

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

DESCRIÇÃO DE QUATRO NOVAS ESPÉCIES DE *Belostoma*
LATREILLE, 1807 E ANÁLISE CLADÍSTICA DO GRUPO B.
plebejum SENSU NIESER, 1975 (INSECTA: HETEROPTERA:
BELOSTOMATIDAE)



JOSÉ RICARDO INACIO RIBEIRO

2005

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

DESCRIÇÃO DE QUATRO NOVAS ESPÉCIES DE *Belostoma*

LATREILLE, 1807 E ANÁLISE CLADÍSTICA DO GRUPO *B. plebejum*

SENSU NIESER, 1975 (INSECTA: HETEROPTERA:

BELOSTOMATIDAE)

JOSÉ RICARDO INACIO RIBEIRO

Tese de Doutorado apresentada à Coordenação de Pós-graduação em Zoologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Jorge Luiz Nessimian

Rio de Janeiro

Maio de 2005

DESCRIÇÃO DE QUATRO NOVAS ESPÉCIES DE *Belostoma* LATREILLE, 1807 E
ANÁLISE CLADÍSTICA DO GRUPO *B. plebejum* SENSU NIESER, 1975 (INSECTA:
HETEROPTERA: BELOSTOMATIDAE)

JOSÉ RICARDO INACIO RIBEIRO

ORIENTADOR: JORGE LUIZ NESSIMIAN

Tese de Doutorado submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Aprovada por:

Presidente, Prof.

Prof.

Prof.

Prof.

Prof.

Rio de Janeiro, maio de 2005

Trabalho realizado no Departamento de Entomologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ); Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, UFRJ e Departamento de Parasitologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG).

Orientador: Jorge Luiz Nessimian

Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil

Capa: *Belostoma micantulum* (Stål, 1860), vista dorsal.

FICHA CATALOGRÁFICA

RIBEIRO, José Ricardo Inacio

Descrição de quatro novas espécies de *Belostoma* Latreille, 1807 e análise cladística do grupo *B. plebejum sensu* Nieser, 1975 (Insecta: Heteroptera: Belostomatidae)/ José Ricardo Inacio Ribeiro. – Rio de Janeiro: UFRJ, Museu Nacional, 2005.

xvii, 155f.: il.; 30 cm.

Orientador: Jorge Luiz Nessimian

Tese (doutorado) – UFRJ/ Museu Nacional/ Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), 2005.

Referências: f. 108-114.

1. *Belostoma*. 2. Hemiptera. 3. Sistemática. 4. Brasil. 5. Filogenia. 6. Taxonomia. I. Nessimian, Jorge Luiz. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia). III. Título.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, à minha irmã e ao meu tio, por todo o incentivo, a dedicação e, sobretudo, o amor que nunca deixaram de me dar.

À Luciane, uma flor muito querida.

Ao amigo e orientador Prof. Dr. Jorge Luiz Nessimian (Instituto de Biologia, UFRJ), pelo incentivo, pelas tardes agradáveis de sexta-feira (discutindo coisas não relacionadas à tese!), pela oportunidade de ingressar no mundo maravilhoso da Entomologia em 1995, quando me dei conta que era isso mesmo que eu queria. Obrigado pela amizade concedida, bem como pelas ótimas oportunidades de me fazer pensar de outra forma quando tudo me levava a ver apenas uma solução. Obrigado pelas discussões na etapa final deste trabalho.

Ao amigo Prof. Dr. Alan Lane de Melo (Instituto de Ciências Biológicas, UFMG), pelo grande apoio concedido em grande parte deste trabalho, quando sem me conhecer, me recebeu em sua casa e me ensinou muito do que sei hoje acerca da taxonomia de percevejos aquáticos. Obrigado pela confiança, pela assistência em alguns momentos (lembra-se do Congresso Internacional de Entomologia?) e pelos consideráveis conselhos fornecidos durante grande parte deste trabalho. Obrigado por me fazer conhecer pessoas importantes, as quais foram imprescindíveis na etapa inicial deste trabalho, quando eu pretendia, ainda, trabalhar com Biologia Molecular. Obrigado também pelos momentos agradáveis no “Buteco” da biologia da UFMG, às sextas-feiras.

Ao amigo, que cada vez se torna mais surpreendente para mim, Prof. Dr. Alcimar do Lago Carvalho (Museu Nacional, UFRJ), pelas opiniões importantíssimas fornecidas, principalmente, na etapa final deste trabalho. Obrigado pelos puxões de orelha, sempre nos

momentos certos, fazendo com que eu avaliasse melhor muitas situações de minha vida (algumas até relacionadas ao campo musical) e pela leitura crítica de manuscritos.

Ao amigo Prof. Dr. Gabriel Mejdalani (Museu Nacional, UFRJ), que me recebeu de uma forma muito querida no Museu Nacional. Obrigado por ter me concedido livre acesso à coleção de percevejos aquáticos e pelas inúmeras discussões realizadas naqueles maravilhosos seminários, os quais, sem eles, eu não poderia ter terminado este trabalho e às quais devo muito do meu crescimento profissional. Obrigado pelos puxões de orelha bem merecidos quando cometi atitudes equivocadas. Obrigado pela revisão cuidadosa e leitura crítica de diversos manuscritos, além dos convites para ministrar palestras e aulas.

Ao amigo Johann Becker (*in memoriam*), pelo fornecimento de referências de extrema importância para a confecção deste trabalho. Obrigado pelas discussões interessantes acerca da biologia de percevejos.

Ao amigo “rabugento” Prof. Dr. Nelson Ferreira-Jr. (Instituto de Biologia, UFRJ), pelo auxílio, paciência e pelas inúmeras discussões realizadas nos seminários quase virtuais sobre sistemática filogenética, contribuindo para o meu crescimento profissional. Obrigado pelos convites para ministrar as aulas de insetos sociais na disciplina Entomologia I.

À amiga Profa Dra Ana Lia Estévez (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Museo de La Plata), pelas poucas, mas maravilhosas sugestões e idéias sobre a adoção de novas estruturas para a obtenção de caracteres para as análises realizadas neste estudo. Obrigado pela recepção carinhosa em La Plata, Argentina e pelo fornecimento de literatura imprescindível (inclusive uma cópia de sua tese!) para a realização deste trabalho.

Aos curadores A. Orosz (HNHM), A. L. Melo (DPIC), A. O. Bachmann (MACN), C. Campaner (MZSP), C. Magalhães (INPA), D. Pluot-Sigwalt (MNHN), J. L. Nessimian (DZRJ), G. Mejdalani (MNRJ), P. Grootaert (ISNB), R. T. Schuh (AMNH) e R. W. Brooks

(SEMC), pelo empréstimo dos espécimes usados neste estudo.

À amiga Daniela M. Takiya, pelo carinho e pelas dicas sobre o *PAUP* e à amiga Paula C. Ceotto, pelas valiosas dicas sobre “vida”.

Ao amigo Prof. Dr. Márcio Félix (Museu Nacional, UFRJ), pelo apoio e pelas discussões sobre filogenia. Obrigado pelas dicas sobre o *PAUP*, principalmente aquelas referentes ao cálculo do Índice de Bremer.

Ao amigo Márcio Giovani C. Madeira (ELETROBRÁS) e à amiga Camilla Palhares C. Villar (ELETROBRÁS) pela gentileza ao me ensinarem a usar o *ArcView GIS*.

Aos amigos Prof. Dr. Francisco J. Tovar, Prof. Dr. Jesus P. Ramos e Prof. Dr. Orílio Leoncini pela dedicação concedida durante a etapa inicial deste trabalho, quando nós testávamos melhores técnicas para extração do ADN das baratas d'água deste estudo.

Aos amigos Aline A. Rocha, Flávia Vieira O. Aguiar, Marcelo S. Rezende, Maria Alexandra P. L. Gonçalves e Roberta S. Longo, pelo apoio nas horas mais complicadas (que certamente ocorreram!) durante a confecção deste trabalho.

Ao pessoal do grupo vocal H₂M₃, Luisa Silva, Márcio Angeloti, Maristela Tavares e Tânia Vasconcellos, pelos divertidos momentos juntos. Obrigado pelo apoio e carinho de vocês.

Aos amigos componentes e ex-componentes do Laboratório de Entomologia (Instituto de Biologia, UFRJ), pelos momentos agradáveis de convivência: Ana A. Huamantínco A., Ana Lúcia H. de Oliveira, André D. dos Santos, Angela M. Sanseverino, Cristiane H. de Oliveira, Eduardo R. Calil, Prof. José Alfredo P. Dutra, Juliana C. F. de Assis, Leandro L. Dumas, Luana F. da Silva, Luci B. N. Coelho, Prof. Luís Fernando M. Dorvillé (UERJ), Márcia R. de Souza, Maria Inês S. dos Passos, Pedro C. W. de Carvalho, Pedro Henrique R. de Souza, Rafael B. Braga, Raquel S. G. G. Carrijo, Rodrigo Adelson N.

da Silva, Rodrigo Amorim, Sandor C. Buys, Talita Torelli, Viviani P. Alecrim e novos integrantes.

Aos amigos da ELETROBRÁS, Anderson B. Mendes, Fani Baratz, Jorge Luis C. Nascimento, Luciana M. Villalba, Márcia F. Garcia, Simone F. Garcia e Sabrina T. Rocha, pelos momentos de apoio e paciência à minha pessoa.

Ao amigo Rogério N. Mundim (ELETROBRÁS), pela gentileza concedida na etapa final deste trabalho, principalmente, no que concerne à liberação de um dia de trabalho por semana para sua finalização.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão de bolsa de doutorado e alguns outros benefícios.

RESUMO

DESCRIÇÃO DE QUATRO NOVAS ESPÉCIES DE *Belostoma* LATREILLE, 1807 E ANÁLISE CLADÍSTICA DO GRUPO *B. plebejum* SENSU NIESER, 1975 (INSECTA: HETEROPTERA: BELOSTOMATIDAE).

O grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser compreende sete espécies de pequeno porte descritas, sendo distribuídas de Honduras ao sul da América do Sul. Este presente trabalho teve como principais objetivos realizar uma análise cladística para testar o monofiletismo do grupo *B. plebejum* e formular uma hipótese de relacionamento filogenético entre as espécies que o compõe. Durante o estudo do material, para obtenção de caracteres, foram descobertas e descritas quatro novas espécies do grupo-interno: duas do Amazonas, Brasil, similares entre si em termos de carena prosternal, escleritos axilares e de genitália masculina, e outras duas espécies, uma de Minas Gerais, Brasil e uma de Mato Grosso, Brasil, sendo bastante similares à *B. plebejum* (Stål) no que concerne à forma geral do corpo e à genitália masculina. Uma chave de identificação para as espécies do grupo foi elaborada. Estruturas dos escleritos axilares e do sistema de acoplamento dos hemiélitros ao corpo (sistema casa-botão) foram usadas, pela primeira vez, na obtenção de características de importância taxonômica e sistemática para o grupo. As hipóteses potenciais formuladas de homologia resultaram em 48 caracteres com seus estados distribuídos entre 31 táxons na matriz das análises, sendo 14 como grupos-externos pertencentes aos grupos *B. denticolle sensu* Lauck, *B. minor sensu* Lauck e *B. oxyurum sensu* Lauck. Essas espécies foram submetidas a dez análises de parcimônia com diferentes esquemas de ordenação, pesagem e inclusão ou exclusão de caracteres, a fim de avaliar os possíveis efeitos desses procedimentos. A análise 3 — aquela com as pressuposições *a priori* mais convenientes sobre a evolução dos caracteres deste estudo — resultou em cinco árvores mais parcimoniosas, com 120 passos, IC = 0,41, IR = 0,73 e RC = 0,30. O monofiletismo do grupo *B. plebejum* não foi refutado em todas as análises realizadas. Um clado com as espécies do grupo *B. pygmeum sensu* Lauck esteve presente em todas as análises, sugerindo que esse grupo é monofilético. Em sete análises, esse grupo forma um grupo monofilético com um clado formado pelas novas espécies *Belostoma* sp.1 e *Belostoma* sp.2. O teste de integridade filogenética (DE PINNA, 1999) foi aplicado a cinco espécies do grupo-interno: *B. lariversi* De Carlo, *B. micantulum* (Stål), *B. minusculum* (Uhler), *B. nicaeum* Estévez e *B. pygmeum* (Dufour). Dentre essas, *B. lariversi*, *B. minusculum* e *B. pygmeum* não foram refutadas como espécies. Para alguns autores, *B. micantulum* é uma espécie

considerada um complexo de algumas outras. Neste estudo, suas variações ora ficaram em parafiletismo, ora formaram ou integraram politomias, indicando a necessidade de sua redefinição para que formem um grupo monofilético.

Palavras-chave: *Belostoma*, análise cladística, Nepomorpha, barata d'água, Belostomatidae, morfologia, taxonomia, filogenia, descrição de novas espécies, chave para espécies, teste de integridade filogenética, Região Neotropical, Brasil.

ABSTRACT

FOUR NEW SPECIES OF *Belostoma* LATREILLE, 1807 AND CLADISTIC ANALYSIS OF *B. plebejum* SPECIES GROUP *SENSU* NIESER, 1975 (INSECTA: HETEROPTERA: BELOSTOMATIDAE).

Belostoma plebejum species group *sensu* Nieser comprises seven extant small species of giant water bugs, currently reported from Honduras to southern South America. The main goals of this thesis were to conduct a cladistic analysis to test the monophyly of *B. plebejum* species group and to develop a phylogenetic hypothesis for the group. During the study of the specimens, four new species of the group were discovered and described, being employed as components of the ingroup in the analysis. The prosternal keel, axillary sclerites, and male genitalia structures are similar between two species from Amazonas, Brazil, while the other two species, one from Minas Gerais, Brazil and another from Mato Grosso, Brazil, are similar to *B. plebejum* (Stål) in the body shape and male genitalia structures. A key to species of *B. plebejum* group was included. Features based on the study of axillary sclerites and the hemelytra-locking mechanisms (the knob-and-socket system) were used for the first time. Putative homology hypotheses were coded as 48 characters for 31 terminal taxons, including 14 outgroups from *B. denticolle sensu* Lauck species group, *B. minor sensu* Lauck species group, and *B. oxyurum sensu* Lauck species group. In order to test procedures as weighting and ordering of characters, ten parsimony analyses of this data set were performed, each with different inclusion or exclusion, weighting and ordering of characters. The analysis 3 yielded five most parsimonious trees with length = 120, CI = 0.41, RI = 0.73 and RC = 0.30, which presented a set of more convenient *a priori* constrained assumptions. The monophyly of *B. plebejum* species group as currently defined is not refuted in none of the performed analysis. *Belostoma pygmeum sensu* Lauck species group appeared as a clade in every analysis, suggesting that this group is monophyletic. In seven analysis *Belostoma* sp.1 and *Belostoma* sp.2 form a clade, which is the sister group of *B. pygmeum* species group. The test of phylogenetic integrity (DE PINNA, 1999) was applied to the following five species of the ingroup: *B. lariversi* De Carlo, *B. micantulum* (Stål), *B. minusculum* (Uhler), *B. nicaeum* Estévez and *B. pygmeum* (Dufour). *Belostoma lariversi*, *B. minusculum* and *B. pygmeum* were not refuted as species. *Belostoma micantulum* has been considered by some authors as a complex of species. There was no strong support for monophyly of *B. micantulum*, which

appeared as paraphyletic or polyphyletic in the analysis; the species should be redefined in order to correspond to a monophyletic assemblage.

Key-words: *Belostoma*, cladistic analysis, Nepomorpha, giant water bug, Belostomatidae, morphology, taxonomy, phylogeny, description of new species, key to species, test of phylogenetic integrity, Neotropics, Brazil.

SUMÁRIO

Agradecimentosvi

Resumox

Abstractxi

Sumárioxiv

1. INTRODUÇÃO 1

1.1. Considerações gerais 1

1.1.1. Aspectos da sistemática da família Belostomatidae 1

1.1.2. Aspectos da sistemática do gênero *Belostoma* 3

1.2. Histórico 5

1.2.1. Considerações taxonômicas sobre o grupo *B. plebejum* 5

1.3. Objetivos 7

2. MATERIAL, TÉCNICAS E METODOLOGIAS 9

2.1. Espécimes estudados 9

2.1.1. Lista do material examinado 11

2.1.1.1. Grupo *B. denticolle sensu* Estévez & Polhemus, 2001 (GE) 11

2.1.1.2. Grupo *B. minor sensu* Lauck, 1962 (GE) 12

2.1.1.3. Grupo *B. oxyurum sensu* Estévez, 1996 (GE) 13

2.1.1.4. Grupo *B. plebejum sensu* Nieser, 1975 (GI) 15

2.2. Procedimentos gerais 20

2.2.1. Medidas, ilustrações, terminologias e técnicas 20

2.2.1.1. Escleritos axilares da base da asa posterior 21

2.2.1.2. Sistema de acoplamento dos hemiélitros ao corpo do tipo “casa-botão”	22
2.2.1.3. Falossoma	23
2.3. Procedimentos em sistemática	24
2.3.1. Levantamento de caracteres	24
2.3.2. Descrição da metodologia	25
2.3.3. Medidas, relações calculadas e outros caracteres multiestado	26
2.3.4. Tratamento das variações intra-específicas	27
2.3.5. Construção de cladogramas	28
2.3.6. Procedimentos para a análise de suporte dos clados obtidos	29
3. RESULTADOS	31
3.1. Descrição de quatro espécies de <i>Belostoma</i> do grupo <i>B. plebejum</i>	31
3.1.1. Grupo <i>Belostoma plebejum sensu</i> Nieser, 1975	32
3.1.1.1. <i>Belostoma</i> sp.1	32
3.1.1.2. <i>Belostoma</i> sp.2	35
3.1.1.3. <i>Belostoma</i> sp.3	38
3.1.1.4. <i>Belostoma</i> sp.4	40
3.2. Chave de identificação para as espécies do grupo <i>Belostoma plebejum</i>	43
3.3. Análise cladística do grupo <i>B. plebejum sensu</i> Nieser, 1975	47
3.3.1. Lista comentada de caracteres	50
4. DISCUSSÃO	91
4.1. Filogenia	91
4.1.1. Monofiletismo do grupo <i>B. plebejum</i>	91
4.1.2. Monofiletismo do grupo <i>B. pygmeum</i>	94
4.1.3. Posição filogenética de “ <i>B. minusculum</i> ”, <i>B. parvum</i> , <i>Belostoma</i> sp.3 e <i>Belostoma</i>	

sp.4	95
4.2. Integridade filogenética	97
4.3. O uso de diferentes esquemas de ordenação e pesagens de caracteres	100
5. CONCLUSÕES	104
6. REFERÊNCIAS	108
7. FIGURAS E TABELAS	115
7.1. Sumário das figuras e tabelas	115
Figuras e tabelas	126
8. APÊNDICE	153
Apêndice 1	154
Apêndice 2	155

“[...] uma nova verdade científica não triunfa convencendo seus oponentes [...] mas porque seus oponentes finalmente morrem e uma nova geração cresce familiarizada com ela”.

KUHN (1971)

“[...] Muitos classificam minhas fotografias de “realistas”. Na verdade, o que existe de realidade nelas está na acuidade óptica; mas seus *tons* constituem, definitivamente, um “distanciamento da realidade”. O observador pode considerar as fotos realistas porque seu efeito visual é plausível, mas, se fosse possível compará-las com os objetos ou as cenas originais, as diferenças seriam surpreendentes.”

ADAMS (2002)

1 – INTRODUÇÃO

1.1 – Considerações gerais

1.1.1 – Aspectos da sistemática da família Belostomatidae

Belostomatidae Leach, 1815 compreende oito gêneros com aproximadamente 150 espécies descritas, das quais cerca de cem ocorrem no Novo Mundo (LAUCK & MENKE, 1961; POLHEMUS, 1995). Grupo com ampla distribuição, não ocorre apenas nas regiões Ártica e Antártica, em grande parte da Europa e no nordeste da Ásia (MERRITT & CUMMINS, 1996; SCHUH & SLATER, 1995).

A posição filogenética de Belostomatidae foi discutida inicialmente por SPOONER (1938), o qual indicou proximidade morfológica entre Nepidae Latreille, 1802 e Belostomatidae. Entre as principais características que não refutavam essa hipótese, destacava-se a presença de três ramificações na alavanca mandibular. LAUCK & MENKE (1961) também sugeriram tal proximidade. Segundo Larsén (1938) *apud* LAUCK & MENKE (1961), similaridades na genitália, nos apêndices respiratórios e na musculatura abdominal eram fortes indícios disso. O falo conspícuo dos representantes dessas duas famílias, com o ápice totalmente esclerosado (condição única entre os Heteroptera) também foi apontado como indício de parentesco (DUPUIS, 1955).

Quanto ao monofiletismo de Belostomatidae, CHINA (1955) e LAUCK & MENKE (1961) apontaram características que já sugeriam a possível condição monofilética da família, tal como os sífões respiratórios retráteis. A hipótese do monofiletismo dessa família foi verificada por MAHNER (1993) e RIEGER (1976), o qual não foi refutada. As seguintes sinapomorfias condicionaram o grupo: metepisterno muito desenvolvido nas ninfas e uma faixa pilosa conspicua presente no conectivo dos adultos. No que concerne ao posicionamento filogenético de Nepidae, MAHNER (1993) sugeriu, a partir da Sistemática Filogenética, Belostomatidae como seu grupo-irmão, constituindo a superfamília Nepoidea Mahner, 1993. SCHUH & SLATER (1995) destacaram a condição não retrátil dos sífões e a origem destes no oitavo segmento abdominal como sinapomorfias. Conforme MAHNER (1993), entretanto, a condição não retrátil dos sífões foi considerada uma condição plesiomórfica para os representantes de Nepidae.

LAUCK & MENKE (1961) sugeriram, a partir de uma árvore filogenética, que Belostomatinae Lauck & Menke, 1961 é a mais especializada das subfamílias, apresentando, como características exclusivas, os esternitos abdominais não divididos por sutura e o hábito dos machos cuidarem e carregarem os ovos sobre os hemiélitros. Muito peculiar, tal comportamento envolve uma série possivelmente gradativa de condutas, as quais aumentam as chances de sucesso no desenvolvimento dos ovos acolhidos pelos machos e na eclosão das ninfas (em *Abedus* Stål, 1862, v. KRAUS *et al.*, 1989; SMITH, 1976). Esse tipo de cuidado parental, um comportamento pré-social, conforme definido em WILSON (1971), é registrado em representantes de apenas três famílias de insetos atuais: Belostomatidae, Coreidae Leach, 1815 (*e.g.* WEBER, 1930) e Pentatomidae Leach, 1815. Esse comportamento é conhecido como um dos melhores exemplos de cuidado parental pós-zigótico em insetos (*e.g.* CROWE & ALEXANDER-JR., 1988). A topologia sugerida indicou, ainda, que Horvathiniinae Lauck & Menke, 1961 ocupa uma posição

intermediária entre Lethocerinae Lauck & Menke, 1961 e Belostomatinae.

