

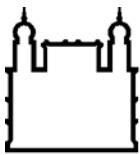
MINISTÉRIO DA SAÚDE
FUNDAÇÃO OSWALDO CRUZ
INSTITUTO OSWALDO CRUZ

Doutorado no Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Saúde

ANÁLISE CLADÍSTICA DO GÊNERO *PANSTRONGYLUS* BERG, 1879
(HEMIPTERA, REDUVIIDAE, TRIATOMINAE)

JULIANA MOURÃO DOS SANTOS RODRIGUES

Rio de Janeiro
Janeiro de 2018



Ministério da Saúde

FIOCRUZ

Fundaçāo Oswaldo Cruz

INSTITUTO OSWALDO CRUZ

Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Saúde

JULIANA MOURĀO DOS SANTOS RODRIGUES

**ANÁLISE CLADÍSTICA DO GÊNERO *PANSTRONGYLUS* BERG, 1879
(HEMIPTERA, REDUVIIDAE, TRIATOMINAE)**

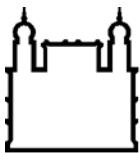
Tese apresentada ao Instituto Oswaldo Cruz
como parte dos requisitos para obtenção do
título de Doutor em Biodiversidade e Saúde

Orientador: Dr. Cleber Galvão

Co-orientador: Dr. Felipe Ferraz Figueiredo Moreira

Rio de Janeiro

Janeiro de 2018



Ministério da Saúde

FIOCRUZ

Fundaçāo Oswaldo Cruz

INSTITUTO OSWALDO CRUZ

Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Saúde

JULIANA MOURĀO DOS SANTOS RODRIGUES

ANÁLISE CLADÍSTICA DO GÊNERO *PANSTRONGYLUS* BERG, 1879 (HEMIPTERA, REDUVIIDAE, TRIATOMINAE)

Orientador: Dr. Cleber Galvão

Co-orientador: Dr. Felipe Ferraz Figueiredo Moreira

Aprovada em: 31/01/2018

EXAMINADORES:

Dr. Márcio Galvão Pavan (FIOCRUZ/RJ) - Presidente

Dr. Gabriel Luis Figueira Mejdalani (MNRJ/RJ) - Titular

Dr. Elidiomar Ribeiro da Silva (UNIRIO/RJ) - Titular

Dr. Hélcio Reinaldo Gil Santana (FIOCRUZ/RJ) - Suplente

Dra. Jacenir Reis dos Santos Mallet (FIOCRUZ/RJ) - Suplente

Rio de Janeiro

Janeiro de 2018

Ficha Catalográfica

Rodrigues, Juliana Mourão dos Santos

Análise cladística do gênero *Panstrongylus* Berg, 1879 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae)
/ Juliana Mourão dos Santos Rodrigues. - Rio de Janeiro, 2018.

xvii, 101. Il; 29,7 cm

Orientadores: Cleber Galvão / Felipe Ferraz Figueiredo Moreira

Tese (Doutorado). – Instituto Oswaldo Cruz, Pós-graduação em Biodiversidade e Saúde,
2018.

Bibliografia: f. 40-51

1. Heteroptera. 2. Filogenia. 3. Neotropical. 4. Sistemática. 5. Doença de Chagas I. Galvão,
Cleber. II. Moreira, Felipe Ferraz Figueiredo. III. Instituto Oswaldo Cruz. IV. Teses.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Cleber Galvão, meu orientador, por insistir na minha entrada no doutorado, por viabilizar o estágio de doutorado sanduíche em Paris, e pela ajuda sempre que necessária.

Ao Dr. Felipe Moreira, meu coorientador, pelo apoio desde a entrada no laboratório como bolsista da coleção até a finalização da tese, por me incluir em projetos e coletas, e me ajudar no preparo da tese e artigos.

Ao Dr. Hélcio Gil-Santana pela detalhada e enriquecedora revisão final da tese.

Ao Instituto Oswaldo Cruz (IOC) pela bolsa de doutorado, e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado sanduíche no exterior (CAPES/PDSE/ Número do processo 88881.131622/2016-01).

Ao Dr. Eric Guilbert por me receber no Museu de História Natural de Paris durante o estágio de doutorado sanduíche e por permitir meu acesso irrestrito ao laboratório, coleção e equipamentos. Ao Sr. Mick Webb, por me receber no Museu de História Natural de Londres (BMNH), e ao Dr. Jürgen Deckert, no Museu de História Natural de Berlim. À Talita Roell e Thiago Polizei pela companhia e ajuda no BMNH. Agradeço também à Dra. María del Carmen Coscarón, que permitiu meu acesso à coleção do Museu de La Plata, Argentina, e ao técnico Jorge Salas que me recebeu no dia da visita a este museu.

Aos curadores do Museu Nacional, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Coleção Entomológica do Intituto Oswaldo Cruz e Coleção de Vetores da Doença de Chagas pelo empréstimo de material para o estudo: Dr. Gabriel Mejdalani, Dra. Eliana M. Cancello, Dra. Jane Costa e Dra. Raquel Aparecida Ferreira, respectivamente.

Meu muito obrigado ao Dr. João Aristeu da Rosa, que me recebeu duas vezes na Universidade Estadual Paulista “Julio Mesquita Filho” (UNESP), Araraquara, e me ensinou todo o processo de microscopia eletrônica de varredura (MEV). Também aos funcionários da plataforma de MEV da UNESP, Dr. Marcelo Ornaghi Orlandi, Dr. Mario Cilense e Sebastião Anésio Dametto, que prepararam o material e estavam sempre presentes para ajudar, e à equipe do laboratório do Dr. Aristeu, que me acolheu muito bem nos dias de visita.

Aos responsáveis pela MEV na Plataforma Rudolph Barth, IOC: Dra. Suzana Côrte Real Faria, Roger Magno Macedo Silva, Wendell Girard Dias, Rômulo Custódio dos Santos, Taíssa Oliveira e José, por permitirem o meu trabalho na plataforma, metalizarem o material e me auxiliarem no que eu precisava. Em especial ao Roger que me ensinou a usar o microscópio, permitiu que eu utilizasse o equipamento, e tirou minhas dúvidas quando elas surgiram.

Ao Dr. José Jurberg, que me permitiu trabalhar com a coleção de Triatomíneos, porta de entrada para o doutorado com esses insetos. Por sempre me tratar bem, estar disposto a ensinar e me incluir em diversos projetos do laboratório.

Aos técnicos do Laboratório Nacional e Internacional de Referência em Taxonomia de Triatomíneos, Maria Emilia Portela e Airton Jarbas por separar os triatomíneos do insetário que utilizei na MEV. Às técnicas Jéssica Tiani e Leticia Nery pela ajuda com as fotografias em alta resolução nos estereomicroscópios Leica. A toda a equipe do LNIRTT, pela companhia durante o doutorado, e também à equipe do Laboratório de Biodiversidade Entomológica, que me recebeu de braços abertos.

Ao Bruno Clarkson Mattos pelo modelo do projeto para o doutorado sanduíche. À Ingrid Mattos pela ajuda com os programas de filogenia e com os documentos para o sanduíche. À Isabelle Cordeiro pela companhia, por aguentar os desabafos e estar sempre disposta a ajudar.

À família PDSE Paris: Paula Bianchi, Ana Paula Chorobura, Ruben Lemke, Caio Souto, Fred Sid, Luiz Arthur Faria, Rafael Silva, Diego Reis, Bruno Ribeiro, Larissa Rézio, Nadayca Mateussi e Ana Carolina Mondini. Tornaram a estadia muito leve, feliz e proveitosa, refletindo em um melhor rendimento da tese.

À família que amo e sempre me apoia em todas as minhas decisões: Angela, Jaime e Rafael.

Aos amigos de sempre: Paula Dias, Evelyn Meirelles, Luana Ramalho, Diego Zainho, Aline Pissiali, Tatiana Barros, Juliana Joalheiro, Caroline Aragão e Gustavo de Barros.

Rodrigues, J.M.S. **Análise cladística do gênero *Panstrongylus* Berg, 1879 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae).** Rio de Janeiro, 2018. Tese de doutorado em Biodiversidade e Saúde – Pós-graduação em Biodiversidade e Saúde.

RESUMO

Panstrongylus é composto por 14 espécies recentes com ampla distribuição dentro das Regiões Neotropical e Neártica, todas potenciais vetoras da Doença de Chagas. Tradicionalmente, é considerado monofilético com base primariamente nos tubérculos anteníferos próximos à margem anterior dos olhos, porém essa condição já foi questionada por estudos morfométricos e moleculares. Apesar da morfologia do gênero ser minuciosamente descrita, faltam estudos comparativos e uma análise cladística amplos. O presente estudo representa a primeira análise das relações filogenéticas de *Panstrongylus* com base em caracteres morfológicos externos e da genitália masculina de todas as espécies incluídas. O grupo-externo foi formado por 16 espécies consideradas proximamente relacionadas a ele em estudos moleculares prévios, incluindo também uma espécie de cada subcomplexo de *Triatoma*, por ser o gênero mais diverso de Triatomini e aquele que mais se sobrepõe a *Panstrongylus* em análises já publicadas. Um total de 74 caracteres foi codificado (64 binários e 10 multiestados) e descrito. A análise foi realizada com buscas heurísticas com pesos iguais e com pesagem diferencial no programa PAUP*. O monofiletismo de *Panstrongylus* foi confirmado, suportado por uma sinapomorfia: tubérculos anteníferos inseridos junto aos olhos. O cladograma que reflete o relacionamento filogenético entre as espécies apresentou a seguinte topologia: (((*P. chinai* + *P. howardi*) + (*P. megistus* + (*P. rufotuberculatus* + (*P. humeralis* + *P. lignarius*)))) + ((*P. lenti* + *P. lutzi* + *P. tupynambai* + (*P. diasi* + *P. guentheri*)) + (*P. geniculatus* + (*P. martinezorum* + *P. mitarakaensis*)))). Os agrupamentos do grupo-externo foram suportados por homoplasias e não apresentaram topologia suportada pelas análises moleculares prévias, exceto por um clado que inclui parte das espécies de *Triatoma*.

Palavras-chave: Heteroptera, Filogenia, Neotropical, Doença de Chagas

Rodrigues, J.M.S. **Cladistic analysis of the genus *Panstrongylus* Berg, 1879 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae).** Rio de Janeiro, 2018. Doctoral Thesis in Biodiversity and Health – Postgraduate Program in Biodiversity and Health.

ABSTRACT

Panstrongylus is composed by 14 extant species widely distributed along the Neotropical and Nearctic Regions, all potential vectors of Chagas disease. Traditionally, it is considered monophyletic based primarily on the antenniferous tubercles located close to the anterior margin of the eyes, however this condition has been questioned by morphometric and molecular studies. Despite having its morphology thoroughly described, the genus lacks broad comparative studies and cladistic analysis. The current study represents the first analysis of the phylogenetic relations of *Panstrongylus* based on morphological characters of the body and male genitalia of all included species. The outgroup included 16 species considered closely related to it in previous molecular studies, also including one species of each subcomplex of *Triatoma*, the most diverse genus of Triatomini and that overlapped with *Panstrongylus* in published analysis. A total of 74 characters was codified (64 binary and 10 multistate) and described. The analysis consisted of heuristic searches with equal weights and with differential weighting on the software PAUP*. The monophyletic condition of *Panstrongylus* was confirmed, supported by one synapomorphy: antenniferous tubercles inserted close to the eyes. The cladogram that reflects the phylogenetic relationship between its species has the following topology: (((*P. chinai* + *P. howardi*) + (*P. megistus* + (*P. rufotuberculatus* + (*P. humeralis* + *P. lignarius*)))) + ((*P. lenti* + *P. lutzi* + *P. tupynambai* + (*P. diasi* + *P. guentheri*)) + (*P. geniculatus* + (*P. martinezorum* + *P. mitarakaensis*)))). The clusters of the outgroup were supported by homoplasies and their topology is not supported by previous molecular analysis, except for a clade including part of the species of *Triatoma*.

Keywords: Heteroptera, Phylogeny, Neotropical, Chagas disease

ÍNDICE

Resumo	vii
Abstract	viii
1. Introdução	1
1.1 Histórico taxonômico	3
1.2 Estudos comparativos	5
1.2.1 Morfológicos	5
1.2.2 Morfométricos	6
1.2.3 Citogenético	6
1.2.4 Moleculares	6
1.3 Variabilidade morfológica	9
2. Justificativa	10
3. Objetivos.....	11
3.1 Geral	11
3.2 Específicos	11
4. Material e métodos	11
4.1 Seleção dos táxons terminais	11
4.2 Material	12
4.3 Dissecção e ilustrações	12
4.4 Microscopia eletrônica de varredura	13
4.5 Mensurações	13
4.6 Terminologia	13
4.7 Levantamento de caracteres	13
4.8 Análise filogenética	14
5. Resultados e Discussão	15
5.1 Lista de caracteres	15
Revestimento do corpo	15
Cabeça	15
Tórax	19
Pernas	21
Abdômen	22
Genitália masculina	23
Segmentos abdominais terminais das fêmeas	26
5.2 Análise cladística	28

5.2.1 Gênero <i>Panstrongylus</i>	28
Clado A	28
Clado B	29
Clado C	29
Clado D	29
Clado E	30
Clado F	30
Clado G	30
Clado H	31
Clado I	31
Clado J	31
5.2.2 Grupo-externo	31
Clado 1: <i>T. barberi</i> +	31
Clado 2: (<i>T. lecticularia</i> + <i>T. rubrofasciata</i>) +	32
Clado 3	32
Clado 4	33
Clado 5: <i>Triatoma</i> parafilético	33
Clados 7 e 8	33
5.3 Comparação com a análise de Lent & Wygodzinsky (1979)	34
6. Conclusões	39
Referências bibliográficas	40
Anexo I	78

LISTA DE TABELAS

Tabela I. Lista das espécies recentes de <i>Panstrongylus</i> e dos terminais do grupo-externo, suas respectivas distribuições, coleções onde estão depositados os espécimes-tipo, e material examinado (coleções, número de espécimes e localidades observadas). Para espécies de <i>Triatoma</i> , estão indicados a qual subgrupo estão inseridas, seguindo a classificação de Schofield & Galvão (2009). Novas localidades sublinhadas. Siglas não incluídas na seção “Material e Métodos”: CAS, California Academy of Sciences; CJMA, Coleção José Manuel Ayala; MCZN, Museum of Comparative Zoology, Harvard University; MIZA, Museo del Instituto de Zoología Agrícola Francisco Fernández Yépez, Venezuela; NMHN, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution; NRS, Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm; PAC, Poinar Amber Collection, Oregon.	52
Tabela II. Tabela apresentada por Schofield & Galvão (2009) que lista os prováveis grupos de espécies e complexos dentro do gênero <i>Triatoma</i> . Segundo os autores, os relacionamentos de <i>T. tibiamaculata</i> e <i>T. vitticeps</i> são incertos.	55
Tabela III. Matriz de estados de caracteres utilizados na análise cladística de <i>Panstrongylus</i> . Dados não observados (?) e dados inaplicáveis (-).	56

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Linha cronológica com o histórico da taxonomia de <i>Panstrongylus</i> entre os anos de 1859 e 1904.	3
Figura 2. Linha cronológica com o histórico da taxonomia de <i>Panstrongylus</i> entre os anos de 1914 e 1940.	4
Figuras 3-16. Hábito dorsal. 3, <i>Panstrongylus chinai</i> . 4, <i>P. diasi</i> . 5, <i>P. geniculatus</i> . 6, <i>P. guentheri</i> . 7, <i>P. howardi</i> . 8, <i>P. humeralis</i> . 9, <i>P. lenti</i> . 10, <i>P. lignarius</i> . 11, <i>P. lutzi</i> . 12, <i>P. martinezorum</i> [Foto: Ayala, Mattei & Mattei, 2014]. 13, <i>P. megistus</i> . 14, <i>P. mitarakaensis</i> [Holótipo; Foto: Bérenger & Blanchet, 2007]. 15, <i>P. rufotuberculatus</i> . 16, <i>P. tupynambai</i> . Escalas = 5,0 mm.	58
Figuras 17-32. Hábito dorsal. 17, <i>Dipetalogaster maxima</i> . 18, <i>Eratyrus mucronatus</i> . 19, <i>Meccus phyllosomus</i> . 20, <i>Nesotriatoma bruneri</i> . 21, <i>Triatoma barberi</i> . 22, <i>T. brasiliensis</i> . 23, <i>T. dimidiata</i> . 24, <i>T. infestans</i> . 25, <i>T. lecticularia</i> . 26, <i>T. maculata</i> . 27, <i>T. matogrossensis</i> . 28, <i>T. rubrofasciata</i> . 29, <i>T. rubrovaria</i> . 30, <i>T. sordida</i> . 31, <i>T. tibiamaculata</i> . 32, <i>Rhodnius brethesi</i> . Escalas = 5,0 mm.	59
Figuras 33-49. 33-35, Cabeça, vista dorsal. 33, <i>Panstrongylus rufotuberculatus</i> . 34, <i>P. lenti</i> . 35, <i>Meccus phyllosomus</i> . 36-37, Cabeça, vista ventral. 36, <i>P. rufotuberculatus</i> . 37, <i>P. tupynambai</i> . 38-45, Cabeça, vista lateral. 38, <i>P. diasi</i> . 39, <i>P. guentheri</i> . 40, <i>Triatoma barberi</i> . 41, <i>T. matogrossensis</i> . 42, <i>T. lecticularia</i> . 43, <i>T. rubrofasciata</i> . 44, <i>T. brasiliensis</i> . 45, <i>Rhodnius brethesi</i> . 46-49, Escutelo, vista lateral. 46, <i>P. humeralis</i> . 47, <i>Nesotriatoma bruneri</i> . 48, <i>P. chinai</i> . 49, <i>Eratyrus mucronatus</i> . (Aar, ápice arredondado; Are, ápice reto; Ara, ápice reto e afilado; CC, comprimento total da cabeça; Cl, clípeo; Corc, corcunda proximal; EIO, espaço interocular; LII, LIII, LIV, segmentos do lábio; O, olho; Oc, ocelo; Pmd, placa mandibular; Pmx, placa maxilar; sl, saliência lateral; TAA, tubérculos alongados e afilados; TubA, tubérculo antenífero; TAr, tubérculo arredondado; TT, tubérculo triangular). Escalas: 33-48 = 1 mm; 49 = 2 mm.	60
Figuras 50-68. Estruturas da cabeça examinadas por microscopia eletrônica de varredura. 50-55, Cabeça, vista dorsal. 50, <i>Dipetalogaster maxima</i> . 51, <i>Panstrongylus geniculatus</i> . 52, <i>P. lutzi</i> . 53, <i>Triatoma infestans</i> . 54, <i>T. lecticularia</i> . 55, <i>Rhodnius brethesi</i> . 56-59, Tubérculo antenífero. 56, <i>P. lutzi</i> . 57, <i>P. geniculatus</i> . 58, <i>P. lignarius</i> . 59, <i>P. humeralis</i> . 60-62, terceiro artigo do lábio. 60, <i>P. rufotuberculatus</i> . 61, <i>T. rubrofasciata</i> . 62, <i>P. lignarius</i> . 63-68, região pós-ocular. 63, <i>Eratyrus mucronatus</i> . 64, <i>Meccus phyllosomus</i> . 65, <i>P. chinai</i> . 66, <i>R. brethesi</i> .	

67, *T. lecticularia*. 68, *T. rubrofasciata*. (cal, calosidade pós-ocular; Pmd, placa mandibular; sl, saliência lateral). Escalas: 50-55 = 1 mm; 56-62 = 0,1 mm; 63-68 = 0,2 mm.61

Figuras 69-88. Regiões do tórax examinadas por microscopia eletrônica de varredura. 69-74. Pronoto. 69, *Panstrongylus lignarius*. 70-74, Pronoto, parte, em diagonal. 70, *P. guentheri*. 71, *P. diasi*. 72, *Eratyrus mucronatus*. 73, *Triatoma rubrofasciata*. 74, *Rhodnius brethesi*. 75-82, Escutelo: 75, *Dipetalogaster maxima*. 76, *P. megistus*. 77, *Nesotriatoma bruneri*. 78, *P. chinai*. 79, *P. humeralis*. 80, *R. brethesi*. 81, *T. barberi*. 82, *T. rubrofasciata*. 83-88, Prosterno. 83, *P. geniculatus*. 84, *P. megistus*. 85, *P. rufotuberculatus*. 86, *T. brasiliensis*. 87, *T. rubrovaria*. 88, *T. tibiamaculata*. (Col, colar, LA, lobo anterior; LP, lobo posterior; Prl, processo anterior na margem lateral do escutelo; PrP, processo posterior do escutelo; TA, tubérculos arredondados; Taal, tubérculo do ângulo anterolateral; TT, tubérculos triangulares e afilados ; TubA, tubérculo anterior; TubL, tubérculo lateral). Escalas: 69-82 = 1 mm; 83-88 = 0,5 mm.62

Figuras 89-107. 89-91, Pro-, meso- e metasternos. 89-90, *Panstrongylus humeralis*. 90, detalhe do metasterno com tubérculos anterolaterais. 91, *P. lutzi*. 92-94, Trocânter e tibia. 92, *P. guentheri*, sem espinhos na tibia anterior. 93-94, *P. lutzi*. 94, trocânter com espinhos. 95-99, Parte do conexivo direito, vista dorsal. 95, *P. megistus*. 96, *P. guentheri*. 97, *P. guentheri*, holótipo. 98, *Triatoma infestans*. 99, *Eratyrus mucronatus*. 100-101, Abdômen, vista ventral. 100, *P. megistus*. 101, *P. geniculatus*. 102-103, Parte do conexivo, vista ventral. 102, *P. lenti*. 103, *P. rufotuberculatus*. 104-107, *Dipetalogaster maxima*. 104, hemiélitros, abdômen e conexivo, vista dorsal. 105, abdômen, vista ventral. 106, detalhe da lateral do abdômen. 107, vista lateral, segmentos IV-VI. (Mss, mesosterno; Mts, metasterno; Ps, prosterno; Tb, tibia; Tr, trocânter; TubL, tubérculos laterais). Escalas: 89-91, 95-99= 2 mm; 92-94, 102-103 = 1 mm; 100-101, 104-107 = 5 mm.63

Figuras 108-129. Ápice do abdômen e genitália masculina. 108-110, Estermitos VII e VIII, vista ventral. 108, *Panstrongylus lutzi*. 109, *P. geniculatus*. 110, *Triatoma rubrofasciata*. 111-112, Parâmero esquerdo. 111, *T. infestans*. 112, *P. chinai*. 113-14, Processo mediano do pigóforo, vista dorsal. 113, *T. infestans*. 114, *P. humeralis*. 115-119, Esclerito dorsal da faloteca. 115-116, *E. mucronatus*, vista lateral e frontal. 117-119, *P. rufotuberculatus*, vista lateral e dorsal. 118, margens laterais em suas posições normais. 119, margens laterais abertas. 120, *Rhodnius brethesi*, endosoma. 121-125, Processo distal do endosoma. 121, *T. rubrovaria*. 122-123, *P. chinai*, vista dorsal e fronto-lateral. 124-125, *P. humeralis*. 126-129, Processo lateral do endosoma. 126, *P. chinai*, detalhe do processo espinhoso. 127, *P. humeralis*, espinhos apicais. 128, *P. megistus*, espinhos em todo comprimento. 129, *P.*

<i>guentheri</i> , sem espinhos. (APD, aba do processo distal; c, conexivo; PAV, projeção apical ventral; PEs, processo espinhoso; PLD, projeção lateral dorsal do esclerito dorsal da faloteca; PrDE, processo distal do endosoma; VII e VIII, esternitos). Escalas: 108-110, 120 = 1,0 mm; 112-119, 121-144 = 0,5 mm.	64
Figuras 130-147. Segmentos andominais terminais das fêmeas examinados por microscopia eletrônica de varredura. 130-135, vista dorsal: 130, <i>Panstrongylus humeralis</i> . 131, <i>Dipetalogaster maxima</i> . 132, <i>Eratyrus mucronatus</i> . 133, <i>Triatoma infestans</i> . 134, <i>T. sordida</i> . 135, <i>Rhodnius brethesi</i> . 136-141, vista ventral: 136, <i>P. humeralis</i> . 137, <i>D. maxima</i> . 138, <i>E. mucronatus</i> . 139, <i>T. infestans</i> . 140, <i>T. sordida</i> . 141, <i>R. brethesi</i> . 142-147, vista posterior: 142, <i>P. humeralis</i> . 143, <i>D. maxima</i> . 144, <i>E. mucronatus</i> . 145, <i>T. infestans</i> . 146, <i>T. sordida</i> . 147, <i>R. brethesi</i> . (segmentos VII, VIII, IX e X; Ap, apêndice; c, conexivo; Gc8 e Gc9, gonocoxitos 8 e 9; Gp8 e Gp9, gonapófises 8 e 9). Escalas = 0,5 mm.	65
Figura 148. Dendograma apresentado por Lent & Wygodzinsky (1979) representando as relações hipotéticas dentro do gênero <i>Panstrongylus</i> Berg.	66
Figura 149. Cladogramas apresentados por Garcia <i>et al.</i> (2001) baseados em caracteres moleculares (12S, 16S e COI) para 18 espécies de Triatominae. Árvores de consenso de maioria, MP bootstrap à esquerda, NJ bootstrap à direita. Marcação em azul indica relacionamento de <i>Triatoma</i> com <i>Panstrongylus</i>	67
Figura 150. Cladograma apresentado por Hypsa <i>et al.</i> (2002) baseado em caracteres moleculares (16S) para 57 espécies de Triatominae. À esquerda, consenso de maioria e estrito (em negrito). À direita, filogenia preferida de Triatominae. Novas combinações taxonômicas em negrito. Marcação em azul indica relacionamentos de <i>Panstrongylus</i>	67
Figura 151. Cladogramas apresentados por Marcilla <i>et al.</i> (2002) baseados em caracteres moleculares (rDNA ITS-2) para 17 espécies de Triatominae, usando <i>Rhodnius prolixus</i> como grupo-externo. À esquerda, árvore baseada em análise MP usando a opção heurística; números acima da linha indicam o comprimento dos ramos (passos) e números abaixo representam a porcentagem de 1000 réplicas bootstrap. À direita, árvore derivada do modelo ML; barra de escala indica o número de substituições por posição na sequência; números representam a porcentagem de 1000 réplicas aleatórias. Espécies de <i>Panstrongylus</i> sublinhadas em azul.	68
Figura 152. Cladograma apresentado por Sainz <i>et al.</i> (2004) baseado em caracteres moleculares (12S + 16S mtDNA) para 32 espécies de Triatominae. Árvore de consenso de maioria MP bootstrap (opção ACCTRAN no PAUP*, pesos iguais). Números nos nós são os valores bootstrap como porcentagens de 1000 réplicas para parcimônia (acima), e NJ abaixo;	

somente valores >50% foram reportados. Letras entre parêntesis indicam nós bem suportados.	
Espécies de <i>Panstrongylus</i> sublinhadas em azul.	68
Figura 153. Cladograma apresentado por De Paula <i>et al.</i> (2005) baseado em caracteres moleculares (16S rDNA) para testar o relacionamento entre as tribos Rhodniini e Triatomini. Consenso estrito de 247 árvores ótimas recuperadas da análise MP. Todos os caracteres foram tratados como não ordenados com 242 informativos. Os valores acima dos ramos representam o índice comprimento/decaimento (suporte de Bremer), e valores abaixo dos ramos representam os valores de <i>bootstrap</i> . Legendas: Ectrichodiinae (+), Harpactorinae (V), Peiratinae (x), Reduviinae (*) e Salyavatinae (ø). Espécies de <i>Panstrongylus</i> e agrupamentos com as mesmas indicados em azul.	69
Figura 154. Cladograma apresentado por Ceretti-Junior <i>et al.</i> (2008). Árvore de similaridade inferida do gene 16S do rDNA mitocondrial entre triatomíneos de colônias mantidas pelo SESA-USP e GenBank. Método <i>neighbor joining</i> , kimura 2-parâmetros, 1000 replicações no teste <i>bootstrap</i> (programa MEGA). Espécies de <i>Panstrongylus</i> indicadas em azul.	70
Figura 155. Cladograma apresentado por Campos <i>et al.</i> (2013). Árvore filogenética de <i>maximum likelihood</i> (ML) para espécies de Triatomini baseada em sequências de genes 16S rDNA e Cyt b, inferidos com o modelo GTR + G. Números acima do ramo representam o valor de suporte por <i>bootstrap</i> reamostrado com 1000 réplicas e números abaixo dos ramos representam valores de <i>bootstrap</i> por parcimônia. Ramos cinza indicam os membros do complexo <i>Triatoma spinolai</i> . Marcação em azul indica relacionamento de <i>Panstrongylus</i> com <i>Triatoma</i>	71
Figura 156. Cladograma apresentado por Gardim <i>et al.</i> (2014). Consenso de inferência bayesiana da análise combinada de sequências de triatomíneos usadas para a reconstrução filogenética. Modelos de evolução molecular para cada partição foram HKY + G para 16S rDNA; GTR + I + G para Cytb; e para COI foi usada HKY + I + G. Clados marcados representam aqueles também recuperados por análises de parcimônia. Valores acima dos clados indicam probabilidades bayesianas posteriores (BPP) e os abaixo indicam <i>bootstrap</i> (PB). Espécies marcadas com asteriscos não tinham os três fragmentos do gene para a análise. Marcação em azul indica relacionamento de <i>Panstrongylus</i> com <i>Triatoma</i>	71
Figura 157. Cladograma apresentado por Ibarra-Cerdña <i>et al.</i> (2014). Filograma bayesiano derivado de uma análise de multilocos da subfamília Triatominae, incluindo <i>Zelurus petax</i> e <i>Reduvius personatus</i> (Reduviinae), como grupo-externo. A faixa geográfica para todas as espécies escolhidas do gênero <i>Triatoma</i> está destacada por cores (Américas do Norte e Central em vermelho, América do Sul em verde, e Antilhas em marrom). Espécies de	

- Panstrongylus* em preto [modificado], *Mepraia* em rosa e *Rhodnius* em lilás. O relacionamento de *Panstrongylus* com espécies de *Triatoma* envolvido em azul. 72
- Figura 158.** Cladograma apresentado por Justi *et al.* (2014). Figura representa a melhor árvore ML (esquerda) e a árvore de consenso bayesiano (direita) reconstruídas. Barras na direita mostram os grupos monofiléticos. Números acima dos ramos representam suporte do clado acima de 50 e 0,5, respectivamente. Relacionamento com espécies de *Panstrongylus* envolvido em azul. 72
- Figura 159.** Análise cladística de *Panstrongylus* Berg baseada em 74 caracteres morfológicos para 30 táxons analisada usando parcimônia no PAUP*. Árvores de consenso obtidas a partir de 840 árvores mais parcimoniosas na análise com pesos iguais (comprimento= 209 passos, IC = 0,435, IR = 0,637). À esquerda, árvore de consenso estrito. À direita, árvore de consenso de maioria. Números relativos a porcentagem de árvores com essa topologia. 73
- Figura 160.** Análise cladística de *Panstrongylus* Berg baseada em 74 caracteres morfológicos para 30 táxons analisada usando parcimônia no PAUP*. Árvore de consenso estrito obtida a partir de 21 árvores mais parcimoniosas encontradas na análise com valor de k=3 (comprimento = 209 passos, IC = 0,435, IR = 0,637). Letras e números se referem a clados discutidos no texto: números se referem aos relacionamento com o grupo-externo e letras o relacionamento dentro de *Panstrongylus*. Linha verde inclui táxons do clado 4, linha azul ao clado 6 (*Panstrongylus*) e a linha vermelha ao clado 5 (parte de *Triatoma*). 74
- Figura 161.** Análise cladística de *Panstrongylus* Berg baseada em 74 caracteres morfológicos para 30 táxons analisada usando parcimônia no PAUP*. Árvore de consenso estrito obtida a partir de 21 árvores mais parcimoniosas encontradas na análise com valor de k = 3 (comprimento = 209 passos, IC = 0,435, IR = 0,637). Letras e números antecedendo os ramos se referem a clados discutidos no texto: números se referem ao relacionamento com o grupo-externo e letras o relacionamento dentro de *Panstrongylus*. Círculos abertos representam caracteres homoplásticos, círculos pretos representam caracteres apomórficos. Números acima do círculo se referem ao número do caráter e números abaixo do círculo se referem ao estado de caráter. 75
- Figura 162.** Resultado da análise sem os caracteres referentes a genitália masculina. À esquerda, árvore de consenso estrito obtida a partir de 1438 árvores mais parcimoniosas encontradas na análise com pesagem igual (comprimento = 177 passos, IC = 0,435, IR = 0,652). À direita, árvore de consenso estrito obtida a partir de 6 árvores mais parcimoniosas encontradas na análise com valor de k = 3 (comprimento = 177 passos, IC = 0,435, IR = 0,652). 76

Figura 163. Resultado da análise sem os caracteres referentes aos segmentos abdominais terminais femininos. À esquerda, árvore de consenso estrito obtida a partir de 64 árvores mais parcimoniosas encontradas na análise com pesagem igual (comprimento = 174 passos; IC = 0,425, IR = 0,634). À direita, árvore de consenso estrito obtida a partir de 42 árvores encontradas na análise com valor de $k = 3$ (comprimento = 175 passos, IC = 0,423, IR = 0,630). 77

1. Introdução

Os reduviídeos da subfamília Triatominae Jeannel, 1919 (Insecta, Hemiptera, Heteroptera, Reduviidae) representam 151 espécies recentes e duas fósseis, distribuídas em 18 gêneros e cinco tribos (Galvão & de Paula 2014; Mendonça *et al.* 2016; Rosa *et al.* 2017). São hematófagos em todas as fases da vida pós-embionária e vetores de *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909) (Kinetoplastea, Trypanosomatidae), agente etiológico da doença de Chagas. Estima-se que 6 a 7 milhões de pessoas no mundo, a maioria na América Latina, estão infectadas por esse parasito, e que mais de dez mil pessoas morrem todo ano em consequência da doença (WHO 2017a, b).

Triatominae é grupo amplamente distribuído pelas Regiões Neotropical e Neártica, com registros adicionais em outras regiões biogeográficas. O gênero *Triatoma* Laporte, 1832 inclui 74 espécies, das quais oito têm registros na África, Ásia e Austrália: *T. amicitiae* Lent, 1951, *T. bouvieri* Larrousse, 1924, *T. cavernicola* Else & Cheong, 1977, *T. leopoldi* (Schoudeten, 1933), *T. migrans* Breddin, 1903, *T. pugasi* Lent, 1953, *T. rubrofasciata* (De Geer, 1773) e *T. sinica* Hsiao, 1965 (Galvão *et al.* 2003; Mendonça *et al.* 2016). *Linchcosteus* Distant, 1904, por sua vez, é o único gênero exclusivamente extra-americano, com ocorrência apenas na Índia (Galvão *et al.* 2003).

As principais características que diferenciam os Triatominae de outras subfamílias, mas que não são exclusivas, incluem: 1 - inserção lateral das antenas na cabeça; 2 – lábio curto e reto que não ultrapassa o primeiro par de pernas; 3 - ausência de sulco interocular desenvolvido; 4 – ausência de glândulas odoríferas na região dorsal do abdômen de ninfas; 5 - presença de membrana flexível conectando os segmentos labiais III e IV; e 6 - hábito hematofágico (Lent & Wygodzinsky 1979).

Em relação à última característica, cabe salientar que eles não são os únicos reduviídeos que se alimentam de sangue de vertebrados, com hematofagia facultativa encontrada em espécies de Emesinae Amyot & Serville, 1843, Harpactorinae Amyot & Serville, 1843, Peiratinae Amyot & Serville, 1843, Physoderinae Miller, 1954 e Reduviinae Latreille, 1807, e que alguns triatomíneos possuem hábitos predadores, se alimentando oportunisticamente de hemolinfa de invertebrados (por ex., *Belminus* Stål, 1859, *Eratyrus* Stål, 1859 e algumas espécies de *Triatoma*) (Schofield & Galvão 2009).

Existem evidências de que Triatominae representa um grupo polifilético, especialmente no que diz respeito às tribos Rhodniini Pinto, 1926 e Triatomini Jeannel, 1919, que apresentam grande disparidade morfológica e fisiológica (Schofield & Galvão 2009). Análises morfométricas e moleculares de De Paula *et al.* (2005) e Patterson (2007) também suportam

essa visão. Segundo esses autores, o grupo-irmão de Triatomini aparenta ser Reduviinae, enquanto o de Rhodniini pode ser Stenopodainae Amyot & Serville, 1843 ou Salyavatinae Amyot & Serville, 1843. A análise de Hwang & Weirauch (2012), por sua vez, encontrou Triatominae como parafilético na análise por *maximum likelihood*, devido ao relacionamento de *Opisthacidius* Berg, 1879 (Reduviinae) com o clado Cavernicolini + Rhodniini.

Hypša *et al.* (2002), em estudo filogenético com dados moleculares (DNA ribossomal (rDNA), genes 12S e 16S), entretanto, concluíram que a subfamília deveria ser considerada monofilética. A análise morfológica realizada por Weirauch (2008) também suportou o monofiletismo de Triatominae baseado nos seguintes caracteres: labro subdividido; placa mandibular muito pequena; inserção lateral das antenas; lábio reto; inserção dorsal do músculo céfálico 7, que permite a flexibilidade do último segmento labial; mandíbulas e maxilas únicas; estrutura e orientação dos “*tenent hairs*” da fosseta esponjosa; e poros ornamentados das glândulas tegumentares.

Triatomini inclui dez gêneros (Galvão & de Paula 2014): *Dipetalogaster* Usinger, 1939, *Eratyrus* Stål, 1859, *Hermanlentia* Jurberg & Galvão, 1997, *Linshcosteus*, *Meccus* Stål, 1859, *Mepraia* Mazza, Gajardo & Jörg, 1940, *Nesotriatoma* Usinger, 1944, *Panstrongylus* Berg, 1879, *Paratriatoma* Barber, 1938 e *Triatoma*. A tribo é tradicionalmente tratada como monofilética (De Paula *et al.* 2005; Justi & Galvão 2017), porém Lent & Wygodzinsky (1979) destacaram que ela não apresenta um caráter sinapomórfico sequer, sendo distinguida pela ausência de estados de caracteres apresentados pelas outras tribos, como a ausência de especialização da genitália masculina.

Panstrongylus é composto por 14 espécies recentes e uma fóssil (Ayala *et al.* 2014) com ampla distribuição dentro da Região Neotropical, se estendendo do México à Argentina (Tabela I): *P. chinai* (Del Ponte, 1929), *P. diasi* (Pinto & Lent, 1946), *P. geniculatus* (Latreille, 1811), *P. guentheri* Berg, 1879 [espécie-tipo], †*P. hispaniolae* Poinar, 2013, *P. howardi* (Neiva, 1911), *P. humeralis* (Usinger, 1939), *P. lenti* Galvão & Palma, 1968, *P. lignarius* (Walker, 1873), *P. lutzi* (Neiva & Pinto, 1923), *P. martinezorum* Ayala, 2009, *P. megistus* (Burmeister, 1835), *P. mitarakaensis* Bérenger & Blanchet, 2007, *P. rufotuberculatus* (Champion, 1899), e *P. tupynambai* Lent, 1942.

Trata-se do terceiro gênero mais diverso de Triatominae, depois de *Triatoma* e *Rhodnius* Stål, 1859. Os três são considerados os de maior importância epidemiológica, por possuírem considerável sinantropia e capacidade de domiciliação e, dessa forma, de estabelecerem o elo entre o parasito e o ser humano (Schofield 1994).

Panstrongylus é usualmente considerado monofilético, sendo primariamente definido pelo posicionamento dos tubérculos anteníferos próximos à margem anterior dos olhos (Lent & Wygodzinsky 1979). O relacionamento entre as espécies do gênero foi explorado por diferentes metodologias: morfológica (Lent & Jurberg 1975; Lent & Wygodzinsky 1979), morfométrica (Santos *et al.* 2003), molecular (Marcilla *et al.* 2002) e citogenética (Crossa *et al.* 2002). Entretanto, seu monofiletismo já foi questionado por estudos morfométricos (Patterson *et al.* 2009) e moleculares (Garcia *et al.* 2001; Hypsa *et al.* 2002; Marcilla *et al.* 2002; Sainz *et al.* 2004; de Paula *et al.* 2005; Ceretti-Junior *et al.* 2008; Campos *et al.* 2013; Gardim *et al.* 2014; Ibarra-Cerdña *et al.* 2014; Justi *et al.* 2014).

1.1. Histórico taxonômico (Figs 1–2)

Panstrongylus foi proposto por Berg (1879) para uma única espécie, *P. guentheri*. As características destacadas na descrição o distinguiam do gênero *Lamus* Stål, 1859, porém são específicas para *P. guentheri* e não diagnósticas para o gênero: forma da cabeça longa, convexa, com região interocular ampla; presença de “dente” nos tubérculos anteníferos; pronoto sem tubérculos nem cristas acentuadas; lobo anterior dividido em duas partes arredondadas; escutelo com “espinho” longo e quase reto; e duas séries de espinhos na região inferior dos fêmures anteriores e intermediários.

Lamus Stål, 1859, por sua vez, havia sido descrito para duas espécies: *L. megistus* e *L. geniculatus*, baseado na conformação geral da cabeça e, principalmente, pela antena inserida junto dos olhos. Por ser um nome pré-ocupado por *Lamus* Stål, 1854 (Heteroptera, Pentatomidae), Kirkaldy (1904) redenominou *Lamus* (Heteroptera, Reduviidae) como *Mestor* Kirkaldy, 1904.

Lethierry & Severin (1896) incluíram em *Panstrongylus* somente *P. guentheri*, e *L. megistus*, *L. geniculatus* e *L. corticalis* Waker, 1873 em *Lamus*. Champion (1899) estabeleceu a sinonimia de *L. corticalis* com *L. geniculatus*, afirmou que *Lamus* possuía antenas inseridas muito próximas aos olhos, e descreveu uma nova espécie, *L. rufotuberculatus*. Distant (1902) transferiu *Conorrhinus lignarius* para *Lamus*.

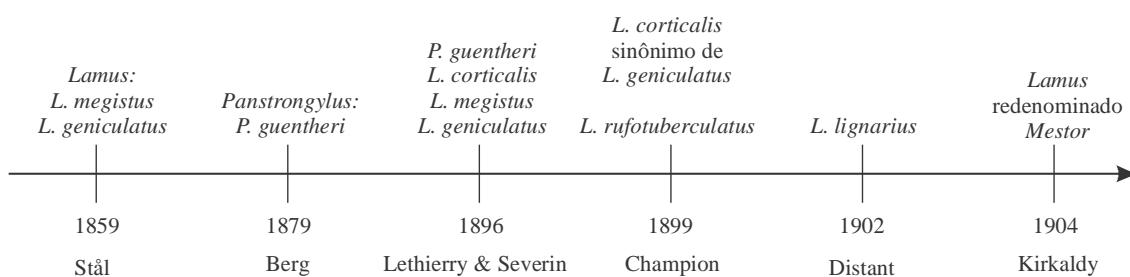


Figura 1. Linha cronológica com o histórico da taxonomia de *Panstrongylus* entre os anos de 1859 e 1904.

