

ALEXANDRE SILVA DE PAULA

ANÁLISE CLADÍSTICA E BIOGEOGRÁFICA DE HERDONIINI
(HETEROPTERA: MIRIDAE)

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2000

ALEXANDRE SILVA DE PAULA

ANÁLISE CLADÍSTICA E BIOGEOGRAFIA DE HERDONIINI
(HETEROPTERA: MIRIDAE)

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para a obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

APROVADA: 29 de maio de 2000.

Prof. Lúcio Antônio de O. Campos
(Conselheiro)

Profa. Jocélia Grazia
(Conselheira)

Prof. Raul Narciso Carvalho Guedes

Prof. José Eduardo Serrão

Prof. Paulo Sérgio Ferreira Fiuza
(Orientador)

À Luiza, Rafaella e Rodrigo

AGRADECIMENTO

Meus sinceros agradecimentos a Paulo Sérgio Fiuza Ferreira e Thomas Henry por terem proposto este estudo. Luiz A. Costa (MNRJ), Thomas Henry (NMNH) e Paulo S. F. Ferreira (UFVB) forneceram empréstimos dos espécimes necessário para a elaboração do trabalho. Eu agradeço especialmente a Jocélia Grazia por tão gentilmente revisar a tese e tecer tantas considerações que foram extremamente importantes para meu crescimento profissional e pessoal. Thomas Henry, Michael Schwartz, Frédéric Chérot e José Eduardo Serrão proporcionaram sugestões valiosas para a definição do grupo externo. Raul Narciso Carvalho Guedes e Lúcio Antônio de Oliveira Campos forneceram inúmeras sugestões para o aprimoramento do trabalho. Acredito que não teria sido possível realizar o estudo sem o incentivo constante proporcionado por Renato de Paula, Therezinha Silva de Paula, Paulo S. F. Ferreira, Thomas Henry, Rodrigo Diniz Silveira, João Alfredo Marinho Ferreira, Rita de Cássia Silva e demais amigos. Finalmente, gostaria de agradecer ao CNPq, a FAPEMIG e a CAPES por fornecerem suporte financeiro para o desenvolvimento do meu treinamento.

BIOGRAFIA

Alexandre Silva de Paula, filho de Renato de Paula e Therezinha Silva de Paula, nasceu em Belo Horizonte, Estado de Minas Gerais, em 15 de março de 1963. Em julho de 1986 licenciou em Biologia pela Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais. Em 1987 fez especialização em Análise Ambiental para o Gerenciamento de Recursos Naturais no Instituto de Geociências da Universidade Federal de Minas Gerais. Nos anos de 1988 a 1992 trabalhou em empresas de consultoria realizando estudos ambientais em projetos de barragens, minerações, indústrias e terminal marítimo de petróleo. Em 1993 iniciou seu mestrado em Entomologia na Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais, apresentando sua dissertação em 23 de novembro de 1995. No ano de 1996 iniciou seus estudos de doutorado em Entomologia na Universidade Federal do Paraná, finalizando o doutorado na Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais. Em 29 de maio de 2000 submeteu sua tese de doutorado em defesa com aprovação da banca examinadora.

CONTEÚDO

	Página
RESUMO	vi
ABSTRACT	viii
1. INTRODUÇÃO	1
2. HISTÓRICO DA TRIBO HERDONIINI	3
3. MATERIAL E MÉTODOS	10
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	15
4.1. Análise cladística dos gêneros de herdoniini	15
4.2. Diagnose da tribo e dos gêneros que ocorrem nas Américas.....	20
4.3. Chave de identificação para os gêneros de herdoniini americanos.....	36
4.4. Mirmecomorfismo	39
4.5. Dimorfismo alar	41
4.6. Genitália	42
4.7. Aspectos biológicos	43
4.8. Análise biogeográfica	45
5. RESUMO E CONCLUSÕES.....	50
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	52
APÊNDICE	59

RESUMO

PAULA, Alexandre Silva de, D. S., Universidade Federal de Viçosa, maio de 2000. **Análise cladística e biogeográfica de Herdoniini (Heteroptera: Miridae)**. Orientador: Paulo Sérgio Fiuza Ferreira. Conselheiros: Jocélia Grazia e Lucio Antonio de Oliveira Campos.

A análise cladística e os dados de distribuição geográfica deste trabalho foram baseados no exame da informação presente na literatura e nos espécimes adultos da tribo Herdoniini pertencentes a 38 gêneros previamente considerados. A análise cladística dos gêneros foi efetuada com a utilização conjunta dos programas Phylogenetic Analysis Using Parsimony (PAUP) e MacClade. Os resultados desta pesquisa demonstram que Herdoniini forma um grupo polifilético. A reclassificação da tribo foi proposta a partir de sinapomorfias encontradas na análise, assim como a diagnose da tribo e dos gêneros americanos. Os caracteres da genitália dos machos revelaram sinapomorfias que suportam o monofiletismo de 18 gêneros americanos. O cladograma de taxon-área, derivado da análise filogenética, propõe o monofiletismo destes gêneros com origem na América do Sul e demonstra eventos biogeográficos relacionados com padrões de vicariância e dispersão nas américas. Os dados biológicos de literatura continham pouca informação para inferir as características biológicas e associações com espécies de

formigas para a explicação do habito mirmecomórfico comum aos gêneros de Herdoniini.

ABSTRACT

PAULA, Alexandre Silva de, D. S., Federal University of Viçosa, May of 2000.
Cladistic and biogeographic analysis of Herdoniini (Heteroptera: Miridae). Adviser: Paulo Sérgio Fiuza Ferreira. Committee Members: Jocélia Grazia and Lucio Antonio de Oliveira Campos.

The cladistic analysis and geographic distribution data of this work were based on the examination of information reported on literature and adult specimens of the tribe Herdoniini belonging to 38 genera previously considered. The cladistic analysis of the genera of Herdoniini from the Americas was performed employing the Phylogenetic Analysis Using Parsimony (PAUP) and MacClade programs in conjunction. The results of this research support the polyphyly of Herdoniini. The reclassification of the tribe was proposed using the sinapomorphies showed in this analysis, as well as the diagnoses to the tribe and to the American genera. In the characters of male genitalia were found the sinapomorphies that support the monophyly of the group formed by 18 American genera. The taxon–area cladogram, derived from the phylogenetic analysis, supports the monophyly of these genera with south American origin and shows biogeographic events for the tribe in the Americas related with vicariance pattern and dispersion. The biological data in the literature showed little information to imply their biological features and ant relationships to explain the ant–like habitus of Herdoniini.

1. INTRODUÇÃO

A tribo Herdoniini foi primariamente classificada por Carvalho (1952) pelo hábito mirmecomórfico comum às espécies. Um importante aspecto desse estudo foi acessar o valor do mimetismo na análise filogenética da família Miridae.

Schuh (1974, 1986), Schwartz (1987) e McIver & Stonedal (1987, 1993) apresentaram as críticas mais convincentes quanto a utilização do hábito mirmecomórfico como critério primário para a classificação de taxons superiores em Miridae. Schuh (1974) considerou que, dentro de certos limites, a aparência com formigas é muito útil, particularmente em relação a categoria de tribo. Entretanto, considerou que em muitos casos as categorias superiores não podem ser definidas em função da forma mimética. Este caráter foi considerado homoplásico por estes pesquisadores e, por isso, não teria validade para a formação de grupos naturais em Miridae.

Kelton (1959) desenvolveu um estudo comparativo das genitálias dos machos entre diferentes subfamílias, tribos e gêneros de Miridae, demonstrando seu valor no relacionamento filogenético.

Schwartz (1987) apresentou uma hipótese filogenética para as tribos da subfamília Mirinae, onde se incluem Herdoniini, salientando a importância de vários

caracteres, especialmente os das genitálias dos machos e fêmeas, para o relacionamento entre as tribos de Mirinae.

O conhecimento atual da tribo Herdoniini está concentrado na taxonomia do grupo. Os estudos taxonômicos mais abundantes foram desenvolvidos para espécies da região Neotropical, onde Carvalho & Ferreira (1973a, b, c, d, e, f, g, h, i, j, k) publicaram as principais revisões, descrições de novos gêneros e espécies e chaves taxonômicas.

O presente estudo tem como objetivo apresentar uma hipótese cladística para o monofiletismo da tribo Herdoniini (Heteroptera: Miridae), assim como para o relacionamento filogenético entre os gêneros de Herdoniini americanos. A partir dos resultados da análise cladística, são propostas hipóteses biogeográficas para explicar a evolução dos gêneros de Herdoniini no continente americano.

2. HISTÓRICO DA TRIBO HERDONIINI

O atual sistema de classificação de taxons superiores em Miridae foi basicamente proposto por Reuter (1910) que reconheceu nove subfamílias e 18 divisões. Van Duzee (1917), em seu catálogo dos Hemiptera da América do Norte e do México, modificou os nomes e arranjos anteriormente propostos e propôs sete subfamílias. Através dos estudos dos parempódios (arólios), pretarso e estruturas genitais, Knight (1923) concluiu que a família Miridae estava formada por nove subfamílias. Os agrupamentos e nomes foram semelhantes aos utilizados por Van Duzee (1917). Carvalho (1952) publicou uma sinópsese da classificação da família Miridae na qual propôs seis subfamílias e 24 tribos. O sistema de Carvalho (1952) foi uma síntese do que havia sido proposto por Reuter, Van Duzee e Knight.

O primeiro trabalho a nível mundial para a classificação da subfamília Mirinae amplamente aceito foi proposto por Reuter (1910) que estabeleceu cinco tribos (ou divisões): Miraria, Mecistocelaria, Dionconotaria, Restheniaria e Capsaria. Sua classificação estava baseada primariamente nas estruturas dos parempódios. Capsaria, considerada a maior divisão proposta por Reuter (1910), incluía gêneros dos modernos Herdoniini, assim como outros gêneros posicionados em outras tribos. A grande maioria dos gêneros propostos por Reuter

(1910), no entanto, foi mantida entre Capsaria que atualmente constituem a tribo Mirini.

Carvalho & China (1951) caracterizaram Herdoniini pela presença de cúneo e colar do pronoto distinto nas formas macrópteras; sulco mediano no vértice; tibia com pelos muito longos, seta ou espinhos; primeiro segmento do tarso posterior nunca tão longo quanto o segundo ou terceiro; terceiro segmento do tarso posterior maior, mais longo ou tão longo quanto o primeiro e segundo juntos; espécies com grande semelhança com formigas, em sua maioria Neotropical.

A classificação proposta por Carvalho (1952) para Mirinae incorporou as tribos Pithanini Douglas & Scott, 1865; Stenodemini China, 1943; Mecistocelini Reuter, 1910; Mirini Hahn, 1831; Resthenini Reuter, 1905; Hyalopeplini Carvalho, 1951; Herdoniini Distant, 1904.

Herdoniaria, como foi proposto por Distant, era um sub grupo de taxons colocados em Mirinae (Miridae com um sulco longitudinal na frente) que possuíam cabeça saliente, pronoto transversalmente constricto com um amplo e longo lobo anterior, segundo segmento da antena engrossado apicalmente e escutelo com espinho (Distant, 1904). Reuter (1910) sinonimizou parte de Herdoniaria com Mecistoscelaria, Capsaria e Cremnocephalaria. Knight (1923) considerou Myrmecoraria Reuter, 1883 como tribo Myrmecorini incluindo os gêneros *Paraxenetus* Reuter, 1907 e *Barberiella* Poppius, 1914. Segundo Carvalho & China (1951), Herdoniini, descrito como Myrmecoraria por Reuter (1907) e como Herdoniaria por Distant (1904), apresentava problemas de nomenclatura. A divisão Myrmecoraria Reuter, 1907 deveria possuir um nome novo, pois o gênero *Myrmecoris* Gorski, 1852 no qual foi baseada não pertencia a este grupo, mas formava com *Pithanus* Fieber, 1858 e *Mimoceps* Uhler, 1890 um grupo distinto associado a Stenodemini e deveriam fixar o nome da tribo Pithanini. Assim, os antigos Myrmecorini passaram a constituir os atuais Herdoniini, propostos inicialmente como uma divisão (Herdoniaria) de Mirini por Distant (1904).

Carvalho (1952) utilizou os seguintes caracteres para definir a tribo Herdoniini: hábito mirmecomórfico incluindo espécies braquípteras ou macrópteras com o primeiro segmento do metatarso menor que o comprimento combinado do segundo e terceiro; hemiélitros com um padrão de coloração dorsal distinto;

abdome constricto na base; colar do pronoto como uma linha deprimida; margem lateral do pronoto arredondada, sem carena; olhos mais a frente do meio da cabeça e não salientes.

Carvalho (1952) reuniu os gêneros *Herdonius* Stal, 1860, *Xenetus* Distant, 1883, *Zacynthus* Distant, 1884 e *Zosippus* Distant, 1883, originalmente incluídos em Herdoniaria, e os gêneros de Mymecoraria, *Paraxenetus* e *Barberiella*, para reconstituir a tribo Herdoniini. Além destes, Carvalho (1952) incluiu outros gêneros na tribo Herdoniini que ficou constituída pelos gêneros *Acegima* Poppius, 1921, *Allommatus* Reuter, 1907, *Barberiella* Poppius, 1914, *Camponotidea* Reuter, 1879, *Dacerla* Bergroth, 1897, *Fiebrigiella* Poppius, 1921, *Guarania* Carvalho & China, 1951, *Haarupia* Poppius, 1921, *Haarupiola* Poppius, 1921, *Herdonius* Stal, 1860, *Laurinia* Reuter, 1884, *Lepidoxenetus* Poppius, 1921, *Paraxenetus* Reuter, 1907, *Sphinctothorax* Stal, 1853, *Xenetomorpha* Poppius, 1912, *Xeneuts* Distant, 1883, *Zacynthus* Distant, 1884 e *Zosippus* Distant, 1883. Neste mesmo artigo, Carvalho (1952) considerou *Myrmecopsis* Uhler, 1894 sinônimo júnior de *Dacerla*, *Xenetopsis* Poppius, 1921 sinônimo júnior de *Xenetus* e *Zacorus* Distant 1883 sinônimo júnior de *Zacynthus* e separou as espécies mirmecomórficas de Mirinae em duas tribos, Pithanini e Herdoniini, estabelecendo que em Mirinae todos apresentam parempódios (arólhos) divergentes, o colar do pronoto muito típico e, o que é mais característico, a abertura do gonoporo secundário formado por uma estrutura semelhante a espiral.

Carvalho (1952) posicionou *Laurinia* em Herdoniini e *Formicocoris* Lindberg, 1940 em Pilophorini (Orthotyliinae). Lindberg (1956) considerou *Formicocoris* Lindberg, 1940 como sinônimo júnior de *Laurinia*. Wagner (1957) reviu o posicionamento sistemático de *Laurinia* e, em função da estrutura dos parempódios e da genitália masculina em *Laurinia*, relacionou este gênero com *Globiceps* Le Peletier & Serville, 1825 como pertencente a Orthotylini. Schuh (1976), considerando as estruturas das genitálias dos machos e fêmeas, posicionou *Laurinia* na tribo Nichomachini Schuh, 1976 (Orthotyliinae).

Carvalho (1955) elaborou uma chave para identificação dos gêneros de Miridae do mundo, incluindo os gêneros de Herdoniini. Carvalho & Usinger (1957) revisaram o gênero *Dacerla* e descreveram *Paradacerla* propondo que as espécies

deste novo gênero não apresentam uma projeção do pronoto em forma de espinho comum às espécies de *Dacerta*. Carvalho (1959) elaborou um catálogo de gêneros e espécies de Mirinae, incluindo Herdoniini, onde considerou dezoito gêneros nominais para a tribo.

Kelton (1959) distinguiu as espécies de Herdoniini pela aparência semelhante a formiga; abdome constricto na base; margens laterais do pronoto arredondadas.

Kelton (1959), em um estudo comparativo das genitálias dos machos de Miridae, demonstrou que a genitália de *Closterocoris* Uhler, 1890 (Phylini) e *Cyphopelta* Van Duzee, 1910 (Pilophorini) indicavam o posicionamento destes gêneros em Mirini, apesar de apresentarem parempódios em forma de pelo e pouco convergentes. Wagner (1970) posicionou *Closterocoris* em Cremnocephalini (Phylinae). Schuh (1976) estudou os parempódios de *Closterocoris amoenus* Provancher, 1887 afirmando que eles eram mais delgados e menos robustos que os de Mirini, mas divergiam apicalmente como era característico para a tribo. Neste mesmo trabalho, Schuh (1976) considerou que esta condição seria apomórfica para Mirinae. Carvalho (1986) transferiu *Cyphopelta* para Herdoniini, mencionando seu relacionamento com *Mexicomiris* Carvalho & Schaffner, 1973 e *Nuevoleonia* Schaffner & Carvalho, 1985. Schwartz (1987) posicionou *Closterocoris* em Herdoniini, considerando que *Cyphopelta* e *Closterocoris* poderiam estar relacionados por possuírem parempódios pequenos e setiformes, diferindo dos outros gêneros de Herdoniini por possuírem a área evaporativa do peritrema ostiolar ampla e o abdome largo na base.

Em uma longa série de publicações, Carvalho & Ferreira (1973a–k) revisaram os gêneros de Herdoniini do Novo Mundo. Nestes trabalhos, transferiram as espécies *Guarania brasiliensis* Carvalho, 1953 e *Guarania paraguayensis* Carvalho & Hussey, 1954 para o gênero *Allommatus*, dividindo o gênero em dois subgêneros, *Allommatinus* e *Allommatus*, em função do distanciamento dos olhos em relação a margem anterior do pronoto; mantiveram o gênero *Guarania* com uma única espécie, *Guarania myrmecomorpha* Carvalho & China, 1951; descreveram o gênero *Adxenetus*, transferindo para o novo gênero um grupo de espécies previamente incluídas no gênero *Xenetus* com base nos

caracteres da pilosidade; incluíram *Fiebrigiella* como sinônimo júnior de *Barberiella*; situaram *Haarupiola* na sinonímia de *Haarupia* por não apresentarem caracteres genéricos que possibilitassem diferenciações; descreveram os gêneros *Allommatisca*, *Cearana*, *Herdonisca* e *Proxenetus*. Carvalho & Schaffner (1973) descreveram o gênero *Mexicomiris*. Carvalho (1973) elaborou uma chave para a identificação dos gêneros nominais até então descritos para as américas.

Após as publicações de 1973, Carvalho (1974) descreveu o gênero *Veramiris*; Carvalho & Schaffner (1975) descreveram os gêneros *Formicomiris* e *Totolapanus*; Akingbohunge (1975) descreveu o gênero *Sulcatylus*; Maldonado (1976) descreveu o gênero *Myrmecomiris*.

Schuh (1974), após examinar o holótipo fêmea de *Heidemanniella scutellaris* Poppius, 1914 (Hallodapini: Phylinae), incluiu *Heidemanniella* Poppius, 1914 em Mirinae, indicando seu relacionamento com *Cyphopelta* e *Closterocoris*. Entretanto, Schwartz (1987) examinou o mesmo espécime depositado no National Museum of Natural History (USA) e verificou que os parempódios eram setiformes e, por isso, manteve *Heidemanniella* em Phylinae. Schuh (1974) questionou o posicionamento do gênero *Myrmecozelotes* Berg, 1883 em Pilophorini, afirmando não encontrar um posicionamento adequado entre as subfamílias de Miridae. Carvalho (1988), após estudar um exemplar macho de *Myrmecozelotes lynchii* Berg, 1883, situou o gênero em Herdoniini em função das características da genitália do macho.

Schuh (1975) reviu a estrutura, função e ocorrência dos tricobótrios entre Arthropoda, definindo sua importância como caráter taxonômico para Miridae. Suportou a idéia de uma redução no número de tricobótrios em taxons especializados, especialmente nos que apresentam mimetismo com formigas. Em Herdoniini, Schuh (1975) encontrou sete tricobótrios no mesofêmur e sete no metafêmur com tricoma indistinto ou pouco desenvolvido, indicando que existe uma certa dificuldade para diferenciar os tricobótrios de outros pelos eretos presentes no fêmur. A espécie estudada por Schuh (1975), foi *Paraxenetus guttulatus* Uhler, 1887.