Na análise cladística realizada por MAHNER (1993), as subfamílias criadas por LAUCK & MENKE (1961) permaneceram bem sustentadas, e muitas características apontadas por esses autores se mostraram importantes no auxílio do levantamento de caracteres¹ da sua análise. MAHNER (1993), além de sustentar o monofiletismo das três subfamílias, indica que Horvathiniinae e Belostomatinae são grupos-irmãos, compartilhando a condição fusionada do falossoma² ao divertículo ventral. Dentro de Belostomatinae, o autor cria a tribo Belostomatini Mahner, 1993, constituída pelos gêneros *Abedus* e *Belostoma*. A tribo foi definida pela presença de dois artículos e uma garra nos tarsos anteriores de seus representantes. Interessantemente, a hipótese de proximidade filogenética entre *Abedus* e *Belostoma* foi sugerida anteriormente por LAUCK & MENKE (1961) e NIESER (1975), entretanto, sem o uso de metodologias e argumentos consistentes.

1.1.2 – Aspectos da sistemática do gênero *Belostoma*

Com base na subdivisão proposta por LAUCK & MENKE (1961), a subfamília Belostomatinae compreende seis dos oito gêneros descritos. *Belostoma*, um desses seis gêneros, é representado por um grande número de espécies na América do Sul (NIESER, 1975). Das 74 espécies distribuídas na Região Neotropical, 40 foram registradas no Brasil

¹ “Operações de descoberta” *sensu* FROST & KLUGE, 1994, em sistemática.

² Muitos autores tratam-no como falo; entretanto, o que realmente é mostrado ou ilustrado na maior parte dos trabalhos da literatura citada para Belostomatidae é a parte basal do falo, a qual é esclerosada e posterior às placas basais (DUPUIS, 1970). Segundo DUPUIS (1955: 194), “*La paroi du phallosoma des Cryptocerata est le plus souvent totalement membraneuse: chez les Nepidae et Belostomatidae elle se renforce toutefois de sclérifications.*” Nos Nepomorpha, o falossoma funciona como uma cobertura para a parte distal, membranosa, denominada endossoma, o qual fica parcial ou totalmente internalizado no primeiro, tornando sua visualização difícil (DUPUIS, 1970).

até o momento (RIBEIRO, aceito).

A escassez de material em coleções para muitas espécies torna o entendimento da taxonomia do gênero, muitas vezes, difícil (BACHMANN, 1977). Das poucas grandes revisões existentes, algumas antigas (*e.g.* MAYR, 1871) ou incompletas (*e.g.* LAUCK, 1962; 1963; 1964) são os únicos materiais disponíveis para a identificação e o estabelecimento, ainda muito incipiente, da sistemática de suas espécies. Algumas revisões locais e atuais (*e.g.* NIESER & MELO, 1997, para Minas Gerais; RIBEIRO, aceito, para o sudeste do Brasil), aparentemente, resolveram alguns dos problemas outrora erigidos nos trabalhos de revisão mencionados anteriormente. Interessantemente, das revisões conhecidas, os trabalhos de LAUCK (1962, 1963, 1964) foram bastante importantes, mesmo que ainda incompletos, pois as descrições das espécies tratadas foram realizadas com base no estudo morfológico do falossoma. O estudo dessa estrutura e o seu uso na taxonomia do gênero têm contribuído, desde então, para a identificação e descrição mais criteriosas de algumas espécies consideradas possuir proximidade morfológica. Essa estrutura é provavelmente uma das mais importantes para a determinação das espécies de *Belostoma* atualmente, pois algumas delas não podem ser identificadas sem a sua observação (LAUCK, 1962).

Os trabalhos de LAUCK (1962, 1963, 1964) não trataram daquelas espécies cujos representantes eram de pequeno porte, pois nessas, possivelmente, a dificuldade encontrada pelo autor em estudar e compreender sua taxonomia estaria relacionada ao fato de serem espécies com proximidade morfológica muito grande (ESTÉVEZ, 1996). Ainda assim, nessa revisão, o gênero *Belostoma* foi organizado em 16 grupos de espécies, a partir de uma avaliação da similaridade morfológica geral entre esses táxons. Os seguintes grupos e suas respectivas espécies não tiveram sua taxonomia detalhada: grupos *B. denticolle* Lauck, 1962, *B. oxyurum* Lauck, 1962, *B. plebejum* Lauck, 1962 e *B. pygmeum* Lauck, 1962.

Existem poucos estudos sobre as relações filogenéticas entre os gêneros da família Belostomatidae, empregando-se a metodologia cladística. Nas poucas análises filogenéticas dos gêneros dessa família realizadas, a hipótese de monofiletismo de *Belostoma* tem sido refutada. MAHNER (1993), por exemplo, não detectou autapomorfias para *Belostoma*³, o que, em sua análise, gerou um nó espúrio. Em Belostomatini, só *Abedus* é sustentado, apresentando a área membranosa do hemiélitro reduzida como autapomorfia. Interessantemente, LAUCK & MENKE (1961) já citavam *Abedus* e *Belostoma* como gêneros estreitamente relacionados, sugerindo *Abedus* como o gênero mais recente entre os dois, pois é o que apresenta mais especializações (e.g. redução da área membranosa do hemiélitro) e uma área de distribuição mais restrita [*sic!*]. Para *Belostoma*, esses autores sugeriram, ainda, que a condição muito desenvolvida do divertículo ventral do falo seria uma característica diagnóstica.

1.2 – Histórico

1.2.1 – Considerações taxonômicas sobre o grupo *B. plebejum*

O grupo *B. plebejum sensu* Nieser, 1975 é composto de sete espécies conhecidas, ocorrendo da América Central (Honduras) ao sul da América do Sul (Argentina) (ESTÉVEZ, 1996; RIBEIRO, aceito). *Belostoma nicaeum* Estévez, 1996 e *B. parvum* Estévez, 1996 estão restritas ao norte da América do Sul. *B. minusculum* (Uhler, 1884) ocorre de Honduras à Venezuela. As espécies *B. lariversi* De Carlo, 1960, *B. plebejum* (Stål, 1860) e *B. pygmeum* (Dufour, 1863) foram registradas no Sul do Brasil (Paraná), Uruguai e Paraguai,

³ Um metatáxon (*sensu* DE PINNA, 1991).

estendendo-se para a Bolívia e o Peru. *Belostoma micantulum* (Stål, 1860) é a espécie com maior área de distribuição na América do Sul, ocorrendo desde a Venezuela até a Argentina (ESTÉVEZ, 1996).

No que concerne às espécies do grupo *B. plebejum*, poucos estudos acerca de sua taxonomia foram realizados. O fato possivelmente se deve à escassez de material em coleções brasileiras e pela particularidade de ser praticamente impossível identificar as fêmeas de certas espécies (RIBEIRO, 1999).

Ao ser proposto por LAUCK (1962), o grupo *B. plebejum* compreendia as espécies *B. micantulum*, *B. minusculum* e *B. plebejum*. LAUCK (1962) definiu o grupo *B. plebejum* com base na existência de uma protuberância apicoventral no divertículo ventral do falo (e.g. Fig. 19, Prt), condição essa, entretanto, considerada duvidosa na época. LAUCK (1962) não tratou as espécies do grupo de forma mais detalhada, isto é, com descrições pormenorizadas em seus trabalhos, embora o tenha incluído em uma chave de identificação para os grupos de espécies propostos por ele. Com base no espessamento conspicuo das margens látero-dorsais do divertículo ventral (Mdo, Figs 90, 114, 130), LAUCK (1962) definiu o grupo *B. pygmeum*, o qual compreendia as espécies *B. lariversi* e *B. pygmeum*. Apesar de ter estabelecido seus integrantes como diferentes dos do grupo *B. plebejum*, não tratou essas espécies de forma mais detalhada também, embora tenha incluído esse grupo na mesma chave de identificação para os grupos de espécies propostos por ele. Segundo NIESER (1975), a condição conspícua do divertículo ventral nessas duas espécies representaria um caso extremo de especialização dos representantes das espécies do grupo *B. plebejum*, o que o fez considerar as espécies do grupo *B. pygmeum* como parte desse grupo. ESTÉVEZ (1996) adicionou posteriormente, em concordância ao estudo de NIESER (1975), as novas espécies *B. nicaeum* e *B. parvum* ao grupo. Além disso, comentou que o aspecto arredondado e pouco proeminente da carena prosternal é uma característica

compartilhada por todas as espécies do grupo. No entanto, a característica mais evidente é, provavelmente, a referente à condição do falo, curvado ventralmente (*e.g.*, Figs 20, 25) (ESTÉVEZ, 1996; NIESER, 1975), a qual distingue todas as espécies do grupo das demais do gênero *Belostoma*.

Pretendeu-se, neste trabalho, realizar pela primeira vez uma análise cladística das espécies do grupo *B. plebejum*, para testar o seu monofiletismo conforme sugerido por ESTÉVEZ (1996) e formular uma hipótese de relacionamento filogenético entre as espécies do grupo. Durante o levantamento de espécimes para tal, bem como de caracteres, quatro novas espécies do Brasil foram descritas e serviram de base para o estudo sobre as relações filogenéticas entre as espécies do grupo *B. plebejum sensu* Nieser, 1975, acima mencionado. Notas taxonômicas foram incluídas, bem como um mapa mostrando a distribuição geográfica conhecida das quatro novas espécies. Uma chave de identificação foi preparada com base em todos os espécimes examinados do grupo-interno deste estudo. Alguns espécimes, para os quais foram observadas variações intra-específicas, foram submetidos ao teste de integridade filogenética (DE PINNA, 1999).

1.3 – Objetivos

Este trabalho apresenta os seguintes objetivos:

- Contribuir para o conhecimento taxonômico das espécies de pequeno porte do gênero *Belostoma*, a partir dos seguintes objetivos específicos:
 - a) descrição de quatro novas espécies de *Belostoma*, as quais integraram o grupo-interno das análises cladísticas deste estudo;
 - b) elaborar uma chave de identificação para as espécies do grupo *B. plebejum sensu*

Nieser, 1975.

- Construir cladogramas maximamente parcimoniosos que expressem propostas de relações filogenéticas entre as espécies de *Belostoma* do grupo *B. plebejum sensu* Nieser, 1975, a partir de caracteres da morfologia externa e da genitália masculina dos adultos, com seus seguintes objetivos específicos:
 - a) testar a condição monofilética do grupo *B. plebejum*;
 - b) descrever os caracteres da morfologia externa e de genitália masculina de importância na sistemática do grupo;
 - b) verificar a integridade filogenética (*sensu* DE PINNA, 1999) dos grupos de espécimes candidatos a espécies putativas do grupo-interno deste estudo, em que alguma variação intra-específica foi encontrada (interpretada na matriz como diferentes estados de um caráter multiestado);
 - c) pesquisar os efeitos da inclusão de medidas e relações que podem ter sobreposição de valores e do ordenamento de caracteres multiestado na matriz de caracteres deste estudo.

2 – MATERIAL, TÉCNICAS E METODOLOGIAS

“[...] Modelos nos permitem simular o que deverá acontecer sob certas condições. Com seu auxílio, simulamos situações sem que elas jamais aconteçam. Isso nos permite ajustar o comportamento ou para evitar ou para provocar determinado futuro. Os modelos economizam o corpo.” (ALVES, 2003: 67).

“Métodos contêm sempre uma metafísica; inconscientemente, eles revelam conclusões que, freqüentemente, afirmam ainda não conhecer.”

A. Camus *in* ALVES (2003: 97).

2.1 – Espécimes estudados

Foram usados para este trabalho cerca de 130 exemplares adultos de todas as espécies dos grupos estudados. O material estudado é proveniente de coleções do American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos da América (AMNH)⁴; Departamento de Parasitologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Minas Gerais, Brasil (DPIC); Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (DZRJ);

⁴ Todos os acrônimos estabelecidos conforme ARNETT-JR. *et al.* (1993), exceto DZRJ e MNRJ.

Hungarian Natural History Museum, Budapeste, Hungria (HNHM); Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelas, Bélgica (ISNB); Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Brasil (INPA); Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, Argentina (MACN); Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (MNRJ); Museu National d'Histoire Naturelle, Paris, França (MNHN); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZSP) e do Snow Entomological Museum, University of Kansas, Lawrence, Estados Unidos da América (SEMC).

A citação do material examinado está em ordem analítica, do Norte para o Sul. Adotaram-se vírgulas para separar as diferentes informações de um mesmo espécime (localidade, data de coleta, coletor e identificador, caso houver), informações entre parênteses para indicar os coletores e as instituições que armazenam as respectivas coleções de insetos e pontos ou ponto-e-vírgulas (no caso dos espécimes conterem informações iguais) para separar um espécime de outro. Eventualmente, pontos de interrogação foram utilizados para indicar dúvidas na grafia ou na localização precisa do material, enquanto aspas foram utilizadas para citar termos não muito claros, da mesma forma que se encontram na etiqueta do espécime. Estados, departamentos e províncias são indicados na lista, em *itálico*. Na lista abaixo, os membros do grupo-externo estão assinalados pela sigla “GE”, enquanto que os do grupo-interno, por “GI”. As indicações “1”, “2” e “3” referem-se aos espécimes com diferentes traços morfológicos encontrados. Ainda na listagem, a letra “m” é referente ao sexo masculino e “f” ao sexo feminino. O termo “padrão *stripe*”⁵ refere-se ao polimorfismo de cor encontrado em muitas espécies de *Belostoma*, o qual é caracterizado pela existência de uma faixa longitudinal mediana

⁵ Possivelmente, o polimorfismo de cor é determinado por um (em *Abedus*) ou vários genes (em *Belostoma*) (SMITH, 1976).

esbranquiçada situada dorsalmente, estendendo-se da cabeça à ponta do hemiélitro. A lista de material examinado das quatro novas espécies encontra-se associada à descrição formal de cada uma.

2.1.1 – Lista do material examinado

2.1.1.1 – Grupo *B. denticolle* sensu Estévez & Polhemus, 2001 (GE)

Belostoma amazonum Estévez & Polhemus, 2001

Belostoma amazonum [1]:

BRASIL. *Pará* — [sem localidade e data mais precisas], ([?] Baker), “J. R. de la Torre-Bueno collection K. U.”, A. L. Estévez det. 1985: 4 m e 2 f (SEMC); 1 m (SEMC 6480), J. D. Lattin det. 1951 [como *B. micantulum*]: 1 m (SEMC); D. R. Lauck det. [como *B. micantulum*], N. Nieser det. [como *B. denticolle*]: 1 f. *Amazonas* — Manaus, Estrada AM-010 km 64, [“3013”], 29.I.1970, (A. Faustino), J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 m (INPA 0021040). “Amazonasgebiet”, Rio Tapajós, Lago Juncanga, “S. 344”, 25.II.1948, (H. Sioli), H. H. Weber det. 1966 [como *B. micantulum*], J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (INPA 0020887). BR-174 km 45, 08.IV.1982, (E. L. Oliveira), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (INPA 0020952).

Belostoma amazonum [2]:

Amazonas — Lago do Janauacá [“31 f”], 26.III.1988, (L. C. Machado), J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 f (INPA 0020914).

Belostoma denticolle Montandon, 1903

Belostoma denticolle [1]:

BRASIL. *Roraima* — Caracará, 13.V.1977, (N. D. Penny), J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 m (INPA 0021017). *Amapá* — Porto Santana [1000 m de altitude], [?].II-VI.1961, [sem coletor], J. R. I. Ribeiro det. 2000: 1 f (MNRJ). *Pará* — Jacareacanga, [?].VI.1970, (M. Alvarenga), J. R. I. Ribeiro det. 2000: 1 f (AMNH).

Amazonas — Rio Solimões, Ilha da Marchantaria, Lago Janauari [em raízes de *Paspalum* sp.], 03.VIII.1998, (J. L. Nessimian), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 2 m (DZRJ 969). Rodovia AM-010 km 95, 04.XII.1976, (B. M. Mascarenhas), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (INPA 0020957). *Mato Grosso* — Porto Velho, Rio Tapirapé, 18.XII.1962, (B. Malkin), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (AMNH). *Minas Gerais* — Gagé, [sem data], (A[?]), A. L. Melo det.: 1 m (DPIC 198).

Belostoma denticolle [2]:

BRASIL. *Amazonas* — Rio Solimões, Ilha da Marchantaria, Lago Janauari [em raízes de *Paspalum* sp.], 03.VIII.1998, (J. L. Nessimian), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 2 m e 1 f (DZRJ 969). *Bahia* — Caetitê [horto, de dia], 16.VII.2001, (N. Ferreira-Jr.), J. R. I. Ribeiro det. 2002: 1 m (DZRJ).

Belostoma denticolle [3]:

BRASIL. *Amazonas* — Estrada AM-010 km 45 [sem outras informações], 25.IV.1982, (E. F. Ribeiro), J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 m (INPA 0020937). Rio Solimões, Ilha da Marchantaria, Lago Janauari [em raízes de *Paspalum* sp.], 03.VIII.1998, (J. L. Nessimian), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 m e 1 f (DZRJ 969).

2.1.1.2 – Grupo *B. minor sensu* Lauck, 1962 (GE)

Belostoma minor (Palisot de Beauvois, 1805)

Belostoma minor [1]:

CUBA. *Pinar del Rio* — Cabanas, [“P. dR.”], 05-08.IX.1913, [sem coletor], D. R. Lauck det. 19[?]: 1 m [com ovos sobre os hemiélitros] (AMNH 3330); H. G. B. [?] det. [como *B. apache*], D. R. Lauck det. 1959: 1 f (AMNH 3330).

Belostoma minor [2]:

CUBA. *Pinar del Rio* — Cabanas[?], [“P. dR.”] [sem localidade mais precisa], 09-24.IX.1913, [sem coletor], D. R. Lauck det. 1959: 1 f (AMNH 3333).

2.1.1.3 – Grupo *B. oxyurum* sensu Estévez, 1996 (GE)

Belostoma candidulum Montandon, 1903

Belostoma candidulum [1]:

BRASIL. *Goiás* — Rio Verde, [?].IV.1986, (J. C. M. Carvalho), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 f (MNRJ 125). *Minas Gerais* — “C. [?] Rio Claro”, [?] 1947, (J. C. M. Carvalho), J. A. de Carlo det.: 1 f (MNRJ 161). Barra de Paraopeba, [sem data], (V. Souza), J. A. de Carlo det. [como *B. horvathi*], J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 m (MNRJ 168). Viçosa, Universidade Federal de Viçosa (UFV), 15.VII.1997, (E. R. da Silva), J. R. I. Ribeiro det. 1999: 1 f (DZRJ 546). 54 km NO de Campina Verde, Bacia do Rio Paraná, 15.IX.1994, (W. Costa e A. Sarraf), J. R. I. Ribeiro det. 1999: 1 f (DZRJ 506). *Rio de Janeiro* — Maricá, Restinga de Marica [“poça 4”], 10.XI.1995, (J. R. I. Ribeiro), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m [com ovos sobre os hemiélitros] (DZRJ 41). *São Paulo* — Piraju [alagado em pedreira abandonada], 01.I.2001, (P. M. Carvalho), J. R. I. Ribeiro det. 2002: 1 m [com ovos sobre os hemiélitros] e 3 f (DZRJ). *Santa Catarina* — Nova Teutônia, I.1954, (F. Plaumann), A. L. Estévez det. 1985: 1 m e 1 f (SEMC); [?].X.1956: 1 m e 1 f (SEMC).

Belostoma candidulum [2]:

BRASIL. *Minas Gerais* — Barra de Paraopeba, [sem data], (V. Souza), J. A. de Carlo det.: 1 f (MNRJ 169).

Belostoma oxyurum (Dufour, 1863)

Belostoma oxyurum [1]:

BRASIL. *Paraná* — Bituruna, 1963, ([?] Staviarski), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m [com ovos sobre os hemiélitros] e 1 f (MNRJ); J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 f (MNRJ 124); 1 m e 1 f (MNRJ 127). ARGENTINA. *Buenos Aires* — Chascomús, [sem data], ([?] Daguerre), J. A. de Carlo det.: 2 m (MNRJ 128); 2 m (MACN 39347); [“Prov. Bs. Ag.”], [?].1936: 1 f (MACN 49957).

Belostoma oxyurum [2]:

BRASIL. *Paraná* — Bituruna, 1963, ([?] Staviarski), J. R. I. Ribeiro det. 1999: 1 m (MNRJ 123).

Belostoma horvathi Montandon, 1903:

BRASIL. *Amapá* — Serra do Navio, [“capt.” ?], 29.II.1964, ([?] Mielke), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 m (MNRJ). *Goiás* — Rio Verde, [?].IV.1986, (J. C. M. Carvalho [como “JCMC”]), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (MNRJ 160); 1 f (MNRJ 162). *Minas Gerais* — Barra de Paraopeba, [sem data], (V. Souza), J. A. de Carlo det. [como *B. candidulum*], J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 f (MNRJ 163). Manga, [sem data e coletor], J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (DZRJ 375). Itajubá - Delfim Moreira, Bacia do Rio Grande, Riacho Santo Antônio, [sem data], (C. B. M. Alves), [sem outras informações]: 1 m (DPIC). Lagoa Santa, [sem data e coletor], A. L. Melo det. [como *B. oxyurum*]: 1 m (DPIC 1641). Ouro Branco, [sem data], (A. L. Melo), [sem outras informações]: 1 f (DPIC 657). Viçosa, “Campus da UFV”, 29.III.1994, (M. H. Pereira), N. Nieser det. [como *B. oxyurum*]: 1 m e 1 f (DPIC 1218). *Rio de Janeiro* — Maricá, Restinga de Maricá, 18.X.1996, (J. R. I. Ribeiro), J. R. I. Ribeiro det. 1999: 1 m (DZRJ 18); [brejo], 31.I.1996: 1 m [com ovos sobre os hemiélitros] (DZRJ 78); 16.V.1996: 1 m (DZRJ 308); 08.VII.1996, (N. Ferreira-Jr.), J. R. I. Ribeiro det. 1996: 5 m e 1 f (DZRJ 360). *São Paulo* — Araçá *sic* [= Araçaíba], [sem data e coletor], J. R. de la Torre-Bueno collection – “K.U.”, J. D. Lattin det. 1951 [como *B. apache*], J. R. I. Ribeiro det. 1999: 1 m (SEMC 1063); Itatiba: 1 f [padrão *stripe*] (SEMC 229).

