

Ministério da Saúde

FIOCRUZ

Fundação Oswaldo Cruz

INSTITUTO OSWALDO CRUZ
DOUTORADO NO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIODIVERSIDADE E SAÚDE

HÉLCIO REINALDO GIL SANTANA

**ESTUDO TAXONÔMICO DA TRIBO BOLBODERINI
(HEMIPTERA-HETEROPTERA, REDUVIIDAE,
TRIATOMINAE), COM ANÁLISE CLADÍSTICA**

Rio de Janeiro

2014

**ESTUDO TAXONÔMICO DA TRIBO BOLBODERINI
(HEMIPTERA-HETEROPTERA, REDUVIIDAE,
TRIATOMINAE), COM ANÁLISE CLADÍSTICA**

HÉLCIO REINALDO GIL SANTANA

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biodiversidade e Saúde, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biodiversidade e Saúde.

Orientadores: Prof. Dr. Cleber Galvão Ferreira
Prof. Dr. Alexandre Silva de Paula

Rio de Janeiro
2014

Ficha catalográfica elaborada pela
Biblioteca de Ciências Biomédicas/ ICICT / FIOCRUZ - RJ

S232 Santana, Hécio Reinaldo Gil

Estudo taxonômico da tribo Bolboderini (Hemiptera-Heteroptera, Reduviidae, Triatominae), com análise cladística / Hécio Reinaldo Gil Santana. – Rio de Janeiro, 2014.

ix, 140 f. : il. ; 30 cm.

Tese (Doutorado) – Instituto Oswaldo Cruz, Pós-Graduação em Biodiversidade e Saúde, 2014.

Bibliografia: f. 128-140

1. Doença de Chagas. 2. Filogenia. 3. Taxonomia. 4. Tripanosomíase americana. I. Título.

CDD 595.754

HÉLCIO REINALDO GIL SANTANA

**ESTUDO TAXONÔMICO DA TRIBO BOLBODERINI
(HEMIPTERA-HETEROPTERA, REDUVIIDAE,
TRIATOMINAE), COM ANÁLISE CLADÍSTICA**

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em
Biodiversidade e Saúde, como parte dos requisitos para
obtenção do título de Doutor em Biodiversidade e Saúde

Orientadores: Prof. Dr. Cleber Galvão Ferreira
Prof. Dr. Alexandre Silva de Paula

Aprovada em: ____/____/____

BANCA EXAMINADORA

Presidente Prof. Dr. José Antônio Marin Fernandes - UFPA

Prof. Dra. Jocelia Grazia - UFRGS

Prof. Dr. João Aristeu da Rosa - UNESP

Prof. Dr. José Jurberg - Fiocruz

Prof. Dra. Jacenir Reis dos Santos Mallet - Fiocruz

AGRADECIMENTOS

À minha esposa, Soraya, que desde 20 anos atrás, apoiou o reinício e continuidade aos meus estudos em Entomologia.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Cleber Galvão, a quem agradeço desde a sugestão de ingresso, como pelo incessante apoio e auxílio durante todo o curso e nas partes mais difíceis da tese.

Ao meu co-orientador, Prof. Dr. Alexandre de Paula, que dedicou número infinito de horas e dias em incontáveis explicações, opiniões, sugestões, correções, envio de textos, artigos e ensinamentos, sem os quais eu não teria chegado aqui.

Aos curadores e/ou professores/doutores que me auxiliaram com diversas informações, sugestões e/ou acesso e auxílio na consulta às coleções institucionais em que atuam: Fernando Abad-Franch (Fiocruz - AM); Luiz A. A. Costa (MNRJ); Leonidas-Romanos Davranoglou (BMNH); Augusto Henriques (INPA); Marco Gaiani (MIZA); José Jurberg (Fiocruz - RJ); Felipe F. F. Moreira (Fiocruz - RJ); Fernando Z. Vaz-de-Mello (UFMT); Mick Webb (BMNH).

Aos colegas e amigos do Laboratório de Diptera (Fiocruz - RJ), Profs. Drs. Jeronimo Alencar, Anthony E. Guimarães e Rubens P. de Mello, pelo apoio e amizade.

Ao Prof. Dr. José A. Marin Fernandes (UFPA), pela cuidadosa e enriquecedora revisão final da tese.

“(...) it is to be hoped that in the near future a thorough re-study of these bugs [Triatominae] will be undertaken, having as its objective a phylogenetic classification brought into accord with that of other groups of the family Reduviidae. Such a work could not be accomplished without reference to the very large collection at the Instituto de Oswaldo Cruz in Rio de Janeiro.” (**Robert L. Usinger, 1939**, Descriptions of new Triatominae with a key to genera (Hemiptera, Reduviidae). *University of California Publications in Entomology*, 7(3), page 34).

Santana, H. R. G. **Estudo taxonômico da tribo Bolboderini (Hemiptera-Heteroptera, Reduviidae, Triatominae), com análise cladística.** Rio de Janeiro, 2014. Tese de Doutorado em Biodiversidade e Saúde – Pós Graduação em Biodiversidade e Saúde.

RESUMO

Bolboderini é uma das cinco tribos de Triatominae (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae), subfamília que inclui os vetores da doença de Chagas (tripanosomíase americana) nas Américas. Atualmente a tribo inclui quatro gêneros e treze espécies: *Belminus* Stål, 1859, com oito espécies: *B. corredori* Galvão & Angulo, 2006, *B. costaricensis* Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954, *B. ferroae* Sandoval, Pabón, Jurberg & Galvão, 2007, *B. herreri* Lent & Wygodzinsky, 1979, *B. laportei* Lent, Jurberg & Carcavallo, 1995, *B. peruvianus* Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954, *B. pittieri* Osuna & Ayala, 1993 e *B. rugulosus* Stål, 1859; *Bolboder* Valdés, 1910, com uma espécie: *B. scabrosa* Valdés, 1910; *Microtriatoma* Prosen & Martínez, 1952, com duas espécies: *M. borbai* Lent & Wygodzinsky, 1979 e *M. trinidadensis* (Lent, 1951); *Parabelminus* Lent, 1943, com duas espécies: *P. carioca* Lent, 1943 e *P. yurupucu* Lent & Wygodzinsky, 1979. Realizou-se revisão dos táxons da tribo, com diagnoses e redescrições dos mesmos, elaboração de chaves para identificação e mapas de distribuição geográfica. A análise cladística baseou-se em 40 caracteres morfológicos e 23 táxons terminais, utilizando cinco espécies de Triatominae de outras três tribos, quatro espécies de Reduviidae e uma espécie de Pachynomidae como grupo externo. A análise de parcimônia foi realizada com o método de “branch-and-bound”, com auxílio dos programas “TNT 1.1” e “Asado ver 1.89 TNT”. Os resultados sustentaram a hipótese de que Bolboderini e os gêneros que a compõem são monofiléticos e o relacionamento entre os táxons foi: ((*Microtriatoma borbai* + *Microtriatoma trinidadensis*) ((*Parabelminus carioca* + *Parabelminus yurupucu*) (*Bolboder scabrosa* ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis* + *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*)))))))). Os gêneros mostraram-se muito bem suportados na presente análise. Os resultados são compatíveis com a composição taxonômica atual desses táxons e nenhuma alteração foi sugerida. A topologia dos clados do grupo externo entre si e com Bolboderini suportou a hipótese de polifilia de Triatominae. A distribuição geográfica conhecida dos Bolboderini não está de acordo com nenhuma hipótese biogeográfica de vicariância que explique a filogenia obtida para o grupo. Tanto a deficiência de amostragem, quanto a dispersão podem ter mascarado eventos vicariantes, impedindo o estabelecimento de uma hipótese biogeográfica congruente com padrões anteriormente propostos para a biota Neotropical.

Palavras-chave: 1. Doença de Chagas. 2. Filogenia. 3. Taxonomia. 4. Tripanosomíase americana.

Santana, H R. G. **Taxonomic study of tribe Bolboderini (Hemiptera-Heteroptera, Reduviidae, Triatominae), with cladistic analysis.** Rio de Janeiro, 2014. Doctoral Thesis in Biodiversity and Health – Postgraduate degree in Biodiversity and Health.

ABSTRACT

Bolboderini is one of the five tribes of Triatominae (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae), subfamily that includes the vectors of Chagas Disease (American trypanosomiasis) in the Americas. Currently, the tribe includes four genera and thirteen species: *Belminus* Stål, 1859, with eight species: *B. corredori* Galvão & Angulo, 2006, *B. costaricensis* Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954, *B. ferroae* Sandoval, Pabón, Jurberg & Galvão, 2007, *B. herreri* Lent & Wygodzinsky, 1979, *B. laportei* Lent, Jurberg & Carcavallo, 1995, *B. peruvianus* Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954, *B. pittieri* Osuna & Ayala, 1993 and *B. rugulosus* Stål, 1859; *Bolboderia* Valdés, 1910, with one species: *B. scabrosa* Valdés, 1910; *Microtriatoma* Prosen & Martínez, 1952, with two species: *M. borbai* Lent & Wygodzinsky, 1979 and *M. trinidadensis* (Lent, 1951); *Parabelminus* Lent, 1943, with two species: *P. carioca* Lent, 1943 and *P. yurupucu* Lent & Wygodzinsky, 1979. The taxa of the tribe were revised, with diagnosis and redescriptions of them, elaboration of identification keys and geographical distribution maps. The cladistic analysis was based on 40 morphological characters and 23 terminal taxa, with five Triatominae species belonging to other three tribes, four Reduviidae species e a species of Pachynomidae as outgroup. The parsimony analysis was performed with the method “branch-and-bound”, with the aid of programs “TNT 1.1” e “Asado ver 1.89 TNT”. The results supported the hypothesis that Bolboderini and its genera are monophyletic and the relationship among taxa was: ((*Microtriatoma borbai* + *Microtriatoma trinidadensis*) ((*Parabelminus carioca* + *Parabelminus yurupucu*) (*Bolboderia scabrosa* ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis* + *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*)))))))). The genera showed to be very well supported in this analysis. The results are compatible with the current taxonomic arrangement of these taxa and no changes were suggested. The topology of outgroup clades with each other and Bolboderini supported the hypothesis of polyphyly of Triatominae. The known geographical distribution of Bolboderini does not agree with any vicariance biogeographic hypothesis to explain the phylogeny obtained for the group. Both deficient sampling as dispersion may have masked events of vicariance, preventing the establishment of a consistent hypothesis consistent with previously proposed patterns for the Neotropical biota.

Keywords: 1. Chagas disease. 2. Phylogeny. 3. Taxonomy. 4. American trypanosomiasis.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	1
1.1	Taxonomia e sistemática da tribo Bolboderini (Triatominae: Reduviidae: Hemiptera)	4
1.2	Estado atual da sistemática de Bolboderini	13
1.2.1	Hipótese prévia de relacionamento filogenético em Bolboderini de Lent & Wygodzinsky (1979)	14
1.3	Dados de Biologia, Ecologia e registros de infecção com <i>Trypanosoma cruzi</i> em Bolboderini	15
1.4	Descrições morfológicas dos estádios imaturos	23
1.5	Biogeografia	24
2	OBJETIVOS	27
2.1	Objetivo geral	27
2.2	Objetivos específicos	27
3	MATERIAL E MÉTODOS	28
3.1	Terminologia, parâmetros de mensurações e estado de caracteres	28
3.2	Ilustrações	33
3.3	Análise Filogenética	34
3.3.1	Seleção dos táxons	34
3.3.2	Exame dos caracteres	37
3.3.3	Caracteres	38
3.3.4	Metodologia da análise	38
3.4	Distribuição geográfica dos clados	40
3.5	Material examinado	40

4	RESULTADOS	45
4.1	Resultados da análise filogenética	45
4.1.1	Análise de parcimônia	45
4.1.2	Comentários sobre os caracteres	47
4.1.3	Comentários sobre os clados	57
4.1.4	Suporte de Bremer e bootstrap	60
4.2	Sinopse taxonômica, características morfológicas dos táxons e distribuição geográfica	62
5	DISCUSSÃO	104
5.1	Sobre os resultados da presente análise	104
5.2	Biogeografia	112
6	CONCLUSÕES	127
7	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	128

1 INTRODUÇÃO

A subfamília Triatominae está incluída na ordem Hemiptera, subordem Heteroptera, infraordem Cimicomorpha, família Reduviidae. Esta última é considerada a segunda maior família entre os percevejos (Hemiptera, Heteroptera) e quase todos são considerados predadores, enquanto os triatomíneos distinguem-se pelos seus hábitos hematófagos. Apesar da falta de consenso sobre a classificação supragenérica de Reduviidae, mais de 20 subfamílias são reconhecidas (Maldonado, 1990; Schuh & Slater, 1995).

A sistemática mais recente, incluindo estudos cladísticos, tem considerado Reduviidae como monofilético, com Pachynomidae como grupo irmão (Schuh & Štys, 1991; Schuh & Slater, 1995; Weirauch, 2008; Forero, 2008; Schuh et al., 2009), sendo as duas famílias as únicas integrantes da superfamília Reduioidea (Schuh & Slater, 1995; Forero, 2008), que aparece, por sua vez, como grupo irmão dos demais Cimicomorpha ou dentro desse grupo, nas hipóteses de Schuh & Štys (1991) e Schuh et al. (2009), respectivamente.

As autapomorfias de Reduviidae, segundo Forero (2004), são: sulco estridulatório prosternal; venação característica em asas anteriores e posteriores; ausência de fratura costal nas asas anteriores; presença de pseudoespermatecas pareadas, tubulares ou arredondadas, com função de espermateca.

Os Reduviidae podem ser distinguidos de outros Heteroptera, com os quais se parecem superficialmente, pela seguinte combinação de caracteres: um colo distinto; o lábio [rostro] relativamente curto, o qual não se estende além do prosterno; presença quase universal de um sulco estridulatório no prosterno; hemiélitro geralmente com duas células alongadas simples (Lent & Wygodzinsky, 1979).

Weirauch (2008), em estudo cladístico da família, relatou cinco apomorfias para Reduviidae: 1 - presença de plectrum na extremidade do segmento labial distal; 2 - sulco estridulatório no prosterno; 3 - três pares de glândulas odoríferas abdominais dorsais nas ninfas (que podem eventualmente persistir nos adultos); 4 - glândulas de Brindley; 5 - espermateca lateralizada (as duas últimas compartilhadas com Pachynomidae). Essa autora salientou também o fato de que a estrutura estridulatória labial e prosternal tem sido considerada como diagnóstica de Reduviidae já há bastante tempo (*e. g.*, Usinger, 1943) e parece particularmente útil para separação dos Reduviidae em relação a outras famílias, com os quais frequentemente são confundidos por não especialistas (*obs. pessoal*).

Triatominae, além de Bolboderini, alberga mais quatro tribos: Alberproseniini, Cavernicolini, Rhodniini e Triatomini (Galvão et al., 2003; Schofield & Galvão, 2009). Atualmente é composta por 148 espécies recentes e duas fósseis incluídas em 15 gêneros e cinco tribos (Galvão et al., 2003; Forero et al., 2004; Poinar, 2005; Costa et al., 2006; Galvão & Angulo, 2006; Bérenger & Blanchet, 2007; Costa & Felix, 2007; Martínez et al., 2007; Sandoval et al., 2007; Jurberg et al., 2009; Schofield & Galvão, 2009; Rosa et al., 2012; Jurberg et al., 2013; Gonçalves et al., 2013; Costa et al., 2013; Abad-Franch et al., 2013; Poinar, 2013), sendo caracterizada pela hematofagia obrigatória em todas as fases do desenvolvimento e em ambos os sexos.

TRIATOMINAE

Triatominae tem como características diagnósticas o lábio [rostro] alongado, quase reto, com uma conexão flexível entre os segmentos subdistal e distal; pedicelo antenal com três a sete tricobótrios; glândulas abdominais dorsais odoríferas ausentes nas ninfas (Schuh & Slater, 1995).

Além disso, a subfamília tem sido reconhecida pela cabeça geralmente alongada; antena inserida lateralmente, anteriormente aos olhos, sendo o primeiro segmento o mais curto, não ultrapassando o ápice da cabeça, ou fazendo-o muito pouco; segundo segmento antenal (pedicelo) com um a vários tricobótrios; terceiro e quarto segmentos antenais filiformes; lábio com os segmentos distais formando uma linha reta, próximos à superfície inferior da cabeça, segmento distal capaz de se flexionar para cima quando o lábio encontra-se dirigido para diante; ocelos invariavelmente presentes, raramente obsoletos; pronoto com o lobo anterior mais curto que o posterior; escutelo com processo único posterior, trapezoidal, truncado e sem processo em um gênero [*Parabelminus*]; hemiélitros com divisão normal entre cório e membrana; venação simples; célula cubital não desenvolvida; ninfas sem glândulas dorsais; adultos sem marcas de aberturas dorsais abdominais (Lent & Wygodzinsky, 1979). Ainda segundo estes autores, os triatomíneos diferem de outros reduvídeos por uma combinação de várias características: a ausência de um sulco inter-ocular bem desenvolvido; inserção lateral das antenas; lábio reto, próximo à superfície inferior da cabeça, em repouso, quando comparado ao lábio mais ou menos curvado de outros reduvídeos; ausência de

glândulas abdominais dorsais odoríferas; articulação membranosa entre os dois segmentos distais do lábio, permitindo que o mais distal se flexione dorsalmente quando o mesmo se encontra em posição de alimentação; hematofagia obrigatória. Estas duas últimas características têm sido consideradas autapomórficas para Triatominae (Lent & Wygodzinsky, 1979).

Schofield & Galvão (2009), por outro lado, salientam que os representantes de Triatominae não são os únicos reduviídeos que sugam sangue de vertebrados, e que nem todos os triatomíneos são hematófagos obrigatórios, com algumas espécies comprovadamente de hábitos predadores. Da mesma forma, diferenças rigorosas entre Triatominae e outros Reduviidae não são aparentes. Características frequentemente empregadas para distinguir membros desses grupos entre si, como o lábio reto, aproximado à gula, a habilidade de flexionar para cima o segmento distal do lábio, tidas como derivadas e associadas à habilidade de alimentação em vertebrados, não são, contudo exclusivas de Triatominae. Em alguns casos as semelhanças morfológicas são tão pronunciadas que espécies de Reduviidae predadoras foram erroneamente descritas como Triatominae (Schofield & Galvão, 2009), p. ex. *Microtriatoma pratai* Sherlock & Guitton, 1982 (sinônimo júnior de *Aradomorpha championi* Lent & Wygodzinsky, 1944, Reduviinae, segundo Lent, 1982) e *Torrealbaia martinezi* Carcavallo, Jurberg & Lent, 1998 (sinônimo júnior de *Amphibolus venator* (Klug, 1830), Harpactorinae, segundo Forero et al., 2004).

Todas as espécies de Triatominae são consideradas potencialmente transmissoras do protozoário *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909) (Jurberg & Galvão, 2006), agente etiológico da doença de Chagas, endemia que atinge principalmente as regiões rurais e afeta cerca de 17 milhões de pessoas nas Américas (WHO, 1994).

A doença de Chagas, segundo a Organização Mundial da Saúde, é a terceira doença parasitária mais importante (junto da malária e esquistossomose), pela morbidade e limitação ao trabalho que provoca e na América Latina, é a quarta doença mais importante após as doenças respiratórias, diarreias e SIDA (Schofield, 1994; Jurberg & Galvão, 2006). Poucas espécies de triatomíneos tornaram-se bem adaptadas às habitações humanas, adquirindo, por consequência, importância epidemiológica na transmissão da doença (Jurberg & Galvão, 2006). Por outro lado, a adaptação de triatomíneos silvestres a habitações humanas talvez seja o tema mais polêmico e incerto entre todos que envolvem o conhecimento da doença de Chagas e ainda que as poucas espécies de triatomíneos domiciliadas possam ser controladas,

sempre existirá o risco de invasão dos domicílios por outras dentre a centena de espécies silvestres (Coura & Borges-Pereira, 2012).

Embora seja consenso que os triatomíneos sejam classicamente definidos como “Reduviidae hematófagos”, (Lent & Wygodzinsky, 1979), alguns Bolboderini atualmente são considerados primariamente predadores (Schofield & Galvão, 2009; Sandoval et al., 2010), realçando a necessidade de aprofundamento no estudo dessa tribo, particularmente de sua sistemática.

É digno de nota que uma espécie de Bolboderini, *Belminus corredori* Galvão & Angulo, foi incluída dentre as 100 espécies de seres vivos mais interessantes descobertas neste século (Wheeler & Pennak, 2013), lançando um enfoque inédito sobre a singularidade dos representantes desta tribo.

Sendo assim, seja pela importância do melhor conhecimento da taxonomia e filogenia do grupo como ferramenta de trabalho para outras áreas, incluindo estratégias de controle, seja pela carência de estudos atualizados e mais abrangentes sobre a filogenia de Bolboderini, justifica-se o presente estudo, cujos resultados almejam a obtenção de hipótese de Filogenia de espécies da tribo.

1.1 Taxonomia e sistemática da tribo Bolboderini (Triatominae: Reduviidae: Hemiptera)

SÍNTESE HISTÓRICA

Século XVIII

A taxonomia zoológica atual teve como marco inicial a 10ª edição do “Systema Naturae” de Carl Linné (1758). Nessa obra, incluída na “Classis V” (Insecta), “Ordo 2.”, Hemiptera, constava o gênero *Cimex* Linnaeus. O primeiro hemíptero, que mais tarde seria considerado um triatomíneo foi descrito neste gênero por De Geer (1773): *Cimex rubro-fasciatus*, proveniente da Índia, incluído por este autor em sua “terceira família de percevejos exóticos” (“*Des Punaises exotiques de la troisieme famille*”).

Século XIX

Latreille (1807) criou a subfamília Reduvini (“Réduvines”) integrante da família Cimicidae. O grupo “Hétéroptères” apareceu em uma de suas obras subsequentes (Latreille, 1810).

Laporte (1833) estabeleceu o gênero tipo da subfamília Triatominae, *Triatoma*, tendo como espécie tipo, por designação subsequente, *Reduvius gigas* Fabricius 1775 (sinônimo júnior de *Cimex rubro-fasciatus* De Geer) (Maldonado, 1990).

Stål (1859) descreveu o primeiro táxon posteriormente incluído em Bolboderini: *Belminus rugulosus*, proveniente da Colômbia. Walker (1873) referiu-se à espécie como *Conorhinus rugulosus*, descrevendo *Conorhinus diminutus*, da Venezuela. O catálogo de Lethierry & Severin (1896) citou *B. rugulosus* e *C. diminutus*. Esta última espécie, embora tenha sido ainda transferida para outro gênero, *Marlianus* Distant, 1902, sendo a espécie tipo do mesmo por monotipia, foi considerada sinônima de *B. rugulosus* por Neiva (1913), como *Triatoma rugulosa*. Assim, *Marlianus* e *C. diminutus* tornaram-se sinônimos júnior de *Belminus* e *B. rugulosus*, respectivamente (Lent 1943).

Século XX

A partir da descoberta da Doença de Chagas em 1909, o estudo dos triatomíneos, vetores dessa parasitose, tornou-se de grande importância. Por consequência, ao longo dos anos surgiram numerosas linhas de pesquisa envolvendo não só aspectos sistemáticos do grupo, como também referentes à ecologia, biologia e fisiologia desses vetores.

1900-1950

Bolboder Valdés, 1910 e *B. scabrosa* Valdés, 1910, de Cuba, foram formalmente descritos por Bruner & Fracker (1926), baseados em um espécime depositado no “Museu Gundlach” de Havana, Cuba, com rótulo manuscrito “*Bolboder scabrosa* Uhler” (Bruner & Fracker, 1926). Valdés (1910) havia citado o espécime como “*Bolbadea leabrusa*”, por erro

de transcrição, em uma lista dos espécimes de Hemiptera do museu cubano, posteriormente corrigido em catálogo do mesmo autor (Valdés, 1914). Ambos os táxons continuaram a ser creditados a Bruner & Fracker (1926) (Costa Lima, 1940a, Neiva & Lent, 1941), até que Usinger (1941) propôs que a autoria de *Bolboderia scabrosa* deveria ser atribuída a Valdés (1910), baseando-se no fato que Bruner & Barber (1937) seguiam uma interpretação estrita das regras de nomenclatura e que os registros de Valdés [1910, 1914], ainda que breves, constituíam-se em descrição.

Lent (1943) descreveu *Parabelminus carioca*, baseado em espécimes coletados na cidade do Rio de Janeiro, Brasil (Lent, 1943). A espécie foi encontrada associada a ninhos de gambá (*Didelphis aurita* (Wied, 1826), Marsupialia: Didelphidae) e ratos silvestres, localizados em palmeiras *Attalea indaya* Drude, e estava naturalmente infectada com *Trypanosoma cruzi*, segundo Guimarães & Jansen (1943).

Usinger (1944) criou a tribo Bolboderini, com *Bolboderia* Valdés como gênero tipo da mesma, por designação original.

1951-1978

Lent (1951) descreveu *Bolboderia trinidadensis*, com base em uma fêmea coletada em Trinidad. Prosen & Martínez (1952) descreveram *Microtriatoma*, designando a nova espécie que descreveram no mesmo trabalho, *M. mansosotoi*, da Bolívia, como espécie tipo do gênero. Esses autores também transferiram *B. trinidadensis* para o novo gênero, resultando na combinação nova *Microtriatoma trinidadensis* (Lent).

Herrer Lent & Wygodzinsky (1954) descreveram *Belminus costaricensis*, da Costa Rica e *Belminus peruvianus*, do Peru.

Carcavallo et al. (1976) descreveram o macho (“alótipo”) de *M. trinidadensis*, proveniente da Venezuela e a fêmea (“alótipo”) de *M. mansosotoi*, da Colômbia. Martínez & Carcavallo (1976) descreveram o macho (“alótipo”) de *B. rugulosus*, da Venezuela.

1979-1987

Em 1979 foi publicada a revisão de Lent & Wygodzinsky (1979) de Triatominae, verdadeiro “divisor de águas” no estudo do grupo (Galvão, 2003), em que pese a importância e singularidade da mesma. Esses autores lançaram os primeiros postulados sobre o relacionamento filogenético de Triatominae, com possíveis grupos irmãos, defendendo o monofiletismo da subfamília, conforme enfatizado por Galvão (2003), reconhecendo cinco tribos em Triatominae: Alberproseniini, Bolboderini, Cavernicolini, Rhodniini e Triatomini, considerando esta última como parafilética e as demais como grupos monofiléticos bem definidos. Por outro lado, embora tenham considerado a existência de boas autapomorfias para cada um dos grupos monofiléticos referidos, não foram capazes de descobrir sinapomorfias inequívocas para indicar as relações entre esses grupos entre si e/ou com o resto da subfamília (Lent & Wygodzinsky, 1979).

Lent & Wygodzinsky (1979) apresentaram um cladograma das relações hipotéticas entre os gêneros de Bolboderini que será comentado com mais detalhes adiante. Em Bolboderini, esses autores descreveram *Belminus herreri*, do Panamá; *Parabelminus yurupucu*, do estado da Bahia e *Microtriatoma borbai*, do estado do Paraná, tendo um dos espécimes deste último sido encontrado infectado por *T. cruzi*. *Microtriatoma mansosotoi* foi considerado sinônimo júnior de *M. trinidadensis*.

Lent & Jurberg (1984) apresentaram um minucioso estudo sobre a genitália externa na tribo Bolboderini, incluindo sete espécies dos quatro gêneros da tribo.

1988-atualidade

- Novos táxons:

Belminus pittieri Osuna & Ayala foi descrito a partir de uma única fêmea coletada na Venezuela (Osuna & Ayala, 1993).

Lent et al. (1995) descreveram *Belminus laportei* Lent, Jurberg & Carcavallo, do Pará. Destaque-se que esses autores comentaram que a genitália masculina apresentada como sendo de *Belminus herreri* por Lent & Jurberg (1984) era de fato de um macho pertencente à espécie

B. laportei. A [verdadeira] genitália masculina de *B. herreri* foi finalmente descrita por Sandoval et al. (2007).

Galvão & Angulo (2006) descreveram *Belminus corredori*, da Colômbia.

A descrição de *Belminus ferroae* Sandoval, Pabón, Jurberg & Galvão, baseada em vários espécimes da Colômbia, incluiu estudo da genitália do macho da espécie e comparação com a de *Belminus herreri* (Sandoval et al., 2007)

- Estudos sobre a Sistemática:

Neste último quarto de século apareceram numerosos trabalhos utilizando novas ferramentas (*e. g.*, morfometria, sequenciamento de DNA) para estudo da sistemática de Triatominae, bem como hipóteses filogenéticas derivadas do uso de tais técnicas (Galvão, 2003). Nesse cenário, Schofield (1988) propõe a hipótese inédita de que a subfamília seria um táxon polifilético, tanto mais por, nesse caso, representar a única subfamília polifilética conhecida de vetores (Patterson & Gaunt, 2010).

A hipótese de origem polifilética, segundo Carcavallo et al. (1999b, 2000), também ajudaria a explicar a maioria das diferenças anatômicas entre algumas das tribos e sua notável semelhança com táxons de outras subfamílias. *Microtriatoma* é um gênero da tribo Bolboderini que tem muitas semelhanças com um Reduviinae, *Aradomorpha championi* Lent & Wygodzinsky, 1944 (Carcavallo et al., 1999b). Como foi resumido por Schofield (1996): “esta espécie de Reduviinae é tão semelhante aos triatomíneos que uma vez foi classificada erroneamente como uma nova espécie de *Microtriatoma* por Sherlock & Guitton (1982)”. Carcavallo et al. (2000) argumentaram que a tribo Bolboderini seria um caso interessante para reforçar a teoria polifilética, já que, conforme demonstrado por Lent & Jurberg (1984), suas estruturas fálicas são completamente diferentes das de outras tribos de Triatominae. O pequeno tamanho das espécies e as diferenças no formato geral em relação a outros triatomíneos seriam argumentos para seguir em estudos ulteriores nesta tribo em particular (Carcavallo et al., 2000).

Lyman et al. (1999), em uma análise molecular de DNA mitocondrial de 17 espécies de Triatominae das tribos Triatomini e Rhodniini, ainda que tenham ressalvado que seus resultados deveriam ser considerados preliminares, consideraram que, em geral, os mesmos

foram consistentes com a taxonomia aceita para a subfamília, como também que essas duas maiores tribos de Triatominae foram suportadas.

Ambrose (1999), baseando-se em estruturas morfológicas, principalmente as fossas esponjosas tibiais e o lábio, postulou que possivelmente Stenopodainae seria o grupo ancestral de Salyavatinae e este o ancestral dos Triatominae.

Carcavallo et al. (2000) propuseram a criação de uma nova tribo de Triatominae, Linshcosteusini, para albergar *Linshcosteus* Distant, cujas espécies são restritas à Índia (Galvão et al., 2002, 2003), e até então era incluído em Triatomini (Maldonado, 1990). Contudo, considerando estudos posteriores (e. g., Hypša et al., 2002; Patterson & Gaunt, 2010), *Linshcosteus* voltou a integrar a tribo Triatomini (Schofield & Galvão, 2009).

Dois estudos, usando loci considerados como “relógios moleculares”, incluindo apenas representantes de Rhodniini e Triatomini, concluíram que a idade de divergência para os triatomíneos deve ter coincidido com a separação dos continentes gondwânicos. Os resultados de Bargues et al. (2000) indicaram que a divergência entre essas tribos se deu entre 48.9 a 64.4 milhões de anos atrás (**mya**), aproximadamente no tempo em que a América do Sul estava se separando das [atuais] Antártica e Austrália, durante o período Terciário inferior. Gaunt & Miles (2002), por sua vez, concluíram que os triatomíneos devem ter emergido entre 99.8 a 93.5 **mya**, época que coincidiu com a formação da América do Sul, durante a quebra do continente de Gondwana (*circa* 95 **mya**).

Gaunt & Miles (2000) hipotetizaram que a “requintada” especialização dos nichos de alguns triatomíneos, como *M. trinidadensis* e *B. herreri*, sugeria uma longa história evolucionária para os mesmos.

Os resultados da análise e comparação do sequenciamento do segundo espaçador interno que é transcrito (ITS-2) de rDNA de doze e três espécies de Triatomini e Rhodniini, respectivamente, levados a efeito por Marcilla et al. (2001), foram considerados sugestivos de polifilia em Triatominae por esses autores.

Hypša et al. (2002), em estudo filogenético com dados moleculares, especialmente de 16S e 12S rDNAs de 57 espécies de três tribos de Triatominae (Triatomini, Linshcosteusini e Rhodniini), concluíram que a subfamília deveria ser considerada monofilética. Esses autores também sugeriram que *Linshcosteus* e *Triatoma rubrofasciata* são grupos irmãos, formando um clado que se insere firmemente dentro de Triatomini.

Schaefer (2003, 2005) apresentou resenhas discutindo dados da literatura sobre a sistemática de Triatominae, principalmente em relação a ser ou não um táxon monofilético, entretanto, não fez referência a Bolboderini.

Galvão (2003) forneceu outra resenha da sistemática de Triatominae, com ênfase na evolução histórica dos métodos para investigação taxonômica.

A lista de espécies de Galvão et al. (2003) relacionou todos os táxons válidos em Triatominae até então.

Paula et al. (2005) apresentaram uma análise de dados de sequenciamento de DNA ribossômico 16S mitocondrial de espécies de Triatomini e Rhodniini e de Reduviidae de outras subfamílias, a maior parte dos quais, espécies provenientes do Velho Mundo. Todas as análises realizadas demonstraram a inequívoca separação entre Rhodniini e Triatomini. Ainda mais, *Reduvius personatus* (Linnaeus, 1758), uma espécie de Reduviinae, colocou-se dentro dos clados dos representantes dessas tribos, sendo a primeira evidência de polifilia em Triatominae. Reduviinae apareceu como proximamente relacionado com Triatomini e Salyavatinae + Harpactorinae, como também a Rhodniini.

Tartarotti et al. (2006), em breve sinopse sobre a abordagem filogenética em Triatominae, reafirmaram que o grupo é polifilético; Bolboderini, assim como outras tribos, com exceção de Triatomini, seria monofilético, baseando-se tão somente em referências anteriores (Lent & Wygodzinsky, 1979; Galvão et al., 2003).

Weirauch (2008) apresentou extensa análise cladística de Reduviidae baseada em caracteres morfológicos. O seu estudo dá suporte à hipótese de Triatominae como grupo monofilético, ocupando um clado mais abrangente com Reduviinae (parte) e Stenopodainae. Weirauch & Munro (2009) apresentaram uma análise cladística ampla de Reduviidae, baseada em DNA ribossômico mitocondrial (16S) e nuclear (18S, 28SD2, 28SD3-5), que reforçou a hipótese de Weirauch (2008), da monofilia de Triatominae com parte de Reduviinae + Stenopodainae. Os resultados encontrados em Triatominae também sugeriram que a hematofagia teria aparecido uma única vez em Reduviidae. Contudo, ambos os estudos incluíram somente representantes das tribos Triatomini e Rhodniini.

De fato, quase todas as filogenias publicadas de Triatominae se baseiam somente em Triatomini e Rhodniini e excluem as tribos remanescentes, Alberproseniini, Bolboderini (Hwang & Weirauch, 2012) e Cavernicolini (Schofield & Galvão, 2009), com exceção de Patterson & Gaunt (2010), que reportaram Bolboderini e Rhodniini como grupos irmãos.

Estes últimos autores incluíram em seu estudo o sequenciamento de cinco loci em quatro genes de diversas espécies de Reduviidae e Triatominae, e no caso de Bolboderini, um único locus de uma única espécie desta tribo, *Microtriatoma trinidadensis*, tecendo várias premissas com os resultados obtidos: - Que a alocação da “enigmática tribo” Bolboderini como um grupo interno à monofilia de Triatominae confirmaria o período de 95 **mya** (Bargues et al., 2000; Gaunt & Miles, 2002), como o nó mais remoto dessa subfamília. - Que os triatomíneos teriam evoluído a partir desse período, o que ligaria a origem do comportamento hematofágico à origem da América do Sul e, particularmente, infere uma demora na evolução da hematofagia após esse evento. - Que, a posição muito basal de *M. trinidadensis* na origem dos Triatominae, dentro da divisão entre Triatomini e Rhodniini, validaria a taxonomia das tribos *sensu* Lent & Wygodzinsky (1979). - Que algumas espécies de Reduviinae, particularmente *Opisthacidius* spp. e *Zelurus* sp. apareceram muito proximamente relacionados a Triatominae, formando grupos irmãos aos mesmos em topologias diversas. - Que a divergência entre os últimos representantes de Reduviinae e a divisão de Triatominae teria se dado entre 110-107 **mya**. Contudo, Patterson & Gaunt (2010) discorreram sobre a necessidade de sequenciamento molecular de representantes das tribos Cavernicolini e Alberproseniini a fim de determinar se a referida divisão entre Triatomini e Rhodniini é a mais antiga da família. Os resultados deste trabalho corroboraram também a hipótese de Hypša et al. (2002), em que *Linshcosteus* e *Triatoma rubrofasciata* são grupos irmãos.

Hwang & Weirauch (2012), baseando-se em cinco marcadores moleculares, reconstruíram o que chamaram de a “mais ampla filogenia de reduviídeos”, na qual encontraram evidências de parafilia de Triatominae em relação ao gênero *Opisthacidius* Berg (Reduviinae). Nesse estudo foram incluídos representantes de três tribos de Triatominae: Cavernicolini, Rhodniini e Triatomini. Nos resultados desses autores, os Triatominae foram alocados dentro do clado *Zelurus* (Reduviinae), que é restrito ao Novo Mundo, o que dá suporte à hipótese de uma origem Neotropical dos Triatominae. Da mesma forma, um clado contendo Stenopodainae, Triatominae, *Zelurus* e *Opisthacidius* (Reduviinae) foi recuperado com alto suporte. Por outro lado, Rhodniini e Cavernicolini foram fortemente suportados como grupos irmãos e Triatomini como monofilético.

Hwang & Weirauch (2012) obtiveram ainda estimativas de tempo para a divergência de Triatomini de 32 **mya** e para Rhodniini + Cavernicolini de 27.5 **mya**, muito mais recentes que Patterson & Gaunt (2010), que postularam para Triatominae 107 **mya**, usando um “relógio”

molecular fixo. Demonstrou-se que análises com cronometragem rigorosa (“strict clock”) são acuradas para filogenias mais superficiais (Mioceno em diante), mas não para casos em que a taxa de variação é mais alta (Brown & Yang, 2011). Hwang & Weirauch (2012) alegaram que ao usarem um modelo de cronometragem menos rigorosa (“relaxed clock”) para datação de eventos cladogênicos entre os triatomíneos, obtiveram uma melhora significativa, posto que uma taxa de variação constante não seria plausível para divergências profundas (Kishino et al., 2001). Assim, Hwang & Weirauch (2012) estimaram que Triatominae evoluiu no Oligoceno, quando a América do Sul já estava isolada da Antártica, sendo deslocada por deriva continental em direção à América do Norte. Não restou demonstrado a ligação entre a evolução da hematofagia dos triatomíneos e a separação do Gondwana, ao contrário da hipótese de Patterson & Gaunt (2010). Em vez disso, Hwang & Weirauch (2012) propuseram que a emergência dos triatomíneos hematófagos no Oligoceno coincidiu com outros dois eventos de larga escala: um período bem documentado de irradiação entre mamíferos e aves neotropicais (Delsuc et al., 2004) e um período de extensa diversificação de ecótopos na América do Sul que se perpetuou a partir de então (Graham, 2011).

Sandoval et al. (2013), ao registrarem para *Belminus ferroae*, em condições de laboratório, uma maior afinidade biológica às baratas como fonte alimentar, teceram três hipóteses, sob o ponto de vista evolutivo, para o comportamento predatório de *Belminus* spp.: (i) *Belminus* é um grupo basal de Triatominae, sendo o mais proximamente relacionado a ancestrais comuns (mais próximo do comportamento entomófago original); (ii) *Belminus* não é um grupo basal e o comportamento predatório pode ter persistido como plasticidade ancestral relacionada ao hospedeiro (artrópode/vertebrado). Essa plasticidade, particularmente relevante aos triatomíneos, pode ter evoluído em direção ao comportamento predatório; (iii) Triatominae é um grupamento polifilético, incluindo diferentes tribos e espécies derivadas de linhagens diversas dentre espécies predadoras de Reduviidae (Schofield, 1988). Nesse caso, *Belminus* spp. seria interpretado como uma linhagem de Reduviidae em um estágio inicial de adaptação à hematofagia, como sugerido por Schofield & Galvão (2009). Sandoval et al. (2013) argumentaram que as hipóteses (i) e (ii) implicariam em que a hematofagia evoluiu em uma única vez em Triatominae, o que viria ao encontro das hipóteses de origem monofilética (Lent & Wygodzinsky, 1979; Hypša et al., 2002; Weirauch & Munro, 2009; Patterson & Gaunt, 2010) e parafilética (Hwang & Weirauch, 2012) da subfamília, ensejando a necessidade de uma definição mais ampla de Triatominae. Já as implicações da hipótese (iii)

foram discutidas amplamente por Schofield & Galvão (2009) e sugerem que a hematofagia apareceu em várias ocasiões em ancestrais predadores de artrópodes. Por fim, Sandoval et al. (2013) ponderaram que tais hipóteses só poderão ser testadas por meio de uma análise filogenética da subfamília, incluindo as espécies de *Belminus* e outros representantes de Bolboderini e Alberproseniini.

1.2 Estado atual da sistemática de Bolboderini

Atualmente Bolboderini Usinger, 1944 é composta por 13 espécies incluídas em quatro gêneros: *Belminus* Stål, 1859, com oito espécies: *B. corredori* Galvão & Angulo, 2006, *B. costaricensis* Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954, *B. ferroae* Sandoval, Pabón, Jurberg & Galvão, 2007, *B. herreri* Lent & Wygodzinsky, 1979, *B. laportei* Lent, Jurberg & Carcavallo, 1995, *B. peruvianus* Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954, *B. pittieri* Osuna & Ayala, 1993 e *B. rugulosus* Stål, 1859; *Bolbodera* Valdés, 1910, com uma espécie: *B. scabrosa* Valdés, 1910; *Microtriatoma* Prosen & Martínez, 1952, com duas espécies: *M. borbai* Lent & Wygodzinsky, 1979 e *M. trinidadensis* (Lent, 1951); *Parabelminus* Lent, 1943, com duas espécies: *P. carioca* Lent, 1943 e *P. yurupucu* Lent & Wygodzinsky, 1979 (Lent & Wygodzinsky, 1979; Galvão et al., 2003; Galvão & Angulo, 2006; Sandoval et al., 2007; Schofield & Galvão, 2009).

Dentre essas 13 espécies, quatro foram descritas após a revisão de Lent & Wygodzinsky (1979): *Belminus corredori*, *B. ferroae*, *B. laportei* e *B. pittieri* (Galvão et al., 2003; Galvão & Angulo, 2006; Sandoval et al., 2007; Schofield & Galvão, 2009).

BOLBODERINI

Os representantes de Bolboderini são caracterizados por suas pequenas dimensões, de até 12 mm de comprimento; corpo distintamente comprimido dorso-ventralmente; tegumento corporal fortemente rugoso e granuloso, com pequenos grânulos setíferos; corpo e apêndices somente com pelos curtos. Tubérculos anteníferos com uma projeção espiniforme

ápicolateral; placas maxilares [=genas, *sensu* Lent & Wygodzinsky 1979] salientes, largas, espiniformes ou espatuladas, projetando-se além do ápice do clipeo por uma distância de pelo menos a largura apical do clipeo. Ocelos situados aproximadamente anteriormente à porção média da porção pós-ocular da cabeça, não elevados e inconspícuos. Segundo segmento antenal (pedicelo) com um a quatro tricobótrios em linha única e demais cerdas de tamanho uniforme. Sulco estridulatório prosternal bem desenvolvido; pernas curtas; fêmures engrossados; cório do hemiélitro com veias distintas. Esternitos cobrindo parte dos segmentos ventrais do conexivo, conectados aos mesmos por uma membrana simples. Genitália masculina com ponte basal presente; estrutura do falo variável (Lent & Wygodzinsky, 1979). Lent & Jurberg (1984) observaram que a ponte basal encontrava-se ausente no espécime de *Bolboderia scabrosa* que examinaram, mas que poderia tratar-se de uma anomalia. As chaves para separação de tribos de Triatominae (Lent & Wygodzinsky, 1979; Carcavallo et al., 1998, 2000; Soto-Vivas, 2009) apresentam em comum a presença de placas maxilares ultrapassando o clipeo como característica de Bolboderini.