Na década de 1980, foram descritos os gêneros *Amapamiris* Carvalho, 1980, *Nuevoleonia* Schaffner & Carvalho, 1985, *Allommatela* Carvalho & Ferreira,

1986, *Roppisca* Carvalho, 1988, *Sinopia* Carvalho, 1988 e *Herdonoides* Carvalho, 1989.

Schwartz (1987) elaborou uma revisão das tribos de Mirinae, propondo o posicionamento do gênero *Acegima* na tribo Ceratocapsini, salientando que o único caráter que poderia relacionar *Acegima* com os Mirinae eram os parempódios apicalmente divergentes, mas as características da vésica indicavam o posicionamento do gênero em Ceratocapsini.

Schwartz (1987) apresentou como sinapomorfias para o grupo Hyalopeplini + Resthenini + Herdoniini + Mirini, as genitálias dos machos com ducto seminal espessado e as vezes em forma de ampulheta e o gonoporo secundário com a margem da abertura ampla e distintamente espiralada.

Schwartz (1987), reconheceu Herdoniini pelas seguintes sinapomorfias: (1) porção gular da cabeça fortemente prolongada; (2) olhos formando o contorno lateral da cabeça; (3) superfície dorsal “shagreen”, lisa; (4) sistema eferente da glândula do metepisterno algumas vezes estreito com pequeno mas saliente disco ostiolar; (5) vésica da genitália do macho fortemente esclerotizada, com modificações variadas na porção distal (usualmente recurvada). Neste mesmo estudo, Schwartz (1987) propôs que a estrutura da cabeça de Herdoniini apresenta três tipos básicos, cada qual característica de um grupo genérico (*Xenetus*, *Mexicomiris* e *Paraxenetus*).

Henry & Froeshner (1988) elaboraram um catálogo para os gêneros e espécies de Heteroptera das áreas continentais dos USA e Canadá, incluindo espécies e gêneros de Herdoniini da América do Norte, com atualização do mesmo por Henry & Froeshner (1992).

Na década de 1990, Carvalho (1993) propôs *Sinopella* como novo nome para *Sinopia* (preocupado por *Sinopia* Sakakibara, 1977, Auchenorrhyncha: Cercopidae); Carvalho & Costa (1994) descreveram o gênero *Campinisca*; Kerzhner & Schuh (1995) propuseram *Cearamiris* como novo nome para *Cearana* (preocupado por *Cearana* Jordan & Brauner, 1908, Pisces).

Schuh (1995) elaborou um catálogo para as espécies e gêneros mundiais de Miridae, incluindo trinta e oito gêneros em Herdoniini.

3. MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi baseado no exame de espécimes adultos pertencentes aos gêneros de Herdoniini propostos nos catálogos de Carvalho (1959), Henry & Froeschner (1988, 1992) e Schuh (1995). Os exemplares foram obtidos por empréstimos das seguintes instituições: Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (MNRJ); Museu Regional de Entomologia da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil (UFV); National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA (NMNH).

Foram examinadas as seguintes espécies: *Adxenetus falloui* (Poppius, 1921), *Adxenetus matogrossensis* Carvalho, 1988, *Adxenetus minensis* Carvalho & Ferreira, 1973, *Adxenetus petiolatus* (Stal, 1860), *Allommatela rugosa* Carvalho & Ferreira, 1986, *Allommatisca squamosa* Carvalho & Ferreira, 1973, *Allommatus albosignatus* Reuter, 1907, *Allommatus brasiliensis* (Carvalho, 1953), *Allommatus foedus* (Distant, 1893), *Allommatus guaranianus* Carvalho & Ferreira, 1973, *Allommatus minor* Poppius, 1921, *Allommatus paraguayensis* (Carvalho & Hussey, 1954), *Allommatus saltensis* Carvalho & Carpintero, 1986, *Allommatus sulinus* Carvalho & Ferreira, 1973, *Allommatus triangulifer* Poppius, 1921, *Allommatus tupianus* Carvalho & Ferreira, 1973, *Amapamiris mirmecoides* Carvalho, 1980, *Barberrella formicoides* Poppius, 1914, *Barberrella humeralis* (Poppius, 1921),

Campinisca goiana Carvalho & Costa, 1994, *Camponotidea fieberi* Reuter, 1879, *Camponotidea saundersi* (Puton, 1874), *Cearamiris nordestinus* (Carvalho & Ferreira, 1973), *Closterocoris amoenus* (Provancher, 1887), *Cyphopelta modesta* Van Duzee, 1910, *Darcela inflata* (Uhler, 1894), *Darcela downesi* Knight, 1927, *Dacerla mediospinosa* Signoret, 1881, *Haarupia bahiana* Carvalho & Ferreira, 1973, *Haarupia distincta* Carvalho & Ferreira, 1973, *Haarupia minuscula* Carvalho & Ferreira, 1973, *Haarupia pallida* Poppius, 1921, *Haarupia spinosa* Poppius, 1921, *Haarupia vitiscutellata* Carvalho, 1975, *Herdonisca catamarcus* (Carvalho, 1988), *Herdonisca peruviana* Carvalho & Ferreira, 1973, *Herdonius armatus* Stal, 1860, *Herdonius guaranianus* Carvalho & Ferreira, 1973, *Herdonius microspinosus* Carvalho & Ferreira, 1973, *Herdonius vittatus* Carvalho & Ferreira, 1973, *Lepidoxenetus amyoti* (Stal, 1860), *Lepidoxenetus nigroscutellatus* Carvalho, 1988, *Lepidoxenetus unicolor* Poppius, 1921, *Mexicomiris myrmecoides* Carvalho & Schaffner, 1973, *Mexicomiris puelbensis* Carvalho & Schaffner, 1975, *Mexicomiris querciola* Carvalho & Schaffner, 1975, *Mexicomiris rubidus* Carvalho & Schaffner, 1973, *Mexicomiris texanus* Carvalho, 1986, *Myrmecomiris clistogaster* Maldonado, 1976, *Myrmecozelotes lynchii* Berg, 1883, *Nuevoleonia minuscula* Schaffner & Carvalho, 1985, *Paradacerla azteca* Carvalho & Usinger, 1957, *Paradacerla downesi* (Knight, 1927), *Paradacerla formicina* (Parshley, 1921), *Paradacerla hirusta* Kelton & Knight, 1959, *Paraxenetus albonotatus* Carvalho, 1988, *Paraxenetus alvarengai* Carvalho & Ferreira, 1973, *Paraxenetus annulicornis* Reuter, 1907, *Paraxenetus aspersus* Carvalho & Ferreira, 1973, *Paraxenetus bahianus* Carvalho & Ferreira, 1973, *Paraxenetus bracteatus* (Distant, 1883), *Paraxenetus brasiliensis* Carvalho & Ferreira, 1973, *Paraxenetus cuiabanus* Carvalho & Ferreira, 1973, *Paraxenetus guttulatus* (Uhler, 1887), *Paraxenetus minusculus* Carvalho & Ferreira, 1973, *Paraxenetus paranaensis* Carvalho & Ferreira, 1973, *Paraxenetus pirapora* Carvalho & Wallerstein, 1978, *Paraxenetus seabrai* Carvalho & Ferreira, 1973, *Proxenetes serranus* Carvalho & Ferreira, 1973, *Roppisca diamantina* Carvalho, 1988, *Sphinctothorax leucophaeus* (Germar, 1837), *Totolapanus pseudoxenetoides* Carvalho & Schaffner, 1975, *Xenetomorpha carpenteri* Poppius, 1912, *Xenetopsis peruana* Poppius, 1921, *Xenetes brunneus* Poppius, 1921, *Xenetes chryselectrus* Distant 1883, *Xenetes falloui* Poppius, 1921,

Xenetus lanuginosus Distant, 1883, *Zacynthus costaricensis* Carvalho & Ferreira, 1973, *Zacynthus curvicornis* (Distant, 1883), *Zacynthus staphyliniformis* (Distant, 1883), *Zelotocoris pallidus* Poppius, 1921, *Zelotocoris vicosensis* Carvalho & Ferreira, 1981, *Zosippus gibbus* Distant, 1893 e *Zosippus inhoneustus* Distant, 1883.

Os gêneros *Formicomiris*, *Herdonoides* e *Veramiris* foram analisados através de descrições em bibliografia. O gênero *Guarania*, por se conhecer apenas espécimes fêmeas, não foi considerado neste estudo. *Heidemanniella* Poppius, 1914 foi considerado como Phylinae em função do estudo de Schwartz (1987). O gênero *Sulcatylus* não foi considerado neste estudo pela indisponibilidade de exemplares para estudo e por sua distribuição Afrotropical.

Um estereomicroscópio Leica MZ8 com luz de halogênio Leica GLS 100 foi utilizado para exame dos caracteres morfológicos externos. As genitálias dos machos foram examinadas nos exemplares onde estavam fixadas em bálsamo e comparadas com as ilustrações apresentadas na bibliografia. Nas espécies que não apresentavam genitálias em bálsamo foram utilizadas ilustrações e descrições contidas em trabalhos publicados. As mensurações comparativas foram realizadas com a utilização de uma ocular micrométrica Wild Heerbrugg 10x/21.

Os caracteres de morfologia externa foram relacionados em uma matriz juntamente com os caracteres das genitálias dos machos. Esta matriz foi a base de informações para a elaboração da hipótese cladística proposta.

A análise cladística dos gêneros de Herdoniini americanos foi realizada com o emprego conjunto dos programas PAUP – Phylogenetic Analysis Using Parsimony v. 3.1.1 (Swofford, 1993) e MacClade v. 3.07 (Maddison & Maddison, 1992) para microcomputador Apple Macintosh.

A polaridade dos caracteres foi estabelecida utilizando o método de comparação com o grupo externo (Watrous & Wheeler, 1981; Maddison et al., 1984; Nixon & Carpenter, 1993; Swofford et al., 1996).

A hipótese apresentada por Schwartz (1987) para o relacionamento filogenético entre as tribos de Mirinae (Figura 1A) foi considerada para a escolha do grupo externo que constituiu de espécies de Mirini – MIR (*Taedia semiola* Stal, 1960; *Phytocoris effictus* Stal, 1860; *Tropidosteptes hirsutus* Distant, 1884), Resthenini – REST (*Prepops tupianus* Carvalho & Fontes, 1970), Stenodemini –

STEN (*Collaria oleosa* Distant, 1883; *Trigonotylus dohertyi* Distant, 1883) e Deraeocorinae – DERAE (*Diplosona brasiliانا* Carvalho & Costa, 1990).

A maioria dos caracteres incluídos no estudo tiveram codificação binária (0,1), sendo o estado plesiomórfico codificado como zero (0), mas incluíram também caracteres em multiestado (quadro 1 e 2). Os caracteres foram otimizados utilizando comando de transformação acelerada (ACCTRAN) e considerados não ordenados.

A análise computacional incluiu uma pesquisa heurística utilizando os comandos “branch swapping” e “tree bisection–reconnection (TBR)” (Swofford, 1993, Swofford et al., 1996). A opção “tree bisection–reconnection (TBR)” produz uma pesquisa na qual uma árvore é bissecionada ao longo de uma ramificação, produzindo duas sub árvores disjuntas com todos os possíveis pares de bissecção e reconecção avaliados (Swofford, 1993).

O cladograma e caracteres foram analisados através de 3 atributos principais: (1) comprimento – que é o número de passos (mudanças nos estados de caráter) necessários para agrupar os dados na árvore; (2) índice de consistência (ci) – que é a relação do número mínimo de passos de um caráter (ou todos os caracteres) para o número real de passos na árvore; (3) índice de retenção (ri) – que é uma medida de sinapomorfia (Schuh & Stys, 1991).

A distribuição dos gêneros de Herdoniini foi considerada em conjunto com os resultados da análise filogenética como principio auxiliar (Wiley, 1981), com posterior proposição de hipóteses biogeográficas para a explicação da distribuição dos gêneros americanos a partir do cladograma de taxon–área derivado da análise cladística.

As hipóteses baseadas em vicariância geotectônica e na formação de uma “Laguna Amazônica” durante o Plio–Pleistoceno (Marroig & Cerqueira, 1997) foram consideradas neste estudo. A partir destes modelos, foram propostas hipóteses para a explicação dos principais eventos biogeográficos relacionados com a evolução dos gêneros de Herdoniini no continente americano.

A diagnose e a distribuição dos gêneros foi apresentada na ordem de disposição segundo o cladograma obtido da análise cladística (Figura 6A). As sinonímias referentes a cada gênero diagnosticado foi dispensada pois são

apresentadas no recente catálogo de Schuh (1995). Em Material examinado, a letra "M" significa macho e "F" fêmea.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Análise cladística dos gêneros de herdoniini

A pesquisa heurística “branch swapping (TBR)” resultou em 2417759 rearranjos com a retenção de 100 árvores de comprimento (L) = 113, índice de consistência (CI) = 0,363 e índice de retenção (RI) = 0,740.

Cladogramas de consenso estrito (L = 181, CI = 0,227 e RI = 0,495) e de consenso de maioria (L = 123, CI = 0,333 e RI = 0,704) relativos a estas 100 árvores são apresentadas nas Figuras 2A e 3A.

Após repesar os caracteres destas 100 árvores com o índice de consistência rescalonado, a pesquisa heurística “branch swapping (TBR)” resultou em quatro cladogramas que, enraizados com o grupo externo, apresentaram comprimento (L) = 37124, CI = 0,596 e RI = 0,829 (Figura 4A).

O cladograma 1 da figura 4A, por apresentar melhor resolução dentre as demais topologias, foi escolhido para explicação do monofiletismo e do relacionamento entre os gêneros americanos de Herdoniini.

Três hipóteses são apresentadas para a definição do monofiletismo dos gêneros americanos de Herdoniini (Figura 5A).

A hipótese H1 suporta o monofiletismo de todos os gêneros do grupo interno em função dos caracteres 26:1 (hemiélitros com pruinose) e 32:1 (abdome constricto na base). Entretanto o caráter 26 reverte nos taxons *Closterocoris* e *Amapamiris*, e o caráter 32, que é uma expressão do habito mirmecomórfico, reverte em *Closterocoris* e *Cyphopelta*. Assim, esta primeira hipótese foi rejeitada.

A hipótese H2 suporta o monofiletismo do grupo interno, excluindo o gênero *Allommatela*, em função do caráter 14:1 (ausência de calos no pronoto). Segundo Schuh & Slater (1995), os calos estão aparentemente desenvolvidos em alguns Saldidae e Miridae, formando estruturas cônicas que são a expressão da inserção dos músculos das pernas anteriores. Entretanto, esta estrutura nunca foi acessada nos sistemas de classificação de Miridae. Kullenberg (1947b) discutiu as implicações filológicas das estruturas morfológicas utilizadas para estabelecer relacionamento filogenético em Miridae, afirmando que as estruturas que apresentam alta plasticidade, uma vez sendo influenciadas por mutações, não são critérios confiáveis sob os quais podem ser estabelecidos relacionamentos filogenéticos. As estruturas que são relativamente resistentes as mudanças adaptacionais são, para Kullenberg (1947b), consideradas de maior valor. É provável que os calos respondam rapidamente a mutações sem perda de sua função, dada sua grande variação entre os gêneros de Mirinae, como pode ser evidenciado em Carvalho (1955). Assim, esta hipótese também foi rejeitada.

A terceira hipótese (H3) suporta o monofiletismo de 18 gêneros americanos de Herdoniini em função do caráter 36:1,2 (aedeagus com processo expandido do endossoma aproximadamente reto ou alargado e recurvado). Os demais gêneros estudados não apresentam esta expansão do endossoma e, por isso, este caráter defini o monofiletismo dos gêneros de Herdoniini americanos. Os gêneros americanos de Herdoniini, suportados pelo caráter sinapomórfico 36 em seus estados derivados, são os seguintes: *Adxenetus*, *Roppisca*, *Zosippus*, *Allommatisca*, *Herdonisca*, *Myrmecozelotes*, *Herdonius*, *Herdonoides*, *Dacerla*, *Paradacerla*, *Totolapanus*, *Allommatus*, *Haarupia*, *Myrmecomiris*, *Veramiris*, *Barberrella*, *Xenetus* e *Zelotocoris* (Figura 5A). O gênero *Campinisca* Carvalho & Costa, 1994, por não apresentar caracteres que a diferencia do gênero *Roppisca*,

foi considerado sinônimo júnior de *Roppisca*, constituindo *Roppisca goiana* (Carvalho & Costa, 1994) uma nova combinação.

A tribo Herdoniini, em seu componente americano, pode ser diagnosticada pelo caráter sinapomórfico aedeagus com processo expandido do endossoma aproximadamente reto ou alargado e recurvado (36:1,2). Em adição a este caráter, a diagnose da tribo Herdoniini pode incluir os caracteres simplesiomórficos 3:1 (fronte sem estrias), 10:0 (gula sem carena), 13:1 (superfície dorsal do pronoto sem pontuações), 14:1 (calos ausentes), 20:0 (peritrema ostiolar desenvolvido), 21:1 (parempódios carnosos), 22:0 (primeiro segmento do metatarso mais longo que o segundo), 26:1 (hemiélitros com pruinose), 32:1 (abdome constricto na base), 33:0 (pigóforo sem um espinho distinto no lado direito), 34:1 (abertura do gonoporo secundário em forma de anel espiralado), 35:1 (aedeagus sem suporte do falosoma), 37:1 (lobo sensitivo do parâmero esquerdo reduzido) e 38:1 (parâmero direito desenvolvido e não falciforme) (Figura 5A).

A figura 6A apresenta o cladograma para a explicação dos relacionamentos genéricos de Herdoniini americanos e a transformação dos estados de caráter entre os gêneros. O quadro 3 apresenta os valores relacionados ao comprimento (L), índice de consistência (CI), índice de homoplasia (HI), índice de retenção (RI) e índice de consistência rescalonado (RC) para cada caráter utilizado na análise cladística.

Os maiores índices de consistência foram obtidos em caracteres da cabeça de Herdoniini. A maioria dos caracteres que apresentaram elevados índices de homoplasia são caracteres que refletem a expressão do hábito mirmecomórfico nos gêneros estudados.

Os caracteres 38:1 (parâmero direito desenvolvido e não falciforme) e 36:1 (aedeagus com processo expandido do endossoma com ápice aproximadamente reto) são apomorfias para os gêneros de Herdoniini americanos, sendo o caráter 38:1 uma reverção para o estado apomórfico. O caráter 36:1 deriva para seu estado apomórfico 36:2 (aedeagus com processo expandido do endossoma alargado e recurvado) nos gêneros *Xenetus*, *Zosippus*, *Totolapanus* e suporta o monofiletismo de *Herdonoides* + *Herdonius* + *Myrmecozelotes* + *Herdonisca*.

O caráter 8 é apomórfico para *Zeletocoris* (8:1 região gular maior ou igual ao comprimento da búcula), mas deve ser considerado uma simplesiomorfia compartilhada com taxons que não pertencem a Herdoniini (Figura 5A). Este caráter reverte em *Xenetus* (8:0 região gular menor que o comprimento da búcula) e suporta o monofiletismo dos grupos *Zosippus* + *Roppisca* (= *Campinisca*) + *Adxenetus* e de *Barberiella* + *Veramiris* + *Myrmecomiris*. Seu estado derivado é compartilhado por *Haarupia*, *Allommmatus*, *Totolapanus*, *Paradacerla*, *Dacerla*, *Herdonoides*, *Herdonius*, *Myrmecozelotes*, *Herdonisca* e *Allommatisca*, suportando o monofiletismo destes gêneros.