Lamus foi considerado sinônimo de *Triatoma* por Neiva (1914) sob a alegação de que o primeiro foi baseado em características de pouco valor genérico. Neiva (*op. cit.*) também sinonimizou *Panstrongylus* com *Triatoma*, após estudar a espécie-tipo do primeiro, *P. guentheri*, e considerar que essa seria semelhante a *T. howardi* e *T. africana* Neiva, 1911, principalmente quanto à conformação do tórax e seus lóbulos. Dessa data em diante, influenciados pelo trabalho de A. Neiva, espécies que conformariam com *Lamus* ou *Panstrongylus* passaram a ser descritas no gênero *Triatoma* por quase vinte anos.

Pinto (1925) descreveu *T. larroussei* Pinto, 1925. Posteriormente, Pinto (1927) reiterou a sinonímia de *Panstrongylus* com *Triatoma*, e sinonimizou *T. larroussei* com *P. guentheri*. Na mesma década, Del Ponte (1929) descreveu *T. chinai* e *T. seai* Del Ponte, 1929.

Pinto (1931) revalidou *Panstrongylus*, considerando como sinônimos do mesmo *Lamus*, *Mestor*, *Conorhinus* Laporte, 1833 pro parte, e *Triatoma* pro parte. Pinto (*op. cit.*) considerou *Panstrongylus* caracterizado pela forma geral de um representante do gênero *Triatoma*, mas com a cabeça curta, região ocular, quando vista de perfil, bem mais larga que a anteocular, e tubérculos anteníferos situados junto dos olhos, gerando a impressão de que surgiriam dos olhos.

Usinger (1939, 1944) considerou novamente *Panstrongylus* e *Mestor* como gêneros distintos, porém Lent & Pifano (1940) analisaram o histórico dos dois táxons e resolveram manter a decisão de Pinto (1931).

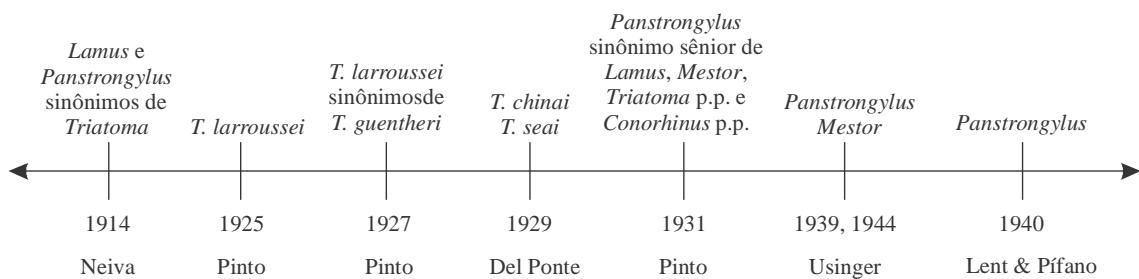


Figura 2. Linha cronológica com o histórico da taxonomia de *Panstrongylus* entre os anos de 1914 e 1940.

Entre 1940 e 1968, quatro espécies foram descritas (*P. tupynambai*, *P. diasii*, *P. herreri* Wygodzinsky, 1948 e *P. lenti*) e três sinonimizadas: *P. seai* com *P. larroussei*, *P. larroussei* com *P. guentheri* (novamente), e *T. africana* com *P. megistus* (Pinto & Lent 1946; Wygodzinsky 1949; Abalos & Wygodzinsky 1951, Lent 1960).

De Lucena (1959) descreveu a subespécie *P. megistus leucofasciata* De Lucena, 1959. No ano seguinte, Lent (1960) transferiu *T. howardi* para *Panstrongylus* e produziu uma chave

de identificação para as 11 espécies válidas até a data, atualizando seus registros de distribuição geográfica.

Entre 1968 e 1979, *Panstrongylus* foi revisado diversas vezes e suas espécies redescritas, com acréscimo de informações das genitálias masculinas e femininas (Lent & Jurberg 1968; Ortiz 1971; Lent & Jurberg 1975; Lent & Wygodzinsky 1979). Adicionalmente, *P. parageniculatus* Ortiz, 1971 foi descrita, e em seguida *T. tenuis* Neiva, 1914 e *P. parageniculatus* sinonimizadas com *P. geniculatus* (Lent & Wygodzinsky 1979).

Entre 1996 e 2007, três espécies foram descritas (*P. turpiali* Valderrama *et al.*, 1996, *P. sherlocki* Jurberg *et al.*, 2001, e *P. mitarakaensis* Bérenger & Blanchet, 2007) e três foram sinonimizadas: *P. turpiali* com *P. chinai*, *P. herreri* com *P. lignarius*, e *P. sherlocki* com *P. lutzi* (Lent 1997; Marcilla *et al.* 2002; Garcia *et al.* 2005).

Ainda no mesmo período, Papa *et al.* (2003) descreveram o macho de *P. lenti* e Galvão *et al.* (2003) publicaram uma lista das espécies válidas de Triatominae, atualizando seus registros de distribuição geográfica.

Patterson *et al.* (2009) realizaram uma revisão da literatura acerca de *Panstrongylus*, resumindo o status do grupo de acordo com estudos filogenéticos recentes, e apresentaram um sumário comparativo da biologia, ecologia e importância epidemiológica para cada espécie do grupo.

No mesmo ano, Ayala (2009) descreveu *P. martinezorum* a partir de dois exemplares machos da Venezuela. Mais recentemente, Poinar (2013) descreveu *P. hispaniolae*, espécie fóssil de âmbar dominicano. Por fim, Ayala *et al.* (2014) descreveram a fêmea de *P. martinezorum* e forneceram uma chave de identificação atualizada para o gênero.

1.2. Estudos comparativos

1.2.1. Morfológicos

Lent & Jurberg (1975) estudaram as genitálias masculina e feminina de 13 espécies de *Panstrongylus* e concluíram que somente três estruturas poderiam ser usadas para distinguí-las: processo do endosoma e vesica dos machos, e gonocoxitos do nono segmento abdominal das fêmeas. Os mesmos autores agruparam espécies do gênero baseados no processo do endosoma. Lent & Wygodzinsky (1979), em seguida, utilizaram 21 caracteres – diferenciando-os intuitivamente como plesiomórficos e apomórficos – para construir um dendograma que mostrasse o relacionamento entre as espécies de *Panstrongylus* (Fig. 148).

1.2.2. Morfométricos

Santos *et al.* (2003) realizaram um estudo de morfometria tradicional da cabeça de treze espécies: *P. chinai*, *P. diasi*, *P. geniculatus*, *P. guentheri*, *P. herreri* Wygodzinsky, 1948 (= *P. lignarius*), *P. humeralis*, *P. lenti*, *P. lignarius*, *P. lutzi*, *P. megistus*, *P. rufotuberculatus*, *P. sherlocki* Jurberg, Carcavallo & Lent, 2001 (= *P. lutzi*) e *P. tupynambai*. O resultado indicou que *Panstrongylus* é bastante homogêneo quanto a essa característica, com exceção de *P. rufotuberculatus*, que apareceu separada das outras espécies, e três outras espécies que, segundo os autores, não foram analisadas com tamanhos amostrais adequados: *P. diasi*, *P. lenti* e *P. tupynambai*.

Patterson *et al.* (2009) compararam as diferenças na forma da cabeça de *Panstrongylus*, *Triatoma* e *Rhodnius* em uma análise morfométrica de ninfas de quinto estádio e adultos de *P. megistus*, *T. lecticularia* (Stål, 1859), *T. infestans* (Klug, 1834) e *R. prolixus* Stål, 1859. O resultado mostrou uma sobreposição na forma da cabeça de ninfas de *T. lecticularia* e *P. megistus*.

1.2.3. Citogenético

Crossa *et al.* (2002) estudaram o cariótipo e o processo de meiose dos machos de *Panstrongylus chinai*, *P. geniculatus*, *P. herreri* (= *P. lignarius*), *P. lignarius*, *P. megistus*, *P. rufotuberculatus* e *P. tupynambai*. Todas as espécies apresentaram o mesmo mecanismo sexual e 20 autossomos, com exceção de *P. megistus*, com somente 18 autossomos. Além disso, as análises de padrões “C-banding” e do comportamento meiótico dos cromossomos permitiram a identificação de três grupos diferenciados: 1) *P. megistus*; 2) *P. chinai*, *P. herreri*, *P. lignarius* e *P. rufotuberculatus*; e 3) *P. tupynambai*. Os autores também consideraram *P. herreri* e *P. lignarius* citogeneticamente idênticas, reforçando a hipótese de sinonímia entre as duas espécies.

Em relação a *P. geniculatus*, Crossa *et al.* (2002) afirmaram que a soma de características cromossomais variáveis, ampla distribuição geográfica e variabilidade fenética sugerem tratar-se de um complexo de pelo menos duas espécies distintas.

1.2.4. Moleculares

Algumas espécies de *Panstrongylus* foram incluídas em análises moleculares da subfamília, surgindo algumas vezes como grupos-irmãos de espécies de outros gêneros. Esses estudos serão sintetizados abaixo para ilustrar a discussão relacionada ao monofiletismo ou não de *Panstrongylus*. Os cladogramas dos estudos citados estão representados nas Figs 149–158.

Garcia *et al.* (2001) analisaram as relações filogenéticas entre 18 espécies de Triatominae baseados em sequências de DNA mitocondrial (mtDNA): 11 do complexo *Triatoma infestans*, quatro de diferentes complexos de *Triatoma* e, como grupo-externo, *Mepraia spinolai* (Mazza, Gajardo & Jörg, 1940), *Panstrongylus megistus* e *Rhodnius prolixus*. Como resultado, *P. megistus* surgiu como grupo-irmão de *T. protracta* (Uhler, 1894) + (*T. dimidiata* (Latreille, 1811) + *T. mazzotti* Usinger, 1941 [= *Meccus mazzotti*]), ou apenas de *T. dimidiata* + *T. mazzotti* (Fig. 149). Tal configuração não permite inferir sobre *Panstrongylus*, mas demonstrou o não monofiletismo de *Triatoma*.

Hypsa *et al.* (2002) realizaram um estudo da filogenia e evolução de Triatominae utilizando rDNA 16S e 12S. Foram analisadas 57 espécies de três tribos (Rhodniini, Linshcosteini [atualmente incluída em Triatomini] e Triatomini), dentre as quais, quatro de *Panstrongylus*: *P. herreri* (= *P. lignarius*), *P. megistus*, *P. geniculatus* e *P. lutzi*. O cladograma resultante utilizado para a discussão pelos autores (Fig. 150, lado direito) não questionou o monofiletismo de *Panstrongylus*, pois as quatro espécies do gênero foram recuperadas em um único clado, irmão de *Nesotriatoma* Usinger, 1944, e *Triatoma tibiamaculata* (Pinto, 1926) como irmão desses dois gêneros. Entretanto, um dos cladogramas gerados no mesmo estudo (Fig. 150, lado esquerdo) demonstrou o relacionamento próximo de *P. megistus* com *T. tibiamaculata*, e de *P. herreri* (= *P. lignarius*) com *Nesotriatoma*, resultando no não monofiletismo de *Panstrongylus*.

Marcilla *et al.* (2002) analisaram as relações filogenéticas de Triatominae através de sequências do gene de rDNA espaçador transcrito interno 2 (ITS-2), incluindo dez populações de seis espécies de *Panstrongylus* (*P. megistus*, *P. geniculatus*, *P. rufotuberculatus*, *P. lignarius*, *P. herreri* [= *P. lignarius*] e *P. chinai*). As árvores filogenéticas obtidas sugeriram que *Panstrongylus* seria polifilético, consistindo em uma série de linhagens de maior ou menor afinidade com espécies de *Triatoma*, *Meccus* e *Dipetalogaster*. Porém, Patterson *et al.* (2009) discutiram esse resultado e apontaram que a análise incluía poucas espécies sul-americanas de *Panstrongylus*, destacando a necessidade de uma análise filogenética abrangente do gênero.

Sainz *et al.* (2004) compararam fragmentos de mtDNA de 32 espécies de Triatominae, sendo 26 de *Triatoma* e seis de outros gêneros: *Panstrongylus megistus*, *P. herreri* (= *P. lignarius*), *Mepraia spinolai*, *Rhodnius prolixus*, *Dipetalogaster maxima* (Uhler, 1984) e *Eratyrus mucronatus* Stål, 1859. Exceto por *R. prolixus*, as outras espécies do grupo-externo foram distintas de *Triatoma* com valores de suporte muito baixos. Com relação a

Panstrongylus, a análise resultou no clado (*P. megistus* + *E. mucronatus*) + (*P. herreri* + *Triatoma tibiamaculata*) (Fig. 152), indicando seu merofiletismo.

De Paula *et al.* (2005) estavam interessados em testar o relacionamento entre Rhodniini e Triatomini através de análises de 16S rDNA. Foram incluídas 43 espécies de Triatomini, 14 espécies de Rhodniini e, como grupo-externo, 15 espécies de outras subfamílias de Reduviidae. A análise demonstrou que Rhodniini e Triatomini não seriam grupos-irmãos, Triatominae não seria monofilética, e que *Panstrongylus* seria polifilético, com espécies mais proximamente relacionadas a *Eratyrus* ou a *Triatoma* (Fig. 153).

Ceretti-Junior *et al.* (2008) analisaram sequências de 16S mtDNA de 32 espécies dos gêneros *Eratyrus*, *Dipetalogaster*, *Linschcosteus*, *Mepraia*, *Panstrongylus* (*P. geniculatus*, *P. herreri* [= *P. lignarius*], *P. lutzi* e *P. megistus*), *Psammolestes*, *Rhodnius* e *Triatoma*. Como resultado, *Panstrongylus* se mostrou parafilético, formando dois clados distintos: (*P. herreri* + *P. megistus*) foi recuperado como grupo-irmão de um clado contendo espécies de *Triatoma*, *Mepraia*, *Dipetalogaster* e *Eratyrus*, e esses dois clados em conjunto seriam irmãos de (*P. geniculatus* + *P. lutzi*) (Fig. 154).

Campos *et al.* (2013) realizaram uma análise filogenética da tribo Triatomini com foco no complexo *Triatoma spinolai*, baseados em sequências de rDNA, genes 16S e citocromo b (Cyt b). O estudo incluiu 30 espécies de *Triatoma*, *Dipetalogaster maxima*, *Panstrongylus megistus*, *P. herreri* (= *P. lignarius*), *Mepraia spinolai*, *M. gajardoi* Frias, Henry & Gonzalez, 1998 e, como grupo-externo, *Tapeinus fuscipennis* Stål, 1874 e *Tiarodes venenatus* Cai & Sun, 2001 (Reduviidae, Reduviinae). *Panstrongylus megistus* surgiu como grupo-irmão de *T. tibiamaculata* (Fig. 155).

Gardim *et al.* (2014) realizaram uma análise filogenética utilizando múltiplos fragmentos de mtDNA (Cyt b, citocromo oxidase I e 16S rDNA) para avaliar o relacionamento entre *Triatoma melanocephala* Neiva & Pinto, 1923, *T. tibiamaculata*, *T. vitticeps* (Stål, 1859) e outras espécies do subcomplexo *T. brasiliensis*. Foram incluídas 22 espécies de *Triatoma*, duas de *Meccus*, três de *Mepraia*, duas de *Rhodnius*, *Dipetalogaster maxima*, *Panstrongylus herreri* (= *P. lignarius*) e *P. megistus*. Com relação a *Panstrongylus*, o resultado foi o mesmo que o encontrado por Campos *et al.* (2013), com *P. herreri* irmão de (*P. megistus* + *T. tibiamaculata*) (Fig. 156).

Ibarra-Cerdene *et al.* (2014) tiveram como objetivo verificar se o conservadorismo de nicho é um padrão comum entre as espécies vetoras de *Trypanosoma cruzi* das Américas do Norte e Central. Uma parte do estudo consistiu em analisar sequências de genes mitocondriais e nucleares para reconstruir as relações filogenéticas entre as espécies. Com relação a

Panstrongylus, *P. herreri* (= *P. lignarius*) foi recuperado como grupo-irmão de um clado contendo *Dipetalogaster maxima* e três espécies centro- e norte-americanas de *Triatoma*, e *P. megistus* como irmão de *T. flava* (= *Nesotriatoma flava*) (Fig. 157).

Finalmente, Justi *et al.* (2014) realizaram uma análise filogenética da tribo Triatomini baseada em seis marcadores moleculares (mitocondriais 16S, citocromo oxidase I e II (COI e COII) e Cyt B, e nucleares 18S e 28S). O estudo incluiu todos os gêneros da tribo (54 espécies): *Dipetalogaster maxima*, *Eratyrus mucronatus*, *Hermanlentia matsunoi* (Fernández-Loayza, 1989), *Linschcosteus* sp., *Panstrongylus geniculatus*, *P. lignarius*, *P. lutzi*, *P. megistus*, *P. tupyambai*, *Paratriatoma hirsuta* Barber, 1938 e *Triatoma* (44 espécies), além de *Rhodnius* (10 espécies; Rhodniini) e *Stenopoda* sp. (Reduviidae, Stenopodinae). Nas topologias encontradas nesse trabalho (Fig. 158), *Panstrongylus* é parafilético, com espécies mais proximamente relacionadas a *Triatoma flava* (= *Nesotriatoma flava*) ou a *T. tibiamaculata*.

1.3. Variabilidade morfológica

Triatominae apresenta grande plasticidade fenotípica, desenvolvendo mudanças morfológicas rápidas em resposta a variabilidade do meio ambiente, o que gera um problema na delimitação de características específicas. Uma mesma espécie pode apresentar uma ampla variedade de tamanhos e cores, podendo muitas vezes ser tratada erroneamente como espécies ou subespécies distintas (Dujardin *et al.* 2009).

Essa variação fenotípica pode ocorrer dependendo do grau de invasão a ambientes domésticos (doméstico x silvestre), de condições ambientais bióticas e abióticas (densidade populacional; ambientes escuros x claros), de fontes alimentares e da temperatura (Schofield 1988; Dujardin *et al.* 2009; Naterro *et al.* 2013).

Triatoma infestans, por exemplo, apresenta uma ampla distribuição e variedade de habitats e 13 diferentes nomes foram considerados como sinônimos juniores da espécie (Dujardin *et al.* 2002; Galvão *et al.* 2003). Duas espécies de *Panstrongylus*, *P. lignarius* e *P. herreri*, também foram sinonimizadas, e foi observado que a primeira representa a forma silvestre e a última, a forma doméstica da mesma espécie (Marcilla *et al.* 2002).

Diversos trabalhos relacionaram diferenças entre populações silvestres daquelas criadas em laboratório, fazendo um paralelo com o que pode ocorrer com a invasão do ambiente doméstico. Dujardin *et al.* (1997) e Dujardin *et al.* (1998) observaram uma redução geral no tamanho de espécimes domésticos em relação aos silvestres de *Triatoma infestans* e *Panstrongylus rufotuberculatus*, respectivamente. Dujardin *et al.* (1999), ao tratarem de

dimorfismo sexual, sugeriram que em populações próximas à capacidade máxima, que é o caso de populações domésticas e de laboratório, a quantidade de sangue ingerida por indivíduo diminuiria devido à competição. Assim, indivíduos menores sobreviveriam e o tamanho da população diminuiria, principalmente no caso das fêmeas, que necessitam de maior quantidade de sangue.

Jaramillo *et al.* (2002) compararam, através da morfometria da cabeça e asas de adultos, populações selvagens de *Panstrongylus geniculatus* e seus descendentes criados em laboratório por cinco gerações. Como resultado, observaram que o tamanho isométrico da cabeça e das asas diminuiu significativamente entre os parentais e as crias de laboratório, o dimorfismo sexual foi significante em todas as gerações e a forma não mostrou diferença. Como o dimorfismo sexual é frequentemente usado como marcador de comportamento sinantrópico, os autores sugeriram que devem ser necessárias mais de cinco gerações para estabilizar colonizações em habitações humanas.

Em relação à forma, Dujardin *et al.* (2009) discutiram que essa apresenta um determinismo genético e é um caráter poligênico, que não se modifica facilmente; porém já foram encontradas diferenças significativas na forma da cabeça de espécimes de *T. dimidiata* que habitam cavernas, em relação às selvagens e domésticas, devido à redução do tamanho dos olhos.

2. Justificativa

Todos os triatomíneos apresentam importância epidemiológica por serem potenciais vetores de *Trypanosoma cruzi*, agente etiológico da Doença de Chagas. A mesma ainda não possui vacina ou cura definitiva, e com a expansão das populações humanas em áreas silvestres, o controle dos vetores é a principal forma de diminuir a incidência da doença. Dessa forma, a correta identificação taxonômica e o entendimento da evolução do gênero *Panstrongylus* são importantes não apenas do ponto de vista teórico, mas também para contribuir para estudos de controle de vetores.

Além disso, embora muitos estudos já tenham sido realizados com o objetivo de se entender o relacionamento entre as espécies de triatomíneos, ainda não existe um consenso. Muitas hipóteses foram propostas, incluindo aquelas que colocam como grupos-irmãos espécies de gêneros distintos, levantando dúvidas sobre o monofiletismo de *Panstrongylus*.

Adicionalmente, nunca foi realizado um estudo filogenético do gênero *Panstrongylus*, molecular ou morfológico. Evidencia-se, portanto, a necessidade de uma análise abrangente

do gênero, com grande número de caracteres morfológicos de todas suas espécies descritas e de grupos considerados próximos em trabalhos anteriores.

Os resultados da presente análise são importantes para auxiliar futuros trabalhos acerca da tribo e da subfamília, proporcionando subsídios para que melhor se compreendam suas filogenias e evolução.

3. Objetivos

3.1. Geral

Realizar análise filogenética do gênero *Panstrongylus* Berg, 1879.

3.2. Específicos

- Avaliar caracteres morfológicos descritos na literatura e detectar/ descrever caracteres ainda não utilizados;
- Gerar hipóteses de relação filogenética entre as espécies de *Panstrongylus*;
- Testar o monofiletismo de *Panstrongylus*.

4. Material e métodos

4.1. Seleção dos táxons terminais

Os táxons do grupo-interno representam as 14 espécies recentes de *Panstrongylus* consideradas atualmente como válidas (Tabela I; Figs 3–16). Considerando as hipóteses de relacionamento propostas por Garcia *et al.* (2001), Hypsa *et al.* (2002), Marcilla *et al.* (2002), Sainz *et al.* (2004), de Paula *et al.* (2005), Ceretti-Junior *et al.* (2008), Campos *et al.* (2013), Gardim *et al.* (2014), Ibarra-Cerdña *et al.* (2014) e Justi *et al.* (2014), o grupo-externo foi formado a partir de espécies consideradas proximamente relacionadas a *Panstrongylus* (Tabela I; Figs 17–32). Foram incluídas uma espécie de cada subcomplexo de *Triatoma* proposto por Schofield & Galvão (2009) (Tabela I), por ser o gênero de maior riqueza de espécies em Triatomini e aquele que mais se sobreponha a *Panstrongylus* nas análises prévias. As mudanças recentes propostas por Pita *et al.* (2016) e Alevi *et al.* (2017), que eliminaram o subcomplexo *T. matogrossensis*, mudaram algumas espécies de subcomplexo e propuseram dois novos subcomplexos, *T. pseudomaculata* (*T. arthurneivai*) e *T. vitticeps*, não foram consideradas porque o enfoque desse trabalho não é o gênero *Triatoma*. Os complexos *T. dispar* e *M. spinolai* não foram incluídos na análise, ao passo que *Meccus* e *Nesotriatoma* são considerados como gêneros válidos. *Rhodnius brethesi* Matta, 1919, da tribo Rhodniini, foi utilizada como ponto de enraizamento das árvores obtidas.

4.2. Material

A maior parte do material estudado está depositada na Coleção de Triatomíneos do Instituto Oswaldo Cruz (CTIOC), que dispõe de 4184 espécimes de Triatominae, incluindo espécimes-tipo de 79 espécies (Rodrigues *et al.* 2015).

Também foram examinados espécimes obtidos por empréstimo ou através de visitas às coleções entomológicas (curadores entre parênteses; Tabela I): BMNH, The Natural History Museum, Londres, Reino Unido (Sr. Mick Webb); CEIOC, Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil (Dra. Jane Costa); COLVEC, Coleção de Vetores da Doença de Chagas, Fundação Oswaldo Cruz, Belo Horizonte, Brasil (Dra. Raquel Aparecida Ferreira); MLPA, Museo de la Plata, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina (Dra. María del Carmen Coscarón); MNHN, Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, França (Dr. Eric Guibert); MNRJ, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (Dr. Gabriel Mejdalani); MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (Dra. Eliana M. Cancello); e ZMHB, Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlim, Alemanha (Dr. Jürgen Deckert).

4.3. Dissecção e ilustrações

Os oitavo e nono segmentos do corpo dos insetos foram retirados com auxílio de estiletes e pinças, e fervidos em solução aquosa de hidróxido de potássio (KOH) a 10%, por tempo variável, para amolecimento do exoesqueleto e dos tecidos. As partes dissecadas foram acondicionadas em microtubos com glicerina após seu estudo e alfinetadas junto ao espécime de origem.

As ilustrações foram elaboradas com a utilização de microscópio estereoscópio Zeiss Stemi SV6 acoplado à uma câmara clara. Fotografias de alta resolução foram obtidas com câmeras digitais Leica DMC 2900 acopladas aos microscópios estereoscópicos de automontagem Leica M205C, do Laboratório de Biodiversidade Entomológica, Instituto Oswaldo Cruz (LABE/IOC), e do Laboratório Nacional e Internacional de Referência em Taxonomia de Triatomíneos, Instituto Oswaldo Cruz (LNIRTT/IOC), e também com uma câmera digital Nikon D90, usando os softwares Helicon Remote (versão 3.8.4 W) e Helicon Focus 6, ambos do MNHN. Edições finais foram realizadas nos programas Corel Photo-Paint X7 e CorelDraw X7.

4.4. Microscopia eletrônica de varredura

Os espécimes de colônia foram mortos por congelamento e lavados com detergente. Os exemplares de coleção foram amolecidos em câmara úmida e igualmente lavados com detergente. Em seguida, as estruturas de interesse foram destacadas, desidratadas em séries alcoólicas (álcool 60%, 70%, 80%, 90% e absoluto), secadas em estufa a 50º C por 30 minutos e fixadas em suportes de alumínio (*stubs*) com auxílio de fita dupla face.

As estruturas foram pulverizadas com metal em duas plataformas: Plataforma de Microscopia Eletrônica Rudolf Barth (IOC, Rio de Janeiro), e Instituto de Química da Universidade Estadual Paulista “Julio Mesquita Filho” (UNESP, Araraquara). As micrografias também foram obtidas nas mesmas plataformas, através dos microscópios JEOL JSM-6390LV (IOC) e Topcon SM-300 (UNESP).

4.5. Mensurações

Para mensurações de machos e fêmeas de todas as espécies estudadas utilizou-se uma ocular micrométrica acoplada ao microscópio estereoscópico Zeiss Stemi SV6.

4.6. Terminologia

A terminologia geral empregada segue Lent & Wygodzinsky (1979). Para a genitália masculina foi seguida aquela proposta por Lent & Jurberg (1968) e para os segmentos abdominais terminais das fêmeas, Rosa *et al.* (2010). A terminologia utilizada para algumas estruturas de Triatominae, vide os trabalhos citados acima, não corresponde à estruturas homólogas de outros Heteroptera e, por isso, optamos por padronizá-las com base em Schuh & Slater (1995) e Weirauch (2008). A correspondência entre as terminologias foi inserida ao longo da descrição dos caracteres.

4.7. Levantamento de caracteres

Os caracteres utilizados são relativos à morfologia externa, à genitália masculina e à terminália feminina de indivíduos adultos. O levantamento dos caracteres foi realizado com base no estudo morfológico de espécimes e complementado com dados da literatura.

A codificação dos caracteres seguiu o método de padronização sugerido por Sereno (2007) e Brazeau (2011), que recomendam o uso de contingência de caracteres (Forey & Kitching 2000) para o tratamento de estruturas neomórficas. A matriz de caracteres foi confeccionada com auxílio do programa Mesquite versão 3.31 (Maddison & Maddison 2017).

Os estados de caráter foram codificados como “?” em condições desconhecidas e “-“ em condições inaplicáveis.

4.8. Análise filogenética

A análise dos caracteres e interpretação dos resultados seguiu os princípios da sistemática filogenética (Hennig 1966), explicitados em Wiley (1981) e Amorim (2002). Todos os caracteres foram considerados não ordenados, uma vez que não há evidências ou hipóteses prévias para a transformação dos estados encontrados (Fitch 1971).

Para a execução da análise, foi utilizado o programa PAUP* 4.0a159 para Windows (Swofford 2003). A busca por cladogramas mais parcimoniosos foi conduzida utilizando o algoritmo de busca heurística com 1000 replicações, 5000 sequências adicionais, 10 árvores salvas por replicação, e *tree bisection reconnection* (TBR) como algoritmo de permuta dos ramos. Os caracteres foram tratados com pesagem igual e por pesagem implicada e, em seguida, ambos os métodos de otimização de caráter ACCTRAN e DELTRAN foram testados. A comparação entre as árvores obtidas foi feita com os valores de índice de consistência (IC) e índice de retenção (IR) e, para visualizar as ambiguidades entre as hipóteses geradas, foram realizados os consensos estrito e de maioria de todas as árvores (*min. length = 0*).

Primeiramente, os diferentes valores de replicações (10, 100, 1000, 10000) e de sequências adicionais (1000 a 10000) foram testados em buscas heurísticas com pesagem igual dos caracteres, uma vez que, dependendo do valor escolhido, as buscas poderiam gerar um número maior ou menor de árvores mais parcimoniosas. O resultado gerado levou aos mesmos números de árvores mais parcimoniosas e, assim, foram definidos os valores de 1000 e 5000, respectivamente.

Na pesagem igual, o mesmo peso é atribuído a todos os caracteres, e na pesagem implicada os caracteres são tratados com pesos inversamente proporcionais aos seus níveis de homoplasia (Goloboff 1993). Foram testados diferentes valores de K (1 a 15) no tratamento por pesagem implicada, pois a definição do valor de k é dependente da matriz e, segundo Goloboff *et al.* (2008) a pesagem melhora a análise filogenética, gerando resultados mais estáveis e grupos mais bem suportados. As árvores foram enraizadas *a posteriori* (Nixon & Carpenter 1993) em *Rhodnius brethesi*. Os cladogramas foram editados no programa CorelDraw X7.

5. Resultados e discussão

5.1. Lista de caracteres

No total, codificaram-se 74 caracteres: 64 binários e 10 multiestado. Os caracteres e estados utilizados na análise estão listados abaixo e, quando necessário, foram incluídas ilustrações e/ou comentários acerca de suas delimitações e aplicações. Ao lado de cada caráter, foram indicados os índices de consistência (IC) e de retenção (IR) relativos ao consenso estrito.

Revestimento do corpo

- 1-** Tegumento, cerdas douradas grossas e densas: (0) Ausentes; (1) Presentes (Fig. 33). (IC = 100; IR = 0)

O tegumento com cerdas curtas e esparsas, nem sempre perceptíveis, foi citado para *Panstrongylus* por Lent & Jurberg (1975) e Lent & Wygodzinsky (1979), mas cerdas douradas grossas e densas são facilmente visualizadas em *P. rufotuberculatus*.

- 2-** Tegumento, cerdas longas e densas: (0) Ausentes; (1) Presentes (Figs 35, 64). (IC = 33; IR=0)

Cabeça

- 3-** Cabeça, tegumento granuloso: (0) Ausente; (1) Presente (Figs 50, 53–55, 68). (IC = 33; IR= 83)

O tegumento da cabeça é granuloso quando apresenta tubérculos setíferos densos, independente do tamanho desses. Lent & Wygodzinsky (1979) afirmaram que Triatomini incluiria espécies com tegumento liso a rugoso, com ou sem pequenos grânulos setíferos, enquanto *Panstrongylus* não apresentaria grânulos setíferos. Recentemente foram descritas duas espécies que apresentam tegumento granuloso: *P. martinezorum* e *P. mitarakaensis*.

- 4-** Cabeça, comprimento em relação à largura: (0) Menos de duas vezes mais longa que larga; (1) Duas vezes ou mais longa que larga. (IC = 20; IR = 0)

O comprimento da cabeça é considerado a distância entre a margem distal do pós-clípeo e a margem da região pós-ocular que antecede o pescoço, em vista dorsal (Fig. 33). O clípeo é dividido em dois escleritos: o anteclípeo (ou tylus), pequeno, articulado e distal, e o pós-

clípeo, grande e proximal. Somente o pós-clípeo é mencionado em descrições de triatomíneos, sendo nomeado somente de “clípeo” (Lent & Wygodzinsky 1979).

Lent & Jurberg (1975) consideraram *Panstrongylus* com cabeça curta e larga, cerca de um terço mais longa que larga. Lent & Wygodzinsky (1979) consideraram que a cabeça dos triatomíneos seria em geral três vezes mais longa que larga na região dos olhos, mas que em *Panstrongylus* ela seria curta e larga.

Nenhuma espécie estudada apresentou a cabeça três vezes mais longa que larga; as mais alongadas são as de *Eratyrus mucronatus* e *Triatoma matogrossensis* Leite & Barbosa, 1953, com 2,40–2,85 e 2,36–2,56 vezes, respectivamente. Em relação a *Panstrongylus*, existe grande variação de tamanho, de 1,14 a 1,80 vezes mais longa que larga.

- 5-** Cabeça, comprimento em relação ao comprimento do pronoto: (0) Mais curta (<0,9); (1) Tão longa quanto ou mais longa ($\geq 0,9$). (IC = 33; IR = 81)

O comprimento do pronoto é considerado como a distância entre as margens proximal e distal, na região mediana da estrutura. Como existe variação intraespecífica, com espécimes da mesma espécie com cabeça levemente mais curta ou levemente mais longa que o pronoto, optamos por delimitar esse valor para os estados de caráter.

- 6-** Região anteocular, comprimento em relação à pós-ocular: (0) Menos de duas vezes mais longa; (1) Pelo menos duas vezes mais longa. (IC = 100; IR = 100)

O comprimento da região anteocular é considerado como a distância entre a margem distal do clípeo (pós-clípeo) e uma linha imaginária tangenciando o limite anterior dos olhos, em vista dorsal. A região pós-ocular, por sua vez, é a medida a partir de uma linha imaginária tangenciando o limite posterior dos olhos até a extremidade distal da porção pós-ocular da cabeça, anterior ao pescoço. Tais medidas podem ser observadas na Figura 33.

- 7-** Olho, comprimento em relação ao comprimento total da cabeça, vista dorsal: (0) Menor ou igual a 1/4; (1) Maior que 1/4. (IC = 25; IR = 72)

- 8-** Olho, largura em relação à largura do espaço interocular: (0) Menos da metade (< 0,5); Mais da metade ($> 0,5$). (IC = 33; IR = 66)

A medida da largura de ambos o olho e o espaço interocular é medida transversalmente na região mediana, em vista dorsal (Fig. 33). Lent & Jurberg (1975) afirmaram que *Panstrongylus* apresentaria olhos relativamente grandes.

9- Região pós-ocular, forma da área lateral, vista dorsal: (0) Conspicuamente arredondada (Figs 53–55); (1) Aproximadamente reta (Figs 50–52). (IC = 25; IR = 70)

10- Região pós-ocular, calosidade entre o olho e a lente ocelar: (0) Ausente; (1) Presente (Figs 55, 66). (IC = 100; IR = 0)

A presença de calosidades pós-oculares com muitos tubérculos espiniformes é diagnóstica para Rhodniini (Lent & Wygodzinsky 1979; Carcavallo *et al.* 1994c). As calosidades estão ausentes em Triatomini, embora possa haver ou não a presença de tubérculos setíferos na mesma região.

Em relação ao termo “ocelo”, Weirauch (2008) afirma que ele implica na presença de estruturas associadas com as “lentes ocelares”, a parte visível do ocelo e, por isso, deve ser usado com cautela. Optou-se por seguir a terminologia que essa autora utilizou em sua análise cladística de Reduviidae, baseada em caracteres morfológicos.

11- Placas maxilares, comprimento em relação à margem apical do pós-clípeo: (0) Menor (Figs 33, 35, 51–52); (1) Maior (Figs 34, 50, 53). (IC = 33; IR = 71)

As genas e as jugas sensu Lent & Wygodzinsky (1979) correspondem respectivamente às placas maxilares e às placas mandibulares (Schuh & Slater 1995; Weirauch 2008) (Fig. 33).

12- Placas mandibulares, comprimento da região distal em relação a região proximal: (0) Menor (Figs 56–57); (1) Tão longo quanto ou mais longo (Figs 58–59). (IC = 20; IR = 50)

13- Lábio, segmento II (primeiro segmento visível), comprimento em relação ao III (segundo segmento visível): (0) Mais curto (Fig. 36); (1) Tão longo quanto ou mais longo (Fig. 37). (IC = 100; IR = 0)

O rostro sensu Lent & Wygodzinsky (1979) corresponde ao lábio de outros Heteroptera (Schuh & Slater 1995; Weirauch 2008). A maior parte dos heterópteros apresenta quatro

segmentos labiais, mas em Reduviidae (exceto Centrocneminae Miller, 1956 e Hammacerinae Stål, 1859) o primeiro segmento é reduzido e provavelmente fusionado em parte à cápsula cefálica (Weirauch 2008). Logo, os três segmentos visíveis correspondem aos segmentos reais II a IV (Fig. 38).

14- Lábio, segmento III (segundo segmento visível), comprimento em relação à margem proximal da cabeça, vista lateral: (0) Mais curto (Figs 41, 44); (1) Longo, alcançando ou ultrapassando (Figs 38–40, 42–43, 45). (IC = 50; IR = 83)

15- Lábio, segmento IV (terceiro segmento visível), comprimento em relação ao II: (0) Mais curto; (1) Mais longo; (2) Tão longo quanto. (IC = 50; IR = 33)

16- Lábio, segmento IV, forma do ápice: (0) Afilado (Figs 37, 61–62); (1) Truncado (Figs 36, 60). (IC = 33; IR = 0)

17- Tubérculos anteníferos, localização da inserção na região anteocular: (0) Proximal, junto aos olhos (Figs 33–34, 38–39, 51–52); (1) Proximal, entre os olhos e a região mediana (Figs 40, 42–43, 54); (2) Mediana (Figs 35, 41, 44, 50, 53); (3) Distal (Figs 45, 55). (IC = 100; IR = 100)

A inserção dos tubérculos anteníferos é utilizada para separar gêneros de Triatominae, principalmente os três mais diversos: *Triatoma*, *Panstrongylus* e *Rhodnius* (Lent & Wygodzinsky 1979).

18- Tubérculos anteníferos, saliência lateral: (0) Ausente (Figs 33, 50, 53–55, 58–59); (1) Presente (Figs 34, 51–52, 56–57). (IC = 20; IR = 69)

Os tubérculos anteníferos podem apresentar na lateral da região apical uma saliência mais ou menos desenvolvida, portadora de uma ou mais cerdas. A ausência da saliência é diagnóstica para Triatomini, segundo Lent & Wygodzinsky (1979), porém sua presença havia sido indicada para *Panstrongylus* por Lent & Jurberg (1975). Sabe-se hoje que ela pode ser presente ou ausente tanto nesse gênero quanto em outros da tribo.

19- Antena, primeiro segmento, comprimento em relação ao ápice do clípeo: (0) Curto; (1) Longo, alcançando ou ultrapassando. (IC = 12; IR = 50)

Os segmentos antenais são contados a partir do proximal (primeiro segmento) até o distal (quarto segmento). Eles são separados por pequenos nódulos que não são inclusos nas medidas e razões da antena.

20- Antena, terceiro segmento, comprimento em relação ao segundo: (0) Mais curto; (1) Tão longo quanto ou ligeiramente mais longo; (2) Distintamente mais longo. (IC = 66; IR = 66)

Tórax

21- Pronoto, ângulos anterolaterais, tamanho dos tubérculos, proporção comprimento e largura: (0) Pequenos, tão longo quanto ou mais largos que longos (Figs 71, 73–74); (1) Grandes, mais longos que largos (Figs 69–70, 72). (IC = 20; IR = 50)

22- Pronoto, ângulos anterolaterais, tubérculos, direção em relação à cabeça: (0) Convergentes (Figs 74); (1) Divergentes (Figs 69–73). (IC = 33; IR = 60)

23- Pronoto, lobo anterior, cerdas claramente visíveis: (0) Ausentes; (1) Presentes. (IC = 25; IR = 0)

24- Pronoto, lobo anterior e ângulos umerais, tubérculos alongados e afilados: (0) Ausentes; (1) Presentes (Figs 49, 72). (IC = 100; IR = 0) Característica diagnóstica do gênero *Eratyrus*.

25- Pronoto, lobo anterior, tubérculos discrais basais desenvolvidos: (0) Ausentes (Figs 70–71, 73–74); (1) Presentes (Figs 69, 72). (IC = 50; IR = 80)

26- Pronoto, lobo anterior, tubérculos discrais látero-apicais desenvolvidos: (0) Ausentes; (1) Presentes (Fig. 69). (IC = 16; IR = 28)

27- Pronoto, lobo anterior, tubérculos laterais desenvolvidos: (0) Ausentes; (1) Presentes (Fig. 69). (IC = 25; IR = 66)

28- Pronoto, lobo posterior, margens laterais em relação ao lobo anterior: (0) Retas, quase contínuas (Figs 73–74); (1) Sinuosas, com grande angulação (Figs 69–72). (IC= 100; IR = 100)

O grau de sinuosidade das margens laterais do pronoto é utilizado para diferenciar duas espécies similares de *Panstrongylus*: *P. diasi* e *P. guentheri*. Lent & Wygodzinsky (1979) destacaram que em alguns triatomíneos elas são quase retas, como em *Triatoma barberi* Usinger, 1939.

29- Pronoto, lobo posterior, direção dos ângulos umerais: (0) Não elevados; (1) Refletidos para cima (Fig. 69). (IC = 33; IR = 66)

Os ângulos umerais “angulados” são usualmente considerados diagnósticos de *Nesotriatoma*, embora muitas outras espécies não congenéricas apresentem essa característica. A descrição de *P. mitarakaensis* incluiu o ângulo umeral achatado e ligeiramente levantado.