1.2.1 Hipótese prévia de relacionamento filogenético em Bolboderini de Lent & Wygodzinsky (1979)

Lent & Wygodzinsky (1979) apresentaram um cladograma das relações hipotéticas entre os gêneros de Bolboderini baseando-se em 18 caracteres, sobre os quais relacionaram os estados plesiomórficos e apomórficos dos mesmos. Os autores afirmaram que as plesiomorfias foram estabelecidas por representarem condições não especializadas encontradas em outros triatomíneos ou reduvídeos não triatomíneos, sem menção explícita a algum grupo externo. *Bolboderia* foi considerado o gênero “mais plesiomórfico”, sendo apresentado como o táxon basal da tribo. *Parabelminus* foi considerado o grupo irmão de *Microtriatoma*. *Belminus*, por seu turno, aparece como grupo irmão de (*Microtriatoma* + *Parabelminus*). Ressalte-se ainda que Lent & Wygodzinsky (1979) não apresentaram matriz de dados ou informaram a estratégia para a análise de dados, limitando-se a apresentar o cladograma referido, nos quais consideraram 18 caracteres morfológicos.

1.3 Dados de Biologia, Ecologia e registros de infecção com *Trypanosoma cruzi* em Bolboderini

Embora seja consenso que os triatomíneos tenham derivado de reduviídeos predadores e sejam classicamente definidos como “Reduviidae hematófagos”, potencialmente capazes de transmitir o protozário *Trypanosoma cruzi*, causador da doença de Chagas (Lent & Wygodzinsky, 1979), relativamente poucas das 148 espécies recentes são de importância epidemiológica como vetores de *T. cruzi* para humanos (Galvão et al., 2003; Forero et al., 2004; Costa et al., 2006; Galvão & Angulo, 2006; Bérenger & Blanchet, 2007; Costa & Felix, 2007; Martínez et al., 2007; Sandoval et al., 2007; Jurberg et al., 2009; Schofield & Galvão, 2009; Rosa et al., 2012; Jurberg et al., 2013; Gonçalves et al., 2013; Costa et al., 2013; Abad-Franch et al., 2013). Por outro lado, alguns Bolboderini atualmente são considerados primariamente predadores (Schofield & Galvão, 2009; Sandoval et al., 2010).

A influência antrópica com a progressiva destruição dos biótopos naturais dos triatomíneos resultou em detrimento das populações naturais desses insetos. Tal condição adversa pode ter levado a estratégias relacionadas a escolhas de habitat, comportamento e preferência de hospedeiro, sendo certamente uma das principais causas do estabelecimento dos mesmos em estruturas artificiais (Noireau et al., 2005).

Fontes/hábitos alimentares

Brumpt (1936) já afirmava que, embora os triatomíneos fossem hematófagos, algumas espécies, pela fome, tornam-se predadoras, nutrindo-se de percevejos, outros insetos ou tornando-se canibais. Concluiu ainda que “Ce cannibalisme est évidemment un souvenir ancestral de l’entomophagie normale chez lês Reduidés non suceurs de sang” (Brumpt, 1936).

Em laboratório, adultos de *Belminus peruvianus* alimentaram-se em humanos, com grande dificuldade, morrendo alguns dias após. Tanto os adultos quanto as ninfas de quarto e quinto ínstares aceitaram facilmente alimentar-se em galinhas, sobrevivendo por até oito meses. Ninfas de primeiro ínstar, nascidas em laboratório, recusaram-se a se alimentar em humanos, coelhos, cobaias ou ratos brancos, mas se alimentaram em lagartixas e tartarugas (*Geochelone chilensis* (Gray)). Apesar da morte de muitas ninfas de primeiro ínstar, um

espécime chegou a adulto alimentando-se exclusivamente em lagartixas. Contudo, a principal forma de alimentação das ninfas de primeiro e segundo ínstares foi o canibalismo (cleptohemodeipnonismo, *sensu* Ryckman, 1951) sobre triatomíneos de espécies diversas (*Triatoma* spp.; *Panstrongylus* spp.), especialmente os maiores ou recém-alimentados, o que permitiu que essas ninfas alcançassem o ínstar seguinte sem outra forma de alimento (Herrer et al., 1954; Lent & Wygodzinsky, 1979). Em nenhum dos casos de canibalismo, observou-se efeitos indesejáveis ao inseto atacado, ainda que este mostrasse sinais de sentir-se molestado e tentasse se esquivar do ataque (Herrer et al., 1954).

Aventou-se que *Capromys melanurus* Peters poderia ser hospedeiro de *Bolbodera*, em Cuba (Lent & Wygodzinsky, 1979).

Em laboratório, ninfas de *Parabelminus yurupucu* alimentaram-se em ratos (Lent & Wygodzinsky, 1979).

Em laboratório também, *Microtriatoma borbai* recusou-se a se alimentar em pombos, galinhas, ratos ou humanos (Lent & Wygodzinsky, 1979).

Segundo Miles et al. (1981), o gambá (*Didelphis marsupialis*) era a fonte alimentar de espécimes de *Microtriatoma trinidadensis* coletados na natureza nas cercanias de Bélem, Pará. Esses mesmos autores observaram que, em laboratório, embora *M. trinidadensis* se alimentasse prontamente em ratos, por razões que não ficaram claras, todos os espécimes morreram após quinze dias da sua coleta. Testes em laboratório com vários animais como fonte alimentar potencial (galinha, humano, rato) para espécimes de *M. trinidadensis* coletados em ambiente peridomiciliar (galinheiro) na Bolívia não lograram sucesso (De la Riva et al., 2001). O único comportamento alimentar observado foi a de uma ninfa de quinto ínstar que experimentou fezes de *Rhodnius stali* Lent, Jurberg & Galvão, espécie encontrada no mesmo local, fato que aparentemente pode ter estimulado a última muda da referida ninfa (De la Riva et al., 2001).

Miles et al. (1981) mantiveram em laboratório um casal de *Belminus herreri* [provavelmente *Belminus laportei*, vide Lent et al., 1995], coletado nas cercanias de Belém, Pará, alimentando-se avidamente da lagartixa comum doméstica (*Hemidactylus* sp.), sem demonstrar interesse em alimentar-se em ratos ou gambás. Contudo, não houve oviposição e não foi possível formar uma colônia da espécie. Gaunt & Miles (2000) referiram que *B. herreri* parecia alimentar-se obrigatoriamente em lagartos, tanto mais por estar associado com

lagartos do gênero *Thecadactylus*, sem que tenham informado, entretanto, a base para tais afirmações.

A partir de 44 ovos de *B. herreri*, em condições de laboratório, Sandoval et al. (2000) observaram que as ninfas eram incapazes de obter refeições sanguíneas diretamente de hospedeiros vertebrados (galinha, ratos, homem), mas foram bem sucedidas em alimentarem-se por cleptohematofagia do sangue de ninfas repletas de *Rhodnius prolixus* Stål. Sandoval et al. (2000) interpretaram tais observações e outras anteriores (Lent & Wygodzinsky, 1979), como sugestivas de que *Belminus* possa representar um grupo de transição, na suposta evolução do reduviídeo predador para a hematofagia obrigatória observada em outros Triatominae (Schofield, 1988).

Sandoval et al. (2004), em duas localidades da Colômbia, analisaram por teste de ELISA 76 espécimes (25 machos, 31 fêmeas e 20 ninfas de quinto ínstar) de *B. herreri* coletados no interior de domicílios humanos. Dos dez anti-soros usados (ave, Blattidae, gato, cão, cabra, cavalo, gambá, réptil, roedor e homem), todas as reações positivas (96,2%) foram para Blattidae. Os autores consideraram que, em um ambiente natural, *B. herreri* também usa de artrópodes como fonte alimentar.

Sandoval et al. (2010), dentre 123 espécimes de *Belminus ferroae* coletados dentro de domicílios, na Colômbia, usando teste de precipitina, encontraram reação positiva para anti-soro de Blattodea em 110 espécimes e em nove amostras com aparência de sangue, quatro foram positivas para roedor, quatro para cão e uma para humano. Esses autores, comparando os resultados de seu trabalho com outros anteriores, deduziram que *Belminus* é primariamente predador e que talvez represente um estágio inicial na adaptação do predatismo para a hematofagia.

No estudo de Rabinovich et al. (2011), *B. ferroae* e *B. herreri* foram considerados incluídos no grupo de triatomíneos que se alimentam primariamente em outros insetos, sendo os outros dois grupos referentes aos que se alimentam primariamente em aves e em mamíferos.

Sandoval et al. (2013), em condições de laboratório, analisaram diversos parâmetros demográficos e reprodutivos de *B. ferroae*, o qual foi alimentado separadamente com três diferentes hospedeiros: ratos, barata e *Rhodnius prolixus*. A análise dos dados obtidos mostrou uma maior afinidade biológica às baratas como fonte alimentar.

Habitats

Lent & Wygodzinsky (1979) sintetizaram a Biologia dos Bolboderini como arbórea, sendo associados a ninhos de marsupiais ou roedores em Bromélias; muito raramente domiciliar e com ovos postos separadamente.

Belminus corredori foi descrito com base em dois machos, seis fêmeas e uma ninfa de quinto ínstar coletados dentro e nos muros externos de uma construção, em San Gil, Santander, Colômbia, em localidade caracterizada pela presença de floresta montanhosa seca com vegetação herbácea, gramíneas naturais, árvores e arbustos, tendo temperatura média de 16-18°C (Galvão & Angulo, 2006).

Belminus costaricensis foi coletado sobre uma preguiça (*Bradypus* sp.), em ninhos de cupim (*Nasutitermes* sp., Isoptera) e de abelha sem ferrão (*Trigona* sp., Apidae), na Costa Rica (Herrer et al., 1954). Contudo, estes últimos achados foram provavelmente acidentais (Herrer et al., 1954; Lent & Wygodzinsky, 1979).

Belminus ferroae foi descrito com base em seis machos e três fêmeas coletados em habitações humanas na cidade de Toledo, Colômbia (Sandoval et al., 2007).

Sandoval *et. al.* (2010) relataram a coleta de 378 espécimes (ninfas e adultos) e 17 ovos de *B. ferroae* dentro de domicílios, na Colômbia, em região caracterizada como floresta pré-montanhosa, temperatura média de 25°C e umidade média relativa de 85%.

O material tipo de *Belminus herreri* (macho holótipo, uma fêmea e uma ninfa) foi coletado sob a casca de uma árvore (*Anacardium* sp., Anacardiaceae), no Panamá (Lent & Wygodzinsky, 1979).

Miles et al. (1981) relataram que os quatro espécimes de *Belminus* encontrados nas cercanias de Belém, Pará, identificados como *B. herreri* [provavelmente *Belminus laportei*, vide Lent et al., 1995], foram coletados sob cascas de árvores, associados a lagartos, um dos quais identificado como *Thecadactylus* sp. Segundo Gaunt & Miles (2000), *B. herreri* vive sob cascas de grandes árvores nas florestas, associado a lagartos do gênero *Thecadactylus*.

Sandoval et al. (2000) encontraram três adultos de *Belminus herreri* em um galinheiro e um ovo viável da espécie em uma palmeira (*Bactris* sp.), na Colômbia, referindo que a localidade possuía vegetação classificada como floresta equatorial úmida, com temperatura anual média de 25°C, precipitação média anual de 2200 mm e umidade média relativa de 80%.

Sandoval et al. (2004), em duas localidades da Colômbia, encontraram em duas casas, 121 espécimes de *B. herreri*, incluindo ninfas e adultos. Nenhuma outra espécie de triatomíneo foi encontrada nessas casas, mas observou-se grande número de baratas silvestres nas mesmas.

No estudo de Rabinovich et al. (2011), o habitat considerado dominante para *Belminus ferroae* e *B. herreri* foi o domiciliar.

Belminus peruvianus foi coletado em casas, no vale do Rio Marañon, nas quais também se encontraram triatomíneos identificados como *Panstrongylus herreri* Wygodzinsky. Em todas essas habitações observou-se um número regular de lagartixas (Herrer et al., 1954). Todos os ínstares de *B. peruvianus* foram encontrados sobre cascas soltas de uma grande árvore da espécie *Schinus molle* L. (Anacardiaceae), a qual servia de abrigo para um gambá (*Didelphis* sp.), ao mesmo tempo em que galinhas encontravam-se dormindo a curta distância dessa árvore (Lent & Wygodzinsky, 1979). *B. peruvianus* também foi encontrado juntamente com *Panstrongylus chinai* (Del Ponte) em casa de pau-a-pique com teto de palha habitada por humanos, cães, porquinhos da índia e lagartixas, e seria o único representante da tribo que teria feito a transição de hábitos silvestres para peridomiciliar e domiciliar (Lent & Wygodzinsky, 1979). Estes autores consideraram ainda como peculiar a ocorrência de *B. peruvianus* em uma região semiárida no Peru, já que os demais Bolboderini parecem restritos a áreas com alto índice pluviométrico.

Picado (1913) referiu o encontro de uma ninfa de *Belminus rugulosus* numa Bromeliácea na Costa Rica. Contudo, Herrer et al. (1954) não acharam prudente acreditar nessa identificação. Ressalte-se inclusive que *B. rugulosus* permanece sem registros para Costa Rica (Galvão et al., 2003). Por seu turno, Lent & Wygodzinsky (1979) consideraram a biologia da espécie como desconhecida. Segundo Sandoval et al. (2010), um macho e uma fêmea de *B. rugulosus* foram coletados na copa de uma palmeira (*Oenocarpus* sp.), na Colômbia.

Bolboderia scabrosa foi coletado em ninhos do roedor *Capromys pilorides* (Say) em Cuba (Lent & Wygodzinsky, 1979).

Uma pequena população de *Microtriatoma borbai* foi encontrada perto da cidade de Curitiba, Paraná, em agrupamentos de bromélias e junto a abrigos de gambás (*Didelphis* sp.) e de roedores. No mesmo local, ninfas de *Phimophorus spissicornis* Bergroth, um reduviídeo predador, estavam presentes em associação com *M. borbai* (Lent & Wygodzinsky, 1979)

Gurgel-Gonçalves et al. (2012) coletaram uma fêmea de *M. borbai* em palmeira *Mauritia flexuosa* L. em Mato Grosso, supondo a possível associação da espécie com *Didelphis albiventris* (Lund).

Microtriatoma trinidadensis foi coletado por atração à luz em Trinidad e Bolívia, neste último caso, em perímetro urbano (Wygodzinsky, 1959); sob casca de árvore na Colômbia e em bromélias epífitas, junto a espécimes de *Rhodnius robustus* Larrousse, na Venezuela (Lent & Wygodzinsky, 1979). Miles et al. (1981), tendo coletado 50 espécimes de *M. trinidadensis* nas cercanias de Belém, Pará, afirmaram que a espécie é adaptada para um microhabitat específico. Tanto as ninfas quanto os adultos foram encontrados em ninhos construídos com folhas, especialmente os de *D. marsupialis*, incluindo os de roedores também. Os autores ainda chamaram a atenção que, pelo fato desses insetos ficarem entre folhas secas bem apertadas, pela sua coloração e pequeno tamanho, podem passar facilmente despercebidos, fatos com que concordaram também Gaunt & Miles (2000).

Em Alto Beni, na Bolívia, De la Riva et al. (2001) encontraram em uma única residência 24 espécimes, incluindo adultos e todos os estágios ninfais, de *M. trinidadensis*, os quais estavam em ambiente peridomiciliar, representado por um galinheiro construído com material da palmeira *Attalea phalerata* Mart. ex Spreng, referindo ainda que na localidade a temperatura média anual é de 25,89°C e a umidade média relativa de 80,6%.

Carcavallo et al. (1976) referiram que a fêmea considerada “alótipo” e uma ninfa de quinto estágio de *M. mansosotoi* [= *M. trinidadensis*] foram coletados em uma palmeira, na Colômbia; três machos, uma ninfa de quinto estágio de *M. trinidadensis*, foram coletados todos juntos entre folhas de bromeliácea epífita, juntamente com 17 espécimes de *Rhodnius robustus* Larrousse, na Venezuela. Finalmente, esses autores relataram outra ninfa de segundo instar de *M. trinidadensis* coletada no mesmo país, também em bromeliácea epífita.

Parabelminus carioca foi descrito com base em três machos e uma fêmea coletados na cidade do Rio de Janeiro, em ninho de gambá, *Didelphis aurita* (Wied), localizado em palmeira *Attalea indaya* Drude (Lent, 1943). Guimarães & Jansen (1943), que trabalharam no local, relataram ter encontrado todas as fases evolutivas dessa espécie (ovo a adulto) nesse habitat. Interessante ressaltar que somente em publicação posterior (Lent & Wygodzinsky, 1944) foi referido que G. Jansen e F. N. Guimarães, na ocasião, “capturaram, vivendo ao lado de *Parabelminus carioca*, em palmeiras *Attalea indaya* Drude, o hemíptero”, que foi então descrito: *Aradomorpha championi* Lent & Wygodzinsky 1944 [Reduviidae: Reduviinae],

sendo a série-tipo representada por treze machos e treze fêmeas (Lent & Wygodzinsky, 1944). Lent & Wygodzinsky (1979) comentando o encontro dos espécimes de *A. championi* com *P. carioca*, declararam suspeitar que *Aradomorpha* pudesse ser predador de *Parabelminus*.

A maior parte dos espécimes-tipo de *Parabelminus yurupucu*, da Bahia, foi encontrada em bromélias epífitas, principalmente *Aechmea multiflora* L. B. Smith, mas um espécime foi achado em um tronco de uma árvore no qual duas diferentes bromélias (*Hohenbergia* sp. e *Aechmea* sp.) estavam associadas. Em alguns casos, tais bromélias continham sapos e lagartixas e ninhos de roedores. Embora *P. yurupucu* tenha sido encontrado associado a *Triatoma tibiamaculata* (Pinto) e *Rhodnius domesticus* Neiva & Pinto e estes ambos estivessem infectados com *T. cruzi*, nenhum dentre 31 espécimes de *P. yurupucu* examinados estavam infectados (Lent & Wygodzinsky, 1979).

Mudanças na topografia e na geologia podem criar variações no ambiente, mesmo em regiões de clima uniforme. Em áreas elevadas, a inclinação do solo e sua exposição ao sol influenciam a temperatura e a umidade locais. A temperatura do ar decresce com o incremento da altitude, numa razão de cerca de 6°C para cada 1.000 m de elevação. Tal decréscimo, denominado de resfriamento adiabático, é causado pela expansão do ar com a menor pressão atmosférica da altitude. Sob muitos aspectos, o clima e a vegetação das altitudes assemelham-se àquelas de localidades ao nível do mar em latitudes mais altas (Ricklefs, 2010).

A maioria dos triatomíneos é encontrada entre 300 m a 4.100 m de altitude (Carcavallo et al., 1995, 1999a). Duas espécies, entre as de maior importância epidemiológica, foram registradas vivendo em amplo gradiente altitudinal, do nível do mar até 4.100 m, no caso de *Triatoma infestans* (Klug) na Bolívia e até 2.000 m, no caso de *Rhodnius prolixus* Stål na Venezuela (Lent & Wygodzinsky, 1979).

Em Bolboderini, contudo, há poucos registros informando a altitude de coleta ou ocorrência das espécies.

O material tipo de *Belminus corredori* (dois machos e seis fêmeas) foi coletado em uma habitação em San Gil, Colômbia, a aproximadamente 1.180 m de altitude (Galvão & Angulo, 2006).

Um total de 378 espécimes (ninfas e adultos) e 17 ovos de *Belminus ferroae* foram encontrados no município de Toledo, Colômbia, em altitudes entre 1.190 m a 1.400 m acima do nível [médio] do mar (a.n.m.) (Sandoval et al., 2010).

Na Colômbia, *Belminus herreri* (três adultos, um macho e duas fêmeas) foi coletado em Santander, na altitude de 680 m a. n. m. (Sandoval et al., 2000), e em San Martín (121 espécimes, incluindo adultos e ninfas), em altitudes entre 500 m e 800 m a.n.m. (Sandoval et al., 2004).

Os espécimes tipo de *Belminus peruvianus* provieram da parte superior do vale do Rio Marañon, Peru, nas seguintes localidades e altitudes: Jaén (750 m), Yamón (1.100 m) e Lonya Grande (1.300 m) (Herrer et al., 1954).

No rótulo da fêmea holótipo de *Belminus pittieri* consta sua procedência de Aragua (Venezuela), “1050 m” (Osuna & Ayala, 1993).

O holótipo de *Callotriatoma cubana* (= *Bolboderia scabrosa*) foi coletado em Loma del Gato, Cuba, a 3.000 m de altitude (Lent & Wygodzinsky, 1979).

O macho holótipo de *M. mansosotoi* [= *M. trinidadensis*] foi encontrado em Chapare, Bolívia, a “400 metros de altura” (Prosen & Martínez, 1952).

Uma fêmea e uma ninfa identificadas como *M. mansosotoi* [= *M. trinidadensis*] foram coletadas em Meta, Colômbia, a 278 m a.n.m. (Carcavallo et al., 1976).

Os triatomíneos, em seu ambiente natural, quando descobertos em seus esconderijos não fogem voando, como outros insetos alados, mas simplesmente escapam andando para outro local ou permanecem inteiramente imóveis no mesmo lugar. Contudo, *M. trinidadensis* e *P. yurupucu* são capazes de voar imediatamente se perturbados (Noireau & Dujardin, 2010; Barrett, 1991).

Infecção natural por *Trypanosoma cruzi*

Guimarães & Jansen (1943) afirmaram que entre 16 espécimes de *Parabelminus carioca*, incluindo ninfas e adultos, a percentagem de infecção por *T. cruzi* foi de 43,7%.

Lent & Wygodzinsky (1979) relataram que um espécime de *Microtriatoma borbai*, coletado próximo à Curitiba, Paraná, encontrava-se naturalmente infectado por *T. cruzi*.

Miles et al. (1981) observaram, dentre 50 espécimes de *M. trinidadensis* coletados nas cercanias de Bélem, Pará, que a espécie raramente foi encontrada infectada com *T. cruzi* e que as infecções eram extremamente “leves”, ressalvando que, embora o protozoário evidenciado em *M. trinidadensis* fosse indistinguível de *T. cruzi*, sua identidade não foi confirmada.

Sandoval et al. (2004), em duas localidades da Colômbia, dentre 44 espécimes de *Belminus herreri* coletados no interior de domicílios humanos, não encontraram nenhum positivo para flagelados ao exame direto por microscopia. Contudo, quatro espécimes (9%) mostraram-se positivos para *T. cruzi* por PCR (duas fêmeas, um macho e uma ninfa de quinto ínstar), todos coletados na mesma casa.

1.4 Descrições morfológicas dos estádios imaturos

Lent (1943) descreveu ovos de *Parabelminus carioca*, referindo que os mesmos são postos isoladamente, tendo fornecido duas figuras dos desenhos do cório do ovo.

Herrer et al. (1954) descreveram e forneceram figuras dos ovos e ninfas de primeiro e quinto ínstars de *Belminus peruvianus*.

Carcavallo et al. (1976) apresentaram descrições e figuras das ninfas de segundo e quinto ínstars de *Microtriatoma trinidadensis*. Ressalte-se que no mesmo artigo, os autores descreveram e forneceram uma figura de outra ninfa de quinto ínstar, coletada junto à fêmea “alótipo” de *M. mansosotoi* [= *M. trinidadensis*] e considerada por eles como desta última espécie.

Lent & Wygodzinsky (1979) descreveram caracteres gerais das ninfas de quinto ínstar para os quatro gêneros de Bolboderini, mesmo no caso das que não conheciam (como *Bolbodera* e *Parabelminus*), como também de ninfas de primeiro ínstar de *Belminus* e *Parabelminus*. Esses autores ressaltaram que enquanto a presença de fossas esponjosas nas extremidades das tíbias está restrita a percevejos adultos, elas estão presentes em todos os estágios ninfais de *Parabelminus* e, pelo menos, no quinto ínstar de *Microtriatoma*. Lent & Wygodzinsky (1979) também relataram que os ovos de *P. yurupucu* aderem ao substrato.

O ovo de *Microtriatoma borbai*, incluindo fotos com microscopia eletrônica de varredura (MEV), foi estudado por Barata (1998).

Fotos dorsais das ninfas de quinto ínstar de *M. trinidadensis*, estudadas por Carcavallo et al. (1976), foram apresentadas por Galindez Girón et. al. (1998).

Rocha et al. (2005) descreveram pela primeira vez todos os ínstars ninfais de uma espécie de Bolboderini, *Belminus herreri*, com figuras dorsais de todos os estádios ninfais sob uma abordagem de morfometria geométrica cefálica dessas ninfas.

1.5 Biogeografia

Propostas de classificação da Região Neotropical

Diversas propostas de regionalização biogeográfica da região Neotropical têm sido sugeridas, levando em consideração diversos grupos de organismos, incluindo insetos (Amorim, 2012). Dentre essas, destacamos as que seguem.

Morrone (2001, 2004, 2006), em síntese com enfoque panbiogeográfico, considerou a região Neotropical dividida em quatro sub-regiões: **Caribenha**, **Amazônica**, **Chaquenha** e **Paranaense**, subdivididas em numerosas províncias: 24 na sub-região Caribenha, 13 na sub-região Amazônica, quatro na sub-região Chaquenha e três na sub-região Paranaense.

Pelas propostas de Amorim & Silva (2002) e Amorim (2009), a região Neotropical apresenta componentes biogeográficos indicadores de eventos de vicariância, na seguinte ordem: o primeiro evento separa o arco do **Caribe** e Antilhas da parte **Continental** da região Neotropical. Esta última é separada em **Neotropical noroeste** (NW Neotropical) (a noroeste do eixo [dos Rios] Amazonas-Madeira-Mamoré até o México) e **Neotropical sudeste** (SE Neotropical). No componente NW Neotropical, a quebra seguinte separa um elemento transandino que se estende pela **América Central** e porções tropicais do México (AC/ME) e **Amazônia noroeste** (NW Am), a qual, por seu turno, subdivide-se em **Amazônia norte** (N Am) e **sudoeste** (SW Am), ao longo dos rios Japurá-Caquetá. Finalmente, a SE Neotropical divide-se em **Amazônia sudeste** (SE Amazonia) e **Floresta Atlântica** (Amorim, 2012).

Morrone (2013), em metanálise de trabalhos anteriores, propôs a seguinte regionalização da região Neotropical: - sub-região das **Antilhas**, - sub-região **Amazônica**, com os domínios Norte Amazônico, Sudoeste Amazônico, Mesoamericano e Noroeste da América do Sul, e - sub-região **Chaquenha**, com os domínios Sudeste Amazônico, Chaqueno e Paranaense.

Hipóteses biogeográficas prévias para Triatominae e Bolboderini

Schofield & Dujardin (1999) teceram a hipótese de que um ancestral de Rhodniini, representado por uma espécie generalista e largamente distribuída geograficamente, como *Rhodnius pictipes* Stål, teria se dispersado para noroeste e sul, originando os complexos de espécies *R. pallescens* e *R. prolixus*. A visão biogeográfica geral expressada por esses autores indicaria que *Rhodnius* Stål se conformaria plenamente a um modelo de radiação adaptativa a partir de uma forma ancestral, representada atualmente por *R. pictipes*, na região do Amazonas-Orinoco. Contudo, tal hipótese foi contestada por Hypša et al. (2002), com base em estudos moleculares de seu trabalho e anteriores (Lyman et al., 1999; Monteiro et al., 2000), cujas topologias obtidas sugeriram que a ocorrência de espécies largamente distribuídas na Amazônia, tais como *R. pictipes*, *R. prolixus* e *R. robustus*, poderia refletir uma invasão secundária, sem correlação com a origem da tribo Rhodniini.

Em um estudo biogeográfico da tribo Rhodniini, Paula et al. (2007) empregaram sequências de rDNA (16S) para a análise filogenética e levaram em consideração as áreas de endemismo propostas por Amorim & Pires (1996). Entre os resultados desses autores, doze das soluções ótimas encontradas foram usadas para explicar a biogeografia de Rhodniini na região Neotropical. Tais reconstruções requereram seis eventos de vicariância, vinte duplicações (simpatrias) e pelo menos três dispersões e um evento de extinção. Paula et al. (2007) concluíram que aconteceu uma história biogeográfica complexa para o grupo, envolvendo os eventos mencionados, os quais foram derivados das áreas de endemismo consideradas.

Em Bolboderini, Lent & Wygodzinsky (1979) consideraram que *Bolboder*, endêmico de Cuba, seria vicariante em relação aos demais gêneros da tribo, e que outra situação de vicariância poderia ser caracterizada para *Parabelminus*, pelo fato de *Microtriatoma*, considerado por eles como seu grupo irmão, não ter sido coletado na área onde *Parabelminus* ocorre (*P. carioca* na cidade do Rio de Janeiro e *P. yurupucu* no estado da Bahia). Entretanto, para este último caso, é digno de nota referir que posteriormente, Alencar et al. (2001) forneceram o registro de *Microtriatoma borbai* para a cidade do Rio de Janeiro, também.

Abad-Franch & Monteiro (2007) teceram hipóteses sobre alguns Bolboderini: - que *Microtriatoma trinidadensis* e talvez a “linhagem” *Belminus-Parabelminus* evoluíram em florestas úmidas amazônicas; - que o padrão biogeográfico de *M. trinidadensis* (o qual ocorre

em círculo na região dos rios Amazonas-Orinoco), poderia ser interpretado como o resultado de uma radiação centrífuga adaptativa de populações de origem amazônica. Por outro lado, torna-se difícil tecer uma hipótese sobre as origens da “linhagem” *Belminus-Parabelminus*, considerando a existência de vários representantes transandinos, no sistema Amazonas-Orinoco e de outros (*Parabelminus*) endêmicos na Floresta Atlântica brasileira, pelo que os mesmos poderiam ser considerados como uma “linhagem” de larga distribuição. Contudo, os autores ressaltaram que, pelo fato das afinidades filogenéticas e as origens evolucionárias desses grupos não terem sido inteiramente investigadas e suas afirmativas terem sido baseadas em informações ecológicas e biogeográficas, as mesmas deveriam ser consideradas somente tentativas.

Bargues et al. (2010) argumentaram que o cladograma morfológico apresentado por Lent & Wygodzinsky (1979), em que *Bolboder* aparece como o táxon mais primitivo e *Microtriatoma* e *Parabelminus* como os mais derivados, era difícil de reconciliar com a distribuição geográfica conhecida dos representantes da tribo, já que *Bolboder* era conhecida somente de Cuba.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral:

- Estudo taxonômico de Bolboderini, apresentando uma hipótese filogenética para os táxons pertencentes à tribo.

2.2 Objetivos específicos:

- Revisão taxonômica das espécies e gêneros de Bolboderini.
- Apresentar uma hipótese filogenética sobre o relacionamento entre os táxons-alvos, usando uma abordagem cladística.
- Correlacionar a filogenia obtida com os dados de distribuição geográfica dos táxons a fim de elaborar uma hipótese biogeográfica para os representantes de Bolboderini.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Terminologia, parâmetros de mensurações e estado de caracteres

Tanto para a análise cladística quanto para fins descritivos, a terminologia das diversas estruturas morfológicas seguiu principalmente Lent & Wygodzinsky (1979).

Algumas características e/ou parâmetros de medida ou avaliação merecem menção em especial devido às suas peculiaridades, conforme explicitadas a seguir.

Nas descrições taxonômicas, utilizou-se como unidade de medida o milímetro (mm).

Para medida do comprimento cefálico foi considerado como limite anterior, a extremidade proximal do clípeo (=pósclípeo), excluindo-se o anteclípeo, e como limite posterior, a extremidade distal da porção pós-ocular da cabeça, anterior ao colo (Figura 1).

A largura máxima da cabeça teve como limites as bordas laterais dos olhos em vista dorsal (Figura 2).

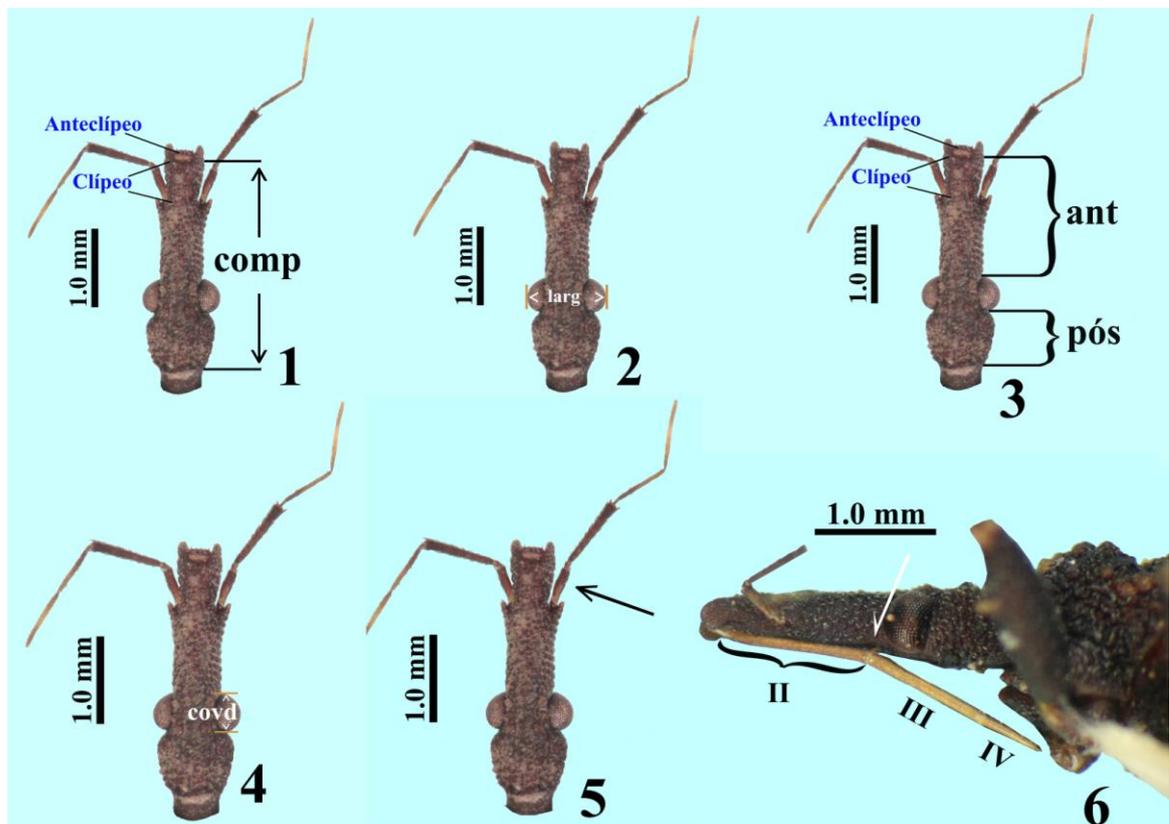
A medida da região anteocular foi considerada da extremidade proximal do clípeo (=pósclípeo), excluindo-se o anteclípeo, até uma linha imaginária, tangenciando o limite anterior, proximal (borda anterior) do olho, em vista dorsal. A região pós-ocular foi aferida a partir de uma linha imaginária, tangenciando o limite posterior, distal (borda posterior) do olho até a extremidade distal da porção pós-ocular da cabeça, anterior ao colo (Figura 3).

Para medida do comprimento do olho em vista dorsal (covd) foram considerados o limite anterior, proximal (borda anterior) e o limite posterior, distal (borda posterior) do olho direito, em vista dorsal (Figura 4).

O exame da antena permitiu aferir se o escapo (segmento antenal I) ultrapassava ou não a porção anteocular (Figura 5), como também a medida do comprimento dos segmentos antenais, cujos limites foram as extremidades dos mesmos.

No caso dos segmentos do lábio (cf. Schuh & Slater, 1995), chamado de rostro pela maior parte dos autores em Triatominae, incluindo Lent & Wygodzinsky (1979), seguiu-se a orientação de Schuh & Slater (1995) e Schuh et al. (2009), em que o segmento apical é numerado como o quarto, sendo os anteriores contados retroativamente. Dessa forma, os três segmentos aparentes ou visíveis são denominados II a IV (Figura 6). Essa numeração baseia-se na constatação de que nos reduviídeos (excluindo Centrocneminae e Hammacerinae), o primeiro segmento labial foi completamente perdido ou fundido à cápsula cefálica, e por

consequência, os três segmentos labiais, distinguíveis nos reduvídeos em geral correspondem aos segundo, terceiro e quarto segmentos dos demais representantes de Heteroptera (Weirauch, 2008; Schuh et al., 2009). Outrossim, a preferência pela numeração em algarismos romanos (II a IV) para os segmentos labiais, ao invés da numeração arábica, teve por motivo evitar eventuais confusões com unidades de medida ou ordenação textual de caracteres, os quais em regra são escritos em numeração arábica. O aspecto do lábio (se subcilíndrico ou achatado dorsoventralmente, p. ex.), a aferição da medida dos seus segmentos, bem como se o segmento II era mais curto ou o alcance relativo de sua extremidade em relação ao olho (borda anterior, ponto médio ou borda posterior) foram todos verificados em vista lateral (Figura 6).



Figuras 1-6: cabeça de *Belminus herreri*, Figuras 1-5, fêmea, vista dorsal, Figura 5: a seta aponta o escapo da antena direita; Figura 6, macho, vista lateral, indicando-se a numeração dos segmentos do lábio; a seta aponta para a extremidade do segmento II do lábio, passando rente à margem anterior do olho. Abreviaturas: **ant**: região ante-ocular; **comp**: comprimento; **covid**: comprimento do olho em vista dorsal; **larg**: largura máxima da cabeça; **pós**: região pós-ocular.

O tubérculo antenífero pode apresentar um dente ou uma projeção espiniforme em sua face lateral (Fig. 7).

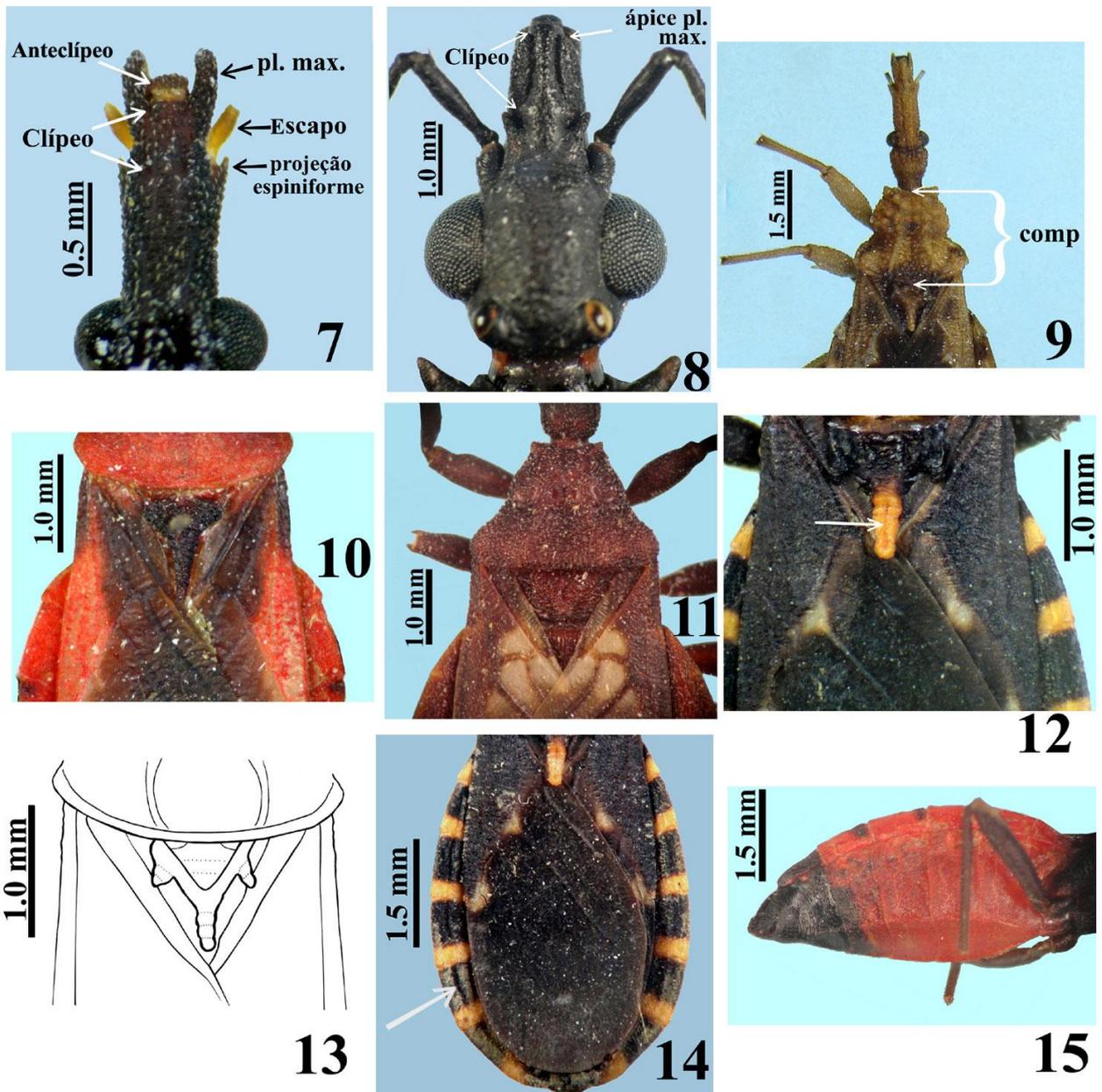


Figura 7: cabeça de *Parabelminus yurupucu*, fêmea holótipo, porção anterior, vista dorsal. Figura 8: cabeça de *Panstrongylus megistus*, fêmea, vista dorsal. Figura 9: *Belminus corredori*, parátipo macho, cabeça e pronoto, vista dorsal. Figura 10: *Bolboderia scabrosa*, fêmea, escutelo, vista dorsal. Figura 11: *Parabelminus carioca*, holótipo macho, escutelo, vista dorsal. Figura 12: *Belminus rugulosus*, macho, escutelo, vista dorsal, a seta aponta o sulco longitudinal dorsal. Figura 13: *Belminus herreri*, fêmea, escutelo, vista dorsal (desenho esquemático). Figura 14: *B. rugulosus*, macho, hemiélitros e conexivo, vista dorsal, a seta aponta a crista longitudinal dorsal no conexivo. Figura 15: *Bolboderia scabrosa*, fêmea, abdome, vista látero-ventral. Abreviaturas: **comp**: comprimento; **pl. max.** placa maxilar.

Por outro lado, “gena” *sensu* Lent & Wygodzinsky (1979), atualmente tem sido denominada placa maxilar (*e.g.*, Schuh & Slater, 1995; Weirauch, 2008) (Figuras 7 e 8). Nesse particular, ressalte-se que as jugas *sensu* Lent & Wygodzinsky (1979) correspondem às placas mandibulares, segundo Schuh & Slater (1995) e Weirauch, (2008), localizando-se acima das placas maxilares, com suas extremidades bem proximais em relação às últimas.

As placas maxilares podem se prolongar além do clipeo em direção anterior (Figura 7) ou não (Figura 8), bem como apresentar sua extremidade apical arredondada ou aguda/pontuda, o que é avaliado melhor em vista lateral.

O comprimento do pronoto foi aferido, em vista dorsal, tendo como limites, na linha média, as bordas anterior e posterior (Figura 9).

