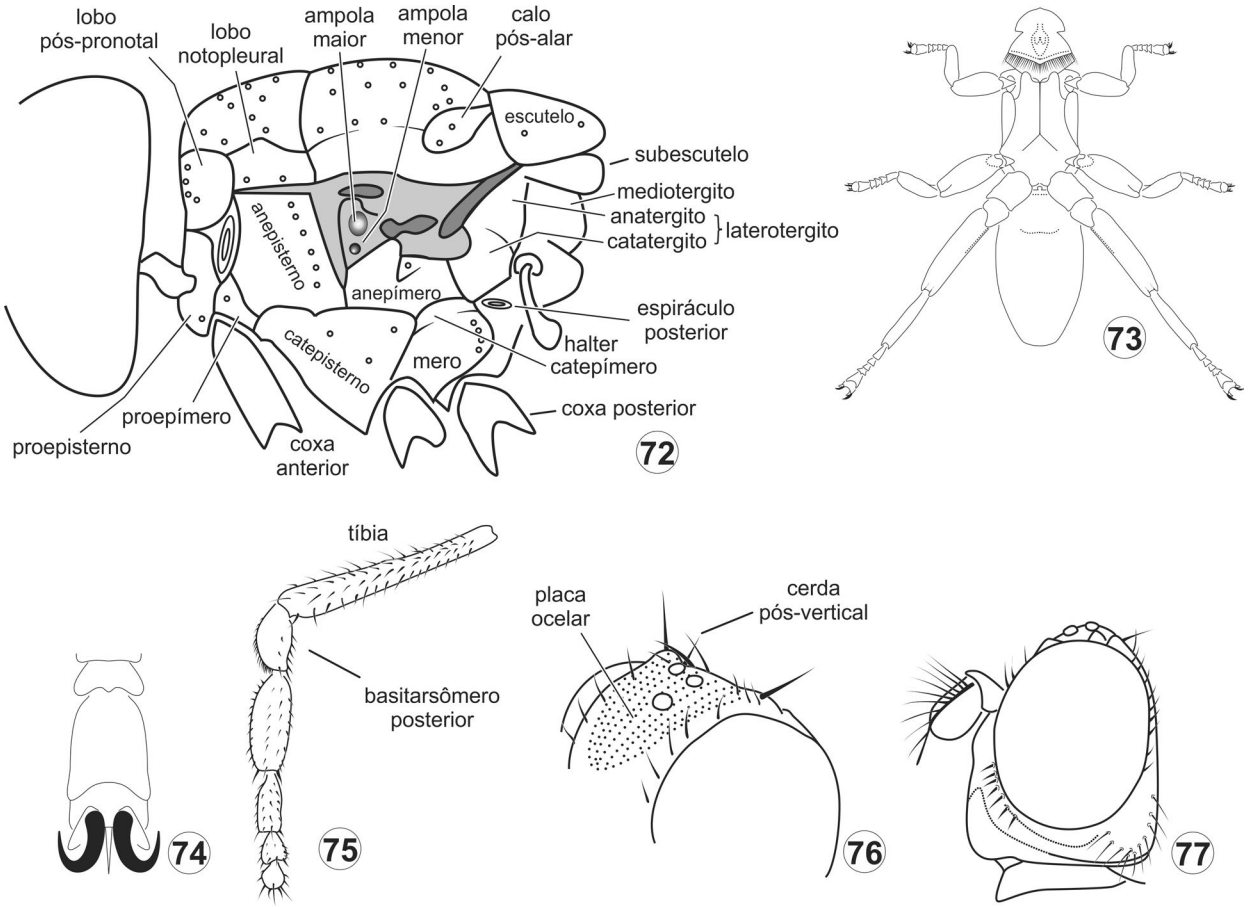
Figuras 36.69–71. Brachycera, Schizophora, morfologia de estruturas da antena, cabeça e tórax. **69**, Schizophora, antena esquematizada, vfl; **70**, Oestridae (Cuterebrinae), *Metacuterebra apicalis* (Guerin-Meneville), cabeça, vf; **71**, Tachinidae, quetotaxia torácica, esquemático, vd.

em relação ao órgão vegetal atacado e à morfologia característica da galha. Larvas de algumas espécies ocorrem sob a casca de árvores, em plantas em decomposição ou em fungos, ou como inquilinos de galhas induzidas por outra espécie, ou ainda como predadores de artrópodes. As larvas possuem coloração avermelhada ou branca. A cápsula cefálica é muito reduzida, o que é incomum entre nematóceros, e tem ainda uma estrutura única entre os dípteros, a espátula, presente em quase todas as espécies, com função de auxiliar na emergência do adulto, cortando o tecido vegetal, no caso de espécies cujas pupas ocorrem no interior de galhas, ou de auxiliar as larvas a se enterrarem no solo, no caso de espécies que empupam no solo. Muitas espécies indutoras de galhas têm importância econômica. São pragas de arroz, sorgo, manga e maçã em diversos países (França, Inglaterra, Estados Unidos, China e outros). No Brasil, são poucos exemplos de espécies que podem causar prejuízos às plantas cultivadas, como *Iatrophobia brasiliensis* Rübsaamen e *Clinodiplosis profusa* Maia. Essas espécies são indutoras de galhas em folhas de mandioca (aipim, macaxeira) e de pitangueira, respectivamente. Estudos recentes sobre a diversidade dos Cecidomyiidae no Brasil têm se concentrado em áreas de restinga (Maia 2001) e de cerrado (Maia & Fernandes 2004), evidenciando a grande riqueza de espécies nesses biomas.

Celyphidae Fig. 36.169)**.** Ainda não havia sido registrada para o Brasil apesar da sua ocorrência na Guiana Francesa (Gaimari 2017). Coletas realizadas recentemente (2019-2020), com armadilhas de Malaise em Oiapoque, Amapá, resultaram em seis espécimes de *Atopocelyphys ruficollis* (Macquart), a única conhecida para a Região Neotropical (Rafael *et al.* 2022a). É uma espécie rara, agora com 8 espécimes depositados em coleções científicas. No mundo a família possui 115 espécies descritas (Pape *et al*. 2011), atualmente distribuídas em oito gêneros (Gaimari 2017). É caracterizada pelo escutelo muito longo quase recobrindo o abdômen, cor preto-azulada, metálica, brilhantes, o que confere a essas moscas uma semelhança com besouros crisomelídeos metálicos (Gaimari 2017). Estas moscas são coletadas frequentemente por varredura em áreas com gramíneas ou em locais úmidos, ao longo das margens de rios, lagos ou poças (Tenorio 1972). Possui maior diversidade de espécies na Ásia tropical e sudeste asiático, com poucas espécies na região Afrotropical (Gaimari 2017). Os gêneros podem ser identificados pela chave apresentada por Gaimari (2017).

Ceratopogonidae (Fig. 36.11). São diminutos, variando de 1 a 5 mm de comprimento e com ampla distribuição. São conhecidos vulgarmente como maruins ou mosquito pólvora. No mundo, estão descritas 5.902 espécies em 130 gêneros (Pape *et al*. 2011). Amorim *et al.* (2002) registraram 690 espécies em 32 gêneros na região Neotropical, que foram catalogados por Wirth (1974). A família contém quatro subfamílias (Ceratopogoninae, Forcipomyiinae, Dasyheleinae e Leptoconopinae), todas representadas no Brasil com 507 espécies registradas (Felippe-Bauer & Santarém 2022). As larvas são encontradas em ambientes úmidos ou aquáticos, têm corpo alongado e são excelentes nadadoras. Os adultos são encontrados próximo aos locais de criação das larvas. A maioria das espécies é crepuscular. As fêmeas são hematófagas ou predadoras. A picada das espécies hematófagas causa irritabilidade e, algumas vezes, é dolorosa. Espécies de *Culicoides* Latreille são vetores de filárias, protozoários sanguíneos e alguns vírus. Um breve histórico sobre a coleção de tipos de Ceratopogonidae do Instituto Oswaldo Cruz, onde está depositado material de pesquisadores como Adolpho Lutz, Antonio Emílio Goeldi, César Pinto, entre outros, foi apresentado por Felippe-Brauer & Oliveira (2001). Foram publicados levantamentos regionais e chaves de identificação parciais da fauna brasileira (Laender *et al.* 2004).

Chamaemyiidae (Fig. 36.99)**.** Cosmopolita com 351 espécies descritas, distribuídas em 24 gêneros (Pape *et al*. 2011). Para a região Neotropical estão registradas 38 espécies em nove gêneros (Gaimari 2010) e, para o Brasil, são reportadas seis espécies



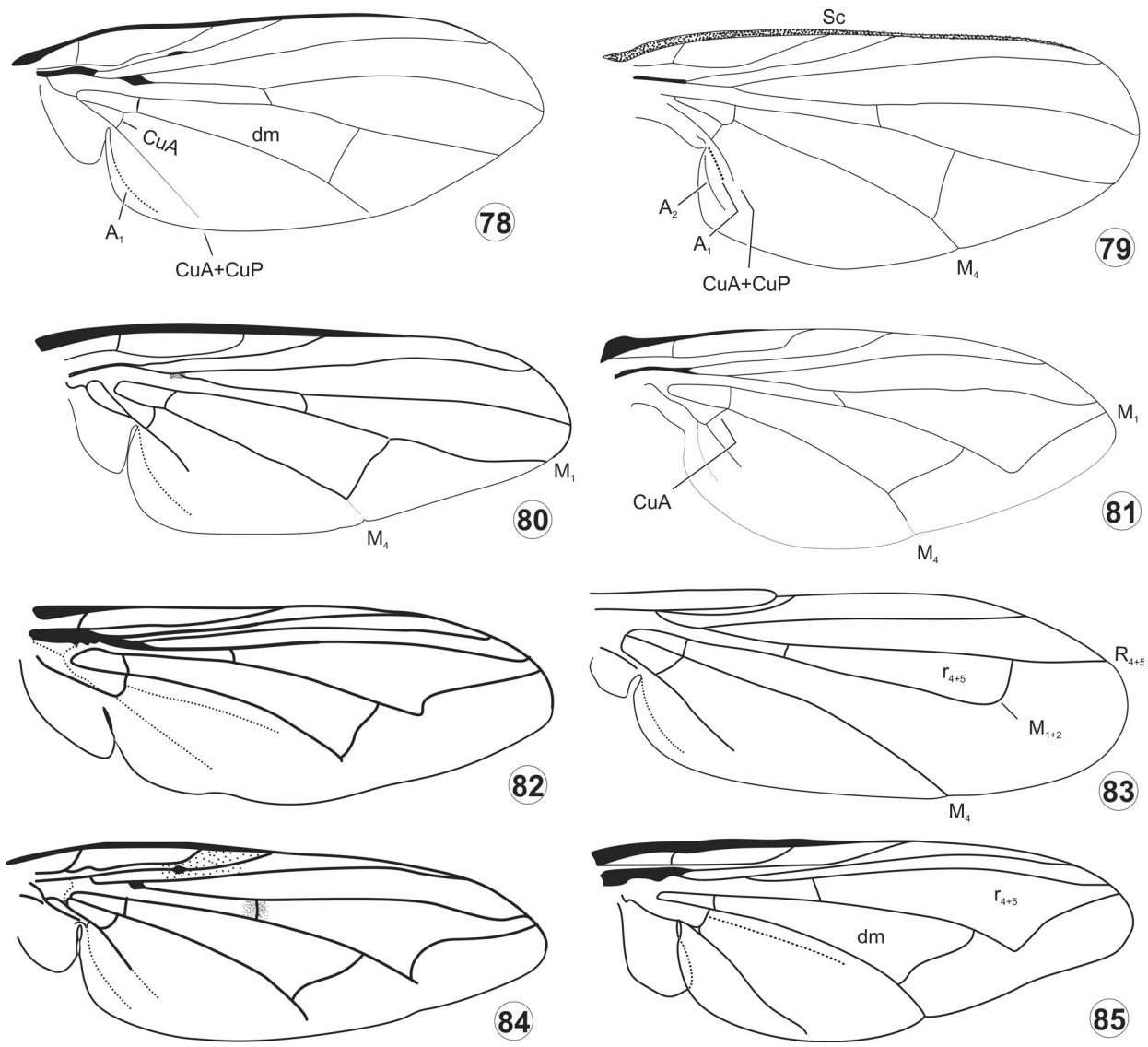
Figuras 36.72–77. Brachycera, Schizophora, morfologia de estruturas da cabeça, tórax e perna. **72**, Muscoidea, tórax, esquemático, vl; **73**, Streblidae, *Metelasmus wenzeli* Graciolli & Dick, vv; **74**, Streblidae, tarsômero e garra, esquemático; **75**, Sphaeroceridae, *Chaetopodella biseta* (Duda), tíbia e tarso posterior; **76**, Chloropidae, *Discogastrella gruenbergi* Enderlein, cabeça, vfl; **77**, Ephydridae, *Paralimna* sp., cabeça, vl.

(Chagas 2022b). São moscas pequenas, variando de 1 a 6 mm de comprimento, em geral com pruinosidade prateada no tórax e/ou abdômen, às vezes marrom ou negro brilhante. As larvas são predadoras de outros insetos, como afídeos e coccídeos, podendo ser utilizadas em controle biológico desses e outros insetos-praga. Os gêneros neotropicais podem ser identificados pela chave apresentada por Gaimari (2010).

Chaoboridae. Cosmopolita, semelhante a pernilongos, os caoborídeos não picam e possuem poucas escamas nas asas. São conhecidas 89 espécies, incluindo espécies recentes e fósseis, em 33 gêneros (Pape *et al*. 2011). Para a região Neotropical, foram registradas 11 espécies em dois gêneros, computando apenas Chaoborinae (Amorim *et al.* 2002). Para o Brasil são dez espécies (Gil-Azevedo & Corrêa 2022b). Os adultos variam de 1,5 a 10 mm de comprimento, são delicados, sem ocelos, com pedicelo muito alargado, a veia R_1 terminando na veia costal próximo ao ápice da asa, mais próximo do setor radial do que da subcostal, clípeo com muitas cerdas. São insetos muito comuns, apesar de ter poucas espécies descritas. As larvas são aquáticas, a maioria com um sifão respiratório no segmento oito.

Chironomidae (Fig. 36.12). Cosmopolita, com 7.290 espécies em 541 gêneros (Pape *et al*. 2011). Os adultos variam entre 1 e 10 mm de comprimento. São delicados, semelhantes a mosquitos, mas não são hematófagos. Para a região Neotropical, foram registradas 205 espécies em 91 gêneros (Amorim *et al.* 2002). Para o Brasil são 653 espécies (Pinho 2022a). Os machos de quase todas as espécies possuem antenas muito plumosas. Os adultos têm hábitos crepusculares ou noturnos, frequentemente formando enxames no pôr-do-sol. A maioria dos adultos não se alimenta, exceto algumas espécies terrestres. Grande número de espécies alimenta-se de secreção de plantas (*honeydew*), hábito alimentar que pode ser mais comum que conhecido. A maioria das larvas é aquática, outras ocorrem em solos úmidos, sob a casca de árvore ou em matéria orgânica em decomposição. As larvas aquáticas possuem deslocamento característico, em chicote; algumas têm coloração vermelha, em função da presença de hemoglobina na hemolinfa. As larvas têm pernas protorácicas e um par de papilas no segmento anal, com um tufo de cerdas.

Chloropidae (Figs 36.76, 113, 119, 131). Cosmopolita, possui cerca de três mil espécies em 204 gêneros no mundo. No Brasil ocorrem 136 espécies (Riccardi 2022a). Vários gêneros são restritos a região Neotropical com ocorrência limitada. Os adultos variam entre 1,5 e 5 mm de comprimento e frequentemente são encontrados em vegetação baixa, como capim, grama e flores de algumas outras plantas, sendo mais comuns em áreas abertas. O hábito alimentar da maioria das espécies neotropicais é virtualmente desconhecido. Em outras regiões, a maioria é saprófaga ou fitófaga, alimentando-se de grande variedade de plantas ou de matéria orgânica vegetal em decomposição. Há espécies predadoras ou parasitas; algumas são minadoras ou galhadoras e podem tornar-se pragas. Espécies de *Liohippelates* Duda e *Hi-*



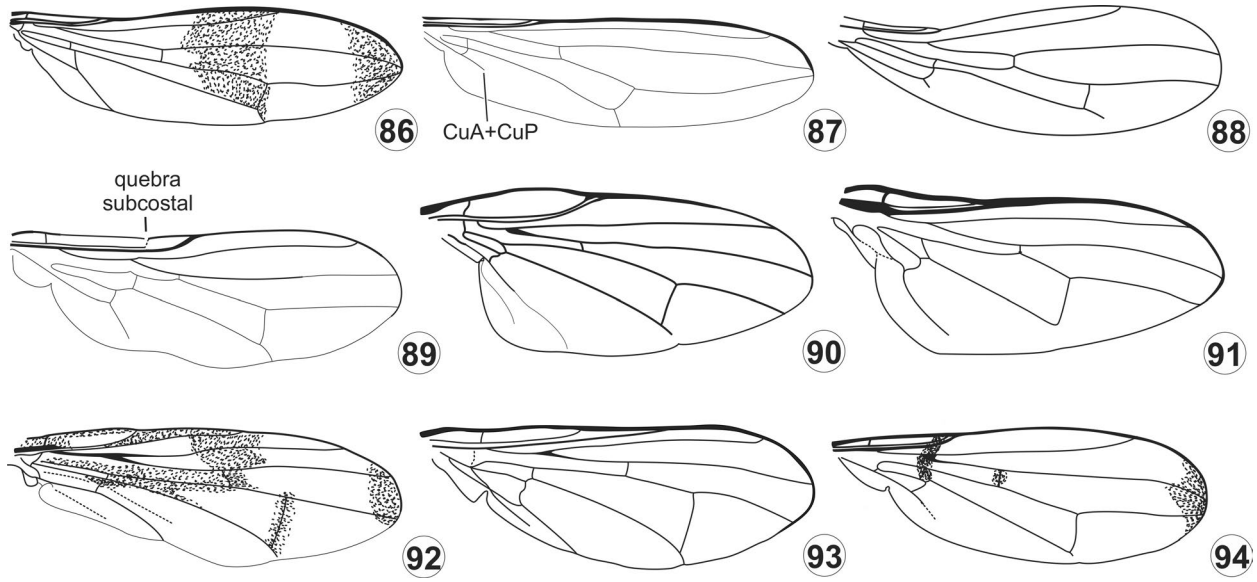
Figuras 36.78–85. Schizophora, Calyptratae, asas. **78**, Anthomyiidae, *Phaonantho* sp.; **79**, Fanniidae, *Fannia* sp.; **80**, Muscidae, *Limnophora* sp.; **81**, Calliphoridae, *Lucilia eximia* Wiedemann; **82**, Oestridae (Cuterebrinae), *Pseudogametes hermanni* Bischof; **83**, Rhinophoridae, *Melanophora roralis* (Linnaeus); **84**, Sarcophagidae, *Lepidodexia sarcophagina* (Towsend); **85**, Tachinidae, *Belvosia bicincta* Robineau-Desvoidy.

ppelates Loew são gêneros comuns no Brasil e podem transmitir patógenos causadores de oftalmias através da alimentação de secreções oculares (Paganelli & Sabrosky 1993).

Clusiidae (Figs 36.104, 120). Cosmopolita, exceto nos polos. Possui 363 espécies em 17 gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011) divididos em três subfamílias. A maioria das espécies ocorre nos trópicos das regiões Oriental e Neotropical. No Brasil ocorrem 142 espécies (Silva 2022a). O gênero *Sobarocephala,* com mais de 250 espécies descritas, é predominantemente neotropical com a maior parte da sua diversidade, inclusive no Brasil, ainda desconhecida (Lonsdale & Marshall 2010). Os adultos variam de 3 a 7 mm de comprimento, coloração negra, negro-amarelada ou inteiramente amarelada e as asas hialinas ou maculadas. São considerados raros e encontrados em pequenas populações. Os adultos são encontrados em ambientes úmidos, sombreados e principalmente em vegetação em decomposição (Soós 1968). As larvas em outras regiões biogeográficas são encontradas em madeiras em decomposição, galerias de térmitas ou em fungos. Existe uma chave de identificação para todos os gêneros da família junto com a análise filogenética do grupo (Lonsdale & Marshall 2010).

[Coelopidae]. Ainda não foi registrada para o Brasil, embora duas espécies ocorram na região Neotropical (Mathis 2010c). É uma família pequena, com 35 espécies descritas em 14 gêneros (Pape *et al*. 2011). Os adultos variam entre 3 a 16 mm de comprimento e apresentam corpo robusto, achatado e muito cerdoso (Mathis 2010c). São importantes na decomposição de material orgânico encontrado em ambientes costeiros, raramente sendo encontrados no interior dos continentes. A família possui maior diversidade de espécies na Austrália e Nova Zelândia e não existem espécies endêmicas em áreas tropicais das Américas (Bayless 2007).

Conopidae. Cosmopolita, com 831 espécies em 52 gêneros e subgêneros no mundo (Pape *et al*. 2011). Na região Neotropical, ocorrem 211 espécies em 14 gêneros (Skevington *et al*. 2010) e no Brasil 100 espécies (Rocha 2022). Os adultos variam entre



Figuras 36.86–94. Schizophora, Acalyptratae, asas. **86**, Micropezidae, *Grallipeza scurra* Enderlein; **87**, Neriidae, *Nerius pilifer* Fabricius; **88**, Syringogastridae, *Syringogaster amazonensis* Prado; **89**, Psilidae, *Psila* sp.; **90**, Lonchaeidae, *Neosilba pendula* (Bezzi); **91**, Piophilidae, *Piophila casei* (Linnaeus); **92**, Platystomatidae, *Senopterina macularis* (Fabricius); **93**, Pyrgotidae, *Idiopyrgota setiventris* Aczél; **94**, Richardiidae, *Odontomera* sp.

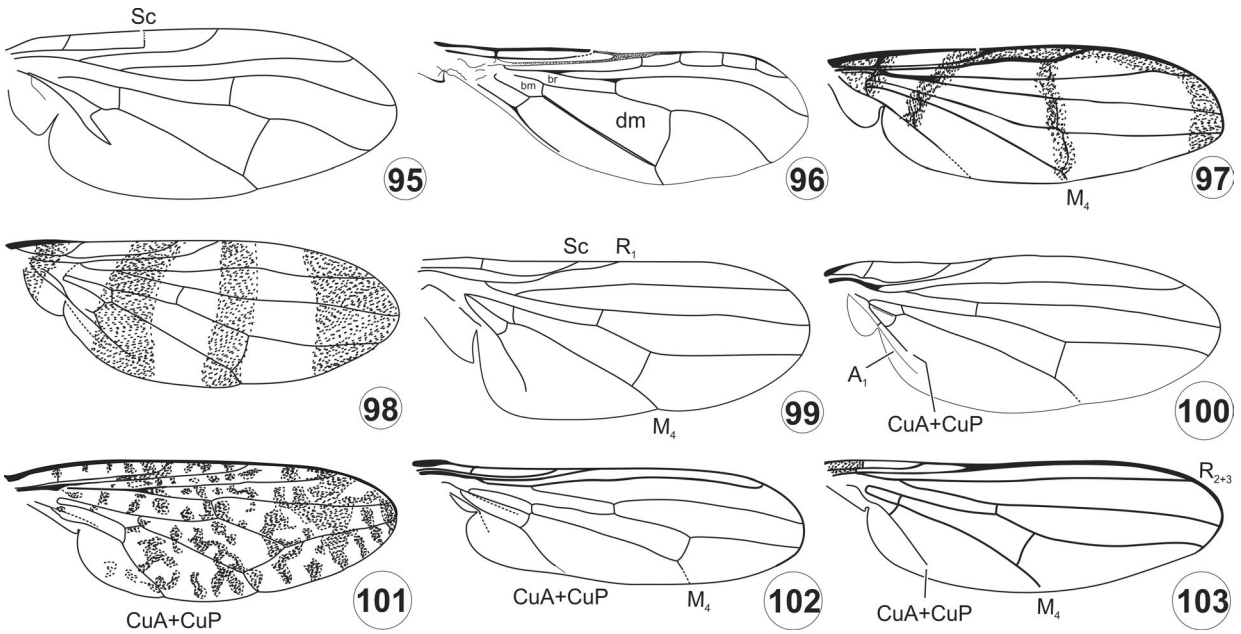
2,5 e 30 mm de comprimento; possuem corpo relativamente alongado, em geral de aparência aveludada e colorido de negro e amarelo, castanho ou enegrecido, semelhante aos seus hospedeiros mais comuns, as vespas e abelhas (Skevington *et al*. 2010). A biologia das espécies é razoavelmente conhecida, mas relativamente pouco se sabe das espécies neotropicais. Os adultos alimentam-se de pólen e flores. Larvas de Conopinae, Myopinae e Dalmanniinae são endoparasitas solitários de Hymenoptera Aculeata. Larvas de Stylogastrinae são endoparasitas de Orthoptera (Gryllidae), Blattaria (baratas) e da maioria dos dípteros caliptratos, sendo relativamente comuns em florestas. Uma chave de identificação dos gêneros do norte da região Neotropical encontra-se em Skevington *et al*. (2010).

Corethrellidae (Fig. 36.15). É considerada por diversos autores como subfamília de Chaoboridae (Stone 1966a). Seus membros são caracterizados pela veia R_1 terminando na veia costal mais próxima à subcostal que da veia Rs e pela presença de poucas cerdas no clípeo. As fêmeas alimentam-se de sangue de anfíbios anuros. Estão descritas 111 espécies em apenas um gênero no mundo (Pape *et al.* 2011). Foram catalogadas na região Neotropical 44 espécies (Stone 1966a), 35 no Brasil (Gil-Azevedo & Corrêa 2022c).

Ctenostylidae (Fig. 36.96). Ocorrem nas regiões Paleártica, Afrotropical, Oriental e Neotropical; a família tem 14 espécies conhecidas para o mundo, seis delas ocorrendo no Brasil (Rafael *et al.* 2009; Pereira-Colavite & Mello 2014; Mello 2022a). São moscas raras, antes alocadas em Pyrgotidae, Lochmostyliinae. O *status* de família foi proposto por McAlpine (1989). Os adultos variam entre 3,5 e 13 mm de comprimento. A biologia das espécies é pouco conhecida, mas Han (2006) indicou que as espécies são noturnas e vivíparas pelos dados de coleta e pela dissecação da terminália feminina. A morfologia do aparelho bucal indica que os adultos não se alimentam (Han 2006). A revisão da família, incluindo chave de identificação para cinco dos sete gêneros conhecidos atualmente, foi apresentada por McAlpine (1989). Korneyev (2010) apresentou uma chave para identificação dos gêneros das Américas. Uma lista das espécies do mundo pode ser encontrada em Pereira-Colavite & Mello (2014).

Culicidae (Figs 36.1–2). Cosmopolita e numerosa (WRBU 2006), conhecidos vulgarmente como pernilongos, mosquitos, muriçocas e carapanãs. No mundo, ocorrem 3.725 espécies em 46 gêneros (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical ocorrem 941 espécies em 24 gêneros (Amorim *et al.* 2002). No Brasil estão registradas 530 espécies (Hutchings *et al.* 2022). São delicados, variando entre 3 e 9 mm de comprimento. Os adultos possuem a maior parte do corpo e pernas revestidas por escamas. A probóscide é fina, muito mais longa que a cabeça, com peças bucais alongadas, incluídas em um estojo formado pelo lábio. Macho com o palpo desenvolvido, geralmente tão longo quanto a probóscide. As larvas e pupas são aquáticas, sendo nadadores ativos em águas lentas. Larvas de algumas espécies são predadoras de outras larvas de mosquitos, podendo ser úteis ao homem, controlando espécies de outros mosquitos, como *Toxorhynchites* Theobald, por exemplo. A ovipostura das espécies de *Culex* Linnaeus é característica, os ovos sendo depositados em forma de jangada. *Anopheles* Meigen colocam os ovos isoladamente e *Aedes* Meigen, perto da água. Os adultos da maioria das espécies são mais ativos durante o crepúsculo ou à noite. As fêmeas são hematófagas, geralmente necessitando de sangue para o amadurecimento dos ovos a partir do primeiro lote. Os machos alimentam-se de néctar e outros líquidos vegetais. Três gêneros são mais importantes sob o ponto de vista médico: *Anopheles*, *Aedes* e *Culex,* por sua condição de vetores de agentes etiológicos causadores de doenças ao homem, como malária, dengue e filariose, respectivamente.

Curtonotidae (Figs 36.121, 145, 161). De distribuição ampla, é predominante em áreas tropicais e subtropicais das regiões Oriental, Paleotropical e Neotropical. São conhecidas 65 espécies em três gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, são conhecidas 31 espécies recentes de *Curtono-*



Figuras 36.95–103. Schizophora Acalyptratae, asas. **95**, Tephritidae, *Anastrepha* sp.; **96**, Ctenostylidae, *Ctenostylum* sp.; **97**, Ulidiidae, *Euxesta sp.*; **98**, Ulidiidae, *Neomyennis appendiculata* (Hendel); **99**, Chamaemyiidae, *Paraleucopis* sp.; **100**, Lauxaniidae, *Xenochaetina* sp.; **101**, Ropalomeridae, *Ropalomera stictica* Wiedemann; **102**, Sciomyzidae, *Sepedonea trichotypa* Freidberg; **103**, Sepsidae, *Archisepsis discolor* (Loew).

tum Macquart (Mello & Pereira-Colative 2018), 18 das quais ocorrendo no Brasil (Mello 2022b). Os adultos variam entre 4 e 7 mm de comprimento, de aparência corcunda, acinzentados a castanho-escuros. Larvas de *Curtonotum cuthbertsoni* Duda foram encontradas alimentando-se de ovos em decomposição do gafanhoto-do-deserto na Eritreia, África (Wirth 1975b). Os hábitos alimentares das espécies neotropicais são desconhecidos.

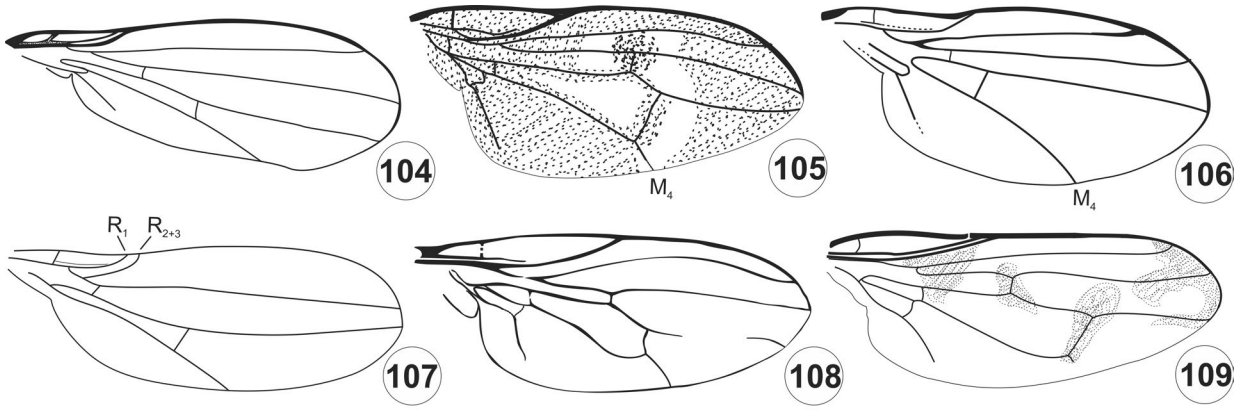
Diadocidiidae. Os adultos são pequenos, variando entre 2 e 6 mm de comprimento. São mais abundantes em áreas mais úmidas e sombreadas; as larvas habitam troncos em decomposição associados com fungos orelha de pau. Já foi tratada como subfamília de Mycetophilidae. Possui atualmente 24 espécies recentes descritas e um gênero monotípico do Cretáceo, *Docidiadia burmitica* Blagoderov & Grimaldi. O gênero *Diadocidia* Ruthe é dividido em três subgêneros: *Adidocidia* Laštovka & Matile, *Diadocidia* e *Taidocidia* Papp & Ševčík (Bechev & Chandler 2011). Na região Neotropical, são conhecidas três espécies: *Diadocidia nigripalpis* Edwards para o Brasil, *D. hybrida* Jaschhof & Jaschhof e *D. similis* Jaschhof & Jaschhof para a Costa Rica (Jaschhof & Jaschhof 2007). Papavero (1977a) mencionou, além da espécie brasileira, uma outra espécie não descrita para o Chile, bem como Vockeroth (2009) mencionou uma outra espécie não descrita para o México. A ocorrência de *Diadocidia* para a Colômbia foi reportada por Falaschi (2016).

Diastatidae. É uma família pequena, de moscas amarronzadas semelhantes aos drosofilídeos e geralmente com padrão de coloração nas asas. Os adultos são pequenos, variando de 2,5 a 4 mm de comprimento (Mathis 2010b). Apenas 50 espécies estão descritas em quatro gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). O gênero *Diastata* Meigen é o único conhecido para a Neotrópica com cinco espécies distribuídas na Argentina, Bolívia, Brasil, Costa Rica, Panamá e Peru (Costa *et al.* 2023). Nada é conhecido dos hábitos dos estágios imaturos (Prado 1984b).

Ditomyiidae (Fig. 36.18). Possui mais de 100 espécies descritas em oito gêneros no mundo (Vockeroth 2009), exceto para região Afrotropical. Na região Neotropical, são registradas 35 espécies em quatro gêneros (Amorim *et al*. 2002; Huerta & Amorim 2016). No Brasil ocorrem 11 espécies (Falaschi 2022a). Esse grupo foi tratado por muito tempo como uma subfamília de Mycetophilidae. Dados biológicos das espécies neotropicais são praticamente desconhecidos (Papavero 1977b), exceto o fato de viverem em florestas úmidas. Em outras regiões, há associação conhecida das larvas com fungos.

Dixidae (Fig. 36.14). Cosmopolita, com 197 espécies em nove gêneros conhecidos no mundo (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, a família é representada por 19 espécies em dois gêneros (Amorim *et al.* 2002), *Dixiella* Dyar & Shannon e *Nothodixa* Edwards, o primeiro com seis espécies para o Brasil (Stone 1966b; Corrêa & Gil-Azevedo 2022). Os adultos possuem aparência geral semelhante a pernilongos, com pernas e antenas longas, porém sem escamas nas asas. Variam entre 2 e 8 mm de comprimento, com tegumento brilhante e não picam. As larvas são aquáticas, têm o corpo dobrado em forma de "U", locomovendo-se por distensão e encurvamento alternado do corpo e alimentam-se de algas. As pupas ficam afixadas no substrato, levemente acima da superfície da água (Stone 1966b).

Dolichopodidae (Figs 36.58, 162). É bastante diversificada em áreas tropicais. Variam de 0,8 a 9 mm de comprimento. São conhecidas 6.870 espécies no mundo (Yang *et al.* 2006), das quais 1.195 são neotropicais. No Brasil ocorrem 212 espécies em 30 gêneros (Capellari 2022). Adultos são predadores de outros insetos menores e são facilmente reconhecidos pela coloração verde ou azul metálica ou amarelada, corpo e pernas delgados, alongados, asa relativamente estreita, veia C terminando no nível da veia M_1 e células bm e dm fundidas. São voadores hábeis, mas podem ser vistos pousados na face dorsal de folhagem, troncos,



Figuras 36.104–109. Schizophora, Acalyptratae, asas. **104**, Clusiidae, *Sobarocephala* sp.; **105**, Odinidae, *Paratraginops pilicornis* (Cresson); **106**, Agromyzidae, *Liriomyza sativae* Blanchard; **107**, Asteiidae, *Asteia plaumanni* Sabrosky; **108**, Periscelididae; **109**, Heleomyzidae, *Neorhinotora mutica* (Schiner).

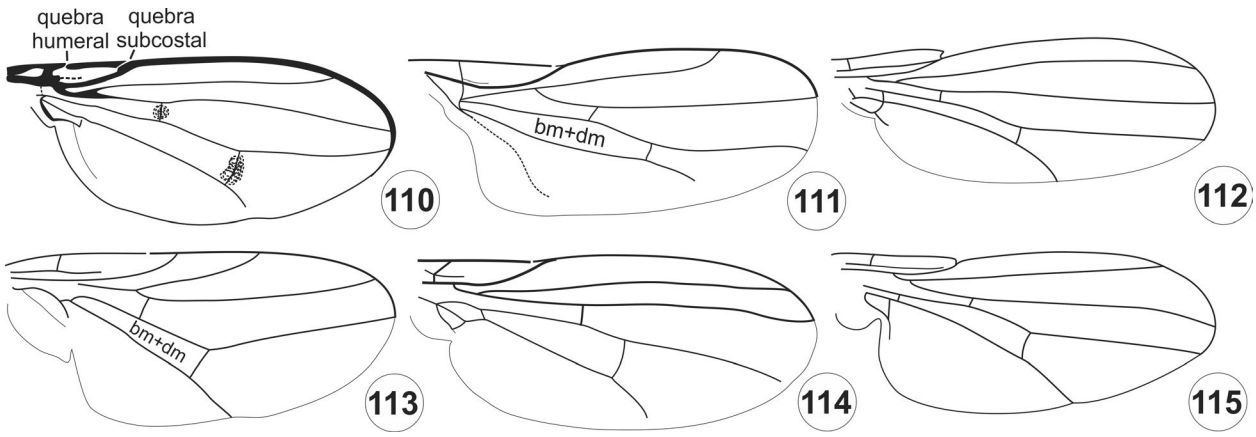
pedras etc. As larvas são predominantemente predadoras e algumas são fitófagas. As larvas são encontradas no lodo, madeira em decomposição, sob casca de árvore e serapilheira. Uma chave para identificação das subfamílias encontradas nas Américas foi publicada por Robinson (1970) e uma relação das 15 subfamílias foi apresentada por Sinclair & Cumming (2006).

Drosophilidae (Figs 36.110, 122, 132). Cosmopolita, com 4.017 espécies conhecidas em 76 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, ocorrem 694 espécies em 26 gêneros (Amorim *et al.* 2002). No Brasil são conhecidas 305 espécies em 16 gêneros (Tidon *et al.* 2022). Cerca da metade das espécies conhecidas pertencem ao gênero *Drosophila* Fallén, que está dividido em nove subgêneros (Wheeler 1970). Os adultos variam entre 1 e 9 mm de comprimento, com coloração variando de amarela a castanho-escura, com pruinosidade marcante a metálica. As larvas alimentam-se de grande variedade de microorganismos em secreções de plantas, fungos e matéria orgânica vegetal, como frutas e cactos em decomposição. Algumas larvas de *Scaptomyza* Hardy são minadoras de folhas; algumas larvas de *Clastopteromyia* Malloch são ectoparasitas de ninfas de Cercopidae; mas o hábito alimentar da grande maioria das espécies é desconhecido (Wheeler 1970). *Drosophila melanogaster* Meigen tem sido utilizada em diferentes pesquisas em genética e é uma espécie modelo bastante utilizado em biologia evolutiva.

Empididae (Fig. 36.59). Cosmopolita, com cerca de 3.000 espécies no mundo em cerca de 70 gêneros (Yang *et al*. 2007). Na região Neotropical estão registradas cerca de 500 espécies em 32 gêneros. No Brasil ocorrem 149 espécies em 17 gêneros (Rafael & Câmara 2022). São moscas que variam entre 1,5 e 12 mm de comprimento, geralmente de coloração negra, às vezes amarelada. Os adultos são predominantemente predadores e algumas espécies alimentam-se de pólen e néctar. São encontrados pousados na vegetação ou voando à procura de presas. Algumas espécies oferecem presa à fêmea como presente antes da cópula. Hemerodromiinae possui a perna anterior raptorial. As larvas das espécies conhecidas são predadoras, vivendo em ambientes aquáticos e terrestres. Algumas espécies com larvas aquáticas são predadoras de larvas de simulídeos (Hamada 1993). Os gêneros e espécies que ocorrem no Brasil são identificados utilizando o trabalho de Smith (1962).

Ephydridae (Figs 36.77, 123, 133). Cosmopolita, exceto na Antártica, possui 1.994 espécies válidas em 128 gêneros (Pape *et al.* 2011), sendo 146 espécies ocorrendo no Brasil (Marinoni *et al.* 2022). As larvas são aquáticas e semiaquáticas e os adultos frequentemente encontrados próximos a corpos d'água em vegetação baixa. Os adultos variam entre 0,6 e 11 mm de comprimento, usualmente de coloração negra e opaca, mas a grande variação nas estruturas corporais dificulta a identificação dessa família (Mathis 2010d). Poucas espécies têm importância econômica como minadores de cereais irrigados, como arroz ou cevada. Larvas de algumas espécies são predadoras ou parasitoides de ovos de aranhas e sapos. Outras espécies são abundantes em lagos com alta concentração salina ou ocorrendo em meios bastante peculiares, por exemplo, *Helaeomyia petrolei* (Coquillett), encontrada em poças de petróleo cru (Wirth 1968).

Fanniidae (Fig. 36.79). São conhecidas 359 espécies distribuídas em quatro gêneros (Pape *et al.* 2011). Na Região Neotropical, ocorrem 79 espécies (Carvalho *et al.* 2003b) em dois gêneros, *Fannia* Robineau-Desvoidy e *Euryomma* Stein, 49 delas assinaladas para o Brasil (Carvalho & Couri 2022b). Os adultos são muscoideos que variam de 2,5 a 7 mm de comprimento, geralmente de coloração cinza a negra (Albuquerque *et al.* 1981). Algumas espécies são relacionadas com o homem e seu ambiente (Carvalho *et al.* 2002b) e podem carregar ovos de berne (Guimarães & Papavero 1999). Os adultos geralmente não são muito ativos. Os machos frequentemente são encontrados fazendo voos circulares em lugares sombreados. Outras espécies foram registradas como visitantes de fezes e cadáveres, em busca de alimento ou oviposição. As larvas geralmente são saprófagas e se desenvolvem em vários tipos de matéria orgânica em decomposição, especialmente vegetal. Algumas espécies são causadoras de miíases urogenital ou intestinal, muitas vezes traumáticas em humanos e outros animais (Guimarães & Papavero 1999). Uma chave de identificação para os adultos de *Fannia* na região Neotropical foi apresentada por Albuquerque *et al.* (1981), para o sul da América do Sul por Dominguez (2007) e para a região sul do Brasil por Wendt & Carvalho (2009). As



Figuras 36.110–115. Schizophora, Acalyptratae, asas. **110**, Drosophilidae, *Drosophila ararama* Pavan & Cunha; **111**, Sphaeroceridae, *Chaetopodella biseta* (Duda); **112**, Canacidae, *Canaceoides angulatus* Wirth; **113**, Chloropidae, *Rhodesiella* sp.; **114**, Milichiidae; **115**, Tethinidae, *Tethina carioca* Prado & Tavares.

espécies de *Euryomma* Stein de ocorrência Neotropical podem ser identificadas pela chave de Carvalho & Pamplona (1979) e as da região sul do Brasil por Wendt & Carvalho (2007). Chave para as espécies de importância forense na América do Sul foi apresentada por Carvalho & Mello-Patiu (2008). A filogenia da família, baseada em caracteres morfológicos de adultos, foi investigada por Dominguez & Roig-Juñent (2008).

Heleomyzidae (= Notomyzidae, = Rhinotoridae) (Fig. 36.109). Cosmopolita, com 738 espécies em 76 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Está subdividida em 22 tribos, das quais somente Rhinotorini e Diaciini são registradas para o Brasil com 13 espécies (Thompson 2008; Calhau & Ale-Rocha 2022). São comumente encontrados em florestas temperadas e hábitats de grande altitude nas regiões tropicais. Os adultos têm entre 2 e 11 mm de comprimento, variando de negros a amarelos. Para a região Neotropical, o conhecimento dos imaturos restringe-se a apenas algumas espécies de *Suillia* Robineau-Desvoidy, criadas de fungos, e espécies de *Aecothea* Halliday e *Pseudoleria* Garrett, associadas a ninhos de pássaros ou às cavidades feitas por mamíferos (Gill 1968). Identificação das tribos pode ser feita através da chave de McAlpine (1985).

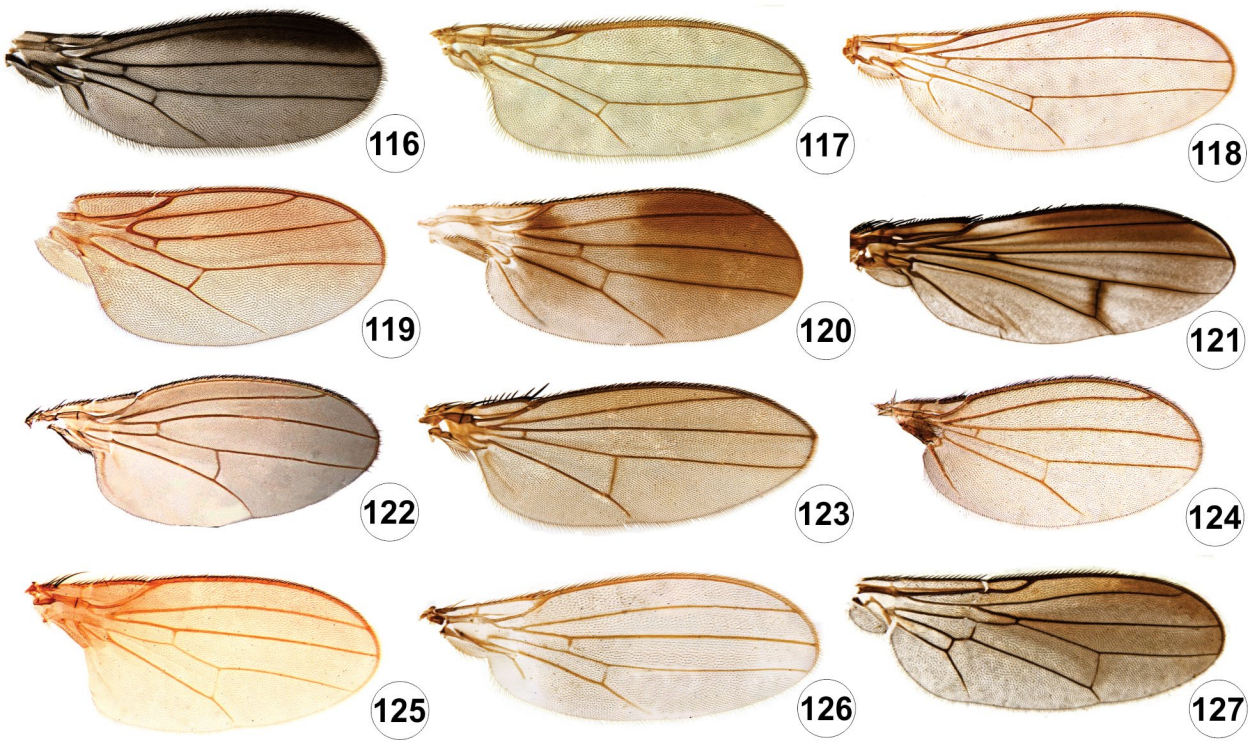
Helosciomyzidae. São conhecidas 28 espécies descritas em onze gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011; Pereira-Colavite 2013, 2022a). Ocorre apenas no hemisfério sul, nas regiões Australásica, Oceania e sul da América do Sul (Brasil, Argentina e Chile) (Pereira-Colavite 2013). Os hábitos das espécies são pouco conhecidos, mas algumas larvas foram criadas em insetos mortos ou foram coletadas em carcaças de aves (Barnes 1981). *Sciogriphoneura brunnea* Steyskal, descrita de Itatiaia, Rio de Janeiro, é única espécie descrita para o Brasil (Godoi 2019), tendo sido anteriormente classificada dentro de Dryomyzidae; esta última família, como atualmente aceita, não possui representantes no hemisfério sul. Barnes (1981) apresentou chave para os gêneros e espécies conhecidos e Pereira-Colavite (2015) redescreveu a espécie brasileira, comentou vários caracteres do gênero, além de apresentar chave para as espécies conhecidas.

Hippoboscidae. São moscas hematófagas, que variam entre 1,5 e 12 mm de comprimento, ectoparasitas de alguns grupos de aves e de mamíferos. É cosmopolita, mais bem representada nos trópicos e subtrópicos. São conhecidas cerca de 200 espécies para o mundo em 21 gêneros (Graciolli & Carvalho 2003). Um *checklist* das espécies do mundo, incluindo informações dos hospedeiros, foi publicado por Maa (1969). Os adultos são larvíparos e a empupação ocorre imediatamente após a postura (Guimarães 1968a). Algumas espécies têm importância econômica por atacarem animais domésticos, como *Melophagus ovinus* (Linnaeus), ectoparasita de carneiros. Uma sinopse dos hipoboscídeos do Brasil foi feita por Lutz *et al.* (1915). São conhecidas 30 espécies em 10 gêneros no Brasil (Graciolli 2022a). Foi realizado um levantamento taxonômico das espécies e de seus hospedeiros para o estado do Paraná, tendo sido proposta uma chave de identificação para as espécies e gêneros da região (Graciolli & Carvalho 2003).

Hybotidae (Fig. 36.60). Cosmopolita, com 1.838 espécies em 74 gêneros no mundo (Yang *et al*. 2007). Na região Neotropical estão registradas cerca de 250 espécies em 26 gêneros (Smith 1967). No Brasil ocorrem 128 espécies em 20 gêneros (Ale-Rocha & Freitas-Silva 2022). Era tratada como subfamília de Empididae e foi elevada ao *status* de família por Chvála (1983) e sua monofilia está bem suportada pelos caracteres apresentados por Sinclair & Cumming (2006) caracterizada pelo: palpífero presente, tíbia anterior com glândula basal e terminália masculina rotacionada entre 45–90°, dentre outros caracteres citados por esses autores. Os adultos são predadores e são encontrados pousados na vegetação ou voando à procura de presas. Os gêneros e espécies que ocorrem no Brasil são identificados utilizando o trabalho de Smith (1962).

Inbiomyiidae (Figs 36.124, 134). Família monogenérica restrita a região Neotropical com 12 espécies descritas (Riccardi & Amorim 2019). No Brasil, existe somente uma espécie conhecida de *Inbiomyia* Buck (Riccardi & Amorim 2019; Riccardi 2022b). Os hábitos alimentares são desconhecidos.

Keroplatidae (Fig. 36.19). Há cerca de 950 espécies em 92 gêneros descritas no mundo. Na região Neotropical são mais de 200 espécies em 32 gêneros (Oliveira *et al.* 2017), dos quais 89 espécies ocorrem no Brasil (Falaschi 2022b). Já foi tratada como subfamília de Mycetophilidae. As larvas habitam lugares úmidos e escuros, incluindo cavernas, o interior de ocos de



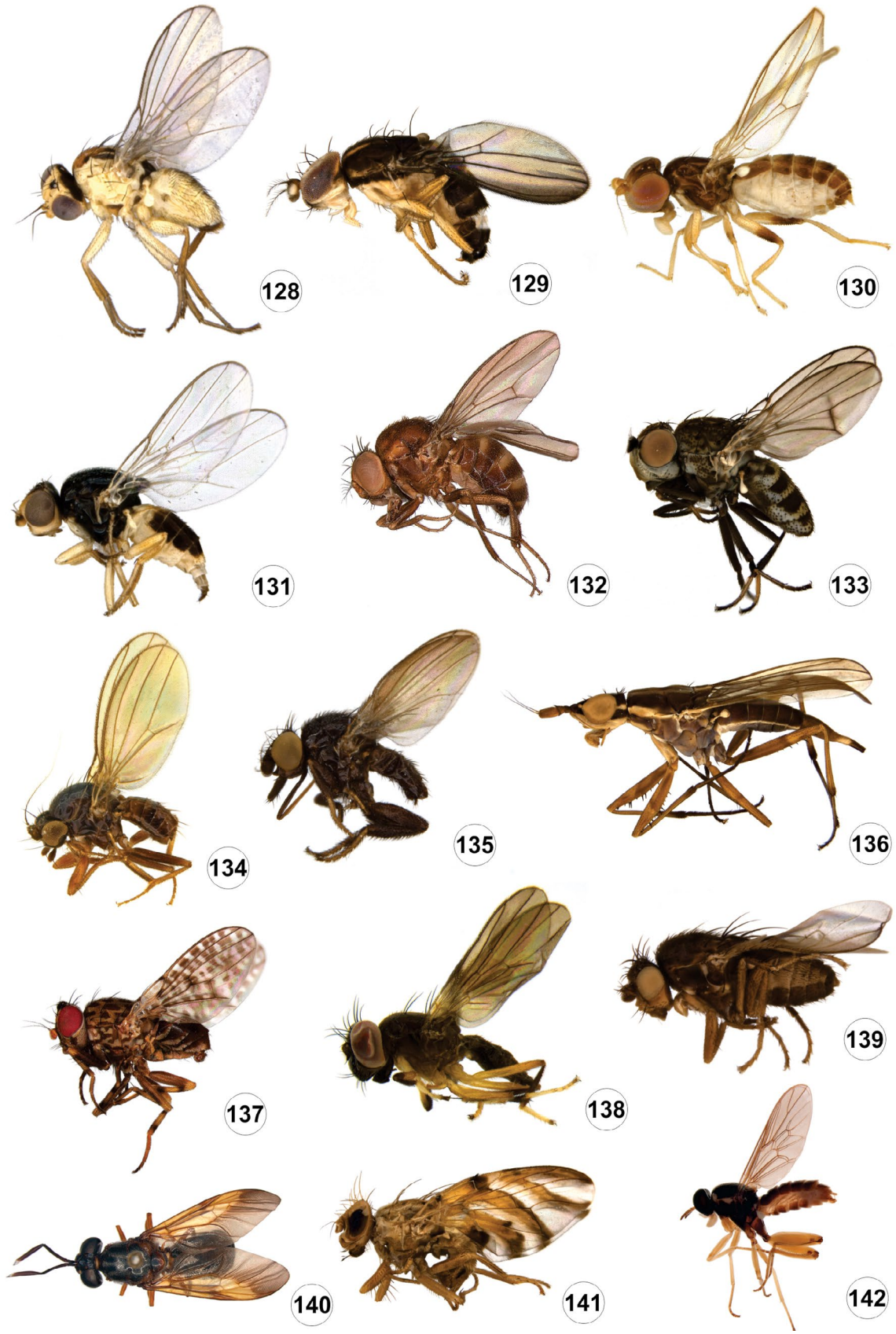
Figuras 36.116–127. Acalyptratae, asas. **116.** Anthomyzidae, *Stiphrosoma* sp.; **117**, Asteiidae, *Sigaloessa* sp.; **118**, Aulacigastridae, *Aulacigaster* sp.; **119**, Chloropidae, *Paracalamoncosis brasiliensis* Riccardi & Bazyar; **120**, Clusiidae, *Sobarocephala* sp.; **121**, Curtonotidae, *Curtonotum* sp.; **122**, Drosophilidae, *Cladochaeta grimaldii*; **123**, Ephydridae, *Mosilus* sp.; **124**, Inbiomyiidae, *Inbiomyia azevedoi* Riccardi & Amorim; **125**, Milichiidae, *Phyllomyza flavitarsis*; **126**, Periscelididae, *Stenomicra* sp.; **127**, Psilidae, *Chyliza* sp. Fonte (fotos): 116–121, 123–127, Paula R. Riccardi; 122, Gabriela Pirani.

bambu e cavidades sob pedras ou troncos caídos. Os hábitos alimentares são diversos: predadores, canibais facultativos, micófagos, parasitas e visitantes florais. As larvas tecem teias e locomovem-se sob uma camada de muco e algumas espécies de diferentes gêneros são luminescentes como em *Arachnocampa* Edwards, que ocorrem na Austrália, Tasmânia e Nova Zelândia; *Keroplatus* Bosch no Japão; *Orfelia* Costa nos Estados Unidos; e, no Brasil, *Neoceroplatus* Edwards, com uma espécie e a primeira ocorrência de bioluminescência para a região Neotropical (Falaschi *et al*. 2019a, b). A larva de *Neoditomyia* Lane & Sturm, apesar de não emitir luz como as outras espécies anteriormente mencionadas, possui uma molécula imprescindível aos animais bioluminescentes desta família, a luciferina, de modo que é possível que a molécula tenha uma outra função bioquímica no organismo que ainda não é conhecida (Viviani *et al*. 2018).

Lauxaniidae (Fig. 36.100). Cosmopolita, a maior riqueza ocorre nas regiões tropicais. São conhecidas 2.100 espécies em 200 gêneros no mundo (Gaimari & Silva 2020). Para a região Neotropical, estão registradas cerca de 400 espécies em 67 gêneros (Gaimari & Silva 2010) e, para o Brasil, são reportadas 109 espécies (Silva 2022c). Na Europa, larvas da maioria das espécies são encontradas em material vegetal em decomposição. No Brasil, pouco é conhecido dos hábitos dos imaturos. Os adultos variam entre 2 e 11 mm de comprimento, com asas maculadas ou não, corpo robusto ou delgado, com variação nos padrões de cor, muitas vezes com marcas aveludadas, manchas ou faixas contrastantes; poucos ativos, sendo encontrados em lugares sombreados e úmidos. As larvas são amplamente documentadas como saprófagas, alimentando-se em matéria vegetal em decomposição. No Brasil, Silva & Mello (2008) encontraram *Physoclypeus farinosus* Hendel se alimentando nos capítulos de Asteracea, sugerindo uma existência fitófaga. Os adultos se alimentam de fungos em folhas. A morfologia dos estágios imaturos é conhecida para poucas espécies, incluindo duas da região Neotropical. Os gêneros das Américas podem ser identificados com o uso da chave apresentada por Gaimari & Silva (2010) e Gaimari & Silva (2020) publicaram o Catálogo das espécies da família para a região Neotropical, em conjunto com fotos de representantes de todos os gêneros da Região, o que auxilia muito na sua identificação.

Limoniidae (Fig. 36.28). É a maior família de Tipulomorpha, com 10.777 espécies descritas no mundo, em 188 gêneros (Pape *et al.* 2011). Para a região Neotropical, são reconhecidas 2.369 espécies em 54 gêneros (Amorim *et al.* 2002), catalogadas por Alexander & Alexander (1970). Para o Brasil, estão registradas 481 espécies em 38 gêneros (Ribeiro 2022a), mas a diversidade real do grupo certamente é muito maior. Tem sido tratada como subfamília de Tipulidae, mas distingue-se pelo último palpômero curto, de comprimento semelhante aos demais e veia transversal r–m alcançando a veia R_{4+5} ou a veia R_5 além da bifurcação. De fato, Limoniidae é sabidamente parafilético em relação a Tipulidae e Cylindrotomidae (Ribeiro 2009). Ribeiro & Amorim (2002) apresentaram uma revisão da fauna brasileira de *Elephantomyia* Osten Sacken.

Lonchaeidae (Fig. 36.90). Possui 504 espécies conhecidas em 10 gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011). Na região Neotropical, são reportadas 93 espécies em 3 gêneros (Norrbom & Korytkowiski



Figuras 36.128–142. Adultos. **128**, Agromyzidae; **129**, Anthomyzidae, *Stiphrosoma* sp.; **130**, Aulacigastridae, *Aulacigaster* sp.; **131**, Chloropidae, *Liohippelates* sp.; **132**, Drosophilidae, *Drosophila coffeata* Williston; **133**, Ephydridae, *Paralimna* sp.; **134**, Inbiomyidae, *Inbiomyia azevedoi* Riccardi & Amorim; **135**, Milichiidae, *Paramyia* sp.; **136**, Neriidae, *Glyphidops* sp.; **137**, Odiniidae, *Neotraginops clathratus* (Hendel); **138**, Periscelididae, *Planinasus* sp.; **139**, Sphaeroceridae, *Leptocera* sp.; **140**, Stratiomyidae, *Hermetia currani* Lindner; **141**, Tephritidae, *Tomoplagia* sp.; **142**, Xylomyidae, *Solva* sp. Fonte (fotos): 128–131, 133–136, 139, 141, Paula R. Riccardi; 132, Gabriela Pirani; 137, Heloísa F. Flores; 138, Alexandre Pereira-Colavite; 140, 142, Diego A. Fachin.

2010); para o Brasil, são conhecidas 40 espécies (Uchoa 2022a). Os adultos variam entre 3 e 6 mm de comprimento, possuem o corpo robusto, relativamente cerdoso, coloração variando de negro brilhante a azul ou verde metálico, com asas em geral hialinas, podendo ser parcialmente amareladas ou esfumaçadas (Norrbom & Korytkowiski 2010). A maioria das larvas é invasora de tecidos vegetais doentes ou danificados, incluindo frutas injuriadas, vegetais, cactos e matéria orgânica em decomposição. Poucas espécies são invasoras primárias, mas algumas têm se destacado como pragas importantes de frutíferas cultivadas (Raga *et al.* 1996). As espécies de importância econômica para a região Neotropical pertencem aos gêneros *Dasiops* Rondani e *Neosilba* McAlpine. Espécies de *Dasiops* foram revisadas por Norrbom & McAlpine (1997), que apresentaram uma chave de identificação das espécies, inclusive as que ocorrem no Brasil. Por causa do grande número de espécies não descritas, os lonqueídeos neotropicais são muito difíceis de serem identificados até o nível específico. Norrbom & Korytkowiski (2010) apresentaram uma chave para identificação dos gêneros de Lonchaeidae do mundo.

Lonchopteridae (Fig. 36.62). Possui 65 espécies conhecidas em seis gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Os adultos variam de 2 a 3,8 mm de comprimento. A biologia das espécies é pouco conhecida. Apenas *Lonchoptera bifurcata* (Fallén) foi registrada na região Neotropical (Amorim *et al.* 2002), espécie cosmopolita com registros no Chile, Argentina (Papavero 1967b) e Brasil (Miranda 2022a). A ampla distribuição de *L. bifurcata* deve-se ao transporte de vegetais em rotas comerciais e pelo tipo de reprodução partenogenética (Smith 1989).

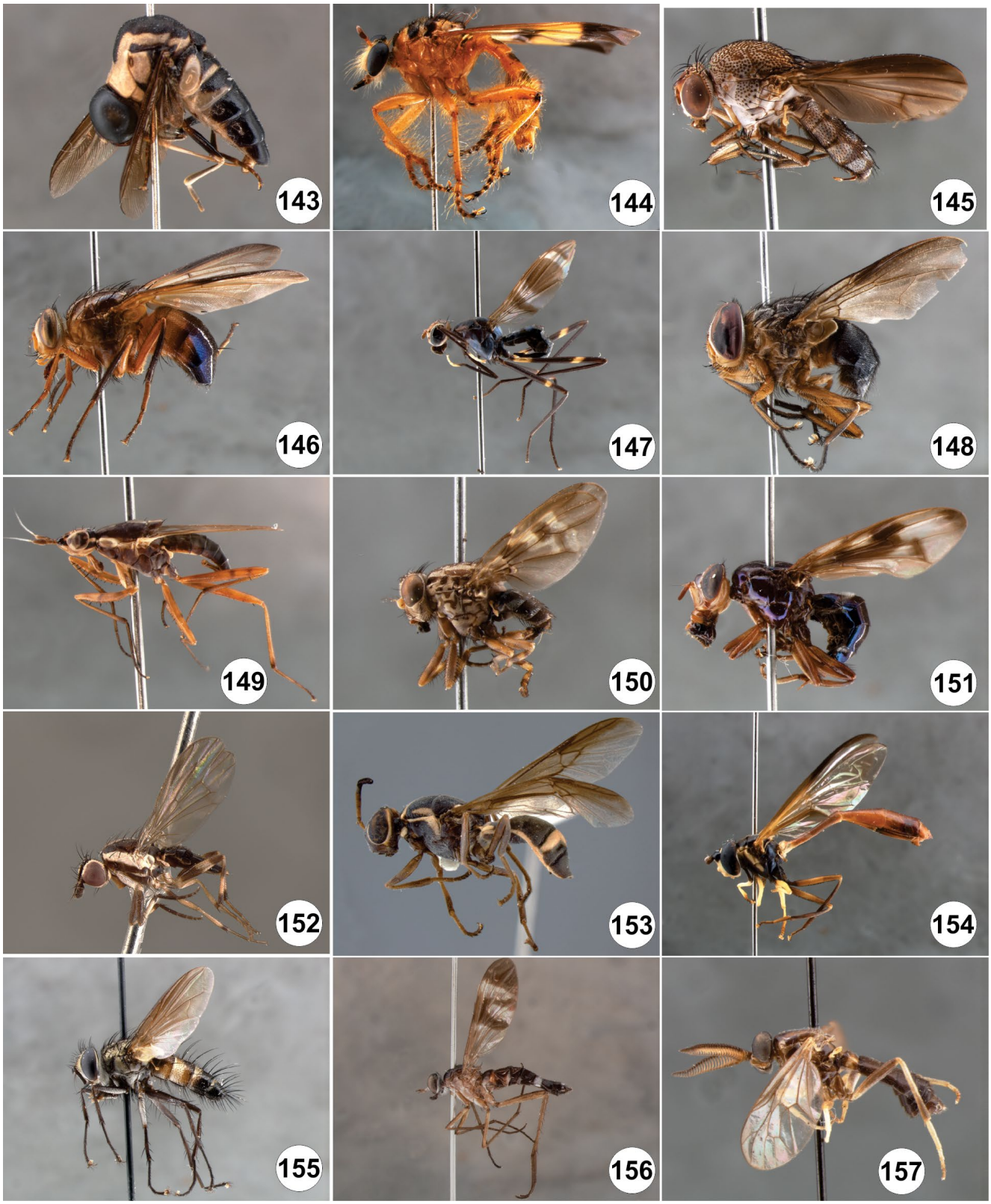
Lygistorrhinidae (Figs 36.20, 163). Estão descritas 44 espécies em 15 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Para a região Neotropical, estão registradas sete espécies de *Lygistorrhina* Williston (Amorim *et al.* 2002). No Brasil ocorrem cinco espécies (Oliveira 2022a). A família foi catalogada por Papavero (1977c) e Oliveira & Amorim (2012) e já foi tratada como subfamília de Mycetophilidae. Não se conhecem dados sobre os imaturos.

Mesembrinellidae (Figs 36.146, 164). Mesembrinellidae foi considerado como uma das subfamílias de Calliphoridae (Rognes 1986). Guimarães (1977) foi o primeiro a propor o nível de família, proposta corroborada por análises cladísticas baseadas em dados morfológicas e análises filogenéticas baseadas em dados moleculares (Marinho *et al.* 2017). Possui 53 espécies descritas que ocorrem desde o sul do México até ao sul da América do Sul (Whitworth & Yusseff-Vanegas 2019). No Brasil estão registradas 16 espécies em quatro gêneros (Marinho *et al.* 2017; Marinho 2022b). Os adultos variam entre 8 e 14 mm de comprimento. Wolff *et al.* (2014) apresentaram uma chave de identificação para os gêneros. As espécies ocorrem em florestas úmidas primárias, sendo ausentes em ambientes degradados (Guimarães 1977). As espécies são larvíparas com as larvas retidas no abdômen da fêmea por extensos períodos (Guimarães 1977).