Belostoma sanctulum Montandon, 1903*Belostoma sanctulum* [1]:

BRASIL. *Minas Gerais* — Barra de Paraopeba, [sem data], (V. Souza), J. A. de Carlo det. como *B. horvathi*, J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (MNRJ 172). *Espírito Santo* — [sem localidade mais precisa], 1903, ([?] Fruhstorfer), A. L. Montandon det. 1903, D. R. Lauck det. 1959: 1 m (HNHM); 1 m (ISNB). *Rio de Janeiro* — Maricá [“VIII”], 12.XI.1988, (P. D. Sampaio), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (DZRJ 367); Restinga de Maricá [“AM 86”], 21.I.1988, (E. R. da Silva): 1 f (DZRJ 503). *São Paulo* — Piracicaba, VIII.1974, ([?] Achiel e [?] Abílio), S. de T. Piza-Jr. det. [como *B. amici*], J. R. I. Ribeiro det. 1999: 2 m [com ovos sobre os hemiélitros] (DEES).

Belostoma sanctulum [2]:

BRASIL. *Espírito Santo* — [sem localidade mais precisa], 1903, ([?] Fruhstorfer), A. L. Montandon det. 1903: 1 m (ISNB). *Rio de Janeiro* — Maricá, Restinga de Marica [“brejo 1”], 30-31.I.1996, (J. R. I. Ribeiro), J. R. I. Ribeiro det. 2002: 1 m (DZRJ 78). Teresópolis, Serra do Subaio [represa acima], 07.VI.1996, (E. C. Mendonça), A. L. Melo det. 1999: 1 f (DZRJ 17).

2.1.1.4 – Grupo *B. plebejum* sensu Nieser, 1975 (GI)*Belostoma lariversi* De Carlo, 1960*Belostoma lariversi* [1]:

BRASIL. *Amazonas* — [“Vic. João Pessoa”], São Felipe, Rio Juruá, 10.VII-20.IX.1936, (A. M. Olalla), D. R. Lauck det. 1960: 2 m e 5 f (SEMC 3796). *Mato Grosso* — Porto Velho, Rio Tapirapé, 18.XII.1962, (B. Malkin), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (AMNH). *Minas Gerais* — Pirapora, [?].XI.1975, (M. Alvarenga), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 f (AMNH).

Belostoma lariversi [2]:

BRASIL. *Amazonas* — [“Vic. João Pessoa”], São Felipe, Rio Juruá, 10.VII-20.IX.1936, (A. M. Olalla), D. R. Lauck det. 1960: 2 m (SEMC 3796).

Belostoma micantulum (Stål, 1860)*Belostoma micantulum* [1]:

BRASIL. *Pará* — Belém, Rio Guaná, 22.III.1974, (R. T. Schuh), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 m (AMNH). *Amazonas* — médio Purus, 30.VII.1979, (J. Campbell), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (INPA 0020953); 1 m (INPA 0020954). *Paraíba* — Mamanguape [brejo da pedreira], 06.IX.2001, (C. N. Francischetti), J. R. I. Ribeiro det. 2002: 1 m e 1 f (DZRJ); João Pessoa [vegetação marginal na lagoa da mata do Buraquinho], 04.IX.2001: 1 m (DZRJ). *Mato Grosso* — Sinop, [?].X.1976, (M. Alvarenga), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 m

(AMNH). *Espírito Santo* — Córrego Itá. [?].I.1955, (W. Zikan), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 m e 1 f (MNRJ); [?].I.1956, (W. Grossmann), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (MNRJ). Linhares, Parque Sooretama [“37”], 19[?], (D. Zajciw), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (MNRJ). *Rio de Janeiro* — Macaé, 13.XI.1983, (C. R. Sampaio), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (DZRJ 26).

Belostoma micantulum [2]:

BRASIL. *Pará* — Jacareacanga, [?].XII.1968, (M. Alvarenga), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 m (AMNH). *Amazonas* — “BR-AM-MAO”, 28.XII.1985, (F. A. Peralta), J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 f (INPA 0021026). Parque Nacional do Jaú, Igarapé Miratuca [01° 57' 08" S / 61° 49' 19" O], 14-29.VII.1993, (R. Andreazze, W. Costa e L. Aquino), [lençol com luz mista, mercúrio luz negra BL e BLB], J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 f (INPA 0020880); 1 m (INPA 0020881); 1 f (INPA 0020882); 1 m (INPA 0020883).

Belostoma micantulum [3]:

BRASIL. *Espírito Santo* — Córrego Itá. [?].I.1955, (W. Zikan), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 f (MNRJ).

Belostoma minusculum (Uhler, 1884)

Belostoma minusculum [1]:

BRASIL. *Pará* — [sem localidade mais precisa], [sem data e coletor], “J. R. de la Torre-Bueno collection K. U.”, A. L. Estévez det. 1985 [como *B. pygmeum*]: 2 m (SEMC); “Obydos”, 21.VIII.1919, (H. S. Parish), J. D. Lattin det. 1951 [como *B. micantulum*], A. L. Estévez det. [como *B. pygmeum*]: 1 m (SEMC). *Amazonas* — Lago do Catalão, “Amazonasgebiet” [“Si/Sa-19”], 18.XII.1959, ([?] Sioli e [?] Sattler), H. H. Weber det. 1966 [como *B. micantulum*], J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 f (INPA 0020890); Manaus, km 45, 25.III.1982, (J. W. Moraes): 1 m (INPA 0021025). Rio Negro, Arquipélago de Anavilhanas, Lago Xidaua [“IV.1” ?], 13.VIII.1981, (J. L. Nessimian), J. R. I. Ribeiro det. 2000: 1 f (DZRJ 664). *Mato Grosso* — Porto Velho, Rio Tapirapé, 18.XII.1962, (B. Malkin), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (AMNH); *Minas Gerais* — Pirapora, [?].XI.1975, (M. Alvarenga): 1 m (AMNH).

Belostoma minusculum [2]:

BRASIL. *Mato Grosso* — Porto Velho, Rio Tapirapé, 18.XII.1962, (B. Malkin), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (AMNH); *Minas Gerais* — Pirapora, [?].XI.1975, (M. Alvarenga): 1 m (AMNH).

Belostoma nicaeum Estévez, 1996*Belostoma nicaeum* [1]:

BRASIL. *Amazonas* — Ilha de Marchantaria, Rio Solimões, Lago Janauari [em raízes de *Paspalum* sp.], 03.VIII.1998, (J. L. Nessimian), J. R. I. Ribeiro det. 2000: 1 m e 1 f (DZRJ 511); 26.III.1976, ([?] Albuquerque), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (INPA 0020963). Itacoatiara, Fazenda Aruana AM-010 [?] km 215, 25-26.IX.1992, (C. S. Motta, F. A. Peralta, R. S. G. Hutchings, B. R. Teles e N. Hamada), J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 f (INPA 0020879). Lago Janauacá, [?].IX.1976, ([?] Ício), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (INPA 0020960). Manaus, Rio Negro, [?].VII.1935, (A. M. Olalla), A. L. Estévez det., J. T. Polhemus det., PARÁTIPOS: 2 m e 1 f (SEMC). *Bahia* — Conde, [próximo do Rio Mucambo], 30.XII.1999, (D. Corbett e W. Costa), J. R. I. Ribeiro det. 2002: 1 f (DZRJ 663). *Mato Grosso* — Porto Velho, Rio Tapirapé, 18.XII.1962, (B. Malkin), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 m (AMNH); J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (AMNH). *Mato Grosso do Sul* — Corumbá, Popular Nova, 06.II.1997, (J. R. I. Ribeiro), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (DZRJ 28).

Belostoma nicaeum [2]:

BRASIL. *Amazonas* — [“2419”], Manaus, [?].V.1962, (“col. vários”), J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 f (INPA 0021056). *Mato Grosso do Sul* — Corumbá, Popular Nova, 06.II.1997, (J. R. I. Ribeiro), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 m (DZRJ 29).

Belostoma parvum Estévez, 1996:

BRASIL. *Pará* — Belém, Rio Guama, 22.III.1974, (R. T. Schuh), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 3 m e 1 f (AMNH). *Amazonas* — Rio Madeira, Rio Tupani, “Amazonasgebiet”, “A16”[?], 17.IX.1960, (E. J. Fittkau),

“Coll. Amazonas 1960/3”, H. H. Weber det. 1966 [como *B. micantulum*], J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 m (INPA 0020892); Rio Solimões, “Phyo Ig. Grande”, 29.IX [4?].1959, (Sioli/Sattler [?]): 1 m (INPA 0020889, [Si/Sa 10]).

Belostoma plebejum (Stål, 1860):

BRASIL. *Pará* — Jacareacanga, XII.1968, (M. Alvarenga), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 f (AMNH). *Paraíba* — Lucena, Fazenda Mangereba, 09.IX.2001, (C. N. Francischetti), J. R. I. Ribeiro det. 2002: 1 f (DZRJ); Itaporoca, Rio Mamanguabe Santissimo [olheiro perto do tanque para irrigação], 07.IX.2001: 1 m e 1 f (DZRJ). *Bahia* — Encruzilhada [960 m], XI.1972, (M. Alvarenga), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 2 m e 1 f (AMNH). *Minas Gerais* — Além Paraíba, 26.XII.1940, ([?] Moojem), J. A. de Carlo det. [como *B. micantulum*], J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (MNRJ 189). Barra de Paraopeba, [sem data], (V. Souza), J. A. de Carlo det.: 1 m e 1 f (MNRJ 129). *Espírito Santo* — Córrego Ita, [?].I.1955, (W. Zikan), “Coll. W. Zikan”, J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 m (MNRJ); 1 m (MNRJ). Linhares, Parque Sooretama, X.1959, (D. Zajclw), “col. 1954”, J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 m (MNRJ); J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (MNRJ); 1 m (MNRJ); “col. 1955”: 1 m (MNRJ “36”); 18.X.1958, J. A. de Carlo det.: 1 f (MNRJ 130) [“163”]. *Rio de Janeiro* — Estrada Rio-São Paulo [km 47], 21.X.1943, (P. Wygodzinski), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (MNRJ); 28.II.1944, J. A. de Carlo det.: 1 m (MNRJ); 12.X.1943, (O. Braga): 1 m (MNRJ 131); 18[?].XII.1943: 1 m (MNRJ 133); 10.XII.1942, (P. Wygodzinsky *sic* [=P. Wygodzinski]): 1 m (MNRJ 134); 31.I.1944, (P. Wygodzinski): 3 m e 1 f (MNRJ 135); 02.III.1944, (H. M. Neto): 1 m (MNRJ 137). Maricá, Restinga de Maricá [“poça 4”], 10.XI.1995, (J. R. I. Ribeiro), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (DZRJ 39) [com ovos sobre os hemiélitros]. Araruama, Lagoa Juturnaíba, [?].I.1997, (A. C. Matos), J. T. Polhemus det.: 1 f (MNRJ 132) [“64” no verso]. *Rio Grande do Sul* — Dom Pedrito [Bacia do Rio Uruguai, alagado junto ao Rio Santa Marta, 4 km SE], 17.VII.1997, (W. Costa), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (DZRJ 472).

Belostoma pygmeum (Dufour, 1863)*Belostoma pygmeum* [1]:

BRASIL. *Pará* — Ilha de Marajó, 23.V.1978, (D. Domning), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (INPA 0020962). “Obydos”, 18.VIII.1919, (“H. S. Parish Collr.”), “J. R. de la Torre-Bueno collection K. U.”, A. L. Estévez det. 1985: 1 m (SEMC); Santarém, 10.VIII.1919: 1 f (SEMC). *Amazonas* — Ilha de Marchantaria, Rio Solimões, Lago Janauari [em raízes de *Paspalum* sp.], 03.VIII.1998, (J. L. Nessimian), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m e 1 f (DZRJ 1153). [“2478”], Manaus, 05.XI.1962, (“vários col.”[?]), J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 m (INPA 0021057). *Bahia* — Encruzilhada [960 m], [?].XI.1972, (M. Alvarenga), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 2 m e 1 f (AMNH). *Mato Grosso* — Bodoquena, [?].XI.1941, (“Comissão I. O. Cruz”), J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 f (INPA 0020943). “Paconé – IBDF Transp.” [?], 20.II.1985, (S. Marcolino), J. R. I. Ribeiro det. 2000: 1 f (DPIC). Salobra, [?].I.1955, (“Comissão I. O. Cruz”), J. A. de Carlo det. [como *B. micantulum*], J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (MNRJ); Xavantina, ([?] Alencar): 1 m (MNRJ). *Mato Grosso do Sul* — Corumbá, Popular Nova, 06.II.1997, (J. R. I. Ribeiro), J. R. I. Ribeiro det. 2000: 1 f (DZRJ 27). *São Paulo* — Araçá, [sem data e coletor], “J. R. de la Torre-Bueno collection K. U.”, J. R. T. B. det. 1909, A. L. Estévez det. 1985: 1 m (SEMC “288a”).

B. pygmeum [2]:

BRASIL. *Pará* — “Obydos”, 23.VIII.1919, (“H. S. Parish Collr.”), “J. R. de la Torre-Bueno collection K. U.”, A. L. Estévez det. 1985: 1 m (SEMC). *Amazonas* — Ilha de Marchantaria, 26.III.1976, ([?] Albuquerque), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (INPA 0020961). *Mato Grosso* — Salobra, [?].I.1955, (“Comissão I. O. Cruz”), J. A. de Carlo det. [como *B. micantulum*], J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (MNRJ 190); 1 m (MNRJ 191); 1 m (MNRJ 192). *Mato Grosso do Sul* — Corumbá, Popular Nova, 06.II.1997, (J. R. I. Ribeiro), J. R. I. Ribeiro det. 2001: 1 f (DZRJ 30).

2.2 – Procedimentos gerais

2.2.1 – Medidas, ilustrações, terminologias e técnicas

Para obtenção do comprimento total e da largura máxima dos adultos, utilizou-se um paquímetro manual de acurácia de 0,1 mm. Todas as outras medidas foram tomadas com o auxílio de uma ocular milimetrada de acurácia de 0,01 mm acoplada a um estereoscópio. As medidas tomadas estão indicadas nas Figs 1-6. Foi utilizado todo o material disponível de cada espécie deste estudo para a obtenção das medidas.

Para confecção de todos os desenhos, foram utilizados um microscópio óptico da marca ZEISS (AXIOLAB) e um estereoscópio da marca ZEISS (SV-6), ambos com câmara clara. As fotografias usadas neste estudo foram obtidas a partir de câmara fotográfica, modelo MC 80, acoplada a um estereoscópio, ambos da marca ZEISS. O monitoramento das imagens para o computador foi realizado pelo programa AXIOVISION 3.0 SP4 no Laboratório de Captação de Imagens do Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Rio de Janeiro, Brasil. O mapa de distribuição geográfica das novas espécies foi obtido a partir do programa *ArcView GIS* versão 3.2.

As terminologias dos seguintes autores foram empregadas nas descrições dos caracteres da cabeça, tórax e abdome: ESTÉVEZ (1996), HAMILTON (1981), LAUCK (1962), NIESER (1975), PARSONS (1964, 1974) e RIBEIRO (aceito) para as áreas, escleritos e suturas da cabeça, do tórax e do abdome; BETTS (1986) para as áreas da base das asas anteriores e posteriores; GORB & PEREZ-GOODWYN (2003) para o sistema “casa-botão” de acoplamento dos hemiélitros ao corpo, ESTÉVEZ (1996) e RIBEIRO (aceito) para a genitália masculina.

Para o levantamento de caracteres, em especial daqueles baseados no estudo dos escleritos axilares da base da asa posterior, do sistema “casa-botão” e do falossoma, alguns

procedimentos foram adotados a fim de otimizar a preparação e observação das estruturas. Abaixo, são descritos, pormenorizadamente, esses procedimentos, bem como, em alguns casos, os critérios para o estabelecimento de hipóteses incipientes de homologia com base em semelhança topográfica (v. BROWER & SCHAWAROCH, 1996).

2.2.1.1 – Escleritos axilares da base da asa posterior

Devido a fácil visualização e manuseio, preferiu-se utilizar os escleritos da base da asa posterior dos espécimes estudados após ter certificado que ambas as asas possuem o mesmo padrão quanto à distribuição e forma dos escleritos. Essa verificação, inclusive, concorda com o padrão encontrado na disposição e na forma dos escleritos axilares, conforme mencionado nos estudos de BETTS (1986) e YOSHIZAWA & SAIGUSA (2001).

Com base no estudo de BETTS (1986), e conforme a metodologia descrita em YOSHIZAWA & SAIGUSA (2001), foi possível traçar hipóteses incipientes de homologia (“homologias primárias” *sensu* DE PINNA, 1991) para os escleritos presentes nos espécimes estudados, identificando-se a placa humeral e as veias cúbito anterior, anal 1 e anal 2 (Plh, CuA, A1, A2, Fig. 7). Ao se utilizar como “marcadores” esses escleritos e veias, todas as outras unidades de comparação puderam ser estabelecidas, obedecendo, assim, os critérios estabelecidos de “identidade topográfica”⁶ *sensu* BROWER & SCHAWAROCH (1996). Os Heteroptera, segundo BETTS (1986), sofreram redução no número de escleritos axilares⁷, quando comparados ao possível estado ancestral encontrado nos Homoptera *s.l.*, os quais apresentam dois escleritos a mais: o esclerito basalar e a tégula. Ainda segundo o autor, a localização e o número de escleritos descritos mantiveram-se constantes em todos os

⁶ *Background knowledge* (POPPER, 1985).

⁷ “The Heteroptera possess three axillary sclerites together with a humeral plate, two median plates and a subalar sclerite.” (BETTS, 1986: 269).

representantes de Heteroptera, exceto naqueles do gênero *Notonecta* Linnaeus, 1758, o que não condiz com os resultados de YOSHIZAWA & SAIGUSA (2001), os quais separaram, no estudo, os Heteroptera em dois grupos (*lower Heteroptera* e *higher Heteroptera*).

No presente estudo, seis caracteres (Tabela IV, caracteres 21 a 26; v. lista comentada de caracteres) foram obtidos a partir da análise do esclerito 1 da placa mediana distal (“DMP1” para YOSHIZAWA & SAIGUSA, 2001) (Pm1, Figs 7-8), o qual foi o único a apresentar variação nos espécimes estudados. A condição na qual essa placa se encontra, isto é, dividida em dois escleritos, apresentou-se como uma sinapomorfia para os Paraneoptera *sensu* Hennig, 1981 no estudo de YOSHIZAWA & SAIGUSA (2001). Além disso, segundo os autores, um dos grupos criados por eles, o grupo mais derivado em Heteroptera, apresenta o esclerito 2 dessa placa fundido à base do clavo, na região anal, e é freqüentemente muito reduzido.

2.2.1.2 – Sistema de acoplamento dos hemiélitros ao corpo do tipo “casa-botão”

O estudo das estruturas componentes do aparato “casa-botão”, que propicia o acoplamento dos hemiélitros ao corpo (sistema *Druckknopf* para SCHUH & SLATER, 1995 e WEBER, 1930; sistema *knob-and-socket* para GORB & PEREZ-GOODWYN, 2003), baseou-se em Estévez (com. pess.) para o levantamento de caracteres. O sistema ocorre em várias famílias de Heteroptera aquáticos, e vários autores descreveram-no pormenorizadamente: COBBEN (1957) para Saldidae Amyot & Serville, 1843; GORB & PEREZ-GOODWYN (2003) para Corixidae Leach, 1815, Naucoridae Fallén, 1814, Nepidae e Notonectidae Leach, 1815; LARSÉN (1945) para Nepidae; PEREZ-GOODWYN & GORB (2003) para Belostomatidae; WEBER (1930) para Heteroptera. Esse sistema propicia o acoplamento anterior do primeiro par de asas com o corpo através do encaixe das asas a uma

protuberância arredondada ou piriforme⁸ (Figs 11-12), localizada na porção distal do lobo posterior do mesepímero, em uma depressão próxima às veias costa e subcosta do hemiélitro (GORB & PEREZ-GOODWYN, 2003). Esse sistema, por sua vez, representa um dos dois tipos de mecanismos de preensão das asas, quando em repouso, encontrados em Heteroptera (GORB & PEREZ-GOODWYN, 2003). Funcionalmente, além de fornecer estabilidade mecânica adicional ao corpo e manter as asas secas e limpas, minimizando a perda de água pelo corpo (PEREZ-GOODWYN & GORB, 2003), esse tipo de mecanismo, em Heteroptera aquáticos, auxilia no fechamento hermético do estoque de ar do mesepímero (PARSONS, 1972). A existência desse mecanismo é um dos três tipos de aparato que propiciam o encaixe dos hemiélitros ao corpo (GORB & PEREZ-GOODWYN, 2003). Além disso, sua presença é considerada uma condição sinapomórfica para Panheteroptera Schuh, 1979 (SCHUH, 1979).

Para a observação do aparato “casa-botão”, foi necessário deslocar o primeiro par de asas (hemiélitros), em sua porção anterior, do seu local de repouso, após a umidificação do ponto de inserção da asa anterior e o tórax. No que concerne ao procedimento, este não danificou nenhuma asa, tampouco desacoplou completamente a asa do corpo (mantendo, inclusive, a musculatura envolvida ainda íntegra), voltando à sua posição inicial após o procedimento. Quanto ao tratamento, a análise se procedeu apenas na estrutura complementar do aparato, situada no tórax, não no do aparato da asa (Apc, Figs 9-10).

2.2.1.3 – Falossoma

Para o manuseio e o estudo do falossoma, utilizou-se o mesmo procedimento de

⁸ *Wing knob* (COBBEN, 1957; PARSONS, 1972).

preparação das estruturas genitais descrito em ESTÉVEZ (1996) e RIBEIRO (1999). Em algumas situações, entretanto, a ponta do abdome foi amolecida, colocando-a em uma placa de Petri com água quente e tendo o cuidado de não deixar muito tempo. Após o amolecimento, um alfinete entomológico de pequena espessura e com a ponta previamente entortada em forma de gancho foi inserido abaixo do opérculo genital até atingir a margem anterior do pigóforo. O alfinete foi, então, girado até atingir a cápsula. Após ser enganchado, ele foi puxado vagarosamente trazendo a cápsula inteira. Ao retirá-la, entretanto, muita atenção foi tomada, pois o pigóforo pode ser danificado nesta operação. Após o exame, as partes removidas foram acondicionadas em microtubos com glicerina, devidamente vedados e, em seguida, guardados juntamente aos espécimes-testemunho.

2.3 – Procedimentos em sistemática

“(…) We cannot know homology although we can feel pretty sure that it exists.” (FROST & KLUGE, 1994: 271).