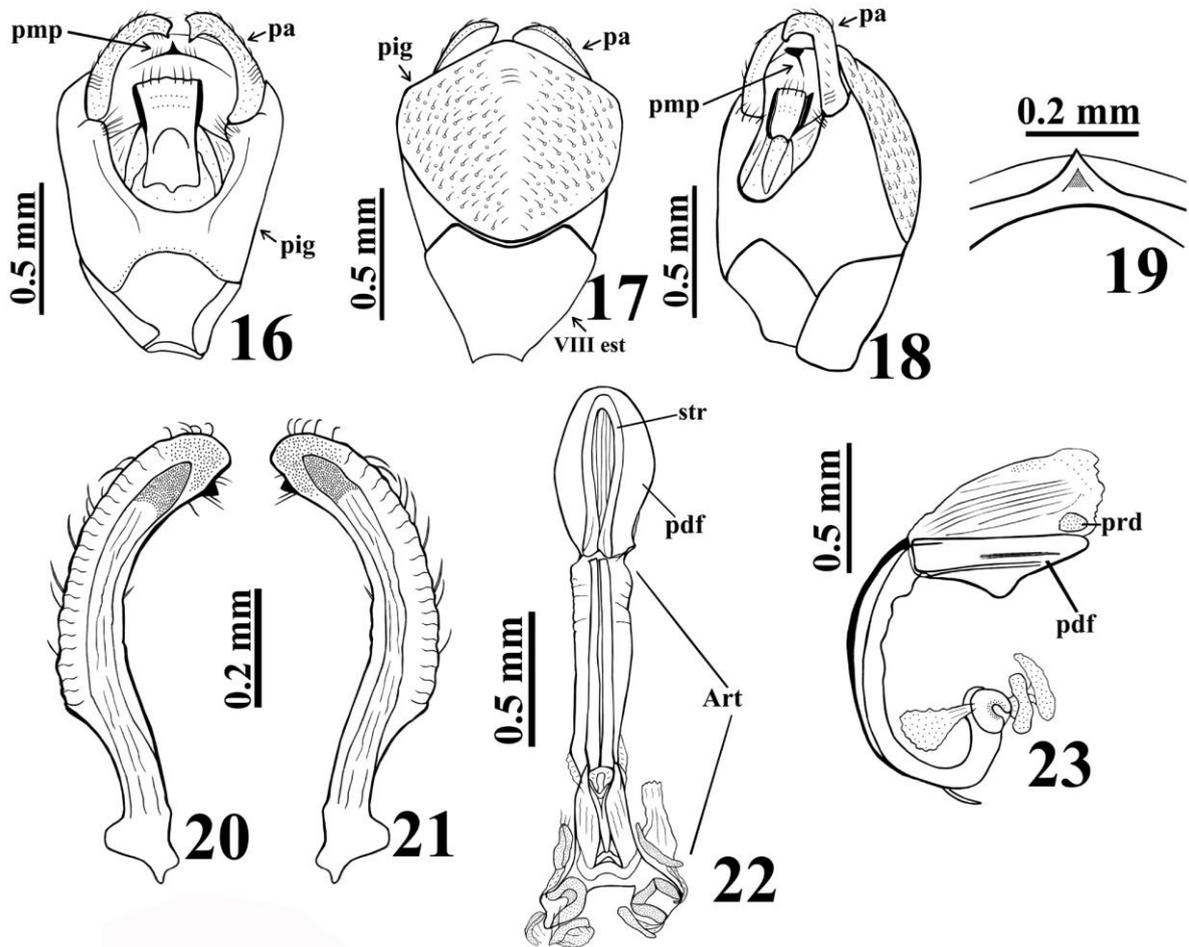
O escutelo pode apresentar: - um processo mediano isolado, como observado nos Triatominae em geral (Figura 10); - ou o mesmo estar ausente (Figura 11); - processo com sulco mediano longitudinal (Figura 12); - processos laterais além do processo mediano (Figuras 12 e 13).

O conexivo pode ter uma crista longitudinal dorsal (Figura 14) e os esternitos apresentam áreas deprimidas ou aplanadas em um ou mais segmentos (Figura 15), em diversas espécies.

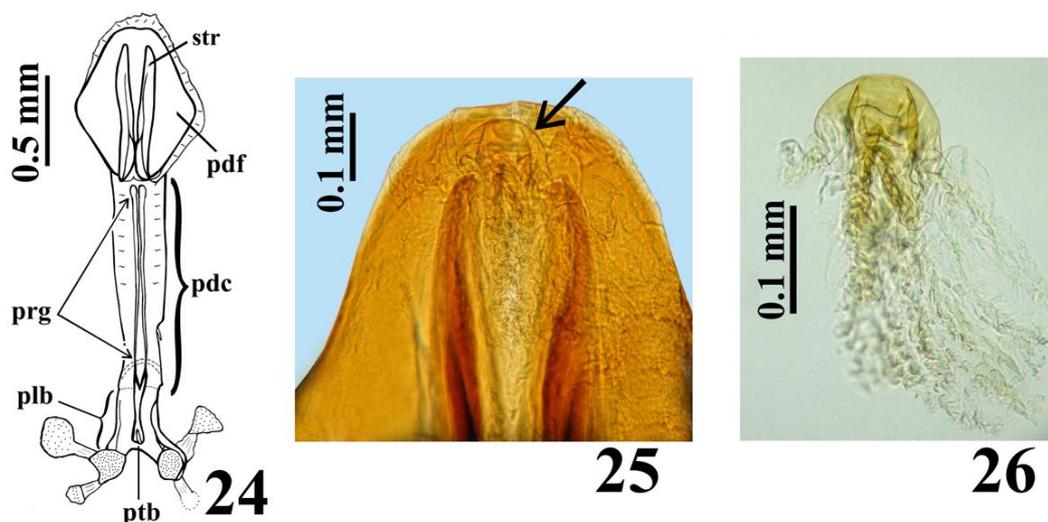
Para os componentes da genitália dos machos, além de Lent & Wygodzinsky (1979), também foram seguidas as orientações de Lent & Jurberg (1984) e Gil-Santana & Galvão (2013).

A genitália dos machos situa-se na extremidade ventral do abdome, compondo-se do oitavo esternito (**VIII est**) (Figura 17), estreito e o nono esternito transformado em uma cápsula genital chamada de pigóforo (**pig**) (Figuras 16 a 18). No pigóforo (**pig**) encontram-se o processo mediano do pigóforo (**pmp**) (Figuras 16, 18 e 19), os parâmeros (Figuras 16 a 18, 20 e 21) e no seu interior, o órgão reprodutivo, edeago ou falo (Figuras 22 a 24). O falo divide-se no aparelho articular (**Art**) (Figura 22) e no falosoma. O aparelho articular inclui a placa basal (**plb**), formado por dois ramos ou braços, subparalelos entre si, unidos perto de sua base pela ponte basal (**ptb**) e o pedicelo (**pdc**) (=extensão mediana da placa basal, *sensu* Lent & Jurberg, 1984), sobre o qual encontram-se os processos do gonoporo (**prg**) (Figura 24). O falosoma apresenta várias estruturas, entre as quais, destacam-se a placa dorsal da faloteca (**pdf**), junto da qual estão os “struts” (=suporte do falosoma) (**str**) (Figuras 22 a 24) e o endosoma, no interior do qual podem ser encontrados processos, ímpares ou pareados,

alguns dos quais podem faltar ou variar entre as espécies. Dentre esses processos destaca-se o processo distal mediano do endosoma (**prd**) (Figuras 23, 25 e 26) (cf. Gil-Santana & Galvão 2013), o qual vem sendo denominado “vesica” pelos autores que têm estudado a genitália masculina de Triatominae (*e. g.*, Lent & Wygodzinsky, 1979; Lent & Jurberg, 1984).



Figuras 16-23: genitália masculina de Bolboderini (figuras modificadas de Gil-Santana & Galvão 2013). Figuras 16-22: *Belminus corredori*, Figuras 16-18: oitavo esternito, pigóforo e parâmeros, vistas dorsal, ventral e dorso-lateral, respectivamente; Figura 19: processo mediano do pigóforo, vista dorsal. Figuras 20-21: parâmero direito, 20, vista dorsal, 21, vista ventral; Figura 22: falo, vista dorsal. Figuras 23: *Belminus rugulosus*, falo, vista lateral. Abreviaturas: **VIII est**: oitavo esternito; **Art**: aparelho articular; **pa**: parâmero; **pdf**: placa dorsal da faloteca; **pig**: pigóforo; **pmp**: processo mediano do pigóforo; **prd**: processo distal mediano do endosoma; **str**: “struts”.



Figuras 24-26: genitália masculina de *Belminus rugulosus* (figuras modificadas de Gil-Santana & Galvão 2013). Figura 24: falo, vista dorsal; Figura 25, ápice da placa dorsal da faloteca, mostrando por transparência o processo distal mediano do endosoma, apontado por uma seta, vista dorsal; Figura 26, processo distal mediano do endosoma, vista dorsal. Abreviauras: **pdc**: pedicelo; **pdf**: placa dorsal da faloteca; **plb**: placa basal; **prg**: processos do gonoporo; **ptb**: ponte basal; **str**: “struts”.

Porém, vesica, como reconhecido por esses autores, está ausente em reduviídeos, nos quais pode estar presente um apêndice do endosoma, com variável grau de esclerotização (**prd**), o qual, contudo, não é homólogo à verdadeira vesica que ocorre em outros Heteroptera, como em Pentatomomorpha (Rédei & Tsai, 2011).

3.2 Ilustrações

Figuras

Todas as figuras, exceto aquelas provenientes de outra fonte, foram elaboradas pelo autor.

Mapas de distribuição geográfica

Mapas de distribuição geográfica das espécies de Bolboderini foram elaborados com auxílio do programa ArcGis 10.0. Os dados de localização das espécies foram baseados na literatura e nos espécimes examinados e lançados sobre mapa político ou mapa com hidrografia e relevo das Américas Central e do Sul.

3.3 Análise Filogenética

3.3.1 Seleção dos táxons

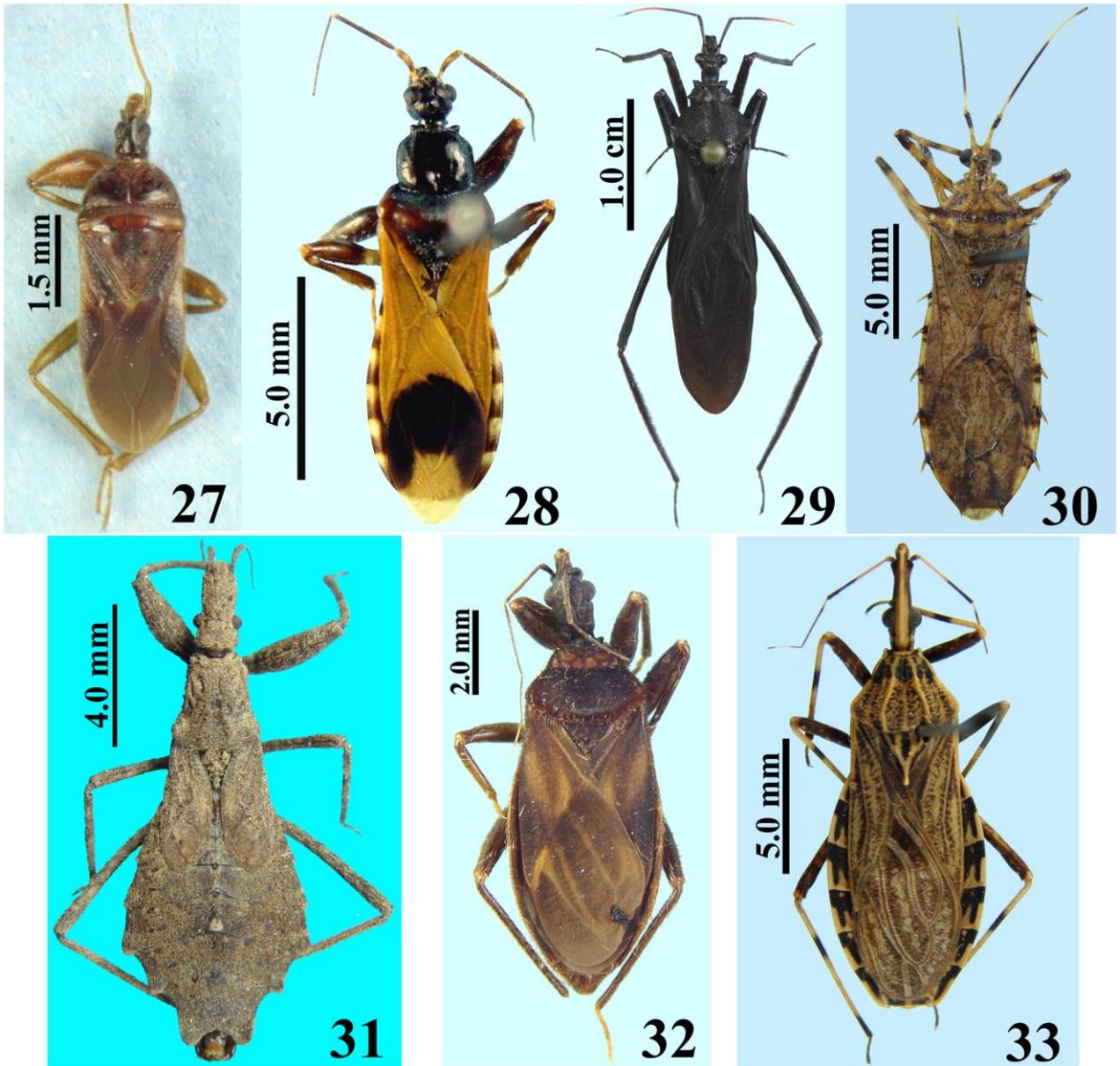
A análise filogenética foi levada a efeito usando métodos correntes em sistemática filogenética (e.g., Amorim, 1997, 2002; Wiley & Lieberman, 2011; Wheeler, 2012), com 23 táxons terminais considerados. O grupo interno foi composto das 13 espécies válidas de Bolboderini: *Belminus corredori*, *B. costaricensis*, *B. ferroae*, *B. herreri*, *B. laportei*, *B. peruvianus*, *B. pittieri*, *B. rugulosus*, *Bolboderia scabrosa*, *Microtriatoma borbai*, *M. trinidadensis*, *Parabelminus carioca* e *P. yurupucu*.

Na seleção de representantes do grupo externo objetivou-se incluir representantes de outras tribos de Triatominae e cinco espécies de Reduvidae predadores, com o objetivo de prover uma boa amostragem de grupos externos (Nixon & Carpenter, 1993).

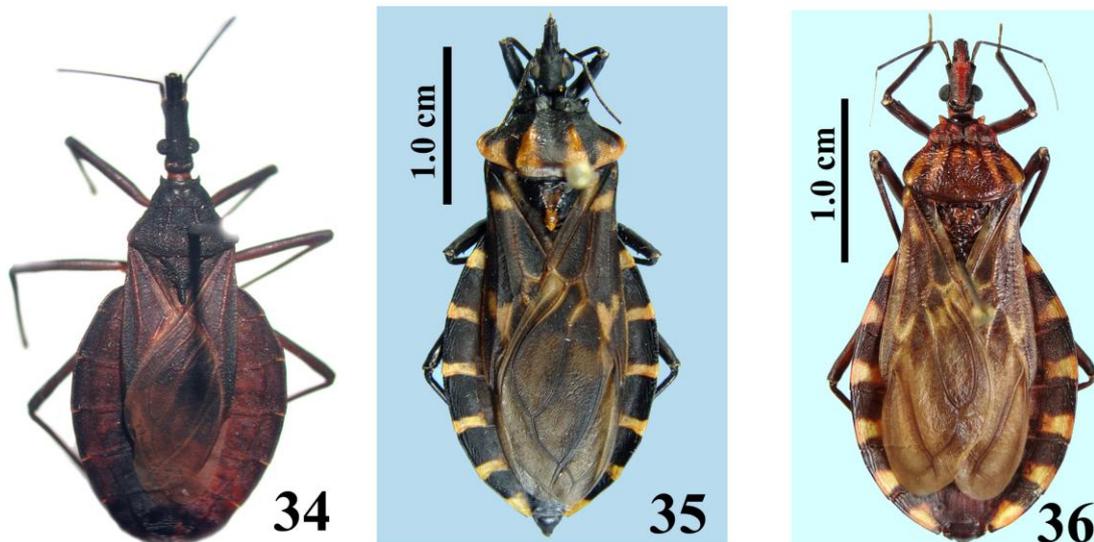
Sendo assim, o grupo externo foi composto de uma espécie de Pachynomidae (*Aphelonotus* sp.) (Figura 27); quatro espécies de Reduviidae, de diferentes subfamílias: *Zeraikia novafriburguensis* Gil-Santana & Costa, 2003 (Peiratinae) (Figura 28), *Zelurus lepeletierianus* (Kirkaldy, 1909) (Reduviinae) (Figura 29), *Salyavata nigrofasciata* Costa Lima, 1935 (Salyavatinae) (Figura 30), *Rhyparoclopius aokiae* Gil-Santana, 2012 (Stenopodainae) (Figura 31), e, finalmente, cinco espécies de Triatominae, pertencentes a diferentes tribos, *Cavernicola pilosa* Barber, 1937 (Cavernicolini) (Figura 32), *Rhodnius pictipes* Stål, 1872 (Rhodniini) (Figura 33), *Linshcosteus karupus* Galvão, Patterson, Rocha & Jurberg, 2002 (Linshcosteusini, seg. Carcavallo et al., 2000; Triatomini, seg. Lent & Wygodzinsky, 1979, Schofield & Galvão, 2009 e outros) (Figura 34), *Panstrongylus megistus* (Burmeister, 1835) (Figura 35) e *Triatoma vitticeps* (Stål, 1859) (Triatomini) (Figura 36) (Triatomini).

A escolha de um membro de Pachynomidae se justifica por essa família ser considerada grupo irmão dos demais Reduviidae, sendo as duas famílias as únicas integrantes da superfamília Reduvidae, considerado ramo monofilético da infraordem Cimicomorpha (Schuh & Štys, 1991; Schuh & Slater, 1995; Weirauch, 2008; Forero, 2008; Schuh et al., 2009).

Em Reduviidae, além de uma espécie de Peiratinae, a escolha de espécies de Reduviinae, Salyavatinae e Stenopodainae deu-se pelo fato de diversos trabalhos recentes postularem a proximidade de representantes destas últimas subfamílias com Triatominae. Ambrose (1999), p. ex., postulou que Stenopodainae seria o grupo ancestral de Salyavatinae e este o ancestral dos Triatominae; enfatizando-se, igualmente, os seguintes estudos com análise cladística: Paula et al. (2005), no qual, *Reduvius personatus* (Linnaeus, 1758) (Reduviinae), surgiu dentro do grupo interno, sendo a primeira evidência de polifilia em Triatominae, enquanto Reduviinae apareceu como possível grupo irmão de Triatomini e Salyavatinae. Na hipótese de Weirauch (2008), Triatominae aparece como grupo monofilético, ocupando um clado mais abrangente com Reduviinae (parte) e Stenopodainae. A análise cladística de Weirauch & Munro (2009) reforçou a hipótese de Weirauch (2008), sobre a monofilia de Triatominae com parte de Reduviinae + Stenopodainae. Patterson & Gaunt (2010) relataram que em seu estudo algumas espécies de Reduviinae, inclusive *Zelurus* sp., apareceram muito proximamente relacionadas a Triatominae, formando grupos irmãos aos mesmos em topologias diversas. Hwang & Weirauch (2012) encontraram evidências de parafilia de Triatominae em relação ao gênero *Opisthacidius* Berg (Reduviinae). Nos resultados desses autores, espécies de Triatominae foram alocadas dentro do “clado *Zelurus*”.



Figuras 27-33: espécies do grupo externo, vista dorsal. Figura 27: *Aphelonotus* sp. (Pachynomidae), fêmea; Figuras 28-31: Reduviidae, Figura 28: *Zeraikia novafriburguensis* (Peiratinae), macho; Figura 29: *Zelurus lepeletierianus* (Reduviinae), fêmea; Figura 30: *Salyavata nigrofasciata* (Salyavatinae), macho; Figura 31: *Rhyparoclopius aokiae* (Stenopodainae), macho holótipo; Figuras 32-33: Triatominae, Figura 32: *Cavernicola pilosa* (Cavernicolini), fêmea; Figura 33: *Rhodnius pictipes* (Rhodniini), fêmea.



Figuras 34-36: espécies do grupo externo, vista dorsal, Triatominae, Triatomini. Figura 34: *Linshcosteus karupus*, macho parátipo, depositado no BMNH (cortesia de Dr. Cleber Galvão, CTIOC); Figura 35: *Panstrongylus megistus*, fêmea; Figura 36: *Triatoma vitticeps*, fêmea.

3.3.2 Exame dos caracteres

O exame dos espécimes foi realizado sob lupa estereoscópica, de vários modelos, conforme a disponibilidade das instituições, destacando-se as marcas/modelos Zeiss® Stemi, Leica® e Olympus®.

Além do exame direto de espécimes, cuja relação segue ao final do presente capítulo, descrições e/ou redescrições dos táxons disponíveis na literatura foram revistas para aferição e confirmação dos caracteres. Para os Bolboderini, foram consideradas todas as referências taxonômicas já relacionadas na revisão histórica apresentada. Concernente às espécies do grupo externo, as referências consultadas foram as seguintes: Lent & Jurberg (1968, 1969a,b), Lent & Wygodzinsky (1979), Jurberg et al. (1998) e Galvão et al. (2002) (Triatominae); Doesburg & Forero (2012) (*S. nigrofasciata*); Gil-Santana (2012) (*Rhyparoclopius aokiae*); Costa Lima (1940b) e Victório et al. (1989) (*Zelurus lepeletierianus*); Gil-Santana & Costa (2003) (*Zeraikia novafriburguensis*); Harris (1931) e Carayon & Villiers (1968) (*Aphelonotus* sp.).

3.3.3 Caracteres

Foram considerados na análise 40 caracteres morfológicos, cuja lista é apresentada no item seguinte, sendo 35 somáticos e cinco da genitália masculina. Os caracteres foram binários em sua maioria (35) e os cinco com mais de dois estados considerados não aditivos, pois não se encontrou evidências para se saber a sequência de transformação dos mesmos, como soe ser comum em caracteres morfológicos (Goloboff, 1997).

Entre os 18 caracteres referidos por Lent & Wygodzinsky (1979) ao apresentarem um cladograma para os gêneros de Bolboderini, onze deles foram incluídos também na presente análise, ainda que alguns com modificações.

3.3.4 Metodologia da análise

A polarização dos caracteres foi estabelecida utilizando o método de comparação com o grupo externo (Nixon & Carpenter, 1993), utilizando espécies de Pachynomidae, Reduviidae e Triatominae. *Aphelonotus* sp. (Pachynomidae) foi utilizado para enraizar as topologias obtidas.

As análises de parcimônia foram levadas a efeito com o programa “TNT 1.1” (Goloboff et al., 2008) e a visualização e editoração de cladogramas com o programa “Asado ver 1.89 TNT”. Realizou-se a análise com o algoritmo “branch-and-bound”, pois o mesmo é adequado para pequeno conjunto de dados (cerca de 15-30 táxons), mostrando soluções exatas, garantindo a otimização das árvores encontradas (Hendy & Penny, 1982; Goloboff et al., 2008; Swofford & Sullivan, 2009; Miyaki et al., 2012). No programa “TNT 1.1”, o método de “branch-and-bound” pode ser produzido dentro de tempo razoável com a opção “Analyze/Implicit Enumeration” (Goloboff et al., 2008), o que foi levado a efeito.

Calcularam-se o comprimento (número de passos), os índices de consistência (IC) e retenção (IR) para as árvores. Estes dois últimos também para cada caráter considerado, sendo descritos em valores variando de 0 a 100 (equivalente ao intervalo entre 0 e 1 dos mesmos).

O comprimento ou número de passos representa o número total de mudanças nos estados de caracteres que é necessário para suportar o relacionamento dos táxons em um dado cladograma. Quanto melhor determinada árvore ajusta os dados menos homoplasias serão

necessárias e menor será o número de estados de caracteres necessário para o resultado final. Assim, no caso de se obter mais de uma árvore, a de menor comprimento seria a mais parcimoniosa e, em princípio seria a escolhida como a melhor hipótese de relacionamento entre os táxons envolvidos (Lipscomb, 1998).

O índice de consistência (IC), desenvolvido por Kluge & Farris (1969), corresponde a uma mensuração do número de eventos homoplásticos de um dado caráter ou para um determinado cladograma. Quando não há homoplasias, o seu valor é máximo (1 ou 100); com o aumento da frequência de homoplasias, o mesmo se aproxima do mínimo (0) (Amorim, 2002; Wiley & Lieberman, 2011).

O índice de retenção (IR) mensura a proporção entre a aparente e a verdadeira sinapomorfia (Wiley & Lieberman, 2011). Segundo a observação de Farris (1989), o índice de consistência de dado caráter não se altera com a posição em que as condições apomórficas se apresentavam no cladograma, seja como autapomorfias, seja como sinapomorfias. Assim, o índice de retenção criado por Farris (1989) indica a proporção de autapomorfias e homoplasias em relação ao total de passos da árvore, aproximando-se do mínimo (0) à medida que há maior número de autapomorfias e homoplasias e do máximo (1 ou 100), com um número maior de sinapomorfias não autapomórficas (Amorim, 2002).

O suporte dos clados foi testado com os índices ou suportes de “Bremer” e “bootstrap”, nos mesmos programas mencionados (Goloboff et al., 2008), empregando uma busca heurística com 100 repetições, usando 10 para adição progressiva aleatória (“tree-bisection reconnection” - TBR).

Bremer (1988) sugeriu que uma medida útil de suporte para dado clado poderia ser a diferença no comprimento de uma árvore na qual o mesmo aparecia como grupo monofilético e outra na qual não o fazia como tal. A diferença em comprimento entre as duas árvores é a medida de quantos passos a mais uma árvore teria que ter para descartar a monofilia do grupo. Assim, valores elevados de Bremer são quase sempre associados com grupos monofiléticos fortemente suportados, frequentemente corroborados por outras medidas de suporte como o “bootstrap” (Wiley & Lieberman, 2011).

O “bootstrap” é o teste de confiança em topologia mais usado, baseando-se em simples reamostragem, com reposição pseudoaleatória dos dados, revelando a consistência interna dos dados. Se a topologia muda muito com a reamostragem dos dados, o valor do “bootstrap” será menor e, por consequência, menor será a segurança da topologia em teste (Russo et al., 2012).

Para designação de grupos monofiléticos não nomeados formalmente, utilizou-se também do sistema proposto por Amorim (1982).

3.4 Distribuição geográfica dos clados

A superposição dos clados obtidos na análise cladística aos mapas, bem como eventuais marcações de distribuição geográfica restrita dos táxons, foi feita manualmente sobre os mapas confeccionados anteriormente, com auxílio do programa ArcGis 10.0.

A discussão sobre a distribuição dos táxons foi levada a efeito com base nas propostas de Morrone (2001, 2004, 2006), Amorim & Silva (2002), Amorim (2009) e Morrone (2013), nessa ordem, buscando melhor sequência descritiva em face da classificação proposta nesses diferentes trabalhos.

3.5 Material examinado

Siglas das coleções institucionais

BMNH - The Natural History Museum, Londres, Reino Unido.

CTIOC - Coleção de Triatomíneos do Instituto Oswaldo Cruz, do Laboratório Nacional e Internacional de Referência em Taxonomia de Triatomíneos (LNIRTT), Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil.

INPA – Instituto de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil.

MIZA – Museo del Instituto de Zoología Agrícola Francisco Fernández Yopez de la Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela.

MNRJ - Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro – RJ.

Triatominae, Bolboderini

Belminus corredori. **COLÔMBIA**, Santander, San Gil, locality Puente Tierra, holótipo macho, *B. corredori*, C. Galvão det., 2004, N° FIOCRUZ 3044, 2 parátipos machos, N°

FIOCRUZ 3045 e 3047, 4 parátipos fêmea, N° FIOCRUZ 3046, 3048, 3049 e 3050, 28.VI.2002, [CTIOC].

Belminus ferroae. **COLÔMBIA**, Toledo, Norte de Santander, San Alberto, Eulides Pabón [leg.], macho holótipo, N° FIOCRUZ 3051, 4 parátipos machos, N° FIOCRUZ 3053, 3054, 3055, 3056, parátipo fêmea, N° FIOCRUZ 3058, VII.2004, fêmea parátipo, N° 3058, XII.2001, [CTIOC].

Belminus herreri. **COLÔMBIA**, Santander, El Carmen, Los algibes, 1 macho, n. 450, 30.X.1997, “*B. herreri*” / “*Belminus herreri* L [&] W 79”, R. Carcavallo det., 1998; 1 fêmea, “Fiocruz, *Belminus herreri*”, [CTIOC].

Belminus laportei. **BRASIL**, Pará, Belém, Utinga, macho holótipo, N° 2133, 29.VI.1977; fêmea parátipo, mesmos dados do holótipo, N° 8, R. Carcavallo det., 1995; Pará, Monte Dourado, fêmea “alótipo”, “*B. herreri*”, sem data, N° 775, “*Belminus laportei* sp. n”, R. Carcavallo det., 1995, Hemiptera, Inst. Oswaldo Cruz, N° 2132, [CTIOC].

Belminus peruvianus. **PERU**, fêmea parátipo, rio Marañon, 750 a 1300m, A. Herrer col. [leg.], “*Belminus peruvianus* Herrer, Lent + Wygod., 1954”, H. Lent det., Hemiptera, Inst. Oswaldo Cruz, N° 1332, [CTIOC].

Belminus pittieri. 1 fêmea holótipo. **VENEZUELA**, Aragua, Rancho Grande, 1050 m. J. M. Ayala L. leg. / *Belminus* sp. n det: J. M. Ayala L. – 1979 / Holótipo, *Belminus pittieri*, ♀, det: Osuna & Ayala, [MIZA][examinado pelo curador de MIZA, Dr. Marco Gaiani, a meu pedido].

Belminus rugulosus. **VENEZUELA**, Aragua, El Limón, 1 macho, “m. ?5” [março, 1975 segundo Martinez & Carcavallo 1976] / R. Schneider coll. [leg.] / “*Belminus rugulosus* Stal”, R. Carcavallo det. 1975 / “ALLOTYPUS” / Coleção Rodolfo Carcavallo, [CTIOC]; **VENEZUELA** [segundo Walker (1873), sem indicação de procedência no espécime], 1 fêmea, “30. *Conorhinus diminutus*.” / “Type” / etiqueta ilegível, [BMNH].

Bolboderia scabrosa. 1 fêmea, sem etiquetas, [CTIOOC].

Microtriatoma borbai. **BRASIL**, Paraná, Curitiba, em bromélia, macho holótipo, Inst. Oswaldo Cruz, N° 2134, Borba col. [leg.], 3 parátipos machos, Inst. Oswaldo Cruz, N° 2135, 2136 e 2137, VII.1970, [CTIOOC]; **BRASIL**, Guanabara [Rio de Janeiro], Represa Rio Grande, 1 macho, 1 fêmea [na mesma montagem], F. M. Oliveira [leg.?], setembro 1963, / [ex] “Coleção Campos Seabra” / “*Microtriatoma borbai*”, Gil-Santana det., 2000, [MNRJ].

Microtriatoma trinidadensis. **VENEZUELA**, Sucre, Río Caribe [município], Quebrada Seca, 1 macho, “alótipo”, 25.VII.1975, col. R. Carcavallo, n. 9; **BOLÍVIA**, La Paz, 1 macho, Matias & de La Riva leg., Hemiptera, Inst. Oswaldo Cruz, N° 5627, V.1998; Santa Cruz de La Sierra, 1 macho, 29.I.1958, P. Wygodzinsky leg., H. Lent det., Hemiptera, Inst. Oswaldo Cruz, N° 2138; **BRASIL**, Amazonas, Manaus, Torre ZF-2, 02352 1 S / 60065 5W, 1 fêmea, 25.X.2003, J. A. Rafael, F. F. Xavier Filho & A. S. Filho leg., Arm. Luz (lençol), 40 m alt. [INPA]; Pará, Belém, Utinga, 1 macho, 3.I.1978, M. A. Miles / cartão com genitália entre lamínulas, em meio líquido, “J Jurberg prep. 83” / Hemiptera, Inst. Oswaldo Cruz, N° 2139, [CTIOOC].

Parabelminus carioca. **BRASIL**, D.F. [Rio de Janeiro], Santa Tereza, ninho gambá, Jansen + Guimarães [leg.], II.1943, macho holótipo, “*Parabelminus carioca* Lent, 1943”, H. Lent det., Hemiptera, Inst. Oswaldo Cruz, N° 764, 1 fêmea e 1 macho parátipos, mesmos dados do holótipo, N° 765 e 766, [CTIOOC].

Parabelminus yurupucu. **BRASIL**, Bahia, Salvador, Irara, F. Durão, L. C. Mendonça col. [leg.], 2(?)4.X.1951, fêmea holótipo, I.S.P. / “*Parabelminus yurupucu* Lent & Wygod.”, Wygod. & H. Lent det. / “*Parabelminus yurupucu* L & W.”, Lent & Wygodzinsky det. / Holotype, Hemiptera, Inst. Oswaldo Cruz, N° 2140, [CTIOOC]. OBSERVAÇÃO: em Lent & Wygodzinsky (1979), este espécime consta como parátipo. Contudo, a figura que eles apresentaram do holótipo (Fig. 312, pág. 455) é compatível com este espécime (cf. Gil-Santana & Galvão 2013).

Espécimes do grupo externo

Pachynomidae:

Aphelonotus sp. **BRASIL**, Amazonas, Manaus, 1 macho, 1 fêmea, J. Silva *leg.*, XII.1971, [MNRJ].

Peiratinae:

Zeraikia novafriburguensis. **BRASIL**, Rio de Janeiro, Nova Friburgo, Cascatinha, aprox. 1000 m alt., Holótipo macho, R. Vassallo Monteiro *leg.*, 28.IX.2001, Gil-Santana det., 2003; Santa Catarina, Corupá (Hansa Humboldt), 1 macho, X.1944, Gil-Santana det., 2009, [MNRJ].

Reduviinae:

Zelurus lepeletierianus. **BRASIL**, Rio de Janeiro, Teresópolis, 1 macho, 1 fêmea, XII.1971, [MNRJ].

Salyavatinae:

Salyavata nigrofasciata. **BRASIL**, Bahia, Estr. Rio-Bahia, Km 965, Motel da Divisa, 960m, Encruzilhada, 1 macho, Seabra & Roppa [*leg.*], XI.1972, Gil-Santana det., 2000, [MNRJ].

Stenopodainae:

Rhyparoclopius aokiae. **BRASIL**, Mato Grosso do Sul, Serra do Amolar (18° 05'S - 57°28' W), Holótipo macho, 29.VII.2010, parátipo fêmea, 30.III.2011, C. Aoki *leg.*, [MNRJ].

Triatominae:

Cavernicolini:

Cavernicola pilosa. **BRASIL**, Maranhão, Feira Nova do Maranhão, Retiro, 07° 00' S, 46° 26' W, 480m a.s.l., 1 macho, 1 fêmea, XII.1991, C. Mielke *leg.* [MNRJ].

Rhodniini:

Rhodnius pictipes. **BRASIL**, Pará, Belém, 1 macho, 1 fêmea, XII.1995, Jauffret *leg.* [MNRJ].

Triatomini:

Linshcosteus karupus. **INDIA**, Tamil Nadu, Kalakkadu, holótipo macho, Hemiptera, Inst. Oswaldo Cruz, N° 5655, parátipo fêmea, idem, VIII.2000, N° 5656 [CTIOC].

Panstrongylus megistus. **BRASIL**, Espírito Santo, Linhares, 1 macho, 1 fêmea, XII.1990, J. Simplício *leg.* [MNRJ].

Triatoma vitticeps. 1 macho, 1 fêmea, **BRASIL**, Espírito Santo, Linhares, X.1991, J. Simplício *leg.* [MNRJ].

4 RESULTADOS

4.1 Resultados da análise filogenética

4.1.1 Análise de parcimônia

Os caracteres utilizados e seus estados constam da tabela 1 e a matriz de dados utilizada para a análise da Tabela 2.

A análise com “branch-and-bound”, utilizando a opção “Analyze/Implicit Enumeration” do programa “TNT 1.1” (Goloboff et al., 2008), resultou em uma única árvore retida, tendo a mesma apresentado comprimento 114 passos, índices de consistência 39 e retenção 73 (Figura 37).

Tabela 1: Caracteres utilizados na análise e seus estados.

Cabeça:

1. Comprimento do olho em vista dorsal, em relação ao comprimento da cabeça, equivalente a: 1/5 até 1/3 (0); menos de 1/5 (1); mais de 1/3 (2)
2. Relação entre os segmentos labiais II e III (primeiro e segundo segmentos visíveis): $II < III$ (0); $II \geq III$ (1)
3. Segmento II do lábio, em vista lateral: mais curto ou sua extremidade alcançando a borda anterior do olho (0); sua extremidade alcançando o nível da porção ou borda posterior do olho (1); sua extremidade alcançando o ponto médio do olho (2)
4. Escapo: ultrapassando a porção anteocular (0); não ultrapassando a porção anteocular (1)
5. Tubérculo antenífero sem projeção espiniforme ou dente lateral (0); tubérculo antenífero com essa projeção ou dente lateral presente (1)
6. Placas maxilares não se alongando além do clipeo em direção anterior (0); placas maxilares alongando-se além do clipeo a uma distância, no mínimo, aproximadamente equivalente à largura deste (1)
7. Placas maxilares não separadas ou destacadas da cabeça, sem espaço entre sua face interna e a cabeça (0); placas maxilares distintamente destacadas da cabeça, estando sua face interna parcialmente exposta ou separada da cabeça (1)
8. Placa maxilar com extremidade apical arredondada (0); placa maxilar com extremidade aguda ou pontuda (1)

Tórax:

9. Coloração do pronoto: uniforme (0); com mais de uma tonalidade/cor (1)
10. Projeções aguçadas, espiniformes e/ou espinhos no pronoto: ausentes (0); um par (1); dois pares (2)
11. Escutelo – processo mediano: presente (0); ausente (1)
12. Escutelo – coloração do processo mediano: similar a do restante do órgão (0); mais clara (1)
13. Escutelo – processos laterais além do processo mediano: ausentes (0); presentes (1)
14. Fêmures anteriores: entumescidos (0); finos (1)
15. Fêmures anteriores: tegumento liso (0); tegumento granuloso/rugoso (1)
16. Fêmures anteriores: com espinhos (0); sem espinhos (1)
17. Fêmures anteriores: unicolores (0); com mais de uma cor/tonalidade (1)
18. Fêmures médios: unicolores (0); com mais de uma cor/tonalidade (1)
19. Fêmures médios: com espinhos (0); sem espinhos (1)
20. Fêmures posteriores: sem espinhos (0); com espinhos (1)
21. Fêmures posteriores: unicolores (0); com mais de uma cor/tonalidade (1)
22. Tíbias anteriores: com fossa esponjosa (0); sem fossa esponjosa (1)
23. Tíbias anteriores: com espinhos (0); sem espinhos (1)
24. Tíbias anteriores: tegumento liso (0); tegumento granuloso (1)
25. Tíbias medianas: sem fossa esponjosa (0); com fossa esponjosa (1)
26. Tíbias médias/posteriores, superfície ventral: arredondada (0); com carena (1)
27. Tíbias médias/posteriores: tegumento liso (0); tegumento granuloso (1)
28. Tíbias médias/posteriores: finas (0); engrossadas (1)
29. Tíbias posteriores: unicolores (0); com mais de uma cor/tonalidade (1)
30. Tarsos anteriores: trímeros (0); dímeros (1)
31. Tarsos anteriores: com mesma coloração geral da perna (0); de outra coloração (1)
32. Tarsos médios/posteriores: trímeros (0); dímeros (1)
33. Cório do hemiélitro: com mais de uma cor/tonalidade (0); unicolor (1)

Abdome:

34. Crista longitudinal dorsal no conexivo: ausente (0); presente (1)
35. Esternitos: formato uniforme (0); com carena mediana (1); com área deprimida ou aplanada em um ou mais segmentos (2)

Genitália masculina:

36. Falo - aparelho articular: curto (0); longo (1)

37. “Struts”: ausentes (0); em braço único (1); pareados (2)
38. Processos pareados do endosoma: ausentes (0); presentes (1)
39. Processo ímpar basal do endosoma: ausente (0); presente (1)
40. Processo distal mediano do endosoma [“vesica”]: ausente (0); presente (1)
-

4.1.2 Comentários sobre os caracteres

Seguem abaixo os caracteres analisados, com os respectivos números de passos, índices de consistência (IC), retenção (IR) e comentários sobre os resultados observados.

1. Comprimento do olho em vista dorsal, em relação ao comprimento da cabeça, equivalente a: $1/5$ até $1/3$ (0); menos de $1/5$ (1); mais de $1/3$ (2). Número de passos: 4; IC: 50; IR: 75. O comprimento do olho, medido em vista dorsal (Figura 4), equivalente a menos de $1/5$ do comprimento cefálico é homoplasia do clado 5 (*Rhyparoclopius aokiae*, *Salyavata nigrofasciata*), *Linshcousteus karupus* e do clado C ((*Parabelminus carioca*, *Parabelminus yurupucu*) (*Bolbodera scabrosa* ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis*, *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae*, *Belminus pittieri*)))))))). Já tal comprimento, equivalente a mais de $1/3$ do comprimento cefálico, é autapomorfia de *Salyavata nigrofasciata*.

2. Relação entre os segmentos labiais II e III (primeiro e segundo segmentos visíveis): $II < III$ (0); $II \geq III$ (1). Número de passos: 4; IC: 25; IR: 70. O primeiro segmento visível do lábio (segmento II) tão ou mais longo que o seguinte (III) é homoplasia de *Cavernicola pilosa*, *Salyavata nigrofasciata*, *Zelurus lepeletierianus* e *Belminus* (Clado F).

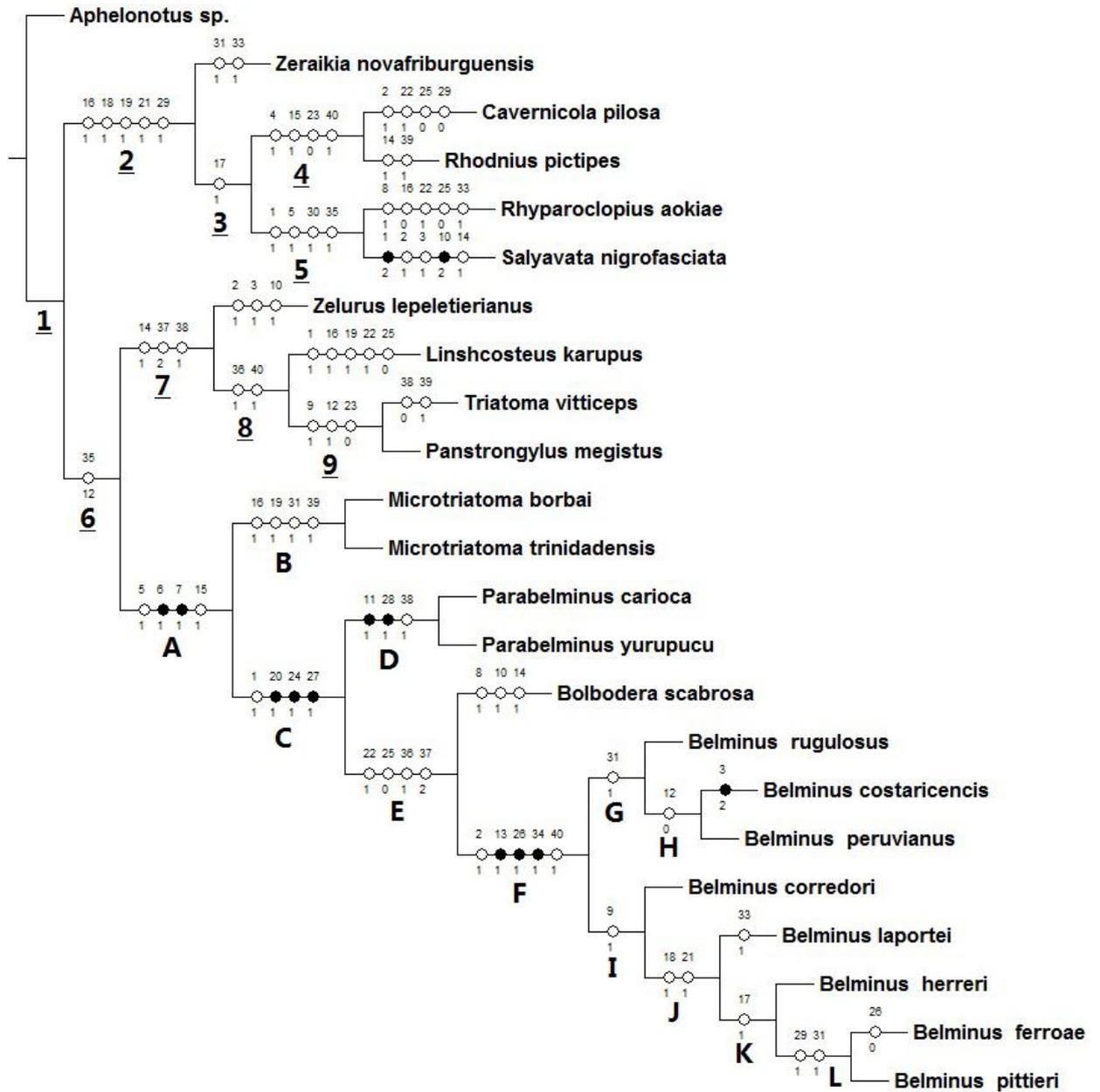


Figura 37: cladograma mais parsimonioso para Bolboderini e dez espécies no grupo externo (comprimento 114 passos, índices de consistência (IC) = 39 e retenção (IR) = 73). Círculos pretos representam apomorfias, círculos brancos, homoplasias; números acima dos círculos indicam o número do caráter e o abaixo o estado do mesmo e as letras e os números sublinhados indicam a denominação dos clados para descrição dos resultados.