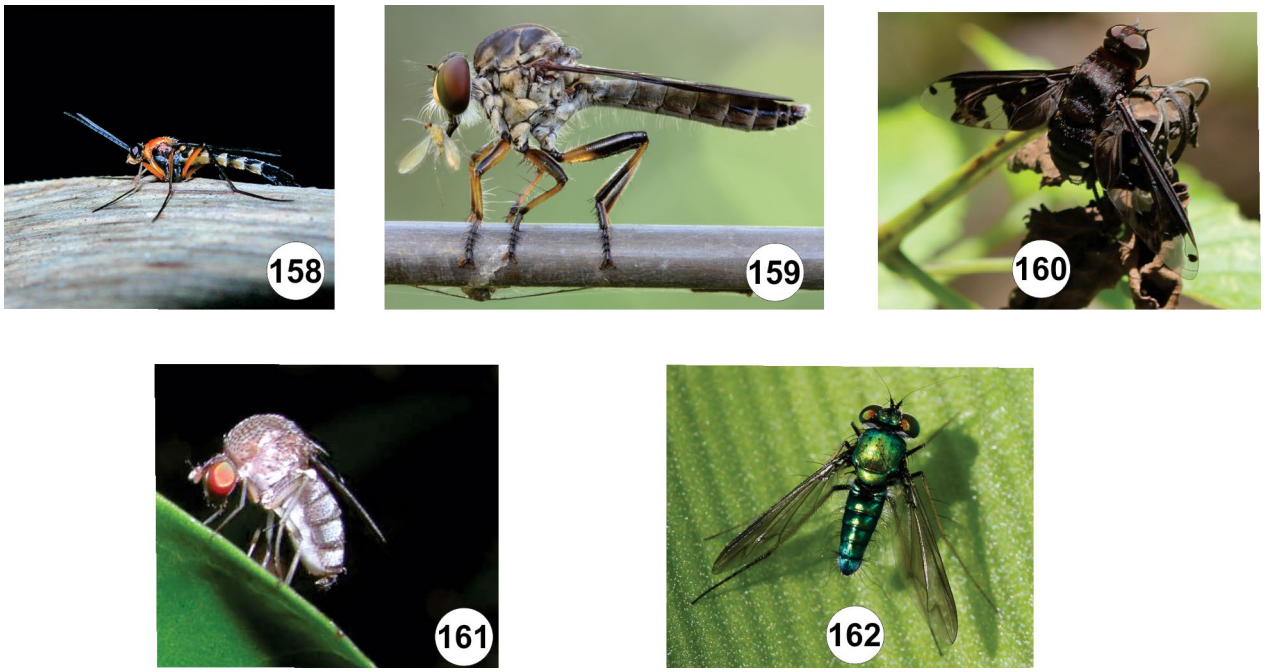
Micropezidae (Fig. 36.86, 147). Cosmopolita, mas encontrada predominantemente nas regiões tropicais (Steyskal 1968a). Para o mundo, estão descritas cerca de 583 espécies em 52 gêneros (Pape *et al.* 2011). Para a região Neotropical, estão registradas 273 espécies em 20 gêneros (Amorim *et al.* 2002), 102 espécies ocorrendo no Brasil (Ferro & Carvalho 2022). Atualmente são reconhecidas cinco subfamílias (Marshall 2010), sendo que no Brasil são conhecidas espécies de Micropezinae e Taeniapterinae. Os adultos variam entre 5 e 17 mm de comprimento, têm o corpo escurecido e alongado, asas geralmente maculadas e pernas longas. As larvas da maioria das espécies desenvolvem-se em matéria vegetal em decomposição e fezes; algumas se desenvolvem em tecidos vivos de plantas. A biologia de *Taeniaptera annulata* (Fabricius), coletada em *Musa* sp. (bananeira), foi estudada por Fischer (1932). Na Amazônia, Albuquerque (1972) estudou os estágios de desenvolvimento e o período das larvas e pupas de *Scipopus diversus* (Schiner). Os adultos são atraídos por excrementos ou frutas em decomposição ou são predadores de pequenos insetos. Algumas espécies são miméticas de outros insetos, principalmente himenópteros, como vespas e formigas (Marshall 2010). Os gêneros brasileiros de micropezídeos podem ser identificados pela chave pictórica de Ferro & Carvalho (2014).

Milichiidae (Figs 36.114, 125, 135). Cosmopolita, havendo espécies com ampla distribuição no mundo pelo transporte humano de espécies, como, por exemplo, *Desmometopa m-nigrum* (Zetterstedt). São conhecidas 288 espécies em 20 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, a maior diversidade encontra-se em áreas florestais. O Brasil conta com somente 21 espécies em sete gêneros (Carvalho-Filho 2022), sendo que provavelmente a maior parte da diversidade do país ainda é desconhecida. Os adultos variam entre 1 e 5 mm de comprimento, geralmente são negros. As larvas são saprófagas ou coprófagas e existem numerosos registros de desenvolvimento em esterco, material vegetal em decomposição, ninhos de passarinhos, com algumas espécies de importância forense. Algumas espécies estão associadas a espécies de formigas do gênero *Atta* Fabricius. Adultos de algumas espécies têm relação comensal com insetos predadores, alimentando-se das exsudações das presas (Sabrosky 1973).

Muscidae (Figs 36.80, 148). Cosmopolita, com 5.218 espécies conhecidas, em 187 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Para a região Neotropical, foram catalogadas 846 espécies (Carvalho *et al.* 2005), 390 assinaladas para o Brasil (Carvalho & Couri 2022c). A filogenia tem sido investigada por Carvalho (1989), Couri & Carvalho (2003) e por Kutty *et al.* (2014) e Haseyama *et al*. (2015). Os adultos variam entre 3 e 11 mm de comprimento e geralmente são de coloração castanho-clara a castanho-escura, amarelada ou azul-metálica. Possuem hábitos extremamente variados, incluindo algumas espécies predadoras. Os adultos da maioria das espécies alimentam-se de matéria animal ou vegetal em decomposição (Carvalho & Couri 2002). Poucas espécies têm contato com o homem, mas algumas são importantes devido à associação com antropobiocenoses. *Musca domestica* Linnaeus, entre outras, é a espécie mais bem conhecida por sua importância médica e veterinária (Carvalho *et al.* 2002b). As larvas dos muscídeos são coprófagas, saprófagas ou carnívoras (Skidmore 1985). A maioria é carnívora obrigatória ou facultativa. Algumas são pragas primárias de plantações, outras atacam produtos armazenados de importância na agricultura e comercial. Algumas larvas causam miíases em aves (Couri 1999). Adultos de algumas espécies são importantes na polinização, sendo polinizadores em plantas de altas altitudes no ártico, como *Spilogona sanctipauli* (Malloch) (Tiusanen *et al.* 2016). As espécies de interesse forense



Figuras 36.143–157. Adultos. **143**, Acroceridae, *Philopoda conica* Wiedemann; **144**, Asilidae, *Smerymgolaphria gurupi* Artigas, Papavero & Pimentel; **145**, Curtonotidae, *Curtonotum papillatum* Klymko & Marshall; **146**, Mesembrinellidae, *Eumesembrinella quadrilineata* (Fabricius); **147**, Micropezidae, *Taeniaptera annulata* (Fabricius); **148**, Muscidae, *Philornis fumicosta* Dodge; **149**, Neriidae, *Glyphidops filosus* (Fabricius); **150**, Odiniidae, *Paratraginops pilicornis* (Cresson); **151**, Platystomatidae, *Senopterina macularis* (Fabricius); **152**, Pseudopomyzidae, *Latheticomyia* sp.; **153**, Stratiomyidae, *Auloceromyia* sp.; **154**, Syrphidae, *Salpingogaster halcyon* Hull; **155**, Tachinidae, *Calolydella* sp.; **156**, Therevidae, *Lindneria* sp.; **157**, Xylophagidae, *Rachicerus obscuripennis* Loew. Fonte (fotos): 143–152, 154–157, C.J.B. de Carvalho, espécimes do MZUSP; 153, M. Hauser.



Figuras 36.158–162. Hábito. **158**, Anisopodidae, *Olbiogaster* sp.; **159**, Asilidae; **160**, Bombyliidae, *Ligyra proserpina* (Wiedemann); **161**, Curtonotidae, *Curtonotum* sp.; **162**, Dolichopodidae, *Condylostylus* sp. Fonte (fotos): 158, 161, J.A. Rafael; 159, 162, Guilherme C. Ribeiro; 160, Carlos J.E. Lamas.

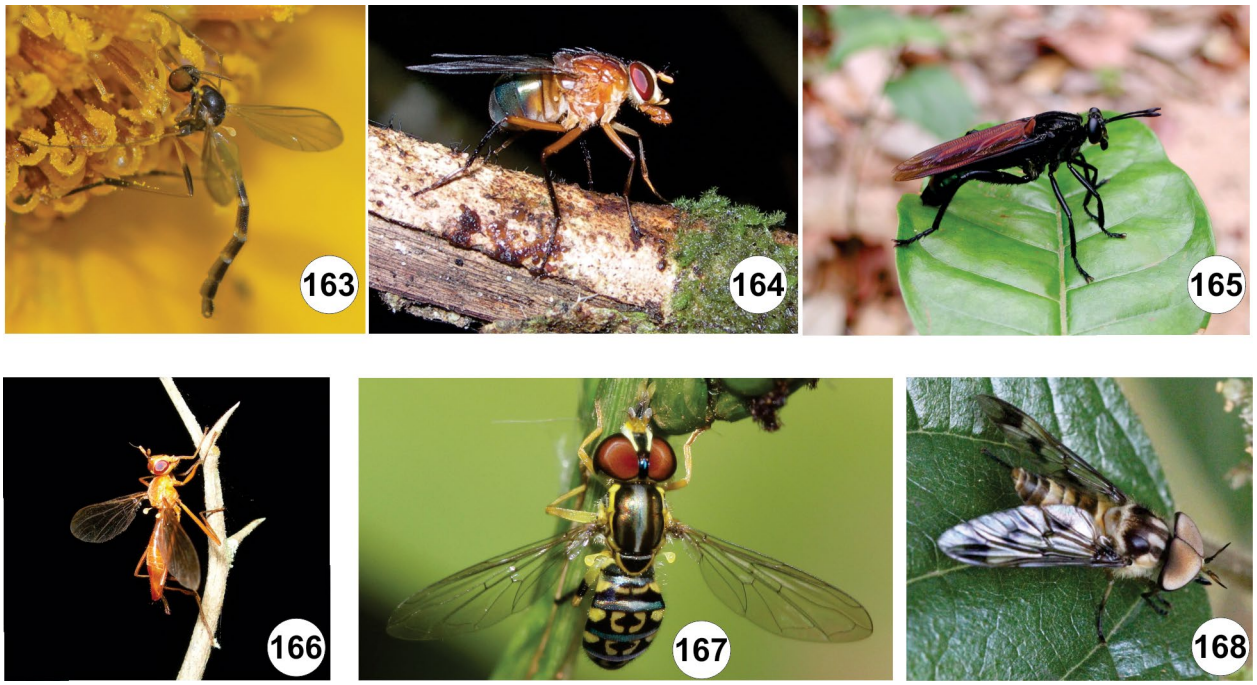
da América do Sul podem ser identificadas pela chave apresentada por Carvalho & Mello-Patiu (2008). Os 84 gêneros e a grande maioria das espécies encontradas na região Neotropical podem ser identificados pelos manuais de Carvalho & Couri (2002) e Couri & Carvalho (2002). O padrão biogeográfico das espécies de vários gêneros foi investigado por Carvalho *et al.* (2003a).

Mycetophilidae (Fig. 36.21). Cosmopolita, com mais de 4.525 espécies em 233 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Está bem representada em áreas de florestas temperadas e tropicais. Na Região Neotropical, são conhecidas 1202 espécies em 55 gêneros (Oliveira & Amorim 2014; Amaral *et al.* 2022), e no Brasil são conhecidas 421 espécies (Oliveira 2022b). São delicados a ligeiramente robustos, variando entre 2 e 13 mm de comprimento. Os adultos possuem coxas alongadas, olhos densamente cerdosos e membrana da asa geralmente com muitas microcerdas. São encontrados em lugares úmidos próximo a matéria vegetal em decomposição (Papavero 1978). A maioria das larvas parece se alimentar do micélio, esporófito ou hifas de fungos crescendo em matéria vegetal em decomposição (Rindal & Søli 2006), como é o caso das espécies brasileiras com biologia de adultos e imaturos conhecidas (Oliveira *et al.* 2015; Amaral *et al.* 2022). Secundariamente, algumas espécies atacam frutas em decomposição, sendo conhecido ao menos um caso de espécie galhadora.

Mydidae (Figs 36.34, 54, 165). Compreende moscas que variam de 9 a 70 mm de comprimento, incluindo as maiores moscas do mundo. *Gauromydas heros* (Perty) ocorre no Brasil e é a maior espécie conhecida, atingindo 70 mm de comprimento (Autuori 1952; Calhau *et al.* 2015). São conhecidas 498 espécies divididas em 66 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, são conhecidas 116 espécies em 21 gêneros (Papavero 2009a), sendo que, para o Brasil, são registradas 30 espécies em 11 gêneros (Calhau 2022). Ocorre, também, a espécie fóssil *Cretomydas santanensis* Willkommen. Adultos de *Gauromydas* Wilcox, Papavero & Pimentel são miméticos de Pompilidae (Hymenoptera) não apenas na forma, mas também no comportamento de defesa, emitindo zumbido e movimentos de picar. Os adultos alimentam-se de néctar ou não se alimentam. As larvas são predadoras de larvas de coleópteros e talvez de lepidópteros; algumas espécies, especialmente as de *Gauromydas*, são predadoras de larvas de coleópteros que vivem nas câmaras de lixo das formigas saúvas (Papavero *et al.* 2002). Larvas de *Chrysomydas* foram encontradas em tronco de coqueiro em decomposição (*Cocos nucifera* L.), sendo criadas em laboratório e alimentadas com larvas de besouros Elateridae e Scarabaeidae, e também minhocas (Calhau *et al.* 2019). Chave para identificação dos gêneros americanos foi publicada por Artigas & Papavero (1990). Papavero & Artigas (2009) publicaram uma chave ilustrada para os gêneros neotropicais.

Mythicomyiidae (Fig. 36.55). Elevada ao *status* de família por Zaitsev (1992), era anteriormente considerada uma subfamília de Bombyliidae. Inclui moscas pequenas, denominadas "microbombilídeos", variando de 0,8 a 3 mm de comprimento, caracterizadas pela veia R_{2+3} ausente ou curta, neste caso terminando na veia R_1 e formando uma pequena célula. São conhecidas 347 espécies em 25 gêneros no mundo (Thompson 2008). Na região Neotropical são registradas 29 espécies e no Brasil está representada por 15 espécies em cinco gêneros (Lamas 2022c). O pouco que se conhece a respeito de sua biologia mostra que os imaturos são parasitoides de estágios jovens de outros insetos ou predadores de ovos e os adultos alimentam-se de néctar e pólen, atuando na polinização. Chave para identificação das espécies brasileiras de *Pieza* Evenhuis, gênero de maior diversidade no Brasil, foi publicada por Mendes *et al.* (2019).

Nemestrinidae (Fig. 36.50). São moscas com certa semelhança com abelhas. São conhecidas 300 espécies em 26 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Para a região Neotropical, são regis-



Figuras 36.163–168. Hábito. **163**, Lygistorrhinidae, *Lygistorrhina* sp.; **164**, Mesembrinellidae; **165**, Mydidae, *Protomydas coerulescens* (Olivier); **166**, Pyrgotidae, *Leptopyrgota* sp.; **167**, Syrphidae, *Toxomerus virgulatus* (Macquart); **168**, Tabanidae, *Dichelacera* sp. Fonte (fotos): 163, 167, 168, Guilherme C. Ribeiro; 164, 165, 166, J.A. Rafael.

tradas 64 espécies em seis gêneros (Papavero 1968; Papavero & Bernardi 2009a). No Brasil, há sete espécies conhecidas em quatro gêneros (Papavero & Bernardi 2009a; Lamas 2022d). Adultos possuem voos fortes, muito rápidos. A venação caracteriza-se pelas veias radiais e mediais que terminam antes do ápice da asa e pelas células do terço distal dispostas paralelamente à margem da asa. Adultos alimentam-se de néctar. As larvas passam por hipermetamorfose: o primeiro estádio de vida livre é a forma infectante, denominada planídia; são endoparasitoides de ninfas e adultos de gafanhotos e de larvas de besouros escarabeídeos. São potenciais controladores de pragas de gafanhotos. A família foi revisada por Bernardi (1973), sendo que Papavero & Bernardi (2009a) publicaram um manual ilustrado para a identificação dos gêneros neotropicais.

Neriidae (Figs 36.87, 136, 149). De distribuição quase totalmente circuntropical, possui 112 espécies em 19 gêneros conhecidos no mundo (Pape *et al*. 2011). Dois terços das espécies ocorrem no Novo Mundo. Na região Neotropical, ocorrem 37 espécies em nove gêneros (Braga *et al*. 2017), 17 encontradas no Brasil (Sepúlveda 2022). Os adultos variam entre 5 e 15 mm de comprimento, possuem pernas longas e finas, geralmente com espinhos pequenos e fortes. Muito pouco é conhecido sobre a biologia, mas sabe-se que as larvas se alimentam de matéria vegetal em decomposição e os adultos se alimentam de secreções doces de árvores, materiais vegetais em decomposição, fezes ou mesmo carcaças (Buck 2010). Para a região Neotropical, a chave de identificação de gêneros mais recente foi publicada por Buck (2010), sendo que no Brasil ocorre apenas Neriinae, uma das duas subfamílias conhecidas.

Nycteribiidae. Cosmopolita, com maior número de espécies no Velho Mundo. São conhecidas 260 espécies no mundo, distribuídas em 13 gêneros. Apenas dois gêneros são encontrados no Novo Mundo, *Basilia* Miranda Ribeiro e *Hershkovitzia* Guimarães & D'Andretta, este último, endêmico da América do Sul (Graciolli 2004). Ocorrem 27 espécies no Brasil (Graciolli 2022c). São moscas ápteras, de forma semelhante à de aranhas, hematófagas, ectoparasitas exclusivas de morcegos (Guimarães 1968b). Os adultos são vivíparos; os imaturos desenvolvem-se no útero da fêmea através de glândulas nutritivas, como em Streblidae e Hippoboscidae. Uma sinopse das espécies do Novo Mundo foi apresentada por Guimarães & D'Andretta (1956) e um catálogo das espécies americanas por Graciolli *et al.* (2007). Para o Paraná (Graciolli & Carvalho 2001a) e região sul do Brasil (Graciolli 2004), foram apresentadas chave de identificação e levantamento taxonômico das espécies.

Odiniidae (Figs 36.105, 137, 150). Ocorre em todas as regiões biogeográficas com 65 espécies em 15 gêneros, sendo particularmente diversa na Neotrópica com 25 espécies registradas para o Brasil (Limeira-de-Oliveira *et al.* 2017; Limeira-de-Oliveira & Tôrres 2022). Os adultos variam entre 3 e 4 mm de comprimento, geralmente castanho-escuros. Os hábitos e estágios imaturos das espécies neotropicais são desconhecidos (Prado 1975c). Em outras regiões biogeográficas, as larvas da maioria das espécies estão associadas a árvores doentes ou mortas, sendo encontradas geralmente em galerias formadas por besouros ou mariposas. Carvalho-Filho *et al.* (2009) apresentaram uma chave de identificação para as espécies neotropicais da família.

Oestridae (Figs 36.70, 82). *Dermatobia hominis* (Linnaeus Jr.) é conhecida popularmente como berne, ura ou oura (Buzzi 2009). Sua larva parasita o homem e outros vertebrados. São conhecidas 176 espécies em 30 gêneros no mundo (Page *et al.* 2011), 23 espécies no Brasil (Pujol-Luz 2022). Os Cuterebrinae (restrita ao Novo Mundo), Gasterophilinae e Hypodermatinae no Brasil foram tratados, às vezes, como famílias independentes. Aqui será

Figura 36.169. Celyphidae, *Atopocelyphus ruficollis* (Macquart), hábito vl. Foto: Matheus M.M. Soares.

seguido o conceito de Pape (2001) para Oestridae, que indicou a monofilia deste clado e manteve status de subfamília para os três grupos. São dípteros de aparência uniforme, podendo atingir até 25 mm de comprimento. Algumas espécies assemelhando-se a abelhas. As espécies possuem grande importância médica e veterinária. Os adultos têm cabeça grande, com peças bucais vestigiais ou ausentes e não se alimentam; a maioria é de vida curta e raramente são encontrados na natureza (Guimarães & Papavero 1999). As fêmeas colam seus ovos em outros insetos, geralmente outras espécies de moscas, que costumam pousar sobre os hospedeiros. Ao pousarem, os ovos eclodem e as larvas penetram no tecido do hospedeiro definitivo (Guimarães 1967b). As larvas são parasitas obrigatórios de mamíferos, causando miíases, com alta especificidade de hospedeiros (Guimarães 1967c). As larvas de Cuterebrinae desenvolvem-se principalmente nos tecidos subcutâneos de roedores e lagomorfos. As larvas de Gasterophilinae desenvolvem-se no trato intestinal de equinos, rinocerontes e elefantes (Guimarães 1967a). Guimarães *et al.* (2001) apresentaram chaves de identificação para as espécies de importância econômica. Os Cuterebrinae têm 37 espécies conhecidas em seis gêneros (Papavero & Guimarães 2009a, como família). Os gêneros de Cuterebrinae podem ser identificados com a chave ilustrada de Papavero & Guimarães (2009b).

Pantophthalmidae (Figs 36.32, 48). Uma das famílias com as maiores moscas do mundo, variando entre 18 e 45 mm de comprimento e uma envergadura que pode chegar até 100 mm (Krivosheina 2015). Pantophthalmidae ocorre apenas na região Neotropical com 20 espécies descritas e dois gêneros: *Opetiops* Enderlein, com uma espécie, e *Pantophthalmus* Thunberg, mais amplamente distribuído, com 19 (Papavero 2009c). No Brasil, as espécies ocorrem em todas as regiões do país, com 12 espécies registradas, 11 das quais pertencem à *Pantophthalmus* e *Opetiops alienus* (Hermann), embora ainda não haja registros de espécies da família para nove dos 26 estados (Fachin 2022a). Apenas *P. puncti* (Enderlein) é endêmica do Brasil. A família foi revisada por Val (1976), com o estudo de boa parte do material tipo, descrições, ilustrações e chaves para os gêneros e espécies de *Pantophthalmus*. Três trabalhos recentes sobre a família foram publicados por Papavero (2009d), Woodley (2009a) e Pujol-Luz & Pujol-Luz (2014), este último com uma nova versão da chave de identificação de Val (1976). O catálogo da família em Papavero (2009c). Os adultos raramente são vistos ou coletados. As larvas são xilófagas e vivem em troncos de mais de 15 famílias de plantas, com destaque para espécies da família Fabaceae (Papavero 2009c; Rapp 2011). Das 20 espécies da família, sete têm pelo menos um estágio do imaturo (larva ou pupário) conhecido (Rapp 2011; Krivosheina 2015).

Periscelididae (Figs 36.108, 126, 138). Cosmopolita, a família é composta por moscas associadas com seivas que exsudam de árvores decíduas (Periscelidinae) ou ocorrem em monocotiledôneas (Stenomicrinae), no entanto a história natural de alguns gêneros é desconhecida. As cerdas ocelares, quando presentes, estão inseridas na margem lateral do tubérculo ocelar (Mathis & Rung 2011). No mundo existem 107 espécies descritas em 11 gêneros classificados em duas subfamílias. No Brasil são 25 espécies (Rung 2022b). Existe uma chave de identificação para todos os gêneros e subgêneros mundiais (Mathis & Rung 2011).

Phoridae (incluindo Sciadoceridae) (Fig. 36.63). Cosmopolita, com 4.202 espécies em 302 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). As espécies neotropicais foram incluídas no catálogo mundial (Borgmeier 1968), posteriormente revisadas por Borgmeier (1971) e Brown (2009). Para a região Neotropical, estão registrados 225 gêneros (Amorim *et al.* 2002). No Brasil são conhecidas 851 espécies (Ament & Pereira 2022), mas existem estimativas da ocorrência de mais de 5 mil espécies. São moscas pequenas, variando de 0,4 a 6 mm de comprimento, reconhecidas pelo aspecto corcunda do tórax e venação característica, com veias anteriores (radiais) espessadas e as posteriores delgadas, sem veias transversais; as veias radiais fundem-se à veia costal aproximadamente no meio da área costal. Algumas espécies possuem fêmeas braquípteras e outras, fêmeas ápteras. São considerados um dos grupos com biologia mais variada entre todos os insetos e são encontrados em diferentes tipos de ambientes como corpos em decomposição, ninhos de roedores, de aves, flores, fungos, ninhos de vespas, cupins, formigas e em cavernas. Há diversos gêneros com espécies cujas larvas são parasitoides de outros insetos, aranhas e miriápodes, e outras são parasitas ou comensais em ninhos de formigas ou cupins. Carvalho & Mello-Patiu (2008) indicaram espécies de *Megaselia* Rondani e *Puliciphora* Dahl como de importância forense. Sciadoceridae era considerado uma família à parte, mas vários autores mais atuais têm incluído o grupo como a subfamília de Phoridae.

Piophilidae (= Thyreophoridae) (Fig. 36.91). Cosmopolita, composta por 83 espécies em 14 gêneros, (Pape *et al.* 2011). A maior riqueza é encontrada nas regiões temperadas e boreais do hemisfério norte. Atualmente, Thyreophoridae é considerada como parte de Piophilidae (McAlpine 1977). Na região Neotropical, ocorrem dez espécies, incluindo *Piophila casei* (Linnaeus), cosmopolita, o adulto é conhecido como a mosca-do-queijo e a larva como saltão. A biologia da maioria das espécies neotropicais não é conhecida, mas supõem-se que as larvas sejam decompositoras, alimentando-se de matéria em decomposição rica em proteínas, tanto de origem vegetal como animal (Ozerov & Norrbom 2010). Os adultos variam entre 3 e 6 mm de comprimento; são de coloração geralmente negro-metálica, podendo estar cobertos com cerdas finas e longas, e asa hialina (Albuquerque 1953). Para o Brasil, estão registradas sete espécies em quatro gêneros (Mello 2022c). Papavero & Pimentel (2002) disponibilizaram chaves para os gêneros e espécies neotropicais.

Pipunculidae (Figs 36.39, 64). Cosmopolita, com 1.428 espécies em 22 gêneros conhecidos no mundo (De Meyer 1996; Pape *et al.* 2011). Para a região Neotropical, são conhecidas cerca de 250 espécies. No Brasil ocorrem 158 espécies em 14 gêneros (Marques & Rafael 2022). As moscas geralmente são negras e variam de 2 a 11,5 mm de comprimento. Os adultos são capazes de pairar no ar e são reconhecidos pela cabeça esférica ou hemisférica, quase toda ocupada pelos olhos compostos. As fêmeas possuem ovipositor transformado em aguilhão adaptado para perfurar o tegumento do hospedeiro. As larvas são endoparasitoides de hemípteros auquenorrincos, principalmente ninfas e adultos de Delphacidae, Cicadellidae e Cercopidae. Quando a larva deixa o hospedeiro, causa a sua morte; a empupação ocorre no solo, na serapilheira ou na bainha de folhas. Têm potencial para o controle de cigarrinhas pragas de pastagens e da agricultura.

Platypezidae (Fig. 36.61). São conhecidas 277 espécies em 29 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). A família ainda não foi catalogada para a região Neotropical. Amorim *et al*. (2002) indicaram 19 gêneros para a região. No Brasil ocorrem três espécies em três gêneros (Pereira 2022). Os adultos variam de 2 a 10 mm de comprimento e alimentam-se de secreção de plantas. São encontrados de manhã e à tarde na vegetação mais baixa em áreas sombreadas ou áreas de infiltração de raios solares. Cerdas acrosticais unisseriadas e o tarso posterior geralmente achatado, mais distintos nas fêmeas, têm sido considerados possíveis sinapomorfias da família. Frequentemente fazem revoadas, para onde as fêmeas são atraídas. Representantes de *Microsania* Zetterstedt são atraídos pela fumaça ou pelo seu odor. As larvas são micetófagas. Os gêneros com espécies que ocorrem no Brasil podem ser identificados utilizando a chave de Kessel & Maggioncalda (1968).

Platystomatidae (Figs 36.92, 151). Cosmopolita, mais bem representada na África, Ásia e Austrália. São conhecidas 1.164 espécies em 138 gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011). Para a região Neotropical, estão registradas 26 espécies em quatro gêneros (Wendt 2016) e, para o Brasil, são reportadas duas espécies de *Senopterina* Macquart (Mello 2022d) e *Plagiostenopterina aenea* (Wiedemann), espécie de distribuição nas regiões Australiana e Oriental e reportada para o Brasil (Rodriques *et al*. 2021). Na região Neotropical os adultos variam entre 3,3 e 12 mm de comprimento; em geral são de coloração com brilho metálico, as asas possuem um padrão de manchas ou bandas escuras, usadas no elaborado comportamento de corte (Whittington 2010). Muito pouco é conhecido da biologia, mas em outras regiões biogeográficas os adultos preferem lugares sombreados, de vegetação densa. Não se conhece nenhum estágio imaturo das espécies neotropicais. Whittington (2010) apresentou uma chave para identificação dos gêneros de Platystomatidae neotropicais.

Pseudopomyzidae (Fig. 36.152). São conhecidas 35 espécies em 13 gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011). Os adultos variam entre 1,5 e 5 mm de comprimento (Marques & Rafael 2016); são de coloração castanho-escura, negra a amarela (Prado 1984a; Carvalho-Filho & Esposito 2011). A biologia e os estágios imaturos das espécies neotropicais são desconhecidos. A família está representada na região Neotropical, por sete espécies em quatro

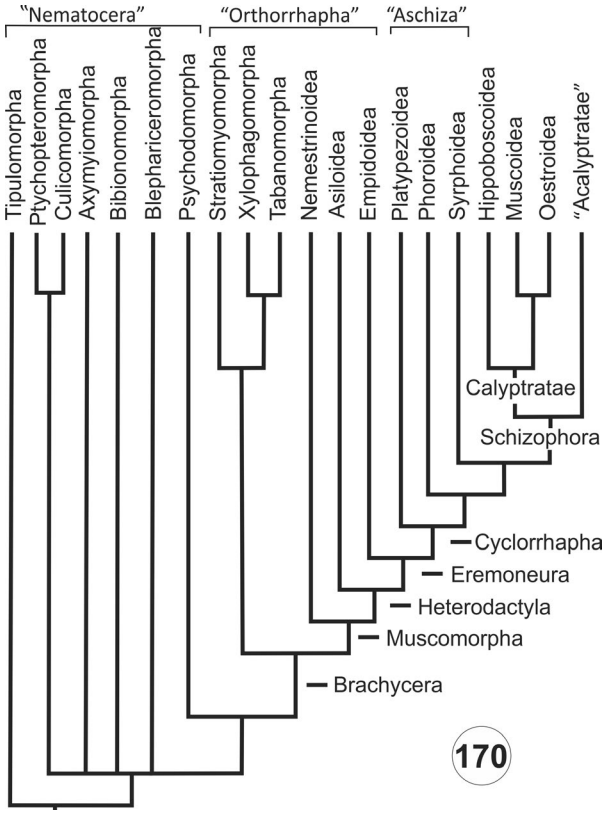


Figura 36.170. Hipótese de afinidades entre os grandes grupos de Diptera. Fonte: Yeates *et al.* (2007).

gêneros (Prado 1984a). São registradas duas espécies de *Rhinopomyzella* Hennig e uma de *Pseudopomyzella* Hennig para o Brasil (Carvalho-Filho & Esposito 2011; Pereira-Colavite 2020b). Duas espécies de *Latheticomyia* Wheeler foram registradas para Nova Teutônia (Hennig 1969), mas não foram nomeadas (Prado 1984a). Para a região Neotropical, a chave de identificação de gêneros mais recente é a de Buck & McAlpine (2010).

Psilidae (Figs 36.89, 127). Estão distribuídos principalmente na região Holártica, com poucas espécies conhecidas para as regiões Oriental, Afrotropical e Neotropical. Há 322 espécies descritas em 13 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Para a região Neotropical, estão registradas nove espécies em dois gêneros (Amorim *et al.* 2002). Aparentemente todas as espécies são fitófagas, mas poucas são pragas. Não é conhecido nenhum estágio larval (Prado 1975a). No Brasil, ocorrem três espécies de *Chyliza* Fallén (Ale-Rocha 2022a), duas estudadas por Albuquerque (1957).

Psychodidae (Figs 36.24–25). De distribuição cosmopolita exceto Antártica, contam com 3.026 espécies descritas em 144 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Os adultos variam de 1 a 5 mm de comprimento. A família está dividida em seis subfamílias: Bruchomyiinae, Horaiellinae, Phlebotominae, Psychodinae, Sycoracinae e Trichomyiinae. Os adultos possuem o corpo coberto por muitas cerdas, o que lhes confere um aspecto semelhante ao de uma pequena mariposa. Sua posição de repouso é característica, com as asas mantidas juntas sobre o abdômen. Para a região Neotropical, estão registradas 230 espécies de Phlebotominae e 140 nas demais subfamílias em 20 gêneros (Amorim *et al.* 2002). No Brasil são conhecidas 546

espécies em 45 gêneros (Shimabukuro *et al.* 2022). Os adultos são principalmente noturnos e a maioria das espécies pode ser encontrada em locais úmidos e sombreados. As larvas são livres, ápodes, eucéfalas, geralmente anfipnêusticas e são encontradas em meios aquáticos ou semiaquáticos ou locais úmidos, a mais conhecida delas crescendo junto a ralos de banheiros. A maioria das espécies é inofensiva ao homem, mas as espécies de *Phlebotomus* Rondani, conhecidas vulgarmente como birigui ou tatuquira, são hematófagas e possuem grande importância para a saúde humana, pois são vetores de agentes etiológicos causadores de diferentes tipos de leishmaniose.

Pyrgotidae (Figs 36.93, 166). Cosmopolita, porém a maior riqueza de espécies ocorre nos trópicos. São conhecidas 351 espécies em 58 gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011). Para a região Neotropical, estão registradas 59 espécies em 13 gêneros (Mello & Lamas 2016) e, para o Brasil, são reportadas 36 espécies em 5 gêneros (Mello 2022e). Os adultos variam entre 5 e 30 mm de comprimento; em geral os adultos possuem corpo robusto, com longas pernas e asas com padrão manchado, com bandas ou reticuladas, raramente hialinas (Hernández-Ortiz 2010). As larvas são parasitas internos de adultos de Scarabaeidae. A maioria das espécies voa à noite, assim como seus hospedeiros. A ovipostura ocorre durante o voo, no abdômen do hospedeiro (Steyskal 1967b). Muito pouco é conhecido da biologia ou dos estágios imaturos das espécies neotropicais. As espécies neotropicais foram revisadas por Aczél (1956). Hernández-Ortiz (2010) apresentou uma chave para os gêneros da América Central.

Rangomaramidae. A família foi proposta para cinco espécies do gênero *Rangomarama* Jaschhof & Didham, para a Nova Zelândia. O conceito da família foi revisto por Amorim & Rindal (2007) os quais reconheceram quatro subfamílias para o grupo (Rangomaraminae, Heterotrichinae, Chiletrichinae e Ohakuneinae), abrangendo gêneros que por muito tempo mantiveram uma posição incerta dentro da Mycetophiliformia (*sensu* Amorim & Rindal 2007 = Sciaroidea). Seis gêneros e vinte espécies foram registrados para a região Neotropical, pertencentes aos gêneros *Chiletricha* Chandler, *Eratomyia* Amorim & Rindal, *Ohakunea* Edwards, *Colonomyia* Colless, *Cabamofa* Jaschhof e *Rogambara* Jaschhof (Amorim & Falaschi 2012). Para o Brasil há o registro de duas espécies, *Chiletricha marginata* (Edwards) e *Colonomyia brasiliana* Amorim & Rindal (Falaschi 2022c).

Rhagionidae (Fig. 36.45). Historicamente tem sido uma família bastante heterogênea, incluindo gêneros relacionados a outros dípteros braquíceros, basicamente devido à falta de conhecimento filogenético da base de Diptera. Isso fica claro no catálogo de James (1968), onde estão incluídos representantes de grupos hoje tratados como famílias diferentes: *Vermileo* Macquart (atualmente em Vermileonidae, sem registro no Brasil) e *Atherix* Meigen, *Dasyomma* Macquart e *Suragina* Walker (atualmente em Athericidae). São conhecidas 756 espécies em 47 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Para a região Neotropical, estão registradas 97 espécies (James 1968; Santos 2008). No Brasil ocorrem 19 espécies em dois gêneros (Santos 2022b). Os adultos variam de 4 a 15 mm de comprimento; possuem pernas longas, delgadas, abdômen alongado e cônico. São visualizados geralmente sobre a vegetação e os hábitos alimentares são pouco conhecidos; algumas espécies alimentam-se de pólen e néctar. As larvas das espécies neotropicais são desconhecidas; as larvas conhecidas de outras regiões são aquáticas, predadoras, saprófagas ou coprófagas. Chave para identificação das subfamílias e gêneros do mundo foi publicada por Nagatomi (1982). Uma espécie de *Atherimorpha* White foi descrita do Brasil (Rio de Janeiro e Minas Gerais) e várias espécies de *Chrysopilus* Macquart reportadas para o Brasil (Coscarón & Coscarón 1995; Santos 2008).

Rhinophoridae (Fig. 36.83). Pouco representada na região Neotropical (Amorim *et al.* 2002). A família tinha vários gêneros incluídos entre os Calliphoridae, Sarcophagidae e Tachinidae. São conhecidas 174 espécies em 27 gêneros no mundo (Pape *et.* 2011). São dípteros que variam entre 2 e 11 mm de comprimento. A biologia das espécies conhecidas é bastante uniforme. As larvas são parasitoides internos de Isopoda terrestres. As fêmeas adultas depositam seus ovos em locais úmidos onde ocorrem esses crustáceos. Em contato com o hospedeiro, a larva penetra pela cutícula. Apenas uma larva se desenvolve em cada hospedeiro e o pupário se desenvolve no seu interior. Para o Brasil ocorrem quatro espécies em três gêneros (Nihei 2022), incluindo *Melanophora roralis* (L.), espécie paleártica introduzida (Guimarães 1971).

Richardiidae (Fig. 36.94). De distribuição restrita às Américas, ocorrem principalmente em regiões tropicais (Steyskal 1968c). São conhecidas 178 espécies em 34 gêneros (Pape *et al*. 2011), sendo que apenas dez não são de ocorrência Neotropical; para o Brasil, são reportadas 62 espécies em 15 gêneros (Alencar *et al*. 2013; Ale-Rocha 2022c). Os adultos variam entre 3 e 15 mm de comprimento. A biologia de suas espécies é pouco conhecida, mas provavelmente são saprófagas; poucas espécies atacam tecidos vivos de plantas, tornando-se pragas (Hancock 2010). Apenas o pupário de *Epiplatea hondurana* Steyskal e a larva de *Melanoloma viatrix* Hendel foram descritos (Steyskal 1958; Peñaranda & Ospina 1995 *apud* Hancock 2010). Para o Brasil, foi descrito o comportamento de cópula de uma espécie de *Setellia* Robineau-Desvoidy (Pie 1998). Machos de *Sepsisoma* Johnson têm comportamento agonístico ritualizado (Pie & Del-Claro 2001). Hancock (2010) apresentou uma chave para os gêneros das Américas.

Ropalomeridae (Fig. 36.101). São conhecidas 35 espécies distribuídas em nove gêneros (Ibáñez-Bernal & Hernández-Ortiz 2010; Ale-Rocha & Pollet 2019). Possui distribuição apenas nas Américas, essencialmente nas regiões tropicais, havendo apenas uma espécie ocorrendo na região Neártica (Ibáñez-Bernal & Hernández-Ortiz 2010). Os adultos são robustos e variam entre 6 e 12 mm de comprimento. As larvas de algumas espécies foram encontradas em matéria orgânica vegetal em decomposição, embora existam dados para adultos coletados em carcaças de porcos e cães (Rodrigues *et al.* 2019). No Brasil, são encontradas 28 espécies em oito gêneros (Ale-Rocha 2022b), quatro dos quais – *Kroeberia* Lindner, *Willistoniella* Mik, *Apophorhynchus* Williston e *Acrocephalomyia* Ibáñez-Bernal & Hernández-Ortiz – com revisões recentes e chave de identificação para as espécies (Marques & Ale-Rocha 2004; Marques-Costa & Ale-Rocha 2005a; Marques-Costa & Ale-Rocha 2005b; Alvim & Ale-Rocha 2016,

respectivamente). Os gêneros podem ser identificados pela chave apresentada por Ibáñez-Bernal & Hernández-Ortiz (2010).

Sarcophagidae (Fig. 36.84). Cosmopolita, Sarcophagidae tem 3.094 espécies descritas em 173 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). As espécies do mundo foram catalogadas por Pape (1996). Para a região Neotropical, são conhecidas 750 espécies, a maioria conhecida de áreas tropicais ou temperadas mais quentes. São dípteros de aparência externa relativamente uniforme, que variam entre 2 a mais de 25 mm de comprimento. As fêmeas são vivíparas ou ovovivíparas. Atualmente são reconhecidas três subfamílias, Miltogramminae, Paramacronychiinae e Sarcophaginae, razoavelmente uniformes em seus aspectos biológicos. A maioria das larvas dos Miltogramminae desenvolve-se em células de abelhas e vespas escavadoras, alimentando-se das provisões e algumas vezes destruindo ovos e larvas. As larvas de *Amobia* Robineau-Desvoidy, no Brasil, vivem em ninhos de Crabronidae (= Trypoxylionidae), Sphecidae e Vespidae (= Eumenidae) (Lopes 1969). *Ammophila gracilis* Lepeletier (Hymenoptera, Sphecidae) para de forragear e fica parada quando na presença de moscas miltogramíneas em seus ninhos. Esse comportamento é comum em outros Sphecidae, que retornam a suas atividades normais após a saída das moscas (Gaimari & Martins 1996). Pouco é conhecido dos hábitos das espécies neotropicais de Paramacronychiinae. Sarcophaginae tem hábito mais variado, pois são parasitas de insetos e outros artrópodes. Outras larvas são encontradas em matéria orgânica animal em decomposição, incluindo fezes humanas, como em *Oxysarcodexia* Townsend. Machos de Sarcophaginae frequentemente visitam flores. As espécies podem ser identificadas com a revisão de Lopes (1969). No Brasil são conhecidas 372 espécies em 42 gêneros (Mello-Patiu & Santos 2022). Uma chave de identificação para os gêneros com espécies de importância forense na América do Sul foi apresentada por Carvalho & Mello-Patiu (2008).

Scatopsidae (Fig. 36.26). Cosmopolita, com 407 espécies em 34 gêneros no mundo (Page *et al.* 2011). Os adultos variam entre 0,6 e 3,0 mm de comprimento e geralmente possuem coloração escura. Para a região Neotropical, são registradas 62 espécies em 22 gêneros (Amorim 2009a). Para o Brasil, há registros publicados de apenas três espécies (Amorim 2022a). Os adultos possuem pós-pedicelo com 5 a 10 artículos curtos e asa com venação reduzida; veias costal, R_1 e Rs fortes e as demais, fracas, Rs curta, terminando antes da metade da asa. As larvas têm como substrato matéria orgânica em decomposição e excrementos (Cook 1967). Os espécimes não são particularmente comuns em coleções científicas no Brasil (Carvalho *et al.* 2002a).

Scenopinidae (Fig. 36.56). Possuem 420 espécies em 25 gêneros conhecidos no mundo (Pape *et al.* 2011). Para a região Neotropical, estão registradas 16 espécies (Amorim *et al.* 2002). Os adultos variam de 2 a 6 mm de comprimento e alimentam-se de néctar. Essas moscas são raras em coleções (Carvalho *et al.* 2002a), com nove espécies em três gêneros registrados para o Brasil (Lamas 2022e). As únicas espécies brasileiras com informações sobre distribuição sazonal são *Metatrichia robusta* Kroeber (Rafael & Ale 1983) e *Scenopinus schulzi* Enderlein (Rafael *et al.* 2022b). As larvas de espécies conhecidas de outras regiões são predadoras de dermestídeos e de ácaros e têm sido encontradas em locais secos com acúmulo de poeira em habitações humanas, em ninhos de aves, ninhos de roedores e em termiteiros xilófagos (Krivosheina 1997). A família foi revisada por Kelsey (1969).

Sciaridae (Fig. 36.22). Os Sciaridae geralmente são enegrecidos e os adultos variam entre 1 e 11 mm de comprimento. São conhecidas 2.455 espécies em 92 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, são conhecidas 193 espécies em 29 gêneros (Amorim *et al.* 2002). No Brasil estão registradas 85 espécies em 20 gêneros (Amorim 2022b). É bem distribuída e seus representantes estão adaptados a uma grande variedade de climas. Foi tratada por alguns autores como subfamília de Mycetophilidae. Os adultos vivem em lugares sombreados e úmidos e podem ser reconhecidos pelos olhos que se tocam acima da base da antena e pela veia r–m que se alinha com o segundo setor da veia Rs. As larvas geralmente se alimentam de matéria orgânica em decomposição, excremento animal ou fungos. O corpo geralmente é pálido e a cápsula cefálica, preta brilhante. As espécies da região Neotropical são pouco estudadas (Amorim 1992).

Sciomyzidae (Fig. 36.102). Cosmopolita. No mundo estão descritas 618 espécies em 66 gêneros (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, são 85 espécies em 23 gêneros (Kirst *et al.* 2015); para o Brasil, são reportadas 28 espécies em sete gêneros (Marinoni 2022b). As larvas da maioria das espécies são primariamente parasitoides ou predadores de moluscos aquáticos ou terrestres, incluindo poucas espécies de moluscos operculados. As larvas das espécies de Tetanocerini matam a presa e depois se alimentam de tecidos. Os hábitos alimentares das larvas permitiriam sua utilização no controle biológico de vetores de doenças parasitárias, como fasciolose e esquitossomose, mas esta condição tem sido pouco investigada no Brasil (Knutson & Bredt 1976). Em Belém, Knutson & Carvalho (1989) investigaram a variação sazonal de duas espécies de *Thecomyia* Perty. Gêneros neotropicais podem ser identificados através da chave de Steyskal & Knutson (1975). Uma análise cladística da família foi feita por Marinoni & Mathis (2000). O padrão biogeográfico das espécies de *Sepedonea* Steykal foi investigado por Pires *et al.* (2008).

Sepsidae (Fig. 36.103). Cosmopolita, com 345 espécies conhecidas em 38 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, são conhecidas 46 espécies em dez gêneros (Silva 2010); para o Brasil, são reportadas 24 espécies em sete gêneros (Silva 2022b). Os adultos variam entre 2 e 7 mm de comprimento e possuem aparência semelhante às formigas; o corpo é castanho a negro, muitas vezes com brilho metálico e as asas frequentemente apresentam uma pequena mancha apical (Silva 2010). São frequentemente encontrados em fezes, mas alguns visitam matéria orgânica em decomposição, incluindo carcaças e material vegetal em decomposição (Silva 2010). Para a fauna do Brasil, os gêneros podem ser identificados através da chave de Silva (2010).

Simuliidae (Fig. 36.13). Cosmopolita, conhecidos vulgarmente como borrachudos ou piuns. No mundo, são conhecidas 2.121 espécies em 35 gêneros (Pape 2011). Na região Neotropical, há 348 espécies descritas em cinco gêneros (Amorim *et al.* 2002). Os adultos variam entre 1 e 6 mm de comprimento, possuem aspecto corcunda, asa larga, coberta com microcerdas, veias

anteriores fortes e veias posteriores fracas. As fêmeas da maioria das espécies são hematófagas e picam vorazmente, produzindo irritação severa, frequentemente acompanhada por manifestações tóxicas e alérgicas. As picadas podem causar hemorragia. As larvas são aquáticas, ocorrendo em águas correntes, presas a pedras e outros substratos através de um disco de fixação situado na extremidade posterior do corpo. Têm grande importância econômica, em especial na saúde pública, uma vez que são vetores do agente etiológico causador da oncocercose na África tropical, América Central e norte da América do Sul. As principais vetores dessa filariose são várias espécies de *Simulium* Latreille. Outros simulídeos podem ser transmissores de protozoários parasitas de aves e viroses patogênicas a vários animais. O conhecimento dos simulídeos como vetor de organismos patogênicos foi sumarizado por Crosskey (1973). Os adultos são bastante homogêneos, com poucos caracteres morfológicos distintivos, o que às vezes dificulta sua identificação. No Brasil, estão registradas 95 espécies em três gêneros (Gil-Azevedo & Corrêa 2022d). Foram divulgados levantamentos regionais e chaves de identificação parciais (como Vulcano 1967, Araújo-Coutinho *et al.* 1988, Strieder *et al.* 1992), além do catálogo atualizado da família para a região Neotropical e de um manual ilustrado com chaves de identificação de gêneros (Coscarón *et al*. 2008, 2009).

Somatiidae. De distribuição exclusivamente neotropical, é conhecida de sete espécies descritas em *Somatia* Schiner (Steyskal 1970; Pape *et al*. 2011), sendo que quatro ocorrem no Brasil (Marques 2022). Os adultos são pequenos, algumas vezes menores do que 5 mm de comprimento, com a coloração variando do negro-brilhante ao amarelo. A espécie *Somatia schildi* Steyskal foi observada alimentando-se em lagarta morta, e alguns espécimes foram reportados como visitantes de nectários extra-florais de várias plantas (Carvalho-Filho 2017). Nada é conhecido dos estágios imaturos. As espécies podem ser identificadas através da chave proposta por Steyskal (1968b).

Sphaeroceridae (=Borboridae) (Figs 36.75, 111, 139). Cosmopolita muito abundante nos hábitats terrestres, com 1.571 espécies em 137 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, são conhecidas 174 espécies em 15 gêneros (Amorim *et al.* 2002). No Brasil existem registros de 70 espécies em 27 gêneros somente para as regiões sul e sudeste do país, denotando a necessidade de um estudo mais aprofundado dessa fauna (Miranda 2022b). Os adultos não ultrapassam 5 mm de comprimento e a coloração da maioria é escura, apresentando uma grande variação morfológica. Os estágios larvais da maioria das espécies desenvolvem-se em matéria orgânica em decomposição. No estágio adulto, frequentemente são encontrados em grande número em associação com excrementos de mamíferos domésticos.

Stratiomyidae (Fig. 36.49, 140, 153). Grupo extremamente diverso e heterogêneo de ampla distribuição mundial e com espécies ocorrendo em todas as regiões biogeográficas. Possui 2.800 espécies descritas em mais de 360 gêneros e 12 subfamílias (Woodley 2001; Hauser *et al*. 2017). Na região Neotropical, existem cerca de 1.000 espécies em 160 gêneros (Woodley 2001). Apesar da grande variação morfológica, os adultos são separados dos demais Stratiomyomorpha pela venação alar, com as veias radiais concentradas na porção anterior e uma célula discal relativamente reduzida, e pelo pós-pedicelo com número reduzido de artículos (de 1 a 8) (Hauser *et al*. 2017). Os adultos variam entre 2 e 28 mm de comprimento (Woodley 2009b), embora algumas espécies possam atingir 40 mm. São comuns em florestas tropicais, onde são encontrados em folhas, flores e sobrevoando material vegetal em decomposição (Woodley 2001). As espécies são em grande parte miméticas de vespas e abelhas, com muitas espécies polinizadoras, e também podem ser miméticas de cigarras, percevejos, formigas, micro-himenópteros, mariposas, besouros e de diversas famílias de moscas (Hauser *et al*. 2017). Os imaturos são terrestres ou aquáticos, frequentemente associados a diversos tipos de material orgânico em decomposição, sendo saprófagos, coprófagos e fitófagos. Devido à atuação das espécies como decompositores de matéria orgânica na natureza, as larvas de *Hermetia illucens* (Linnaeus), espécie cosmopolita, têm sido utilizadas em diversos setores da sociedade, como nutrição animal de aves, peixes e suínos e resolução de crimes. Existe certo consenso que pelo menos seis das 12 subfamílias não correspondem a agrupamento monofiléticos (Woodley 2001). No Brasil, são encontradas 347 espécies, 107 gêneros e 11 subfamílias (Fachin 2022b). Entretanto, ainda não há uma chave de identificação que inclua todos os gêneros que ocorrem na América do Sul ou Brasil. Alguns dos gêneros podem ser identificados com a chave de Woodley (2009b) para a fauna da América Central. O catálogo mundial da família encontra-se em Woodley (2001).

Streblidae (Figs 36.73–74). São moscas hematófagas, parasitas obrigatórias de morcegos. Inclui espécies ápteras, braquípteras e aladas (Graciolli & Carvalho 2001b). A maioria das espécies é ectoparasita, exceto as fêmeas de *Ascodipteron* Adensamer, de ocorrência no Velho Mundo, que se tornaram endoparasitas (Wenzel 1970). A distribuição é primariamente tropical, com poucas espécies ocorrendo nos subtrópicos e regiões mais quentes das zonas temperadas. Estão descritas 224 espécies no mundo, das quais 152 são encontradas no continente americano (Graciolli & Carvalho 2001b). São adenotróficas e vivíparas, sendo que as larvas se alimentam por "glândulas de leite uterinas". As fêmeas de *Megistopoda aranea* (Coquillett) produzem no máximo uma larva a cada 10 dias. Após a larvipostura, a cutícula rapidamente endurece e forma o pupário (Overal 1980). A maioria das espécies do Novo Mundo é monoespecífica ou ocorre em uma ou duas espécies de hospedeiros. No Brasil, são encontradas 97 espécies em 23 gêneros (Graciolli 2022d). No Paraná, Graciolli & Carvalho (2001b) registraram 23 espécies em 11 gêneros e apresentaram uma chave de identificação pictórica para as espécies e gêneros da região.

Syringogastridae (Fig. 36.88). De distribuição neotropical, tem 22 espécies descritas em um gênero, *Syringogaster* Cresson (Rafael *et al.* 2011). São encontradas nove espécies no Brasil (Câmara & Rafael 2022b). O grupo foi elevado ao nível de família por Prado (1969) e suas espécies são classificadas em três grupos, de acordo com a análise filogenética da família (Rafael *et al.* 2011). Os adultos variam entre 4 e 6 mm de comprimento, têm abdômen alongado e clavado, e pernas finas. Os estágios imaturos são desconhecidos (Prado 1975b).

Syrphidae (Figs 36.40–41, 65, 154, 167). São conhecidas 6.107 espécies em 209 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Para a região Neotropical, são conhecidas 1.637 espécies em 82 gêneros (Amorim *et al.* 2002). A família está dividida em três subfamílias, Microdontinae, Syrphinae e Eristalinae. São encontradas 591 espécies em 74 gêneros no Brasil (Morales & Marinoni 2022). Os adultos variam de 4 a 25 mm de comprimento, sendo moscas comuns, de colorido variável, com muitas espécies miméticas de vespas e abelhas. Voam muito bem e são capazes de pairar no ar. São reconhecidos pela veia espúria geralmente presente na asa; muitas espécies visitam flores, onde obtém néctar e pólen como alimento, sendo que a família é considerada uma das mais importantes polinizadoras entre os Diptera. Os sirfídeos têm alto potencial econômico pelas espécies polinizadoras, desempenhando o papel das abelhas em monoculturas. As larvas são predadoras, saprófagas, coprófagas, micetófagas ou fitófagas e são encontradas em grande variedade de hábitats, inclusive, entre os Microdontinae, como inquilinos em ninhos de insetos sociais (cupins, formigas, vespas e abelhas) (Thompson *et al.* 1976). Algumas espécies são predadoras de afídeos, tripes e larvas de lepidópteros, desempenhando papel semelhante ao dos besouros coccinelídeos. Outras espécies são prejudiciais a culturas, destruindo bulbos e tubérculos de plantas ornamentais. Marinoni *et al.* (2007) publicaram chave pictórica para identificação dos gêneros de Syrphinae com espécies de ocorrência no sul do Brasil.

Tabanidae (Figs 36.29–31, 44, 168). Moscas conhecidas popularmente como mutucas ou botucas. São 4.434 espécies em cerca de 156 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Para a região Neotropical, estão descritas 1.205 espécies (Henriques *et al.* 2012). Os adultos têm voo forte e variam de 5 a 25 mm de comprimento. A maioria das fêmeas é hematófaga, atuando como pragas e vetores de agentes patogênicos (bactérias, vírus, protozoários e helmintos) aos animais silvestres e domésticos (Krinsky 1976). Quando muito abundantes, podem causar prejuízos por dificultar o trabalho no campo, afastando frequentadores de locais de veraneio, e causando grande estresse nos animais domésticos, prejudicando sua alimentação e descanso. A maioria das espécies tem como hospedeiros os mamíferos e alguns répteis e até aves (Ferreira *et al.* 2002, Oliveira *et al.* 2002). Algumas espécies são miméticas de abelhas, outras de vespas. A fauna menos conhecida é a da copa das árvores, que só começou a ser explorada na Amazônia, com o uso de armadilhas adaptadas para capturar a fauna do dossel (Rafael & Gorayeb 1982). São coletados com frequência em armadilhas Malaise e os machos são atraídos por armadilhas luminosas. O local com mais alta riqueza de espécies conhecida no Brasil é a Reserva Ducke, em Manaus, com 84 espécies (Henriques 2004, 2009). As larvas são predadoras, aquáticas, semiaquáticas e mais raramente terrestres. No Brasil, são registradas 488 espécies (Krolow & Henriques 2022); os gêneros que ocorrem no Brasil podem ser identificados utilizando a chave de Coscarón & Papavero (1993). Turcatel *et al.* (2007) publicaram chave pictórica para subfamílias, tribos e gêneros das espécies que ocorrem no estado do Paraná. Krolow *et al.* (2007) apresentaram chave pictórica para os gêneros que possuem espécies ocorrendo nos campos sulinos. Chave ilustrada para os gêneros de Tabanidae que ocorrem no Brasil pode ser encontrada em Coscarón & Papavero (2009a, b).

Tachinidae (Figs 36.71, 85, 155). Cosmopolita, é uma das maiores famílias de Diptera, com 9.626 espécies em 1.597 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, ocorrem 2.864 espécies, em 944 gêneros (Guimarães 1971). São encontradas 777 espécies em 320 gêneros no Brasil (Nihei *et al.* 2022). Os adultos variam entre 2 e 20 mm de comprimento e são muito diversificados na forma geral do corpo. A maioria das larvas é endoparasitoide de insetos, principalmente de larvas de Lepidoptera, larvas e adultos de Coleoptera, larvas de Hymenoptera, ninfas e adultos de Hemiptera, Orthoptera, Mantodea e outras ordens, com apenas poucos registros publicados de parasitismo em aranhas e escorpiões. O hábito de alguns taquinídeos de parasitar hospedeiros herbívoros implica em um considerado interesse para o controle biológico de pragas. Cerca de 100 espécies já foram utilizadas em controle biológico (Stireman *et al.* 2006). Para o Brasil, não existem chaves de identificação mais gerais (subfamília e tribos), com a grande maioria das chaves disponíveis sendo limitada a grupo de gêneros ou a gêneros (por exemplo, Toma 2003).

Tanypezidae. Possui 68 espécies em cinco gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Os adultos variam entre 5 e 11,5 mm de comprimento, possuem corpo alongado, cabeça grande que é achatada posteriormente, faixas prateadas no corpo, tórax relativamente robusto e pernas longas e delgadas (Lonsdale 2013). A biologia e estágios imaturos das espécies neotropicais são desconhecidos (Steyskal 1967a). No Brasil, ocorrem nove espécies de *Neotanypeza* (Vieira 2022).

Tephritidae (= Trypetidae) (Figs 36.95, 141). Cosmopolita, conhecida popularmente como moscas-das-frutas, possui maior riqueza de espécies nos trópicos. São conhecidas 4.716 espécies em 492 gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011). Para a região Neotropical, estão registradas 950 espécies em 71 gêneros (Norrbom 2010). Os adultos variam de 2 a 35 mm de comprimento (Norrbom 2010; Savaris *et al*. 2016) e a maioria das espécies é fitófaga, com exceção de alguns representantes da subfamília Tachiniscinae, que parasitam larvas e pupas de lepidópteros da família Saturniidae, e algumas espécies da subfamília Phytalmiinae, que são saprófagos (Norrbom 2010). É a família de Diptera de maior importância agrícola, dado o dano que as larvas de algumas espécies causam em plantas de interesse econômico. As larvas alimentam-se de tecido vivo de plantas, onde ocorre a oviposição. Algumas espécies desenvolvem-se em flores, sementes, ramos (induzem galhas) ou raízes de Asteraceae (Foote 1967; Norrbom 2010). A biologia da maioria das espécies brasileiras é pouco conhecida, exceto para aquelas de importância econômica (Malavasi & Zucchi 2000). As larvas da maioria das espécies são difíceis de serem reconhecidas pela grande semelhança entre elas, mesmo de subfamílias diferentes. No Brasil ocorrem 286 espécies em 49 gêneros (Uchoa 2022b). Quatro gêneros possuem espécies de importância econômica: *Anastrepha* Schiner, *Bactrocera* Macquart, *Ceratitis* Macleay e *Rhagoletis* Loew. *Ceratitis* e *Bactrocera* possuem uma espécie cada, ambas introduzidas no Brasil: *C. capitata* (Wiedemann), no início do século XX e *B. carambolae* Drew & Hancock, recentemente (Zucchi 2000). *Anastrepha* possui 121 espécies conhecidas no Brasil e é o gênero de maior importância econômica. *Rhagoletis* possui quatro espécies. Zucchi (2000) apresentou chave de identificação para

gêneros com espécies de importância econômica e Foote (1980) e Norrbom (2010) disponibilizaram chaves de identificação e sumário para os gêneros na região Neotropical.

Teratomyzidae. São conhecidas 23 espécies em sete gêneros no mundo (Rodrigues *et al.* 2016). Ocorrem em áreas geográficas descontínuas, como Nova Zelândia, Austrália, Nepal e América do Sul (Prado 1975d). Na América do Sul, ocorrem três espécies, no Chile e sul do Brasil (Amorim *et al.* 2002), com apenas *Camur willi* McAlpine & Keyzer registrada no Paraná (Freitas-Silva 2022). Os adultos são de tamanho pequeno, geralmente de coloração amarela a negra. Os hábitos das espécies neotropicais são desconhecidos, mas em outras regiões as larvas estão associadas a pteridófitas, Malvaceae ou se alimentando de esporos de fungos (Rodrigues *et al.* 2016).

Thaumaleidae. Os taumaleídeos foram registrados para o Brasil, para a Floresta Atlântica (Pivar *et al*. 2018; Pinho 2022b). Existem cerca de 190 espécies descritas para o mundo, com uma distribuição predominantemente Holártica. Ocorrem também na Argentina e Chile. São pequenos, com cerca de 2–3 mm, corpo robusto, com pós-pedicelo alongado em formato de arista, olhos holópticos em machos e fêmeas. As larvas são encontradas na superfície de rochas úmidas, cobertas por uma fina camada de água vertical, em riachos com água fria e sombreados (Pivar *et al*. 2018).

Therevidae (Figs 36.57, 156). Compõem um grupo de moscas semelhantes aos asilídeos, mas sem o vértice escavado. Está dividida em três subfamílias: Therevinae, Phycinae e Agapophytinae. Os adultos variam de 2,5 a 15 mm de comprimento. São conhecidas 1.143 espécies em 128 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Ainda não foi catalogada na região Neotropical, mas Amorim *et al.* (2002) citaram o registro de 147 espécies para esta região. No Brasil, ocorrem 36 espécies em 11 gêneros, listados por Limeira-de-Oliveira (2022). Os adultos são relativamente raros, diurnos, com o abdômen afilado e alimentam-se de seiva de plantas, água, secreções e excreções de insetos, de modo geral vivendo em regiões abertas (Majer 1997). As larvas conhecidas de outras regiões são predadoras de larvas de outros insetos, principalmente coleópteros, lepidópteros e dípteros que vivem no solo, serapilheira, em ocos de árvores ou em terrenos arenosos (Irwin & Webb 1991). Existem espécies canibais e outras são fitófagas (Majer 1997).

Tipulidae (Figs 36.7, 27). Cosmopolita, com 4.415 espécies descritas em 39 gêneros no mundo (Pape *et al.* 2011). Na região Neotropical, são 719 espécies em 14 gêneros (Amorim *et al.* 2002). No Brasil estão registradas 160 espécies em nove gêneros (Ribeiro 2022b). Os adultos são facilmente reconhecíveis pela forma delgada e alongada do corpo, pernas muito longas e finas, que se quebram com facilidade, asas alongadas e estreitas, e ausência de ocelos. Variam de 2 a 75 mm de comprimento. As larvas são alongadas, com cápsula cefálica distinta. Habitam ambientes desde estritamente aquáticos, como águas correntes ou águas que se acumulam em plantas, como bromélias, até completamente terrestres, em matéria vegetal em decomposição, madeira ou terra úmida próxima a riachos (Alexander & Alexander 1970).

Ulidiidae (= Otitidae, = Pterocalidae) (Figs 36.97–98). Apresenta distribuição predominante nas Américas e, em menor extensão, na região Paleártica (Kameneva *et al*. 2017). São conhecidas 875 espécies em 110 gêneros no mundo (Pape *et al*. 2011). A filogenia de Pterocallini, uma das tribos endêmicas na região Neotropical, foi investigada por Vasconcelos *et al*. (2021). No Brasil, são conhecidas 58 espécies (Mello 2022f). Os adultos variam entre 2 e 14 mm de comprimento. A maioria das espécies é saprófaga e poucas são fitófagas, algumas de interesse econômico por serem pragas de espécies cultivadas. Os machos de *Plagiocephalus* Wiedemann possuem forte dimorfismo sexual, com a largura da cabeça podendo chegar a cinco vezes o comprimento do corpo, sendo que no Brasil são encontradas duas espécies desse gênero (Kameneva 2004; Vasconcelos *et al*. 2019).

Xylophagidae (Figs 36.33, 47, 157). Já foram descritas 145 espécies em 15 gêneros (Pape *et al*. 2011). Para a região Neotropical, estão registradas 10 espécies em dois gêneros (Pujol-Luz 2019), com sete espécies ocorrendo no Brasil (Fachin 2022d). As espécies variam de 4 a 17 mm de comprimento (James 1975). *Rachicerus* Walker às vezes é tratado como uma família separada, Rachiceridae (Nagatomi 1997). Os adultos são fáceis de serem identificados pela antena pectinada. As larvas das espécies neotropicais são desconhecidas; as conhecidas de outras regiões são predadoras e foram encontradas em troncos em decomposição (Nagatomi 1997). As espécies brasileiras foram revisadas por Carrera (1945).

Xylomyidae (= Solvidae) (Fig. 36.142). No mundo, são conhecidas cerca 140 espécies de quatro gêneros (Woodley 2011), dos quais *Solva* Walker é o mais diverso com 101 espécies (Woodley 2011). Apenas 16 espécies em três gêneros ocorrem na região Neotropical, com seis espécies em *Arthropeina* Lindner, sete em *Solva* e três em *Xylomya* Rondani (Fachin & Assis-Pujol 2016). No Brasil, são encontrados apenas *Arthropeina* com cinco espécies e *Solva* com duas (Fachin 2022c). Os adultos são miméticos de vespas e de icneumonídeos, geralmente de corpo preto, mas que também pode ser amarelado como *Arthropeina*, com tamanho variando entre 4–14 mm de comprimento. São relativamente raros, com maior captura de fêmeas em armadilhas Malaise, mas não em grande número. As larvas de espécies neárticas e paleárticas são saprófagas, porém não há informação sobre os imaturos das espécies neotropicais. Na região Neotropical, *Arthropeina* foi revisado por Fachin & Amorim (2014). A família é historicamente pouco representada nas coleções brasileiras (Carvalho *et al*. 2002a), mas nos últimos anos, houve um aumento no número de exemplares depositados na coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Os gêneros que ocorrem no Brasil podem ser identificados com a chave de Woodley (2009b) e o catálogo mundial da família em Woodley (2011) que também inclui sinopses atualizadas dos gêneros.

Agradecimentos. Aos diversos pesquisadores que enviaram informações, imagens e identificações de espécies: Alessandre Pereira-Colavite – Neriidae, Periscelididae; Allen Norrbom – Tephritidae; Amanda Cipandri Pires – Sciomyzidae; Ângelo Pires do Prado (*in Memorian*) e Brian V. Brown – Phoridae; Augusto L. Henriques – Tabanidae; Cátia Antunes de Mello Patiu (*in memorian*) – Sarcophagidae; Dalton de Souza Amorim – Ly-

gistorrhinidae, Sciaridae; Daniela Cristina Calado – Culicidae; Danilo Pacheco Cordeiro – Psychodidae; Diego Aguilar Fachin – Stratiomyidae, Pantophthalmidae, Xylomyidae; Gabriela Pirani – Drosophilidae, Ephydridae; Guilherme C. Ribeiro – Asilidae, Dolichopodidae, Limoniidae, Lygistorrhinidae, Syrphidae, Tabanidae, Tipulidae; Gustavo Graciolli – Hippoboscidae, Streblidae, Nycteribiidae; Heloísa Fernandes Flores – Odiniidae; Jéssica Gillung – Acroceridae; José Roberto Pujol-Luz – Acroceridae, Stratiomyidae; Júlia Calhau – Aulacigastridae, Mydidae; Lucas Roberto Pereira Gomes – Anthomyiidae; Luciane Marinoni – Syrphidae, Sciomyzidae; Marcoandre Savaris – Tephritidae; Martin Hauser – Stratiomyidae, Therevidae; Mauren Turcatel – Tabanidae; Mirian Nunes Morales – Syrphidae; Rafaela Falaschi – Diadocidiidae, Ditomyiidae, Keroplatidae, Rangomaramidae; Renato S. Capellari – Dolichopodidae; Rosaly Ale-Rocha – Periscelididae; Tatiana A. Sepúlveda – Neriidae; Valéria Cid Maia – Cecidomyiidae. Ao Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná (projeto TaxonLine), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) (Camila Fernandes Conti) pelo auxílio na confecção das imagens de espécimes e ao Lucas Roberto Pereira Gomes (UFPR) pela edição das figuras desta segunda edição. A Luciane Marinoni e Gustavo Graciolli, pelo auxílio na escolha das espécies para confecção dos desenhos e figuras de Sciomyzidae e Streblidae, respectivamente. CJBC, JAR, MSC e CJEL são bolsistas do CNPq (processos números 309873/2016–9, 306661/2021-7, 303414/2018–9 e 302751/2019–0, respectivamente).

Referências bibliográficas

Aczél, M. 1956. Revisión parcial de las Pyrgotidae neotropicais y antárcticas, con sinopsis de los géneros y espécies (Diptera, Acalyptratae). **Revista Brasileira de Entomologia** 4: 161–184.