O caráter 7 reverte em *Barberiella*, *Veramiris*, *Myrmecomiris*, *Haarupia*, *Allommmatus*, *Totolapanus*, *Paradacerla*, *Dacerla*, *Herdonisca*, *Herdonius*, *Myrmecozelotes*, *Herdonisca*, *Allommatisca*, *Zosippus* e *Adxenetus* (7:0 rostro I menor ou igual a 1,5 vezes o comprimento da búcula), deriva no gênero *Roppisca* (= *Campinisca*) (7:1 rostro I maior que 1,5 vezes o comprimento da búcula) e é simplesiomórfico para os taxons basais *Zeletocoris* e *Xenetus*.

O caráter 15:0 (pronoto em lobo único) é simplesiomórfico para os gêneros *Zeletocoris*, *Xenetus*, *Zosippus*, *Roppisca* e *Adxenetus*. Seu estado derivado é compartilhado por *Barberiella*, *Veramiris*, *Myrmecomiris* e *Totolapanus* (15:1 pronoto formando dois lobos) e reverte nos taxons *Haarupia*, *Allommmatus*, *Paradacerla*, *Dacerla*, *Herdonoides*, *Herdonius*, *Myrmecozelotes* e *Herdonisca*.

O dimorfismo de asas (28:1) é compartilhado pelos taxons *Barberiella*, *Haarupia*, *Allommmatus* e *Herdonius*. Como não são conhecidas fêmeas dos gêneros *Veramiris*, *Myrmecomiris*, *Totolapanus*, *Herdonoides* e *Allommatisca*, este caráter não pode, a princípio, suportar o monofiletismo destes gêneros de Herdoniini.

O caráter 2:1 (vértice sem sulco longitudinal) suporta o monofiletismo dos gêneros *Veramiris*, *Myrmecomiris*, *Haarupia*, *Allommmatus*, *Totolapanus*, *Paradacerla*, *Dacerla*, *Herdonoides*, *Herdonius*, *Myrmecozelotes*, *Herdonisca* e *Allommatisca*. Os gêneros basais *Zeletocoris*, *Xenetus*, *Barberiella*, *Zosippus*, *Roppisca* e *Herdonisca* apresentam o sulco longitudinal.

O caráter 1:1 (cabeça em forma alongada) suporta o monofiletismo de *Myrmecomiris*, *Haarupia*, *Allommatus*, *Totolapanus*, *Paradacerla*, *Dacerla*, *Herdonoides*, *Herdonius*, *Myrmecozelotes*, *Herdonisca* e *Allommatisca*.

O colar do pronoto definido (16:0) ou indefinido (16:1) suporta grupos simplesiomórficos e apomórficos, sendo que o estado apomórfico corrobora o monofiletismo de *Totolapanus* + *Paradacerla* + *Dacerla* e *Herdonius* + *Myrmecozelotes* + *Herdonisca*.

O caráter 18:1 (escutelo com projeção espiniforme) é simplesiomórfico para os gêneros *Zeletocoris*, *Xenetus*, *Barberiella*, *Veramiris*, *Myrmecomiris* e *Haarupia*, revertendo em *Allommatus*, *Totolapanus*, *Paradacerla*, *Dacerla*, *Herdonoides* e *Allommatisca* (18:0 escutelo sem projeção espiniforme). Seu estado apomórfico suporta o monofiletismo de *Herdonius* + *Myrmecozelotes* + *Herdonisca* e o estado plesiomórfico suporta o monofiletismo de *Zosippus* + *Roppisca* + *Adxenetus*.

Os olhos distanciados da margem do pronoto (4:1) suporta o monofiletismo de *Allommatus*, *Totolapanus*, *Paradacerla*, *Dacerla*, *Herdonoides*, *Herdonius*, *Myrmecozelotes*, *Herdonisca* e *Allommatisca*.

O caráter 12:1 (cabeça formando pescoço) suporta o monofiletismo dos gêneros *Herdonoides*, *Herdonius*, *Myrmecozelotes*, *Herdonisca* e *Allommatisca*. Juntamente com os caracteres 1:1, 2:1 e 4:1, esta conformação de caracteres representa a condição derivada da forma da cabeça de Herdoniini relacionada com a expressão mirmecomórfica da tribo e estão em conformidade com os resultados encontrados por Schuh (1974) em Orthotylinae e Phylinae.

Os gêneros *Totolapanus*, *Paradacerla* e *Dacerla* são suportados pelo caráter 5:0 (fossa da antena situada anteriormente ao olho).

A braquipecteria pode ser evidenciada em ambos os sexos de *Paradacerla* e *Dacerla* (27:2) que também compartilham a ausência de cúneo e membrana no hemiélitro (29:1) como resultado da redução do hemiélitro. Conseqüentemente, estes gêneros também apresentam o abdome com o conexivo aparente (31:1).

Os caracteres autapomórficos são 9:1 (clípeo com duas depressões) em *Herdonisca*; 11:1 (margem anterior da búcula côncava) em *Herdonius*; 19:1 (pronoto com projeção espiniforme posterior) em *Dacerla*; 30:1 (hemiélitros com pelos escamiformes) em *Allommatisca*.

4.2. Diagnose da tribo e dos gêneros que ocorrem nas Américas

Herdoniini Distant, 1904

No presente estudo, a tribo Herdoniini é diagnosticada pelo caráter sinapomórfico: aedeagus com processo expandido do endossoma aproximadamente reto ou alargado e recurvado. Em adição a este caráter, a diagnose da tribo pode incluir os seguintes caracteres: fronte sem estrias, gula sem carena, superfície dorsal do pronoto sem pontuações, calos ausentes, peritrema ostiolar desenvolvido, parempódios carnosos, primeiro segmento do metatarso mais longo que o segundo, hemiélitros com pruiniosidade, abdome constricto na base, pigóforo sem um espinho distinto no lado direito, abertura do gonoporo secundário em forma de anel espiralado, aedeagus sem suporte do falosoma, lobo sensitivo do parâmero esquerdo reduzido e parâmero direito desenvolvido e não falciforme.

Zelotocoris Poppius, 1921

(Figura 12A)

Espécie tipo: *Zelotocoris pallidus* Poppius, 1921 (desig. orig.).

CABEÇA: cabeça em forma transversa; vértice com sulco longitudinal; olhos contíguos a margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II entumescida no ápice; rostro I maior que 1.5 vezes o comprimento da búcula; região gular maior ou igual ao comprimento da búcula; cípeo sem depressões; margem anterior da búcula sem concavidade; cabeça sem pescoço; **TÓRAX:** pronoto em lobo único; colar do pronoto indefinido; escutelo não entumescido; escutelo com projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; **PERNAS:** tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; **HEMIÉLITROS:** hemiélitros sem máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; dimorfismo de asas ausente;

hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Zelotocoris pallidus*: 1M, 2F, Peru: Tingo Maria, X/1965, JCMC col., (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 7A): América do Sul: Peru e Brasil.

Xenetus Distant, 1883

(Figura 12A)

Espécie tipo: *Xenetus lanuginosus* Distant, 1883 (design. subseq.)

CABEÇA: cabeça em forma transversa; vértice com sulco longitudinal; olhos contíguos a margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II cilíndrica; rostro I maior que 1.5 vezes o comprimento da búcula; região gular menor que o comprimento da búcula; clipeo sem depressões; margem anterior da búcula sem concavidade; cabeça sem pescoço; TÓRAX: pronoto em lobo único; colar do pronoto indefinido; escutelo não entumecido; escutelo com projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; dimorfismo de asas ausente; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Xenetus lanuginosus*: 1M (parátipo), México: Coatepeque, 1300 ft Champion, (MNRJ); 1F (parátipo), México: Bugaba, 800–1500 ft Champion, (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 7A): América do Norte: México; América Central: Guatemala e Panamá.

Zosippus Distant, 1883

Espécie tipo: *Zosippus inhoneustus* Distant, 1883 (monotípico).

CABEÇA: cabeça em forma transversa; vértice com sulco longitudinal; olhos contíguos a margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II entumescida no ápice; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcua; região gular menor que o comprimento da búcua; clipeo sem depressões; margem anterior da búcua sem concavidade; cabeça sem pescoço; **TÓRAX:** pronoto em lobo único; colar do pronoto indefinido; escutelo entumescido; escutelo sem projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; **PERNAS:** tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; **HEMIÉLITROS:** hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; dimorfismo de asas ausente; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; **ABDOME:** macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Zosippus gibbus*: 1M, Panamá: Coco Solo Hosp. C. Z., light trap, 02/I/73, D. Englemas col., (MNRJ). *Zosippus inhonestus*: 2F, 1 exemplar sem abdome, Panamá: Chiriqui: Hartmann's Finca, St. Clara, 15–18/VI/85, Riley & Rider col., (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 7A): América Central: Panamá.

Roppisca Carvalho, 1988

(Figura 12A)

Espécie tipo: *Roppisca diamantina* Carvalho, 1988 (desig. orig.).

CABEÇA: cabeça em forma transversa; vértice com sulco longitudinal; olhos contíguos a margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II cilíndrica; rostro I maior que 1.5 vezes o comprimento da búcua; região gular menor que o comprimento da búcua; clipeo sem depressões; margem anterior da búcua sem concavidade; cabeça sem pescoço; **TÓRAX:** pronoto em lobo único; colar do pronoto indefinido; escutelo entumescido; escutelo sem projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; **PERNAS:** tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; **HEMIÉLITROS:** hemiélitros sem máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; dimorfismo de asas ausente; hemiélitros do macho com

cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Roppisca diamantina*: 1F (parátipo), Brasil: Mato Grosso: Diamantino: Faz S. João, Km 20 BR163, Roppa col., (MNRJ). *Campinisca goiana*: 1F (parátipo), Brasil: Goiás: Campinaçu, X/1992, Roppa col., (MNRJ); 2M, Brasil: Goiás: Campinaçu, X/1992, Roppa col., (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 7A): América do Sul: Brasil.

Adxenetus Carvalho & Ferreira, 1973

(Figura 12A)

Espécie tipo: *Cyllecoris petiolatus* Stal, 1860 (orig. desig.).

CABEÇA: cabeça em forma transversa; vértice com sulco longitudinal; olhos contíguos a margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II cilíndrica; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcula; região gular menor que o comprimento da búcula; clipeo sem depressões; margem anterior da búcula sem concavidade; cabeça sem pescoço; TÓRAX: pronoto em lobo único; colar do pronoto indefinido; escutelo entumescido; escutelo sem projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores com sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros sem máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; dimorfismo de asas ausente; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Adxenetus falloui*: 2M (comparado com o tipo por Carvalho), Argentina: Misiones: Dept Concep. Sta. Maria, M.J. Viana col., (MNRJ). *Adxenetus matogrossensis* Carvalho, 1988: 1F (parátipo), Brasil: Amazonas: Estirão do Equador, X/79, Alvarenga col., (MNRJ); 1M (parátipo), 1F (parátipo), Brasil: Mato Grosso: Diamantino, (MNRJ); 2M, Brasil: Mato Grosso: Diamantino, Faz S. João, MT, Km 20 BR163, Roppa col., (MNRJ); 4M (parátipo), 2F (parátipo), Brasil: Mato Grosso: Sinop, Rio Teles Pires, MG, IX/74, Alvarenga & Roppa col., (MNRJ); 6M (parátipo), Brasil: Mato Grosso: Vera, Alvarenga & Roppa col.,

(MNRJ). *Adxenetus minensis*: 1F, Brasil: Minas Gerais: Cambuquira, II/41, Lopes & Gomes col., (MNRJ); 1M (parátipo), Brasil: Minas Gerais: Varginha, 1960, M. Alvarenga col., (MNRJ); 1F (parátipo), Brasil: Mato Grosso: Chapada dos Guimarães, XI/63, Alvarenga col., 1M (parátipo), (MNRJ). *Adxenetus petiolatus*: Brasil: 1M (comparado com o tipo por Carvalho), Rio de Janeiro: Angra: Jussara, X/34, L. Trav. et Lopes col., (MNRJ); 1F, Brasil: São Paulo: Batatais, XII/43, Pe Pereira col., (MNRJ); 1M, Brasil: São Paulo: S. J. Barreiros, Bocaina, 1600 m, XI/67, Alvarenga & Seabra col., (MNRJ); 8M, 1F, Brasil: Bahia: Encruzilhada, 960m, XI/72, Seabra & Roppa col., (MNRJ); 1M, Brasil: Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Alto da Boa Vista, 16/II/58, Becker col., (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 7A) América do Sul: Peru, Brasil e Argentina.

Barberrella Poppius, 1914

(Figura 13A)

Espécie tipo: *Barberrella formicoides* Poppius, 1914 (monotípico).

CABEÇA: cabeça em forma transversa; vértice com sulco longitudinal; olhos contíguos a margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II entumescida no ápice; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcua; região gular menor que o comprimento da búcua; clipeo sem depressões; margem anterior da búcua sem concavidade; cabeça sem pescoço; TÓRAX: pronoto formando dois lobos; colar do pronoto indefinido; escutelo não entumescido; escutelo com projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; dimorfismo de asas presente; hemiélitros do macho com cuneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Barberrella formicoides*: 1F, USA: Texas: Frio Co, 2 miles north Pearsall, 08/v/1976, Schaffer col., (MNRJ); 1M, USA: Dauphin Co. Pa Harrisburg linglestown, 08/VII/1973, taken on *Quercus salustris*, T. Henry & A. Wheeler col., (MNRJ); 1F, 1 exemplar sem abdome, USA: Rolling Fork, Miss,

23/VII/1929, H.G. Johnston col., (MNRJ); 1M (comparado com o tipo por Carvalho em 1972), USA: College Sta., Tex, 04/VII/1934, H.G. Johnston col., (MNRJ); 1M (comparado com o tipo por Carvalho em 1972), USA: Mathis, Tex, 04/VI/1964, H.R. Bruke col., (MNRJ); 1 exemplar sem abdome, USA: 2 mi w. Iredell, Bosque Co Texas, 29/V/1969, J.C. Schaffer col., (MNRJ); 1M, México: Oaxaca, 11.6 miles west of Jalasa del Marques, 12/VII/1971, taken at light, Clark, Murray, Hart & Schaffner col., (MNRJ). *Barberiella humeralis* Poppius, 1921: 4M, Brasil: Minas Gerais: Pirapora, XI/1976, Seabra, Roppa & Monné col., (MNRJ); 1F (comparado com o tipo por Carvalho), Brasil: Mato Grosso: Bodoquera, XI/1941, com I.O.C., (MNRJ); 1F (comparado com o tipo por Carvalho), Argentina: Tucuman Lacraica St Tofi, 28/XI/1951, (MNRJ); 1M (alótipo), Paraguai: Fiebrig, S. Bernardino, (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 8A): América do Norte: USA e México; América do Sul: Brasil e Paraguai.

Veramiris Carvalho, 1974

(Figura 13A)

Espécie tipo: *Veramiris minutus* Carvalho, 1974 (desig. orig.).

CABEÇA: cabeça em forma transversa; vértice sem sulco longitudinal; olhos contíguos a margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II entumescida no ápice; cípeo sem depressões; margem anterior da búcua sem concavidade; cabeça sem pescoço; TÓRAX: pronoto formando dois lobos; colar do pronoto indefinido; escutelo não entumescido; escutelo com projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Distribuição geográfica (Figura 8A): América do Sul: Brasil.

Myrmecomiris Maldonado, 1976

(Figura 18A)

Espécie tipo: *Myrmecomiris clistogaster* Maldonado, 1976 (desig. orig.).

CABEÇA: cabeça em forma transversa; vértice sem sulco longitudinal; olhos contíguos a margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II cilíndrica; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcula; região gular menor que o comprimento da búcula; clipeo sem depressões; margem anterior da búcula sem concavidade; cabeça sem pescoço; TÓRAX: pronoto formando dois lobos; colar do pronoto indefinido; escutelo não entumecido; escutelo com projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores com sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Myrmecomiris clistogaster*. 1M, Panamá: Coco Solo Hosp. C. Z., 22/V/75, light trap, D. Engleman col., (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 8A): América Central: Panamá.

Haarupia Poppius, 1921

(Figura 13A)

Espécie tipo: *Haarupia spinosa* Poppius, 1921 (desig. orig.)

CABEÇA: cabeça em forma alongada; vértice sem sulco longitudinal; olhos contíguos a margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II entumecida no ápice; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcula; região gular maior ou igual ao comprimento da búcula; clipeo sem depressões; margem anterior da búcula sem concavidade; cabeça sem pescoço; TÓRAX: pronoto em lobo único; colar do pronoto definido; escutelo não entumecido; escutelo com projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores com sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; dimorfismo de asas presente;

hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Haarupia bahiana* Carvalho & Ferreira, 1973: 4M (parátipo), Brasil: Bahia: Encruzilhada, XI/72, Seabra & Roppa col., (MNRJ). *Haarupia minuscula* Carvalho & Ferreira, 1973: 2M, Brasil: Minas Gerais: Pirapora, XI/1976, Seabra, Roppa & Monné col., (MNRJ); 1M (parátipo), Brasil: São Paulo: Sertãozinho E. de São Paulo, III/934, Montera col., (MNRJ); 1M, Brasil: Rio de Janeiro: Guapimirim, XI/87, R.P. Magno col., (MNRJ); 1M (parátipo), Brasil: Minas Gerais: Santa Vitoria, II/1970, F.M. Oliveira col., (MNRJ). *Haarupia pallida* Poppius, 1921: Argentina: Salta, 01/IV/1951, Wygodz. col., 1F (MNRJ); 2M (etiqueta 04 e 709), Argentina: Los Tigres S. D. Estero, I/70, Colbach col., (MNRJ); 1F, Argentina: La Merced. Salta, 17/II/51, Wygodz. col., (MNRJ). *Haarupia spinosa* Poppius, 1921: 1M (comparado com o tipo por Carvalho em 1972), Argentina, (MNRJ); 1M, Argentina: 10 mi N de Trancas Tucuman, R.A., 13/II/51, Ross & Michelbacher col., (MNRJ); 1F, Argentina: Villa Guilhermina, II/46, (MNRJ). *Haarupia vitiscutellata* Carvalho, 1975: 3M (parátipo), 1F (alótipo), 1 exemplar sem abdome, Brasil: Bahia: Joacema: Senhor do Bonfim, Caatinga, V/74, (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 8A): América do Sul: Brasil e Argentina.

Allommatus Reuter, 1907

(Figura 14A)

Espécie tipo: *Allommatus albosignatus* Reuter, 1907 (monotípico).

CABEÇA: cabeça em forma alongada; vértice sem sulco longitudinal; olhos distanciados da margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II entumescida no ápice; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcua; região gular maior ou igual ao comprimento da búcua; clipeo sem depressões; margem anterior da búcua sem concavidade; cabeça sem pescoço; TÓRAX: pronoto em lobo único; colar do pronoto definido; escutelo entumescido; escutelo sem projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores com sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros com máculas claras; margem

lateral dos hemiélitros com constrição mediana; dimorfismo de asas presente; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Allommatus albosignatus*: 3M, 1 exemplar sem abdome (comparados com o tipo por Carvalho), Brasil: Paraíba: Juazeirinho, Soledade, 23/III/56, A.G.A. Silva col., (MNRJ); 1 cótipo sem abdome, Brasil: exped. Penther 03, 17/3, (MNRJ). *Allommatus brasilianus*: 1M, Brasil: São Paulo: Campos do Jordão, Est. São Paulo, 1600 m, III/54, Wygodzinsky col., (MNRJ). *Allommatus guaranianus*: 2M (parátipo), 1 exemplar sem abdome, Brasil: Minas Gerais: Carmo do Rio Claro, I/1945, Carvalho col., (MNRJ); 1F, 1 exemplar sem abdome, Brasil: Minas Gerais: Carmo do Rio Claro, I/1978, Carvalho & Schaffner col., (MNRJ); 1M, 1F, Brasil: Goiás: Caldas Novas, II/1981, Carvalho col., (MNRJ). *Allommatus minor*: 1M (cótipo), Peru: Marcapata, (MNRJ). *Allommatus paraguayensis*: 1F (parátipo sem abdome mas com rótulo de fêmea), Paraguai: Caa Guagú District Estancia Primera, 04/XII/1931, taken from marsh grasses, R. P. Hussey col., (MNRJ). *Allommatus saltensis*: 1F (parátipo), Argentina: Sumalao Salta, ii/1984, 18, (MNRJ). *Allommatus sulinus*: 1 alótipo (sem abdome), Argentina: Catamarca, 23.499, (MNRJ). *Allommatus triangulifer*: 1 exemplar sem cabeça e abdome, Argentina: R. A. Salta, Calayate, 04/II/1960, A j mat Renna sar, (MNRJ). *Allommatus tupianus*: 1M, Brasil: Minas Gerais: Pirapora, XI/1076, Seabra, Roppa & Monné col., (MNRJ); 1 exemplar sem abdome, Brasil: Paraná, Stairaiskif'46, Carvalho col., (MNRJ); 1M (parátipo), Paraguai: Fiebrig, S. Bernardino col., (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 9A): América Central: Panamá; América do Sul: Peru, Venezuela, Brasil, Paraguai e Argentina.