3. Segmento II do lábio, em vista lateral: mais curto ou sua extremidade alcançando a borda anterior do olho (0); sua extremidade alcançando o nível da porção ou borda posterior do olho (1); sua extremidade alcançando o ponto médio do olho (2). Número de passos: 4; IC: 50; IR: 0. A extremidade do primeiro segmento visível do lábio (segmento II) alcançando o nível posterior ou a borda posterior do olho é homoplasia de *Salyavata nigrofasciata* e de *Zelurus lepeletierianus*. O alcance do segmento II na altura do ponto médio do olho é autapomorfia de *Belminus costaricensis*.

4. Escapo: ultrapassando a porção anteocular (0); não ultrapassando a porção anteocular (1). Número de passos: 3; IC: 33; IR: 50. O escapo não ultrapassando a porção anteocular é homoplasia do clado 4 (*Cavernicola pilosa*, *Rhodnius pictipes*).

5. Tubérculo antenífero sem projeção espiniforme ou dente lateral (0); tubérculo antenífero com essa projeção ou dente lateral presente (1). Número de passos: 2; IC: 50; IR: 85. A presença de projeção espiniforme ou dente lateral, no tubérculo antenífero (Figura 7), é homoplasia do clado 5 (*Rhyparoclopius aokiae*, *Salyavata nigrofasciata*) e de Bolboderini (Clado A).

6. Placas maxilares não se alongando além do clipeo em direção anterior (0); placas maxilares alongando-se além do clipeo a uma distância, no mínimo, aproximadamente equivalente à largura deste (1). Número de passos: 1; IC: 100; IR: 100. Placas maxilares alongando-se além do nível do clipeo, por extensão, no mínimo equivalente à largura deste (Figura 7) é sinapomorfia de Bolboderini (Clado A).

7. Placas maxilares não separadas ou destacadas da cabeça, sem espaço entre sua face interna e a cabeça (0); placas maxilares distintamente destacadas da cabeça, estando sua face interna parcialmente exposta ou separada da cabeça (1). Número de passos: 1; IC: 100; IR: 100. A presença de placas maxilares distintamente separadas da cabeça, com sua face externa parcialmente exposta (Figura 7) é sinapomorfia de Bolboderini (Clado A).

8. Placa maxilar com extremidade apical arredondada (0); placa maxilar com extremidade aguda ou pontuda (1). Número de passos: 2; IC: 50; IR: 0. Placa maxilar com

extremidade aguda ou pontuda é homoplasia de *Rhyparoclopius aokiae* e de *Bolboderia scabrosa*.

9. Coloração do pronoto: uniforme (0); com mais de uma tonalidade/cor (1). Número de passos: 4; IC: 25; IR: 66. O pronoto com mais de uma cor/tonalidade apareceu como homoplasia do clado 9 (*Triatoma vitticeps*, *Panstrongylus megistus*) e do clado *Belminus corredori*+ (Clado I). Ressalte-se que, embora não constante no cladograma (Figura 37), o pronoto com mais de uma cor também foi verificado em *Cavernicola pilosa*, *Rhodnius pictipes* e *Salyavata nigrofasciata* (Tabela 6).

10. Projeções aguçadas, espiniformes e/ou espinhos no pronoto: ausentes (0); um par (1); dois pares (2). Número de passos: 4; IC: 50; IR: 0. A presença de um par de projeções aguçadas, espiniformes ou espinhos no pronoto é homoplasia de *Zelurus lepeletierianus* e de *Bolboderia scabrosa*. Por seu turno, a presença de dois pares de espinhos no pronoto revelou-se como autapomorfia de *Salyavata nigrofasciata*.

11. Escutelo – processo mediano: presente (0); ausente (1). Número de passos: 1; IC: 100; IR: 100. A ausência de processo mediano no escutelo (Figura 11) é sinapomorfia de *Parabelminus* (Clado D).

12. Escutelo – coloração do processo mediano: similar a do restante do órgão (0); mais clara (1). Número de passos: 3; IC: 33; IR: 75. O processo do escutelo com coloração mais clara que o restante do mesmo (Figura 12) é homoplasia do clado 9 (*Triatoma vitticeps*, *Panstrongylus megistus*). O Clado H (*Belminus costaricensis*, *Belminus peruvianus*) apresentou como homoplasia o estado plesiomórfico deste caráter (coloração do processo mediano similar ao restante do órgão).

13. Escutelo – processos laterais além do processo mediano: ausentes (0); presentes (1). Número de passos: 1; IC: 100; IR: 100. A presença de processos laterais no escutelo (Figura 13) é sinapomorfia de *Belminus* (Clado F).

14. Fêmures anteriores: entumescidos (0); finos (1). Número de passos: 4; IC: 25; IR: 50. Fêmures anteriores finos apareceram como homoplasia de *Rhodnius pictipes*, *Salyavata nigrofasciata*, do Clado 7 ((*Zelurus lepeletierianus* (*Linshcosteus karupus* (*Triatoma vitticeps*, *Panstrongylus megistus*))) e de *Bolboderia scabrosa*.

15. Fêmures anteriores: tegumento liso (0); tegumento granuloso/rugoso (1). Número de passos: 2; IC: 50; IR: 85. A presença de tegumento granuloso e/ou rugoso em fêmures anteriores apareceu como homoplasia no Clado 4 (*Cavernicola pilosa*, *Rhodnius pictipes*) e em Bolboderini (Clado A).

16. Fêmures anteriores: com espinhos (0); sem espinhos (1). Número de passos: 4; IC: 25; IR: 50. Os fêmures anteriores sem espinhos é homoplasia do Clado 2 ((*Zeraikia novafriburguensis* ((*Cavernicola pilosa*, *Rhodnius pictipes*) (*Rhyparoclopius aokiae*, *Salyavata nigrofasciata*))), de *Linshcosteus karupus* e de *Microtriatoma* (Clado B). Em *Rhyparoclopius aokiae*, que tem os fêmures anteriores com espinhos, apareceu como homoplasia, na condição plesiomórfica.

17. Fêmures anteriores: unicolores (0); com mais de uma cor/tonalidade (1). Número de passos: 2; IC: 50; IR: 83. A presença de mais de uma cor e/ou tonalidade nos fêmures anteriores, ocorreu como homoplasia do Clado 3 ((*Cavernicola pilosa*, *Rhodnius pictipes*) (*Rhyparoclopius aokiae*, *Salyavata nigrofasciata*)) e no Clado *Belminus herreri*+ (Clado K).

18. Fêmures médios: unicolores (0); com mais de uma cor/tonalidade (1). Número de passos: 2; IC: 50; IR: 87. A presença de mais de uma cor e/ou tonalidade nos fêmures médios é homoplasia tanto do Clado 2 ((*Zeraikia novafriburguensis* ((*Cavernicola pilosa*, *Rhodnius pictipes*) (*Rhyparoclopius aokiae*, *Salyavata nigrofasciata*))), quanto do Clado *Belminus laportei*+ (Clado J).

19. Fêmures médios: com espinhos (0); sem espinhos (1). Número de passos: 3; IC: 33; IR: 71. A ausência de espinhos nos fêmures médios é homoplasia do Clado 2 ((*Zeraikia novafriburguensis* ((*Cavernicola pilosa*, *Rhodnius pictipes*) (*Rhyparoclopius aokiae*, *Salyavata nigrofasciata*))), de *Linshcosteus karupus* e de *Microtriatoma* (Clado B).

20. Fêmures posteriores: sem espinhos (0); com espinhos (1). Número de passos: 1; IC: 100; IR: 100. A presença de espinhos nos fêmures posteriores é sinapomorfia do Clado C, que inclui todos Bolboderini, com exceção de *Microtriatoma*: ((*Parabelminus carioca*, *Parabelminus yurupucu*) (*Bolboderia scabrosa* ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis*, *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae*, *Belminus pittieri*)))))))).

21. Fêmures posteriores: unicolores (0); com mais de uma cor/tonalidade (1). Número de passos: 2; IC: 50; IR: 87. A presença de mais de uma cor/tonalidade em fêmures posteriores é homoplasia do Clado 2 ((*Zeraikia novafriburguensis* ((*Cavernicola pilosa*, *Rhodnius pictipes*) (*Rhyparoclopius aokiae*, *Salyavata nigrofasciata*))), e do Clado *Belminus laportei*+ (Clado J).

22. Tíbias anteriores: com fossa esponjosa (0); sem fossa esponjosa (1). Número de passos: 4; IC: 25; IR: 70. A presença de fossa esponjosa na extremidade das tíbias anteriores é homoplasia, em reversão de *Cavernicola pilosa*, *Rhyparoclopius aokiae*, *Linshcosteus karupus* e do Clado E (*Bolboderia scabrosa* + *Belminus* spp.).

23. Tíbias anteriores: com espinhos (0); sem espinhos (1). Número de passos: 3; IC: 33; IR: 50. A presença de espinhos nas tíbias anteriores é homoplásica, em reversão, no Clado 4 (*Cavernicola pilosa*, *Rhodnius pictipes*) e clado 9 (*Triatoma vitticeps*, *Panstrongylus megistus*).

24. Tíbias anteriores: tegumento liso (0); tegumento granuloso (1). Número de passos: 1; IC: 100; IR: 100. Tíbias anteriores com tegumento granuloso é sinapomorfia do Clado C, que inclui todos Bolboderini, com exceção de *Microtriatoma*: ((*Parabelminus carioca*, *Parabelminus yurupucu*) (*Bolboderia scabrosa* ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis*, *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae*, *Belminus pittieri*)))))))).

25. Tíbias medianas: sem fossa esponjosa (0); com fossa esponjosa (1). Número de passos: 5; IC: 20; IR: 55. A ausência de fossa esponjosa nas tíbias medianas é homoplasia, em

reversão, em *Cavernicola pilosa*, *Rhyparoclopius aokiae*, *Linshcosteus karupus* e Clado E (*Bolboderia scabrosa* + *Belminus* spp.).

26. Tíbias médias/posteriores, superfície ventral: arredondada (0); com carena (1). Número de passos: 2; IC: 50; IR: 83. A presença de tíbias médias/posteriores com carena em sua superfície ventral é sinapomorfia de *Belminus* (Clado F). Em *Belminus ferroae* o estado plesiomórfico (superfície ventral das tíbias médias/posteriores arredondada) apareceu como homoplasia para este táxon.

27. Tíbias médias/posteriores: tegumento liso (0); tegumento granuloso (1). Número de passos: 1; IC: 100; IR: 100. Tíbias médias e posteriores com tegumento granuloso é sinapomorfia do Clado C, que inclui todos os Bolboderini, com exceção de *Microtriatoma*: ((*Parabelminus carioca*, *Parabelminus yurupucu*) (*Bolboderia scabrosa* ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis*, *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae*, *Belminus pittieri*)))))))).

28. Tíbias médias/posteriores: finas (0); engrossadas (1). Número de passos: 1; IC: 100; IR: 100. Tíbias médias e posteriores engrossadas é sinapomorfia de *Parabelminus* (Clado D).

29. Tíbias posteriores: unicolores (0); com mais de uma cor/tonalidade (1). Número de passos: 3; IC: 33; IR: 60. Tíbias posteriores com mais de uma cor e/ou tonalidade é homoplasia do Clado 2 ((*Zeraikia novafriburguensis* ((*Cavernicola pilosa*, *Rhodnius pictipes*) (*Rhyparoclopius aokiae*, *Salyavata nigrofasciata*))) e do Clado L (*Belminus ferroae*, *Belminus pittieri*). Em *Cavernicola pilosa* o estado idêntico ao plesiomórfico (tíbias posteriores unicolores), apareceu como homoplasia deste táxon.

30. Tarsos anteriores: trímeros (0); dímeros (1). Número de passos: 3; IC: 33; IR: 60. Tarsos anteriores com dois segmentos é homoplasia do clado 5 (*Rhyparoclopius aokiae*, *Salyavata nigrofasciata*) e também ocorrem em *Microtriatoma* e *Parabelminus*, o que, entretanto, não apareceu no cladograma obtido (Figura 37).

31. Tarsos anteriores: com mesma coloração geral da perna (0); de outra coloração (1). Número de passos: 4; IC: 25; IR: 57. Tarsos anteriores com coloração diversa da perna correspondente revelou-se como homoplasia de *Zeraikia novafriburguensis*, *Microtriatoma* (Clado B), Clado *Belminus rugulosus*+ (Clado G) e do Clado L (*Belminus ferroae*, *Belminus pittieri*).

32. Tarsos médios/posteriores: trímeros (0); dímeros (1). Número de passos: 2; IC: 50; IR: 66. A presença de tarsos médios e posteriores dímeros não apareceu no cladograma obtido (Figura 37), mas ocorre tanto em *Microtriatoma*, quanto em *Parabelminus*.

33. Cório do hemiélitro: com mais de uma cor/tonalidade (0); unicolor (1). Número de passos: 5; IC: 20; IR: 0. Hemiélitro com cório unicolor é homoplasia de *Zeraikia novafriburguensis*, *Rhyparoclopius aokiae* e *Belminus laportei*. Embora não constante no cladograma obtido (Figura 37), *Zelurus lepeletierianus* e *Linshcosteus karupus* também apresentam o cório com uma só coloração.

34. Crista longitudinal dorsal no conexivo: ausente (0); presente (1). Número de passos: 1; IC: 100; IR: 100. A presença de crista longitudinal dorsal no conexivo (Figura 14) é sinapomorfia de *Belminus* (Clado F)

35. Esternitos: formato uniforme (0); com carena mediana (1); com área deprimida ou aplanada em um ou mais segmentos (2). Número de passos: 4; IC: 50; IR: 77. Tanto os estados da presença de carena ou sulco mediano, quanto de área deprimida ou aplanada (Figura 15) nos esternitos, apareceram como homoplasia, em ambos estados, para o Clado 6, o qual inclui *Zelurus lepeletierianus* + Triatomini spp. + Bolboderini. De fato, em todos os representantes de Triatomini e Bolboderini verifica-se a presença de área deprimida ou aplanada nos esternitos, enquanto em *Zelurus lepeletierianus*, a presença de carena nos mesmos (Tabela 2). Neste caso, a presença de carena é homoplasia também do clado 5 (*Rhyparoclopius aokiae*, *Salyavata nigrofasciata*).

36. Falo - aparelho articular: curto (0); longo (1). Número de passos: 4; IC: 25; IR: 57. O aparelho articular longo é homoplasia do Clado 8 (*Linshcosteus karupus* (*Triatoma*

vitticeps, *Panstrongylus megistus*)) e do Clado E (*Bolboderia scabrosa* + *Belminus* spp.). Embora não constante do cladograma, outros três táxons também apresentam o aparelho articular longo: *Rhodnius pictipes*, *Rhyparoclopius aokiae* e *Salyavata nigrofasciata* (Tabela 2).

37. “Struts”: ausentes (0); em braço único (1); pareados (2). Número de passos: 6; IC: 33; IR: 42. Presença de suporte do falosoma (“struts”) pareados é homoplasia do Clado 7 ((*Zelurus lepeletierianus* (*Linshcosteus karupus* (*Triatoma vitticeps*, *Panstrongylus megistus*))) e do Clado E (*Bolboderia scabrosa* + *Belminus* spp.). Embora não constante do cladograma, os outros dois Triatominae, *C. pilosa* e *R. pictipes*, como também *Rhyparoclopius aokiae* apresentam “struts” pareados, enquanto *Microtriatoma*, *Parabelminus* e *Salyavata variegata* apresentam os “struts” em braço único (Tabela 2).

38. Processos pareados do endosoma: ausentes (0); presentes (1). Número de passos: 5; IC: 20; IR: 42. A presença de processos pareados do endosoma é compartilhado pelo Clado 7 ((*Zelurus lepeletierianus* (*Linshcosteus karupus* (*Triatoma vitticeps*, *Panstrongylus megistus*))) e de *Parabelminus* (Clado D). A ausência dos mesmos é homoplasia na condição plesiomórfica em *Triatoma vitticeps*.

39. Processo basal ímpar do endosoma: ausente (0); presente (1). Número de passos: 3; IC: 33; IR: 33. O processo ímpar basal, no endosoma, é homoplasia de *Triatoma vitticeps*, *Rhodnius pictipes* e *Microtriatoma* (Clado B).

40. Processo distal mediano do endosoma [“vesica”]: ausente (0); presente (1). Número de passos: 3; IC: 33; IR: 77. A presença de processo distal mediano no endosoma é homoplasia do Clado 4 (*Cavernicola pilosa*, *Rhodnius pictipes*), Clado 8 (*Linshcosteus karupus* (*Triatoma vitticeps*, *Panstrongylus megistus*)) e de *Belminus* (Clado F).

4.1.3 Comentários sobre os clados

Grupo externo

Todos os clados do grupo externo foram suportados somente por homoplasias, tendo apresentado a seguinte disposição (Figura 37):

Clado 1. ((*Zeraikia novafriburguensis* ((*Cavernicola pilosa* + *Rhodnius pictipes*) (*Rhyparoclopius aokiae* + *Salyavata nigrofasciata*))) ((*Zelurus lepeletierianus* (*Linshcosteus karupus* (*Triatoma vitticeps* + *Panstrongylus megistus*))) ((*Microtriatoma borbai* + *Microtriatoma trinidadensis*) ((*Parabelminus carioca* + *Parabelminus yurupucu*) (*Bolboderia scabrosa* ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis* + *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*)))))))).

Clado 2. ((*Zeraikia novafriburguensis* ((*Cavernicola pilosa* + *Rhodnius pictipes*) (*Rhyparoclopius aokiae* + *Salyavata nigrofasciata*))).

Clado 3. ((*Cavernicola pilosa* + *Rhodnius pictipes*) (*Rhyparoclopius aokiae* + *Salyavata nigrofasciata*)).

Clado 4. (*Cavernicola pilosa* + *Rhodnius pictipes*).

Clado 5. (*Rhyparoclopius aokiae* + *Salyavata nigrofasciata*).

Clado 6. *Zelurus lepeletierianus* + Triatomini spp. + Bolboderini. ((*Zelurus lepeletierianus* (*Linshcosteus karupus* (*Triatoma vitticeps* + *Panstrongylus megistus*))) ((*Microtriatoma borbai* + *Microtriatoma trinidadensis*) ((*Parabelminus carioca* + *Parabelminus yurupucu*) (*Bolboderia scabrosa* ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis* + *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*)))))))). Suportado pela homoplasia que se apresenta em um dos seguintes estados: esternitos com carena mediana (35[1]) ou área deprimida ou aplanada em

um ou mais segmentos (35[2]). A primeira delas (35[1]) é compartilhada com o Clado 5 (*Rhyparoclopius aokiae* + *Salyavata nigrofasciata*).

Clado 7. ((*Zelurus lepeletierianus* (*Linshcosteus karupus* (*Triatoma vitticeps* + *Panstrongylus megistus*))).

Clado 8. (*Linshcosteus karupus* (*Triatoma vitticeps* + *Panstrongylus megistus*)).

Clado 9. (*Triatoma vitticeps* + *Panstrongylus megistus*).

Grupo interno – Bolboderini

Clado A. Inclui todas as espécies de Bolboderini. ((*Microtriatoma borbaei* + *Microtriatoma trinidadensis*) ((*Parabelminus carioca* + *Parabelminus yurupucu*) (*Bolbodera scabrosa* ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis* + *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*)))))))). Tem o suporte de duas sinapomorfias: placas maxilares alongando-se além do clípeo e distintamente separadas da cabeça (6[1]) e (7[1]), respectivamente (Figura 7) e duas homoplasias: tubérculo antenal com projeção lateral (5[1]) (Figura 7) e fêmures anteriores com tegumento granuloso e/ou rugoso (15[1]).

Clado B. Inclui as duas espécies de *Microtriatoma*. (*Microtriatoma borbaei* + *Microtriatoma trinidadensis*). Sustentado por quatro homoplasias: fêmures anteriores e médios sem espinhos (16[1]) e (19[1]), tarsos anteriores com coloração geral diversa da perna correspondente (31[1]) e presença do processo basal, ímpar, do endosoma (39[1]).

Clado C. Inclui *Parabelminus* spp., *Bolbodera scabrosa* e *Belminus* spp. ((*Parabelminus carioca* + *Parabelminus yurupucu*) (*Bolbodera scabrosa* ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis* + *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*)))))))). Fortemente suportado por três sinapomorfias: fêmures posteriores com espinhos (20[1]), tíbias anteriores,

médias / posteriores com tegumento granuloso (24[1]) e (27[1]) e uma homoplasia, comprimento do olho em vista dorsal equivalente a menos de 1/5 do comprimento cefálico (1[1]).

Clado D. Inclui as duas espécies de *Parabelminus*. (*Parabelminus carioca* + *Parabelminus yurupucu*). Suportado por duas sinapomorfias: ausência do processo mediano do escutelo (11[1]) (Figura 11) e tíbias médias e posteriores engrossadas (28[1], e uma homoplasia: presença de processos pareados no endosoma (38[1]).

Clado E. Inclui *Bolboderia scabrosa* e *Belminus* spp. (*Bolboderia scabrosa* ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis* + *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*)))))). Suportado por quatro homoplasias: tíbias anteriores e medianas sem fossa esponjosa (22[1]) e (25[0]), falo com aparelho articular longo (36[1]) e “struts” pareados (37[2]). *Bolboderia scabrosa*, por seu turno, apresentou três homoplasias: placa maxilar com extremidade pontuda (8[1]), pronoto com presença de um par de projeções aguçadas (espiniformes) (10[1]) e fêmures anteriores finos (14[1]).

Clado F. Inclui todas as espécies de *Belminus*, separadas em dois clados distintos, denominados G e I. ((*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis* + *Belminus peruvianus*)) (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*)))))). Este clado é fortemente suportado por três sinapomorfias: presença de processos laterais no escutelo, além do processo mediano (13[1]) (Figura 13), tíbias médias/posteriores com carena ventral (26[1]) e conexivo com crista longitudinal dorsal (34[1]) (Figura 14), e duas homoplasias: segmento labial II com comprimento igual ou maior que o seguinte (III) (2[1]) e processo ímpar distal do endosoma presente (40[1]) (Figuras 23, 25 a 26).

Clado G. (*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis* + *Belminus peruvianus*)). Suportado por uma única homoplasia: tarsos anteriores com coloração diversa da perna (31[1]).

Clado H. (*Belminus costaricensis* + *Belminus peruvianus*). Suportado por uma única homoplasia em estado plesiomórfico: processo mediano do escutelo com coloração similar ao restante do órgão (12[0]). *Belminus costaricensis* apresentou uma autapomorfia: primeiro segmento visível do lábio alcançando o ponto médio do olho (3[2]).

Clado I. (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*))))). Suportado por uma única homoplasia: pronoto com mais de uma cor/tonalidade (9[1]).

Clado J. (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*))). Apresentou duas homoplasias: mais de uma cor/tonalidade nos fêmures médios e posteriores (18[1]) e (21[1]), respectivamente. Homoplasia de *B. laportei*: cório do hemiélitro incolor (33[1]).

Clado K. (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*)). Suportado por uma única homoplasia: fêmures anteriores com mais de uma tonalidade (17[1]).

Clado L. (*Belminus ferroae* + *Belminus pittieri*). Suportado por duas homoplasias: tíbias posteriores com mais de uma cor/tonalidade (29[1]) e tarsos anteriores com coloração diversa da perna correspondente (31[1]), esta última compartilhada com o Clado G. Em *B. ferroae* observou-se a homoplasia das tíbias médias e posteriores com superfície arredondada (26[0]) (estado plesiomórfico).

4.1.4 Suporte de Bremer e bootstrap

Os suportes de Bremer e bootstrap constam das Figuras 38 e 39. Ambos podem ser considerados particularmente bons para *Belminus*, *Parabelminus* e *Microtriatoma* e o segundo para Bolboderini também.

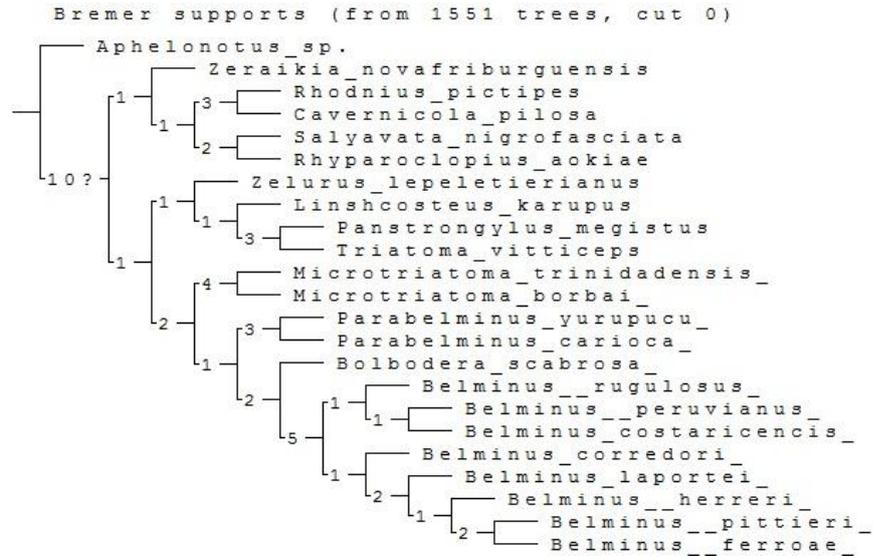


Figura 38: suportes de Bremer, obtidos com os dados da presente análise, no programa “TNT 1.1”.

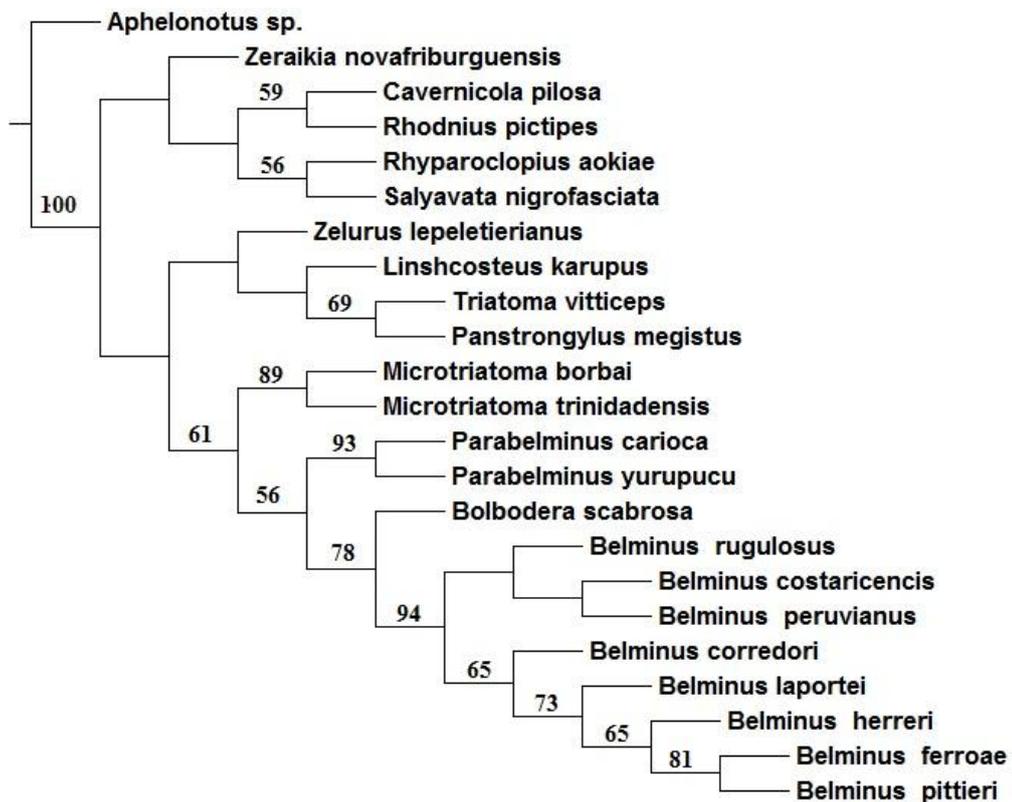


Figura 39: valores de “Bootstrap”, obtidos com os dados da presente análise, no programa “Asado ver 1.89 TNT”.

4.2 Sinopse taxonômica, características morfológicas dos táxons e distribuição geográfica

BOLBODERINI Usinger, 1944

Bolboderini Usinger, 1944:28 [descrição]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 437 [redescrição]; Putshkov & Putshkov, 1985: 111 [catálogo]; Maldonado, 1990: 546 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 4 [lista de espécies].

Gênero tipo, por designação original: *Bolboder* Valdés, 1910

Diagnose: Os representantes de Bolboderini se diferenciam de outros Triatominae principalmente por apresentar: pequenas dimensões; tegumento rugoso / granuloso; tubérculos anteníferos com uma projeção espiniforme ápicolateral (Figura 7); placas maxilares salientes, largas, espiniformes ou espatuladas, projetando-se além do ápice do clipeo por uma distância de pelo menos a largura apical do clipeo (Figura 7) e ocelos pouco desenvolvidos.

Caracteres morfológicos: espécies pequenas, com até 12 mm de comprimento; corpo distintamente comprimido dorsoventralmente; tegumento corporal fortemente rugoso / granuloso, com pequenos grânulos setíferos; corpo e apêndices somente com pelos curtos. Tubérculos anteníferos com uma projeção espiniforme ápicolateral; placas maxilares salientes, largas, espiniformes ou espatuladas, projetando-se além do ápice do clipeo por uma distância de pelo menos a largura apical do clipeo. Ocelos situando-se anteriormente à porção média da porção pós-ocular da cabeça, não elevados e inconspícuos. Sulco estridulatório prosternal bem desenvolvido; pernas curtas; fêmures engrossados; cório do hemiélitro com veias distintas. Genitália masculina com ponte basal presente; estrutura do falo variável (Lent & Wygodzinsky, 1979). Lent & Jurberg (1984) observaram que a ponte basal encontrava-se ausente no espécime de *Bolboder* *scabrosa* que examinaram, mas que poderia tratar-se de uma anomalia. As chaves para separação de tribos de Triatominae (Lent & Wygodzinsky, 1979; Carcavallo et al., 1998, 2000; Soto-Vivas, 2009) apresentam em comum a presença de placas maxilares (“genas” *sensu* Lent & Wygodzinsky, 1979) ultrapassando o clipeo como característica de Bolboderini.

CHAVE PARA OS GÊNEROS DE BOLBODERINI

1. Fêmures anteriores e médios sem espinhos..... *Microtriatoma*
- 1'. Fêmures anteriores e médios com espinhos.....2

2. Escutelo trapezoidal, sem processo apical; tíbias médias e posteriores distintamente engrossadas.....*Parabelminus*
- 2'. Escutelo com processo apical; tíbias não engrossadas.....3

- 3'. Placa maxilar com extremidade pontuda; escutelo sem processos laterais, somente com o processo mediano; conexivo sem crista dorsal..... *Bolbodera*
3. Placa maxilar com extremidade arredondada; escutelo com processos laterais, além do processo mediano; conexivo com crista dorsal longitudinal..... *Belminus*

***Microtriatoma* Prosen & Martínez, 1952**

Microtriatoma Prosen & Martínez, 1952: 6 [descrição]; Carcavallo et al., 1976: 232 [lista sinonímica, redescricao]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 456 [redescricao]; Putshkov & Putshkov, 1985: 112 [catálogo]; Maldonado, 1990: 547 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 5 [lista de espécies].

Espécie tipo por designação original: *Microtriatoma mansosotoi* Prosen & Martínez, 1952 (= *Bolbodera trinidadensis* Lent, 1951).

Diagnose: *Microtriatoma* pode ser diferenciado dos demais gêneros da tribo por apresentar: - tegumento pouco granuloso; - ausência de espinhos ou denticulos na face inferior dos fêmures, e presença de processo basal, ímpar do endosoma, na genitália masculina.

Caracteres morfológicos: Corpo fortemente achatado, com várias regiões apresentando cerdas curtas. Coloração geral preta. Cabeça com 1.2 a 1.7 vezes mais longa que larga. Placas maxilares comprimidas lateralmente, com ápices arredondados, ultrapassando bastante o clípeo, o qual é mais largo próximo ao ápice e algo estreitado posteriormente. Olhos de

dimensões medianas, em vista lateral ultrapassando o nível da margem inferior, mas não atingindo o da margem superior. Ocelos muito pequenos. Antenas inseridas no ponto médio da região anteocular, com o primeiro segmento curto, segundo, terceiro e quarto mais longos e de comprimento aproximado. Lábio comprimido dorsoventralmente, segmento II atingindo o nível de inserção das antenas. Sulco pós-ocular obsoleto. Região pós-ocular com formato subretangular a levemente semicircular, pouco mais curta que a anteocular. Tubérculos disciais e laterais ausentes no lobo anterior do pronoto, que tem tegumento granuloso; ângulos ânterolaterais curtos. Lobo posterior do pronoto rugoso e granuloso cujo par de carenas submedianas quase atingem a borda posterior; ângulos umerais arredondados. Escutelo subtriangular. Pernas curtas; fêmures menos engrossados e sem denticulos. Tíbias curtas, comprimidas lateralmente; pequenas fossas esponjosas presentes nos três pares de pernas. Tarsos curtos, com menos de 1/5 do comprimento das tíbias, dímeros. Tegumento abdominal fortemente rugoso dorsal e ventralmente; conexivo largo dorsalmente e muito estreito na porção ventral. Face ventral do abdome quase aplanada na área central. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo curto, ápice agudo ou truncado, triangular; pedicelo muito curto; processo basal, ímpar do endosoma presente (Carcavallo et al., 1976; Lent & Wygodzinsky, 1979; Lent & Jurberg, 1984; Carcavallo et al., 1998).

CHAVE PARA AS ESPÉCIES DE *MICROTRIATOMA*

(Baseada em Lent & Wygodzinsky, 1979 e Carcavallo et al., 1998).

1. Cabeça delgada em vista lateral; região pós-ocular no máximo 1,6 vezes mais larga do que longa. Segmento distal do lábio (IV) mais curto que o II (primeiro aparente). Membrana dos hemiélitros com manchas claras e escuras.....***M. trinidadensis***
- 1' Cabeça robusta em vista lateral; região pós-ocular 1,8 vezes mais larga do que longa. Segmento distal do lábio (IV) tão longo quanto o II (primeiro aparente). Membrana dos hemiélitros uniformemente escurecidas.....***M. borbai***

***Microtriatoma borbai* Lent & Wygodzinsky, 1979**

Microtriatoma borbai Lent & Wygodzinsky, 1979: 457-458 [descrição]; Maldonado, 1990: 547 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 5 [lista de espécies].

Diagnose: *M. borbai* diferencia-se da outra espécie do gênero, *M. trinidadensis*, por apresentar: - cabeça de aparência mais robusta em vista lateral; - segmento distal do lábio (IV) tão longo quanto o II, e - membranas dos hemiélitros uniformemente escurecidas.

Caracteres morfológicos (Figura 40). Comprimento total: 7.0-8.0 mm (machos e fêmeas). Coloração geral preta, com lábio de tonalidade mais clara; coxas e trocanteres claros a amarelados; hemiélitro com manchas amarelo claro a esbranquiçadas na porção interna da junção entre cório e membrana, coalescentes em alguns espécimes, mas com as veias de permeio sempre escuras; também de tonalidade clara o extremo apical do cório e a porção da membrana adjacente, a base das veias da membrana e uma pequena mancha na margem externa, pouco antes da porção média do cório e em alguns espécimes, outra na base do mesmo. Conexivo com estreitas faixas amareladas, na porção distal de cada segmento, ultrapassando levemente a sutura intersegmentar e mais estreita em direção medial. Cabeça mais curta que o pronoto (1:1.2) e 1/4 mais longa do que larga (1:0.8); porção anteocular tão ou um pouco mais longa que a pós-ocular (1:0.9-1.0). Proporção entre os segmentos do lábio: 1:1.8-2.0:1.0. Pronoto com ângulos ânterolaterais pontudos; ângulos umerais arredondados. Hemiélitros atingindo a porção média a posterior do sétimo tergito em ambos os sexos. Pernas com fêmures moderadamente entumescidos, sem processos espiniformes. Tíbias comprimidas lateralmente, com superfície ventral arredondada e fossas esponjosas pequenas. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo com ápice rombo; parâmeros pouco curvados na porção mediana, alargando-se para o ápice. Falo: aparelho articular curto; placa dorsal da faloteca pentagonal com base côncava; “struts” alongados, com haste única; com um processo do endosoma basal, ímpar e o mediano distal ausente; um par de processos da conjuntiva apicais presentes.

Distribuição geográfica: **BRASIL**, Paraná, **Curitiba** (Lent & Wygodzinsky, 1979); São Paulo, **Campinas** (Rodrigues et al., 1992); Rio de Janeiro, **Rio de Janeiro** (Alencar et al., 2000); Mato Grosso, **Alto Garças** (Gurgel-Gonçalves et al., 2012) (Figura 41 e Tabela 3).



Figura 40: *Microtriatoma borbai*, macho, parátipo, vista dorsal.

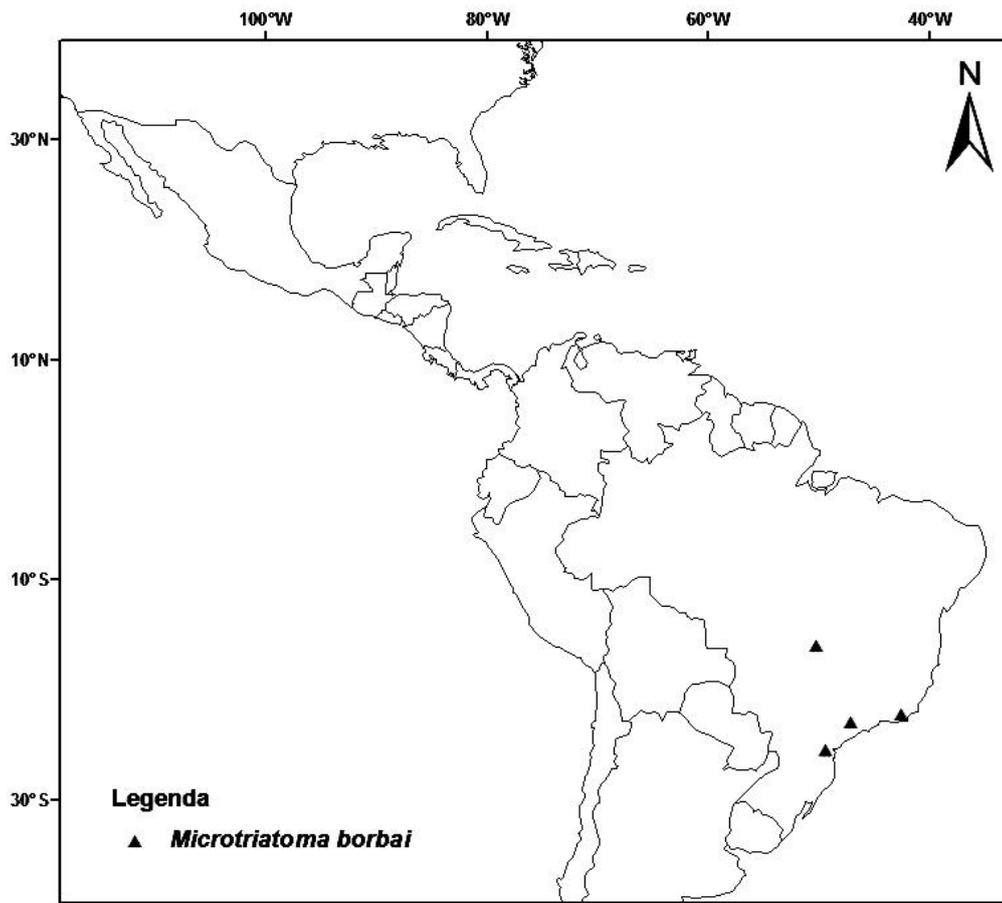


Figura 41: Distribuição geográfica de *Microtriatoma borbai*.

Microtriatoma trinidadensis (Lent, 1951)

Bolboderia trinidadensis Lent, 1951: 153-156 [descrição].

Microtriatoma trinidadensis; Prosen & Martínez, 1952: 8 [nova combinação]; Carcavallo et al., 1976: 236-239 [descrição do macho “alótipo” e ninfas]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 458-459 [redescrição]; Maldonado, 1990: 547 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 5 [lista de espécies].

Microtriatoma mansosotoi Prosen & Martínez, 1952: 8-11 [descrição]; Wygodzinsky, 1959: 317-318 [dados morfológicos]; Carcavallo et al., 1976: 232-235 [descrição da fêmea “alótipo” e ninfa]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 458-459 [sinônimo júnior de *M. trinidadensis*]; Putshkov & Putshkov, 1985: 112 [catálogo, espécie tipo do gênero].

Diagnose: *M. trinidadensis* diferencia-se de *M. borbai*, por apresentar a cabeça mais delgada, quando vista lateralmente; segmento distal do lábio (IV) mais curto que o II, e as membranas dos hemiélitros com manchas claras e escuras.

Caracteres morfológicos (Figura 42). Comprimento total: 7.5-8.0 (machos) – 7.0-7.5 (fêmeas) mm. Coloração geral preta, com lábio de tonalidade mais clara; segmentos antenais distais mais claros; coxas e trocanteres claros a amarelados; hemiélitro com manchas amarelo-claro a esbranquiçadas na porção interna da junção entre cório e membrana, coalescentes em alguns espécimes, mas com as veias de permeio escuras; também de tonalidade clara o extremo apical do cório e a porção da membrana adjacente, a base das veias da membrana e salpicado branco na membrana que pode estar ausente. Conexivo com estreitas faixas amareladas, na porção distal de cada segmento, sem ultrapassar a sutura intersegmentar e mais estreita em direção medial. Cabeça tão longa ou pouco mais curta que o pronoto (1:1.0-1.2) e aproximadamente uma vez e meia mais longa do que larga (1:0.6-0.7); porção anteocular um pouco mais curta ou longa que a pós-ocular (1:0.8-1.1). Proporção entre os segmentos do lábio: 1:1.5-1.7:0.7-0.8. Pronoto com ângulos ânterolaterais arredondados; ângulos umerais arredondados. Hemiélitros atingindo o bordo posterior do sétimo tergito em ambos os sexos. Pernas com fêmures moderadamente entumescidos, sem processos espiniformes. Tíbias

comprimidas lateralmente, com superfície ventral arredondada e fossas esponjosas pequenas. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo longo, com ápice agudo; parâmeros pouco curvados na porção mediana, alargando-se para o ápice. Falo: aparelho articular curto; placa dorsal da faloteca losangular, com base côncava; “struts” alongados, com haste única; com um processo do endosoma basal, ímpar; o mediano distal ausente; um par de processos da conjuntiva apicais presentes.

Distribuição geográfica: **TRINIDAD**, Arima (Lent, 1951); **PANAMÁ**, Ilha de Barro Colorado (Lent & Wygodzinsky, 1979); **COLÔMBIA**, Meta, San Martín (D’Alessandro et al., 1971; Carcavallo et al., 1976); **GUIANA FRANCESA**, Montagne des Singes (próximo a Kourou) (Bérenger et al., 2011); **SURINAME**, Paramaribo (Lent & Wygodzinsky, 1979); **VENEZUELA**, Sucre (Carcavallo et al., 1976; Lent & Wygodzinsky, 1979), Delta Amacuro (Galvão et al., 2003); **BRASIL**, Amazonas, Manaus (ocorrência nova), Novo Airão (Dr. Fernando Abad-Franch, comunicação pessoal, 2014); Pará, Belém (Utinga); Mato Grosso, Sinop (Lent & Wygodzinsky, 1979); **PERU**, Tingo María; Valle Del Rio Monson (Lent & Wygodzinsky, 1979); Cuzco (Carcavallo et al., 1976); **BOLÍVIA**, Alto Beni (De La Riva et al., 2001); Chapare (Prosen & Martínez, 1952); Cochabamba (Carcavallo et al., 1976); LaPaz (Galvão et al., 2003); Santa Cruz (Wygodzinsky, 1959) (Figura 43 e Tabela 3).