Albuquerque, D.O. 1953. Sobre um gênero e uma espécie nova de "Thyreophoridae" do Brasil (Diptera, Haplostomata). **Revista Brasileira de Biologia** 13(2): 109–112.

Albuquerque, D.O. 1957. Fauna do Distrito Federal. XXXVII – Redescrição de *Chyliza consanguinea* Schiner, 1858 e descrição de duas espécies novas (Diptera–Psilidae). **Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro**, Nova Série, 162: 1–11.

Albuquerque, D.O.; D. Pamplona & C.J.B. de Carvalho 1981. Contribuição ao conhecimento dos *Fannia* R.-D., 1830 da região Neotropical (Diptera, Fanniidae). **Arquivo do Museu Nacional do Rio de Janeiro** 56: 9–34.

Albuquerque, L.P. 1972. Sobre uma espécie do gênero *Scipopus* Enderlein, 1922 (Diptera, Micropezidae). **Acta Amazonica** 2(1): 123–126.

Alencar, L.B. de; L.D. Wendt; R. Ale-Rocha 2013. *Richardia* Robineau-Desvoidy (Diptera, Tephritoidea, Richardiidae) from Central Amazon, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 57: 202.

Ale-Rocha, R. 2022a. **Psilidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1623>. Acesso: 18/fev/2022.

Ale-Rocha, R. 2022b. **Ropalomeridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/748>. Acesso: 18/fev/2022.

Ale-Rocha, R. 2022c. **Richardiidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/694>. Acesso: 18/fev/2022.

Ale-Rocha, R. & M. Pollet 2019. First records of Ropalomeridae (Diptera, Acalyptratae) from French Guian. **Zoosystema** 41: 1–5.

Ale-Rocha, R. & R.A.P. Freitas-Silva 2022. **Hybotidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1413>. Acesso: 17/fev/2022.

Alexander, C.P. & M.M. Alexander 1970. Family Tipulidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 4, 259 pp.

Alvim, E. & R. Ale-Rocha 2016. Two new species of *Acrocephalomyia* Ibáñez-Bernal & Hernández-Ortiz, 2012 from Brazil (Diptera: Ropalomeridae) and a key to known species. **Zootaxa** 4067: 57–64.

Amaral, E.M.; S.S. Oliveira & R.L. Falaschi 2022. An unknown world in the Neotropical region: a complete life cycle of a new species of *Monoclona* Mik, 1886 (Diptera: Mycetophilidae: Sciophilinae). **Zootaxa** 5091: 107–130.

Ament, D.C. & T.P.L Pereira 2019. **Phoridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/183530>. Acesso: 18/fev/2022.

Amorim, D.S. 1992. A catalogue of the family Sciaridae (Diptera) of the Americas south of the United States. **Revista Brasileira de Entomologia** 36(1): 55–77.

Amorim, D.S. 2009a. Catalogue of the Neotropical Diptera. Scatopsidae. **Neotropical Diptera** 4: 1–18.

Amorim, D.S. 2009b. Neotropical Diptera diversity: richness, patterns, and perspectives, pp. 71–97. *In*: T. Pape; D. Bickel & R. Meier. **Diptera Diversity: status, challenges and tools**. Koninklijke Brill NV, Leiden. 459 pp.

Amorim, D.S. 2022a. **Scatopsidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1389>. Acesso: 18/fev/2022.

Amorim, D.S. 2022b. **Sciaridae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1556>. Acesso: 18/fev/2022.

Amorim, D.S. & D.K. Yeates 2006. Pesky gnats: ridding dipteran classification of the Nematocera. **Studia Dipterologica** 13: 3–9.

Amorim, D.S. & E. Rindal 2007. A phylogenetic study of the Mycetophiliformia, with creation of the subfamilies Heterotrichinae, Ohakuneinae, and Chiletrichinae for the Rangomaramidae (Diptera, Bibionomorpha). **Zootaxa** 1535: 1–92.

Amorim, D.S. & R.L. Falaschi 2012. Catalogue of Neotropical Diptera. Rangomaramidae. **Neotropical Diptera** 21: 1–7.

Amorim, D.S. & C.J.B. de Carvalho 1992. Book review: McAlpine, J.F. 1989. Phylogeny and classification of the Muscomorpha, pp. 1397–1518. *In*: J.F. McAlpine (ed.). Manual of Nearctic Diptera. Ottawa, Res. Branch, Agriculture Canada, vol. 3, (monograph n. 32). **Revista Brasileira de Entomologia** 36(4): 899–904.

Amorim, D.S.; V.C. Silva & M.I.P.A. Balbi 2002. Estado do conhecimento dos Diptera neotropicais, pp. 29–36. *In*: C. Costa; S.A. Vanin; J.M. Lobo & A. Melic (eds). **Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografia y Entomologia Sistemática PrIBES**. M3m Monografias Tercer Milênio, vol. 2. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA) & Cyted, Zaragoza, 329 pp.

Amorim, D.S.; P.R. Riccardi & J.A. Rafael. 2020. First known extant species of *Alavesia* (Diptera: Atelestidae) in the Neotropical Region: *Alavesia leukoprosopa*, sp. nov., from the Southern Atlantic Forest, Brazil. **American Museum Novitates** 2020(3962): 1–12.

Araújo-Coutinho, C.J.P.C.; M. Maia-Herzog & B.C. Souza 1988. Levantamento das espécies do gênero *Simulium* Latreille (Diptera, Simuliidae) no litoral norte do estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Entomologia** 32(1): 11–17.

Artigas, J.N. & N. Papavero 1990. Studies of Mydidae (Diptera). V. Phylogenetic notes, key to the American genera and illustrations of spermathecae. **Gayana, Zoologia**, **Concepción** 54: 87–116.

Artigas, J.N. & M.B. Hengst 1999. Illustrated key for the genera of the Argentinian asilids (Diptera, Asilidae). **Revista chilena de História Natural** 72(1): 107–150.

Barber, K.N. & J. Roháček 2010. Anthomyzidae (Anthomyzid Flies), pp. 1073–1081. *In*: B.V. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**. Vol. 2. NRC Research Press, Ottawa, 715–1442 pp.

Barneche, J.A.; J.P. Gillung & A. González 2013. Description and host interactions of a new species of Exetasis Walker (Diptera: Acroceridae), with a key to species of the genus. **Zootaxa** 3664: 525–536.

Barnes, J.K. 1981. Revision of the Helosciomyzidae (Diptera). **Journal of the Royal Society of New Zealand** 11: 45–72.

Bayless, K. 2007. Coelopidae. Kelp Flies. Version 20 December 2007. <http://tolweb.org/Coelopidae/10652/2007.12.20> in **The Tree of Life Web Project**, <http://tolweb.org/>. Acesso: 9/mar/2022.

Bechev, D. & P. Chandler 2011. Catalogue of the Bolitophilidae and Diadocidiidae of the World (Insecta: Diptera). **Zootaxa** 2741: 38–58.

Bernardi, N. 1973. The genera of the family Nemestrinidae (Diptera, Brachycera). **Arquivos de Zoologia**, São Paulo 24: 211–318.

Bertone, M.A.; G.W. Courtney & B.M. Wiegmann 2008. Phylogenetics and temporal diversification of the earliest true flies (Insecta: Diptera) based on multiple nuclear genes. **Systematic Entomology** 33: 668–687.

Borgmeier, T. 1968. A catalogue of the Phoridae of the World (Diptera, Phoridae). **Studia Entomologica** 11: 1–367.

Borgmeier, T. 1971. Supplement to a Catalogue of the Phoridae of the World. **Studia Entomologica** 14: 177–224.

Bortolanza, M.; C.J.B. de Carvalho & A.P.C. Lara 2006. A new species of *Coenosopsia* Malloch (Diptera, Anthomyiidae) from southern Brazil and a reappraisal of the cladistic analysis of the genus. **Zootaxa** 1242: 37–52.

BPBES/REBIPP 2019. **Relatório temático sobre polinizaçãoo, polinizadores e produção de alimentos no Brasil**. São Carlos, Editora Cubo, 179 pp.

Braga, I.S.; A. Pereira-Colavite & A.J. Creão-Duarte 2017. New distribution records for Neriidae (Diptera, Schizophora) from northeastern Brazil. **Check list** 13: 2151–2017.

Brooks, S.E. 2002. Audacious predacious lifestyles, pp. 6–8. *In*: J.H. Skevington & P.T. Dang (eds). Exploring the diversity of flies (Diptera). **Biodiversity** 3(4): 3–27.

Brown, B.V. 2009. **Update of Borgmeier's 1968 catalog of world phorids.** <https://phorid.net/pcat/>. Acesso mar/2009.

Brown, B.; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado 2009. **Manual of Central American Diptera.** Ottawa, NRC Research Press, vol. 1, 714 pp.

Brown, B.; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado 2010. **Manual of Central American Diptera.** Ottawa, NRC Research Press, vol. 2, 715 – 1445 pp.

Buzzi, Z.J. 2009. **Nomes populares de insetos e ácaros do Brasil**. Curitiba, Ed. Universidade Federal do Paraná, 629 pp.

Buck, M. 2010. Neriidae, pp. 815–819. *In*: B.V. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**, vol. 2, Ottawa, NRC Research Press.

Buck, M. & McAlpine, D.K. 2010. Pseudopomyzidae, pp. 821–825. *In*: B.V. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**, vol. 2, Ottawa, NRC Research Press.

Calhau, J. 2022. **Mydidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/951>. Acesso: 17/fev/2022.

Calhau, J. & R. Ale-Rocha 2022. **Heleomyzidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1464>. Acesso: 17/fev/2022.

Calhau, J.; C.J.E. Lamas & S.S. Nihei 2015. Review of the *Gauromydas* giant flies (Insecta, Diptera, Mydidae), with descriptions of two new species from Central and South America. **Zootaxa** 4048: 392–411.

Calhau, J.; S. Lima; J.A. Rafael & C.J.E. Lamas 2019. A taxonomic synopsis of *Chrysomydas* Wilcox, Papavero & Pimentel (Diptera: Mydidae: Mydinae), with first bionomic records for the genus and description of a new species from Brazil. **Zootaxa** 4664: 103–114.

Câmara, J.T. & J.A. Rafael 2022a. **Brachystomatidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2039>. Acesso: 18/fev/2022.

Câmara, J.T. & J.A. Rafael 2022b. **Syringogastridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1913>. Acesso: 18/fev/2022.

Capellari, R.S. 2022. **Dolichopodidae**. **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil.** JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/839>. Acesso: 17/fev/2022.

Carrera, M. 1945. Contribuição ao conhecimento do gênero *Rachicherus* Walker, 1854 (Diptera, Rachicheridae). **Arquivos de Zoologia**, São Paulo 5(14): 119–134.

Carrera, M. 1946. Moscas parasitas de aranhas. **Revista Chácaras e Quintais** 73(2): 174–178.

Carvalho, C.J.B. de 1989. Classificação de Muscidae (Diptera): uma proposta através da análise cladística**. Revista Brasileira de Zoologia** 6(4): 627–648.

Carvalho, C.J.B. de & D. Pamplona 1979. Sobre uma nova espécie de *Euryomma* Stein, 1899 (Diptera, Fanniidae). **Revista Brasileira de Biologia** 39(3): 601–604.

Carvalho, C.J.B. de & P.B. Ribeiro 2000. Chave de identificação das espécies de Calliphoridae (Diptera) do sul do Brasil. **Revista Brasileira de Parasitologia** 9(2): 169–173.

Carvalho, C.J.B. de & M.S. Couri 2002. Part I, Basal Muscidae, pp. 17–132. *In*: C.J.B. de Carvalho (ed.). **Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region: Taxonomy**. Curitiba, Editora Universidade Federal do Paraná, 287 pp.

Carvalho, C.J.B. de & C.A. Mello-Patiu 2008. Key to the adults of the most common forensic species of Diptera in South America. **Revista Brasileira de Entomologia** 52(3): 390–406.

Carvalho, C.J.B. de & M.S. Couri 2022a. **Anthomyiidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1957>. Acesso: 15/fev/2022.

Carvalho, C.J.B. de & M.S. Couri 2022b. **Fanniidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1746>. Acesso: 17/fev/2022.

Carvalho, C.J.B. de & M.S. Couri 2022c. **Muscidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1506>. Acesso: 17/fev/2022.

Carvalho, C.J.B. de; M.S. Couri; A.C. Pont; D.M. Pamplona & S.M. Lopes 2005. A Catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. **Zootaxa** 860: 1–282.

Carvalho, C.J.B. de; M.S. Couri; R. Toma; J.A. Rafael; A.Y. Harada; S.R. Bonatto; A.L. Henriques & H.A. de O. Gastal 2002a. Principais coleções brasileiras de Diptera: histórico e situação atual, pp. 37–47. *In*: **Proyecto de red iberoamericana de Biogeografía y Entomologia sistemática, PrIBES 2002.** M3m-Monografias Tercer Milenio, vol. 2. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA) & Cited, Zaragoza, 329 pp.

Carvalho, C.J.B. de; M.O. Moura & P.B. Ribeiro 2002b. Chave para adultos de dípteros (Muscidae, Fanniidae, Anthomyiidae) associados ao ambiente humano no Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** 46(2): 107–114.

Carvalho, C.J.B. de; M. Bortolanza; M.C. Cardoso da Silva & E.D.G. Soares 2003a. Distributional patterns of the Neotropical Muscidae (Diptera), pp. 263–274. *In:* J.J. Morrone & J.B. Llorente (eds). **Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía**. México, Las Prensas de Ciencia, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, vi+ 307 pp.

Carvalho, C.J.B. de; A.C. Pont; M.S. Couri & D. Pamplona 2003b. A Catalogue of the Fanniidae (Diptera) of the Neotropical Region. **Zootaxa** 219: 1–32.

Carvalho-Filho, F. 2017. Aggregation of *Somatia aestiva* (Fabricius) (Diptera: Somatiidae) on leaves of *Solanum stramonifolium* Jacq. **Entomobrasilis** 10: 54–56.

Carvalho-Filho, F. 2022. **Milichiidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2722>. Acesso: 17/fev/2022.

Carvalho-Filho, F.S. & M.C. Esposito 2011. Redescription of *Pseudopomyzella flava* Hennig (Diptera: Cypselosomatidae) and the first record from Brazil. **Biota Neotropica** 11: 1–3.

Carvalho-Filho, F.S.; M.C. Esposito & R.C.O. Santos 2009. A new species of *Helgreelia* Gaimari (Diptera: Odiniidae) from Brazil, with a key to the Neotropical species of Odiniidae. **Zootaxa** 2219: 61–68.

Chagas, C.B. 2022a. **Asteiidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2048>. Acesso: 15/fev/2022.

Chagas, C.B. 2022b. **Chamaemyiidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2048 Acesso: 15/fev/2022.

Chvála, M. 1983. The Empidoidea (Diptera) of Fennoscandia and Denmark II. General Part. The families Hybotidae, Atelestidae and Microphoridae. **Fauna Entomologica Scandinavica** 12: 1–279.

Cook, E. F. 1967. Family Scatopsidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 22, 9 pp.

Corrêa, C.C.D. & L.H. Gil-Azevedo 2022. **Dixidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1844>. Acesso: 18/fev/2022.

Coscarón, S. & N. Papavero 1993. **An illustrated manual for the identification of the neotropical genera and subgenera of Tabanidae (Diptera)**. Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi, Coleção Emilie Snethlage, 150 pp.

Coscarón, S. & M. del C. Coscarón 1995. A revision of the southern realm species of genus *Chrysopilus* Macquart (Diptera, Rhagionidae). **Entomologische Abhandlungen** 56(14): 259–275.

Coscarón, S. & N. Papavero 2009a. Catalogue of Neotropical Diptera. Tabanidae. **Neotropical Diptera** 6: 1–137.

Coscarón, S. & N. Papavero 2009b. Manual of Neotropical Diptera. Tabanidae. **Neotropical Diptera** 16: 1–199.

Coscarón, S.; M. del C. Coscarón & N. Papavero 2008. Catalogue of Neotropical Diptera. Simuliidae. **Neotropical Diptera 2**: 1–90.

Coscarón, S.; M. del C. Coscarón & N. Papavero 2009. Manual of Neotropical Diptera. Simuliidae. **Neotropical Diptera 3**: 1–64.

Costa, S.C.; G. Pirani & W.N. Mathis 2023. First record of Diastatidae (Diptera: Ephydroidea) from Brazil, with the description of a new species. **Zootaxa** 5278 (2): 378-386.

Couri, M.S. 1999. Myasis caused by obligatory parasites. Ia. *Philornis* Meinert (Muscidae), pp. 51–70. *In*: J.H. Guimarães & N. Papavero (eds). **Myiasis in man and animals in the Neotropical Region**. São Paulo, Plêiade/FAPESP, 308 pp.

Couri, M.S. & C.J.B. de Carvalho 2002. Part II, Apical Muscidae, pp. 133–259. *In*: C.J.B. de Carvalho (ed.). **Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region: Taxonomy.** Curitiba, Editora Universidade Federal do Paraná, 287 pp.

Couri, M.S. & C.J.B. de Carvalho 2003. Systematic relations among *Philornis* Meinert, *Passeromyia* Rodhain & Villeneuve and allied genera (Diptera, Muscidae). **Brazilian Journal of Biology** 63(2): 223–232.

Courtney, G.W. 2009. Blephariceridae (Net-winged midges), pp. 237–243. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera.** Ottawa, NRC Research Press, vol. 1, 714 pp.

Crosskey, R.W. 1973. Simuliidae (black-flies, German: Kriebelmücken), pp. 109–153. *In*: K.G.V. Smith (ed.). **Insects and other arthropods of medical importance**. British Museum (Natural History), London. 561 pp.

Cumming, J.M. & D.M. Wood 2017. Adult morphology and terminology. *In*: A.H. Kirk-Spriggs & B.J. Sinclair (eds). **Manual of Afrotropical Diptera**. Pretoria, South African National Biodiversity Institute. v. 1, pp. 89–133.

Cumming, J.M.; B.J. Sinclair & D.M. Wood 1995. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera-Eremoneura. **Entomologica Scandinavica** 26: 120–151.

Dear, J.P. 1985. A revision of the New World Chrysomyini (Diptera: Calliphoridae). **Revista Brasileira de Zoologia** 3(3): 109–169.

De Meyer, M. 1996. World catalogue of Pipunculidae (Diptera). **Documents de Travail de l´Institut royal des Sciences naturelles de Belgique**, Brussel, vol. 86, 127 pp.

Dominguez, M.C. 2007. A taxonomic revision of the southern South American species of the genus *Fannia* Robineau-Desvoidy (Diptera: Fanniidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 47 (24): 289–347.

Dominguez, M.C. & S.A. Roig-Juñent 2008. A phylogeny of the family Fanniidae Schnabl (Insecta: Diptera: Calyptratae) based on adult morphological characters, with special reference to the Austral species of the genus *Fannia*. **Invertebrate Systematics** 22: 563–587.

Esposito, M.C.; A.L. Lourenção & A.P. Prado 1992. Ocorrência e redescrição de *Liriomyza huidobrensis* Blanchard, 1926 (Diptera, Agromyzidae) em folhas de grão-de-bico (*Cicer arietinum* L.). **Revista Brasileira de Entomologia** 36(2): 247–250.

Evenhuis, N.L. 1994. **Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera).** <http://hbs.bishopmuseum.org/fossilcat/>. Acesso: jan/2006.

Evenhuis, N.L. & D. Greathead 1999. **World Catalog of Bee Flies (Diptera: Bombyliidae).** Leiden: Backhuys Publishers, 756 pp.

Fachin, D.A. 2022a. **Pantophthalmidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1980>. Acesso: 18/fev/2022

Fachin, D.A. 2022b. **Stratiomyidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1954>. Acesso: 18/fev/2022.

Fachin, D.A. 2022c. **Xylomyidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2592>. Acesso: 18/fev/2022

Fachin, D.A. 2022d. **Xylophagidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1172>. Acesso: 18/fev/2022

Fachin, D.A. & D.S. Amorim 2014. Taxonomic revision of the Neotropical genus *Arthropeina* Lindner, 1949 (Diptera: Xylomyidae). **Zootaxa** 3827: 231–257.

Fachin, D.A. & C.V. Assis-Pujol 2016. Family Xylomyidae. **Zootaxa** 4122: 312–341.

Fachin, D.A. & C.M.D. Santos 2022. **Austroleptidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/195286>. Acesso: 28/fev/ fev/2022.

Fachin, D.A.; C.M.D. Santos & D.S. Amorim 2018. First two species of *Austroleptis* Hardy (Diptera: Brachycera: Austroleptidae) from Brazil. **Zootaxa** 4369(4): 557–574.

Fachin, D.A.; C.M.D. Santos & D.S. Amorim 2020. Endemism within endemism: a new species of *Austroleptis* Hardy, 1920 (Diptera: Austroleptidae) from the Brazilian Atlantic Forest highlands. **Zootaxa** 4803: 483–494.

Falaschi, R.L. 2016. Family Diadocidiidae. **Zootaxa**: 4122: 53–55.

Falaschi, R.L. 2022a. **Ditomyiidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1855>. Acesso: 18/fev/2022.

Falaschi, R.L. 2022b. **Keroplatidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1632>. Acesso: 18/fev/2022.

Falaschi, R.L. 2022c. **Rangomaramidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2358>. Acesso: 18/fev/2022.

Falaschi, R.L. & S.S. Oliveira 2022. **Anisopodidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1855>. Acesso: 15/fev/2022.

Falaschi, R.L. & S.S. Oliveira & D.A. Fachin 2022. **Bibionidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1843>. Acesso: 18/fev/2022.

Falaschi, R.L.; D.T. Amaral; I. Santos; A.H.R. Domingos *et al.* 2019a. *Neoceroplatus betaryiensis* nov. sp. (Diptera: Keroplatidae) is the first record of a bioluminescent fungus-gnat in South America. **Scientific reports** 9: 1–9.

Falaschi, R.L.; G.A. Johnson & C.V. Stevani 2019b. The new species *Neoceroplatus betaryiensis* nov. sp. (Diptera: Keroplatidae) from Neotropical Region. **Papéis Avulsos de Zoologia** 59: 1–2.

Felippe-Bauer, M.L. & S.J. Oliveira 2001. Lista dos exemplares tipos de Ceratopogonidae (Diptera, Nematocera) depositados na Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 96: 1109–1119.

Felippe-Bauer, M.L. & M.C.A. Santarém 2022. **Ceratopogonidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2057>. Acesso: 18/fev/ 2022.

Ferraz, J.B.; M.A.R.Q. Pinheiro & R.A. Gama 2014. Biocirurgia, pp. 693–697. *In*: M. Blank & T. Giannini. **Úlceras e feridas. As feridas têm almas**. Ed. DiLivros, 697 pp.

Ferreira, R.L.M.; A.L. Henriques & J.A. Rafael 2002. Activity of tabanids (Insecta, Diptera, Tabanidae) attacking the reptiles *Caimancrocodilus* (Linn.) (Alligatoridae) and *Eunectes murinus* (Linn.) (Boidae), in Central Amazon, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 97(1): 133–136.

Ferro, G.B. & C.J.B. de Carvalho 2014. A pictorial key and diagnosis of the Brazilian genera of Micropezidae (Diptera, Nerioidea). **Revista Brasileira de Entomologia** 58: 52–62.

Ferro, G.B. & C.J.B. de Carvalho 2022. **Micropezidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/681>. Acesso: 17/fev/2022.

Fischer, C.R. 1932. Contribuição para o conhecimento da metamorphose e posição systematica da família Tylidae (Micropezidae, Dipt.). **Revista de Entomologia** 2(1): 15–24.

Foote, R.H. 1967. Family Tephritidae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. Departamento de Zoologia, Secretaria de Agricultura, São Paulo, vol. 57, 91 pp.

Foote, R.H. 1980. Fruit fly genera South of the United States (Diptera, Tephritidae). **Technical Bulletin of the United States Departament of Agriculture** 1600: 1–79.

Freitas-Silva, R.A.P. 2022. **Teratomyzidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2074>. Acesso: 18/fev/2022.

Gagné, R.J. 2004. A catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the world. **Memoirs of the Entomological Society of Washington** 25, 408 pp.

Gaimari, S.D. 2010. Chamaemyiidade (Chamaemyiidade flies), pp. 997–1007. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**. Ottawa, NRC Research Press, vol. 2.

Gaimari, S.D. 2017. The dipteran family Celyphidae in the New World, with discussion of and key to world genera (Insecta, Diptera). **Zookeys** 711: 113–130.

Gaimari, S.D. & R.P. Martins 1996. Nesting behavior and nest distributions of *Ammophila gracilis* Lepeletier (Hymenoptera: Sphecidae) in Brazil. **Journal of Hymenoptera Research** 5: 240–248.

Gaimari, S.D. & V.C. Silva 2010. Lauxaniidae (Lauxaniid flies), pp. 971–995. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**. Ottawa, NRC Research Press, vol. 2.

Gaimari, S.D. & V.C. Silva 2020. A conspectus of Neotropical Lauxaniidae (Diptera: Lauxanioidea). **Zootaxa** 4862: 1–217.

Gil-Azevedo, L.H. & D.S. Santos 2016. Family Blephariceridae. **Zootaxa** 4122: 182–186.

Gil-Azevedo, L.H. & C.C.D. Corrêa 2022a. **Blephariceridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/140212>. Acesso: 18/fev/2022.

Gil-Azevedo, L.H. & C.C.D. Corrêa 2022b. **Chaoboridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2422>. Acesso: 18/fev/2022.

Gil-Azevedo, L.H. & C.C.D. Corrêa 2022c. **Corethrellidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2254>. Acesso: 18/fev/2022.

Gil-Azevedo, L.H. & C.C.D. Corrêa 2022d. **Simuliidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2528>. Acesso: 18/fev/2022.

Gill, G.D. 1968. Family Heleomyzidae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Secretaria da Agricultura, Departamento de Zoologia, vol. 85, 13 pp.

Gillung, J.P. 2022. **Acroceridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1343>. Acesso: 15/fev/2022.

Gillung, J.P. & C.J.B. de Carvalho 2009. Acroceridae (Diptera): pictorial key and diagnoses for the Brazilian genera. **Zootaxa** 2175: 29–41.

Gillung, J.P. & S.S. Nihei 2016. Evolution of Philopotinae, with a revision and phylogeny of the New World spider fly genus *Philopota* Wiedemann

(Diptera, Acroceridae). **Zoological Journal of the Linnean Society** 176: 707–780.

Gillung, J.P. & S.L. Winterton 2011. New genera of philopotine spider flies (Diptera, Acroceridae) with a key to living and fossil genera. **ZooKeys** 127: 15–27.

Gillung, J.P. & C.J. Borkent 2017. Death comes on two wings: a review of dipteran natural enemies of arachnids. **Journal of Arachnology** 45:1–19.

Gillung, J.P. & S.L. Winterton 2019. Evolution of fossil and living spider flies based on morphological and molecular data (Diptera, Acroceridae). **Systematic Entomology**, doi: 10.1111/syen.12358

Graciolli, G. 2004. Nycteribiidae (Diptera, Hyppoboscoidea) no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 21(4): 971–985.

Graciolli, G. 2022a. **Braulidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/756>. Acesso: 15/fev/2022.

Graciolli, G. 2022b. **Hippoboscidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1981>. Acesso: 17/fev/2022.

Graciolli, G. 2022c. **Nycteribiidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1145>. Acesso: 15/fev/2022.

Graciolli, G. 2022d. **Streblidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2624>. Acesso: 15/fev/2022.

Graciolli, G. & C.J.B. de Carvalho 2001a. Moscas ectoparasitas (Diptera, Hippoboscoidea, Nycteribiidae) de morcegos (Mammalia, Chiroptera) do Estado do Paraná, Brasil. I. *Basilia*, taxonomia e chave pictórica para as espécies. **Revista brasileira de Zoologia** 18(Supl. 1): 33–49.

Graciolli, G. & C.J.B. de Carvalho 2001b. Moscas ectoparasitas (Diptera: Hippoboscoidea) de morcegos (Mammalia, Chiroptera) do Estado do Paraná. II. Streblidae. Chave pictórica para gêneros e espécies. **Revista Brasileira de Zoologia** 18(3): 907–959.

Graciolli, G. & C.J.B. de Carvalho 2003. Hippoboscidae (Diptera, Hippoboscoidea) no Estado do Paraná, Brasil: chaves de identificação, hospedeiros e distribuição geográfica. **Revista Brasileira de Zoologia** 20(4): 667–674.

Graciolli, G.; A.G. Autino & G.L. Claps 2007. Catalogue of American Nycteribiidae (Diptera, Hippoboscoidea). **Revista Brasileira de Entomologia** 5124: 142–159.

Greathead, D.J. & N.L. Evenhuis 1997. Family Bombyliidae, pp. 487–512. *In*: L. Papp & B. Darvas (eds). **Manual of Palaerctic Diptera**, vol. 2, Nematocera and lower Brachycera. Budapest, Science Herald, Hungary, 592 pp.

Griffiths, G.C.D. 1986. Relative abundance of the root maggots *Delia radicum* (L.) and *D. floralis* (Fallén) (Diptera; Anthomyiidae) as pests of canola in Alberta. **Questiones Entomologicae** 22: 253–260.

Grimaldi, D. & M. Engel 2005. **Evolution of the Insects**. Cambrigde University Press, 755 pp.

Guimarães, J.H. 1967a. Family Gasterophilidae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Secretaria da Agricultura, Departamento de Zoologia, vol. 98, 4 pp.

Guimarães, J.H. 1967b. Family Oestridae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Secretaria da Agricultura, Departamento de Zoologia, vol. 106, 4 pp.

Guimarães, J.H. 1967c. Family Cuterebridae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Secretaria da Agricultura, Departamento de Zoologia, vol. 105, 11 pp.

Guimarães, J.H. 1971. Family Tachinidae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 104, 333 pp.

Guimarães, J.H. 1977. A systematic revision of the Mesembrinellidae, stat. nov. (Diptera, Cyclorrhapha). **Arquivos de Zoologia,** São Paulo 29: 1–109.

Guimarães, J.H. & N. Papavero 1999. **Myiasis in man and animals in the Neotropical region:** bibliographic database. São Paulo, Editora Plêiade, FAPESP, 308 pp.

Guimarães, J.H. & D.S. Amorim 2006. Diptera, pp. 147–160. *In*: C. Costa, S. Ide & C.E. Simonka. **Insetos Imaturos: metamorfose e identificação**. Ribeirão Preto, Holos Editora, 249 pp.

Guimarães, J.H.; A.P. Prado & A.X. Linhares 1978. Three newly introduced blowfly species into southern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 22(1): 54–60.

Guimarães, J.H.; E.C. Tucci & D.M. Barros-Battesti 2001. **Ectoparasitos de importância veterinária**. São Paulo Editora Plêiade, Fapesp, 218 pp.

Guimarães, L.R. 1968a. Family Hipposboscidae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Secretaria da Agricultura, Departamento de Zoologia, vol. 99, 17 pp.

Guimarães, L.R. 1968b. Family Nycteribiidae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Secretaria da Agricultura, Departamento de Zoologia, vol. 101, 7 pp.

Guimarães, L.R. & M.A.V. D'Andretta 1956. Sinopse dos Nycteribiidae (Ditpera) (sic) do Novo Mundo. **Arquivos de Zoologia do Estado de São Paulo** 9(1): 1–184.

Hamada, N. 1993. Association between *Hemerodromia* sp (Diptera, Empididae) and *Simulium perflavum* (Diptera, Simuliidae) in Central Amazonia, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 88(1): 169–170.

Han, H.-Y. 2006. Redescription of *Sinolochmostylia sinica* Yang, the first palaearctic member of the little known family Ctenostylidae (Diptera, Acalyptratae). **Zoological Studies** 45: 357–362

Hancock, E.G. 2010. Richardiidae (richardiid flies), pp. 871–879. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**. Ottawa, NRC Research Press, vol. 2.

Hancock, G. & D.S. Amorim 2009. Anisopodidae, pp. 341–345. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera.** Ottawa, NRC Research Press, vol. 1, 714 pp.

Hardy, D.E. 1966. Family Bibionidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Secretaria da Agricultura, Departamento de Zoologia, vol. 18, 20 pp.

Haseyama, K.L.F.; B.M. Wiegmann; E.A.B. Almeida & C.J.B. de Carvalho 2015. Say goodbye to tribes in the new house fly classification: A new molecular phylogenetic analysis and an updated biogeographical narrative for the Muscidae (Diptera). **Molecular phylogenetics and evolution** 89: 1–12.

Hauser, M.; N.E. Woodley & D.A. Fachin 2017. Stratiomyidae (Soldier Flies), pp. 919–979. *In*: A.H. Kirk-Spriggs & B.J. Sinclair (eds). **Manual of Afrotropical Diptera**. vol. 2. Nematocerous Diptera and lower Brachycera. Suricata 5. South African National Biodiversity Institute, Pretoria.

Hennig, W. 1969. Neue Gattungen und Arten der Acalyptratae. **The Canadian Entomologist** 101(6): 589–633.

Hennig, W. 1981. **Insect Phylogeny**. New York, Wiley, 514 pp.

Henriques, A.L. 2004. Tabanidae (Insecta: Diptera) do Parque Nacional do Jaú, pp. 143–152. *In*: S.H. Borges; S. Iwanaga; C.C. Durigan & M.R. Pinheiro (eds). **Janelas para a Biodiversidade no Parque Nacional do Jaú. Uma estratégia para o estudo da Biodiversidade da Amazônia.** Manaus, Fundação Vitória Amazônica, 280 pp.

Henriques, A.L. 2009. Tabanidae, pp. 169–178. *In*: C.R.V. da Fonseca; C. Magalhães; J.A. Rafael & E. Franklin (orgs.). **A fauna de artrópodes da Reserva Florestal Ducke. Estado atual do conhecimento taxonômico e biológico.** Manaus, Editora INPA, 307 pp.

Henriques, A.L.; T.K. Krolow & J.A. Rafael 2012. Corrections and additions to Catalogue of Neotropical Diptera. Tabanidae of Coscarón & Papavero (2009). **Revista Brasileira de Entomologia** 56: 277–280.

Hernández-Ortiz, V. 2010. Pyrgotidae (Pyrgotidae flies), pp. 955–961. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming *et al*; (eds). **Manual of Central American Diptera**. Ottawa, NRC Res. Press, vol. 2.

Huerta, H. & D.S. Amorim 2016. Three new species of *Calliceratomyia* Lane (Diptera: Ditomyiidae) from Neotropical Mexico. **Zootaxa** 4072: 430.

Hutchings, R. W.; M.A.M. Sallum & R.S.G. Hutchings 2022. **Culicidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/798>. Acesso: 18/fev/2022.

Ibáñez-Bernal, S. & V. Hernández-Ortiz 2010. Ropalomeridae (Ropalomerid flies), pp. 1025–1030. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**. Ottawa, NRC Research Press, vol. 2.

Irwin, M.E. & D.W. Webb 1991. Brazilian Therevidae (Diptera): a checklist and description of species. **Acta Amazonica** 21: 85–121.

James, M.T. 1968. Family Rhagionidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 29, 12 pp.

James, M.T. 1970. Family Calliphoridae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 102, 28 pp.

James, M.T. 1975. Family Xylophagidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 24, 6 pp.

Jaschhof, M. & C. Jaschhof 2007. On the genus *Diadocidia* (Diptera, Sciaroidea, Diadocidiidae) in Costa Rica. **Zootaxa** 1586: 33–38.

Kameneva, E.P. 2004. A new species of genus *Plagiocephalus* (Diptera, Ulidiidae) from Central America. **Vestnik zoologii** 38(4): 15–22.

Kameneva, E.P.; V.A. Korneyev & Y. Ramos-Pastrana 2017. A New Genus, New Species and New Records of Ulidiidae (Diptera, Tephritoidea) from Colombia. **Vestnik zoologii** 51(2): 125–136.

Kelsey, L.P. 1969. A revision of the Scenopinidae (Diptera) of the world. **Bulletin of the United States National Museum** 277: 1–336.

Kessel, E.L. & E.A. Maggioncalda 1968. A revision of the genera of Platypezidae, with the descriptions of five new genera, and considerations of phylogeny,

circumversion, and hypopygia (Diptera). **The Wasmann Journal of Biology** 26(1): 33–106

Kirst, F.D.; L. Marinoni & R.F. Krüger 2015. New distribution records for Sciomyzidae species (Insecta, Diptera) from Rio Grande do Sul, Brazil. **Check List** 11: 1552.

Knutson, L. & A. Bredt 1976. Two new species of snail-killing flies from west-central Brazil (Diptera, Sciomyzidae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 30(7): 113–118.

Knutson, L. & C.J.B. de Carvalho 1989. Seasonal distribution of relatively rare and common species of *Thecomyia* at Belém, Brazil (Diptera, Sciomyzidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 84(Suppl. 4): 287–289.

Korneyev, V.A. 2010. Ctenostylidae (Ctenostylid flies), pp. 963–969. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**. Ottawa, NRC Res. Press, vol. 2.

Krinsky, W.L. 1976. Animal disease agents transmitted by horse flies and deer flies (Diptera, Tabanidae). **Journal of Medical Entomology** 13(3): 225–275.

Krivosheina, N.P. 1997. Family Scenopinidae, pp. 531–538. *In*: L. Papp & B. Darvas (eds). **Manual of Palaerctic Diptera**, vol. 2, Nematocera and lower Brachycera. Budapest, Science Herald, Hungary, 592 pp.

Krivosheina, N.P. 2015. The position of the family Pantophthalmidae in the classification of the orthorrhaphous Brachycera (Diptera) based on larval characters. **Entomological Review** 95: 91–98.

Krolow, T.K. & A.L. Henriques 2022. **Tabanidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1914>. Acesso: 18/fev/2022.

Krolow, T.K.; R.F. Krüger & P.B. Ribeiro 2007. Chave pictórica para os gêneros de Tabanidae (Insecta: Diptera) do bioma Campos Sulinos, Rio Grande do Sul, Brasil. **Biota Neotropica** 7: 253–264.

Kurina, O.; H. Hippa & D.S. Amorim. 2017. New species and new records of *Manota* Williston from Colombia, Brazilian Amazonia, and Costa Rica (Diptera, Mycetophilidae). **ZooKeys** 668: 83–105.

Kutty, S.N.; A.C. Pont; R. Meier & T. Pape 2014. Complete tribal sampling reveals basal split in Muscidae (Diptera), confirms saprophagy as ancestral feeding mode, and reveals an evolutionary correlation between instar numbers and carnivory. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 78: 349–364.

Laender, J.O.; E.S. Ribeiro; A.M.G. Gouveia; Z.I.P. Lobato & M.L.F. Brauer 2004. Levantamento das espécies de *Culicoides* Latreille, 1809 (Diptera: Ceratopogonidae) encontradas nas mesorregiões norte de Minas, Jequitinhonha, e Vale do Mucuri, Minas Gerais, Brasil. **Entomologia y Vetores** 11(1): 145–157.

Lamas, C.J.E. 2022a. **Asilidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/564>. Acesso: 15/fev/2022.

Lamas, C.J.E. 2022b. **Bombyliidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2250>. Acesso: 15/fev/2022.

Lamas, C.J.E. 2022c. **Mythicomyiidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/620>. Acesso: 15/fev/2022.

Lamas, C.J.E. 2022d. **Nemestrinidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/994>. Acesso: 15/fev/2022.

Lamas, C.J.E. 2022e. **Scenopinidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/568>. Acesso: 15/fev/2022.

Lambkin, C.L.; B.J. Sinclair; T. Pape; G.W. Courtney; J.H. Skevington; R. Meier; D.K. Yeates; V. Blagoderov & B.M. Wiegmann 2013. The phylogenetic relationships among infraorders and superfamilies of Diptera based on morphological evidence. **Systematic Entomology** 38: 164–179.

Limeira-de-Oliveira, F. 2022. **Therevidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1867>. Acesso: 17/fev/2022.

Limeira-de-Oliveira, F. & A. Tôrres 2022. **Odiniidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1213>. Acesso: 17/fev/2022.

Limeira-de-Oliveira, F.; D.W.A. Marques; G.A. Reis & J.A. Rafael 2017. *Inpauema*, a new genus of Odiniidae (Diptera) from Brazil, with description of five new species. **Zootaxa** 4362, 517–534.

Lonsdale, O. 2013. Review of the Families Tanypezidae and Strongylophthalmyiidae, with a Revision of *Neotanypeza* Hendel (Diptera: Schizophora). **Smithsonian Institution**, Scholarly Press. doi:10.5479/si.00810282.641.1

Lonsdale, O. & S.A. Marshall 2010. Clusiidae (Clusiidae flies), pp. 1041–1048. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**. Ottawa, NRC Research Press, vol. 2.

Lopes, H. de S. 1937. Contribuição ao gênero "*Stylogaster*" Macquart, 1835 (Dipt.: Conopidae). **Archivos do Instituto de Biologia Vegetal** 3: 257–293.

Lopes, H. de S. 1938. Um novo genero de Diptera Acalyptratae e considerações sobre a família Ctenostylidae. **Archivos do Instituto de Biologia Vegetal** 2(2): 247–253.

Lopes, H. de S. 1969. Family Sarcophagidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Secretaria de Agricultura, Departamento de Zoologia, vol. 103, 88 pp.

Lutz, A.; A. Neiva & A.M. da Costa Lima 1915. Sobre "Pupipara" ou "Hippoboscidae" de aves brasileiras. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 7: 1–29.

Maa, T.C. 1969. A revised checklist and concise host index of Hippoboscidae (Diptera). **Pacific Insects Monograph** 20: 261–299.

Maia, V.C. 2001. New genera and species of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) from three restingas of Rio de Janeiro State, Brazil. **Revista brasileira de Zoologia** 18(Supl. 1): 1–32.

Maia, V.C. 2022. **Cecidomyiidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2608>. Acesso: 18/fev/2022.

Maia, V.C. & G.W. Fernandes 2004. Insect galls from Serra de São José (Tiradentes, MG, Brazil). **Brazilian Journal of Biology** 64(3A): 423–445.

Majer, J.M. 1997. Family Therevidae, pp. 519–529. *In*: L. Papp & B. Darvas (eds). **Manual of Palaerctic Diptera**, vol. 2, Nematocera and lower Brachycera. Budapest, Science Herald, Hungary, 592 pp.

Malavasi, A. & R.A. Zucchi 2000. **Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil**. Ribeirão Preto, Holos Editora, 327 pp.

Marinho, M.A.T. 2022a. **Calliphoridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil>. Acesso: 15/fev/2022.

Marinho, M.A.T. 2022b. **Mesembrinellidae** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1656>. Acesso: 17/fev/2022.

Marinho, M.A.T.; M. Wolff; Y. Ramos-Pastrana; A.M.L. Azeredo-Espin & D.S. Amorim 2017. The first phylogenetic study of Mesembrinellidae (Diptera: Oestroidea) based on molecular data: clades and congruence with morphological characters. **Cladistics** 33: 134–152.

Marinoni, L. 2022a. Canacidae: *In*: **Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil**. JBRJ. http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/660 Acesso: 15/fev/2022.

Marinoni, L. 2022b. **Sciomyzidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1813>. Acesso: 18/fev/2022.

Marinoni, L. & W.N. Mathis 2000. A cladistic analysis of Sciomyzidae Fallén (Diptera). **Proceedings of the Biological Society of Washington** 113(1): 162–209.

Marinoni, L.; W. Mathis; R. Ale-Rocha & D.N. Robalo 2022. **Ephydridae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/179211>. Acesso: 17/fev/2022.

Marinoni, L.; M.N. Morales & I. Spaler 2007. Chave para identificação ilustrada para os gêneros de Syrphinae (Diptera, Syrphidae) de ocorrência no sul do Brasil. **Biota Neotropica** 7(1): 145–160.

Marques, A.D. & R. Ale-Rocha 2004. Revisão do gênero *Kroberia* Lindner, 1930 (Diptera: Ropalomeridae) da região Neotropical. **Revista Brasileira de Entomologia** 48(3): 315–322.

Marques, D.W.A. 2022. **Somatiidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2314>. Acesso: 17/fev/2022.

Marques, D.W.A & J.A. Rafael 2016. *Latheticomyia* Wheeler (Diptera: Pseudopomyzidae) from Peru: new species, description of the male of *L. longiterebra* Hennig and a key to species. **Zootaxa** 4093(3): 424–434.

Marques, D.W.A. & J.A. Rafael 2022. **Pipunculidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1338>. Acesso em: 15/fev/2022.

Marques-Costa, A.P. & R. Ale-Rocha 2005a. Revisão do gênero *Willistoniella* Mik, 1895 (Diptera, Ropalomeridae) da região Neotropical. **Revista Brasileira de Entomologia** 49(2): 210–227.

Marques-Costa, A.P. & R. Ale-Rocha 2005b. Revisão do gênero Neotropical *Apophorhynchus* Williston (Diptera, Ropalomeridae). **Revista Brasileira de Entomologia** 49(4): 512–521.

Marshall, S.A. 2010. Micropezidae (stilt-legged flies), 805–813. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera.** Ottawa, NRC Res. Press, vol. 2.

Martin, C.H. & N. Papavero 1970. Family Asilidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 35b, 139 pp.

Mathis, W.N. 2010a. Canacidae (surf flies), pp. 1115–1119. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera.** Ottawa, NRC Research Press, vol. 2.

Mathis, W.N. 2010b. Diastatidae (Diastatid flies), pp. 1207–1210. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera.** Ottawa, NRC Res. Press, vol. 2.

Mathis, W.N. 2010c. Coelopidae (kelp flies), pp. 1013–1016. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**. Ottawa, NRC Research Press, vol. 2.

Mathis, W.N. 2010d. Ephydridae (shore flies), pp. 1211–1233. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**. Ottawa, NRC Research Press, vol. 2.

Mathis, W.N. & A. Rung 2011. A world catalog and conspectus on the family Periscelididae (Diptera: Schizophora), pp. 341–377. *In*: I. Brake & F.C. Thompson (eds). Contributions to Systema Dipterorum (Insecta: Diptera). **Myia** 12: 1–564.

Mathis, W.N. & L. Marinoni 2012. A conspectus on the Canacidae (Diptera) of Brazil. **ZooKeys** 162: 59.

McAlpine, D.K. 1985. The Australian genera of Heleomyzidae (Diptera: Schizophora) and a reclassification of the family into tribes. **Records of the Australian Museum** 36: 203–251.

McAlpine, D.K. 1989. The taxonomic position of the Ctenostylidae (= Lochmostyliinae; Diptera: Schizophora). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 84 (Supl. IV): 365–371.

McAlpine, J.F. 1977. A revised classification of the Piophilidae including 'Neottiophilidae' and 'Thyreophoridae' (Diptera: Schizophora). **Memoirs of the Entomological Society of Canada** 103: 1–66.

Mello, R.A. de 2003. Chave para a identificação das formas adultas das espécies da família Calliphoridae (Diptera, Brachycera, Cyclorrhapha) encontradas no Brasil. **Entomología y Vectores** 10(2): 255–268.

Mello, R.L. 2022a. **Ctenostylidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1808>. Acesso: 17/fev/2022.

Mello, R.L. 2022b. **Curtonotidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1614>. Acesso: 17/fev/2022.

Mello, R.L. 2022c. **Piophilidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2399>. Acesso: 18/fev/2022.

Mello, R.L. 2022d. **Platystomatidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1252>. Acesso: 18/fev/2022.

Mello, R.L. 2022e. **Pyrgotidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2437>. Acesso: 18/fev/2022.

Mello, R.L. 2022f. **Ulidiidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/931>. Acesso: 18/fev/2022.

Mello, R.L. & C.J.E. Lamas 2016. Family Pyrgotidae. **Zootaxa** 4122: 582–584.

Mello, R.L. & A.P. Pereira-Colative 2018. Catalogue of Neotropical Curtonotidae (Diptera, Ephydroidea). **Papéis Avulsos de Zoologia** 58: e20185848–7.

Mello-Patiu, C.A. & J.R. Santos 2022. **Sarcophagidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1151>. Acesso: 18/fev/2022.

Mendes, L.L.; C.J.E. Lamas; N.L. Evenhuis, N.E. & F. Limeira-de-Oliveira 2019. New *Pieza* Evenhuis (Diptera, Mythicomyiidae, Mythicomyiinae) from Northeast Brazil. **Zootaxa** 4629: 1–25.

Michelsen, V. 2010. Anthomyiidae (Anthomyiid flies). *In*: B.V. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming, J.; D.M. Wood; N.E. Woodley & M. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**, vol. 2, National Research Council Press, Ottawa.

Miranda, G.F.G. 2022a. **Lonchopteridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1347>. Acesso: 17/fev/2022.

Miranda, G.F.G. 2022b. **Sphaeroceridae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2614>. Acesso: 18/fev/2022.

Morales, M.N. & L. Marinoni 2022. **Syrphidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/827>. Acesso: 17/fev/2022.

Moura, M.O.; C.J.B. de Carvalho & E.L.A. Monteiro-Filho 1997. A preliminary analysis of insects of medico-legal importance in Curitiba, State of Paraná. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 92(2): 269–274.

Nagatomi, A. 1982. The genera of Rhagionidae (Diptera). **Journal of Natural History** 16: 31–70.

Nagatomi, A. 1984. Notes on Athericidae (Diptera). **Memoirs of the Kagoshima Univesity Research Center for the South Pacific** 5(2): 87–106.

Nagatomi, A. 1997. Family Rachiceridae, pp. 379–386. *In*: L. Papp & B. Darvas (eds). **Manual of Palaerctic Diptera**, vol. 2, Nematocera and lower Brachycera Budapest, Science Herald, Hungria, 592 pp.

Nartshuk, E.P. 1997. Family Acroceridae, pp. 469–485. *In*: L. Papp & B. Darvas (eds). **Manual of Palaerctic Diptera**, vol. 2, Nematocera and lower Brachycera. Budapest, Science Herald, Hungary, 592 pp.

Nihei, S.S. 2022. **Rhinophoridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2205>. Acesso: 18/fev/2022.

Nihei, S.S. & C.J.B. de Carvalho 2004. Taxonomy, cladistics and biogeography of *Coenosopsia* Malloch (Diptera, Anthomyiidae) and its significance to the evolution of anthomyiids in the Neotropics. **Systematic Entomology** 29: 260–275.

Nihei, S.S.; D.M. Alvarez-Garcia; F.M. Gudin; M.D. Santis & R.V.P. Dios 2022. **Tachinidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1115>. Acesso: 18/fev/2022.

Norrbom, A.L. 2010. Tephritidae (Fruit flies, moscas de frutas), 909–954. *In*: B.V. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**, vol. 2, Ottawa, National Research Council Press.

Norrbom, A.L. & J.F. McAlpine 1997. A revision of the Neotropical species of *Dasiops* Rondani (Diptera, Lonchaeidae) attacking *Passiflora* (Passifloraceae). **Memoirs of the Entomological Society of Washington** 18: 189–211.

Norrbom, A.L. & C.A. Korytkowiski 2010. Lonchaeidae (Lance flies), pp. 857–863. *In*: B.V. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**, vol. 2, Ottawa, National Research Council Press.

O'Grady, P.M. & K.N. Magnacca 2014. Studies in Hawaiian Diptera I: New Distributional Records for Endemic Asteia (Asteiidae). **Biodiversity Data Journal** 2: e1010.

Oliveira, F.L. de; J.A. Rafael & A.L. Henriques 2002. *Phorcotabanus cinereus* (Wiedemann, 1821) (Diptera, Tabanidae), an ornithophilic species of tabanid in Central Amazon, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 97(6): 839–842.

Oliveira, S.S. 2022a. **Lygistorrhinidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1250>. Acesso: 18/fev/2022.

Oliveira, S.S. 2022b. **Mycetophilidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2709>. Acesso: 18/fev/2022.

Oliveira, S.S.; F.F. Albertoni; C.J. Borkent & D.S. Amorim 2015. First record of *Neoempheria* Osten Sacken (Diptera, Mycetophilidae) biology in the Neotropical region, with associations between its larvae and fungi. **Biodiversity data journal** 3, e5073

Oliveira, S.S. & D.S. Amorim 2012. Catalogue of Neotropical Diptera. Lygistorrhinidae. **Neotropical Diptera** 22: 1–4.

Oliveira, S.S. & D.S Amorim 2014. Catalogue of Neotropical Diptera. Mycetophilidae. **Neotropical Diptera** 25: 1–87.

Oliveira, S.S.; R.L. Falaschi; M.V. Urso-Guimarães & D.S. Amorim 2017. Lista das espécies de Bibionomorpha (Diptera) do Estado do Mato Grosso do Sul, Brasil. **Iheringia, série Zoologia** 107: 1–8.

Overal, W.L. 1980. Host-relations of the batfly *Megistopoda aranea* (Diptera: Streblidae) in Panamá. **The University of Kansas Science Bulletin** 52(1): 1–20.

Ozerov, A.L. & A.L. Norrbom 2010. Piophilidae, pp. 865–869. *In*: B.V. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**, vol. 2, Ottawa, National Research Council Press.

Paganelli, C.H. & C.W. Sabrosky 1993. *Hippelates* flies (Diptera: Chloropidae) possibly associated with Brazilian purpuric fever. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 95(2): 165–174.

Painter, R.H.; E.M. Painter & J. Hall 1978. Family Bombyliidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 38, 92 pp.

Papavero, N. 1967a. Family Anisopodidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 17, 9 pp.

Papavero, N. 1967b. Family Lonchopteridae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States.** 41. Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, São Paulo, 1 p.

Papavero, N. 1968. Family Nemestrinidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 36, 12 pp.

Papavero, N. 1971. **Essays on the history of Neotropical Dipterology, with special reference to the collectors (1750–1905)**. Vol. 1, São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 216 pp.

Papavero, N. 1973. **Essays on the history of Neotropical Dipterology, with special reference to the collectors (1750–1905)**. Vol. 2, São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 217–446 pp.

Papavero, N. 1977a. Family Diadocidiidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 19A, 3 pp.

Papavero, N. 1977b. Family Ditomyiidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 19B, 6 pp.

Papavero, N. 1977c. Family Lygistorrhinidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 19D, 2 pp.

Papavero, N. 1978. Family Mycetophilidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 19E, 78 pp.

Papavero, N. 2009a. Catalogue of Neotropical Diptera. Mydidae. **Neotropical Diptera** 14: 1–31.

Papavero, N. 2009b. Catalogue of Neotropical Diptera. Asilidae. **Neotropical Diptera** 17: 1–178.

Papavero, N. 2009c. Catalogue of Neotropical Diptera. Pantophthalmidae. **Neotropical Diptera** 19: 1–11.

Papavero, N. 2009d. Manual of Neotropical Diptera. Pantophthalmidae. **Neotropical Diptera** 20: 1–11.

Papavero, N. & J.N. Artigas 2009. Manual of Neotropical Diptera. Mydidae. **Neotropical Diptera** 15: 1–58.

Papavero, N.; J.N. Artigas & C.J.E. Lamas 2009. Manual of Neotropical Diptera. Asilidae. **Neotropical Diptera** 18: 1–320.

Papavero, N. & N. Bernardi 2009a. Catalogue of Neotropical Diptera. Nemestrinidae. **Neotropical Diptera** 7: 1–16.

Papavero, N. & N. Bernardi 2009b. Manual of Neotropical Diptera. Pantophthalmidae. **Neotropical Diptera** 8: 1–11.

Papavero, N. & J.H. Guimarães 2009a. Catalogue of Neotropical Diptera. Cuterebridae. **Neotropical Diptera** 11: 1–17.

Papavero, N. & J.H. Guimarães 2009b. Manual of Neotropical Diptera. Cuterebridae. **Neotropical Diptera** 12: 1–7.

Papavero, N. & T. de J. Pimentel 2002. Insecta – Diptera – Piophilidae (incl. Thyreophoridae). **Fauna da Amazônia brasileira** 15: 1–3.

Papavero, N.; T. de J. Pimentel & J.A. Rafael 2002. Insecta – Diptera – Mydidae (Mydaidae, Mydasidae). **Fauna da Amazônia brasileira** 2: 1–5.

Pape, T. 1996. Catalogue of the Sarcophagidae of the world (Insecta: Diptera). **Memoirs of Entomology International** 8: 1–558.

Pape, T. 2001. Phylogeny of Oestridae (Insecta: Diptera). **Systematic Entomology** 26: 133–171.

Pape, T.; V. Blagoderov & M.B. Mostovski 2011. Order Diptera Linnaeus, 1758. *In*: Z.-Q. Zhang (ed.). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. **Zootaxa** 3148: 222–229.

Pereira-Colavite, A. 2013. Catalogue of Neotropical Diptera. Helosciomyzidae. **Neotropical Diptera** 23: 1–4.

Pereira-Colavite, A. 2015. Redescrição de *Sciogriphoneura brunnea* Steyskal (Diptera, Helosciomyzidae) e chave para as espécies conhecidas. **EntomoBrasilis** 8: 226–231.

Pereira-Colavite, A. 2022a. **Helosciomyzidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1627>. Acesso: 17/fev/2022.

Pereira-Colavite, A. 2022b. **Pseudopomyzidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/158241>. Acesso: 17/fev/2022.

Pereira-Colavite, A. & R.L. Mello 2014. Catalogue of the Ctenostylidae (Diptera, Schizophora) of the World. **Zootaxa** 3838: 215–223.

Pereira, T.P.L. 2022. **Platypezidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/673>. Acesso: 18/fev/2022.

Pie, M.R. 1998. Lek behavior as the mating strategy of *Setellia* sp. (Diptera: Richardiidae). **Journal of Insect Behavior** 11(6): 823–832.

Pie, M.R. & K. Del-Claro 2001. Male-male agonistic behavior and ant-mimicry in a Neotropical richardiid (Diptera: Richardiidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment** 37(1): 19–22.

Pinho, L.C. 2022a. **Chironomidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2191>. Acesso: 18/fev/2022.

Pinho, L.C. 2022b. **Thaumaleidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/197036>. Acesso: 18/fev/2022.

Pinto, L.G. & D.S. Amorim 2000. **Bibionidae (Diptera: Bibionomorpha). Morfologia e Análise Filogenética**. Ribeirão Preto, Holos Editora, Ribeirão Preto, 98 pp.

Pires, A.C; L. Marinoni & C.J.B. de Carvalho 2008. Track analysis of the Neotropical genus *Sepedonea* Steyskal (Diptera: Sciomyzidae): a proposal based on the phylogenetic analysis of its species. **Zootaxa** 1716: 21–34.

Pivar, R.J.; L.C. Pinho; W.E. Klingeman; J.K. Moulton & B.J. Sinclair 2018. A new genus and species, and first record of the family Thaumaleidae (Diptera) from Brazil. **The Canadian Entomologist** 150: 481–494.

Pont, A.C. 1972. Family Muscidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States.** 97. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 111 pp.

Pont, A.C. 1974. Family Anthomyiidae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States.** 96a. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 21 pp.

Prado, A.P. do. 1969. Syringogastridae, uma nova família de dípteros Acalyptratae, com descrição de seis espécies novas do gênero *Syringogaster* Cresson. **Studia Entomologica** 12(1–4): 1–32.

Prado, A.P. do. 1975a. Family Psilidae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States.** 50. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 3 pp.

Prado, A.P. do. 1975b. Family Syringogastridae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States.** 51. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2 p.

Prado, A.P. do. 1975c. Family Odiniidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 82, 4 p.

Prado, A.P. do. 1975d. Family Teratomyzidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 89A, 1 p.

Prado, A.P. do. 1984a. Family Cypselosomatidae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States.** 49a. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2 pp.

Prado, A.P. do. 1984b. Family Diastatidae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States.** 80.Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 1 p.

Pujol-Luz, J.R. 2019. A new species of the genus *Rachicerus* Walker (Diptera: Xylophagidae), with notes on Messias Carrera's 1940 and 1945 types housed in Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo and in Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brazil. **Zootaxa** 4668: 126–134.

Pujol-Luz, J.R. 2022. **Oestridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2043>. Acesso: 18/fev/2022.

Pujol-Luz, J.R. & C.V.A. Pujol-Luz 2014. Pantophthalmidae, pp. 391–397. *In*: S. Roig-Juñent; L.E. Claps & J.J. Morrone (eds). **Biodiversidad de Artrópodos Argentinos**, vol. 4, Editorial INSUE -UNT, San Miguel de Tucumán, Argentina.

Rafael, J.A. 2023. **Diptera**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/252>. Acesso: 24/abr/2023.

Rafael, J.A. & I.S. Gorayeb 1982. Tabanidae (Diptera) da Amazônia I. Uma nova armadilha suspensa e primeiros registros de mutucas de copas de árvores. **Acta Amazonica** 12(1): 232–236.

Rafael, J.A. & R.A. Ale 1983. Ocorrência de *Metatrichia robusta* Kroeber (Diptera, Scenopinidae) na Amazônia e sua distribuição sazonal. **Acta Amazonica** 13(3–4): 709–711.

Rafael, J.A. & A.L. Henriques 1990. Ocorrência do gênero *Suragina* Walker na América do Sul e descrição de uma espécie nova (Diptera, Athericidae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, série Zoologia, 6(2): 165–168

Rafael, J.A. & J.T. Câmara 2022. **Empididae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2379>. Acesso: 15.fev.2022.

Rafael, J.A.; A.P. Aguiar & D.S. Amorim 2009. Knowledge of insect diversity in Brasil: challenges and advances. **Neotropical Entomology** 38(5): 565–570.

Rafael, J.A.; J.T. Câmara & M.J.A. Holanda 2011. A new species of Syringogastridae (Diptera, Acalyptratae) from the Amazon Basin and a new records for Brazil. **Zootaxa** 3014: 26–34.

Rafael, J.A.; S.P. Lima & D.W.A. Marques 2022a. First record of the beetle flies family Celyphidae (Diptera) from Brazil. Entomological Communications, 4, 2022, ec04020.

Rafael, J.A.; R. Ale-Rocha; F. Limeira-de-Oliveira 2022b. Insect (Hexapoda) diversity in the oceanic archipelago of Fernando de Noronha, Brazil: Scenophidae (Diptera) **Biota Neotropica** 22(2) e 20211282.

Rafael, J.A.; T. de J. Pimentel; F.S.P. Godoi & R.J.P. Machado 2009. The enigmatic genus *Ctenostylum* Macquart with the description of a new species

from the Brazilian Amazon Basin and a checklist of world Ctenostylidae species (Diptera). **Zootaxa** 2026: 63–68.

Raga, A.; M.F. Souza Filho; V. Arthur & A.L.M. Martins 1996. Avaliação da infestação de moscas-das-frutas em variedades de café (*Coffea* spp.). **Arquivos do Instituto Biológico** 63: 59–63.

Rapp, M. 2011. The immature stages of *Pantophthalmus bellardii* (Bigot) and late immature stages of *Pantophthalmus kerteszianus* (Enderlein) (Diptera: Pantophthalmidae), with a review of host-tree relationships among the family. **Studia dipterologica** 18: 91–104.

Ribeiro, G.C. 2009. Phylogeny of the Limnophilinae (Limoniidae) and early evolution of the Tipulomorpha (Diptera). **Invertebrate Systematics** 22: 627–694.

Ribeiro, G.C. 2022a. **Limoniidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1026>. Acesso: 18/fev/2022.

Ribeiro, G.C. 2022b. **Tipulidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2647>. Acesso: 18/fev/2022.

Ribeiro, G.C. & D.S. Amorim 2002. Revision of the species of *Elephantomyia* Osten Sacken in Brazil (Diptera: Tipulomorpha: Limoniidae). **Zootaxa** 46: 1–16.

Riccardi, P.R. 2022a. **Chloropidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/140248>. Acesso: 15/fev/2022.

Riccardi, P. R. 2022b. **Inbiomyiidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/198468>. Acesso: 17/fev/2022.

Riccardi, P.R. & D.S. Amorim 2019. First Species of *Inbiomyia* from the Atlantic Forest of Brazil (Diptera: Inbiomyiidae). **American Museum Novitates** 3935: 1–20.

Rindal, E. & G.E.E. Søli 2006. Phylogeny of the subfamily Mycetophilinae (Diptera: Mycetophilidae). **Zootaxa** 1302: 43–59.

Robinson, H. 1970. Family Dolichopodidae (Dolichopidae). *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 40, 92 pp.

Rocha, L.S.G. 2022. **Conopidae.** Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/3432>. Acesso em: 17/fev/2022.

Rodrigues, J.P.V.; A. Pereira-Colavite & R.L. Mello 2016. Catalogue of the Teratomyzidae (Diptera, Opomyzoidea) of the World. **Zootaxa** 4205: doi: 10.11646/zootaxa.4205.3.7.

Rodrigues, J.P.V.; R.L. Mello & R. Ale-Rocha 2019. First Record of Ropalomeridae (Diptera, Sciomyzoidea) on Dog Corpses. **Entomological News** 128: 123–128.

Rodrigues, J.P.V.; R.L. Mello & A. Pereira-Colavite 2021. First record of the exotic *Plagiostenopterina* Hendel (Diptera, Platystomatidae) to Brazil. **International Journal of Tropical Insect Science** 41: 873–874.

Rognes, K. 1986. The systematic position of the genus *Helicobosca* Bezzi with a discussion of the monophyly of the Calyptratae families Calliphoridae, Rhinophoridae, Sarcophagidae and Tachinidae (Diptera). **Scandinavian Entomology** 17: 75–92.

Rozkosny, R. & A. Nagatomi 1997. Family Athericidae, pp. 439–446. *In*: L. Papp & B. Darvas (eds). **Manual of Palaearctic Diptera**, vol. 2, Nematocera and lower Brachycera. Budapest, Science Herald, Hungary, 592 pp.

Rung, A. 2022a. **Aulacigastridae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/589>. Acesso: 18/fev/2022.

Rung, A. 2022b. **Periscelididae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2197>. Acesso: 18/fev/2022.

Rung, A. & W.N. Mathis 2010. Aulacigastridae (aulacigastrid flies), pp. 1083–1085. *In*: B.V. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**, vol. 2, NRC Research Press, Ottawa.

Rung, A. & W.N. Mathis 2011. A Revision of the Genus *Aulacigaster* Macquart (Diptera: Aulacigastridae). **Smithsonian Contributions to Zoology** 633: 1–132.

Sabrosky, C.W. 1973. Family Milichiidae (Phyllomyzidae, including Carnidae). *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States.** 75. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 12 pp.

Santos, C.M.D. 2008. Geographical distribution of Tabanomorpha (Diptera, Brachycera): Athericidae, Austroleptidae, Oreoleptidae, Rhagionidae, and Vermileonidae. **EntomoBrasilis** 1: 43–50.

Santos, C.M.D. 2022a. **Rhagionidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1280>. Acesso: 18/fev/2022.

Santos, C.M.D. 2022b. **Athericidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/864>. Acesso: 18/fev/2022.

Savaris, M.; L. Marinoni & A.L. Norrbom 2016. Family Tephritidae. **Zootaxa** 4122: 596–621.

Schlinger, E.I. 1952. The emergence, feeding habits, and host of *Opsebius diligens* Osten Sacken (Diptera, Acroceridae). **The Pan-Pacifc Entomologist** 28(1): 7–12.

Schlinger, E.I. 1956. A revision of the Acrocerid flies of the genus *Pialea* Erichson with a discussion of their sexual dimorphism (Diptera). **Proceedings of the United States National Museum** 16(3373): 359–375.

Schlinger, E.I. 1960. A revision of the genus *Ogcodes* Latreille with particular reference to species of the Western Hemisphere. **Proceedings of the United States National Museum 111**: 227–336.

Schlinger, E.I. 1971. The Acroceridae of Japan, Part I. Resurrection of the Philopotine Genus *Oligoneura* Bigot, with a revision of the Japanese species and redescriptions of seven new species (Diptera), pp. 185–200. *In*: S. Asahina; J.L. Gressitt; Z. Kikada; K. Namura (eds). **Entomological Essays to Commemorate the Retirement of Professor K. Yasumatsu**. Hokuryukan Publishing. Co., Tokyo, vol. 6, 389 pp.

Schlinger, E.I. 1972. A new Brazilian panopine species, *Exetasis eickstedtae*, reared from the Theraphosid spider, *Lasiodora klugi* (Koch), with a description of its immature larval stages (Diptera; Acroceridae). **Papéis Avulsos de Zoologia** 26(7): 73–82.

Schlinger, E.I.; J.P. Gillung & C.J. Borkent 2013. New spider flies from the Neotropical Region (Diptera, Acroceridae) with a key to New World genera. **Zookeys** 270:59–93.

Schlinger, E.I. 1987. The Biology of Acroceridae (Diptera: true endoparasitoids of spiders, pp. 319–327. *In*: W. Nentwig (ed.). **Ecophysiology of spiders**. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York e Tokyo, 448 pp.

Sepúlveda, T. 2022. **Neriidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2287>. Acesso: 17/fev/2022.

Shimabukuro, P.H.F.; A.J. Andrade; E.A.B. Galati; D.P. Cordeiro & F. Bravo 2022. **Psychodidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2258>. Acesso: 18/fev2022.

Silva, V.C. 2010. Sepsidae (black scavenger flies), pp. 1031–1039. *In*: B.V. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**, vol. 2, NRC Research Press, Ottawa.