Totolapanus Carvalho & Schaffner, 1975

(Figura 14A)

Espécie tipo: *Totolapanus pseudoxenetoides* Carvalho & Schaffner, 1975 (desig. orig.).

CABEÇA: cabeça em forma alongada; vértice sem sulco longitudinal; olhos distanciados da margem do pronoto; fossa da antena situada anteriormente ao

olho; antena II cilíndrica; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcua; região gular maior ou igual ao comprimento da búcua; clipeo sem depressões; margem anterior da búcua sem concavidade; cabeça sem pescoço; TÓRAX: pronoto formando dois lobos; colar do pronoto indefinido; escutelo não entumecido; escutelo sem projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores sem pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros sem constrição; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Totolapanus pseudoxenetoides* Carvalho & Schaffner, 1975: 1M, México: Oaxaca, 8 mi ne. El punto, 18/VII/1995, Jones, Schaffner col., (MNRJ); 1 exemplar sem abdome, México: Oaxaca, 3 mi se. Malatlan (Microondas Road), elev 6650 ft, 17/VII/1987, Kovarik, Schaffner col., (MNRJ); 1M (parátipo), México: Totolapan: 19 mi NW Oaxaca, 29/VII/63, (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 9A) América Central: México.

Paradacerla Carvalho & Usinger, 1957

Espécie tipo: *Paradacerla formicina* Parshley (desig. orig.).

CABEÇA: cabeça em forma alongada; vértice sem sulco longitudinal; olhos distanciados da margem do pronoto; fossa da antena situada anteriormente ao olho; antena II entumecida no ápice; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcua; região gular maior ou igual ao comprimento da búcua; clipeo sem depressões; margem anterior da búcua sem concavidade; cabeça sem pescoço; TÓRAX: pronoto em lobo único; colar do pronoto indefinido; escutelo não entumecido; escutelo sem projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores sem pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros sem máculas claras; macho braquíptero; dimorfismo de asas ausente; hemiélitros do macho sem cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo aparente.

Material examinado: *Paradacerla azteca*: 1M sem abdome, México: Puebla, 4.3 mi Acatepec, 16/VII/1971, Clarck, Murray, Hart, Schaffner col., (MNRJ); 1M, México: Jalisco, 21 mi NE Tapatitlan, 18/VIII/60, P.H. Arnaud, Jr, E.S. Ross, D.C. Rentz, (MNRJ). *Paradacerla downesi* Knight, 1927: 2M, 2F, USA: S. Willow Can Strasbury Mts Tooele Co. Utah, 01/VIII/1953, P.D. Ashloc col., (MNRJ). *Paradacerla formicina*: 1M, USA: Oregon: Siskiyou Jackson Co, 05/VII/1951, Boris Malkin col., (MNRJ). *Paradacerla hirusta*: 1M, 1F, México: 8 mi SW Taxco Gro., 11/VII/66, PM & PK Wagner col., (MNRJ); 1M, México: Puebla, A. N. Mancha A. Atlixco, (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 9A): América do Norte: Canadá, USA e México.

Dacerla Signoret, 1887

Espécie tipo: *Myrmecopsis inflatus* Uhler, 1894 (monotípico).

CABEÇA: cabeça em forma alongada; vértice sem sulco longitudinal; olhos distanciados da margem do pronoto; fossa da antena situada anteriormente ao olho; antena II entumecida no ápice; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcula; região gular maior ou igual ao comprimento da búcula; clipeo sem depressões; margem anterior da búcula sem concavidade; cabeça sem pescoço; TÓRAX: pronoto em lobo único; colar do pronoto indefinido; escutelo não entumecido; escutelo sem projeção espiniforme; pronoto com projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores sem pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros sem máculas claras; macho braquíptero; dimorfismo de asas ausente; hemiélitros do macho sem cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo aparente.

Material examinado: *Dacerla mediospinosa*: 1M, USA: Los Angeles Co., Calif., Jun Coquillett col., (MNRJ); 1M, USA: Biledo Meadow Madera Co. Calif., 29/VII/1946, Lupinus R.L. Usinger col., (MNRJ); USA: Tanbark Flat. Los Angeles Co. Calif., 20/VI/50, P.D. Hurl col., (MNRJ); 1F, USA: Quiney, 4 mi W Plumas Co., Calif., 19/VI/49, L.L. Jensen col., (MNRJ); 1M, 1F, USA: Snowline Camp. Eudorado

Co. Calif., 07/VII/48, K.W. Tucker col., (MNRJ); 1M, USA: 8 Miles East Lake Eiler Shasta Co. Calif, 22/VII/47, T.F. Leigh col., (MNRJ); 2F, USA: Lake Tahoe, Calif, 08/VIII/1937, Drake & André col., (MNRJ); 1M, 09/VII/1947, T.F. Leifh col., (*Coenothus* sp.) (MNRJ); 2F, USA: G. Alpine Cr. Tahoe Calif., E.P. Van Duzee col., (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 9A): América do Norte: USA.

Allommatisca Carvalho & Ferreira, 1973

(Figura 14A)

Espécie tipo: *Allommatisca squamosa* Carvalho & Ferreira, 1973 (desig. orig.).

CABEÇA: cabeça em forma alongada; vértice sem sulco longitudinal; olhos distanciados da margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II entumescida no ápice; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcula; região gular maior ou igual ao comprimento da búcula; clipeo sem depressões; margem anterior da búcula sem concavidade; cabeça com pescoço; TÓRAX: pronoto em lobo único; colar do pronoto definido; escutelo entumescido; escutelo sem projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores com sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros com pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Allommatisca squamosa*: 1M (parátipo), Brasil: Mato Grosso: Lago Grande, 09/VII/52, M. Alvarenga col., (MNRJ); 1M (parátipo), Brasil: Mato Grosso: Bodoquera, XI/41, Com I.O.C., (MNRJ); 1 exemplar sem cabeça e abdome (parátipo), Paraguai: Herqueta, 1938, Alberto Schulze col., (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 10A): América do Sul: Brasil e Paraguai.

Herdonoides Carvalho, 1989

(Figura 14A)

Espécie tipo: *Herdonoides paulistanus* Carvalho, 1989 (desig. orig.).

CABEÇA: cabeça em forma alongada; vértice sem sulco longitudinal; olhos distanciados da margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II entumescida no ápice; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcua; região gular maior ou igual ao comprimento da búcua; clipeo sem depressões; margem anterior da búcua sem concavidade; cabeça com pescoço; TÓRAX: pronoto em lobo único; colar do pronoto definido; escutelo não entumescido; escutelo sem projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Distribuição geográfica (Figura 10A): América do Sul: Brasil.

Herdonius Stal, 1860

(Figura 15A)

Espécie tipo: *Herdonius armatus* Stal, 1860 (monotípico).

CABEÇA: cabeça em forma alongada; vértice sem sulco longitudinal; olhos distanciados da margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II entumescida no ápice; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcua; região gular maior ou igual ao comprimento da búcua; clipeo sem depressões; margem anterior da búcua côncava; cabeça com pescoço; TÓRAX: pronoto em lobo único; colar do pronoto indefinido; escutelo não entumescido; escutelo com projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores com sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; dimorfismo de asas presente; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Herdonius armatus*: Brasil: 1M (comparado com o tipo por Carvalho em 1972), Rio de Janeiro: Therezópolis, E. do Rio, 23/I/1940, Lopes col., (MNRJ); 1F, Brasil: São Paulo: Campos do Jordão: Est. São Paulo, 1600 m, III/1945, Wygodzinsky col., (MNRJ). *Herdonius guaranianus* Carvalho & Ferreira, 1973: 1M (parátipo), Brasil: Paraná: Biturama, Stavicerki, (MNRJ); 3M (parátipo), Brasil: Paraná: Stavicerki' 50, Carvalho col., (MNRJ). *Herdonius microspinosus*: 1M (parátipo), Brasil: São Paulo: S. Bocaina, S. J. Barreiro, 1650 m, XI/1968, Alvarenga e Seabra col., (MNRJ). *Herdonius vittatus*: 1M (parátipo), 1 exemplar sem abdome, Argentina: Misiones: Dep Concep. Sta. Maria, M.J. Viana col., (MNRJ); 1 exemplar sem abdome, Nova Teutonia: 27°11' 52°23'L, 300–500 m, XI/1960, Fritz Plaumann col., (MNRJ); 1 exemplar sem abdome (parátipo), Brasil: Santa Catarina: Nova Teutonia: 27°11'N 52°23'W, XI/1970, Fritz Plaumann col., (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 10A): América Central: Panamá; América do Sul: Brasil e Argentina.

Myrmecozelotes Berg, 1883

(Figura 15A)

Espécie tipo: *Myrmecozelotes lynchii* Berg, 1883 (monotípico). Argentina.

CABEÇA: cabeça em forma alongada; vértice sem sulco longitudinal; olhos distanciados da margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II cilíndrica; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcua; região gular maior ou igual ao comprimento da búcua; clipeo sem depressões; margem anterior da búcua sem concavidade; cabeça com pescoço; TÓRAX: pronoto em lobo único; colar do pronoto indefinido; escutelo não entumecido; escutelo com projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros sem máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; dimorfismo de asas ausente; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Myrmecozelotes lynchii*: 1F (47417, comparado com o tipo por Carvalho), Argentina: Cordoba: Dep de Calamuchila, "La Sauce", XII/1938, Manuel Viana col., (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 10A): América do Sul: Argentina.

Herdonisca Carvalho & Ferreira, 1973

(Figura 15A)

Espécie tipo: *Herdonisca peruviana* Carvalho & Ferreira, 1973 (desig. orig.).

CABEÇA: cabeça em forma alongada; vértice sem sulco longitudinal; olhos distanciados da margem do pronoto; fossa da antena situada internamente ao olho; antena II entumescida no ápice; rostro I menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcula; região gular maior ou igual ao comprimento da búcula; clipeo com duas depressões; margem anterior da búcula sem concavidade; cabeça com pescoço; TÓRAX: pronoto em lobo único; colar do pronoto indefinido; escutelo não entumescido; escutelo com projeção espiniforme; pronoto sem projeção espiniforme posterior; PERNAS: tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; tíbias posteriores sem sulco; HEMIÉLITROS: hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana; dimorfismo de asas ausente; hemiélitros do macho com cúneo e membrana; hemiélitros sem pelos escamiformes; ABDOME: macho com conexivo encoberto.

Material examinado: *Herdonisca peruviana*: 1F (holótipo), Peru: Yurac: 67 mi E. de Tingo Maria, 300 m, 04/X/54, (MNRJ).

Distribuição geográfica (Figura 10A): América do Sul: Peru e Argentina.

4.3. Chave de identificação para os gêneros de herdoniini americanos

A chave de identificação a seguir deve ser acompanhada com os caracteres apresentados na Figura 16A:

1	Região posterior da cabeça alongada em forma de pescoço (fig. 16 – 4, 5, 6).....	14
1'	Cabeça não como acima	2
2	Escutelo não entumecido	3
2'	Escutelo entumecido (fig. 16 – 8, 9)	4
3	Segundo artigo antenal entumecido no ápice (fig. 16 – 10); região gular igual ou maior que o comprimento da búcula (fig. 16 – 8); hemiélitro sem máculas claras; aedeagus com processo expandido do endossoma alargado e recurvado (fig. 16 – 13)	<i>Zeletocoris</i>
3'	Segundo artigo antenal cilíndrico; região gular menor que o comprimento da búcula; hemiélitro com máculas claras; aedeagus com processo expandido do endossoma com ápice aproximadamente reto (fig. 16 – 12)	<i>Xenetus</i>
4	Escutelo entumecido (fig. 16 – 8, 9).....	5
4'	Escutelo não entumecido	7
5	Segundo artigo antenal entumecido no ápice; hemiélitro com máculas claras; aedeagus com processo do endossoma com ápice aproximadamente reto (fig. 16 – 12)	<i>Zosippus</i>
5'	Segundo artigo antenal cilíndrico; hemiélitro sem máculas claras; aedeagus com processo do endossoma alargado e recurvado (fig. 16 – 13).....	6
6	Rostro com 1º artigo maior que 1,5 vezes o comprimento da búcula.....	<i>Roppisca</i>
6'	Rostro com 1º artigo menor ou igual a 1,5 vezes o comprimento da búcula.....	<i>Adxenetus</i>
7	Vértice com sulco longitudinal (fig. 16 – 1)	<i>Barberiella</i>
7'	Vértice sem sulco longitudinal	8
8	Segundo artigo antenal entumecido no ápice; tíbias posteriores sem sulco.....	<i>Veramiris</i>
8'	Segundo artigo antenal cilíndrico; tíbias posteriores com sulco	9

- 9 Cabeça mais larga que longa; região gular menor que o comprimento da búcua *Myrmecomiris*
- 9' Cabeça mais longa que larga; região gular maior ou igual ao comprimento da búcua 10
- 10 Olhos contíguos a margem do pronoto (fig. 16 – 1, 3); escutelo com projeção espiniforme (fig. 16 – 7) *Haarupia*
- 10' Olhos distanciados da margem do pronoto (fig. 16 – 2, 4, 5, 6, 8); escutelo sem projeção espiniforme 11
- 11 Colar do pronoto definido (fig. 16 – 2); tíbias posteriores com pequenos tubérculos escuros; margem lateral dos hemiélitros com constrição mediana..... *Allommatus*
- 11' Colar do pronoto indefinido; tíbias posteriores sem pequenos tubérculos escuros; margem lateral dos hemiélitros sem constrição ou hemiélitros reduzidos não ou ultrapassando levemente o ápice do abdome 12
- 12 Segundo segmento antenal cilíndrico; pronoto formando dois lobos (fig. 16 – 7); hemiélitros com máculas claras; margem lateral dos hemiélitros com constrição; formas macrópteras; macho com conexivo encoberto pelos hemiélitros; aedeagus com processo expandido do endossoma com ápice aproximadamente reto (fig. 16 – 12) *Totolapanus*
- 12' Segundo artículo antenal entumecido no ápice; pronoto sem lobos aparentes; hemiélitros sem máculas claras; hemiélitro dos machos sem cúneo e membrana com conexivo aparente; aedeagus com processo expandido do endossoma alargado e recurvado 13
- 13 Pronoto sem projeção espiniforme posterior *Paradacerla*
- 13' Pronoto com projeção espiniforme posterior (fig. 16 – 4) *Dacerla*
- 14 Escutelo entumecido; hemiélitros com pelos escamiformes; aedeagus com processo expandido do endossoma alargado e recurvado..... *Allommatisca*
- 14' Escutelo não entumecido; hemiélitros sem pelos escamiformes; aedeagus com processo expandido do endossoma com ápice aproximadamente reto.....15

- 15 Colar do pronoto definido; escutelo sem projeção espiniforme.....*Herdonoides*
- 15' Colar do pronoto indefinido; escutelo com projeção espiniforme 16
- 16 Margem anterior da búcula côncava (fig. 16 – 5); tíbias posteriores com sulco; dimorfismo alar presente ou seja fêmea braquíptera *Herdonius*
- 16' Margem anterior da búcula sem concavidade; tíbias posteriores sem sulco; dimorfismo alar ausente 17
- 17 Segundo artículo antenal cilíndrico; clípeo sem duas depressões..... *Myrmecozelotes*
- 17' Segundo artículo antenal entumecido no ápice; clípeo com duas depressões (fig. 16 – 6) *Herdonisca*

4.4. Mirmecomorfismo

As tribos Herdoniini e Pithanini são consideradas mirmecomórficas. Entretanto, como nas famílias Phylinae e Orthotylinae, onde o reconhecimento de taxons superiores com base na aparência semelhante a formiga produziu agrupamentos artificiais (Schuh, 1974), a formação de grupos monofiléticos entre as tribos de Mirinae não é congruente com o habito mirmecomórfico (Schwartz, 1987).

O pronoto é altamente modificado para harmonizar com o habito mirmecomórfico. A margem lateral é sempre amplamente arredondada. O disco do pronoto é dividido em lobos anterior e posterior, os calos estão usualmente ausentes, e o disco é algumas vezes arredondado. A fenda coxal é pequena, não estendendo abaixo da carena lateral, e o proepisterno é usualmente pequeno. O colar está usualmente modificado, tanto aplainado com um sulco posterior pouco evidente quanto pequeno e reentrante abaixo do rebordo anterior do disco do pronoto.

Segundo Schuh (1974), as modificações morfológicas mais comumente encontradas em Miridae semelhantes a formigas são: a presença de uma ou mais máculas claras no hemiélitros que contrastam com a coloração de fundo escuro

das asas anteriores e do corpo; a sinuosidade lateral das margens dos hemiélitros; e uma constrição anterior no pronoto, com a tendência para o desenvolvimento de um colar aplainado.

A atribuição do hábito mirmecomórfico para a classificação tem sido inconsistentemente aplicada aos Heteroptera em geral porque o termo está mal definido. Mclver & Stonedal (1987) tentaram padronizar o termo apresentando linhas básicas para delimitar os caracteres morfológicos que definem o hábito mirmecomórfico: (1) apteria e variações de braquipecteria; (2) hemiélitros das formas macrópteras formando tanto uma constrição mediana quanto um padrão de coloração formado por máculas brancas que realçam o contorno mirmecomórfico ou ambas características; (3) abdome bulboso e peciolado com os dois ou três primeiros segmentos constrictos e a margem lateral (conexivo) ascendente; (4) cabeça grande e alongada com a região gular alargada; (5) pernas longas e delgadas; (6) porção distal do segundo segmento da antena engrossado.

Os insetos mirmecomórficos também apresentam modificações microestruturais que realçam o mimetismo. Segundo Mclver & Stonedal (1993), estas incluem: (1) uso de pelos prateados reflexivos para aumentar o brilho do corpo ou, quando ordenados em bandas, para agir como um “agente de interrupção”; (2) mudanças na textura da superfície correspondendo com áreas lisas, enrugadas ou escavadas do corpo das formigas; (3) uso de espinhos torácicos ou abdominais para mimetizar o pecíolo de algumas formigas.

O mirmecomorfismo entre os insetos alcança sua maior diversidade na família Miridae, onde a semelhança morfológica com formigas ocorreu independentemente não menos que 10 vezes: 7 das 8 tribos de Orthotylinae e Phylinae (Orthotylini, Nichomachini, Halticini, Pilophorini, Hallodapini, Auricillocorini e Leucophoropterini) contem espécies semelhantes a formigas (Schuh, 1986). Muitos grupos, incluindo os Herdoniini (Mirinae) e as tribos Auricillocorini, Hallodapini e Leucophoropterini (Phylinae) são totalmente ou em grande parte constituídos por espécies semelhante a formigas. Carvalho & Gross (1982) estimaram que aproximadamente um quarto da fauna de Miridae da Austrália apresenta alguma forma de semelhança com formigas.