30- Escutelo, revestimento: (0) Liso (Figs 75–79); (1) Fortemente tuberculado (Fig. 82); (2) Com micro rugosidades (Figs 80–81). (IC = 100; IR = 100)

31- Escutelo, margem basal, tubérculos triangulares e afilados: (0) Ausentes (Figs 75–76, 78–82); (1) Presentes (Fig. 77). (IC = 100; IR = 0)

Muitas espécies de Triatominae apresentam a margem anterior do escutelo intumescida, podendo ou não formar tubérculos basais pronunciados (Fig. 78), os quais geralmente não são triangulares. A presença de tubérculos desenvolvidos triangulares e afilados é considerada como uma das características diagnósticas de *Nesotriatoma*.

32- Escutelo, margem lateral, processos anteriores: (0) Ausentes; (1) Presentes (Fig. 80). (IC = 100; IR = 0)

Pequenas projeções laterais, uma de cada lado, nos ângulos extremos basais. Característica encontrada em espécies da tribo Rhodniini.

33- Escutelo, processo posterior, comprimento: (0) Curto (Figs 75, 79–82); (1) Longo (Figs 76–78). (IC = 14; IR = 40)

34- Escutelo, processo posterior, forma em vista dorsal: (0) Cilíndrico (Figs 77–79); (1) Cônico (Figs 75, 80–82); (2) Cônico, alongado e afilado (Fig. 76). (IC = 33; IR = 20)

35- Escutelo, processo posterior, forma em vista lateral: (0) Reto, levemente voltado para cima (Figs 47–48); (1) Reto, afilado e obliquamente voltado para cima (Fig. 49); (2) Arredondado, convexo (Fig. 46). (IC = 100; IR = 100)

36- Escutelo, processo posterior, corcunda na região proximal: (0) Ausente; (1) Presente (Fig. 46). (IC = 100; IR = 0)

37- Prosterno, sulco prosternal, relação comprimento e largura: (0) Longo e estreito (Figs 83–84, 88); (1) Curto e largo (Figs 85–87). (IC = 50; IR = 83)

38- Prosterno, sulco prosternal, margens laterais: (0) Retas, paralelas, se estreitando no terço apical (Figs 85–87); (1) Se estreitando continuamente da base ao ápice (Figs 83–84, 88). (IC = 25; IR = 62)

39- Metasterno, tubérculos laterais na margem proximal: (0) Obsoletos ou ausentes (Fig. 91); (1) Presentes (Figs 89–90). (IC = 100; IR = 100)

40- Hemiélitos, comprimento em relação ao ápice do abdômen: (0) Curtos, deixando uma considerável porção dorsal descoberta, incluindo os tergitos abdominais VI e VII (Fig. 19); (1) Longos, cobrindo todo ou quase todo o abdômen (Figs 3–18, 20–32). (IC= 100; IR = 0)

Pernas

A numeração romana foi utilizada para identificar os pares de pernas: I, II e III para anterior, mediano e posterior, respectivamente.

41- Trocânteres I, dentículos: (0) Ausentes; (1) Presentes (Figs 93–94). (IC = 50; IR = 0)

42- Fêmures I, dentículos ou tubérculos: (0) Ausentes; (1) Presentes (Figs 92–94). (IC= 33; IR = 0)

43- Fêmures II, dentículos ou tubérculos: (0) Ausentes; (1) Presentes. (IC = 33; IR = 0)

44- Tíbia, fosseta esponjosa: (0) Ausente; (1) Presente. (IC = 50; IR = 66)

Segundo Lent & Jurberg (1975), todas as espécies de *Panstrongylus* exibem tíbias com fosseta esponjosa nos pares de pernas anteriores e medianas. Observou-se que *P. chinai* não apresenta fosseta esponjosa.

45- Tíbia, fosseta esponjosa, presença em relação ao sexo: (0) Presentes em machos e fêmeas; (1) Presentes somente em machos; (2) Presentes somente em fêmeas. (IC = 33; IR = 55)
Caráter dependente da presença no caráter 44.

Abdômen

46- Abdômen, largura em relação ao comprimento total do corpo: (0) Menos da metade; (1) Metade ou mais (Fig. 19). (IC = 100; IR = 0)

47- Abdômen, vista ventral, padrão de coloração: (0) Simples (Fig. 100); (1) Complexo (Fig. 101). (IC = 50; IR= 66)

48- Conexivo, membrana pregueada conectando as placas dorsais aos esternitos: (0) Ausente; (1) Presente (Figs 104–107). (IC = 100; IR = 0)

O conexivo é formado pelos laterotergitos (paratergitos) e/ ou lateroesternitos (Schuh & Slater 1995). A placa do conexivo dorsal é bem desenvolvida em *Dipetalogaster maxima*, mas a placa do conexivo ventral não é aparente, podendo estar ausente ou fusionada ao esternito abdominal. Uma larga membrana conecta a placa do conexivo dorsal ao esclerito ventral.

49- Conexivo, placas dorsais, manchas: (0) Ausentes (Fig. 99); (1) Presentes (Figs 95–96, 98). (IC = 100; IR = 0)

50- Conexivo, placas dorsais, padrão de manchas: (0) Manchas escuras nas porções anteriores, não cobrindo as suturas intersegmentares (Figs 95–96); (1) Manchas escuras nas porções anteriores e posteriores, cobrindo as suturas intersegmentares (Fig. 98); (2) Manchas escuras na porção interna e manchas claras na porção externa, cobrindo as suturas intersegmentares (Fig. 104). (IC = 50; IR = 33) Caráter dependente da presença no caráter 47.

Apesar do exemplar-tipo de *Panstrongylus guentheri* não apresentar manchas nos conexivos (Fig. 97), todos os outros espécimes examinados aqui apresentam. Wygodzinsky (1949) também estudou o exemplar tipo de *P. guentheri* e afirmou estar convencido que é um exemplar muito claro, não completamente desenvolvido. Sendo assim, consideramos válida hipótese de Wygodzinsky (1949) sobre o exemplar tipo. Todos os outros espécimes apresentam manchas escuras no conexivo que não cobrem as suturas intersegmentares.

51- Conexivo, placas ventrais: (0) Não perceptíveis; conspícuas longitudinalmente (Figs 105–107); (1) Perceptíveis, de largura similar à exibida dorsalmente (Figs 100–103). (IC = 100; IR = 0)

Genitália masculina

52- Oitavo esternito, forma da margem distal: (0) Arredondada (Fig. 108); (1) Reta (Fig. 110); (2) Com pequena reentrância mediana (Fig. 109). (IC = 25; IR = 57)

O oitavo esternito abdominal é membranoso e estreito, quase inteiramente coberto pelo sétimo, mas geralmente é possível observar a margem distal entre os esternitos VI e VII.

53- Processo mediano do pigóforo, ápice: (0) Afilado (Fig. 113); (1) Truncado (Fig. 114). (IC= 100; IR = 100)

Lent & Jurberg (1975) afirmaram que a genitália masculina de *Panstrongylus* apresenta processo mediano do pigóforo curto. A montagem de lâminas para o estudo das genitálias, comum na época do estudo, levava a uma visualização incompleta da estrutura. Nosso estudo não permitiu a definição de um tamanho curto ou longo, pois ocorre uma leve variação intraespecífica, embora alguns sejam claramente mais longos que outros.

54- Parâmetro, largura do ápice: (0) Não alargado (Fig. 112); (1) Alargado (Fig. 111). (IC= 100; IR = 100)

55- Esclerito dorsal da faloteca, projeção lateral dorsal fortemente esclerosada, vista lateral: (0) Ausente (Fig. 115); (1) Presente (Figs 117–119). (IC = 100; IR = 0)

O falosoma sensu Lent & Jurberg (1968) corresponde ao esclerito dorsal da faloteca (Weirauch 2008). A presença de dois pares de processos (laterais) no endosoma do macho, descrita por Lent & Jurberg (1975), foi mal interpretada. A estrutura faz parte da margem lateral do esclerito dorsal da faloteca, não do endosoma, sendo fortemente esclerotizada em *P. rufotuberculatus* (Figs 117–119).

56- Esclerito dorsal da faloteca, projeção apical ventral fortemente esclerotizada, vista lateral: (0) Ausente; (1) Presente (Figs 115–116). (IC = 50; IR = 0)

57- Endosoma, áreas esclerotizados, quantidade: (0) Duas; (1) Quatro (Fig. 120). (IC = 100; IR= 0)

Segundo Singh Pruthi (1925), o edeago se divide em falosoma e endosoma, e esse em uma conjuntiva proximal e vesica distal. O autor descreve a conjuntiva como larga e membranosa, posicionada retráida no interior do falosoma quando em repouso, e podendo apresentar apêndices com processos secundários, espinhos e ganchos. Lent & Jurberg (1968, 1969), entretanto, diferenciaram o edeago em falosoma e endosoma, e afirmaram que esse fica totalmente envolvido por uma conjuntiva, membrana elástica que apresenta expansões denominadas “processos da conjuntiva”.

Lent & Jurberg (1969) descreveram para *Rhodnius brethesi* um “processo ímpar basal” no endosoma e três “processos da conjuntiva”. Nossa estudo, entretanto, observou que todas as áreas esclerotizadas dessa espécie estão localizadas em uma mesma membrana, não podendo ser referidas a duas estruturas distintas. Optamos por considerar que a espécie apresenta quatro áreas esclerotizadas no endosoma.

58- Endosoma, processo lateral: (0) Ausente; (1) Presente (Figs 126–129). (IC = 100; IR = 0)

Os processos laterais do endosoma são referidos comumente como “processo do endosoma” (Lent & Jurberg 1968, Lent & Wygozinsky 1979). Aqui foram definidos como processos laterais do endosoma para diferenciá-los do processo distal – comumente referido como “vesica” nas descrições de Triatominae, embora não seja homóloga à verdadeira vesica de outros heterópteros (Gil-Santana & Galvão 2013; ver explicação no caráter 62).

59- Endosoma, processo lateral, processo espinhoso: (0) Ausente; (1) Presente (Fig. 126). (IC = 100; IR = 100)

60- Endosoma, processo lateral, dentículos: (0) Ausentes (Figs 126, 129); (1) Presentes (Figs 127–128). (IC = 20; IR = 55)

61- Endosoma, processo lateral, localização dos dentículos: (0) Apical ou subapical (Fig. 127); (1) Em quase toda a extensão (Fig. 128). (IC = 50; IR = 0) Caráter dependente da presença no caráter 60.

62- Endosoma, processo distal mediano: (0) Ausente; (1) Presente (Figs 121–125). (IC = 100; IR = 0)

A vesica, como reconhecida em Triatominae, está ausente em outros Reduviidae, e não é homóloga à verdadeira vesica que ocorre em outros heterópteros, como nos Pentatomomorpha (Rédei & Tsai 2011). Gil-Santana & Galvão (2013) consideraram essa estrutura como processo distal mediano do endosoma.

63- Endosoma, processo distal mediano, aba fortemente esclerotizada em forma de chapéu, em vista fronto-lateral: (0) Ausente (Figs 124–125); (1) Presente (Figs 122–123). (IC = 33; IR = 33)

64- Endosoma, processo distal mediano, forma em vista dorsal: (0) Tão longo quanto ou mais longo que largo (Figs 122–125); (1) Mais largo que longo, (semi) elipsoidal (Fig. 121). (IC = 33; IR = 50)

O processo distal mediano varia consideravelmente em forma, e geralmente é acompanhado de uma membrana com muitos escleritos medianos, similar a uma coluna vertebral, que podem

apresentar pequenos espinhos. Os escleritos tão ou mais longos que largos são usualmente fortemente esclerotizados, enquanto os mais largos que longos, semi (elipsoidais), são pouco esclerotizados.

Segmentos abdominais terminais das fêmeas

A genitália feminina foi descrita para a maioria das espécies de Triatominae (Lent 1948, Abalos & Wygodzinsky 1951, Sherlock & Serafim 1967, Lent & Jurberg 1968, 1969, 1975), mas foi considerada uniforme e portanto não foi incluída nesta análise.

Rosa *et al.* (2010, 2014) estudaram os segmentos abdominais terminais das fêmeas (chamando-os de genitália feminina externa) através de MEV e mostraram que eles apresentam valor taxonômico. Tendo provado-se úteis, foram utilizados na descrição de *Rhodnius montenegrensis* Rosa *et al.*, 2012, *R. marabaensis* Souza *et al.*, 2016 e *R. taquarussuensis* Rosa *et al.*, 2017. Recentemente, Rivas *et al.* (2017) compararam essa característica em seis espécies do gênero *Meccus*.

Realizamos pela primeira vez uma análise comparativa ampla através de imagens de alta resolução geradas por MEV (Rodrigues *et al.*, submetido; Anexo I) e destacamos 11 caracteres para a análise cladística. Quatro espécies não foram analisadas sob MEV devido à falta de material, mas foram analisadas sob estereomicroscópio comum, sendo possível incluí-las na comparação: *Panstrongylus lenti*, *P. howardi*, *P. martinezorum* e *P. mitarakaensis*. A fêmea de *P. mitarakaensis* não era conhecida, e está sendo descrita pela primeira vez (Rodrigues *et al.*, em preparação).

65- Vista dorsal, forma combinada dos segmentos abdominais IX e X: (0) Trapezoidal (Figs 130–131); (1) Trapezoidal alongada (Fig. 132); (2) Semi oval (Fig. 134); (3) Semi oval com ângulos posterolaterais expandidos (Fig. 133); (4) Curta, muito mais larga que longa (Fig. 135). (IC = 57; IR = 50)

66- Vista dorsal, ápice do conexivo, comprimento em relação a margem posterior do tergito VIII: (0) Longo, alcança ou ultrapassa (Figs 130, 132–135); (1) Curto (Fig. 131). (IC= 100; IR = 0)

67- Vista dorsal, tergito VIII, forma da margem posterior: (0) Reta, ligeiramente côncava ou ligeiramente convexa (Figs 130, 132–135); (1) Convexa e intumescida (Fig. 131). (IC= 100; IR = 0)

68- Vista dorsal, tergito IX, forma da margem posterior: (0) Reta, ligeiramente côncava ou ligeiramente convexa (Figs 130, 132, 135); (1) Reta, com região mediana elevada e arredondada (Fig. 131); (2) Pouco a fortemente sinuosa, formando três lobos, com ângulos mais ou menos proeminentes e elevados (Figs 133–134). (IC = 40; IR = 62)

69- Vista ventral, forma combinada dos segmentos abdominais VII-X: (0) Mais larga que longa (Figs 136–137, 139–141); (1) Mais longa que larga (Fig. 138). (IC = 33; IR = 62)

70- Vista ventral, forma dos gonocoxitos VIII: (0) Triangulares (Figs 136–140); (1) Transversais, com margens posteriores retas (Fig. 141). (IC = 100; IR = 0)

71- Vista ventral, esternito IX, visibilidade: (0) Pouco ou não visível (Figs 136–138); (1) Claramente visível; expandido (Figs 134–141). (IC = 50; IR = 80)

72- Vista posterior, forma dos gonocoxitos VIII: (0) Alongados e estreitos; (1) Alongados, pouco mais largos (Figs 143–147); (2) Distintamente alargados (Fig. 142). (IC = 50; IR = 81)

73- Vista posterior, posição dos segmentos abdominais IX e X em relação ao abdômen: (0) Voltados para baixo, perpendiculares, mais longos que largos (Fig. 144); (1) Voltados para baixo, curtos e largos (Fig. 147); (2) No mesmo plano do corpo ou ligeiramente voltados para baixo; mais largos que longos ou tão longos quanto largos (Figs 143–146); (3) No mesmo plano do corpo, mais largo que longo (Fig. 142). (IC = 60; IR = 81)

74- Vista posterior, escleritos laterais, visibilidade: (0) Não visíveis (Figs 145–146); (1) Visíveis (Figs 142–144, 147). (IC = 50; IR = 85)

Os escleritos laterais (apêndices) entre o tergito VIII e gonocoxitos VIII estão presentes em todas as espécies, mas são visíveis ou não dependendo da posição e forma do tergito IX. Eles nunca são visíveis naquelas espécies com tergito IX alargado na base.

5.2. Análise cladística

A análise cladística utilizando buscas heurísticas com pesagem igual dos caracteres gerou 840 cladogramas igualmente parcimoniosos com comprimento de 209 passos (IC =43; IR= 63). O cladograma de consenso estrito suportou *Panstrongylus* como monofilético, porém apresentou pouca resolução em relação ao posicionamento dos terminais (Fig. 159, lado esquerdo). O cladograma de consenso de maioria (>50%) apresentou uma maior definição dos clados de *Panstrongylus* e do grupo-externo (Fig. 159, lado direito).

As buscas heurísticas, atribuindo pesos implicados aos caracteres, geraram 21 cladogramas mais parcimoniosos, com comprimento de 209 passos (IC =43; IR =63) entre os valores de k=3 e k=15. Os cladogramas de consenso estrito obtidos pelos diferentes esquemas de pesagem encontram-se nas Figs 160–161, a última incluindo a otimização de caracteres em cada ramo. As análises por ACCTRAN e DELTRAN resultaram em cladogramas com a mesma topologia que as árvores por *minimum Fitch value*. Para efeito comparativo, também foram realizadas análises com pesos iguais e diferenciais para a matriz sem os caracteres relativos aos machos e fêmeas (Figs 162–163).

De modo geral, foi possível perceber que os clados são definidos com pouco suporte, com base em caracteres homoplásticos, enquanto muitos dos terminais contam com autapomorfias.

5.2.1. Gênero *Panstrongylus*

O clado que inclui todas as espécies de *Panstrongylus* (clado 6) foi suportado em todas as topologias consideradas (Figs 159–161), o que faz com que o gênero, como definido atualmente, seja considerado monofilético. O agrupamento é suportado por apenas uma sinapomorfia, tubérculos anteníferos inseridos juntos aos olhos (17(0)), e três homoplasias: olho com comprimento maior que 1/4 do comprimento geral da cabeça (7(1)), fêmeas com gonocoxitos VIII alongados e estreitos (72(0)) e segmentos abdominais IX e X voltados para baixo, perpendiculares, mais longos que largos (73(0)). O gênero é dividido em dois clados distintos: A e F. Todas as análises moleculares que incluíram *P. megistus*, *P. herreri/P. lignarius*, *P. geniculatus*, *P. lutzi* e *P. tupynambarai* também suportaram essa divisão (Hypsia et al. 2002; Ceretti-Junior et al. 2008; Justi et al. 2014; Figs 150, 154, 158).

Clado A. Inclui cinco espécies em dois clados com a seguinte topologia: ((*P.chinai* + *P.howardii*) + (*P. megistus* + (*P. rufotuberculatus* + (*P. humeralis* + *P. lignarius*))))). É sustentado por duas homoplasias: cabeça mais curta que o pronoto (5(0)) e placas mandibulares alongadas (12(1)).

Clado B. O clado (*P. chinai* + *P. howardi*) é sustentado por duas sinapomorfias, presença de processo espinhoso no processo lateral do endosoma (59(1)) e presença de aba fortemente esclerotizada em forma de chapéu no processo distal mediano do endosoma, em vista fronto-lateral (63(1)), e uma homoplasia: ausência de dentículos no processo lateral do endosoma (60(1)). Por ser sustentado por caracteres referentes à genitália masculina, o relacionamento não foi recuperado na árvore sem esses caracteres (Fig. 162). Em relação a essas espécies, Abad-Franch & Monteiro (2005) e Patterson *et al.* (2009) afirmaram que são prováveis variações cromáticas de uma mesma espécie. Porém, além da diferença cromática, foram observadas diferenças em caracteres das pernas: *P. chinai* não possui fosseta esponjosa nas tibias (44(0)), e *P. howardi* não apresenta dentículos ou tubérculos nos fêmures (42(0) e 43(0)).

Clado C. O clado (*P. megistus* + (*P. rufotuberculatus* + (*P. humeralis* + *P. lignarius*))) é sustentado por uma sinapomorfia: processo posterior do escutelo arredondado no ápice em vista lateral (35(2)); e quatro homoplasias: região pós-ocular conspicuamente arredondada nas margens laterais (9(0)), ângulos anterolaterais do pronoto com tubérculos grandes (21(1)), ângulos umerais refletidos para cima (29(1)) e processo posterior do escutelo curto (33(0)).

Em muitos estudos moleculares em que *P. megistus* e *T. tibiamaculata* foram analisadas, elas surgiram como espécies-irmãs, mais próximas até do que *P. herreri*/ *P. lignarius*, hoje consideradas sinônimos (Hypsa *et al.* 2002; Campos *et al.* 2013; Gardim *et al.* 2014; Justi *et al.* 2014). Todas essas análises, entretanto, incluíram poucas espécies de *Panstrongylus*. O estudo morfológico mostrou que quando todas as espécies do gênero são analisadas em conjunto, elas apresentam muito mais similaridades do que com espécies de outros gêneros. Adicionalmente, os caracteres dos segmentos abdominais terminais das fêmeas (65(1) e 69(1)) que diferenciam *P. megistus* e *T. tibiamaculata* das outras espécies de *Panstrongylus*, também são compartilhadas por *E. mucronatus*, *T. dimidiata* e *T. rubrofasciata*, indicando uma origem polifilética.

A análise com pesagem implícita (k=3) sem os caracteres referentes aos segmentos abdominais terminais das fêmeas (Fig. 163), entretanto, mostrou uma topologia distinta das recuperadas nas outras análises. O clado (*P. megistus* + (*P. rufotuberculatus* + (*P. humeralis* + *P. lignarius*))) apareceu com grupo-irmão de todas as outras espécies de *Panstrongylus*, e *T. tibiamaculata* surgiu como grupo-irmão de *Panstrongylus*.

Clado D. O clado (*P. rufotuberculatus* + (*P. humeralis* + *P. lignarius*)) é sustentado por duas homoplasias: primeiro artigo antenal curto, não ultrapassando o ápice do clípeo (19(0)) e tubérculos dos ângulos anterolaterais do pronoto convergindo em direção à cabeça (22(0)).

Panstrongylus rufotuberculatus apresenta duas autapomorfias e seis homoplasias que a separam das outras duas espécies do clado: tegumento com cerdas douradas grossas e densas (1(1)), falosoma com projeção lateral dorsal fortemente esclerotizada em vista lateral (55(1)), placas mandibulares curtas (12(0)), lábio com ápice do segmento IV truncado (16(1)), presença de cerdas no lobo anterior do pronoto (23(1)), processo posterior do escutelo cônicoo (34(1)), sulco prosternal curto e largo (37(1)), e margem laterais do sulco prosternal retas, paralelas, se estreitam no terço apical (38(0)). Apesar da discussão acerca do posicionamento dessa espécie em relação a *Panstrongylus* (Marcilla *et al.* 2002; Santos *et al.* 2003), o clado D apareceu bem sustentado dentro do gênero em todas as análises realizadas aqui.

Clado E. O clado (*P. humeralis* + *P. lignarius*) é sustentado por uma sinapomorfia, genitália masculina com processo mediano do pigóforo truncado (53(0)); e seis homoplasias: terceiro artí culo da antena tão longo quanto ou ligeiramente mais longo que o segundo (20(1)), metasterno com tubérculos laterais na margem proximal (39(1)), fossetas esponjosas presentes nas tíbias de machos e fêmeas (45(0)), fêmeas com gonocoxitos VIII distintamente alargados (72(2)), segmentos abdominais IX e X posicionados no mesmo plano do corpo, mais largos que longos (73(3)), e escleritos laterais não visíveis sob vista posterior (74(0)).

Essas espécies foram consideradas como o único complexo de espécies do gênero, junto com *P. herreri*, hoje sinonimizada com *P. lignarius* (Carcavallo *et al.* 2000; Marcilla *et al.* 2002; Crossa *et al.* 2002; Galvão *et al.* 2003). Lent & Wygodzinsky (1979) diferenciaram-nas pela presença de uma forte corcunda basal no processo posterior do escutelo de *P. humeralis*, e pela presença de tubérculos acessórios sublaterais no pronoto de *P. lignarius*/ *P. herreri*. Esses caracteres são confirmados em nossa análise (36(1)) e (26(1)), além da margem distal do oitavo esternito dos machos reta em *P. lignarius* (52(1)). Adicionalmente, o padrão de coloração do escutelo é a característica de mais fácil visualização utilizada para diferenciar essas espécies (Wygodzinsky 1948, Lent & Wygodzinsky 1979; compare Figs 8 e 10).

Clado F. Inclui oito espécies distribuídas em dois clados: (((*P. diasi* + *P. guentheri*) + *P. lenti* + *P. lutzi* + *P. tupynambai*) + (*P. geniculatus* + (*P. martinezorum* + *P. mitarakaensis*))). É sustentado por uma sinapomorfia: região anteocular menos de duas vezes mais longa que a pós-ocular (6(0)); e duas homoplasias: presença de saliência lateral no tubérculo antenífero (18(1)) e presença de fosseta esponjosa nas tíbias de machos e fêmeas (45(0)).

Clado G. O clado ((*P. diasi* + *P. guentheri*) + *P. lenti* + *P. lutzi* + *P. tupynambai*) é sustentado por duas homoplasias: cabeça mais curta que o pronoto (5(0)), e olho com largura menor que a metade do espaço interocular (8(0)). O relacionamento entre as espécies *P. lenti*, *P. lutzi* e *P. tupynambai* não foi solucionado em nenhuma análise. Lent & Wygodzinsky

(1979) também não observaram características capazes de inferir sobre o mesmo. Crossa *et al.* (2002) observaram que o cariotipo e processo de meiose de *P. tupynambai* difere de *P. megistus*, *P. lignarius* e *P. rufotuberculatus*; a integração de estudos citogenéticos, morfológicos e moleculares pode gerar uma melhor definição desse clado. *Panstrongylus tupynambai* apresenta um caráter autapomórfico, lábio com segmento IV tão longo ou mais longo que o segmento II (13(1)), *P. lenti* é o único do gênero a apresentar placas maxilares ultrapassando o ápice do clípeo (11(1)) e *P. lutzi* a apresentar dentículos no trocânter I (41(1)).

Clado H. O clado (*P. diasi* + *P. guentheri*) é sustentado por cinco homoplasias: ausência de tubérculos discais basais e laterais (25(0) e 27(0)), ausência de dentículos no processo lateral do endosoma (60(0)), fêmeas com gonocoxitos VIII alongados, pouco mais largos (72(1)), e segmentos abdominais IX e X posicionados ligeiramente pra baixo, tão longo quanto largos (73(2)). Essas duas espécies são muito semelhantes, com genitálias masculinas idênticas, diferenciando-se pelo tamanho do tubérculo no ângulo anterolateral do pronoto (21(0,1); Figs 70–71), pela quantidade de tubérculos nos fêmures e pela convexidade da cabeça (Figs 38–39), embora esses dois apresentem alguma variação.

Clado I. O clado (*P. geniculatus* + (*P. martinezorum* + *P. mitarakaensis*)) é sustentado por uma homoplasia: abdômen com padrão de coloração complexo (47(1)). Bérenger & Blanchet (2007), ao descreverem *P. martinezorum*, compararam sua nova espécie com *P. geniculatus* e *P. lignarius*, dando ênfase à similaridade com o pronoto de *P. lignarius*. Porém essa é a única similaridade compartilhada com essa espécie. *P. geniculatus*, por sua vez, compartilha um padrão de coloração similar, região pós-ocular longa, processo apicolateral do tubérculo antenífero e escutelo longo e cilíndrico, características que a diferenciam do clado C, do qual *P. lignarius* faz parte.

Clado J. O clado (*P. martinezorum* + *P. mitarakaensis*) é sustentado por quatro homoplasias: cabeça com tegumento granuloso (3(1)), placas mandibulares alongadas (12(1)), ângulos umerais refletidos para cima (29(1)) e oitavo esternito do macho com margem distal reta (52(1)). Essas espécies se diferenciam principalmente pelo padrão de coloração do escutelo e pernas.

5.2.2. Grupo-externo

Clado 1: *T. barberi* +

O clado inclui todas as espécies analisadas, exceto *Rhodnius prolixus*. As sinapomorfias que suportam o clado são: ausência de calosidade entre o olho e a lente ocelar (10(0)), ausência de

processos anteriores na margem lateral do escutelo (32(0)), endosoma com duas áreas esclerotizadas (57(0)), presença dos processos lateral e distal do endosoma (58(1) e 62(1)).

Dentro do clado 1, *T. barberi* foi recuperada como grupo-irmão de todas as outras espécies, apresentando uma autapomorfia, presença de fosseta esponjosa somente na tíbia das fêmeas (45(2)), e quatro homoplasias: primeiro artigo da antena curto (19(0)), dentículos no trocânter I (41(1)), processo distal mediano do endosoma mais largo que longo, (semi) elipsoidal (64(1)), e margem posterior do tergito IX das fêmeas sinuosa, formando três lobos, com ângulos mais ou menos proeminentes e elevados 68(2).

Clado 2: (*T. lecticularia* + *T. rubrofasciata*) +

O clado 2 é separado em dois clados, (*T. lecticularia* + *T. rubrofasciata*) e o clado 3, sendo suportado por uma sinapomorfia, escutelo com revestimento liso (30(0)), e três homoplasias: pronoto com tubérculos dos ângulos anterolaterais divergentes (22(1)) e processo posterior do escutelo alongado e cilíndrico (33(1) e 34(0)).

O clado (*T. lecticularia* + *T. rubrofasciata*) é sustentado por duas homoplasias: olho menor ou igual a 1/4 do comprimento total da cabeça (7(1)) e genitália masculina com dentículos apicais no processo lateral do endosoma (60(0)). Esse clado compartilha com *T. barberi* a inserção proximal dos tubérculos anteníferos, entre os olhos e a região mediana (17(1)). É curioso notar também que *T. rubrofasciata* não apresenta os caracteres do clado 2, possuindo escutelo com revestimento fortemente tuberculado (30(1), sinapomorfia) e processo posterior curto e cônico (33(0) e 34(1)), embora a análise o tenha incluído nesse clado.

Clado 3

Inclui os clados 4 e 5, apresentando duas sinapomorfias: tubérculos anteníferos inseridos na região mediana da região anteocular (17(2)) e margens laterais do lobo posterior sinuosas, com grande angulação em relação às margens do lobo anterior (28(1)); e três homoplasias: região pós-ocular com área lateral aproximadamente reta em vista dorsal (9(1)), pronoto com tubérculos disciais basais desenvolvidos (25(1)) e oitavo esternito dos machos com pequena reentrância mediana na margem distal (52(2)).

Embora a análise com pesagem diferencial tenha permitido a visualização de grupos mais bem delimitados, a maioria é suportada por homoplasias e não correspondem à delimitação tradicional dos gêneros e grupos de espécies, como será discutido rapidamente a seguir.

A separação do clado 3 em dois clados, entretanto, é suportada pelos estudos moleculares apresentados anteriormente, onde *Panstrongylus* surgiu mais próximo das espécies *D. maxima*, *E. mucronatus*, *M. phyllulosomus*, *N. bruneri*, *T. dimidiata* e *T. tibiamaculata*, do que de *T. brasiliensis*, *T. infestans*, *T. maculata*, *T. matogrossensis*, *T. sordida* e *T. rubrovaria* (Garcia et al. 2001; Hypsa et al. 2002; Marcilla et al. 2002; Sainz et al. 2004; De Paula et al. 2005; Ceretti-Junior et al. 2008; Gardim et al. 2014; Ibarra-Cerdona et al. 2014; Justi et al. 2014; Figs 149–154, 156–158).

Clado 4

Inclui três clados (6, 7 e 8) sem resolução entre eles. O clado 4 é suportado pela ausência de tegumento granuloso (3(0)) e pela presença de tubérculos laterais no lobo anterior do pronoto (37(1)). O clado 6 corresponde a *Panstrongylus* e já foi discutido acima.

Clado 5: *Triatoma* parafilético

Parte das espécies de *Triatoma* analisadas surgiu agrupada na seguinte topologia: (*T. brasiliensis* + ((*T. sordida* + (*T. infestans* + *T. maculata*)) + (*T. matogrossensis* + *T. rubrovaria*))), enquanto *T. tibiamaculata* e *T. dimidiata* foram recuperadas dentro do clado 4.

Embora o relacionamento dos grupos de espécies propostos para *Triatoma* ainda não seja completamente compreendido, a relação próxima entre *T. matogrossensis* e *T. sordida* parece ser bem suportada em todas as análises moleculares (Garcia et al. 2001; Hypsa et al. 2002; Marcilla et al. 2002; Sainz et al. 2004; de Paula et al. 2005; Ceretti-Junior et al. 2008; Gardim et al. 2014; Ibarra-Cerdona et al. 2014; Justi et al. 2014). *Triatoma rubrovaria*, por sua vez, surgiu como grupo-irmão desse clado em três análises recentes (Gardim et al. 2014; Ibarra-Cerdona et al. 2014; Justi et al. 2014). Nossa estudo só analisou uma espécie de cada grupo e talvez por isso não tenhamos encontrado um bom suporte e topologias similares às outras análises. Estudos integrados, incluindo morfologia, morfometria, molecular, citogenética e biogeografia podem ajudar a compreender melhor como as espécies desse gênero se relacionam e se o mesmo é monofilético.

Clados 7 e 8. O clado 7 apresenta a topologia ((*D. maxima* + *M. phyllulosomus*) + *N. bruneri*) e é sustentado por duas homoplasias: tibia com sem fosseta esponjosa (44(0)) e genitália masculina sem dentículos no endosoma (60(0)). O clado (*D. maxima* + *M. phyllulosomus*) é sustentado por somente uma homoplasia: 20(2). O clado 8, por sua vez, inclui ((*E. mucronatus* + *T. tibiamaculata*) + *T. dimidiata*) e é sustentado por três homoplasias: oitavo

esternito dos machos com margem distal reta (52(1)), fêmeas com forma combinada dos segmentos abdominais IX e X trapezoidal alongada, em vista dorsal, e mais longa que larga, em vista ventral (65(1) e 69(1)). (*E. mucronatus* + *T. tibiamaculata*) é sustentado somente por uma homoplasia: tubérculos dos ângulos anterolaterais do pronoto grandes (21(1)). Todos os terminais apresentam autapomorfias, exceto *T. tibiamaculata*, com dez homoplasias, e *T. dimidiata*, com duas.

Os estudos moleculares publicados até o momento apresentaram topologias diferentes para essas espécies. *Dipetalogaster maxima* surgiu como grupo-irmão de *T. lecticularia*; *T. dimidiata* como grupo-irmão de *M. mazzoti*/ *M. phyllosomus*; e *T. tibiamaculata*, *E. mucronatus* e *Nesotriatoma* relacionadas a diferentes espécies de *Panstrongylus* (Figs 149–158). Da mesma maneira como foi discutido para *Triatoma*, estudos integrados de diferentes técnicas podem auxiliar a elucidar a filogenia desse clado e para uma melhor delimitação entre seus gêneros.

5.3. Comparação com a análise de Lent & Wygodzinsky (1979)

Lent & Wygodzinsky (1979) consideraram *Panstrongylus* como monofilético e, sem explicar sua metodologia ou utilizar um grupo-externo, produziram um dendrograma para mostrar o relacionamento entre as espécies do gênero (Fig. 148). O resultado proposto pelos autores foi similar ao encontrado em nossa análise, diferindo apenas no posicionamento das espécies *P. geniculatus* e *P. rufotuberculatus*. As espécies *P. martinezorum* e *P. mitarakaensis* não haviam sido descritas na época.

Das 21 características selecionadas por Lent & Wygodzinsky (*op. cit.*), 17 foram incluídas em nossa análise, ainda que com modificações de terminologia ou subdivididas em mais de um caráter. A seguir comentaremos cada uma, listadas por regiões do corpo, indicando como foi aplicada e a conexão com a nossa análise (números utilizados por aqueles autores são citados entre parêntesis).

O padrão de coloração simples ou complexo (2) foi utilizado para separar o gênero em dois grupos, juntamente com o tamanho dos olhos dos machos: padrão complexo + olhos grandes e padrão simples + olhos pequenos. Essa característica não foi incluída na presente análise por ser subjetiva.

A cerda dorsal da cabeça e do tórax em forma de escama ou não (14) foi utilizada para distinguir *P. rufotuberculatus* (em forma de escama) de *P. chinai*, *P. howardi*, *P. megistus*, *P. humeralis* e *P. lignarius*/ *P. herreri*. Esta característica é referente ao caráter 1 da presente

análise (Tegumento, cerdas douradas grossas e densas), refletindo de fato uma autapomorfia de *P. rufotuberculatus*.

A largura relativa dos olhos dos machos (largos, razão olho/synthlipsis 1:1.1–1.75; ou pequenos, razão 1:2.0–2.3) (1) foi utilizada para separar o gênero em dois grupos, combinado ao padrão geral de coloração (ver acima). Esta característica refere-se ao caráter 8 (Olho, largura em relação à largura do espaço interocular). Apesar da distribuição desse caráter corresponder ao apresentado por Lent & Wygodzinsky, ele não suportou a divisão dos grupos, como proposta por esses autores.

Os lados da região pós-ocular conspicuamente arredondados ou quase retos (9) foram utilizados para distinguir *P. geniculatus* (quase retos) de *P. rufotuberculatus*, *P. chinai*, *P. howardi*, *P. megistus*, *P. humeralis* e *P. lignarius*/ *P. herreri*. Referem-se ao caráter 9 da presente análise (região pós-ocular [RPO], forma da área lateral, vista dorsal), porém as espécies *P. chinai* e *P. howardi* não apresentam RPO com margem lateral arredondada.

O clípeo bilobado apicalmente ou não (13) foi utilizado para distinguir *P. rufotuberculatus* (bilobado) de *P. chinai*, *P. howardi*, *P. megistus*, *P. humeralis* e *P. lignarius*/ *P. herreri*. Não foi incluído aqui por ser variável intraspecificamente.

As jugas cegas ou em forma de gancho (11) foram utilizadas para distinguir *P. rufotuberculatus* (cegas) de *P. chinai*, *P. howardi*, *P. megistus*, *P. humeralis*, *P. lignarius*/ *P. herreri*. Se referem ao caráter 12 (placas mandibulares, comprimento). A terminologia foi atualizada porque as jugas, como referidas por Lent & Wygodzinsky, correspondem às placas mandibulares de outros heterópteros. Os estados de caráter também foram modificados, sendo que as “jugas cegas” são curtas e as “jugas em forma de gancho” são longas.

O primeiro segmento rostral [segmento II do lábio] ligeiramente a distintamente mais curto que o segundo [segmento III do lábio], ou tão longo ou mais longo que o segundo (7) foi utilizado para distinguir *P. tupynambai* (tão longo ou mais longo que o segundo) de *P. lenti* e *P. lutzi*. Trata-se do caráter 13 da presente análise (Lábio, segmento II, comprimento em relação ao III) e corresponde a uma autapomorfia de *P. tupynambai*. A terminologia foi atualizada já que rostro, como referido por Lent & Wygodzinsky, corresponde ao lábio, e o primeiro e o segundo segmentos labiais visíveis correspondem aos segmentos II e III (e.g. Weirauch 2008).

O processo apicolateral do tubérculo antenífero presente, ou obsoleto ou ausente (10) foi utilizado para distinguir *P. geniculatus* (presente) de *P. rufotuberculatus*, *P. chinai*, *P. howardi*, *P. megistus*, *P. humeralis*, *P. lignarius*/ *P. herreri*. Refere-se ao caráter 18 da presente análise (Tubérculos anteníferos, saliência lateral). A presença do processo

apicolaral distingue *P. geniculatus* das espécies citadas pelos autores, mas é compartilhada pelas espécies do clado F: *P. diasi*, *P. guentheri*, *P. lenti*, *P. lutzi*, *P. tupynambai*, *P. martinezorum* e *P. mitarakaensis*.

O terceiro artigo da antena tão longo quanto o segundo ou distintamente mais curto que o segundo (19), foi utilizado para distinguir *P. megistus* (tão longo quanto o segundo) de *P. humeralis* e *P. lignarius/P. herreri*. Refere-se ao caráter 20 dessa análise (Antena, terceiro artigo, comprimento em relação ao segundo). Essa característica separa tais espécies, porém não é exclusiva. Além disso, Lent & Wygodzinsky (1979) inverteram distribuição da característica: *P. humeralis* e *P. lignarius* apresentam o estado de caráter terceiro artigo tão longo quanto ou ligeiramente mais longo que o segundo (20(1)), enquanto todas as outras espécies do gênero apresentam o terceiro artigo mais curto que o segundo (20(0)).

Os tubérculos discrais e laterais do pronoto presentes, ou obsoletos ou ausentes (3), foram utilizados para distinguir *P. guentheri* e *P. diasi* (obsoletos ou ausentes) de *P. lutzi*, *P. lenti* e *P. tupynambai*. Refere-se aos caracteres 25 (Pronoto, lobo anterior, tubérculos discrais basais) e 27 (Pronoto, lobo anterior, tubérculos discrais laterais) de nossa análise. Esses caracteres distinguem *P. guentheri* e *P. diasi* de todas as outras espécies do gênero, e não só das três destacadas pelos autores.

Os tubérculos acessórios sublaterais do pronoto: ausentes ou presentes (20) foram utilizados para distinguir *P. humeralis* (ausentes) de *P. lignarius/ P. herreri*. São referentes ao caráter 26 (Pronoto, lobo anterior, tubérculos discrais latero-apicais). A presença de tubérculos discrais latero-apicais é encontrada somente em *P. lignarius* e *P. lutzi*.

O espinho escutelar cilíndrico e alongado, ou curto e cego (17) foi utilizado para distinguir *P. chinai* + *P. howardi* (alongado) de *P. megistus*, *P. humeralis* e *P. lignarius/ P. herreri*. Refere-se ao caráter 33 (Escutelo, processo posterior, comprimento). O processo posterior curto também é encontrado em *P. rufotuberculatus*, além das três espécies citadas acima, e o alongado é compartilhado por todas as outras espécies do gênero.

O processo posterior do escutelo com ou sem forte corcunda basal (21) foi utilizado para separar *P. humeralis* (com) de *P. lignarius/ P. herreri* (sem). Refere-se ao caráter 36 (Escutelo, processo posterior, corcunda na região proximal), e a presença é uma autapomorfia de *P. humeralis*.

Os dentículos do fêmur presentes ou ausentes (15) foram utilizados para separar *P. chinai* e *P. howardi* (ausentes) de *P. megistus*, *P. humeralis* e *P. lignarius/ P. herreri* (presentes). Corresponde aos caracteres 42 (Fêmures I, dentículos ou tubérculos) e 43 (Fêmures II,

dentículos ou tubérculos) desta análise. A ausência de dentículos só foi observada em *P. howardi*, e todas as outras espécies do gênero compartilham a presença.

Os grânulos sobre a superfície do fêmur anterior no máximo em três pares ou muito mais numerosos (6) foram utilizados para distinguir *P. lenti* (muito mais numerosos) de *P. lutzi* e *P. tupynambai* (no máximo três pares). Esse caráter não foi utilizado porque a quantidade de dentículos é variável em muitas espécies.

O padrão de coloração do ventre abdominal simples ou complexo (8) foi utilizado para distinguir *P. geniculatus* (complexo) de *P. rufotuberculatus*, *P. chinai*, *P. howardi*, *P. megistus*, *P. humeralis* e *P. lignarius/ P. herreri*. Esta característica diz respeito ao caráter 47 (Abdômen, padrão de coloração). O padrão complexo é compartilhado pelo clado I: *P. geniculatus*, *P. martinezorum* e *P. mitarakaensis*.