Silva, V.C. 2022a. **Clusiidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2117>. Acesso: 15/fev/2022.

Silva, V.C. 2022b. **Sepsidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1931>. Acesso: 15/fev/2022.

Silva, V.C. 2022c. **Lauxaniidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1225>. Acesso: 17/fev/2022.

Silva, V.C. & R.L. Mello 2008. Occurrence of *Physoclypeus farinosus* Hendel (Diptera: Lauxaniidae) in flowerheads of Asteraceae (Asterales). **Neotropical Entomology** 37: 92–96.

Sinclair, B.J. 2017. Brachystomatidae (brachystomatid dance flies), pp. 1251–1256. *In*: A.H. Kirk-Spriggs & B.J. Sinclair (eds). **Manual of Afrotropical Diptera. Vol. 2. Nematocerous Diptera and lower Brachycera.** Suricata 5, Pretoria, South African National Biodiversity Institute.

Sinclair, B.J. & J.M. Cumming 2006. The morphology, higher-level phylogeny and classification of the Empidoidea (Diptera). **Zootaxa** 1180: 1–172.

Sinclair, B.; J.M. Cumming & D.M. Wood 1994. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera-Lower Brachycera. **Entomologica Scandinavica** 24: 407–432.

Skevington, J.H. 2002. Intimate neighbours: parasitoids and parasites, pp. 8–12. *In*: J.H. Skevington & P.T. Dang (eds). Exploring the diversity of flies (Diptera). **Biodiversity** 3(4): 3–27.

Skevington, J.H.; C. Thompson & S. Camras 2010. Conopidae (thick-headed flies), pp. 847–855. *In*: B.V. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**, vol. 2, NRC Research Press, Ottawa.

Skidmore, P. 1985. The biology of the Muscidae of the world. **Series Entomologica** 29: 1–550.

Smith, K.G.V. 1962. Studies on Brazilian Empididae (Diptera). **The Transactions of the Royal Entomological Society of London** 114(7): 195–266.

Smith, K.G.V. 1967. Family Empididae (Empidae, Hybotidae). *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 39, 67 pp.

Smith, K.G.V. 1989. Family Lonchopteridae. *In*: N. Evenhuis (ed.). **Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions**. <http://hbs.bishopmuseum.org/aocat/aocathome.html>. Acesso: set/2004.

Soós, Á. 1968. Family Clusiidae. *In*: **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States.** 84. Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, São Paulo, 13 pp.

Sousa V.R. & M.S. Couri 2016. Family Agromyzidae. **Zootaxa** 4122: 659–676.

Sousa V.R. & M.S. Couri 2022. **Agromyzidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2047>. Acesso em: 15/fev/2022.

Steyskal, G.C. 1958. Notes on the Richardiidae, with a review of the species known to occur in the United States (Diptera, Acalyptratae). **Annals of Entomological Society of America** 51: 302–310.

Steyskal, G.C. 1967a. Family Tanypezidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, vol. 52, 4 pp.

Steyskal, G.C. 1967b. Family Pyrgotidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, vol. 56, 8 pp.

Steyskal, G.C. 1968a. Family Micropezidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, vol. 48, 33 pp.

Steyskal, G.C. 1968b. The genus *Somatia* Schiner, II. (Diptera: Somatiidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 70: 255–257.

Steyskal, G.C. 1968c. Family Richardiidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, vol. 53, 26 pp.

Steyskal, G.C. 1970. Family Somatiidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo. Vol. 94, 2 pp.

Steyskal, G.C. & L.V. Knutson 1975. Key to the genera of Sciomyzidae (Diptera) from the Americas south of the United States, with descriptions of two new genera. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 77: 274–277.

Stireman, J.O. III; J.E. O'Hara & D.M. Wood 2006. Tachinidae: Evolution, behavior, and Ecology. **Annual Review of Entomology** 51: 525–555.

Stone, A. 1966a. Family Chaoboridae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 11, 8 pp.

Stone, A. 1966b. Family Dixidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 10, 4 pp.

Stone, A. 1966c. Family Braulidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 73, 1 p.

Strieder, M.N.; E. Corseuil & V. Py-Daniel 1992. Espécies do gênero *Simulium* (Diptera, Simuliidae) ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil, com chaves para sua identificação. **Acta Biológica Leopoldensia** 14(2): 53–74.

Stuckenberg, B.R. 1973. The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera). **Natal Museum Annals** 21: 649–673.

Tenorio, J.M. 1972. A revision of the Celyphidae (Diptera) of the Oriental Region. **Transactions of the Royal Entomological Society of London** 123: 359–453.

Thompson, F.C. 2008. **The Diptera site. The biosystematic database of world Diptera. Nomenclator status statistics.** Version 10.5.

Thompson, F.C.; J.R. Vockeroth & Y.S. Sedman 1976. Family Syrphidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 46, 195 pp.

Tidon, R., M.S. Gottschalk, H.J. Schmitz & M.B. Martins 2022. **Drosophilidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/183186>. Acesso: 17/fev/2022.

Tiusanen, M.; P.D.N. Hebert; N.M. Schmidt & T. Roslin 2016. One fly to rule them all—muscid flies are the key pollinators in the Arctic. **Proceedings of the Royal Society B** 283: 20161271.

Toma, R. 2003. Estudo das espécies do "complexo *Acaulona*" sensu Sabrosky (Diptera, Tachinidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 47(2): 267–282.

Tozoni, S.H.S. 1993. Revision of the genus *Olbiogaster* Osten-Sacken (Diptera: Anisopodoidea: Olbiogastridae), 1. Description of 13 new species, taxonomic notes and a key to the Neotropical species. **Revista Nordestina de Biologia** 8: 119–142.

Turcatel, M.; C.J.B. de Carvalho & J.A. Rafael 2007. Mutucas (Diptera: Tabanidae) do estado do Paraná, Brasil: chave de identificação pictórica para subfamílias, tribos e gêneros. **Biota Neotropica** 7(2): 1–14.

Uchoa, M.A. 2022a. **Lonchaeidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1540>. Acesso: 17/fev/2022.

Uchoa, M.A. 2022b. **Tephritidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/753>. Acesso: 17/fev/2022.

Val, F.C. do 1976. Systematics and evolution of the Pantophthalmidae (Diptera, Brachycera). **Arquivos de Zoologia** 27(2): 51–164.

Vasconcelos, A.C.O.; L.D. Wendt & C.J.B. de Carvalho 2019. Taxonomic revision of the Neotropical stalk-eyed fly *Plagiocephalus* Wiedemann (Diptera, Ulidiidae, Ulidiinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 63: 80–90.

Vasconcelos, A.C.O.; L.D. Wendt & C.J.B. de Carvalho 2021. Phylogenetic relationships of picture-winged flies of the tribe Pterocallini (Diptera: Ulidiidae) inferred from a morphological analysis. **Austral Entomology** 10.1111/aen.12534

Vieira, R.M. 2022. **Tanypezidae**. Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil. JBRJ. <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/1827>. Acesso: 18/fev/2022.

Viviani, V.R.; D.T. Amaral; V.R. Bevilaqua & R.L. Falaschi 2018. *Orfelia*-type luciferin and its associated storage protein in the non-luminescent cave worm *Neoditomyia* sp. (Diptera: Keroplatidae) from the Atlantic rainforest: biological and evolutionary implications. **Photochemical & Photobiological Sciences** 17: 1282–1288.

Vockeroth, J.R. 2009. Mycetophilidae (fungus gnats), pp. 267–278. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera.** Ottawa, NRC Research Press, vol. 1, 714 pp.

Von Eickstedt, V.R.D. 1971. Three cases of parasitism in the Mygalomorph spider *Lasiodora klugi* (Koch) by a fly of the genus *Exetasis* (Diptera, Acroceridae) in Brazil. **Memórias do Instituto Butantan** 35: 136–146.

Vulcano, M.A. 1967. Family Simuliidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, vol. 16, 44 pp.

Wendt, L.D. 2016. Family Platystomatidae. **Zootaxa** (Online) 4122: 579–581.

Wendt, L.D. & C.J.B. de Carvalho 2007. Taxonomia de Fanniidae (Diptera) do sul do Brasil – I: nova espécie e chave de identificação de *Euryomma* Stein. **Revista Brasileira de Entomologia** 51 (2): 197–204.

Wendt, L.D. & C.J.B. de Carvalho 2009. Taxonomia de Fanniidae (Diptera) do sul do Brasil – II: novas espécies e chave de identificação de *Fannia* Robineau-Desvoidy. **Revista Brasileira de Entomologia** 52(2): 171–206.

Wenzel, R.L. 1970. Family Streblidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States.** 100. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 25 pp.

Wheeler, M.R. 1970. Family Drosophilidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 79, 65 pp.

Whittington, A.E. 2010. Platystomatidae (signal flies), pp. 903–907. *In*: B.V. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera**, vol. 2, NRC Research Press, Ottawa.

Whitworth, T.L. & S. Yousseff-Vanegas 2019. A revision of the genera and species of the Neotropical family Mesembrinellidae (Diptera: Oestroidea) **Zootaxa** 4659 (''); 1-146.

Wiegmann, B.M.; M.D. Trautwein; I.S. Winkler; N.B. Barr *et al*. 2011. Episodic radiations in the fly tree of life. **PNAS**, < https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1012675108>.

Wiegmann, B.M. & D.K. Yeates 2017. Phylogeny of Diptera, pp. 253–265. *In*: A.H. Kirk-Spriggs & B.J. Sinclair (eds). **Manual of Afrotropical Diptera**. Vol. 1. Introductory chapters and keys to Diptera families. Suricata 4. South African National Biodiversity Institute, Pretoria.

Winterton, S.L. & J.P. Gillung 2012. A new species of spider fly in the genus Sabroskya Schlinger from Malawi, with a key to Acrocerinae world genera (Diptera, Acroceridae). **ZooKeys** 171: 1–15.

Wirth, W.W. 1968. Family Ephydridae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, vol. 77, 43 pp.

Wirth, W.W. 1974. Family Ceratopogonidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 14, 89 pp.

Wirth, W.W. 1975a. Family Canaceidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 76, 5 pp.

Wirth, W.W. 1975b. Family Curtonotidae. *In*: **A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, vol. 78, 5 pp.

Wolff, M.; S.R. Bonatto & C.J.B. de Carvalho 2014. Review of *Thompsoniella* Guimarães with description of a new species from Colombia (Diptera, Calliphoridae, Mesembrinellinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 58: 319–325.

Wolff-Echeverri, M.I.; C.R. Alvarez; S.E.H. Higuita; J.C.W. Idárraga & M.M.E. Franco 2010. *Lucilia eximia* (Diptera: Calliphoridae), uma nueva

alternativa para la terapia larval y reporte de casos em Colombia. **Iatreia** 23(2): 107–116.

Woodley, N.E. 2011. A World Catalog of the Xylomyidae (Insecta: Diptera). *In*: F.C. Thompson; I. Brake & O. Lonsdale (eds). Contributions to the Biosystematic Database of World Diptera. **Myia** 12: 417–453.

Woodley, N.E. 2001. A World Catalog of the Stratiomyidae (Insecta, Diptera). **Myia** 11: 1–473.

Woodley, N.E. 2009a. Pantophthalmidae (Pantophthalmidae flies), 513–515. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera.** Ottawa, NRC Research Press, vol. 1, 714 pp.

Woodley, N.E. 2009b. Stratiomyidae (soldier flies), pp. 521–549. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera.** Ottawa: NRC Research Press, vol. 1. 714 pp.

Woodley, N.E.; A. Borkent & T.A. Wheeler 2009. Phylogeny of Diptera, pp. 79–94. *In*: B. Brown; A. Borkent; J.M. Cumming; D.M. Wood; N.E. Woodley & M.A. Zumbado (eds). **Manual of Central American Diptera.** Ottawa: NRC Research Press, vol. 1. 714 pp.

WRBU 2006. **Walter Reed Biosystematics Unit**. <https://www.wrbu.si.edu/>. Acesso: jan/2006.

Yang, D.; Y. Zhu; M. Wang & L. Zhang 2006. **World Catalog of Dolichopodidae (Insecta: Diptera).** Beijing: China Agricultural University Press. 740 pp.

Yang, D.; K. Zhang; G. Yao & J. Zhang 2007. **World Catalog of Empididae (Insecta: Diptera).** Beijing: China Agricultural University Press. 599 pp.

Yeates, D.K. & B.M. Wiegmann 1999. Congruence and controversy: toward a higher phylogeny of Diptera. **Annual Review of Entomology** 44: 397–428.

Yeates, D.K.; B.M. Wiegmann; G.W. Courtney; R. Meier; C. Lambkin & T. Pape 2007. Phylogeny and systematics of Diptera: Two decades of progress and prospects. **Zootaxa** 1668: 565–590.

Zaitsev, V.F. 1992. The phylogeny and system of dipterous insects of the superfamily Bombyloidea (Diptera). **Entomologicheskoe Obozrenie** 70(1991): 7.

Zucchi, R.A. 2000. 1. Taxonomia, pp. 13–24. *In*: A. Malavasi & R.A. Zucchi (eds). **Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil; conhecimento básico e aplicado**. Ribeirão Preto, Holos, 327 pp.

Esta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

GLOSSÁRIO

Reginaldo Constantino UnB, Departamento de Biologia, Brasília, DF. https://orcid.org/0000-0003-2060-6723
Antonio J. C. Aguiar UnB, Departamento de Zoologia, Brasília, DF. https://orcid.org/0000-0002-1319-6431

Este glossário foi compilado a partir dos termos presentes no livro. Vários termos são usados de maneira variada por especialistas em diferentes grupos taxonômicos. Neste glossário procuramos incluir apenas as formas que foram usadas nos vários capítulos, e não na literatura entomológica em geral. Torre-Bueno (1989), Gordh & Headrick (2001) e Capinera (2008) apresentam terminologia mais completa e detalhada. As seguintes abreviações são usadas no glossário: *pl*. plural, *sing*. singular.

A

Abdome/abdômen Região do corpo posterior ao tórax, contendo até 11 segmentos reconhecíveis.
Abdutor Músculo que afasta ou abre uma estrutura rígida em relação a outra (por exemplo, as mandíbulas ou dois artículos das pernas).
Acanthae Cerdas cuticulares microscópicas muito finas presentes na moela (proventrículo).
Acéfala Sem cabeça.
Acetábulo A cavidade na qual um apêndice é articulado; cavidade coxal.
Acicular Em forma de agulha.
Acidoporo Poro presente na região terminal do abdome de formigas da subfamília Formicinae.
Acrosternito Parte do esterno anterior à sutura antecostal.
Acrosticais Cerdas pequenas ao longo do centro do mesonoto (Diptera).
Acrotergito Parte do tergo anterior à sutura antecostal.
Acuminado Terminando em uma ponta longa.
Adenotrófica Tipo de viviparidade em que a larva é mantida dentro de um "útero" e alimentada por secreções glandulares da mãe. Ocorre em algumas moscas (Diptera).
Adipocinético Hormônio que regula os níveis de metabólitos energéticos na hemolinfa, como trealose e diacilglicerol.
Adpressa Contígua, em contato.
Adutor Músculo que aproxima ou fecha um artículo ou apêndice (por exemplo as mandíbulas).
Aerópilos Poros finos presentes nos ovos de insetos.
Alar Relativo às asas.
Alatostatina Neuropeptídeos que afetam os *corpora allata* inibindo a produção de hormônio juvenil.
Alatotropina Neuropeptídeos que estimulam os *corpora allata*, resultando na produção de hormônio juvenil.
Aleloquímico Substância não nutricional produzida por uma espécie que induz uma resposta fisiológica ou comportamental em outra espécie.
Alinoto A placa dorsal do mesotórax ou metatórax de um inseto com asas.
Alometria Padrão de desenvolvimento ontogenético no qual diferentes partes do corpo ou de uma estrutura crescem em velocidades diferentes, resultando em alteração em suas proporções.
Alomônio Aleloquímico cuja ação é benéfica para o indivíduo que o produz.
Aloparasitoide Parasitoide em que macho e fêmea de uma mesma espécie possuem hospedeiros diferentes.
Álula Um lobo na base da asa, adicional ao lobo anal (Diptera).
Alvéolo Uma cavidade ou depressão externa onde fica inserida uma estrutura, como uma cerda ou antena.
Ambulatorial Tipo de apêndice adaptado especificamente para andar sobre uma superfície. Perna ambulatorial.
Ametábolo Tipo de desenvolvimento em que não há metamorfose. O indivíduo que emerge do ovo difere do adulto basicamente no tamanho e no desenvolvimento do sistema reprodutor.
Amplexiforme Tipo de acoplamento de asas no qual um grande lobo umeral da asa anterior projeta-se sob a asa posterior (Lepidoptera).
Anal Parte posterior basal da asa; relativo ao ânus ou ao último segmento abdominal.
Anamórfico Tipo de desenvolvimento em que o número de segmentos do corpo aumenta após a eclosão.
Anastomosadas Estruturas unidas ou fundidas, como veias, nervos, vasos etc., incluindo veias das asas.
Anatergito Esclerito torácico localizado acima dos halteres (Diptera).
Androcônias Escamas especializadas encontradas nos machos de algumas borboletas.
Anelo Estrutura presente no edeago (Lepidoptera).
Anepímero Parte superior do epímero, quando dividido longitudinalmente em duas placas.
Anepisterno Parte superior do episterno, quando dividido longitudinalmente em duas placas.
Anfibiótico Inseto com imaturos aquáticos e adultos terrestres ou aéreos (Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera).
Anfipnêustica Larva na qual apenas o primeiro e o último ou dois últimos espiráculos são abertos.
Anocíclica Espécie assexuada e sem alternância de hospedeiro (Hemiptera, pulgões).
Anteclípeo Parte anterior do clípeo, quando existe uma divisão transversal.

Como citar: Constantino, R.; Aguiar, A.J.C. 2024. Cap. 37, Glossário, pp. 832-846. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.
https://doi.org/10.61818/56330464c37

Antecosta Crista interna na parte anterior dos tergos e esternos, que serve para fixação de músculos longitudinais.
Antenas Um par de apêndices metaméricos articulados na cabeça, geralmente com função sensorial.
Antenífero Estrutura triangular na borda do soquete antenal, que serve de ponto de articulação para a base do escapo.
Antenodais As veias presentes antes do nó (Odonata).
Antenômero Cada subdivisão aparente da antena, inclusive os flagelômeros.
Antepigidiais Cerdas grandes na margem apical do esterno VII (Siphonaptera).
Ânus Abertura posterior do tubo digestório.
Aorta Parte anterior do vaso dorsal do sistema circulatório, sem capacidade contrátil.
Apical Parte de um apêndice ou estrutura que fica mais distante do corpo.
Apnêustica Larva sem espiráculos abertos, com respiração através do tegumento ou de brânquias traqueais.
Ápode Indivíduo sem pernas. Também ápodo(a).
Apódema Uma estrutura interna do tegumento utilizada para fixação de músculos ou reforço do esqueleto.
Apófise Estrutura alongada ou tubercular do tegumento, externa ou interna.
Apólise Processo de descolamento da cutícula velha, que marca o início da muda.
Apomorfia Caráter ou estado derivado ou mais recente, no nível hierárquico em estudo. Ver plesiomorfia.
Apomórfico Estado derivado de um caráter relativamente à forma plesiomórfica.
Aposemática Coloração de advertência nos indivíduos de uma espécie com defesa química.
Aposematismo Presença de coloração de advertência.
Áptero Indivíduo sem asas.
Árculo Pequena veia transversal entre as veias radial e cubital (Odonata).
Aréola Pequena área arredondada e diferenciada, cavidade ou célula.
Areola postica Célula cua presente na asa anterior (Psocodea/Psocoptera).
Areolado Com aréolas.
Arista Cerda presente no pedicelo da antena (Hemiptera) ou a parte distal do pós-pedicelo da antena, em forma de cerda (Diptera).
Aristiforme Em forma de cerda (arista).
Arólio Estrutura em forma de almofada, presente entre as garras de alguns insetos.
Arrenotoquia Tipo de partenogênese que resulta apenas na produção de machos haploides a partir de ovos não fertilizados.
Artículo Uma subdivisão de qualquer apêndice metamérico, como antenas, palpos, pernas ou gonopódios.
Asperites Rugosidades cuticulares ou estruturas microscópicas em forma de espinhos.
Átrio Uma câmara presente em uma abertura do corpo, por exemplo, o espiráculo.
Aurícula Estrutura lembrando uma pequena orelha, presente no abdome (Odonata).
Autapomorfia Um caráter ou estado derivado (apomorfia) que ocorre em um único táxon terminal em uma análise filogenética.
Axilar Área triangular que articula a asa com o tórax, incluindo uma área membranosa e os escleritos axilares.

B

Baciliforme Em forma de bastonete.
Balancim O mesmo que halter.
Basalar Relativo à base da asa; pequenos escleritos pleurais localizados na base das asas; músculos ligados aos escleritos basalares.
Basi- Prefixo indicador da porção basal de um apêndice ou estrutura.
Basicônico Sensor olfativo com forma de projeção curta, digitiforme, com parede fina.
Basiflagelo Parte basal do flagelo (Hemiptera).
Basímero Parte basal da genitália do macho de alguns holometábolos. Em Siphonaptera, parte fixa do tergito IX dos machos, também denominado dedo imóvel ou p_1 do clasper (= fórceps).
Basitarsômero Artículo mais basal do tarso.
Biflabelada Antena com projeções achatadas para os dois lados, nos antenômeros.
Bíforo Com duas aberturas.
Bipectinada Antena em forma de pente duplo, com um alongamento em cada lado do antenômero.
Bivoltina Espécie em que ocorrem duas gerações por ano.
Blatoide Semelhante a uma barata.
Brânquia Órgão especializado em trocas gasosas, às vezes presente em imaturos de alguns insetos aquáticos.
Braquícero Com antenas curtas.
Braquíptero Com asas curtas.
Brocossomos Grânulos microscópicos que recobrem o corpo de algumas cigarrinhas (Hemiptera). São produzidos por segmentos glandulares especializados dos túbulos de Malpighi, liberados através do ânus e depois espalhados sobre o corpo.
Búcula Crista presente no lado ventral da cabeça, uma em cada lado da probóscide (Hemiptera).
Bula Um trecho despigmentado curto de uma veia da asa (Hymenoptera); parte do duto seminal (Lepidoptera).
Bulga Parte da espermateca.
Bursa copulatrix Câmara genital expandida da fêmea de algumas ordens de insetos, formando uma bolsa que recebe o edeago (ou pênis) durante a cópula.
Búrsicon Hormônio (neuropeptídeo) que controla a esclerotização e expansão da cutícula.

C

Calazas Protuberâncias com uma cerda presentes no tegumento de algumas larvas de Lepidoptera e Coleoptera. Também **chalazas**.
Cálice Parte do ovário que funciona como um receptáculo de todos os pedicelos.
Caliptra Lobo basal no lado posterior da asa (Diptera).
Campaniforme Sensor mecânico (Fig. 2.23).
Campodeiforme Tipo de larva com corpo achatado e alongado, pernas e antenas bem desenvolvidas.
Cantus Estrutura tegumentar que divide os olhos de alguns insetos em uma parte superior e outra inferior (Coleoptera).
Capitada Antena ou outro apêndice com uma dilatação distal abrupta, formando uma "cabeça".
Caráter Em Taxonomia, uma característica observável que varia e pode ser usada para diferenciar táxons. Em Sistemática Filogenética o termo é usado com dois significados distintos na literatura: 1) a diferença entre duas condições

de uma estrutura homóloga (equivalente a estado); 2) a estrutura que varia (equivalente a série de transformação).

Cardo Parte basal da maxila.

Carena Uma linha elevada do tegumento ou quilha.

Carena epicnemial Carena presente entre o prepecto e o restante do mesepisterno (Hymenoptera).

Carena omaular Carena transversal presente na região de transição entre as superfícies anterior e lateral do mesepisterno (abaixo do lobo pronotal) (Hymenoptera: Apoidea).

Casta Um das formas de indivíduos em espécies de insetos sociais, geralmente com morfologia e função diferenciada na colônia, como soldados, operários e reprodutores.

Casulo Cobertura protetora, composta parcial ou totalmente de seda, produzida pela larva para a proteção da pupa.

Categoria Um nível na estrutura hierárquica da classificação, como Filo, Classe, Ordem etc.

Catepímero Parte inferior do epímero, quando dividido longitudinalmente.

Catepisterno Parte inferior do episterno, quando dividido longitudinalmente.

Cecidogenia Formação de galhas.

Cecos Ramificações tubulares presentes na região anterior do mesêntero de alguns insetos, também chamados de cecos gástricos.

Cefaloteca A cobertura da cabeça na pupa.

Cefalotórax Região do corpo resultante da fusão da cabeça com o tórax.

Celocônico Tipo de receptor (sensor) nas antenas sensível à temperatura e umidade.

Célula discal Célula presente na região basal ou central da asa (normalmente, entre as veias mediais) de vários grupos de insetos (Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera).

Células de Semper Células componentes do cone cristalino do olho composto, ocorrendo em conjuntos de quatro células abaixo da córnea.

Cencros Par de estruturas circulares ou ovais situadas na porção sublateral do metanoto (Hymenoptera) (Fig. 27.1).

Cenobionte Parasitoide que permite que o hospedeiro continue se desenvolvendo após a oviposição.

Cerambicoide Larva semelhante à de besouros da família Cerambycidae.

Cerários Estruturas presentes em cochonilhas, formadas por cerdas cônicas, às vezes também com cerdas filiformes e poros triloculares, de onde partem longos filamentos laterais de cera (Hemiptera).

Cercômero Artículo do cerco.

Cercos Par de apêndices metaméricos do segmento 10 do abdome de alguns insetos, às vezes multiarticulados, geralmente de função sensorial.

Cerda Projeção cuticular em forma de pelo, geralmente de função sensorial.

Cerdas plantares Cerdas associadas ventralmente no tarso (Siphonaptera).

Cerdiforme De forma semelhante a uma cerda.

Cerdoso Condição de estruturas cobertas por cerdas.

Cervical Relativo ou pertencente ao pescoço.

Cérvix Pescoço. Também cerviz.

Chevrons Marcas angulares, simétricas e sequenciais, em forma de <, >, V ou Λ (dependendo do lado e da posição) presentes no fêmur posterior de alguns Orthoptera.

Cibário A cavidade formada entre a hipofaringe e a epifaringe.

Cingulo Estrutura presente no edeago de alguns insetos.

Cladística Método de reconstrução das relações filogenéticas baseado no princípio da parcimônia e no compartilhamento de apomorfias.

Clado Um grupo monofilético.

Cladogênese A divisão de espécies ancestrais em espécies descendentes.

Cladograma Um diagrama em forma de árvore que representa uma hipótese de relações filogenéticas entre táxons a partir de sinapomorfias.

Clasper Estrutura presente na terminália ou no abdome do macho de alguns insetos que auxilia na manutenção da fêmea em posição durante a cópula.

Clavada Em forma de clava, com a região apical dilatada.

Claviforme O mesmo que clavada.

Clavo Parte posterior da asa anterior (Hemiptera).

Cleptoparasita Um organismo que parasita o trabalho efetuado pelo hospedeiro na preparação do alimento larval, portanto adotando a mesma dieta larval do hospedeiro.

Clípeo Esclerito localizado entre a fronte e o labro (Fig. 1.5).

Cloaca Câmara presente em alguns insetos, onde se abrem tanto o duto genital quanto o ânus.

Clúnio Estrutura presente na extremidade distal do tergito VIII (Psocodea/Psocoptera).

Codícola Porção terminal alongada do abdome (cauda) da maioria dos pulgões (Hemiptera).

Colóforo Projeção ventral do segmento abdominal I (Collembola).

Colônia Grupo de indivíduos (maior que um casal) que coopera na criação dos imaturos e geralmente constrói um ninho.

Comunal Nível de comportamento social em que adultos da mesma geração compartilham ninhos, mas não cooperam no cuidado com a prole.

Conatos Escleritos, segmentos ou artículos fundidos e imóveis um em relação ao outro.

Côndilo Articulação formada por uma protuberância arredondada encaixada numa cavidade.

Cone cristalino Parte do omatídio localizada abaixo da córnea, formada por quatro células.

Conexivo Laterotergitos (pleuritos) que fazem a conexão entre tergo e esterno (Hemiptera).

Conglobar Dobrar o corpo para uma forma aproximadamente esférica (Coleoptera).

Congloboso Capaz de assumir uma forma aproximadamente esférica (Coleoptera).

Coprófago Que se alimenta de fezes.

Corbícula Estrutura para coleta de pólen formada por uma depressão da tíbia posterior, margeada por cerdas longas (Hymenoptera: Apidae).

Coriácea Com textura semelhante a couro. Asas coriáceas.

Cório Região proximal coriácea da asa de Heteroptera (Hemiptera).

Córion Casca do ovo.

Cornéolas Lente córnea de cada olho simples (Collembola).

Cornículos Par de estruturas tubulares, na parte posterior do abdome de pulgões (Hemiptera).

Coronal O ramo mediano da linha ecdisial no vértice, entre os olhos.

Corpora allata (*pl.*) Par de glândulas usualmente dispostas uma de cada lado do esôfago (Fig. 2.18b). Produzem o hormônio juvenil. A tradução como "corpos alados" seria

inadequada, pois não possuem, de fato, asas. *Sing.*, *corpus allatum*.

Corpora cardiaca (*pl.*) Par de órgãos neuroglandulares localizados atrás do cérebro, geralmente junto à aorta. A tradução como "corpos cardíacos" seria inadequada, pois não estão, de fato, ligados ao coração. *Sing.*, *corpus cardiacum*.

Corticícola Associado à casca de árvores.

Costal Veia longitudinal que normalmente forma a margem anterior da asa.

Coxa Artículo mais basal da perna, que se articula com o tórax.

Coxa vera Em Neoptera, divisão anterior das coxas meso e metatorácica.

Coxopoditos Escleritos presentes no abdome de alguns insetos, considerados homólogos às coxas de pernas em ancestrais mais na base da evolução dos artrópodes.

Cremáster Estrutura em forma de espinho ou gancho presente na pupa, geralmente usado para fixação (Lepidoptera).

Crenulada Ondulada ou com numerosos recortes arredondados.

Cribriforme Em forma de peneira.

Criptonefrídio Associação dos túbulos de Malpighi com o reto, em alguns insetos (Coleoptera, Hymenoptera e Lepidoptera), que aumenta a reabsorção de água das fezes.

Criptopleura Pleura oculta do protórax. Em Orthoptera a pleura é coberta pelo pronoto. Em Coleoptera (Polyphaga) a pleura é reduzida e interna (nesse caso também chamada de **endopleura**).

Criptotetrâmero O mesmo que pseudotrímero.

Crisálida A pupa de uma borboleta.

Crochês Espinhos em forma de ganchos, nas pernas abdominais de lagartas (Lepidoptera).

Ctenídio Fileira de cerdas rígidas, semelhante a um pente (Siphonaptera).

Ctenidiobótrias Cerdas grossas inseridas em um soquete com um anel de espinhos, presentes nas tíbias de alguns Psocodea/Psocoptera.

Cubital Veia longitudinal da asa, em posição posterior à veia média.

Cultriforme Em forma de faca.

Cúneo Parte apical aproximadamente triangular da região coriácea da asa, delimitada por uma linha (Hemiptera).

Cupuliforme Em forma de copo.

Cursorial Apêndice adaptado para correr. Perna cursorial.

Cutícula Camada externa do corpo, não celular, formada principalmente por quitina.

D

Dáctilos Projeções em forma de dedo presentes na tíbia anterior de Gryllotalpidae (Orthoptera).

Decumbente Inclinado ou deitado; termo empregado frequentemente para descrever a forma da pilosidade.

Deutocérebro Região intermediária do cérebro; contém os lobos antenais.

Diagnose Em Sistemática, um resumo das características que seriam necessárias e suficientes para o reconhecimento de um táxon e sua diferenciação em relação a outros.

Diapausa Um período de parada no desenvolvimento ontogenético dos insetos.

Dicondílica Articulação feita com dois côndilos.

Dicóptico Com os olhos separados na parte superior (Diptera).

Digitiforme Em forma de dedo.

Dímero Com apenas dois segmentos ou artículos.

Dimorfismo Existência de dois tipos de indivíduos morfologicamente distintos na mesma espécie, por exemplo com indivíduos alados e ápteros. No dimorfismo sexual, macho e fêmea são diferentes, em particular na morfologia externa.

Discrimen Sulco longitudinal médio ventral do pterotórax que corresponde a uma invaginação do esterno.

Dispersão Em Ecologia, movimentação de um organismo para longe do local de nascimento, o que possibilita ocupação de novos espaços. Em Biogeografia, deslocamento para uma área geográfica até então não ocupada por uma espécie.

Distal O mesmo que apical.

Disti- Prefixo indicador da porção distal de um apêndice ou estrutura.

Distiflagelo Região distal do flagelo antenal (Hemiptera).

Duto ejaculatório Parte terminal do duto espermático do macho.

E

Ecdise Etapa final do processo de muda, no qual a cutícula velha é descartada.

Ecdisona Hormônio esteroide produzido pelas glândulas protorácicas, que induz o processo de muda.

Ectadenia Glândulas acessórias do macho de origem ectodérmica.

Ectognato Com o aparelho bucal exposto.

Ectoparasita Parasita que vive na superfície externa do corpo do hospedeiro.

Edeago O órgão copulador presente em insetos machos (pênis); parte distal do falo.

Elitrácea Asa semelhante a élitro (Hemiptera).

Élitro A asa anterior engrossada, endurecida e sem veias (Coleoptera).

Emarginado Com a margem recortada.

Embólio Na asa anterior, região estreita do cório ao longo da margem anterior delimitada por uma sutura (Hemiptera: Heteroptera).

Empódio Estrutura presente entre as garras de alguns insetos, em forma de um espinho ou almofada.

Endêmico Táxon de distribuição geográfica restrita a uma certa região.

Endito Qualquer lobo interno nas pernas de artrópodes.

Endocutícula Camada interna da cutícula que permanece indiferenciada e flexível.

Endoderme A camada do embrião que reveste a cavidade digestiva invaginada que dá origem ao mesêntero e a outros órgãos internos.

Endofagia Alimentação dentro do organismo hospedeiro.

Endofalo Uma câmara interna do falo invaginada no final do edeago, na qual se abre o duto ejaculatório.

Endofítico Alimentação ou oviposição dentro de tecido de uma planta.

Endofurca Estrutura interna bifurcada ligada ao esterno torácico. Também chamada de furca.

Endômeros Escleritos pares em terminálias, que se articulam anteriormente com o apódema basal, sendo lateralmente protegidos pelos parâmeros (genitália do macho de Psocodea/Phthiraptera).

Endoparasita Parasita que vive no interior do hospedeiro.
Endopterigota Inseto cujas asas se desenvolvem internamente durante os estágios imaturos (holometábolo).
Enócito Célula grande de origem epidérmica, ligada à epiderme ou solta na hemolinfa.
Ensiforme Em forma de espada.
Entognatia Condição em que as peças bucais estão envolvidas por dobras da cápsula cefálica.
Epândrio O tergito IX abdominal do inseto macho.
Epicrânio Termo de uso variável, geralmente se referindo à parte superior da cabeça, incluindo fronte, vértice e genas.
Epicutícula Camada mais externa da cutícula, fina e não quitinosa.
Epiderme Camada celular mais externa do corpo, que produz a cutícula.
Epiedáfico Que vive acima do solo (Collembola).
Epifalo Um esclerito presente na câmara genital, próximo à base do falo (Orthoptera).
Epifaringe Parede interna, membranosa, do labro.
Epífise Estrutura em forma de almofada presente na superfície interna da tíbia anterior de alguns adultos (Lepidoptera).
Epímero Esclerito pleural posterior de cada segmento do tórax, dorsalmente ao mero correspondente.
Epimórfico Tipo de desenvolvimento em que todos os segmentos do corpo são diferenciados durante o desenvolvimento embrionário. Ver anamórfico.
Epipleura Margem lateral do élitro dobrada para baixo.
Epipleurito Um esclerito pleural superior (basalar ou subalar).
Epiprocto Esclerito dorsal do segmento XI do abdome.
Episterno Esclerito pleural anterior de cada segmento do tórax, dorsalmente ao esterno correspondente.
Epistoma Termo de uso variável que corresponde à região acima do labro, geralmente incluindo o clípeo.
Epistomal Sutura ou sulco que separa o clípeo da fronte.
Epitoquia Alternância de ínstares reprodutivos e não reprodutivos, acompanhada de alterações morfológicas (Collembola).
Epomia Carena transversal ou oblíqua na região ântero-lateral do pronoto (Hymenoptera).
Eruciforme Tipo de larva com o corpo geralmente cilíndrico, cabeça distinta, pernas torácicas e falsas pernas abdominais (lagarta).
Escansorial Apêndice adaptado para agarrar e escalar. Perna escansorial.
Escapo Artículo mais basal da antena.
Escarabeiforme Tipo de larva com cabeça distinta, pernas torácicas bem desenvolvidas, sem pernas abdominais e com corpo cilíndrico, grosso e curvado.
Escatoteca Cobertura fecal que envolve os ovos de algumas espécies de Coleoptera.
Esclerito Uma área endurecida do tegumento circundada por suturas e/ou áreas membranosas.
Esclerosação Endurecimento da cutícula através da deposição e polimerização de substâncias não quitinosas. Esclerosação ou esclerosamento é a forma mais usual para designar "endurecimento" na língua portuguesa.
Esclerotização O mesmo que esclerosação. A forma "esclerotinização" não é correta, pois partia da ideia de que houvesse apenas a esclerotina como proteína, um conceito ultrapassado.
Escolóforo Ver *órgão cordotonal*.
Escolopídeo Unidades que compõem um órgão cordotonal.
Escolos Protuberâncias presentes no tegumento de algumas larvas de Lepidoptera.
Escopa Escova de cerdas presente nas pernas posteriores das abelhas, que serve para coleta de pólen.
Escópula Pequeno tufo de cerdas.
Escrobo Sulco ou cavidade onde se encaixa parte da antena (Coleoptera e Hymenoptera). Em Hymenoptera, pequena depressão no mesepisterno (= fóvea mesopleural).
Escutelo A divisão posterior da placa dorsal do meso e do metatórax, geralmente de forma triangular.
Escuto A subdivisão central e maior da placa dorsal do meso e do metatórax.
Esôfago Região estreita do tubo digestório entre a faringe e o papo.
Espátula Estrutura presente no protórax de larvas que auxilia na emergência do adulto (Diptera: Cecidomyiidae).
Espécie Como categoria taxonômica, é a unidade mais básica da hierarquia da classificação. Como entidade biológica, pode ser definida como "um conjunto de populações naturais diagnosticável por uma combinação única de caracteres" ou, seguindo o tradicional conceito biológico, como "um grupo de populações naturais intercruzantes separado reprodutivamente de outros grupos do mesmo tipo".
Espécie-tipo Uma espécie nominal designada como tipo portador do nome de um gênero ou subgênero.
Especulum Área da base da tégmina de machos que serve para produção de som (Orthoptera).
Espermateca Estrutura presente na fêmea, que serve para armazenar espermatozoides.
Espermatóforo Cápsula produzida por machos de vários insetos, que envolve os espermatozoides.
Espícula Pequena estrutura cuticular em forma de agulha.
Espinasterno Esclerito intersegmental da face ventral do tórax que possui uma espina (apódema).
Espinho Evaginação rígida, aproximadamente cônica, do integumento.
Espínula Um pequeno espinho. Em Thysanoptera, espinho presente na endofurca do meso ou do metatórax de algumas espécies.
Espiráculo Abertura do integumento ligado ao sistema traqueal, pelo qual ocorrem trocas gasosas.
Espirotromba Aparelho bucal sugador de adultos de Lepidoptera.
Esporão Evaginação móvel do integumento, de forma aproximadamente cônica, com um anel membranoso ao redor da base.
Estádio O intervalo de tempo entre duas mudas de um artrópode. Ver *ínstar.*
Estágio Uma das fases do desenvolvimento do inseto, como larva, pupa e adulto. Um estágio pode incluir vários ínstares.
Estema (*sing.*) Olho simples de larvas de holometábolos. *Pl.*, estemas.
Esternaulo Sulco ou carena longitudinal presente na porção lateroinferior do mesepisterno (Hymenoptera).
Esternito Uma subdivisão do esterno, ou também qualquer esclerito que compõe o esterno.
Esterno A superfície ventral completa de um segmento.
Estigma O mesmo que pterostigma ou o mesmo que espiráculo.

Estilo Termo usado para várias estruturas tegumentares externas, alongadas, finas e não articuladas.
Estipe Segundo artículo da maxila. Também estípite.
Estomodeo Região anterior do tubo digestório. Também estomodeu.
Estraminícola Que vive na serrapilheira.
Estríola escutelar Estria curta presente no escutelo de alguns Coleoptera.
Eucéfala Larva com cabeça bem diferenciada e esclerotizada.
Eucoxa A divisão anterior da coxa do inseto.
Euedáfico Que vive no solo (Collembola).
Eussocial Inseto social verdadeiro, com cuidado cooperativo com a prole, forte assimetria reprodutiva e sobreposição de gerações.
Eusterno Placa ventral de um segmento torácico, excluindo o espinasterno.
Exito Um lobo externo da perna de artrópode.
Exocório A margem externa do cório (Heteroptera).
Exocutícula Parte externa endurecida (esclerotizada) da cutícula.
Exodonte Mandíbulas amplamente separadas quando fechadas.
Exofítica Alimentação ou oviposição externa aos tecidos da planta. Ver endofítico.
Exofítico Que vive fora da planta.
Exúvia A casca da cutícula eliminada no final da muda.

F

Faceta A superfície externa de um omatídio.
Falcada O mesmo que falciforme.
Falciforme Em forma de foice.
Falo O órgão copulador do inseto, incluindo qualquer estrutura presente na sua base.
Falobase Região proximal do falo, que varia muito em forma e tamanho.
Falômero Lobo genital formado ao redor do gonóporo (Blattaria (baratas) e Mantodea).
Falossomo Segmento proximal do falo.
Faloteca Uma dobra ou expansão tubular da falobase ao redor do edeago.
Falx Pequena área esclerosada na margem superior da cabeça, entre a fronte e o occipício, vestígio do sulco interantenal (sutura incompleta) (Siphonaptera).
Farado Indivíduo em processo de muda, mas ainda com a cutícula do ínstar anterior.
Faringe Região do canal alimentar entre a boca e o esôfago.
Fastígio Parte anterior do vértice projetada entre os olhos (Orthoptera).
Fêmur Terceiro artículo da perna em hexápodes, entre o trocanter e a tíbia, geralmente longo e robusto.
Fenética Método para classificar organismos baseado na similaridade geral, que frequentemente não reflete a filogenia. Taxonomia numérica.
Feromônio Substância que, quando liberada por um indivíduo no meio externo, provoca uma resposta fisiológica ou comportamental em outro indivíduo da mesma espécie.
Ferrão Ovipositor modificado em estrutura de defesa (Hymenoptera: Aculeata).
Fiandeira Órgão presente no aparelho bucal de larvas responsável pela produção de seda (Lepidoptera e Hymenoptera).
Filogenia O conjunto de relações genealógicas entre táxons (ancestral-descendentes), representável por um diagrama ramificado em forma de árvore.
Fisogastria Aumento do volume do abdome que ocorre em rainhas de cupins e outros insetos sociais.
Fitofagia Hábito de alimentar-se de tecidos vivos de plantas.
Flabelada Antena em forma de leque.
Flageliforme Em forma de chicote.
Flagelo Porção distal da antena, além do segundo artículo.
Flagelômero Cada subdivisão do flagelo.
Fontanela Mancha frontal diferenciada, geralmente ovalada e de cor mais clara, na cabeça de imagos, entre os olhos; poro frontal da cabeça de soldados (Isoptera).
Forâmen Abertura do integumento para a passagem de nervos e vasos. Também forame.
Forâmen magno A abertura posterior da cápsula cefálica, que faz a ligação com o tórax através da cérvix.
Forbívoro Que se alimenta de planta herbácea não gramínea.
Forésia O transporte de um organismo por outro.
Fossa proboscidial Depressão na face ventral da cabeça, onde se alojam as peças bucais (Lepidoptera).
Fossorial Hábito de cavar ou morfologia adaptada para cavar.
Fóssula esponjosa Estrutura pilosa no ápice da tíbia (Hemiptera).
Fossula spongiosa Estrutura vesicular com cerdas adesivas presente na região apical das tíbias de alguns Hemiptera: Heteroptera.
Fóvea Depressão profunda no integumento.
Fragma Estrutura interna do tegumento em forma de divisória ou parede onde se liga a musculatura; ocorre na junção de tergitos, esternitos e pleuritos.
Fragmótica Cabeça em forma de rolha, usada para fechar aberturas e túneis (soldados de cupins e formigas).
Freno Sulco lateral na margem dorsal do escutelo, que serve para o encaixe da face ventral do clavo, quando a asa está em repouso (Hemiptera).
Frênulo Um espinho ou grupo de espinhos presente na base da asa posterior de muitos Lepidoptera, avançando sob a asa anterior, que serve para manter unidas as asas durante o voo.
Fronte Região da cabeça entre os olhos, abaixo das antenas e acima do aparelho bucal.
Fulcro Ponto de apoio, suporte.
Funículo Região da antena entre o escapo e a clava (Coleoptera) ou parte da antena com largura regular entre os flagelômeros anelares, mais estreitos, e a clava, mais engrossada (Hymenoptera).
Furca Ver endofurca. Também usado como sinônimo de fúcula.
Furcasterno Uma parte distinta de um esterno torácico com endofurca.
Fúrcula Apêndice abdominal bifurcado que serve para saltar (Collembola).

G

Gálea O lobo externo da maxila, geralmente de forma alongada e convexa, que é fortemente modificada em Diptera e Hymenoptera, e em Lepidoptera forma a probóscide.
Galha Um crescimento anormal em uma planta resultante da ação de outro organismo, muitas vezes de imaturos de insetos.

Gânglio Uma das estruturas em forma de disco dispostas ao longo do cordão nervoso ventral, que contêm uma massa de tecido nervoso.
Garra Estrutura oca, pontiaguda e curva, geralmente arranjada em pares e localizada no ápice da perna de um inseto.
Gáster Parte distal dilatada e arredondada do abdome, após a constrição, e os segmentos metassomais nodulares (Hymenoptera: Formicidae).
Genas Região lateral da cabeça abaixo dos olhos, acima da abertura oral.
Geniculada Com uma dobra ou flexão abrupta, em forma de cotovelo, normalmente na antena, muito típica de formigas.
Germário Região dos ovaríolos ou dos testículos, onde a produção dos gametas tem início.
Gibosa Com formato convexo, corcunda.
Ginatrial Relativo ou pertencente à parte interna da genitália da fêmea de Hemiptera: Heteroptera de origem ectodérmica.
Ginossomo Órgão copulador intromitente presente nas fêmeas de alguns Psocodea.
Glabro Liso, sem cerdas ou estruturas semelhantes.
Glândulas ciríparas Glândulas produtoras de cera.
Glândulas coleteriais Glândulas ligadas ao oviduto, que geralmente produzem uma substância adesiva, responsável pela aglutinação dos ovos entre si no momento da postura, pela fixação no substrato ou pela formação da ooteca.
Glândulas de Brindley Glândulas de cheiro com aberturas presentes na junção tórax-abdome de vários Hemiptera: Heteroptera.
Glia Tecido que envolve os neurônios, fornecendo proteção e nutrição.
Glima Sulco lateral entre a base do tergo e o espiráculo; fóvea alongada na base do tergo (Hymenoptera).
Glossa Um dos lobos pareados da região distal e central do lábio, entre as paraglossas.
Gonângulo Uma pequena placa localizada entre os gonocoxitos VIII e IX, que facilita a movimentação do ovipositor.
Gonapófise Apêndices presentes ao redor da abertura genital.
Gonocoxito O artículo basal de um gonópode. Também aparece como **coxito basal**.
Gonofórceps Termo usado para escleritos da genitália do macho de forma variada.
Gonópode Apêndice metamérico do segmento genital, modificado para cópula ou oviposição.
Gonóporo Abertura genital externa do macho ou da fêmea.
Gonóstilo Estrutura alongada presente no segmento genital, muitas vezes correspondendo ao artículo distal do gonópode, em alguns insetos modificado como um clasper, que auxilia na manutenção da posição correta durante a cópula.
Grado Um grupo taxonômico definido apenas por características plesiomórficas (por exemplo, Apterygota), que quase sempre corresponde a um grupo parafilético.
Gregarismo Tendência de manter-se ou viver em grupos, sem constituir uma estrutura social.
Grupo-irmão O táxon filogeneticamente mais próximo de outro táxon.
Gula Esclerito da superfície ventral da cabeça de insetos prognatos, entre o pós-mento e o forame magno.

H

Habitus (hábito) Aspecto ou aparência geral do corpo.
Halter Asa posterior reduzida, que funciona como órgão de equilíbrio durante o voo (Diptera).
Hâmulos Fileira de pequenos ganchos na margem anterior da asa posterior de Hymenoptera, que permite seu acoplamento a uma dobra esclerotizada na margem posterior da asa anterior.
Haplodiploidia Sistema de determinação do sexo em que as fêmeas são diploides e os machos, haploides.
Harpa Região da asa anterior em forma de harpa, modificada para ressonância (Orthoptera).
Haustelo Uma parte da probóscide (Diptera).
Hematófago Que se alimenta de sangue.
Hemiélitro Asa anterior com a metade basal coriácea e a metade distal membranosa (Heteroptera).
Hemimetábolo Inseto com metamorfose gradual, cujas asas se desenvolvem externamente nos imaturos.
Hemocele Cavidade geral do corpo, preenchida com a hemolinfa.
Hemócitos Células da hemolinfa (em geral).
Heterogamético Sexo que produz dois tipos de gametas em relação aos cromossomos sexuais.
Heterômeros Tarsos com número desigual de artículos nas várias pernas.
Hexápode Com seis pernas.
Higropétrico Que vive na camada de água que recobre pedras.
Hipândrio O esternito IX abdominal do inseto macho.
Hipermetamorfose Tipo de metamorfose em que existem dois ou mais estágios larvais distintos, com morfologia e hábitos diferentes.
Hiperparasitoide Parasitoide cuja larva desenvolve-se em outro parasitoide.
Hipofaringe Lobo não esclerotizado, em forma de língua, localizado entre o labro e o lábio.
Hipognato Com a cabeça orientada verticalmente e o aparelho bucal direcionado ventralmente.
Hipômero Parte inflexa do pronoto, também chamada de epipleura pronotal.
Hipopígio Último esterno visível, abaixo do ânus.
Holometábolo Inseto com metamorfose completa, em que as larvas são muito diferentes dos adultos, havendo um estágio intermediário, chamado pupa.
Holóptico Com os olhos contíguos na parte superior da cabeça (Diptera).
Holótipo Um único espécime que foi designado como o tipo portador do nome de uma espécie ou subespécie quando esse táxon foi estabelecido. Esse espécime será usado como referência para a solução de qualquer dúvida quanto ao reconhecimento da identidade desse táxon.
Homologia Correspondência de um caráter (morfológico, comportamental, molecular, etc.) entre táxons diferentes devido à mesma origem no ancestral comum mais próximo. Termo também usado como sinônimo de sinapomorfia.
Homoneura Venação igual nas asas anterior e posterior.
Homônomas Estruturas semelhantes entre si localizadas em diferentes segmentos do corpo (por exemplo, asas), que resultam da expressão do mesmo conjunto de genes em metâmeros distintos.

Homoplasia Uma similaridade não homóloga presente em táxons diferentes, resultante de convergência ou reversão, ou seja, ausente na espécie ancestral comum mais recente.
Hormônio juvenil Hormônio produzido pelos *corpora allata*, que inibe o surgimento de características imaginais durante o desenvolvimento, entre várias outras funções.
Hormônio protoracicotrópico Hormônio produzido por células neurossecretoras do cérebro que estimula as glândulas protorácicas a produzirem ecdisona.

I

Identificação Determinação da posição de um espécime na classificação.
Idiobionte Parasitoide que paralisa o hospedeiro após a oviposição, interrompendo seu desenvolvimento.
Íleo Região anterior do proctodeo, entre o mesêntero e o colo.
Imaginal Relativo ao inseto adulto ou imago.
Imago O adulto ou forma reprodutiva de um inseto.
Incrassada Engrossada.
Inquilino Em geral, um inseto que vive no ninho de outra espécie. Em Hymenoptera, o termo é usado para parasitas sociais e para vespas que se utilizam da galha induzida por outra vespa. Em Isoptera, o termo é usado para espécies de cupins que ocupam termiteiros construídos por outras espécies.
Ínstar Fase do desenvolvimento do inseto entre duas mudas sucessivas. O primeiro ínstar ocorre entre a eclosão do ovo e a primeira muda, o segundo ocorre entre a primeira muda e a segunda e assim por diante. Esse termo é usado para se referir a dois conceitos diferentes: 1) o intervalo de tempo entre mudas (equivalente a estádio), e 2) o indivíduo entre mudas (com sua morfologia, comportamento etc.).
Integumento O mesmo que tegumento.
Interneurônio Célula nervosa que está inteiramente contida dentro do sistema nervoso central e apenas se comunica com outros neurônios.
Intima (íntima) O revestimento cuticular interno de estruturas ocas, como o estomodeo e o proctodeo.

J

Jugo Um lobo na base da asa anterior que se estende sobre a asa posterior e mantém as duas asas acopladas durante o voo.

L

Labelo Parte expandida do lábio (Diptera).
Lábio Estrutura mais posterior do aparelho bucal, geralmente com um par de palpos e dois pares de lobos medianos (Fig. 1.10).
Labro Estrutura frontal do aparelho bucal, localizada abaixo do clípeo (Fig. 1.7).
Lacínia Lobo interno da maxila (Fig. 1.9).
Lamelada Estrutura com expansões laterais em forma de placa finas ou folhas, especialmente antenas.
Lanceolada Em forma de lança.
Larva Estágio imaturo de insetos, com morfologia distinta em relação ao adulto. Termo mais usado para imaturos em estádios anteriores à pupa em holometábolos, mas também usado por diversos autores para vários hemimetábolos. Em Isoptera, refere-se aos imaturos da linhagem estéril, que dão origem a operários e soldados.
Larvípara Espécie, especialmente de Diptera, na qual os ovos eclodem dentro do corpo da fêmea, que, portanto, deposita larvas.
Larvópode Falsas pernas abdominais de algumas larvas, especialmente de Lepidoptera.
Laterotergito Para Hemiptera, ver *conexivo*. Em Diptera, esclerito da metapleura torácica logo acima do espiráculo posterior e anteriormente ao mediotergito.
Lígula O conjunto formado pelas glossas e paraglossas.
Limuloide Corpo com formato que lembra *Limulus* (Chelicerata: Merostomata), com a região anterior larga e arredondada e a região posterior afilada e alongada.
Linha ecdisial Linha em forma de um Y invertido presente na cabeça de insetos imaturos e que se estende para o tórax. Essa linha tem cutícula mais fraca, que se rompe durante a ecdise.
Localidade-tipo Local onde foi coletado o tipo primário (holótipo, lectótipo, neótipo) de uma espécie.
Loro Um pequeno esclerito ao lado do clípeo, que se estende lateralmente até a gena (Hemiptera).
Lúmen O espaço fechado ou cavidade de qualquer órgão oco, como o canal alimentar.
Lúnula Pequeno esclerito em forma de crescente localizado perto da base da antena (Diptera).

M

Macrolábica Forma com pinças grandes (Dermaptera).
Macróptero Inseto com asas grandes ou normalmente desenvolvidas.
Macroquetas Cerdas grandes, maiores que outras cerdas presentes no mesmo indivíduo.
Macrotríquia Cerda, geralmente referida na superfície das asas, tanto na membrana quanto nas veias, com articulação em soquetes.
Mala Uma superfície trituradora, normalmente na mandíbula.
Mandíbula Uma das estruturas pareadas do aparelho bucal localizadas entre o labro e as maxilas (Fig. 1.8), geralmente muito esclerosadas e de função cortante e/ou triturante, modificadas em forma de estiletes em alguns insetos sugadores.
Manúbrio A base da fúrcula (Collembola); região da genitália do macho (Coleoptera).
Marsúpio Bolsa na qual algumas cochonilhas carregam ovos e imaturos (Hemiptera).
Maxila Uma das estruturas pareadas do aparelho bucal localizadas entre as mandíbulas e o lábio, geralmente com um palpo (Fig. 1.9).
Mecônio Material fecal que se acumula durante a fase pupal e é eliminado na emergência da imago.
Mediestipe ou medioestipe Parte distal do estipe quando dividido (Coleoptera).
Membrana peritrófica Membrana porosa que reveste o mesêntero e protege suas células da abrasão mecânica, da penetração de patógenos e da ação química das enzimas digestivas.
Mento O esclerito distal do lábio, ao qual estão ligados a glossa e as paraglossas.
Meroístico Ver *ovaríolo meroístico*.
Mes(o)- Prefixo indicativo da parte do meio, usado frequentemente para referências a estruturas do mesotórax.

Mesêntero O trecho médio do canal alimentar, que não é revestido por cutícula.
Mesepímero O epímero da mesopleura, às vezes subdividido em anepímero (dorsalmente) e catepímero (ventralmente).
Mesepisterno O episterno da mesopleura, às vezes subdividido em anepisterno (dorsalmente) e catepisterno (ventralmente).
Mesescutelo O escutelo do mesonoto.
Mesescuto O escuto do mesonoto, em Diptera chamado apenas de escuto (ou escudo) por causa da redução do metatórax.
Mesômero Falômero médio (genitália do macho).
Mesonoto Placa dorsal do mesotórax.
Mesossoma Região formada pelo tórax mais o propódeo (segmento abdominal I) (Hymenoptera Apocrita).
Mesotórax O segundo segmento do tórax.
Meta- Prefixo indicativo da parte posterior, usado frequentemente para referências a estruturas do metatórax.
Metâmero Segmento do corpo ou somito, em animais metamerizados.
Metanoto Placa dorsal do metatórax.
Metapnêustico Sistema respiratório no qual apenas o último par de espiráculos está aberto.
Metassoma Região posterior ao segmento abdominal I, quando este último se encontra fundido ao tórax (Hymenoptera).
Metatórax O terceiro segmento do tórax.
Metazona Região posterior do pronoto (Mantodea).
Micângia (*pl.*) Estruturas usadas para transportar fungos simbiontes (Coleoptera). *Sing.*, *micangium*.
Micetócitos Células que abrigam microrganismos e se encontram dispersas no corpo gorduroso (Hemiptera e Blattaria (baratas)).
Micetófago Que se alimentam de fungos.
Micófago O mesmo que micetófago.
Micrópila Poro no córion do ovo, por onde ocorre a fecundação.
Micropteria Redução da asa a pequenos vestígios.
Microtríquia Estrutura cuticular microscópica subcelular em forma de pelo, presente especialmente nas asas de alguns insetos.
Miíase Infestação por larvas de moscas, conhecida popularmente como bicheira.
Mimetismo Semelhança na aparência geral entre indivíduos de espécies diferentes que confere proteção contra predação.
Mimetismo batesiano Tipo de mimetismo no qual uma espécie palatável (mimético) obtém proteção contra predação ao imitar a aparência de uma espécie impalatável (modelo).
Mimetismo mulleriano Tipo de mimetismo em que as duas espécies impalatáveis obtêm proteção contra predação por meio da semelhança entre elas.
Minador Inseto cuja larva vive e se alimenta dentro de folhas vivas.
Mirmecófilo Que vive associado a formigas.
Mirmecomórfico Com morfologia semelhante a uma formiga.
Místax Conjunto de cerdas longas presente acima da região bucal presente em alguns Diptera, especialmente Asilidae.
Moela O mesmo que proventrículo.
Molar Referente à região triturante da mandíbula.
Moniliforme Tipo de antena formada por antenômeros arredondados, lembrando um colar de pérolas.
Monófago Que se alimenta apenas de uma espécie de organismo.
Monofilético Grupo taxonômico que contém todos os descendentes do ancestral comum mais próximo.
Monofiletismo Qualidade de ser monofilético.
Monômero Com apenas um segmento ou artículo, não subdividido.
Monotípico Táxon de categoria superior à espécie que inclui apenas um táxon de categoria imediatamente inferior. Por exemplo um gênero que contém uma só espécie, uma família que contém um só gênero etc.
Mucro Em Collembola, segmento terminal curto presente em cada ramo da furca.
Muda Processo de troca da cutícula, que começa com a apólise e termina com a ecdise.
Multivoltina Espécie que desenvolve múltiplas gerações por ano.
Mutualismo Associação entre indivíduos de duas espécies que é benéfica para ambas.

N

Náiade Ninfa aquática (Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera).
Necrófago Organismo que se alimenta de cadáveres ou carniça.
Nefrócito Célula especializada da hemocele, com função ligada à excreção e ao sistema imune.
Neossoma Nome dado à forma hipertrofiada das fêmeas de Tungidae (o bicho-do-pé), encontradas inseridas na pele dos respectivos hospedeiros (Siphonaptera).
Neotênico Indivíduo que atinge a maturidade reprodutiva, mas com morfologia correspondente a um imaturo em seu respectivo grupo.
Nigma Pequena mancha presente nas asas de Trichoptera, próximo à bifurcação das veias RP_3-RP_4.
Ninfa Imaturo de inseto hemimetábolo.
Nó Veia transversal grossa presente na margem costal das asas de Odonata (Fig. 15.25-26, N).
Nomenclatura Parte da Taxonomia relativa à criação e uso dos nomes formais dos táxons (nomes científicos). As regras de nomenclatura de insetos são definidas no Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.
Notaulos Sulcos longitudinais do mesonoto de alguns insetos.
Noto Região dorsal de um segmento torácico.
Notopleura Uma pequena placa lateral adjacente ao mesonoto (Diptera).

O

Obliterada Quase apagada, indistinta (relativo a veias e suturas).
Occipício A extremidade posterior da cabeça, após o vértice e adjacente ao forâmen occipital (em inglês, *occiput*).
Occipital Relativo ou pertencente ao occipício.
Ocelo Olho simples presente na região frontal ou no vértice da cabeça de muitos insetos adultos e ninfas, em número de três ou dois.
Oligópode Larva com pernas torácicas funcionais (e.g. campodeiforme, elateriforme, escarabeiforme), mas sem falsas pernas abdominais.

Omação Mancha clara presente no centro do mesonoto de alguns Ephemeroptera.
Omatídio Unidade óptica do olho composto.
Onisciforme Larva com formato do corpo que lembra tatuzinhos do gênero *Oniscus* (Crustacea: Isopoda), achatada e ovalada.
Oóporo Poro genital da fêmea por onde ocorre a saída dos ovos para oviposição.
Ooteca Cápsula protetora que envolve uma massa de ovos (Blattaria (baratas), Mantodea, Orthoptera).
Opérculo Uma tampa ou cobertura.
Opistognato Com o aparelho bucal orientado para a região posterior.
Órgão cordotonal Órgão sensorial alongado, subcuticular, ligado ao integumento, mas sem sinal externo da sua presença. Também chamado de escolóforo.
Orirruptor Estrutura (ponta, espinho etc.) presente no embrião usada para quebrar a casca do ovo na eclosão.
Ortossomática Larva com as superfícies dorsal, ventral e lateral retas, subparalelas.
Óstio Abertura genital externa das fêmeas de Lepidoptera, usada apenas para a cópula.
Ostíolos Fendas verticais do coração do inseto por onde entra a hemolinfa durante a diástole. Em Hemiptera, as aberturas externas das glândulas odoríferas.
Ovaríolo Unidade cilíndrica ou afunilada do ovário.
Ovaríolo meroístico Tipo de ovaríolo no qual células nutrizes ou trofócitos estão presentes. Ver *ovaríolo politrófico* e *telotrófico.*
Ovaríolo panoístico Ovaríolo sem trofócitos, em que os oócitos são alimentados pelo epitélio folicular. Ocorre em Thysanura, Siphonaptera, Odonata e todas as ordens ortopteroides exceto Dermaptera.
Ovaríolo politrófico Ovaríolo do tipo meroístico em que a cada ovócito corresponde uma série de trofócitos e o conjunto fica reunido em um folículo.
Ovaríolo telotrófico Ovaríolo do tipo meroístico em que todos os trofócitos permanecem no germário.
Oviparidade Reprodução através da produção e deposição de ovos.
Oviporo Abertura posterior da vagina da maioria dos Lepidoptera, que serve apenas para oviposição.
Ovipositor Estrutura especializada para oviposição, presente nas fêmeas de vários grupos de insetos.
Oviruptor Estrutura do imaturo, em forma de dente, usada para romper o ovo no momento da eclosão.
Ovoviparidade Reprodução através da produção de ovos, que ficam retidos dentro do corpo da fêmea até a eclosão, sem que haja nenhum mecanismo de alimentação da larva.

P

Pálio Membrana da placa subgenital que cobre o falo quando retraído (machos de Orthoptera: Caelifera).
Palpífero O lobo dos estipes maxilares, onde se insere o palpo.
Palpiforme Na forma de palpo; uma estrutura cilíndrica e segmentada.
Palpígeros Esclerito no qual se insere o palpo.
Palpo Apêndice articulado da maxila ou do lábio.
Palpômero Cada subdivisão do palpo.
Papila Qualquer projeção cuticular pequena, cônica e pouco esclerotizada; a lígula modificada nos Coleoptera tecedores de seda.
Papiliforme Em forma de papila.
Papo Expansão das paredes do esôfago, que funciona como órgão de armazenamento.
Paracerco Em Archaeognatha, representa o filamento mediano mais longo dentre os dois filamentos apicais do abdome; em Zygentoma, é um prolongamento do tergito X e tem aproximadamente o comprimento de cerco ou pouco mais longo, também denominado de filamento caudal mediano ou apêndice dorsal.
Parafilético Grupo taxonômico definido por simplesiomorfias e que inclui o ancestral comum mais próximo e alguns de seus descendentes, mas não todos. Exemplos: Apterygota, Homoptera.
Paraglossa Cada um dos dois lobos no ápice do lábio, lateralmente à glossa.
Parâmero Estrutura na genitália masculina do inseto, usualmente um lobo ou apêndice na base do edeago.
Paranotal Expansões laterais da região torácica tergal.
Paraocular Área adjacente aos olhos.
Paraproctos Par de lobos que bordam o ânus ventrolateralmente.
Parasitoide Inseto que, em sua fase larval, se alimenta de tecidos de outro animal por um tempo relativamente longo. O hospedeiro geralmente morre no final.
Paratégula Cantos posteriores do mesoscuto, distintamente projetados para trás, lateralmente às axilas, na forma de uma projeção estreita.
Paratergito Região marginal lateral do noto; em Chalcidoidea (Hymenoptera), escleritos pares finos localizados simetricamente nas laterais do sintergo IX de Tetracneminae.
Parempódio Apêndice em forma de cerda no empódio (Hemiptera).
Parietal Região lateral da cabeça, entre a fronte e o occipício.
Parocular O mesmo que paraocular.
Partenogênese Desenvolvimento do óvulo sem que tenha havido fecundação por um espermatozoide. Ver *arrenotoquia* e *telitoquia.*
Patágios Par de estruturas ou expansões finamente lobadas do protórax.
Patela Artículo associado à tíbia em Chelicerata.
Pavimentoso Característica associada às células achatadas do reto intestinal.
Peciolada Estreitada, posicionada após um pedúnculo.
Pecíolo Pedúnculo, haste; o segmento longo e fino entre o tórax e o restante do abdome em alguns Diptera ou entre o mesossoma e restante do metassoma em Hymenoptera Apocrita.
Pécten Estrutura semelhante a um pente ou escova.
Pectinado Semelhante a um pente.
Pedicelado Suportado por um pedicelo.
Pedicelo O segundo artículo da antena de um inseto. A porção basal estreita (haste) de uma estrutura, como o halter em Diptera. A haste através da qual o ovo de alguns insetos é fixado ao substrato.
Pediculose Infestação por piolhos.
Pedogênese Reprodução em estágios imaturos.
Pedomorfose Retenção de características de imaturos nos adultos.
Pedunculado Pedicelado.