A diversidade de taxons semelhantes a formigas em Miridae reflete uma longa história de compartilhamento com formigas, particularmente nas espécies que se alimentam de plantas. A maioria de Miridae são insetos diurnos, conspícuos, de corpo mole e palatáveis, fazendo deles uma presa fácil para uma variedade de predadores de orientação visual que pesquisam a superfície de plantas. Segundo Mclver & Stonedal (1993), as características acima podem favorecer a evolução de formas corporais que correspondem aos modelos de corpo endurecido e repugnantes das formigas.

A expressão do habito mirmecomórfico em Herdoniini está basicamente relacionada com a constrição da base do abdome; a presença de espinhos no escutelo em alguns dos gêneros; a presença de dimorfismo de asas em alguns gêneros, sendo sempre a fêmea a forma braquíptera, exceto em *Paradacerla* e *Dacerla* que apresentam ambos os sexos braquípteros; a constrição mediana dos hemiélitros associada com máculas claras; e conformações variadas da cabeça que expressam mais aproximadamente ou não os caracteres mirmecomórficos propostos por Mclver & Stonedal (1987, 1993).

4.5. Dimorfismo alar

Reuter (1910) foi, possivelmente, o primeiro pesquisador a utilizar o dimorfismo de asas na classificação de Miridae. Entretanto, o dimorfismo de asas tem sido muito pouco utilizado. Em muitos Hemiptera (vis., Lygaeidae, famílias semiaquáticas) a redução do hemiélitro ocorre com uma frequência mais ou menos igual em ambos os sexos. Em Miridae, existem dois tipos de dimorfismo de asas, sugerindo dois mecanismos independentes para explicar a expressão do fenômeno (Schuh, 1974). As tribos Stenodemini e Halticini demonstram um tipo de dimorfismo de asas onde o sexo do indivíduo não é o responsável pela variação. Nas subfamílias Phylinae e alguns Orthotylinae, entretanto, o dimorfismo de asas está sempre relacionado com o sexo, sendo as fêmeas braquípteras, quando a redução de asas ocorre, e os machos sempre macrópteros (Schuh, 1974). Possivelmente, o mecanismo de determinação da braquipteria em Stenodemini

seja hormonal e ambientalmente induzido (Southwood, 1962), mas em Phylini o mecanismo é provavelmente genético (Schuh, 1974).

Southwood (1962) e Sweet (1964) propuseram que a braquipteria em Hemiptera está relacionada com a estabilidade ambiental. Esta afirmação provavelmente pode ser aplicada para Phylinae e outros grupos com um tipo similar de dimorfismo, sendo o macho o agente ativo de intercâmbio genético entre populações. As fêmeas desta subfamília muito raramente são macrópteras e, por isso, contribuem menos para o fluxo gênico entre populações do que os machos (Schuh, 1974). Assim, a permanência de fêmeas no habitat de seus hospedeiros pode conferir uma vantagem seletiva. Em Hallodapini e alguns Leucophoropterini, Orthotylini e Nicomachini, uma vantagem seletiva adicional pode ser atribuída às fêmeas que são geralmente mais semelhantes a formigas que os machos (Schuh, 1974).

Alguns gêneros de Herdoniini, *Barberrella*, *Haarupia*, *Allommatus* e *Herdonius* ocorre o dimorfismo de asas, sendo sempre a fêmea a forma braquíptera. Entretanto, os gêneros norte americanos *Paradacerla* e *Dacerla* apresentam redução dos hemiélitros em ambos os sexos, não expressando dimorfismo sexual.

4.6. Genitália

Kelton (1959) postulou que as genitálias dos machos de Mirini, Resthenini e Herdoniini parecem não demonstrar diferenças significativas para garantir a separação em três tribos. Apesar da semelhança com formiga entre as espécies de Herdoniini, as genitálias dos machos de Paraxenetus, Dacerla e Paradacerla estudadas por Kelton (1959) demonstraram ser muito semelhantes as de Mirini e Resthenini.

Em Herdoniini, as genitálias dos machos podem ser diferenciadas de Mirini e Restenini por apresentarem o aedeagus com um processo expandido do endossoma aproximadamente reto ou recurvado, o que distingue a tribo Herdoniini

das demais tribos de Mirinae utilizadas como grupo externo, além dos gêneros excluídos de Herdoniini neste estudo.

A genitália das fêmeas de Miridae receberam muito pouca atenção até os estudos de Kulleberg (1947A) e Slater (1950). Kulleberg concentrou seus estudos primariamente sobre os aspectos funcionais da morfologia. Slater examinou a genitália de fêmeas abordando uma visão de classificação de taxons superiores, deixando uma série de informações de grande utilização na atualidade. Entretanto, a investigação de Slater (1950) sobre as genitálias das fêmeas não incluiu representante de Herdoniini (= Myrmecorini).

O estudo presente não considerou as estruturas das genitálias das fêmeas como caracteres para estabelecer relacionamentos em Herdoniini. Uma grande parte dos gêneros da tribo não apresentam fêmeas descritas e os exemplares fêmeas utilizados neste trabalho não puderam ser dissecados. Assim, as informações sobre as genitálias das fêmeas que poderiam estabelecer relacionamentos em Mirinae não puderam ser acessadas desde o ponto de vista cladístico.

4.7. Aspectos biológicos

Carvalho & Usinger (1957) redescreveram a espécie *Dacerta mediospinosa* Signoret, 1881 apresentando aspectos biológicos desta espécie. As coletas efetuadas por Van Duzee na Califórnia apresentaram espécimes que se diferenciavam em função da altitude. Em maiores altitudes, os espécimes de *D. formicina* apresentavam uma tendência geral para coloração castanha escura ou negra, enquanto nas encostas mais baixas e ao longo da costa os espécimes coletados apresentavam coloração mais clara, geralmente castanha avermelhada. Em geral, esta tendência de coloração correspondia com a coloração das formigas com as quais estes percevejos estavam associados. Espécimes de *Formica rufibarbis occidua* Wheller foram encontrados em associação com *D. formicina*, assim como *Formica fusca* Linnaeus. Elas se diferenciavam, respectivamente, pela coloração mais clara ou negra e estavam relacionadas com as diferentes

populações de *D. formicina* coletadas. Neste mesmo artigo, Carvalho & Usinger (1957) chamaram a atenção para a maneira errática de andar de *D. formicina*. Esta forma de andar se assemelhava muito com o andar das formigas com as quais estavam associadas, dificultando a distinção entre percevejos e formigas nas redes de coleta.

Wheeller & Henry (1980) estudaram a história sazonal e plantas hospedeiras de *Barberiella formicoides* Poppius, 1914 (Herdoniini) e reportaram a associação de varias ninfas de quarto e quinto ínstaes com *Formica subsericea* Say. As amostragens demonstraram que os exemplares de terceiro e quarto ínstaes eram comuns em meados e fins de julho. As últimas coletas de exemplares de quinto ínstar foram efetuadas no inicio de agosto.

Os espécimes de *B. formicoides* foram coletados em *Quercus palustris* Muesschh (Cupuliferae) e *Malus sylvestris* Miller (Rosaceae). Wheeler & Henry (1980) relataram que *B. formicoides* é uma espécie univoltina. Nos ínstaes iniciais do desenvolvimento, *B. formicoides* se assemelhava com formigas castanhas *Lasius neoniger* Emery, enquanto os ínstaes finais eram mais escuros e se assemelhavam a *Camponotus nearticus* Emery e *Formica subsericea* Say.

As ninfas e adultos de *B. formicoides* foram freqüentemente observadas andando erraticamente nos troncos de macieiras *Malus sylvestris* Miller (Rosaceae) movimentando as antenas de forma semelhante a das formigas. Em intervalos irregulares, os espécimes de *B. formicoides* sondavam frestas nos troncos com o rostro.

Apesar de não confirmarem o habito alimentar de *B. formicoides* no campo, Wheeler & Henry (1980) propuseram que o comportamento das populações sugeriam um habito predador. Estas populações foram freqüentemente encontradas em macieiras infestadas por ácaros Tetranychidae. Ovos do ácaro *Bryobia rubrioculus* (Scheuten) foram encontrados nas fissuras dos troncos sondados por *B. formicoides*. Em laboratório, as ninfas se alimentaram prontamente de larvas esmagadas de lepidópteros Noctuidae e Geometridae.

Apesar do significado adaptativo do mimetismo com formigas não estar claramente estabelecido, Mclver & Stonedahl (1993) reportaram casos de mimetismo agressivo onde espécies de aranhas se alimentam das formigas com

as quais estão associadas. As formigas também cuidam de uma grande variedade de insetos dos quais extraem nutrientes, especialmente “honeydew”. Este comportamento das formigas pode atrair uma grande variedade de predadores que apresentam um refinado mirmecomorfismo. Uma interessante questão colocada por Mclver & Stonedahl (1993) seria se o mirmecomorfismo teria evoluído em predadores que se alimentam de formigas como uma adaptação para iludir as formigas entre elas mesmas.

4.8. Análise biogeográfica

As figuras 7A, 8A, 9A e 10A apresentam os mapas de distribuição dos gêneros de Herdoniini americanos.

O gênero *Zelotocoris* ocorre na América do Sul (Peru e sudeste do Brasil). *Xenetus* ocorre mais ao norte da América do Sul (Suriname), na América Central (Panamá e Guatemala) e na América do Norte abaixo do Trópico de Câncer. *Zosippus* é endêmico na América Central (Panamá). Os gêneros *Roppisca* e *Adxenetus* ocorrem na América do Sul com limites de distribuição envolvendo Peru, Brasil e Argentina (Figura 7A).

Barberiella apresenta distribuição disjunta, com espécies na América do Norte (USA e México) e na América do Sul (Brasil e Paraguai). *Veramiris* ocorre na região central da América do Sul. *Myrmecomiris* é endêmico na América Central (Panamá). *Haarupia* ocorre ao norte do Trópico de Capricórnio (norte da Argentina e sudeste do Brasil) (Figura 8A).

Allommatus apresenta ampla distribuição na América do Sul com uma espécie ocorrendo na América Central. Os gêneros norte americanos *Totolapanus*, *Paradacerla* e *Dacerla*, ocorrem no México e ao longo da costa oeste da América do Norte não transpondo as Montanhas Rochosas. *Totolapanus* é endêmico no México. *Paradacerla* se estende do México Central ao Canadá e *Dacerla* ocorre desde a região do Death Valley (Califórnia) até o sul do Great Salt Lake (Figura 9A).

Os gêneros *Herdonoides*, *Herdonius*, *Myrmecozelotes*, *Herdonisca* e *Allommatisca*, em conjunto, apresentam ampla distribuição ao norte do cone sul da América do Sul com espécies de *Herdonisca* ocorrendo no Peru e de *Herdonius* ocorrendo na América Central (Figura 10A).

Não existem registros de gêneros de Herdoniini no interior da Bacia Amazônica. É possível que este hiato seja o resultado do esforço de coleta para a tribo na América do Sul. Entretanto, uma observação expedita da cartografia de Hueck & Seibert (1981), relativa às formações vegetais na América do Sul, sugere que os gêneros sul americanos de Herdoniini aparentemente demonstram preferência de distribuição em vegetações mais secas, especialmente as do cone sul da América do Sul. A ocorrência de gêneros em pluviselvas tropicais e subtropicais está limitada a poucas espécies. Estudos futuros poderão fornecer melhor suporte para a análise da distribuição dos gêneros de Herdoniini nas formações vegetacionais da América do Sul.

O cladograma de taxon-área, derivado da análise cladística (Figura 11A), demonstra uma distribuição disjunta de espécies dos gêneros *Barberrella*, *Allommatus* e *Herdonius*. Estes resultados sugerem a ocorrência de eventos vicariantes nas américas.

Para uma interpretação da biogeografia dos gêneros americanos de Herdoniini se deve considerar a probabilidade e a magnitude com que os processos de dispersão e os eventos vicariantes estariam relacionados ou não com a determinação da distribuição dos gêneros. Como não existem informações sobre a possibilidade das espécies de Herdoniini americanos de cruzar grandes distâncias e colonizar novas áreas bem como sobre suas associações com formigas, seus possíveis modelos, a análise biogeográfica deve ser considerada sob dois aspectos: histórias geológicas da América do Sul, Central e Norte (Condie & Sloan, 1998; Hallan, 1994 e Brown & Gibson, 1983) e da "Laguna Amazônica" (Marroig & Cerqueira, 1997). A hipótese de vicariância geotectônica que está relacionada com princípios cladísticos e aos eventos geotectônicos históricos da Terra. Esta hipótese propõe que os eventos geotectônicos proporcionam a separação de uma população ancestral, com distribuição ampla e contínua, em sub-populações vicariantes que evoluem independentemente. Usualmente, a

biogeografia cladística enfatiza os eventos geológicos antigos como suporte para a proposição de hipóteses biogeográficas (Marroig & Cerqueira, 1997).

Os principais eventos que ocorreram na história geológica da América do Sul, Central e do Norte são apresentados em Condie & Sloan (1998), Hallam (1994) e Brown & Gibson (1983). No Jurássico, a América do Sul e do Norte estavam unidas e a América central não existia. No início do Cretáceo, a América do sul e do Norte se separaram ao sul da península de Yucatan. Subseqüentemente apareceram ilhas vulcânicas no intervalo marinho entre o México e a Colômbia. Estas ilhas foram empurradas em direção noroeste pela Placa Farallon, começando, no Cretáceo Médio, a formar Cuba, Antilhas Maiores e as ilhas da costa da Venezuela. No início do oligoceno, uma outra série de ilhas surgiu entre a América do Sul e América do Norte estabelecendo o istmo Central Americano, embora com aberturas marinhas. Posteriormente, no Plioceno, ocorreu a emergência do istmo do Panamá e do noroeste da Colômbia, completando a ligação entre a América do Sul e América do Norte com a conformação atual da América Central. A correlação deste histórico com a combinação da distribuição dos gêneros de Herdoniini (Figuras 7A, 8A, 9A, 10A) através do cladograma de taxon-área (Figura 11A), possibilita uma suposta reconstrução de um cenário para a evolução da tribo no continente americano.

A tribo Herdoniini pode ter se originado no Cretáceo da América do Sul e, posteriormente se expandiu para a América Central e América do Norte com os gêneros *Xenetus*, *Zosippus* e *Barberiella*. A esta expansão seguiu um evento vicariante entre a América do Norte e América do Sul, ao final do Cretáceo, separando estes continentes e formando uma fauna disjunta de espécies de *Barberiella* entre a América do Sul (*Barberiella humeralis* Poppius, 1921) e América do Norte (*Barberiella formicoides* Poppius, 1914).

A formação de ilhas vulcânicas na região da América Central ao final do Cretáceo e posterior reconstrução da América Central no Oligoceno, sem a presença de espécies de Herdoniini nas ilhas do Caribe, sugere que a tribo não havia alcançado uma expansão até a América Central antes do Plioceno. Se houve colonização desta ilhas por espécies de Herdoniini não se sabe por falta de

registro de espécimes que pode ser falta de coleta intensiva, ou se esse não for o caso, possivelmente ocorreram casos de extinção.

Ao longo do Plioceno, a tribo Herdoniini teria apresentado um período de ampla diversificação com a aprimoração do hábito mirmecomórfico evidenciada em *Allommatisca*, *Herdonooides*, *Herdonius*, *Myrmecozelotes* e *Herdonisca*, especialmente na forma da cabeça.

A forma braquíptera norte americana *Paradacerla* derivou de ancestrais de *Totolapanus*. As espécies de *Paradacerla* geograficamente mais próximas de *Totolapanus* são *P. azteca* Carvalho & usinger, 1957 e *P. hirsuta* Kelton & Knight, 1959.

O gênero *Dacerla* está limitado geograficamente ao norte pelo rio Snake, a oeste pela Serra Nevada e ao sul pelo rio Colorado. Esta região apresenta lagos pós-glaciais formados no Pleistoceno, após a glaciação Wisconsin (aproximadamente 13 mil anos atrás), sendo o Great Salt Lake apenas um remanescente do Lake Bonneville que se expandiu a níveis acima de 300 m do nível atual (Condie & Sloan, 1997). Também ocorre nesta região as espécies *Paradacerla formicina* Parshley, 1921 e *Paradacerla downesi* Knight, 1927 que se expandem até o Canadá.

Quanto a história geológica da "Laguna Amazônica", a inclusão de novos dados geológicos relacionados com os depósitos aluviais na bacia Amazônica, modificações do nível oceânico, oscilações climáticas e movimentações da crosta continental, proporcionaram evidências para uma melhor interpretação da conformação atual da bacia Amazônica (Marroig & Cerqueira, 1997).

Com base nesta hipótese, pode ser inferido que os gêneros de Herdoniini teriam sua origem na América do Sul com expansão posterior para a América Central e América do Norte. A partir do Plioceno, com as oscilações do nível oceânico e a formação da "Laguna Amazônica", as faunas do centro-sul da América do Sul e ao norte da América do Sul, incluindo gêneros da América Central e da América do Norte, foram separadas com o surgimento de um evento vicariante ("Laguna Amazônica") que resultou na disjunção de espécies dos gêneros *Barberiella* (*Barberiella formicooides* Poppius, 1914 ocorrendo na América do Norte e *Barberiella humeralis* Poppius, 1921 na América do Sul), *Allommatus*

(*Allommatus foedus* Distant, 1893 no Panamá) e *Herdonius* (*Herdonius panamensis* Distant, 1893 ocorrendo no Panamá). Esta hipótese demonstra grande suporte devido a ausência de gêneros de Herdoniini na bacia Amazônica, ocorrendo ao logo de seu limite, assim como a possibilidade de extinções de espécies em função da formação da “Laguna Amazônica”. Também deve ser considerada a possibilidade de ausência de coletas de Herdoniini na bacia Amazônica.

5. RESUMO E CONCLUSÕES

A tribo Herdoniini foi primariamente classificada por Carvalho (1952) pelo habito mirmecomórfico comum às espécies. Um importante aspecto desse estudo foi acessar o valor do mimetismo na análise filogenética da família Miridae.

Schuh (1974, 1986), Schwartz (1987) e McIver & Stonedal (1987, 1993) apresentaram as críticas mais convincentes quanto a utilização do habito mirmecomórfico como critério primário para a classificação de taxons superiores em Miridae. Schuh (1974) considerou que, dentro de certos limites, a aparência com formigas é muito útil, particularmente em relação a categoria de tribo. Entretanto, considerou que em muitos casos as categorias superiores não podem ser definidas em função da forma mimética. Este caráter foi considerado homoplásico por estes pesquisadores e, por isso, não teria validade para a formação de grupos naturais em Miridae.

A análise cladística dos gêneros de Herdoniini efetuada com a utilização conjunta dos programas Phylogenetic Analysis Using Parsimony (PAUP) e MacClade suporta que Herdoniini forma um grupo polifilético. A reclassificação da tribo, a partir de sinapomorfias encontradas genitália dos machos suportam o monofiletismo de 18 gêneros americanos: *Adxenetus*, *Roppisca*, *Zosippus*, *Allommatisca*, *Herdonisca*, *Myrmecozelotes*, *Herdonius*, *Herdonoides*, *Dacerla*,

Paradacerla, *Totolapanus*, *Allommatus*, *Haarupia*, *Myrmecomiris*, *Veramiris*, *Barberiella*, *Xenetus* e *Zelotocoris*.