O conexivo com manchas escuras em todos os segmentos ou somente no III e IX (5) foi utilizado para distinguir *P. lutzi* (somente no III e IX) de *P. lenti* e *P. tupynambai*. Todos os espécimes de *P. lutzi* observados nesse estudo apresentam manchas escuras em todos os conexivos. O padrão de manchas escuras foi analisado no caráter 50 (Conexivo, placas dorsais, padrão de manchas), porém o estado de caráter indicado por Lent & Wygodzinsky (1979) para *P. lutzi* não foi utilizado.

Os processos do endosoma da genitália do macho denticulados ou não denticulados (4) foram utilizados para distinguir *P. guentheri* e *P. diasi* (não denticulados) de *P. lutzi*, *P. lenti* e *P. tupynambai*. São referentes ao caráter 60 (Endosoma, processo lateral, dentículos). O estado de caráter “ausente” é compartilhado por *P. chinai*, *P. diasi*, *P. guentheri* e *P. howardi*.

A genitália masculina com 1+1 processos do endosoma ou 2+2 processos do endosoma (12) foi utilizada para distinguir *P. rufotuberculatus* (2+2) de *P. chinai*, *P. howardi*, *P. megistus*, *P. humeralis* e *P. lignarius/ P. herreri*. Corresponde ao caráter 55 (Falosoma, projeção lateral dorsal fortemente esclerotizada, vista lateral) desta análise. A estrutura interpretada por Lent & Jurberg (1975) como um par sobressalente de processos do endosoma em *P. rufotuberculatus* é, na verdade, a projeção lateral dorsal fortemente esclerotizada presente em ambas as margens laterais do falosoma, e corresponde a uma autapomorfia de tal espécie (55(1)).

A vesica [processo distal mediano do endosoma] da genitália masculina com estrutura pouco especializada, ou semiglobosa, fortemente esclerotizada (16), foi utilizada para distinguir *P. chinai* e *P. howardi* (fortemente esclerotizada) de *P. megistus*, *P. humeralis* e *P. lignarius/ P. herreri* (pouco especializada). Refere-se ao caráter 63 (Endosoma, processo distal mediano, aba fortemente esclerotizada em forma de chapéu, vista fronto-lateral) do

presente estudo. A vesica de Triatominae não é homóloga a de outros reduviídeos, e foi considerada como processo distal mediano do endosoma (Gil-Santana & Galvão 2013), terminologia adotada nesse trabalho. A presença de uma aba fortemente esclerotizada em forma de chapéu é uma sinapomorfia de *P. chinai* e *P. howardi* (63(1)).

Os processos do endosoma denticulados somente no ápice ou quase inteiramente denticulados (18) foram utilizados para distinguir *P. megistus* (quase inteiramente denticulados) de *P. humeralis* e *P. lignarius/ P. herreri*. São referentes ao caráter 61 (Endosoma, processo lateral, localização dos dentículos) do presente trabalho. Dentro de *Panstrongylus*, somente *P. megistus* apresenta o processo lateral do endosoma com dentículos em quase toda a extensão (61(1)).

6. Conclusões

Este é o primeiro trabalho a fazer inferências filogenéticas sobre as espécies de *Panstrongylus*. A análise cladística realizada com 74 caracteres morfológicos e 30 táxons terminais utilizando buscas heurísticas com pesos iguais ou pesagem diferencial ($k=3$) resultaram em 840 e 21 cladogramas, respectivamente, com 209 passos em ambos os casos, CI = 43 e RI = 63.

O monofiletismo de *Panstrongylus* foi confirmado, suportado por uma sinapomorfia: tubérculos anteníferos inseridos junto aos olhos. O cladograma que reflete o relacionamento filogenético entre as espécies apresentou a seguinte topologia: (((*P. chinai* + *P. howardi*) + (*P. megistus* + (*P. rufotuberculatus* + (*P. humeralis* + *P. lignarius*)))) + ((*P. lenti* + *P. lutzi* + *P. tupynambai* + (*P. diasi* + *P. guentheri*)) + (*P. geniculatus* + (*P. martinezorum* + *P. mitarakaensis*))))).

A topologia proposta por Lent & Wygodzinsky (1979) mostrou-se similar à encontrada no presente trabalho, exceto pelo posicionamento de *P. geniculatus* (e *P. martinezorum* e *P. mitarakaensis*, recém-descritas). Ressalte-se que 17 das 21 características utilizadas por eles foram inseridas em nossa análise.

O estudo morfológico comparativo indicou que caracteres diagnósticos tradicionalmente utilizados não correspondem a sinapomorfias de *Panstrongylus*, exceto pela posição da inserção antenal junto aos olhos. A análise de estruturas através da microscopia eletrônica de varredura permitiu identificar e descrever novos caracteres para a análise, relativos ao escutelo, prosterno e segmentos abdominais terminais das fêmeas.

O grupo-externo não apresentou topologia suportada pelas análises moleculares prévias e seus clados foram suportados por homoplasias. Uma revisão e análise cladística de Triatomini e, principalmente, do gênero *Triatoma*, faz-se necessária para uma melhor compreensão do relacionamento deles e da delimitação da tribo, além de uma análise combinada de caracteres morfológicos, morfométricos e moleculares.

Referências bibliográficas

- Abalos, J.W. & Wygodzinsky, P. 1951. Las Triatominae Argentinas. (Reduviidae, Hemiptera). *Anales del Instituto Médico Regional Tucumán* 2: 1–179.
- Abad-Franch, F. & Monteiro, F.A. 2005. Molecular research and the control of Chagas disease vectors. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 77 (3): 437–454.
- Alevi, K.C.C., Oliveira, J., Azeredo-Oliveira, M.T.V. & Rosa, J.A. 2017. *Triatoma vitticeps* subcomplex (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae): a new grouping of Chagas disease vectors from South America. *Parasites & Vectors* 10: 180–183.
- Amorim, D.S. 2002. *Fundamentos de sistemática filogenética*. Holos Editora, Ribeirão Preto, 136 pp.
- Amyot, C.J.B. & Serville, J.G.A. 1843. *Histoire Naturelle des Insectes. Hemiptères*. Librairie Encyclopédique de Roret. Paris: Fain et Thunot. lxxvi + 675 + 6 pp, 12 pls.
- Ayala, J.M. 2009. Una nueva especie de *Panstrongylus* Berg de Venezuela (Hemiptera: Reduviidae, Triatominae). *Entomotropica* 24 (3): 105–109.
- Ayala, J.M., Mattei, R. & Mattei, R. 2014. Descripción de la hembra de *Panstrongylus martinezorum* Ayala, 2009 (Hemiptera: Reduviidae, Triatominae) con comentarios sobre la distribución geográfica de la especie en el estado Amazonas, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 54: 383–389.
- Barber, H.G. 1938. A new genus and species of the subfamily Triatominae (Reduviidae: Hemiptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 40 (4): 104–105.
- Berg, C. 1879. *Hemiptera Argentina enumeravit speciesque novas*. Pauli E. Coni, Hamburg, 316 pp.
- Bérenger, J.M. & Blanchet, B. 2007. A new species of the genus *Panstrongylus* from French Guiana (Heteroptera; Reduviidae; Triatominae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 102 (6): 733–736.
- Blanchard, E. 1843. In d'Orbigny. *Insectes de l'Amérique méridionale recueillis par Alcide d'Orbigny. Voyage dans l'Amérique méridionale*, Pitois-Levrault, Paris 6 (2): 216.
- Brazeau, M.D. 2011. Problematic character coding methods in morphology and their effects. *Biological Journal of the Linnean Society* 104: 489–498.
- Breddin, G. 1903. Über neue Palaotropische Reduviinen. *Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin* 3: 111–129.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295–304.
- Burmeister, H. 1835. *Handbuch der Entomologie*. Tome 2. T. Enslin, Berlin. 1835, Abtheil1: i-xii, 1–400.

- Cai, W., Sun, L. & Tomokuni, M. 2001. A review of the species of the reduviid genus *Tiarodes* (Heteroptera: Reduviidae: Reduviinae) from China. *European Journal of Entomology* 98: 533–542.
- Carcavallo, R.U., Galíndez-Girón, I., Jurberg, J. & Martínez, A. 1994a. La región oculo-ocelar en el género *Panstrongylus* Berg, 1879 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Entomología y Vectores* 1 (4): 113–119.
- Carcavallo, R.U., Jurberg, J., Martínez, A. & Galíndez-Girón, I. 1994c. La región óculo-ocelar en el género *Rhodnius* Stål, 1859 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Entomología y Vectores* 1 (1): 21–32.
- Carcavallo, R.U., Jurberg, J., Lent, H., Noireau, F. & Galvão, C. 2000. Phylogeny of the Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). Proposals for taxonomic arrangements. *Entomología y Vectores* 7 (Suppl. 1): 1–99.
- Campos, R., Botto-Mahan, C., Coronado, X., Catalá, S.S. & Solari, A. 2013. Phylogenetic Relationships of the *Spinolai* Complex and Other Triatomini Based on Mitochondrial DNA sequences (Hemiptera: Reduviidae). *Vector-Borne and Zoonotic diseases* 13 (1): 73–76.
- Ceretti-Junior, W., Vendrami, D.P., Gil, J.M., Barata, J.M.S. & Marrelli, M.T. 2008. Análise das relações taxonômicas e sistemáticas entre espécies de triatomíneos (Hemiptera, Reduviidae) de colônias mantidas pelo Serviço Especial de Saúde de Araraquara, inferida de sequências do 16S rDNA mitocondrial. *Revista Brasileira de Entomologia* 52 (3): 455–462.
- Chagas, C. 1909. Nova tripanozomiaze humana. Estudos sobre a morfologia e o ciclo evolutivo do *Schizotrypanum cruzi* n. gen. n. sp., agente etiológico de nova entidade mórbida do homem. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 1 (2): 159–218.
- Champion, G.C. 1898–1899. Insecta Rhynchota. Hemiptera-Heteroptera, Vol. II. In: Godwin and Salvin, editors, *Biologia Centrali Americana. Rhynchota*. London, XVI + 416, 22 plates. (1898: 33–192; 1899: 193–304).
- Costa Lima, A. 1940. *Insetos do Brasil, 2. Hemipteros*. Esc. Nac. Agron., ser. didactica No.3, Vol. 2, 351 pp.
- Crossa, R.P., Hernandez, M., Caraccio, M.N., Rose, V., Valente, S.A.S., Valente, V.D.C., Mejia, J.M., Angulo, V.M., Ramirez, C.M.S., Roldan, J., Vargas, F., Wolff, M. & Panzera, F. 2002. Chromosomal evolution trends of the genus *Panstrongylus* (Hemiptera, Reduviidae), vectors of Chagas disease. *Infection, Genetics and Evolution* 2: 47–56.

- De Geer, C. 1773. *Memoires pour servir a l'histoire des insectes*. Tome III. Pierrer Hesselberg, Stockholm. 696 pp.
- De Lucena, D.T. 1959. *Panstrongylus megistus leucofasciatus* Lucena, 1959 – Resumo das publicações e notas adicionais. *Revista Brasileira de Medicina* 16: 470–473.
- De Paula, A.S., Diotaiuti, L. & Schofield, C.J. 2005. Testing the sistergroup relationship of the Rhodniini and Triatomini (Insecta: Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Molecular Phylogenetics Evolution* 35: 712–718.
- Del Ponte, E. 1929. Algunas especies nuevas del gen. *Triatoma* Lap. *Boletín de la Sociedad Entomológica Argentina* 1: 3–8.
- Del Ponte, E. 1930. Catálogo descriptivo de los gêneros *Triatoma* Lap., *Rhodnius* Stål, e *Eratyrus* Stål. *Revista del Instituto Bacteriologico del Departamento Nacional de Higiene* 5: 855–937.
- Distant, W.L. 1902. Rhynchotal notes. XIV. Heteroptera: Families: Hydrometridae, Henicocephalidae, and Reduviidae (part). *Annals and Magazine of Natural History* 10 (7): 173–194.
- Distant, W.L. 1904. *The Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Rhynchota*. Vol. 2. Taylor & Francis, London, 503 pp.
- Dujardin, J.P., Bermudez, H., Casini, C., Schofield, C.J. & Tibayrenc, M. 1997. Metric differences between silvatic and domestic *Triatoma infestans* (Heteroptera: Reduviidae) in Bolivia. *Journal of Medical Entomology* 34 (5): 544–551.
- Dujardin, J.P., Costa, J., Bustamante, D., Jaramillo, N. & Catalá, S. 2009. Deciphering morphology in Triatominae: The evolutionary signals. *Acta Tropica* 110: 101–111.
- Dujardin, J.P., Forgues, G., Torrez, M., Martinez, E., Cordoba, C. & Gianella, A. 1998. Morphometrics of domestic *Panstrongylus rufotuberculatus* in Bolivia. *Annals of Tropical Medicine & Parasitology* 92 (2): 219–228.
- Dujardin, J.P., Schofield, C.J. & Panzera, F. 2002. *Los vectores de la Enfermedad de Chagas*. Academie Royale des Sciences D'Outre-Mer, Bruxelles, 189 pp.
- Dujardin, J.P., Steindel, M., Chavez, T., Machane, M. & Schofield, C.J. 1999. Changes in the Sexual Dimorphism of Triatominae in the Transition from Natural to Artificial Habitats. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 94 (4): 565–569.
- Else, J.G., Cheong, W.H., Mahadevan, S. & Zárate, L.G. 1977. A new species of cave-inhabiting *Triatoma*. *Journal of Medical Entomology* 14: 367–369.
- Erichson, W.F. 1848. In Schomburgk: Reisen in Britisch-Guiana in der Jahren 1840-1844 im auftrag Sr. Majestat des Konings von Preussen. Insecten. Weber, Leipzig. pp. 553–617.

- Fernandez-Loayza, R. 1989. *Triatoma matsunoi* nueva especie del norte peruano (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Revista Peruana de Entomología* 31: 21–24.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist* 125 (1): 1–15.
- Fitch, W.M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology* 20(4): 406–416.
- Forey, P.L. & Kitching, I.J. 2000. Experiments in coding multistate characters. In: Scotland, R., Pennington, R.T. (Eds.) *Homology and Systematics*. Special Volume Series 58. Systematics Association, London, pp. 54–80.
- Frias, D.A., Henry, A.A. & Gonzalez, C.R. 1998. *Mepraia gajardoi*: a new species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) from Chile and its comparison with *Mepraia spinolai*. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 177–188.
- Galvão, C. & de Paula, A.S. 2014. *Sistemática e evolução dos vetores*. In: Galvão, C. *Vetores da doença de chagas no Brasil*. Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia. pp. 26–32.
- Galvão, A.B. & Palma, J.D. 1968. Uma nova espécie do gênero “Panstrongylus” Berg, 1879 (Reduviidae, Triatominae). *Revista Brasileira de Biologia* 28 (4): 403–405.
- Galvão, C., Carcavallo, R., Rocha, D.S. & Jurberg, J. 2003. A checklist of the current valid species of the subfamily Triatominae Jeannel, 1919 (Hemiptera, Reduviidae) and their geographical distribution, with nomenclatural and taxonomic notes. *Zootaxa* 202: 1–36.
- Garcia, B.A., Moriyama, E.N. & Powell, J.R. 2001. Mitochondrial DNA sequences of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): Phylogenetic relationships. *Journal of Medical Entomology* 38: 675–683.
- Garcia, M.H.H.M., Souza, L., Souza, R.C.M., Paula, A.S., Borges, E.C., Barbosa, S.E., Schofield, C.J. & Diotaiuti, L. 2005. Occurrence and variability of *Panstrongylus lutzi* in the State of Ceará, Brazil. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* 38 (5): 410–415.
- Gardim, S., Almeida, C.E., Takiya, D.M., Oliveira, J., Araújo, R.F., Cicarelli, R.M.B. & Rosa, J.A. 2014. Multiple mitochondrial genes of some sylvatic Brazilian Triatoma: Non-monophyly of the *T. brasiliensis* subcomplex and the need for a generic revision in the Triatomini. *Infection, Genetics and Evolution* 23: 74–79.
- Gil-Santana, H.R. & Galvão, C. 2013. 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* 3746 (4): 587–596.

- Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83–91.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetics analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois, 263p.
- Hwang, W.S. & Weirauch, C. 2012. Evolutionary History of Assassin Bugs (Insecta: Hemiptera: Reduviidae): Insights from Divergence Dating and Ancestral State Reconstruction. *PLoS ONE* 7 (9): e45523.
- Hsiao, T.Y. 1965. New species and new records of Reduviidae from China). *Acta Zootaxonomica Sinica* 2: 109–120.
- Hypsia, V., Tietz, D. F., Zrzavy, J., Rego, R.O.M., Galvão, C. & Jurberg, J. 2002. Phylogeny and biogeography of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae): molecular evidence of a New World origin of the Asiatic clade. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23: 447–457.
- Ibarra-Cerdña, C.N., Zaldívar-Riverón, A., Peterson, A.T., Sánchez-Cordero, V. & Ramsey, J.M. 2014. Phylogeny and Niche Conservatism in North and Central American Triatomine Bugs (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) Vectors of Chagas' Disease. *PLoS Neglected Tropical Disease* 8 (10): 1–11.
- Jaramillo, N.O., Castillo, D. & Wolff, M.E. 2002. Geometric Morphometric Differences between *Panstrongylus geniculatus* from Field and Laboratory. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 97 (5): 667–673.
- Jeannel, R. 1919. Insectes Hemiptères, iii. Henicocephalidae et Reduviidae. *Voyage Alluaud Insectes Hemiptères* 3: 133–313.
- Jurberg J., Carcavallo, R.U. & Lent, H. 2001. *Panstrongylus sherlocki* sp.n do Estado da Bahia, Brasil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Entomología y Vectores* 8: 261–274.
- Jurberg, J. & Galvão, C. 1997. *Hermanlentia* n.gen. da tribo Triatomini, com um rol de espécies de Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 92: 181–185.
- Justi, S.A., Russo, C.A.M., Santos-Mallet, J., Obara, M.T. & Galvão, C. 2014. Molecular phylogeny of Triatomini (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Parasites & Vectors* 7: 149.
- Justi, S. & Galvão, C. 2017. The Evolutionary Origin of Diversity in Chagas Disease Vectors. *Trends in Parasitology* 33 (1): 42–52.

- Kirkaldy, G. W. 1904. Bibliographical and nomenclatorial notes on the Hemiptera. No.3. *Entomol.* 37: 279–283.
- Klug, J.C.F. 1834. In: Meyen, F.J.F. *Reise um die Erde, in den Jahren 1830, 1831, und 1832, ausgeführt von F.J.F. Meyen.* C.W.Eichhoff, Berlin.
- Laporte, F.L. 1832. Mémoire sur quelques nouveaux genres de l'ordre des Homoptères. *Annales de la Société Entomologique de France* 1: 221–231.
- Laporte, F.L. 1833. Essai d'une classification systematique de l'ordre des Hemipteres (Hemipteres Heteropteres, Latr.). *Magasin de zoologie* 1: 1–88, plus supplement.
- Larrousse, F. 1924. Triatomites d'Asie; description d'une nouvelle espèce, *Triatoma bouvieri*, n. sp. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee* 2: 62–70.
- Latreille, P.A. 1807. *Genera Crustaceorum et Insectorum secundum ordinem naturalem in familias disposita, iconibus exemplisque plurimis explicata.* Tome Tertius. A. Koenig, Paris, 280 pp.
- Latreille, P. A. 1811. Insectes de l'Amérique Équinoxiale, recueillis pendant le voyage de MM. Humboldt et Bonpland pp. 173–174, 260–297 in Humboldt, F. H. A. & Bonpland, A. J. A. (ed.) *Voyage aux régions équinoxiales du nouveau continent, fait en 1799 1804. Recueil d' observations de zoologie et d' anatomie comparée, faites dans l' océan Atlantique, dans l' intérieur du nouveau continent et dans le Mer du Sud pendant les années 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803* Vol. 1. Paris: F. Schoell & G. Dufour. 352 pp.
- Leite, I.C. & Barbosa, A. 1953. TRIATOMA (Eutriatoma) matogrossensis n. sp. *Boletim do Instituto Oswaldo Cruz* 2: 1–3.
- Lent, H. 1942. Estudos sobre os Triatomideos do Estado do Rio Grande do Sul, com descrição de uma espécie nova. *Revista Brasileira de Biologia* 2 (2): 219–231.
- Lent, H. 1948. O gênero "Rhodnius" Stål, 1859 (Hemiptera, Reduviidae). *Revista Brasileira de Biologia* 8 (3): 297–339.
- Lent, H. 1951. Triatominae das regiões Oriental, Australiana, Etiópica e Paleártica, com descrição de uma nova espécie. *Revista Brasileira de Biologia* 11: 425–429.
- Lent, H. 1953. Nova especie de "Triatoma" da região oriental. *Revista Brasileira de Biologia* 13 (4): 315–319.
- Lent, H. 1960. Sobre dois pretensos reduvídeos hematófagos africanos do gênero "Panstrongylus" Berg, 1879 (Reduviidae, Triatominae). *Revista Brasileira de Biologia* 20 (2): 163–170.
- Lent, H. 1997. Novos sinônimos de duas espécies de Triatominae da Venezuela (Hemiptera, Reduviidae). *Entomología y Vectores* 4: 67–70.

- Lent, H. & Jurberg, J. 1968. Estudo morfológico comparativo de “*Panstrongylus geniculatus*” (Latreille, 1811) e “*Panstrongylus megistus*” (Burmeister, 1835) e suas genitálias externas (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Revista Brasileira de Biologia* 28 (4): 499–520.
- Lent, H. & Jurberg, J. 1969. O gênero “*Rhodnius*” Stål, 1859, com um estudo sobre a genitália das espécies (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Revista Brasileira de Biologia* 29 (4): 487–560.
- Lent, H. & Jurberg, J. 1975. O gênero *Panstrongylus* Berg, 1879, com um estudo sobre a genitália externa das espécies (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Revista Brasileira de Biologia* 35 (3): 379–418.
- Lent, H. & Pifano, F. 1940. Sobre a identidade dos gêneros *Panstrongylus* Berg, 1879 e *Mestor* Kirkaldy, 1904. Redescrição de *Panstrongylus rufotuberculatus* encontrado na Venezuela, naturalmente infestado pelo *Schizotrypanum cruzi*. *Revista de Entomologia* 11: 629–638.
- Lent, H. & Wygodzinsky, P. 1979. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas' disease. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 163: 125–520.
- Lethierry, L.F. & Severin, G. 1896. *Catalogue général des Hémiptères. Vol. II. Hétéroptères.* Brussels: F. Hayez, Imprimeur de l' Academie Royal de Belgique. 3: 1–275.
- Maddison, W. P. & Maddison, D.R.. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31 <http://mesquiteproject.org>
- Marcilla, A., Bargues, M. D., Abad-Franch, F., Panzera, F., Carcavallo, R. U., Noireau, F., Galvão, C., Jurberg, J., Miles, M. A., Dujardin, J. P. & Mas-Coma, S. 2002. Nuclear rDNA ITS-2 sequences reveal polyphyly of *Panstrongylus* species (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), vectors of *Trypanosoma cruzi*. *Infection, Genetics and Evolution* 1: 225–235.
- Matta, A. 1919. Um novo reduvídeo do Amazonas, *Rhodnius brethesi* n. sp. *Amazonas Médico* 2: 93–94.
- Mazza, S., Gajardo Tobar, R. & Jörg, M.E. (1940) *Mepraia* novum genus de Triatomidae. *Mepraia spinolai* (Porter) 1933, nov. comb., redescrición del macho y descripción de la hembra. *MEPRA Publicación* 44: 3–30.
- Mendonça, V.J., Alevi, K.C.C., Pinotti, H., Gurgel-Gonçalves, R., Pita, S., Guerra, A.L., Panzera, F., Araújo, R.F., Azeredo-Oliveira, M.T.V. & Rosa, J.A. 2016. Revalidation of

- Triatoma bahiensis* Sherlock & Serafim, 1967 (Hemiptera: Reduviidae) and phylogeny of the *T. brasiliensis* species complex. *Zootaxa* 4107 (2): 239–254.
- Miller, N.C.E. 1954. New genera and species of Reduviidae from Indonesia and the description of a new subfamily (Hemiptera–Heteroptera). *Tijdschrift voor Entomologie* 97: 75–114.
- Miller, N.C.E. 1956. Centrocneminae, a new sub-family of the Reduviidae (Hemiptera–Heteroptera). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology* 4: 219–283.
- Naterro, J., Malerba, R., Rodríguez, C.S. & Crocco, L. 2013. Phenotypic plasticity in response to food source in *Triatoma infestans* (Klug, 1834) (Hemiptera, Reduviidae: Triatominae). *Infection, Genetics and Evolution* 19: 38–44.
- Neiva, A. 1911a. Zwei Neue Africanische Arten des Genus *Triatoma* (oder *Conorhinus*) Laporte. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 13: 239–240.
- Neiva, A. 1911b. Notas de entomologia medica. – 3 Novas especies de reduvidas norte-americanas. *Brasil-Medico* 25: 441.
- Neiva, A. 1911c. Contribuição para o estudo dos hematophagos brasileiros e descrição de uma nova espécie de *Triatoma*. *Brasil-Medico* 25: 461–462.
- Neiva, A. 1914. *Revisão do gênero Triatoma Lap.* Thesis, Faculdade de Medicina, Rio de Janeiro. 80pp.
- Neiva, A. & Pinto, C. 1923. Dos hemípteros hematófagos do norte do Brazil com a descrição de duas novas espécies. *Brasil-Medico* 37: 73–76.
- Nixon, K.C. 2002. *Winclada*. (beta) versão 1.00.08. Disponível em: http://www.cladistics.com/about_winc.html.
- Nixon, N.C. & Carpenter, J.M. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413–426.
- Ortiz, I. 1971. Sobre algunos arreglos taxonomicos en el orden de los Hemiptera (Insecta) con referencia especial a la identificación de la Familia Triatomidae Pinto, 1931, revisión del género *Panstrongylus* Berg, 1875 y descripción de una nueva especie. *Revista del Instituto Nacional de Higiene* 4: 49–87.
- Papa, A.R., Barata, J.M.S., Obara, M.T., Ceretti-Jr, W.C. & Jurberg, J. 2003. Descrição da genitália externa do alótípico macho *Panstrongylus lenti* Galvão & Palma, 1968 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Entomología y Vectores* 10 (3): 345–352.
- Patterson, J.S. 2007. *Comparative morphometric and molecular genetic analyses of triatominae (Hemiptera: Reduviidae)*. PhD thesis, London School of Hygiene Tropical Medicine. 269 p.

- Patterson, J.S., Barbosa, S.E. & Feliciangeli, M.D. 2009. On the genus *Panstrongylus* Berg 1879: Evolution, ecology and epidemiological significance. *Acta Tropica* 110: 187–199.
- Pita, S., Lorite, P., Nattero, J., Galvão, C., Alevi, K.C.C., Teves, S.C., Azeredo-Oliveira, M.T.V. & Panzera, F. 2016. New arrangementson several species subcomplexes of *Triatoma* genus based on the chromosomal position of ribosomal genes (Hemiptera - Triatominae). *Infection, Genetics and Evolution* 43: 225–231.
- Pinto, C. 1925. Uma nova espécie de barbeiro da Argentina, *Triatoma larrousei*. *Sciencia Medica* 3: 454–456.
- Pinto, C. 1926. *Eutriatoma tibiamaculata* novo género e nova espécie, forma intermediaria entre *Rhodnius* e *Triatoma*. *Sciencia Medica* 3: 133–136.
- Pinto, C. 1927. Classification de genres d'Hémiptères de la famille Triatomidae (Reduvioidae). *Boletim Biologico* 8: 103–114.
- Pinto, C. 1931. Valor do rostro e antenas na caracterização dos gêneros de Triatomideos. Hemiptera, Reduvioidae. *Boletim Biologico* 19: 45–136.
- Pinto, C. & Lent, H. 1946. Novo hemíptero hematófago do gênero "Panstrongylus" Bergroth, 1879. *Revista Brasileira de Biologia* 6: 459–465.
- Poinar, G. 2013. *Panstrongylus hispaniolae* sp. n. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), a new fossil triatomine in Dominican amber, with evidence of gut flagellates. *Paleodiversity* 6: 1–8.
- Rédei, D. & Tsai, J-F. 2011. The assassin bus subfamilies Centrocnemidinae and Holoptilinae in Taiwan (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 51 (2): 411–442.
- Rivas, N., Sánchez-Cordero, V., Camacho, A.D. & Alejandre-Aguilar, R. 2017. External female genitalia of six species of the genus *Meccus* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Journal of Vector Ecology*, 42 (2): 271–278.
- Rodrigues, J.M.S., Moreira, F.F.F., Cordeiro, I.R.S., Almeida, M.D. & Jurberg, J. 2015. List of the type-specimens of Reduviidae (Hemiptera: Heteroptera) in Triatomines Collection of the Oswaldo Cruz Institute, Brazil. *Zootaxa* 3936 (2): 181–206.
- Rosa, J.A., Mendonça, V.J., Rocha, C.S., Gardim, S. & Cilense, M. 2010. Characterization of the external female genitalia of six species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) by scanning electron microscopy. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 105 (3): 286–292.
- Rosa, J.A., Rocha, C.S., Gardim, S., Pinto, M.C., Mendonça, V.J., Ferreira Filho, J.C.R., Carvalho, E.O.C., Camargo, L.M.A., Oliveira, J., Nascimento, J.D., Cilense, M. &

- Almeida, C.E. 2012. Description of *Rhodnius montenegrensis* n.sp. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) from the state of Rondônia, Brazil. *Zootaxa* 3478: 62–76.
- Rosa, J.A., Mendonça, V.J., Gardim, S., Carvalho, D.B., Oliveira, J., Nascimento, J.D., Pinotti, H., Pinto, M.C., Cilense, M., Galvão, C. & Barata, J.M.S. 2014. Study of the external female genitalia of 14 *Rhodnius* species (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) using scanning electron microscopy. *Parasites & Vectors* 7: 17–26.
- Rosa, J.A., Justino, H.H.G., Nascimento, J.D., Mendonça, V.J., Rocha, C.S., Carvalho, D.B., Falcone, R., Azeredo-Oliveira, M.T.V., Alevi, K.C.C., Oliveira, J. 2017. A new species of *Rhodnius* from Brazil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *ZooKeys* 675: 1–25.
- Sainz, A.C., Mauro, L.V., Moriyama, E.N. & García, B.A. 2004. Phylogeny of triatomine vectors of *Trypanosoma cruzi* suggested by mitochondrial DNA sequences. *Genetica* 121: 229–240.
- Santos, C.M., Jurberg, J., Galvão, C., Rocha, D.S. & Fernandez, J.I.R. 2003. Estudo morfométrico do gênero *Panstrongylus* Berg, 1879 (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98: 939–944.
- Schofield, C.J. 1988. Biosystematics of the Triatominae (Hemiptera:Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas'disease. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 163: 123–250.
- Schofield, C.J. 1994. *Triatominae*. Biología y Control. Eurocommunica Publications, UK, 80pp.
- Schofield, C.J. & Galvão, C. 2009. Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. *Acta Tropica* 110 (2–3): 88–100.
- Schoudeten, H. 1933. Resultats scientifiques du voyage aux Indes Orientales Neerlandaises. LL AA RR Ie Prince et la Princesse Leopold de Belgique. Hemiptera - Heteroptera. *Mémoires du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique* 4: 43–70.
- Schuh, R.T. & Slater, J.A. 1995. *True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera)*. Classification and Natural History. Cornell University Press, Ithaca, New York. xii + 336 pp.
- Sereno, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics* 23: 565–587.
- Sherlock, I.A.& Serafim, E.M. 1967. Fauna Triatominae do Estado da Bahia, Brasil. I – As espécies e distribuição geográfica. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* 7 (5): 265–276.

- Singh-Pruthi, H. 1925. The Morphology of the Male Genitalia in Rhynchota. *Transactions of the Entomological Society of London* 1: 127–267.
- Stål, C. 1854. Nya Hemiptera. *Ofversigt af Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar* 11: 231–255.
- Stål, C. 1859. Monographie der Gattung *Conorhinus* und Verwandten. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 3: 99–117.
- Stål, C. 1874. Enumeratio Reduviidarum Europae, Africae, Asiae, et Australiae. In: Stichel, W. *Enumeratio Hemipterorum, IV. Konglia Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar* 4: 3–97.
- Souza, E.S., Von Artzingen, N.C.B., Furtado, M.B., Oliveira, J., Nascimento, J.D., Vendrami, D.P., Gardim, S. & Rosa, J.A. 2016. Description of *Rhodnius marabaensis* sp.n. (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) from Pará State, Brazil. *Zookeys* 621: 45–62.
- Swofford, D.L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Usinger, R.L. 1939. Descriptions of the new Triatominae with a key to genera (Hemiptera: Reduviidae). *University of California Publications in Entomology* 7: 33–56.
- Usinger, R.L. 1941. Notes and descriptions of Neotropical Triatominae (Hemiptera, Reduviidae). *PanPacific Entomology* 17: 49–57.
- Usinger, R.L. 1944. The Triatominae of North and Central America and the West Indies and their public health significance. *Public Health Bulletin* 288: i–iv, 1–81.
- Uhler, P.R. 1894. Observations upon the Heteropterous Hemiptera of Lower California, with Descriptions of new species. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 4 (2): 223–295.
- Valderrama, A., Lizano, E., Cabello, D. & Valera, M. 1996. *Panstrongylus turpiali*, n.sp. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) from Venezuela. *Caribbean Journal of Science* 32: 142–144.
- Walker, F. 1873. *Catalogue of the specimens of Hemiptera Heteroptera in the collection of the British Museum*. Part VII. Printed for the Trustees, London 8: 1–220.
- Weirauch, C. 2008. Cladistic analysis of Reduviidae (Heteroptera: Cimicomorpha) based on morphological characters. *Systematic Entomology* 33: 229–274.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetics Systematics*. Wiley, New York, 439 pp.

- Wygodzinsky, P. 1948. Sobre *Panstrongylus* del Perú, con la descripción de una nueva especie (Triatominae, Reduviidae, Hemiptera). *Anales del Instituto de Medicina Regional* 2 (2): 197–208.
- Wygodzinsky, P. 1949. Notas sobre Reduviidae argentinos (Hemiptera). *Annales del Instituto de Medicina Regional, Tucumán* 2 (3): 335–340.
- WHO a - World Health Organization. Chagas disease (American trypanosomiasis). [página na internet]. [Atualizado em Março de 2017; citado em 26 abril de 2017]. Disponível em: <http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs340/en/>.
- WHO b - World Health Organization. What is Chagas disease? [página na internet]. [Atualizado em Março de 2017; citado em 26 abril de 2017]. Disponível em: <http://www.who.int/chagas/disease/en/>.

Tabela I. Lista das espécies recentes de *Panstrongylus* e dos terminais do grupo-externo, suas respectivas distribuições, coleções onde estão depositados os espécimes-tipo,e material examinado (coleções, número de espécimes e localidades observadas). Para espécies de *Triatoma*, estão indicados a qual subgrupo estão inseridas, segundo a classificação de Schofield & Galvão (2009). Novas localidades sublinhadas. Siglas não citadas no “Material e Métodos”: CAS, California Academy of Sciences; CJMA, Coleção José Manuel Ayala; COLVEC, Coleção de Vetores da Doença de Chagas, Fundação Oswaldo Cruz; MCZN, Museum of Comparative Zoology, Harvard University; MIZA, Museo del Instituto de Zoología Agrícola Francisco Fernández Yépez, Venezuela; NMHN, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution; NRS, Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm; PAC, Poinar Amber Collection, Oregon.

Espécies	Grupo, Complexo, Subcomplexo	Distribuição	Material tipo / Coleção	Tipo examinado	Coleções examinadas (número de espécimes)	Distribuição do material examinado
<i>P. chinai</i> (Del Ponte, 1929)	-	Equador, Peru,Venezuela	BMNH	Sim	BMNH (1), CTIOC (14), COLVEC (2), MZUSP (2), ZMHB (1)	Equador, Peru, Venezuela
<i>P. diasi</i> (Pinto & Lent, 1946)	-	Bolívia, Brasil	CTIOC	Sim	CEIOC (3), COLVEC (10), CTIOC (7)	Brasil
<i>P. geniculatus</i> (Latrelle, 1811)	-	Argentina, Brasil, Bolívia, Colômbia, Costa Rica, Equador, Guatemala, Guiana, Guiana Francesa, México, Nicarágua, Panamá, Paraguai,Peru, Suriname, Trinidad, Uruguai,Venezuela	Desconhecido	Não	BMNH (24), CTIOC (132), MNHN (118), MNRJ (4), MZUSP (2), ZMHB (6)	Argentina, Brasil, Bolívia, Colômbia, Costa Rica, Guiana, Guiana Francesa, <u>Honduras</u> , México, Panamá, Paraguai, Peru, Suriname, Trinidad e Tobago, Venezuela
<i>P. guentheri</i> Berg, 1879	-	Argentina, Bolívia, Paraguai, Uruguai	MLPA	Sim	CTIOC (13), MNHN (2)	Argentina, Paraguai
<i>P. howardi</i> (Neiva, 1911a)	-	Equador	ZMHB	Sim	CTIOC (2), ZMHB (1)	Equador, “África tropical”
<i>P. humeralis</i> (Usinger, 1939)	-	Panamá, Colômbia	MCZN/ CTIOC	Parte	CTIOC (24)	Panamá
<i>P. lenti</i> Galvão & Palma, 1968	-	Brasil	CTIOC	Sim	CTIOC (2)	Brasil
<i>P. lignarius</i> (Walker, 1873)	-	Brasil, Colômbia, Ecuador, Guiana, Peru, Suriname, Venezuela	BMNH/ CTIOC	Sim	BMNH (11), COLVEC (3), CTIOC (182), MNHN (4). MZUSP (2)	Brasil, Colômbia, Guiana, <u>Guiana</u> <u>Francesa</u> , Peru, Suriname, Venezuela
<i>P. lutzi</i> (Neiva & Pinto, 1923)	-	Brasil	CEIOC	Sim	COLVEC (7), CTIOC (139)	Brasil
<i>P. martinezorum</i> Ayala, 2009	-	Venezuela	MIZA, CJMA	Não	-	-
<i>P. megistus</i> (Burmeister, 1835)	-	Argentina,Brasil, Bolívia, Paraguai, Uruguai	ZMHB	Sim	BMNH (21), CTIOC (268), MNHN (23), MNRJ (4), ZMHB (9)	Argentina, Brasil, Bolívia, Paraguai, Uruguai
<i>P. mitarakaensis</i> Bérenger & Blanchet, 2007	-	Guiana Francesa	MNHN	Sim	MNHN (3)	Guiana Francesa
<i>P. rufotuberculatus</i> (Champion, 1899)	-	México, Costa Rica, Panamá, Colômbia, Venezuela, Ecuador, Peru, Bolívia, Brasil, Argentina	BMNH	Sim	BMNH (9), CEIOC (3), COLVEC (3), CTIOC (5), MNHN (14), ZMHB (2)	Brasil, <u>Belize</u> , Bolívia, Colômbia, Ecuador, <u>Guiana</u> , <u>Guiana Francesa</u> , México, Panamá, Venezuela
<i>P. tupynambai</i> Lent, 1942	-	Brasil, Uruguai	CTIOC	Sim	CTIOC (8)	Brasil, Uruguai

Tabela I. Continuação.

Espécies	Grupo, Complexo, Subcomplexo	Distribuição	Material tipo / Coleção	Tipo examinado	Coleções examinadas (número de espécimes)	Distribuição do material examinado
<i>Dipetalogaster maxima</i> (Uhler, 1894)		México	NMHN	Não	BMNH (3), COLVEC (1), CTIOC (54)	México
<i>Eratyrus mucronatus</i> Stål, 1859		Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guatemala, Guiana, Guiana Francesa, Panamá, Peru, Suriname, Trinidad, Venezuela	ZMHB	Sim	BMNH (3), CTIOC (23), MNHN (43), ZMHB (1)	Bolívia, Brasil, Guiana, Guiana Francesa, Venezuela
<i>Meccus phyllosomus</i> (Burmeister, 1835)	(ex) Rubrofasciata, Phyllosoma, Phyllosoma	México	ZMHB	Sim	BMNH (1), COLVEC (1), CTIOC (11), MNHN (3), ZMHB (2)	México
<i>Nesotriatoma bruneri</i> Usinger, 1944	(ex) Rubrofasciata, Flavida	Cuba	CAS	Não	CTIOC (7)	Cuba
<i>Triatoma barberi</i> Usinger, 1939	Rubrofasciata, Protracta	México	CAS	Não	BMNH (4), CTIOC (17), ZMHB (5)	México, Califórnia (?)
<i>Triatoma brasiliensis</i> Neiva, 1911	Infestans, Infestans, Brasiliensis	Brasil	FIOCRUZ		BMNH (8), CTIOC (171), MNHN (5)	Brasil
<i>Triatoma dimidiata</i> (Latreille, 1811)	Rubrofasciata, Phyllosoma, Dimidiata	Belize, Colômbia, Costa Rica, El Salvador, Equador, Guatemala, Honduras, México, Nicarágua, Panamá, Peru, Venezuela	Desconhecido	Não	BMNH (261), CTIOC (261), MNHN (30), MZUSP (1), ZMHB (19)	Belize, Colômbia, Costa Rica, El Salvador, Equador, Guatemala, Honduras, México, Nicarágua, Panamá, Peru, Venezuela
<i>Triatoma infestans</i> (Klug, 1834)	Infestans, Infestans, Infestans	Argentina, Bolívia, Chile, Paraguai (silvestres) + Brasil, Equador, México, Peru, Uruguai	ZMHB	Não	BMNH (35), CTIOC (227), MNHN (68), MZUSP (1), ZMHB (57)	Argentina, Bolívia, Brasil, Chile, EUA, México, Paraguai
<i>Triatoma lecticularia</i> (Stål, 1859)	Rubrofasciata, Lectaricularia	EUA, México	ZMHB	Sim	BMNH (5), COLVEC (1), CTIOC (25), MZUSP (3)	EUA
<i>Triatoma maculata</i> (Erichson, 1848)	Infestans, Infestans, Maculata	Caribe, Colômbia, Guiana, Suriname, Venezuela	ZMHB	Sim	CTIOC (73), MNRJ (2), MNHN (6), BMNH (12), ZMHB (3)	Caribe, Colômbia, Guiana, Peru, Venezuela

Tabela I. Continuação.