2.3.1 – Levantamento de caracteres

Optou-se, neste estudo, usar a terminologia “homologia putativa” ou “potencial” para os estados de caráter, reservando o termo homologia (ao contrário de DE PINNA, 1991, que considera os termos homologia primária e secundária) para aqueles estados que, após a interação com outros nas análises, se mostraram como sinapomorfias, conforme sugerido por BROWER & SCHAWARROCH (1996). O processo usado para o acesso às homologias putativas, neste estudo, baseou-se em BROWER & SCHAWARROCH (1996), no qual a hipótese prévia de homologia é fruto da identidade topográfica entre estruturas e em THIELE (1993),

o qual trata a homologia putativa como uma distribuição particular de valores de frequência em uma amostra de espécimes de um táxon. Essa distribuição (ou tendência particular) é herdada de seu ancestral (RAE, 1998). A fim de preservar, ao máximo, o cunho transformacional dos estados de um caráter em situações de presença ou ausência de uma estrutura, com variações apresentadas por ela, tais informações foram expressas em diferentes caracteres, como sugerido por HAWKINS *et al.* (1997).

2.3.2 – Descrição da metodologia

O estudo comparativo dos caracteres foi conduzido de acordo com a teoria da Sistemática Filogenética (AMORIM, 1997; HENNIG, 1968; KITCHING *et al.*, 1998; WILEY, 1981), definindo-se a importância relativa de cada estado de caráter. Para tanto, a polarização de caracteres foi efetuada *a posteriori*, utilizando-se do método de comparação com os grupos-externos (*outgroup comparison method*) (NIXON & CARPENTER, 1993), por enraizamento entre o grupo-interno e os grupos-externos, analisados simultaneamente (*simultaneous, unconstrained analysis*), testando, assim, o monofiletismo do grupo *B. plebejum*. As seguintes espécies foram usadas como grupos-externos: *B. amazonum* Estévez & Polhemus, 2001, *B. denticolle* Montandon, 1903 — grupo *B. denticolle*; *B. minor* (Pasilot de Beauvois, 1805) — grupo *B. minor* Lauck, 1962; *B. candidulum* Montandon, 1903, *B. horvathi* Montandon, 1903, *B. oxyurum* (Dufour, 1863) e *B. sanctulum* Montandon, 1903 — grupo *B. oxyurum*, tendo a consciência de que a escolha dessas espécies baseou-se em proximidade morfológica (*e.g.* ESTÉVEZ, 1996; NIESER, 1975) e nos agrupamentos de espécies sugeridos por LAUCK (1962). Tais procedimentos adotados seguiram a metodologia sugerida por NIXON & CARPENTER (1993) para a escolha de grupos-externos.

2.3.3 – O tratamento das medidas, relações calculadas e outros caracteres multiestado

Sete dos 21 caracteres multiestado considerados neste estudo são medidas e relações⁹ que podem apresentar sobreposição de valores entre os táxons terminais (v. Tabela III, Figs 1-6). Para codificar esses caracteres preservando ao máximo seu potencial conteúdo de informação filogenética, foi utilizado o método de “*gap-weighting*” proposto por THIELE (1993) e usado também por GONZAGA (2001) e GUTBERLET (1998), reescalando as médias dos valores encontrados por um total de 10 estados (codificados de zero a nove).

Procedimentos que envolvem o ordenamento *a priori* e o uso de caracteres baseados em medidas e relações em análises cladísticas são considerados controversos (HAUSER & PRESCH, 1991; SLOWINSKI, 1993; THIELE, 1993). Outro fato que é negligenciado nesses estudos é o dos efeitos de caracteres com mais de dois estados nas matrizes (SWOFFORD & BEGLE, 1993). Com o intuito de se investigar tais procedimentos e efeitos neste estudo, foram adotadas as seguintes medidas: (1) a matriz de caracteres foi analisada tanto com os caracteres baseados em medidas e relações incluídos quanto com eles excluídos, conforme realizado por GONZAGA (2001) e GUTBERLET (1998); (2) em algumas análises, esses caracteres foram tratados como ordenados ou “minimamente conectados”, na terminologia de SLOWINSKI (1993), enquanto em outras, foram tratados como não-ordenados (ou “maximamente conectados”), que, neste caso, é útil para investigar possíveis hipóteses de ordem de surgimento de estados, conforme sugerido por HAUSER & PRESCH (1991); (3) da mesma maneira que em GONZAGA (2001) e em GUTBERLET (1998), e como recomendado por SWOFFORD & BEGLE (1993), foi atribuído a

⁹ Caracteres considerados “não-cladísticos” na terminologia de Pimentel & Riggins (1987) *apud* THIELE (1993).

cada um dos caracteres e em algumas análises, *a priori*, um peso inversamente proporcional ao número e estados em que fora dividido (SWOFFORD & BEGLE, 1993) [peso-base 18]. A síntese das análises de parcimônia realizadas é indicada na Tabela I. A sugestão de GUTBERLET (1998), no que concerne aos procedimentos adotados neste estudo, é de que topologias suportadas em diferentes tipos de análises são consideradas oriundas de hipóteses consistentes de relacionamento e, além disso, que se os estados de um caráter ordenado apresentam-se como sinapomorfias em todas as análises realizadas, isso é uma evidência robusta de que o caráter foi ordenado corretamente.

Os cladogramas obtidos na análise 3 serviram como base de discussão dos caracteres propostos, pois essa análise é a que parece ser mais conveniente em termos de como a evolução dos caracteres levantados neste estudo teria ocorrido (v. Tabela I). As pressuposições *a priori* dessa análise estão de acordo com as premissas apontadas por THIELE (1993), no que concerne ao tratamento de medidas e relações, pois esses valores foram tratados como caracteres ordenados, respeitando-se os critérios de similaridade morfológica (método dos intermediários) (HAUSER & PRESCH, 1991). Concordam, ainda, com as sugestões de AMORIM (1997) e de KITCHING *et al.* (1998), que recomendam tratar os outros caracteres como não-ordenados, permitindo que a transformação de um estado para outro seja igualmente aceitável (sem restrições) com o mesmo custo de apenas um passo no comprimento, para propósito de análise.

2.3.4 – Tratamento das variações intra-específicas

Conforme protocolo de DE PINNA (1999), táxons com variações intra-específicas consideradas válidas foram tratados como táxons terminais. As respectivas variações intra-específicas foram consideradas estados de caracteres distintos. Os seguintes táxons foram

assim tratados: (1) os grupos-externos, *B. amazonum* [1] e [2], *B. denticolle* [1], [2] e [3], *B. minor* [1] e [2], *B. candidulum* [1] e [2], *B. oxyurum* [1] e [2] e *B. sanctulum* [1] e [2]; (2) as seguintes espécies do grupo-interno, *B. lariversi* [1] e [2], *B. micantulum* [1], [2] e [3], *B. minusculum* [1] e [2], *B. nicaeum* [1] e [2] e *B. pygmeum* [1] e [2] (v. Tabela IV). Tal procedimento teve como objetivo testar a integridade filogenética (*sensu* DE PINNA, 1999), na análise de parcimônia, das espécies potenciais integrantes do grupo-interno deste estudo. Para que os representantes candidatos mantivessem sua integridade filogenética no cladograma, estes não puderam constituir grupos para- ou polifiléticos, bem como possuir estrutura cladística interna. Essa metodologia foi, neste estudo, adaptada do método original ao se usar grupos de indivíduos para algumas espécies potenciais. Esses táxons são: *B. lariversi* [1] e [2], *B. micantulum* [1] e [2], *B. minusculum* [1] e [2], *B. nicaeum* [1] e *B. pygmeum* [1] e [2]. Como consequência, a validade de um traço morfológico intra-específico como homologia potencial pôde também ser verificada tal qual acontece no teste de “homologias primárias” descrito em DE PINNA (1991). Caso o comprometimento na integridade filogenética de um determinado táxon não tenha ocorrido, o mesmo, no corpo do texto, foi citado entre aspas.

2.3.5 – Construção de cladogramas

Utilizou-se, para a análise cladística, o programa *PAUP* versão 4b10 (SWOFFORD, 1998). A busca das árvores mais parcimoniosas foi feita através do algoritmo “*tree-bisection-reconnection*” da opção “*branch-swapping*”, que é o mais eficiente dentre os algoritmos heurísticos (KITCHING *et al.*, 1998; SWOFFORD & BEGLE, 1993), com sequência de adição ao acaso (“*random*”) de táxons. Para tanto, foram realizadas 10 mil replicações de cada uma das análises (v. Tabela I), mantendo-se 100 cladogramas a cada passo da

busca heurística (opção “*hold* = 100”) a fim de aumentar a capacidade do algoritmo de encontrar todas as árvores mais parcimoniosas (DIETRICH *et al.*, 2001; SWOFFORD & BEGLE, 1993). As análises foram realizadas com todos os caracteres disponíveis em uma única matriz de dados, baseado no princípio de que se deve usar a “evidência total” disponível (DE QUEIROZ *et al.*, 1995). Os cladogramas obtidos em cada análise foram indicados com as estimativas de confiabilidade relativa de seus nós (FELSENSTEIN, 1985), através da opção de comando “*bootstrap*” com uma busca heurística mais rápida (opção “*faststep*” via *stepwise addition*), a partir de 10 mil réplicas (v. adiante), conforme sugerido por SWOFFORD & BEGLE (1993), bem como com os índices de suporte de Bremer, ou “*decay indices*” (v. adiante), que correspondem ao número de passos adicionais necessários para o desaparecimento do clado correspondente (BREMER, 1994). O método de parcimônia estrita (também chamado de método de Wagner), no qual reversões e homoplasias são consideradas igualmente, foi usado (AMORIM, 1997; KITCHING *et al.*, 1998). Foram consideradas, neste estudo, tanto as hipóteses de otimização dos estados de caracteres resultantes do critério *ACCTRAN* quanto aquelas pelo critério *DELTRAN* (AMORIM, 1997), sabendo, entretanto, que o critério *ACCTRAN* é preferível *a priori*, por maximizar ou preservar de forma mais eficiente homologias putativas (FARRIS, 1983; DE PINNA, 1991). Ao contrário do que sugere BRYANT (1995), as autapomorfias foram incluídas na matriz de caracteres, sendo, portanto, consideradas durante o cálculo do índice de consistência das árvores; recomendado por MEJDALANI (2000) e YEATES (1992), essas autapomorfias serão passíveis de teste (ou verificáveis) em outras análises.

2.3.6 – Procedimentos para a análise de suporte dos clados obtidos

Através da opção “*bootstrap*” do *PAUP*, foi realizado o teste de confiabilidade

relativa dos diferentes nós dos cladogramas obtidos, a partir de 10 mil réplicas (KITCHING *et al.*, 1998). O procedimento envolve perturbação da matriz; isto é, uma nova amostragem de caracteres da matriz original em uma nova matriz é realizada, mantendo-se o mesmo número de espécies tratadas, mas com alguns caracteres duplicados e outros suprimidos aleatoriamente (FELSENSTEIN, 1985). O resultado foi mostrado em árvores de consenso de maioria, sendo indicados apenas os ramos suportados em 40% ou mais das réplicas realizadas (modificado do método original, em que apenas os ramos suportados em 50% ou mais das réplicas são indicados).

Recomendado para análises cladísticas, calculou-se o Índice de Bremer, ou *decay index* (BREMER, 1994) para os diversos clados nos cladogramas de consenso obtidos. O programa *PAUP* permite fazer buscas com restrições de topologias (através do comando “*constraints*”), definindo-se cladogramas de restrição (*monophyly constraint trees*) para cada nó do cladograma de estudo obtido em uma busca particular (SWOFFORD & BEGLE, 1993). Ao realizar, então, novas buscas heurísticas, com a condição de que um referido nó não esteja presente (através da opção “*enforce*”), é possível calcular a diferença no número de passos entre essas novas árvores e a árvore do estudo, obtida sem as restrições (DIETRICH *et al.*, 2001). O procedimento gerou árvores com um maior número de passos (*trial trees*), e o Índice de Bremer foi assim obtido pela comparação do comprimento dos cladogramas com e sem as restrições para cada nó dos cladogramas originais. Para árvores obtidas com a pesagem proporcional (v. anteriormente), os índices de Bremer foram obtidos com o uso dos pesos e, posteriormente, reescalonados para a determinação do número de passos extras, conforme descrito em BREMER (1994).

3 – RESULTADOS

“(…) o cientista positivista, o cientista tal como o esquema positivista o imagina, acabará analisando perfeitamente o real na ordem quantitativa e material, mas sob condição de só tocar em cadáveres de realidade.”
(MARITAIN, 1996: 54).

3.1 – Descrição de quatro espécies de *Belostoma* do grupo *B. plebejum*

No presente estudo, quatro novas espécies de *Belostoma* foram descritas e ilustradas, com o detalhamento da morfologia da genitália masculina. Notas taxonômicas sobre essas espécies foram fornecidas com base nas análises realizadas neste estudo. Novos registros de ocorrência foram assinalados. Esta seção do trabalho serviu de base para o estudo sobre as relações filogenéticas entre as espécies do grupo *B. plebejum*. Em todo o texto referente às descrições, as autapomorfias e sinapomorfias estão em **negrito**. A fim de minimizar, ao máximo, os textos de descrição, freqüentemente grandes e repetitivos em trabalhos de revisão, foi descrito, neste estudo, o plano básico das espécies do grupo *B. plebejum*. A partir desse procedimento, então, os textos de descrição contiveram apenas aquelas características (homologias e/ou homoplasias) não citadas no plano básico.

Uma chave dicotômica de identificação foi proposta para as espécies de *Belostoma* do grupo *B. plebejum*, incluindo as quatro novas espécies descritas. A chave se baseou nas

observações realizadas neste estudo, juntamente às outras informações disponíveis nos estudos de ESTÉVEZ (1996). Muitas espécies do grupo só podem ser distinguidas por combinações de características. Além disso, a chave proposta é destinada, primariamente, para espécimes do sexo masculino e, por isso, ao se identificar fêmeas, deve se ter em mente as dificuldades encontradas na identificação das espécies.

3.1.1 – Grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975

Diagnose. — Clípeo atingindo a linha ocular; vértice sem carena longitudinal mediana; olhos arredondados; *sulcus* não se estendendo ao loro. **Razão entre a largura posterior e o comprimento do pronoto em sua linha mediana igual a 2,00**; pronoto sem dobra peculiar; carena prosternal pouco elevada, com seu comprimento aproximadamente a metade de sua largura máxima; carena larga, principalmente em sua base. Pilosidade do conectivo estreita, cobrindo menos da metade dele, não se estendendo até o opérculo genital; divertículo ventral do falossoma muito curvado ventralmente, com seu ápice elíptico e cortado obliquamente, com dilatação muito conspícua e larga em sua porção dorsal; região dorso-mediana com sulco longitudinal muito profundo; quilha mediana muito desenvolvida na porção ventral, dispondo-se longitudinalmente e com a porção apical arredondada em vista lateral.

3.1.1.1 – *Belostoma* sp.1

(Figs 16-20, 36)

Material-tipo. — Holótipo: BRASIL. *Amazonas* — médio Rio Negro, Igarapé Aduja, “A342”, 10.II.1962, (E. J. Fittkau), “coll. Amazonas 1960/3”, H. H. Weber det. 1966 [como *B. micantulum*], J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 m (INPA 0020891). Parátipos: Ilha da

Marchantaria, 26.II.1976, (I. S. Goraveb), J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 f (INPA 0020876).
Mato Grosso — Porto Velho, Rio Tapirapé, 18.XII.1962, (B. Malkin), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 2 m (AMNH).

Descrição do holótipo

Biometria. — Comprimento total do corpo: 11,4 mm; largura máxima do corpo: 5,7 mm; comprimento do primeiro segmento do rostro: 0,64 mm; comprimento do segundo segmento do rostro: 0,70 mm; comprimento do anteóculo: 0,74 mm; comprimento da porção anterior da sutura frontogenal: 0,45 mm; comprimento da porção posterior da sutura frontogenal: 0,45; comprimento do interóculo: 0,80 mm.

Coloração. — Corpo castanho-claro.

Cabeça e tórax. — Largura interocular posterior 1,87 vezes o comprimento do anteóculo e 1,87 vezes a largura de um olho. Carena prosternal de aspecto retangular, voltada para trás, com sua borda anterior curva; ápice obtuso, sem tubérculos (Fig. 16); esclerito 1 da placa mediana distal estreito, **com sua porção de articulação às veias A1 e A2 provida de um processo não muito longo, igual à metade do comprimento do esclerito**; base do esclerito com um acentuado estreitamento; protuberância do esclerito evidente, robusta e aguda; porção inferior do esclerito, próxima à articulação das veias A1 e A2, com reentrância (Fig. 17); porção posterior do componente complementar do sistema casa-botão, acoplado ao tórax, piriforme (Fig. 11).

Genitália masculina (Figs 18-20). — Razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma igual a 1,00; margens látero-dorsais do divertículo ventral não espessadas; ápice do divertículo ventral ligeiramente circular; braços dorsais largos, divergentes, mais curtos que a base do falossoma; porção apicoventral mediana do divertículo ventral com protuberância desenvolvida; margem do divertículo ventral, em

vista ventral, com uma curva muito acentuada, a ponto de ser pronunciada.

Notas

Muitas características são compartilhadas entre as espécies do grupo *B. pygmeum* e essa nova espécie. O formato da carena prosternal da nova espécie (Fig. 16) é muito similar ao das espécies do grupo *B. pygmeum*, especialmente de *B. nicaeum* (Fig. 111). Essa estrutura se apresenta, em ambas as espécies, voltada para a parte anterior do corpo e com a borda anterior curva, condição também encontrada nas outras espécies do grupo *B. pygmeum*. O esclerito 1 da placa mediana distal (Fig. 17) da nova espécie é muito similar àqueles de *B. nicaeum* (Fig. 113) e *B. pygmeum* (Fig. 129). Esse esclerito apresenta uma protuberância robusta, bastante evidente e aguda. Entretanto, diferentemente das espécies do grupo *B. pygmeum*, as margens do divertículo ventral não são espessadas em *Belostoma* sp.1 (Fig. 18). No que concerne ao tamanho do corpo, as medidas de comprimento e largura estão muito próximas daquelas encontradas nos espécimes de *B. nicaeum* e *B. pygmeum* examinados (entre 11,1 e 11,9 mm de comprimento, por exemplo).

Na interpretação de NIESER & MELO (1997: 60), essa nova espécie enquadra-se no passo 9 de sua chave, o qual distingue *B. micantulum* de *B. plebejum*. Essa nova espécie está em melhor conformidade com *B. micantulum*; pois ambas enquadram-se no intervalo de comprimento do corpo de 10,5 a 13,0 mm. *Belostoma micantulum* e *Belostoma* sp.1, além de possuírem distribuição muito mais ampla que *B. plebejum*, apresentam os braços dorsais do divertículo ventral não alcançando seu ápice, a região dorso-mediana do divertículo com sulco longitudinal profundo, bem como a porção apicoventral do divertículo ventral, em sua porção mediana, com uma protuberância ligeiramente mais desenvolvida (v. NIESER, 1975: 127, Fig. 141 para *B. micantulum*). Entretanto, os braços dorsais das variações intra-específicas de *B. micantulum* que se enquadram na descrição

original de STÅL (1860) (variação 1) são abruptamente convergentes em seus ápices (Fig. 96), enquanto divergentes em *Belostoma* sp.1 (Fig. 18).

Na interpretação de ESTÉVEZ (1996: 64), essa nova espécie enquadra-se no passo 6 de sua chave, o qual distingue *B. nicaeum* de *B. plebejum*. Essa nova espécie está em melhor conformidade com *B. plebejum*; pois ambas apresentam as margens látero-dorsais do divertículo ventral não espessadas, embora *Belostoma* sp.1 tenha o comprimento do corpo menor que 13,0 mm, como em *B. nicaeum*.

3.1.1.2 – *Belostoma* sp.2

(Figs 21-25, 36)

Material-tipo. — Holótipo: BRASIL. *Amazonas* — BR 174, km 193 [entre Presidente Figueiredo e Boa Vista], 09.II.1978, (“Dr. Charlwood”), J. R. I. Ribeiro det. 2004: 1 m (INPA 0020958).

Descrição do holótipo

Biometria. — Comprimento total do corpo: 13,2 mm; largura máxima do corpo: 6,5 mm; comprimento do primeiro segmento do rostro: 0,74 mm; comprimento do segundo segmento do rostro: 0,80 mm; comprimento do anteóculo: 0,80 mm; comprimento da porção anterior da sutura frontogenal: 0,40 mm; comprimento da porção posterior da sutura frontogenal: 0,40 mm; comprimento do interóculo: 0,90 mm.

Coloração. — Corpo castanho-claro.

Cabeça e tórax. — Largura interocular posterior duas vezes o comprimento do anteóculo e duas vezes a largura de um olho. Carena prosternal de aspecto retangular, voltada para trás, com sua borda anterior curva; ápice obtuso, sem tubérculos (Fig. 21); esclerito 1 da placa

mediana distal estreito, com sua porção de articulação às veias A1 e A2 provida de um processo muito curto, menor que a metade do comprimento do esclerito; base do esclerito com um acentuado estreitamento; protuberância do esclerito evidente, robusta e aguda; porção inferior do esclerito, próxima à articulação das veias A1 e A2, com reentrância (Fig. 22); porção posterior do componente complementar do sistema casa-botão, acoplado ao tórax, arredondado, tão largo quanto comprido (Fig. 12).

Genitália masculina (Figs 23-25). — Razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma igual a 1,00; margens látero-dorsais do divertículo ventral não espessadas; ápice do divertículo ventral ligeiramente circular; braços dorsais ligeiramente largos, abruptamente convergentes em seus ápices, mais curtos que a base do falossoma; porção apicoventral do divertículo ventral com protuberância desenvolvida; margem do divertículo ventral, em vista ventral, com uma curva muito acentuada, a ponto de ser pronunciada.

Notas

Muitas características são compartilhadas entre as espécies do grupo *B. pygmeum* e essa nova espécie. O formato da carena prosternal da nova espécie (Fig. 21) é muito similar ao das espécies do grupo *B. pygmeum*, especialmente de *B. nicaeum* (Fig. 111). Essa estrutura se apresenta, em ambas as espécies, voltada para a parte anterior do corpo, bem como a borda anterior curva, condição também encontrada nas espécies do grupo *B. pygmeum*. O esclerito 1 da placa mediana distal da nova espécie (Fig. 22) é muito similar àqueles de *B. nicaeum* (Fig. 113) e *B. pygmeum* (Fig. 129). Esse esclerito apresenta uma protuberância robusta, bastante evidente e aguda. Entretanto, diferentemente das espécies do grupo *B. pygmeum* e assim como em *Belostoma* sp.1, as margens do divertículo ventral não são espessadas em *Belostoma* sp.2 (Fig. 23).