O cladograma de taxon-área, derivado da análise filogenética, propõe o monofiletismo destes gêneros com origem na América do Sul e demonstra eventos biogeográficos relacionados com padrões de vicariância e dispersão nas américas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AKINGBOHUNGBE, A.E. Miridae (Heteroptera) of Nigeria. I. A new genus of Herdoniini with a new record and redescription of *Xenetomorpha carpenteri* Poppius. **Bull. IFAN, ser. A** 37:637–640. 1975.
- BROWN, J.H. & GIBSON, A.C. **Biogeography**. C. V. Mosby Company, St Louis, 1983. 643 p.
- CARVALHO, J.C.M. On the major classification of the Miridae (Hemiptera) with keys to subfamilies and tribes and a catalog of the world genera. **An. Acad. Bras. Cienc.** 24:31–110. 1952.
- CARVALHO, J.C.M. Keys to the genera of Miridae of the world (Hemiptera). **Bol. Mus. Paraense Emílio Goeldi** 11:1–151. 1955.
- CARVALHO, J.C.M. Catalogue of the Miridae of the world. Part IV. Subfamily Mirinae. **Arq. Mus. Nac.** XLVIII:1–384. 1959.
- CARVALHO, J.C.M. Neotropical Miridae, CLXXVI: Studies on the tribe Herdoniini Distant XVI: Key to the world genera (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):197–200. 1973.
- CARVALHO, J.C.M. Neotropical Miridae, CLXXXIV: *Restheniella* n. gen. (Resthenini) and *Veramiris* n. gen. (Herdoniini) from Brazil and Mexico (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 34:461–466. 1974.

- CARVALHO, J.C.M. On a new genus and three new species of myrmecomorphic Miridae with two taxonomical notes (Hemiptera). **Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)** 22(2):215–221. 1986.
- CARVALHO, J.C.M. Mirideos neotropicais, CCXCIII: novas adições a tribo Herdoniini Reuter (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 48:857–871. 1988.
- CARVALHO, J.C.M. Mirideos neotropicais, CCXCIX: novos gêneros e espécies da região neotropical (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 48:873–887. 1988.
- CARVALHO, J.C.M. Mirideos neotropicais, CCCLXXIX: Medidas e notas nomenclatura (Hemiptera). **An. Acad. Bras. Cienc.** 65:209–210. 1993.
- CARVALHO, J.C.M. & CHINA, W.E. Neotropical Miridae. XLIII: A remarkable ant-like genus from Uruguay, with notes on a new tribe of Mirinae. **Entomol.** 84:113–114. 1951.
- CARVALHO, J.C.M. & COSTA, L.A.A. Mirideos neotropicais, CCCXCII: novos gêneros e espécies de Goiás, Brasil (Hemiptera). **Iheringia, Sér. Zool.** (76):49–53. 1994.
- CARVALHO, J.C.M. & FERREIRA, P.S.F. Mirídeos notropicais, CLXIII: estudos sobre a tribo Herdoniini Distant I: gênero *Allommattus* Reuter (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):87–104. 1973a.
- CARVALHO, J.C.M. & FERREIRA, P.S.F. Mirídeos notropicais, CLXIV: estudos sobre a tribo Herdoniini Distant II: gênero *Allomattus* n. gen. (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):105–108. 1973b.
- CARVALHO, J.C.M. & FERREIRA, P.S.F. Mirídeos notropicais, CLXVI: estudos sobre a tribo Herdoniini Distant IV: gênero *Adxenetus* n. gen. (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):115–124. 1973c.
- CARVALHO, J.C.M. & FERREIRA, P.S.F. Mirídeos notropicais, CLXVII: estudos sobre a tribo Herdoniini Distant V: gênero *Barberiella* Poppius, 1914 (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):125–132. 1973d.
- CARVALHO, J.C.M. & FERREIRA, P.S.F. Mirídeos notropicais, CLXVIII: estudos sobre a tribo Herdoniini Distant VI: descrições de dois novos gêneros (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):133–136. 1973e.
- CARVALHO, J.C.M. & FERREIRA, P.S.F. Mirídeos notropicais, CLXX: estudos sobre a tribo Herdoniini Distant VIII: gênero *Herdonius* Stål (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):147–154. 1973f.

- CARVALHO, J.C.M. & FERREIRA, P.S.F. Mirídeos notropicais, CLXXI: estudos sobre a tribo Herdoniini Distant IX: gênero *Lepidoxenetus* Poppius (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):155–158. 1973g.
- CARVALHO, J.C.M. & FERREIRA, P.S.F. Mirídeos notropicais, CLXXII: estudos sobre a tribo Herdoniini Distant X: gênero *Paraxenetus* Reuter (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):159–174. 1973h.
- CARVALHO, J.C.M. & FERREIRA, P.S.F. Mirídeos notropicais, CLXXIII: estudos sobre a tribo Herdoniini Distant XI: gênero *Proxenetus* n. gen. (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):175–178. 1973i.
- CARVALHO, J.C.M. & FERREIRA, P.S.F. Mirídeos notropicais, CLXXIV: estudos sobre a tribo Herdoniini Distant XII: gêneros *Xenetus* Distant e *Xenetopsis* Poppius (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):179–182. 1973j.
- CARVALHO, J.C.M. & FERREIRA, P.S.F. Mirídeos notropicais, CLXXV: estudos sobre a tribo Herdoniini Distant XIII: gênero *Zacynthus* Distant (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):183–190. 1973k.
- CARVALHO, J.C.M. & GROSS, G.F. Australian ant-mimetic Miridae (Hemiptera: Heteroptera) I. The Leucophoropectera group of the subfamily Phylinae. **Aust. J. Zool.** Suppl. Ser. nº 86: 1–75. 1982.
- CARVALHO, J.C.M. & SCHAFFNER, J.C. Neotropical Miridae, CLVII: *Adpiasus* and *Mexicomiris*, new genera of Mirinae (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 33(Supl.):39–46. 1973.
- CARVALHO, J.C.M. & SCHAFFNER, J.C. Neotropical Miridae, CXCI: Descriptions of two new genera and new species of Herdoniini with note on synonymy (Hemiptera). **Rev. Brasil. Biol.** 35:349–358. 1975.
- CARVALHO, J.C.M. & USINGER, R.L. A new genus and two new species of myrmecomorphic Miridae from North America (Hemiptera). **Wasmann J. Biol.** 15(1):1–13. 1957.
- CONDIE, K.C. & SLOAN, R.E. **Origin and evolution of earth: principles of historical geology.** Prentice Hall, New Jersey, 1998. 498 p.
- DISTANT, W.L. Rhynchotal Notes. XXI. Heteroptera, fam. Caspidae (Part II). **Ann. Mag. Nat. Hist.** (7)13:194–206. 1904.
- DUNCAN, C.J. & SHEPPARD, P.M. Sensory discrimination and its role in the evolution of Batesian mimicry. **Behaviour** 24:269–282. 1965.
- HALLAM, A. **An outline of Phanerozoic biogeography.** Oxford Univ. Press, New York, 1994. 246 p.

- HENRY, T.J. & FROESCHNER, R.C. **Catalogue of the Heteroptera, or true bugs, of Canada and the continental United States.** E.J. Brill, New York, 1988. 958 p.
- HENRY, T.J. & FROESCHNER, R.C. Corrections and additions to the "Catalogue of the Heteroptera, or true bugs, of Canada and the continental United States". **Proc. Entomol. Soc. Wash.** 94(2):263–272. 1992.
- HESPENHEIDE, H.A. Mimicry of ants of the genus *Zacryptocerus* (Hymenoptera: Formicidae). **J. N. Y. Entomol. Soc.** 94:394–408. 1986.
- KELTON, A.L. Male genitalia as taxonomic characters in the Miridae (Hemiptera). **Can. Ent.** 91(Suppl. 11):1–72. 1959.
- KERZHNER, I.M. & SCHUH, R.T. Homonymy, synonymy, and new combinations in the Miridae (Heteroptera). **Am. Mus. Novit.** 3137:1–11. 1995.
- HUECK, K. & SEIBERT, P. **Vegetationskate von Südamerika.** 2 auflage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1981. Vegetationskate + 90 p.
- KNIGHT, H.H. The genus *Cyrtopeltis* in North America (Heteroptera–Miridae). **Bull. Brooklyn Entomol. Soc.** 17:65–67. 1922.
- KNIGHT, H.H. The Hemiptera, or sucking insects, of Connecticut: the Miridae. **Bul. Conn. Geol. & Nat. Hist. Surv.** 34:422–658. 1923.
- KULLENBERG, B. Über morphologie und funktion des kopulations–apparats der Caspiden und Nabiden. **Zool. Bidr. Uppsala** 25:74–90. 1947a.
- KULLENBERG, B. Der kopulationsapparat der insekten aus phylogenetischem gesichtspunkt. **Zool. Bidr. Fran. Uppsala** 25:79–90. 1947b.
- LINDBERG, H. Über einige Miriden in E. de Bergevins Sammlung. **Notulae Entomol.** 36:53–64. 1956.
- MADDISON, W.P.; DONOGHUE, M.J. & MADDISON, D.R. Outgroup analysis and parsimony. **Syst. Zool.** 33(1):83–103. 1984.
- MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R. **MacClade, version 3. Analysis of Phylogeny and Character Evolution.** Sinauer Associates, Inc., Massachusetts, 1992. 404 p.
- MALDONADO CAPRILES, J. Two new genera and some records of Miridae (Hemiptera) from Panama. **Proc. Entomol. Soc. Wash.** 78:6–11. 1976.

- MCIVER, J.D. & STONEDAL, G. Myrmecomorphy: morphological and behavioral mimicry of ants. **Ann. Rev. Entomol.** 38:351–379. 1993.
- MCIVER, J.D. & STONEDAL, G. On the myrmecomorph *Coquillettia insignis* Uhler (Hemiptera: Miridae): arthropod predators as operators in ant-mimetic system. **Zool. J. Linn. Soc.** 90:133–144. 1987.
- MARROIG, G. & CERQUEIRA, R. Plio–Pleistocene South America history and the Amazonas Lagoon hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. **J. Comp. Biol.** 2(2):103–119. 1997.
- NIXON, K.C. & CARPENTER, J.M. On outgroups. **Cladistics** 9:413–426. 1993.
- REUTER, O.M. Hemipterologische spekulationen. I. Die classification der Caspiden. **Festschr. Palmen** 1, 1905. 58 p.
- REUTER, O.M. Über die westafrikanische Kakao – Rindewanze. **Zool. Anz.** 30:723–726.
- REUTER, O.M. Neue beitrage zur phylogenie und systematik der Miriden nebst einleitenden bemerkungen über die phylogenie der Heteropteren-familien. Mit einer stammbaums-tafel. **Acta Soc. Sci. Fenn.** 37(3): 169 p. 1910.
- SCHUH, R.T. The Orthotylinae and Phylinae (Hemiptera: Miridae) of South Africa with a phylogenetic analysis of the ant-mimetic tribes of the two subfamilies for the World. **Ent. Amer.** 47:1–332. 1974.
- SCHUH, R.T. The structure, distribution, and taxonomic importance of trichobothria in the Miridae (Hemiptera). **Amer. Mus. Novit.** 2585:1–26. 1975.
- SCHUH, R.T. Pretarsal structures in the Miridae (Hemiptera) with a cladistic analysis of relationships within the family. **Amer. Mus. Novit.** 2601:1–39. 1976.
- SCHUH, R.T. Revision of the Phylinae (Hemiptera: Miridae) of the Indo–Pacific. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.** 177:1–476. 1984.
- SCHUH, R.T. The influence of cladistics on Heteroptera classification. **Ann. Rev. Entomol.** 31:67–94. 1986.
- SCHUH, R.T. Revision of New World Pilophorini (Heteroptera: Miridae: Phylinae). **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.** 187:101–201. 1988.
- SCHUH, R.T. Phylogenetic, host, and biogeographic analysis of Pilophorini (Heteroptera: Miridae: Phylinae). **Cladistics** 7:157–189. 1991.

- SCHUH, R.T & SLATER, J.A. **True bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). Classification and Natural History.** Cornell University Press, Ithaca, NY. 336 p.
- SCHUH, R.T & STYS, P. Phylogenetic analysis of cimicomorphan family relationships (Heteroptera). **J. New York Entomol. Soc.** 99:298–350. 1991.
- SCHUH, R.T. **Plant bugs of the world (Insecta: Heteroptera: Miridae). Sistematic catalogue, distributions, host list, and bibliography.** The New York Entomological Society, New York, 1995. 1329 p.
- SCHWARTZ, M.D. **Phylogenetic Revision of the Stenodemini with a Review of the Mirinae (Heteroptera: Miridae).** PhD. Dissertation. City University of New York. 1987. 383 p.
- SLATER, J.A. An investigation of the female genitalia as taxonomic characters in the Miridae (Hemiptera). **Iowa St. Coll. J. Sci.** 25(1):1–81. 1950.
- SOUTHWOOD, T.R.E. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. **Biol. Rev.** 37:171–214. 1962.
- SWEET, M.H. The biology and ecology of the Rhyparochrominae of New England (Heteroptera: Lygaeidae). Part I. **Entomol. Amer.** 43:1–124. 1964.
- SWOFFORD, D.L. **PAUP – Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1.1.** Laboratory of Molecular Systematics, Smithsonian Institution, Washington, DC (User's manual by D.L. Swofford and D.P. Begle). 1993.
- SWOFFORD, D.L.; OLSEN, G.J.; WADDELL, P.J. & HILLIS, D.M. Phylogenetic Inference. In: **Molecular Systematics.** 2Nd ed. Sinaure Associates, Inc., Massachusetts, 1996. 407–514 p.
- VAN DUZEE, E.P. Catalogue of the Hemiptera of America north of Mexico (excepting the Aphididae, Coccidae, and Aleurodidae). **Univ. Calif. Pub. Tech. Bull. Entomol.** 1917. 902 p.
- WAGNER, E. **Die tierwelt deutschlands und der angrenzenden meeresteile nach ihren merkmalen und nach ihrer lebensweise, 41–teil–blindwanzen order Miriden.** Jena, Gustav Fischer, 1952. 218 p.
- WAGNER, E. Bemerkungen zun system dre Miridae (Hem. Het.). **Deut. Entomol. Z.** 2(5):230–242. 1955.
- WAGNER, E. *Laurinia* Reuter, 1884, und *Formicocoris* Lindberg, 1940 (Hem. Het. Miridae). **Deut. Entomol. Z.** 4:263–267. 1957.

- WAGNER, E. Zur systematik der Halodapinae van Duzee (Heteroptera, Miridae). **Reichenbachia** 13:149–155. 1970.
- WATROUS, L.E. & WHELLER, D. The out–group comparison method of character analysis. **Syst. Zool.** 30(1):1–11. 1891.
- WHEELER, A.G., JR & HENRY, T.J. Seasonal history and host plants of the ant mimic *Barberiella formicoides* Poppius, with description of the fifth–instar (Hemiptera: Miridae). **Proc. Entomol. Soc. Wash.** 82(2):269–275. 1980.
- WILEY, E.O. **Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics.** John Wiley & Sons, New York. 1981. 439 p.

APÊNDICE

Quadro 1A - Caracteres e estado de caracteres utilizados na análise cladística dos gêneros americanos de Herdoniini

Caráter	Plesiomórfico (0)	Apomórfico (1,2)
01 Forma da cabeça	(0) transversa	(1) alongada
02 Sulco no vértice	(0) presente	(1) ausente
03 Estrias na fronte	(0) presente	(1) ausente
04 Posição dos olhos	(0) contíguos a margem do pronoto	(1) distanciados da margem do pronoto
05 Posição da fossa antenal	(0) anteriormente ao olho	(1) internamente ao olho
06 Forma do artigo antenal II	(0) cilíndrica	(1) entumecida no ápice
07 Comprimento do primeiro artigo do rostro	(0) menor ou igual a 1.5 vezes o comprimento da búcua	(1) maior que 1.5 vezes o comprimento da búcua
08 Comprimento da região gular	(0) menor que o comprimento da búcua	(1) maior ou igual ao comprimento da búcua
09 Depressões no clipeo	(0) ausente	(1) presente
10 Carena na gula	(0) ausente	(1) presente
11 Concavidade na margem anterior da búcua	(0) ausente	(1) presente
12 Projeção posterior da cabeça	(0) ausente	(1) presente
13 Superfície do pronoto	(0) com pontuações	(1) sem pontuações
14 Calos do pronoto	(0) presentes	(1) ausentes
15 Lobos do pronoto	(0) ausente	(1) com dois lobos
16 Colar do pronoto	(0) definido	(1) indefinido
17 Forma do escutelo	(0) não entumecido	(1) entumecido
18 Projeção do escutelo	(0) ausente	(1) espiniforme
19 Projeção do pronoto	(0) ausente	(1) espiniforme posteriormente
20 Peritrema ostiolar	(0) desenvolvido	(1) reduzido
21 Parempódios	(0) em forma de pelo	(1) carnosos, (2) setiformes
22 Comprimento do metatarso	(0) mais longo que o segundo artigo	(1) mais curto que o segundo artigo

Caráter	Plesiomórfico (0)	Apomórfico (1,2)
23 Tubérculos na tíbia posterior	(0) ausente	(1) presente
24 Tíbias posteriores	(0) sem sulco	(1) com sulco
25 Máculas no hemiélitro	(0) ausente	(1) presente
26 Pruiniosidade do hemiélitro	(0) sem pruiniosidade	(1) com pruiniosidade
27 Margem lateral do hemiélitro	(0) sem constrição	(1) com constrição mediana, (2) macho braquíptero
28 Dimorfismo de asas	(0) ausente	(1) presente
29 Hemiélitro do macho	(0) com cúneo e membrana	(1) sem cúneo e membrana
30 Pilosidade do hemiélitro	(0) sem pelos escamiformes	(1) com pelos escamiformes
31 Conexivo do macho	(0) encoberto pelos hemiélitros	(1) aparente
32 Base do abdome	(0) largo na base	(1) constricto na base
33 Espinho do pigóforo	(0) ausente	(1) presente no lado direito
34 Abertura do gonoporo	(0) não em forma de anel espiralado	(1) em forma de anel espiralado
35 Processo de suporte do falosoma	(0) presente	(1) ausente
36 Aedeagus com processo expandido do endossoma	(0) ausente	(1) com ápice aproximadamente reto, (2) alargado e recurvado
37 Lobo sensitivo do parâmero esquerdo	(0) desenvolvido	(1) reduzido
38 Parâmero direito	(0) atrofiado ou falciforme	(1) desenvolvido e não falciforme

Quadro 2A - Matriz de distribuição de caracteres e estados de caracteres entre os gêneros estudados

Taxons	[10	20	30]
<i>Diplozona_DERAE</i>	0	0	0	0	0
<i>Collaria_STEN</i>	0	0	0	1	0
<i>Tropidosteptes_MIR</i>	0	1	0	0	0
<i>Trigonotylus_STEN</i>	0	0	0	0	0
<i>Prepos_REST</i>	0	1	0	0	0
<i>Taedia_MIR</i>	0	1	0	0	0
<i>Phytocoris_MIR</i>	0	1	0	0	0
<i>Adxenetus</i>	0	0	1	0	1
<i>Campinisca</i>	0	0	1	0	1
<i>Roppisca</i>	0	0	1	0	1
<i>Zosippus</i>	0	0	1	0	1
<i>Allommatisca</i>	1	1	0	1	0
<i>Herdonisca</i>	1	1	0	1	0
<i>Myrmecozelotes</i>	1	1	0	1	0
<i>Herdonius</i>	1	1	0	1	0
<i>Herdonoides</i>	1	1	0	1	0
<i>Dacerla</i>	1	1	0	1	0
<i>Paradacerla</i>	1	1	0	1	0
<i>Totolapanus</i>	1	1	0	1	0
<i>Allommatus</i>	1	1	0	1	0
<i>Haarupia</i>	1	1	0	1	0
<i>Myrmecomiris</i>	0	1	0	1	0
<i>Veramiris</i>	0	1	0	1	0
<i>Barberiella</i>	0	0	1	0	1
<i>Xenetus</i>	0	0	1	0	1
<i>Zelotocoris</i>	0	0	1	0	1
<i>Zacynthus</i>	0	0	1	0	1
<i>Amapamiris</i>	0	0	1	0	1
<i>Formicomiris</i>	0	0	1	0	1
<i>Sinopella</i>	0	0	1	0	1
<i>Xenetopsis</i>	0	0	1	0	1
<i>Cearamiris</i>	0	0	0	1	0
<i>Lepidoxenetus</i>	0	0	0	1	0
<i>Paraxenetus</i>	0	0	0	1	0
<i>Proxenetus</i>	0	0	0	1	0
<i>Closterocoris</i>	0	1	1	0	1
<i>Cyphopelta</i>	0	1	1	0	1
<i>Mexicomiris</i>	0	1	1	0	1
<i>Nuevoleonia</i>	0	1	1	0	1
<i>Allommatela</i>	0	0	1	0	1