Espécies	Grupo, Complexo, Subcomplexo	Distribuição	Material tipo / Coleção	Tipo examina	Coleções examinadas (número de espécimes)	Distribuição do material examinado
<i>Triatoma matogrossensis</i> Leite & Barbosa, 1953	Infestans, Infestans, Matogrossensis	Brasil	FIOCRUZ		BMNH (7), CTIOC (46)	Brasil
<i>Triatoma rubrofasciata</i> (De Geer, 1773)	Rubrofasciata, Rubrofasciata	África do sul, Angola, Antígua e Barbuda, Arábia saudita, Argentina, Bahamas, Brasil, Camboja, China, Comores, Congo, Cuba, El Salvador, EUA, Filipinas, Guiana Francesa, França, Granada, Haiti, Índia, Indonésia, Jamaica, Japão, Madagascar, Malásia, Maurício, Myanmar, Portugal, República Centro-Africana, República Dominicana, São Vicente E Granadinas, Seicheles, Serra Leoa, Singapura, Sri Lanca, Suriname, Tailândia, Taiwan, Tanzânia, Tonga, Trinidad E Tobago, Venezuela, Vietnã	NRS	Não	BMNH (107), CTIOC (128), MNHN (135), ZMHB (43)	Arábia Saudita, Angola, Bangladesh, Brasil, Bolívia, Caribe, Chile, China, Comores, Congo, Filipinas, Haiti, Índia, Indonésia, Jamaica, Japão, Madagascar, Malásia, Maldivas, Mauricio, Myanmar, Nova Guiné, São Tomé e Príncipe, Seicheles, Serra Leoa, Singapura, Sri Lanka, Tailândia, Tanzânia, Trinidad e Tobago, Vietnã
<i>Triatoma rubrovaria</i> (Blanchard, 1843)	Infestans, Infestans, Rubrovaria	Argentina, Brasil, Uruguai	Desconhecido		BMNH (10), CTIOC (209), MNHN (6), ZMHB (11)	Argentina, Brasil, Uruguai
<i>Triatoma sordida</i> (Stål, 1859)	Infestans, Infestans, Sordida	Argentina, Bolívia, Brasil, Paraguai, Uruguai	ZMHB	Sim	BMNH (70), CTIOC (154), MNHN (9), ZMHB (1)	Argentina, Bolívia, Brasil, Paraguai
<i>Triatoma tibiamaculata</i> Pinto, 1926	Infestans, Infestans, Brasiliensis (?)	Brasil	FIOCRUZ		BMNH (5), CTIOC (40), MNRJ (3)	Brasil
<i>Rhodnius brethesi</i> Matta, 1919	-	Brasil, Venezuela, Colômbia	Desconhecido		CTIOC (5), BMNH (7)	Brasil, Venezuela

Tabela II. Tabela apresentada por Schofield & Galvão (2009) que lista os prováveis grupos de espécies e complexos dentro do gênero *Triatoma*. Segundo os autores, os relacionamentos de *T. tibiamaculata* e *T. vitticeps* são incertos.

Grupo	Complexo	Subcomplexo	Espécies
Rubrofasciata (principalmente América do Norte e Velho Mundo)	Phyllosoma	Dimidiata	<i>dimidiata, hegneri, brailovskyi, gomeznunezi</i>
		Phyllosoma (=Meccus)	<i>bassolsae, bolivari, longipennis, mazzottii, mexicana, pallidipennis, phyllosoma, picturata, ryckmani</i>
	Flavida (=Nesotriatoma)	-	<i>flavida, bruneri, obscura</i>
	Rubrofasciata	-	<i>amicitiae, bouvieri, cavernicola, leopoldi, migrans, pugasi, rubrofasciata,</i>
	Protracta	-	<i>barberi, incrassata, neotomae, nitida, peninsularis, protracta, sinaloensis</i>
	Lecticularia	-	<i>gerstaeckeri, indictiva, lecticularia, recurva, rubida, sanguisuga</i>
Dispar (Andino)	Dispar	-	<i>boliviensis, carrioni, dispar, nigromaculata, venosa</i>
Infestans (América do Sul)	Infestans	Brasiliensis	<i>brasiliensis, juazeirensis, melanica, melanocephala, petrochiae, lenti, sherlocki (tibiamaculata?) (vitticeps?)</i>
		Infestans	<i>delpontei, infestans, platensis</i>
		Maculata	<i>arthurneivai, maculata, pseudomaculata wygodzinskyi</i>
		Matogrossensis	<i>baratai, costalimai, deaneorum, guazu, jurbergi, matogrossensis, vandae, williami</i>
		Rubrovaria	<i>carcavallooi, circummaculata, klugi, limai, oliveirai, rubrovaria,</i>
		Sordida	<i>garciaebesi, guasayana, patagonica, sordida</i>
	Spinolai (=Mepraia)	-	<i>breyeri, eratyrusiformis, spinolai, gajardoi</i>

Tabela III. Matriz de estados de caracteres utilizados na análise cladística de *Panstrongylus*. Dados não observados (?) e dados inaplicáveis (-).

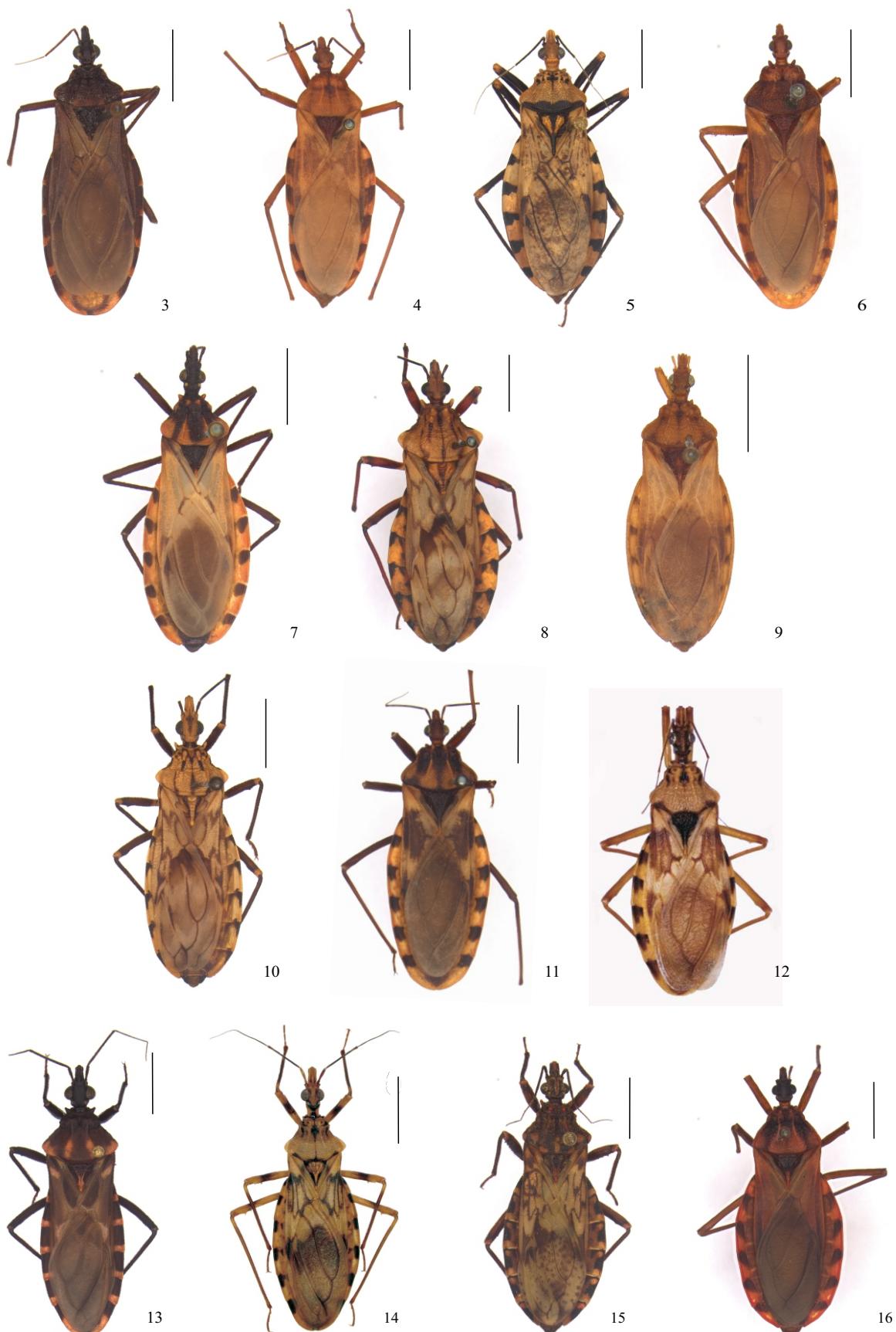
Táxon/Caráter	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5
<i>Panstrongylus chinai</i>	0	0	0	0	0	1	1	?	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>P. diasi</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0
<i>P. geniculatus</i>	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>P. guentheri</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>P. howardi</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>P. humeralis</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>P. lenti</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	?	0	1	1	0	1
<i>P. lignarius</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>P. lutzi</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>P. martinezorum</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>P. megistus</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>P. mitarakaensis</i>	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>P. rufotuberculatus</i>	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1
<i>P. tupynambai</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>Dipetalogaster maxima</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	0	1	0	0	1
<i>Eratyrus mucronatus</i>	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	0	1	1	0	1
<i>Meccus phyllosomus</i>	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Nesiotatoma bruneri</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Triatoma barberi</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. brasiliensis</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0
<i>T. dimidiata</i>	0	0	0	?	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>T. infestans</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	1	0	0
<i>T. lecticularia</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>T. maculata</i>	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>T. matogrossensis</i>	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>T. rubrofasciata</i>	0	0	1	0	0	1	1	?	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>T. rubrovaria</i>	0	0	1	?	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>T. sordida</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>T. tibiamaculata</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	2	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>Rhodnius brethesi</i>	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	3	0	1	2	0	0	0	0	0

Tabela III. Continuação.

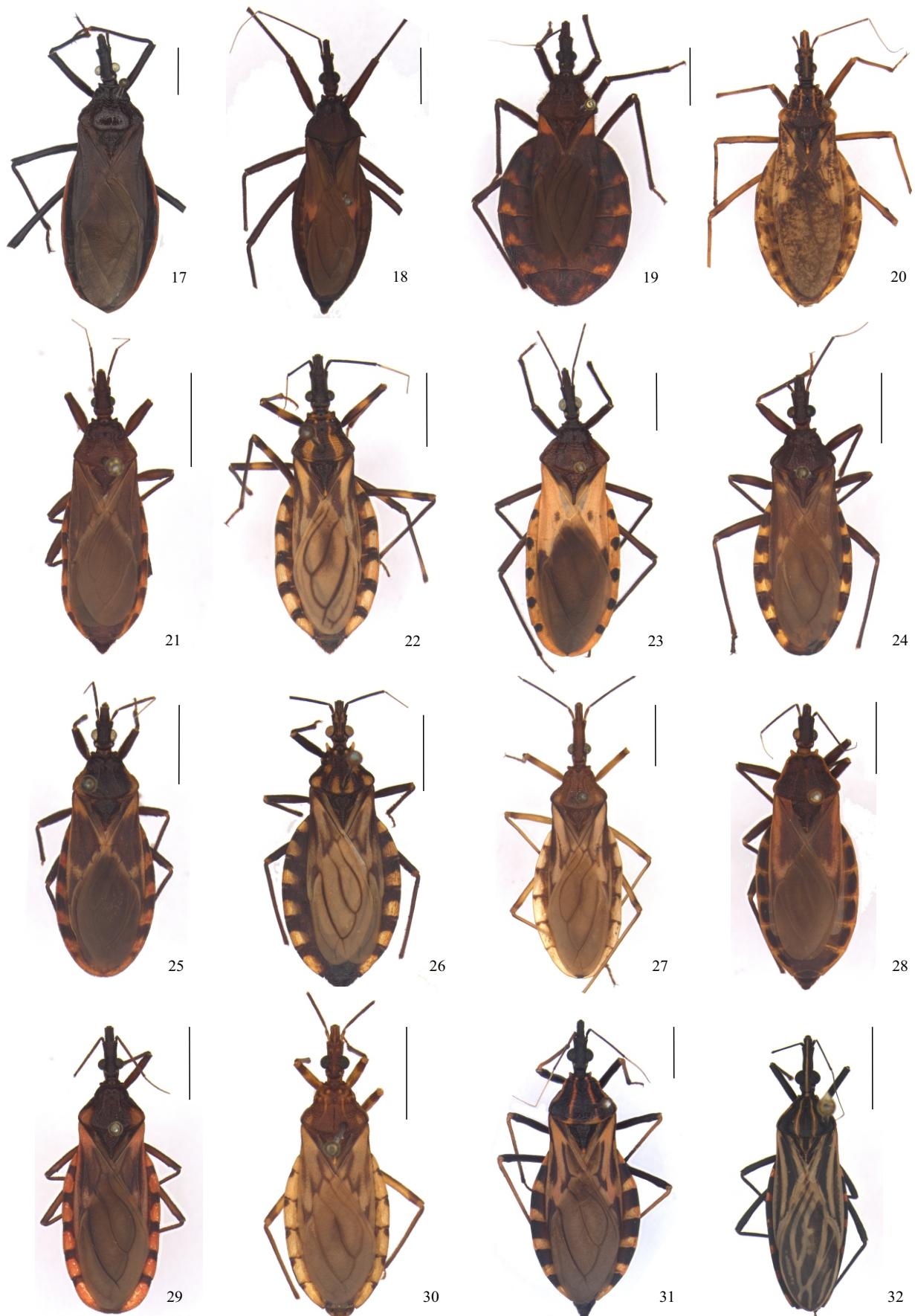
Táxon/Caráter	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5
	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
<i>Panstrongylus chinai</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	0	0	0	1	0
<i>P. diasi</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>P. geniculatus</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0
<i>P. guentheri</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>P. howardi</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>P. humeralis</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>P. lenti</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	?	?	?	0	0	0	0	1
<i>P. lignarius</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>P. lutzi</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>P. martinezorum</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1
<i>P. megistus</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>P. mitarakaensis</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1
<i>P. rufotuberculatus</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0
<i>P. tupynambai</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0
<i>Dipetalogaster maxima</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	0	0	0	1	1
<i>Eratyrus mucronatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	2	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	?
<i>Meccus phyllosomus</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	0	0	1
<i>Nesiotatoma bruneri</i>	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Triatoma barberi</i>	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0
<i>T. brasiliensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>T. dimidiata</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>T. infestans</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>T. lecticularia</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>T. maculata</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>T. matogrossensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>T. rubrofasciata</i>	0	0	0</																						

Tabela III. Continuação.

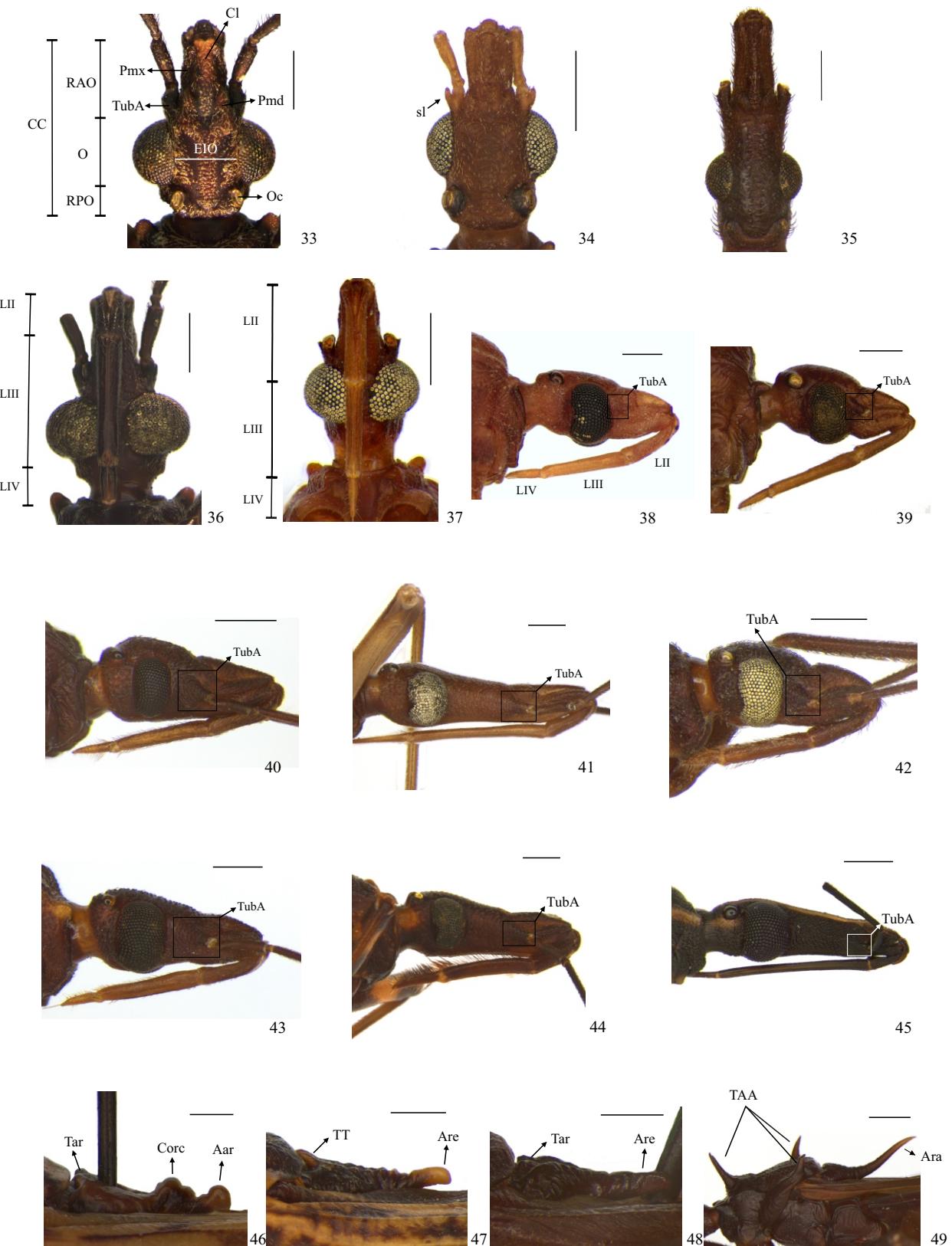
Táxon/Caráter	5	5	5	5	5	5	5	5	6	6	6	6	6	6	6	6	7	7	7	7	7	7	7	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4
<i>Panstrongylus chinai</i>	1	2	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. diasi</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>P. geniculatus</i>	1	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. guentheri</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>P. howardi</i>	1	?	1	0	0	0	0	1	1	0	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. humeralis</i>	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0
<i>P. lenti</i>	1	?	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. lignarius</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3
<i>P. lutzi</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. martinezorum</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	?	?	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. megistus</i>	1	2	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>P. mitarakaensis</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. rufotuberculatus</i>	1	2	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>P. tupynambai</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1
<i>Dipetalogaster maxima</i>	0	2	1	0	0	1	0	1	0	0	-	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	3	1	
<i>Eratyrus mucronatus</i>	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1
<i>Mecicus phyllosomus</i>	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Nesotriatoma bruneri</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>Triatoma barberi</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	1	2	1
<i>T. brasiliensis</i>	1	2	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	1	2	0
<i>T. dimidiata</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	?	?	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1
<i>T. infestans</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	3	0	0	2	0	0	1	1	2	0
<i>T. lecticularia</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>T. maculata</i>	1	2	1	1	0	0	0	1	0	0	-	1	0	0	2	0	0	2	0	0	1	1	2	0
<i>T. matogrossensis</i>	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	1	1	2	0
<i>T. rubrofasciata</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1
<i>T. rubrovaria</i>	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	3	0	0	2	0	0	1	1	2	0
<i>T. sordida</i>	1	2	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0	0	2	0	0	1	1	2	0
<i>T. tibiamaculata</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	2	1
<i>Rhodnius brethesi</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	?	?	?	0	?	?	4	0	0	1	0	1	1	0	1



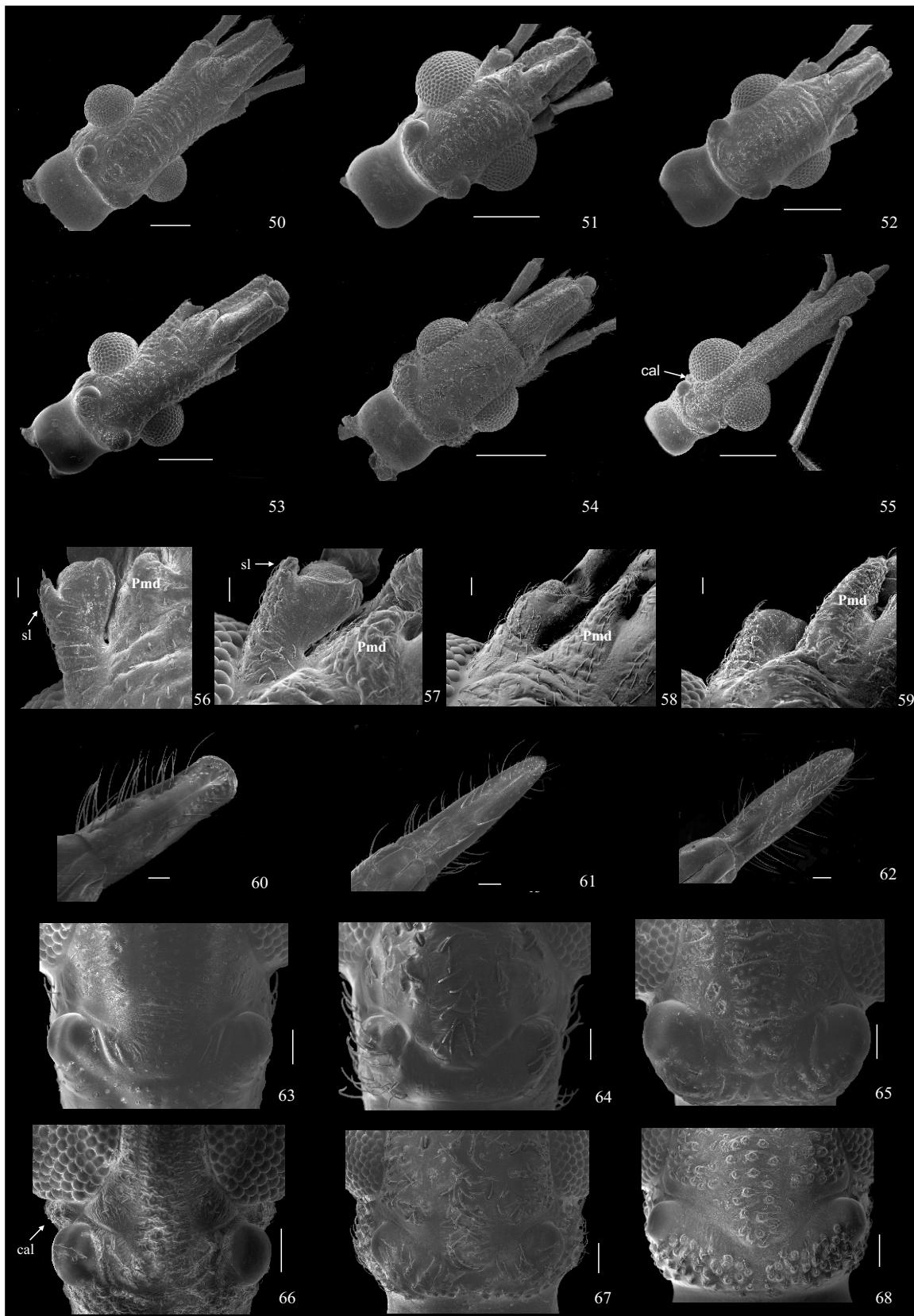
Figuras 3-16. Hábito dorsal. 3, *Panstrongylus chinai*. 4, *P. diasi*. 5, *P. geniculatus*. 6, *P. guentheri*. 7, *P. howardi*. 8, *P. humeralis*. 9, *P. lenti*. 10, *P. lignarius*. 11, *P. lutzi*. 12, *P. martinezorum* [Foto: Ayala, Mattei & Mattei, 2014]. 13, *P. megistus*. 14, *P. mitarakaensis* [Holótipo; Foto: Bérenger & Blanchet, 2007]. 15, *P. rufotuberculatus*. 16, *P. tupynambai*. Escalas = 5,0 mm.



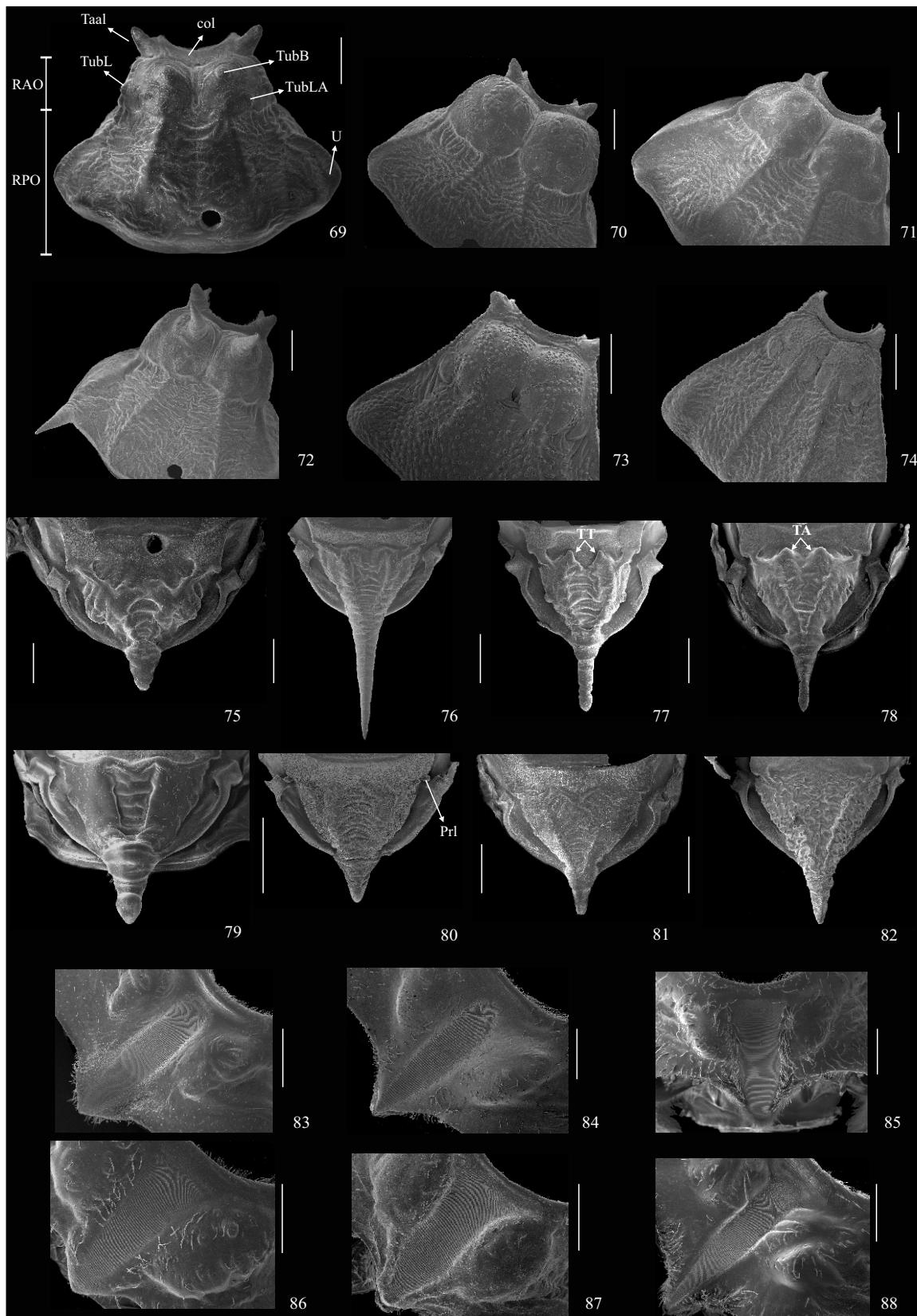
Figuras 17-32. Hábito dorsal. 17, *Dipetalogaster maxima*. 18, *Eratyrus mucronatus*. 19, *Meccus phyllosomus*. 20, *Nesotriatoma bruneri*. 21, *Triatoma barberi*. 22, *T. brasiliensis*. 23, *T. dimidiata*. 24, *T. infestans*. 25, *T. lecticularia*. 26, *T. maculata*. 27, *T. matogrossensis*. 28, *T. rubrofasciata*. 29, *T. rubrovaria*. 30, *T. sordida*. 31, *T. tibiamaculata*. 32, *Rhodnius brethesi*. Escalas = 5,0 mm.



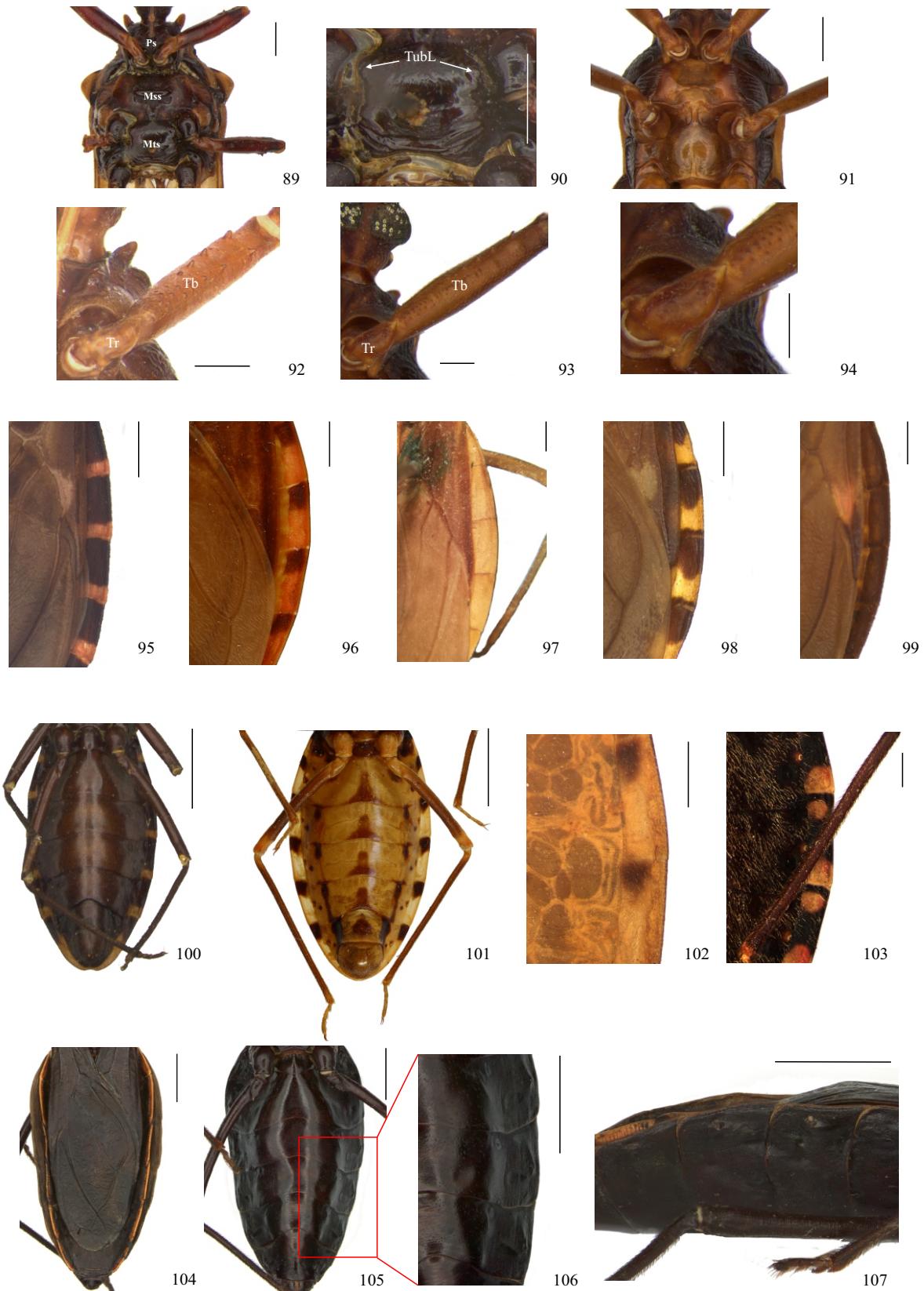
Figuras 33-49. 33-35, Cabeça, vista dorsal. 33, *Panstrongylus rufotuberculatus*. 34, *P. lenti*. 35, *Meccus phyllosomus*. 36-37, Cabeça, vista ventral. 36, *P. rufotuberculatus*. 37, *P. tupynambai*. 38-45, Cabeça, vista lateral. 38, *P. diasi*. 39, *P. guentheri*. 40, *Triatoma barberi*. 41, *T. matogrossensis*. 42, *T. lecticularia*. 43, *T. rubrofasciata*. 44, *T. brasiliensis*. 45, *Rhodnius brethesi*. 46-49, Escutelo, vista lateral. 46, *P. humeralis*. 47, *Nesotriatoma bruneri*. 48, *P. chinai*. 49, *Eratyrus mucronatus*. (Aar, apêice arredondado; Are, apêice reto; Ara, apêice reta e afilado; CC, comprimento total da cabeça; Cl, clípeo; Corc, cercunda proximal; EIIO, espaço interocular; LII, LIII, LIV, segmentos do lábio; O, olho; Oc, ocelo; Pmd, placa mandibular; Pmx, placa maxilar; sl, saliência lateral; TAA, tubérculos alongados e afilados; TubA, tubérculo antenífero; TAr, tubérculo arredondado; TT, tubérculo triangular). Escalas: 33-48 = 1 mm; 49 = 2 mm.



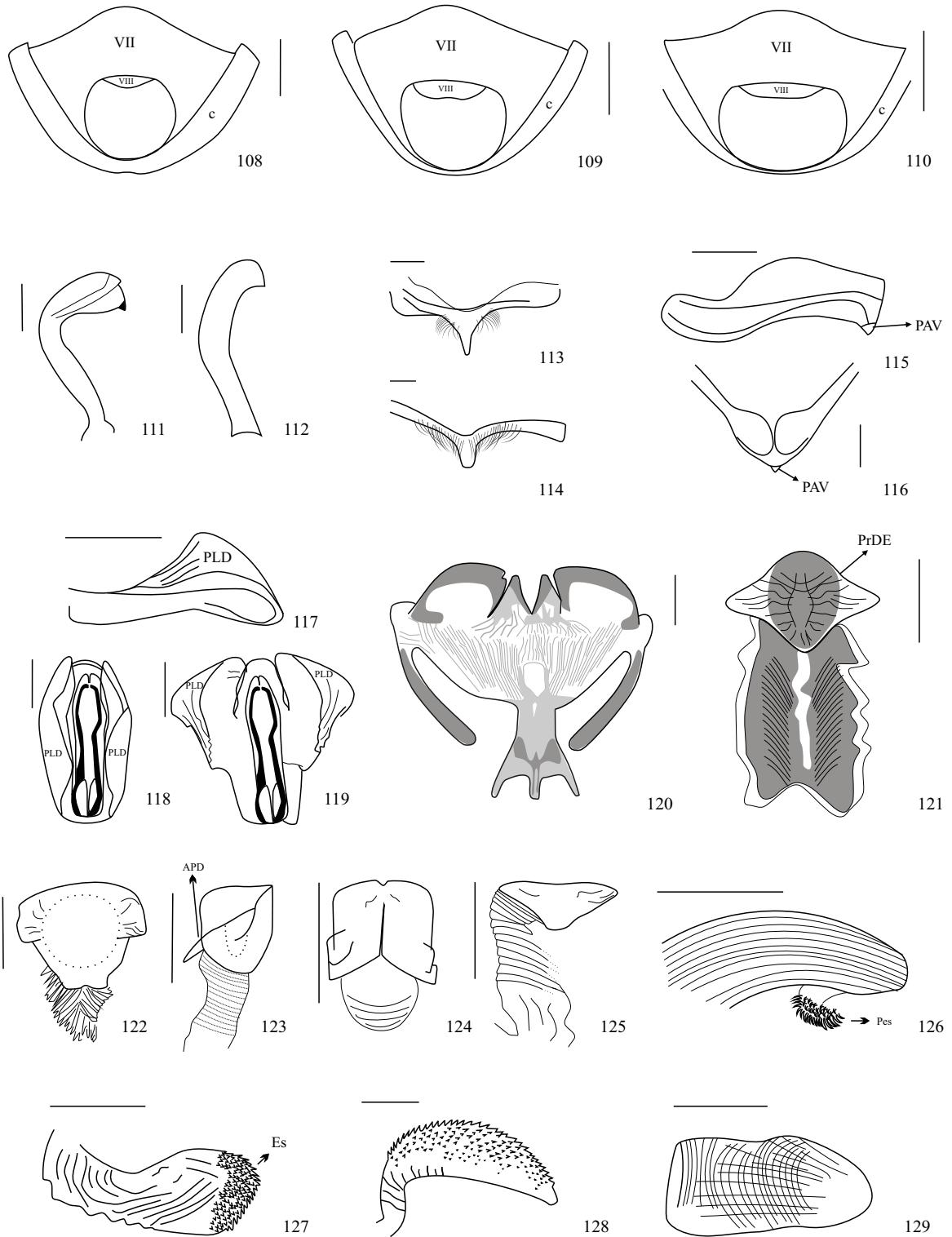
Figuras 50-68. Estruturas da cabeça examinadas por microscopia eletrônica de varredura. 50-55, Cabeça, vista dorsal. 50, *Dipetalogaster maxima*. 51, *Panstrongylus geniculatus*. 52, *P. lutzi*. 53, *Triatoma infestans*. 54, *T. lecticularia*. 55, *Rhodnius brethesi*. 56-59, Tubérculo antenífero. 56, *P. lutzi*. 57, *P. geniculatus*. 58, *P. lignarius*. 59, *P. humeralis*. 60-62, terceiro artículo do lábio. 60, *P. rufotuberculatus*. 61, *T. rubrofasciata*. 62, *P. lignarius*. 63-68, região pós-ocular. 63, *Eratyrus mucronatus*. 64, *Meccus phyllosomus*. 65, *P. chinai*. 66, *R. brethesi*. 67, *T. lecticularia*. 68, *T. rubrofasciata*. (cal, calosidade pós-ocular; Pmd, placa mandibular; sl, saliência lateral). Escalas: 50-55 = 1 mm; 56-62 = 0,1 mm; 63-68 = 0,2 mm.



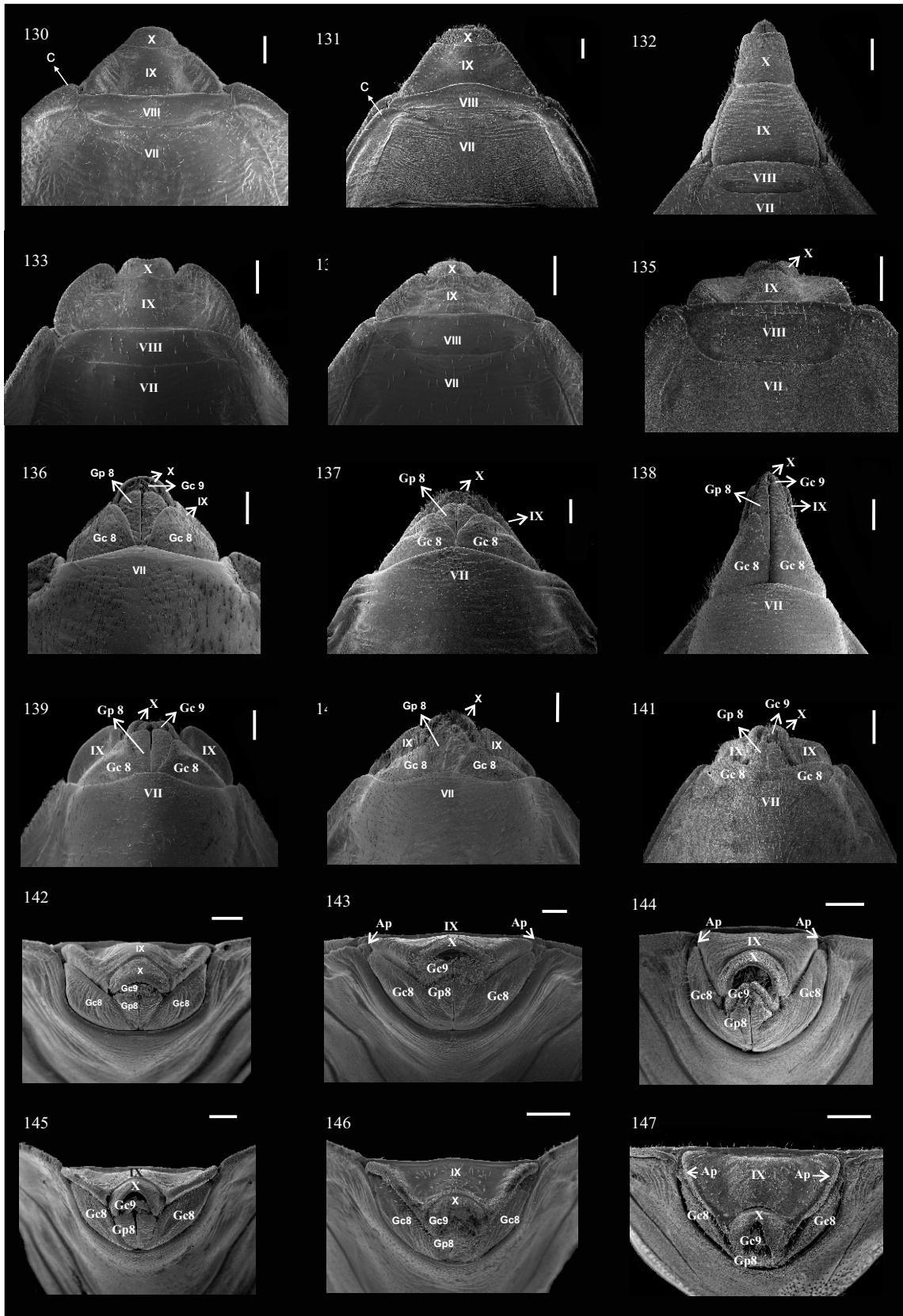
Figuras 69-88. Regiões do tórax examinadas por microscopia eletrônica de varredura. 69-74. Pronoto. 69, *Panstrongylus lignarius*. 70-74, Pronoto, parte, em diagonal. 70, *P. guentheri*. 71, *P. diasi*. 72, *Eratyrus mucronatus*. 73, *Triatoma rubrofasciata*. 74, *Rhodnius brethesi*. 75-82, Escutelo. 75, *Dipetalogaster maxima*. 76, *P. megistus*. 77, *Nesotriatoma bruneri*. 78, *P. chinai*. 79, *P. humeralis*. 80, *T. brethesi*. 81, *T. barberi*. 82, *T. rubrofasciata*. 83-88, Prosterno. 83, *P. geniculatus*. 84, *P. megistus*. 85, *P. rufotuberculatus*. 86, *T. brasiliensis*. 87, *T. rubrovaria*. 88, *T. tibiamaculata*. (Col, collar; LA, lobo anterior; LP, lobo posterior; Prl, processo anterior na margem lateral do escutelo; PrP, processo posterior do escutelo; TA, tubérculos arredondados; Taal, tubérculo do ângulo anterolateral; TT, tubérculos triangulares e afilados; TubA, tubérculo anterior; TubL, tubérculo lateral). Escalas: 69-82 = 1 mm; 83-88 = 0,5 mm.