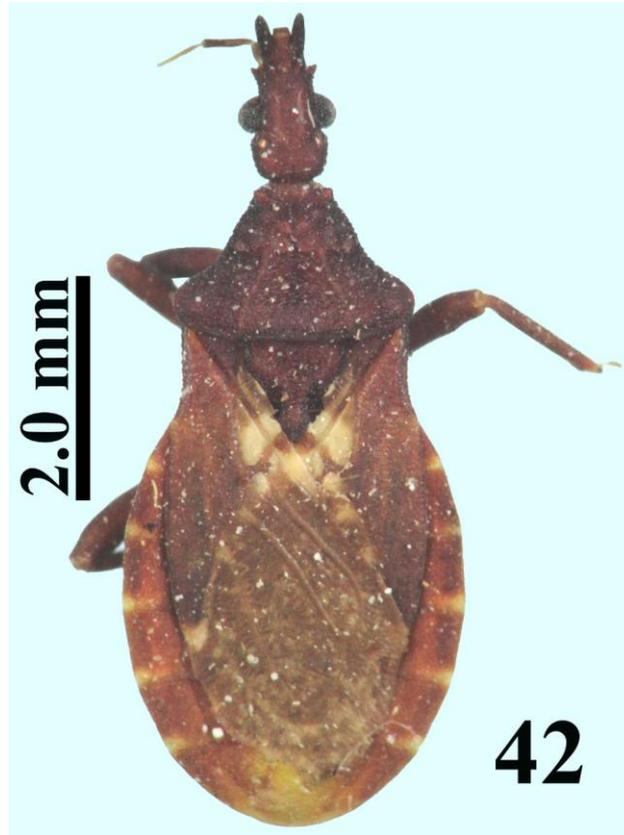


Figura 42: *Microtriatoma trinidadensis*, macho, vista dorsal.

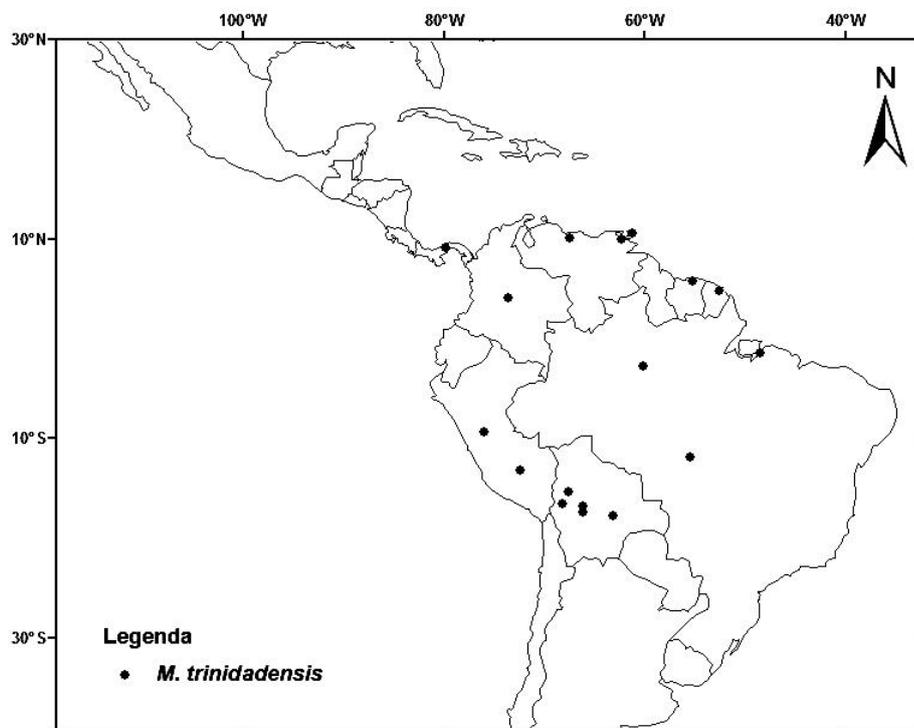


Figura 43: Distribuição geográfica de *Microtriatoma trinidadensis*.

Tabela 3: Dados de distribuição geográfica das espécies de *Microtriatoma*.

Espécie	País	Localidade	Referência
<i>M. borbai</i>	Brasil	Alto Garças	Gurgel-Gonçalves et al. (2012)
		Rio de Janeiro	Alencar et al. (2000)
		Campinas	Rodrigues et al. (1992)
		Curitiba	Lent & Wygodzinsky (1979)
<i>M. trinidadensis</i>	Trinidad	Arima	Lent (1951)
	Panamá	Ilha de Barro Colorado	Lent & Wygodzinsky (1979)
	Colômbia	San Martín	D'Alessandro et al., (1971)
	Guiana Francesa	Montagne des Singes	Bérenger et al. (2011)
	Suriname	Paramaribo	Lent & Wygodzinsky (1979)
	Venezuela	Sucre	Carcavallo et al. (1976)
		Delta Amacuro	Galvão et al. (2003)
		Manaus	Nova ocorrência
	Brasil	Novo Airão	Abad-Franch (com. pess., 2014)
		Belém (Utinga)	Lent & Wygodzinsky (1979)
		Sinop	"
		Peru	Tingo Maria
	Valle del Rio Monsón		"
	Bolívia	Cuzco	Carcavallo et al. (1976)
		Alto Beni	De La Riva et al. (2001)
		Chapare	Prosen & Martínez (1952)
Cochabamba		Carcavallo et al. (1976)	
La Paz		Galvão et al. (2003)	
Santa Cruz		Wygodzinsky (1959)	

***Parabelminus* Lent, 1943**

Parabelminus Lent, 1943: 507 [descrição]; Wygodzinsky, 1949: 72 [catálogo]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 451 [redescrição]; Putshkov & Putshkov, 1985: 112 [catálogo]; Maldonado, 1990: 547 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 5 [lista de espécies].

Espécie tipo por designação original: *Parabelminus carioca* Lent, 1943.

Diagnose: *Parabelminus* pode ser prontamente diferenciado de outros Triatominae pela ausência do processo mediano do escutelo (Figura 11) e dos demais gêneros de Bolboderini pelas tíbias engrossadas, particularmente as anteriores e médias.

Caracteres morfológicos: Cabeça uma vez e meia a duas vezes mais longa que larga, com uma rasa escavação longitudinal ventral para recepção do lábio. Placas maxilares comprimidas lateralmente com ápice largamente arredondado. Clípeo largo anteriormente e estreitado posteriormente. Olhos de dimensões medianas, em vista lateral ultrapassando o nível da margem ventral, mas não atingindo o nível da margem dorsal da cabeça. Sulco pós-ocular obsoleto. Ocelos muito pequenos. Antenas inseridas no terço anterior da região antecular; primeiro segmento curto, segundo e terceiro aproximadamente com o mesmo comprimento e o quarto ligeiramente mais longo. Lábio distintamente comprimido dorsoventralmente, com os segmentos II e IV mais curtos e o III muito mais longo. Região pós-ocular subretangular, com os lados discretamente convergentes em direção posterior. Lobo anterior do pronoto coberto com grânulos setíferos formando desenho distinto; ângulos ânterolaterais curtos. Lobo posterior do pronoto com superfície rugosa e granulosa; carenas submedianas quase atingindo a margem posterior; ângulos umerais arredondados. Escutelo com superfície fortemente rugosa, com formato aproximadamente subcircular e porção aparente subtrapezoidal, sem processo posterior. Pernas curtas, tegumento granuloso; fêmures robustos, com um par de projeções dentiformes subapicais. Superfície inferior dos fêmures lisa, algo côncava, adequando-se à tíbia quando aproximada a esta. Tíbias curtas, alargadas, distintamente comprimidas lateralmente, estreitadas na base e com fossas esponjosas curtas nos três pares de pernas. Tarsos curtos e dímeros. Abdome fortemente rugoso nas superfícies dorsal e ventral. Conexivo largo na sua porção dorsal. Face ventral do abdome discretamente convexa. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo truncado, subretangular;

pedicelo muito curto (Lent & Wygodzinsky, 1979; Lent & Jurberg, 1984; Carcavallo et al., 1998).

CHAVE PARA AS ESPÉCIES DE *PARABELMINUS*

(Baseada em Lent & Wygodzinsky, 1979 e Carcavallo et al., 1998).

1. Cabeça robusta; largura do olho menor do que a metade da distância interocular em vista dorsal; ângulos anterolaterais do pronoto ponteagudos.....***P. carioca***
- 1' Cabeça delgada; largura do olho com pouco mais da metade da distância interocular em vista dorsal; ângulos anterolaterais do pronoto arredondados.....***P. yurupucu***

***Parabelminus carioca* Lent, 1943**

Parabelminus carioca Lent, 1943: 509-514 [descrição]; Wygodzinsky, 1949: 72 [catálogo]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 452-454 [redescrição]; Putshkov & Putshkov, 1985: 112 [catálogo, espécie tipo do gênero]; Maldonado, 1990: 547 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 5 [lista de espécies].

Diagnose: *P. carioca* distingue-se de *P. yurupucu* por possuir a cabeça mais robusta e os ângulos anterolaterais do pronoto ponteagudos.

Caracteres morfológicos (Figuras 11 e 44). Comprimento total: 9.0-9.5 (machos) - 10.0 (fêmeas) mm. Coloração geral preta, antenas e lábio marrons; hemiélitro com larga mancha amarelo claro na base da membrana, com as veias de permeio escurecidas e outra mancha amarelada menor, adjacente à porção distal do cório. Conexivo com pequenas máculas amarelo-avermelhadas na porção pósterolateral de cada segmento. Cabeça tão ou um pouco mais longa que o pronoto (1:0.9-1.0) e cerca de duas vezes mais longa do que larga (1:0.5-0.6); porção anteocular mais longa que a pós-ocular (1:0.7). Proporção entre os segmentos do lábio: 1:2.8:0.9. Pronoto com ângulos anterolaterais pontudos; ângulos umerais arredondados. Hemiélitros atingindo a porção basal do sétimo tergito. Fêmures com um par de processos

espiniformes; os anteriores e médios distintamente entumescidos. Tíbias entumescidas, comprimidas lateralmente, com superfície ventral arredondada. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo com ápice rombo, retilíneo; parâmeros pouco curvados na porção mediana, alargando-se para o ápice. Falo: aparelho articular curto; placa dorsal da faloteca ovóide; “struts” alongados, com haste única; um par de processos do endosoma dorsais, quadrangulares; processo mediano distal ausente; um par de processos da conjuntiva apicais presentes.

Distribuição geográfica: **BRASIL**, Rio de Janeiro, **Rio de Janeiro**, Santa Tereza (Lent, 1943) (Figura 45 e Tabela 4).

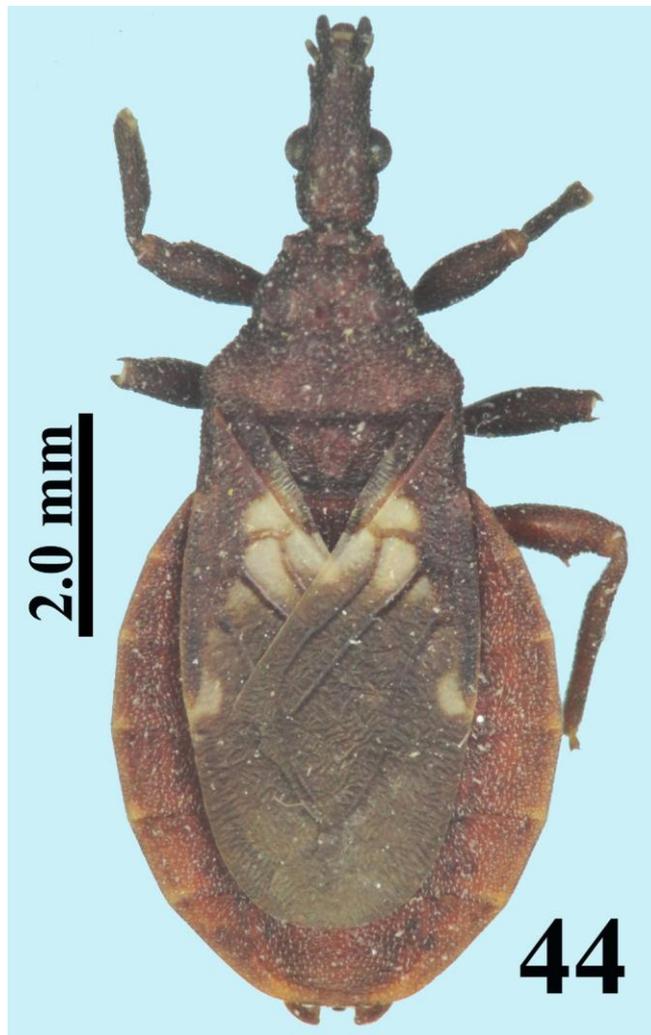


Figura 44: *Parabelminus carioca*, macho, holótipo, vista dorsal.

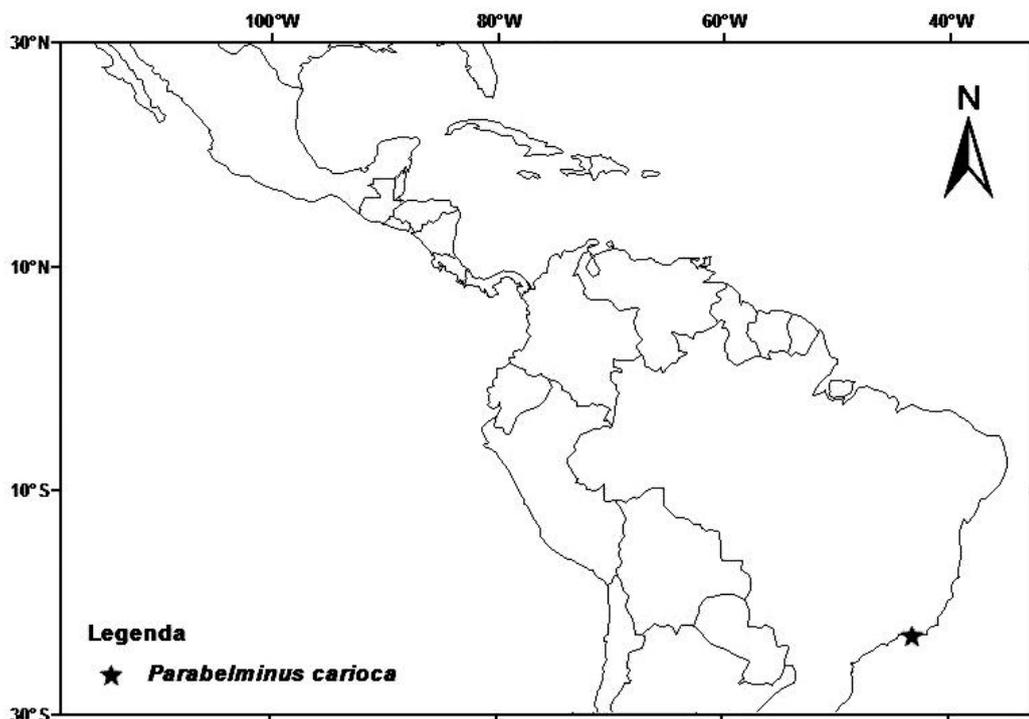


Figura 45: Distribuição geográfica de *Parabelminus carioca*.

Parabelminus yurupucu Lent & Wygodzinsky, 1979

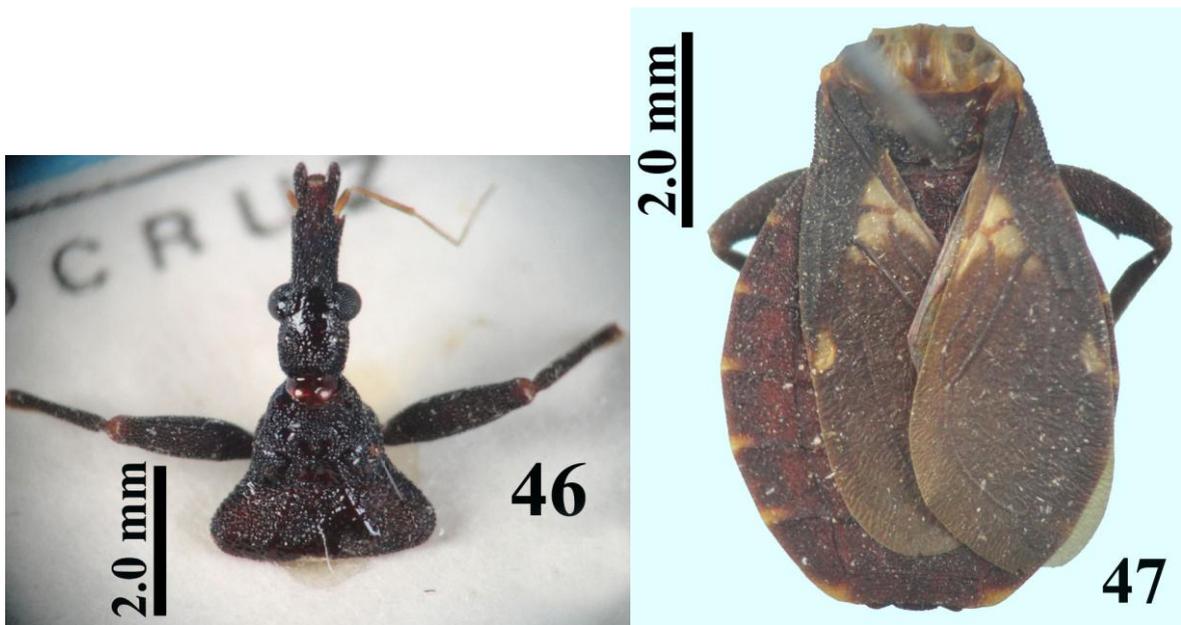
Parabelminus yurupucu Lent & Wygodzinsky, 1979: 454-455 [descrição]; Maldonado, 1990: 547 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 5 [lista de espécies].

Diagnose: *P. yurupucu* possui a cabeça mais delgada e os ângulos anterolaterais do pronoto arredondados, características que o distinguem de *P. carioca*.

Caracteres morfológicos (Figuras 7; 46 e 47). Comprimento total: 8.9 (machos) – 9.5-9.7 (fêmeas) mm. Coloração geral preta, antenas e lábio marrons; trocânteres mais claros; hemiélitro com mancha amarelo claro na base da membrana, com as veias de permeio escurecidas e outra mancha amarelada menor, adjacente à porção distal do cório. Conexivo com pequenas máculas amarelo-avermelhadas na porção pósterolateral de cada segmento. Cabeça mais longa que o pronoto (1:0.8-0.9) e duas vezes mais longa do que larga (1:0.5); porção anteocular mais longa que a pós-ocular (1:0.60-0.65). Proporção entre os segmentos do lábio: 1:2.5-3.0:0.8-0.9. Pronoto em forma de sino, com ângulos anterolaterais e ângulos

umerais arredondados. Hemiélitros ultrapassando a porção média do sétimo tergito. Fêmures anteriores com um par de dentículos; estes e os fêmures médios, entumescidos; fêmures médios e posteriores com um par de processos espiniformes. Tíbias entumescidas, comprimidas lateralmente, com superfície ventral arredondada. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo com ápice rombo; parâmeros pouco curvados na porção mediana, alargando-se para o ápice. Falo: aparelho articular curto; placa dorsal da faloteca pentagonal e base côncava; “struts” alongados, com haste única; um par de processos do endosoma dorsais, quadrangulares; processo mediano distal ausente; um par de processos da conjuntiva apicais.

Distribuição geográfica: **BRASIL**, Bahia, **Castro Alves**, Fazenda Taperinha; idem, Fazenda da Serra; **Itabuna**, CEPLAC; próximo a **Salvador**, Irara, F. Durão; **São Felipe**, Fazenda Velha (Lent & Wygodzinsky, 1979) (Figura 48 e Tabela 4).



Figuras 46-47: *Parabelminus yurupucu*, fêmea, holótipo, vista dorsal, 46, cabeça, pronoto e pernas anteriores, 47, tórax e abdome.

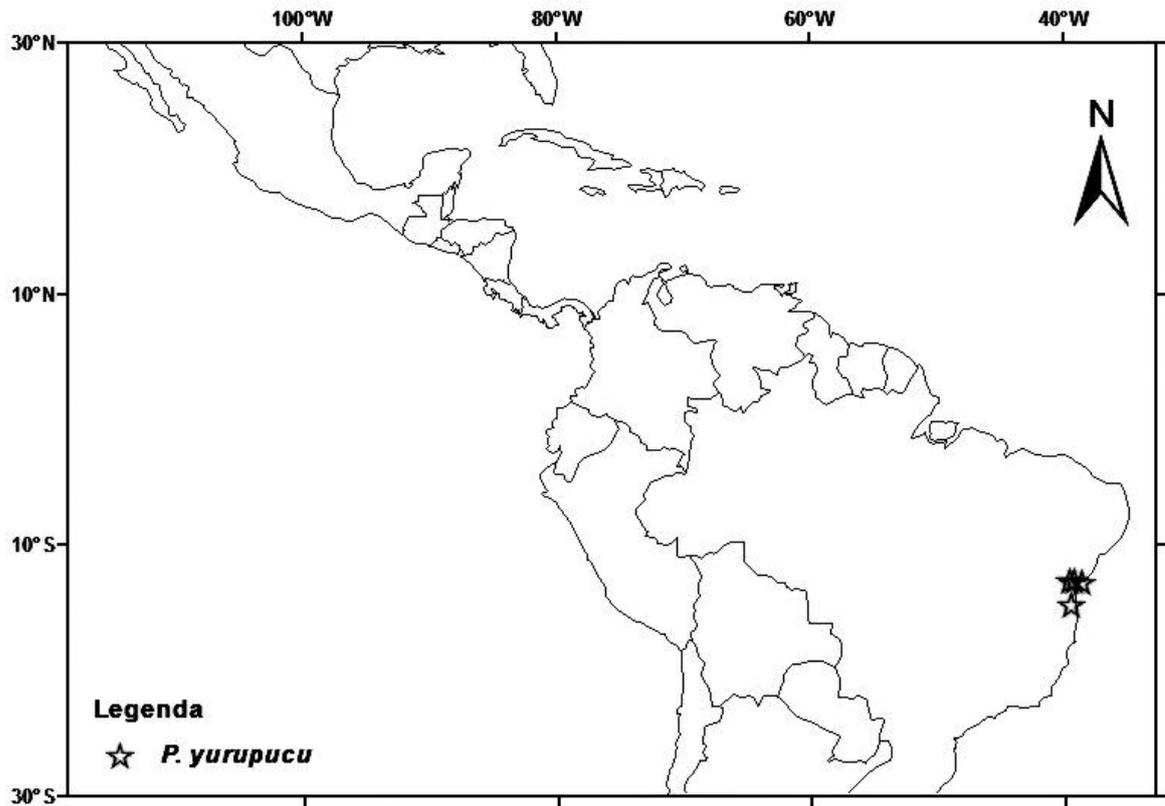


Figura 48: Distribuição geográfica de *Parabelminus yurupucu*.

Tabela 4: Dados de distribuição geográfica das espécies de *Parabelminus*.

Espécie	País	Localidade	Referência
<i>Parabelminus carioca</i>	Brasil	Rio de Janeiro	Lent (1943)
<i>Parabelminus yurupucu</i>	Brasil	Castro Alves	Lent & Wygodzinsky (1979)
		Itabuna	"
		(próximo a) Salvador	"
		São Felipe	"

***Bolboder* Valdés, 1910**

Bolbadea (*sic*) Valdés, 1910: 435 [lista de espécimes].

Bolboder Valdés, 1914: 101 [lista de espécimes]; Bruner & Fracker, 1926: 247-248 [novo gênero, descrição]; Costa Lima, 1940a: 186, 191 [citação]; Neiva & Lent, 1941: 69 [citação]; Usinger, 1941: 49-50 [sinônimo sênior de *Callotriatoma* Usinger]; Lent, 1943: 503-505 [lista sinonímica exaustiva, descrições anteriores]; Usinger, 1944: 28 [redescrição]; Wygodzinsky, 1949: 71 [catálogo]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 438-439 [redescrição]; Putshkov & Putshkov, 1985: 111 [catálogo]; Maldonado, 1990: 547 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 5 [lista de espécies].

Espécie tipo por monotipia: *Bolboder* *scabrosa* Valdés, 1910.

Callotriatoma Usinger, 1939: 35-37 [descrição]; Usinger, 1941: 49-50 [sinônimo júnior de *Bolboder* Valdés].

Espécie tipo por designação original: *Callotriatoma cubana* Usinger, 1939.

Diagnose: *Bolboder* pode ser diferenciado dos demais gêneros de Bolboderini por possuir placas maxilares com extremidades pontudas; um par de projeções aguçadas (espiniformes) na margem lateral posterior do lobo anterior do pronoto, e os fêmures, particularmente os anteriores, relativamente delgados.

Caracteres morfológicos: Cabeça alongada, fusiforme, cerca de duas vezes mais longa que larga. Placas maxilares pontudas, discretamente comprimidas na base, ultrapassando o clípeo, o qual é alargado na porção sub-basal e afunilado na base. Olhos pequenos, em vista lateral não atingindo os níveis das margens dorsal e ventral da cabeça. Ocelos pequenos. Antenas inseridas em posição apical em relação ao ponto médio da região antecular. O segundo segmento antenal é o mais longo, terceiro e quarto com comprimento aproximado, mais curtos que o segundo, mas mais longos que o primeiro. Lábio subcilíndrico, discretamente comprimido dorsoventralmente; segmento III com o dobro do comprimento do segmento II, o quarto mais curto. Sulco pós-ocular bem perceptível, com forma de “U” alargado. Região pós-ocular subglobosa. Lobo anterior do pronoto com um par de tubérculos

discais e um par de projeções aguçadas, espiniformes, na margem lateral posterior; ângulos ânterolaterais salientes. Lobo posterior do pronoto carenado lateralmente, com um par de carenas submedianas curtas; ângulos umerais obtusos. Escutelo subtriangular. Pernas relativamente delgadas; superfície inferior dos fêmures com grandes dentículos cônicos, presentes sozinhos ou em pares, com tamanho aproximado entre si. Tíbias delgadas, cilíndricas. Fossas esponjosas ausentes. Tarsos alongados, trímeros. Conexivo largo, sem crista longitudinal dorsal. Face ventral do abdome abruptamente aplanada na área central. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo agudo, triangular; pedicelo alongado (Lent & Wygodzinsky, 1979; Lent & Jurberg, 1984; Carcavallo et al., 1998).

Única espécie conhecida de *Bolboderinae*: *B. scabrosa* Valdés, 1910.

***Bolboderinae scabrosa* Valdés, 1910**

Bolboderinae leabrusa (sic) Valdés, 1910: 435 [lista de espécimes].

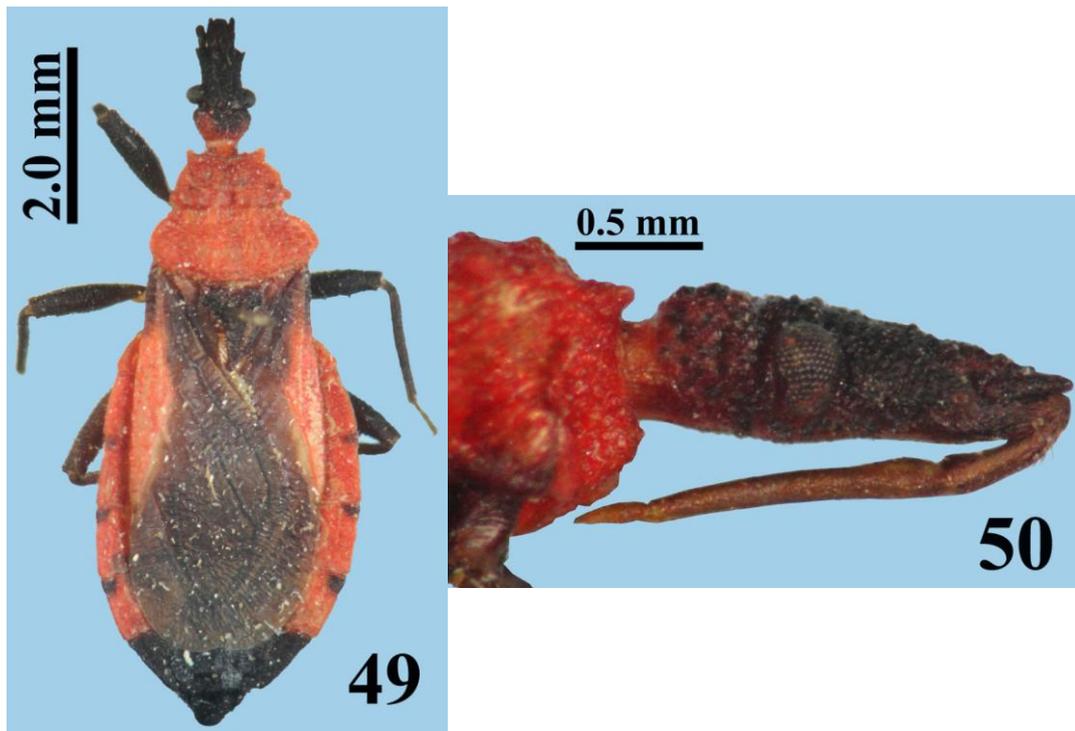
Bolboderinae scabrosa Valdés, 1914: 101 [lista de espécimes]; Bruner & Fracker, 1926: 248-249 [nova espécie, descrição]; Costa Lima, 1940a: 186, 191 [citação]; Neiva & Lent, 1941: 87, 90 [citação]; Usinger, 1941: 49-50 [citação, atribuição de autoria para Valdés, 1910]; Lent, 1943: 505-506 [lista sinonímica exaustiva, redescricao]; Usinger, 1944: 29 [redescricao]; Wygodzinsky, 1949: 71 [catálogo]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 439-440 [redescricao]; Putshkov & Putshkov, 1985: 111 [catálogo, espécie tipo de *Bolboderinae*]; Maldonado, 1990: 547 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 5 [lista de espécies].

Callotriatoma cubana Usinger, 1939: 37 [descrição]; Usinger, 1941: 49-50 [sinônimo júnior de *Bolboderinae scabrosa* Valdés].

Diagnose: *B. scabrosa* destaca-se de outros *Bolboderini* (e dos *triatomíneos* em geral), pela conspícua coloração vermelho e preta, considerada aposemática em reduvídeos predadores (Usinger, 1939) e frequentemente observada em espécies com picada dolorosa, como p. ex., diversos *Ectrichodiinae* (Dougherty 1995).

Caracteres morfológicos (Figuras 10; 15; 49 e 50). Comprimento total: 8.8 (machos) – 8.0 (fêmeas) mm. Coloração geral preta e vermelho claro a rosada. Cabeça negra, com lábio marrom, margem inferior, junto ao lábio, face lateral da porção pós-ocular, colo e margem inferior da cabeça, avermelhadas. Protórax vermelho claro com a região junto às coxas anteriores escurecida; restante do tórax, incluindo escutelo, negros; pernas negras a marrom escurecidas. Escutelo enegrecido. Hemiélitros pretos, com larga área externa no cório, exceto a base, vermelho rosado; margem da membrana, na união com o cório, clara, amarelada a esbranquiçada. Conexivo vermelho, com pequenas manchas enegrecidas na margem ânterolateral dos segmentos IV-VI ou IV-V; exceto o último ou dois últimos segmentos que são negros. Esternitos vermelho claro, com a borda distal do segmento VI, todo o VII e a genitália, negros. Cabeça pouco mais longa que o pronoto (1:0.95) e pouco menos de duas vezes mais longa do que larga (1:0.55); porção anteocular cerca de 1/4 mais longa que a pós-ocular (1:0.8). Proporção entre os segmentos do lábio: 1:2.5:0.6. Lobo anterior do pronoto com ângulos ânterolaterais salientes, com um par de tubérculos disciais e um par de projeções aguçadas na margem lateral posterior; ângulos ânterolaterais salientes. Lobo posterior do pronoto carenado lateralmente, com um par de carenas submedianas curtas; ângulos umerais obtusos. Hemiélitros atingindo a porção mediana do sétimo tergito nas fêmeas e cobrindo esse segmento nos machos. Pernas relativamente delgadas; fêmures com quatro a cinco processos espiniformes. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo triangular, ápice algo arredondado; parâmeros pouco curvados na porção mediana, de largura mais ou menos uniforme. Falo: aparelho articular com braços um pouco curtos, mais longos do que largos; pedicelo longo; placa dorsal da faloteca retangular com depressão apical; “struts” alongados, unidos no ápice, com uma projeção; processo mediano distal ausente.

Distribuição geográfica: **CUBA, Loma Del Gato**, Santiago de Cuba (Usinger, 1939); **Guantánamo; La Habana; Pinar Del Río; Trinidad** (Lent & Wygodzinsky, 1979) (Figura 51 e Tabela 5).



Figuras 49-50: *Bolboderia scabrosa*, fêmea, 49, vista dorsal, 50, cabeça, vista lateral.

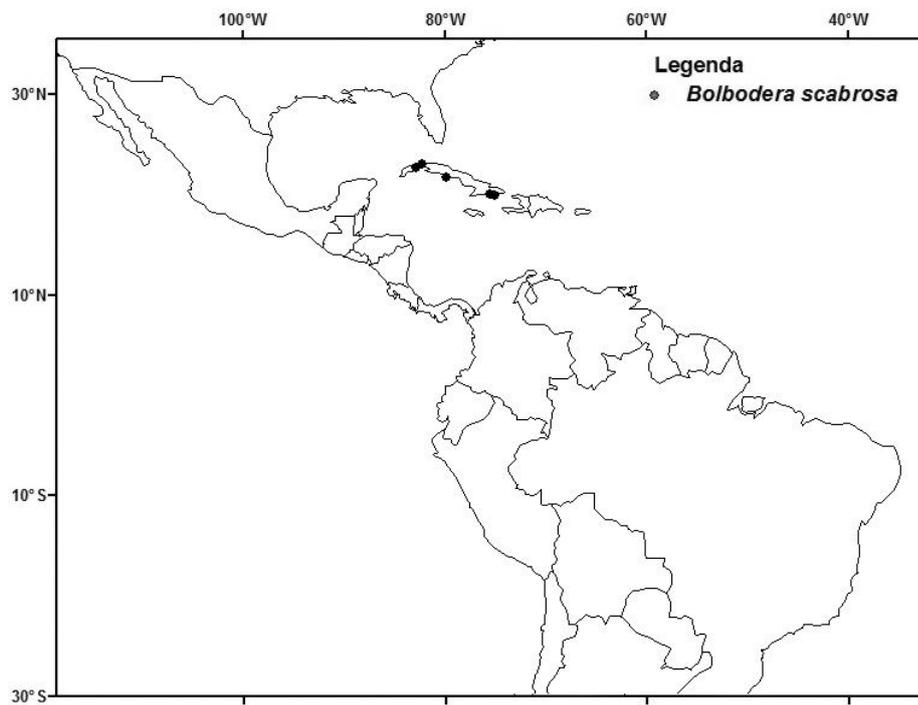


Figura 51: Distribuição geográfica de *Bolboderia scabrosa*.

Tabela 5: Dados de distribuição geográfica de *Bolboderia scabrosa*.

Espécie	País	Localidade	Referência
<i>Bolboderia scabrosa</i>	Cuba	Loma Del Gato	Usinger (1939)
		Guantánamo	Lent & Wygodzinsky (1979)
		La Habana	"
		Pinar Del Rio	"
		Trinidad	"

Belminus Stål, 1859

Belminus Stål, 1859: 102 [descrição]; Stål, 1868: 123 [nova diagnose]; Stål, 1872: 112 [citação]; Walker, 1873: 14 [catálogo]; Lethierry & Severin, 1896: 115 [catálogo]; Neiva, 1913: 74-75 [sinônimo júnior de *Triatoma* Laporte]; Costa Lima, 1940a: 187 [abrangência do gênero]; Lent, 1943: 498-501 [lista sinonímica exaustiva e descrições anteriores]; Usinger, 1944: 31 [redescrição]; Wygodzinsky, 1949: 70 [catálogo]; Herrer et al., 1954: 86, 88 [redescrição]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 440-441, 442 [redescrição]; Putshkov & Putshkov, 1985: 111 [catálogo]; Maldonado, 1990: 546 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 4 [lista de espécies].

Espécie tipo por monotipia: *Belminus rugulosus* Stål, 1859.

Marlianus Distant 1902: 191 [descrição]; Neiva, 1913: 74-75 [sinônimo júnior de *Belminus* e *Triatoma* Laporte]; Costa Lima, 1940a: 187 [dúvida sobre validade do gênero].

Espécie tipo por monotipia: *Conorhinus diminutus* Walker, 1873.

Diagnose: *Belminus* pode ser separado dos demais gêneros de Bolboderini por apresentar: seis a sete pares de pequenos tubérculos discais no lobo anterior do pronoto; escutelo com um par de projeções laterais (Figura 13) e sulco longitudinal dorsal no processo mediano, em algumas espécies (Figura 14); segmento labial II com comprimento igual ou maior que o seguinte (III) (Figura 6); conexivo com crista longitudinal dorsal (Figura 14);

presença de carena ventral nas tíbias e, na genitália masculina, processo ímpar distal [“vesica”] do endosoma presente (Figuras 23, 25 a 26).

Caracteres morfológicos: Cabeça (Figuras 1 a 7) alongada, duas a três vezes mais longa do que larga. Placas maxilares comprimidas lateralmente, com ápice arredondado. Olhos de dimensões medianas, em vista lateral atingindo o nível da margem ventral ou ultrapassando-a (*B. laportei*), sem atingir, contudo, a margem dorsal da cabeça. Sulco pós-ocular perceptível, com forma de “U” alargado. Ocelos pequenos ou obsoletos. Antenas inseridas em posição ligeiramente apical em relação ao ponto médio da região antecular; os segmentos II e IV são os mais longos, enquanto o terceiro é ligeiramente mais curto. Lábio geralmente comprimido dorsoventralmente, com o segmento II com comprimento igual ou maior que o seguinte (III), o quarto muito curto. O segmento labial II não ultrapassa o bordo anterior dos olhos em vista lateral, exceto em uma espécie, *B. costaricensis*, na qual, a extremidade do mesmo alcança a altura do ponto médio do olho. Região pós-ocular com os lados subparalelos ou convexos. Lobo anterior do pronoto granuloso com seis a sete pares de tubérculos disciais; ângulos ânterolaterais salientes. Lobo posterior do pronoto carenado lateralmente; carenas submedianas quase atingindo a margem posterior; superfície do lobo posterior fortemente rugosa transversalmente. Escutelo triangular, com um par de projeções laterais subtriangulares (Figura 13). Superfície inferior dos fêmures com um a três dentículos. Tíbias delgadas, ligeiramente encurvadas, com carena ventral. Fossas esponjosas ausentes. Tarsos trímeros. Conexivo com uma crista submarginal longitudinal dorsal (Figura 14). Face ventral do abdome com área central aplanada. Genitália masculina (Figuras 16 a 26): processo mediano do pigóforo curto e pontudo; pedicelo muito alongado; processo ímpar distal [“vesica”] do endosoma presente (Herrer et al., 1954; Lent & Wygodzinsky, 1979; Lent & Jurberg 1984; Jurberg et al., 1998; Sandoval et al., 2007; Gil-Santana & Galvão, 2013).

CHAVE PARA AS ESPÉCIES DE *BELMINUS*

(Modificada de Lent & Wygodzinsky, 1979; Carcavallo et al., 1998 e Sandoval et al., 2007, com base nos resultados obtidos).

1. Coloração geral alaranjada; espécimes braquípteros.....***B. corredori***
- 1'. Coloração geral marrom ou preta; tanto machos quanto fêmeas macrópteros.....2

2. Cório do hemiélitro completamente escuro, sem marcações claras; fêmur posterior com faixa central amarela, ocupando 2/3 do segmento.....***B. laportei***
- 2'. Cório do hemiélitro de coloração predominantemente clara.....3
- 2''. Cório do hemiélitro escuro, mas com marcações claras.....4
3. Coloração geral marrom escurecida, com várias áreas alaranjadas ou amareladas pelo corpo. Membrana do hemiélitro marrom clara em contraste com as veias escurecidas e veias secundárias dentro das células, conferindo um aspecto reticular às mesmas.....***B. ferroae***
- 3'. Coloração geral negra, com áreas amareladas no conexivo e cório do hemiélitro, membrana deste último negra, sem aspecto reticular; veias não contrastando com a coloração de permeio.....***B. pittieri***
4. Pronoto preto, mas com nítidas marcações amarelas e/ou avermelhadas.....***B. herreri***
- 4'. Pronoto completamente escurecido.....5
5. Segmento II do lábio (primeiro aparente) alcançando o nível da parte média dos olhos em vista lateral.....***B. costaricensis***
- 5'. Segmento II do lábio não ultrapassando o bordo anterior dos olhos em vista lateral.....6
6. Segmento II do lábio terminando longe do bordo anterior do olho e quase tão longo quanto o segmento III. Processo do escutelo negro, subcônico, sem sulco dorsal mediano.....***B. peruvianus***
- 6'. Segmento II do lábio terminando próximo ao bordo anterior do olho e mais longo que o segmento III. Processo do escutelo amarelado ou alaranjado, cilíndrico, com estreito sulco longitudinal mediano.....***B. rugulosus***

***Belminus rugulosus* Stål, 1859**

Belminus rugulosus Stål, 1859: 102-103 [descrição]; Stål, 1872: 112 [citação]; Lethierry & Severin, 1896: 115 [catálogo]; Neiva & Lent, 1936: 177 [citação]; Costa Lima, 1940a: 191 [citação]; Neiva & Lent, 1941: 87 [citação]; Lent, 1943: 502-503 [lista sinonímica exaustiva e redescrição]; Wygodzinsky, 1949: 70 [catálogo]; Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954: 94-95 [redescrição]; Martínez & Carcavallo, 1976: 241-243 [lista sinonímica extensa e descrição do macho “alótipo”]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 449-450 [redescrição]; Putshkov & Putshkov, 1985: 111 [catálogo, como espécie tipo de *Belminus*]; Maldonado, 1990: 546 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 5 [lista de espécies].

Conorhinus rugulosus; Walker, 1873: 14 [catálogo, nova combinação].

Conorhinus diminutus Walker, 1873: 19-20 [descrição]; Lethierry & Severin, 1896: 116 [catálogo]; Neiva, 1913: 77 [sinônimo júnior de *Triatoma rugulosa*].

Marlianus diminutus Distant 1902: 191 [nova combinação]; Neiva, 1913: 77 [sinônimo júnior de *Triatoma rugulosa*].

Triatoma rugulosa; Neiva, 1913: 77 [nova combinação e sinônimo sênior de *Conorhinus diminutus* Walker, 1873].

Diagnose: A coloração completamente escura da cabeça, pronoto e pernas; o segmento labial II mais longo que o III, e quase atingindo a borda ocular e o processo do escutelo mais claro, com sulco dorsal longitudinal em *B. rugulosus*, separam esta espécie de *Belminus* spp.

Caracteres morfológicos (Figuras 12 e 14; 23 a 26; 52 e 53). Comprimento total: 10.0 (machos) - 10.5-11.0 (fêmeas) mm. Coloração geral preta, com áreas marrom amareladas ou alaranjadas, como segue: processo do escutelo, manchas na base das células da membrana e no ápice do cório; no terço distal dos segmentos do conexivo, incluindo áreas adjacentes nos esternitos. Terceiro e quarto segmentos antenais, lábio, ápices dos fêmures e tarsos, marrons. Cabeça mais longa que o pronoto (1:0.8-0.9) e pouco mais de duas vezes mais longa do que

larga (1:0.45-0.50); porção anteocular cerca de duas vezes tão longa quanto a pós-ocular (1:0.45-0.5). Proporção entre os segmentos do lábio: 1:0.75-0.85:0.4-0.5. Pronoto com ângulos ânterolaterais salientes, pontudos; disco do lobo anterior com sete pares de tubérculos; ângulos umerais salientes. Processo do escutelo com sulco longitudinal mediano dorsal. Hemiélitros quase atingindo o bordo posterior do sétimo tergito nas fêmeas e alcançando esse nível no macho. Pernas com fêmures anteriores e médios entumescidos; superfície ventral com dois a três processos espiniformes, um dos quais mais longo que os demais. Tíbias comprimidas lateralmente, com carena ventral; fossas esponjosas ausentes. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo com ápice arredondado; parâmeros fortemente curvados na porção mediana, de largura mais ou menos uniforme. Falo: aparelho articular com braços curtos, um pouco mais longos do que largos; pedicelo longo; placa dorsal da faloteca com porções laterais subanguladas; “struts” alongados, separados no ápice; processo mediano distal localizado próximo do ápice do endosoma, hemisférico, com um par de dobras subparalelas.