O esclerito 1 da placa mediana distal e a carena prosternal de *Belostoma* sp.2 são similares àsquelas de *Belostoma* sp.1. A primeira estrutura apresenta uma reentrância em sua porção inferior, próxima das veias A1 e A2, enquanto a carena é de aspecto retangular, voltada para trás, com sua borda anterior curva e ápice obtuso. No que concerne à genitália masculina, algumas características de *Belostoma* sp.2 também são similares àsquelas de *Belostoma* sp.1. A razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma, em ambas as espécies, é igual a 1,00. Além disso, o ápice do divertículo ventral, em vista dorsal, apresenta uma dilatação. Entretanto, o ápice do divertículo em *Belostoma* sp.2 possui uma dilatação menos conspícua que em *Belostoma* sp.1 (Figs 18, 23).

Na interpretação de NIESER & MELO (1997: 60), essa nova espécie enquadra-se no passo 9 de sua chave, o qual distingue *B. micantulum* de *B. plebejum*. Entretanto, devido ao comprimento de seu corpo não estar em conformidade com as alternativas do passo (de 10,5 a 13,0 mm em *B. micantulum* e de 13,5 a 15,0 mm em *B. plebejum*), *Belostoma* sp.2 não estaria em conformidade com nenhuma dessas duas espécies. Ao desconsiderar, por outro lado, esse aspecto e com base no conhecimento acerca de sua distribuição geográfica, *Belostoma* sp.2 poderia estar em conformidade com *B. micantulum*. Além de sua distribuição ser muito mais ampla que a de *B. plebejum*, ambas apresentam os braços dorsais do divertículo ventral abruptamente convergentes em seus ápices, bem como o ápice do divertículo ventral cortado obliquamente (v. NIESER, 1975: 127, Fig. 141).

Na interpretação de ESTÉVEZ (1996: 64), essa nova espécie enquadra-se no passo 6 de sua chave, o qual distingue *B. nicaeum* de *B. plebejum*. Essa nova espécie está em melhor conformidade com *B. plebejum*; pois ambas apresentam as margens látero-dorsais do divertículo ventral não espessadas, bem como o comprimento do corpo maior que 13,0 mm. Entretanto, o ápice do divertículo ventral de *B. plebejum* é ligeiramente mais elíptico

e cortado obliquamente (Figs 124-125), enquanto o de *Belostoma* sp.2, ligeiramente mais circular e com uma dilatação conspícua e larga (Figs 23-24).

3.1.1.3 – *Belostoma* sp.3

(Figs 26-30, 36)

Material-tipo. — Holótipo: BRASIL. *Minas Gerais* — Pirapora, [?].XI.1975, (M. Alvarenga), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (AMNH). Parátipo: 1 f (AMNH), mesmos dados do holótipo.

Descrição do holótipo

Biometria. — Comprimento total do corpo: 14,4 mm; largura máxima do corpo: 6,3 mm; comprimento do primeiro segmento do rostro: 0,64 mm; comprimento do segundo segmento do rostro: 0,83 mm; comprimento do anteóculo: 0,80 mm; comprimento da porção anterior da sutura frontogenal: 0,48 mm; comprimento da porção posterior da sutura frontogenal: 0,51 mm; comprimento do interóculo: 0,85 mm.

Coloração. — Corpo castanho-claro.

Cabeça e tórax. — Largura interocular posterior duas vezes o comprimento do anteóculo e 2,13 vezes a largura de um olho. Carena prosternal de aspecto retangular, não voltada para trás, com sua borda anterior reta; ápice agudo, sem tubérculos (Fig. 26); esclerito 1 da placa mediana distal largo, com sua porção de articulação às veias A1 e A2 provida de um processo muito curto, menor que a metade do comprimento do esclerito, base do esclerito sem estreitamento; protuberância do esclerito pouco evidente, sem robustez e arredondada; porção inferior do esclerito, próxima à articulação das veias A1 e A2, sem reentrância (Fig. 27); porção posterior do componente complementar do sistema casa-botão, acoplado ao

tórax, arredondado, tão largo quanto comprido (Fig. 12).

Genitália masculina (Figs 28-30). — Razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma igual a 1,00; margens látero-dorsais do divertículo ventral não espessadas; braços dorsais ligeiramente estreitos, divergentes, mais curtos que a base do falossoma; porção apicoventral do divertículo ventral com protuberância desenvolvida; margem do divertículo ventral, em vista ventral, com uma curva muito acentuada, a ponto de ser pronunciada; divertículo ventral com a porção apical arredondada em vista lateral.

Notas

Muitas características são compartilhadas entre as espécies do grupo *B. pygmeum*, *B. plebejum* e essa nova espécie. No que concerne àquelas compartilhadas entre as espécies do grupo *B. pygmeum* e a nova espécie, o comprimento da porção anterior da sutura frontogenal é igual ao da porção posterior. O esclerito 1 da placa mediana distal dessa nova espécie é muito similar ao das espécies *B. nicaeum* e *B. pygmeum*. Essa estrutura apresenta, nessas duas espécies, um processo muito curto na porção de articulação com as veias A1 e A2, bem como sua porção inferior sem reentrância (Figs 113, 129). Entretanto, o comprimento do corpo dessa nova espécie, bem como seu aspecto mais esguio, auxiliam na sua diagnose. Quanto à espécie *B. plebejum*, seu aspecto geral é muito similar ao da nova espécie, principalmente no que concerne ao tamanho do corpo, sendo essa última um pouco mais esguia. Além disso, a porção posterior do componente complementar do sistema casa-botão, acoplado ao tórax, é arredondada em ambas as espécies.

A genitália masculina de *Belostoma* sp.3 (Figs 28-30) é similar, em alguns aspectos, àquelas das espécies *B. pygmeum* e *B. plebejum*. Essa estrutura apresenta, nas espécies do grupo *B. pygmeum*, os braços dorsais divergentes, bem como o divertículo ventral com um sulco longitudinal profundo. Entretanto, a condição espessada das margens

lâtero-dorsais do divertículo ventral distingue facilmente as espécies do grupo *B. pygmeum* das demais deste estudo. Na espécie *B. plebejum*, os braços dorsais são paralelos (Fig. 124). Entretanto, muitas outras características do divertículo ventral dessa espécie são similares às daquelas da nova espécie, entre elas, (1) ápice elíptico e cortado obliquamente; (2) porção apicoventral com protuberância desenvolvida; e (3) ápice, em vista dorsal, com dilatação evidente (Fig. 28).

Na interpretação de NIESER & MELO (1997: 60), *Belostoma* sp.3 enquadra-se no passo 9 de sua chave, o qual distingue *B. micantulum* de *B. plebejum*. Essa nova espécie estaria em conformidade com *B. plebejum*, pois ambas apresentam valores do comprimento do corpo que condizem com a alternativa desse passo (entre 13,5 e 15,0 mm).

Na interpretação de ESTÉVEZ (1996: 64), essa nova espécie enquadra-se no passo 6 de sua chave, o qual distingue *B. nicaeum* de *B. plebejum*. Essa nova espécie está em melhor conformidade com *B. plebejum*; pois ambas apresentam as margens lâtero-dorsais do divertículo ventral não espessadas, bem como o comprimento do corpo maior que 13,0 mm. Entretanto, os braços dorsais de *B. plebejum* são paralelos (Fig. 124), enquanto os da nova espécie são divergentes (Fig. 28). Além disso, a razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma é igual a 1,50, enquanto o de *Belostoma* sp.3, igual a 1,00.

3.1.1.4 – *Belostoma* sp.4

(Figs 31-35, 36)

Material-tipo. — BRASIL. Holótipo: *Mato Grosso* — Sinop [12° 31' S / 55° 37' O], [?].X.1974, (M. Alvarenga), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 m (AMNH). Parátipo: *Pará* —

Jacareacanga, [?].XII.1968, (M. Alvarenga), J. R. I. Ribeiro det. 2003: 1 f (AMNH).

Descrição do holótipo

Biometria. — Comprimento total do corpo: 13,5 mm; largura máxima do corpo: 6,2 mm; comprimento do primeiro segmento do rostro: 0,67 mm; comprimento do segundo segmento do rostro: 0,80 mm; comprimento do anteóculo: 0,80 mm; comprimento da porção anterior da sutura frontogenal: 0,42 mm; comprimento da porção posterior da sutura frontogenal: 0,48; comprimento do interóculo: 0,83 mm.

Coloração. — Corpo castanho-claro.

Cabeça e tórax. — Largura interocular posterior 1,96 vezes o comprimento do anteóculo e 1,88 vezes a largura de um olho. Carena prosternal de aspecto retangular, não voltada para trás, com sua borda anterior curva; ápice agudo, sem tubérculos (Fig. 31); esclerito 1 da placa mediana distal estreito, com sua porção de articulação às veias A1 e A2 provida de um processo não tão longo, igual à metade do comprimento do esclerito, base do esclerito sem estreitamento; protuberância do esclerito muito evidente e robusta, arredondada; porção inferior do esclerito, próxima à articulação das veias A1 e A2, sem reentrância (Fig. 32); porção posterior do componente complementar do sistema casa-botão, acoplado ao tórax, piriforme (Fig. 11).

Genitália masculina (Figs 33-35). — Razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma aproximadamente 0,70; margens látero-dorsais do divertículo ventral não espessadas; braços dorsais largos, divergentes, mais curtos que a base do falossoma; porção apicoventral mediana do divertículo ventral com protuberância desenvolvida; margem do divertículo ventral, em vista ventral, com uma curva pouco acentuada; divertículo ventral com a porção apical afilada em vista lateral.

Notas

Muitas características são compartilhadas entre essa nova espécie e *B. plebejum*. Quanto à espécie *B. plebejum*, seu aspecto geral é muito similar ao da nova espécie, principalmente no que concerne ao tamanho do corpo, sendo esta última um pouco mais esguia. A genitália masculina de *Belostoma* sp.4 é similar, em alguns aspectos, àquela da espécie *B. plebejum*. As seguintes características do divertículo ventral são similares àquelas da nova espécie: (1) ápice elíptico e cortado obliquamente; (2) porção apicoventral com protuberância desenvolvida; (3) ápice, em vista dorsal, com dilatação muito desenvolvida e larga; e (4) sulco longitudinal profundo no divertículo ventral (Figs 33, 124). Por outro lado, a genitália difere, nessas espécies, quanto à disposição dos braços dorsais, os quais são paralelos em *B. plebejum* e divergentes nessa nova espécie.

Na interpretação de NIESER & MELO (1997: 60), *Belostoma* sp.4 enquadra-se no passo 9 de sua chave, o qual distingue *B. micantulum* de *B. plebejum*. Essa nova espécie estaria em conformidade com *B. plebejum*, pois ambas apresentam valores do comprimento do corpo que condizem com a alternativa desse passo (entre 13,5 e 15,0 mm).

Na interpretação de ESTÉVEZ (1996: 64), essa nova espécie enquadra-se no passo 6 de sua chave, o qual distingue *B. nicaeum* de *B. plebejum*. Essa nova espécie está em melhor conformidade com *B. plebejum*, pois ambas apresentam as margens látero-dorsais do divertículo ventral não espessadas, bem como o comprimento do corpo maior que 13,0 mm. Entretanto, os braços dorsais de *B. plebejum* são paralelos, enquanto os da nova espécie, divergentes (Figs 33, 124). Além disso, a razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma é igual a 1,50, enquanto a de *Belostoma* sp.4, aproximadamente 0,70.

3.2 – Chave de identificação para as espécies do grupo *Belostoma plebejum*

(Espécies novas incluídas)

1a. — Razão entre os comprimentos do primeiro e do segundo segmentos do rostró entre 0,88 e 0,95 (Cps, Css, Fig. 3) 2

1b. — Razão entre os comprimentos do primeiro e do segundo segmentos do rostró entre 0,80 e 0,86 7

2a (1a). — Comprimento da porção anterior da sutura frontogenal igual ao da porção posterior (Sfa, Sfp, Fig. 2); carena prosternal com a borda anterior curva (Car, Figs 16, 21, 87-88, 111-112, 127-128); região dorso-mediana do divertículo ventral do falossoma com um sulco profundo; porção ventral com quilha longitudinal mediana muito desenvolvida e ápice afilado, ou sem quilha muito evidente (em *Belostoma* sp.1 e *Belostoma* sp.2) em vista lateral; ápice do divertículo ligeiramente mais circular, em vista dorsal, com dilatação, ou deformado, com um corte profundo em forma aproximada de “V”; braços dorsais divergentes em seus ápices (com exceção de *Belostoma* sp.2, cujos braços são abruptamente convergentes em seus ápices) (Bdo, Dil, Qui, Suc, Figs 18-20, 23-25, 90-92, 114-116, 130-132) 3

2b. — Comprimento da porção anterior da sutura frontogenal menor que o da porção posterior; carena prosternal com a borda anterior reta (Figs 102-103); região dorso-mediana do divertículo ventral do falossoma com um sulco pouco profundo ou inexistente; porção ventral com quilha longitudinal mediana muito desenvolvida e ápice arredondado, em vista lateral; ápice elíptico e cortado obliquamente, em vista dorsal, sem dilatação ou deformação; braços dorsais suave ou abruptamente convergentes em seus ápices (Figs 105-110) ***B. minusculum* (Uhler)**

(Brasil: Amazonas, Mato Grosso, Minas Gerais, Pará; Costa Rica; Honduras; Nicarágua; Panamá; Trinidad; Venezuela)

3a (2a). — Porção inferior do esclerito 1 da placa mediana distal, próxima à articulação das veias A1 e A2, sem reentrância (Pm1, Figs 89, 113, 129); razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma igual ou maior que 2,00 (Cdv, Dve, Fal, Ldv, Fig. 5); ápice do divertículo ventral, em vista dorsal, deformado, com um corte profundo em forma aproximada de “V”, sem dilatação; porção apicoventral do divertículo

ventral sem uma protuberância desenvolvida; margens látero-dorsais do divertículo ventral espessadas, com uma curva pouco acentuada; braços dorsais do divertículo ventral estreitos, curtos e divergentes (Mdo, Figs 90-92, 114-116, 130-132) (**grupo *B. pygmeum* Lauck**) 4

3b. — Porção inferior do esclerito 1 da placa mediana distal, próxima à articulação das veias A1 e A2, com reentrância (Ree, Figs 17, 22); razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma menor que 2,00 (Fig. 5); ápice do divertículo ventral, em vista dorsal, ligeiramente circular, com uma dilatação muito evidente; porção apicoventral do divertículo ventral com protuberância desenvolvida; margens látero-dorsais do divertículo ventral não espessadas, com uma curva muito acentuada, a ponto de serem pronunciadas; braços dorsais do divertículo ventral não como acima (Figs 18-20, 23-25) 6

4a (3a). — Porção de articulação do esclerito 1 da placa mediana distal com as veias A1 e A2 provida de um processo muito curto, menor que a metade do comprimento do esclerito; protuberância superior do esclerito 1 aguda (Pro, Figs 113, 129); razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma entre 2,00 e 3,00 (Fig. 5); comprimento dos braços dorsais igual ao da base do falossoma (Cbd, Cfa, Fig. 4) 5

4b. — Porção de articulação do esclerito 1 da placa mediana distal com as veias A1 e A2 provida de um processo não tão curto, igual à metade do comprimento do esclerito; protuberância superior do esclerito 1 arredondada (Fig. 89); razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma maior que 3,00 (Fig. 5); comprimento dos braços dorsais menor que o da base do falossoma (Fig. 4) ***B. lariversi* De Carlo** (Bolívia; Brasil: Amazonas, Mato Grosso, Minas Gerais, Paraná; Paraguai; Peru; Uruguai)

5a (4a). — Carena prosternal voltada para a parte anterior do corpo; base da projeção lateral do esclerito 1 da placa mediana distal, a qual articula com as veias A1 e A2, com estreitamento (Fig. 113); razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma igual a 2,50 (Fig. 5) ***B. nicaeum* Estévez** (Brasil: Amazonas, Bahia, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul)

5b. Carena prosternal não voltada para a parte anterior do corpo; base da projeção lateral do esclerito 1 da placa mediana distal, a qual articula com as veias A1 e A2, sem estreitamento (Fig. 129); razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do

falossoma igual a 2,00 (Fig. 5) ***B. pygmeum* (Dufour)**
(Bolívia; Brasil: Amazonas, Bahia, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Pará, São Paulo;
Paraguai; Peru)

6a (3b). — Razão entre a largura interocular posterior e a largura de um olho menor que 2,00 (Lip, Lol, Figs 1-2); porção de articulação do esclerito 1 da placa mediana distal com as veias A1 e A2 provida de um processo não tão curto, igual à metade do comprimento do esclerito (Fig. 17); porção posterior do componente complementar do sistema casa-botão, acoplado ao tórax, estreito, piriforme (Apc, Fig. 11); braços dorsais do divertículo ventral do falossoma largos e curtos, divergentes em seus ápices (Fig. 18) ***Belostoma* sp.1**
(Brasil: Amazonas, Mato Grosso)

6b. — Razão entre a largura interocular posterior e a largura de um olho igual a 2,00 (Figs 1-2); porção de articulação do esclerito 1 da placa mediana distal com as veias A1 e A2 provida de um processo muito curto, menor que a metade do comprimento do esclerito (Fig. 22); porção posterior do componente complementar do sistema casa-botão, acoplado ao tórax, tão largo quanto comprido, arredondado (Fig. 12); braços dorsais do divertículo ventral do falossoma estreitos e curtos, abruptamente convergentes em seus ápices (Fig. 23) ***Belostoma* sp.2** (Brasil: Amazonas)

7a (1b). — Comprimento da porção anterior da sutura frontogenal menor que o da porção posterior (Fig. 2); borda anterior da carena prosternal curva (Figs 31, 122) **8**

7b. — Comprimento da porção anterior da sutura frontogenal igual ao da porção posterior (Fig. 2); borda anterior da carena prosternal geralmente reta (Figs 26, 117) [exceto *B. micantulum*, v. as variações intra-específicas consideradas neste estudo] (Fig. 94) **9**

8a (7a). — Carena prosternal não voltada para a parte anterior do corpo; ápice agudo (Fig. 31); esclerito 1 da placa mediana distal estreito, com uma protuberância muito evidente, robusta e aguda; base da projeção lateral desse esclerito, a qual articula-se com as veias A1 e A2, sem estreitamento (Fig. 32); porção posterior do componente complementar do sistema casa-botão, acoplado ao tórax, estreito, piriforme (Fig. 11); razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma aproximadamente 0,70 (Fig. 5); região dorso-mediana do divertículo com sulco longitudinal muito profundo; porção ventral com

uma quilha longitudinal mediana muito desenvolvida; braços dorsais largos, divergentes e de comprimento menor que o da base do falossoma (Figs 33-35) ***Belostoma* sp.4** (Brasil: Mato Grosso, Pará)

8b. Carena prosternal voltada para a parte anterior do corpo; ápice obtuso (Fig. 122); esclerito 1 da placa mediana distal muito largo, com uma protuberância pouco evidente, sem robustez e mais arredondada; base da projeção lateral desse esclerito, a qual articula-se com as veias A1 e A2, com estreitamento (Fig. 123); porção posterior do componente complementar do sistema casa-botão, acoplado ao tórax tão largo quanto comprido, arredondado (Fig. 12); razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma maior que 1,00 (Fig. 5); região dorso-mediana do divertículo com sulco longitudinal pouco evidente; porção ventral com uma quilha longitudinal mediana, mostrando-se como uma dilatação pouco desenvolvida; braços dorsais estreitos, paralelos e de comprimento igual ao da base do falossoma (Figs 124-126) ***B. plebejum* (Stål)** (Argentina; Bolívia; Brasil: Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Pará, Paraíba, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul; Paraguai; Peru; Uruguai)

9a (7b). — Comprimento total do corpo maior que 11,1 mm; esclerito 1 da placa mediana distal com uma protuberância pouco evidente, sem robustez e mais arredondada; base da projeção lateral desse esclerito, a qual articula-se com as veias A1 e A2, sem estreitamento (Figs 27, 95); razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma igual a 1,00 (Fig. 5); região dorso-mediana do divertículo com sulco longitudinal muito profundo; ápice do divertículo, em vista dorsal, com dilatação desenvolvida; braços dorsais divergentes ou abruptamente convergentes em seus ápices (Figs 28-30, 96-101) . **10**

9b. Comprimento total do corpo entre 10,8 e 11,1 mm; esclerito 1 da placa mediana distal com uma protuberância muito evidente, robusta e aguda; base da projeção lateral desse esclerito, a qual articula-se com as veias A1 e A2, com estreitamento (Fig. 118); razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma igual a 1,50 (Fig. 5); região dorso-mediana do divertículo com sulco longitudinal pouco evidente; ápice do divertículo, em vista dorsal, com dilatação pouco evidente; braços dorsais suavemente convergentes em seus ápices (Fig. 119) ***B. parvum* Estévez** (Colômbia, Guiana, Brasil: Amazonas, Pará; Suriname; Venezuela)

10a (9a). — Carena prosternal com o ápice agudo (Fig. 26); esclerito 1 da placa mediana

distal muito largo; porção de articulação com as veias A1 e A2 provida de um processo muito curto, menor que a metade do comprimento do esclerito (Fig. 27); margens do divertículo ventral do falossoma, em vista dorsal, com uma curva muito acentuada, a ponto de serem pronunciadas (Fig. 28) *Belostoma* sp.3

(Brasil: Minas Gerais)

10b. — Carena prosternal com o ápice obtuso (Figs 93-94); esclerito 1 da placa mediana distal estreito; porção de articulação com as veias A1 e A2 provida de um processo não tão curto, igual a metade do comprimento do esclerito (Fig. 95); margens do divertículo ventral do falossoma, em vista ventral, com uma curva pouco acentuada (Figs 96-97, 99-100) *B. micantulum* (Stål)

(Argentina; Bolívia; Brasil: Amazonas, Espírito Santo, Mato Grosso, Pará, Paraíba, Rio de Janeiro; Colômbia; Guiana; Paraguai; Venezuela)

3.3 – Análise cladística do grupo *B. plebejum* sensu Nieser, 1975

A matriz elaborada a partir do estudo das espécies componentes do grupo-interno e dos grupos-externos (Tabela IV) é composta de 31 táxons terminais e 48 caracteres oriundos de morfologia externa (cabeça, tórax e abdome) e de genitália masculina. Vinte e um caracteres são do tipo multiestado, sendo sete oriundos de medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores (v. tópico 2.3.3), enquanto 27 são binários. Do total, nove caracteres não foram informativos para a parcimônia.