Figuras 89-107. 89-91, Pro-, meso- e metasternos. 89-90, *Panstrongylus humeralis*. 90, detalhe no metasterno do tubérculos anterolaterais. 91, *P. lutzi*. 92-94, Trocânter e tibia. 92, *P. guentheri*, sem espinhos na tibia anterior. 93-94, *P. lutzi*. 94, trocânter com espinhos. 95-99, Parte do conhexivo direito, vista dorsal. 95, *P. megistus*. 96, *P. guentheri*. 97, *P. guentheri*, holótipo. 98, *Triatoma infestans*. 99, *Eratyrus mucronatus*. 100-101, Abdômen, vista ventral. 100, *P. megistus*. 101, *P. geniculatus*. 102-103, Parte do conhexivo, vista ventral. 102, *P. lenti*. 103, *P. rufotuberculatus*. 104-107, *Dipetalogaster maxima*. 104, hemielítros, abdômen e conhexivo, vista dorsal. 105, abdômen, vista ventral. 106, detalhe da lateral do abdômen. 107, vista lateral, segmentos IV-VI. (Mss, mesosterno; Mts, metasterno; Ps, prosterno; Tb, tibia; Tr, trocânter; TubL, tubérculos laterais). Escalas: 89-91, 95-99= 2 mm; 92-94, 102-103 = 1 mm; 100-101, 104-107 = 5 mm.



Figuras 108-129. Ápice do abdômen e genitália masculina. 108-110, Esternitos VII e VIII, vista ventral. 108, *Panstrongylus lutzi*. 109, *P. geniculatus*. 110, *Triatoma rubrofasciata*. 111-112, Parâmero esquerdo. 111, *T. infestans*. 112, *P. chinai*. 113-14, Processo mediano do pigóforo, vista dorsal. 113, *T. infestans*. 114, *P. humeralis*. 115-119, Esclerito dorsal da faloteca. 115-116, *E. mucronatus*, vista lateral e frontal. 117-119, *P. rufotuberculatus*, vista lateral e dorsal. 118, margens laterais em suas posições normais. 119, margens laterais abertas. 120, *Rhodnius brethesi*, endosoma. 121-125, Processo distal do endosoma. 121, *T. rubrovaria*. 122-123, *P. chinai*, vista dorsal e fronto-lateral. 124-125, *P. humeralis*. 126-129, Processo lateral do endosoma. 126, *P. chinai*, detalhe do processo espinhoso. 127, *P. humeralis*, espinhos apicais. 128, *P. megistus*, espinhos em todo comprimento. 129, *P. guentheri*, sem espinhos. (APD, aba do processo distal; c, conexivo; PAV, projeção apical ventral; PEs, processo espinhoso; PLD, projeção lateral dorsal do esclerito dorsal da faloteca; PrDE, processo distal do endosoma; VII e VIII, esternitos). Escalas: 108-110, 120 = 1,0 mm; 112-119, 121-144 = 0,5 mm.



Figuras 130-147. Segmentos abdominais terminais examinados por microscopia eletrônica de varredura. 130-135, vista dorsal: 130, *Panstrongylus humeralis*. 131, *Dipetalogaster maxima*. 132, *Eratyrus mucronatus*. 133, *Triatoma infestans*. 134, *T. sordida*. 135, *Rhodnius brethesi*. 36-141, vista ventral: 136, *P. humeralis*. 137, *D. maxima*. 138, *E. mucronatus*. 139, *T. infestans*. 140, *T. sordida*. 141, *R. brethesi*. 142-147, vista posterior: 142, *P. humeralis*. 143, *D. maxima*. 144, *E. mucronatus*. 145, *T. infestans*. 146, *T. sordida*. 147, *R. brethesi*. (segmentos VII, VIII, IX e X; Ap, apêndice; c, conhexivo; Gc8 e Gc9, gonocoxitos 8 e 9; Gp8 e Gp9, gonapófises 8 e 9). Escalas = 0,5 mm.

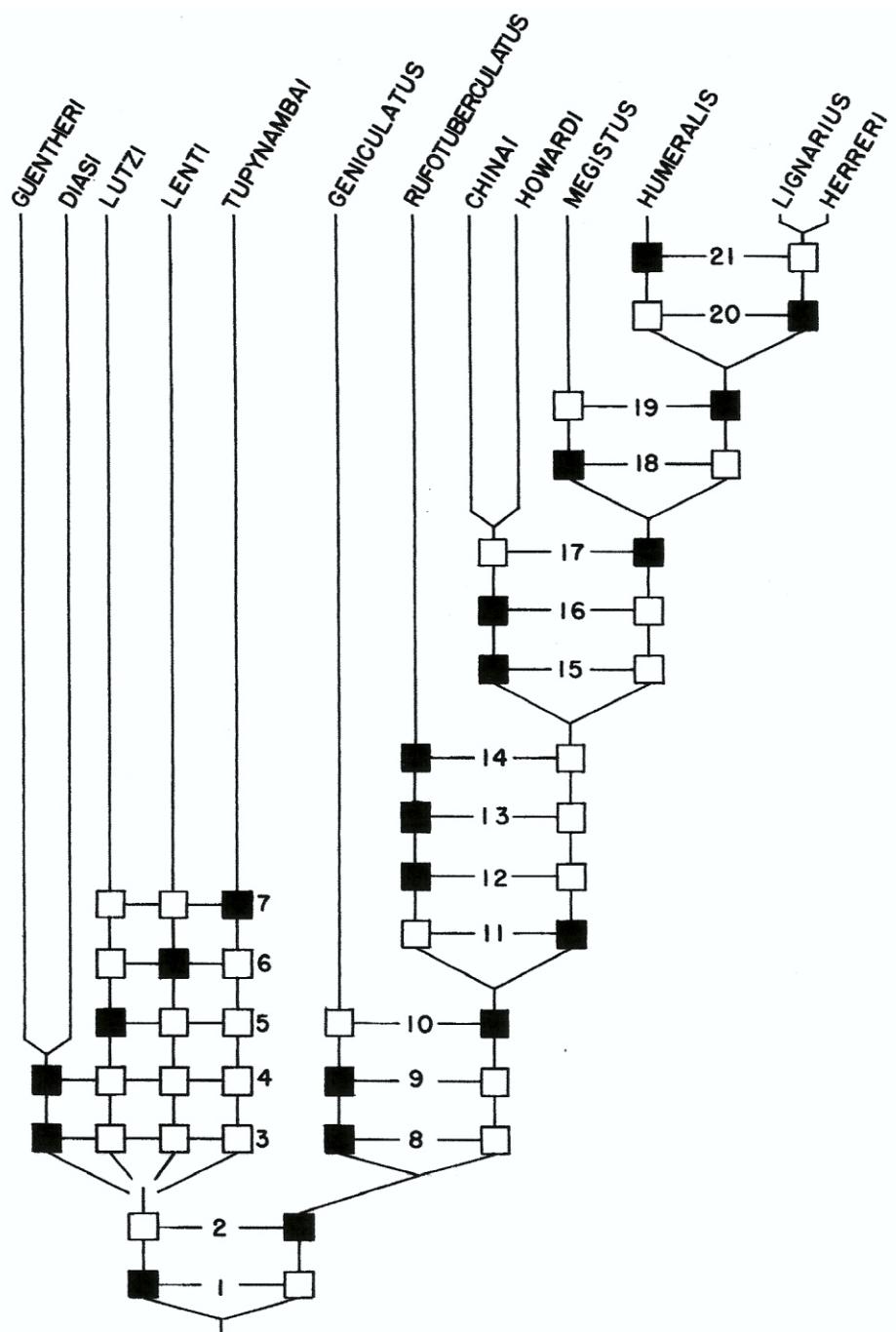


Figura 148. Dendograma apresentado por Lent & Wygodzinsky (1979) representando as relações hipotéticas dentro do gênero *Panstrongylus* Berg.

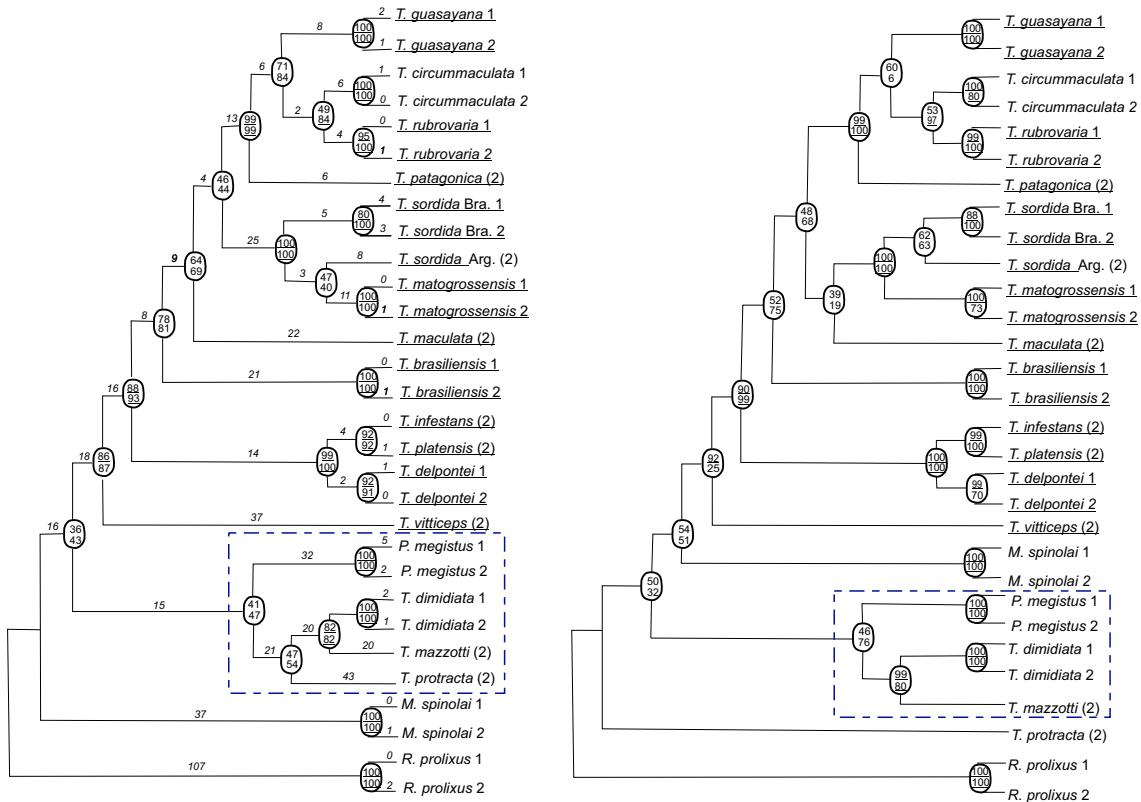


Figura 149. Cladogramas apresentados por Garcia *et al.* (2001) baseados em caracteres moleculares (12S, 16S e COI) para 18 espécies de Triatominae. Árvores de consenso de maioria, MP bootstrap à esquerda, NJ bootstrap à direita. Marcação em azul indica relacionamento de *Triatoma* com *Panstrongylus*.

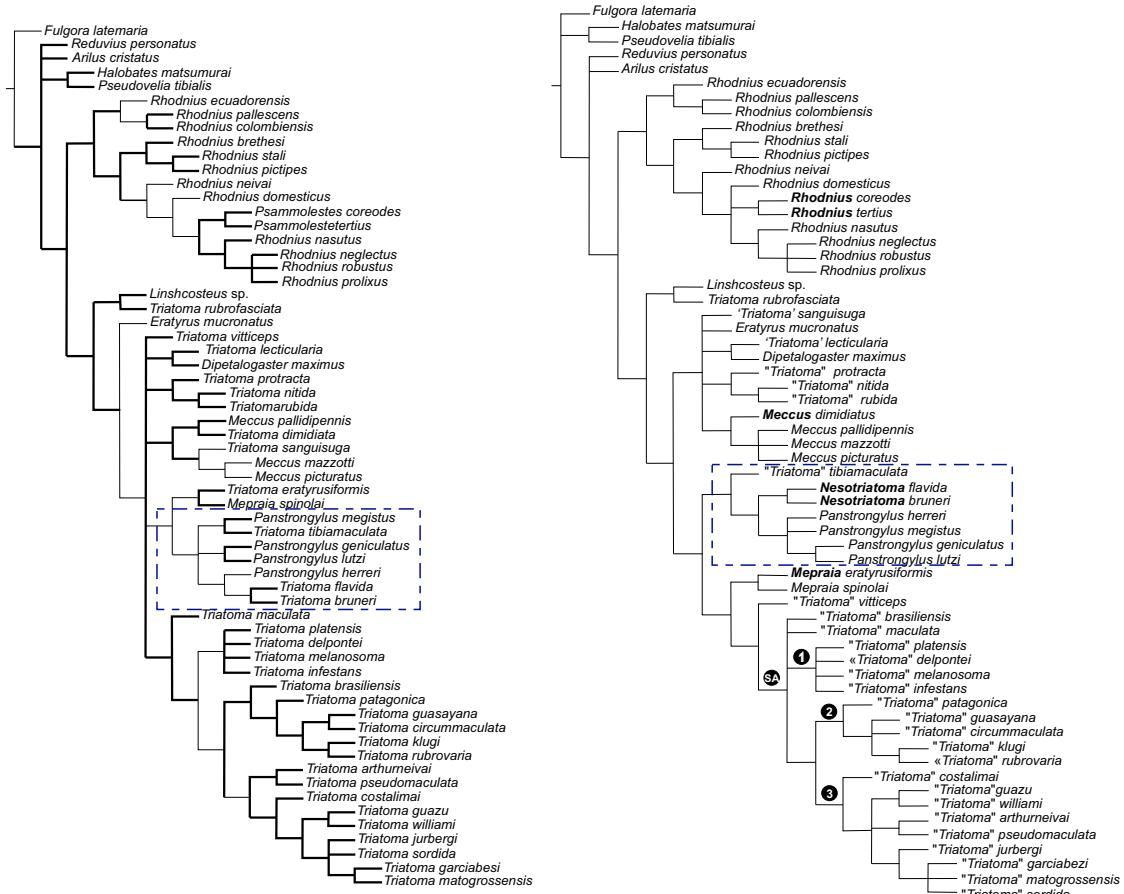


Figura 150. Cladograma apresentado por Hypsa *et al.* (2002) baseado em caracteres moleculares (16S) para 57 espécies de Triatominae. À esquerda, consenso de maioria e estrito (em negrito). À direita, filogenia preferida de Triatominae. Novas combinações taxonômicas em negrito. Marcação em azul indica relacionamentos de *Panstrongylus*.

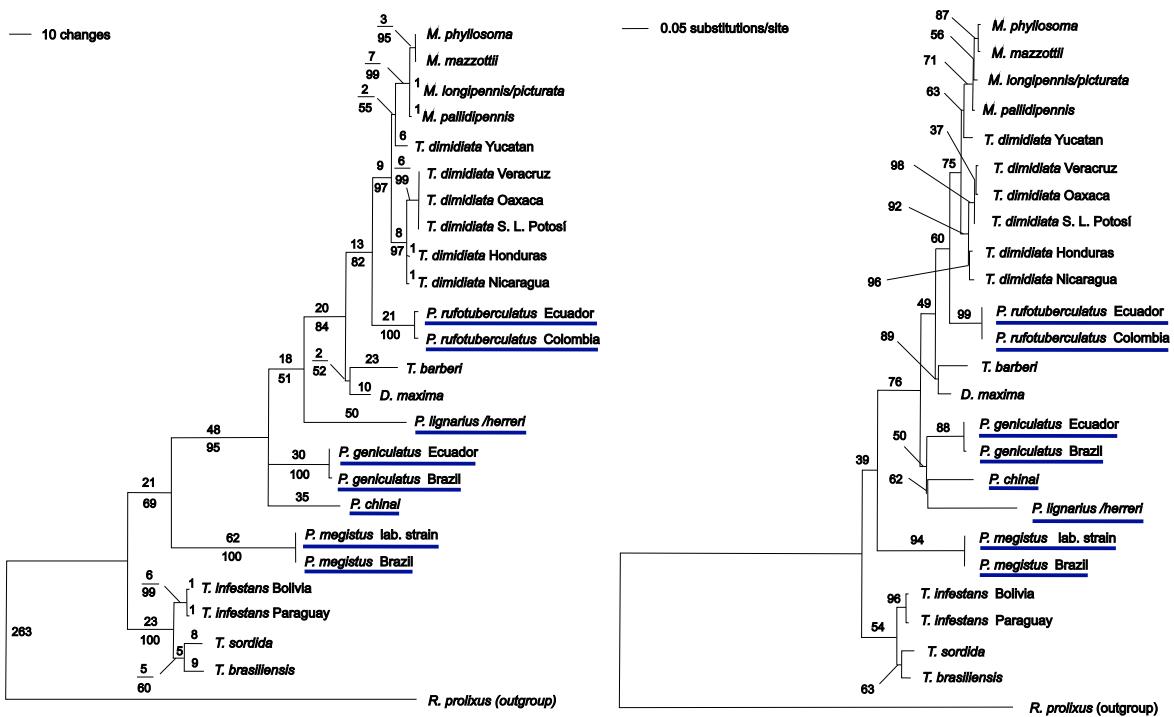


Figura 151. Cladogramas apresentados por Marcilla *et al.* (2002) baseados em caracteres moleculares (rDNA ITS-2) para 17 espécies de Triatominae, usando *Rhodnius prolixus* como grupo-extero. À esquerda, árvore baseada em análise MP usando a opção heurística; números acima da linha indicam o comprimento dos ramos (passos) e números abaixo representam a porcentagem de 1000 réplicas *bootstrap*. À direita, árvore derivada do modelo ML; barra de escala indica o número de substituições por posição na sequência; números representam a porcentagem de 1000 réplicas aleatórias. Espécies de *Panstrongylus* sublinhadas em azul.

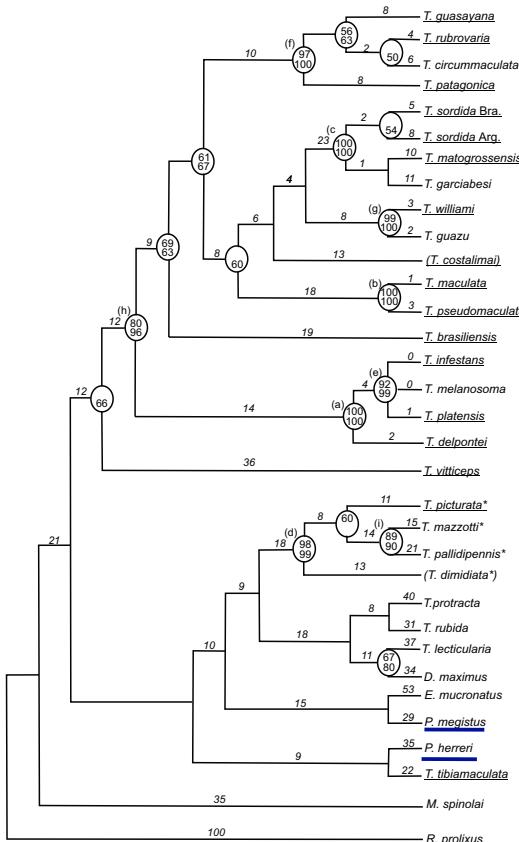


Figura 152. Cladograma apresentado por Sainz *et al.* (2004) baseado em caracteres moleculares (12S + 16S mtDNA) para 32 espécies de Triatominae. Árvore de consenso de maioria MP *bootstrap* (opção ACCTRAN no PAUP*, pesos iguais). Números nos nós são os valores *bootstrap* como porcentagens de 1000 réplicas para parcimônia (acima), e NJ abaixo; somente valores >50% foram reportados. Letras entre parêntesis indicam nós bem suportados. Espécies de *Panstrongylus* sublinhadas em azul.

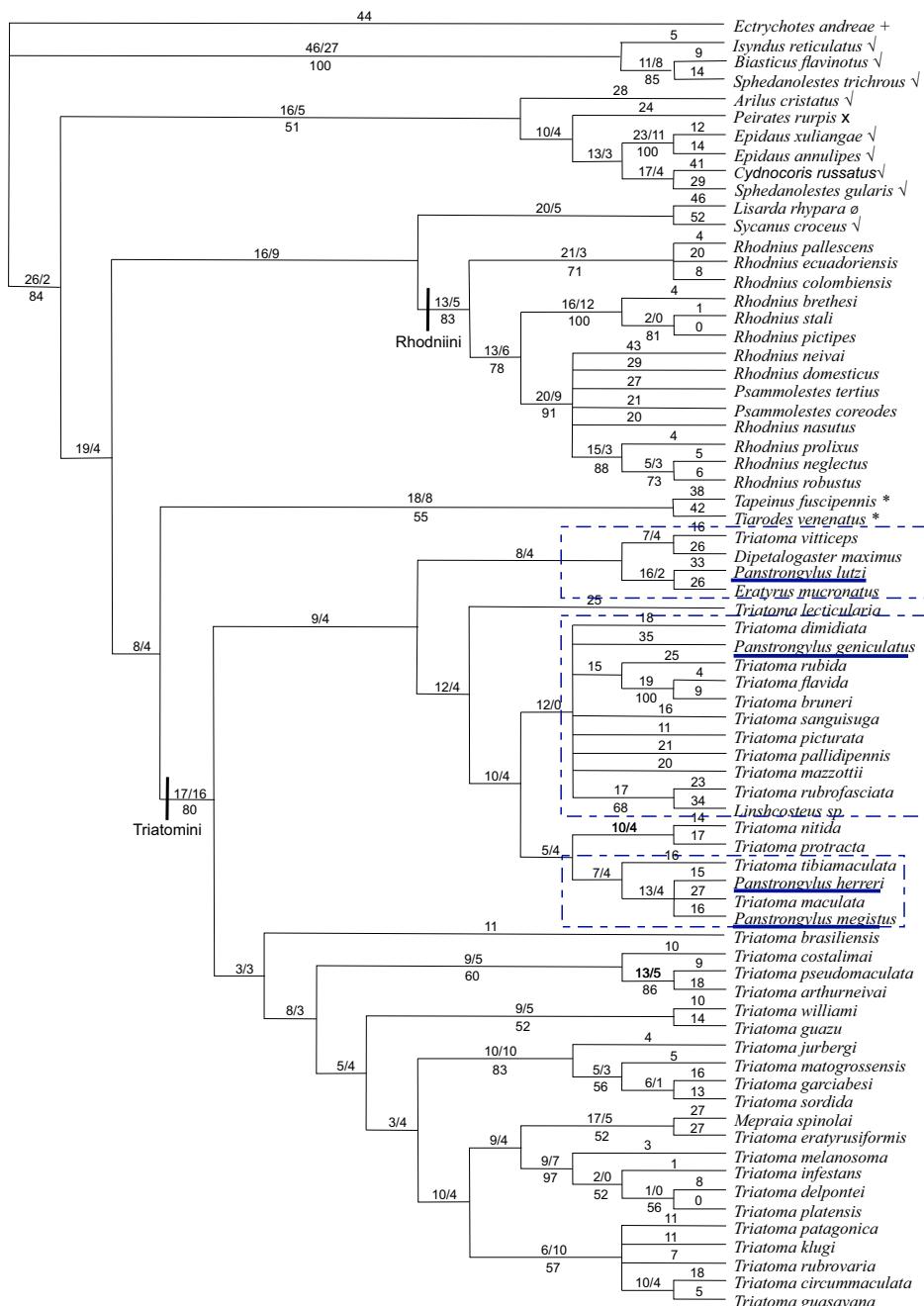


Figura 153. Cladograma apresentado por De Paula *et al.* (2005) baseado em caracteres moleculares (16S rDNA) para testar o relacionamento entre as tribos Rhodniini e Triatomini. Consenso estrito de 247 árvores ótimas recuperadas da análise MP. Todos os caracteres foram tratados como não ordenados com 242 informativos. Os valores acima dos ramos representam o índice comprimento/decaimento (suporte de Bremer), e valores abaixo dos ramos representam os valores de bootstrap. Legendas: Ectrichodinae (+), Harpactorinae (✓), Peiratinae (x), Reduviinae (*) e Salyavatinae (ø). Espécies de *Panstrongylus* e agrupamentos com as mesmas indicados em azul.

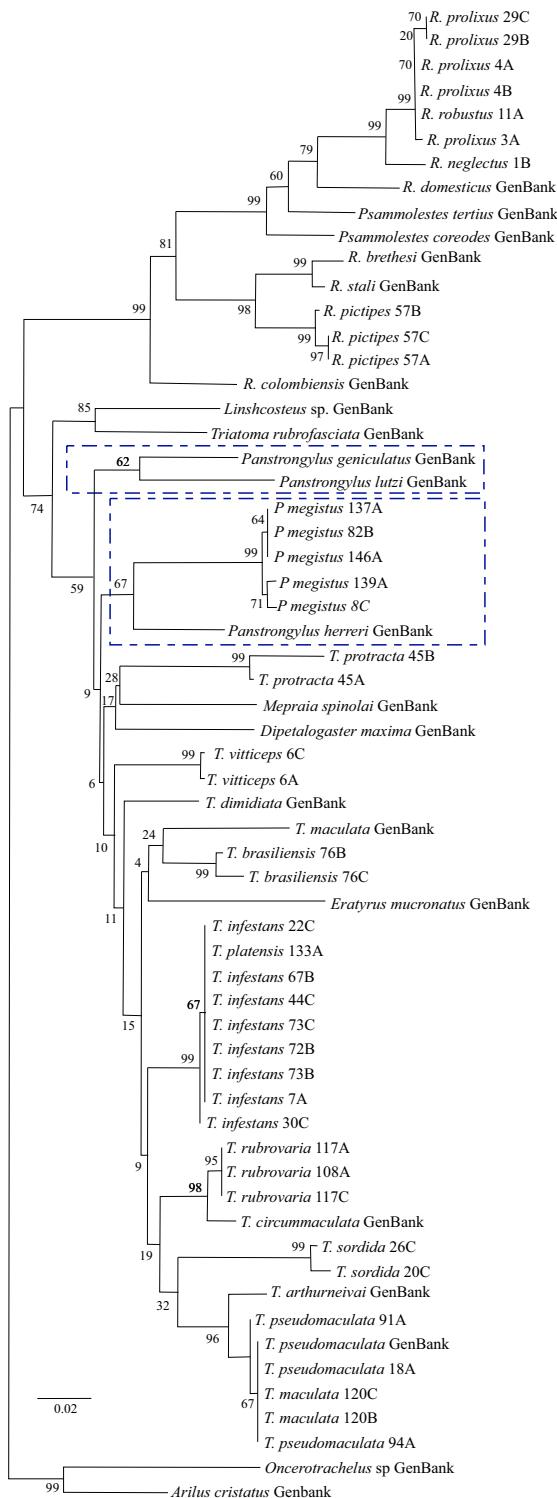


Figura 154. Cladograma apresentado por Ceretti-Junior *et al.* (2008). Árvore de similaridade inferida do gene 16S do rDNA mitocondrial entre triatomíneos de colônias mantidas pelo SESA-USP e GenBank. Método *neighbor joining*, kimura 2-parâmetros, 1000 replicações no teste *bootstrap* (programa MEGA). Espécies de *Panstrongylus* indicadas em azul.

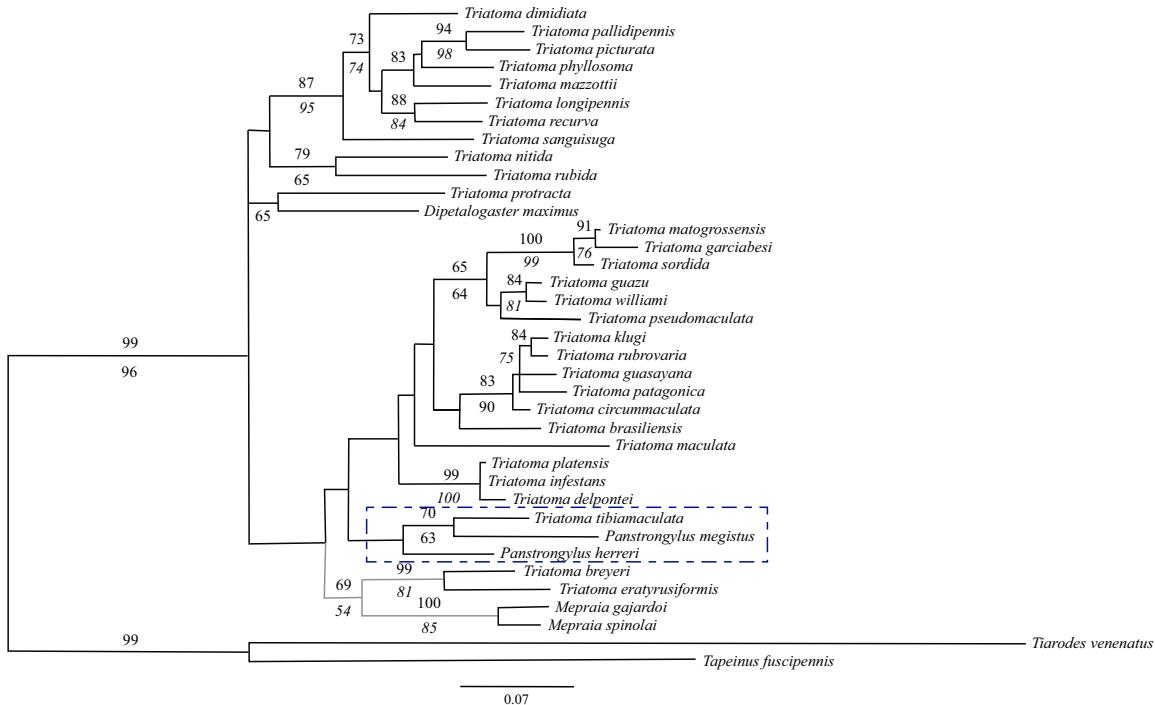


Figura 155. Cladograma apresentado por Campos *et al.* (2013). Árvore filogenética de *maximum likelihood* (ML) para espécies de Triatomini baseada em sequências de genes 16S rDNA e Cyt b, inferidos com o modelo GTR + G. Números acima do ramo representam o valor de suporte por *bootstrap* reamostrado com 1000 réplicas e números abaixo dos ramos representam valores de *bootstrap* por parcimônia. Ramos cinza indicam os membros do complexo spinolai. Marcação em azul indica relacionamento de *Panstrongylus* com *Triatoma*.

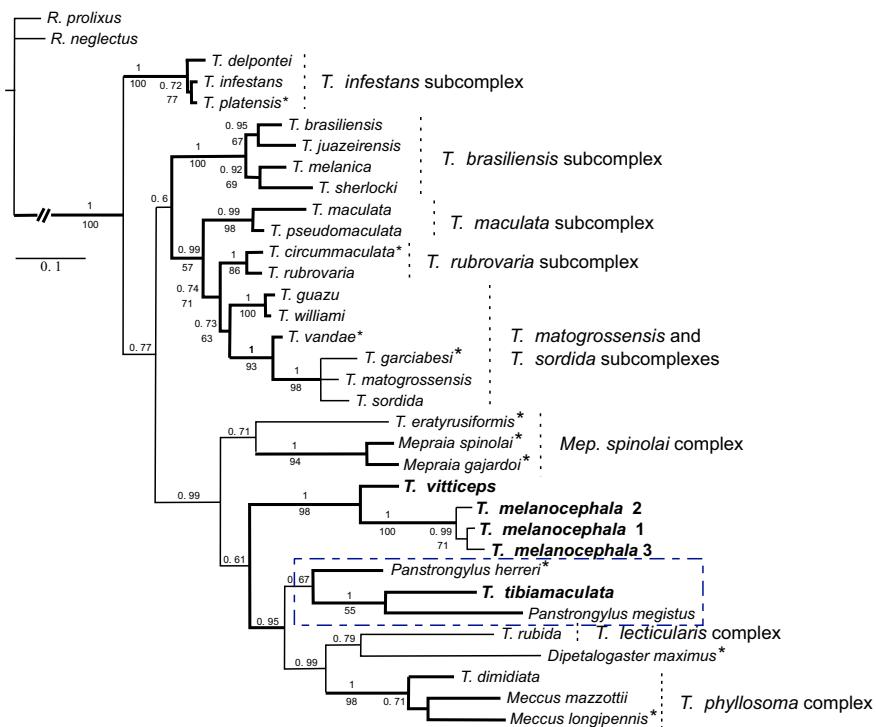


Figura 156. Cladograma apresentado por Gardim *et al.* (2014). Consenso de inferência bayesiana da análise combinada de sequências de triatomíneos usadas para a reconstrução filogenética. Modelos de evolução molecular para cada partição foram HKY + G para 16S rDNA; GTR + I + G para Cytb; e para COI foi usada HKY + I + G. Clados marcados representam aqueles também recuperado por análises de parcimônia. Valores acima dos clados indicam probabilidades bayesianas posteriores (BPP) e os abaixo indicam bootstrap (PB). Espécies marcadas com asteriscos não tinham os três fragmentos do gene para a análise. Marcação em azul indica relacionamento de *Panstrongylus* com *Triatoma*.

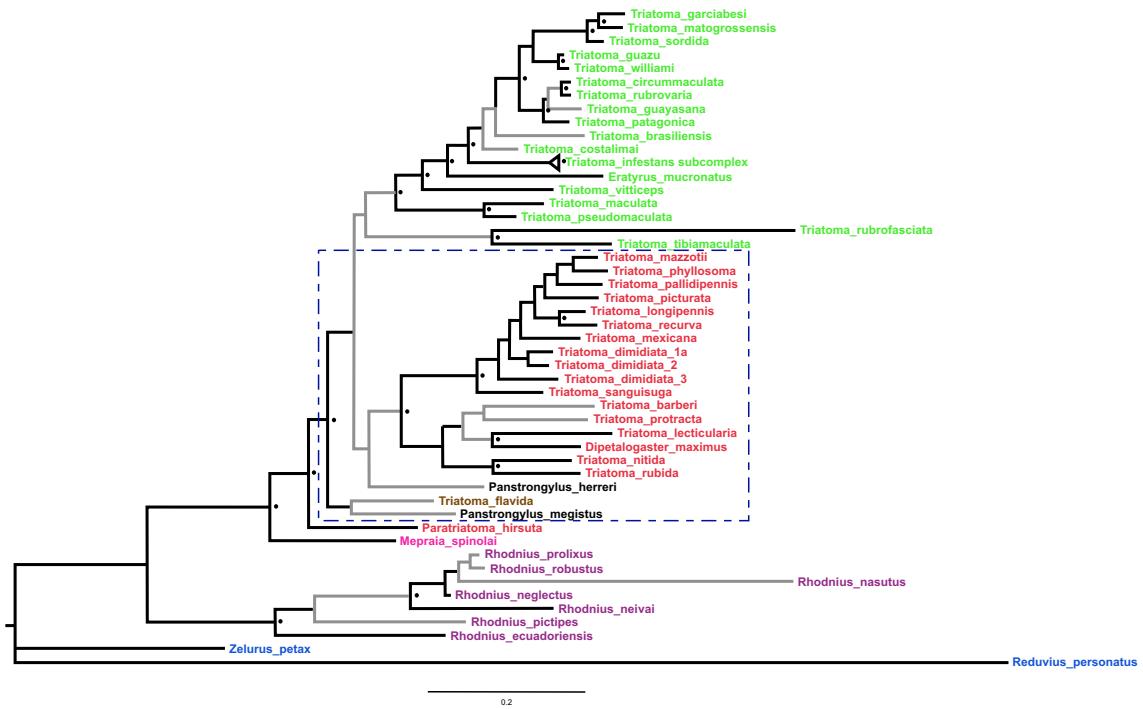


Figura 157. Cladograma apresentado por Ibarra-Cerdeña *et al.* (2014). Filograma bayesiano derivado de uma análise de multilocos da subfamília Triatominae, incluindo *Zelurus petax* e *Reduvius personatus*, de Reduviinae, como grupo-externo. A faixa geográfica para todas as espécies escolhidas do gênero *Triatoma* está destacada por cores (Américas do Norte e Central em vermelho, América do Sul em verde, e Antilhas em marrom). Espécies de *Panstrongylus* em preto [modificado], *Mepraia* em rosa e *Rhodnius* em lilás. O relacionamento de *Panstrongylus* com espécies de *Triatoma* envolvido em azul.

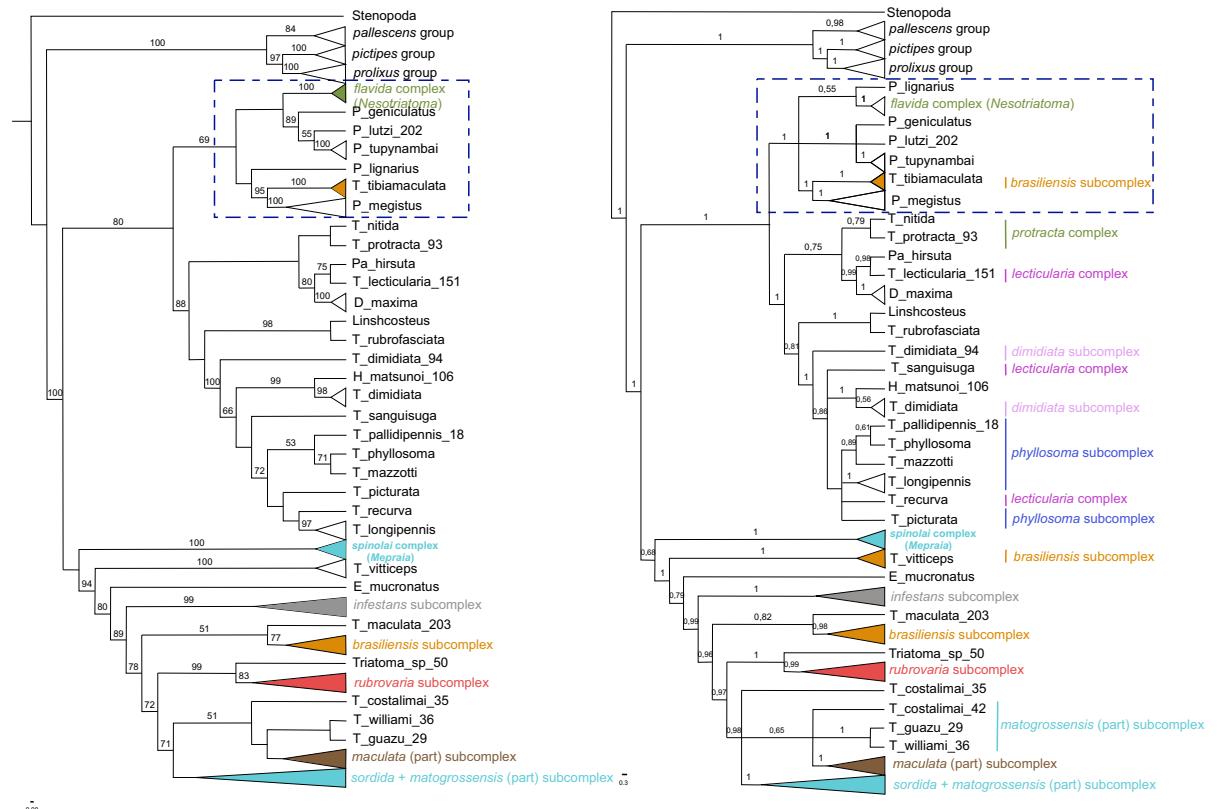


Figura 158. Cladograma apresentado por Justi *et al.* (2014). Figura representa a melhor árvore ML (esquerda) e a árvore de consenso bayesiano (direita) reconstruídas. Barras na direita mostram os grupos monofiléticos. Números acima dos ramos representam suporte do clado acima de 50 e 0,5, respectivamente. Relacionamento com espécies de *Panstrongylus* envolvido em azul.

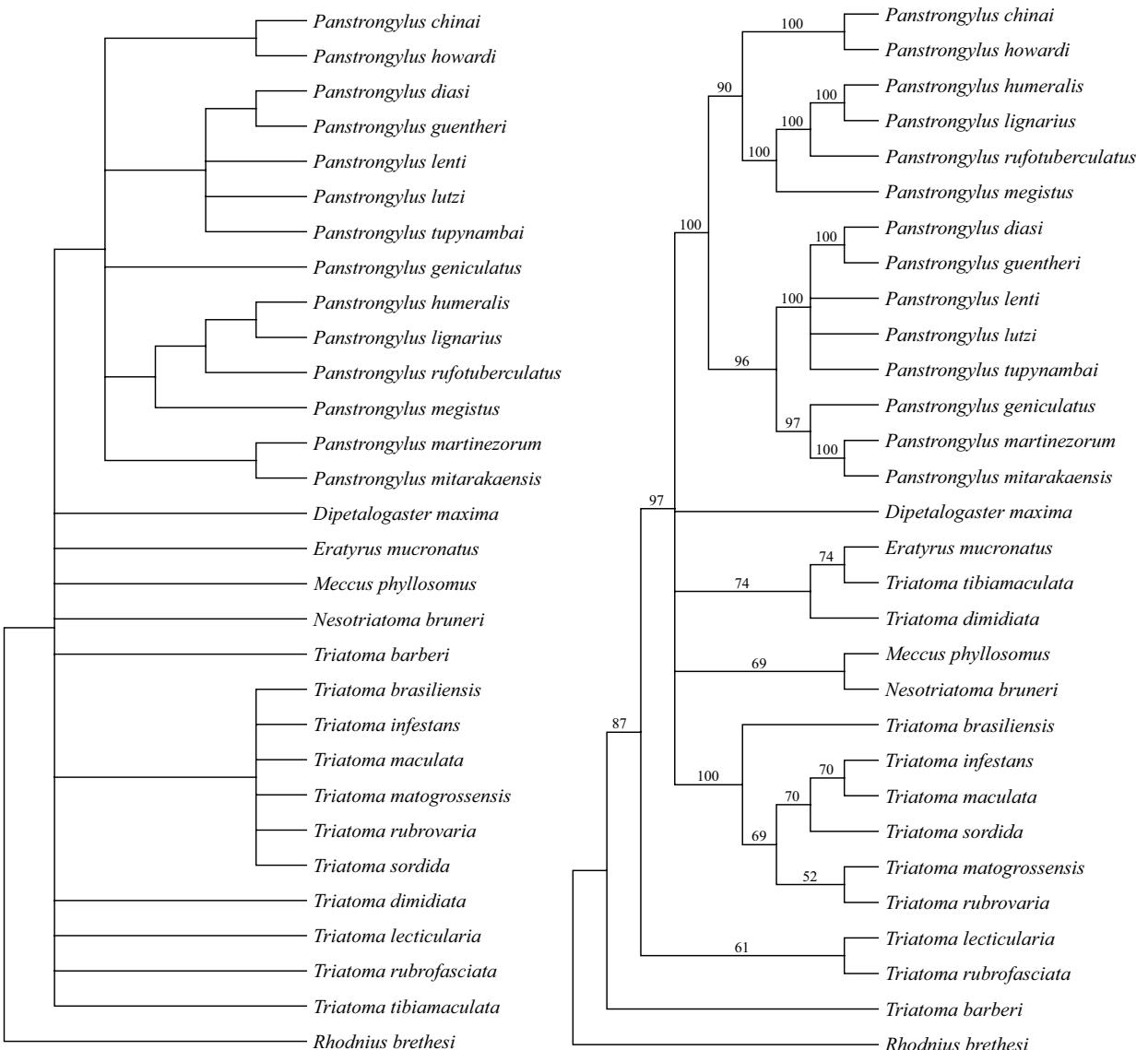


Figura 159. Análise cladística de *Panstrongylus* Berg baseada em 74 caracteres morfológicos para 30 táxons analisada usando parcimônia no PAUP*. Árvores de consenso obtidas a partir de 840 árvores mais parcimoniosas na análise com pesos iguais (comprimento = 209 passos, IC = 0,435, IR = 0,637). À esquerda, árvore de consenso estrito. À direita, árvore de consenso de maioria. Números relativos a porcentagem de árvores com essa topologia.