Distribuição geográfica: **COLÔMBIA**, Antioquia; Meta (Galvão et al., 2003); **VENEZUELA**, Aragua, El Limón (Martinez & Carcavallo, 1976); **Distrito Federal** (Galvão et al., 2003) (Figura 54 e Tabela 6).



Figuras 52-53: *Belminus rugulosus*, macho, “alótipo”, vista dorsal, 52, cabeça e pronoto, 53, tórax e abdome.

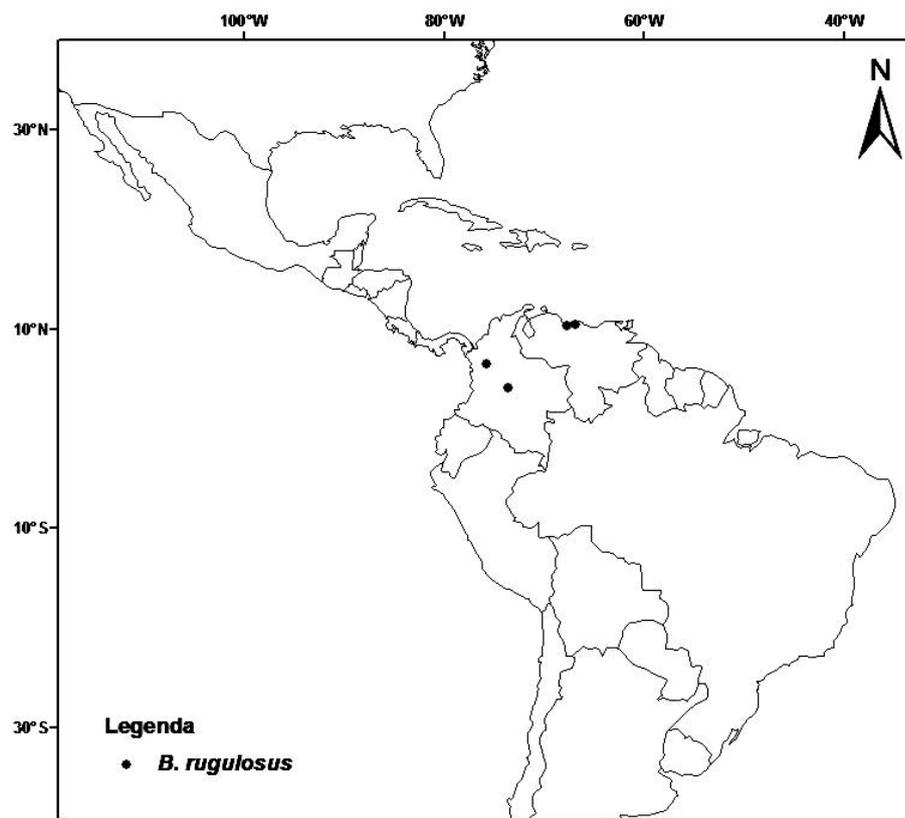


Figura 54: Distribuição geográfica de *Belminus rugulosus*.

***Belminus costaricensis* Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954**

Triatoma rugulosa Neiva, 1913:74 (*nec* Stål; segundo Lent & Wygodzinsky 1979: 443) [lista sinonímica].

Belminus rugulosus; Picado, 1913: 347 (*sic; nec* Stål; segundo Lent & Wygodzinsky 1979: 443) [lista sinonímica].

Belminus rugulosus; Usinger, 1944: 31 (*nec* Stål; segundo Herrer et al., 1954: 95 e Lent & Wygodzinsky 1979: 443) [lista sinonímica].

Belminus costaricensis Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954: 95-96, 98-100 [descrição]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 440-441, 442 [redescrição]; Maldonado, 1990: 546 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 4 [lista de espécies].

Diagnose: A principal característica diagnóstica de *B. costaricensis* é o alcance da extremidade do segmento II na altura do ponto médio do olho, em vista lateral, enquanto nas demais espécies de *Belminus*, a mesma não ultrapassa o bordo anterior dos olhos.

Caracteres morfológicos (Figura 55). Comprimento total: 8.5 (machos) - 9.0 (fêmeas) mm. Coloração geral preta, com manchas amareladas ou marrom alaranjadas na membrana do hemiélitro e no abdome. Hemiélitros pretos, com cinco manchas amareladas no ápice das veias. Conexivo escuro, com faixas amareladas ou avermelhadas no quarto distal de cada segmento; a coloração mais clara segue na porção contígua lateral dos esternitos correspondentes. Cabeça mais longa que o pronoto (1:0.8) e duas vezes e meia mais longa do que larga (1:0.35); porção anteocular duas vezes tão longa quanto a pós-ocular (1:0.5). Proporção entre os segmentos do lábio: 1:0.7:0.35. Pronoto com ângulos ânterolaterais curtos, subtriangulares; disco do lobo anterior com tubérculos muito pouco desenvolvidos, pouco perceptíveis; ângulos umerais arredondados. Processo do escutelo com sulco longitudinal mediano dorsal. Hemiélitros atingindo o sétimo tergito. Pernas com fêmures anteriores algo entumescidos, com dois processos espiniformes; demais fêmures com um espinho mais desenvolvido. Tíbias comprimidas lateralmente e com carena ventral; fossas esponjosas ausentes. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo curto, pontudo; parâmeros um pouco curvos na porção mediana, de largura mais ou menos uniforme. Falo: aparelho articular com braços relativamente curtos, pouco mais longos do que largos; pedicelo longo; placa dorsal da faloteca com lados subparalelos, com porção apical algo aguçada; “struts” alongados, separados no ápice.

Distribuição geográfica: **COSTA RICA, Esparta; Limón** (Herrer et al., 1954), **MÉXICO**, San Andrés, Tuxtla, **Veracruz** (esta última, posta em dúvida por Lent & Wygodzinsky, 1979) (Figura 56 e Tabela 6).



Figura 55: *Belminus costaricensis*, fêmea, parátipo. Figura copiada de Lent & Wygodzinsky (1979, “Fig. 298”, página 444).

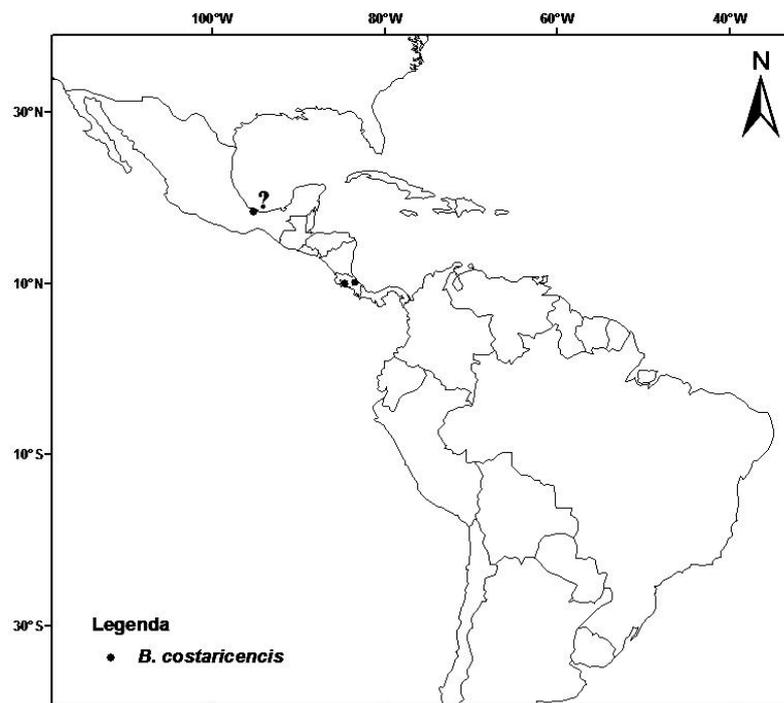


Figura 56: Distribuição geográfica de *Belminus costaricensis*. O registro de *B. costaricensis* para o México, tido como duvidoso por Lent & Wygodzinsky (1979), foi assinalado com “?”.

***Belminus peruvianus* Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954**

Belminus peruvianus Herrer, Lent & Wygodzinsky, 1954: 91-94 [descrição]; Lent & Wygodzinsky, 1979: 447-449 [redescrição]; Maldonado, 1990: 546 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 4 [lista de espécies].

Diagnose: o segmento II do lábio terminando muito antes da borda anterior do olho, em vista lateral, diferencia *B. peruvianus* de outras espécies de *Belminus*.

Caracteres morfológicos (Figura 57). Comprimento total: 10.2-10.8 (machos) - 11.2 (fêmeas) mm. Coloração geral preta. Antenas, lábio, e em alguns espécimes, ápices dos fêmures e tarsos, marrom claros. Em alguns espécimes, áreas avermelhadas de variável extensão, anteriores e posteriores aos olhos, lateralmente na porção pós-ocular da cabeça, nos ápices dos ângulos ânterolaterais do pronoto e em tubérculos disciais do lobo anterior deste último. Hemiélitros pretos com manchas amareladas na base das três veias da membrana e outra no ápice do cório. Conexivo escuro, com faixas irregulares, estreitas, vermelho amareladas ou avermelhadas no terço a quarto distal de cada segmento; a coloração mais clara segue na porção contígua lateral dos esternitos correspondentes. Cabeça mais longa que o pronoto (1:0.8) e duas vezes e meia mais longa do que larga (1:0.4); porção anteocular mais longa que a pós-ocular, na proporção de 1:0.4. Proporção entre os segmentos do lábio: 1:1:0.45; segmento II do lábio terminando muito antes do bordo anterior do olho, em vista lateral. Pronoto com ângulos ânterolaterais ponteagudos; disco do lobo anterior com sete pares de tubérculos conspícuos; ângulos umerais salientes. Hemiélitros atingindo aproximadamente o meio do sétimo tergito. Pernas: fêmures com dois a três dentículos ou processos espiniformes, um dos quais mais desenvolvido; o par anterior algo entumescido. Tíbias comprimidas lateralmente e com carena ventral; fossas esponjosas ausentes. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo triangular, pontudo; parâmeros um pouco curvos na porção mediana, mais largos para o ápice. Falco: aparelho articular com braços relativamente curtos, pouco mais longos do que largos; pedicelo longo; placa dorsal da faloteca ovóide; “struts” alongados, unidos no ápice; processo mediano distal localizado próximo do ápice do endosoma, quadrangular, pouco quitinizado.

Distribuição geográfica: **PERU**, Vale Marañon: **Yamón; Jaén; Lonya Grande** (Herrer et al., 1954); **Cajamarca** (Galvão et al., 2003) (Figura 58 e Tabela 6).



Figura 57: *Belminus peruvianus*, fêmea, parátipo, vista dorsal.

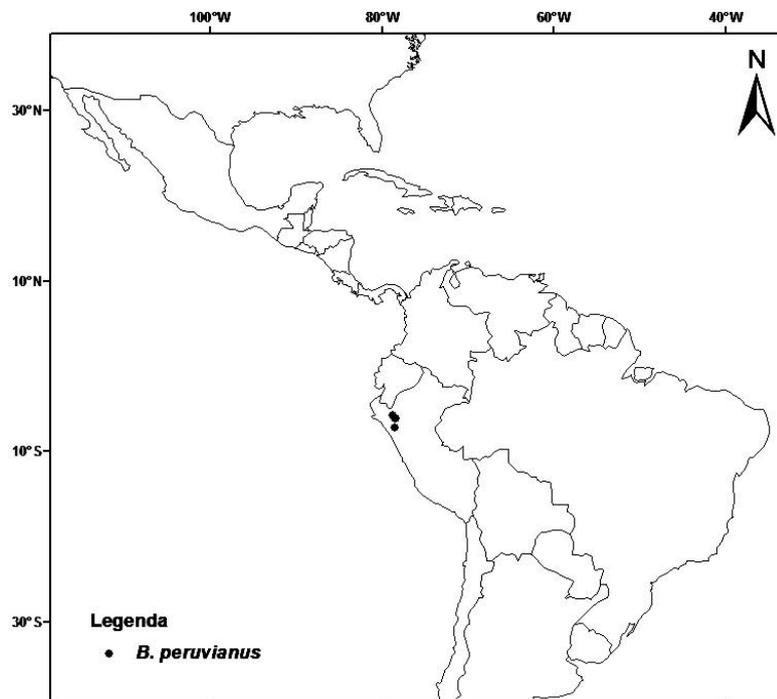


Figura 58: Distribuição geográfica de *Belminus peruvianus*.

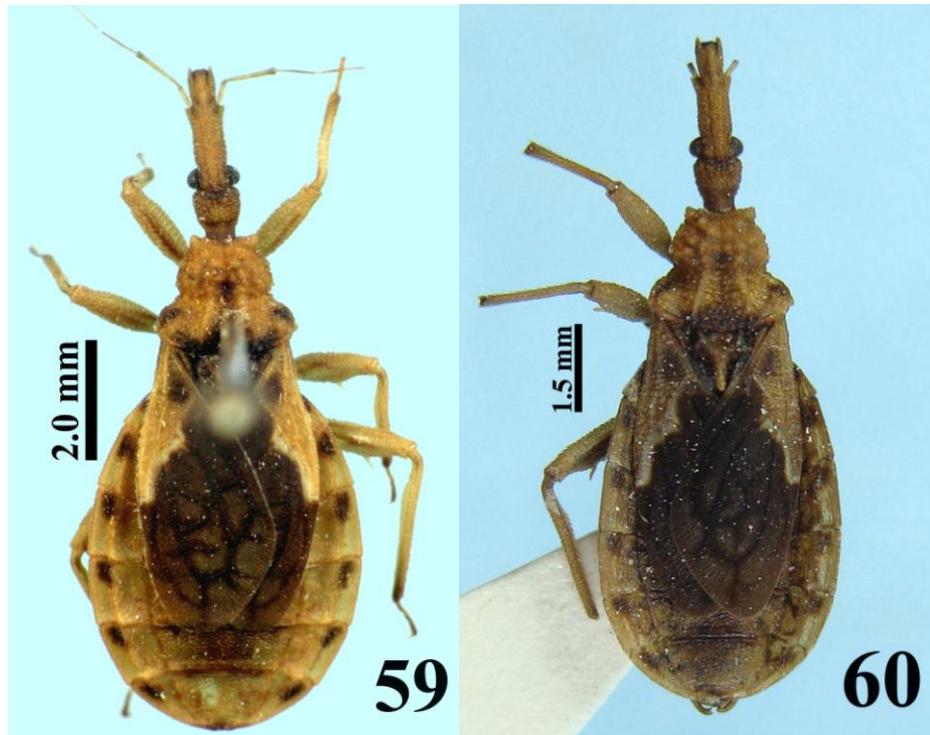
***Belminus corredori* Galvão & Angulo, 2006**

Belminus corredori Galvão & Angulo, 2006: 61-65 [descrição].

Diagnose: *B. corredori* diferencia-se das demais espécies do gênero pela coloração geral alaranjada a marrom alaranjada, com áreas mais claras ou manchas escurecidas no colo, pronoto, hemiélitros, conexivo e esternitos, e também pelos hemiélitros distintamente curtos em ambos os sexos, atingindo somente o sexto tergito.

Caracteres morfológicos (Figuras 9; 16 a 22; 59 e 60). Comprimento total: 10 (machos) - 11 (fêmeas) mm. Coloração geral alaranjada a marrom alaranjada, com áreas mais claras ou manchas escurecidas no colo, pronoto, hemiélitros, conexivo e esternitos. No pronoto, destacam-se as seguintes áreas escurecidas: uma mancha mediana logo acima da sutura interlobar, um par de pequenas manchas nas margens laterais do lobo posterior, acima do ângulo umeral e uma curta faixa na margem inferior do lobo posterior. Hemiélitros com um par de manchas escurecidas; membrana marrom escurecida, quase preta. Conexivo com manchas escuras na porção anterior mediana dos segmentos. Cabeça mais longa que o pronoto (1:0.7) e três vezes mais longa do que larga (1:0.3); porção anteocular quase três vezes tão longa quanto a pós-ocular. Proporção entre os segmentos do lábio: 1:0.8:0.4; entre os segmentos antenais: 1:2.3:1.8:2.1. Pronoto granuloso; ângulos ânterolaterais salientes; disco do lobo anterior com tubérculos salientes, entre os quais destaca-se um par mais pronunciado, em posição mediana central; ângulos umerais arredondados. Hemiélitros distintamente curtos em ambos os sexos, atingindo somente o sexto tergito. Pernas com fêmures algo entumescidos, com um a três espinhos ventrais, sendo um muito mais longo que os demais. Tíbias comprimidas lateralmente e com carena ventral; fossas esponjosas ausentes. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo subtriangular; parâmeros um pouco curvos na porção mediana, de largura mais ou menos uniforme. Falo: aparelho articular com braços relativamente curtos, pouco mais longos do que largos; ponte basal muito curta; pedicelo longo; processo do gonoporo muito longo; placa dorsal da faloteca ovóide com porção apical arredondada; “struts” alongados, unidos na base e no ápice; na porção interna do “struts” existem duas cristas paralelas; processo mediano distal localizado próximo do ápice do endosoma, hemisférico, com margens realçadas (Gil-Santana & Galvão 2013).

Distribuição geográfica: **COLÔMBIA** (Santander), Puente Tierra, **San Gil** (Galvão & Angulo, 2006) (Figura 61 e Tabela 6).



Figuras 59-60: *Belminus corredori*, macho, vista dorsal, 59, holótipo, 60, parátipo.

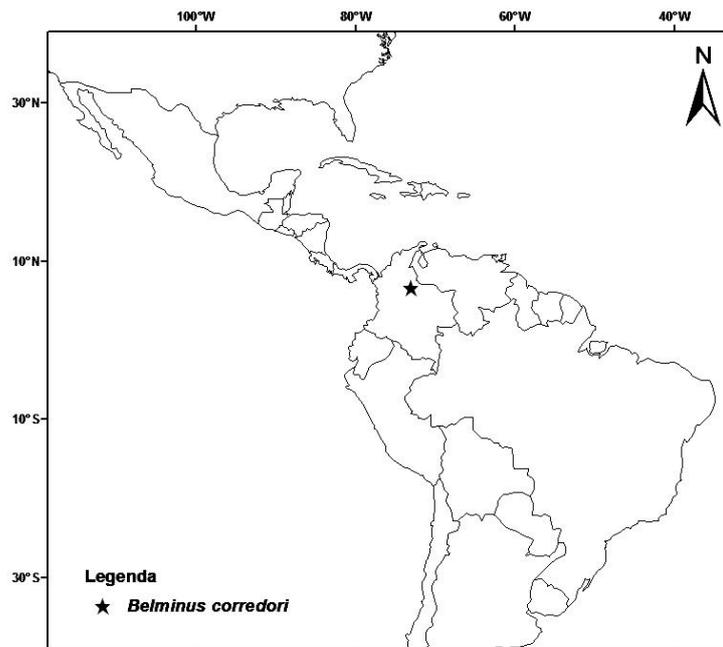


Figura 61: Distribuição geográfica de *Belminus corredori*.

***Belminus laportei* Lent, Jurberg & Carcavallo, 1995**

Belminus laportei Lent, Jurberg & Carcavallo, 1995: 33-39 [descrição]; Galvão et al., 2003: 4 [lista de espécies].

Diagnose: A coloração clara dos esternitos e a larga faixa central amarela, ocupando cerca de 2/3 do segmento, no fêmur posterior, diferenciam *B. laportei* das demais espécies do gênero.

Caracteres morfológicos (Figura 62). Comprimento total: 8.5-8.9 (machos) - 8.2-9.4 (fêmeas) mm. Coloração geral preta, com áreas amareladas, como segue: lábio marrom amarelado; porção posterior aos ocelos; pronoto: margem anterior, mancha mediana anterior, contígua à margem anterior, ângulos ânterolaterais; ápice do processo escutelar; trocanteres mais claros; fêmures médios com anel amarelado, mais estreito na face externa; fêmures posteriores com largo anel amarelado, algo mais estreito na porção superior do segmento. Conexivo escuro, com faixas amareladas no terço distal na porção externa, alcançando quase a metade do segmento na porção interna, junto à área de contiguidade com o tergito correspondente; os esternitos são claros em extensão variável, com áreas escurecidas na porção lateral e anterior dos segmentos, podendo formar faixas, exceto no sétimo esternito, no qual a referida mancha é mais extensa, alcançando a margem posterior do segmento. Cabeça mais longa que o pronoto (1:0.67) e 2.8 vezes mais longa do que larga (1:0.36); porção antecular mais longa que a pós-ocular (1:0.35); olhos ultrapassando o nível da margem ventral da cabeça. Proporção entre os segmentos do lábio: 1:0.7:0.4. Pronoto com ângulos ânterolaterais arredondados; disco do lobo anterior com dois pares de tubérculos mais nítidos; ângulos umerais salientes. Processo do escutelo com sulco longitudinal mediano dorsal. Hemiélitros atingindo o terço distal do sétimo tergito nos machos e a base desse segmento na fêmea. Pernas com fêmures entumescidos, superfície ventral com dois processos espiniformes, um dos quais bem mais desenvolvido que o outro. Tíbias cilíndricas; fossas esponjosas ausentes. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo triangular e ápice arredondado; parâmeros moderadamente curvos na porção mediana, de largura mais ou menos uniforme. Falco: aparelho articular com braços curtos, um pouco mais longos do que largos; pedicelo longo; placa dorsal da faloteca ovóide; “struts” alongados, unidos no ápice;

um par de processos da conjuntiva; processo mediano distal localizado próximo do ápice do endosoma, pequeno, ovóide.

Distribuição geográfica: **BRASIL**, Pará, **Belém** (Utinga); **Jarí**; **Monte Dourado** (Lent et al., 1995) (Figura 63 e Tabela 6).



Figura 62: *Belminus laportei*, fêmea, “alótipo”, vista dorsal.

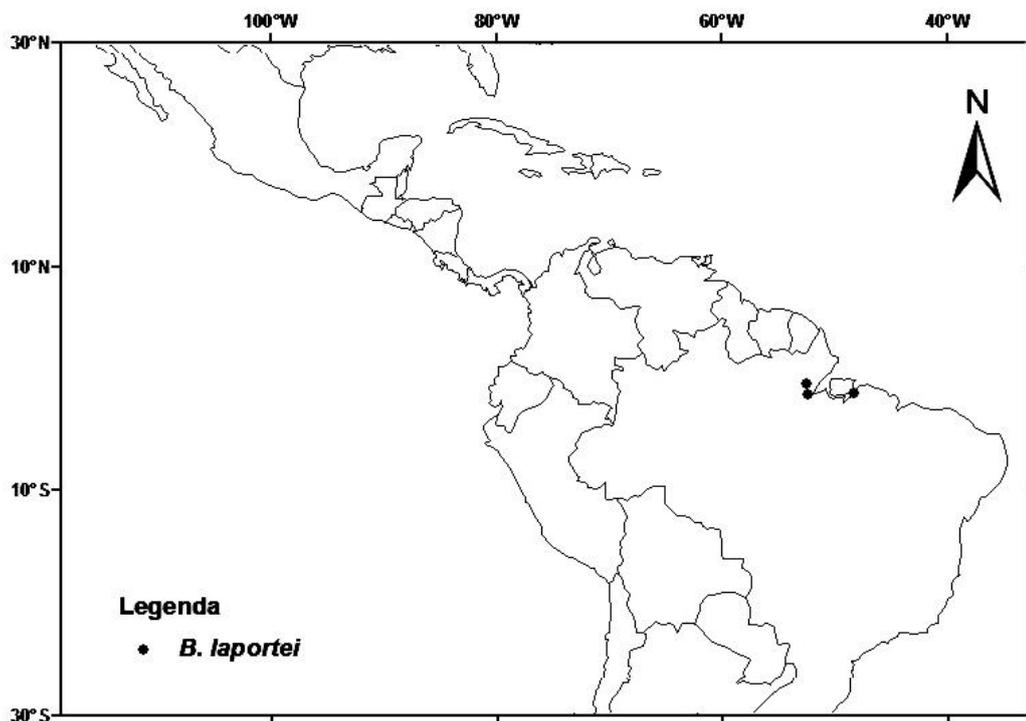


Figura 63: Distribuição geográfica de *Belminus laportei*.

***Belminus herreri* Lent & Wygodzinsky, 1979**

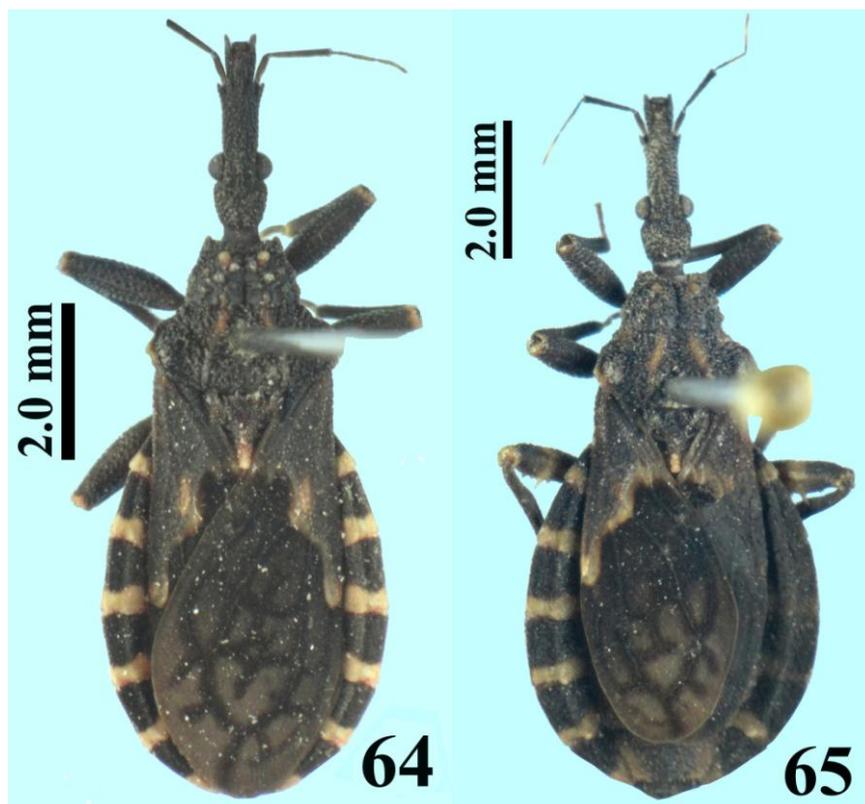
Belminus herreri Lent & Wygodzinsky, 1979: 445-447 [descrição]; Maldonado, 1990: 546 [catálogo]; Galvão et al., 2003: 4 [lista de espécies].

Diagnose: *B. herreri* diferencia-se pelas áreas claras no pronoto e conspícuos anéis claros dos fêmures.

Caracteres morfológicos (Figuras 1 a 6; 13; 64 e 65). Comprimento total: 8.5 (machos) - 9.0 (fêmeas) mm. Coloração geral preta, com áreas amareladas a amarelo avermelhadas, como segue: no pronoto: margem anterior, incluindo os ângulos ânterolaterais, dois pares de tubérculos discais no lobo anterior, carenas submedianas, exceto a porção posterior, margens lateral e pósterolateral do lobo posterior; metade apical do processo escutelar; coxas e trocanteres; anéis estreitos apicais nos fêmures e um anel relativamente largo, submediano incompleto nos fêmures médios e completo nos fêmures posteriores. Hemiélitros: pretos, com

uma estreita faixa clara no cório; membrana de coloração enfumaçada, escura, com as veias envoltas em áreas enegrecidas e com estreita faixa clara na porção em que se une ao cório. Conexivo escuro, com faixas amareladas no terço distal; a coloração mais clara segue na porção contígua dos tergitos e esternitos correspondentes. Também são de tonalidade mais clara, amarelada: bordo posterior do pigóforo no macho; gonocoxitos do oitavo segmento e uma faixa longitudinal no oitavo e nono tergitos da fêmea. Cabeça mais longa que o pronoto (1:0.8) e duas vezes e meia mais longa do que larga (1:0.4); porção anteocular duas vezes tão longa quanto a pós-ocular (1:0.5). Proporção entre os segmentos do lábio: 1:0.9:0.45. Pronoto com ângulos ânterolaterais salientes; disco do lobo anterior com sete pares de tubérculos, sendo dois pares anteriores os mais nítidos; ângulos umerais arredondados. Hemiélitros atingindo o a metade anterior do sétimo tergito nas fêmeas e terço basal do mesmo ao ápice do abdome nos machos. Pernas com fêmures entumescidos, superfície ventral com um a dois processos espiniformes, um dos quais mais longo que o outro, quando existentes os dois. Tíbias comprimidas lateralmente, com carena ventral; fossas esponjosas ausentes. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo curto, subtriangular; parâmeros moderadamente curvos na porção mediana, de largura mais ou menos uniforme. Falo: aparelho articular com braços curtos, um pouco mais longos do que largos; pedicelo longo; placa dorsal da faloteca ovóide; “struts” alongados, unidos no ápice; um par de processos da conjuntiva; processo mediano distal localizado próximo do ápice do endosoma, pouco esclerotizado.

Distribuição geográfica: **PANAMÁ, Sasardí** (Lent & Wygodzinsky, 1979); **COLÔMBIA, Carmen** (Sandoval et al., 2000), **Del Cesar**, Santander (Galvão et al., 2003, Sandoval et al., 2007), Dep. de Cesar, **Veja Del Oso e Alto de La Paz** (Sandoval et al., 2004) (Figura 66 e Tabela 6).



Figuras 64-65: *Belminus herrerii*, vista dorsal, 64, macho, 65, fêmea.

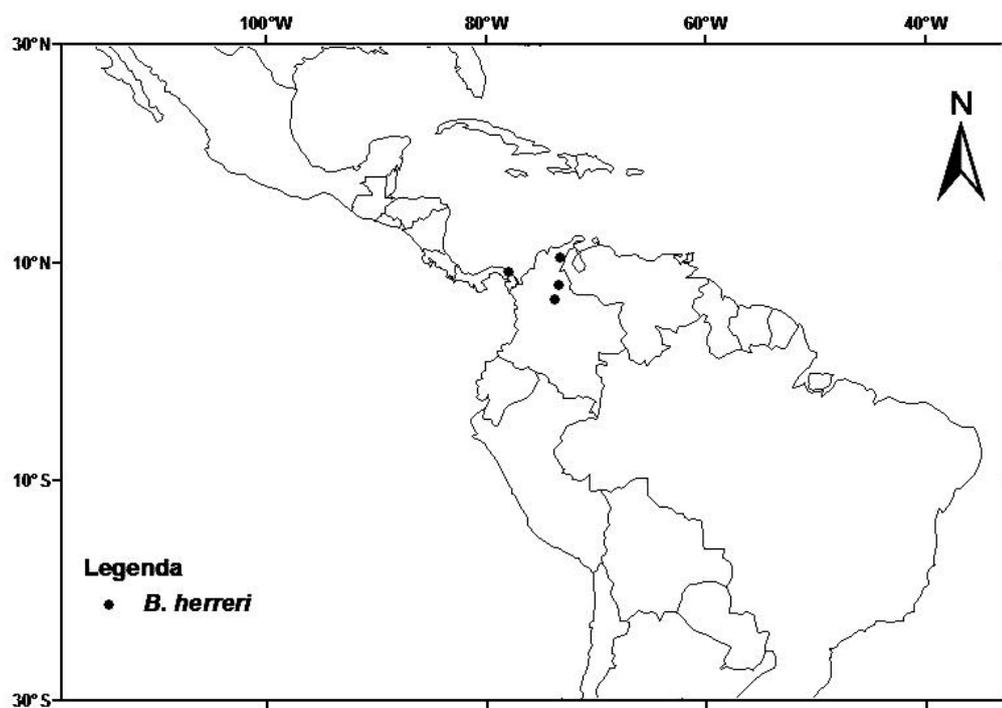


Figura 66: Distribuição geográfica de *Belminus herrerii*.

***Belminus ferroae* Sandoval, Pabón, Jurberg & Galvão, 2007**

Belminus ferroae Sandoval, Pabón, Jurberg & Galvão, 2007: 56-61 [descrição].

Diagnose: *B. ferroae* destaca-se pelo seu colorido, especialmente a membrana do hemiélitro, marrom clara, com veias e reticulado escurecidos no interior das células e o conexivo, com faixas amareladas na metade distal que formam discreta sinuosidade, com porção mediana mais estreita.

Caracteres morfológicos (Figura 67). Comprimento total: 11 (machos) - 12 (fêmeas) mm. Coloração geral marrom escurecida, com áreas alaranjadas ou amareladas, como segue: no pronoto: margem anterior, incluindo os ângulos ânterolaterais, seis pares de tubérculos disciais no lobo anterior, carenas submedianas e laterais, ângulos laterais e umerais; processo escutelar; terço distal da coxas e trocanteres; espinho ventral mais longo do fêmur, extremidade distal do fêmur e articulação femorotibial e tarsos. Escutelo com sulco longitudinal mediano dorsal em dois espécimes. Hemiélitros: cório marrom alaranjado, com duas áreas estreitas marrom escurecidas, a interna mais larga e curta e a externa alongada. Membrana marrom clara com veias escurecidas; no interior das células observa-se reticulado escurecido. Conexivo escuro, com faixas amareladas na metade distal, ocupando um pouco menos da metade de cada segmento, formando discreta sinuosidade, com porção mediana mais estreita; a coloração mais clara segue na porção contígua lateral dos esternitos correspondentes, exceto no terceiro segmento. Cabeça mais longa que o pronoto (1:0.8) e duas vezes e meia mais longa do que larga (1:0.4); porção antecular duas vezes tão longa quanto a pós-ocular (1:0.5). Proporção entre os segmentos do lábio: 1:0.8:0.3; entre os segmentos antenais: 1:3:2.2. Pronoto com ângulos ânterolaterais curtos, subtriangulares e salientes; disco do lobo anterior com seis pares de tubérculos bem nítidos; ângulos umerais salientes. Hemiélitros atingindo o terço distal do sétimo tergito nos machos e a metade anterior do mesmo nas fêmeas. Pernas com fêmures entumescidos, superfície ventral com processos espiniformes, um dos quais sempre mais longo que os demais, nos machos três processos e fêmeas com quatro a cinco nas pernas anteriores e médias e três na perna posterior. Tíbias cilíndricas, fossas esponjosas ausentes. Genitália masculina: processo mediano do pigóforo curto, triangular; parâmeros moderadamente curvos na porção mediana, de largura mais ou menos uniforme. Falo: aparelho articular com braços curtos,

aproximadamente tão longos quanto largos; pedicelo longo; placa dorsal da faloteca ovóide; “struts” alongados, separados no ápice; um par de processos da conjuntiva; processo mediano distal localizado próximo do ápice do endosoma, pouco esclerotizado.

Distribuição geográfica: **COLÔMBIA**, Norte de Santander, Toledo, **Santa Catalina** (Sandoval et al., 2007) e **San Alberto** (Sandoval et al., 2010) (Figura 68 e Tabela 6).



Figura 67: *Belminus ferroae*, fêmea parátipo, vista dorsal.

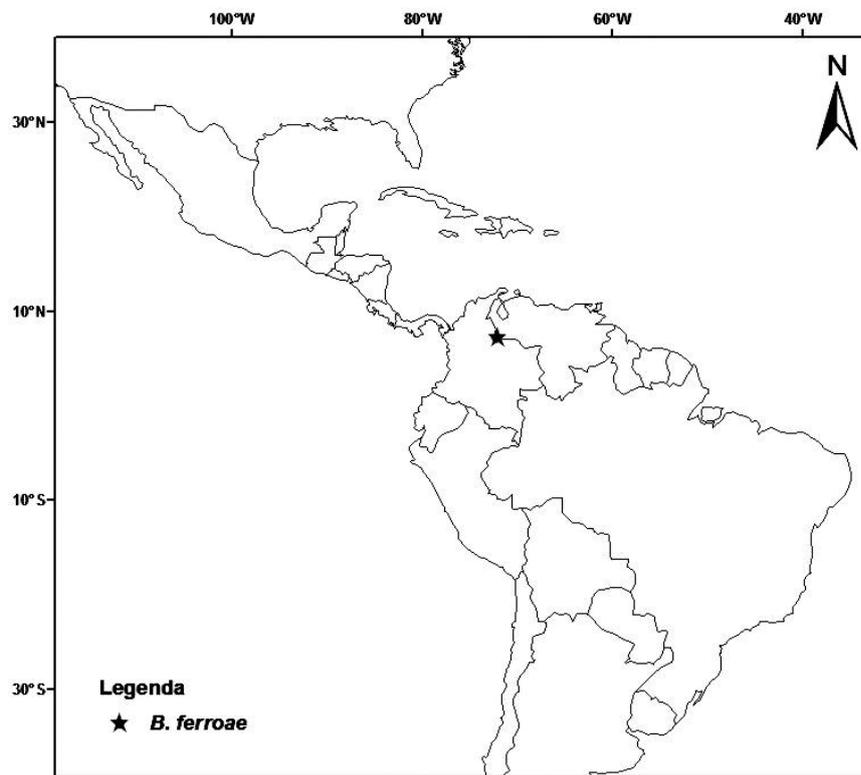


Figura 68: Distribuição geográfica de *Belminus ferroae*.

Belminus pittieri Osuna & Ayala, 1993

Belminus pittieri Osuna & Ayala, 1993: 147-149 [descrição]; Galvão et al., 2003: 5 [lista de espécies].

Diagnose: A extensa coloração amarelada no hemiélitro e o conexivo com manchas claras na porção distal de cada segmento separam *B. pittieri* das demais espécies de *Belminus*.

Caracteres morfológicos (Figuras 69 e 70). Comprimento total: 10.5 mm (fêmea). Coloração geral negra, com as seguintes áreas vermelho-amareladas: na cabeça, pósterolateral dorsal; um par de manchas em frente aos ocelos; face lateral das placas maxilares e ânteroventral dos tubérculos anteníferos; no tórax, um par de manchas no lobo anterior, ângulos ântero e pósterolaterais; ápice do escutelo alaranjado mais claro. Hemiélitro negro,

com as seguintes áreas branco amareladas: cório, exceto porção basal, área central e claval; margem basal da membrana, estendendo-se até a base das veias. Pernas negras com manchas de cor ocre nos ápices dos trocanteres, nas pernas médias e posteriores, na face dorsal do ápice dos fêmures e base das tíbias, em todas as pernas; tarsos marrom claros. Conexivo escuro, com manchas branco amareladas na porção distal de cada segmento, as quais ultrapassam as suturas do conexivo e se estendem na porção contígua dos tergitos e esternitos correspondentes; no segundo segmento, tal mancha ocupa todo a porção lateral do tergito, estendendo-se adiante do espiráculo até a linha média do segmento. Cabeça mais longa que o pronoto (1:0.8) e pouco mais de duas vezes e meia mais longa do que larga (1:0.37); porção anteocular mais longa que a pós-ocular, na proporção de 1:0.45. Proporção entre os segmentos do lábio: 1:0.76:0.4. Pronoto com ângulos ânterolaterais arredondados; disco do lobo anterior com sete pares de tubérculos, dos quais os dois pares anteriores são mais conspícuos; lobo posterior com um par de tubérculos laterais; ângulos umerais salientes. Processo do escutelo com sulco longitudinal mediano dorsal. Hemiélitros atingindo a margem posterior do sétimo tergito. Pernas: fêmures com dois a três denticulos ou processos espiniformes, um dos quais mais desenvolvido (Osuna & Ayala 1993). Obs.: macho desconhecido; só há relato da fêmea holótipo da espécie.

Distribuição geográfica: **VENEZUELA**, Aragua, **Rancho Grande** (Osuna & Ayala, 1993) (Figura 71 e Tabela 6).



Figuras 69-70: *Belminus pittieri*, holótipo fêmea, 69, vista dorsal, 70, vista látero-ventral direita (cortesia de Dr. Marco Gaiani, curador de MIZA).

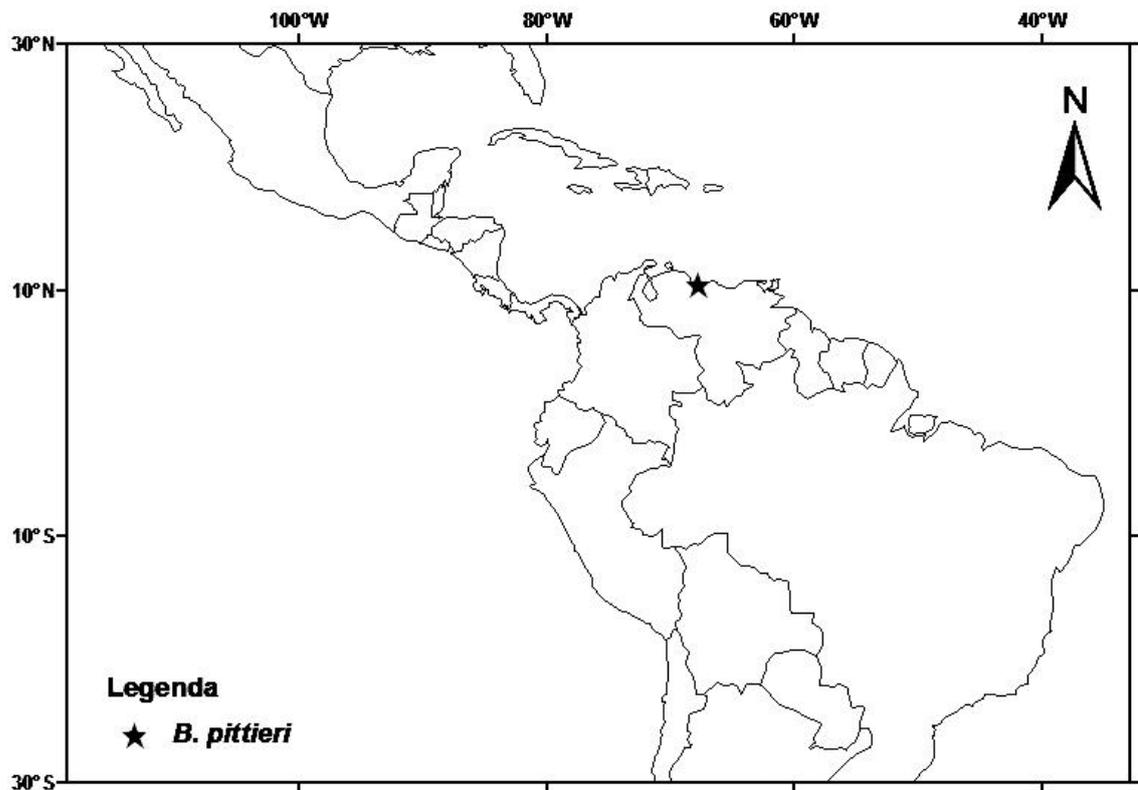


Figura 71: Distribuição geográfica de *Belminus pittieri*.

Tabela 6: Dados de distribuição geográfica das espécies de *Belminus*.

Espécie	País	Localidade	Referência
<i>B. corredori</i>	Colômbia	San Gil	Galvão & Ângulo (2006)
<i>B. costaricensis</i>	Costa Rica	Esparta	Herrer et al. (1954)
		Limón	"
	México	Veracruz (?*)	Lent & Wygodzinsky (1979)
<i>B. ferroae</i>	Colômbia	Santa Catalina	Sandoval et al. (2007)
		San Alberto	Sandoval et al. (2010)
<i>B. herreri</i>	Panamá	Sasardí	Lent & Wygodzinsky (1979)
	Colômbia	Carmen	Sandoval et al. (2000)
		Del Cesar	Sandoval et al. (2007)
		Veja Del Oso	Sandoval et al. (2004)
		Alto de La Paz	"
<i>B. laportei</i>	Brasil	Belém (Utinga)	Lent et al. (1995)
		Jarí	"
		Monte Dourado	"
<i>B. peruvianus</i>	Peru	Cajamarca	Galvão et al.(2003)
		Yamón	Herrer et al. (1954)
		Jaén	"
		Lonya Grande	"
<i>B. pittieri</i>	Venezuela	Rancho Grande	Osuna & Ayala (1993)
<i>B. rugulosus</i>	Colômbia	Antioquia	Galvão et al.(2003)
		Meta	"
	Venezuela	El Limón	Martinez & Carcavallo (1976)
		Distrito Federal	Galvão et al.(2003)

(?*) : dado duvidoso, segundo Lent & Wygodzinsky (1979).

5 DISCUSSÃO

5.1 Sobre os resultados da presente análise

Grupo externo

Ainda que não esteja entre os objetivos do presente estudo o esclarecimento das relações entre outros gêneros ou tribos de Triatominae, que não Bolboderini, é interessante tecer breves comentários sobre a topologia dos cladogramas e táxons externos ora obtidos, levando em consideração, inclusive, resultados de outros estudos cladísticos recentes.