A síntese dos resultados obtidos nas 10 análises efetuadas encontra-se na Tabela II e nos cladogramas apresentados nas Figs 37-46. O grupo-interno da árvore de consenso estrito, gerada a partir de cinco cladogramas mais parcimoniosos na análise 3 [a análise com as pressuposições *a priori* mais convenientes sobre a evolução dos caracteres deste estudo, v. tópico 2.3.3] (2155 passos [dividir pelo peso-base 18, ver Tabela II], IC = 0,41, IR = 0,73, RC = 0,30), apresenta a seguinte topologia (Fig. 39):

((((((((((B. lariversi [1], B. lariversi [2]) (B. nicaeum [2] (B. nicaeum [1] (B. pygmeum [1], B. pygmeum [2])))) (Belostoma sp.1, Belostoma sp.2)) B. plebejum) B. micantulum [3]) B. micantulum [2]) B. micantulum [1]) Belostoma sp.3) ((B. minusculum [1], B. minusculum [2]) B. parvum)) Belostoma sp.4).

Conforme observado no cladograma da análise 3 e em todas as outras análises deste estudo, está presente um clado formado pelas espécies “*B. lariversi*”, *B. micantulum* [1], *B. micantulum* [2], *B. micantulum* [3], “*B. minusculum*”, *B. nicaeum* [1], *B. nicaeum* [2], *B. parvum*, *B. plebejum*, “*B. pygmeum*”, *Belostoma* sp.1, *Belostoma* sp.2, *Belostoma* sp.3 e *Belostoma* sp.4, as espécies do grupo *B. plebejum sensu* Nieser, 1975, apresentando *bootstrap* = 72 e Bremer = 4, não refutando, assim, a hipótese de monofiletismo levantada anteriormente. Além disso, “*B. lariversi*”, *B. nicaeum* [1], *B. nicaeum* [2] e “*B. pygmeum*” sempre formam um grupo monofilético dentro desse clado [antigo grupo *B. pygmeum sensu* Lauck, 1962], apesar dos baixos índices de suporte (*bootstrap* = 45 e Bremer = 0) (Fig. 39, grupo *B. pygmeum*), do qual em sete análises, o grupo monofilético formado pelas novas espécies *Belostoma* sp.1 e *Belostoma* sp.2 aparece como táxon-irmão (Figs 37, 38, 39, 41, 43, 44, 45).

Dentro do grupo-interno, alguns grupos monofiléticos, além do grupo *B. pygmeum*, são notórios naqueles cladogramas de consenso estrito das análises com pesos atribuídos aos caracteres de forma escalonada para dar peso igual a todos independentemente do número de estados em cada um (análises 1, 3, 5 [com as medidas e relações] e 7 e 9 [sem as medidas e relações]), apesar dos baixos índices de suporte (Figs 37, 39, 41, 43, 45): (1) ((((*B. lariversi* [1], *B. lariversi* [2]) (*B. nicaeum* [2] (*B. nicaeum* [1] (*B. pygmeum* [1], *B. pygmeum* [2])))) (*Belostoma* sp.1, *Belostoma* sp.2))), o qual também se destaca nos cladogramas das análises 2 e 8, análises com peso igual a 1; (2) ((((*B. lariversi* [1], *B. lariversi* [2]) (*B. nicaeum* [2] (*B. nicaeum* [1] (*B. pygmeum* [1], *B. pygmeum* [2]))))

(*Belostoma* sp.1, *Belostoma* sp.2)) *B. plebejum*); e, interessante, um grupo mais abrangente que envolve as variações intra-específicas de *B. micantulum*, (3) ((((((*B. lariversi* [1], *B. lariversi* [2]) (*B. nicaeum* [2] (*B. nicaeum* [1] (*B. pygmeum* [1], *B. pygmeum* [2])))) (*Belostoma* sp.1, *Belostoma* sp.2)) *B. plebejum*) *B. micantulum* [3]) *B. micantulum* [2])).

As variações intra-específicas das espécies *B. lariversi*, *B. micantulum*, *B. minusculum*, *B. nicaeum* e *B. pygmeum* apresentaram diferentes topologias nos cladogramas de consenso estrito das análises realizadas. As variações de *B. lariversi* formam uma politomia naqueles das análises 6 e 10 (Figs 42, 46), mas em todos os cladogramas das outras, formam um grupo monofilético (com *bootstrap* relativamente alto, de 56 a 88), tendo *B. nicaeum* e *B. pygmeum* como grupos-irmãos. As variações de *B. micantulum* apresentaram-se em todas as análises, exceto na análise 4 (Fig. 40), como parafiléticas. No cladograma de consenso estrito da análise 4, *B. micantulum* [3] e *B. micantulum* [2] formaram um grupo monofilético (*bootstrap* menor que 40 e Bremer = 1). Nas análises 5 e 9 (Figs 41, 45), *B. micantulum* [1] integrou uma politomia com *Belostoma* sp.3. No que concerne às variações de *B. nicaeum* e *B. pygmeum*, nas análises 5, 6, 7, 8, 9 e 10 (Figs 41-46), ora *B. nicaeum* [1] e *B. nicaeum* [2] formaram uma politomia, tendo as variações de *B. pygmeum* como grupo-irmão, ora entre esses quatro elementos ocorreu total politomia. Entretanto, nas análises 1, 2, 3 e 4 (Figs 37-40), as variações de *B. nicaeum* apresentaram-se como parafiléticas, enquanto nessas e nas análises 5, 7 e 9 (Figs 41, 43, 45), as variações de *B. pygmeum* formaram um grupo monofilético nos cladogramas de consenso estrito.

3.3.1 – Lista comentada de caracteres

Os 48 caracteres usados nas análises filogenéticas estão relacionados abaixo, agrupados nas seguintes categorias: (A) morfologia externa – corpo (1-2), cabeça (3-7), tórax (8-27), abdome (28-29); e (B) genitália masculina (30-48). Foram indicados e descritos os estados de cada caráter e, quando pertinente, foram apresentadas ilustrações. Uma breve discussão sobre a distribuição dos estados pelos táxons terminais e sobre sua ordenação, com base no cladograma de consenso estrito da análise 3, foi apresentada. Quando pertinente, foi feita menção sobre o comportamento dos estados em outros cladogramas de outras análises. Para cada caráter, foram fornecidos o número de passos e os índices de consistência (IC), retenção (IR) e reescalado de consistência (RC), obtidos com o algoritmo *tree-bisection-reconnection* (v. o tópico 3.3.3). Os caracteres baseados em medidas e em relações e que podem apresentar sobreposição de valores entre os táxons terminais foram sublinhados (sobre os procedimentos de codificação, veja o tópico 2.3.3). Os valores médios obtidos para cada um desses caracteres mencionados encontram-se na Tabela III. A distribuição dos estados de caracteres pelos táxons terminais encontra-se na Tabela IV. Em *B. candidulum* [2], o caráter referente ao ápice da carena prosternal (caráter 12) não pôde ser estudado, pois o ápice da carena estava danificado. Em *B. micantulum* [3] e em *B. sanctulum* [2], os caracteres de genitália masculina (de 30 a 48) não puderam ser estudados, pois, infelizmente, apenas fêmeas dessas espécies foram incluídas na análise.

(A) Morfologia externa

Corpo

1. Comprimento total do corpo (do ápice da cabeça ao final do abdome) (Tabelas

III-IV) [passos=26, IC=0,35, IR=0,77, RC=0,27]:

O comprimento total do corpo é bastante variável entre as espécies de pequeno porte dos grupos deste estudo. Interessantemente, os representantes dos grupos-externos apresentam o corpo comprido ou muito comprido (como em *B. candidulum*), enquanto aqueles do grupo-interno apresentam o corpo curto ou muito curto (como em *B. parvum*). No cladograma da análise 3, sob *ACCTRAN*, o estado 2 é uma sinapomorfia do clado que compreende o grupo monofilético “*B. minusculum*” + *B. parvum* e seu grupo-irmão, formado por *Belostoma* sp.3, *B. micantulum* [1], *B. micantulum* [2], *B. micantulum* [3], *B. plebejum*, *Belostoma* sp.1, *Belostoma* sp.2, e as espécies do grupo *B. pygmeum* (“*B. lariversi*” + *B. nicaeum* [1] + *B. nicaeum* [2] + *B. pygmeum*). Sob *DELTRAN*, esse estado é uma sinapomorfia do grupo monofilético formado por *B. micantulum* [1], *B. micantulum* [2], *B. micantulum* [3], *B. plebejum*, *Belostoma* sp.1, *Belostoma* sp.2, e as espécies do grupo *B. pygmeum*. Sob ambas otimizações, o estado 3 é uma sinapomorfia do clado que compreende *B. plebejum*, *Belostoma* sp.1, *Belostoma* sp.2 e as espécies do grupo *B. pygmeum*, e o estado 4, uma autapomorfia de *Belostoma* sp.3 (Apêndice 1). Sob ambas otimizações, o penúltimo menor valor médio do comprimento total do corpo (estado 1, que corresponde ao intervalo de medidas entre 11,1 e 11,9 mm) é uma sinapomorfia que ocorre, independentemente, nos seguintes grupos monofiléticos: “*B. minusculum*” + *B. parvum* e *B. nicaeum* [1] + “*B. pygmeum*”, sendo este último representado também nas análises 1, 2 e 4, e é uma autapomorfia das espécies *Belostoma* sp.2 e *B. micantulum* [3]. O maior valor médio (estado 9, que corresponde ao intervalo de medidas entre 17,5 e 17,7 mm) é homoplástico. Sob *ACCTRAN*, ocorre, independentemente, no grupo formado por “*B. minor*” + “*B. oxyurum*” e sob ambas otimizações, é uma autapomorfia de *B. candidulum* [1]. Sob *DELTRAN*, o estado 9 é uma autapomorfia de *B. oxyurum* [2] e uma sinapomorfia do clado que compreende as variações intra-específicas de *B. minor*. Sob

ambas otimizações, o menor valor médio do comprimento total do corpo (estado 0, que corresponde ao intervalo de medidas entre 10,9 e 11,1 mm) é homoplástico, surgindo, independentemente, nas espécies *B. parvum* e *B. pygmeum* (sob ambas otimizações) e em quase todas as outras análises deste estudo. Nas análises 1, 2, 5 e 6, a redução aos menores valores médios do comprimento total do corpo ocorre um pouco menos tardiamente. Nas análises 1 e 2, por exemplo, o estado 2 é uma sinapomorfia que define o grupo-interno deste estudo. O estado 1 desse caráter é sinapomórfico na análise 6, surgindo no grupo-interno. Há, nitidamente, uma tendência à redução do comprimento total do corpo nas espécies integrantes do grupo-interno. Táxons mais derivados, tais como “*B. nicaeum*” e “*B. pygmeum*”, compartilham extremas reduções do comprimento total do corpo, observadas no estudo. Ainda, independentemente, os menores valores médios ocorrem em *B. parvum*. Esse caráter foi considerado, na análise, como multiestado, em uma série ordenada de acordo com os valores médios de comprimento total do corpo nos táxons terminais, escalonados desde os menores (corpos mais curtos), em *B. parvum*, *B. pygmeum* [1] (estado 0), e em “*B. minusculum*” (estado 1) até os maiores (corpos mais compridos), em “*B. oxyurum*”, “*B. minor*” (estados 8 e 9) (Tabelas III-IV).

2. Razão entre o comprimento total e a largura máxima do corpo (Tabelas III-IV)

[passos=40, IC=0,23, IR=0,30, RC=0,07]:

No cladograma da análise 3, sob *ACCTRAN*, o estado 1 é uma sinapomorfia do grupo monofilético representado por *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [3] + *B. plebejum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + as espécies do grupo *B. pygmeum* e, sob ambas otimizações, uma autapomorfia de *B. minor* [1] e de *B. parvum*. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma autapomorfia de *B. micantulum* [2] e de *B. micantulum* [3]. Sob ambas otimizações, o estado 2 surge, independentemente, como uma sinapomorfia do grupo

monofilético formado por *B. micantulum* [1] + *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [3] + *B. plebejum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + espécies do grupo *B. pygmeum*, e como uma autapomorfia de *B. oxyurum* [2], *B. nicaeum* [2], e *Belostoma* sp.2. Sob *ACCTRAN*, o estado 3 ocorre, independentemente, no grupo monofilético “*B. minor*” + “*B. oxyurum*” e é uma autapomorfia de *B. pygmeum* [2], enquanto sob ambas otimizações e também nas análises 1, 3, 5 e 6, é uma sinapomorfia do grupo monofilético *B. plebejum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + espécies do grupo *B. pygmeum*. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma sinapomorfia do clado formado pelas variações intra-específicas de *B. oxyurum*. Nas análises 2 e 4, esse estado surge no clado que compreende todo o grupo-interno. No cladograma da análise 3, sob *ACCTRAN*, o estado 4 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum*. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma autapomorfia de *B. nicaeum* [1]. Sob ambas otimizações, o estado 0, o qual corresponde ao menor valor médio encontrado (1,93), é uma autapomorfia de *B. candidulum* [2], enquanto o estado 9, o qual corresponde ao maior valor médio encontrado (2,44), é uma autapomorfia de *B. denticolle* [2]. Nos espécimes examinados, a relação entre o comprimento total e a largura máxima do corpo não parece mostrar dependência direta com o crescimento em comprimento ou em largura do corpo. Esse caráter foi considerado, na análise, como multiestado, em uma série ordenada de acordo com os valores médios da razão entre o comprimento total e a largura máxima do corpo nos táxons terminais, escalonados desde os menores valores (corpos mais curtos e largos ou mais compridos e mais largos), em *B. candidulum* [2] (estado 0), *B. parvum* (estado 1), *Belostoma* sp.2 e *B. nicaeum* [2] (estado 2) até os maiores valores (corpos mais compridos e estreitos ou mais curtos e mais estreitos), em *B. lariversi* [2] (estado 6), “*B. denticolle*” (estados 7 e 9) (Tabelas III-IV).

Cabeça

3. Razão entre os comprimentos do primeiro (Cps) e do segundo segmentos do rostro (Css) (Fig. 3; Tabelas III-IV) [passos=33, IC=0,28, IR=0,53, RC=0,14]:

Os estados que se referem aos valores médios apomórficos obtidos neste estudo tendem a não ser muito altos nas espécies componentes do grupo-interno. Sob ambas otimizações, o estado 1 é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do clado que compreende o grupo-interno e sob *ACCTRAN*, é uma reversão no grupo formado por *B. plebejum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + as espécies do grupo *B. pygmeum*. Sob *ACCTRAN*, o estado 0, a qual corresponde aos menores valores médios encontrados (entre 0,80 e 0,86), é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo formado por *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [3] + *B. plebejum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + as espécies do grupo *B. pygmeum* e, sob ambas otimizações, é uma autapomorfia de *B. parvum*. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma autapomorfia de *B. micantulum* [2] e *B. micantulum* [3]. Sob ambas otimizações, o estado 5 é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas espécies *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + as espécies do grupo *B. pygmeum*, e, também nas análises 1, 2 e 5, no grupo monofilético formado pelas espécies “*B. candidulum*” + *B. horvathi* + “*B. oxyurum*” + “*B. minor*” + “*B. sanctulum*” e em *B. denticolle* [2]. Sob *DELTRAN*, esse estado é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. lariversi* e no grupo monofilético formado por *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2. Sob *ACCTRAN*, o estado 4 é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo monofilético formado por “*B. pygmeum*” + *B. nicaeum* [1] + *B. nicaeum* [2], do grupo monofilético formado por “*B. candidulum*” + *B. horvathi* + “*B. oxyurum*” + “*B. minor*” + “*B. sanctulum*” + *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2], e é uma autapomorfia de *B. denticolle* [3] e, sob ambas otimizações, de *B. oxyurum* [1]. Sob

DELTRAN, esse estado é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia no clado formado por todos os grupos-externos, exceto “*B. amazonum*” e no grupo monofilético formado por *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + as espécies do grupo *B. pygmeum*. Sob ambas otimizações e também nas análises 1, 2, 4 e 6, o estado 7 é uma autapomorfia de *B. minusculum* [2] (Apêndice 1). Os estados referentes aos maiores valores médios dessa relação ocorrem nos grupos-externos deste estudo, mais especificamente em “*B. candidulum*” e “*B. minor*”, cujas relações atingem o valor igual a 1,00; isto é, os comprimentos de ambos os segmentos são iguais. Esse caráter foi considerado, na análise, como multiestado, em uma série ordenada de acordo com os valores médios da razão entre o comprimento do primeiro e do segundo segmentos do rostro nos táxons terminais, escalonados desde os menores valores (primeiro segmento mais curto que o segundo), em *B. parvum*, *B. micantulum* [2] e [3] (estado 0) até os maiores valores (primeiro segmento igual ou quase igual ao segundo em comprimento), em “*B. candidulum*” e “*B. minor*” (estado 9) (Tabelas III-IV).

4. Razão entre os comprimentos do anteóculo (Can) e do interóculo (Cin) (Fig. 1;

Tabelas III-IV) [passos=22, IC=0,41, IR=0,41, RC=0,17]:

Nas análises 1 e 5 e sob ambas otimizações no cladograma da análise 3, o estado 2 é uma homoplasia, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo monofilético formado por *Belostoma* sp.3 + *B. micantulum* [1] + *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [3] + *B. plebejum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + as espécies do grupo *B. pygmeum* e como uma autapomorfia de *B. horvathi*. Na análise 4, esse estado surge mais inicialmente, definindo, como uma sinapomorfia, o grupo-interno deste estudo. Na análise 6, esse estado é uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum*. Há uma tendência nos representantes de pequeno porte de *Belostoma* ao encurtamento do

anteóculo, mantendo, assim, os valores médios dessa relação entre 0,81 a 0,96. Nas análises 1, 2, 3, 4 e 6 e sob ambas otimizações, o estado 0 desse caráter é uma autapomorfia para *B. micantulum* [3] (Apêndice 1). Esse caráter foi considerado, na análise, como multiestado, em uma série ordenada de acordo com os valores médios da razão entre os comprimentos do anteóculo e do interóculo nos táxons terminais, escalonados desde os menores valores (anteóculo mais curto que o interóculo), em *B. micantulum* [3], (estado 0), *B. candidulum* [2], *B. oxyurum* [2] e *B. denticolle* [2] (estado 1) até os maiores valores (anteóculo igual ou quase igual ao interóculo em comprimento), em “*B. minor*” (estados 6 e 9) (Tabelas III-IV).

5. Grau de desenvolvimento da porção anterior da sutura frontogenal (Sfa) em relação à porção posterior (Sfp) (Fig. 2; Tabela IV) [passos=7, IC=0,29, IR=0,58, RC=0,17]:

- [0] comprimento da porção anterior maior que o da porção posterior;
- [1] comprimento da porção anterior igual ao da porção posterior;
- [2] comprimento da porção anterior menor que o da porção posterior.

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. A interpretação dos estados desse caráter multiestado foi inferida com bastante cuidado, uma vez que as diferentes condições dessa estrutura são de difícil visualização e dependem, exclusivamente, da posição em que se coloca o espécime (RIBEIRO, aceito). Segundo ESTÉVEZ (1996) e ESTÉVEZ & POLHEMUS (2001), os diferentes estados desse caráter seriam características diagnósticas para as espécies de pequeno porte de *Belostoma*. No cladograma da análise 3, sob *ACCTRAN*, o estado 0 é homoplástico (Fig. 39), ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo formado por *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2] + “*B. sanctulum*” + *B. horvathi* + “*B. minor*” + “*B. oxyurum*” + “*B. candidulum*” e

como uma autapomorfia de *B. denticolle* [3]. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma sinapomorfia do grupo monofilético formado por *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2] + *B. denticolle* [3] + “*B. sanctulum*” + *B. horvathi* + “*B. minor*” + “*B. oxyurum*” + “*B. candidulum*”. Sob *ACCTAN*, o estado 1 é homoplástico, ocorrendo como uma autapomorfia de *B. candidulum* [1] e *B. candidulum* [2]. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. candidulum*. Nas análises 2, 4, 6 e 10, esse estado aparece como uma homoplasia, a qual condiciona o grupo-interno deste estudo. No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 2 é homoplástico, ocorrendo, independentemente e mais tardiamente, no grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. minusculum*, no de *B. oxyurum*, no de *B. sanctulum*, e é uma autapomorfia das espécies *Belostoma* sp.4 e *B. plebejum*. A ordem de surgimento dos estados desse caráter parece ser 0→1→2, conforme observado em grande parte das análises deste estudo, apesar de se apresentar como 0→2→1 na análise 1.

6. Razão entre a largura interocular posterior (Lip) e o comprimento do anteóculo (Can) (Figs 1-2; Tabelas III-IV) [passos=26, IC=0,35, IR=0,61, RC=0,21]:

Os representantes do grupo-interno, em geral, apresentam valores médios dessa relação altos ou muito altos (muito próximos de 2,00 ou maiores), uma vez que os valores do comprimento mediano do anteóculo tendem a ser pequenos, fazendo com que a relação tenha, por outro lado, valores cada vez mais altos. No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, os estados 5 e 6 são homoplásticos. O estado 5 ocorre como uma sinapomorfia do grupo-interno deste estudo, o que se repete na análise 1, do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. oxyurum*, de *B. pygmeum* e é uma autapomorfia de *B. denticolle* [2], enquanto o estado 6 é uma sinapomorfia do grupo formado por *B.*

micantulum [1] + *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [3] + *B. plebejum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + as espécies do grupo *B. pygmeum* e uma autapomorfia de *B. minusculum* [2] e *Belostoma* sp.4. O estado 4, sob ambas otimizações, é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. lariversi*. Essa otimização é observada também nas análises 1, 2 e 4 (Apêndice 1). Sob ambas otimizações e também nas análises 1, 2 e 4 (Apêndice 1), o estado 3 é uma autapomorfia de *B. lariversi* [2]. Sob ambas otimizações e também nas análises 1, 2, 4 e 6 (Apêndice 1), o estado 9 é uma autapomorfia de *B. micantulum* [3]. Nas análises 2, 4 e 6, o estado 6 surge mais inicialmente, condicionando, como monofilético, o grupo-interno deste estudo. Na análise 5, o estado 2 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies estudadas do grupo *B. oxyurum* + “*B. minor*”. O estado 0 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de “*B. minor*”. Esse caráter foi considerado, na análise, como multiestado, em uma série ordenada de acordo com os valores médios da razão entre a largura interocular posterior e o comprimento do anteóculo nos táxons terminais, escalonados desde os menores valores (largura interocular posterior bem menor que duas vezes o comprimento do anteóculo ou anteóculo comprido ou muito comprido), em “*B. minor*” e *B. denticolle* [1] (estados 0 e 1) até os maiores valores (largura interocular posterior quase igual ou maior que duas vezes o comprimento do anteóculo), em *B. micantulum* [3] (estado 9) (Tabelas III-IV).