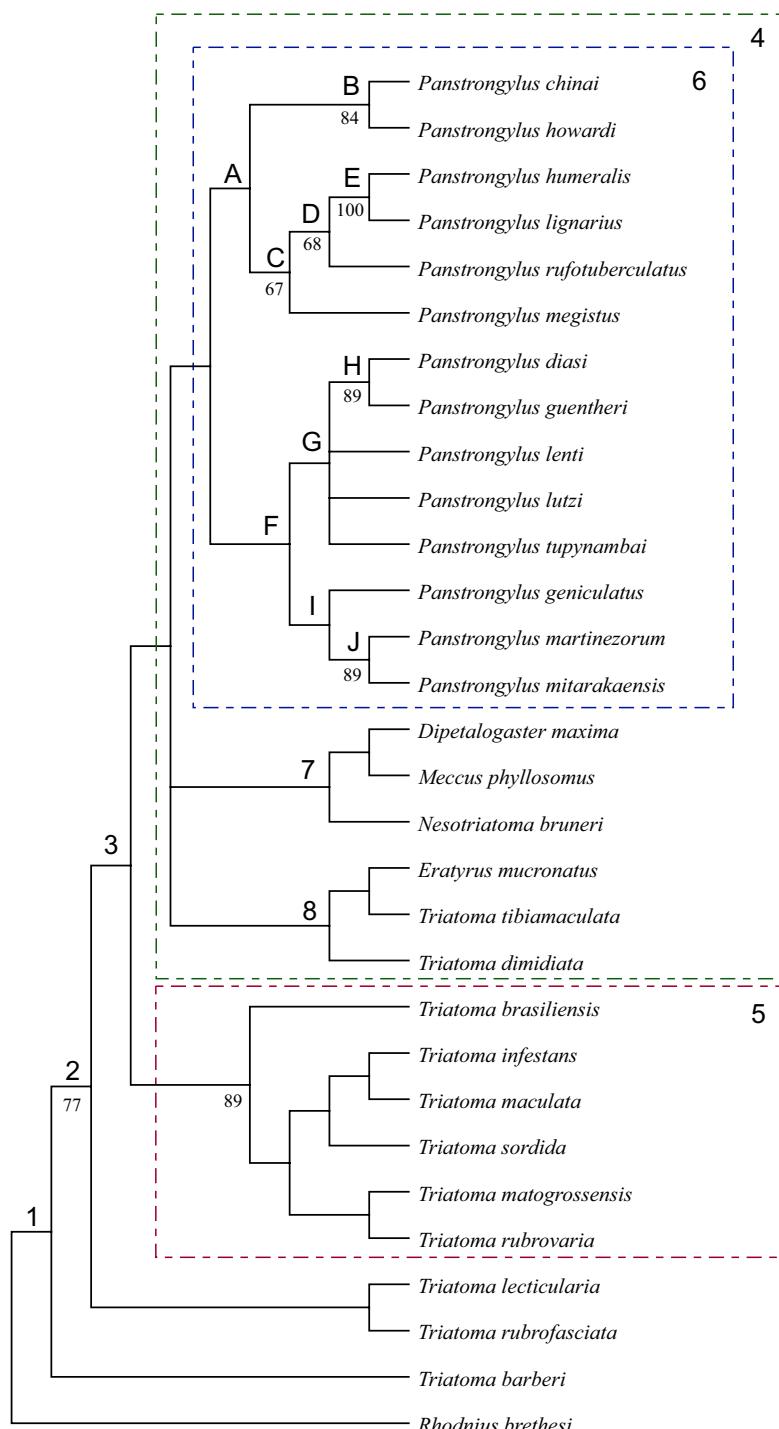


Figura 160. Análise cladística de *Panstrongylus* Berg baseada em 74 caracteres morfológicos para 30 táxons analisada usando parcimônia no PAUP*. Árvore de consenso estrito obtida a partir de 21 árvores mais parcimoniosas encontradas na análise com valor de $k = 3$ (comprimento = 209 passos, IC = 0,435, IR = 0,637). Letras e números acima das linhas se referem a clados discutidos no texto; números se referem ao relacionamento com o grupo-externo e letras o relacionamento dentro de *Panstrongylus*. Números abaixo da linha se referem ao valor de suporte bootstrap. Linha verde inclui táxons do clado 4, linha azul ao clado 6 (*Panstrongylus*) e a linha vermelha ao clado 5 (parte de *Triatoma*).

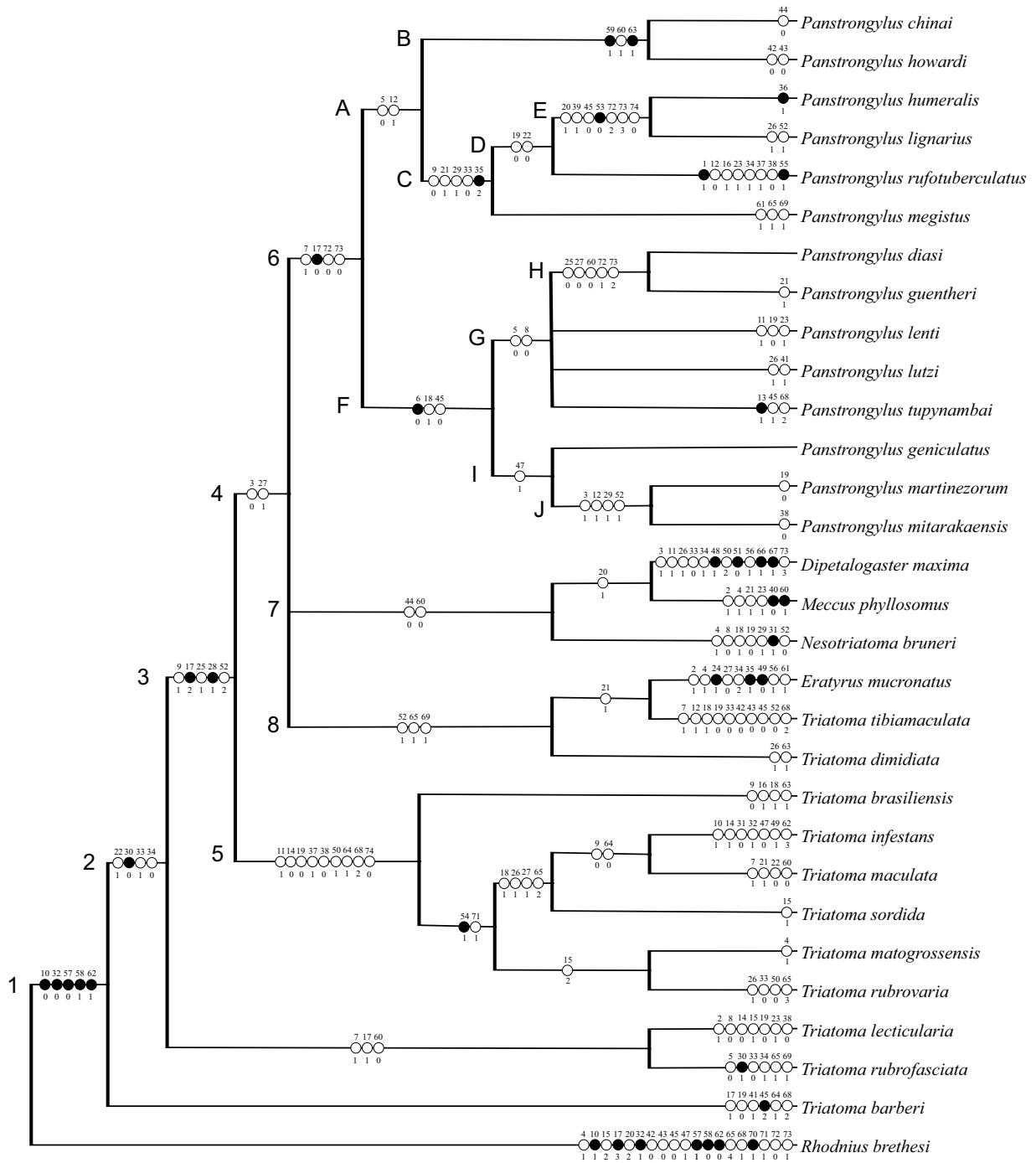


Figura 161. Análise cladística de *Panstrongylus* Berg baseada em 74 caracteres morfológicos para 30 táxons analisada usando parcimônia no PAUP*. Árvore de consenso estrito obtida a partir de 21 árvores mais parcimoniosas encontradas na análise com valor de $k=3$ (comprimento = 209 passos, IC = 0,435, IR = 0,637). Letras e números antecedendo os ramos se referem a clados discutidos no texto: números se referem ao relacionamento com o grupo-externo e letras o relacionamento dentro de *Panstrongylus*. Círculos abertos representam caracteres homoplásticos, círculos pretos representam caracteres apomórficos. Números acima do círculo se referem ao número do caráter e números abaixo do círculo se referem ao estado de caráter.

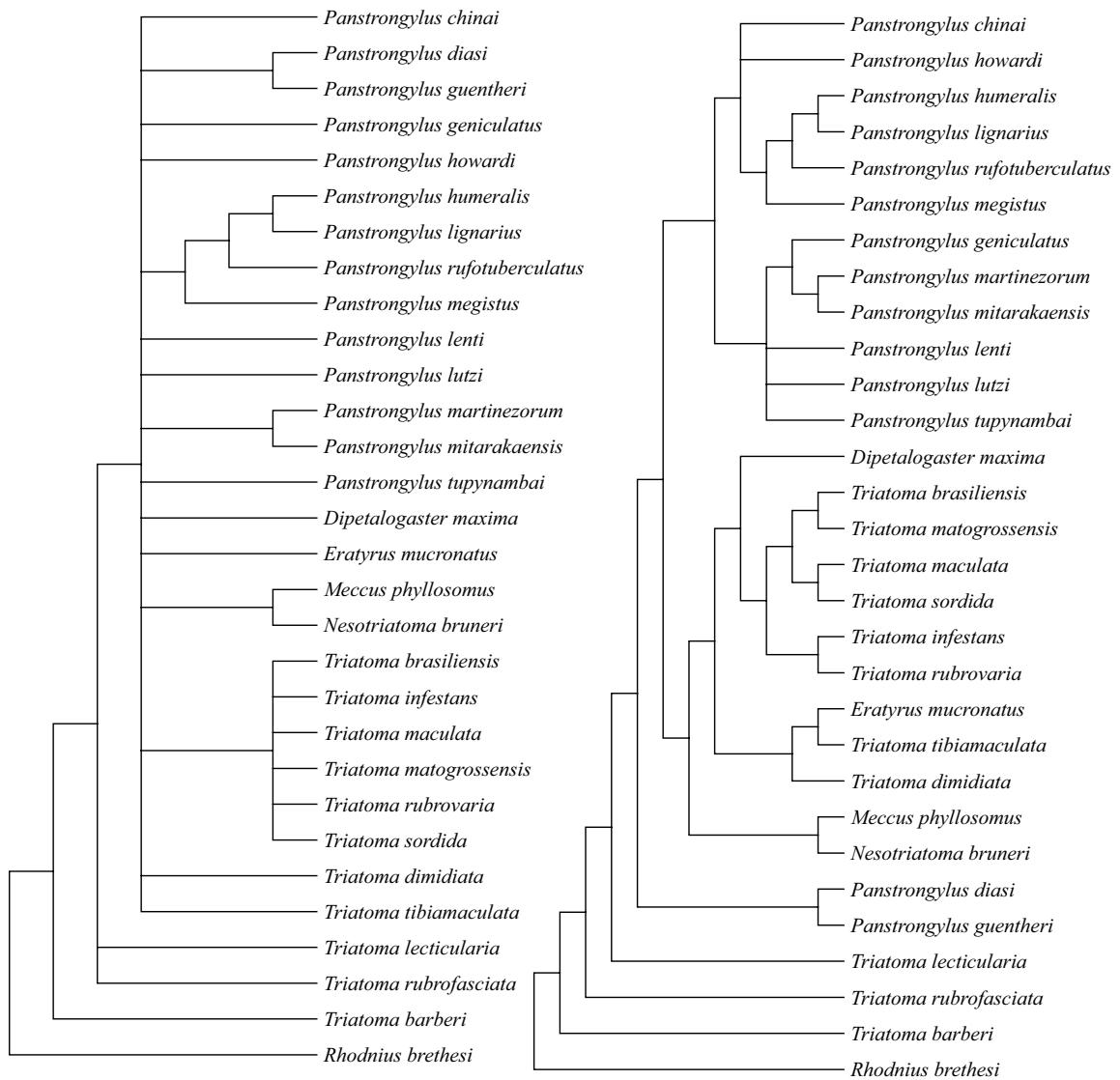


Figura 162. Resultado da análise sem os caracteres referentes a genitália masculina. À esquerda, árvore de consenso estrito obtida a partir de 1438 árvores mais parcimoniosas encontradas na análise com pesagem igual (comprimento = 177 passos; IC = 0,435, IR = 0,652). À direita, árvore de consenso estrito obtida a partir de 6 árvores mais parcimoniosas encontradas na análise com valor de $k=3$ (comprimento = 177 passos, IC = 0,435, IR = 0,652).

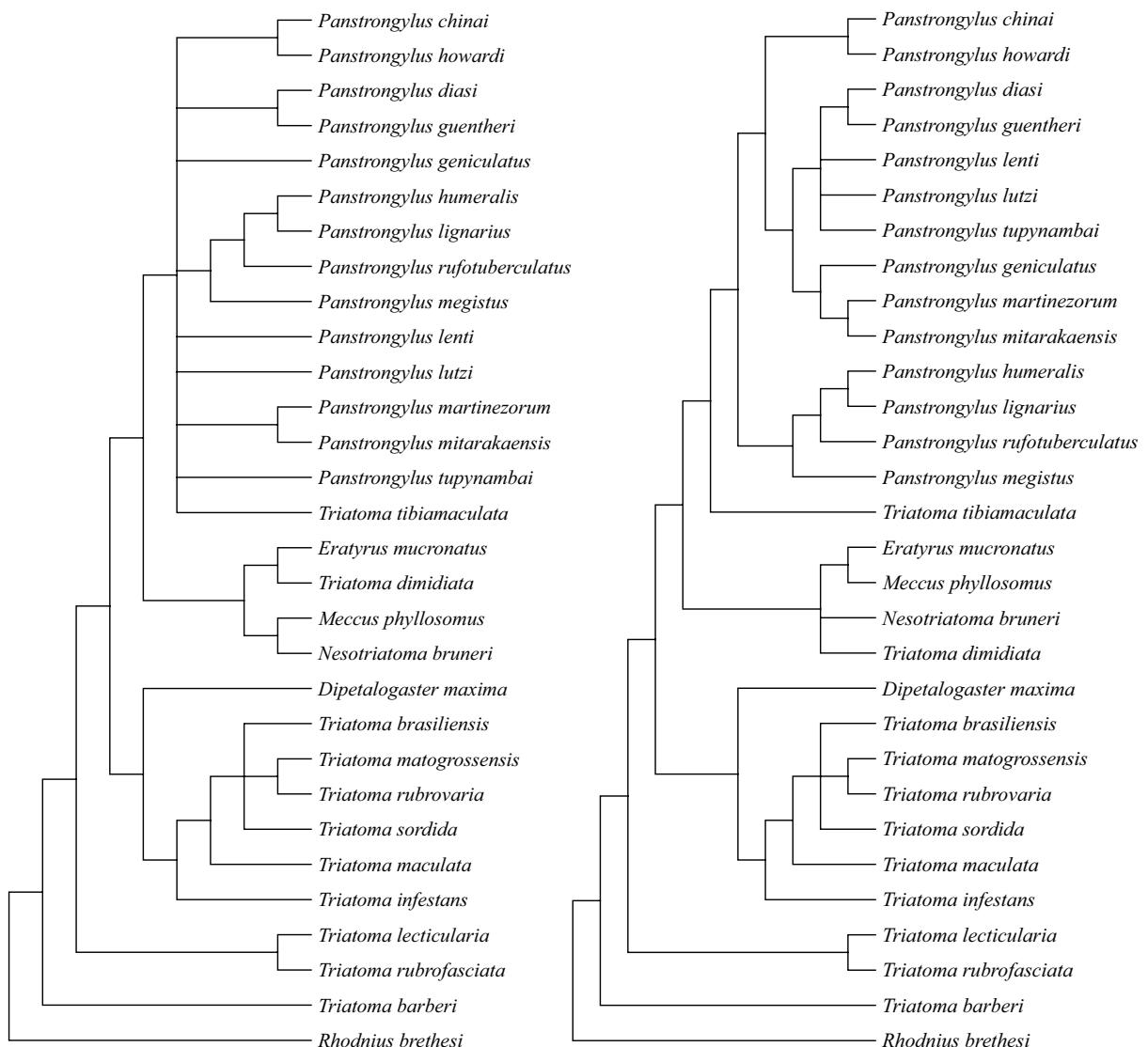


Figura 163. Resultado da análise sem os caracteres referentes aos segmentos abdominais terminais femininos. À esquerda, árvore de consenso estrito obtida a partir de 64 árvores mais parcimoniosas encontradas na análise com pesagem igual (comprimento = 174 passos; IC = 0,425, IR = 0,634). À direita, árvore de consenso estrito obtida a partir de 42 árvores encontradas na análise com valor de $k = 3$ (comprimento = 175 passos, IC = 0,423, IR = 0,630).

ANEXO I

Revista: Acta Tropica

Status: Aceito

**Morphology of the terminal abdominal segments in females of Triatominae (Insecta:
Hemiptera: Reduviidae)**

Juliana Mourão dos Santos Rodrigues^{1,2,*}, João Aristeu da Rosa³, Felipe Ferraz Figueiredo Moreira² & Cleber Galvão¹

¹Laboratório Nacional e Internacional de Referência em Taxonomia de Triatomíneos, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

²Laboratório de Biodiversidade Entomológica, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

³Laboratório de Parasitologia, Departamento de Ciências Biológicas, Faculdade de Ciências Farmacêuticas, Universidade Estadual Paulista, Araraquara, SP, Brazil.

*Corresponding author: julianamourao@yahoo.com.br. Laboratório Nacional e Internacional de Referência em Taxonomia de Triatomíneos (LNIRTT), Pavilhão Rocha Lima - 5º andar, FIOCRUZ, Av. Brasil 4365, Rio de Janeiro, RJ - CEP: 21040-360.

Abstract

Triatominae (Insecta: Hemiptera: Reduviidae) includes 151 extant species that are all potential vectors of Chagas disease. The relationships among these species have been recently studied based on molecular and cytogenetical approaches, and although the morphology of these insects is fairly described, wide comparative studies and cladistics analysis based on this feature are lacking. A comparative study of the terminal abdominal segments in females of 26 species of Triatominae was performed in order to evaluate their importance for the distinction of genera and species, and obtain characters to be used in cladistics analyses. The results showed that the short combined segments IX and X in dorsal view is not diagnostic for *Rhodnius*, and the elongated trapezoidal dorsal shape of combined segments IX and X is not exclusive of *Panstrongylus*. There are diagnostic features at the generic level for *Rhodnius* and *Dipetalogaster*, but not for the other genera studied. Among the structures examined, tergite IX is the most valuable for distinguishing species of Triatominae. The female terminalia is useful for the specific identification of Triatominae, but cannot be used to diagnose most genera or to directly assess supraspecific relationships. These can only be unveiled by using additional morphological and/or molecular data in broad cladistics analyses.

Keywords: Chagas disease, external morphology, kissing bugs, taxonomy.

1. Introduction

Kissing bugs (Insecta: Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) are widely distributed in the Neotropical Region and represent 151 extant species classified in 18 genera and five tribes (Galvão & de Paula 2014; Mendonça et al. 2016; Rosa et al. 2017). They are strictly hematophagous during all postembryonic life cycle and vectors of *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909), the etiological agent of Chagas disease. Between six and seven million people are infected by this parasite, most from Latin America, and more than ten thousand people die each year due to clinical manifestations of the disease (WHO 2017a, b).

The genera *Panstrongylus* Berg, *Triatoma* Laporte and *Rhodnius* Stål are the most diverse of the subfamily and the most significant epidemiologically, due to their synanthropic habits and domiciliation capacity (Schofield 1994). The first two are included in Triatomini and the last in Rhodniini, which are tribes supported by morphometric and molecular analyses (Paula et al. 2005; Patterson 2007), with wide morphological and physiological disparities (Schofield & Galvão 2009).

Characteristics commonly used to distinguish genera and species of Triatominae include the general color of the body and legs, and morphological aspects of the head, scutellum and male genitalia (Lent & Wygodzinsky 1979). The female genitalia was described for most species of the subfamily (Lent 1948; Abalos & Wygodzinsky 1951; Sherlock & Serafim 1967; Lent & Jurberg 1968, 1969, 1975), but was considered uniform by previous authors and, therefore, not appropriate for specific identification (Lent & Wygodzinsky 1979).

Rosa et al. (2010) were the first to analyze the terminal abdominal segments in females of Triatominae using scanning electron microscopy, and showed that they in fact have diagnostic value. Subsequently, Rosa et al. (2014) studied the genus *Rhodnius* in detail, demonstrating that even species very similar in general morphology can be distinguished based on this feature. Having proven useful, this technique was used in the descriptions of *R. montenegrensis* Rosa et al. (2012), *R. marabaensis* Souza et al. (2016) and *R. taquarussuensis* Rosa et al. (2017). Recently, Rivas et al. (2017) compared this feature in six species of the genus *Meccus* Stål.

The objective of the present study is to further test the value of the terminal abdominal segments of females in the distinction of genera and species of Triatominae through a comparative analysis of images generated by scanning electron microscopy, and to identify characters to be used in cladistics analyses.

2. Material and methods

We studied 26 species of Triatominae included in the genera *Panstrongylus* (10 species), *Dipetalogaster* Usinger (1), *Eratyrus* Stål (1), *Meccus* Stål (1), *Nesotriatoma* Usinger (1), *Triatoma* (11) and *Rhodnius* (1) (Table I). Specimens examined were obtained from the Triatomines Collection of the Oswaldo Cruz Institute (CTIOC) and from the colonies kept by the National and International Reference Laboratory in Taxonomy of Triatomines (LNIRTT), Oswaldo Cruz Institute (IOC), Rio de Janeiro, Brazil. One or two females of each species were metalized (Table I) and the search for intraspecific variation included 10 additional specimens of each deposited in the CTIOC, except for *P. tupyambai* (5).

Specimens from the colonies were killed by freezing and washed with detergent, whereas those from CTIOC were softened in a relaxing chamber and equally washed. Then, transversal cuts were made between abdominal tergites II and III. The dissected abdomens were dehydrated in alcoholic series, placed in a drying oven at 50° C, and attached to aluminum stubs by their proximal portion.

Subsequently, the structures were metallized in the “Rudolf Barth” Scanning Electron Microscopy Platform (IOC) or in the Chemistry Institute of the São Paulo State University (UNESP, Araraquara, Brazil). Microographies were obtained in the same institutions by using the microscopes JEOL JSM-6390LV (IOC) and Topcon SM-300 (UNESP). The most evident cases of intraspecific variation were photographed with a digital camera attached to a Leica M205 C stereomicroscope and processed using automontage software (LNIRTT).

3. Results

3.1 Dorsal view (Figs 1-26, 79, 82; Table II)

Tergite VII clearly separated from VIII, except for the median portion in *Dipetalogaster maxima* (Uhler, 1894) (Fig. 11), in which the division is only clear under higher magnifications. Posterior margin of tergite VII usually straight (Figs 1-7, 12-13, 16, 18, 20, 23-24), with the following variation: slightly concave (*P. tupyambai* Lent, 1942, *Nesotriatoma bruneri* Usinger, 1944, *Triatoma barberi* Usinger, 1939, *T. lecticularia* (Stål, 1859), *T. maculata* (Erichson, 1848), *T. rubrofasciata* (De Geer, 1773) and *T. tibiamaculata* Pinto, 1926; Figs 10, 14-15, 19, 21-22, 25), straight to slightly concave (*Panstrongylus megistus* (Burmeister, 1835) and *P. rufotuberculatus* (Champion, 1899); Figs 8-9), and straight to slightly sinuous (*T. dimidiata* (Latreille, 1811) and *Rhodnius brethesi* Matta, 1919; Figs 17, 26). Apex of connexivum reaching or surpassing posterior margin of tergite VIII, except in *D. maxima*, where it is much shorter (compare Figs 10 and 11).

Tergite VIII always clearly separated from IX. Tergite VIII of *R. brethesi* (Fig. 26) much larger than in other species. Posterior margin of tergite VIII usually straight (Figs 1-7, 10, 13, 15-19, 24-26, 79, 82), except for *P. megistus*, *P. rufotuberculatus*, *T. maculata*, *T. matogrossensis* Leite & Barbosa, 1953, *T. rubrofasciata*, *T. rubrovaria* (Blanchard, 1843), *T. sordida* (Stål, 1859) (slightly convex; Figs 8-9, 20-23), *Eratyrus mucronatus* Stål, 1859, *N. bruneri* (straight to slightly convex; Figs 12, 14) and *D. maxima* (convex and swollen; Fig. 11).

Combined abdominal segments IX and X usually trapezoidal (Figs 1-2, 4-7, 9-11, 13-17, 19, 21, 79). Differently shaped in *P. megistus*, *Eratyrus mucronatus*, *T. dimidiata*, *T. rubrofasciata* and *T. tibiamaculata* (elongated trapezoidal; Figs 8, 12, 17, 22, 25); *T. maculata* and *T. sordida* (semi-oval; Figs 20, 24); *T. infestans* (Klug, 1834) and *T. rubrovaria* (semi-oval with expanded posterolateral angles; Figs 18, 23); and *R. brethesi* (short, much wider than long; Fig. 26). Usually trapezoidal, in *P. geniculatus* (Latreille, 1811) (Fig. 82), but semi-oval in some specimens (Fig. 3).

Tergite IX clearly separated from X (Figs 2-15, 17-26), except for *P. chinai* (Del Ponte, 1929) and *T. brasiliensis* Neiva, 1911 with tenuous median portion of division (Figs 1, 16, 79). *Panstrongylus lignarius* (Walker, 1873) with anterolateral angles more projected than in other species (Fig. 6). Lateral margins of tergite IX straight (Figs 1-12, 14-17, 19, 21-22, 25-26, 79, 82), straight to slightly convex (*Meccus phyllosomus* (Burmeister, 1835); Fig. 13); or weakly to strongly expanded (*T. infestans*, *T. maculata*, *T. rubrovaria*, *T. sordida*; Figs 18, 20, 23-24). Posterior margin of tergite IX usually straight to slightly convex or slightly concave (Figs 1-14, 17, 19, 22, 79, 82); weakly to strongly sinuous, forming three lobes, with lateral angles more or less prominent and elevated (Figs 10, 15-16, 18, 20-21, 23-25); or straight with median region elevated and rounded (*R. brethesi*; Fig. 26).

Posterior margin of tergite X not narrowed, straight to curved (Figs 1-17, 19-25, 79, 82); *T. infestans* and *R. brethesi* with median notch (Figs 18, 26). Posterior margin straight to curved in most *P. geniculatus*, but semi-oval in some specimens (Fig. 3).

3.2 Ventral view (Figs 27-52, 80, 83; Table III)

Posterior margin of sternite VII variably sinuous (Figs 27-30, 32-40, 42, 44-47, 49-52) or straight and centrally projected (*P. humeralis* (Usinger, 1939), *P. megistus*, *T. barberi*, *T. dimidiata* and *T. rubrofasciata*; Figs 31, 34, 41, 43, 48).

Combined abdominal segments VIII-X wider than long (Figs 27-33, 35-37, 39-42, 44-47, 49-50, 52, 80, 83), except for *P. megistus*, *E. mucronatus*, *T. dimidiata*, *T. rubrofasciata* and *T. tibiamaculata* (longer than wide; Figs 34, 38, 43, 48, 51).

Gonocoxites VIII usually triangular and convergent (Figs 28-33, 35-42, 44-50, 83), but sometimes not convergent, elongated (*P. megistus*, *E. mucronatus*, *T. dimidiata*, *T. tibiamaculata*; Figs 34, 38, 43, 51), or transversal with straight posterior margins (*R. brethesi*; Fig. 52). The last condition is an exception in *P. chinai* (Fig. 27), because most specimens have triangular, convergent plates (Fig. 80). Another character that is variable in *P. chinai* is the apex of the connexivum, which is wide and surpasses gonocoxite VIII in some specimens (Fig. 27), a condition not seen in other species of *Panstrongylus*. Gonapophysis VIII never elongated, but variable intraspecifically; usually longer in *E. mucronatus*, *T. rubrovaria* e *T. tibiamaculata* (Figs 38, 49, 51).

Sternites IX and X, and gonocoxite IX visible or not depending on the position of the genitalia in the specimen. Sternite IX usually narrow, except for *T. infestans*, *T. maculata*, *T. matogrossensis*, *T. rubrovaria*, *T. sordida* and *R. brethesi* (Figs 44, 46-47, 49-50, 52), in which it is expanded as can be seen in dorsal view (Figs 18, 20-21, 23-24, 26).

3.3 Posterior view (Figs 53-78, 81, 84; Table IV)

Lateral sclerites (appendices) between tergite VIII and gonocoxites VIII present in all species, but visible or not depending on the position and shape of tergite IX. Appendices never visible in species with tergite IX enlarged at base: *P. humeralis*, *P. lignarius*, *T. brasiliensis*, *T. infestans*, *T. maculata*, *T. matogrossensis*, *T. rubrovaria* and *T. sordida* (Figs 57-58, 68, 70, 72-73, 75-76).

Gonocoxites VIII elongated and narrow (Figs 53, 55, 59-62, 81, 84); slightly wider (Figs 54, 56, 63-78); or distinctly wider (Figs 57-58). Gonapophysis VIII and gonocoxites IX visible in all species.

Abdominal segments IX-X turned down, perpendicular to the body, longer than wide (Figs 53, 55, 59-62, 81, 84); in the same plane of the body or slightly turned down, wider than long (Figs 57-58, 63, 68, 70-76) or as wide as long (Figs 54, 56, 64-67, 69, 77). *R. brethesi* has segments IX-X perpendicular to the body, but short and wide (Fig. 78).

Posterior margin of tergite IX medially tenuous or fused with tergite X in *P. chinai*, *P. diiasi* (Pinto & Lent, 1946), *P. geniculatus*, *T. brasiliensis* and *T. maculata* (Figs 53-55, 68, 72, 81, 84); clearly separated from tergite X in other species (Table IV).

4. Discussion

Our results include new morphological data for several species of Triatominae and corroborate most findings of Rosa et al. (2010), with a few noteworthy exceptions: 1) the short combined segments IX and X in dorsal view cannot be considered diagnostic for *Rhodnius*, because this character is shared with non-congeneric species such as *T. lecticularia* and *T. sordida*; 2) the elongated trapezoidal dorsal shape of combined segments IX and X is found not only in species of *Panstrongylus*, but also in *E. mucronatus* and *T. tibiamaculata*; 3) our images show a clear separation between tergites VII and VIII of *P. megistus*, suggesting that either the specimen observed by Rosa et al. (2010) was dirty in this area or there is intraspecific variation (unseen in our material); 4) *T. infestans* displays variation in the posterior margin of tergite VII (with large median inflection as shown by those authors or straight as illustrated here) and in the tergite IX (with callosities near margins vs. without callosities); and 6) unlike stated by Rosa et al. (2010), the lateral margins of tergite IX are in fact slightly elevated in *P. megistus*, as well as in all species studied here.

We found diagnostic features at the generic level for *Rhodnius* and *Dipetalogaster*. The former has tergite VII very large, combined abdominal segments IX-X short, much wider than long, tergite IX short and wide, and posterior margin of tergite X with median notch; whereas the latter can be identified by the median portion of tergite VII not clearly separated from tergite VIII, the apex of the connexivum short, not reaching the posterior margin of tergite VIII, which is convex and swollen.

Small groups of species of *Panstrongylus* and *Triatoma* can be formed based on the same character, such as *P. chinai*, *P. geniculatus*, *P. lutzi* (Neiva & Pinto, 1923), *P. megistus*, *P. rufotuberculatus* and *P. tupynambai* with segments IX and X in posterior view turned down, perpendicular to the body, longer than wide, with similar shapes; or *Triatoma infestans*, *T. maculata*, *T. matogrossensis*, *T. rubrovaria* and *T. sordida* with tergite IX expanded. However, non-congeneric species also share the same general aspect of the terminal abdomen, e.g. *P. megistus*, *E. mucronatus*, *T. dimidiata*, *T. rubrofasciata* and *T. tibiamaculata* with combined segments IX and X in dorsal view elongated, trapezoidal.

Tergite IX is the most valuable structure for distinguishing species. It can be: 1) longer than wide (*P. megistus*, *E. mucronatus*, *T. dimidiata*, *T. rubrofasciata* and *T. tibiamaculata*), very wide and short (*R. brethesi*), or wider than long (all other species); 2) posterior margin weakly to strongly sinuous, forming three lobes, with lateral angles more or less prominent and elevated (*P. tupynambai*, *T. barberi*, *T. brasiliensis*, *T. infestans*, *T. matogrossensis*, *T. rubrovaria* and *T. tibiamaculata*), straight with median region elevated and rounded (*R.*

brethesi), or straight to slightly convex or slightly concave (all other species); and 3) lateral margins weakly to strongly expanded (*T. infestans*, *T. maculata*, *T. matogrossensis*, *T. rubrovaria* and *T. sordida*) or straight to slightly convex (all other species).

Finally, the comparative study allowed us to identify, describe and encode 10 characters, five binary and five multistate, to be used in cladistics analyses (available as supplementary data).

5. Conclusion

The female terminalia proved useful for the specific identification of Triatominae, but cannot be used to diagnose most genera or to directly assess supraspecific relationships. These can only be unveiled by using additional morphological and/or molecular data in broad cladistics analyses.

Conflict of Interest

The authors declare no conflict of interests.

Funding

JMSR benefited from a PhD scholarship provided by the Oswaldo Cruz Institute and a sandwich scholarship provided by the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES/PDSE/Process #88881.131622/2016-01). CG was supported by the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq).

Acknowledgments

We thank Maria Emilia Portela (LNIRTT) for providing specimens for our study; and Dr. Marcelo Ornaghi Orlandi, Dr. Mario Cilense, Sebastiao Anesio Dametto (UNESP), Dr. Suzana Corte Real Faria, Roger Magno Macedo Silva, Wendell Girard Dias, Rômulo Custodio dos Santos, Taissa Oliveira and José (IOC), for the valuable work on the scanning electron microscopy platforms of their institutions.

References

- Abalos JW, Wygodzinsky P. Las Triatominae Argentinas (Reduviidae, Hemiptera). An Inst Med Reg Tucumán. Monogr. 1951; 2: 1-179.

- De Paula AS, Diotaiuti L, Schofield C.J. Testing the sistergroup relationship of the Rhodniini and Triatomini (Insecta: Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *Mol Phyl Evol.* 2005; 35, 712-718. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.03.003>
- Galvão C & de Paula AS. Sistemática e evolução dos vetores. In: Galvão, C. Vetores da doença de chagas no Brasil. Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia. 2014; 26-32. <http://dx.doi.org/10.7476/9788598203096>
- Lent H. O gênero *Rhodnius* Stål, 1859 (Hemiptera: Reduviidae). *Rev Bras Biol.* 1948; 8: 297-339.
- Lent H, Jurberg J. Estudo morfológico comparativo de “*Panstrongylus geniculatus*” (Latrelle, 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 "Rhodnius" Stal, 1859, com um estudo sobre a genitália das espécies (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Rev Bras Biol.* 1969; 29(4): 487-560.
- Lent H, Jurberg, J. O gênero *Panstrongylus* Berg, 1879, com um estudo sobre a genitalia externa das espécies (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). *Rev Bras Biol.* 1975; 35(3): 379-418.
- Lent H, Wygodzinsky P. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae) and their significance as vectors of Chagas' disease. *Bull Am Mus Nat Hist.* 1979; 163: 125-520.
- Mendonça VJ, Alevi KCC, Pinotti H, Gurgel-Gonçalves R, Pita S., Guerra AL, Panzera, F, Araújo RF, Azeredo-Oliveira MTV, Rosa JA. Revalidation of *Triatoma bahiensis* Sherlock & Serafim, 1967 (Hemiptera: Reduviidae) and phylogeny of the *T. brasiliensis* species complex. *Zootaxa.* 2016; 4107(2), 239-254. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4107.2.6>
- Patterson JS. Comparative morphometric and molecular genetic analyses of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae). [Ph.D. thesis]. University of London, 2007. 253 pp.
- Rivas N, Sánchez-Cordero V, Camacho AD, Alejandro-Aguilar R. External female genitalia of six species of the genus *Meccus* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae). *J Vect Ecol.* 2017; 42(2): 271-278. <http://dx.doi.org/10.1111/jvec.12267>
- Rosa JA, Mendonça VJ, Rocha CS, Gardim S, Cilense M. Characterization of the external female genitalia of six species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) by scanning electron microscopy. *Mem Inst Oswaldo Cruz.* 2010; 105(3): 286-292. <http://dx.doi.org/10.1590/S0074-02762010000300007>
- 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.

Rosa JA, Mendonça VJ, Gardim S, Carvalho DB, de Oliveira J, Nascimento JD, Pinotti H, Pinto MC, Cilense M, Galvão C, Barata JM. Study of the external female genitalia of 14 *Rhodnius* species (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) using scanning electron microscopy. Parasit Vectors. 2014; 7: 17.

Rosa JA, Justino HHG, Nascimento JD, Mendonça VJ, Rocha CS, Carvalho DB, Falcone R, Azeredo-Oliveira MTV, Alevi KCC, Oliveira J. A new species of *Rhodnius* from Brazil (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae). ZooKeys. 2017; 675: 1-25.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.675.12024>

Schofield CJ. Triatominae - Biología y Control. West Sussex: Eurocommunica Publications; 1994. 80 pp.

Schofield CJ, Galvão C. Classification, evolution, and species groups within the Triatominae. Acta Trop. 2009; 110(2-3): 88-100.

Sherlock IA, Serafim EM. *Triatoma lenti* sp.n., *Triatoma pessoai* sp.n. e *Triatoma bahiensis* sp.n. do estado da Bahia, Brasil (Hemiptera: Reduviidae). Gaz Med Bahia. 1967; 67: 75-92.

Souza ES, Von Artzingen NCB, Furtado MB, Oliveira J, Nascimento JD, Vendrami DP, Gardim S, Rosa JA. Description of *Rhodnius marabaensis* sp.n. (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae) from Pará State, Brazil. Zookeys. 2016; 621: 45-62.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.621.9662>

WHO a - World Health Organization. Chagas disease (American trypanosomiasis). [homepage on the internet]. [Updated 2017 march; cited 2017 april 26]. Available from: <http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs340/en/>.

WHO b - World Health Organization. What is Chagas disease? [homepage on the internet]. [Updated 2017 march; cited 2017 april 26]. Available from: <http://www.who.int/chagas/disease/en/>.

Table I. Species, collection (CTIOC) or colony number, and origin of the triatomines used in this study.

Species	Collection / colony number	Origin
<i>Panstrongylus chinai</i> (Del Ponte, 1929)	CTIOC 1409	Ecuador, Loja, 2200m
<i>P. diasi</i> (Pinto & Lent, 1946)	CTIOC 1426	Brazil, Espírito Santo
<i>P. geniculatus</i> (Latreille, 1811)	CTIOC 1295	Brazil, Espírito Santo, Alegre
	CTIOC 1333	Brazil, Rio de Janeiro, Angra dos Reis, Mambucaba
<i>P. guentheri</i> Berg, 1879	CTIOC 1812	No locality data
<i>P. humeralis</i> (Usinger, 1939)	CTIOC 1826	Argentina, Córdoba
	CTIOC 1835	Argentina, Córdoba
<i>P. lignarius</i> (Walker, 1873)	CTIOC 6570	Peru, Lima, Jesus Maria
	“2984”	No locality data
<i>P. lutzi</i> (Neiva & Pinto, 1923)	CTIOC 1424	Brazil, Ceará, Itatira, Lagoa do Mato
<i>P. megistus</i> (Burmeister, 1835)	CTIOC 1610	Brazil, Pernambuco, Recife, Nazaré
	Colony 119	Brazil, Minas Gerais, Piranguinho, Esmeril
<i>P. rufotuberculatus</i> (Champion, 1899)	CTIOC 1422	Bolivia
<i>P. tupynambai</i> Lent, 1942	CTIOC 1755	Brazil, Rio Grande do Sul, Cachoeira do Sul
<i>Dipetalogaster maxima</i> (Uhler, 1894)	CTIOC 2715	Mexico, Baja California Sur
<i>Eratyrus mucronatus</i> Stål, 1859	CTIOC 6538	No locality data
<i>Meccus phyllosomus</i> (Burmeister, 1835)	No collection number	Mexico
	No collection number	Mexico
<i>Nesotriatoma bruneri</i> Usinger, 1944	Colony 129	Cuba
<i>Triatoma barberi</i> Usinger, 1939	CTIOC 4813	Mexico, Puebla
<i>T. brasiliensis</i> Neiva, 1911	Colony 04	Brazil, Ceará, Sobral, Boa Vista
<i>T. dimidiata</i> (Latreille, 1811)	Colony 147	Central America
<i>T. infestans</i> (Klug, 1834)	Colony 26	Argentina, Santa Fé, Santa Fé
<i>T. lecticularia</i> (Stål, 1859)	Colony 32	U.S.A., Oklahoma, Waurika
<i>T. maculata</i> (Erichson, 1848)	CTIOC 4581	Venezuela, Mérida
<i>T. matogrossensis</i> Leite & Barbosa, 1953	Colony 38	Brazil
<i>T. rubrofasciata</i> (De Geer, 1773)	Colony 145	Brazil, Pará, Belém
<i>T. rubrovaria</i> (Blanchard, 1843)	Colony 143	Brazil, Rio Grande do Sul, Caçapava do Sul, Serra da Picada
<i>T. sordida</i> (Stål, 1859)	Colony 59	Argentina, Corrientes, San Miguel, zona rural
<i>T. tibiamaculata</i> Pinto, 1926	Colony 68	Brazil, Santa Catarina, Navegantes
<i>Rhodnius brethesi</i> Matta, 1919	Colony 78	Brazil, Amazonas, Rio Acará, afluente do rio Negro

Table II. Variable features of the female external genitalia in 26 species of Triatominae (dorsal view).