Quadro 3A - Valores para os caracteres obtidos com a pesquisa heurística “branch swapping (TBR)” após repesar os caracteres de 100 árvores retidas com o índice de consistência rescalonado para os gêneros de Herdoniini das américas com o programa PAUP 3.1.1. Número de passos (L), índice de consistência (CI), índice de homoplasia (HI), índice de retenção (RI), índice de consistência rescalonado (RC)

Caráter	L	CI	HI	RI	RC
1	1	1,000	0,000	1,000	1,000
2	4	0,250	0,750	0,842	0,211
3	3	0,333	0,667	0,714	0,238
4	6	0,167	0,833	0,643	0,107
5	2	0,500	0,500	0,800	0,400
6	6	0,167	0,833	0,688	0,115
7	4	0,250	0,750	0,812	0,203
8	6	0,167	0,833	0,722	0,120
9	1	1,000	0,000	0/0	0/0
10	1	1,000	0,000	0/0	0/0
11	1	1,000	0,000	0/0	0/0
12	1	1,000	0,000	1,000	1,000
13	1	1,000	0,000	1,000	1,000
14	1	1,000	0,000	1,000	1,000
15	6	0,167	0,833	0,286	0,048
16	7	0,143	0,857	0,455	0,065
17	5	0,200	0,800	0,429	0,086
18	6	0,167	0,833	0,545	0,091
19	1	1,000	0,000	0/0	0/0
20	1	1,000	0,000	0/0	0/0
21	2	1,000	0,000	1,000	1,000
22	2	0,500	0,500	0,750	0,375
23	5	0,200	0,800	0,667	0,133
24	6	0,167	0,833	0,167	0,028
25	6	0,167	0,833	0,688	0,115
26	3	0,333	0,667	0,750	0,250
27	3	0,667	0,333	0,923	0,615
28	3	0,333	0,667	0,333	0,111
29	1	1,000	0,000	1,000	1,000
30	1	1,000	0,000	0/0	0/0
31	1	1,000	0,000	1,000	1,000
32	2	0,500	0,500	0,875	0,438
33	1	1,000	0,000	0/0	0/0
34	1	1,000	0,000	0/0	0/0
35	4	0,250	0,750	0,750	0,188
36	5	0,400	0,600	0,824	0,329
37	4	0,250	0,750	0,400	0,100
38	2	0,500	0,500	0,938	0,469

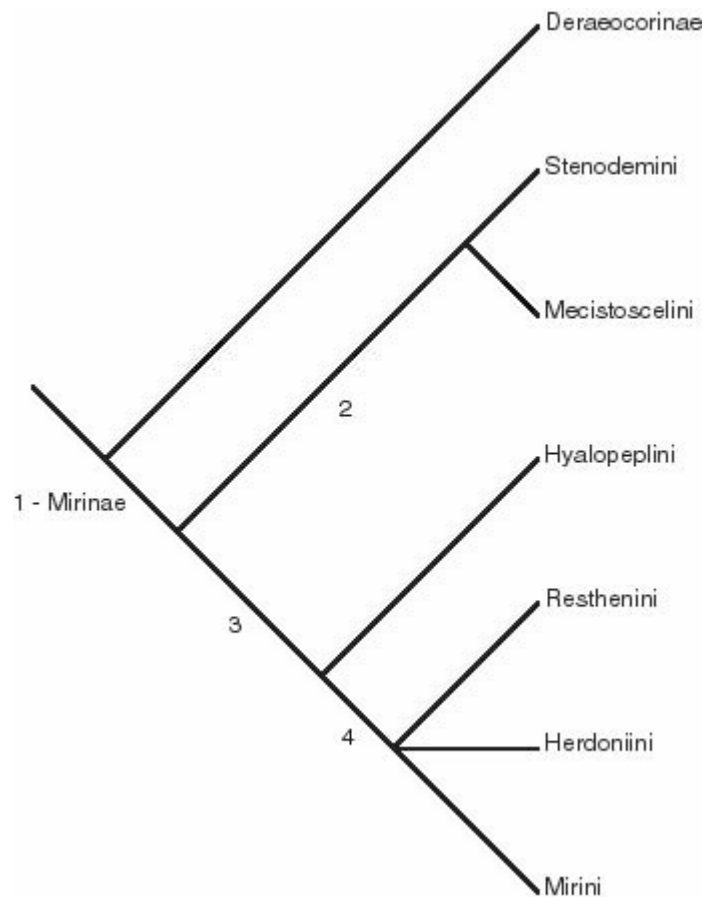


Figura 1A - Cladograma 1: relacionamento filogenético para as tribos de Mirinae proposto por Schwartz (1987). Os caracteres no cladograma são: (1) genitálias das fêmeas com parede posterior complexa; esclerito inter-ramal como uma placa simples; processo mediano, estrutura dorsal e lobos inter-ramais presentes; (2) metatarso com primeiro segmento sub-igual ou mais longo que a combinação do comprimento do segundo e terceiro segmentos; (3) genitálias dos machos com ducto seminal espessado e as vezes em forma de ampulheta e o gonoporo secundário com margem da abertura ampla e distintamente enrolada; (4) lobos laterais presentes na parede posterior das fêmeas.

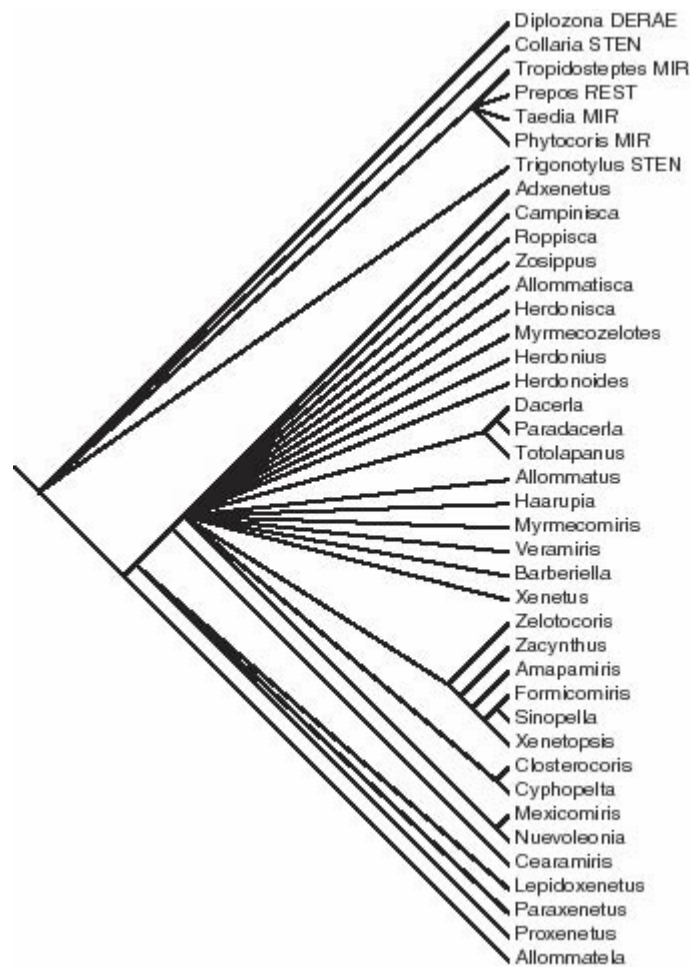


Figura 2A - Cladograma 2: consenso estrito relativo a 100 árvores obtidas na pesquisa heurística “branch swapping (TBR)” (L = 181, CI = 0,227 e RI = 0,495).

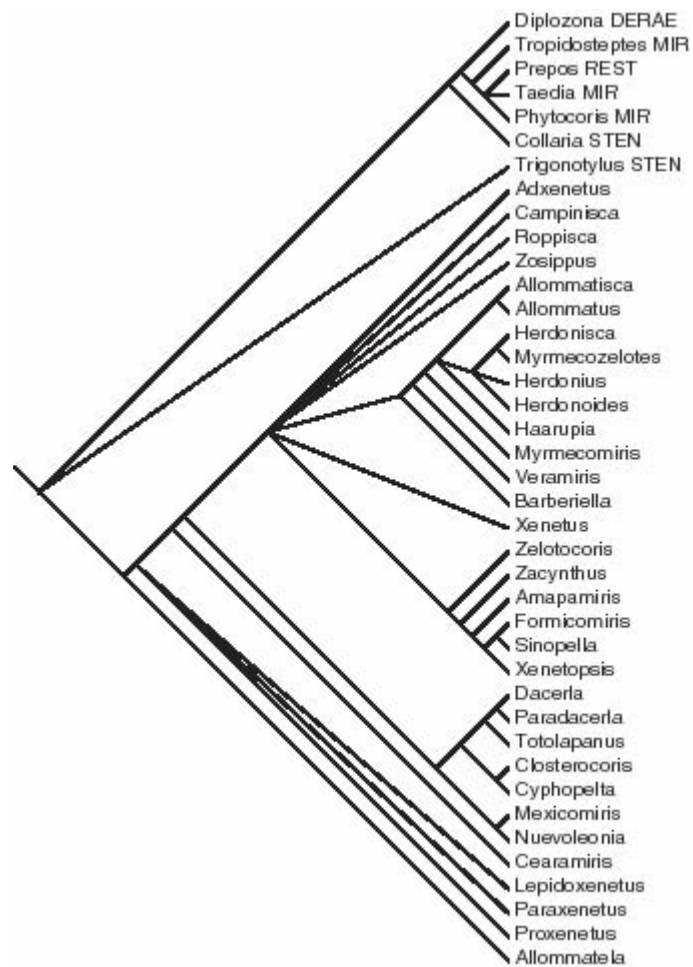


Figura 3A - Cladograma 3: consenso de maioria relativo a 100 árvores obtidas na pesquisa heurística “branch swapping (TBR)” (L = 123, CI = 0,333 e RI = 0,704).

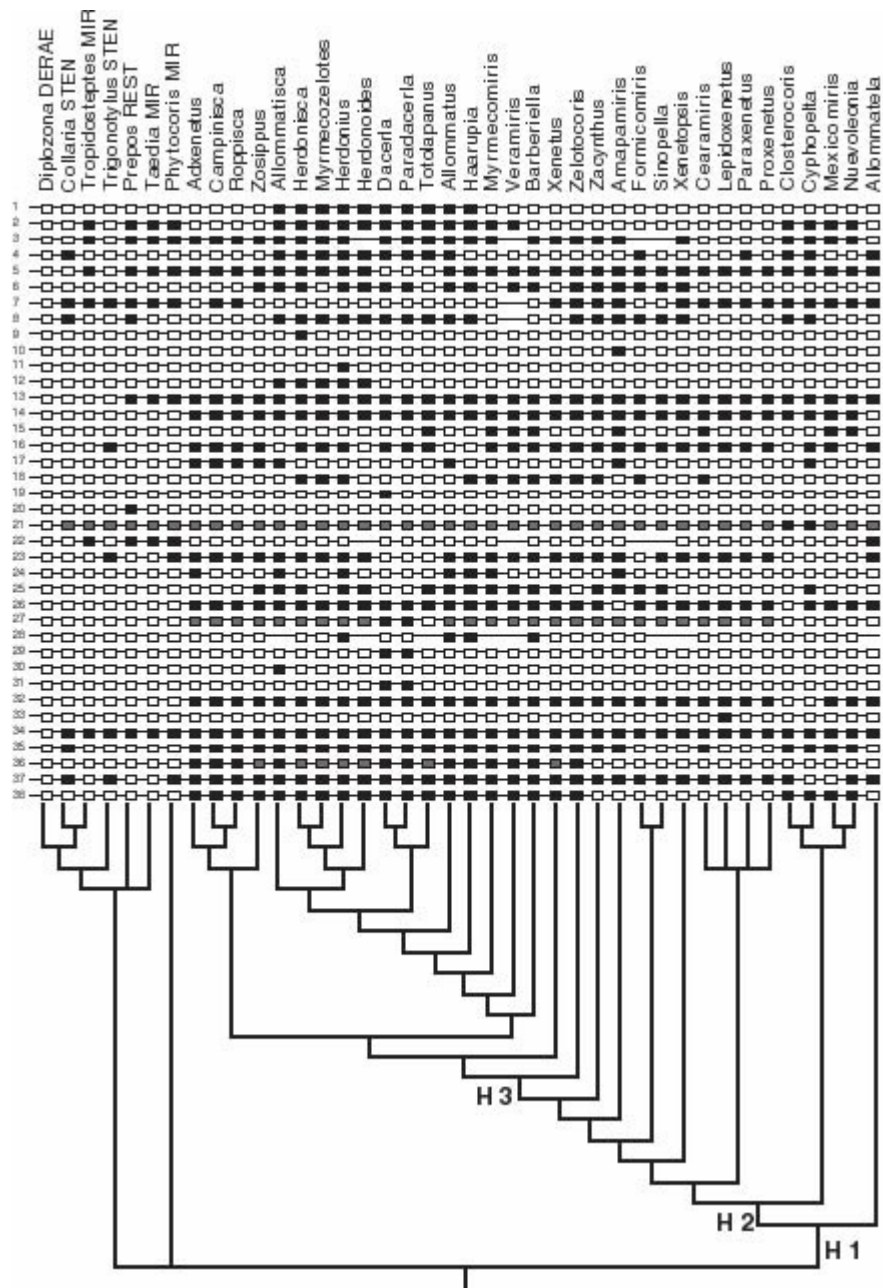


Figura 5A - Hipóteses para o monofiletismo de Herdoniini: H1 (caracteres 26:1 e 32:1); H2 (caráter 14:1); H3 (caráter 36:1,2).

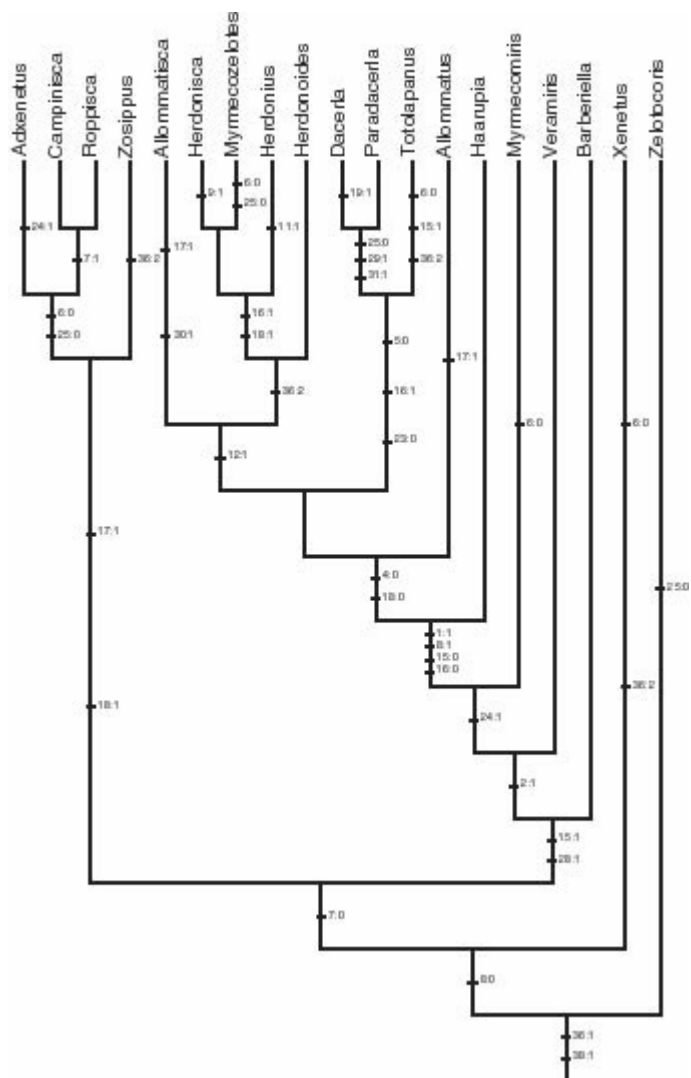
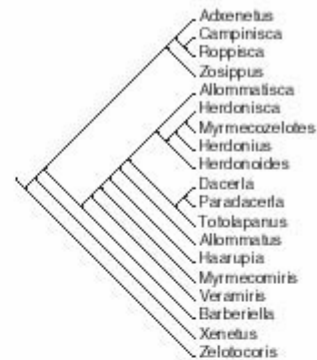


Figura 6A - Cladograma para a explicação dos relacionamentos genéricos e das transformações dos estados de caracteres entre os gêneros de Herdoniini americanos (L = 37124, CI = 0,596 e RI = 0,829).



802633A1 (R02067) 6-99



- ✓ Zelotocoris Poppius
- X Xenetus Distant
- ✦ Zosippus Distant
- * Roppisca Carvalho
- ❖ Adxenetus Carvalho & Ferreira

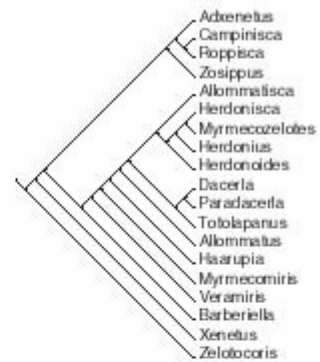


802636A1 (R02108) 6-99

Figura 7A - Mapa de distribuição dos gêneros *Zelotocoris* Poppius, *Xenetus* Distant, *Zosippus* Distant, *Roppisca* Carvalho e *Adxenetus* Carvalho & Ferreira nas américas.



802633AI (R02067) 6-99

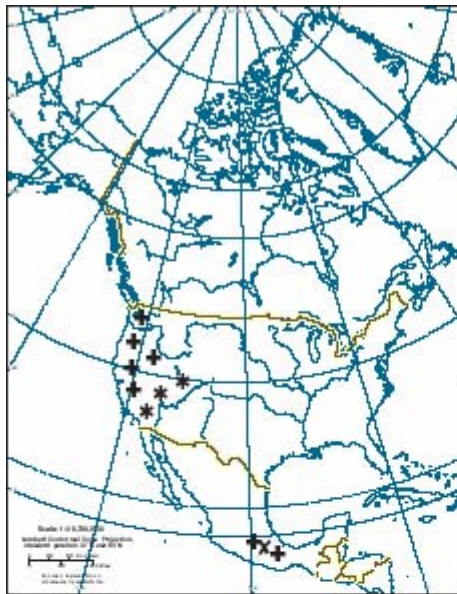


- ✓ Barberiella Poppius
- ✗ Veramiris Carvalho
- ✚ Myrmecomiris Maldonado
- * Haarupia Poppius

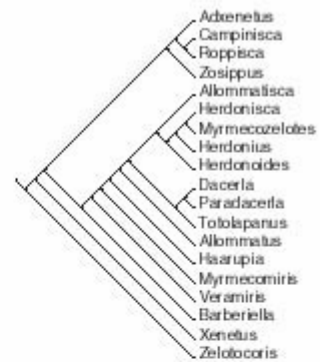


802636AI (R02108) 6-99

Figura 8A - Mapa de distribuição dos gêneros *Barberiella* Poppius, *Veramiris* Carvalho, *Myrmecomiris* Maldonado e *Haarupia* Poppius nas américas.



802633AI (R02067) 6-99



- ✓ Allommatus Reuter
- ✕ Totolapanus Carvalho & Schaffner
- ✚ Paradacera Carvalho & Usinger
- * Dacera Bergroth

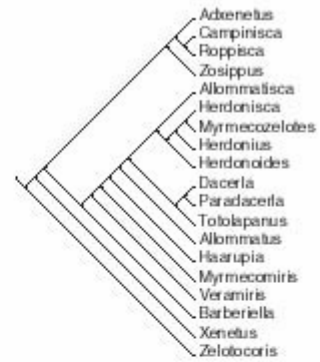


802636AI (R02108) 6-99

Figura 9A - Mapa de distribuição dos gêneros *Allommatus* Reuter, *Totolapanus* Carvalho & Schaffner, *Paradacera* Carvalho & Usinger e *Dacera* Bergroth nas américas.