7. Razão entre a largura interocular posterior e a largura de um olho (Lol) (Figs 1-2; Tabelas III-IV) [passos=37, IC=0,24, IR=0,38, RC=0,09]:

Essa relação parece ser uma importante característica diagnóstica de alguns grupos de espécies e mesmo de espécies. Segundo NIESER (1975), a razão igual a 1,25 é diagnóstica para as espécies do grupo *B. denticolle*, enquanto aquela igual a 1,50 o é para as espécies do grupo *B. oxyurum*. A chave de identificação para as espécies de *Belostoma*

ocorrentes em Minas Gerais e arredores de NIESER & MELO (1997) usa essa relação como característica diagnóstica de *B. horvathi* [*B. oxyurum* para os autores (RIBEIRO, aceito)], cujo valor é igual ou aproximadamente 1,50. No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 5 desse caráter é uma sinapomorfia do grupo-interno deste estudo, condicionando esse clado. Sob *ACCTRAN*, é uma reversão no clado formado por *B. plebejum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + as espécies do grupo *B. pygmeum*, uma autapomorfia em *B. micantulum* [1] e uma sinapomorfia do grupo formado por “*B. oxyurum*” + “*B. minor*”. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. oxyurum* e é uma autapomorfia de *B. minor* [1]. Sob *ACCTRAN*, o estado 6 é uma homoplasia, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo monofilético formado por *Belostoma* sp.3 + *B. micantulum* [1] + *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [3] + *B. plebejum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + as espécies do grupo *B. pygmeum* e é uma reversão, sob ambas otimizações, no grupo formado por *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2, a qual o condiciona. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma autapomorfia de *B. micantulum* [2]. Sob ambas otimizações e também nas análises 1, 2, 4 e 6 (Apêndice 1), o estado 8 é uma autapomorfia de *Belostoma* sp.2, enquanto o estado 9, uma autapomorfia de *B. micantulum* [3]. Esse caráter foi considerado, na análise, como multiestado, em uma série ordenada de acordo com os valores médios da razão entre a largura interocular posterior e a largura de um olho nos táxons terminais, escalonados desde os menores valores (largura interocular posterior aproximadamente uma vez e meia a largura de um olho), em “*B. denticolle*” (estados 0 e 1) até os maiores valores (largura interocular posterior quase duas vezes maior que a largura de um olho), em *B. micantulum* [3] (estado 9) e *Belostoma* sp.2 (estado 8) (Tabelas III-IV).

8. Padrão de desenvolvimento do *sulcus*, vista dorsal (v. ESTÉVEZ & POLHEMUS,

2001: 152, Fig. 2) (Tabela IV) [passos=2, IC=0,50, IR=0,67, RC=0,33]:

[0] não se estendendo ao loro;

[1] estendendo-se ao loro.

No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 1 desse caráter é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia dos grupos formados, respectivamente, pelas variações intra-específicas de *B. minor* e de *B. amazonum*. ESTÉVEZ (1996) comenta que a condição apomórfica do *sulcus*, neste estudo, é uma característica diagnóstica das espécies do grupo *B. minor*, permitindo o fácil reconhecimento dessas espécies dentre aquelas de pequeno porte. Neste estudo, entretanto, a condição apomórfica desse caráter ocorre também em representantes de *B. amazonum*, sugerindo essa condição como uma homoplasia.

Tórax

9. Padrão de desenvolvimento da carena prosternal (Car), vista lateral (Fig. 3; Tabela IV) [passos=1, IC=1,00, IR=1,00, RC=1,00]:

[0] muito elevada, tão comprida quanto larga (*e.g.* Figs 47, 52);

[1] pouco elevada, com seu comprimento quase que a metade da sua largura (*e.g.* Figs 16, 21).

Sob ambas otimizações e em todas as análises, o estado 1 desse caráter é uma sinapomorfia do grupo-interno deste estudo (as espécies do grupo *B. plebejum*). A condição apomórfica desse caráter, neste estudo, é indicada como uma característica diagnóstica que define o grupo *B. plebejum* em ESTÉVEZ (1996). Essa conspícua condição da carena prosternal permite o fácil reconhecimento das espécies do grupo *B. plebejum* dentre as espécies de pequeno porte (NIESER, 1975; NIESER & MELO, 1997; RIBEIRO, *aceito*).

10. Padrão de alargamento da carena prosternal, levando-se em conta, principalmente, a sua base, vista lateral (Fig. 3; Tabela IV) [passos=2, IC=0,50, IR=0,89, RC=0,44]:

[0] estreita, com a base menor que a sua altura (*e.g.* Figs 47, 52);

[1] larga, com a base sendo maior ou igual à sua altura (*e.g.* Figs 57-58, 81-82).

Sob ambas otimizações e em quase todas as análises, o estado 1 desse caráter é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo formado por “*B. minor*” + “*B. oxyurum*” e do grupo-interno deste estudo. Aparentemente, o alargamento da base da carena prosternal independe de seu alongamento.

11. Posicionamento da carena prosternal estreita em relação ao eixo longitudinal do corpo, vista lateral (Fig. 3; Tabela IV) [passos=2, IC=0,50, IR=0,67, RC=0,33]:

[0] não projetada para a parte anterior do corpo (*e.g.* Fig. 47);

[1] projetada para a parte anterior do corpo (*e.g.* Figs 69-70).

No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 1 desse caráter é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia dos grupos formados, respectivamente, pelas variações intra-específicas de *B. sanctulum* e de *B. amazonum*. De acordo com as ilustrações realizadas por NIESER (1975), a carena prosternal dos espécimes estudados de *B. amazonum*, aparentemente, apresentam a condição plesiomórfica sugerida neste estudo. ESTÉVEZ & POLHEMUS (2001), entretanto, ao realizarem a revisão do grupo *B. denticolle*, estabeleceram como uma das características diagnósticas para os representantes de *B. amazonum* e *B. denticolle* a carena prosternal projetada para trás, condição apomórfica

neste estudo (estado 1). É interessante, ainda, observar que NIESER (1975) considerou os espécimes observados de *B. amazonum* como pouco distintos daqueles de *B. denticolle*, hipótese refutada pelas análises realizadas neste estudo. Esse caráter foi considerado inaplicável a “*B. oxyurum*” e a todas as espécies do grupo-interno, as quais foram consideradas como apresentando uma carena prosternal larga (v. caráter 15).

12. Aspecto do ápice da carena prosternal estreita, vista lateral (Tabela IV)

[passos=4, IC=0,50, IR=0,33, RC=0,17]:

[0] agudo (e.g. Fig. 69);

[1] truncado (e.g. Fig. 52);

[2] obtuso (e.g. Fig. 70).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3 (v. Tabela II). Nele, sob ambas otimizações, o estado 1 é uma autapomorfia da espécie *B. horvathi*. Sob ambas otimizações, o estado 2 é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas *B. denticolle* [1] e [2], como uma autapomorfia de *B. amazonum* [2] e *B. sanctulum* [1]. O estado 1 desse caráter foi considerado por NIESER & MELO (1997) como uma característica diagnóstica de *B. oxyurum*, sabendo-se, entretanto, que essa espécie referia-se a *B. horvathi* (RIBEIRO, aceito). Interessantemente, a ordenação *a posteriori* desse caráter não parece clara, visto que a condição truncada da carena (estado 1), nas análises 1, 7 e 8, é aparentemente intermediária entre as condições 0 e 2. Todavia, nas análises 2 e 4, essa condição aparenta ser terminal. Baseado no fato do estado 1 ser aparentemente intermediário entre os estados 0 e 2 (*morphological intermediacy*, em GUTBERLET, 1998), poderia ser argumentado que o ordenamento 0→1→2 representaria uma série de transformação ordenada. Entretanto, além de ser evidente a dificuldade em se estabelecer o início e o fim dessa série, é difícil

saber se a condição truncada do ápice da carena prosternal é um estado intermediário, situação que levou à escolha de tratar esse caráter como não ordenado, conforme GUTBERLET (1998). Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a “*B. oxyurum*” e a todas as espécies do grupo-interno, as quais foram consideradas como apresentando uma carena prosternal larga (v. caráter 15).

13. Aspecto da borda anterior da carena prosternal de base estreita, vista lateral

(Tabela IV) [passos=2, IC=0,50, IR=0,67, RC=0,33]:

[0] reta (e.g. Figs 47, 52);

[1] curva (Figs 69-70).

No cladograma da análise 3, sob *ACCTRAN*, o estado 0 desse caráter é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo formado por “*B. candidulum*” + *B. horvathi* + “*B. oxyurum*” + “*B. minor*” + “*B. sanctulum*” e, também na análise 9, do grupo formado pelas variações intra-específicas *B. denticolle* [1] e *B. denticolle* [2]. Sob ambas otimizações, e também na análise 5, esse estado é uma sinapomorfia do grupo monofilético formado por “*B. candidulum*” + *B. horvathi* + “*B. oxyurum*” + “*B. minor*” + “*B. sanctulum*” + *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2]. O estado 1 desse caráter é uma reversão, sob ambas otimizações, em *B. sanctulum* [1]. Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a “*B. oxyurum*” e a todas as espécies do grupo-interno, as quais foram consideradas como apresentando uma carena prosternal larga (v. caráter 16).

14. Posicionamento da carena prosternal larga, vista lateral (Tabela IV) [passos=3,

IC=0,33, IR=0,67, RC=0,22]:

[0] não voltada para a parte anterior do corpo (e.g. Figs 57-58, 81-82);

[1] voltada para a parte anterior do corpo (e.g. Fig. 16).

No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas análises 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8 e 9, o estado 0 é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. pygmeum* e como uma autapomorfia de *B. lariversi* [1]. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas análises 1, 5, 7 e 9, o estado 1 desse caráter é uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3] (Fig. 39). Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todos os grupos-externos, exceto "*B. oxyurum*", os quais foram considerados como apresentando uma carena prosternal estreita (v. caráter 11).

15. Aspecto do ápice da carena prosternal larga, vista lateral (Tabela IV)

[passos=1, IC=0,50, IR=0,50, RC=0,25]:

[0] sem tubérculos;

[1] com tubérculos (Tub, Fig. 87).

Em todas as análises e sob ambas otimizações, o estado 1 desse caráter é homoplástico (v. Apêndice 1), ocorrendo como uma sinapomorfia do clado formado pelas variações intra-específicas de *B. oxyurum* e como uma autapomorfia de *B. lariversi* [1]. O estado 1 é indicado como uma característica diagnóstica de *B. oxyurum*, confundida com *B. horvathi* por NIESER & MELO (1997: 60) (v. RIBEIRO, aceite), permitindo o fácil reconhecimento dessa espécie. Em *B. lariversi*, conforme observado, apenas poucos espécimes apresentaram tal condição. Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todos os grupos-externos, exceto "*B. oxyurum*", os quais foram considerados como apresentando uma carena prosternal estreita (v. caráter 12).

16. Forma da borda anterior da carena prosternal larga, vista lateral (Tabela IV)

[passos=3, IC=0,33, IR=0,71, RC=0,24]:

[0] reta (e.g. Figs 57-58);

[1] curva (e.g. Figs 87-88).

No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas análises 5, 7 e 9, o estado 1 desse caráter é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do clado formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3] + *B. micantulum* [2], o qual o condiciona; incluindo a análise 1, é uma autapomorfia de *Belostoma* sp.4 e, em todas as análises, uma autapomorfia de *B. minor* [2]. Nas análises 2, 4, 6, 8 e 10, esse estado é homoplástico também, ocorrendo, entretanto, mais inicialmente e condicionando o grupo formado por todas as espécies do grupo *B. plebejum*. Ainda nessas análises, o estado 0 é uma reversão em *B. micantulum* [1], *B. parvum* e *Belostoma* sp.3. Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todos os grupos-externos, exceto “*B. oxyurum*”, os quais foram considerados como apresentando uma carena prosternal estreita (v. caráter 13).

17. Forma aproximada da carena prosternal larga, vista lateral (Tabela IV)

[passos=7, IC=0,29, IR=0,29, RC=0,08]:

[0] ligeiramente circular (Figs 57-58);

[1] retangular (e.g. Fig. 16);

[2] paralelogramico (e.g. Fig. 127).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob *ACCTRAN*, o estado 0 é um homoplástico, ocorrendo como uma reversão no clado formado pelas espécies “*B. minor*” + “*B. oxyurum*” e, sob ambas otimizações e em todas as análises, em *B. minusculum* [2]. Interessantemente, esse estado é uma autapomorfia dessa espécie nas análises 1, 2, 4, 6, 7 e 8 sob ambas otimizações. No

cladograma da análise 3 e sob *ACCTRAN*, o estado 1 é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo formado por “*B. candidulum*” + *B. horvathi* + “*B. oxyurum*” + “*B. minor*” + “*B. sanctulum*” + *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2] + *B. denticolle* [3], também nas análises 1, 2 e 4, é uma reversão em *B. pygmeum* [2] e, no cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, é uma sinapomorfia do grupo-interno deste estudo, o que se repete nas análises 6, 7, 8 e 10. No cladograma da análise 3 e sob *ACCTRAN*, o estado 2 é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo formado por *B. nicaeum* [1] + “*B. pygmeum*” e, sob ambas otimizações e em todas as análises, é uma autapomorfia de *B. micantulum* [3], *B. lariversi* [2] e *B. minor* [2]. Sob *DELTRAN*, uma outra transformação possível envolve o surgimento desse caráter mais tardiamente e independentemente em *B. nicaeum* [1] (também nas análises 2 e 4), e em *B. pygmeum* [1] (também nas análises 1, 2 e 4). A ordem de surgimento dos estados desse caráter sugerida é 0→1→2, conforme observado em grande parte das análises realizadas, não refutando assim a proposição de que mudanças morfológicas necessárias para se passar de um estado ao outro possam ser minimizadas (LIPSCOMB, 1992). Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todos os grupos-externos, exceto “*B. oxyurum*”, os quais foram considerados como apresentando uma carena prosternal estreita (v. caráter 14).

18. Forma do ápice da carena prosternal larga e retangular, vista lateral (Tabela

IV) [passos=2, IC=0,50, IR=0,50, RC=0,25]:

[0] obtusa (e.g. Fig. 16);

[1] aguda (e.g. Fig. 26).

No cladograma da análise 3 e sob *ACCTRAN*, o estado 0 é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. minusculum* e, sob ambas otimizações, uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies

do grupo *B. pygmeum* + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3] + *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [1]. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma autapomorfia de *B. minusculum* [1]. É interessante observar que, nas outras análises, o estado 1 desse caráter é uma homoplasia que ocorre, independentemente, nas espécies *Belostoma* sp.3, *Belostoma* sp.4 e *B. parvum*. O estado 0 é plesiomórfico nesses casos, ao contrário do que acontece no cladograma da análise 3. Na análise 1, o estado 1 ocorre mais inicialmente, como uma sinapomorfia do clado que compreende todas as espécies do grupo-interno deste estudo, exceto "*B. minusculum*", enquanto o estado 0 surge mais tardiamente como uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3] + *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [1]. Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todos os grupos-externos e às espécies *B. lariversi* [2], *B. micantulum* [3], *B. minusculum* [2], *B. nicaeum* [1] e *B. pygmeum* [1], os quais foram considerados como apresentando uma carena prosternal larga e paralelogrâmica (v. caráter 17).

19. Condição da porção anterior mediana do pronoto, vista dorsal (RIBEIRO, 1999:

Fig. 54; Tabela IV) [passos=1, IC=1,00, IR=1,00, RC=1,00]:

[0] sem dobra peculiar;

[1] com dobra peculiar.

Em todas as análises e sob ambas otimizações, o estado 1 desse caráter é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. sanctulum*. A condição apomórfica referida tem, entretanto, uma validade duvidosa na taxonomia do grupo. Alguns autores não a utilizam como característica diagnóstica dessa espécie (e.g. ESTÉVEZ, 1996), talvez porque seja, como parece, apenas uma deformação do pronoto em alguns espécimes examinados por esses autores. Tal deformação parece diminuir o comprimento mediano do pronoto, fazendo com que o valor da relação entre a largura e o

comprimento também seja única entre as espécies de *Belostoma* (v. caráter 20; Ribeiro, dados não publicados). Entretanto, NIESER & MELO (1997) e RIBEIRO (aceito) utilizam-na, preferencialmente, para separar *B. sanctulum* de outras espécies morfológicamente semelhantes.

20. Razão entre a largura posterior (Lpp) e o comprimento do pronoto em sua linha mediana (Cmp) (Fig. 1; Tabela IV) [passos=2, IC=1,00, IR=1,00, RC=1,00]:

[0] menor que 2,00;

[1] maior que 2,00;

[2] igual a 2,00.

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob ambas otimizações, o estado 1 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. santulum* (v. os comentários do caráter 19). Interessantemente, o estado 0 é possivelmente homoplástico na análise 7, ocorrendo como uma sinapomorfia dos grupos formados por “*B. amazonum*” + *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2] + *B. denticolle* [3], em “*B. candidulum*” + *B. horvathi* e em “*B. minor*” + “*B. oxyurum*”. Na análise 8, algo semelhante acontece, mas os dois primeiros grupos estão juntos formando um grupo monofilético mais abrangente, o qual o estado 0, homoplástico nessa análise, o condiciona. Sob ambas otimizações e em todas as análises, o estado 2 é uma sinapomorfia do grupo-interno deste estudo. A condição 2 desse caráter foi indicada como uma característica diagnóstica das espécies *B. micantulum* e *B. plebejum* por NIESER & MELO (1997). Essa conspícua condição do pronoto, que permite o fácil reconhecimento das espécies do grupo *B. plebejum*, pode gerar alguma dificuldade para desavisados, pois ao se tomar a largura do pronoto (que freqüentemente não é a máxima), deve-se estar atento aos pontos laterais do pronoto, nos quais inicia-se a curvatura lateral dele (Fig. 1).

São esses pontos, os usados na tomada dos valores de largura e, quase sempre, esses pontos não são os mais afastados entre si (Ribeiro, dados não publicados). Baseado no fato do estado 2 ser aparentemente intermediário entre os estados 0 e 1 (*morphological intermediacy*, em GUTBERLET, 1998), poderia ser argumentado que $0 \rightarrow 2 \rightarrow 1$ ou $1 \rightarrow 2 \rightarrow 0$ representaria uma série de transformação ordenada. Entretanto, $0 \rightarrow 1$ e $0 \rightarrow 2$ parece ser mais plausível, conforme indicado em quase todas as análises.

21. Padrão de desenvolvimento do esclerito 1 da placa mediana distal (Pm1), vista

dorsal (Figs 7-8; Tabela IV) [passos=7, IC=0,14, IR=0,40, RC=0,06]:

[0] estreito, com sua largura bem menor que seu comprimento (*e.g.* Fig. 65);

[1] muito largo, com sua largura similar ao seu comprimento (*e.g.* Fig. 48).

No cladograma da análise 3 e sob *ACCTRAN*, o estado 1 desse caráter é uma autapomorfia de *B. candidulum* [1] e *B. candidulum* [2], enquanto sob ambas otimizações, da espécie *B. horvathi* e uma sinapomorfia do grupo constituído das variações intra-específicas de *B. oxyurum*. Em todas as análises e sob ambas otimizações também, esse estado ocorre como uma sinapomorfia do clado que compreende as variações intra-específicas de *B. amazonum*, de *B. lariversi* e é uma autapomorfia das espécies *B. plebejum* e *Belostoma* sp.3. Sob *DELTRAN*, esse estado surge como sinapomorfia do clado que compreende as variações intra-específicas de *B. candidulum*.

22. Aspecto da porção de articulação do esclerito 1 da placa mediana distal com as

veias anal 1 (A1) e anal 2 (A2), vista dorsal (Tabela IV) [passos=8, IC=0,25, IR=0,54, RC=0,14]:

[0] com um processo longo, um pouco maior que a metade do comprimento do esclerito (*e.g.* Fig. 48);

[1] com um processo não tão longo, igual à metade do comprimento do esclerito (*e.g.* Fig. 59);

[2] com um processo muito curto, menor que a metade do comprimento do esclerito (*e.g.* Fig. 129).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob *ACCTRAN*, o estado 0 é uma autapomorfia de *B. candidulum* [1] e *B. candidulum* [2], enquanto sob ambas otimizações, uma autapomorfia da espécie *B. horvathi* e uma sinapomorfia dos clados que compreendem, respectivamente, as variações intra-específicas de *B. minor* e de *B. lariversi*, o qual os condiciona. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. candidulum*. No cladograma da análise 3, sob *ACCTRAN*, bem como nas análises 3, 5 e 9, o estado 1 é uma reversão em *Belostoma* sp.1. No cladograma da análise 3, sob *ACCTRAN*, bem como nas análises 5 e 9, o estado 2 é homoplástico, ocorrendo, independentemente, no grupo monofilético formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2, enquanto sob ambas otimizações e em todas as análises, é uma autapomorfia da espécie *Belostoma* sp.3 e uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. minusculum*, o qual o condiciona. Baseado no fato do estado 1 ser aparentemente intermediário entre os estados 0 e 2 (*morphological intermediacy*, em GUTBERLET, 1998), poderia ser argumentado que 0→1→2 representaria uma série de transformação ordenada. Entretanto, duas alternativas foram observadas neste estudo: 1→2→0 (análises 3, 5, 9) e 1→0→2 (análises 4, 6, 10), sendo o estado 1 a condição inicial.

23. Aspecto da protuberância superior (Pro) do esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal (Fig. 8; Tabela IV) [passos=4, IC=0,25, IR=0,67, RC=0,17]:

[0] pouco evidente e sem robustez (Fig. 95);

[1] muito evidente e robusta (*e.g.* Fig. 48).

No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas análises 2, 5, 9 e 10, o estado 0 desse caráter é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do clado que compreende as espécies “*B. oxyurum*” + “*B. minor*”. Incluindo as análises 1, 5 e 9, esse estado ocorre no grupo monofilético formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3] + *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [1] + *Belostoma* sp.3, enquanto nas análises 2, 3, 4, 5, 6, 9 e 10, é, ainda, uma autapomorfia de *B. sanctulum* [2]. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas análises 5 e 9, o estado 1 é uma sinapomorfia que condiciona o monofiletismo do grupo formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2.