Na presente análise, Bolboderini integra um clado, no qual o grupo irmão é composto pelo clado: (*Zelurus lepeletierianus* (*Linshcosteus karupus* (*Triatoma vitticeps* + *Panstrongylus megistus*))) (Figura 37), em que pese o fraco suporte do mesmo, representado por uma única homoplasia. As espécies de triatomíneos presentes neste último clado (*L. karupus*, *T. vitticeps* e *P. megistus*) são incluídas na mesma tribo (Triatomini) (Lent & Wygodzinsky, 1979; Schofield & Galvão, 2009), sem olvidar da proposta de Carcavallo et al. (2000), em que *Linshcosteus* integraria sozinho uma tribo separada (Linshcosteusini). Ambas alternativas apresentam-se corroboradas pelos resultados obtidos aqui. O referido clado, entretanto, teve como táxon basal *Zelurus lepeletierianus*, pertencente a Reduviinae. Tal fato não é destoante de trabalhos recentes em que espécies de *Zelurus* apareceram proximamente relacionadas a Triatominae. Patterson & Gaunt (2010) relataram que algumas espécies de Reduviinae, particularmente *Opisthacidius* spp. e *Zelurus* sp., formaram um grupo irmão com Triatominae. Já na análise de Hwang & Weirauch (2012), os representantes de Triatominae foram alocados dentro do “clado *Zelurus*” (Reduviinae), no qual cinco espécies de *Zelurus*, diferentes de *Z. lepeletierianus*, ocuparam grupo irmão em relação a cladogramas que incluíam representantes de Cavernicolini, Rhodniini, Triatomini e *Opisthacidius* (Reduviinae). Entre os cladogramas terminais da análise de Hwang & Weirauch (2012), Rhodniini (representado por *Rhodnius pictipes* e *R. neglectus*) e Cavernicolini (representado por *Cavernicola pilosa*) foram fortemente suportados como grupos irmãos. Duas das mesmas espécies, pertencentes a essas tribos, também ocuparam o mesmo clado terminal (*Cavernicola pilosa* + *Rhodnius pictipes*), na topologia do presente estudo, enfatizando a semelhança dos resultados encontrados.

Ressalte-se também que *C. pilosa* e *R. pictipes* encontraram-se em clado separado dos demais Triatominae, em meio a Reduviidae pertencentes a outras subfamílias (Figura 37), observação que vai ao encontro das diversas hipóteses de polifilia de Triatominae (e. g., Schofield, 1988; Schofield & Dujardin, 1999; Carcavallo et al., 1999b; 2000; Marcilla et al. 2001; Schaefer, 2003, 2005; Paula et al., 2005; Tartarotti et al., 2006).

Por outro lado, não se observou paralelo entre as evidências de Patterson & Gaunt (2010), os quais reportaram Bolboderini e Rhodniini como grupos irmãos, sugerindo a alocação de Bolboderini como um grupo interno à monofilia de Triatominae e/ou no nó mais remoto da subfamília. Contudo, considerando que esses autores, no caso de Bolboderini, basearam-se somente no sequenciamento de um único locus de uma única espécie dessa tribo, *Microtriatoma trinidadensis*, tal proposição pode não representar a melhor hipótese de relacionamento filogenético entre Bolboderini, Rhodniini e os demais triatomíneos. É possível que um sequenciamento mais extenso, incluindo mais loci e táxons de Bolboderini, ofereça suporte a outras hipóteses de relacionamento, incluindo as já previamente propostas na literatura, como citadas anteriormente.

Tribo Bolboderini

No presente estudo, os resultados vão ao encontro da hipótese de monofilia de Bolboderini, sendo o táxon suportado por duas sinapomorfias: placas maxilares alongando-se além do clípeo e distintamente separadas da cabeça, (6[1]) e (7[1]), respectivamente (Figura 7), e duas homoplasias: tubérculo antenal com projeção lateral (5[1]) (Figura 7) e fêmures anteriores com tegumento granuloso e/ou rugoso (15[1]).

Gênero *Microtriatoma*

Microtriatoma é considerado monofilético na presente análise, colocando-se como grupo irmão dos demais integrantes de Bolboderini (Figura 68), sustentado por quatro homoplasias: fêmures anteriores e médios sem espinhos (16[1] e 19[1]), tarsos anteriores com coloração geral diversa da perna correspondente (31[1]) e presença do processo basal, ímpar,

do endosoma (39[1]). Para Lent & Wygodzinsky (1979) a única sinapomorfia para *Microtriatoma* seria a presença de cerdas com aparência de escamas (“scalelike”) em oposição à presença de cerdas simples nas ninfas de quinto ínstar, este último sendo o estado plesiomórfico desse caráter, o qual, contudo, não foi verificado no presente estudo.

Gênero *Parabelminus*

Parabelminus pode ser seguramente considerado monofilético (Figura 37), tendo apresentado o suporte de duas sinapomorfias: - ausência do processo mediano do escutelo (11[1]) (Figura 11), - tíbias médias e posteriores engrossadas (28[1]) e uma homoplasia, a presença de processos pareados no endosoma (38[1]). Lent & Wygodzinsky (1979) apontaram como único estado apomórfico para *Parabelminus*, a ausência do processo [mediano] do escutelo, que constitui, sem dúvida, característica bem peculiar às espécies desse gênero.

Gênero *Bolbodera*

Representado por uma única espécie, *Bolbodera scabrosa*, que apareceu como grupo irmão de *Belminus* (Figura 68), apresentando três homoplasias: placa maxilar com extremidade pontuda (8[1]); pronoto com presença de um par de projeções aguçadas (espiniformes) (10[1]) e fêmures anteriores finos (14[1]).

Lent & Wygodzinsky (1979) consideraram *Bolbodera* como “gênero mais plesiomórfico” e grupo irmão dos demais gêneros de Bolboderini, o que não foi corroborado na presente análise. Outrossim, esses autores apontaram duas sinapomorfias para *Bolbodera*: 1 - a presença de um único tricobótrio no segundo segmento antenal dos adultos (caráter interpretado como reversão por eles), em contraposição à presença de diversos tricobótrios, que seria o estado plesiomórfico em outros gêneros. Tal caráter não foi verificado na presente análise pelas dificuldades práticas mencionadas mais adiante; 2 - coloração geral preta com largas áreas vermelhas, em contraposição à coloração gerescurecida, com padrões reduzidos de vermelho ou amarelo em outros gêneros. Na presente análise, entretanto, os padrões de

coloração foram considerados de forma menos generalizada e individualizada por regiões ou partes anatômicas, buscando melhor consideração dos caracteres cromáticos.

Bargues et al. (2010), por seu turno, argumentaram que a proposta de Lent & Wygodzinsky (1979), considerando *Bolboderia* como o táxon mais “primitivo”, era difícil de reconciliar com a sua procedência exclusiva de Cuba.

Gênero *Belminus*

Na presente hipótese filogenética *Belminus* é monofilético (Figura 68), sendo suportado por três sinapomorfias: presença de processos laterais no escutelo, além do processo mediano (13[1]) (Figura 13), tíbias médias/posteriores com carena ventral (26[1]) e conexivo com crista longitudinal dorsal (34[1]) (Figura 14). Dentre essas, é digno de nota que os processos laterais no escutelo e a crista dorsal no conexivo, presentes em todas as espécies deste gênero, não são registrados em nenhum outro Triatominae, o que fortalece ainda mais a hipótese de monofilia do gênero. Estes dois caracteres também foram considerados como dois dos quatro estados apomórficos de *Belminus* por Lent & Wygodzinsky (1979). Estes autores consideraram outras duas [sin]apomorfias de *Belminus*: o segmento II (primeiro visível) do lábio tão ou mais longo que o seguinte (III), o que apareceu como homoplasia (2[1]) do gênero, na presente análise, e o “Hamus” abreviado, não se estendendo à base da asa posterior, caráter que não foi aferido na presente análise, como melhor explicado a seguir.

É de se ressaltar a outra homoplasia de *Belminus* ora constatada, qual seja, a presença de processo ímpar distal do endosoma [“vesica”] (40[1]) (Figuras 23, 25 a 26), pois embora este último seja encontrado em outros Triatominae, está ausente nos demais representantes de Bolboderini (Lent & Jurberg 1984; Jurberg et al., 1998).

As espécies de *Belminus* distribuíram-se em dois conjuntos de clados (Figura 37): 1 - *Belminus rugulosus*+: (*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis*, *Belminus peruvianus*)) e 2 - *Belminus corredori*+: (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae*, *Belminus pittieri*))))).

Contudo, em todos os casos, os clados foram suportados por poucas homoplasias, ensejando a melhor elucidação do relacionamento entre essas espécies, pelo que deixamos de tecer hipóteses sobre o mesmo.

Sandoval et al. (2013), por terem observado em *B. ferroae* uma maior afinidade biológica às baratas como fonte alimentar, teceram três hipóteses, sob o ponto de vista evolutivo, para o comportamento predatório das espécies de *Belminus*. Considerando a topologia de *Belminus* ora obtida (Figura 37), duas das hipóteses de Sandoval et al. (2013) afiguram-se como as mais condizentes para tanto: - de que [não sendo *Belminus* um grupo basal] o comportamento predatório pode ter persistido como plasticidade ancestral relacionada ao hospedeiro (artrópode/vertebrado). Essa plasticidade, particularmente relevante aos triatomíneos, pode ter evoluído em direção ao comportamento predatório; - que Triatominae é um grupamento polifilético, incluindo diferentes tribos e espécies derivadas de linhagens diversas dentre representantes predadores de Reduviidae (Schofield, 1988). Esta última está de acordo também com a topologia obtida entre os representantes de Triatominae e Reduvidae incluídos neste estudo, como comentado anteriormente. Sandoval et al. (2013) argumentaram ainda que a primeira hipótese implicaria em que a hematofagia evoluiu em uma única vez em Triatominae, ao encontro das hipóteses de origem monofilética (Lent & Wygodzinsky, 1979; Hypša et al., 2002; Weirauch & Munro, 2009; Patterson & Gaunt, 2010) e parafilética (Hwang & Weirauch, 2012) da subfamília. Já a segunda hipótese, conforme discutido por Schofield & Galvão (2009), sugere que a hematofagia apareceu em várias ocasiões. Mas, como ponderado por Sandoval et al. (2013), o teste de tais hipóteses depende de uma análise filogenética de Triatominae.

Sobre a taxonomia atual de Bolboderini

Os resultados obtidos na presente análise são concordantes com a manutenção dos gêneros atuais, como anteriormente propostos (Stål, 1859; Bruner & Fracker, 1926; Lent, 1943; Prosen & Martínez, 1952; Lent & Wygodzinsky, 1979), sem que haja evidências para sugerir mudanças no arranjo taxonômico atual, tendo sido os mesmos suportados por apomorfias e os maiores valores de suporte nos índices de Bremer e “bootstrap” (Figuras 38 e 39). Também se confirmou Bolboderini como táxon monofilético.

De outra feita, um melhor conhecimento do relacionamento das tribos e demais grupos de Triatominae entre si, que não é objeto da presente análise, só será possível com um estudo muito mais abrangente.

Considerações sobre o estudo prévio de Lent & Wygodzinsky (1979)

No estudo de Lent & Wygodzinsky (1979), embora se afirme que Triatominae é considerado monofilético, esses autores não informaram a estratégia para a análise de dados e, no caso de Bolboderini, apresentaram um cladograma para os gêneros da tribo.

Bolboder foi considerado o gênero basal, com os demais gêneros formando o seu grupo irmão (Lent & Wygodzinsky, 1979). No mesmo cladograma, *Belminus*, por seu turno, aparece como grupo irmão de *Microtriatoma* + *Parabelminus*. Lent & Wygodzinsky (1979) atribuíram os estados plesiomórfico e apomórfico dos caracteres que utilizaram na análise, considerando condições não especializadas encontradas em outros triatomíneos ou reduvídeos.

Os caracteres considerados de forma semelhante/equivalente por Lent & Wygodzinsky (1979) (L & W) e neste estudo (*), foram os seguintes:

- Lábio: segmento II < III (plesiomórfico), II ≥ III (apomórfico para *Belminus*) (L & W); no último estado, apareceu como homoplasia para *Belminus* spp. (2[1]) (*).

- Placa maxilar (=genas): pontudas (plesiomórfico para *Bolboder* *scabrosa*) / em forma de placa (ápice arredondado) (apomórfico para os demais gêneros) (L & W); no primeiro estado (pontudas) figurou como homoplasia de *B. scabrosa* (8[1]) (*).

- Processo mediano do escutelo: presença (plesiomórfico para *Microtriatoma*) / ausência (apomórfico para *Parabelminus*) (L & W); a ausência, sinapomorfia de *Parabelminus* (11[1]) (*).

- Processos laterais do escutelo: presença (apomórfico para *Belminus*) / ausência (plesiomórfico) (L & W); no primeiro estado (presença) figurou como sinapomorfia para *Belminus* (13[1]) (*).

- Segmentos tarsais: trímeros (plesiomórfico para *Belminus*) / dímeros (apomórfico para *Microtriatoma* e *Parabelminus*) (L & W); não constou nos resultados obtidos (*).

- Fossa esponjosa (nos três pares de pernas): ausente (plesiomórfico para *Belminus*) / presente nos três pares de pernas (apomórfico para *Microtriatoma* e *Parabelminus*) (L & W); a ausência de fossa esponjosa nas tíbias anteriores e médias apareceu como homoplasia do clado *Bolboder* *scabrosa* + *Belminus* spp. (22[1]) e (25[0]) (esta última no estado plesiomórfico) (*).

- Crista longitudinal dorsal no conexivo: ausente (plesiomórfico para *Microtriatoma* e *Parabelminus*) / presente (apomórfico para *Belminus*) (L & W); neste último estado apareceu como sinapomorfia de *Belminus* (34[1]) (*).

- “Struts” separados e subparalelos (plesiomórfico para *Belminus*) / separados na base, fundidos no ápice e formando um processo longo, em forma de língua (apomórfico para *Microtriatoma* e *Parabelminus*) (L & W); homoplasia do clado *Bolboderina* + *Belminus* spp. como “struts” pareados (37[2]) (*).

Em que pese as diferenças metodológicas em ambos os estudos, entre os caracteres considerados em comum, notou-se bastante semelhança entre a valoração dos mesmos para distinção dos diferentes táxons de Bolboderini.

Os caracteres considerados por Lent & Wygodzinsky (1979) e modificados na presente análise, tanto mais para permitir melhor comparação com as espécies do grupo externo, foram os seguintes: - espinho apical (processo) do escutelo, se longo e cilíndrico ou curto, comprimido dorsoventralmente ou ausente, foi aferido somente no tocante à presença/ausência do mesmo (11[0,1]), conforme referido acima; outros mereceram aferição em separado, da seguinte forma: - Padrão de colorido geral: consideraram-se as variações/padrões de coloração para diversas regiões/partes, resultando na aferição de oito diferentes caracteres, respectivamente nas seguintes regiões: pronoto (9); escutelo (12); fêmures (17, 18, 21); tíbias posteriores (29); tarsos anteriores (31); cório do hemiélitro (33). - Tíbias comprimidas lateralmente ou cilíndricas, caráter considerado como finas/engrossadas para o par médio e posterior (28). - Segmentos tarsais dímeros ou trímeros, considerado separadamente para os tarsos anteriores (30) e médios/posteriores (32). - Presença ou não de fossas esponjosas [ausência/presente nos três pares de pernas], considerado separadamente para as tíbias anteriores (22) e medianas (25). Nos dois últimos casos, seguiu-se a avaliação dos caracteres separadamente para os pares de pernas mencionados, em semelhança ao levado a efeito na análise cladística de Reduviidae por Weirauch (2008), que os considerou separadamente para as pernas anteriores e médias em ambos os casos. - “Struts”, separados/subparalelos ou separados na base/fundidos no ápice/formando um processo longo, em forma de língua (Lent & Wygodzinsky (1979), considerado aqui como: ausentes, em braço único ou pareados (37[0,1,2])). Nesse particular, levaram-se em conta os estudos posteriores sobre a genitália masculina das espécies de Bolboderini (Lent & Jurberg, 1984; Lent et al., 1995; Jurberg et al., 1998; Sandoval et al., 2007; Gil-Santana & Galvão 2013), nos

quais demonstrou-se em detalhes a morfologia dos “struts”, permitindo que os estados desse caráter pudesse ser melhor estabelecidos.

Os seguintes caracteres considerados por Lent & Wygodzinsky (1979) não foram revistos na presente análise, seja pela dificuldade de aferição dos mesmos na maior parte dos táxons, seja pela incerteza da objetividade de sua observação em muitos casos, como segue. – Forma das cerdas nas ninfas de quinto ínstar: para a maior parte das espécies de Bolboderini não são conhecidas as ninfas, sendo os estudos e/ou descrições sistemáticas em Bolboderini restritos a adultos, com exceção do estudo minucioso e recente das ninfas de *Belminus herreri* por Rocha et al. (2005). Da mesma forma, a escassez ou inexistência de ninfas de Bolboderini disponíveis para exame, impediram a inclusão de tal caráter na análise. Nesse sentido, inclusive, é de se notar que a consideração de tal caráter por Lent & Wygodzinsky (1979) limitou-se à valoração da separação entre *Parabelminus* e *Microtriatoma*, sem que se possa saber a possível atribuição do estado desse caráter em outros táxons. – Desenvolvimento/tamanho dos ocelos e orientação dorsal ou lateral dos mesmos: caráter cuja gradação entre as espécies/espécimes e/ou subjetividade do estabelecimento dos limites para a determinação de dado estado também foram de encontro à sua inclusão; o mesmo pode ser dito sobre: - gradação da forma e o trajeto da nervura Cubital no hemiélitro; - da célula formada por esta nervura e a sutura claval; - a forma da veia secundária e a extensão do trajeto da *hamus*, ambas na asa posterior, destacando-se que nestes dois últimos casos considerou-se também o óbice prático de se examinar a asa posterior frágil e oculta, principalmente nos casos de algumas espécies representadas somente por espécimes-tipos. – Número de tricobótrios do segundo segmento antenal (um *versus* diversos): a inclusão desse caráter revelou-se impraticável, considerando o limitado número de espécimes de Bolboderini de várias espécies disponíveis para exame, seja pela constatação da ausência desse segmento antenal em alguns deles (por quebra/perda prévia), seja pela necessidade da aplicação de métodos que incluiriam a retirada de antenas e processamento físico-químico, para fins de microscopia ótica ou eletrônica (Weirauch, 2003; Friedrich et al., 2014), inclusive em espécimes-tipo. Da mesma forma, a ausência desse dado nas descrições prévias dos táxons de Bolboderini não permitiria o preenchimento da maior parte das lacunas ocasionadas pelos óbices mencionados, pelo que o mesmo não pode ser incluído na presente análise. Releva ressaltar que as análises filogenéticas como levadas a efeito na atualidade pressupõem, em princípio, o exame do estado de todos os caracteres em todos os táxons, ainda que em alguns

casos isso não seja possível – p. ex., no presente estudo uma espécie (*Belminus pittieri*) só é conhecida pela fêmea holótipo, fato que impediu a aferição das características da genitália masculina da espécie. Ressalte-se que Lent & Wygodzinsky (1979) não deixaram claro se todos os estados de caracteres foram averiguados em todos os táxons. Como visto, na presente análise, a impossibilidade de aferir caracteres considerados anteriormente por esses autores em muitas taxa – como o caso de caracteres das ninfas – tornou impraticável a sua inclusão. Teve-se em vista a necessidade de aferição de cada caráter considerado no maior número de táxons possível, sob pena de, ao não fazê-lo, tornar o mesmo sem valor para análise.

5.2 Biogeografia

Os triatomíneos são primariamente encontrados nas Américas, aproximadamente entre os paralelos 46° N e 46° S, com registro de algumas espécies de *Triatoma* no Velho Mundo e *Linshcosteus* spp. na Índia (Galvão et al., 2003; Schofield & Galvão, 2009). O centro de diversidade da subfamília é nas áreas tropical e subtropical da América do Sul tropical e subtropical (Lent & Wygodzinsky, 1979), ao passo que a riqueza de espécies aumenta em direção à linha do Equador, com pico na faixa latitudinal entre 05°- 10° S (Rodríguez & Gorla, 2004).

A recente idéia da evolução polifilética de Triatominae implica na possibilidade de vários centros de radiação das espécies, no sentido que grupos monofiléticos dentro da subfamília não precisariam ter se desenvolvido ao mesmo tempo. Dado que a maior parte das espécies é encontrada somente nas Américas, pode-se inferir origem no Novo Mundo para a maior parte das mesmas (Schofield & Galvão, 2009).

Em que pese dificuldades e conflitos inerentes aos métodos aplicados em análises biogeográficas (Amorim, 2012), no presente estudo em particular, há de se ressaltar que a maior parte das espécies de Bolboderini foi registrada em poucas ou mesmo em uma única localidade (Lent & Wygodzinsky, 1979; Schofield & Galvão, 2009) (Tabelas 3 a 6). Este último fato constitui-se em óbice importante ao desenvolvimento de uma hipótese biogeográfica melhor fundamentada sobre os membros da tribo, tanto mais pela consequente limitação de amostragem.

Por outro lado, *Microtriatoma trinidadensis*, em contraste com as demais espécies de Bolboderini, apresenta um maior número de registros de ocorrência e uma distribuição geográfica bem mais ampla, incluindo vários países (Tabela 3).

Enquanto a maior parte de Triatominae, como visto, é encontrada nas Américas, aproximadamente entre os paralelos 46° N e 46° S (Schofield & Galvão, 2009) e a maior riqueza de espécies na faixa latitudinal entre 05°- 10° S (Rodríguez & Gorla, 2004), os registros de Bolboderini, entretanto, limitam-se à América Central e Sul, alcançando os paralelos 23° N (*Bolboderia scabrosa*) e 25° S (*Microtriatoma borbai*), com a maior riqueza de espécies (nove) entre 10°N - 10° S (Figura 72).



Figura 72: Distribuição geográfica das espécies da tribo Bolboderini. O registro de *B. costaricensis* para o México, tido como duvidoso por Lent & Wygodzinsky (1979), foi assinalado com “?”.

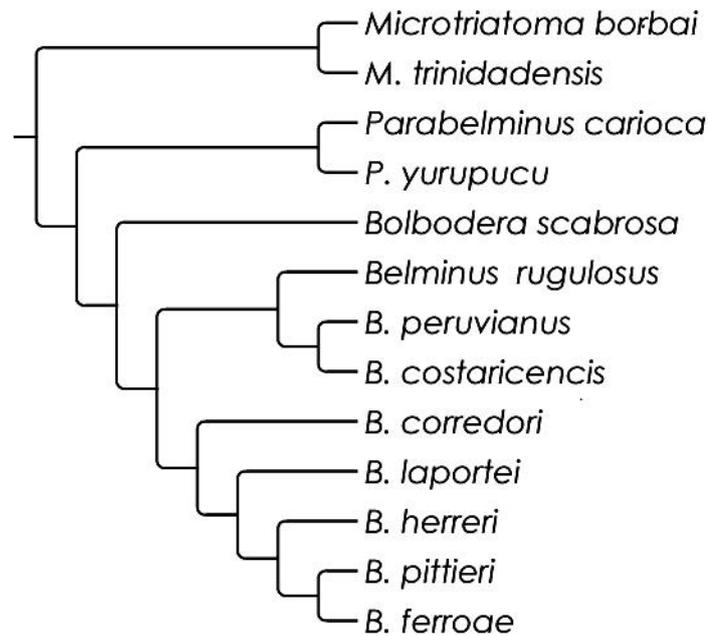


Figura 73: Cladograma dos táxons de Bolboderini obtidos na presente análise.

Clado *Belminus corredori*+: (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae*, *Belminus pittieri*))))

Os representantes do clado *Belminus corredori*+ (cf. Morrone, 2001, 2004, 2006) foram encontrados em locais próximos entre si, ao Sul da sub-região **Caribenha**, com uma espécie presente no Norte da sub-região **Amazônica** (*B. laportei*).

Com base em Amorim & Silva (2002) e Amorim (2009), espécies deste clado foram registradas principalmente na **Amazônia norte** (N Am) e na porção contígua da **América Central** (*B. herreri*), ambas do componente **Neotropical noroeste** (NW Neotropical).

Em conformidade com Morrone (2013), o clado *Belminus corredori*+ distribui-se nos domínios Norte Amazônico e Noroeste da América do Sul da sub-região **Amazônica** (Figuras 74 e 75).

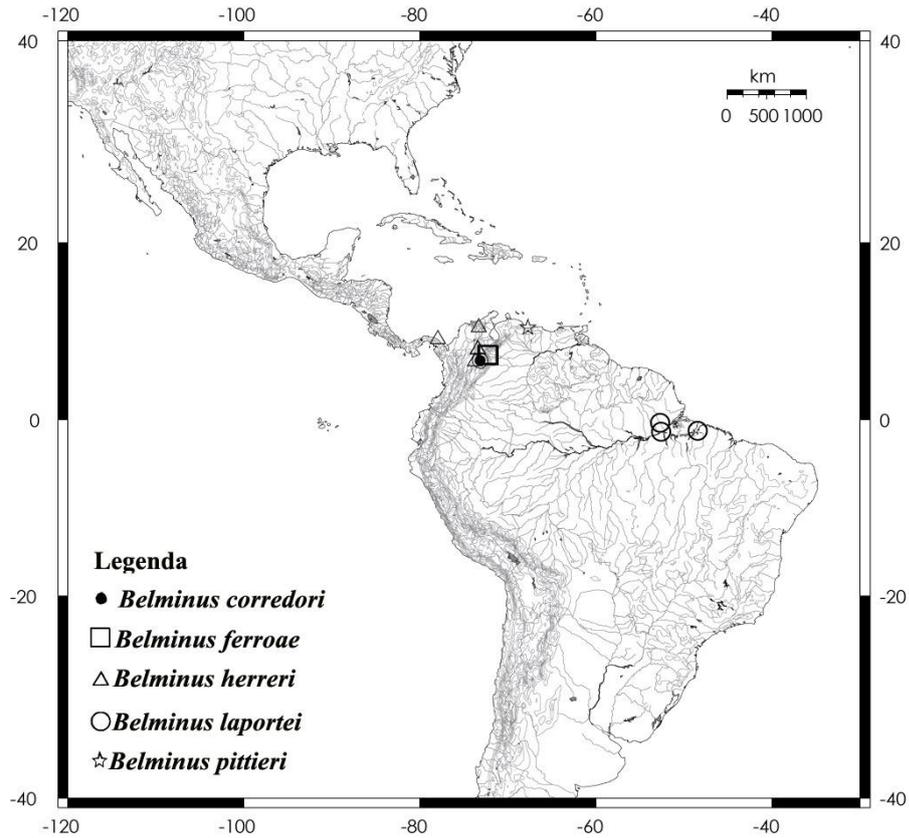


Figura 74: Distribuição geográfica das espécies pertencentes ao clado *Belminus corredori+*: (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae*, *Belminus pittieri*))))).

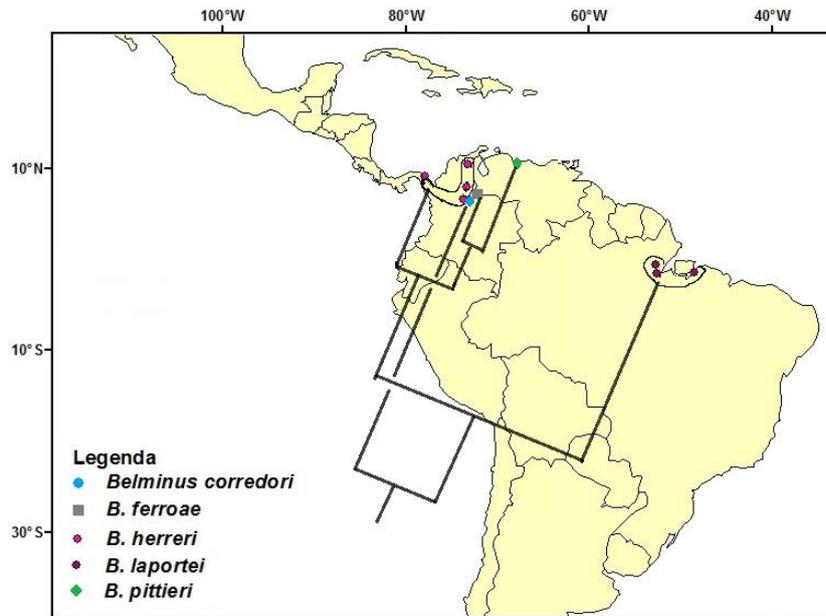


Figura 75: Distribuição geográfica e topologia do clado *Belminus corredori+*: (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae*, *Belminus pittieri*))))).

Clado *Belminus rugulosus*+: (*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis*, *Belminus peruvianus*))

Considerando que o registro de *B. costaricensis* para o México foi tido como duvidoso por Lent & Wygodzinsky (1979), o mesmo não foi considerado em sua biogeografia.

Sendo assim, conforme as propostas de Morrone (2001, 2004, 2006), o clado *Belminus rugulosus*+ distribui-se na porção Sul da sub-região **Caribenha** e próximo à Zona de Transição, no oeste da sub-região **Amazônica** (*B. peruvianus*).

Segundo-se Amorim & Silva (2002) e Amorim (2009), o clado *Belminus rugulosus*+ tem representantes nas três divisões terminais do componente **Neotropical noroeste** (NW Neotropical).

Segundo a regionalização de Morrone (2013), *Belminus rugulosus*+ distribui-se na sub-região **Amazônica**, em dois domínios: Sudoeste Amazônico e Noroeste da América do Sul (Figuras 76 e 77).



Figura 76: Distribuição geográfica das espécies pertencentes ao clado *Belminus rugulosus*+: (*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis*, *Belminus peruvianus*)).

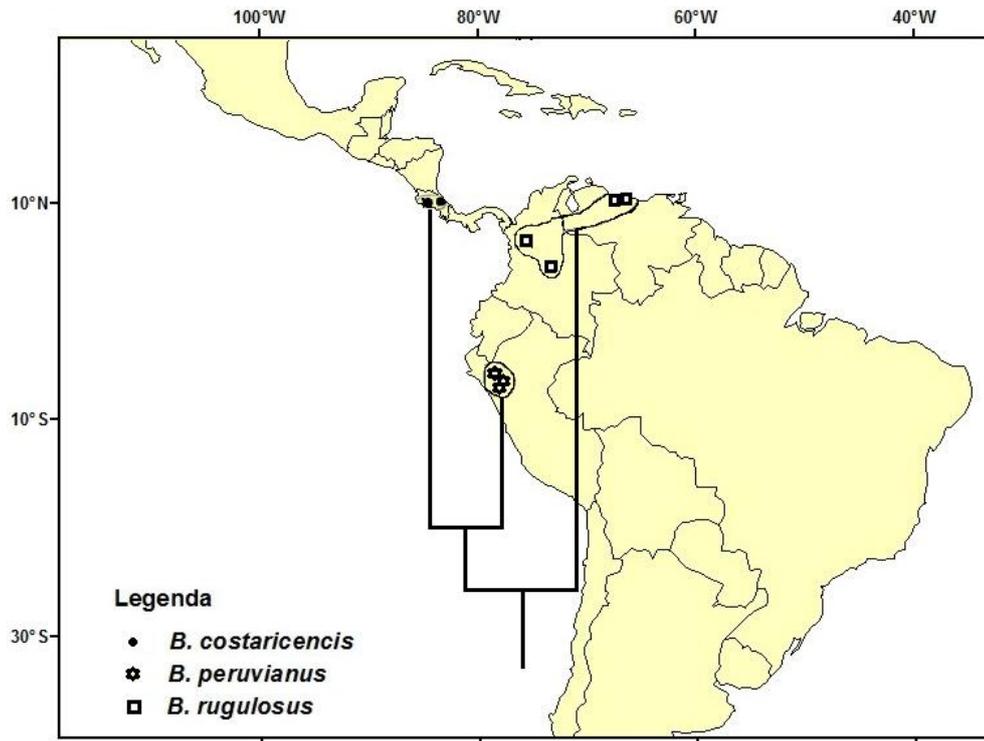


Figura 77: Distribuição geográfica e topologia do clado *Belminus rugulosus+*: (*Belminus rugulosus*, *Belminus costaricensis*, *Belminus peruvianus*).

Belminus

Nota-se que a maior parte das espécies de *Belminus*, quando tomadas em conjunto, ocorre em localidades próximas, incluindo áreas de distribuição superpostas e/ou contíguas, ao Sul da Região **Caribenha** (segundo Morrone, 2001, 2004, 2006); no componente **noroeste Neotropical** (NW Neotropical) (cf. Amorim & Silva, 2002 e Amorim, 2009); em um dos quatro domínios da sub-região **Amazônica**, propostos por Morrone (2013) (Noroeste da América do Sul) (Figuras 72, 74 a 78).



Figura 78: Distribuição geográfica das espécies de *Belminus*.

Bolboder *scabrosa*

Bolboder *scabrosa* restringe-se a Cuba, com registros em vários pontos distantes dessa ilha (Figuras 51, 72 e 79), sendo a mesma incluída na sub-região **Caribenha** de Morrone (2001, 2004, 2006), no componente **Caribe** de Amorim & Silva (2002) e Amorim (2009) e na sub-região das **Antilhas** segundo Morrone (2013). Nestes últimos dois casos, tais divisões representariam o primeiro evento de vicariância da região Neotropical, separando-se de todo o restante continental (Amorim, 2012; Morrone, 2013).

Esse primeiro evento de vicariância parece vir ao encontro da hipótese de Lent & Wygodzinsky (1979), pela qual, *Bolboder* *scabrosa* aparece como grupo irmão dos demais Bolboderini. Nesse particular, esses autores salientaram o isolamento geográfico de *Bolboder*, considerando-o como vicariante, o que aparentemente contribuiu para afirmar que o mesmo seria o “gênero mais plesiomórfico” e antigo da tribo.



Figura 79: Distribuição geográfica de *Bolboderia scabrosa*.

Na presente análise, contudo, *B. scabrosa* apresentou-se entre os clados terminais de Bolboderini, como grupo irmão de *Belminus*, em topologia diversa àquela proposta por Lent & Wygodzinsky (1979). De outra feita, análises biogeográficas com outros grupos de insetos têm sugerido uma história complexa de afinidades filogenéticas da fauna das Antilhas, particularmente Cuba (Liebherr, 1988), e é possível que o caráter insular de Cuba tenha exercido o mesmo ou em alguns casos menos impacto de isolamento que outros tipos de barreira existentes dentro do próprio continente, ou que espécies possam ter alcançado a ilha por dispersão após a separação insular. Em Reduviidae, por exemplo, *Ectrichodiella* Fracker & Bruner, antes conhecido somente por uma espécie cubana (*E. minima* (Valdés)), tem sido considerado muito diverso de outros gêneros da mesma subfamília (Ectrichodiinae) do Novo Mundo e possivelmente mais próximo de Ectrichodiinae do Velho Mundo (Dougherty, 1995). Recentemente, porém, outra espécie do mesmo gênero e próxima de *E. minima*, *E. rafaelli*

(Gil-Santana & Coletto-Silva), proveniente do estado do Amazonas (Reserva Ducke, Manaus), Brasil, foi descrita, levantando a necessidade do aprofundamento do estudo do grupo para melhor esclarecimento sobre a sua história evolutiva / biogeográfica (Gil-Santana et al., 2013).

Por outro lado, reitera-se que Barges et al. (2010) consideraram difícil reconciliar o cladograma proposto por Lent & Wygodzinsky (1979), incluindo o posicionamento de *Bolboder* como o gênero mais “primitivo” da tribo, com o fato do mesmo só ser conhecido de Cuba.

Sendo assim, a ocorrência de *Bolboder scabrosa* isoladamente em Cuba, considerada *per se*, pode não refletir a hipótese de relacionamento filogenético entre esse táxon e os demais de Bolboderini, como o obtido no presente estudo.

Parabelminus

Considerando-se que *P. carioca* só foi encontrado em um bairro da cidade do Rio de Janeiro (Santa Tereza), em 1943, enquanto *P. yurupucu* teve registros para o estado da Bahia, em quatro localidades próximas, *Parabelminus* está restrito à Mata Atlântica.

Portanto, seguindo-se Morrone (2001, 2004, 2006), este grupo limita-se à sub-região **Paranaense**, na província biogeográfica da Floresta Atlântica brasileira; à **Floresta Atlântica**, no componente do **sudeste Neotropical** de Amorim & Silva (2002) e Amorim (2009) e ao domínio Paranaense da sub-região **Chaquenha** de Morrone (2013) (Figuras 80 e 81).

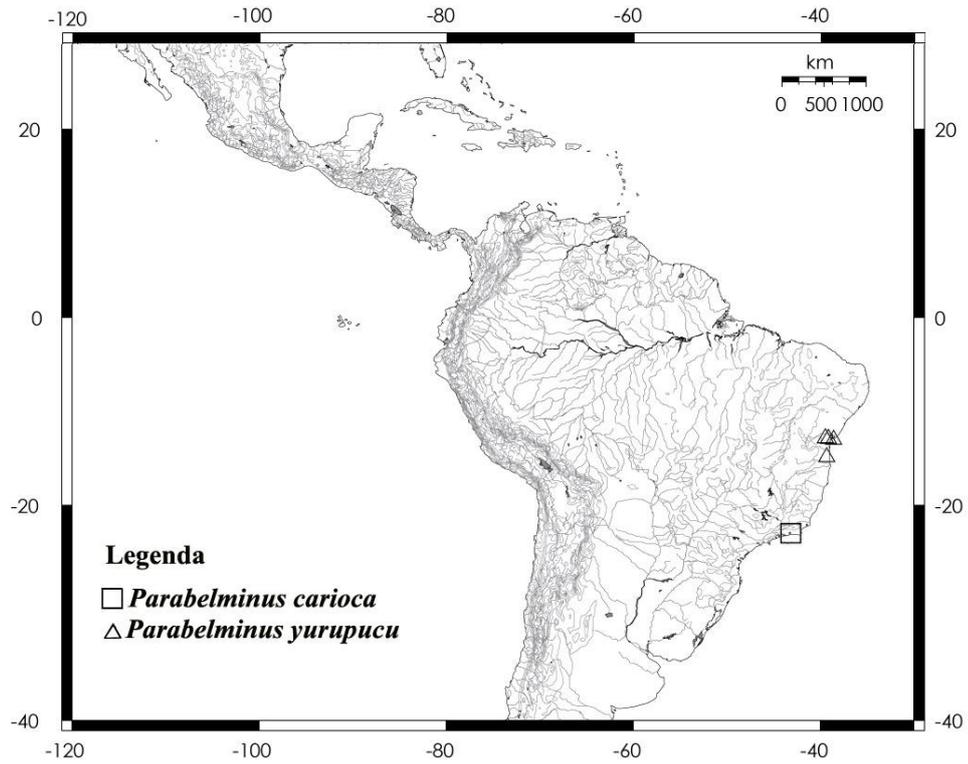


Figura 80: Distribuição geográfica das espécies de *Parabelminus*.

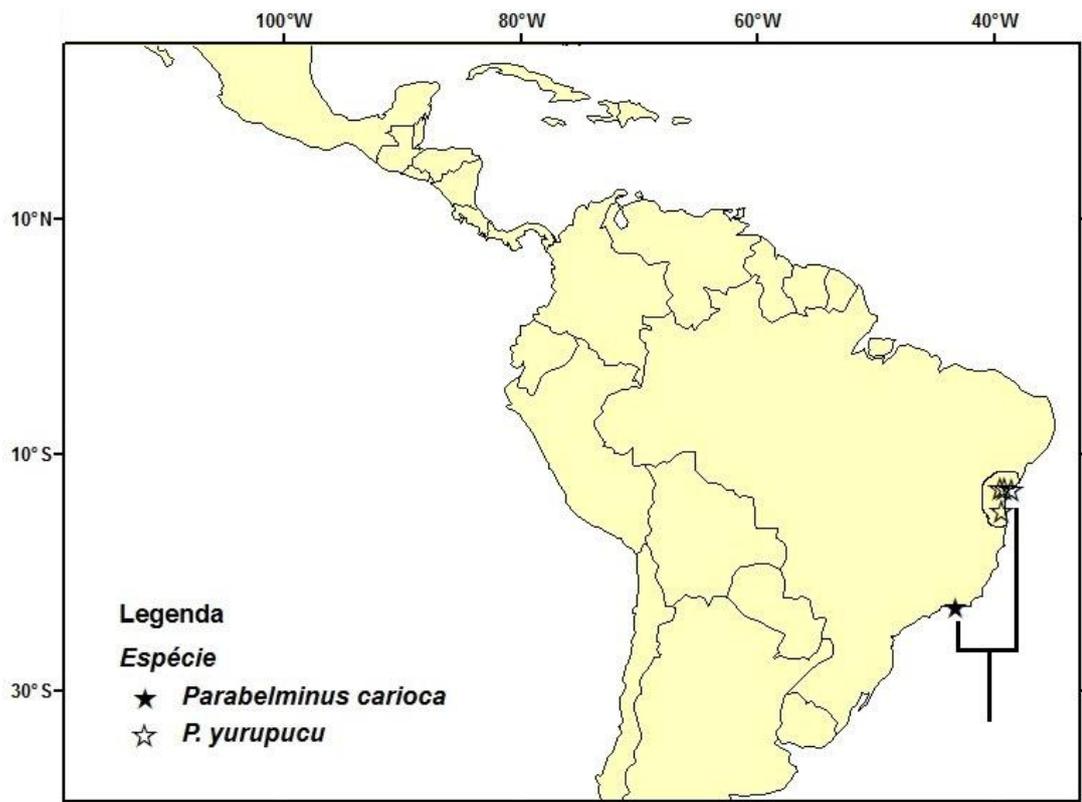


Figura 81: Distribuição geográfica e topologia do clado de *Parabelminus* spp.

Microtriatoma

Para *Microtriatoma*, o maior número de registros e extensão da área de distribuição é ocupada por *M. trinidadensis* (Figuras 72, 82 e 83). No presente estudo, como visto, *Microtriatoma* spp. apresentou-se como o clado basal de Bolboderini e grupo irmão dos demais integrantes da tribo.

Seguindo-se Morrone (2001, 2004, 2006), o mesmo tem registros para as sub-regiões **Paranaense** (somente *M. borbai*, na província da Floresta Atlântica brasileira e Floresta de *Araucaria angustifolia*), **Chaquena** (ambas as espécies, na província do Cerrado), norte da subregião **Amazônica** e Sul da sub-região **Caribenha** (somente *M. trinidadensis*).

Segundo a hipótese de Amorim & Silva (2002) e Amorim (2009), o clado está representado em toda parte **Continental** Neotropical, tendo em vista que, enquanto na **Floresta Atlântica**, no componente do **sudeste Neotropical**, foi encontrado *M. borbai*, em todas as demais divisões terminais desses autores registraram-se *M. trinidadensis*.

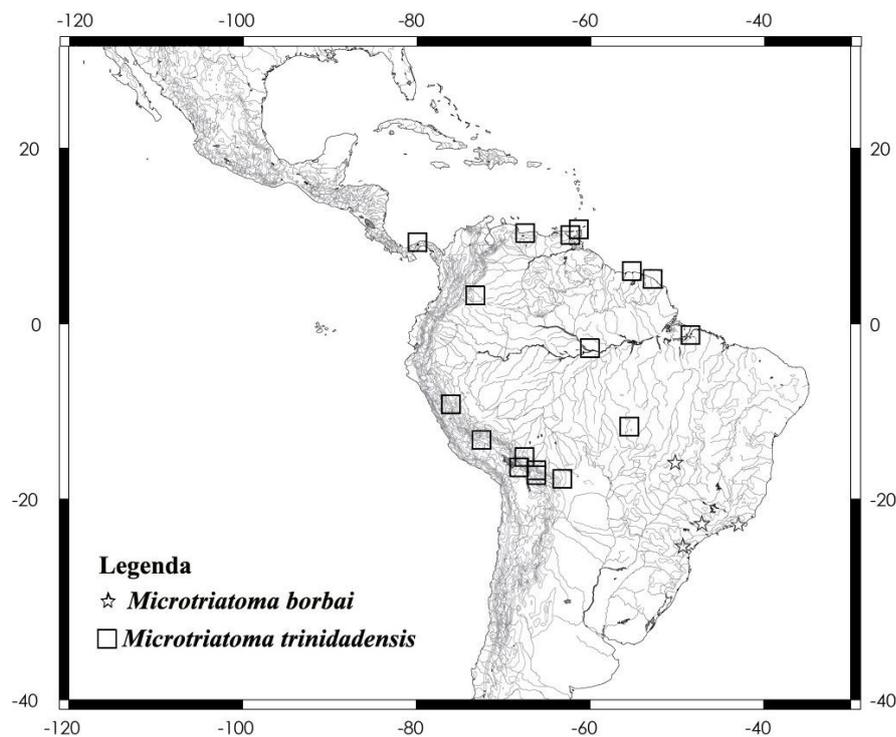


Figura 82: Distribuição geográfica das espécies de *Microtriatoma*.