Pelta O esterno abdominal I de Thysanoptera, que tem forma mais ou menos triangular e pode estar retraído sob o metasterno torácico.
Penelipse Nas larvas de Lepidoptera, a figura formada quando uma parte menor que a metade do círculo de larvópodes está ausente na perna anterior.
Pênis O mesmo que edeago.
Pentâmera Estrutura com cinco subdivisões.
Pente Estrutura com uma fileira ou fileiras de cerdas ou espinhos.
Perfoliada Antena formada por antenômeros achatados e expandidos na metade distal (Coleoptera).
Peritrema Placa esclerosada circundando uma abertura do corpo, especialmente espiráculos.
Pigidial Relativo ou pertencente ao pigídio.
Pigídio Tergo do último segmento do abdome.
Pigoforal Associado ao pigóforo.
Pigóforo O esclerito dorsal da genitália de alguns Hemiptera.
Pigopódios Apêndices terminais foliáceos com numerosos túbulos do segmento abdominal X de algumas larvas de Coleoptera.
Pilíferos Lobos laterais do labro (Lepidoptera).
Pilígera Com cerdas.
Pilórico Associado à extremidade posterior do mesêntero.
Piloro Válvula do intestino médio.
Piriforme Com formato semelhante a uma pera.
Pitfall Armadilha tipo alçapão ou de queda.
Placa Qualquer esclerito largo e plano.
Placa umeral Um dos escleritos articulares da base da asa.
Placoide Semelhante a uma placa.
Planídia Larva de primeiro ínstar de algumas espécies de parasitoides que sofrem hipermetamorfose. São achatadas, bem esclerotizadas, ativas e geralmente com pernas. Algumas possuem três garras em cada perna, chamadas de triungulinos.
Plano-básico Reconstrução das características do ancestral mais recente de um grupo monofilético através da análise cladística. O termo é usado para o organismo todo ou para estruturas específicas, como as asas. O termo correspondente em inglês é *ground plan*.
Plectro Em Coleoptera, órgão estridulatório no penúltimo segmento abdominal.
Plesiomorfia Caráter ou estado ancestral ou primitivo dentro do nível hierárquico em estudo. Os conceitos de plesiomorfia e apomorfia são relativos, e uma plesiomorfia é sempre uma apomorfia em um nível hierárquico mais inclusivo.
Plesiomórfico Estado primitivo de um caráter em uma série de transformação.
Pleura Região lateral do segmento do corpo de um inseto, entre o tergo e o esterno. A pleural pode conter uma membrana (a membrana pleural) e escleritos (escleritos pleurais ou pleuritos).
Pleurito Esclerito pleural.
Pleurosternal Relativo à articulação entre a pleura e os esternos.
Pleuróstoma Área de articulação da mandíbula na cápsula cefálica.
Poliembrionia O desenvolvimento de um ovo em dois ou mais embriões.
Polífago Animal de alimentação não especializada. O termo é mais usado para insetos fitófagos que se alimentam de muitos tipos de plantas.
Polifilético Grupo taxonômico definido por características convergentes que contém duas ou mais linhagens não diretamente relacionadas e não inclui o ancestral comum mais próximo.
Polimorfismo A existência de dois ou mais fenótipos na mesma espécie, relativos ao mesmo estágio de desenvolvimento e numa mesma população.
Polinífago Que se alimenta de pólen.
Polípode Organismo com várias pernas. Especificamente, um tipo larval com abdome completamente segmentado e cada segmento com um par de apêndices rudimentares. Sinônimo de larva eruciforme.
Poriforme Em forma de poro.
Porrecto Estendendo-se para a frente horizontalmente (e.g. antena porrecta).
Pós-clípeo Área superior do clípeo, representado por uma área mais esclerotizada.
Pós-gena Área na cabeça posterior à gena.
Posmento Esclerito presente na face ventral da cabeça de alguns insetos, posteriormente ao lábio. É semelhante à gula, mas não homólogo. Também pós-mento.
Pré-pupa Um ínstar do final da fase imatura e anterior ao estágio de pupa, que é imóvel ou pelo menos não se alimenta. Em Thysanoptera, corresponde ao terceiro ínstar.
Pretarso O segmento mais distal da perna do inseto, que contém as garras e outras estruturas associadas.
Pregueado Com pregas.
Prepecto Pequeno esclerito da margem anterior do mesepisterno.
Probóscide Termo geral para um aparato bucal alongado ou extensível. Também probóscide.
Proclinada Direcionada para frente; com ápice direcionado para porção anterior do corpo; termo aplicado a cerdas.
Proctiger Em Diptera, sinônimo de ânus; em Heteroptera, estrutura cônica formada pelo segmento X, que contêm o ânus.
Proctodeo Região posterior do tubo digestório do inseto. Também proctodeu.
Prognatismo Característica prognata.
Prognato Com cabeça orientada horizontalmente, com as mandíbulas direcionadas para frente. Também prognata (masculino e feminino) ou prógnato.
Pronoto Noto ou placa dorsal do primeiro segmento do tórax.
Propigídio Segmento terminal no abdome precedente ao pigídio.
Propleura Corresponde à pleura do primeiro segmento do tórax.
Propódeo O segmento abdominal I, quando incorporado ao tórax (Hymenoptera).
Proprioceptor Receptor sensorial sensível a estímulos internos do organismo, principalmente relacionados a mudanças da posição do corpo ou de suas partes.
Prosteca Em Coleoptera, membrana com cerdas ao longo da superfície mediana da mandíbula, entre a mola e o dente apical. Em Diplura, denominada lacínia móvel, representa uma pequena placa na mandíbula.
Protoasas Estruturas hipotéticas presentes no ancestral dos Pterygota e que deram origem às asas.

Protocérebro Região maior e mais anterior do cérebro dos insetos, que inclui os lobos ópticos.
Protórax Primeiro segmento do tórax.
Protuso Saliente, protuberante.
Proventrículo Região do estomodeo entre o papo e o mesêntero, com função triturante. Também chamado de moela.
Proximal Região de um órgão ou estrutura que fica mais próxima da base, centro ou ponto de inserção, opondo-se a distal.
Prozona Região do pronoto mais próxima à cabeça (Mantodea).
Pruinosidade Fina poeira. Termo usado para designar pilosidade muito curta, com aspecto de uma poeira fina.
Pruinoso Com pruinosidade, com aparência de coberto com uma poeira fina.
Pseudocapítulo Condição do ovo em que o capítulo faz parte do opérculo (Phasmatodea).
Pseudocelos Órgãos sensoriais distribuídos sobre o corpo (Collembola e Protura).
Pseudóculos Órgãos sensoriais olfativos na cabeça (Protura).
Pseudopênis Estrutura associada ao órgão copulatório masculino (Psocodea/Phthiraptera).
Pseudotetrâmero Tarso com cinco tarsômeros, mas com o quarto tarsômero reduzido, escondido na base do terceiro tarsômero (Coleoptera).
Pseudotrímero Tarso com quatro tarsômeros, mas com o terceiro muito reduzido, dando a impressão de haver apenas três (Coleoptera).
Pterigopolimórfica Com várias formas de asas.
Pterigoto Espécie pertencente aos Pterygota, ainda que com perda secundária das asas.
Pterostigma Área alargada e pigmentada ao longo da margem costal da asa.
Pteroteca Mesmo que teca alar.
Pterotórax Segmentos torácicos com asas; tipicamente o meso e metatórax.
Ptilinial Sutura frontal correspondente ao ptilínio (Diptera).
Ptilínio Estrutura membranosa inflável da fronte, através da sutura ptilinial (ou frontal), desde a base da antena. É evertida durante a emergência do adulto do pupário (Diptera).
Pubescente Coberto com cerdas finas, curtas e densas.
Pulviliforme Semelhante a um pulvilo.
Pulvilo Estrutura almofadada e achatada entre as garras tarsais de alguns insetos.
Pupa Estágio intermediário entre larva e adulto, normalmente imóvel, que não se alimenta e no qual ocorre grande reorganização da estrutura interna do corpo, em especial da musculatura e de alguns órgãos internos.
Pupa adéctica Tipo de pupa cujas mandíbulas são imóveis, não funcionais, em oposição ao conceito de pupas décticas.
Pupa coarctata Pupa que é envolvida pela cutícula do último ínstar larval.
Pupa déctica Pupa exarada cujas mandíbulas são móveis, em oposição ao conceito de pupas adéticas.
Pupa exarada ou exarata Tipo de pupa na qual os apêndices são livres, não colados ao corpo, em oposição ao conceito de pupas obtecta.
Pupa obtecta Pupa em que os apêndices são colados ao corpo, em oposição ao conceito de pupas exarada.
Pupário A cutícula endurecida do último ínstar larval, que envolve a pupa (Diptera).

Q

Quadrifurcada Estrutura com quatro ramos saindo do mesmo ponto.
Quadripectinada Antena pectinada com quatro ramos por artículo.
Quebra-ovo Oviruptor.
Quela Pinça, em geral formada por modificação das garras tarsais.
Quetosema Áreas cuticulares elevadas na cabeça do indivíduo adulto; órgãos sensoriais de Jordan (Lepidoptera).
Quetotaxia O arranjo (e a nomenclatura correspondente) das cerdas do exoesqueleto.
Quilha Expansão laminar saliente do exoesqueleto.
Quitina Polissacarídeo nitrogenado presente na cutícula, formado basicamente por unidades de N-acetil glucosamina.

R

Rabdoma Região sensível à luz formada por um conjunto de rabdômeros compactados em uma estrutura cilíndrica no eixo de cada omatídio.
Rabdômero Conjunto de microvilosidades presentes na parte interna de uma célula retinular do olho composto.
Rádula Áreas esclerosadas do endofalo (Psocodea/Psocoptera).
Rainha Fêmea reprodutora em colônias de insetos sociais.
Rapagulae Falsos ovos que servem de alimento para larvas neonatas (Neuroptera).
Raptorial Estrutura adaptada para capturar presas. Perna raptorial.
Remígio Porção anterior da asa, geralmente mais rígida e com mais veias que o clavo posterior.
Reniforme Em forma de rim ou de feijão.
Reptantes Rastejante.
Resilina Proteína cuticular elástica, incolor, transparente, semelhante a um gel, produzida pela epiderme.
Retináculo Em Collembola, o mesmo que tenáculo; em Lepidoptera, um tufo de cerdas ou uma dobra na membrana ventral da asa anterior, geralmente na base da veia Sc; em larvas de Coleoptera, estrutura em forma de dente localizada na margem mesal da mandíbula, abaixo dos dentes distais.
Retínula Estrutura componente do olho composto, formada por células retinulares e seus neurônios.
Reto Porção posterior do proctodeo.
Ritral Curso superior dos rios, em áreas mais altas, com correnteza rápida. Contrasta com potamal, curso inferior na planície, com correnteza lenta.
Rostro Prolongamento ou projeção da cabeça em forma de nariz; região frontoclipeal prolongada em forma de bico; em Hemiptera, conjunto de peças do aparelho bucal, formada pelo lábio que envolve os estiletes mandibulares e maxilares.

S

Saco genital Estrutura situada anteriormente ao apódema basal e que contém internamente o edeago, geralmente ornamentado com escamas, espinhos ou manchas. Tam-

bém chamado saco interno ou vesícula-pênis (Psocodea/Phthiraptera).

Saculiforme Em forma de bolsa ou saco.

Salivário Cavidade na porção posterior da hipofaringe, onde se abrem as glândulas salivares.

Sarcolema Envoltório das fibras musculares.

Securiforme Em forma de uma lâmina de machado, comprimido triangular.

Seminal Relativo ao sêmen.

Semioquímico Substância química usada em comunicação intra ou interespecífica.

Sensor (sensílio, sensila, sensilo ou sensório de diferentes autores) Estrutura epidérmica que se constitui de um receptor simples, formado por uma ou poucas células epiteliais que se projetam na cutícula. É especializada na detecção ou na recepção de sinais e estímulos de natureza físico-química. Corresponde ao termo em latim *sensillum* (*sensilla* no plural), que não tem equivalente em português.

Serosa A membrana externa que envolve o embrião.

Serreado Estrutura com dentes, com aspecto de serra.

Setácea Com cerdas; em forma de cerda.

Setífera Relacionado à pontuação com cerdas.

Setiforme Em forma de cerda.

Sifão respiratório Estrutura tubular externa presente em alguns insetos aquáticos que conecta o sistema traqueal com o ar.

Sifúnculo Estrutura tubular pareada que ocorre no abdome de pulgões e descarrega secreções defensivas e feromônios de alarme (Hemiptera).

Sinapomorfia Apomorfia compartilhada por dois ou mais táxons, que constitui evidência de monofiletismo desse grupo.

Sintergito Placa resultante da fusão de dois tergitos (Diptera).

Sintórax Região resultante da fusão de segmentos do tórax (Ephemeroptera).

Siriri Adulto alado de cupim (Isoptera).

Sistemática Disciplina que tem o objetivo de catalogar a diversidade biológica, reconstruir sua história evolutiva e desenvolver a classificação formal dos seres vivos. Frequentemente tratada como sinônimo de Taxonomia.

Sitóforo Esclerito cibarial, localizado na entrada do esôfago (Psocodea/Psocoptera).

Somito Segmento do corpo ou metâmero.

Stridulitrum Estrutura estridulatória no sulco prosternal (Hemiptera: Reduviidae).

Subalar Esclerito próximo à base da asa.

Subanal Relacionado à posição anterior ao ânus.

Subapical Anterior ao ápice.

Subcosta Veia longitudinal da asa, geralmente não ramificada, que corre paralela à costa.

Subcoxa Parte proximal diferenciada da coxa, geralmente incorporada à pleura.

Subescafo Em machos, placa ventral associada ao tubo anal (Lepidoptera).

Subescutelo O mesmo que pós-escutelo.

Subespécie Subdivisão de uma espécie que corresponde a uma variação geográfica.

Subgena Área abaixo da gena e acima dos apêndices bucais.

Subgenital Placa subgenital, esternito abdominal associado à genitália.

Subgenual Escolóforo situado na região proximal da tíbia.

Subglabra Superfície parcialmente glabra.

Subglobular Estrutura com forma aproximadamente esférica.

Subimago Penúltimo ínstar de Ephemeroptera, muito semelhante ao adulto e com asas funcionais.

Submento Região proximal do lábio.

Subsocial Espécie com comportamento de cuidado parental em relação à própria prole, mas sem castas ou outras características de insetos sociais.

Suctorial Aparelho bucal adaptado para sugar.

Sugador-pungitivo Aparelho bucal adaptado para perfurar e sugar (Siphonaptera e Psocodea/Phthiraptera).

Sulciforme Em forma de sulco.

Sulco fastigial Sulco longitudinal médio presente no fastígio de alguns Orthoptera.

Sulco metacetabular Sulco próximo à cavidade coxal (acetábulo) do metatórax de alguns Hemiptera.

Superlígulas Lobos laterais da hipofaringe presentes em adultos de Entognatha, Archaeognatha e Zygentoma, e em imaturos de Ephemeroptera e Dermaptera. O mesmo que superlínguas.

Supra-alar Posição de cerdas acima da base da asa, entre as cerdas notopleurais e pós-alares (Diptera).

Supra-alveolar Sulco localizado acima do alvéolo antenal (Hymenoptera).

Supra-anal Acima do ânus.

Supracoxal Acima da coxa.

Supraesofágico Acima do esôfago.

Supratentórios Par de braços laterais do tentório (esqueleto interno da cabeça).

Sutura Estritamente, um sulco externo da cutícula que resulta da fusão de placas. O termo também é usado para linhas menos esclerosadas da cutícula, de cor mais clara, e para marcas externas de dobras e reentrâncias da cutícula.

Sutura coronal A parte central da sutura epicranial.

Sutura epicranial Linha em forma de Y invertido presente da cabeça de insetos adultos. Não é uma sutura verdadeira, e sim vestígio da linha ecdisial.

Sutura notopleural Sutura que separa o pronoto da região pleural.

Sutura notosternal Sutura que separa o pronoto do esterno (Coleoptera: Polyphaga).

T

Tagma Conjunto de segmentos sucessivos de um animal metamérico que forma uma região diferenciada morfofuncionalmente, como a cabeça, o tórax ou o abdome.

Tagmose Fenômeno evolutivo que resultou na organização do corpo do inseto em tagmas.

Tanatose Comportamento de fingir-se de morto para evitar predadores.

Tandem Dois indivíduos em tandem: conectados ou um atrás do outro, geralmente em comportamento de acasalamento ou cópula.

Tapetum (tapete) Nos olhos compostos de espécies noturnas e crepusculares, estrutura multilaminar formada pelo dobramento intenso de traquéolas, situada sob o ponto de armazenamento de pigmentos visuais do olho composto, especialmente dos Lepidoptera. Nos ocelos, área diferenciada na região posterior das células retinulares e formada por sais de urato.

Tarso Artículo da perna localizado entre a tíbia e o pretarso, composto por um a cinco subdivisões denominados tarsômeros.
Tarsômero Cada uma das subdivisões do tarso.
Táxon Um grupo de organismos que recebe um nome formal na classificação, como Insecta, Coleoptera, *Drosophila*.
Taxonomia A disciplina que lida com a classificação formal dos organismos vivos. Frequentemente tratada como sinônimo de Sistemática.
Teca alar Estrutura que corresponde ao primórdio da asa durante o desenvolvimento do imaturo.
Tectiforme Em forma de telhado, usado para descrever a forma das asas de alguns insetos.
Tégmen Em Coleoptera, sinônimo de parâmero.
Tégmina Asa anterior engrossada e coriácea, que funciona como cobertura protetora.
Tégula Esclerito mais proximal associado à base da asa.
Tegume Tergo abdominal IX (Lepidoptera).
Tegumento Cobertura da superfície do corpo. Conjunto que inclui a epiderme mais a cutícula.
Teleaforme Larva semelhante à ao primeiro ínstar de *Teleas* (Scelionidae), com protuberâncias cefálicas em forma de gancho.
Telitoquia Tipo de partenogênese que resulta apenas na produção de fêmeas a partir de ovos não fertilizados.
Telômero Uma divisão do parâmero da genitália masculina (Neuroptera e Mecopterida).
Télson Segmento terminal primitivo dos Arthropoda, que contêm o ânus.
Têmpora Parte da cápsula cefálica, de cada lado, acima e atrás dos olhos (Coleoptera).
Tenáculo Estrutura no segmento III do abdome formada por uma peça única na base (corpo), com um par de peças distais (ramos) portadoras de uma série de no máximo quatro dentes na superfície externa (Collembola).
Tenídeas Espessamentos helicoidais quitinosos das traqueias.
Tentório Esqueleto interno da cabeça do inseto.
Terebra Ovipositor formado por quatro valvas serreadas, que fazem saliência numa fenda longitudinal entre os esternitos VIII e IX (Thysanoptera).
Tergito Um esclerito que compõe o tergo.
Tergo A superfície dorsal completa de um segmento do corpo.
Terminália O conjunto de segmentos terminais do abdome modificados, incluindo a genitália e o ânus.
Termitófilos Organismos que vivem associados a térmitas.
Testácea Com cor de tijolo, marrom amarelado.
Testículo Gônada do macho, que ocorre em pares em insetos.
Tetrâmero Com quatro subdivisões; tarso com quatro tarsômeros.
Tíbia O quarto artículo da perna do inseto.
Tíbio-tarso Fusão parcial da tíbia e do tarso (Collembola).
Tigmotaxia Tendência a manter o corpo em contado com superfícies ou em frestas e espaços estreitos.
Tilácio Saco formado pelas exúvias das sucessivas mudas (Dryinidae).
Tilo Corresponde à face (Cercopoidea).
Tiloides Sensores com forma de minúsculas calosidades, porosas sob grande aumento (Hymenoptera: Ichneumonidae).
Tímpano Órgão sensorial responsável pela captação de som.
Tomentoso Coberto por um tomento, pubescência curta e densa, semelhante a poeira.
Tórax Segunda região diferenciada do corpo do inseto, composta de três segmentos entre a cabeça e o abdome, onde estão inseridos os apêndices locomotores.
Tormas Par de escleritos localizados nos ângulos látero-basais do labro, que se estendem pela superfície epifaringeal do clípeo (Coleoptera).
Tormógena Célula da epiderme que forma a base de uma cerda.
Tórulo Sinônimo de alvéolo antenal.
Traqueia Ramo do sistema traqueal, formado por um túbulo alongado, com anéis elásticos, derivado da ectoderme.
Traqueoblasto Na pupa, célula epidérmica do sistema respiratório, que forma as traquéolas.
Traqueobrânquias Brânquias traqueais.
Traquéolo Ramo traqueal fino e sem tenídeas, com menos de um micrometro de diâmetro.
Tricobótria Cerda sensorial tricoide, constituída de mecanorreceptores especiais. A cerda é fina e longa e tem uma base diferenciada, que pode ser uma protuberância, uma depressão ou uma mancha circular.
Tricógena Célula da epiderme responsável pela formação de uma cerda.
Tricoide Semelhante a uma cerda.
Trilocular Com três lóculos.
Trímero Dividido em três partes. Um tarso trímero é composto por três tarsômeros.
Trimórfico Com três formas.
Tritocérebro Parte posterior do cérebro de um inseto, correspondente a um par de gânglios metaméricos incorporados ao cérebro, de fato dispostos lateralmente ao esôfago.
Triungulino O primeiro ínstar larval de Strepsiptera e alguns Coleoptera parasitoides. É ativo e possui três garras em cada perna. Também triungulim.
Trocantelo Porção basal do fêmur, separada do restante por um sulco ou uma linha, semelhante ao trocanter (Hymenoptera).
Trocanter Da base para o ápice, o segundo artículo da perna do inseto, normalmente o menor dos artículos da perna.
Trocantino Pequeno esclerito anterior à coxa e à protuberância pleural coxal.
Trofalaxia A troca mútua de alimento entre insetos, especialmente entre indivíduos da mesma colônia de insetos sociais.
Trofócito Célula do corpo gorduroso, mais frequentemente encontrada dentre os insetos.
Troglóbio Adaptado à vida em cavernas.
Tuberculiforme Em forma de tubérculo.
Tubérculo Protuberância pequena, arredondada.
Tubos de Malpighi Tubos longos e finos, com fundo cego, que se abrem na região entre o mesêntero e o proctodeo. Constituem o sistema excretor da maioria dos insetos.
Tungíase Infestação por bicho-do-pé (*Tunga*).
Túnica Bainha do ovaríolo; em Diptera, o revestimento da glândula salivar.
Tunica propria (túnica própria) Envoltório laminar de revestimento externo de órgãos, como glândulas e ovaríolos, e de compartimentos da cavidade do corpo, como os diafragmas.

U

Úmero Região basal anterior da asa ("ombro").

Unciforme Em forma de gancho.
Unco Em Lepidoptera, o tergo abdominal X do macho. Em Coleoptera, uma estrutura em forma de gancho na margem distal da mala maxilar, ou estrutura em forma de gancho presente na região distal da tíbia.
Unguículo Garra tarsal menor, de forma lanceolada ou alongada, que se projeta na posição ventral (Collembola).
Unguis Uma das garras tarsais; em Collembola, garra tarsal maior.
Unguitrator Placa unguitratora, esclerito ventral do tarsômero.
Unguitratorial Placa situada junto ao ápice da tíbia e as garras (Hemiptera).
Unímero Sem subdivisão. Utilizado para tarso com apenas um tarsômero.
Unirramoso Com apenas um ramo.
Unirreme Com apenas um ramo. Usa-se para referência a apêndices unirremes, formados somente pelo protopódito e endopódito, sem exitos.
Univoltina Espécie em que ocorre apenas uma geração por ano.
Urócito Célula do corpo gorduroso, conhecida também por célula de urato, com grande concentração de ácido úrico no citoplasma.
Urogonfos Par de prolongamentos fixos ou articulados do segmento IX (Coleoptera).
Urômero Segmento abdominal.
Urosternito O esterno ou esclerito ventral do urômero (Lepidoptera).
Útero Em Dípteros vivíparos, porção anterior da câmara genital, onde ocorre o desenvolvimento das larvas.

V

Vagina Derivado da câmara genital, muitas vezes formado por uma cobertura foliácea receptora do edeago.
Valvas Três pares de estruturas que formam a bainha e peças perfuradoras do ovipositor.
Valvífero Escleritos basais do ovipositor; o primeiro valvífero está relacionado ao segmento abdominal VIII e o segundo valvífero, ao segmento abdominal IX.
Válvula Uma estrutura que permite fluxo direcional em um vaso ou canal, fechando e impedindo o fluxo no sentido inverso.
Vanal Relativo à área vanal ou vano.
Vano Área expandida do clavo na asa posterior, também denominada de área vanal ou *vanus*.
Veia Estrutura tubular que gera sustentação e enrijecimento à asa; derivada de locais específicos da cutícula, onde duas camadas de integumento mantêm-se separadas e com cutícula mais espessa e dura.
Veia espúria Dobra ou linha da superfície da asa que lembra uma veia; falsa veia (às vezes, na literatura, *vena spuria*).
Veia umeral Veia transversal na região anterior na base da asa.
Veias gradiformes Veias reticuladas (em forma de grade) das asas de Neuroptera (Fig. 29.9a).
Venação Conjunto de veias.
Ventrículo O mesmo que mesêntero.
Ventrito Uma parte esclerotizada ventral do corpo do inseto.
Vermiforme Com aparência de verme, sem pernas.
Vértice Porção superior da cabeça, entre os olhos, a fronte e o occipício. Em insetos de cabeça prognata, o vértice está na porção posterior da cabeça, onde estão os ocelos.
Vésica O pênis ou a porção terminal do edeago (Lepidoptera).
Vesícula Um pequeno saco, bexiga ou cisto.
Vesícula-pênis Ver *saco genital*.
Vesiculiforme Em forma de vesícula.
Vestíbulo Porção anterior da vagina (Lepidoptera).
Vetor Animal que carrega um patógeno, que causa doença em outra espécie.
Vibrissas Cerdas faciais curvas mais desenvolvidas posicionadas ventralmente (Diptera).
Vicariância A existência de táxons filogeneticamente próximos em áreas disjuntas, que foram separadas pela formação de uma barreira natural. O processo que dá origem a esse padrão.
Virga Parte distal do duto ejaculatório (Dermaptera).
Vitelário Porção proximal do ovaríolo, que contêm as células germinativas.
Vitelo Reserva nutritiva do ovo, a partir da qual o embrião se alimenta.
Vitelogênese Processo de formação do vitelo.
Vitelogeninas Principais proteínas que formam o vitelo.
Voltinismo Relativo ao número de gerações anuais.
Vômer Esternito IX dividido transversalmente e esternito X frequentemente modificado em um esclerito triangular (Phasmatodea).
Vulva Abertura externa da câmara genital ou da vagina.

X

Xilófago Que se alimenta de madeira.

Referências bibliográficas

Capinera, J.L. (editor). 2008. Encyclopedia of Entomology, 2ª edição. Berlim, Springer, 2580 pp.
Gordh, G. & D.H. Headrick 2003. A Dictionary of Entomology. Wallingford, CABI Publishing, 1040 pp.
Torre-Bueno, J.R. 1989. The Torre-Bueno Glossary of Entomology, 2ª edição. New York, NY Entomological Society, 840 pp.

sta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.

ÍNDICE TAXONÔMICO

Reginaldo Constantino UnB, Departamento de Zoologia, Brasília, DF. https://orcid.org/0000-0003-2060-6723

Aaroniella 458, 465, 468
Ababa tantilla 663
Abracrini 282
Abracris 261, 280
Abracris dilecta 261
Abracris flavolineata 280
Abraeinae 617
Abtrichia 707
Acalyptomerinae 613
Acalyptomerus 613
Acalyptratae 96, 785–787, 791, 805–809
Acanaloniidae 386, 388, 391, 393–394
Acanthaclisini 563
Acanthaegilips 515
Acanthagrion 212, 214
Acanthametropodidae 180
Acanthocelides obtectus 674
Acanthocnemidae 587, 660
Acanthococcus 380
Acanthodica 747
Acanthodis 268
Acanthopidae 319–326
Acanthopoidea 320–321
Acanthops 320, 323–324
Acanthops falcata 323
Acanthopteroctetidae 713, 721, 723
Acanthopteroctetoidea 714, 721
Acanthoscelides 674
Acanthoscelio 515
Acanthosomatidae 399, 403, 426, 428
Acanthosomatinae 428
Acanthostichus 512
Acantiotespis 574
Acarteroptera recta 799
Acartophthalmidae 786
Acentropinae 753–754, 756
Aceratoneuromyia 529
Acercaria 63, 71–72
Acerentomidae 156–158
Acerentomoidea 157
Acerophagus coccois 528
Acharia 762
Acharia rufescens megasomoides 762
Acherontides 150
Acherontides eleonorae 150
Acherontides serrasapoensis 150
Acherontini 734
Achilidae 384, 386, 388–389, 391–392, 509
Achilixiidae 386, 388, 391–392
Achilixius 391
Achoropsyche 707
Achroblatta 337
Acidocerinae 619
Aclerda 375–376
Aclerda laeliae 375
Aclerda takahashii 375–376
Aclerdidae 372, 374–376
Aclopidae 626
Aclopinae 591, 626–628
Aclopus wuenschei 626
Acmopolynema 524
Acontiinae 747
Acontista 318, 323–324
Acontista concinna 323
Acontista multicolor 323
Acontistidae 320–324
Acordulecera 504
Acorhinotermes 348
Acostatrichia 707
Acraga citrinopsis 761
Acraga moorei 761
Acrididae 2, 26, 254, 257, 260–263, 275–280
Acrididea 262
Acridinae 260, 275–278, 280, 284
Acridoidea 255–256, 262, 275–279, 283, 285
Acriinae 739
Acrocephalomyia 817
Acroceridae 786, 790, 794, 812
Acrocerinae 794
Acrocinus longimanus 671
Acrolepiinae 759
Acrolophinae 726, 757–758
Acrolophus 757–758
Acrolophus cossoides 758
Acromis spinifex 673
Acroneuriinae 252
Acronictinae 729, 747
Acropteron 659
Acropyga 384
Acrotelsa 173
Acrotelsatinae 173
Acrotrichinae 622
Actaletidae 147
Actinote carycina 752
Aculeata 50, 73, 76, 484–487, 489, 491–495, 508, 510, 517, 530, 532, 805, 837
Acyphoderes aurulenta 671
Adelges 376
Adelges piceae 376
Adelges tsugae 376
Adelgidae 371–372, 374–375
Adelidae 712, 721, 732
Adelinae 732
Adeloidea 721, 732
Adelopsis 615
Adelopsis leo 615
Adelosgryllus rubricephalus 259
Adelpha malea 756
Adelphohemerobiinae 561
Adelphydraena 621
Adephaga 44, 576, 578–579, 581–583, 585–588, 590
Aderidae 587, 596, 598, 650
Aderus 651
Adhemarius 734
Adhemarius eurysthenes 727
Adidocidia 806
Adoratopsylla (Adoratopsylla) antiquorum antiquorum 781
Adoratopsylla (Adoratopsylla) antiquorum ronnai 781
Adoratopsylla (Adoratopsylla) bisetosa 781
Adoratopsylla (Tritopsylla) intermedia 781
Adoratopsylla (Tritopsylla) sinuata 781
Adoratopsylla 779, 781
Adraneothrips 362
Adrolampis 281, 285
Aecothea 808
Aedes 111, 805
Aedes aegypti 111
Aegialitinae 656
Aegimia 267
Aegithus cyanipennis 664
Aenasius vexans 528
Aenictopecheidae 399, 401, 404
Aenictopecheinae 404
Aenigmatineidae 721
Aeolacris caternaultii 281
Aeolanthinae 739
Aeolothripidae 354–359, 362–363
Aeolothrips tenuicornis 356
Aepophilidae 399
Aesalinae 625
Aeschnosoma 211, 222–223
Aeschnosoma forcipula 211
Aeschnosoma pseudoforcipula 223
Aeshnidae 187–188, 190, 192, 194–197, 199–200, 203, 207–208, 210, 212–214, 217–218, 221–222, 227
Aeshnoidea 199–200
Aeshnoptera 221
Aetalion 385, 390–391
Aetalion reticulatum 385
Aetalionidae 385–388, 390–391
Aethina tumida 668
Aethiopella 144
Afridinae 747
Afrocimicinae 414
Afroeubriinae 634
Agabinae 608, 610
Aganacris 259, 269, 271–272
Aganacris nitida 269
Agaonidae 492–493, 503, 524–526
Agaoninae 526
Agapetinae 706
Agapophytinae 821
Agapythidae 587, 664
Agaristinae 746–747
Agathemeridae 305
Agathidinae 518
Agathiphagidae 712–713, 721
Agathiphagoidea 721
Agathomerus signatus 575
Agathomerus testaceus 678
Agathomyia argentata 800
Agatiphagidae 722
Agatiphagoidea 722
Agdistinae 753
Ageniaspis 528
Ageniaspis citricola 528
Ageniellini 516
Aglaopteryx 340
Agleninae 656
Agliinae 733
Agonoscena succincta 377
Agonosoma flavolineatum 436
Agoxeninae 739
Agra buqueti 607
Agraeciinae 271
Agrias claudina 752
Agrilaxia 630
Agrilinae 630
Agrilus 630
Agrilus postulator 630
Agriotina 638
Agriotini 638
Agriotypidae 517

Como citar: Constantino, R. 2024. Cap. 38, Índice Taxonômico, pp. 847-880. *In*: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). **Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia**. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.

Agriotypinae 519
Agriotypus 519
Agrius cingulata 727, 734
Agroecomyrmecinae 513
Agroecus 435
Agromyzidae 785–787, 794, 796, 807, 810
Agrotis 728–729, 747
Agrotis ipsilon 728–729
Agrypninae 637–639, 641
Agrypnini 637–639
Agyrtidae 587, 620
Aides aegita 752
Aididae 721, 760–762
Aidos 760
Aidos alencari 760
Aidos perfusa 760
Aidos yamouna 760
Akalyptoischiidae 587, 647
Akapalinae 531
Alabama argillacea 728
Alangularis 325
Alavesia leukoprosopa 799
Albardia 563
Albardia furcata 563
Alcaeorrhynchus 430–431
Alcestis ingens 395
Aleochara 617, 622
Aleochara lateralis 617
Aleocharinae 586, 617–618, 622–623
Aleurodothrips fasciapennis 358
Aleuropteryginae 560
Aleuropteryx 560
Aleurothixus floccosus 376
Alexarasniidae 295, 297, 301
Alexiidae 587, 647
Aleyrodidae 370–373, 376, 532, 560
Aleyrodoidea 369–373
Aleyrodomorpha 371
Algete 275, 284
Algete brunneri 284
Alienatinae 404
Alisotrichia 699, 707
Alkindus 429
Allantinae 504
Alleculidae 656
Alleculinae 657–659
Allidiostomatinae 627
Allocoris 429
Alloeorhynchus 418
Allopodagrion 208–209, 219
Allopodagrion contortum 209
Allopogoninae 636
Allorethocus 185
Allorhogas 515
Allostethus 247
Allotettix 286
Allothrips 364
Allotrichotriura saevissima 173
Almeidiini 413
Alphelixia 337
Alterosa 708
Altica 675
Alticinae 674
Alucita 727, 733
Alucita coffeina 733
Alucitidae 721, 727, 733
Alucitoidea 713, 721, 731, 733, 737
Alvarengaia 338
Alvarenganiellinae 646
Alydidae 399, 403, 439–441
Alydinae 440–441
Alysiinae 518
Amanipodagrionidae 199
Amarodytes duponti 608
Amazonatolica 707
Amazonentulus 156, 158
Amazonentulus amazonicus 158
Amazonentulus brasilianus 156, 158
Amazonentulus hagmannarum 158
Amazonentulus ovei 158
Amazonina 340
Amberianini 429
Amblycera 471–476, 478–480
Amblycoryphini 267
Amblyopinus 623
Amblyoponinae 513
Amblytropidia 280
Ambonembia 298, 301
Ambonembia amazonica 301
Ambositrinae 523
Ambracius rubicosus 415
Ambrysinae 410–411
Ambrysus 409
Ambulycini 734
Ameletidae 180
Ameletopsidae 180
Amelidae 320
Ameris dufresnii 684
Ameromyia 563
Ameropterus 563
Ametropodidae 180
Amisega 306, 490
Amiseginae 508–509
Amitermes 329, 348–349
Amitermes amifer 348
Amitermitis 173
Ammodromus 515
Ammophila 574, 818
Ammophila gracilis 818
Amnestinae 428
Amnestus 428
Amobia 818
Amoea 563
Amorphopus 286
Amorphoscelidae 320–321
Ampedini 638
Amphicrossinae 667
Amphicrossus 668
Amphicyrtinae 631
Amphientometae 461, 463
Amphientomidae 458–461, 463–464
Amphientomoidea 463
Amphiesmenoptera 65, 75, 82, 703
Amphimoea 734
Amphimoea walkeri 735
Amphiopini 619
Amphipsocidae 458–461, 464, 466
Amphipterygidae 199, 221
Amphipyrinae 729, 747
Amphix 649
Amphizoidae 587, 607
Ampulex 510, 512
Ampulicidae 493, 495, 501, 510, 512
Amydetes 642
Amydetinae 641–642
Amyssonotum 429
Amyssonotum rastratum 429
Anacampsinae 739
Anacharitinae 520
Anacroneuria 252
Anagasta kuehniella 730
Anagrus 531
Anagyrus lopezi 528
Anaidinae 621, 625
Anaissini 638
Anajapygidae 67, 164
Anamorphidae 587, 647
Anaphes 531
Anaplecta 331–332, 339
Anaplecta pulchella 331–332
Anaplectinae 331–332, 334, 336, 339
Anareolatae 302
Anaspididae 656
Anaspidinae 656
Anastatus 530
Anastatus excavatus 530
Anastatus tenuipes 530
Anastomoneura 708
Anastomoneura guahybae 708
Anastrepha 529, 806, 820
Anastrepha obliqua 529
Anataelia 241
Anaticola anseris 480
Anatya 211
Anatya januaria 211
Anaulacomera 267
Anax 190, 222
Anaxyelidae 493, 504
Anchieta 564
Anchitrichia 707
Anchytarsinae 635
Ancistrogaster 245
Ancistropsyllidae 777
Andesembiidae 292, 295, 297, 301
Andesianidae 721
Andesianoidea 721
Andrallus 431
Andreninae 511, 574
Anelpistina spelaea 173
Aneurinae 427
Angela 316, 318–319, 322–324
Angela guianensis 316, 319
Angela purpurascens 319, 324
Angelidae 320–324
Angelinae 324
Angustitrella 259
Anisacanthidae 305
Anischinae 640
Anisembia 298
Anisembiidae 291–299, 301
Anisocentropodinae 705
Anisococcus granarae 378
Anisoedessa 433
Anisolabella 244
Anisolabididae 241, 243–245
Anisolabidinae 244
Anisolabis 244
Anisophlugis 267–268, 272
Anisophlugis appendicula 268
Anisopinae 411
Anisopodidae 786, 789, 796, 813
Anisops 38
Anisoptera 27, 188–197, 199–200, 202, 204, 207, 210–218, 221, 223–225, 227
Anisopygia decora 334
Anisozygoptera 190, 197, 199–200
Ankylopterygini 557, 560
Annulipalpia 703
Anobiidae 576, 646
Anobiinae 580, 646
Anobinae 746
Anomalinae 500
Anomalobittacus 768
Anomaloninae 519
Anomalopsyche 705
Anomalopsychidae 703, 705–706
Anommatinae 648
Anommatocoris 427
Anomoeotidae 721
Anomologinae 739
Anomosetidae 721
Anopheles 111, 118, 805
Anopheles maculipennis 118
Anoplischius boraceiensis 640
Anoplodermatinae 677
Anoplophora glabripennis 111
Anoplotermes 343
Anoplotermitis 173
Anoplura 419, 471–473, 475, 477–480
Anostostomatidae 258, 262–263, 265, 268–269
Antarctoecia brasiliensis 708
Antarctoperlaria 250–251
Antarctophthirus 473, 478
Antecerococcus 379
Antecerococcus baccharidis 379
Antecerococcus badius 379
Antecerococcus parahybensis 379
Antelientomidae 157
Anteoninae 509
Anteotricha 739
Anthelidae 721
Anthicidae 577, 587, 596–597, 650–651
Anthicinae 651
Anthidiini 511

Anthoboscinae 516
Anthocoridae 399, 401, 403, 413
Anthocorinae 413
Anthocorini 413
Anthomyiidae 786, 791, 796, 804
Anthomyzidae 786, 793, 797–798, 809–810
Anthonomus 109
Anthophila 511
Anthrenus 646
Anthribidae 577, 583, 587, 599–600, 678–679
Anthribinae 679
Anticarsia gemmatalis 728
Antidythemis 207, 226
Antillocorini 439
Antilopsocus 468
Antimachus nigerrimus 659
Antipaluria 295, 299
Antipodoeciidae 703
Antiteuchus 430, 432
Antiteuchus mixtus 430
Antliophora 65, 74–76, 82, 769
Antrax 797, 799
Anurida maritima 144
Anurogryllus 258–259, 262, 264–265, 269
Anurophorinae 151
Aonidiella 118, 380
Aonidiella aurantii 118, 377, 380
Aotiella 479
Aotiella aotophilus 479
Apachyidae 241, 243
Apataniidae 703
Apatelodes 733
Apatelodidae 721, 724, 727, 733, 744
Apatesonini 391
Apateticinae 623
Apatetrinae 739
Apaturinae 750, 752
Aphalaridae 372, 375, 377
Aphalarinae 375, 377
Aphalaroidinae 383
Aphanocephalus 650
Aphelinidae 493, 496, 503, 524–528, 532–533
Aphelininae 526
Aphelinus 524, 527
Aphelocheiridae 399
Aphelonotinae 418
Aphelonotus 418
Aphelopinae 509
Aphelopus 490
Aphididae 131, 370–372, 374, 377, 648
Aphidiidae 517
Aphidiinae 506, 518
Aphidinae 377
Aphidoidea 47, 369–372, 374, 377, 382, 586, 588
Aphidomorpha 371
Aphis (Toxoptera) citricidus 377
Aphis 377
Aphis gossypii 377
Aphis spiraecola 377
Aphodiinae 578, 626–629
Aphodinae 626
Aphonomorphini 259, 266, 271
Aphorophoridae 572
Aphrophoridae 386–388, 390
Aphylla 223
Aphytis 527
Apicotermitinae 341, 343, 348
Apidae 115, 484–485, 492–493, 498, 501, 508, 510–512, 564, 572, 574, 667, 834
Apidaurus 440
Apiformes 511
Apinae 511
Apioceridae 786
Apiococcus asperatus 378
Apiomerini 420, 423
Apiomerus 420, 423
Apiomerus lanipes 420, 423
Apionidae 680
Apioninae 680–682
Apionion 682
Apis 15, 110, 114–115, 511
Apis mellifera 110, 114–115, 511
Apis mellifera scutellata 114
Aploglossinae 635
Apoanagyrus diversicornis 528
Apoaphelopinae 509
Apochrysinae 559–561
Apocrita 484–494, 505–507, 517, 840–841
Apoderidae 679
Apoditrysia 715, 720–721, 723, 736
Apodryininae 509
Apoica 574
Apoidea 486–488, 492–498, 501, 508, 510, 514, 834
Apophorhynchus 817
Apoprogoninae 741
Aporembia 298
Apotetamenus 268
Apozygidae 517
Aprostocetus hagenowii 529
Apsilocephalidae 786
Apterobittacus 768
Apteropanorpa 767
Apteropanorpidae 768–769
Apteroparnopidae 767
Apterygota 34, 59, 115, 172, 838, 841
Aptopus 639
Aracamby 260
Arachnocampa 809
Arachnocorini 418
Arachnocoris 418
Aradidae 399, 401, 424, 426–428
Aradinae 427
Aradoidea 399, 401, 427–428
Araecerus fasciculatus 679
Araeopidiinae 635
Araphini 440
Arauzona 740
Arawakella 254, 276, 283
Arawakella unca 254, 276
Arboraptor 267–268, 272
Arboraptor viridis 268
Arbostola heuritica 729
Archaeatropidae 461
Archaeidae 95
Archaeognatha 4–6, 9–10, 12, 14, 22, 29, 32, 38–39, 41, 45, 49, 59, 61, 67–68, 70, 77–78, 81–82, 117, 137, 140–141, 166–170, 841, 844
Archaeopodagrion 220
Archaeorrhyncha 386
Archembia 293–295, 298–299, 301
Archembia batesi 293–295, 299, 301
Archembia dilata 301
Archembia kotzbaueri 294
Archembia kotzbaurei 294, 301
Archembia oruma 301
Archembia paranae 301
Archembiidae 291–299, 301
Archembiinae 298
Archeococcoidea 371, 382
Archeocrypticidae 587, 596–597, 602, 650–651
Archichauliodes 550
Archidermaptera 242
Archilestes 191, 193, 213, 215, 219
Archilestes exoletus 191, 193, 213, 215
Archimandrita 337
Archipseudophasmatidae 303
Archipsocidae 460–461, 463–464
Archipsocopis 460
Archipsocopsis 465
Archipsocus 465
Archipsyllidae 458
Archisepsis discolor 806
Archocyrtinae 794
Archostemata 576, 579, 581, 583, 587–590
Archotermopsidae 341, 345–346
Arcoclypea 505
Arctiinae 642, 713, 728, 730, 744–746
Arctoperlaria 250–251
Arctopsychinae 706
Areolatae 302
Argentoleon 563
Argia 192, 204, 208, 212, 226
Argia croceipennis 192, 226
Argia serva 204
Argidae 488, 490, 493, 500, 504–505
Argiolestidae 199
Argizala 266, 273
Argocercembia 298
Argyresthiidae 721
Arixeniidae 242–243
Armitermes 348
Arocera 432
Arorathrips 352, 356
Arrhenophanes 757
Arrhenophanes perspicilla 756–757
Arrhenophanes volcanica 757
Arrhenophaninae 726, 756–757
Arrhipis 642
Arrhopalites 149–150
Arrhopalitidae 147, 149
Arsenura sylla 734
Arsenurinae 727, 733–734
Artematopidae 635
Artematopodidae 587, 592, 635, 637
Artematopodinae 636–637
Artematopus 636–637
Artematopus discoidalis 637
Artheneidae 399
Arthropeina 821
Arthropleona 147
Arvelius 435
Asaphinae 532
Asbolomma 267
Ascalaphidae 556, 562–563
Ascalaphinae 552–555, 562–563
Ascalaphini 563
Ascalobyas 563
Ascalorphne 554, 563
Aschiphasmatidae 305
Aschiphasmatinae 306
Ascodipteron 819
Ascotrichia 707
Ascra 433
Aseucina 339
Asienthomidae 458
Asilidae 784, 786, 790, 797–799, 812–813, 840
Asiloidea 786–787
Asiopsocidae 461, 463, 465
Asiopsocoidea 463
Asopinae 427, 429–431
Aspicerinae 520
Aspidiphoridae 668
Aspidytidae 587, 607
Aspisoma 575, 642
Aspisoma sticticum 642
Astaenomoechus 621
Astatinae 511
Asteia 798, 807
Asteia plaumanni 807
Asteiidae 786, 793, 798, 807, 809
Asterodiaspis 378
Asterodiaspis epidendri 378
Asterodiaspis puteanum 378
Asterodiaspis sanbernardense 378
Asterodiaspis santensis 375
Asterodiaspis variolosa 378
Asterodiaspis viridulum 378
Asterolecanidae 377
Asterolecaniidae 372, 374, 378
Asthenochrysa viridula 559
Asthenopodinae 185

Asthenopus 182
Asthenopus curtus 179, 181–182
Astylus (Astylus) cyanerythrus 661
Astylus (Macroastylus) antis 661
Astylus 661
Astylus gayi 661
Ataenius 626
Atanatolica 707
Atarsocoris 429
Atarsocoris giselleae 429
Atelestidae 786, 791, 798
Atelestinae 799
Ateliinae 642
Atellabinae 679
Atelocerata 58
Ateluridae 67, 171
Atelurina pernambucensis 173
Atelurinae 170–173
Ateuchus mutilatus 626–627
Athericidae 785–786, 790, 798–799, 817
Atherimorpha 817
Atherix 799, 817
Athyreus 619
Atlantitermes 348
Atomariinae 665
Atomosia 797, 799
Atopocelyphys ruficollis 802
Atoposea 735
Atopsyche 701, 706
Atractocerinae 652
Atractocerus 582, 652
Atriplectididae 703, 705
Atropetae 461–462
Atta 109, 118, 173, 339, 513–514, 811
Atta sexdens 109, 118
Attacus 734
Attageninae 645–646
Attagenus fasciatus 645
Attaphila 339
Attelabidae 587, 600, 678–680
Attelabinae 679–680
Atteva 759
Atteva pustulella 758–759
Attevidae 721, 726, 758–759
Atticola 339
Atticolidae 339
Attini 493–494, 513
Aucacridinae 284
Auchenorrhyncha 16, 26, 30, 356, 369, 384–395, 399, 509, 521, 531, 570–571, 574
Audreia 337
Augochloropsis 574
Augochloropsis cupreola 574
Aulacidae 493, 500, 507
Aulacigaster 799–800, 809–810
Aulacigastridae 786, 793, 799, 809–810
Aulacocyclinae 626
Aulacorthum solani 377
Aulacoscelidinae 677
Aulacothrips 356, 358, 363
Aulacothrips levinotus 358
Aulacothrips minor 356, 363
Aulacus 507–508
Aulectini 679
Auloceromyia 812
Aulonium 660
Aulonothroscus 644
Auplopus 492
Australambrysus 410
Australembia 292
Australembiidae 291, 294–296, 301
Australimyzidae 786
Australosymmerus 89
Austremerellidae 180
Austrjapyx 165
Austrjapyx autuorii 165
Austrjapyx autuorii paranensis 165
Austrjapyx bitancourtii 165
Austrjapyx chapecoi 165
Austrjapyx neotropicalis 165
Austrjapyx rochalimai 165
Austrjapyx teutonius 165
Austrjapyx travassosi 165
Austrocynipidae 493, 520
Austroleon 563
Austroleptidae 786, 790, 800
Austromerope brasiliensis 768, 770, 772
Austromerope poultoni 770
Austroniidae 493, 523
Austroperlidae 251
Austropetaliidae 199–200
Austrotachardia 33
Austrotachardiella 381
Austrotachardiella cydoniae 381
Austrotachardiella rubra 381
Austrotachardiella trilobata 381
Austrotinodes 706
Automeris 734, 754
Autostichidae 721, 737–738
Auximobasis 738
Auzeinae 742
Axymyidae 786
Axymyiomorpha 786
Ayeshaepsylla 780
Azochis gripusalis 729
Azotidae 526
Azotinae 526, 532
Baccharopelma 383
Bacillidae 305
Bacillometra 407
Bactrocera 820
Bactrocera carambolae 820
Bactrodes 422
Bactrodinae 421–422
Bactrophorinae 260, 275, 277, 281, 285
Bactrophorini 285
Baculentulus 156, 158
Baculentulus becki 158
Baculentulus densus 156
Baculentulus tuxeni 158
Baeacris punctulatus 263
Baetidae 174–180, 183–185
Baetiscidae 180
Baetoidea 179
Bagisara repanda 729
Bagisarinae 729, 746–747
Bahiamastax 276, 283
Bahiamastax dendrophila 276
Bahiaxenidae 570–571, 574
Bahiaxenos 570–571, 574
Bahiaxenos relictus 571, 574
Balgus 639–641
Balgus schnusei 639
Balgus tuberculosus 641
Balstobasis 738
Bambusaspis 378
Bambusaspis bambusae 378
Bambusaspis brasiliensis 378
Bambusaspis caudata 378
Bambusaspis miliaris 378
Banchinae 500, 519
Banisia myrsusalis 755
Bantia 326
Barbarochthonidae 703
Barcinae 749
Baridinae 682
Baroniinae 751
Barypenthus 700–702, 705, 708
Barypenthus concolor 700–701, 708
Basileura 733
Basileura elongata 733
Basilia 814
Batrachedra 738
Batrachedra nuciferae 738
Batrachedridae 721, 737–738
Batrachedrinae 738
Batrachidea 286
Batrachideinae 286
Bebaiotes 391–392
Bedelliidae 721, 759
Beesoniidae 368, 372, 374, 377–378
Behningiidae 180
Belaphopsocus 467
Belaphopsocus badonneli 467
Belaphotroctes 467
Belidae 587, 599–600, 678–679, 681
Belinae 679–681
Belohinidae 587, 624
Belonoptera patercula 755
Belonopterygini 557, 560
Belonopteryx 560
Belostoma 406, 408
Belostomatidae 396–400, 402, 405–406, 408
Belostomatinae 408
Belvosia bicincta 804
Belytinae 523
Bembecinus 512
Bembicinae 511–512
Bemisia tabaci 376
Bennarellini 392
Beraeidae 703
Berberentulus 158
Berberentulus huetheri 158
Berberentulus nelsoni 158
Berberentulus travassosi 158
Berchmansus 560
Bergininae 654
Berosini 619
Berosus (Erosus) masculinus 614
Berosus 614, 619
Berothellinae 561
Berothidae 554, 556–558, 563
Berothinae 558
Berytidae 399, 403, 433, 436–437
Berytinae 436–437
Bethylidae 485, 493, 495, 497, 499, 501, 506, 508–509
Bethylinae 497, 508
Betrichia 707
Bibionidae 784, 786, 789, 800
Bibionomorpha 95, 105, 786–787
Biblidinae 719, 748, 750, 752
Biguembia 298, 301
Biguembia cocum 301
Biguembia mirador 301
Biguembia multivenosa 301
Biguembia troncol 301
Bionoblatta 337
Biphyllidae 587, 596, 660
Bittacidae 53, 767–772
Bittacus 770
Bittacus angrensis 772
Bittacus aripuanaensis 772
Bittacus blancheti 772
Bittacus boraceiensis 772
Bittacus brasiliensis 772
Bittacus brunipennis 772
Bittacus cruzi 769, 772
Bittacus diversinervis 772
Bittacus femoralis 767, 770, 772
Bittacus ferreirai 772
Bittacus flavescens 772
Bittacus froehlichi 772
Bittacus geniculatus 772
Bittacus latreillei 772
Bittacus maculosus 772
Bittacus omega 772
Bittacus pintoi 770, 772
Bittacus varzeanus 768, 770, 772
Biturritiinae 388
Blaberidae 329–334, 336–337, 339–340
Blaberinae 330–331, 333–334, 336–337
Blaberus 333–334, 337
Blaberus giganteus 333–334
Bladina 393–394
Blapida okeni 659
Blaptica 337
Blaptostethini 413
Blaste 458, 469
Blasticotomidae 493
Blastobasidae 721, 737–738, 740
Blastopsylla occidentalis 377, 379
Blatta orientalis 334, 338
Blattaria 3, 5, 7, 15–16, 25, 38, 40–41, 62–63, 71–72, 81–82, 115, 117, 130,

138–140, 329–340, 508, 510, 512, 568, 572, 656, 805, 837, 840–841
Blattella 330, 334, 339, 530
Blattella germanica 330, 334, 339
Blattellidae 329, 331–334, 339–340
Blattellinae 330–331, 333–334, 336, 339
Blattidae 7, 332–333, 336, 338, 572
Blattinae 338
Blattinopsodea 81–82
Blattodea 36, 72, 117, 529–530
Blaudinae 428
Blaudini 428
Bledius 586, 618
Bledius hermani 618
Blennocampinae 504
Blephariceridae 786, 788, 795, 800
Blephariceromorpha 786–787
Blepharopus 706
Blissidae 396, 399, 433, 436–437, 571
Blissus 437
Bocchinae 509
Boganiidae 587, 664
Bohartillidae 570
Bolbapium striatopunctatum 619
Bolboceratidae 624
Bolboceratinae 619, 624
Boletobiinae 728, 746
Bolfarini 254
Bolitophilidae 786
Bombus 99
Bombycidae 110, 714, 721, 725, 727, 733, 746
Bombycoidea 52, 715, 721, 723, 725, 730–731, 733–734, 744
Bombycomorpha 733
Bombyliidae 333, 785–787, 790, 797, 799–801, 813
Bombyx mori 110, 725, 727, 733
Bonagota salubricola 729–730
Boopidae 472–473, 475–476, 478
Borboridae 819
Boreidae 75–76, 767–769, 777
Boridae 587, 647
Borowiecius 674
Bostrichidae 506, 576, 586–587, 597–598, 644
Bostrichiformia 587, 615, 644
Bostrichinae 644–645
Bostrichoidea 587, 614–615, 644
Bostrychopsis uncinata 644
Botanochara 673
Bothrideres 648
Bothrideridae 586–587, 601–602, 646–647
Bothriderinae 586, 648
Bothriocera 392
Bothynus entellus 626
Bourletiellidae 147, 149, 151
Bovicola 480
Bovicola bovis 480
Bovicola caprae 480
Bovicola crassipes 480
Bovicola equi 480
Bovicola limbatus 480
Bovicola ovis 480
Bovicolinae 480
Brachininae 607–608
Brachodidae 721, 754, 756
Brachodinae 754–755
Brachycentridae 703
Brachycera 50, 105, 523, 784–788, 797–803
Brachycerinae 682–683
Brachycerocorini 435
Brachycistidinae 516
Brachycodilla 760
Brachycodilla admirabilis 760
Brachycodilla osorius 760
Brachycola 337
Brachycyrtinae 519
Brachygnathus oxygonus 607
Brachylabis 244
Brachymesia 225
Brachymetra 404, 406
Brachynemurini 563
Brachypsectridae 587, 635
Brachypterembia 298
Brachypteridae 665
Brachysphoenus flavovittatus 664
Brachystethus 433
Brachystomatidae 786, 791, 801
Brachystomella 142, 144, 146, 149
Brachystomella nordestina 146
Brachystomellidae 147–150
Braconidae 461, 486, 491–494, 499–500, 506–507, 515, 517–518, 532, 588, 761
Braconinae 518
Bradinothrips musae 364
Bradynobaenidae 493, 514, 516
Bradypodicola hahneli 719
Brahmaeidae 721
Brarus mystes 685
Brasilembia 294, 298–299, 301
Brasilembia beckeri 294, 299, 301
Brasilentulus huetheri 156, 158
Brasileon 563
Brasilidia tropica 158
Brasilocaenis 178, 185
Brasilocaenis irmleri 178
Brasineura serranortensis 467
Braula coeca 801
Braulidae 786, 794, 801
Brazilozoros 234–238
Brazilozoros brasiliensis 237–238
Brazilozoros huxleyi 235, 237–238
Brazilozoros weidneri 235–238
Brechmorhoga 225, 227
Bredinia 707
Bregmatothrips venustus 363
Brenthidae 680
Brentidae 575, 587, 600, 678, 680, 682
Brentinae 680–682
Brentus 575, 682
Brentus armiger 682
Brevicoccus clavisetosus 383
Brevicoryne brassicae 377
Breviten toria 703
Briarius augustus 683
Bromeliagrion 214, 216
Brontinae 668
Brontocoris tabidus 431
Brontostoma 420, 422
Brontostoma alboannulatum 420
Brontostoma discus 420
Brucheiserinae 560
Bruchelidae 678
Bruchidae 672
Bruchidius 674
Bruchinae 672–674
Bruchomyiinae 816
Bruchophagus 530
Bruchus 674
Brunneria 324
Bryocorinae 414, 416–417
Bryocorini 417
Bryoplathanon 202, 212
Bryoplathanon globifer 202
Bryopsocidae 461
Bucculatricidae 721, 742
Bucculatrix 742
Bucculatrix thurberiella 742
Bucolion 339
Buenoa 38, 409, 411
Bulbocerca 291, 298
Bulbocerca sini 291
Buprestidae 505–507, 532, 577, 583, 587, 594, 629–630, 675
Buprestinae 630
Buprestis gigantea 117
Buprestoidea 587, 629
Burkholderia 441
Buyda 562
Byrrhidae 587, 593, 595, 601, 630–631, 633
Byrrhinae 631
Byrrhinus 633
Byrrhoidea 587, 630
Byrroidea 629
Byrsodepsini 429
Byrsopterix 707
Bystus pallidulus 649
Byturidae 587, 660
Cabamofa 817
Cacodminae 414
Caeciliusetae 461–463
Caeciliusidae 459–461, 464–466
Caeciliusoidea 463
Caelifera 254–258, 260–265, 274, 276, 801, 841
Caenidae 178, 180–181, 183–185
Caenis 178, 180–181, 183, 185
Caenis cuniana 178
Caenocholax 569–570, 572, 574
Caenocholax beckeri 572
Caenocholax brasiliensis 572
Caenocholax fenyesi 570, 572, 574
Caenocholax fenyesi texensis 570
Caenocholax wygodzinskyi 572
Caenoidea 179
Caenosclerogibba 510
Cahita 339
Calamoceratidae 703, 705–706
Calamoceratinae 705
Calamoclostes 298
Calaphidinae 377
Calcatedessa 433
Calcitrena 284
Calendridae 681
Cales 527, 533
Calesinae 526
Calhypnorna 339
Caligo martia 756
Calinda 383
Calinda plaumanni 383, 551
Caliothrips phaseoli 364
Caliscelidae 386, 388, 391, 393
Calisiinae 427
Calityinae 664
Callatolmis 754
Callibaetis 174, 178, 183–185
Callibaetis fasciatus 184
Callibia diana 319, 323
Callichilella 414
Callidulidae 721
Calliduloidea 721, 723
Callinaginae 750
Callipappidae 372
Calliphoridae 53, 111–112, 128, 783, 785–788, 792, 801, 804, 811, 817
Calliptaminae 279
Callirhipidae 587, 593, 630–631
Callirhipis 631
Callirhipis goryi 631
Callitrichidae 99, 102
Callivelia 407
Callizygaeninae 762
Callopistria 729, 747
Callosobruchus 674
Caloblatta 339
Calocidae 703
Calolydella 812
Calomantispinae 562
Calonecrinae 667
Caloneurodea 81–82
Calophya 373, 378–379, 381
Calophya latiforceps 378–379
Calophyidae 372, 375, 378
Calophyinae 378
Calopodinae 655
Calopsocidae 460–461
Calopteron 642–643
Calopteron brasiliense 643

Calopterygidae 194, 196, 199, 202, 205, 208–210, 212, 216, 226
Calopterygoidea 199–200
Calosoma granulatus 607
Calosotinae 530
Calpinae 730, 746
Calvatomina 142, 149
Calvertagrion 214
Calymniodes conchylis 729
Calyptomerinae 613
Calyptratae 96, 785–787, 791, 804
Camarochilus 418
Camarochilus confusus 418
Camarotus attelaboides 683
Cameronella 525
Camiarinae 621
Camillidae 786
Caminicimex 414
Campodea 163, 165
Campodea ameghinoi 165
Campodea mineri 165
Campodeidae 67, 162–165
Campodeoidea 160, 164
Camponotus 173, 433, 631
Camponotus rufipes 631
Campopleginae 519
Campsomeris 512
Campsurus 177–182, 185
Camptocerus noel 684
Camptodes vittatus 668
Campylocia 178–181, 184–185
Campylocia anceps 181, 184
Campylocia burmeisteri 180
Campylothorax mitrai 142
Campyloxeninae 637
Camur 821
Canaceoides angulatus 801, 808
Canacidae 786, 794, 801, 808
Canacinae 794
Candovia evoneobertii 306
Canopidae 399, 403, 426, 428–429
Canoptila 706
Canopus 426, 428
Canopus burmeisteri 428
Canopus caesus 428
Canopus globosus 428
Canopus impressus 428
Canopus obtectus 428
Canopus orbicularis 428
Cantacaderinae 402, 427
Cantharidae 581, 583, 587, 592, 594, 635–636, 638
Cantharinae 636
Cantharoidea 635
Canthon (Canthon) virens 627
Canthon 627
Canthyloscelidae 786
Canuleius 305, 309
Capniidae 251
Carabidae 33, 516, 576–580, 582–583, 586–587, 590, 604, 606–607
Carabinae 607–608
Carajathemis 207, 225
Carajathemis simone 225
Caraphractus cinctus 531
Carayonemidae 372–374, 378
Carcinophora 244–245
Carcinophorinae 244–245
Cardiochilinae 518
Cardiophorinae 637–639, 641
Cardioptera 315–316, 318–319
Cardioptera brachyptera 316, 319
Cardioptera nigridens 318
Cardiorhinina 638
Cardiorhinus 640–641
Cardiorhinus pullatus 641
Cardiostethus 413
Cariblatta 340
Cariblattoides 340
Caridae 587, 678
Carineta 389–390
Carliella 272
Carmenta 756
Carnidae 786
Carnoidea 786
Carobiinae 561
Carpocorini 430, 432, 434–435
Carpophilinae 667–668
Carpophilus 667
Carposina 727, 735
Carposina engalactis 727, 735
Carposinidae 718, 721, 727, 735
Carposinoidea 721, 723, 735
Carrionia 394
Carsidaridae 372, 375, 379
Carsidarinae 379
Carteria 33
Carthaeidae 721, 733
Carthasini 418
Carvalhoia 437
Carvalhoiella 410
Carventinae 427
Carya 382
Carya illinoensis 382
Caryedes brasiliensis 673
Caryedon 674
Caserus 654
Casignetus 622
Casignetus humboldti 622
Casignetus spixi 622
Cassidinae 585, 673–674
Castniidae 721, 729, 754–756
Castniinae 755
Castniini 755
Castoraeschna 222
Catacanthini 432, 434
Catarrhini 476
Catasticta bithys 756
Cathedra 392, 394
Cathedra serrata 392
Catocalinae 743
Catogenidae 667
Catogenus castaneus 669
Catopocerinae 621
Cattarus 437
Caveloblissus 437
Cavognathidae 587, 596, 663–664
Cearacesaini 266, 271
Cebidae 480
Cebidicola 480
Cebrionidae 637
Cebrioninae 586
Cecidomyiidae 506, 521, 533, 785–789, 794–795, 801–802, 836
Cecidose 727
Cecidoses 732
Cecidoses eremita 732
Cecidoses minutanus 732
Cecidosidae 721, 727, 732
Ceinae 532
Celadonia 631
Celaenorrhinus 749
Celetes binotatus 683
Celyphidae 786, 792, 802, 815
Cemiostominae 760
Centrocnemidinae 419
Centrocorisa 410
Centrofera 267
Centromacronema 706
Centrozoros 236
Cephalobyrrhinae 633
Cephalocoema 263
Cephalocteinae 396, 426, 428–429
Cephaloleia 673
Cephalometra 407
Cephalophlugis 267–268
Cephalophlugis cephalotes 268
Cephaloplectidae 621
Cephaloplectinae 622
Cephidae 493
Cephisus siccifolia 388
Cephoidea 493
Ceracini 759
Ceraeochrysa 557, 559–560
Ceraeochrysa cubana 560
Cerambycidae 111, 505–507, 510, 516, 532, 575–577, 584, 587–588, 592–593, 599–600, 604, 667, 669–671, 675–677, 834
Cerambycinae 577, 670–671
Ceraphron 490, 506–507
Ceraphronidae 490, 493, 495, 500, 506–507
Ceraphronoidea 487, 489, 491, 493–494, 496, 498, 500, 506, 522
Ceraspis signata 626
Cerastipsocus 460
Cerataphis 377
Cerataphis brasiliensis 377
Cerataphis orchidearum 377
Cerathocanthinae 625
Ceratinoptera 340
Ceratitis 820
Ceratitis capitata 820
Ceratocampinae 727, 733–734
Ceratocanthidae 625
Ceratocanthinae 621, 625
Ceratocapsini 418
Ceratocombidae 399, 401, 404–405
Ceratocombinae 405
Ceratocombus (Ceratocombus) brasiliensis 405
Ceratocombus 405
Ceratognathinae 625
Ceratogonys spinicorne 642
Ceratophyllidae 777–779, 781
Ceratophylloidea 777
Ceratophysella 144
Ceratopogonidae 75, 111, 124, 784–786, 788–789, 795, 802
Ceratopogoninae 802
Ceratotrichia 707
Ceratozygum 431
Ceratozygum horridum 430–431
Cerberodon 268, 272
Cercometes 666
Cerconota anonella 739
Cercophaninae 733
Cercopidae 385–390, 394, 572, 807, 816
Cercopinae 389
Cercopoidea 386–388, 845
Cercyothrips striatus 364
Cernotina 708
Cerobasis 460, 470
Cerobasis guestfalica 470
Cerocephalinae 532
Cerococcidae 372, 374–375, 379
Cerococcus 379
Cerococcus catenarius 379
Cerococcus deklei 379
Cerococcus tuberculus 379
Ceromitia 732
Ceropalinae 515
Cerophytidae 587, 597, 635–636, 638
Ceroplastes 376, 379
Ceroplastes janeirensis 376
Ceroplastinae 379
Ceropsylla pouteriae 383
Ceroys 309
Ceroys spinosus 305, 309
Cerurinae 729, 748
Cerylonidae 578, 583, 587, 601–603, 646–648
Ceryloninae 648
Cetherinae 420, 422
Cetoniidae 626
Cetoniinae 626–628
Ceuthobiella 339
Chaetarthriinae 619
Chaeteessa 315, 318, 322–324
Chaeteessidae 319–325
Chaeteessoidea 320
Chaetessa 316
Chaetocanthinae 625
Chaetodus 621
Chaetopodella biseta 803, 808
Chaetosomatidae 587, 660
Chaetotroctes 467