Species	Tergite VII posterior margin	Tergite VIII posterior margin	Combined abdominal segments IX-X	Tergite IX posterior margin	Tergite IX lateral margins	Tergite X posterior margin
<i>Panstrongylus chinai</i>	Straight	Straight	Trapezoidal	Straight to slightly convex; some with tenuous median portion	Straight	Straight to curved
<i>P. diasi</i>	Straight	Straight	Trapezoidal	Slightly convex	Straight	Straight to curved
<i>P. geniculatus</i>	Straight	Straight	Trapezoidal; semi-oval in some specimens	Convex	Straight	Straight to curved; semi-oval in some species
<i>P. guentheri</i>	Straight	Straight	Trapezoidal	Straight to slightly concave	Straight	Straight to curved
<i>P. humeralis</i>	Straight	Straight	Trapezoidal	Concave	Straight	Straight to curved
<i>P. lignarius</i>	Straight	Straight	Trapezoidal	Slightly concave	Straight with anterolateral angles more projected	Straight to curved
<i>P. lutzii</i>	Straight	Straight	Trapezoidal	Slightly convex	Straight	Straight to curved
<i>P. megistus</i>	Straight to slightly concave	Slightly convex	Elongated trapezoidal	Straight	Straight	Straight to curved
<i>P. rufotuberculatus</i>	Straight to slightly concave	Slightly convex	Trapezoidal	Straight to slightly convex	Straight	Straight to curved
<i>P. tupynambai</i>	Slightly concave	Straight	Trapezoidal	Sinuous, forming three lobes, with prominent and elevated lateral angles	Straight	Straight to curved
<i>Dipetalogaster maxima</i>	Median portion not clearly separated from VIII	Convex and swollen	Trapezoidal	Concave	Straight	Straight to curved
<i>Eratyrus mucronatus</i>	Straight	Straight to slightly convex	Elongated trapezoidal	Slightly convex	Straight	Straight to curved
<i>Meccus phyllosomus</i>	Straight	Straight	Trapezoidal	Slightly convex	Straight to slightly convex	Straight to curved

Table II. Continued.

Species	Tergite VII posterior margin	Tergite VIII posterior margin	Combined abdominal segments IX-X	Tergite IX posterior margin	Tergite IX lateral margins	Tergite X posterior margin
<i>Nesotriatoma bruneri</i>	Slightly concave	Straight	Trapezoidal	Slightly convex	Straight	Straight to curved
<i>Triatoma barberi</i>	Slightly concave	Straight	Trapezoidal	Weakly sinuous, forming three lobes	Straight	Straight to curved
<i>T. brasiliensis</i>	Straight	Straight	Trapezoidal	Weakly sinuous, forming three lobes; tenuous median portion	Straight	Straight to curved
<i>T. dimidiata</i>	Straight to slightly sinuous	Straight	Trapezoidal	Straight	Straight	Straight to curved
<i>T. infestans</i>	Straight	Straight	Semi-oval with expanded posteriorlateral angles	Sinuous, forming three lobes, with prominent and elevated lateral angles	Strongly expanded	With median notch
<i>T. lecticularia</i>	Slightly concave	Straight	Trapezoidal	Straight to rounded	Straight	Straight to curved
<i>T. maculata</i>	Straight	Slightly convex	Semi-oval	Slightly concave with lateral angles slightly elevated	Weakly expanded	Straight to curved
<i>T. matogrossensis</i>	Slightly concave	Slightly convex	Trapezoidal	Sinuous, forming three lobes, with prominent and elevated lateral angles	Straight	Straight to curved
<i>T. rubrofasciata</i>	Slightly concave	Slightly convex	Elongated trapezoidal	Straight	Straight	Straight to curved
<i>T. rubrovaria</i>	Straight	Slightly convex	Semi-oval with expanded posteriorlateral angles	Straight to slightly sinuous with prominent lateral angles	Expanded	Straight to curved
<i>T. sordida</i>	Straight	Slightly convex	Semi-oval	Sinuous, with slightly elevated lateral angles	Weakly expanded	Straight to curved
<i>T. tibiamaculata</i>	Slightly concave	Straight	Elongated trapezoidal	Sinuous, with slightly elevated lateral angles	Straight	Straight to curved
<i>Rhodnius brethesi</i>	Straight to slightly sinuous	Straight; tergite much larger than other species	Very wide and short	Straight with median region elevated and rounded	Straight	With median notch

Table III. Variable features of the female external genitalia in 26 species of Triatominae (ventral view).

Species	Sternite VII posterior margin	Combined abdominal segments VIII-X	Gonocoxites VIII	Sternite IX
<i>Panstrongylus chinai</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent or transversal with straight apical margins	Narrow or not visible
<i>P. diasi</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>P. geniculatus</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>P. guentheri</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>P. humeralis</i>	Straight, centrally projected	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>P. lignarius</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>P. lutzi</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>P. megistus</i>	Sinuous	Longer than wide	Not convergent, elongated	Narrow or not visible
<i>P. rufotuberculatus</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>P. tupynambai</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>Dipetalogaster maxima</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>Eratyrus mucronatus</i>	Sinuous	Longer than wide	Not convergent, elongated	Narrow or not visible
<i>Meccus phyllosomus</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>Nesotriatoma bruneri</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>Triatoma barberi</i>	Straight, centrally projected	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>T. brasiliensis</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>T. dimidiata</i>	Straight, centrally projected	Longer than wide	Not convergent, elongated	Narrow or not visible
<i>T. infestans</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Strongly expanded
<i>T. lecticularia</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>T. maculata</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Expanded
<i>T. matogrossensis</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Expanded
<i>T. rubrofasciata</i>	Straight, centrally projected	Longer than wide	Triangular and convergent	Narrow or not visible
<i>T. rubrovaria</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Strongly expanded
<i>T. sordida</i>	Sinuous	Wider than long	Triangular and convergent	Expanded
<i>T. tibiamaculata</i>	Variably sinuous	Longer than wide	Not convergent, elongated	Narrow or not visible
<i>Rhodnius brethesi</i>	Sinuous	Wider than long	Transversal with straight posterior margins	Expanded

Table IV. Variable features of the female external genitalia in 26 species of Triatominae (posterior view).

Species	Appendices	Gonocoxites VIII	Abdominal segments IX and X	Tergite IX posterior margin
<i>Panstrongylus chinai</i>	Present and visible	Elongated and narrow	Turned down, perpendicular to the body, longer than wide	Medially tenuous or fused with tergite X
<i>P. diasi</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, perpendicular to the body, longer than wide	Medially tenuous or fused with tergite X
<i>P. geniculatus</i>	Present and visible	Elongated and narrow	Turned down, perpendicular to the body, longer than wide	Medially tenuous or fused with tergite X
<i>P. guentheri</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, perpendicular to the body, longer than wide	Clearly separated from tergite X
<i>P. humeralis</i>	Not visible	Distinctly wider	In the same plane of the body, wider than long	Clearly separated from tergite X
<i>P. lignarius</i>	Not visible	Distinctly wider	In the same plane of the body, wider than long	Clearly separated from tergite X
<i>P. lutzi</i>	Present and visible	Elongated and narrow	Turned down, perpendicular to the body, longer than wide	Clearly separated from tergite X
<i>P. megistus</i>	Present and visible	Elongated and narrow	Turned down, perpendicular to the body, longer than wide	Clearly separated from tergite X
<i>P. rufotuberculatus</i>	Present and visible	Elongated and narrow	Turned down, perpendicular to the body, longer than wide	Clearly separated from tergite X
<i>P. tupynambai</i>	Present and visible	Elongated and narrow	Turned down, perpendicular to the body, longer than wide	Clearly separated from tergite X
<i>Dipetalogaster maxima</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	In the same plane of the body, wider than long	Clearly separated from tergite X
<i>Eratyrus mucronatus</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, as wide as long	Clearly separated from tergite X
<i>Meccus phyllosomus</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, as wide as long	Clearly separated from tergite X
<i>Nesotriatoma bruneri</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, as wide as long	Clearly separated from tergite X
<i>Triatoma barberi</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, as wide as long	Clearly separated from tergite X
<i>T. brasiliensis</i>	Not visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, as wide as long	Medially tenuous or fused with tergite X
<i>T. dimidiata</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, as wide as long	Clearly separated from tergite X
<i>T. infestans</i>	Not visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, wider than long	Clearly separated from tergite X
<i>T. lecticularia</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, wider than long	Clearly separated from tergite X
<i>T. maculata</i>	Not visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, wider than long	Medially tenuous or fused with tergite X
<i>T. matogrossensis</i>	Not visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, wider than long	Clearly separated from tergite X
<i>T. rubrofasciata</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, wider than long	Clearly separated from tergite X
<i>T. rubrovaria</i>	Not visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, wider than long	Clearly separated from tergite X
<i>T. sordida</i>	Not visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, as wide as long	Clearly separated from tergite X
<i>T. tibiamaculata</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	Slightly turned down, as wide as long	Clearly separated from tergite X
<i>Rhodnius brethesi</i>	Present and visible	Elongated, slightly wider	In the same plane of the body, short and wide	Clearly separated from tergite X

Supplementary data

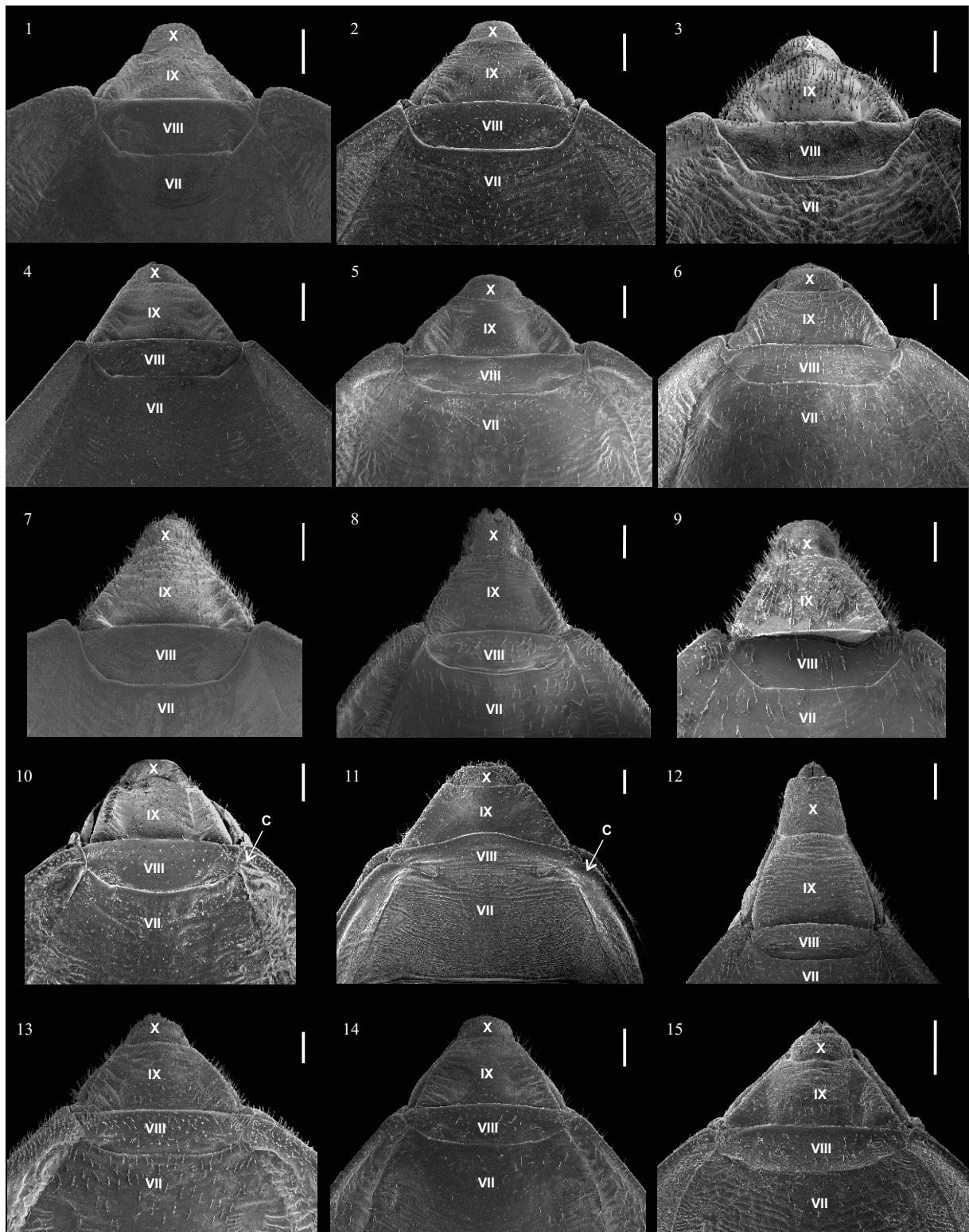
Cladistic analysis. List of 10 characters and data matrix to be used in a future cladistic analysis.

Character list:

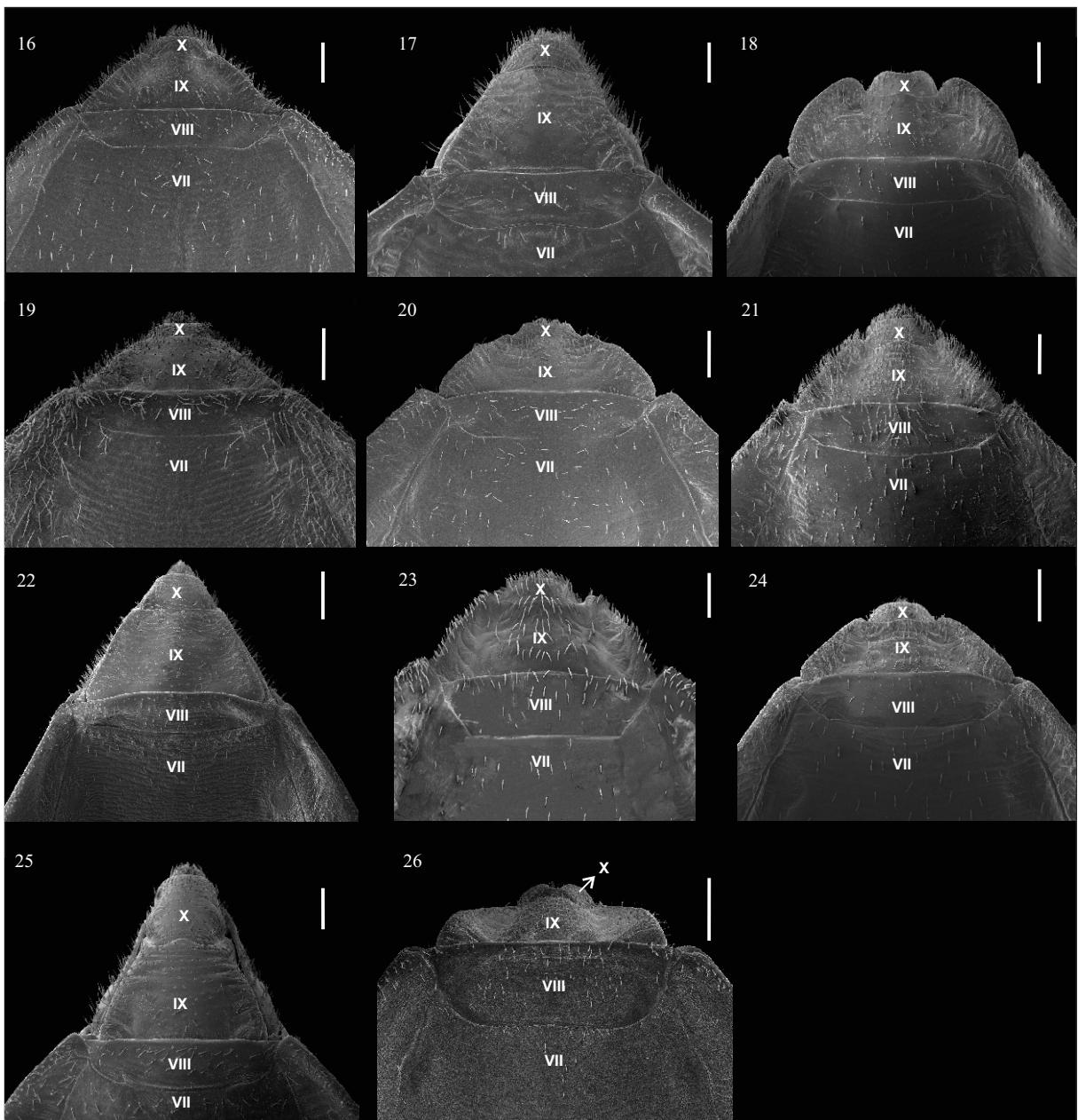
- 1- Dorsal view, combined abdominal segments IX and X: (0) trapezoidal; (1) elongated trapezoidal; (2) semi-oval; (3) semi-oval with expanded posterolateral angles; (4) short, much wider than long.
- 2- Dorsal view, apex of connexivum, length relative to the posterior margin of tergite VIII: (0) elongated, reaching or surpassing; (1) short.
- 3- Dorsal view, tergite VIII, shape of posterior margin: (0) straight, slightly concave or slightly convex; (1) convex and swollen.
- 4- Dorsal view, tergite IX, shape of posterior margin: (0) straight to slightly convex or slightly concave; (1) straight with median region elevated and rounded; (2) weakly to strongly sinuous, forming three lobes, with lateral angles more or less prominent and elevated.
- 5- Ventral view, combined abdominal segments VII-X: (0) wider than long; (1) longer than wide.
- 6- Ventral view, shape of gonocoxites VIII: (0) triangular; (1) transversal with straight posterior margins.
- 7- Ventral view, sternite IX, visibility: (0) not visible; (1) clearly visible, expanded.
- 8- Posterior view, shape of gonocoxites VIII: (0) elongated and narrow; (1) elongated, slightly wider; (2) distinctly wider.
- 9- Posterior view, abdominal segments IX e X relative to the abdomen: (0) turned down, perpendicular to the body, longer than wide; (1) turned down, short and wide; (2) in the same plane of the body or slightly turned down, longer than wide or as wide as long; (3) in the same plane of the body, wider than long.
- 10- Posterior view, lateral sclerites, visibility: (0) not visible; (1) visible.

Table I. Data matrix of 10 characters of the terminal abdominal segments in females coded for 26 species of Triatominae.

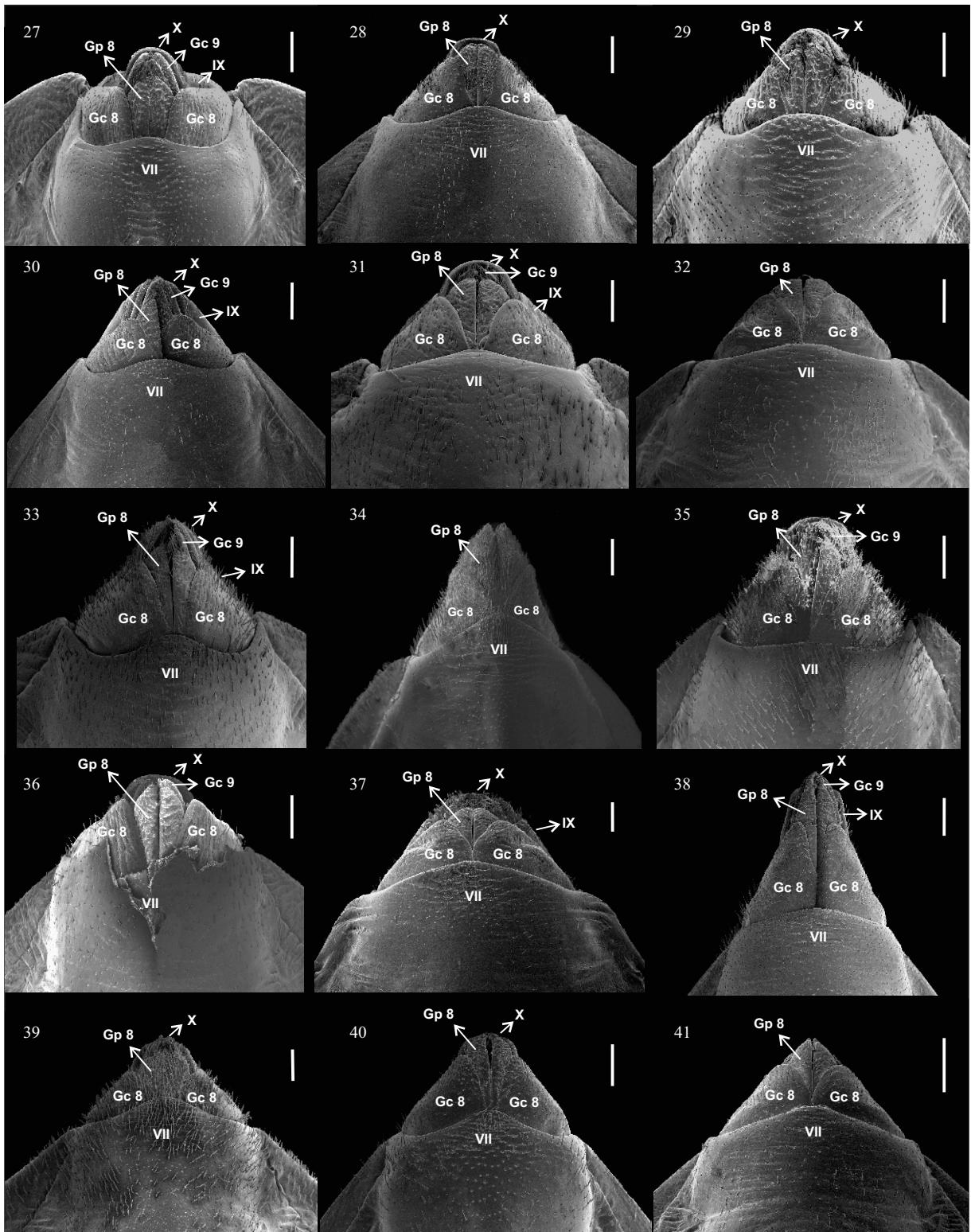
Taxon / Character	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Panstrongylus chinai</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Panstrongylus diasi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>Panstrongylus geniculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Panstrongylus guentheri</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>Panstrongylus humeralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0
<i>Panstrongylus lignarius</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0
<i>Panstrongylus lutzi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Panstrongylus megistus</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Panstrongylus rufotuberculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Panstrongylus tupynambai</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1
<i>Dipetalogaster maxima</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	3	1
<i>Eratyrus mucronatus</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1
<i>Meccus phyllosomus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>Nesotriatoma brunneri</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>Triatoma barberi</i>	0	0	0	2	0	0	1	1	1	1
<i>Triatoma brasiliensis</i>	0	0	0	2	0	0	0	1	2	0
<i>Triatoma dimidiata</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1
<i>Triatoma infestans</i>	3	0	0	2	0	0	1	1	2	0
<i>Triatoma lecticularia</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>Triatoma maculata</i>	2	0	0	2	0	0	1	1	2	0
<i>Triatoma matogrossensis</i>	0	0	0	2	0	0	1	1	2	0
<i>Triatoma rubrofasciata</i>	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1
<i>Triatoma rubrovaria</i>	3	0	0	2	0	0	1	1	2	0
<i>Triatoma sordida</i>	2	0	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>Triatoma tibiamaculata</i>	1	0	2	2	1	0	0	1	2	1
<i>Rhodnius brethesi</i>	4	0	0	1	0	1	1	0	1	1



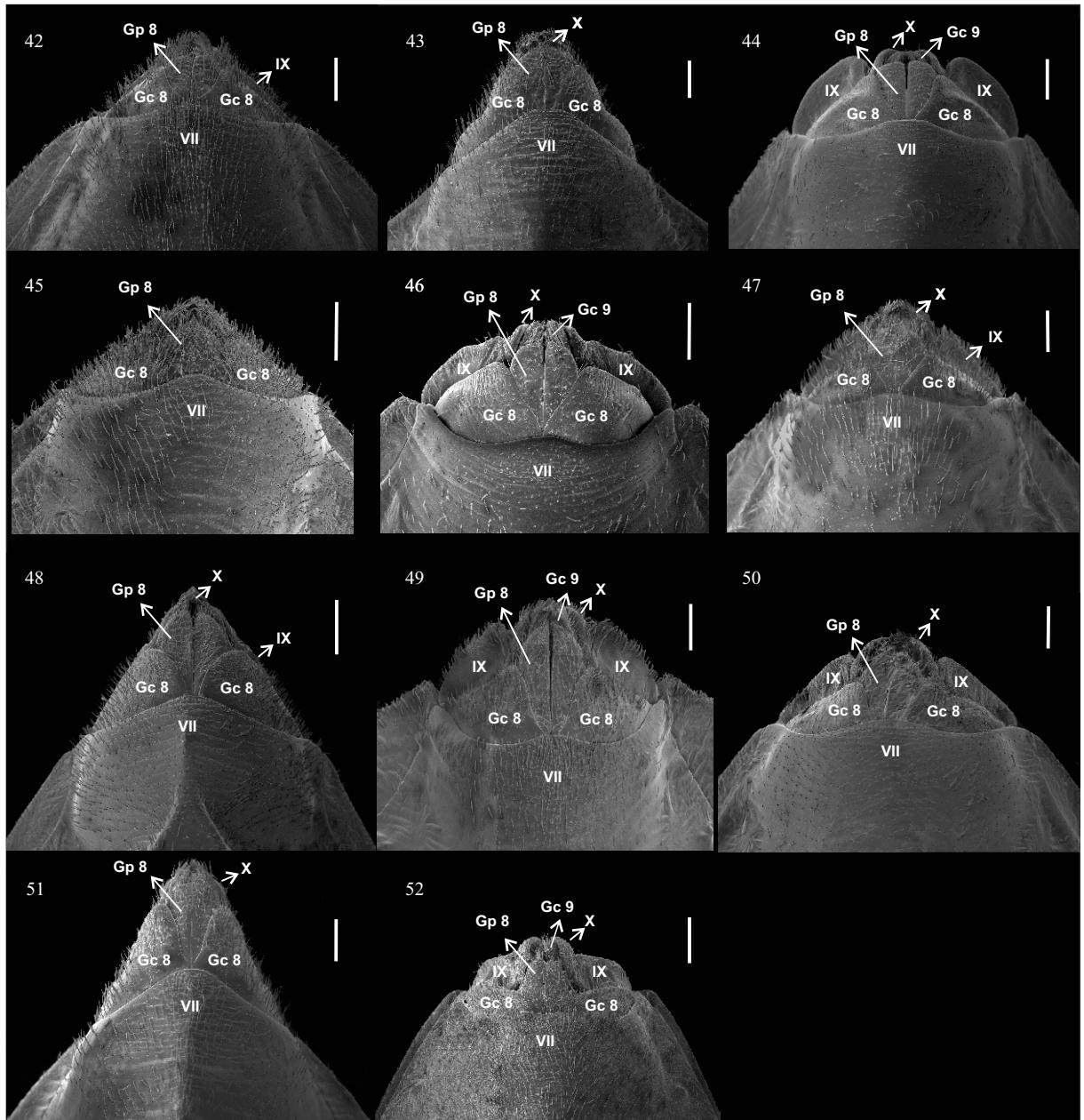
Figures 1–15. Terminal abdominal segments of females examined by scanning electron microscopy, dorsal view: 1, *Panstrongylus chinai*. 2, *P. diiasi*. 3, *P. geniculatus*. 4, *P. guentheri*. 5, *P. humeralis*. 6, *P. lignarius*. 7, *P. lutzi*. 8, *P. megistus*. 9, *P. rufotuberculatus*. 10, *P. tupynambai*. 11, *Dipetalogaster maxima*. 12, *Eratyrus mucronatus*. 13, *Meccus phyllosomus*. 14, *Nesotriatoma bruneri*. 15, *Triatoma barberi*. (C, apex of connexivum; VII and VIII, tergites; IX and X, segments). Scale bars = 500 µm.



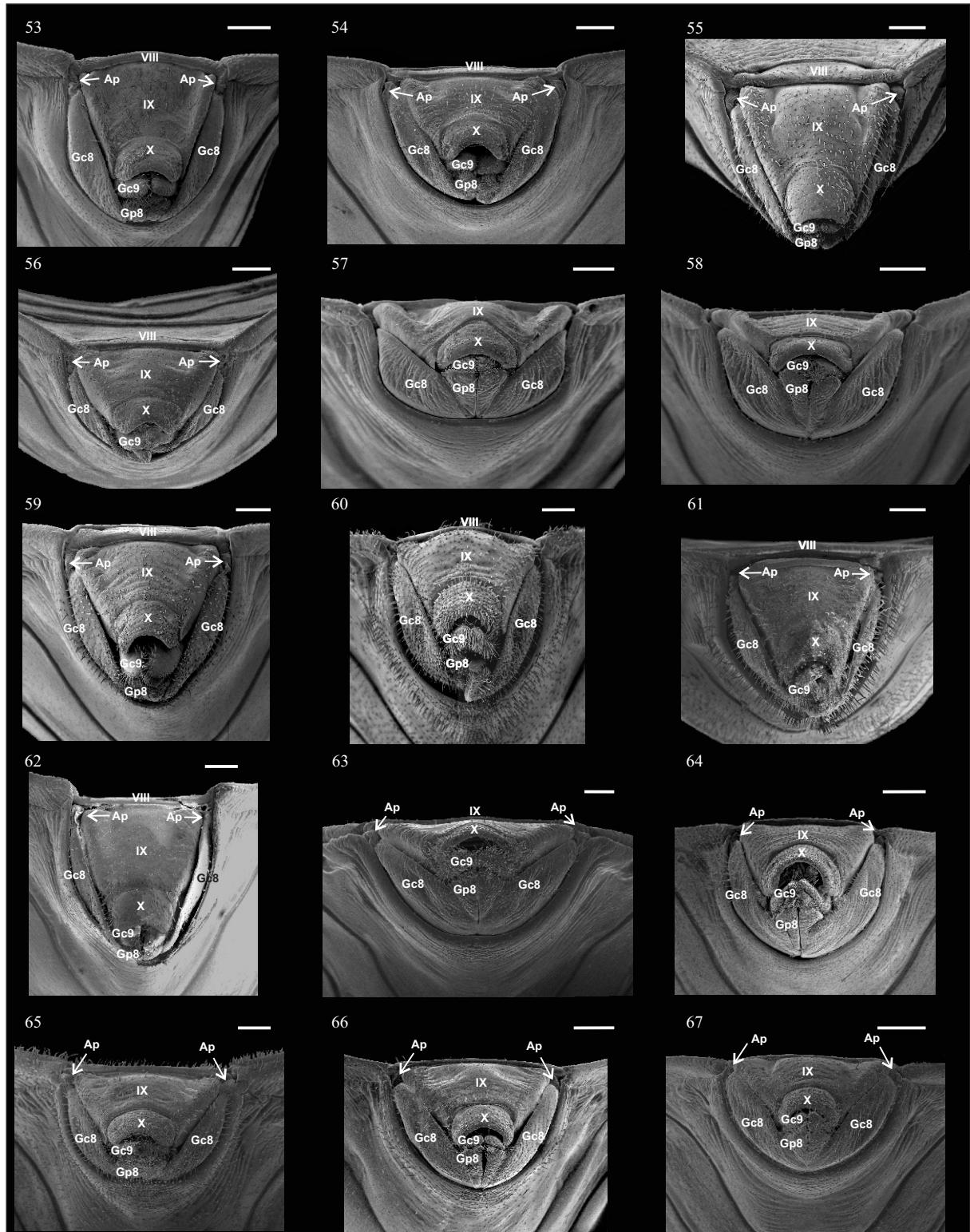
Figures 16-26. Terminal abdominal segments of females examined by scanning electron microscopy, dorsal view: 16, *Triatoma brasiliensis*. 17, *T. dimidiata*. 18, *T. infestans*. 19, *T. lecticularia*. 20, *T. maculata*. 21, *T. matogrossensis*. 22, *T. rubrofasciata*. 23, *T. rubrovaria*. 24, *T. sordida*. 25, *T. tibiamaculata*. 26, *Rhodnius brethesi*. (VII and VIII, tergites; IX and X segments). Scale bars = 500 µm.



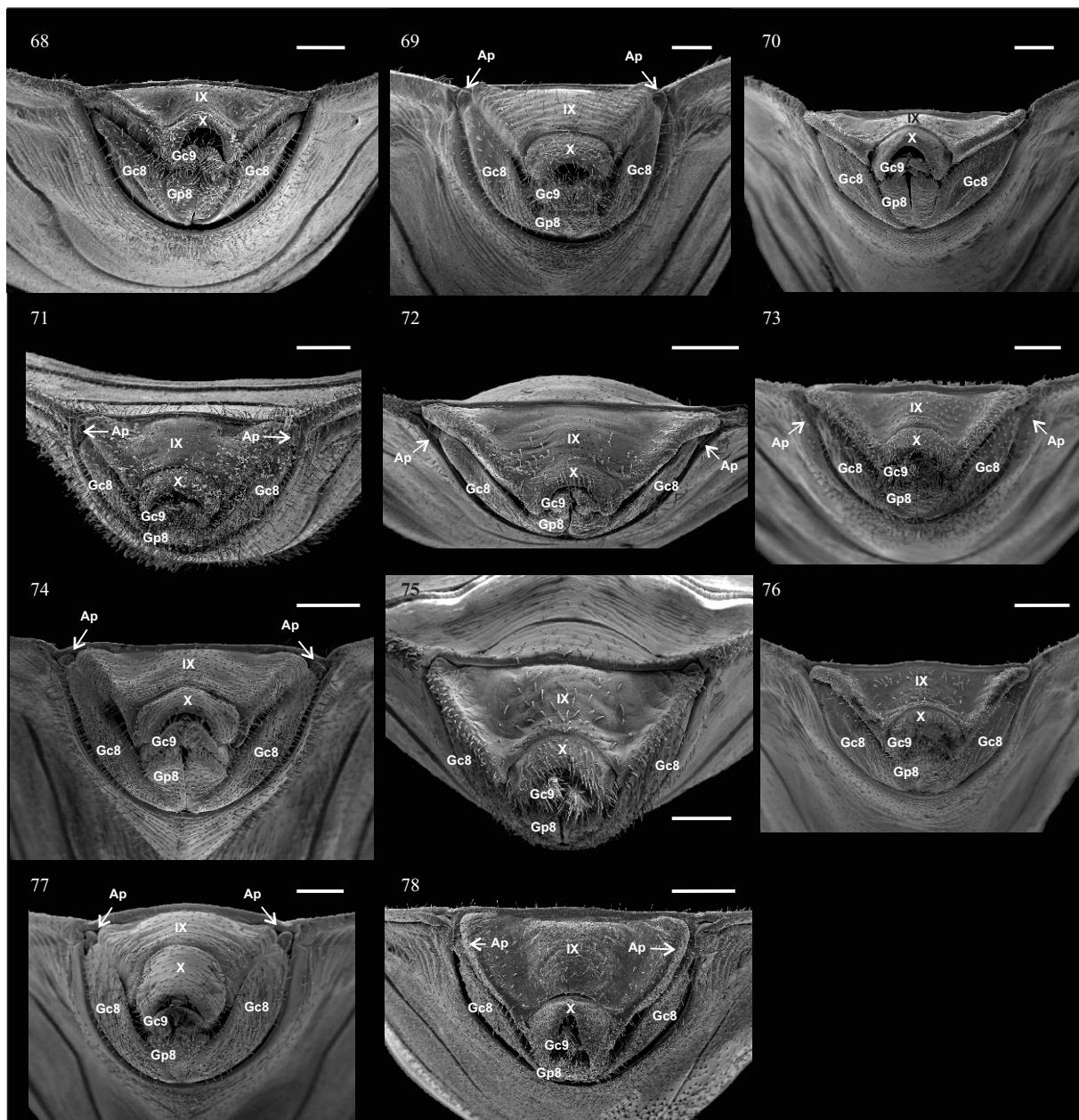
Figures 27-41. Terminal abdominal segments of females examined by scanning electron microscopy, ventral view: 27, *Panstrongylus chinai*. 28, *P. diasi*. 29, *P. geniculatus*. 30, *P. guentheri*. 31, *P. humeralis*. 32, *P. lignarius*. 33, *P. lutzi*. 34, *P. megistus*. 35, *P. rufotuberculatus*. 36, *P. tupyambai*. 37, *Dipetalogaster maxima*. 38, *Eratyrus mucronatus*. 39, *Meccus phyllosomus*. 40, *Nesotriatoma bruneri*. 41, *Triatoma barberi*. (Gc8, gonocoxite VIII; Gc9, gonocoxite IX; Gp8, gonapophysis VIII; Gp9, gonapophysis IX; VII, sternite; IX and X, segments). Scale bars = 500 µm.



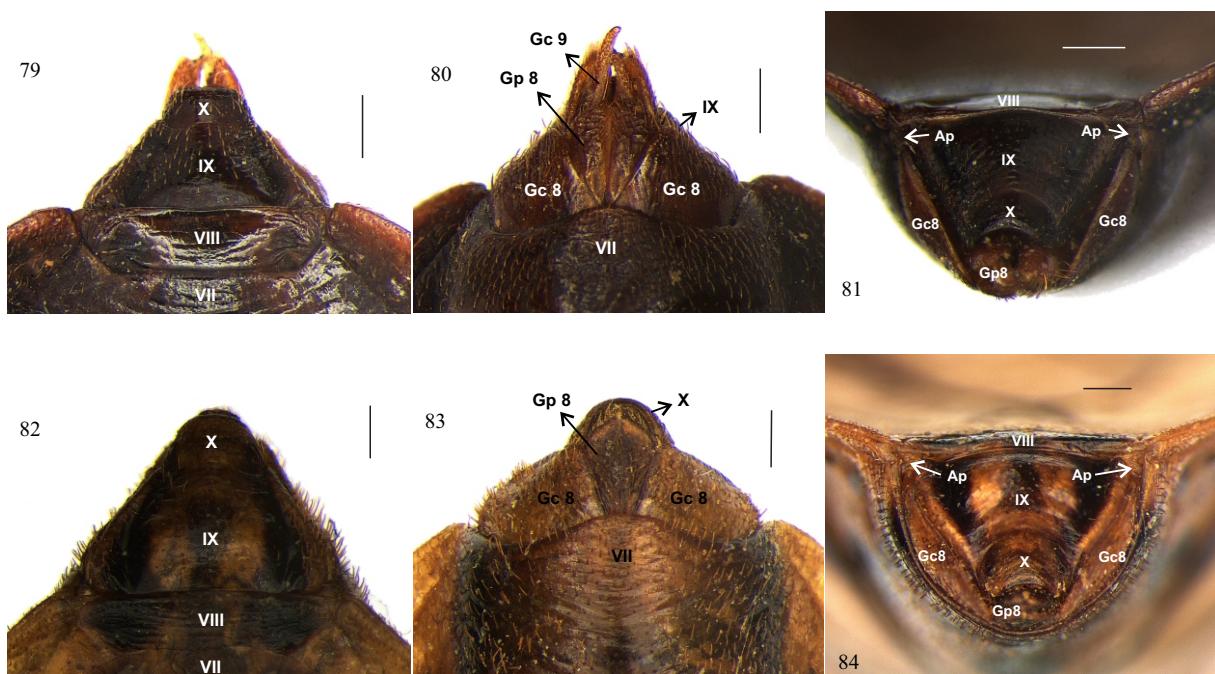
Figures 42–52. Terminal abdominal segments of females examined by scanning electron microscopy, ventral view: 42, *Triatoma brasiliensis*. 43, *T. dimidiata*. 44, *T. infestans*. 45, *T. lecicularia*. 46, *T. maculata*. 47, *T. matogrossensis*. 48, *T. rubrofasciata*. 49, *T. rubrovaria*. 50, *T. sordida*. 51, *T. tibiamaculata*, 52, *Rhodnius brethesi*. (Gc8, gonocoxite VIII; Gc9, gonocoxite IX; Gp8, gonapophysis VIII; Gp9, gonapophysis IX; VII, sternite; IX and X, segments). Scale bars = 500 µm.



Figures 53–67. Terminal abdominal segments of females examined by scanning electron microscopy, posterior view: 53, *Panstrongylus chinai*. 54, *P. diasi*. 55, *P. geniculatus*. 56, *P. guentheri*. 57, *P. humeralis*. 58, *P. lignarius*. 59, *P. lutzi*. 60, *P. megistus*. 61, *P. rufotuberculatus*. 62, *P. tupynambai*. 63, *Dipetalogaster maxima*. 64, *Eratyrus mucronatus*. 65, *Meccus phyllosomus*. 66, *Nesotriatoma bruneri*. 67, *Triatoma barberi*. (Ap, appendix; Gc8, gonocoxite VIII; Gc9, gonocoxite IX; Gp8, gonapophysis VIII; Gp9, gonapophysis IX; VIII, tergite; IX and X, segments). Scale bars = 500 µm.



Figures 68–78. Terminal abdominal segments of females examined by scanning electron microscopy, posterior view: 68, *Triatoma brasiliensis*. 69, *T. dimidiata*. 70, *T. infestans*. 71, *T. lecticularia*. 72, *T. maculata*. 73, *T. matogrossensis*. 74, *T. rubrofasciata*. 75, *T. rubrovaria*. 76, *T. sordida*. 77, *T. tibiamaculata*. 78, *Rhodnius brethesi*. (Ap, appendix; Gc8, gonocoxite VIII; Gc9, gonocoxite IX; Gp8, gonapophysis VIII; Gp9, gonapophysis IX; VIII, tergite; IX and X, segments). Scale bars = 500 µm.



Figures 79-84. High resolution digital photographs of the terminal abdominal segments of females. 79-81, *Panstrongylus chinai*. 79, dorsal view. 80, ventral view. 81, posterior view. 82-84, *P. geniculatus*. 82, dorsal view. 83, ventral view. 84, posterior view. (Ap, appendix; Gc8, gonocoxite VIII; Gc9, gonocoxite IX; Gp8, gonapophysis VIII; Gp9, gonapophysis IX; VII and VIII, tergites; IX and X, segments). Scale bars = 0.5 mm.