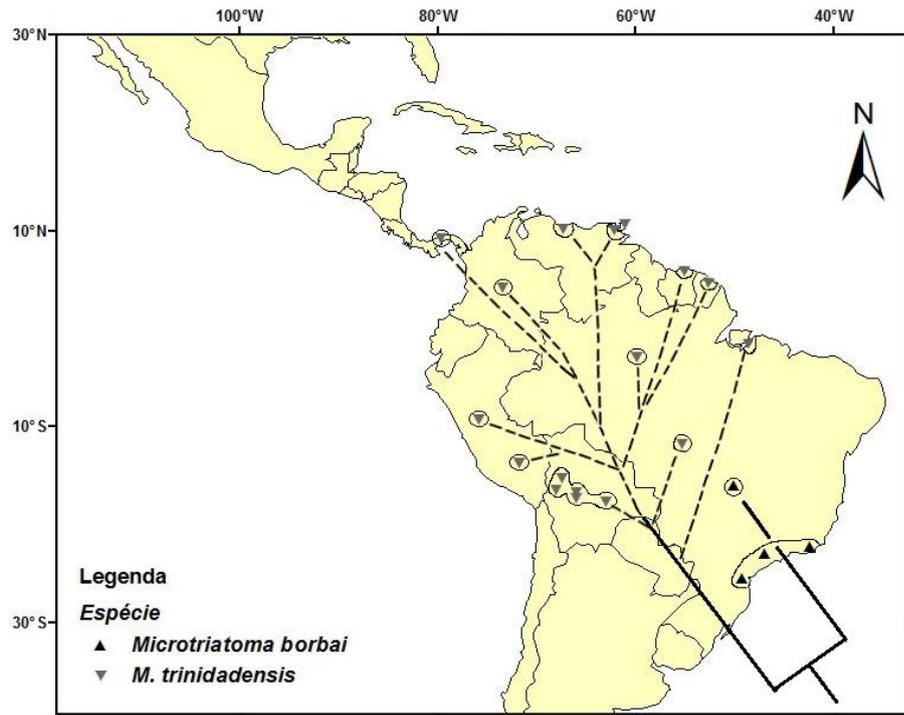


Figura 83: Distribuição geográfica e topologia do clado de *Microtriatoma* spp.

Finalmente, conforme Morrone (2013), esse clado encontra-se na sub-região **Amazônica**, nos domínios Norte Amazônico, Sudoeste Amazônico e Noroeste da América do Sul (*M. trinidadensis*), na sub-região **Chaquenha** (ambas as espécies), nos domínios Chaqueno (*M. trinidadensis*) e Paranaense (*M. borbai*) (Figuras 72, 82 e 83).

Não se pode desmerecer a possibilidade de que *Microtriatoma*, particularmente *M. trinidadensis*, por peculiaridades de sua biologia/ecologia, seja mais facilmente coletado que outros Bolboderini, e assim tenha sido registrado em diversos locais, fato que implicaria em mais um viés à interpretação dos registros ora em análise. Nesse particular, há que se ressaltar a associação entre *M. trinidadensis* e o gambá comum (*Didelphis marsupialis*), tanto como sua fonte alimentar (Miles et al., 1981), como adaptado a viver entre folhas dobradas dos seus ninhos (Miles et al., 1981; Gaunt & Miles, 2000). Considerando que *D. marsupialis* é uma espécie comum, com larga área de distribuição geográfica nas Américas Central e do Sul, com frequente proximidade dos humanos (Emmons & Feer, 1990), a associação com o mesmo pode ter contribuído para a maior frequência de coleta de *M. trinidadensis*. Mas também há que se considerar que a sua ampla distribuição decorra de eventos evolutivos do grupo, como discutido a seguir.

Bolboderini

De maneira geral, a biogeografia dos representantes de Bolboderini não está de acordo com uma hipótese de vicariância para explicar a filogenia obtida de toda a tribo, seja pela falta de congruência com dados de autores anteriores que analisaram diversos grupos animais para compor um quadro geral para a região Neotropical (Amorim & Silva, 2002; Amorim, 2009, 2012; Morrone, 2001, 2004, 2006, 2013), seja pela superposição da área de distribuição de espécies, principalmente do clado basal (*Microtriatoma* spp.) em relação ao clado terminal, *Belminus* spp. (superposição quase completa) e *Parabelminus* spp. (superposição no Rio de Janeiro).

Aventa-se a hipótese de que possam ter acontecido eventos tanto de vicariância como de dispersão e/ou que a espécie ancestral do clado de *Microtriatoma* spp. ou os próprios táxons atuais deste clado tenham se dispersado há mais tempo ou com mais sucesso, estando a sua área atual de distribuição em grande parte superposta às das outras espécies de Bolboderini.

Nesse particular, recorde-se o estudo de Patterson & Gaunt (2010), no qual, pelo sequenciamento molecular de *Microtriatoma trinidadensis*, é creditado um período remoto para a divergência evolutiva entre este táxon e demais Triatominae. Em que pese tal hipótese ter se baseado no sequenciamento de um único locus gênico e a cronometragem temporal poder ter sido superestimada (cf. Hwang & Weirauch, 2012), a constatação de antiguidade evolutiva de *M. trinidadensis* estaria de acordo com a última afirmativa do parágrafo anterior, bem como com a topologia do clado *Microtriatoma* spp. em relação aos outros integrantes de Bolboderini (Figuras 37, 73 e 83). Tal topologia e a estimativa temporal remota vêm ao encontro também de duas hipóteses: - de que o gênero represente um clado mais antigo de Bolboderini, tendo tido tempo bastante para se dispersar tanto e, - de acordo com Gaunt & Miles (2000), de que a “caprichosa” adaptação a nichos especializados, como o caso de *M. trinidadensis* aos ninhos de *Didelphis*, seria sugestivo de uma longa história evolucionária do grupo.

Por outro lado, quando táxons diferentes encontram-se em uma mesma área, é factível inferir-se uma hipótese inicial de que essas distribuições resultam dos mesmos eventos históricos (Platnick & Nelson, 1978). Dessa forma, fatores similares ou idênticos podem ter afetado populações de Bolboderini e outros triatomíneos que apresentam áreas de distribuição próximas ou comuns, resultando em efeitos análogos na história evolutiva de ambos os

grupos. Nesse esteio, é de relevância reiterar as hipóteses biogeográficas envolvendo Rhodniini, cujas espécies apresentam larga área de distribuição geográfica nas Américas Central e do Sul (Lent & Wygodzinsky, 1979; Paula et al., 2007).

A hipótese de Schofield & Dujardin (1999), em que a dispersão de uma espécie ancestral de Rhodniini teria originado complexos de espécies, indicaria que *Rhodnius* se conformaria plenamente a um modelo de radiação adaptativa, na região do Amazonas-Orinoco. Hypša et al. (2002), entretanto, contestaram essa hipótese e sugeriram que a ocorrência de espécies largamente distribuídas na Amazônia, tais como *R. pictipes*, *R. prolixus* e *R. robustus*, poderia refletir uma invasão secundária, sem correlação com a origem da tribo Rhodniini.

Por seu turno, baseando-se no sequenciamento de DNA mitocondrial de espécies de Rhodniini, Paula et al. (2007) encontraram evidências de uma história biogeográfica complexa para esta tribo, envolvendo eventos de vicariância, duplicações (simpatria), dispersão e extinção.

De outra feita, os resultados do presente estudo corroboram as dificuldades de se formular hipóteses evolutivas sem um aprofundamento do conhecimento das afinidades filogenéticas do grupo estudado, como ressaltado por Abad-Franch & Monteiro (2007). Tanto assim que as hipóteses, em caráter de “tentativa”, apresentadas por esses autores não foram sustentadas pelos resultados aqui obtidos. Abad-Franch & Monteiro (2007) afirmaram, p. ex., que o padrão biogeográfico de *M. trinidadensis* (o qual ocorre em círculo na região dos rios Amazonas-Orinoco) poderia ser interpretado como o resultado de uma radiação centrífuga adaptativa de populações de origem amazônica, e que uma predição desta hipótese seria a de que *M. trinidadensis* deveria estar presente na Amazônia Central. Em que pese não haver tal registro de ocorrência, Abad-Franch & Monteiro (2007) relataram a coleta de um macho dessa espécie, não publicada, em floresta úmida do Japurá/Solimões-Negro [Novo Airão, Rio Negro, Amazonas, Abad-Franch, informação pessoal, 2014], em aparente confirmação de sua assertiva. Ainda que confirmada a ocorrência de *M. trinidadensis* na Amazônia Central (incluindo Manaus, cf. material examinado), tal fato tomado *per se* não permite sustentar, sem grande margem de dúvida, a hipótese referida. Nesse sentido, é que se considerar que, como comentado acima, a história biogeográfica pode ser [muito] mais complexa do que aparentam dados de distribuição atual. Eventos de dispersão podem ter tido origem em pontos distantes daqueles de aparente distribuição “central” da espécie (*in casu*, Amazônia Central), ou mesmo

em outros em que atualmente a mesma já não mais ocorre. Por seu turno, a “linhagem” *Belminus-Parabelminus* (cf. Abad-Franch & Monteiro, 2007), segundo os resultados da presente análise (Figura 37), não constituiria um agrupamento monofilético, o que pode ter sido a maior dificuldade desses autores em tecer uma hipótese para a origem da mesma.

Também há que se considerar a possível falta de adequada amostragem, por dificuldades inerentes à coleta dos representantes de Bolboderini em geral, como mais um viés ao conhecimento da biogeografia do grupo.

Por fim, é de se ressaltar que diversos autores, trabalhando com diversos outros grupos, têm concluído que não é possível estabelecer uma única hipótese para explicar a distribuição atual da biota terrestre Neotropical (Morrone, 2013). E, embora a idéia principal da biogeografia cladística envolva explicações gerais (vicariância) como a causa de padrões de distribuição, a história biogeográfica envolvendo áreas e organismos são de fato mais complexas do que o esperado em uma simples busca por padrões congruentes (Pires & Marinoni, 2010).

6 CONCLUSÕES

1 - A tribo Bolboderini e os gêneros que a compõem, *Belminus*, *Bolbodera*, *Microtriatoma* e *Parabelminus* são monofiléticos.

2 - O clado composto das espécies de *Microtriatoma* spp. (*M. borbai*, *M. trinidadensis*) formam um grupo irmão com os demais táxons de Bolboderini.

3 - *Parabelminus* spp. (*P. carioca*, *P. yurupucu*) é grupo irmão de *Bolbodera scabrosa* + *Belminus* spp.

4 - As espécies de *Belminus* formam um clado terminal de Bolboderini, distribuindo-se em dois clados principais: A - (*Belminus rugulosus* (*Belminus costaricensis*, *Belminus peruvianus*)), e B - (*Belminus corredori* (*Belminus laportei* (*Belminus herreri* (*Belminus ferroae*, *Belminus pittieri*)))).

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abad-Franch F, Monteiro FA. Biogeography and evolution of Amazonian triatomines (Heteroptera: Reduviidae): implications for Chagas disease surveillance in humid forest ecoregions. Mem Inst Oswaldo Cruz 2007;102(Supl. I):57-69.

Abad-Franch F, Pavan MG, Jaramillo-O N, Palomeque FS, Dale C, Chaverra D, Monteiro FA. *Rhodnius barretti*, a new species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) from western Amazonia. Mem Inst Oswaldo Cruz 2013;108(Supl. I):92-9.

Alencar J, Carcavallo RU, Jurberg J, Gil-Santana H. Registro de ocorrência do *Microtriatoma borbai* Lent & Wygodzinsky, 1979 no estado do Rio de Janeiro, Brasil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Entomol Vect 2000;7(4):445-7.

Ambrose DP. Assassin Bugs. Enfield:Science Publishers; 1999.

Amorim DS. Classificação por sequenciação: uma proposta para a denominação de ramos retardados. Rev Bras Zool 1982;1:1-9.

Amorim DS. Elementos básicos de Sistemática Filogenética. 2. ed. Ribeirão Preto:Holos; 1997.

Amorim DS. Fundamentos de Sistemática Filogenética. Ribeirão Preto:Holos; 2002.

Amorim DS. Neotropical Diptera diversity: richness, patterns, and perspectives. In: Pape T, Bickel D, Meier R, editors. Diptera diversity: challenges and tools. Leiden: Koninklijke Brill; 2009. p. 71-97.

Amorim DS, Pires MRS. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. In: Bicudo CEM, Menezes, NA, editors. Biodiversity in Brazil: a first approach. São Paulo: CNPq; 1996. p. 183-219.

Amorim DS, Silva VC. How far advanced was Diptera evolution in Pangaea. Ann Soc Ent France 2002;38:177-200.

Barata JMS. Macroscopic and exochorial structures of Triatominae eggs (Hemiptera, Reduviidae). Estruturas macroscópicas e exocoriais de ovos de Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). In: Carcavallo RU, Galindez Girón I, Jurberg J, Lent H, editores. Atlas of Chagas' disease vectors in the Americas – Atlas dos vetores da Doença de Chagas nas Américas. Vol. II. Rio de Janeiro: Editora Fiocruz; 1998. p. 409-48.

Bargues MD, Schofield CJ, Dujardin, JP. Classification and Phylogeny of the Triatominae. In: Telleria J, Tibayrenc M, editors. American Trypanosomiasis – Chagas disease, one hundred years of research. London, Burlington: Elsevier; 2010. p. 117-47.

- Bargues MD, Marcilla A, Ramsey JM, Dujardin, JP, Schofield CJ, Mas-Coma S. Nuclear rDNA-based molecular clock of the evolution of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vectors of Chagas Disease. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2000;95(4):567-73.
- Barret TV. Advances in triatominae bug ecology in relation to Chagas disease. *Adv Dis Vector Res* 1991;8:142-76.
- Bérenger J-M, Blanchet D. A new species of the genus *Panstrongylus* from French Guiana (Heteroptera; Reduviidae; Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2007;102(6):733-6.
- Bérenger J-M, Pluot-Sigwalt D, Pagès F, Blanchet D, Aznar C. The Triatominae species of French Guiana (Heteroptera: Reduviidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2009;104(8):1111-16.
- Bremer K. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evol* 1988;42:795-803.
- Brown RP, Yang Z. Rate variation and estimation of divergence times using strict and relaxed clocks. *BMC Evol Biol* 2011;11:271.
- Brumpt E. Précis de Parasitologie. Collection de précis Médicaux. II. Paris: Masson et cie; 1936.
- Bruner SC, Barber HG. Additional notes on Cuban Reduviidae (Hemiptera-Heteroptera). *Mem Soc Cub hist nat* 1937;11:181–90.
- Bruner SC, Fracker SB. Notes on Cuban Reduviidae. *Ann Ent Soc Am* 1926;19:247-9.
- Carayon J, Villiers A. Étude sur les Hémiptères Pachynomidae. *Ann Soc Ent Fr (N.S.)* 1968;4(3):703-39.
- Carcavallo RU, Barreto P, Martínez A, Tonn RJ. El género *Microtriatoma* Prosen & Martínez, 1952 (Hemiptera, Reduviidae). *Bol Dir Malarial San Amb* 1976;16(3):231-40.
- Carcavallo RU, Curto de Casas SI, Galindez Girón I, Jurberg J, Mena Segura CA. Geographical distribution and alti-latitudinal dispersion of genera and species of the tribes Alberproseniini, Bolboderini and Cavernicolini (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Entomol Vect* 1995;2(6):127-44.
- Carcavallo RU, Curto de Casas SI, Sherlock IA, Galindez Girón I, Jurberg J, Galvão C, Mena Segura, CA, Noireau F. Geographical distribution and alti-latitudinal dispersion. Distribuição geográfica e dispersão altitudinal. In: Carcavallo RU, Galindez Girón I, Jurberg J, Lent H, editores. Atlas of Chagas' disease vectors in the Americas – Atlas dos vetores da Doença de Chagas nas Américas. Vol. III. Rio de Janeiro: Editora Fiocruz; 1999. p. 747-92.
- Carcavallo RU, Jurberg J, Lent H. Phylogeny of the Triatominae. Filogenia dos Triatomíneos. A-General approach. Enfoque geral. In: Carcavallo RU, Galindez Girón I, Jurberg J, Lent H, editores. Atlas of Chagas' disease vectors in the Americas – Atlas dos vetores da Doença de Chagas nas Américas. Vol. III. Rio de Janeiro: Editora Fiocruz; 1999. p. 925- 69.

Carcavallo RU, Jurberg J, Lent H, Noireau F, Galvão C. Phylogeny of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). Proposals for taxonomic arrangements. *Entomol Vect* 2000;7 (Supl. 1):1-99.

Champion GC. Insecta Rhynchota. Hemiptera-Heteroptera, Vol. II. In: Godman FD, Salvin O, editores. *Biologia Centrali Americana*. London: Taylor & Francis; 1899. P. 1-416.

Costa J, Argolo AM, Felix M. Redescription of *Triatoma melanica* Neiva & Lent, 1941, new status (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Zootaxa* 2006;1385:47-58.

Costa J, Correia NC, Neiva VL, Gonçalves TC, Felix M. Revalidation and redescription of *Triatoma brasiliensis macromelasoma* Galvão, 1956 and an identification key for the *Triatoma brasiliensis* complex (Hemiptera:Reduviidae:Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2013;108(6):785-9.

Costa J, Felix M. *Triatoma juazeirensis* sp.n. from the state of Bahia, Northeastern Brazil (Hemiptera:Reduviidae:Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2007;102(1):87-90.

Costa Lima AM. Insetos do Brasil. 2º Tomo. Hemípteros. Rio de Janeiro: Escola Nacional de Agronomia; 1940a.

Costa Lima AM. Sobre as espécies de *Spiniger* (Hemiptera: Reduviidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 1940b;35:1-129.

Coura RC, Borges-Pereira J. Chagas disease. What is known and what should be improved: a systematic review. *Rev Soc Med Trop* 2012;45(3):286-96.

D'Alessandro A, Barreto P, Duarte CA. Distribution of triatominae-transmitted trypanosomiasis in Colombia and new records of the bugs and infections. *J Med Entomol* 1971;8(2):159-172.

De Geer C. Mémoires pour servir à l'Histoire des insectes. Vol. 3. Stockholm: (Hesselberg); 1773.

De la Riva J, Matias A, Torrez M, Martínez E, Dujardin JP. Adult and nymphs of *Microtriatoma trinidadensis* (Lent, 1951) (Hemiptera: Reduviidae) caught from peridomestic environment in Bolivia. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2001;96(7):889-94.

Delsuc F, Vizcaíno SF, Douzery EJP. Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecular clock study within xenarthrans. *BMC Evol Biol* 2004;4:11.

Distant WL. Rhynchotal notes. XIV. Heteroptera: Families Tingidae, Phymatidae, Aradidae. *Ann Mag Nat Hist* 1902;10:173-94.

Doesburg PH van, Forero D. Revision of the genus *Salyavata* Amyot & Audinet-Serville, 1843 (Heteroptera: Reduviidae: Salyavatinae). *Zool Med Leiden* 2012;86(6):515-68.

Dougherty V. A review of the New World Ectrichodiinae genera (Hemiptera: Reduviidae). *Trans Am Entomol Soc* 1995;121(4):173-225.

Emmons LH, Feer F. Neotropical Rainforest Mammals. A field guide. Chicago and London: The University of Chicago Press; 1990.

Farris JS. The retention index and rescaled consistency index. *Cladistics* 1989;5:417-9.

Forero D. Diagnósis de los g neros neotropicales de la familia Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera), y su distribuci n en Colombia (excepto Harpactorinae). In: Fern ndez F, Andrade G, Amat G, editores. *Insectos de Colombia*. Vol. 3. Bogot : Universidad Nacional de Colombia; 2004. p. 128-275.

Forero D. The systematics of the Hemiptera. *Rev Colomb Entomol* 2008;34(1):1-21.

Forero D, Weirauch C, Baena M. Synonymy of the reduviid (Hemiptera: Heteroptera) genus *Torrealbaia* (Triatominae) with *Amphibolus* (Harpactorinae), with notes on *Amphibolus venator* (Klug, 1830). *Zootaxa* 2004;670:1-12.

Friedrich F, Matsumura Y, Pohl H, Bai M, H rnchemeyer T, Beutel RG. Insect morphology in the age of phylogenomics: innovative techniques and its future role in systematics. *Entomol Sc* 2014; 17:1-24.

Galindez Gir n I, Rocha DS, Lent H, Carcavallo RU, Jurberg J, Galv o C, Barbosa HS, Mart nez A, Barata JMS, Rosa, JA. Nymphal stages. Est dios ninfais. In: Carcavallo RU, Galindez Gir n I, Jurberg J, Lent H, editores. *Atlas of Chagas' disease vectors in the Americas – Atlas dos vetores da Doena de Chagas nas Am ricas*. Vol. II. Rio de Janeiro: Editora Fiocruz; 1998. p. 449-513.

Galv o C. A Sistem tica dos Triatom neos (Hemiptera, Reduviidae), de De Geer ao DNA. *Entomol Vect* 2003;10:511-30.

Galv o C, Angulo VM. *Belminus corredori*, a new species of Bolboderini (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) from Department of Santander, Colombia. *Zootaxa* 2006;1241:61-8.

Galv o C, Patterson JS, Da Silva Rocha D, Jurberg J, Carcavallo RU, Rajen K, Ambrose DP, Miles MA. A new species of triatomine from Tamil Nadul, India. *Med Vet Entomol* 2002;16:75-82.

Galv o C, Carcavallo R, Rocha DS, Jurberg J. 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* 2003;202:1-36.

Gaunt MW, Miles MA. The ecotopes and evolution of triatomine bugs (Triatominae) and their associated trypanosomes. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2000;95(4):557-565.

Gaunt MW, Miles MA. An Insect molecular clock dates the origin of the Insects and accords with Paleontological and Biogeographic landmarks. *Mol Biol Evol* 2002;19(5):748-61.

Gil-Santana HR. *Rhyparoclopius aokiae* sp. nov., a remarkable Stenopodainae (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae) from Mato Grosso do Sul, Brazil, with taxonomical notes on other species of *Rhyparoclopius* Stål. *Zootaxa* 2012;3478:93-104.

Gil-Santana HR, Costa LAA. Um novo gênero e espécie de Peiratinae de Nova Friburgo, Rio de Janeiro, Brasil (Hemiptera, Heteroptera, Reduviidae). *Rev Bras Zool* 2003;20(1):3-8.

Gil-Santana HR, Galvão C. Description of the male genitalia of *Belminus rugulosus* Stål and *Belminus corredori* Galvão & Angulo, and comments on the holotype of *Parabelminus yurupucu* Lent & Wygodzinsky (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae: Triatominae: Bolboderini). *Zootaxa* 2013;3746:587-96.

Gil-Santana HR, Baena M, Grillo H. *Berengeria* Gil-Santana & Coletto-Silva, a junior synonym of *Ectrichodiella* Fracker & Bruner, with new records and taxonomic notes on Ectrichodiinae from Brazil, and with Keys to Ectrichodiinae and Reduviinae genera of the New World (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). *Zootaxa* 2013;3652:60-74.

Goloboff PA. Self-weighted optimization: tree searches and character state reconstructions under implied transformation costs. *Cladistics* 1997; 13:225-45.

Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 2008; 24:774–86.

Gonçalves TCM, Teves-Neves SC, Santos-Mallet JR, Carbajal-de-la-Fuente AL, Lopes CM. *Triatoma jatai* sp. nov. in the state of Tocantins, Brazil (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2013;108(4): 429-37.

Graham A. The age and diversification of terrestrial New World ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. *Am J Bot* 2011;98(3):336-51.

Guimarães FN, Jansen G. Novo transmissor Silvestre do “Trypanosoma (Schizotrypanum) cruzi” (Chagas, 1909). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 1943;38(3):437-41.

Gurgel-Gonçalves R, Cura C, Schijman AG, Cuba Cuba CA. Infestation of *Mauritia flexuosa* palms by triatomines (Hemiptera: Reduviidae), vectors of *Trypanosoma cruzi* and *Trypanosoma rangeli* in the Brazilian savanna. *Acta Trop* 2012;121:105-11.

Harris HM. The genus *Aphelonotus* (Hemiptera: Nabidae). *Bull Brooklyn Entomol Soc* 1931; 26:13-20.

Hendy MD, Penny D. Branch and bound algorithms to determine minimal evolutionary trees. *Math Biosci* 1982;59:277-90.

Herrer A, Lent H, Wygodzinsky P. Contribucion al conocimiento del genero *Belminus* Stal, 1859 (Triatominae, Reduviidae, Hemiptera). *Anal Inst Med Reg* 1954;4: 85-105.

Hodkinson IA. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biol Rev* 2005;80(3):489-513.

Hwang WS, Weirauch C. Evolutionary history of assassin bugs (Insecta: Hemiptera: Reduviidae): Insights from divergence dating and ancestral state reconstruction. *Plos One* 2012; 7:1-12.

Hypša V, Tietz D, Zrzavý J, Rego RO, Galvão C, Jurberg J. Phylogeny and Biogeography of Triatominae (Hemiptera, Reduviidae): A molecular evidence of New World origin of the Asiatic clade. *Mol Phylogenet Evol* 2002;23:447-57.

Jurberg J, Galvão C. Biology, ecology, and systematic of Triatominae (Heteroptera, Reduviidae), vectors of Chagas disease and implications for human health. *Denisia* 19 2006;50:1096-1116.

Jurberg J, Lent H, Galvão C. The male genitalia and its importance in taxonomy. In: Carcavallo RU, Galindez Girón I, Jurberg J, Lent H, editores. Atlas of Chagas' disease vectors in the Americas – Atlas dos vetores da Doença de Chagas nas Américas. Vol. I. Rio de Janeiro: Editora Fiocruz; 1998. p. 85-106.

Jurberg J, Rocha DS, Galvão C. *Rhodnius zeledoni* sp. nov. afim de *Rhodnius paraensis* Sherlock, Guitton & Miles, 1977 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Biota Neotropica* 2009;9(1):123-8.

Jurberg J, Cunha V, Cailleaux S, Raigorodski R, Lima MS, Rocha DS, Moreira FFF. *Triatoma pintodiasi* sp. nov. do complexo *T. rubrovaria* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Rev Pan-Amaz Saude* 2013;4(1):43-56.

Kishino H, Thorne JL, Bruno WL. Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. *Mol Biol Evol* 2001;18(3):352-61.

Kluge AG, Farris, JS. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst Zool* 1969;18:1-32.

Laporte FL. Essai d'une classification systématique de l'ordre des Hémiptères (Hémiptères Hétéroptères, Latr.). Vol. 2. Magazine de Zoologie (Guérin); 1832 [1833].

Latreille PA. Genera Crustaceorum et Insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata. Tomus III. Paris: Amand Koenig; 1807.

Latreille PA. Considérations générales sur l'ordre naturel des animaux composant les classes des Crustacés, des Arachnides et des Insectes avec un tableau méthodique des leurs genres, disposés en familles. Paris: F. Schoell; 1810.

Lent H. Novo transmissor da doença de Chagas na cidade do Rio de Janeiro, D.F. Estudo dos gêneros *Belminus* Stal, 1859, *Bolboderia* Valdés, 1910 e descrição de *Parabelminus carioca* n. g., n. sp. (Hemiptera, Triatomidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 1943;38(3):497-516.

Lent H. Segunda espécie do gênero “Bolbodera” Valdés, 1910 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Rev Bras Biol 1951;11(2):153-6.

Lent H. *Microtriatoma pratai* Sherlock & Guitton, 1982 é sinônimo do hemíptero predador *Aradomorpha championi* Lent & Wygodzinsky, 1944 (Reduviidae, Reduviinae). Mem Inst Oswaldo Cruz 1982;77(4):449-451.

Lent H, Jurberg J. Estudo morfológico comparativo de *Panstrongylus geniculatus* (Latreille, 1811) e *Panstrongylus megistus* (Burmeister, 1835) e suas genitálias externas (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Rev Bras Biol 1968;28(4):499-520.

Lent H, Jurberg J. O gênero *Cavernicola* Barber, 1937, com um estudo sobre a genitália externa (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Rev Bras Biol 1969a;29(3):317-327.

Lent H, Jurberg J. O gênero *Rhodnius* Stål, 1859, com um estudo sobre a genitália externa (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Rev Bras Biol 1969b;29(4):487-560.

Lent H, Jurberg J. A genitália externa na tribo Bolboderini (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). Mem Inst Oswaldo Cruz 1984;79(1):1-27.

Lent H, Wygodzinsky P. Nova espécie do gênero “Aradomorpha” Champion, 1899 (Hemiptera, Reduvidae). Rev Bras Biol 1944;4(4):475-81.

Lent H, Wygodzinsky P. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas Disease. Bull Amer Mus Nat Hist 1979; 163(3):123-520.

Lent H, Jurberg J, Carcavallo RU. *Belminus laportei* sp. n. da Região Amazônica. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Mem Inst Oswaldo Cruz 1995;90(1):33-9.

Lethierry L, Severin G. Catalogue général des Hémiptères. Tome III. Hétéroptères. Berlin: R. Friedländer & Fils, Libraires-Éditeurs; 1896.

Liebherr JK. General patterns in west Indian insects, and graphical biogeographical analysis of some circum-caribbean *Platynus* beetles (Carabidae). Syst Zool 1988;37(4):385-409.

Linnaeus C [Linné C]. Systema Naturae per regna tria naturae. Tomus I. 10. ed. Holmiae: Laurentii Salvii; 1758.

Lipscomb D. Basics of cladistic analysis. Washington: George Washington University; 1998.

Lyman DF, Monteiro FA, Escalante AA, Cordon-Rosales C, Wesson DM, Dujardin J-P, Beard CB. Mitochondrial DNA sequence variation among triatomine vectors of Chagas' disease. Am J Trop Med Hyg 1999; 60(3):377-86.

Maddison WP, Donoghue MJ, Maddison DR. Outgroup analysis and parsimony. Syst Zool 1984;33:83-103.

Maldonado CJ. Systematic catalogue of the Reduviidae of the World. Mayagüez: Caribbean Journal of Science, Special publication No. 1, University of Puerto Rico; 1990.

Marcilla A, Barges MD, Ramsey JM, Magallon-Gastelum E, Salazar-Schettino PM, Abad-Franch F, Dujardin JP, Schofield CJ, Mas-Coma S. The ITS-2 of the nuclear rDNA as a molecular marker for populations, species, and phylogenetic relationships in Triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vectors of Chagas disease. *Mol Phylogenet Evol* 2001;18(1): 136-42.

Martínez A, Carcavallo RU. El alótipo macho de *Belminus rugulosus* Stal, 1859 (Hemiptera, Reduviidae). *Bol Dir Malariol San Amb* 1976;16(3):241-3.

Martínez E, Chávez T, Sossa D, Aranda R, Vargas B, Vidaurre P. *Triatoma boliviana* sp. n. de los valles subandinos de La Paz, Bolivia (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) similar a *Triatoma nigromaculata* Stål, 1859. *Bol Inst Invest Salud Desar* 2007;3:1-11.

Miyaki CY, Russo CAM, Pereira SL. Reconstrução filogenética. Introdução e o método da máxima parcimônia. In: Matioli SR, Fernandes FMC, editores. *Biologia Molecular e Evolução*. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos; 2012. p. 113-22.

Miles MA, Souza AA, Póvoa M. Chagas' disease in the Amazon Basin III. Ecotopes of ten triatomine bugs species (Hemiptera: Reduviidae) from the vicinity of Belém, Pará State, Brazil. *J Med Entomol* 1981;18(4):266-78.

Monteiro FA, Wesson DM, Dotson EM, Schofield CJ, Beard CB. Phylogeny and molecular taxonomy of the Rhodniini derived from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Am J Trop Med Hyg* 2000; 62(4):460-65.

Morrone JJ. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M & T – Manuales y Tesis SEA. Vol. 3. Zaragoza: Sociedad Entomológica Aragonesa; 2001.

Morrone JJ. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Rev Bras Entomol* 2004; 48(2):149-62.

Morrone JJ. Biogeographic áreas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analysis of the entomofauna. *Ann Rev Entomol* 2006;51 467-494.

Morrone JJ. Cladistic biogeography of the Neotropical region: identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics* 2013;1:1-13.

Neiva A. Notas hemipterológicas. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 1913;5:74-7.

Neiva A, Lent H. Notas e comentarios sobre triatomídeos. Lista de espécies e sua distribuição geográfica. *Rev Ent* 1936;6:153-90.

Neiva A, Lent H. Sinopse dos triatomídeos. *Rev Ent* 1941;12:61-92.

- Nixon KC, Carpenter JM. On Outgroup. *Cladistics* 1993;9:413-26.
- Noireau F, Dujardin JP. Biology of Triatominae. In: Telleria J, Tibayrenc M, editors. *American Trypanosomiasis – Chagas disease, one hundred years of research*. London, Burlington: Elsevier; 2010. p. 149-68.
- Noireau F, Carbajal-de-la-Fuente AL, Lopes CM, Diotaiuti L. 2005. Some considerations about the ecology of Triatominae. *An Acad Bras Cienc*;77(3):431-6.
- Osuna E, Ayala JM. *Belminus pittieri*, nueva especie de Bolboderini (Triatominae: Reduviidae: Hemiptera). *Bol Entomol Venez* 1993; 8(2):147-50.
- Patterson JS, Gaunt MW. Phylogenetic multi-locus codon models and molecular clocks reveal the monophyly of haematophagous reduviid bugs and their evolution at the formation of South America. *Mol Phylogenet Evol* 2010;56:608-21.
- Paula AS, Diotaiuti L, Schofield CJ. 2005. Testing the sister-group relationships of the Rhodniini and Triatomiini (Insecta: Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Mol Phylogenet Evol* 2005;35:712-18.
- Paula AS, Diotaiuti L, Galvão C. Systematics and biogeography of Rhodniini (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) based on 16S mitochondrial rDNA sequences. *J Biogeogr* 2007;34:699-712.
- Picado C. Les broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. *Bull Sci France Belgique* 1913;47:215-360.
- Poinar Jr. G. *Triatoma dominicana* sp. n. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), and *Trypanosoma antiquus* sp. n. (Stercoraria: Trypanosomatidae), the first fossil evidence of a Triatominae-Trypanosomatid Vector Association. *Vector Borne Zoonotic Dis* 2005;5:72-81.
- Poinar Jr. G. *Panstrongylus hispaniolae* sp, n. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), a new fossil triatomine in Dominican amber, with evidence of gut flagellates. *Paleodiversity* 2013;6:1-8.
- Pires AC, Marinoni L. Historical relationships among Neotropical endemic areas based on *Sepedonea* (Diptera: Sciomyzidae) phylogenetic and distribution data. *Zoologia* 2010;27(7):681-90.
- Platnick NI, Nelson G. A method for historical biogeography. *Syst Zool* 1978;27:1-16.
- Prosen AF, Martínez A. Un Nuevo genero y especie de Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). *Misión Estud patol reg Argentina* 1952; 23: 5-12.
- Putshkov VG, Putshkov PV. A catalogue of the assassin-bugs genera of the World (Hemiptera, Reduviidae). Kiev: Published by the authors, 1985.

- Rabinovich JE, Kitron UD, Obed Y, Yoshioka M, Gottdenker N, Chaves LF. Ecological patterns of blood-feeding by kissing-bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Mem Inst Oswaldo Cruz 2011;106(4):479-94.
- Rédei D, Tsai J-F. The assassin bug subfamilies Centrocnemidinae and Holoptilinae in Taiwan (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). AEMNP 2011;51(2):411-42.
- Ricklefs RE. The Economy of Nature. 6th Edition. New York:W. H. Freeman Publishers, 2010.
- Rocha DS, Patterson JS, Sandoval CM, Jurberg J, Ângulo VM, Esteban LA, Galvão C. Description and ontogenetic morphometrics of nymphs of *Belminus herreri* Lent & Wygodzinsky (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Neotrop Entomol 2005;34(3):491-7.
- Rodriguero MS, Gorla DE. Latitudinal gradiente in species richness of the New World Triatominae (Reduviidae). Global Ecol Biogeogr 2004;13:75-84.
- Rodrigues VLCC, Ferraz Filho AN, Silva EOR, Lima VLC. Prevalência, índices de infecção e hábitos alimentares de triatomíneos capturados em uma área de vigilância epidemiológica. Rev Soc Bras Med Trop 1992;25(3):183-90.
- Rosa JA, Rocha CS, Gardim S, Pinto MC, Mendonça VJ, Ferreira Filho JCR, Carvalho EOC, Camargo LMA, Oliveira J, Nascimento JD, Cilense M, Almeida CE. Description of *Rhodnius montenegrensis* n. sp. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) from the state of Rondônia, Brazil. Zootaxa 2012;3478: 62-76.
- Russo CAM, Miyaki CY, Pereira SL. Reconstrução filogenética: métodos geométricos. In: Matioli SR, Fernandes FMC, editores. Biologia Molecular e Evolução. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos; 2012. p. 123-31.
- Ryckman RE. Recent observations of cannibalism in *Triatoma* (Hemiptera: Reduviidae). J Parasitol 1951;37:433-4.
- Sandoval CM, Joya MI, Gutierrez R, Angulo VM. Cleptohaematophagy of the Triatomine bug *Belminus herreri*. Med Vet Entomol 2000;14(1):100-1.
- Sandoval CM, Duarte R, Gutiérrez R, Rocha DS, Angulo VM, Esteban L, Reyes M, Jurberg J, Galvão C. Feeding sources and natural infection of *Belminus herreri* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) from dwellings in Cesar, Colombia. Mem Inst Oswaldo Cruz 2004;99(2): 137-40.
- Sandoval CM, Pabón E, Jurberg J, Galvão C. *Belminus ferroae* n. sp. from the Colombian north-east, with a key to the species of genus (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). Zootaxa 2007;1443:55-64.
- Sandoval CM, Ortiz N, Jaimes D, Lorosa E, Galvão C, Rodriguez O, Scorza JV, Gutiérrez R. Feeding behaviour of *Belminus ferroae* (Hemiptera: Reduviidae), a predaceous Triatominae colonizing rural houses in Norte de Santander, Colombia. Med Vet Entomol 2010;24:124-31.

- Sandoval CM, Medone P, Nieves EE, Jaimes DA, Ortiz N, Rabinovich JE. Demographic fitness of *Belminus ferroae* (Hemiptera: Triatominae) on three different hosts under laboratory conditions. Mem Inst Oswaldo Cruz 2013;108(7): 854-64.
- Sherlock IA, Guitton N. Fauna Triatominae do Estado da Bahia, Brasil. V. - *Microtriatoma pratai* sp. n. – Hemiptera, Reduviidae, Triatominae, Bolboderini. Mem Inst Oswaldo Cruz 1982;77(2):131-7.
- Schaefer CW. Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): Systematic questions and some others. Neotrop Entomol 2003;32(1):1-10.
- Schaefer CW. Why are the subfamily relationships of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) important? Entomol Vect 2005;12:19-35.
- Schofield CJ. Biosystematics of the Triatominae. In: Service MW, editor. Biosystematics of Haematophagous Insects. Oxford: Clarendon Press; 1988. p. 285-312.
- Schofield CJ. Triatominae. Biología y control. Londres: Eurocommunica Publications; 1994.
- Schofield CJ. Biosystematics and adaptative trends in Triatominae. In: Schofield CJ, Dujardin JP, Jurberg J, editores. Proceedings of the International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae. Santo Domingo de los Colorados: INDRE; 1996. p. 45-50.
- Schofield CJ, Dujardin J-P. Theories on the evolution of *Rhodnius*. Teorías sobre la evolución de *Rhodnius*. Actual Biol 1999;21(71):183-97.
- Schofield CJ, Galvão C. Classification, evolution, and species groups within Triatominae. Acta Trop 2009;110:88-100.
- Schuh RT, Slater JA. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history. Ithaca: Cornell University Press; 1995.
- Schuh RT, Štys P. Phylogenetic analysis of cimicomorphan family relationships (Heteroptera). JNY Entomol Soc 1991;99(3):298-350
- Schuh RT, Weirauch C, Wheeler WC. Phylogenetic relationships within Cimicomorpha (Hemiptera: Heteroptera): a total-evidence analysis. Syst Entomol 2009;34:15-48.
- Soto-Vivas A. Clave pictórica de triatóminos (Hemiptera: Triatominae) de Venezuela. Bol Mal Salud Amb 2009;49(2):259-74.
- Stål C. Monographie der Gattung *Conorhinus* and Verwandten. Berliner Ent Zeitschr 1859;3:99-117.
- Stål C. Hemiptera Fabriciana. Fabricianska hemipterarter. K Vet- Ak Handl 1868;7:1-148.

Stål C. Enumeratio Reduviinorum Americae. In: Enumeratio Hemipterorum. K Vet- Ak Handl 1872;10:66-128.

Swofford DL, Sullivan J. Phylogeny inference based on parsimony and other methods using PAUP*. In: Lemey P, Salemi M, Vandamme A-M, editores. The Phylogenetics Handbook: a practical approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing. Cambridge: Cambridge University Press; 2009. p. 267-312.

Tartarotti E, Azeredo-Oliveira MT, Ceron CR. Phylogenetic approach to the study of triatomines (Triatominae, Heteroptera). Braz J Biol 2006;66(2B):703-8.

Usinger RL. Description of new Triatominae with a key to genera (Hemip., Reduviidae). Univ Calif publ ent 1939;7(3):33-56.

Usinger RL. Notes and descriptions of Neotropical Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). Pan-Pac Entomol 1941;17(2):49-57.

Usinger RL. A revised classification of the Reduvidae with a new subfamily from South America (Hemiptera). Ann Ent Soc Am 1943;36:502-618.

Usinger RL. The Triatominae of North and Central America and the West Indies and their public health significance. Public Health Bull 1944;288:1-83.

Valdés Ragués P. Clasificación Gündlach de Hemípteros cubanos, conforme a los ejemplares que existen en el Museo del Instituto de 2ª Enseñanza de la Habana. An Acad Cienc Habana 1910; 46: 425–46.

Valdés Ragués P. Catalogo General. Museo Cubano "Gündlach". Instituto de Segunda Enseñanza de la Habana, Zoología. Familia Reduviini, p. 101-102. Habana: Imprenta Cuba Intelectual; 1914.

Victório VMN, Jurberg J, Lent H. Estudo comparativo da genitália masculina de duas espécies de *Zelurus* Hahn, 1826 (Hemiptera, Reduviidae, Reduviinae). Mem Inst Oswaldo Cruz 1989;84(2):219-226.

Walker F. Catalogue of the specimens of Hemiptera Heteroptera in the Collection of the British Museum. Part VIII. London: Printed for the Trustees of the British Museum; 1873.

Watrous LE, Wheller D. The out-group comparison method of character analysis. Syst Zool 1981;30:1–11.

Weirauch C. Pedicellar structures in Reduviidae (Heteroptera) – comments on cave organ and trichobothria. Eur J Entomol 2003;100:571-80.

Weirauch C. Cladistic analysis of Reduviidae (Heteroptera: Cimicomorpha) based on morphological characters. Syst Entomol 2008; 33:229-74.

Weirauch C, Munro JB. Molecular phylogeny of the assassin bugs (Hemiptera: Reduviidae), based on mitochondrial and nuclear ribosomal genes. *Mol Phylogenet Evol* 2009;53:287-99.

Wheeler WC. *Systematics: a course of lectures*. Chichester: Wiley-Blackwell; 2012.

Wheeler Q, Pennak S. *What on Earth?* New York: Penguin Group; 2013.

WHO [World Health Organization]. *Control of Chagas' disease*. WHO Tech report series 811. Geneva: World Health Organization; 1994.

Wiley EO, Lieberman BS. *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematic*. 2nd Edition. New Jersey: John Wiley & Sons, Inc.; 2011.

Wygodzinsky P. *Elenco Sistemático de los reduviiformes americanos*. Monografía. Tucumán: Instituto Regional de la Universidad Nacional de Tucumán; 1949.

Wygodzinsky P. *Notas y descripciones de Reduviidae bolivianas (Hemiptera)*. *Acta Zool Lillo* 1959;17:293-320.