Chalcedectus 494
Chalcididae 493, 502, 524, 527, 530
Chalcidini 527
Chalcidoidea 485–489, 491–494, 496, 498–499, 502, 519–521, 523–526, 528–531, 533, 588, 778, 841
Chalcis myrifex 527
Chalcodryidae 587, 650
Chalcolepidius zonatus 639
Chalcopteryx 210, 218, 221, 226
Chalcopteryx rutilans 210, 221, 226
Chalcopteryx scintillans 221
Chalcosiinae 762
Chalcothore 221
Chamaemyiidae 786, 792, 802, 806
Chamundinae 749
Chaoboridae 786, 789, 803, 805
Chaoborinae 803
Chaoborus 42
Chapadamastax 274, 276, 283
Characidae 99, 104
Charaxinae 720, 748, 750–752
Charideinae 755
Charidotis consentanea 673
Charimachilis 168
Charipinae 520
Charisia melanaria 671
Charmatometrinae 406
Chartocerus 532
Chasca 523
Chathamiidae 701, 703
Chauliodinae 547–551
Chauliognathidae 636
Chauliognathinae 636, 638
Chauliognathus binotaticeps 638
Chauliognathus opacipennis 638
Cheguevariinae 641
Cheirocerus palmaticornis 799
Cheirochelinae 410
Chelicerca 293, 298, 301
Chelicerca achilata 301
Chelicerca amazonica 301
Chelicerca manauara 301
Chelicerca nodulosa 293
Chelicerca rioensis 301
Chelisoches morio 244–245
Chelisochidae 241, 243–245
Chelonariidae 587, 593, 630–632
Chelonarium 631–632
Chelonarium ornatum 632
Chelonarium semivestitum 631
Cheloninae 518
Chelopistes meleagridis 480
Chespiritoinae 640–641
Chiastomyaria 70
Chiastopsylla 777
Chilelimnophila lyra 785
Chiletricha 817
Chiletricha marginata 817
Chiletrichinae 89, 817
Chilocentropos 706
Chiloeidae 632
Chiloxanthinae 413
Chimabachidae 721
Chimaeropsyllidae 777
Chimarra 708
Chimarrinae 708
Chinannus 396
Chinavia 432, 435
Chinavia runaspis 432
Chirembia 298
Chiriquia 286
Chiromyza vittata 523
Chironomidae 75, 95, 123, 251, 549, 551, 612, 785–786, 789, 803
Chironomoidea 786
Chironomus 23
Chironomyiidae 795
Chirothrips manicatus 363
Chlamisinae 674
Chlamisus mimicus 676
Chlamydopsinae 617
Chlidanotinae 758–759
Chloephorinae 747
Chlorocorini 432, 434
Chlorocyphidae 199
Chlorogomphidae 199
Chloromiopteryx mirim 317
Chloronia 546–551
Chloronia corripiens 551
Chloronia hieroglyphica 547–548, 551
Chloronia mirifica 551
Chloronia pennyi 551
Chloronia plaumanni 551
Chloropepla vigens 432
Chloroperlidae 251
Chloropidae 532, 786, 793, 803, 808–810
Chloropseustes 280
Chloropseustini 281
Choeradodinae 324
Choeradodis 317–318, 321–322, 324–325
Cholevinae 615, 621
Choraginae 679
Choreutidae 721, 727, 736
Choreutinae 736
Choreutoidea 721, 732, 736, 737
Chorisembia 298
Chorisoneura 340
Choristidae 767–769
Chorotypidae 262
Chroicopteridae 320
Chroicopteroidea 320
Chromacris 258–259, 263, 281
Chromacris speciosa 263, 281
Chromatoclothoda 293–295, 299, 301
Chromatoclothoda elegantula 293–295, 299, 301
Chromatoclothoda langa 301
Chromatonotus 339
Chrysauginae 725, 754
Chrysididae 306, 488, 490, 492–493, 495, 497, 500, 508–509, 531
Chrysidinae 508–509
Chrysidoidea 493–500, 508
Chrysis 509
Chrysobotris biimpressa 630
Chrysochroinae 630
Chrysodeixis includens 728, 747
Chrysolampus 532
Chrysomelidae 518, 531, 575–576, 583–588, 599–600, 669, 672–674, 676
Chrysomelinae 586, 674, 676
Chrysomeloidea 581, 587, 647, 669, 672, 678, 723
Chrysomya 788, 801
Chrysomya putoria 788
Chrysomydas 813
Chrysopa 26, 560
Chrysopeleiinae 738
Chrysoperla 557, 560–561
Chrysopidae 372, 522, 552, 554–561
Chrysopilus 798, 817
Chrysopinae 555, 557, 559–561
Chrysopini 560–561
Chrysoplatycerus 525
Chrysopodes 560
Chrysopoidea 556, 560–561
Chrysopolominae 761
Chryxinae 421–422
Chryxus bahianus 422
Chyliza 809, 816
Chyoraginae 679
Chyphotinae 516
Chyphotini 516
Chyromyidae 786
Chysomphalus 380
Chysomphalus aonidum 380
Cicadellidae 368, 384–387, 390–391, 394, 509, 523, 531, 572, 761, 816
Cicadellinae 385, 390–391
Cicadelloidea 386–387, 390
Cicadidae 384–387, 389–390, 761
Cicadoidea 386–387, 389
Cicadomorpha 386–387, 389–391, 761
Cicindelinae 26, 516, 579, 606–608
Ciidae 586–587, 601–602, 650–652
Ciinae 652
Cillaeinae 667–668
Cimberidinae 685
Cimbicidae 485–487, 493, 500, 504–505
Cimeliidae 721
Cimex 414
Cimex hemipterus 414
Cimex lectularius 414
Cimicidae 112, 399, 402, 413–414
Cimicinae 414
Cimicoidea 399
Cimicomorpha 396, 398–401, 413, 427
Cimidae 399
Cinara 370, 377
Cinara pinimaritimae 370
Circolabia 247
Ciriacreminae 381, 383
Cisidae 651
Cistudinella notata 673
Cixiidae 386, 388, 392, 509
Cladiopsocidae 461, 463, 465–467
Cladiopsocus 465–467
Cladiopsocus uncinatus 467
Cladochaeta grimaldii 809
Cladodinae 641
Cladomorphinae 306, 308, 310–311
Cladomorphus phyllinus 305, 310–311
Cladonotinae 286
Cladotoma ovalis 636
Cladotominae 635–636
Cladoxerus cryphaleus 305, 310–311
Clambidae 585, 587, 600, 602, 611–613
Clambinae 613
Clambus 611
Clarazella 284
Clastoptera 389
Clastopteridae 386–390
Clastopteromyia 807
Claudiella 606
Clavicornia 664
Cleidecostina 638
Clematodinini 282
Cleome spinosa 424
Cleonyminae 529–530, 532–533
Cleptinae 508–509
Cleradini 439
Cleridae 581, 584, 587, 592, 596–597, 599, 660–663
Clerinae 661–662
Cleroidea 587, 647, 660, 662
Climacia 564
Climacia townesi 564
Climaciella 552, 562
Clinidium 606
Clinodiplosis 802
Clitumninae 310
Clivinematini 415, 417
Cloeodes 175
Clothoda 291, 295, 299, 301
Clothoda tocantinensis 301
Clothodidae 291–299, 301
Clusiidae 786, 792–793, 801, 804, 807, 809
Clypeorrhyncha 386
Clystopsenella 509–510
Clytina 532
Clytrinae 674
Cnemida retusa 627
Cnemidophyllum 269

Cneoglossa 631–632
Cneoglossa edsoni 631–632
Cneoglossidae 587, 594, 630–632
Coccidae 372, 374, 376, 379, 530, 679
Coccidella kissbalazsi 383
Coccinella ocelligera 647
Coccinellidae 53, 110, 372, 577, 581, 584–588, 602–603, 647–649
Coccinellinae 602, 647–648
Coccinelloidea 587, 647
Coccivora 413
Coccoidea 20, 33, 111, 369–378, 382, 506, 531–532, 560, 586, 588, 648
Coccophaginae 526
Coccophagus 527
Cocytocampa brasiliensis 165
Coeliadinae 749
Coelolepida 721, 723
Coelomera 673, 675–676
Coelomera lanio 673
Coelomera raquia 676
Coelopidae 786, 793, 804
Coelopoetidae 721
Coelosis 626
Coelostomidae 381
Coelostomidiidae 372
Coelotomatini 619
Coenagrionidae 187, 189–190, 192, 194, 199–200, 202–204, 206, 208, 211–214, 223, 226
Coenagrionoidea 199, 212
Coenaletidae 147
Coenosopsia 791, 797
Coilodes 621
Colaspis calcarifera 676
Colaspoides 676
Coleomegilla maculata 647
Coleophora 738
Coleophora cisoriella 738
Coleophora lepyropis 738
Coleophoridae 721, 725–726, 737–738
Coleopsis archaica 576
Coleoptera 3, 5–6, 16, 25–26, 29, 31–33, 35–36, 40, 43–45, 49–53, 55, 64–65, 73–74, 76–77, 81–82, 95, 110–112, 114, 118, 128, 130–131, 139–140, 239, 484, 505–506, 508, 510, 514, 516–519, 521–523, 528–533, 549, 570, 575–698, 703, 723, 730, 820, 833–837, 839–846
Coleopterida 64–65, 73–74, 76, 82
Coleopterocoris 412
Coleorrhyncha 369, 399
Coletinia 173
Coletiniinae 172–173
Coliadinae 725, 751–752, 756
Colias 751
Colias lesbia 751, 756
Colla 733
Collaria oleosa 415
Collembola 4, 7, 12, 32, 38–39, 43, 45, 49, 58–59, 61, 66–67, 77, 81–82, 137, 140–154, 155, 160, 834, 836–837, 839–840, 843, 845–846
Colletinae 508, 511
Collomelinae 746–747
Collophora 149, 151
Collophora brasilis 149, 151
Collophoridae 147, 149
Colobasiastes 433, 437
Colobathristes 437
Colobathristidae 399, 403, 433, 436–437
Colobathristinae 437
Colobogaster cyanitarsis 629
Colobotheini 672
Colobura dirce 756
Coloburiscidae 180
Coloninae 621
Colonomyia 817
Colonomyia brasiliana 817
Colopterus alvarengai 668
Coloradia 734
Colotrechninae 532
Colpocephalum turbinatum 479
Colpothyreus 430–431
Colpothyreus flavolineatus 430
Columbicola columbae 480
Colydiidae 660
Colydiinae 644, 647, 660
Colymbetinae 608, 610
Colyrini 607
Cometes hirticornis 677
Compsocidae 458, 460–463, 466
Compsocteninae 757
Compsocus 462, 466
Compsocus elegans 462
Compsoplinthina 638
Compsothrips hoodi 356
Concana 747
Conchaspididae 372, 374, 376, 379
Conchaspis 380
Conchaspis angraeci 380
Conchaspis diplothemii 380
Conchaspis fluminensis 380
Conchaspis lepagei 380
Condica stelligera 729
Condicinae 729, 747
Condylognatha 63, 72, 82
Condylostylus 813
Conganteoninae 509
Congoxenos 570
Conicercembia 298
Conicobruchus 674
Coniopterygidae 506, 553–558, 560–561
Coniopteryginae 560–561
Coniopterygoidea 553, 556
Coniopteryx (Scotoconiopteryx) tucumana 553
Coniopteryx 553, 561
Conocephalinae 267, 270–272
Conocephalus 270–271
Conoderinae 682–683
Conoderus scalaris 637
Conoesucidae 703
Conopidae 786, 792, 804
Conopinae 805
Conopoidea 786
Conotelus 668
Constrictotermes 343–344
Constrictotermes cavifrons 343
Contulma 705
Conura 524
Convexitermes 117
Convexitermes nigricornis 117
Convexitermes nigricornis junceus 117
Cooloolidae 262
Copaxa 734
Copelatinae 608, 610
Copelatus bimaculatus 608
Copeognatha 458
Copidosoma floridanum 528
Copiocera surimamensis 280
Copiocerinae 260, 276, 279–280
Copiocerini 279
Copiopteryx 710, 734
Copiopteryx jehovah 734
Copiphora longicauda 270
Copiphorinae 271
Copiphorini 258
Copobaeninae 651
Copocentra 760
Copocentra porphyropis 760
Copris 627
Copromorphidae 721, 727, 735
Copromorphoidea 723, 731, 733
Coproporus hepaticus 618
Coptochilus 436
Coptochilus ferrugineous 436
Coptochilus lentiginosus 436
Coptochilus neotropicalis 436
Coptodisca 732
Coptopsyllidae 777
Coptopterygidae 320–324
Coptopteryx 323–324
Coptotermes 118, 346–348
Coptotermes gestroi 346
Coptotermes havilandi 118, 346
Coptotermes testaceus 347
Coptotominae 610
Coraliomela 673
Coraliomela aeneoplagiata 673
Corcyra cephalonica 754
Cordulecerus 552, 563
Cordulegastridae 199
Cordulegastroidea 199
Corduliidae 194–196, 199–200, 202, 208–209, 211, 213, 216, 222–223, 226–227
Corduliinae 223
Cordulisantosia 196, 222, 227
Cordulisantosia marshalli 196, 227
Coreidae 397, 399, 404, 440–441, 572
Coreinae 441
Coreoidea 399, 403, 427, 440–441
Corethrella 795
Corethrellidae 785–786, 789, 795, 805
Coridromini 417
Corimelaena 429
Corimelaeninae 428–429
Coriophagus 572, 574
Coriophagus jennyae 574
Corioxenidae 568–571, 574
Corioxenos 51
Corixidae 398–399, 402, 408, 410
Corixinae 408, 410
Corixoidea 399
Corizinae 441
Cornitermes 124, 343–348
Cornitermes bequaerti 344
Cornitermes cumulans 124, 343, 345, 347
Cornitermes silvestrii 345
Cornops 263, 280
Cornops frenatum 263
Cornops frenatum frenatum 263
Coronidia 741
Corrinea 633
Corrodentia 458
Corticariinae 650
Corydalidae 546–551
Corydalinae 547–551
Corydalus 546–551
Corydalus affinis 546, 551
Corydalus armatus 551
Corydalus arpi 551
Corydalus australis 551
Corydalus batesii 551
Corydalus cephalotes 551
Corydalus diasi 551
Corydalus flavicornis 551
Corydalus hecate 551
Corydalus ignotus 551
Corydalus nubilus 551
Corydalus peruvianus 551
Corydalus tridentatus 551
Corydiidae 330–334, 336, 338, 340
Corydiinae 339
Corylophidae 578, 587, 601, 647–649
Corylophinae 649
Corylophodes 649
Corynetidae 661
Corynomalus vexillarius 649
Coryphaca 465
Coryphaeschna 187, 222
Coryphoridae 178, 180–181, 183–185
Coryphorus aquilus 178, 180–181, 185

Coryzorhaphis 431
Cosmiella 245
Cosmogerax 247
Cosmograma fulvocincta 676
Cosmonota rubripennis 659
Cosmophylla 267, 272
Cosmopterigidae 721, 725, 737–740
Cosmopteriginae 738
Cosmopteryx 739
Cosmotoma sertifer 671
Cossidae 53, 713, 721, 724, 727, 736
Cossinae 736
Cossoidea 721, 732, 736
Cossonidae 681
Cossoninae 681–682
Cossulinae 736
Cota strumosa 286
Cotaena 758
Cotesia 494, 518
Cotys 286
Crabronidae 492–493, 495, 501, 506, 508, 510–512, 564, 818
Crabroninae 511–512
Crabronini 512
Crambidae 717, 721, 725, 753, 756
Crambinae 725, 753–754, 756
Craneopsylla 775, 780, 782
Craneopsylla minerva 780, 782
Craneopsylla minerva minerva 775, 780, 782
Craneopsylla minerva wolffhuegeli 780
Cranistus coliurides 260
Cranotettix 286
Cratocorydalopsis brasiliensis 546
Cratomacer 685
Cratomorphus besckei 642
Cratosomus flavofasciatus 683
Crawfordia 572, 574
Cregya sexnotata 661
Cremastinae 519
Cremastochelini 628
Creoxylus 304–305, 312
Creoxylus duckei 305, 312
Creoxylus spinosus 304
Crepidochares 757
Crepidochares neblinae 757
Crepidochares subtigrina 757
Cretaceomachillis 168
Cretomydas santanensis 813
Cretostylopidae 568
Cretostylops 570
Crimisus 286
Crinodes 729
Criocerinae 674, 676
Crownsoniellidae 603
Crowsoniellidae 587
Crowsonius 666
Cryphocricinae 410–411
Cryphocricos 409–410
Cryptalyra 506–507
Cryptanura 494
Cryptarchinae 667–668
Cryptembia 298
Crypticeria 382
Cryptinae 519
Cryptocephalinae 583, 585–586, 599, 674, 676
Cryptocercidae 72, 333
Cryptocercus 334, 344
Cryptochetidae 786
Cryptoclothoda 299, 301
Cryptoclothoda spinula 301
Cryptococcidae 372
Cryptogenius fryi 621
Cryptokermes brasiliensis 382
Cryptolestes 666
Cryptomeridae 613
Cryptophagidae 579, 587, 597–598, 663–664
Cryptophaginae 665
Cryptophilinae 665
Cryptophthalma 644
Cryptorhamphidae 399
Cryptorynchinae 684
Cryptostemma 405
Cryptotermes 118, 345–348
Cryptotermes brevis 345–347
Cryptotermes havilandi 118
Cryptovelia 407
Ctenarytaina 372, 377, 379
Ctenarytaina eucalypti 372, 377
Ctenarytaina spatulata 377, 379
Ctenidiinae 654
Ctenidiosomus 780
Ctenipocoris 409–410
Ctenisolabis 244
Ctenocephalides 773–778, 780, 782
Ctenocephalides felis 773, 776, 782
Ctenocephalides felis felis 773–780, 782
Ctenocerinae 515
Ctenolepisma 172–173
Ctenolepisma longicaudata 172
Ctenolepisma longicaudatum 172–173
Ctenolepisma rothschildi 173
Ctenolepismatinae 172–173
Ctenopelmatinae 519
Ctenophthalmidae 777, 779, 781
Ctenophthirus 480
Ctenophthirus cercomydis 480
Ctenostoma 607
Ctenostylidae 786, 792, 805–806
Ctenostylum 806
Cubacubaninae 172–173
Cuclotogaster heterographus 480
Cucujidae 587, 593–594, 664–665, 668
Cucujiformia 76, 582, 585, 587, 615, 647, 664
Cucujinae 665
Cucujoidea 582, 584, 587, 614, 647, 664
Cuculliinae 747
Culex 805
Culicidae 111, 124, 783–786, 788–789, 805
Culicoidea 786
Culicoides 802
Culicomorpha 105, 786–787
Cummingsia 480–481
Cummingsia intermedia 481
Cummingsia peramydis 481
Cupedidae 585, 587, 590, 603, 605
Cupedinae 604–605
Cuphotes formosus 659
Curaliidae 399
Curculionidae 109–110, 128, 516, 518, 521, 531–532, 575–576, 578, 580, 584, 586–587, 598–600, 603, 617, 644, 652, 656, 663, 666, 672, 678, 681, 683–684
Curculioninae 682–683
Curculionini 681
Curculionoidea 576–577, 581, 587, 647, 669, 678, 680, 723
Curetinae 749
Curicta 411
Curtonotidae 786, 793, 805, 809, 812–813
Curtonotum 806, 809, 812–813
Curtonotum cuthbertsoni 806
Curtonotum papillatum 812
Curupira mochlura 795
Cuterebrinae 802, 804, 814–815
Cyanallagma 214
Cyanogomphini 225
Cybalomiinae 754
Cybocephalidae 587, 664, 667
Cyclaxyridae 587, 664
Cyclidiinae 736
Cyclidius nero 626
Cyclocephala 627
Cyclominae 682
Cycloptera 268
Cyclorrhapha 30, 32, 48, 50, 96, 523, 617, 785–787
Cyclosoma (Cyclosoma) palliata 673
Cyclotornidae 721, 726, 761
Cydamus 439–440
Cydia 719, 730, 758–759
Cydia araucariae 719, 730
Cydia pomonella 730, 758–759
Cydistinae 643
Cydnidae 396, 399, 403, 426, 428–429, 571
Cydninae 426, 428–429
Cydnoides 429
Cyladidae 680
Cylapinae 414, 417
Cylapini 417
Cylindrachetidae 262, 274
Cylindroderus indutus 639
Cylindrogaster 244
Cylindrogaster bicyclurus 244
Cylindrogaster gracilis 244
Cylindrogaster sahlbergi 244
Cylindrogaster thoracicus 244
Cylindrostethinae 406
Cylindrostethus 404–406
Cylindrotermes 349
Cylindrotettix 280
Cylindrotomidae 786, 809
Cylloepus quinquecarinatus 633
Cylominae 619
Cymatiainae 410
Cymidae 436–437
Cyminae 433
Cymodema 437
Cymodema breviceps 433, 437
Cymoninus 438
Cymus 437
Cymus braziliensis 437
Cynipencyrtus 533
Cynipidae 492–493, 502, 520, 530
Cynipini 520
Cynipoidea 488–489, 493–494, 496–498, 502, 519–521, 523
Cyphoderinae 152
Cyphoderini 145
Cyphoderus 145, 150
Cyphonidae 614
Cyphonocerinae 641
Cyphothyrea 431
Cyphothyrea erosa 431
Cyranotermes 343, 348
Cyranotermes timuassu 343
Cyrenoberothinae 558
Cyrestinae 750, 752
Cyrilliotermes 348
Cyrnellus 708
Cyrtacanthacridinae 263, 275, 278–280
Cyrtacanthacrinae 284
Cyrtidae 794
Cyrtinae 794
Cyrtobagous 110
Cyrtocoridae 429
Cyrtocorinae 400, 429–431
Cyrtocoris 431
Cyrtocoris andicola 431
Cyrtocoris eggeris 431
Cyrtocoris gibbus 431
Cyrtocoris obtusus 431
Cyrtocoris paraensis 431
Cyrtocoris trigonus 431
Cyrtomenus 426
Cyrtomenus mirabilis 426
Cyrtonopini 675
Cyrtosoma 659
Dachtylembia 299
Dacoderinae 656
Dactylocerca 298
Dactylopiidae 372–374, 378, 380
Dactylopius 33, 110, 373, 378, 380
Dactylopius ceylonicus 110, 380

Dactylopius coccus 33, 110, 380
Dactylopius opuntiae 373, 380
Dactylopterygidae 320
Daktulosphaira vitifoliae 382
Dalbulus maidis 570
Dalcera abrasa 761
Dalceridae 712, 721, 726, 758, 760–761
Dalcerides ingenita 761
Dalcerina tijucana 758, 761
Dalmanniinae 805
Damasippoididae 305
Damasippus 311
Danainae 713, 725, 748, 750–752
Danascelinae 649
Dardarina amadryas 752
Darwinivelia 407
Dasciliformia 629
Dascillidae 587, 635
Dascilloidea 587, 629, 635
Dasineura gigantea 795
Dasiops 811
Dasyblatta 339
Dasycerinae 623
Dasydemella 466
Dasydemellidae 461, 463, 466
Dasyheleinae 802
Dasylabrinae 514
Dasyleptidae 167
Dasyleptus 166–167
Dasyomma 799, 817
Dasyonyginae 480
Dasypsocus 464
Dasythemis 211
Dasytidae 662
Dasytinae 662
Dayakiellinae 437
Decimiana 323
Decliniidae 587, 612
Dectinomima 271
Delamarentulus tristani 158
Delia 797
Delognatha 657
Delphacidae 386, 388, 392–393, 509, 531, 570–572, 574, 816
Deltocephalinae 391
Dendroblatta 339
Dendrocerus 491, 507
Dendroleontinae 562
Dendrometrinae 637–641
Dendrometrini 638
Dendrophilinae 617
Dendrothripinae 364–365
Denticollina 638
Dentispicotermes 348–349
Dentispicotermes globicephalus 348
Dentridactylinae 287
Dentridactylus denticulatus 287
Deocloninae 738
Deois 389
Deois flavopicta 389
Deois schach 389
Deporaini 679
Depranicinae 562
Depressariidae 721, 727, 737, 739
Depressariinae 727, 737, 739–740
Deraeocorinae 414–417
Deraeocorini 417
Derbidae 384, 386, 388, 392–393, 570, 572
Derecyrta 491, 505
Derecyrta araucariae 505
Dericorythidae 262
Dermaptera 1, 4–5, 8, 13, 16, 29, 34, 36, 45, 62, 71–72, 81–82, 138–140, 239–244, 839, 841, 844, 846
Dermatobia hominis 814
Dermestes 645–646
Dermestes ater 645
Dermestes maculatus 645–646
Dermestidae 53, 307, 577, 580, 587–588, 592, 595–596, 644–645
Dermestinae 645–646
Derodontidae 577, 587, 614
Derodontoidea 587, 614–615
Deroplatyidae 320
Deroploini 435
Descampsacris 284
Descapsacris serrulatum 276
Desmobathrinae 741
Desmometopa m-nigrum 811
Desmosomus longipes 684
Deuterocopinae 753
Deuterophlebiidae 786
Devadattidae 199
Dexorinae 642
Diabrotica 675–676
Diaciini 808
Diactor bilineatus 440
Diadocidia 806
Diadocidia hybrida 806
Diadocidia nigripalpis 806
Diadocidia similis 806
Diadocidiidae 786, 789, 795, 806
Diamminae 516
Diamphidicus 89
Diamphipnoidae 251
Diaperinae 657–659
Diaphania 756
Diaphania nitidalis 756
Diaphanopterodea 81
Diaphanopteroidea 82
Diapheromeridae 305–309
Diapheromerinae 307–309
Diaphorina citri 372, 383
Diaphorininae 383
Diaprepes abbreviatus 521
Diaprepocorinae 408, 410
Diapriidae 488, 491, 493, 495–496, 498–499, 523–524
Diapriinae 523
Diaprioidea 493–494, 496–499, 521–525
Diascopoea 437
Diaspididae 372, 374, 376, 380, 532
Diastata 806
Diastatidae 786, 793, 806
Diastatops 187, 192, 197, 208, 211
Diatraea 32, 243, 529, 729, 753
Diatraea saccharalis 243, 529, 729, 753
Diatrypa 258, 270
Diatrypa tuberculata 258
Diatrypini 265, 270
Dicaminus 707
Dicellurata 163–164
Diceraeus 435
Diceratothrips bicornis 357, 364
Dicercomyzidae 180
Dichelacera 117, 814
Dichogaminae 754
Diclidophlebia 373, 379–381
Diclidophlebia smithi 379
Dicondylia 4, 61, 71, 82, 170
Dicopomorpha 485, 531
Dicopomorpha echmepterygis 485
Dicranocentrus 152
Dicranoses 732
Dicrepidiini 638
Dicromantispa 562
Dicronychidae 637
Dicteriadidae 196, 199, 202, 208–209, 216, 219
Dicterias 216
Dicterias atrosanguinea 202, 216
Dictyochrysa 559
Dictyopharidae 386, 388, 392–394, 571–572, 574
Dictyoptera 10, 62–63, 71–72, 82, 331, 333
Dictyopterida 72
Dictyopterinae 642
Dicyphinae 414
Dicyphini 417
Dicyrtoma 149
Dicyrtomidae 143, 147, 149
Dihoplotermes inusitatus 348
Dilar 561
Dilaridae 552–554, 556, 558, 561
Dilarinae 561
Dilaroidea 556
Dilobitarsus 639, 641
Dilobitarsus abbreviatus 639
Dilobitarsus quadrituberculatus 641
Dilophonotini 734
Dimarella 552, 563
Dimares 553, 562–563
Dimares elegans 563
Dimarini 563
Dimeragrion 216–218
Dinelytron 305, 311–312
Dinelytron betinho 304
Dinelytron ramusculus 311
Dinidor 426, 429
Dinidor braziliensis 429
Dinidor mactabilis 429
Dinidor rufocinctus 429
Dinidor saucius 426, 429
Dinidoridae 399, 403, 426, 429
Dinidorinae 429
Dinidorini 429
Dinjapygidae 164
Dinocoris gibbus 430
Dinoderinae 644–645
Dinoderus minutus 644
Diopsidae 786
Diopsoidea 786
Dioptinae 729, 748
Diorymerus auritus 683
Diparinae 532
Dipetalonema reconditum 476
Diphtera 747
Diphtera festiva 729, 747
Diphtherinae 729, 745, 747
Diphyllidae 660
Diphyllostomatidae 587
Diplatyidae 239, 241–244, 246
Diplatys 239, 242, 246
Diplatys ugandanus 242
Diplazontinae 519
Diplectroninae 706
Diplectrus 655
Diplectrus vicinus 655
Diplocoelus 660–661
Diplura 4, 8, 12, 14, 32, 39, 43, 45, 49, 58–59, 61, 66–68, 77, 81–82, 137, 140–141, 147, 160–165, 239, 842
Diprionidae 493, 508
Dipseudopsidae 703
Dipsocoridae 399, 404–405
Dipsocoromorpha 398–399, 401, 405
Diptera 6, 16, 20, 23–27, 29–30, 32–34, 36–38, 41–53, 55, 65–66, 73, 75–76, 79, 81–82, 89–90, 95–96, 98, 100–101, 110–112, 120, 123, 130–131, 138, 140, 178, 188, 251, 333, 419, 484, 506, 518–521, 523, 527–533, 549, 568, 570, 572, 588, 612, 615, 617, 719, 761, 768–769, 777, 783–846
Dipteromimidae 180
Diradius 299, 301
Diradius plaumanni 301
Diradius pusillus 301
Dirphia 719, 727
Dirphia araucariae 719
Discocephalinae 429–433
Discocephalini 431–433
Discocera 431
Discocoris 427
Discocoris drakei 427
Discocoris fernandezi 427
Discodon cinctum 638
Discogastrella gruenbergi 803
Discoloma 650
Discoloma modestum 650
Discolomatidae 650

Discolomatinae 650
Discothyrea sexarticulata 521
Dismorphiinae 725, 751, 756
Dissochaetus vanini 615
Dissochaetus villosus 615
Distenia viridicyanea 677
Disteniidae 587, 599, 669, 675, 677
Disteniinae 677
Distenini 675
Ditomotarsinae 428
Ditomotarsini 428
Ditomyiidae 89, 98, 100, 786, 789, 795, 806
Ditrigoniophthalmus 167–168
Ditrysia 712, 715–716, 720–721, 723, 757
Diversitermes 347–348
Diversitermes diversimiles 347
Dixidae 786, 789, 795, 806
Dixiella 806
Docidiadia burmitica 806
Doesburgedessa 433
Dognina bleura 752
Doidae 721
Dolabellopsocidae 461, 463, 465–466
Dolabellopsocus 465–466
Dolichoderinae 514
Dolichopodidae 784, 786, 789, 791, 799, 806, 813
Dolichorhinotermes 348
Dolonagrion 208
Dolonembia 298, 301
Dolonembia tapirape 301
Dolophilodes 708
Domenechus 560–561
Domenechus marianellus 561
Dominikia laminifer 644
Donaciinae 674
Doradoblatta 340
Dorcacerus barbatus 671
Dorcasominae 670
Dorcatominae 645–647
Doru 242–243, 245–246
Doru lineare 243
Doru luteipes 243
Doryctinae 518
Dorylinae 513
Dorynota (Dorynora) monoceros 673
Dorynota 673
Douglasiidae 721
Doxocopa linda 752
Dracnodes 247
Draconia fenestratalis 755
Drapetes 639
Drepanacrinae 561
Drepanepteryginae 561
Drepanicinae 562
Drepanicus 562
Drepanidae 721, 727, 736, 741
Drepaninae 736
Drepanoidea 721, 723, 731, 736, 741
Drepanosiphidae 371
Drepatelodes 733
Drilidae 637
Drilini 638
Drosophila 26–27, 32, 98, 112, 114, 784, 788, 807–808, 810, 845
Drosophila ararama 808
Drosophila coffeata 810
Drosophila melanogaster 784, 788, 807
Drosophilidae 112, 784, 786, 788, 793, 807–810
Drosophiloidea 786
Dryadaulidae 721, 757–758
Dryinidae 490–491, 493, 499–500, 506, 508–509, 523, 845
Dryininae 509
Dryinoidea 508
Dryinus 509
Dryomyzidae 808
Dryophilinae 646
Dryophthorinae 682–683
Dryopidae 577, 587, 597, 630, 632–633
Dryopoidea 630, 633
Dudgeoneidae 721, 736
Dudusinae 729, 748
Dufouriellini 413
Dyctiopsocus pennicornis 457, 469
Dynamostini 675
Dynastes hercules 627
Dynastinae 626–628
Dyopsinae 729, 746–747
Dyphyllostomatidae 624
Dysdercus 438, 440
Dysdercus albofasciatus 440
Dysdercus imitator 438, 440
Dysdercus mimus 440
Dysdercus ruficollis 440
Dysidinae 645
Dysmicoccus brevipes 382
Dysmorphocerinae 636, 638
Dysodius lunatus 426
Dysoniini 267
Dystus puberulus 433
Dytiscidae 531, 533, 587, 591, 607–609, 612
Dytiscinae 608, 610
Eacles ducalis 727
Earias 747
Eburodacrys sexmaculata 671
Eccritotarsini 417
Ecdytolopha aurantiana 730, 759
Echinophrictis 740
Echinophthiriidae 473, 475, 477–478
Echinopsalis 247
Echinovilga 440
Echmepteryx 460, 467
Ecitogaster schmalzi 618
Eciton 173
Ecitoninae 333
Ecnomidae 703–707
Ecrectica 760
Ectaetia 796
Ectatomminae 514
Ectecous 260
Ectobiidae 330–334, 336, 339, 572
Ectobiinae 334
Ectognatha 9, 59, 61, 66–67, 77
Ectopsocidae 461, 464, 466, 469
Ectopsocopsis 466
Ectopsocus 466, 469
Ectopsocus pacificus 469
Ectotrypa 259
Ectrichodiinae 415, 420–422
Ectyphocerca 298
Ecuadembia 298
Edessa 368, 430, 433–434
Edessa elaphus 430
Edessa meditabunda 433
Edessa rufomarginata 430, 433
Edessinae 429–431, 433
Efflagitatus 633
Efflagitatus freudei 633–634
Egoliinae 664
Eicissus 389
Eidalcamenes 281
Eidmanacris 260–261, 266, 271
Eidmanacris desutterae 260
Elacatidae 656
Elacatis ruficornis 656
Elachistidae 721, 737, 739
Elachyleon 563
Elanela 432
Elaphrinae 607
Elaphrothrips 356, 359
Elasmodema 420, 422
Elasmodema erichsoni 420, 422
Elasmodema setigerum 423
Elasmodeminae 420–423
Elasmopalpus lignosellus 754
Elasmothemis 212–213
Elasmothemis alcebiadesi 212
Elasmothemis cannacrioides 213
Elateridae 577, 579, 586–588, 590, 595, 597, 635, 637, 639–641, 644, 657, 813
Elateriformia 582, 587, 615, 629
Elaterinae 637–638, 640–641
Elaterini 638
Elateroidea 579, 587, 629, 635, 639
Electrentomidae 458, 461–463, 466
Electrentomoidea 463
Electrentomopsis 466
Electribiinae 636
Eleleus curtus 286
Elenchidae 570–571, 574
Elenchus 570–571, 574
Elenchus japonicus 570
Elenchus tenuicornis 570
Elephantomyia 809
Eleticinae 653
Eleusinini 624
Elicura 563
Eligminae 729, 746–747
Elipsocidae 458, 461, 464, 466, 468
Ellipes 287
Ellipura 66–67, 77, 147
Elmidae 549, 585, 587, 593–594, 596, 630, 632–634
Elmididae 632
Elminae 632–634
Elminthidae 632
Elmohardyia congruens 797, 800
Elodidae 614
Elvisurinae 436
Elythomerinae 633
Emargininae 520
Embidina 292
Embidopsocopsis 467
Embidopsocus 460, 467
Embiidae 292, 295–296, 301
Embiidina 63, 291–292
Embiodea 291–292
Embiophilinae 418
Embioptera 3, 33, 41, 62–63, 71–72, 82, 138–140, 291–301, 418, 510, 532
Embolemidae 493, 499–500, 508–509
Embolemus 509–510
Embolyntha 298, 301
Embolyntha braziliensis 301
Embolyntha oriximina 301
Embonychidae 295, 297, 301
Emesinae 419–420, 422–423
Empelinae 623
Empheriidae 461
Empicoris 419
Empididae 33, 786, 789–791, 799, 807–808
Empidoidea 89, 96, 786–787, 791, 799
Empis 799
Empusidae 320–321
Enantia clarissa 756
Encarsia 526–527
Encyrtidae 491, 493, 496, 503, 525–530, 533
Encyrtinae 527
Endecatomidae 587, 644
Endecous 271
Enderleina 249, 252
Enderleinella 465
Enderleinellidae 475, 477–478
Enderleinellus 475, 478
Enderleinellus urosciuri 479
Endomychidae 575, 581, 584, 587, 601–603, 647, 649
Endomychinae 649
Endopterygota 64, 73, 80, 546, 548
Endromidae 721
Eneoptera 261, 266, 269
Eneoptera surinamensis 261, 269
Eneopterinae 261, 266, 269
Enhydrini 611
Enhydrus 609
Enhydrus sulcatus 609

Enhydrus tibialis 609
Enicocephalidae 396, 399, 401, 404
Enicocephalinae 404
Enicocephalini 404
Enicocephalomorpha 395, 398–401, 404
Enicocephalus 396, 404
Enicocephalus lenkoi 396
Enicospilus 515
Enithraroides 411
Enneboeus 651
Enneboeus brasilianus 651
Enneboeus ruficolor 651
Enneothrips 358
Ennominae 728, 741
Enochrinae 619
Enoclerus jucundus 661
Enoplorecus armillatus 671
Ensifera 254–255, 257–259, 261–265, 268, 274
Entanoneura 562
Entiminae 681–683
Entognatha 5–6, 9, 13, 59, 61, 66–67, 77, 82, 844
Entomobryidae 141, 145–148, 150–152
Entomobryoidea 150, 152
Entomobryomorpha 142, 146–148
Entyus 683
Entyus auricinctus 683
Eois tegularia 741
Eomeropidae 767–769
Eomorphopus 286
Eopterum devonicum 67
Eosentomidae 156–158
Eosentomoidea 157
Eosentomon 156, 158
Eosentomon caatingae 158
Eosentomon curupira 156, 158
Eosentomon hoogstraali 158
Eosentomon huetheri 158
Eosentomon proximum 158
Eosentomon wygodzinskyi 158
Eotillina 516
Eotrechinae 406
Eoxenos 570
Epaphroditidae 320–321
Epaphroditoidea 320
Epermeniidae 718, 721, 737
Epermenioidea 721, 731, 733, 737
Ephemerellidae 180
Ephemerelloidea 179, 185
Ephemerida 62
Ephemeridae 178–185
Ephemeroidea 179, 182
Ephemeroptera 5–6, 8, 15, 20, 29–30, 36, 38, 44–45, 47, 49, 62, 69–71, 78, 81–82, 95, 112, 115, 126, 132, 138–140, 174–186, 188, 252, 832, 840–841, 844
Ephemerythidae 180
Ephoria 733
Ephydridae 785–786, 793–794, 803, 807, 809–810
Ephydroidea 786–787
Epia 733
Epicarsa 379
Epicauta excavata 654
Epichrysomallinae 526, 532
Epiclininae 662
Epicopeiidae 721, 736
Epidermaptera 243
Epigomphinae 223
Epiinae 733
Epilachna 588, 647
Epilachnini 648
Epilampra 332–333, 335, 337
Epilampra amapae 332
Epilampra irmleri 335
Epilamprinae 331, 333, 337
Epimarptidae 721
Epimetopidae 587, 594, 613, 615
Epimetopinae 619
Epimetopus 586, 613, 616
Epimetopus trogoides 613
Epiophlebia superstes 197
Epiophlebiidae 199
Epiophlebioidea 199
Epipaschiinae 754
Epiplatea hondurana 817
Epiplema incendiata 728
Epipleminae 728, 742
Epipleoneura 214
Epipocinae 649–650
Epipolops 437
Epipotoneura 214
Epipsocetae 459, 461, 463
Epipsocidae 458, 460–463, 466
Epipsocus 462, 466
Epipyga 389
Epipyga tenuifasciata 389
Epipygidae 386–387, 389–390
Epipyropidae 721, 726, 760–761
Episactidae 262
Epistenia 529
Epitragus 657, 659
Epitragus aurulentus 657
Epitroctes 462, 466
Epomisothrips araucariae 356
Epuraeinae 667
Epyrinae 508
Eratomyia 817
Erebidae 111, 713, 719, 721, 724–726, 728–730, 744–747
Erebinae 724, 728, 746
Erechthiinae 742, 758
Eremiaphilidae 320–321
Eremiaphiloidea 320
Eremoleon 563
Eremoneura 786–787
Eremopsocus mockfordi 469
Eretmocerinae 526
Eretmocerus 533
Eriaporidae 526
Erinnyis 734–735
Erinnyis ello 735
Eriococcidae 372, 374, 378, 380
Eriocottidae 721, 757
Eriocottinae 757
Eriocraniidae 713, 721
Eriocranioidea 716, 721, 723
Eriopinae 729, 747
Erirhininae 682
Erirhinini 682
Eristalinae 820
Ernobiinae 646
Erosus 614
Erotolepsiinae 532
Erotylidae 587, 598–599, 664–665
Erotylinae 664–665
Erotylus histrio 664
Erugissa 389
Erwiinae 509
Erythemis 193, 202, 217, 225
Erythemis peruviana 217
Erythemis vesiculosa 193, 202
Erythrochrus 743
Erythrodiplax 188, 223, 227
Erythrodiplax berenice 188
Erythrothrips loripes 363
Esarcinae 654
Eschatocerini 520
Eschatocerus 520
Esphalmeninae 247
Esphalmenus 247
Estenorrhinus angulicollis 682
Ethelema luctuosa 660
Ethmiinae 737, 739–740
Etiella zincknella 754
Euaesthetinae 617–618, 622–624
Eublaberus 333, 337
Eublemma minima 728
Euborellia 242, 244
Euborellia plebeja 244
Eubrianacinae 634
Eubriinae 634
Eucalymnatus 379
Eucecidoses 732
Euceraia insignis 269
Eucerini 511
Euceroptrinae 520–521
Eucerotinae 95
Eucharitidae 489, 493, 503, 525, 528–529, 531–532
Euchroma giganteum 117, 629–630
Eucinetidae 578, 587, 593, 611–613
Eucinetiformia 629
Eucinetoidea 612
Eucinetus 611, 614
Eucnemidae 583, 587, 595, 635, 639, 642, 644
Eucneminae 640
Eucoilinae 520
Eucraninae 646
Eudaminae 724, 749, 752
Euderiinae 645
Eudermaptera 241, 243
Eudicronychinae 637
Eudircaea 653
Eudromiella 339
Eufallia seminiveus 649
Eugerax poecilium 247
Euglenesidae 650
Euglenidae 650
Euglyphis 744
Euglyphis submarginalis 728
Eugnominae 682
Euhologntha 250–251
Euhybos 800
Eujivarus fusiformis 280
Eukinolabia 62–63, 71–72, 82
Eulaemobothrium 479
Eulasiocolpus 414
Eulepidoptera 721, 723
Eulepidoptinae 746
Eulichadidae 587, 630
Eulimnichus 633
Eulissus 622
Eulophidae 492–493, 503, 526, 528–529, 533
Eulophinae 529
Eumanota 90
Eumastacidae 254, 258, 262, 274, 276, 283
Eumastacinae 274, 276, 283
Eumastacoidea 261–262, 274, 283
Eumastacopini 274, 276, 283
Eumastacops 276, 283
Eumastacops parishi 276
Eumastax 274, 276, 283
Eumenidae 818
Eumeninae 516–517, 531, 572
Eumesembrinella quadrilineata 812
Eumetabola 63, 82
Eumetopia 429
Eumetopia fissipes 429
Eumolpinae 586, 674–676
Eumolpus opacus 676
Eumorpha 734
Eumusonia 323
Eumyrmococcus 383
Eunausibius lophius 670
Eunotinae 532
Eunyctibora 339
Euparagiinae 516
Euparius equestris 679
Eupelmidae 493, 503, 527, 529–530, 532–533
Eupelminae 530
Euperilampus 531–532
Euphaeidae 199
Eupheno 422
Eupheno pallens 420, 422
Euphoria lurida 626
Euphorinae 518
Euphyllodromia 340
Euphyllurinae 381
Euplinthina 638
Euplinthini 638
Euplocania quinquedivisa 458
Eupsilobiidae 587, 647

Eupsilobiinae 649
Eupterotidae 721
Eurata herrickii 728
Eurema 751
Eurhinus splendidus 683
Eurhizococcus 373, 381
Eurhizococcus brasiliensis 373, 381–382, 478
Eurhynchidae 680
Eurhynchinae 680
Eurybrachidae 386, 571
Eurybrachyidae 572
Eurycanthablatta pugionata 340
Eurycotis 338
Eurygastrinae 436
Eurygeniinae 651
Eurynodes 630
Eurynodes gemmatus 630
Euryomma 807–808
Euryophtalminae 439
Eurypinae 654–655
Eurypogonidae 635
Eurypus muelleri 654–655
Eurysternus hamaticolis 627
Eurytoma 530
Eurytoma attiva 530
Eurytoma rosae 530
Eurytomidae 490, 492–493, 503, 529–530
Euscelus (Pheleuscelus) spiniger 680
Euschemon 715
Euschemoninae 749
Euschistus 430, 432, 434–435
Euschistus cornutus 432
Euschistus heros 430, 434
Euschmidtiidae 262
Euscyrtinae 270
Eushelfordia 339
Eushelfordiella 339
Euspilotus azureus 613
Eustheniidae 251
Eusthenioidea 250–251
Eustrotiinae 729, 747
Eutelia abscondens 729, 746
Euteliidae 729, 745–746
Euteliinae 729, 746
Eutemnomastax 283
Eutemnomastax saurus 283
Eutettigidea 286
Euthlastoblatta 340
Euthore 220
Euthyplociidae 178–181, 183–185
Euthyrhynchus 431
Euthyrrhapha 339
Euthyrrhapha pacifica 339
Euthyrrhaphinae 338–339
Eutonella 707
Eutrichophilinae 480
Eutrichophilus 480
Eutrichosomatinae 531–532
Euvelia 407
Euxesta 806
Euxestidae 587, 647
Euryrsphindus 669
Evalljapygidae 164
Evania appendigaster 508
Evaniidae 490, 493, 500, 507–508
Evanioidea 493–494, 496–497, 500, 507
Evenus regalis 752
Evergestinae 754
Evocoidae 786
Evoplitus 102, 432, 434
Evoplitus humeralis 432
Exallonyx 490, 524
Exetasis 796
Exochosembia 298
Exocnophila 305, 308
Exoporia 720–721, 723, 743
Exopterygota 79–80, 397
Extarademus 437
Fannia 804, 807
Fanniidae 786, 791, 804, 807
Farrodes 180
Fauriellidae 354, 357
Fedtschenkiinae 516
Felicola 480
Felicola subrostratus 473, 480
Feltia 747
Fergusoninidae 786
Ferrojapyx vivax 160, 164
Fidicina 390
Fidicinini 390
Fidiobia 521
Fidiobia dominica 521
Figitidae 484, 490–491, 493, 495, 502, 515, 520–521
Figitinae 520
Fillus amazonicus 563
Filolabia 247
Fischerotrephinae 410
Flatidae 386, 388, 391, 393–394, 509, 571–572
Flintiella 707
Foenatopus 506
Foldicoccus monikae 378
Forcepsia 245
Forcepsioneura 206, 213–214
Forcepsioneura sancta 206
Forcepsioneura serrabonita 213
Forcipomyia 788
Forcipomyiinae 802
Forficula 13, 242–243, 245
Forficula auricularia 242–243, 245
Forficulidae 240–241, 243–247
Forficulina 242
Formicidae 34, 109, 242, 484–485, 492–495, 498–499, 501, 512–514, 521, 528, 570, 574, 838
Formicilabia 247
Formicinae 173, 514, 832
Formicoidea 493, 498–499, 501, 508, 510, 513
Fornax 642
Fornax foersteri 642
Fracticipita 777
Francisella tularensis 780
Frankliniella 352, 356–360, 363–364
Frankliniella brunnea 357
Frankliniella fuscicornis 358
Frankliniella gardeniae 360
Frankliniella insularis 363
Frankliniella occidentalis 352, 356, 358
Frankliniella schultzei 352, 356, 358
Franklinothrips 356, 358–359, 363
Franklinothrips vespiformis 358–359
Fredyagrion andromache 189
Friesea jeanneli 144
Fugister 618
Fujientomidae 157
Fulcidax bacca 676
Fulgora 368, 384–385, 394
Fulgora laternaria 368, 385
Fulgoridae 368, 385–386, 388, 392, 394, 572
Fulgoroidea 384, 386, 391–394, 761
Fulgoromorpha 386–387, 389, 392, 761
Fulviini 417
Galacticidae 721
Galacticoidea 721
Galbellinae 630
Galerita carbonaria 606
Galerucella 675
Galerucinae 673–676
Galerucini 675
Galgupha 426, 429
Galiblatta 337
Galinthiadidae 320–321
Galinthiadoidea 320
Galleriinae 754
Gampsocorinae 436–437
Gampsocoris 437
Ganaspis 515
Garrisonia 225
Garsaurinae 428
Gasterophilinae 814–815
Gasterophilus 38
Gasteruptiidae 492–493, 500, 507–508
Gasteruptiinae 508
Gasteruption 507–508
Gauromydas 797, 799, 813
Gauromydas heros 813
Gayellinae 493, 516–517
Gazerini 755
Gehringiinae 607
Gelastocoridae 396, 398–399, 402, 408–410
Gelastocorinae 410
Gelastocoris 409–410
Gelechiidae 721, 724–725, 730, 737, 739–740
Gelechiinae 739
Gelechioidea 721, 732, 737, 739–740
Gengidae 386
Genisphindus 669–670
Geococcus coffeae 383
Geocoridae 399, 427, 433, 436–437
Geocorinae 437
Geocoris 433, 437
Geocoris ventralis 433
Geocorisae 398
Geoheteroptera 399
Geometridae 26, 713, 717, 721, 724–725, 728, 741, 748
Geometrinae 728, 741
Geometroidea 721, 723, 731, 740–741, 748
Georissidae 587, 597, 601, 613, 615–616
Georissinae 619
Georissus 616
Georissus humeralis 613, 616
Geotrupidae 586–587, 591, 619, 624
Geotrupinae 624
Gephyropsylla 780, 782
Gephyropsylla klagesi klagesi 782
Gephyropsylla klagesi samuelis 782
Geraeus danielsi 80
Gerax 247
Germarostes 621
Germarostes macleayi 621
Gerridae 109, 397–399, 402, 404–407
Gerrinae 406
Gerroidea 399
Gerromorpha 397–401, 406–407
Gerstaeckerella 562
Gerstaeckerella gigantea 562
Gerstaeckerella irrorata 562
Gerstaeckerella riedeliana 562
Gibbifer tigrinus 664
Gibocercus 298, 301
Gibocercus podamita 301
Glaphyridae 587, 624
Glaphyriinae 754
Glaresidae 587, 591, 619, 624
Glaresis 619, 625
Glaresis pardoalcaidei 619
Glena bipennaria 728
Glena unipennaria 741
Glenurini 563
Glenurus 563
Glenus 618
Gliricola 479
Gliricola porcelli 475, 479
Globorentonium plaumanni 662–663
Glossata 721–723
Glosselytrodea 82
Glossinidae 111, 785–786, 788
Glossosomatidae 700, 703, 705–707
Glossosomatinae 706
Glossotermes 347–348
Glossotermes oculatus 347–348
Glossotermes sulcatus 348

Glutophrissa drusilla 751
Glycaspis 372, 377, 381
Glycaspis brimblecombei 372, 377
Glyphembia 292, 298
Glyphembia amberica 292
Glyphembia vetehae 292
Glyphepomis 435
Glyphidocera 738
Glyphidocera juniperella 738
Glyphidocerinae 738
Glyphidops 810, 812
Glyphidops filosus 812
Glyphipterigidae 721, 726, 736, 758–759
Glyphipteriginae 759
Glypholomatinae 623
Glyptothripini 362
Gnamptogenys 512
Gobyridae 786
Goeridae 703
Goiasatelura goianella 173
Goiasatelura goianensis 173
Goja 466
Gomphidae 192–196, 199–200, 207–208, 210, 212, 215, 218, 223, 227
Gomphocerinae 260, 263, 275–280
Gomphoidea 195, 199–200
Gomphomastacinae 283
Gonatopodinae 509
Gondwanamyia 89
Goniadera 657
Goniocotes gallinae 480
Goniodes 478, 480
Goniodes dissimilis 480
Goniodes gigas 478, 480
Goniodidae 480
Goniolanguria latipes 664
Gonipterinae 682
Gonolabis electa 242
Gonypetidae 320
Gonypetoidea 320
Gonzaga 560
Gorytini 512
Gracillariidae 528, 711, 721, 724, 729, 742
Gracillariinae 724, 742–743
Gracillarioidea 721, 723, 732, 742
Graea 284
Grallipeza scurra 805
Graminorthezia monticola 382
Grammedessa 433
Granara 373, 378–379, 382, 384
Graphocaecilius 465, 468
Graphocaecilius pictus 465
Grapholita molesta 729–730, 758–759
Graphopsocus 465, 470
Graphopsocus mexicanus 465
Graphosomatini 435
Graptocleptes 424
Grassiella aepsera 173
Grassiella amazonica 173
Grassiella artipoda 173
Grassiella negroensis 173
Grassiella praestans 173
Graziaedessa 433
Greenidea 370, 377
Greenidea ficicola 377
Greenidea psidii 370, 377
Greenideidae 371
Grenideinae 377
Gripopterygidae 249–252
Gripopterygoidea 250–251
Gripopteryx 251–252
Grumicha 699
Grumicha grumicha 708
Grumichella 707
Gryllacrididae 257–258, 262, 265, 268
Gryllidae 115, 258–259, 261–262, 264, 266, 269, 488, 572, 805
Gryllidea 262
Gryllinae 259, 266, 269
Gryllini 259
Grylloblattaria 62–63, 71–72, 82
Grylloblattodea 10, 234
Gryllodes 269
Grylloidea 26, 255, 257–263, 265, 268–272, 516
Gryllotalpidae 255, 257, 259, 261–262, 264–265, 270, 488, 516, 835
Gryllotalpoidea 257, 259, 261–262, 265, 270
Gryllus 45, 259, 262, 269
Guaranyperla 252
Guetaresia 281
Guiglia 95
Gulgastruridae 147
Gumilla 563
Gumilla adspersus 563
Gumillinae 563
Gurneya 337
Guyalna chlorogena 385
Gymnetis holosericea 626
Gymnochthebius 621
Gymnognathus aulicus 679
Gynacantha 197, 222, 227
Gynacantha bifida 227
Gynaikothrips ficorum 352
Gynaikothrips uzeli 352
Gypona masamune 391
Gyretes 609, 611
Gyretes melanarius 609
Gyrinidae 26, 577, 580–581, 587, 591, 607, 609–610
Gyrininae 609, 611
Gyrinini 611
Gyrinus 611
Gyrophaenina 623
Gyropidae 475, 478–479
Gyropsylla 377
Gyropsylla spegazziniana 377, 381
Gyropus 475, 479
Gyropus ovalis 479
Gyropus parasetosus 475
Haaniidae 320
Haanioidea 320
Habrocerinae 623–624
Habrocerus 624
Haematomantispa 562
Haematomyzidae 473, 475, 477, 479
Haematomyzus 479
Haematomyzus elephantis 473, 479
Haematopinidae 471, 473, 475, 477, 479
Haematopinus 471, 473, 479
Haematopinus asini 479
Haematopinus eurysternus 471, 479
Haematopinus quadripertusus 473, 479
Haematopinus suis 471, 479
Haematopinus tuberculatus 479
Haematosiphoninae 414
Haemodipsus 480
Haemodipsus ventricosus 480
Haetera piera 756
Haeteriinae 617
Haeterini 720
Hagenulopsis 174, 180
Hagiomantis 325
Hagloidea 259, 262
Halictinae 511, 574
Halictophagidae 570–572, 574
Halictophagus 570, 572, 574
Halictophagus ararensis 570, 574
Halictophagus besucheti 574
Halictophagus lappidae 574
Halictophagus lopesi 570, 574
Halictophagus naulti 570
Halictophagus urucui 574
Halictoxenos 572, 574
Halictoxenos cupreolae 574
Halictoxenos proditus 574
Halimococcidae 372
Haliplidae 578, 587, 591, 607, 610–611
Haliplus 610, 612
Halmatettix 286
Halobates 397, 405–406
Halobatinae 406
Halobatopsis 406
Haloveliinae 407
Halteria 76
Halticini 396, 417
Hamadryas 719, 752
Hamadryas februa 752
Hamayulus 272
Hammacerinae 419–421, 423
Hammatostylus longirostris 683
Hamophthiriidae 475
Hamotocellus 617–618
Hamotocellus hirsutus 618
Hamotus 617
Hancockiella 286
Hapalothyma 760
Hapithini 266, 271
Haplaxius 392
Haplaxius crudus 392
Hapljapyx 165
Hapljapyx carinii 165
Hapljapyx lopesi 165
Hapljapyx lopesi robustor 165
Hapljapyx meyerii 165
Haplocercata 62, 71, 82
Haploembia 292, 299
Haploembia solieri 299
Haplogleniini 563
Haploglenius 555, 563
Haplophallus 468
Haplopodini 311
Haplopodus westermanni 683
Haplostegus 504
Haplothrips 355, 359, 362
Haplothrips heliotropica 359
Hapsiferinae 758
Hapsodrilina 638
Harmostes 440–441
Harpactorinae 421, 423
Harpactorini 420, 423–424
Harpagobaetis 178
Harpalinae 586, 606–608
Harrisonia 480
Harrisonia uncinata 480
Haustelloidea 75
Hebridae 397–399, 401, 407
Hebrinae 407
Hebroidea 399
Hebrus 407
Hechtiella 780, 782
Hechtiella lakoi 782
Hechtiella lopesi 782
Hechtiella nitidus 782
Hectopsylla 775, 777, 781–782
Hectopsylla psittaci 782
Hectopsylla pulex 775, 781–782
Hectopsyllinae 780–782
Hedylidae 710, 713, 715, 721, 723–724, 748, 752
Heilipus discoidalis 684
Heimbrinae 530
Helaeomyia petrolei 785, 807
Helcomyzidae 786
Helconinae 518
Heleomyzidae 786, 793, 807–808
Helgaia 340
Helicoidea 95
Heliconiinae 720, 725, 748, 750–752, 762
Heliconius 762
Heliconius erato 752
Helicopacrina 285
Helicophidae 703
Helicopsyche 706
Helicopsychidae 703, 705–706
Helicoverpa armigera 747
Helicoverpa zea 728, 730, 747
Heligmini 638
Heliocharis 216
Heliocharis amazona 209, 216
Heliocharitidae 216
Heliodines 758
Heliodinidae 721, 726, 758–760

Helionothrips errans 356–357
Heliothinae 730, 747
Heliothrips haemorrhoidalis 356, 359
Heliotropium amplexicaule 360
Heliozelidae 721, 724, 732
Hellica 426, 428
Hellica johnpolhemi 428
Hellica nitida 426, 428
Helmidae 632
Helminthidae 632
Helodidae 614
Helolampis 281
Helophoridae 587, 615
Heloridae 493, 497, 522, 524
Helorimorpha 51
Helorus 522, 524
Helorus brethesi 522
Helosciomyzidae 786, 793, 808
Helotidae 587, 664
Helotrephidae 399–400, 402, 404, 408, 410
Helotrephinae 410
Hematelura convivens 173
Hemerobiidae 552, 554–558, 561
Hemerobiiformia 556
Hemerobiinae 561
Hemerobioidea 556–557
Hemerobius 557
Hemerodromiinae 807
Hemiargus hanno 752
Hemiberlesia 380
Hemiblabera 337
Hemiceras meona 752
Hemiceratinae 748, 752
Hemicrepidiina 638
Hemidictya 390
Hemileucinae 727, 730, 733–734
Hemilophini 672
Hemimeridae 242–243
Hemimerina 242
Heminyctibora 339
Hemiopinae 637
Hemipeplidae 654
Hemipeplinae 654
Hemipeplus 654
Hemiphlebiidae 199
Hemipsocidae 461, 464, 466, 469
Hemipsocus 467, 469
Hemipsocus pallidus 467
Hemipsocus pretiosus 469
Hemiptera 3, 10, 12, 16, 20, 26, 29–30, 33, 36, 38, 43, 49, 63–64, 70, 72, 81–82, 99, 109–111, 130–131, 137–140, 286, 319, 356, 368–456, 506, 518, 521–523, 526–528, 530–533, 560, 564, 568, 570–572, 574, 586, 588, 648, 679, 761, 820, 832–835, 837–844, 846
Hemipteroidea 78
Hemirhipidiinae 655–656
Hemirhipina 638
Hemirhipini 638–639
Hemistephanus 506–507
Henicocoridae 399
Hepatozoon erhardovae 778
Hepialidae 712–713, 715–716, 721, 728, 743
Hepialoidea 714, 716, 721, 730, 743
Heptageniidae 179–180
Heptamelidae 493, 504
Heptapsogasteridae 480
Heraclides 751, 756
Heraclides anchisiades 751, 756
Heraclides thoas brasiliensis 751
Herbertiinae 532
Hercinothrips femoralis 363
Herdoniini 417
Hermanella 179
Hermatobatidae 399
Hermetia 810, 819
Hermetia currani 810
Hermetia illucens 819
Herminiinae 719, 728, 745–746
Hershkovitzia 814
Hesperentomidae 157
Hesperiidae 711, 713, 715, 721, 723–724, 728, 748–749, 752
Hesperiinae 724, 749, 752
Hesperobaenus 667
Hesperoctenidae 419
Hesperoctenis 419
Hesperoctenis cartus 419
Hesperoctenis eumops 419
Hesperoctenis fumarius 419
Hesperoctenis impressus 419
Hesperoctenis limai 419
Hesperoctenis longiceps 419
Hesticus 393–394
Hetaeriinae 613
Hetaerina 205, 212, 226
Hetaerina longipes 226
Hetaerina medinai 212
Hetaerina moribunda 212
Hetaerina westfalli 212
Hetaerininae 211
Heteragrion 209, 216–218, 226
Heteragrion aurantiacum 209
Heteragrion rogertaylori 226
Heteragrionidae 199, 208–209, 216, 220, 226
Heteragrionini 216
Heterarthrinae 504
Heterobathmiidae 712–713, 721
Heterobathmiina 721
Heterobathmioidea 721–722
Heteroblissus 437
Heterocampinae 748, 752
Heteroceridae 587, 600, 630, 632–634
Heterocerinae 633–634
Heterocerus 633
Heterochroma hadenoides 729
Heterocleptinae 407
Heterocorixa 408, 410
Heterocorixinae 410
Heterodactyla 786
Heteroderes 639
Heterodoxus 472–473, 475–476, 478
Heterodoxus spiniger 472, 476, 478
Heterogamisca chopardi 333
Heterogastridae 399
Heterogynaidae 493, 510
Heterogynidae 721
Heterojapygidae 164
Heterojapyx 163–164
Heterolepidella synoeketa 173
Heterolepidella termitobia 173
Heterolepisma serranoi 173
Heterolepisma trisetosum 173
Heterolepismatinae 173
Heteromera 650
Heteromurinae 152
Heteromyzidae 786
Heteronemiidae 302–303, 305–307, 309
Heteronemiinae 307
Heteroneura 713, 715, 720–721, 723
Heteropalpini 675
Heteroplea 412
Heteropodagrion 216
Heteroponerinae 514
Heteropsylla cubana 381, 383
Heteroptera 20, 26, 32, 36, 41, 44–45, 49, 99, 102, 139, 369, 375, 386, 395–442, 522, 532, 571, 739, 834–835, 837–838, 842
Heteropterinae 749, 752
Heteropterygidae 305
Heteroscelis 431
Heterotermes 348
Heterotermes longiceps 346
Heterotermes tenuis 346–347, 428
Heterothripidae 354–358, 360, 362–363
Heterothrips 356, 363
Heterotrichinae 817
Hexagenia 179–182, 184–185
Hexagenia albivitta 179–181, 184–185
Hicetia 316–317
Hiereoblatta 337
Hieroxestinae 758
Hilara 33
Hilarimorphidae 786
Hiletinae 607–608
Himantopteridae 721
Hintonelmis opis 633
Hintonia 606
Hippacris immaculata 280
Hippoboscidae 419, 474, 784–786, 791, 794, 808, 814
Hippoboscoidea 786–787
Hippodamia 51
Hiranetis 424
Hispinae 586, 674
Histeridae 579–580, 585, 587, 596–597, 613, 615, 616
Histerinae 613, 618
Histeroidea 615
Hobartiidae 587, 664
Hodotermitidae 345–346
Hodotermopsidae 345
Hodotermopsis 346
Hofmannophila pseudospretella 730
Holcocera 738
Holocompsa 339
Holocompsinae 330, 338–339
Hololepta 613
Hololepta quadridentatum 613
Hololepta reichei 613
Holometabola 64, 70, 72–73, 75–76, 79, 82, 485, 564, 576, 585, 769
Holoparamecinae 649
Holopothrips 355, 357–358, 360, 362
Holopothrips ananasi 360
Holopothrips conducans 360
Holopothrips molzi 358
Holopothrips singularis 360
Holothrips 364
Homalinotus hystrix 684
Homalocerus lyciformis 681
Homalocnemidae 786
Homalocoris 423
Homalopterus tristis 678
Homeoura 214
Homidiana 741
Homilopsocidea 461, 463
Homoeogamia 339
Homoptera 369, 399, 841
Homopterus 607
Hoplicnema 649
Hoplinus 437
Hoplistoscelis 418
Hoplocoryphidae 320
Hoplocoryphoidea 320
Hoplophractis 755
Hoplopleura 474–475, 477–479
Hoplopleura imparata 474, 478
Hoplopleuridae 471–472, 475, 478–479
Hoplopyga brasiliensis 626
Horaiellinae 816
Horistonotus 639
Hormaphididae 371
Hormaphidinae 377
Hormetica 331, 336–337
Hormetica laevigata 331
Hormiinae 518
Hormopsylla fosteri 778, 781
Horvathinia 406, 408
Hoteinae 436
Howardia biclavis 380
Husseyella 407
Hyaliodini 417
Hyalophora 32
Hyalopteryx rufipennis 260