802633AI (R02067) 6-99



- ✓ Allommatisca Carvalho & Ferreira
- ✗ Herdonoides Carvalho
- ✚ Herdonius Stal
- * Myrmecozeletes Berg
- ✚ Herdonisca Carvalho & Ferreira



802636AI (R02108) 6-99

Figura 10A - Mapa de distribuição dos gêneros *Allommatisca* Carvalho & Ferreira, *Herdonoides* Carvalho, *Herdonius* Stal, *Myrmecozeletes* Berg e *Herdonisca* Carvalho & Ferreira nas américas.

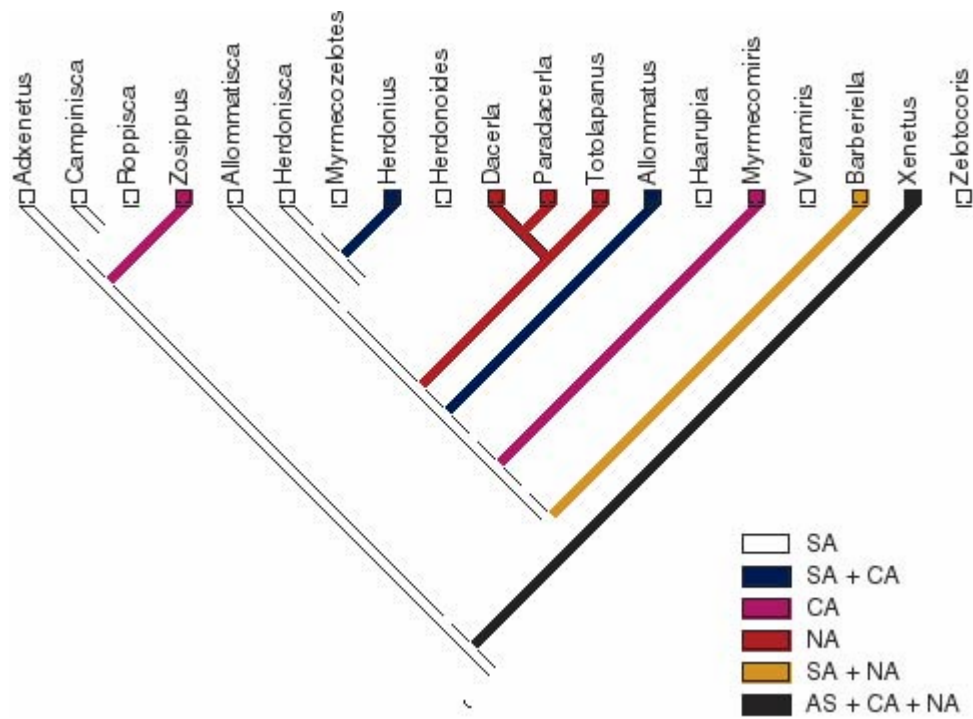


Figura 11A - Cladograma de taxon-área derivado da análise cladística para proposições de hipóteses biogeográficas para a explicação da distribuição dos gêneros americanos de Herdoniini (SA = América do Sul; CA = América Central; NA = América do Norte).

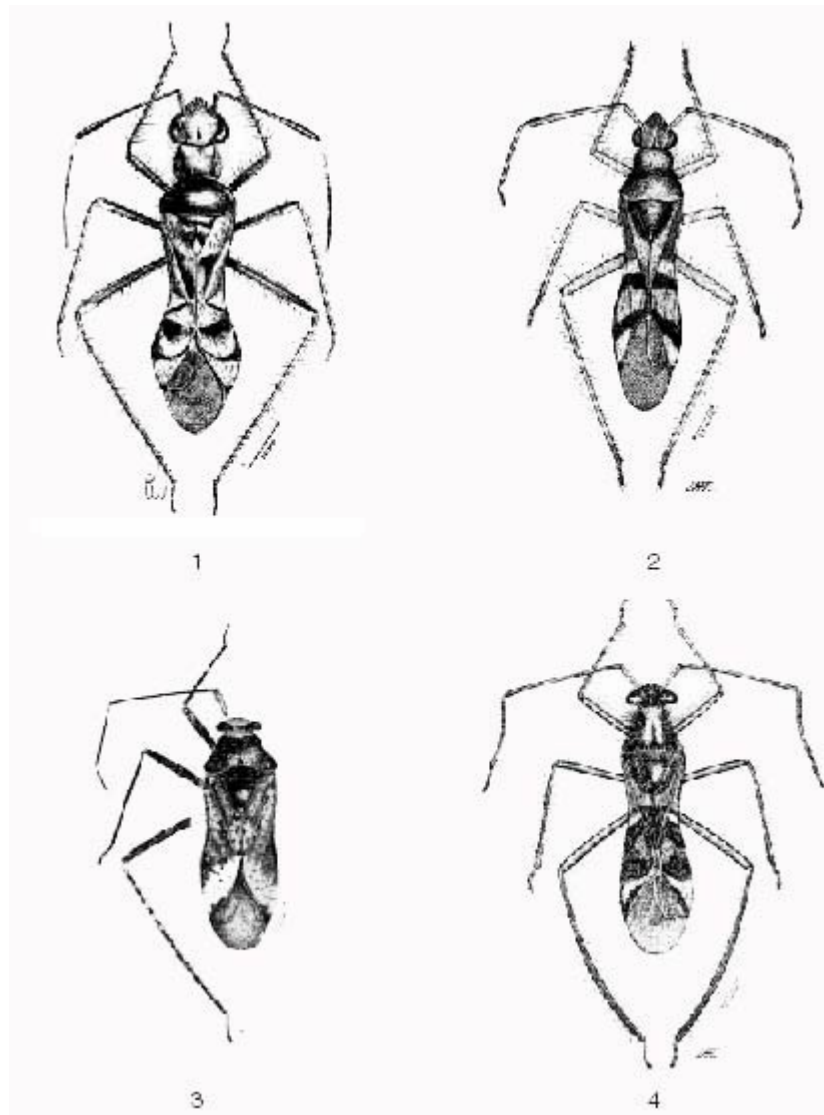


Figura 12A - (1) *Zelotocoris pallidus* Poppius, 1921 (macho) (fonte: Carvalho, 1977); (2) *Xenetus lanuginosus* Distant, 1883 (macho) (fonte: Carvalho & Ferreira, 1973); (3) *Roppisca diamantina* Carvalho, 1988 (macho) (fonte: Carvalho, 1988); (4) *Adxenetus petiolatus* (Stal, 1860) (macho) (fonte: Carvalho & Ferreira, 1973).

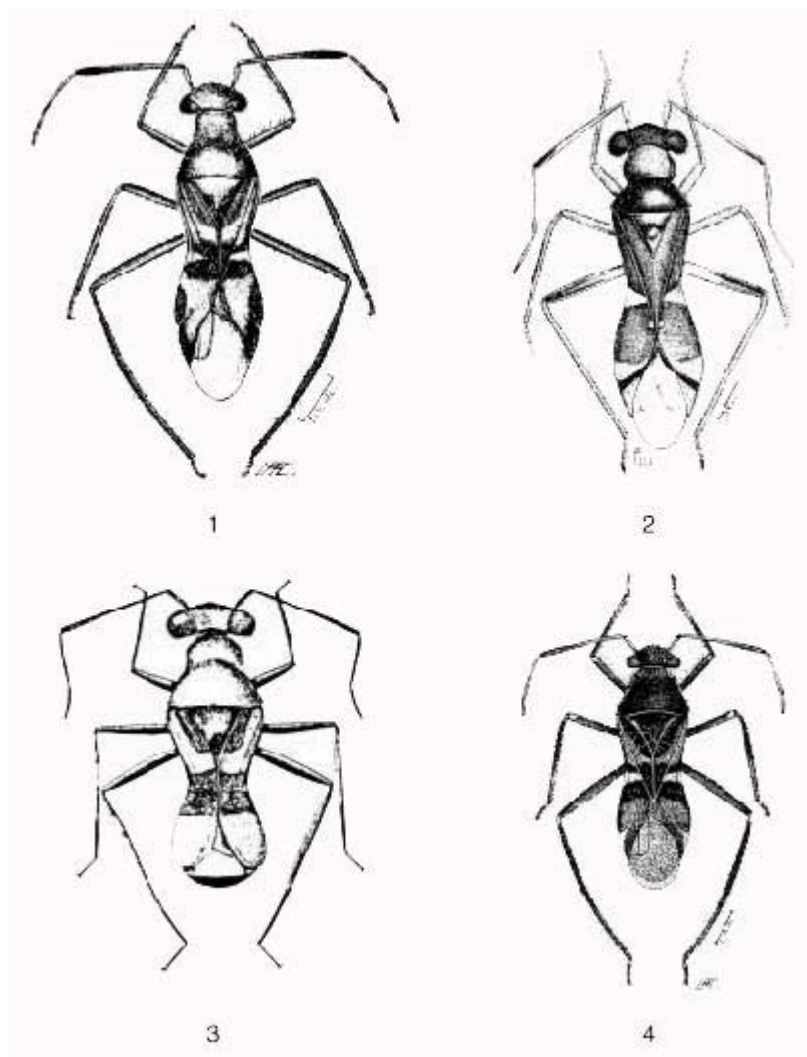


Figura 13A - (1) *Barberiella formicoides* Poppius, 1914 (macho) (fonte: Carvalho & Ferreira, 1973); (2) *Veramiris minutus* Carvalho, 1975 (macho) (fonte: Carvalho, 1975); (3) *Myrmecomiris clistogaster* Maldonado, 1976 (macho) (fonte: Maldonado, 1976); (4) *Haarupia distincta* Carvalho & Ferreira, 1973 (macho) (fonte: Carvalho & Ferreira, 1973).

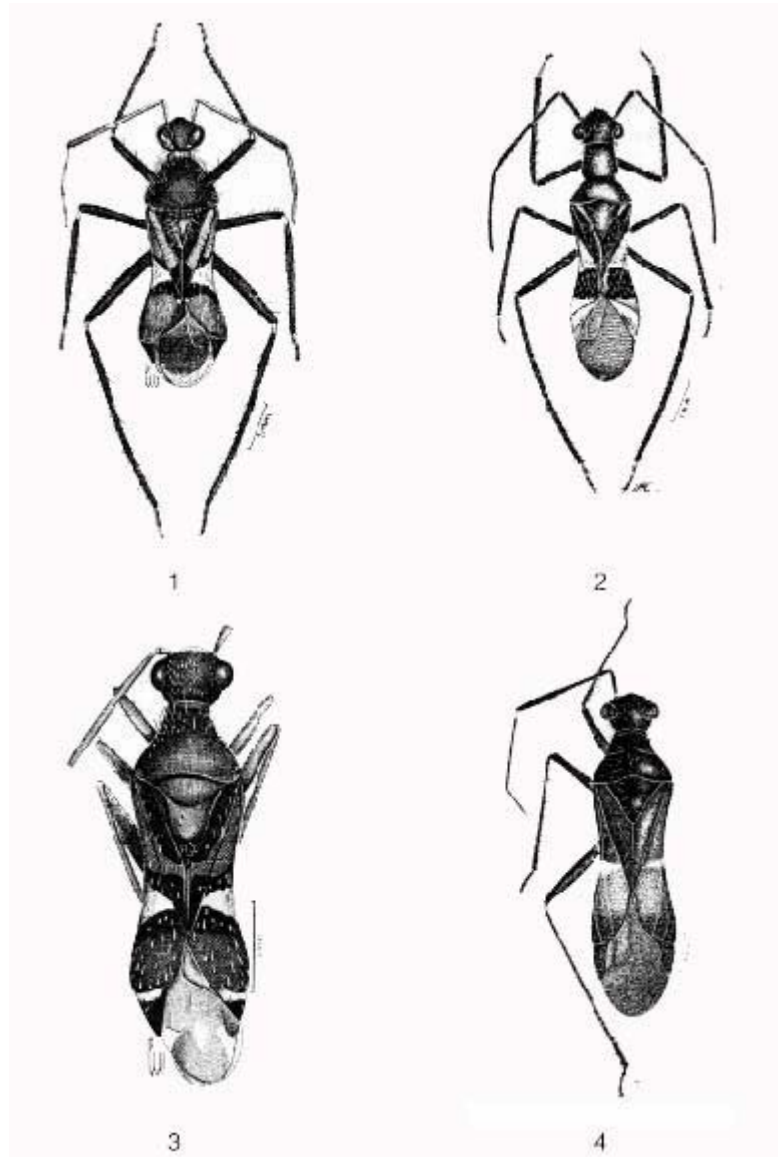


Figura 14A - (1) *Allommatus albosignatus* Reuter, 1907 (macho) (fonte: Carvalho & Ferreira, 1973); (2) *Totolapanus pseudoxenetoides* Carvalho & Schaffner, 1975 (macho) (fonte: Carvalho & Schaffner, 1975); (3) *Allommatisca squamosa* Carvalho & Ferreira, 1973 (macho) (fonte: Carvalho & Ferreira, 1973); (4) *Herdonoides paulistanus* Carvalho, 1989 (macho) (fonte: Carvalho, 1989).

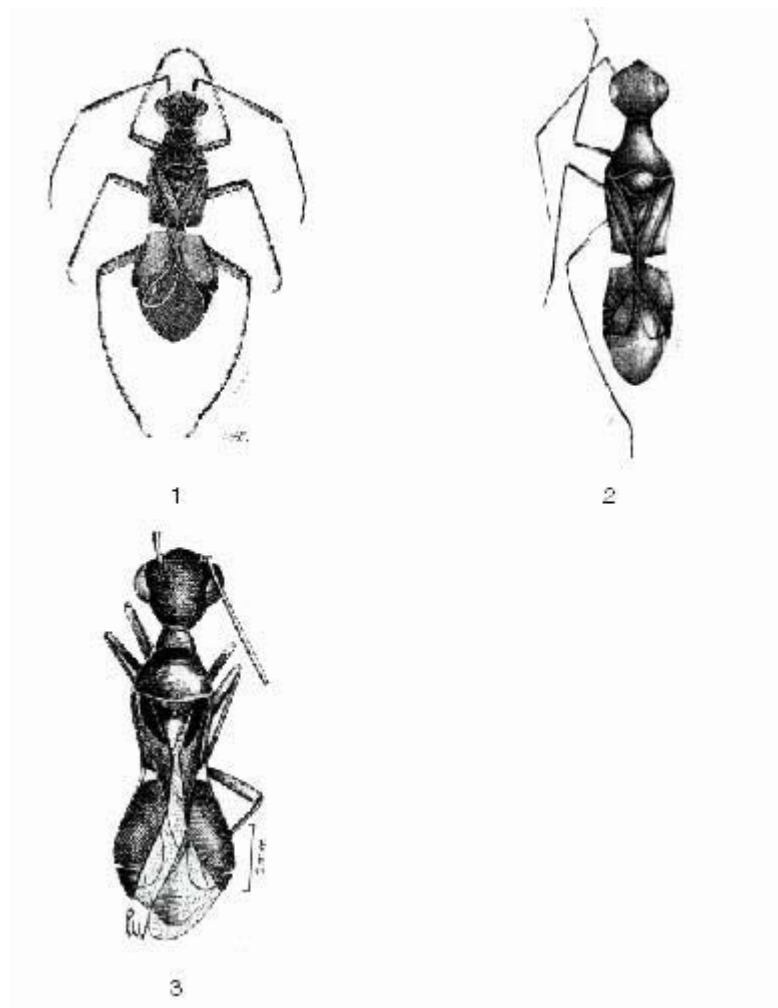


Figura 15A - (1) *Herdonius guaranianus* Carvalho & Ferreira, 1973 (macho) (fonte: Carvalho & Ferreira, 1973); (2) *Myrmecozelotes lynchii* Berg, 1883 (macho) (fonte: Carvalho, 1988); (3) *Herdonisca peruviana* Carvalho & Ferreira, 1973 (fêmea) (fonte: Carvalho & Ferreira, 1973).

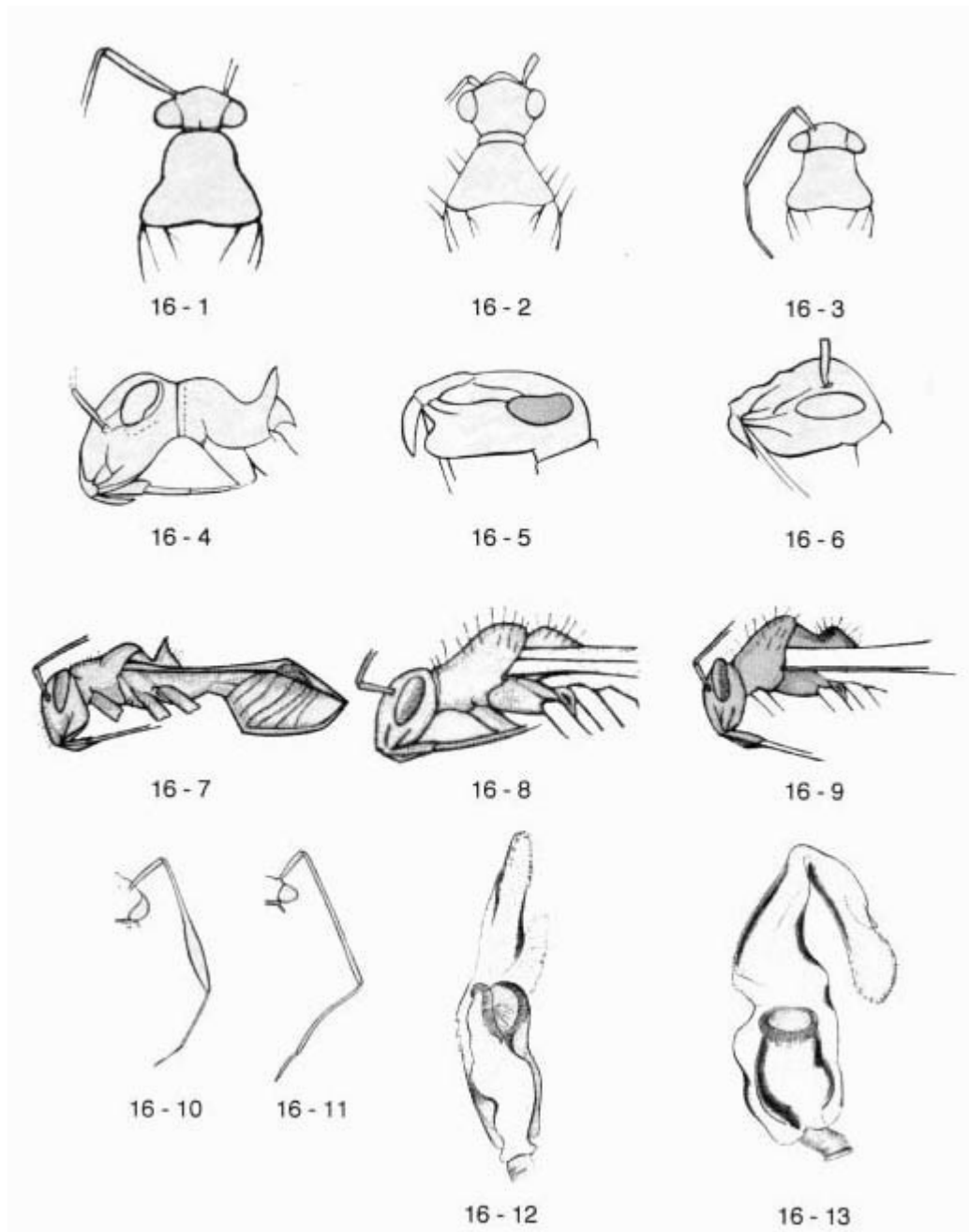


Figura 16A - Caracteres morfológicos para utilização na chave taxonômica.