Hyalymenus 439–440
Hyblaea 743
Hyblaea puera 728, 743
Hyblaeidae 721, 728, 743, 754
Hyblaeoidea 721, 723, 731, 743
Hybolabus 679–680
Hybolabus amazonicus 679
Hybolabus ater 680
Hybolabus columbinus 679
Hybophthiridae 475
Hybosoridae 587, 591, 621, 624–625
Hybosorinae 621, 625
Hybotidae 786, 791, 800, 808
Hybrizontinae 517
Hybusinae 284
Hydarinae 441
Hydatothrips sternalis 363
Hydnocerinae 662
Hydraena 615, 621
Hydraena scintillutea 615
Hydraenidae 577, 583, 585, 587, 594, 615, 620
Hydraeninae 615, 621
Hydrinae 441
Hydrobiosidae 95, 703, 705–707
Hydrobiusini 619
Hydrocanthus debilis 610
Hydrochidae 587, 598, 614, 615, 618
Hydrochinae 619
Hydrochus 614, 618
Hydrodytinae 610
Hydrometra 407
Hydrometridae 398–399, 401, 407
Hydrometrinae 407
Hydrometroidea 399
Hydrophilidae 577, 583, 585–587, 594, 597, 609, 614–616, 618
Hydrophilinae 614, 619
Hydrophilini 619
Hydrophilita 533
Hydrophiloidea 587, 615
Hydrophilus 614
Hydrophylinae 619
Hydrophylini 619
Hydroporinae 608, 610
Hydropsychidae 699–701, 703, 705–707
Hydropsychinae 706
Hydropsychoidea 703
Hydroptila 707
Hydroptilidae 549, 699–701, 703–704, 706–707
Hydroptilinae 707
Hydroptilini 707
Hydrosalpingidae 703
Hydroscaphidae 587, 590, 605, 634
Hygrobiidae 587, 607
Hygronemobius 260
Hylaeus 508
Hylecoetinae 652
Hyles 734
Hylesia 726, 730, 734
Hylesia vindex 726
Hymenolepis diminuta 780
Hymenomima amberia 741
Hymenopodidae 320–321, 572, 574
Hymenopoidea 320
Hymenoptera 8, 10, 15, 20, 27, 29–33, 36, 38, 40–41, 43, 46–53, 55, 64, 73–74, 76, 81–82, 95, 99, 110, 112, 115, 130–131, 138–140, 172, 306, 333, 342, 419, 424, 484–545, 554, 564, 568, 570, 572, 574, 588, 656, 661, 667, 726, 761, 778, 785, 805, 813, 818, 820, 833–842, 844–845
Hyocephalidae 399, 440
Hypena castricalis 728
Hypeninae 728, 746
Hyperantha 630
Hypercompsa 330, 339
Hypercompsa fieberi 330
Hyperinae 682
Hypertrophinae 739
Hyphalinae 633
Hyphantus titan 683
Hypnoidini 638
Hypnorna 339
Hypnornoides 339
Hypocala andremona 728
Hypocalinae 728, 746
Hypocephalus 677
Hypocephalus armatus 677–678
Hypochaetes 639
Hypochrysa 559
Hypochthonellidae 386
Hypocyphtini 623
Hypodermatinae 814
Hypogastruridae 141, 146–148, 150
Hypogastruroidea 147
Hypolestidae 199
Hypomachiloides 167
Hypoptinae 736
Hyporhagus 660, 667
Hyporhagus rufocinctus 660
Hypothenemus hampei 529
Hypoxys 430, 433
Hypselosomatinae 405–406
Hypselotropis vittata 679
Hypsipterygidae 399, 404
Hypsipyla grandella 756
Hyptiogastrinae 508
Hyracoidea 472
Hyrcaninae 407
Hystrichopsyllidae 777
Hystrichopsylloidea 777
Iapir 606
Iapir britskii 606
Iatrophobia brasiliensis 802
Ibalia 515, 520–521
Ibalia leucospoides 521
Ibaliidae 485, 493, 502, 515, 520–521
Iberobaenidae 587
Icerya 110, 382
Icerya purchasi 110
Ichneumonidae 95, 485, 487–495, 500, 506, 515, 517–519, 531, 588, 761, 845
Ichneumoninae 519
Ichneumonoidea 424, 484, 487, 489, 493–500, 517–518, 531
Ichthybotidae 180
Idarnes 526
Idiocorinae 410
Idioporus 532
Idiopyrgota setiventris 805
Idiostolidae 399
Idiostoloidea 399, 427
Idolopsalis 244
Idolothripinae 356–357, 362–364
Ifeda perobtusa 738
Illapelinae 284
Ilyobius 546–551
Ilyobius flammatus 547–548, 551
Ilyobius hauseri 551
Ilyocorinae 410–411
Imblattella 340
Imma 743
Immidae 721, 728, 743
Immoidea 721, 723, 732, 743
Inbiomyia 808–810
Inbiomyia azevedoi 809–810
Inbiomyidae 810
Inbiomyiidae 786, 792, 808–809
Inca clathratus 626
Incasemidalis 561
Incurvariidae 721, 729, 732–733
Incurvarioidea 713, 716
Inopeplidae 656
Inopeplinae 656
Inopeplus 656
Inoplepinae 656
Inostemma 521
Inostemmatinae 521
Inquilinitermes 344
Insarini 267
Insignorthezia 382
Insignorthezia insignis 382
Insignorthezia smythi 382
Integricipita 777
Integripalpia 703
Ironomyiidae 786
Isagoras 305, 312–313
Isagoras melzeri 305, 312
Isagoras paxillus 313
Isagoras sobrali 313
Iscadia dukinfieldia 729, 748
Ischnaspis longirostris 380
Ischnocera 471–475, 478, 480
Ischnodemus 437
Ischnopsyllidae 777–781
Ischnoptera 339
Ischnorhininae 389
Ischnorhynchinae 438
Ischnosembia 298
Ischnura 190, 197, 207, 212
Ischnura capreolus 212
Ischnurinae 190, 206
Ischyropalpus goyasensis 651
Ismarinae 523
Ismarus 523
Isoclerus 662–663
Isoclerus tantillus 662
Isoclerus triimpressus 662
Isodontia costipennis 574
Isoentomon 158
Isoentomon atlanticum 158
Isoentomon hauseri 158
Isoentomon myrmecobium 158
Isoentomon pluviale 158
Isoentomon sylvicola 158
Isogona natatrix 728
Isoldaia 340
Isometopinae 414, 416–417
Isonychiidae 180
Isonychus 626
Isoptera 32, 35–36, 46, 49, 62–63, 71–72, 82, 90, 95, 140, 329, 331, 341, 345–346, 837, 839, 844
Isosembia 295, 298, 301
Isosembia aequalis 295, 301
Isostenosmylus 559, 563
Isostenosmylus barbatus 563
Isostenosmylus pulverulentus 559, 563
Isostictidae 199
Isotogastrura 144, 146, 151
Isotogastrura mucrospatulata 144, 146, 151
Isotogastrura praiana 151
Isotogastruridae 147–148, 150–151
Isotomidae 142, 147–148, 151–152
Isotominae 151
Isotomoidea 147
Issidae 386, 388, 391–394
Issidomiminae 405
Issikiella 770–772
Issikiella araguaienis 772
Issikiella byersi 772
Issikiella pulchra 772
Isthmopsocus 466
Italochrysa 560
Itarissa 267, 272
Itauara 706
Ithomiinae 750
Ithomiini 720
Ithonidae 554–556
Ithyceridae 680
Ithycerinae 680
Ixodidae 527
Jacobsoniidae 587, 614
Jalysus 433, 437
Janbechynea 677–678
Janbechynea paradoxa 678

Japygidae 32, 160–165, 239
Japygoidea 67, 160, 164
Jentozkus 614
Jentozkus plaumanni 614
Joppeicidae 399
Julodinae 630
Jurasai 640, 642
Jurasai digitusdei 642
Jurasaidae 587, 594, 603, 635, 640, 642
Jurodidae 577, 587, 603
Kalotermitidae 342–343, 345, 347
Kambaitipsychinae 708
Kanaima fluvialis 389
Kapala 525, 529
Karnyothrips 356–357
Karnyothrips flavipes 357
Karschielidae 241
Karschiellidae 239, 242–243
Katacephalinae 383
Kateretidae 587, 664–666
Kathroperlidae 251
Katiannidae 147, 149, 151
Katreinae 749
Kelloggina 800
Kempnyia 252
Kempyninae 555
Kempynus 563
Kenyentulus 158
Kenyentulus kenyanus 158
Kenyentulus neotropicus 158
Kermes vermilio 33
Kermesidae 372
Keroplatidae 786, 789, 795, 808
Keroplatus 809
Kerria 33, 111
Kerria lacca 33
Kerridae 111
Kerriidae 372, 374, 376, 381
Kinnaridae 386, 388, 392, 394
Kladothrips 357
Kleter 245
Kokiriidae 703
Korinninae 311
Korynetidae 661
Korynetinae 661–662
Kradibiinae 526
Kroeberia 817
Kronides 391
Kumarembia 298
Kuschelochilis 168
Kuwaniidae 372
Labia 242, 247
Labia minor 242
Labidura 4, 241–243, 245, 247
Labidura herculeana 245
Labidura riparia 241–243, 245, 247
Labidura xanthopus 4, 245
Labiduridae 4, 241, 243–245
Labiidae 247
Labiotermes 348
Laccobiini 619
Laccocorinae 410–411
Laccophilinae 610
Laccophilus tarsalis 610
Laccophorellini 428
Lachesilla 467–468
Lachesilla pedicularia 468
Lachesillidae 460–461, 464–465, 467–468
Lachlania 179
Lachnidae 371
Lachninae 377
Lactura quadrifrenis 761
Lacturidae 721, 760–761
Laemobothriidae 475–476, 478–479
Laemobothrium 479
Laemobothrium glutinans 479
Laemophloeidae 577, 587, 596–597, 664, 666
Laemophloeus 666
Laemophloeus mathani 666
Laemosaccus canaliculatus 684
Lagarolampinae 285
Lagriidae 656
Lagriinae 580, 656–659
Lagriini 658
Lagrioida nortoni 651
Lagrioidinae 651
Lamellicornia 624
Lamiinae 669–672
Lamingtoniidae 587, 664
Lampriminae 625
Lamproblatta 332, 340
Lamproblattidae 333, 336, 340
Lamproblattinae 338, 340
Lamproglandifera 340
Lamprohizinae 641
Lamprosoma 675–676
Lamprosoma azureum 675
Lamprosoma chamaelon 676
Lamprosomatinae 674–676
Lamprozela 732
Lampyridae 575, 577, 586–587, 592, 594, 603, 631, 635, 640, 642
Lampyrinae 641–642
Lancetinae 610
Landrevinae 259, 266, 269
Languriidae 665
Languriinae 664–665
Lanopini 428
Lanta 339
Lanxoblatta 333, 338
Lappida armata 574
Larainae 632–633
Laranda 271
Larentiinae 741
Largidae 399, 403, 438–439
Larginae 440
Largini 440
Largus cinctiventris 438
Larinotinae 664
Larra 511
Lasiocampidae 721, 724, 728, 733, 744
Lasiocampinae 724, 728, 744
Lasiocampoidea 715, 721, 723, 731, 744
Lasiochalcidia igiliensis 527
Lasiochilidae 399, 403
Lasiochilinae 413
Lasiodera rufipes 661
Lasioderma serricorne 646
Lasiomerus 418
Lasiotheus 173
Lathacris 283
Lathacris rubriventris 283
Latheticomyia 812, 816
Lathiceridae 262
Lathriobatoides 406
Latindia 330, 333, 339
Latindia dohrniana 330, 333
Latindiinae 330, 333, 338–340
Latineosus 185
Latinozorinae 236
Latinozoros 235–236
Latinozoros barberi 235
Latridiidae 584, 587, 603, 647, 649–650
Latridiinae 650
Latrocimex 414
Latrocimicinae 414
Laurencella taunayi 382
Lauromacromia 199, 211, 216, 222–223
Lauxaniidae 786, 792–793, 806, 809
Lauxanioidea 786–787
Lebia nigropicta 607
Lebiinae 586
Lecaniobius utilis 530
Lecaniodiaspis 381
Lecanodiaspididae 372, 374, 376, 381
Lecanodiaspis dendrobii 381
Lecithoceridae 721
Leiestinae 649
Leiodidae 578, 587, 594–595, 600, 602, 615, 620–621
Leiodinae 615, 621
Lema (Neolema) fasciata 676
Lema (Quasilema) reticulosa 676
Lema 676
Lemodinae 651
Lemphus 661
Lenkothrips 356, 360, 363
Lenkothrips kaminskii 360, 363
Lenkothrips mollinediae 356
Lenthulidae 262
Lentia 422
Lentia corcovadensis 422
Lepiceridae 587, 605
Lepidocampa juradii 164–165
Lepidocyrtinae 151
Lepidocyrtus 146
Lepidodes 747
Lepidodexia sarcophagina 804
Lepidonella zeppelinii 142
Lepidopsocidae 458–462, 467
Lepidoptera 8, 20, 26–38, 40–41, 43–46, 48–53, 55, 65, 73, 75–76, 79–82, 99, 103, 110–112, 130–131, 135, 138, 140, 242–243, 484, 489, 504, 506, 508, 512, 517–519, 522, 527–531, 533, 564, 703, 710–766, 768, 820, 832–837, 839, 841–846
Lepidosaphes beckii 380
Lepidostoma 707
Lepidostomatidae 703, 705–707
Lepidostomatinae 707
Lepidothrichidae 67, 171
Lepisma 67, 170, 172–173
Lepisma saccharina 172
Lepisma saccharinum 170, 172–173
Lepismatidae 9, 67, 170–173
Lepismatinae 173
Lepismatoidea 170
Leptagrion 212, 214–216
Leptinopterus tibialis 622
Leptocera 810
Leptoceridae 699, 701, 703, 705–707
Leptocerinae 707
Leptoceroidea 703
Leptochirus scoriaceus 618
Leptoconopinae 802
Leptofoeninae 530, 532
Leptogenys 242
Leptohyphes 178, 181
Leptohyphes cornutus 178
Leptohyphidae 178, 180–181, 183–185
Leptohyphodes inanis 178
Leptomantellidae 320
Leptomantispa 562
Leptomiopteryx 320, 323
Leptonema 706
Leptonyxa 661–662
Leptophebiidae 180
Leptophlebiidae 174–177, 179–180, 183–185
Leptophlebioidea 179
Leptopodidae 399
Leptopodoidea 397, 399
Leptopodomorpha 398–401, 412
Leptopsylla segnis 775, 780–781
Leptopsyllidae 777, 779–781
Leptopyrgota 783, 814
Leptothrips 356
Leptotyphlinae 623
Lepturinae 670–672
Leptysminae 254, 257–258, 260, 263, 275–278, 280–282
Leptysmini 281
Lerneca 266, 271
Lesneiidae 461
Lestes 205, 219, 226
Lestes auritus 226
Lestes demarcoi 219
Lestes fernandoi 219
Lestes pictus 205
Lestes quadristriatus 219

Lestidae 191, 193, 195, 199, 205, 208, 213, 215, 219–220, 226
Lestoidea 199–200, 219
Lestoideidae 199
Lestoniidae 399
Lethaeini 439
Lethata 727
Lethocerinae 408
Lethocerus 406, 408
Leucania 747
Leucochrysa 559–560
Leucochrysini 560
Leucophaea maderae 337
Leucoptera coffeella 529
Leucospidae 493, 502, 524, 530
Leucospis 524, 531
Leucothrips nigripennis 364
Leucothyreus 627
Leucotrichia 707
Leucotrichiinae 707
Leucotrichiini 707
Leuctridae 251
Leurolestes 337
Leurolophus 377
Leuronota fuscata 383
Leuronota solani 383
Liadopsyllidae 370
Libellula 204, 207, 225
Libellulidae 187–196, 199–204, 207, 209, 211–213, 217, 222–223, 225–227
Libellulinae 226
Libelluloidea 195, 199–200, 208, 223
Libnetinae 642
Liburnia 571, 574
Libytheana carinenta 752
Libytheinae 748, 750, 752
Lichenomima 468
Lichenomorphus 269
Lichenophanes plicatus 644
Ligypterus 261, 266, 269
Ligyra 813
Ligyra proserpina 813
Lilliputocorini 439
Limacoccus 368, 378
Limacoccus brasiliensis 368, 378
Limacoccus serratus 378
Limacodidae 721, 758, 760–761
Limacodinae 761
Limataphalara 377
Limenitidinae 725, 750, 756
Limnebiidae 620
Limnephilidae 703, 705, 707–708
Limnephiloidea 703
Limnetron 218, 222
Limnichidae 587, 593–594, 601, 630, 633–634
Limnichinae 633
Limnichoderus 633
Limniidae 632
Limnobatodes 407
Limnobatodes paradoxus 407
Limnobatodinae 407
Limnocentropodidae 703
Limnocorinae 410–411
Limnocoris 409–410
Limnogonus 406
Limnophora 804
Limoniidae 785–786, 788, 796, 809
Limulodidae 621
Lincus 430, 432
Lincus lobuliger 430
Lindneria 812
Linognathidae 475, 477, 479
Linognathus 475, 479
Linognathus africanus 475, 479
Linognathus ovillus 479
Linognathus pedalis 479
Linognathus setosus 479
Linognathus taeniotrichus 479
Linognathus vituli 479
Linomadarus 683
Linostinae 754
Liohippelates 803, 810
Liopteridae 493, 502, 507, 515, 520–521
Liopterinae 521
Liorhyssus 441
Liosilpha 339
Liosphex 512
Liotettix 287
Liothrips 357, 362
Liparochrinae 625
Lipeurus 478, 480
Lipeurus caponis 478, 480
Lipeurus gallipavonis 480
Liphyrinae 749
Lipogomphus 407
Lipokophila 418
Lipokophila chinai 418
Lipokophila stysi 418
Liposcelidae 73
Liposcelididae 457–461, 463, 467
Liposcelis 458–459, 461, 467
Liposcelis bostrychophila 461
Lipteninae 749
Liriomyza 796, 807
Liriomyza sativae 807
Liris 492
Lissomidae 637
Lissominae 637–641
Lissomus 639–641
Lissorhoptrus oryzophylus 682
Lissoscarta 394
Listroderinae 682
Listroderini 682
Listroscelidinae 255, 257, 260, 266, 268, 271–272
Lithacodia mella 729
Lithembia 292, 298
Lithembia florissantensis 292
Lithidiidae 262
Lithocolletinae 742–743
Lithocorydalus fuscata 546
Lithophorus 648
Lithoseopsis 460, 464
Lithoseopsis hystrix 460
Litocosmia 245
Litopeltis 337
Litoprosopus futilis 729
Litosembia 298, 301
Litosembia oligembiodes 301
Litosomina 682
Liturgusa 324–325
Liturgusidae 319–322, 324–325
Liviidae 372, 375, 381
Liviinae 381
Lixinae 682–684
Lixus 684
Lizeriinae 377–378
Lizerius 370, 378
Loberinae 665
Lobetus lemoulti 638
Lobiopa insularis 668
Lobopoda 657
Lobopoda velutina 657
Loboscelidinae 508
Lochmostyliinae 805
Loebliorylinae 648
Loebliorylloninae 648
Lomamyia 558–559
Lomamyia trombetensis 558
Lonchaeidae 786, 793–794, 805, 809, 811
Lonchodidae 305, 311
Lonchoptera 800, 811
Lonchoptera bifurcata 811
Lonchopteridae 786, 791, 800, 811
Lonchopterites 96
Lonchotura 741
Loneura lienhardi 462
Lonomia 716, 727, 730, 734
Lonomia obliqua 716, 727, 730, 734
Lophioneuridae 458
Lophoblatta 340
Lophocateridae 587, 660–662, 664
Lophocoronidae 713, 721
Lophocoronoidea 721, 723
Lophoidae 572
Lophometopum 339
Lophopidae 386, 388, 392–394
Lophoscirtus 286
Lophoscutus 424
Lophotettiginae 286
Lophotettix 286
Lophotettix alticristatus 286
Lophotettix brevicristatus 286
Lophotettix hancocki 286
Loricerinae 607
Loxa 432, 435
Loxolomia serpentina 727, 734
Loxotrochis 743
Lucanidae 578, 580, 587, 591, 622, 624–625
Lucaninae 622, 625
Lucanus 625
Lucanus cervus 625
Lucihormetica 337
Lucilia 26, 112, 788, 804
Lucilia eximia 788, 804
Lucilia sericata 112
Lucio 642
Lucio castelnaui 642
Luciolinae 641
Ludiinae 733
Lutosa 258, 265, 268
Lutosinae 265, 268
Lutridia 480
Lutridia lutra 480
Lutrochidae 587, 593, 630, 633, 635
Lutrochus 634–635
Lutrochus germairi 635
Lutrochus germari 634
Lutzomyia 796
Luzarinae 260–261, 266, 271
Lycaenidae 711, 713, 719, 721, 724, 748–749, 752
Lycaeninae 749
Lychnocolacidae 570
Lycidae 581, 583, 587, 592, 594, 635, 641, 643, 672
Lycinae 642–643
Lycoperdininae 649
Lycoperninae 649
Lycorea halia 752
Lyctidae 644
Lyctinae 644–645
Lyctocoridae 399, 413
Lyctus brunneus 644
Lygaeidae 397, 399, 403, 427, 436–438, 571
Lygaeinae 438, 440
Lygaeoidea 399, 403, 427, 436
Lygistorrhina 811, 814
Lygistorrhinidae 786, 789, 811, 814
Lymantria dispar 111
Lymantriinae 728, 746
Lymexylidae 578, 582, 586–587, 592–593, 650, 652
Lymexylinae 652
Lyonetiidae 721, 726, 729, 758–760
Lyonetiinae 760
Lypusidae 721
Lyrnessus 440
Lyropaeinae 642
Lystronichus coeruleus 659
Maamingidae 493, 523
Macaria 741
Macaria regulata 741
Machadoembia 296
Machadorythidae 180
Machaerotidae 386
Machairocentron 708
Machilidae 9, 166–168
Machilinae 167
Machilinus 167–168
Machilis 9–10, 23
Machilis variabilis 10
Machiloidea 167–168, 170
Machiloides 167–168
Machilontus 167
Mackenziellidae 147
Macraspis cincta 626

Macratriinae 651
Macraulacinae 640, 642
Macroastylus 661
Macrocephalini 424
Macrocorinae 410
Macrocorsinae 383
Macrodontia cervicornis 669, 671
Macroglossinae 727, 734–735
Macroglossini 734
Macrogynoplax 249–250, 252
Macrogyropus 479
Macrohaltica 675
Macrolampis omissa 642
Macrolygistopterus 643
Macromantis 316, 325
Macromantis hyalina 316
Macromiidae 199, 222
Macromphalinae 724, 728, 744
Macromusonia 326
Macronema 699–700, 707
Macronema lineatum 700
Macronematinae 705–707
Macrophyllodromia 339
Macropiratinae 753
Macropygium 430, 432–433
Macropygium reticulare 430
Macrosiagon octomaculata 656
Macrosoma 749
Macrosoma bahiata 710
Macrosoma napiaria 749
Macrosoma tipulata 749, 752
Macrostemum 700, 702, 707
Macrostemum brasiliense 700
Macrotermitinae 344
Macrothemis 225, 227
Macrotracheliella 413
Macrovatellus ventralis 610
Macroveliidae 399
Macugonalia leucomelas 368
Maculambrysus 410
Maculiparia 275
Madeoveliinae 407
Mahanarva 389
Mahanarva fimbriolata 389
Mahanarva posticata 389
Maindroniidae 171
Majangidae 320
Malachidae 662
Malachiinae 662
Malachinae 661–662
Malacopsylla 780
Malacopsyllidae 777, 779–780
Malacopsylloidea 777
Malacosembia 298
Malacosoma 744
Malazinae 749
Malcidae 399
Mallodon spinibarbis 671
Mallophaga 471
Malthininae 636
Manataria hercyna 748
Mandibulata 5, 147
Manduca 735
Mantidae 320–322, 324–325, 572, 574
Mantillica 326
Mantispa 562, 564
Mantispidae 552–558, 561–564
Mantispinae 562
Mantispoidea 554–557, 563–564
Mantodea 63, 71–72, 82, 95, 139–140, 315–328, 331, 512, 530, 533, 558, 568, 572, 574, 820, 837, 840–841, 843
Mantoida 316–318, 323, 325
Mantoida luteola 316–318, 325
Mantoidea 320–321
Mantoididae 319–326
Mantoidoidea 320
Mantophasmatodea 62–63, 71–72, 82, 234
Maraca 339
Marava 242, 247
Marava arachidis 242
Marava neli 242
Marchalinidae 372, 381
Mareliinae 277
Marellia 281
Marellia remipes 281
Marelliinae 257–258, 275, 277, 281
Marellinae 276, 278
Margarodes 381
Margarodes carvalhoi 381–382
Margarodes paulistus 382
Margarodes vitis 382
Margarodidae 372–374, 378, 381–383
Marilia 699, 702, 705, 707–708
Maripa 283
Marmessulus 431
Marpesia orsilochus 752
Martarega 411
Martialinae 514
Martynopsocidae 458
Masarinae 493, 516–517
Masoninae 518
Massartella brieni 175, 177, 179
Mastacideidae 262
Mastigimas 382
Mastigimas anjosi 380–382
Mastigimatidae 372, 375, 382
Mastinocerinae 643
Mastosthethus 678
Mastosthethus frontalis 678
Mastosthethus variegatus 678
Mastotermes 63, 72, 341, 345
Mastotermes darwiniensis 341
Mastotermitidae 342, 345
Matinae 610
Matsucoccidae 372
Mauroniscidae 587, 660
Maynipeplinae 667
Mayrellinae 521
Mecidea minor 430
Mecideini 430, 434
Mecistogaster 196, 203, 212, 215–216, 226
Mecistogaster mielkei 212
Mecomera 240, 242, 247
Mecomera brunnea 240
Meconematinae 257, 260, 266–268, 272
Mecoptera 8, 30, 41, 50, 53, 65, 73, 75–76, 82, 139–140, 506, 767–772, 777
Mecopterida 64–65, 73–76, 82, 845
Medocostidae 399
Meenoplidae 386
Meesiidae 758
Meessiidae 721
Megacephala brasiliensis 606
Megacephalacris 285
Megacephalini 608
Megacerus 674
Megacheilacris 285
Megachilidae 391
Megachilinae 511
Megaloblatta 339
Megalodacne 664
Megalodontesidae 493
Megalominae 561
Megalomus 557
Megalopodidae 575, 587, 599, 669, 675, 678
Megalopodinae 676–677
Megalopsidiinae 623
Megaloptera 29, 53, 64, 73–75, 82, 139–140, 188, 546–551, 556, 703
Megalopyge lanata 758, 762
Megalopygidae 721, 726, 758, 760–762
Megalopyginae 758, 762
Megalostomis obesa 676
Megalothorax minimus 142
Megalyridae 493, 496, 506–507
Megalyroidea 493–494, 496, 506
Megamenopogon rasnitsyni 472
Megamerinidae 786
Megamerus alvarengai 676
Meganeura monyi 81
Meganeuridae 188
Meganeuropsis permiana 188
Meganola bifiliferata 748
Megapenthini 638
Megaplatypus subsulcatus 684
Megapodagrion 219
Megapodagrion megalopus 219
Megapodagrionidae 199, 208–209, 216, 218–220
Megarhyssa 485
Megarhyssa atrata 519
Megarididae 399, 403, 426, 429
Megaris 426, 429
Megaris hemisphaerica 429
Megaris laevicollis 429
Megaris longula 429
Megaris nigritula 429
Megaris rotunda 429
Megaris stalii 429
Megasecoptera 69, 81–82
Megaselia 815
Megasoma elephas 627
Megaspilidae 491, 493, 500, 506–507
Megasternini 619
Megastigminae 533
Megastigmus transvaalensis 533
Megatominae 645–646
Megistopoda aranea 819
Megymeninae 429
Megymenini 429
Meinertellidae 9, 166–169
Meinertellus 166–169
Meinertellus adisi 166, 168–169
Melalgus gracilipes 644
Melandryidae 587, 596, 650, 652–653
Melandryinae 653
Melanemerella brasiliana 178, 180, 182, 185
Melanemerellidae 178, 180, 182–185
Melanoloma viatrix 817
Melanophora roralis 804, 817
Melanoplinae 260, 263, 275–276, 279–280, 282
Melanthripidae 355, 357–358, 362
Melasidae 639
Melasinae 640, 642
Melestora 339
Meligethinae 667
Meliponinae 423
Meliponini 339, 511
Melitoma 652
Melitomatinae 652
Melittobia 529
Melittomatinae 652
Melittomma 652
Melizoderidae 386–387, 390
Melloiella 410
Meloetyphlus 653–654
Meloetyphlus attacephalus 654
Meloidae 577, 586–588, 594, 650, 653–655
Meloinae 653–654
Melolonthidae 626
Melolonthinae 626–628
Melophagus ovinus 808
Melyridae 577, 581, 587, 592–594, 660–662
Melyrinae 661–662
Melyroidea 338
Membracidae 286, 385–388, 390–391, 572
Membracis celsa 385
Membracoidea 386–387, 390
Menacanthus 476, 479
Menacanthus cornutus 479
Menacanthus pallidulus 479
Menacanthus stramineus 476, 479
Mengea 570
Mengeidae 570
Mengenidae 568
Mengenilla 570
Mengenillidae 568, 570
Mengenillidia 568–570

Menidini 432, 434
Menopon gallinae 476, 479
Menoponidae 472, 475–476, 478–479
Merocoris (Merocoris) elevatus 440
Meroleuca 734
Meroncidius intermedius 262
Meropachyinae 441
Merope tuber 770
Meropeidae 76, 767–772
Merophysiinae 649
Merothripidae 354–359, 362–364
Merothrips 356, 359, 363–364
Merothrips brunneus 359
Merothrips floridensis 359, 363
Merothrips meridionalis 356
Merragata 407
Meruidae 587, 607
Mesagrionidae 199
Mesaphorura maricaensis 150
Meschiidae 399
Mesembia 298
Mesembrinellidae 786, 792, 811–812, 814
Mesepipsocus 466
Mesitiinae 508
Mesitiopterus 306
Mesoblaberus 337
Mesocoelopodinae 645–647
Mesocordylus memnonius 683
Mesodiplatys falcifer 244
Mesolecanium 379
Mesomachilis 168
Mesopodagrionidae 199
Mesopsocidae 458, 460–461
Mesopsocus 461
Mesoptiliinae 682, 684
Mesosemia judicialis 752, 756
Mesostoinae 518
Mesovelia 407
Mesoveliidae 397–399, 401–402, 407
Mesoveliinae 407
Mesovelioidea 399
Mesoveloidea 407
Metacanthinae 436–437
Metacanthops amazonica 316
Metacanthus 437
Metacuterebra 802
Metajalysus 437
Metaleptea adspersa 280
Metaleptobasis 212
Metallyticidae 320–321
Metallyticoidea 320
Metapelmatinae 530
Metaphotina 315
Metaprosagoga 267, 269, 272
Metaprosagoga insignis 269
Metapterygota 70
Metarbelinae 736
Metatachardia 33
Metatrichia 799, 818
Metatropiphorus 418
Metatropis 437
Metelasmus wenzeli 803
Methochinae 516
Metilia 316–317, 323
Metopomystrum 286
Metoponinae 747
Metretopodidae 180
Metriinae 607
Metriophasma diocles 312
Metriophasma pericles 305
Metrius 608
Metrobates 406
Metrodora 286
Metrodorinae 286
Metylophorus hoodi 469
Mexitrichia 706
Mezira granuliger 426
Mezirinae 427
Mezium americanum 645
Micracanthia 413
Micrathyria 227
Micrathyria hypodidyma 227
Micrauchenus lineola 423
Micrelytrinae 440–441
Microcentrini 268
Microcerinae 680
Micrococcidae 372
Microcoryphia 61, 67, 117, 166
Microdontinae 820
Microembia 298
Microgastrinae 518
Micrograstrinae 518
Micromalthidae 582, 586–587, 590, 603–605
Micromalthus debilis 605
Microminae 561
Micronectinae 408, 410
Microniinae 742
Micronotus 287
Micropeplinae 623
Micropezidae 786, 792, 805, 811–812
Micropezinae 811
Microphotina 315, 325
Microphysidae 399
Microphysoidea 399
Micropterigidae 712–713, 716, 721–722
Micropterigoidea 714, 721
Microsania 816
Microsilphinae 623
Microsporidae 583
Microstigma 206, 215
Microstigma anomalum 206
Microstigma maculatum 215
Microstigmus 506
Microtechnites bractatus 415
Microthoraciidae 475
Microtomus 420, 423
Microtomus tibialis 420
Microtriatoma borbai 424
Microvelia 407
Microveliinae 407–408
Microvescia 426–427
Microvescia costalimai 426
Microweiseinae 602, 648
Migapodinae 607
Migdolus fryanus 677–678
Mikeiinae 520
Miletinae 749
Milichiidae 786, 793, 808–811
Millieriinae 736
Miltogramminae 818
Mimallo amilia 728, 744
Mimallonidae 721, 724, 728, 744
Mimallonoidea 715, 721, 723, 731, 744
Mimoniades 752
Mimosicerya hempeli 382
Minablatta 330, 333, 337
Minagrion 187, 214
Minagrion ribeiroi 187
Minorissa 274, 284–285
Minorissa pustulata 285
Minorissa volxemi 285
Miobantia 326
Mioblatta 337
Miomantidae 320
Miomantoidea 320
Miomoptera 81–82
Mirambulus 426
Mirhipipteryx 286
Miridae 395–397, 399, 401–402, 412–416, 531
Mirinae 414, 416–417
Mirini 417
Miroculis 184
Miroidea 399
Mirothrips arbiter 356, 364
Mischocyttarus 512, 517, 574
Mischocyttarus socialis 574
Miscogastrinae 532
Mitragomphus 223
Mitrapsylla cassiae 381
Mixorthezia 382
Mixorthezia neotropicallis 382
Mixorthezia reynei 382
Mnesarchaeidae 713, 721
Mnesarchaeoidea 743
Mnesarete 210, 212
Mnesarete pruinosa 210
Moca 743
Moca aphrodora 728
Mocis latipes 728, 746
Mogoplistidae 260, 262, 265, 270, 572
Molannidae 703
Moluchia 339
Molytinae 682, 684
Mompha 740
Momphidae 721, 737, 739–740
Momphinae 740
Monachoda 337
Monachozela 732
Monaloniini 417
Monastria 329–330, 337
Monocerophora 272
Monocrepidiini 638
Monocrepidius geminatus 641
Monodontomerus 533
Monogobia 410
Monomachidae 490, 493, 497, 523–524
Monomachus 490, 523–524
Monommatidae 660
Mononeda marginata 647
Monophlebidae 372–374, 381–382
Monophlebus niveus 382
Monothoracius 479
Monotoma 667
Monotomidae 587, 597, 664, 666–667
Monotominae 667
Montezumia bruchii 574
Montina lobata 420
Monura 81–82, 167–168
Moquinea 531
Morabidae 262
Mordella 654
Mordella clavicornis 654
Mordellidae 587, 596, 650, 653–654
Mordelllinae 654
Morion brasiliensis 606
Mormidea 435
Mormotomyiidae 786
Morostominae 637
Morpheis 727
Morpheis pyracmon 736
Morpheis strigillatus 736
Morpho 710, 719–720
Mortoniella 706
Mosilus 809
Murgantia 430
Murmidiidae 587, 603, 647, 650
Murmidiinae 650
Musapsocidae 461–463, 467
Musapsocus 462, 467
Musca 23, 27, 51, 117, 784, 788, 811
Musca domestica 117, 784, 788, 811
Muscidae 114, 128, 784–786, 791, 804, 811–812
Muscidifurax 532
Muscoidea 786–787, 803
Muscomorpha 786–787
Mutillidae 493, 495, 499, 501–502, 512, 514
Mutillinae 514
Mutilloidea 514
Mycetaeidae 587, 647
Mycetophagidae 587, 600, 601, 603, 650, 654–655
Mycetophaginae 654
Mycetophilidae 90, 523, 786, 789, 795, 806, 808, 811, 813, 818
Mycetophiliformia 817
Mycetophiloidea 784, 787, 795
Mycotretus 664
Mycteridae 587, 598, 650, 654–655
Mycterinae 654

Mydidae 783–784, 786, 790, 797, 799, 813–814
Myelobia smerintha 753, 756
Myerslopiidae 386
Mylaris gigas 657
Mylaris maxima 657
Mymaridae 461, 485, 489, 493, 496, 502, 523–524, 531
Mymaromella 524–525
Mymarommatidae 493, 499, 524
Mymarommatoidea 493–494, 499, 521, 523–525
Myodochini 439
Myodopsylla wolffsohni wolffsohni 781
Myoglossata 721, 723
Myommini 417
Myopinae 805
Myopsocidae 459, 461, 464, 468
Myopsocus 468
Myraboliidae 587, 664
Myrmeblattina 339
Myrmecolacidae 569–572, 574
Myrmecolax 572
Myrmecolax incautus 572, 574
Myrmecolax oglobini 574
Myrmecophilidae 255, 262
Myrmecozelinae 758
Myrmeleon 554, 563
Myrmeleontidae 527, 552–558, 562
Myrmeleontiformia 556
Myrmeleontinae 554, 562–563
Myrmeleontini 563
Myrmeleontoidea 554, 556
Myrmicinae 173, 513
Myrmillinae 514
Myrmosinae 514
Myrtopsen 484, 520
Mystacinobiidae 786
Mythicomyia 799
Mythicomyidae 799
Mythicomyiidae 786–787, 790, 813
Mythimna 728–729, 747
Mythimna sequax 728–729
Myxophaga 576, 578–579, 582, 585, 587–588, 590, 612
Myzininae 516
Myzomorphus quadripunctatus 671
Myzus persicae 370, 377
Nabidae 396, 399, 401–403, 418
Nabinae 403, 418
Nabini 418
Nabis 418
Naboidea 399
Nacarina 560
Nagara fenestra 729
Nahublattella 340
Nala 247
Nallachinae 561
Nallachius 558, 561
Nallachius limai 558
Namunukulina funambuli 173
Nannobittacus 768, 770–772
Nannobittacus elegans 768, 772
Nannobittacus souzalopesi 169, 772
Nannochoristidae 75, 767–769, 777
Nannodastiidae 786
Nannomecoptera 769
Nannotupus pumilio 188
Nanomantidae 320
Nanomantoidea 320
Nanophyinae 680
Nanopsocetae 461, 463
Nanosella 576
Nanoselllinae 622
Nasonia 525, 532
Nasutitermes 118, 343–345, 348
Nasutitermes macrocephalus 345
Nasutitermes obscurus 345
Nasutiterminae 348
Nasutitermitinae 341, 343, 347–348
Naucoridae 397, 399–402, 409–412
Naucorinae 410
Naucoroidea 399
Naupactus 683
Nauphoeta cinerea 337
Nautiina 285
Navasiella 298
Navasoleon 563
Navicordulia 213, 222–223
Navicordulia aemulatrix 213
Neanastatinae 530
Neanuridae 77, 143, 146–148, 151
Neanuroidea 147, 150
Necrobia 661
Necrobia ruficollis 661
Necrosciinae 311
Necrotauliidae 700
Nectopsyche 699, 702, 707
Necydalinae 670
Needhamella 179
Neelidae 147, 149, 151
Neelipleona 142–143, 147, 149, 151
Negastriinae 637
Nehalennia 212
Nehalennia minuta 212
Nehalennia minuta selysi 212
Neididae 436
Nemapogon granella 730
Nematinae 504
Nematocera 50, 785
Nematopogoninae 732
Nematopus 440
Nemeobiinae 752–753
Nemestrinidae 786, 790, 798, 813
Nemestrinoidea 786–787
Nemobiinae 260, 266, 273
Nemognathinae 653–654
Nemoleontinae 562–563
Nemonychidae 587, 599, 678, 685
Nemonychinae 685
Nemopteridae 552–553, 556
Nemouridae 251
Neoanthylla 424
Neoathripsodes 707
Neoatriplectides desiderata 705
Neobittacus 770
Neoblattella 332, 340
Neoblattella poecilops 332
Neobrachypterus 666
Neocapritermes 343, 348–349
Neoceroplatus 809
Neochavesia 383
Neochavesia caldasiae 384
Neococcoidea 371
Neococytius 734
Neocoelostoma xerophila 382
Neocolobathristes 437
Neoconis 560
Neoconocephallus 271
Neoconocephalus 270
Neocordulia 199, 202, 222–223
Neocordulia matutuensis 202
Neocurtilla 262
Neodiapterna 626
Neodiprion 51
Neoditomyia 809
Neoephemeridae 180
Neogalea sunia 725, 747
Neogerris 405–406
Neohermes 550
Neohydatothrips 359, 364
Neohydatothrips samayunkur 359
Neohyperteles 529
Neolabis 245
Neolema 676
Neolepidoptera 723
Neolepolepis 459
Neoleprosoma argentinensis 435
Neolinognathidae 475
Neolithus 383
Neolobophora 245
Neolutosa 268
Neomachilellus 166, 168–169
Neomachilellus adamantis 169
Neomachilellus adisi 168–169
Neomachilellus albuquerquei 169
Neomachilellus amazonicus 168–169
Neomachilellus cariocus 169
Neomachilellus handschini 169
Neomachilellus ibiti 169
Neomachilellus irmgardae 169
Neomachilellus itacurussa 169
Neomachilellus itaparica 169
Neomachilellus lenti 169
Neomachilellus oliveirai 169
Neomachilellus santacatarinensis 169
Neomachilellus santosi 169
Neomachilellus scandens 168–169
Neomachilellus wengeri 169
Neomegalotomus 439–440
Neomegalotomus parvus 439
Neometrypini 266, 269
Neomixorthezia 382
Neomixorthezia brazilana 382
Neomixorthezia lenkoi 382
Neomyennis appendiculata 806
Neoncylocotis 404
Neoneura 214
Neoninus 438
Neoninus ilustris 438
Neopamera bilobata 438
Neopasiphaeini 508
Neopetaliidae 199
Neophoninae 623
Neophyllurinae 381
Neoplea 412
Neopolygenis 782
Neopostega 745
Neopostega longispina 745
Neopseustidae 713, 721
Neopseustoidea 721
Neoptera 6, 8, 15, 62, 69–71, 76, 78, 81–82, 188–189, 252, 835
Neorhagadochir 298
Neorhegmoclemina 101
Neorhicnoda 337
Neorhinotora mutica 807
Neorhynchocephalus tauscheri 798
Neoscapteriscus 259, 261
Neoscapteriscus borellii 261
Neoscapteriscus vicinus 261
Neosilba 805, 811
Neosilba pendula 805
Neostylopyga rhombifolia 338
Neotanypeza 820
Neotermes arthurimuelleri 347
Neotheora 743
Neotheoridae 721, 743
Neotraginops clathratus 810
Neotrephes 410
Neotrephinae 410
Neotrichia 707
Neotrichiini 707
Neotrichodectes 480
Neotrichodectinae 480
Neotridactylus 287
Neotrogla 458, 460, 468
Neotrogla curvata 458
Neotropiella murphyi 144
Neotropsylla 780, 782
Neotropsylla guimaraesi 782
Nepidae 399–400, 402, 409, 411
Nepinae 411
Nepiomorpha 466, 468
Nepoidea 399
Nepomorpha 395, 397–401, 411
Nepticulidae 711, 721, 724, 729, 744
Nepticulinae 744
Nepticuloidea 713, 716, 721, 732, 744
Nepticulomima 462, 467
Neriidae 786, 792–793, 805, 810, 812, 814

Neriinae 814
Nerioidea 786–787
Nerius pilifer 805
Nersya florens 574
Nerthra 409–410
Nerthrinae 410
Nervijuncta 89
Nesameletidae 180
Nesomachilis 9
Neuraeschna 203, 217, 221–222
Neuraeschna costalis 217
Neuraeschna maxima 221
Neurochaetidae 786
Neuroptera 3, 26, 30, 32–33, 41, 43, 49, 51–52, 64–65, 73–75, 82, 115, 139–140, 292, 506, 519, 522, 527, 530–532, 551–567, 843, 845–846
Neuropterida 64, 73–75, 82, 551, 556, 564
Neurostigma 458, 465–466
Neurostigma dispositum 465
Neurostigmatidae 465
Nevrorthidae 554–557
Nevrorthiformia 556
Newsteadia 382
Newsteadia brasiliensis 382
Newsteadia tropicalis 382
Nezara 434–435
Nezara viridula 434
Nezarini 432, 434
Nicaginae 625
Nicoletia neotropicalis 172–173
Nicoletia phytophila 173
Nicoletiidae 67, 160, 170–173
Nicoletiinae 170–173
Nicrophorinae 622
Nicrophorus 586, 622
Nicterebiidae 784
Nidicola 414
Niesthrea 441
Nilaparvata lugens 570
Nilio 657–659
Nilio brunneus 659
Nilio testaceum 657
Nilio varius 658
Nilionidae 656
Nilioninae 657–659
Ninidae 399, 436, 438
Ninyas 437
Niponiidae 616
Niponiinae 618
Nipponocyphoninae 614
Nitidulidae 580, 584, 587, 592, 595, 599–600, 664, 666–668
Nitidulinae 667–668
Nocticolidae 331, 333–334, 340
Noctuidae 712, 721, 725–726, 728–730, 745–747
Noctuinae 729, 747
Noctuoidea 26, 712, 717, 721, 723, 731, 745, 747
Nogodinidae 386, 388–389, 393–394
Nola 747
Nola cereella 747
Nolidae 721, 745–747
Nolinae 745, 747
Nomerobius 557
Nonaia 299
Noserinus 660
Noserinus dormeanus 660
Nosodendridae 587, 595, 612, 614–615
Nosodendron 615
Nosodendron angelum 612, 615
Nosodentridae 615
Nosopsyllus fasciatus 778–779, 781
Notalina 707
Notarchipsocus 465
Noteridae 578, 587, 591, 607, 609–610, 612
Noterinae 612
Nothancylini 559–560
Nothoblatta 339
Nothobrya 152
Nothochauliodes 550
Nothochrysa 559
Nothochrysinae 559
Nothodixa 806
Nothotrichia 707
Nothotrioza 381, 383
Nothybidae 786
Notidobiella 708
Notiobiellinae 561
Notioplusia illustrata 747
Notiopostega 745
Notiopsocus 465
Notocyphinae 515
Notocyphus 515
Notocyrtus 424
Notodontidae 721, 729, 745, 748, 752
Notolampra 337
Notolepium 467
Notoligotomidae 292, 295–297, 301
Notomicrinae 612
Notomyzidae 786, 808
Notonecta 411
Notonectidae 398–400, 402, 409, 411, 533
Notonectinae 411
Notonectoidea 399
Notonemouridae 250–251
Notophyllura 377
Notoxinae 651
Notozulia entreriana 389
Nusalala 557
Nusalala tessellata 557
Nuvol 560
Nycteribiidae 785–786, 794, 814
Nyctibora 331, 339
Nyctiborinae 333–334, 336, 339
Nyctiophylax 708
Nyctophyxina 638
Nymphalidae 52, 710–714, 718–721, 725, 734, 748–752, 756, 762
Nymphalinae 725, 748, 750–751, 756
Nymphidae 554–556
Nymphomyiidae 786
Nysius 438
Nyssonini 511
Nystalea aequipars 752
Nystaleinae 748, 752
Obtectomera 720–721, 723, 736
Ocelloveliinae 407
Ochlerini 431–433
Ochodaeidae 587, 591, 623–625
Ochodaeinae 625
Ochrembia 298
Ochrodainae 623
Ochrotrichiini 707
Ochteridae 396–399, 401–402, 408, 411–412
Ochteroidea 399
Ochterus 412
Ochthebiinae 621
Ochyroticinae 753
Octogomphinae 200
Octostigmatidae 164
Octozoros 117, 236
Odinidae 807
Odiniidae 786, 794, 810, 812, 814
Oditinae 739
Odmalea 430, 432
Odmalea basalis 432
Odonata 6, 8, 10, 20, 27, 29–30, 36, 40–41, 44–45, 49, 61, 69–71, 78, 82, 115, 120, 132, 138, 140, 187–233, 533, 558, 703, 832–833, 840–841
Odontellidae 147–148, 150–151
Odonteus 624
Odontoceridae 699, 703, 705, 707–708
Odontocheila 607
Odontogryllini 269
Odontogryllus 259, 266, 269
Odontomera 805
Odontoptera 394
Odontoscelinae 436
Odontosphindinae 669
Odontotarsinae 436
Odonturini 267
Oebalus 435
Oecanthidae 255, 259, 262, 264–266, 269–270
Oecanthinae 255, 261, 265, 270
Oecanthini 255, 265, 270
Oecanthus lineolatus 261
Oecetis 707
Oecia 738
Oeconesidae 703
Oecophoridae 721, 724–725, 730, 737, 739–740
Oecophorinae 740
Oedalacris 283
Oedancala 438
Oedemeridae 584, 587–588, 594, 650, 655
Oedemerinae 655
Oedipodinae 276, 278–279
Oedischiidea 255
Oenochrominae 741
Oenosandridae 721
Oestodinae 637
Oestridae 111, 785–786, 788, 791, 802, 804, 814–815
Oestroidea 786–787
Ogcodes 796
Ogcodinae 794
Ogerinae 405
Ohakunea 89, 817
Ohakuneinae 817
Oiketicinae 726
Oiketicus geyeri 757
Oiketicus kirbyi 757–758
Oiovelia 407
Olbia 433
Olbiogaster 796, 813
Olceclostera 733
Olethreutinae 743, 758–759
Oliera 732
Oligembia 292, 299, 301
Oligembia versicolor 301
Oligembia vetusta 292
Oligoclada 227
Oligoneuriidae 179–180, 183, 185
Oligotoma 292, 297–299, 301
Oligotoma humbertiana 299
Oligotoma nigra 299
Oligotoma rochai 299
Oligotoma saundersii 297–299, 301
Oligotomidae 292, 295, 297–299, 301
Olisthaerinae 623
Omaliinae 577, 617, 623–624
Omalinae 623
Omalisidae 587, 635
Omaniidae 399
Omethidae 587, 592, 635, 642
Omethinae 643
Omicrini 619
Omiodes indicata 729
Ommatidae 579, 587, 589–590, 603, 605
Ommatides 396
Ommatinae 605
Ommatolampidinae 275–278, 280, 282
Ommatolampinae 260
Ommatolampis perspicillata 280
Ommatoptera 272
Ommexecha 276, 284
Ommexecha virens 276
Ommexechidae 262, 275–276, 283

Ommexechinae 276, 284
Ommtolampidiini 282
Omocerus (Platytauroma) truncatus 673
Omophoita superba 676
Omophroninae 607
Omorginae 629
Omorgus persuberosus 629
Omura 254, 275–276, 284
Omura congrua 254, 276, 284–285
Omurini 284
Oncideres saga 671
Oncinocampa trajanoae 165
Oncocnemidinae 747
Oncometopia 391
Oncopeltus unifasciatellus 438
Oncopodura 151
Oncopoduridae 147–148, 151
Oncosembia 298, 301
Oncosembia biarmata 301
Oniscigastridae 180
Onthophilinae 618
Onychiuridae 146–148, 150, 152
Onychiurinae 146, 152
Onychiuroidea 147
Onychiurus 146, 150
Onychocerus albitarsis 671
Oodera 530, 533
Oontelus 638
Oophorini 638–639
Oozetetes 529
Opetia 96
Opetiidae 96, 786
Opetiops 815
Opetiops alienus 815
Ophionellus 500
Ophioninae 519
Ophites fauveli 617
Ophrynopinae 505
Ophrynopus 505, 507
Ophrynopus depressatus 505
Ophtalmolampina 285
Ophthalmolampini 285
Ophthalmolampis 281, 285
Ophthalmolampis picea 281
Opiinae 518
Opisthacidius 425
Opisthocosmia 245
Opisthypselus thyestes 414
Oplomus 431
Oplomus catena 431
Opomyzidae 786
Opomyzoidea 786
Opostegidae 721, 724, 744–745
Opostegoides 745
Ora complanata 614
Orasema 528
Oraseminae 528
Orchesella 145
Orchesellidae 147–148, 151–152
Orchymontinae 621
Ordrupia friserella 727
Orecta 734
Orectochilini 611
Orfelia 809
Oriini 413
Orionothemis 225
Orissus flavipennis 683
Orius 413–414
Orius insidiosus 414
Ormocerinae 532
Ormyridae 493, 503, 531
Ormyrus 531
Ormyrus brasiliensis 531
Ornebius 270
Ornidia obesa 797, 800
Ornithocoris 414
Orphiinae 626
Orphilinae 646
Orphninae 627–628
Orsillinae 438
Orsodacnidae 587, 599, 669, 677–678
Orsodacninae 677
Orthemis 207, 227
Orthezia 382
Ortheziidae 372, 374–375, 378, 382
Orthocentrinae 519
Orthocridinae 284
Orthoderella 316, 318–319, 325
Orthoderella major 316, 318–319
Orthognathotermes 349
Orthoperus 648
Orthoptera 2, 5–6, 10, 12, 15, 20–22, 25, 29–30, 32, 34, 36, 40–41, 43–46, 49, 62, 71–72, 81–82, 130–131, 138–140, 254–290, 303, 318, 512, 516, 518, 522, 530–531, 568, 570, 572, 805, 820, 834–838, 841, 844
Orthopteroidea 78
Orthoraphini 388
Orthorrhapha 50, 787
Orthoteliinae 759
Orthotrichiini 707
Orthotylinae 414, 416–417
Orthotylini 418
Orussidae 95, 486, 489–490, 493, 496, 505, 507
Orussinae 505
Orussoidea 493, 496, 505
Oryzaephilus 668
Oryzocoris 439
Osmylidae 552–559, 563
Osmylinae 555
Osmyloidea 556, 558–559, 562
Osmylus 556
Osmylus fulvicephalus 556
Osmylus hyalinatus 556
Osoriinae 618, 624
Osorinae 623
Osphyinae 653
Ostomatidae 663
Ostomidae 663
Ostomopsinae 648
Otariidae 478
Othniidae 656
Othniinae 656
Otitesellinae 526, 532
Otitidae 821
Otocrania pleuracantha 305, 308
Otocraniella flagelloantennata 305
Ototretinae 641
Otumba 286
Oulopteryginae 338–339
Oulopteryx 332, 339
Oulopteryx meliponarum 332
Ovalimantis 322
Ovatametra 406
Oxelytrum 616, 622
Oxelytrum discicollis 616
Oxyagrion 202, 206, 214
Oxyagrion hempeli 202, 206
Oxycarenidae 399, 436, 438
Oxycarenus 427, 438
Oxycarenus hyalinipennis 438
Oxycercus peruvianus 340
Oxychalepus opacicollis 673
Oxycorinae 679–680
Oxycoryninae 680
Oxyethira 707
Oxyhaloinae 337
Oxylipeurus polytrapezius 473, 480
Oxyopsis 324, 325
Oxypeltidae 587, 669
Oxyporinae 622–623
Oxysarcodexia 818
Oxysternus maximus 613
Oxystgma 217
Oxystigma 216–218
Oxytelinae 617–618, 622–623
Oxytelus 617
Oxyteninae 727, 733–734
Ozaena 607
Ozaeninae 607
Ozophorini 439
Pachodynerus grandis 572
Pachycoleus 405
Pachycondyla apicalis 574
Pachycondyla verenae 574
Pachycorinae 436
Pachycoris 436
Pachycoris torridus 433, 436
Pachycrepoideus 532
Pachygrontha 438
Pachygrontha compacia 438
Pachygronthidae 399, 436, 438
Pachylembia 298
Pachylembiinae 298
Pachylosticta 485–487, 505
Pachylostictinae 504
Pachymerus 673–674
Pachymerus lacerdae 673
Pachymorphinae 308
Pachyneuridae 786
Pachynomidae 399, 402, 418–419, 421
Pachynominae 418
Pachyossa 284
Pachyphloea 302
Pachyphloea minima 302
Pachyplectrinae 625
Pachyschellus 630
Pachytroctes 460, 468
Pachytroctidae 458, 460–461, 463, 468
Pachytullbergiidae 147
Paectes devincta 746
Paedembia 291
Paedembiidae 295, 297, 301
Paederinae 617–618, 623–624
Paederini 624
Paederus 588, 618, 623
Paederus mandibularis 618
Pagasa 418
Paladini 281, 386, 389, 391
Palaecococcus brasiliensis 382
Palaemnema 205, 220
Palaemnema brasiliensis 220
Palaemnematinae 220
Palaeodermapteron dicranum 239
Palaeodictyoptera 80–82
Palaeomystella 740
Palaeoptera 61, 69–70, 81–82
Palaeosetidae 721
Palaeoxeninae 640
Palaephatidae 721
Palaephatoidea 721
Palaestes 665
Palaestes freyreissi 664–665
Paleoptera 70, 188
Palingeniidae 180
Pallopteridae 786
Palmaspis 378
Palmaspis bondari 378
Palmaspis degenerata 378
Palmaspis longifila 378
Palmaspis palmae 378
Palmaspis trisetosa 378
Palmaspis urichi 378
Palmicola 468
Palophaginae 677
Palophinae 308
Palparellus voeltzkowi 562
Palpomyia 795
Pamphagidae 262
Pamphantinae 437
Pamphiliidae 489, 493
Pamphilioidea 493
Pampoconis 560
Panagaeinae 607–608
Panchaeothripinae 363
Panchaetothripinae 356–357, 363–364
Panchlora 337–338
Panchlorinae 337
Pangraptinae 746
Panheteroptera 396
Pannota 179
Panopinae 794
Panoploscelis 255, 268, 272
Panorpidae 76, 767–769
Panorpodidae 767–769
Panstrongylus 415, 420, 426
Panstrongylus lutzi 415

Panstrongylus megistus 420, 426
Pantala flavescens 191, 196–197, 225
Pantelodes 727, 733
Pantheinae 745, 747
Pantochlora 433
Pantomorus glaucus 683
Pantophthalmidae 615, 786, 790, 797–798, 815
Pantophthalmus 797–798, 815
Pantophthalmus puncti 815
Pantophthalmus tabaninus 797–798
Papilionidae 53, 710, 712–713, 715, 720–721, 725, 748, 751, 756
Papilioninae 751
Papilionoidea 712, 721, 723, 730–731, 734, 748–751
Papillopsocus 466
Parabaeus lenkoi 521
Parablacinae 637
Paracalamoncosis brasiliensis 809
Paracarsidara 379
Paracarsidara gigantea 379
Parachodaeus 623
Paracles 746
Paracoleoptera 81
Paracupes 603–605
Paracupes brasiliensis 605
Paradicta 337
Paradrapetes 639
Paraedessa 430, 433
Paraedessa stolida 430
Paraegidium costalimai 626
Paragripopteryx 252
Paragryllinae 260, 266, 271
Paragryllus 266, 271
Parahiranetis 424
Parahormetica 337
Parainsecta 66
Parajalysus 437
Parajapygidae 162, 164–165
Parajapyx 161, 163–165
Parajapyx adisi 161, 163–165
Parajapyx bahianus 165
Parajapyx brasilianus 165
Parajapyx brasilianus meridionalis 165
Parajapyx brasilianus orientalis 165
Parajapyx isabellae 164
Paralabella 242, 247
Paralabella dorsalis 242
Paralabis 242
Paraleucopis 806
Paralimna 803, 810
Paramacronychiinae 818
Paramantispa 556, 562
Paramantispa ambusta 556
Paramblynotus 515
Paramecocephala 435
Paramigdolus 677
Paramuzoa 339
Paramyia 810
Paranaita 676
Parandra (*Parandra*) *brasilica* 671
Parandra 671
Parandridae 669
Parandrinae 584, 670–672
Paraneoptera 63, 67, 70–73, 78–79, 82
Paraninus 438
Paranurogryllus 259, 269
Parapamphantus 437
Paraphasma 305, 312
Paraphotina 317, 325
Paraphrynoveliidae 399
Parapiesma cinerum 438–439
Paraplecoptera 82
Paraponerinae 514
Parapoynx restingalis 756
Parapsyllinae 780
Pararchipsocinae 465
Pararhagadochir 291–292, 297–298, 301
Pararhagadochir balteata 301
Pararhagadochir bicingillata 301
Pararhagadochir castaneus 301
Pararhagadochir christae 301
Pararhagadochir marielleae 301
Pararhagadochir minuta 301
Pararhagadochir noronhensis 301
Pararhagadochir trachelia 291
Parascopas monnei 280
Parasemidalis 561
Parasericostomatidae 703
Parasitica 493
Parasphaeria 332–333, 337–338
Parasphaeria boleiriana 333, 335
Parastagmatoptera 325
Parastrachiinae 429
Parastratocles multilineatus 304
Paratettix 287
Parathaneroclerus 663
Parathristes 437
Parathyreus 619
Paratraginops pilicornis 807, 812
Paratrephes 410
Paratriphleps 413
Paratropes 339
Paraulacini 520
Paravelia 407
Paraxenos 572, 574
Paraxenos bucki 574
Paraxenos inclusus 574
Paraxenos piercei 574
Paraxenos westwoodii 574
Paraxiphidium iriodes 270
Pardini 548–549, 551
Parepisactinae 274, 276, 283
Pareumastacops 276, 283
Pareumastacops vismiae 276
Parhydraenida 615, 621
Parhydraenida reichardti 615
Parigrus 633
Parlatoria 380
Parnassinae 751
Parnidae 632
Parnipinae 520
Paroecanthina 266
Paroecanthini 259, 266, 269
Paroecister zikani 613
Paroligembia 299
Paromedia ebenina 668
Paronellidae 145, 147–148, 150, 152
Paronellinae 145, 152
Paropaon 283
Parthenothrips dracaenae 359
Paryphosmylus 563
Passalidae 580, 586–587, 591, 624–625
Passalinae 625–626
Passalus 625
Passalus plicatus 625
Passalus punctiger 625
Passandra 669
Passandra fasciata 669
Passandra rubrolineata 669
Passandrella 667
Passandridae 586–587, 597, 664, 667, 669
Patagoniochiloides 168
Patritiodemus 437
Patritius 437
Paulianodinae 708
Paulinia 282
Paulinia acuminata 280, 282
Pauliniinae 257–258, 275–278, 280, 282
Paulininae 277
Pauroaspis scirrosis 378
Paurometabola 78
Paurotarsus 286
Paussidae 607
Paussinae 590, 607–608
Paxylommatidae 517
Paxylommatinae 517
Pazius 770
Pazius angaibara 772
Pazius ornaticaudus 772
Pecaroecidae 473, 475, 477, 479
Pecaroecus javalii 473, 479
Pectinivalvinae 744
Pectinophora gossypiella 730, 739
Pediacinae 665
Pediaspini 520
Pedicidiidae 786
Pedicinidae 475
Pediculidae 457, 471, 474–475, 477, 480
Pediculus 457, 471, 474, 477, 480
Pediculus capitis 457, 471, 474, 477, 480
Pediculus humanus 474, 476–477, 480
Pediculus humanus capitis 480
Pediculus humanus humanus 480
Pediculus mjoebergi 480
Pediobius 529
Pedunculinae 519
Pegoscapus 524, 526
Peiratinae 420, 422, 424, 426
Pelecinidae 488, 493, 498, 522, 524
Pelecinus 522, 524
Pelecinus polyturator 522
Pelecorhynchidae 786
Pelecotominae 655–656
Peleopodidae 721
Pelidnota burmeisteri 627
Pelmatosilpha 332, 338
Pelmatosilpha guianae 332
Pelocoris 410
Pelonium scoparium 661
Pelonomidae 632
Pelorembia 298
Peloridiidae 399
Peltidae 587, 660, 663
Peltonotellini 392
Peltoperlidae 251
Peltopsyche 707
Pemphigidae 371
Pemphredoninae 506, 511
Penicillophorinae 642
Penolanguria 665
Pentacladiscus 165
Pentacladiscus magnegarzoni 165
Pentacladiscus schubarti 165
Pentaphlebiidae 199
Pentatomidae 99, 102, 368, 395, 399, 403, 427, 429–432, 434–435, 522, 571–572, 761
Pentatominae 429–435
Pentatomini 430, 432, 434
Pentatomoidea 12, 396, 399, 401, 403, 427, 428
Pentatomomorpha 395–401, 426, 428, 436
Pepsinae 515–516
Pepsini 516
Pepsis 424, 485
Peradeniidae 493, 522
Peranthus 440
Percynini 267
Pergidae 484, 488, 493, 500, 504–505
Pericrepis 429
Peridroma 747
Perilampidae 489, 493, 503, 528–529, 531–532
Perilampinae 531–532
Perilampus 529, 531
Perilestes 205, 218–219
Perilestes fragilis 205, 218
Perilestes gracillimus 219
Perilestidae 199, 205, 207, 218–220
Perileucoptera coffeella 729, 758, 760
Periplaneta 7, 25, 332, 334, 338, 425, 508, 529–530
Periplaneta australasiae 332, 334, 338
Periplaneta brunnea 338
Periplaneta fuliginosa 338
Peripsocidae 461, 464–465, 468
Peripsocus 468
Peripsocus dolichophallus 465, 468

Periscelididae 786, 793, 807, 809–810, 815
Periscelidinae 815
Perissolestes 219
Perissomma 89
Perissommatidae 89, 786
Perithemis 189, 197, 208, 225, 227
Perithemis lais 225
Perithemis mooma 189, 197
Perittopinae 407
Perlidae 12, 249–252
Perlodidae 251
Permipsythone panfilovi 553
Permithonidae 553
Permopsocidae 458
Permothemistida 81–82
Peromatus 433
Perothopidae 639
Perothopinae 640
Perreyia 504
Perreyiella 505
Peruda 437
Perutrella 266, 269
Pessoaia 426–427
Petalium 645
Petaluridae 199, 223
Petaluroidea 199–200
Petasodes 337
Petrobielinae 167
Petrobiellus 168
Petrobiinae 167
Petrobius 167
Petrothrincidae 703
Pexicopini 739
Phaconotus 437
Phacopteroninae 375, 377
Phacosemoides 377
Phaenithon albipennis 679
Phaenocephalidae 668
Phaenocephalinae 668
Phaenomeridinae 627
Phaenonotum 614
Phaeochlaena gyon 729
Phaeomyiidae 786
Phaeotabanus 797
Phalacrichus 633
Phalacridae 587, 598–599, 601, 664, 668–669
Phalacrinae 668–669
Phalangopsidae 257, 259–262, 266, 271
Phalangopsinae 271
Phalangopsis 271
Phaleothripidae 358
Phallosembia 298
Phanacidini 520
Phanaeus kirbyi 627
Phaneropterinae 255, 258–260, 267, 269–270, 272
Phaneropterini 268, 272
Phanerozela 732
Phantasca 305, 309
Phantasca phantasma 305
Phaonantho 804
Pharaxonothinae 665
Phasmatidae 305–306, 308, 310–311
Phasmatinae 310
Phasmatocoris 420
Phasmatodea 41, 62–63, 71–72, 82, 117, 138–140, 274, 302–315, 324, 508, 512, 843, 846
Phasmida 36, 63, 117, 302, 305
Pheleuscelus 680
Phelister 613
Phenacoccus herreni 528
Phenacoccus manihoti 528
Phenacoleachiidae 372
Phenax 394
Pheneps 634, 636
Phengodes 643
Phengodes bipennifera 643
Phengodidae 577, 586–587, 592, 603, 635, 643
Phengodinae 643
Phereoeca uterella 730, 758
Pherhimius fascicularis 641
Pheropsophus 583, 607
Pheropsophus aequinoctialis 607
Phiditiidae 721, 733
Philampelini 734
Philanthinae 511
Phileurus didymus 626
Philinae 677
Philogangidae 199
Philogenia 209, 220
Philogenia margarita 220
Philogenia marinasilva 220
Philogeniidae 199, 208–209, 220
Philomidinae 531
Philonthus aeruginosus 617
Philopoda 812
Philopoda conica 812
Philopotamidae 699, 701, 703–704, 707–708
Philopotaminae 708
Philopotamoidea 703
Philopotinae 794
Philopteridae 473, 475, 478, 480
Philorheithridae 703
Philornis fumicosta 812
Philosinidae 199
Philotarsidae 458, 461, 464–465, 468
Phimophorinae 421, 424
Phimophorus spissicornis 424
Phlaeothripidae 352, 354–362, 364
Phlaeothripinae 356–357, 362–363
Phlaeothrips 362
Phlebotominae 796, 816
Phlebotomus 817
Phlegoninae 640
Phloea 435
Phloea corticata 435
Phloea longirostris 435
Phloeidae 396, 399, 403, 435
Phloeocharinae 623
Phloeonomus 617
Phloeophana 435
Phloeostichidae 587, 664
Phloeotrya 653
Phloephana 435
Phlogophora 34
Phloiophilidae 587, 660
Phlugidini 272
Phlugiola 267–268, 272
Phlugiola igarape 268
Phlugis 267–268, 272
Phlugis gracila 268
Phobetron hipparchia 758, 761
Phocidae 478
Phoebella phoebe 671
Phoebis 751
Phoebis argante 751
Phoebis philea 751
Phoenicoccidae 377
Phoenicococcidae 372, 374, 382
Phoenicococcus 377, 382
Phoenicococcus marlatti 382
Phoetalia 337
Phoraspis 337
Phoridae 784, 786, 791, 794, 800, 815
Phoroidea 786
Phorticini 418
Phorticolea 339
Phorticus 418
Phortioeca 338
Phortioecoides 338
Photina 316, 318–320, 323
Photina brevis 316
Photina pilosella 316, 318–319
Photina vitrea 323
Photinaidae 315, 319–323, 325
Photinainae 324
Photiomantis 315–317, 325
Photiomantis planicephala 316–317
Photurinae 641–642
Phreatodytinae 612
Phrenapates 586, 659
Phrenapates ohausi 659
Phrenapatinae 658–659
Phrenapatini 659
Phrenaptinae 657–658
Phrenaptini 658
Phrictus diadema 394
Phrixothrix 643
Phrixothrix hirtus 643
Phrixothrix tiemanni 643
Phryganea maculata 700
Phryganeidae 703
Phryganeoidea 703
Phryganistria 302
Phryganopsychidae 703
Phthanoxenidae 568, 570
Phtheiropoios 479
Phthiraptera 41, 63–64, 72–73, 81–82, 111–112, 419, 457, 461, 471–483, 835, 843–844
Phthiropsylla 779–780
Phthirus 480
Phthoa 308
Phthporimaea operculella 739
Phycinae 821
Phycitinae 725, 754, 756
Phycodinae 754–755
Phycosecidae 587, 660
Phylinae 401, 414, 416, 418
Phylliidae 305
Phylloceridae 639
Phyllocerinae 640
Phyllocerus 639
Phyllocnistinae 724, 742–743
Phyllocnistis citrella 528, 729, 742
Phyllocycla 218
Phyllogomphoides 193, 212, 223
Phyllogomphoides annectens 193, 212
Phyllogryllini 266, 271
Phylloicus 701, 705
Phylloicus angustior 701
Phylloicus bromeliarum 705
Phyllomyza flavitarsis 809
Phyllophaga 627
Phyllopterina 268
Phyllopterini 267–268
Phyllotettix rhombeus 286
Phylloxera notabilis 372, 382
Phylloxeridae 371–372, 374, 382
Phyloxeridae 372
Phymastichus coffea 529
Phymata 424
Phymatestes spathifer 659
Phymateus 284
Phymatinae 421, 424
Phymatini 424
Phymatosmylus 563
Physemus 633
Physoclypeus farinosus 809
Physodactilinae 641
Physodactylinae 637–640
Physodactylus 640–641
Physodactylus niger 641
Physorhinini 638
Phytalmiinae 820
Phytocerum 637–638
Phytocerum ingens 638
Phytometra heostrophis 728
Phytometrinae 746
Phytophaga 669, 672
Pialea 796
Picrops 410
Pieridae 52, 714, 721, 725, 748–751, 756
Pierinae 751, 756
Piesmatidae 399, 401, 403, 436, 438
Piestinae 617–618, 623–624
Piestus 617–618
Piestus bicornis 618
Pieza 813
Piezodorini 432, 434
Piezodorus 432, 434–435
Piezodorus guildinii 432, 434

Piezosternum 433, 436
Piezosternum subulatum 433, 436
Piezosternum thunbergi 436
Pilolabus girafa 679
Pimachrysa 559
Pimeliinae 657–659
Pimpla 490
Pimplinae 519
Pinaconota 337
Pineus 372, 376
Pineus boerneri 372, 376
Pintalia 392
Piophila casei 805, 815
Piophilidae 786, 794, 805, 815
Pipridae 480
Pipunculidae 786–787, 790, 797, 800, 816
Pistillifera 769
Pisuliidae 703
Pityobiinae 637
Pityococcidae 372, 381
Pityophthorus 683
Placomerus 409–410
Plagaedessa 433
Plagiocephalus 821
Plagiostenopterina aenea 816
Planinasus 810
Planococcus citri 382
Plastoceridae 637
Plastocerinae 637, 639
Plataspidae 399
Plataspididae 429
Platisinae 665
Platostomatidae 678
Platychora lebasi 668
Platycnemididae 199
Platycorypha 370, 379–380, 383
Platycorypha fibris 379
Platycorypha nigrivirga 379–380, 383
Platycorypha pycnopeus 370
Platycoryphinae 383
Platycraninae 310
Platycrepidiini 638
Platydema 657
Platyembia 292, 298, 301
Platyembia tessellata 292, 301
Platygaster 51, 521
Platygaster zosine 521
Platygastridae 491, 493, 502, 515, 521, 523
Platygastrinae 521
Platygastroidea 487–488, 493–494, 496, 499–500, 502, 506, 521–523
Platynectes undecimguttatus 608
Platyneuromus 550
Platyomus besckei 683
Platypezidae 786, 790–791, 800, 816
Platypezoidea 786
Platyphora 676
Platyphora albovirens 676
Platyphora vigintiunopunctata 676
Platypodidae 681
Platypodinae 586, 681–684
Platypsyllinae 621
Platyptilia 756
Platyrhinidae 678
Platyscytus decempunctatus 415
Platystictidae 199, 205, 208, 220
Platystictoidea 199
Platystigma 206, 216
Platystigma asticta 206
Platystomatidae 786, 792, 805, 812, 816
Platystomidae 678
Platytauroma 673
Platythorus 286
Platyvelia 407
Plaumanniola 618
Plea 26
Plecoptera 12, 39, 41, 44, 49, 62, 71, 82, 112, 139–140, 188, 221, 249–252, 547, 703, 832, 840
Plectocynipinae 520
Plectonotum laterale 638
Plectoptera 340
Plectris caliginosa 626
Plectromacronema 701–702, 707
Plectromacronema solaris 702
Plectronotus 286
Plectrotarsidae 703
Plega 564
Plega hagenella 555
Pleganoploinae 649
Pleidae 399–400, 402, 404, 408, 412
Pleocomidae 587, 624
Plesiacanthops 324
Plesiochrysa 552, 560
Plesiodryininae 509
Plesiofornax gravis 642
Plesiotettix 286
Plesiothrips perplexus 359, 363
Pleurotinae 740
Plinthisinae 439
Plinthisini 439
Plinthisus (Plinthisus) parvioculatus 439
Plochionocerus 618
Plodia interpunctella 730
Plokiophilidae 399, 403, 418
Plokiophilinae 418
Plumariidae 493, 495, 497, 500, 508–510
Plumarius 509
Plusiinae 729, 746–747
Plutella xylostella 111, 758, 760
Plutellidae 111, 721, 726, 758–760
Pneumoridae 262, 274
Pneumoroidea 262
Pnirontis 425
Podabrocephalidae 634
Podagrion 529
Podagrionini 533
Podisus 430–431
Podisus fuscescens 431
Podisus nigrispinus 430–431
Podium 333, 512
Podopinae 431–432, 435
Podopini 435
Podoscirtinae 259, 266, 270
Poduridae 147
Poduromorpha 142, 147–148, 151
Poecilesthus fasciatus 659
Poecilocloeus prasinatus 280
Poeciloderrhis 337
Poeciloxestia suturalis 671
Pogonembia 298
Poinarembia 292, 298
Polistes 484, 517, 572
Polistes billardieri biglumoides 574
Polistes billardieri ruficornis 574
Polistes canadensis 574
Polistes ferreri 572
Polistes versicolor 574
Polistinae 356, 516–517
Polpochila 606
Polybia 485, 488–489, 564, 574
Polybia atra 574
Polybia ignobilis 574
Polybia sericea 485, 488–489, 574
Polybia tinctipennis 574
Polycaoninae 644–645
Polycentropodidae 699, 703, 705, 707–708
Polycentropodinae 708
Polycentropus 708
Polycestinae 630
Polyctenidae 395, 397, 399–400, 413, 419
Polygenis (Neopolygenis) atopus 782
Polygenis (Neopolygenis) dentei 782
Polygenis (Neopolygenis) frustratus 782
Polygenis (Neopolygenis) pradoi 782
Polygenis (Neopolygenis) pygaerus 782
Polygenis (Polygenis) acodontis 782
Polygenis (Polygenis) axius axius 782
Polygenis (Polygenis) axius pessoai 782
Polygenis (Polygenis) axius proximus 782
Polygenis (Polygenis) bohlsi bohlsi 782
Polygenis (Polygenis) bohlsi jordani 782
Polygenis (Polygenis) occidentalis occidentalis 782
Polygenis (Polygenis) occidentalis steganus 782
Polygenis (Polygenis) platensis platensis 782
Polygenis (Polygenis) rimatus 782
Polygenis (Polygenis) roberti beebei 782
Polygenis (Polygenis) roberti roberti 782
Polygenis (Polygenis) tripopsis 782
Polygenis (Polygenis) tripus 776, 778, 782
Polygenis 777, 780
Polymitarcyidae 177–183, 185
Polyneoptera 59, 62, 70–72, 78, 82, 251, 254, 257
Polyommatinae 724, 749–750, 752
Polyphaga 76, 576–577, 579, 582–583, 585, 587–588, 590, 613, 647, 835, 844
Polyphagidae 334
Polyphlebia 755
Polyplacidae 475, 478, 480
Polyplax 475, 478, 480
Polyplax serrata 480
Polyplax spinulosa 475, 478, 480
Polyplectropus 708
Polyporus 757
Polypriinae 655
Polypsocus 464
Polystoechotidae 556
Polythora viridescens 758
Polythore 221
Polythoridae 199, 208, 210, 218, 220, 226
Polytomus 629, 635
Polytomus marginatus 629
Polyzosteriinae 338
Pomachiliini 638
Pompilidae 424, 485, 492–493, 501, 514–515, 564, 813
Pompilinae 515
Ponera 27
Ponerinae 242, 514, 572, 607
Pongidae 480
Popillia 51
Porculus vianai 652
Poria 647
Poritiinae 749
Porphyrophora 33
Porphyrophora hamelii 33
Porphyrophora polonica 33
Porrerus 563
Potamanthidae 180
Potamocoridae 399–400, 402, 412
Potamocoris 412
Potamophilus 633
Pothea 422
Pouplainiella 285
Praecarthasis 418
Praelongorthezia 382
Praelongorthezia longispes 382
Praelongorthezia praelonga 382
Praeviogomphus 200, 223
Praos 245
Pratigi 425
Pratigi aristeui 425
Praydidae 721

Premolis semirufa 730
Prenolepis 173
Pretswichia 533
Prexaspes 305
Priacminae 604
Priasilphidae 587, 664
Primicimicinae 414
Prionacris cantans 281
Prioninae 577, 670–672
Prionoceridae 587, 660
Prionoglarididae 458, 461–462, 468
Prionolopha serrata 263, 281
Priosternus 614
Priscagrionidae 199
Prisopodidae 302, 304–307, 311
Prisopodinae 307, 311–312
Prisopodini 312
Prisopus 302, 305, 311
Prisopus atrobrunneus 311
Prisopus brunnescens 311
Prisopus sacratus 302, 305
Pristapenesia 510
Pristapenesia stricta 510
Pristaulacus 507–508
Pristocerinae 508
Probethylus 509–510
Probrachystomellides nicolaii 148–149
Procampodeidae 67, 164
Proceratiinae 514
Procleticini 430, 432, 434
Procornitermes 343, 345–346, 348
Procornitermes lespesii 343, 345
Procridinae 762
Proctolabinae 260, 276, 279–280, 282
Proctorenyxidae 493, 522
Proctotrupes 523
Proctotrupidae 490, 493, 498, 522–524
Proctotrupoidea 489, 493–494, 496–498, 521–523
Proctotrupomorpha 494, 521, 523
Prodecatoma 490, 529–530
Prodecatoma carpophaga 530
Prodidactidae 721
Prodoxidae 721, 725
Proentomum 467
Progomphus 207, 210, 223–224
Progomphus gracilis 210
Progomphus perithemoides 223
Proisotominae 151
Projapygidae 160, 162–165
Projapygoidea 164
Projapyx brasiliensis 165
Prometopinae 667
Pronotiopsocus 465
Propalticidae 587, 664, 666
Prophalangopsidae 262
Propicimex 414
Prorhinotermes 348
Prorifrons 728, 744
Prosaspicera 490
Proscoliinae 514
Proscopia 263
Proscopiidae 255, 258, 262–263, 274, 276, 284, 303
Proscopiinae 284
Proscopioidea 262–263, 274, 284
Proscratea 337
Prosevania fuscipes 508
Prosopistomatidae 180
Prosopistomatoidea 179
Prosorrhyncha 369, 399
Prostemmatinae 402, 418
Prostemmatini 418
Prosthetopinae 621
Prostomidae 578, 587
Prostominiinae 656
Protacraga micans 761
Protambulyx 734
Proteininae 623
Protelmidae 587, 630, 634–635
Protelmini 634
Protentomidae 157
Protentomobrya 77
Protesilaus glaucolaus 710
Protoblattaria 72
Protochauliodes 550
Protocucujidae 587, 664
Protodermaptera 243
Protodiplatidae 239
Protodonata 81–82, 188
Protoelytroptera 82
Protojapygidae 67
Protolestidae 199
Protomecoptera 769
Protomydas coerulescens 783, 814
Protoneuridae 214
Protoneurinae 199–200, 206, 208, 212–214
Protopaussinae 607–608
Protopeltidae 587, 660
Protoprocto asodes 523
Protopselaphinae 623
Protopsylliidae 370
Protoptila 706
Protoptilinae 706
Protortonia navesi 382
Protosialis 550
Protosialis bifasciata 550
Protosphindinae 669
Protosternini 619
Prototheoridae 721
Protoxenidae 568
Protoxenos 570
Protoxenos janseni 570
Protrinemuridae 171
Protroctopsocidae 461
Protura 4, 7, 14, 32, 39, 43, 45, 49, 58–59, 61, 66–68, 82, 137, 140–141, 147, 155–158, 160, 843
Proutista moesta 570
Provalljapyx 165
Provalljapyx brasiliensis 165
Provalljapyx lanei 165
Proxiphocentroninae 708
Psaenythia bergii 574
Psalidia 117
Pselaphidae 622
Pselaphinae 577, 582, 617–618, 622–623
Psephenidae 584, 587, 593, 630, 634, 636
Psepheninae 634
Psephenoidea 630
Psephenoidinae 634
Psephenus 634, 636
Pseudacanthops 323
Pseudachorutes auricularius 144
Pseudaonidia trilobitiformis 380
Pseudarchipsocus 460
Pseudastroma perducta 276
Pseudaulacaspis pentagona 380
Pseudauletes luceus 680
Pseudenneboeus 651
Pseudenneboeus ruficolor 651
Pseudergolinae 750
Pseudeumastacops 276, 283
Pseudeumastacops sinopensis 276
Pseudischnoptera 339
Pseudisobrachium 509
Pseudobistonidae 721
Pseudocaeciliidae 458–459, 461, 464–465, 468
Pseudocaecilius 469
Pseudochodaeus estriatus 625
Pseudochrodes 654
Pseudococcidae 372, 374, 378, 382–384, 527–528
Pseudoconis 560
Pseudocyrtocoris 431
Pseudocyrtocoris laceratrus 431
Pseudodorus 797
Pseudofoenus 508
Pseudogametes hermanni 804
Pseudogastrotheus synterminus 173
Pseudoleria 808
Pseudolestidae 199
Pseudomacronema 707
Pseudomarava prominens 242
Pseudomastacinae 274, 276, 283
Pseudomastax 274, 276, 283
Pseudomastax personata 276
Pseudomelanactini 638
Pseudomeninae 640
Pseudomenopon pilosum 476
Pseudomethoca 512
Pseudomiopteryx 316, 319, 326
Pseudomiopteryx spinifrons 316, 319
Pseudomops 329, 339
Pseudomorpha laevissima 607
Pseudomorphinae 586, 607
Pseudomyrmecinae 513
Pseudomyrmex 512–513
Pseudonautia 281, 285
Pseudoneureclipsidae 703
Pseudoneureclipsinae 708
Pseudopachylosticta subflavata 504
Pseudophacopteron 377, 379
Pseudophasma 304
Pseudophasmatidae 302–308, 311–312
Pseudophasmatinae 312
Pseudophilothrips 356, 359, 362
Pseudophilothrips ichini 359
Pseudophloeinae 404, 441
Pseudophotopsidinae 514
Pseudophyllinae 255, 260, 262, 267–268, 272
Pseudophyllodromiidae 334
Pseudophyllodromiinae 332, 334, 336, 339–340
Pseudopomyzella 816
Pseudopomyzidae 786, 794, 812, 816
Pseudopontiinae 751
Pseudopostega 745
Pseudopsinae 623
Pseudosinella 146
Pseudostigmatinae 189–190, 196, 199–200, 203, 206–208, 212, 214–216, 226
Pseudotelegeusis 643
Pseudovates 325
Pseudoxenos 572, 574
Pseudoxenos itatiaiae 574
Pseudoxyops 326
Psila 805
Psilidae 786, 794, 805, 809, 816
Psilocladinae 641–642
Psilocladus 642
Psilodon schuberti 622
Psilopsocidae 461
Psiloptera bicarinata 630
Psitticimex 414
Psocathropos 470
Psocetae 461–463
Psocidae 457–461, 464, 469
Psocidiidae 458
Psococerastis 460
Psocodea 64, 72–73, 82, 109, 138–140, 419, 457–483, 833–835, 838, 843–844
Psocomorpha 459, 461–462
Psocoptera 10, 63–64, 72–73, 82, 399, 457–470, 518, 525, 531, 560, 833–835, 843–844
Psoinae 644–645
Psoquilla marginepunctata 469
Psoquillidae 459, 461, 463, 469
Psychidae 711, 713, 718, 721, 725–726, 756–758
Psychobiellinae 561
Psychodidae 111, 124, 785–786, 788–789, 796, 816
Psychodinae 816
Psychodomorpha 105, 786–787
Psychomyiidae 703
Psychopsidae 556
Psycomyoidea 703
Psygmatocerus wagleri 671
Psyllaephagus pilosus 372
Psyllidae 370, 372, 375, 381–382, 560, 572

Psyllipsocetae 461
Psyllipsocidae 458, 460–462, 470
Psyllipsocus 460, 470
Psylloborini 648
Psylloidea 369–375, 377, 379–382, 506, 533
Psyllomorpha 371
Psyllotroctes 468
Ptecticus testaceus 798
Ptenothrix 149
Pterinoxylus 304, 311
Pteriptyctinae 649
Pterocalidae 821
Pterocallini 821
Pterochroza 272
Pterochrozinae 259, 267–268, 272
Pterocolidae 679
Pterodontia 796
Pterogeniidae 577, 587
Pterolonchidae 721
Pteromalidae 492–494, 502–503, 525–526, 529–533
Pteromalinae 532
Pterombrus 516
Pteronarcyidae 251
Pterophasmatidae 303
Pterophoridae 721, 725, 733, 753, 756
Pterophorinae 753
Pterophoroidea 713, 721, 723, 731, 733, 737, 753
Pterophthirus 472, 479
Pterophthirus alata 472
Pterotarsus bimaculatus 641
Pterotinae 641
Pterovianaida 427
Pterygota 4, 6, 8, 10, 12–14, 32, 39, 57, 59, 61, 67, 69, 71, 78, 82, 188, 713, 842–843
Pthiridae 457, 471, 475, 477, 480
Pthirus gorillae 480
Pthirus pubis 457, 471, 474, 480
Ptiliidae 576, 583, 585–587, 591, 616, 620–621
Ptiliinae 616
Ptilinae 622
Ptilininae 646
Ptilocerembiidae 295, 301
Ptilocolepidae 703
Ptilocolepinae 707
Ptilodactyla 636
Ptilodactylidae 587, 593, 599, 630, 634, 636
Ptilodactylinae 635–636
Ptilomerinae 406
Ptiloneura baiana 458
Ptiloneuridae 458, 460–463, 467, 470
Ptilophorinae 655–656
Ptilopsylla leptina 781
Ptinella 621
Ptinidae 510, 580, 587, 597, 644–646, 663
Ptiniidae 644
Ptininae 645–646
Ptinus brasiliensis 645
Ptychoderes elongatus 679
Ptychopteridae 786
Ptychopteromorpha 786–787
Puiggaria 286
Pulex 780
Pulex irritans 774, 777, 780, 782
Pulicidae 773, 777–780, 782
Puliciphora 815
Pulicoidea 777
Pulvinaria 379
Pupipara 419
Puplesis 744, 757
Purenleon 563
Purex 247
Puri 547, 549–551
Puri aleca 551
Putoidae 372
Puyehumyia 96
Pyanisia 657
Pycnopalpa 269
Pycnopalpini 268
Pycnosarcini 282
Pycnoscelinae 337–338
Pycnoscelus 337–338
Pycnoscelus surinamensis 338
Pygidicrana 239, 242, 246–247
Pygidicranidae 239, 241, 243–244, 246–247
Pygiopsyllidae 777, 779–780
Pygirhynchus 305
Pygirhynchus vigilans 305
Pygoda 433
Pyragra 247
Pyragrinae 247
Pyragropsis 247
Pyralidae 243, 717, 719, 721, 725–726, 729–730, 743, 753–754, 756
Pyralidoidea 26
Pyralinae 754
Pyralis farinalis 730, 754
Pyralis manihotalis 754
Pyraloidea 721, 723, 731, 737, 743, 753
Pyraustinae 754, 756
Pyrearinus janus 641
Pyrgacrididae 262
Pyrginae 749, 752
Pyrgomorphidae 254, 262, 274, 276, 284
Pyrgomorphinae 284
Pyrgomorphoidea 262, 274, 284
Pyrgotidae 783, 786, 793, 805, 814, 817
Pyrgus orcus 752
Pyrochroidae 587
Pyrogaster 642
Pyrophorina 638
Pyrophorini 638–639
Pyrophorus divergens 639
Pyrops 26
Pyrota vittigera 654
Pyrrhocoridae 399, 403, 438–440
Pyrrhocoroidea 399, 403, 427, 439
Pyrrhopyginae 749, 752
Pyrrhosphodrus caatingensis 424
Pythidae 587, 654
Qinococcidae 372
Quasilema 676
Quasitagalis 425
Quasitagalis afonsoi 425
Quentalia 733
Quesada 389–390
Rachiceridae 821
Rachicerus 797–798, 812, 821
Rachicerus obscuripennis 812
Rachicerus shannoni 797–798
Rachiplusia 729, 747
Rallidentidae 180
Ramsdelepidion shusteri 80
Ranatra 409, 411
Ranatrinae 411
Rangomarama 817
Rangomaramidae 89, 786, 789, 817
Rangomaraminae 817
Raphidioptera 64, 73–75, 82, 551, 556
Rapismatidae 556
Rapoportella mucronata 144
Raptipedia 769
Raptrix 316, 323
Raptrix perspicua 316
Rasahus 420, 424
Rasahus setosus 420
Ratardinae 736
Ratemidae 475
Reduviidae 112, 320, 395–396, 399, 401–402, 413, 415, 418–421, 424, 530, 844
Reduviinae 420, 422, 424–425
Reduvioidea 399, 418–419
Rehnidium 286
Rentoniidae 587, 595, 660, 662
Rentoniinae 662
Restheniini 417
Reticulatodemus 437
Rhabdepyris 509
Rhabdura 163–164
Rhachiberothidae 553–558, 562–564
Rhadalidae 587, 660
Rhagadochir 298
Rhagadotarsinae 406
Rhagionidae 786, 790, 798–799, 817
Rhagoletis 34, 820
Rhagophthalmidae 577, 587, 635
Rhagovelia 398, 407
Rhagoveliinae 407–408
Rhammatocerus 259
Rhammatocerus schistocercoides 263
Rhantus 608
Rhantus calidus 608
Rhantus signatus 608
Rheumatobates 405–406
Rhiginia 422
Rhinaspis aenea 626
Rhinocolinae 375, 377
Rhinomaceridae 685
Rhinophoridae 786, 791, 804, 817
Rhinopomyzella 816
Rhinorhipidae 587, 635
Rhinorhynchinae 685
Rhinotermes 347–348
Rhinotermes marginalis 347
Rhinotermitidae 341, 343, 345, 347–348
Rhinotermitinae 347
Rhinotoridae 808
Rhinotorini 793, 808
Rhionaeschna 210, 212–214, 218, 222
Rhionaeschna bonariensis 210
Rhionaeschna punctata 212–214
Rhipiceridae 577, 586–587, 593, 629, 635
Rhipidiinae 586
Rhipidita 100
Rhipidolestidae 199
Rhipiphoridae 655
Rhizoecidae 372, 374, 383
Rhizoecinae 384
Rhizoecus coffeae 383
Rhizoglyphus echinopus 778
Rhizophagidae 666
Rhizophaginae 667
Rhizophagus 666
Rhodesiella 808
Rhodnius 35, 43, 426
Rhodnius robustus 426
Rhodoneura lunula 756
Rhopalidae 399, 403, 440–441
Rhopalinae 441
Rhopalocera 723
Rhopalomutillinae 514
Rhopalopsyllidae 777, 779–780, 782
Rhopalopsyllinae 777, 780, 782
Rhopalopsylloidea 777
Rhopalopsyllus 775, 780, 782
Rhopalopsyllus australis 775, 782
Rhopalopsyllus australis australis 782
Rhopalopsyllus australis tamoyus 782
Rhopalopsyllus australis tupiniquinus 782
Rhopalopsyllus australis tupinus 782
Rhopalopsyllus crypturi 782
Rhopalopsyllus garbei 782
Rhopalopsyllus lugubris lugubris 782
Rhopalopsyllus lutzi 782
Rhopalopsyllus lutzi lutzi 782
Rhopalopsyllus saevus 775, 782
Rhopalosoma 516

Rhopalosomatidae 493, 497, 499, 502, 512, 514, 516
Rhyacophilidae 703, 706
Rhyacopsyche 707
Rhymbus pallidus 649
Rhynchitidae 679
Rhynchitinae 679–680
Rhynchitoplesius eximius 685
Rhyncholepta 434
Rhynchophora 678
Rhynchophoridae 681
Rhynchophthirina 471, 473–475, 477, 479
Rhynchosciara 101, 796
Rhynchosciara baschanti 796
Rhynchotermes 347–348
Rhynchotermes nasutissimus 347
Rhyniella praecursor 66, 77, 142
Rhyniognatha hirstii 77
Rhyopsocus 459, 469
Rhyopsocus rafaeli 469
Rhyparobia maderae 337
Rhyparochromidae 396, 399, 436, 439
Rhyparochrominae 439
Rhyparochromini 439
Rhysodiastes costatus 606–607
Rhysodidae 607
Rhysodinae 580, 590, 606–607, 609
Rhyssinae 519
Rhythirrininae 682
Rhytidochrotinae 260, 275–276, 282–283
Riatia 336, 339–340
Ricaniidae 386, 388, 394
Richardiidae 786, 794, 805, 817
Ricinidae 475–476, 478, 480
Ricinus 480
Ricinus invadens 480
Ricinus pessimalis 480
Riggiella 437
Rileyinae 530
Rimanella arcana 221
Rimanellidae 199, 208, 219, 221, 224
Riodinidae 714, 721, 725, 748–749, 752, 756
Riodininae 752–753
Ripalda 563
Ripersiella 383
Ripersiella loksae 383
Ripidiinae 655–656
Ripiphoridae 586–587, 592, 596, 603, 650, 655–656
Ripiphorinae 656
Ripipterygidae 262, 274, 285
Ripipteryginae 286
Ripipteryx 286–287
Rivetinidae 320
Rivulinae 746
Rodolia cardinalis 110
Roeslerstammiidae 721, 742
Rogadinae 518
Rogambara 817
Rohrthripidae 354
Rolepa 733
Romaleidae 255, 260, 262–263, 275, 277–278, 281, 285
Romaleinae 260, 263, 275, 277, 281, 284–285
Romaniella 500
Ropalomera stictica 806
Ropalomeridae 786, 792, 806, 817
Roppaneura beckeri 201
Roproniidae 493, 522
Rosema demorsa 752
Rossianidae 703
Rothschildia aurota 727, 734
Rothschildopsylla noctilionis 781
Rotoitidae 493
Rupisalda 413
Ruptitermes 348
Russellaspis pustulans 378
Russelliana 383
Russelliana solanicola 383
Rutela lineola 627
Rutelinae 626–629
Ryparochromidae 438
Sabulodes 741
Sabulopsocidae 461
Saccharicoccus sacchari 382
Sacium 648–649
Sagalassa 755–756
Sagridae 672
Sagrinae 586, 674–676
Saica 420
Saicinae 420, 422, 425
Saileriolidae 399
Saissetia 379, 530
Saissetia oleae 530
Salassinae 733
Saldidae 396–397, 399, 401, 411–413
Saldinae 413
Saldoidea 399
Saldula 413
Salia lysippusalis 728
Salininae 152
Salpingidae 576, 587, 592, 598, 601, 650, 654, 656
Salpinginae 656
Salpingogaster halcyon 812
Saltatoria 255
Salvinia molesta 110
Salyavata 420, 425
Salyavata cornuta 420
Salyavatinae 420, 422, 425
Sandalidae 635
Sandalus 635
Santocellus 560
Saprininae 613, 618
Saprosites 626
Sapyga 515
Sapygidae 492–493, 502, 514–516
Sapyginae 516
Sarcinatrix 245
Sarcophagidae 128, 786, 792, 804, 817–818
Sarcophaginae 818
Sarsina violascens 728
Sathrobrota rileyi 739
Saturniidae 53, 710, 716, 719–721, 724, 726–727, 730, 733–734, 754, 820
Saturniinae 727, 733–734
Satyrinae 725, 748, 750–751, 756
Saussurembia 298, 301
Saussurembia exigua 301
Scaphidiidae 622
Scaphidiinae 617–618, 622–623
Scaphidium 617–618
Scaphidomorphus bosci 664
Scaphura 259, 268, 271–272
Scaphydra 605–606
Scaphydra angra 605
Scapteriscinae 259
Scapteriscus 262
Scaptocorini 428
Scaptocoris 426, 428–429
Scaptocoris buckupi 429
Scaptocoris carvalhoi 428
Scaptocoris castanea 426, 428–429
Scaptomyza 807
Scapulizoros 236
Scarabaeidae 26, 36, 514, 516, 522, 577–578, 580, 582–583, 586–588, 591, 624, 626–628, 813, 817
Scarabaeiformia 587, 615, 624
Scarabaeinae 95, 578, 586, 626–629
Scarabaeoidea 580, 582–583, 585, 587, 591, 624–625, 629
Scardiinae 758
Scaria 275, 286
Scaria jonasi 275
Scarites sulciceps 607
Scaritinae 607, 609
Scathophagidae 786
Scatopsidae 89, 98, 786, 789, 796, 818
Scelembia 298
Scelembiidae 295
Scelembiinae 298
Scelimeninae 286
Scelio 522
Scelionidae 485, 490, 493, 498, 502, 506, 515, 521, 845
Scelioninae 522
Sceliotrachelinae 521
Sceloenopla 673
Sceloenopla maculata 673
Scenopinidae 786, 790, 799, 818
Schistocerca 258, 263, 280
Schistocerca cancellata 258–259, 263, 279
Schistocerca flavofasciata 280
Schistocerca pallens 263
Schistonoeidae 721
Schistonota 179
Schistopeltis 338
Schizembia 298
Schizocordulia 222
Schizophilinae 640
Schizophora 96, 786–788, 801–808
Schizopilia 338
Schizopodidae 587, 629
Schizoptera 396
Schizopteridae 396, 399, 401, 404–406
Schizopterinae 405–406
Schlettereriinae 506
Schlettererius 506
Schoenobiinae 753–754
Schreckensteiniidae 721
Schreckensteinioidea 721
Schultesia 338
Sciablatta 339
Sciadoceridae 815
Sciaridae 98, 523, 784, 786, 789, 796, 818
Sciaroidea 817
Sciogriphoneura brunnea 808
Sciomyzidae 96, 786, 791–792, 806, 818
Sciomyzoidea 786
Scipopus diversus 811
Scirtes 611, 614
Scirtidae 587, 593, 611–612, 614
Scirtinae 614
Scirtoidea 579, 587, 612, 615
Scirtothrips 356, 359
Scirtothrips dorsalis 356
Scleroderminae 508
Sclerogibbidae 493, 497, 499–500, 508–510, 532
Scobina 505
Scolebythidae 493, 501, 508–510
Scolecocampinae 746
Scolembia 298
Scoliidae 493, 495, 501, 512, 514
Scoliinae 514
Scolioidea 493, 501, 508, 510, 514
Scoliopteryginae 746
Scollopela 413
Scolopini 413
Scolopocoris 413
Scoloposcelis 414
Scolopsyllus 779–780
Scolothrips 352, 356–357
Scolothrips sexmaculatus 357
Scolytidae 532, 681
Scolytinae 128, 580, 586, 617, 644, 652, 656, 681–684
Scopuridae 251
Scotinophara 435
Scotinophora 432
Scotinus 657, 659
Scotinus platynotos 657
Scotocryptodes germaini 615
Scotocryptopsis 615

Scotocryptus (Scotocryptopsis) parasitus 615
Scraptia 656
Scraptia triangularis 656
Scraptiidae 587, 594, 650, 656
Scraptiinae 656
Scudderiini 268
Scutelleridae 399, 403, 428, 433, 435–436, 572
Scutellerinae 436
Scutothrips 363
Scydmaenidae 622
Scydmaeninae 617–618, 623–624
Scymnillini 602
Scyrothis 732
Scythrididae 721, 737, 740
Scythris 740
Scytopsocus 465, 469
Scytopsocus fuscus 465
Sehirinae 428
Sehirus 428
Seira 141, 145
Selandriinae 504
Selenothrips rubrocinctus 356, 358, 360
Semaeomyia 490, 507
Sematura 728, 741–742
Sematuridae 721, 728, 741
Sematurinae 741
Semidalis 553, 561
Semiotini 638
Semiotus 640–641
Semiotus intermedius 640
Semiotus sanguinicollis 641
Semyra 761
Senopterina 805, 812, 816
Senopterina macularis 805, 812
Seopsocus 459, 464
Sepedonea 806, 818
Sepedonea trichotypa 806
Sepsidae 128, 786, 792, 806, 818
Sepsisoma 817
Serbana 435
Serbaninae 435
Sericostomatidae 703, 705, 708
Sericostomatoidea 703
Sericothripinae 363–365
Serinethinae 441
Serphidae 523
Serphitidae 523
Serphus 523
Serritermes 348
Serritermes serrifer 329, 341, 343–344, 347–348
Serritermitidae 329, 341, 343, 345, 347–348
Serropalpidae 652
Sesiidae 713, 715, 721, 726, 754–756
Sesiinae 755
Sesioidea 721, 730–732, 754
Setellia 817
Setomorphinae 758
Sharasialinae 550
Siagoninae 607
Sialidae 53, 74, 546–551
Siculodes 755
Siculodinae 755
Sierolomorphidae 493, 514
Sigaloessa 809
Sigara 410
Signiphora 529, 532
Signiphora borinquensis 532
Signiphoridae 493, 503, 526, 529, 532–533
Silinae 636, 638
Silis laeta 638
Silphidae 586–587, 591–592, 595, 616, 620, 622
Silphinae 591, 616, 622
Silvanana 394
Silvanidae 587, 596–597, 599, 664, 668, 670
Silvaninae 668
Silvestrellatinae 173
Silvestridia artiochaeta 158
Simacauda 733
Simacauda virescens 733
Simaethistidae 721
Simaethistoidea 721
Simuliidae 75, 111, 123, 178, 785–786, 789, 795, 818
Simulium 795, 819
Simulium incrustatum 795
Sinacymatophlebia mongolica 221
Sinembiidae 295
Sinentomidae 157
Sinentomoidea 157
Siphlaenigmatidae 180
Siphlonuridae 180
Siphluriscidae 180
Siphonaptera 22, 30, 49, 52, 65–66, 73, 75–76, 79, 81–82, 111, 138, 140, 477, 532, 769, 773–782, 833–835, 837, 840–841, 844
Sirex 505
Sirex noctilio 494, 505, 521
Siricidae 489–490, 492–494, 496, 504–506, 519, 521
Siricoidea 489–490, 493, 496, 504
Sirthenea 424
Sisyra 556, 562, 564
Sisyra panama 556, 562
Sisyridae 554–558, 562, 564
Sitophilus 682
Sitotroga cerealella 730, 739
Skalistes 245
Smerinthinae 727, 734–735
Smerinthini 734
Smerymgolaphria gurupi 812
Smicridea 707
Smicrideinae 706–707
Smicripidae 587, 664
Sminthuridae 143–145, 147, 149, 152
Sminthurididae 147, 149, 152
Sminthurinus 150
Sminthurus viridis 148
Snelenia 740
Soa 459, 467
Soa flaviterminata 459
Sobarocephala 804, 807, 809
Sogatella furcifera 570
Solenopotes 479
Solenopotes capillatus 479
Solenopsis 173, 528, 570
Solenopsis invicta 570
Solenopsis saevissima 173
Solieriinae 623
Solitarius 650
Solva 810, 821
Solvidae 821
Somabrachyidae 721
Somatia 819
Somatia schildi 819
Somatiidae 786, 791, 819
Sorellembia 298
Sorocaba 733
Sosylus 646, 648
Spalangia 532
Spalangiinae 530, 532
Spanglerogyrinae 611
Spaniophlebia 180
Sparatta 242, 247
Spathalium 284
Speciomerus giganteus 673
Spelaeometra 407
Speleoberotha 558–559
Spercheidae 587, 600, 614–615, 619
Spercheinae 619
Spercheus 614, 620
Spercheus emarginatus 620
Spercheus fimbriicollis 614, 620
Spercheus halophilus 620
Spermozorinae 236
Spermozoros 236
Sphaeridia 143, 145
Sphaeridiinae 619
Sphaeridinae 614, 619
Sphaeridini 619
Sphaeridopinae 420, 422, 425
Sphaeridops 420, 425
Sphaeridops aurantius 420
Sphaeritidae 587, 615
Sphaeriusidae 587, 605
Sphaeroceridae 786, 792, 794, 803, 808, 810, 819
Sphaeroceroidea 786
Sphaeropsocidae 461
Sphaeropthalma 512
Sphaeropthalminae 514
Sphecidae 333, 493, 495, 501, 510, 512, 516, 564, 572, 574, 818
Sphecinae 512
Sphecoidea 510
Sphenorhina rubra 385
Sphex ichneumoneus 574
Sphindidae 587, 594, 597, 664, 668, 670
Sphindinae 669
Sphindiphorinae 669
Sphindociinae 652
Sphindus 669
Sphingidae 715, 720–721, 724, 727, 733–735
Sphinginae 727, 734–735
Sphingini 734
Sphingulini 734
Sphinx 735
Spicipalpia 703
Spiladarcha 759
Spilogona sanctipauli 811
Spilomelinae 754
Spilopyrinae 674
Spinonemia chilensis 306, 309
Spinothecidae 147
Spiralizoridae 234–238
Spiralizorinae 236
Spiralizoros 236
Spiroberotha tocantinensis 558, 563
Spodoptera 747
Spodoptera dolichos 729
Spodoptera frugiperda 533, 728
Spondyliaspidinae 375, 377
Spondylidae 669
Spondylidinae 670
Spongiphora 239, 242, 246–247
Spongiphoridae 239–247
Spongovostox 247
Spurostigmatidae 461, 463, 470
Stachia folsomi 151
Stachiella 480
Stactobiini 707
Stagmatoptera 319–320, 325, 572, 574
Stagmatoptera biocellata 320
Stagmatoptera precaria 319
Stagmatoptera septentrionalis 319
Staleochlora humilis 281
Staphylinidae 239, 523, 577, 582–583, 585–588, 592, 597, 617–618, 620, 622
Staphyliniformia 587, 615
Staphylininae 585, 617–618, 623–624
Staphylinoidea 579, 582–583, 587, 615, 620
Stathmopodidae 721, 737, 740
Stathmopodinae 740
Statira gemmifera 657
Staurophlebia 207, 222
Stegasta bosqueella 739
Stegobium paniceum 646
Steingeliidae 372
Steinovelia 407
Steirastoma stellio 671
Steirodon dentiferoides 270
Steirodontini 255, 268
Steleops purus 469
Stemmocryptidae 399, 404
Stenacris 2
Stenaestethus 618
Stenaesthetus 617
Stenchaetothrips biformis 360, 364
Stenembia 292, 298

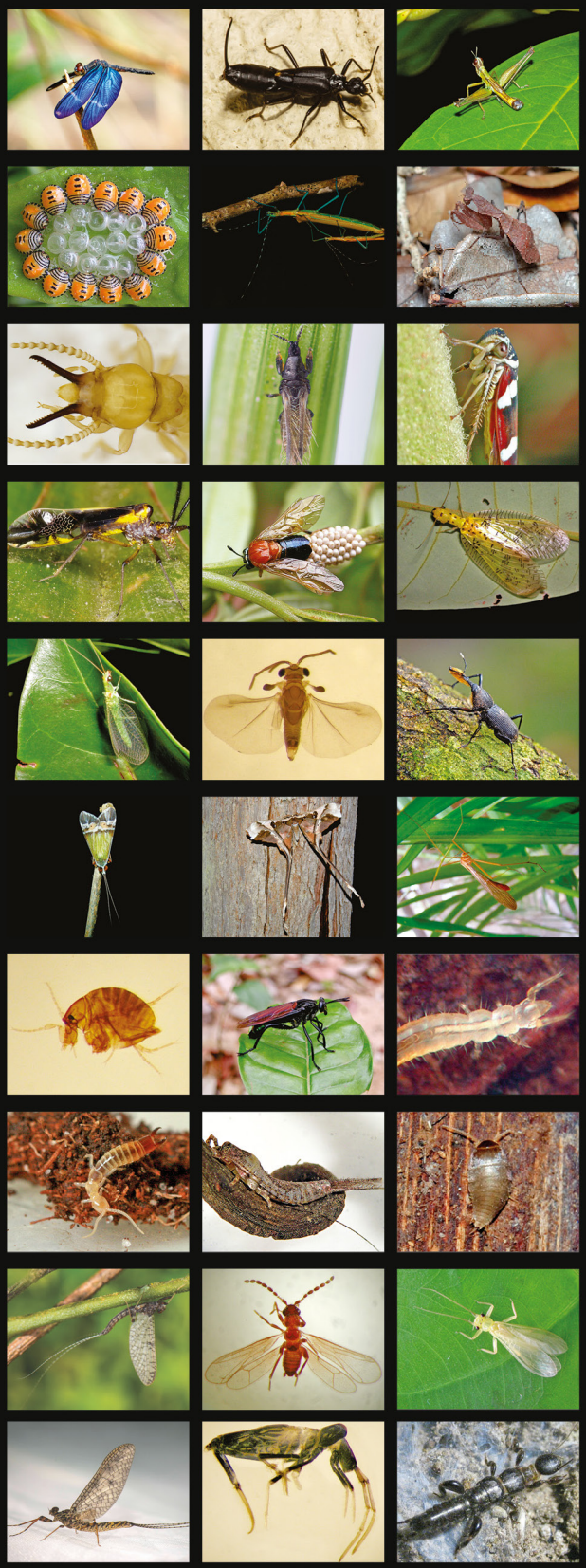
Steninae 617–618, 623
Stenoblatta 339
Stenocaecilius 465
Stenocephalidae 399, 440
Stenochiinae 657–659
Stenocoris 439–440
Stenocorixinae 410
Stenocyphoninae 614
Stenodemini 417
Stenodycta 80
Stenogastrinae 516
Stenoma 739
Stenoma catenifer 739
Stenomatinae 727, 737, 739–740
Stenomicra 809
Stenomicrinae 815
Stenopelmatidae 262
Stenopelmatoidea 257–258, 262–265, 268
Stenophylla 320, 322, 324–325
Stenophyllidae 320–322, 324–325
Stenopoda 420, 425
Stenopoda flavida 420
Stenopodainae 420–421, 425
Stenopsocidae 459, 461, 463, 465, 470
Stenopsychidae 703
Stenosmylinae 558, 563
Stenotrachelidae 587, 650
Stenurothripidae 354, 357–358
Stenus 617–618
Stenus cyaneosplendidens 618
Stephanidae 489, 493, 496, 506–507
Stephaninae 506
Stephanocircidae 777, 779–780, 782
Stephanoidea 493–494, 496, 506
Sterculia 622
Stereodermus similis 682
Stereoma angularis 676
Sternopsylla 781
Sternopsylla distincta 781
Sternopsylla distincta distincta 781
Sternorrhyncha 26, 33, 369–384, 399, 521, 526–527, 530, 532, 679, 739–740
Steropinae 651
Sterrhinae 741
Sthenobaea uniformis 726
Sthenophylla cornigera 316
Sticholotidini 602
Stichotrema 569–570, 572, 574
Stichotrema beckeri 572, 574
Stichotrema dallatorreanum 569–570
Stichotrema wygodzinskyi 572
Stictococcidae 372
Stictopterinae 729, 746
Stigmacoccidae 372, 374–375, 381, 383
Stigmacoccus 375, 383
Stigmacoccus asper 383
Stigmacoccus paranaensis 375, 383
Stilodes 676
Stilpnonotus 654–655
Stilpnonotus postsignatus 655
Stiphra 263
Stiphrosoma 809–810
Stiretrus 431
Stiretrus decemguttatus 430–431
Stiriinae 747
Stolas imperialis 673
Stolotermes inopinus 341
Stolotermitidae 345–346
Stomatothrips 356, 359, 363
Stomatothrips angustipennis 359
Strachiini 430, 434
Strangalia fulvicornis 671
Stratiomyia 23
Stratiomyidae 523, 527, 786, 790, 798, 810, 812, 819
Stratiomyomorpha 786–787, 819
Stratocleinae 312
Streblidae 784–786, 791, 794, 803, 814, 819
Strepsiptera 43, 47, 49, 51, 64–65, 73–77, 82, 138, 140, 568–574, 845
Strepterothrips brasilianus 357
Streptocephalus 95
Stridulivelia 407
Striglininae 755
Strongylium 657, 659
Strongylium aurichalceum 659
Strongylophthalmyiidae 786
Strongylopsalis 247
Sturmiidae 147, 149, 151–152
Sturmius 152
Sturmius epiphitus 152
Sturmius panamaensis 152
Sturmius truncivivus 152
Stylogastrinae 805
Styloperlidae 251
Stylopidae 568–572, 574
Stylopidia 76, 568–571
Stylotermitidae 345–346
Subnicoletiinae 172–173
Subprotelaterinae 637
Suillia 808
Supella 334, 340, 530
Supella longipalpa 334, 340
Superodontella nana 144
Supputius cincticeps 431
Suragina 798–799, 817
Suragina pacaraima 798
Surijokopsocidae 458
Surinamellini 417
Susumaniidae 303
Sycoecinae 526
Sycophaginae 526
Sycoracinae 816
Sycorictinae 526
Sycoryctinae 532
Symmoca 738
Sympherobiinae 561
Sympherobius 557
Symphrasinae 554, 556–557, 562, 564
Symphylurinus almedai 165
Symphylurinus antenofloridus 165
Symphylurinus arlei 165
Symphylurinus discretus 165
Symphylurinus grassii 165
Symphylurinus palermi 165
Symphylurinus paratus 165
Symphylurinus travassosi 165
Symphypleona 39, 142–143, 147, 149, 151
Symphyta 493
Synaptogobia 408, 410
Synaptogobiinae 410
Syncalypta 630
Syncalypta striata 630–631
Syncalyptidae 630
Syncalyptinae 631
Synchroidae 587, 650
Syncoptozus 377, 380
Syncoptozus mexicana 380
Syndesinae 622, 625
Synemon 755
Synemonini 755
Synetinae 674
Synlestidae 199, 219
Synoestropsis 701, 704, 707
Synopeas 515
Synopyrophorinae 637
Synteliidae 587
Syntellidae 615
Syntermes 117, 173, 342, 348
Syntermes molestus 117
Syntermes nanus 346
Syntermes wheeleri 343, 345
Syntermitinae 341, 348
Synthemistidae 199, 222
Syntomacrini 282
Syntomacris guttulosa 280
Syphraea speciosa 676
Syringogaster 805, 819
Syringogaster amazonensis 805
Syringogastridae 786, 792, 805, 819
Syringopaidae 721
Syrphidae 27, 372, 532, 785–786, 788, 790, 797, 800, 812, 814, 820
Syrphinae 820
Syrphoidea 786
Sysiridae 74
Systelloderes 404
Systelloderes spurculus 404
Systelloderini 404
Systellognatha 250–251
Systole 530
Systropus 799
Szelenyiopria 524
Tabanidae 27, 111, 785–786, 788, 790, 797–799, 814, 820
Tabanomorpha 786–787
Tabanus 117, 797–798
Tabanus importunus 117
Tachardia 33
Tachardiella 33, 381
Tachardiella artocarpi 381
Tachardiella ingae 381
Tachardiella nigra 381
Tachardiella ourinhensis 381
Tachardiella parva 381
Tachinidae 259, 506, 531, 588, 719, 761–762, 786, 788, 791, 802, 804, 812, 817, 820
Tachiniscidae 786
Tachiniscinae 820
Tachinus 624
Tachygerris 406
Tachyphyle olivia 728
Tachyporinae 605, 618, 623–624
Taeniaptera annulata 811–812
Taeniapterinae 811
Taeniophorini 285
Taeniopterygidae 251
Taenodema 618
Tafalisca elongata 259
Tafaliscinae 259, 266, 269–270
Tafaliscini 259, 266, 269
Tagalina 241, 247
Tagalis evavilmae 425
Tagiadinae 749
Taidocidia 806
Tainarys 377
Talaus 657
Tanaoceridae 262, 264, 274
Tanaoceroidea 262
Tanaostigmatidae 492–493, 503, 527, 530, 533
Tanaostigmodes fernandesi 533
Tanusia 272
Tanusiella 267
Tanyderidae 786
Tanypezidae 786, 793, 820
Tanyptera 51
Tanysphyrini 682
Taphropiestes 663–664
Taphropiestes plaumanni 663
Tapinella 468
Taraxitrichia 707
Tarisini 435
Tascina 755
Tascininae 755
Tasimiidae 703
Tasmosalpingidae 587, 664
Tatocnemididae 199
Tauroceras aries 657
Taurocerastinae 624
Taygetis virgilia 756
Taylorilygus 415
Tecmessa splendens 729
Tegeticula 724
Tegeticula yuccasella 725
Teiidae 262
Teinopodagrion 219
Teius oculatus 262
Telchin licus 729, 756
Teleasinae 522
Telebasis 207, 212, 214

Telegeusinae 592, 642–643
Telenominae 522
Telenomus 522
Telephanus 670
Telephoridae 636
Telmatometra 406
Telmatotrephes 409, 411
Teloganellidae 180
Teloganodidae 180
Telomerida 73
Temnocephala 251
Temnochilidae 663
Temnomastacinae 274, 276, 283
Temnomastacini 276, 283
Temnomastax 276, 283
Temnomastax tigris 276
Temnoscheila 663
Temnoscheila aenea 663
Temnoscheila colossus 663
Tenagobia 410
Tenebrionidae 516, 576, 580, 584, 586–588, 596–598, 602, 604, 637, 647, 650–651, 656–657, 659, 663, 665
Tenebrioninae 657–660
Tenebrionoidea 581, 647, 650–651, 654, 664
Tenthredinidae 50, 493, 500, 504–505, 508
Tenthredinoidea 485, 489, 493–494, 496, 500, 504
Tentyriopsis striipuncta 659
Tephritidae 518, 572, 785–787, 793, 806, 810, 820
Tephritoidea 786–787
Tepilia 733
Teratembia 292–295, 299, 301
Teratembia bancksi 292, 301
Teratembia producta 293–295, 299, 301
Teratembiidae 292–295, 297–299, 301
Teratomyzidae 786, 794, 821
Terebrantia 352–355, 357–361, 363–364
Teredidae 587, 647
Teredinae 648
Terheteroptera 398–399
Termatophylini 417
Termes 117–118, 348
Termes fatalis 117–118
Termes molestus 117
Termitaphididae 395, 399, 427–428
Termitaphis 428
Termitaradus 428
Termitaradus trinidadensis 428
Termitidae 329, 341–345, 347–348
Termitinae 343, 348
Termitococcinae 382
Termitococcus carratoi 382
Termitogeton 348
Termopsidae 345
Tersilochinae 519
Terthrothrips balteatus 359
Tessaratomidae 399, 403, 433, 436
Tesserocerus insignis 683
Testajapygidae 67
Testajapyx 67
Testajapyx thomasi 67–68, 160
Tetanocerini 818
Tetanorhynchus 263
Tethina carioca 808
Tethinidae 801, 808
Tetracampidae 493, 533
Tetracneminae 527, 841
Tetraconus 523
Tetralobinae 637
Tetramesa 530
Tetraonychidae 653
Tetraonychinae 653–654
Tetraonycinae 653
Tetraonyx 654
Tetraphaleridae 605
Tetraphalerinae 605
Tetraphalerus 589, 605
Tetraphalerus wagneri 605
Tetraphleps 413
Tetrapusinae 526
Tetrastichinae 529
Tetrataeniini 281
Tetratomidae 587, 650
Tetrigidae 262–263, 274–275, 286
Tetriginae 286
Tetrigoidea 262, 274, 286–287
Tetrigusina 638
Tetrix 287
Tetrixocephalus 284
Tetropium fuscum 111
Tettigarctidae 386, 389
Tettigidea 286
Tettigometridae 386, 391, 572
Tettigoniidae 12, 254–255, 257–260, 262, 264–265, 268–272, 570, 572
Tettigoniidea 262
Tettigonioidea 26, 257–260, 262, 265, 271
Thalmini 429
Thanatophyllum 338
Thanerocleridae 587, 595, 602, 660, 662–663
Thaneroclerinae 663
Thaumaglossa 645–646
Thaumaleidae 786, 789, 821
Thaumamannia 427
Thaumastellinae 428
Thaumastocoridae 399, 402, 413, 427
Thaumastocorinae 427
Thaumastocoris peregrinus 427
Thaumastodinae 633
Thaumatodryinae 509
Thaumatoneuridae 199
Theclinae 749–750, 752
Thecomyia 818
Theliopsychinae 707
Therevidae 786, 790, 799, 812, 821
Therevinae 821
Thericleidae 262
Therinia lactucina 727
Therioaphis trifolii 377
Thermobia 9, 67, 170, 173
Thermobia domestica 170, 173
Thespidae 319–324, 326
Thespoidea 320–321
Thesprotia 318–319, 326
Thesprotia macilenta 319
Thioscelis geranomorpha 727
Thomictis 760
Thorax 337
Thorictidae 645
Thrasorinae 520
Thraulodes 179
Thremmatidae 703
Thrinaconyx 318, 323, 326
Thripida 357
Thripidae 352, 354–360, 362–364
Thripinae 356–357, 363–365
Thrips 352, 358–359
Thrips tabaci 352, 358
Throcidae 635
Throscidae 583, 587, 595, 635, 639, 643–644
Thyanta 430, 435
Thyanta peditor 430
Thyatira 727
Thyatirinae 736
Thygater 512
Thylacosterninae 637–641
Thylodriidae 645
Thymalidae 587, 660
Thymbreus 424
Thynninae 516
Thyreocoridae 428
Thyreocorinae 403, 426, 428–429
Thyreophoridae 815
Thyridates 770
Thyrididae 721, 726, 754–756
Thyridinae 755
Thyridoidea 721, 723, 731, 743, 755
Thyrintheina arnobia 741
Thyrsophorus 458
Thysania 746
Thysania agrippina 728
Thysanoptera 10, 63, 72, 79, 80, 82, 138, 140, 352–367, 506, 836, 842, 845
Thysanura 59, 61, 67, 166, 170, 841
Thysanus 532
Tiamastus 780
Tibraca 435
Ticoplinae 514
Tillinae 662
Timema 306
Timematidae 305
Timnewia 463, 467
Timnewia jeaneae 467
Tinaegeria 740
Tineidae 711, 718, 721, 725–726, 730, 742, 757–758
Tineinae 758
Tineodidae 721, 733
Tineoidea 716, 721, 723, 732, 742, 757
Tingidae 395, 399, 401–402, 413, 427, 436, 531
Tinginae 402, 427
Tinthiinae 755
Tiphiidae 485, 493, 495, 499, 501–502, 514–516
Tiphiinae 516
Tipuana 383
Tipulidae 50, 785–786, 788, 796, 809, 821
Tipulomorpha 105, 786–787, 809
Tischeria 757
Tischeriidae 721, 726, 757
Tischerioidea 721, 732, 757
Titanacris 255
Titanochrysa 560
Titanoptera 255, 262
Titanus giganteus 576, 669, 671
Tithonophasma 302, 304–305
Tithonophasma cancellatum 305
Tithonophasma tithonus 302, 304
Tithrone major 319
Titya 744
Togepsyllinae 375, 377
Tolype 744
Tomoceridae 147
Tomoceroidea 147
Tomoderinae 651
Tomoplagia 810
Tonzidae 721
Toona ciliata 382
Toonglasa 433, 437
Toonglasa forficuloides 433
Tornocrusus browni 404
Torridincolidae 587, 590, 605–606, 634
Tortricidae 719, 721, 725–726, 729, 743, 758
Tortricinae 758–759
Tortricoidea 721, 723, 732, 743, 758
Tortyra sporodelta 727
Torulopsis 555
Torymidae 492–493, 502–503, 529, 531–533
Toryminae 533
Toxoderidae 320–321
Toxomerus virgulatus 814
Toxoptera 377
Toxorhynchites 784, 805
Tracheata 57–59
Trachelium 440
Trachelostenidae 658
Trachyderes succinctus 671
Trachypachidae 587, 607
Trachypetidae 518
Tramea 226
Transdryininae 509

Trapezitinae 749
Traverhyphes 180–181
Trechinae 607, 609
Trephotomasinae 410
Trepobates 406
Trepobatinae 406
Triacanthagyna 192, 212, 222
Triacanthagyna nympha 192, 212
Trialeurodes variabilis 376
Triassothripidae 357
Triatoma 415, 426, 530
Triatoma brasiliensis 426
Triatoma dimidiata 415
Triatoma pseudomaculata 426
Triatominae 395, 415, 419–422, 424–425
Tribalinae 618
Tribonium 338
Trichatelura borgmeieri 173
Trichatelura manni 173
Trichilogaster 532
Trichocentrus 437
Trichoceridae 786
Trichocorixa 410
Trichodectes 476, 478, 480
Trichodectes galictidis 480
Trichodectidae 473, 475, 478, 480
Trichodectinae 480
Trichogramma 109, 494, 524–525, 533–534
Trichogramma atopovirilia 533
Trichogrammatidae 109, 489, 493–494, 496, 503, 524–526, 530, 533
Tricholeiochiton 707
Tricholipeurus 480
Trichomyiinae 816
Trichophassus giganteus 728, 743
Trichophilopterus 480
Trichophora 399
Trichophyinae 623
Trichopsocidae 459, 461
Trichoptera 8, 30, 32–33, 49, 52, 65, 73, 75–76, 82, 95, 112, 138, 140, 188, 252, 506, 519, 549, 699–710, 713, 840
Trichopterida 65, 75
Trichopterygidae 621
Trichoscelia 555, 564
Trichoscelia geraldoi 555
Trichotonannidae 399, 404
Tricorynus 645
Tricorythidae 180
Tricorythodes 178
Trictenotomidae 587, 650
Tridactylidae 257, 262–264, 274–275, 285, 287, 572
Tridactylidea 262
Tridactylinae 287
Tridactyloidea 255, 262, 274, 285, 287
Tridentaformidae 721
Trigona 667
Trigonalidae 506
Trigonalyidae 493–494, 497, 506
Trigonalyoidea 493, 497, 506
Trigonalys 507
Trigonidiidae 260, 262, 264–265, 272, 572
Trigonidiinae 260, 265, 273
Trigonodera 655
Trigonofemora 286
Trigonopeltastes triangulum 626
Trigonopselaphus 622
Trigonopsis 333
Trigonurinae 623
Trilineatoxenos 570
Trimenopodidae 478
Trimenopon 480
Trimenopon hispidum 478, 480
Trimenoponidae 475, 478, 480
Trimorus 490
Trinodinae 646
Trinoton 473, 476
Trinoton anserinum 476
Trioblattella 340
Trioplus cylindricus 626
Trioza alacris 383
Trioza struthanthi 379
Trioza tabebuiae 383
Triozidae 372, 374, 383
Triozocera 571, 574
Triozocera buehrheimi 574
Triozocera paulistana 574
Triozoida 383
Triozoida limbata 381, 383
Tripetalocerinae 286
Triplectides 705, 707
Triplectidinae 707
Triplocania 467
Triplocania lamasoides 467
Triplocania manueli 467
Triplonychus plagiatus 641
Tripseuxoa 747
Trisecodes 528
Trissolcus 522
Tristiridae 262
Tritopsylla 779, 781
Trixagidae 643
Trizogeniates 627
Trochiliphagus 480
Trochiloecetidae 480
Trochiloectes 480
Troctomorpha 457, 459–462
Troctopsocidae 461–463, 470
Troctopsoculus 462, 470
Troctopsoculus brasiliensis 470
Troctopsocus separatus 462, 470
Trogidae 587, 591, 624, 629
Trogiidae 458, 460–461, 463, 470
Troginae 629
Trogiomorpha 459–462
Trogolaphysa 145
Trogoparvinae 646
Trogossidae 595
Trogossitidae 587, 594–595, 598, 601, 660, 662–664
Trogossitinae 664
Troidini 751
Tropicoparapamphantus 437
Tropicus 633
Tropidacris 255, 263, 281
Tropidacris collaris 263
Tropidacris descampsi 281
Tropiderinae 310
Tropiduchidae 386, 388, 393, 395, 572
Tropisternus (Priosternus) ovalis 614
Trosia 758
Trosiinae 758, 762
Trybliophorus 285
Trygonopterigidae 262
Trygonopterigoidea 262
Tryonicidae 333–334
Trypanaeinae 613, 618
Trypanaeus 613
Trypeticinae 618
Trypetidae 820
Trypoxylionidae 818
Tuberculobasis 214
Tubulifera 352–355, 357, 360–362, 364
Tujamita 640
Tullbergiidae 147–148, 150, 152
Tunga 773, 775–778, 780, 782, 845
Tunga bondari 780, 782
Tunga bossii 780, 782
Tunga caecata 780, 782
Tunga hexalobulata 780, 782
Tunga penetrans 773, 775–776, 778, 780, 782
Tunga terasma 780, 782
Tunga travassosi 780, 782
Tunga trimamillata 780, 782
Tungidae 773, 777, 779–780, 782, 840
Tunginae 780, 782
Tupiara ibirapitanga 176–177, 179
Tupiniquintrichia 707
Tupiperla 249, 252
Tuthillia 379–380, 383
Tuthillia cognata 383
Tylomus guttatus 684
Tylospilus 431
Tynacantha marginata 431
Typhaea 654
Typhlocybinae 390
Typhoctina 516
Typhoctinae 516
Typhoctini 516
Typophyllum 268
Tyrannocoris 431
Tyrannoraptor 267–268
Tyrannoraptor arboreus 268
Tyrannoseira 143–144, 146, 150
Tyrannoseira raptora 143–144
Uberabina 267
Udeocorini 439
Uenoidae 703
Ulidiidae 786, 792–793, 806, 821
Ulmeritoides 179
Ulmeritus 184–185
Ulmeritus saopaulensis 184
Ulodidae 587, 650
Ululodes 563
Ululodini 563
Unaspis citri 380
Ungla 560
Urania 742
Urania fulgens 742
Urania leilus 728
Uraniidae 719, 721, 728, 741–742
Uraniinae 728, 742
Urbanus proteus 728, 752
Urocerus flavicornis 505
Urodidae 721, 726, 758–759
Urodoidea 721, 732, 759
Urodontidae 678
Urodontinae 679
Urodus 758
Urodus venatella 758
Urostylididae 399
Uroxys terminalis 627
Usazoros 236
Ustyurtiidae 721
Uzelothripidae 354, 356–358, 362–363, 365
Uzelothrips scabrosus 356, 363, 365
Valenzuela 465
Valenzuela jamaicensis 465
Valeseguya 90
Valeseguyidae 90
Vanhorniidae 493, 522–523
Vaniini 417
Vartiana 560
Vates 325
Vatesus goianus 618
Vatinae 319, 321-322, 324-325
Veliidae 397–399, 402, 405, 407–408
Veliinae 407–408
Veliometra 407
Vella fallax 563
Velocipedidae 399
Velox 325
Venatorellus viridipedes 268
Veperoctenus 677
Vermileo 817
Vermileonidae 786, 817
Vermipsyllidae 777
Vermipsylloidea 777
Vescia 426–427
Vesciinae 421, 426
Veseris 425
Vesperidae 577, 587, 599, 669, 677–678
Vesperinae 577, 677
Vesperus 677
Vespidae 53, 391, 484–485, 488–489, 492–493, 495, 502, 506, 508, 512, 514, 516, 564, 572, 574, 818
Vespinae 516–517

Vespoidea 493–494, 496, 499, 501, 508, 510, 514
Vespula 51
Vestria 270
Vianaidinae 395, 427
Vietnamellidae 180
Vilga (Echinovilga) dallasi 440
Vodomaris 655
Volesus 425
Vostox 247
Watius cucullatus 659
Weberiella 408
Whalleyanidae 721
Whalleyanoidea 721, 723
Willistoniella 817
Willreevesia 463
Wockia 759
Wormaldia 708
Wygodzinskyella travassosi 422
Xabeini 255, 265, 270
Xanadoses 732
Xanthocaecilius 465
Xanthocaecilius granulosus 465
Xanthopastis timais 729
Xenasteiidae 786
Xenicola 270, 272
Xenicola xukrixi 270
Xenidae 570–572, 574
Xeniinae 284
Xenoblissus 437
Xenochaetina 806
Xenococcidae 372, 374, 383
Xenococcus 384
Xenogenus 441
Xenoloma 437
Xenomycetinae 649
Xenonomia 62–63, 71–72, 82
Xenopsylla 776–777, 780, 782
Xenopsylla brasiliensis 777, 780, 782
Xenopsylla cheopis 776–777, 780, 782
Xenos 571–572, 574
Xenos acinctus 574
Xenos araujoi 574
Xenos bahiensis 574
Xenos bonairensis 574
Xenos hospitus 574
Xenos indespectus 574
Xenos myrapetrus 574
Xenos rostratus 574
Xenos zilkani 574
Xenoscelinae 665
Xenozorotypus 236
Xeritha 799
Xeroderinae 310
Xerophyllum 286
Xerosomatinae 312
Xestoblatta 330, 333, 339
Xestoblatta amaparica 330, 333
Xestotrachelus robustus 281
Xiphiopsyllidae 777
Xiphocentronidae 703, 705, 707–708
Xiphocentroninae 708
Xiphocentrum 708
Xiphosembia 298, 301
Xiphosembia amapae 301
Xiphovelia 407
Xiphydriidae 486, 489–491, 493, 496, 504–505, 507
Xorides 515
Xulavuna 266, 269
Xyelidae 493
Xyeloidea 493
Xylariophilinae 648
Xylastodorinae 427
Xyleborus retusus 684
Xyletininae 646
Xyleus 281
Xylococcidae 372, 381
Xylocorini 413–414
Xylocoris 414
Xylographus 652
Xylographus brasiliensis 652
Xylomya 821
Xylomyidae 786, 790, 810, 821
Xylonannus 405
Xylophagidae 786, 790, 797–798, 812, 821
Xylophagomorpha 786–787
Xylophanes 727, 734
Xylophanes xylobotes 727
Xyloryctidae 721
Xyronotidae 262
Yponomeutidae 721
Yponomeutoidea 721, 732, 736, 742, 759, 761
Ypsolophidae 721, 759
Ytu 605–606
Ytu zeus 605
Zabrotes subfasciatus 673–674
Zagrammosoma 529
Zamia 99, 102
Zammara 385, 390
Zaprochilinae 260
Zarhipis 643
Zelurus 420, 424–425
Zelurus travassosi 420
Zelus 424
Zelus leucogrammus 424
Zelus versicolor 424
Zenithoptera 208, 226
Zeraikia 424
Zethinae 516–517
Zetobora 338
Zetoborinae 330, 333, 337–338
Zeugloptera 76, 721
Zeugmatothrips peltatus 359
Zeugomantispa 562
Zeugomantispa virescens 556, 562
Zeugophorinae 677
Zeuzerinae 736
Zolodininae 658
Zoniopoda tarsata 281
Zonocopris gibbicollis 627
Zonophora 192, 215, 223, 227
Zonophora campanulata campanulata 192, 215, 227
Zoolea 324, 325
Zopheridae 587, 598, 602, 644, 647, 650, 660
Zopherinae 660
Zopherocoris 413
Zophobas quadrimaculatus 659
Zoraptera 62, 71–72, 82, 138–140, 234–238
Zorotypidae 236–238
Zorotypinae 236
Zorotypus 71, 117, 236–238
Zorotypus amazonensis 236–238
Zorotypus caxiuana 237–238
Zorotypus shannoni 237–238
Zulia 389
Zygaenidae 712, 721, 760, 762
Zygaeninae 762
Zygaenoidea 721, 723, 732, 760–762
Zygentoma 4–6, 9–10, 22–23, 29, 32, 38–39, 41, 45, 49, 59, 61, 67–68, 77–78, 80–82, 138, 140–141, 160, 166, 170–173, 568, 841, 844
Zygopinae 682
Zygops sanctus 683
Zygopsocidae 458
Zygoptera 132, 187–197, 199–200, 202, 204–207, 209–211, 213, 215–216, 218–219, 226

sta obra é de Acesso Aberto distribuído sob os termos da Creative Commons Attribution License, permite que seja feito o download e o compartilhamento da obra, exige que o crédito seja atribuído ao autor, mas não permite nenhum tipo de modificação nem utilização da obra ou partes dela para fins comerciais.



Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia

2ª Edição Revisada e Ampliada

A primeira edição deste livro, publicada em 2012, foi um tratado completo sobre a entomofauna brasileira e contribuiu significativamente para a elevação da qualidade da Entomologia no Brasil. Em 2014 recebeu o Prêmio Alexandre Rodrigues Ferreira, da Sociedade Brasileira de Zoologia, como o melhor livro de Zoologia publicado no Brasil no período 2012-2013, e foi classificado entre os finalistas do Prêmio Jabuti 2013, em "Ciências Naturais". A primeira edição foi lançada apenas em versão impressa, com tiragem de 5 mil exemplares.

Esta segunda edição, revista, ampliada e atualizada, está organizada em 36 capítulos ricamente ilustrados com 2.717 figuras, acrescida de um glossário e um índice taxonômico e cobre todas as 28 ordens e 680 famílias de hexápodes (popularmente conhecidos como insetos) registradas para o Brasil cuja soma contabiliza cerca de 91 mil espécies (73%) de um total de cerca de 125 mil espécies de animais registradas para o país. Contou com a contribuição de 97 autores, sob a coordenação e revisão dos cinco editores (J.A. Rafael, G.A.R. Melo, C.J.B. de Carvalho, S.A. Casari e R. Constantino). Além da atualização, houve também uma melhoria das chaves de identificações e das ilustrações. Esta edição está sendo lançada em versão digital e impressa, sob licença *Creative Commons*, permitindo sua distribuição livre e gratuita (versão digital) e paga (versão impressa), com o objetivo de atingir um público mais amplo e estimular a formação de uma nova geração de entomologistas brasileiros.

Os insetos correspondem a mais de 60% da biodiversidade do planeta e têm grande impacto sobre todas as atividades humanas, especialmente na produção de alimentos, na saúde pública, e na proteção do meio ambiente.

ISBN: 978-65-5633-046-4

9 786556 330464

https://doi.org/10.61818/56330464

INCT-BioDoseI
INSETOS NA COPA DAS ÁRVORES

INPA
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO

GOVERNO FEDERAL
BRASIL
UNIÃO E RECONSTRUÇÃO