24. Forma geral da protuberância superior do esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal (Tabela IV) [passos=4, IC=0,25, IR=0,79, RC=0,20]:

[0] arredondada (*e.g.* Fig. 48);

[1] aguda (*e.g.* Fig. 77).

No cladograma da análise 3, sob *ACCTRAN*, bem como nas análises 1, 2, 5 e 9, o estado 0 desse caráter é uma reversão, ocorrendo no grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. lariversi*, enquanto sob ambas otimizações, é uma sinapomorfia dos grupos monofiléticos formados, respectivamente, pelas espécies do grupo *B. oxyurum* deste estudo + “*B. minor*” e das espécies do grupo *B. pygmeum* + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3] + *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [1] + *Belostoma* sp.3. Interessantemente, esse estado, nas análises 7 e 8, é uma sinapomorfia do grupo formado

pelas variações intra-específicas de *B. lariversi*. No cladograma da análise 3, sob *ACCTRAN*, bem como nas análises 1 e 9, o estado 1 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2. Sob *DELTRAN*, esse estado ocorre, independentemente, no grupo monofilético formado por *B. nicaeum* [1] + “*B. pygmeum*” + *B. nicaeum* [2] e no grupo monofilético formado pelas espécies *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2.

25. Aspecto da porção inferior do esclerito 1 da placa mediana distal, próxima à articulação das veias A1 e A2, vista dorsal (Fig. 7; Tabela IV) [passos=3, IC=0,33, IR=0,82, RC=0,27]:

[0] com reentrância (Ree, Fig. 48);

[1] sem reentrância (e.g. Fig. 95).

No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 0 desse caráter é uma homoplasia, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas espécies do grupo *B. oxyurum* deste estudo + “*B. minor*”, enquanto em todas as análises, como uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas espécies *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 e é uma autapomorfia em *B. lariversi* [1]. Nas análises 6, 7 e 8, o estado 1 desse caráter é uma sinapomorfia do clado que compreende o grupo-interno deste estudo, do grupo monofilético formado por *B. denticolle* [1], *B. denticolle* [2], *B. denticolle* [3] e do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. amazonum*.

26. Aspecto da base do processo do esclerito 1 da placa mediana distal que articula com as veias A1 e A2, vista dorsal (Fig. 8; Tabela IV) [passos=4, IC=0,25, IR=0,63, RC=0,16]:

[0] com estreitamento (e.g. Fig. 113);

[1] sem estreitamento (e.g. Fig. 129).

No cladograma da análise 3 e sob *ACCTRAN*, o estado 0 desse caráter é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas espécies do grupo *B. oxyurum* deste estudo + “*B. minor*” + *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2] e é uma autapomorfia de *B. denticolle* [3], enquanto sob ambas otimizações, uma sinapomorfia do grupo monofilético formado por “*B. minusculum*” + *B. parvum* e do grupo monofilético formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + *B. plebejum*, nesse caso, se repetindo nas análises 1, 5 e 9. Interessantemente, esse estado é, ainda, uma sinapomorfia que condiciona o monofiletismo desse grupo na análise 7. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como na análise 9, o estado 1 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. pygmeum*.

27. Forma aproximada da porção posterior do componente complementar do sistema casa-botão (Apc), acoplado ao tórax, vista dorsal (Figs 9-12; Tabela IV)
[passos=7, IC=0,14, IR=0,57, RC=0,08]:

[0] piriforme, mais estreita do que seu comprimento (Fig. 11);

[1] arredondada, tão larga quanto seu comprimento (Fig. 12).

No cladograma da análise 3, o estado 0 ocorre mais tardiamente. Sob ambas otimizações, ele é homoplástico e surge no grupo monofilético formado pelas espécies *B. nicaeum* [1] + “*B. pygmeum*” + *B. nicaeum* [2] como uma sinapomorfia e é uma autapomorfia de *Belostoma* sp.1, otimizações as quais se repetem em todas as outras análises, e de *B. minusculum* [2], o que se repete em todas as outras análises, exceto a análise 1. No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 1 é homoplástico. Ele é uma sinapomorfia dos grupos monofiléticos formados, respectivamente, pelas variações intra-específicas de *B. minor* e de *B. sanctulum*, do grupo monofilético que

compreende todas as espécies do grupo-interno, exceto *Belostoma* sp.4, o que se repete nas análises 5 e 9, e é uma reversão em *B. pygmeum* [2], otimização que se repete em quase todas as análises, sendo uma autapomorfia desse táxon nas análises 7 e 8.

Abdome

28. Padrão geral de extensão da pilosidade (Pil) do conectivo (Con), vista ventral

(Figs 13-15; Tabela IV) [passos=1, IC=1,00, IR=1,00, RC=1,00]:

[0] não se estendendo até o opérculo genital (Figs 14-15);

[1] estendendo-se até o opérculo genital (Fig. 13).

No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 1 desse caráter é uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas espécies “*B. minor*” e “*B. oxyurum*”. Interessantemente, muitos autores (*e.g.* ESTÉVEZ, 1996) comentam que a condição apomórfica desse caráter neste estudo é uma característica diagnóstica de ambas as espécies. Tal condição foi objeto, ainda, de discordância na validade de *B. oxyurum* ao se estudar sua taxonomia (*v.* RIBEIRO, *aceito*).

29. Padrão geral de alargamento da pilosidade do conectivo, vista ventral (Tabela

IV) [passos=2, IC=1,00, IR=1,00, RC=1,00]:

[0] muito larga, cobrindo mais da metade dele (Fig. 13);

[1] cobrindo metade do conectivo (Fig. 14);

[2] estreita, cobrindo menos da metade dele (Fig. 15).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob ambas otimizações, o estado 0 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies do grupo *B. oxyurum* deste estudo + “*B. minor*”. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como em todas as outras análises, o estado 2 é uma sinapomorfia

das espécies do grupo-interno deste estudo. Esse estado permite o fácil reconhecimento das espécies do grupo *B. plebejum*, conforme estabelecido por ESTÉVEZ (1996). Baseado no fato do estado 1 ser aparentemente intermediário entre os estados 0 e 2 (*morphological intermediacy*, em GUTBERLET, 1998), poderia ser argumentado que $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$ ou $2 \rightarrow 1 \rightarrow 0$ representaria uma série de transformação ordenada. Entretanto, $1 \rightarrow 0$ e $1 \rightarrow 2$ parecem ser mais plausíveis, conforme indicado em quase todas as análises.

30. Razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral (Cdv, Dve, Ldv) do falossoma (Fal), vista ventral (Fig. 5; Tabelas IV-V) [passos=14, IC=0,64, IR=0,82, RC=0,53]:

No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 0 desse caráter é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas variações intra-específicas de *B. minor* e como uma autapomorfia da espécie *Belostoma* sp.4; sob *ACCTRAN*, o estado 1 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2; ainda sob *ACCTRAN*, o estado 2 ocorre, como uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3], enquanto sob ambas otimizações, como uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. amazonum* e é uma autapomorfia de *B. parvum*. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma autapomorfia da espécie *B. plebejum*. Sob ambas otimizações e como sinapomorfias, o estado 4 ocorre no grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. pygmeum*, condição que se repete nas análises 1, 2 e 4, o estado 5, condicionando as espécies do grupo *B. pygmeum* e o estado 9, condicionando o grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. lariversi*. Essa relação foi usada pela primeira vez por NIESER & MELO (1997) na taxonomia das espécies de *Belostoma*, permitindo o fácil reconhecimento de *B. amurum* (Herrich-Schäffer, 1848) e *B. dalasi* De

Carlo, 1932. Posteriormente, essa relação foi usada em alguns outros trabalhos (*e.g.* RIBEIRO, 2000; aceito) e tem permitido o fácil reconhecimento de algumas outras espécies (*e.g.* *B. lariversi*, *B. pygmeum*, etc.) (Ribeiro, dados não publicados). Nos espécimes examinados, a relação entre a largura máxima e o comprimento do divertículo ventral não parece mostrar dependência direta com o crescimento em comprimento do corpo. Esse caráter foi considerado, na análise, como multiestado, em uma série ordenada de acordo com os valores médios da razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma nos táxons terminais, escalonados desde os menores valores (largura menor que o comprimento ou o comprimento muito grande), em *Belostoma* sp.4 e “*B. minor*” (estado 0) até os maiores valores (largura quase igual, igual ou maior que o comprimento do divertículo ventral), em “*B. lariversi*” (estado 9) (Tabelas IV e V). Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

31. Padrão de curvatura do divertículo ventral do falossoma, vista lateral (Tabela

IV) [passos=1, IC=1,00, IR=1,00, RC=1,00]:

[0] pouco curvado ventralmente (*e.g.* Fig. 51);

[1] muito curvado ventralmente (*e.g.* Fig. 20).

No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como em todas as outras, o estado 1 desse caráter é uma sinapomorfia do grupo-interno deste estudo. Essa condição define esse grupo de espécies como monofilético e permite o fácil reconhecimento de seus representantes dentre todas as outras espécies de *Belostoma*, conforme estabelecido em ESTÉVEZ (1996) e NIESER (1975). Interessantemente, conforme verificado em RIBEIRO (aceito), foram encontrados alguns poucos espécimes de *B. micantulum* com o divertículo ventral apresentando uma curvatura menos acentuada. Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

32. Aspecto das margens látero-dorsais do divertículo ventral, vista dorsal (Tabela IV) [passos=1, IC=1,00, IR=1,00, RC=1,00]:

[0] não espessado;

[1] espessado (Mdo, *e.g.* Fig. 130).

No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas outras análises, o estado 1 desse caráter é uma sinapomorfia das espécies do grupo *B. pygmeum*. Essa condição define o grupo de espécies como monofilético e permite o fácil reconhecimento de seus representantes dentre aqueles do grupo *B. plebejum*. Tão conspícua é tal condição, que LAUCK (1962) propôs um grupo de espécies com base nessa característica (grupo *B. pygmeum*, v. tópico 1.2.1). Entretanto, NIESER (1975) estabeleceu que essa condição peculiar do divertículo ventral representaria um caso extremo de especialização ocorrido nas espécies do grupo *B. plebejum*, idéia posteriormente aceita por ESTÉVEZ (1996). Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

33. Padrão de desenvolvimento dos braços dorsais (Bdo) do divertículo ventral, vista dorsal (Fig. 4; Tabela IV) [passos=4, IC=0,75, IR=0,94, RC=0,71]:

[0] muito estreitos e longos (a ponto de quase atingirem o ápice do divertículo ventral) (*e.g.* Fig. 49);

[1] largos e longos (*e.g.* Fig. 60);

[2] largos e curtos (sendo mais afastados do ápice do divertículo ventral) (*e.g.* Fig. 33);

[3] estreitos e curtos (*e.g.* Fig. 130).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob ambas otimizações, bem como nas análises 1, 2, 5, 9 e 10, o estado 1 é uma

sinapomorfia do grupo formado pelas espécies “*B. minor*” e “*B. oxyurum*”. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como em quase todas as análises, o estado 2 é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo-interno deste estudo e como uma reversão em *Belostoma* sp.2. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas análises 1, 5, 7 e 9, o estado 3 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3] + *B. micantulum* [2]. Nos espécimes examinados, nem o comprimento, nem a largura dos braços do divertículo ventral parecem mostrar dependência direta com o crescimento em comprimento do corpo. Poderia ser argumentado que 0→1→2→3 representaria uma série de transformação ordenada. Entretanto, 0→2→3 e 0→1 parecem ser mais plausíveis, conforme observado nas análises. Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

34. Padrão de extensão dos braços dorsais do divertículo ventral pouco curvado

ventralmente, vista dorsal (Tabela IV) [passos=1, IC=1,00, IR=1,00, RC=1,00]:

[0] um pouco menos longos, mais distantes das margens do divertículo ventral (*e.g.* Fig. 49);

[1] mais longos, ligeiramente menos distantes das margens do divertículo ventral (*e.g.* Fig. 60).

No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 1 desse caráter é uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies “*B. minor*” e “*B. oxyurum*”. Essa condição permite o fácil reconhecimento dos representantes de *B. oxyurum* dentre aqueles do grupo *B. oxyurum* (Ribeiro, dados não publicados). Nos espécimes examinados, o comprimento dos braços dorsais do divertículo ventral não parece mostrar dependência direta com o crescimento em comprimento do corpo. Neste estudo, esse caráter foi

considerado inaplicável a todas as espécies do grupo-interno, as quais foram consideradas como apresentando o divertículo ventral do falossoma muito curvado ventralmente (v. caráter 31). Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

35. Padrão de alargamento dos braços dorsais do divertículo ventral pouco curvado ventralmente, vista dorsal (Tabela IV) [passos=2, IC=1,00, IR=1,00, RC=1,00]:

[0] estreitos (*e.g.* Fig. 49);

[1] ligeiramente mais largos, cobrindo completamente as margens látero-dorsais do divertículo ventral (Fig. 84);

[2] muito largos, cobrindo parcialmente as margens látero-dorsais do divertículo ventral (Fig. 60).

Este caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob *ACCTRAN*, bem como nas análises 5, 7, 8, 9 e 10, o estado 1 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies “*B. minor*” e “*B. oxyurum*”. Sob *DELTRAN*, esse estado condiciona o grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. minor*. No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 2 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. oxyurum*. Baseado no fato do estado 1 ser aparentemente intermediário entre os estados 0 e 2 (*morphological intermediacy*, em GUTBERLET, 1998), a ordem de surgimento dos estados desse caráter, neste estudo, parece ser 0→1→2, conforme não refutado em todas as análises realizadas, embora, sob *DELTRAN*, a ordem de surgimento tenha, aparentemente, sido 0→1 e 0→2. Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todas as espécies do grupo-interno, as quais foram consideradas como apresentando o divertículo ventral do falossoma muito curvado

ventralmente (v. caráter 31). Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

36. Posição dos braços dorsais do divertículo ventral pouco curvado ventralmente, vista dorsal (Tabela IV) [passos=4, IC=0,75, IR=0,75, RC=0,56]:

- [0] totalmente paralelos (e.g. Fig. 78);
- [1] divergentes em direção ao ápice (Fig. 49);
- [2] suavemente convergentes em direção ao ápice (Fig. 66);
- [3] abruptamente convergentes, próximos ao ápice (e.g. Fig. 72).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob *ACCTRAN*, o estado 1 desse caráter é homoplástico, ocorrendo como uma autapomorfia de *B. candidulum* [1] e de *B. candidulum* [2]. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. candidulum*. No cladograma da análise 3 e sob *ACCTRAN*, o estado 2 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. sanctulum*. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma autapomorfia de *B. sanctulum* [1]. Ainda nessa análise, sob ambas otimizações, bem como nas análises 1, 2, 5, 7, 8, 9 e 10, o estado 3 é uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas variações intra-específicas de *B. amazonum* e do grupo formado pelas espécies “*B. oxyurum*” + “*B. minor*”. As diferentes disposições dos braços dorsais nessas espécies permitem o fácil reconhecimento de seus representantes dentre aquelas do grupo *B. oxyurum*. O estado 2, por exemplo, foi estabelecido por ESTÉVEZ (1996) como característica diagnóstica dos representantes de *B. sanctulum*, dentre as espécies de pequeno porte de *Belostoma*. É bastante evidente, neste estudo, a dificuldade em se estabelecer ou, pelo menos, em se aceitar uma série de transformação ordenada dos estados desse caráter. Aparentemente, o ordenamento observado é 0→1, 0→2, 0→3. Neste

estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todas as espécies do grupo-interno, as quais foram consideradas como apresentando o divertículo ventral do falossoma muito curvado ventralmente (v. caráter 31). Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

37. Forma geral do divertículo ventral pouco curvado ventralmente, vista ventral

(Tabela IV) [passos=2, IC=0,50, IR=0,67, RC=0,33]:

[0] achatada e espatulada (e.g. Fig. 51);

[1] não achatada (e.g. Fig. 56).

No cladograma da análise 3 e sob *ACCTRAN*, o estado 0 desse caráter é uma reversão em *B. candidulum* [1] e em *B. candidulum* [2], enquanto sob *DELTRAN*, também como uma reversão, esse estado ocorre no grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. candidulum*, o qual o condiciona. No cladograma da análise 3, sob *ACCTRAN*, e na análise 9, o estado 1 desse caráter ocorre como uma sinapomorfia do grupo formado por “*B. candidulum*” + *B. horvathi* + “*B. oxyurum*” + “*B. minor*” + “*B. sanctulum*” + *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2] e como uma autapomorfia de *B. denticolle* [3]. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma sinapomorfia do grupo formado por “*B. candidulum*” + *B. horvathi* + “*B. oxyurum*” + “*B. minor*” + “*B. sanctulum*” + *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2] + *B. denticolle* [3], o que se repete na análise 5. Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todas as espécies do grupo-interno, as quais foram consideradas como apresentando o divertículo ventral do falossoma muito curvado ventralmente (v. caráter 31). Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

38. Forma geral da parte apical do divertículo ventral pouco curvado

ventralmente, vista ventral (Tabela IV) [passos=3, IC=0,67, IR=0,75, RC=0,50]:

[0] circular (e.g. Fig. 50);

[1] ligeiramente elíptico, com seu maior eixo perpendicular ao eixo do falossoma (e.g. Fig. 61);

[2] elíptico, com seu maior eixo paralelo ao eixo do falossoma (Fig. 85).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob *ACCTRAN*, o estado 0 é homoplástico e ocorre como uma reversão em *B. candidulum* [1] e em *B. candidulum* [2], enquanto sob *DELTRAN*, esse caráter, é uma reversão no grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. candidulum*. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas análises 2, 5 e 9, o estado 1 desse caráter é uma sinapomorfia do grupo formado por “*B. candidulum*” + *B. horvathi* + “*B. minor*” + “*B. oxyurum*” + “*B. sanctulum*”. No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 2 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. minor*. Apesar do estado 0 ser aparentemente intermediário entre os estados 1 e 2 neste estudo, a ordem de surgimento dos estados desse caráter parece ser 0→1→2, conforme não refutado em quase todas as análises realizadas e conforme GUTBERLET (1998). Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todas as espécies do grupo-interno, as quais foram consideradas como apresentando o divertículo ventral do falossoma muito curvado ventralmente (v. caráter 31). Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

39. Aspecto das margens do divertículo ventral pouco curvado ventralmente,

vista ventral (Tabela IV) [passos=2, IC=0,50, IR=0,50, RC=0,25]:

[0] sem sinuosidades;

[1] com sinuosidades (*e.g.* Fig. 61).

No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 1 desse caráter é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. oxyurum* e uma autapomorfia da espécie *B. horvathi*. Essa condição pode estar presente em outras espécies de outros grupos de *Belostoma* (*e.g.* *B. testaceopallidum* Latreille, 1807), a qual, aliás, foi estabelecida como uma característica diagnóstica dessa espécie por NIESER & MELO (1997). Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todas as espécies do grupo-interno, as quais foram consideradas como apresentando o divertículo ventral do falossoma muito curvado ventralmente (v. caráter 31). Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

40. Padrão de alargamento dos braços dorsais do divertículo ventral muito curvado ventralmente, vista dorsal (Tabela IV) [passos=4, IC=0,25, IR=0,25, RC=0,06]:

[0] estreitos (*e.g.* Fig. 124);

[1] largos (*e.g.* Fig. 105).

No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 1 desse caráter é uma autapomorfia da espécie *Belostoma* sp.1, o que se repete em todas as outras análises, e de *B. micantulum* [1], o que se repete na análise 5, enquanto uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. minusculum*, o que se repete nas análises 5 e 9 e uma autapomorfia de *Belostoma* sp.4, o que se repete nas análises 5 e 9. Interessantemente, na análise 7, o estado 1 é uma autapomorfia de *Belostoma* sp.1, condição essa cuja otimização pode estar sendo influenciada pela interação com os caracteres baseados em medidas e relações. Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todas os grupos-externos, os quais foram considerados como apresentando o

divertículo ventral do falossoma pouco curvado ventralmente (v. caráter 31). Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

41. Padrão de divergência dos braços dorsais do divertículo ventral muito curvado ventralmente, vista dorsal (Tabela IV) [passos=5, IC=0,60, IR=0,33, RC=0,20]:

[0] paralelos (Fig. 124);

[1] abruptamente convergentes em seus ápices (Fig. 23);

[2] suavemente convergentes em seus ápices (Fig. 119);

[3] divergentes (*e.g.* Fig. 130).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob ambas otimizações, bem como em quase todas as análises, o estado 0 é uma autapomorfia de *B. plebejum* (v. Apêndice 1). No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 1 desse caráter é homoplástico, ocorrendo na espécie *Belostoma* sp.2, em *B. micantulum* [1], otimizações as quais se repetem em todas as outras análises, e em *B. minusculum* [2], o que se repete nas análises 1, 2, 5, 6, 7 e 9. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas análises 5 e 9, o estado 2 desse caráter é uma sinapomorfia, condicionando o grupo formado pelas espécies “*B. minusculum*” e *B. parvum*. É bastante evidente, neste estudo, a dificuldade em se estabelecer uma série de transformação ordenada 0→1→2→3 dos estados desse caráter. Aparentemente, o ordenamento inicia-se pelo estado 3 e prossegue para 1, passando por 2. Neste estudo, esse caráter foi considerado inaplicável a todas os grupos-externos, os quais foram considerados como apresentando o divertículo ventral do falossoma pouco curvado ventralmente (v. caráter 31). Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

42. Forma aproximada do ápice do divertículo ventral, vistas dorsal e ventral

(Tabela IV) [passos=4, IC=1,00, IR=1,00, RC=1,00]:

- [0] circular, não truncado no ápice (*e.g.* Fig. 78);
- [1] ligeiramente circular, truncado no ápice devido a um pequeno corte horizontal existente (*e.g.* Fig. 55);
- [2] elíptico e cortado obliquamente (*e.g.* Fig. 125);
- [3] ligeiramente mais circular, não truncado no ápice (*e.g.* Fig. 19);
- [4] deformado, com um corte profundo em forma aproximada de “V” (*e.g.* Fig. 91).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob ambas otimizações, o estado 1 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies do grupo *B. oxyurum* deste estudo + “*B. minor*”. Já o estado 2 desse caráter, sob ambas otimizações, ocorre como uma sinapomorfia do grupo-interno deste estudo, o que se repete em todas as outras análises. No cladograma da análise 3, sob *ACCTRAN*, bem como nas análises 1, 2, 5, 7, 8 e 9, o estado 3 é uma sinapomorfia do grupo formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2. Sob *DELTRAN*, esse estado condiciona o grupo formado pelas espécies *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2. (Apêndice 2), o que se repete na análise 5. No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 4 é uma sinapomorfia das espécies do grupo *B. pygmeum*, o que se repete nas análises 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8 e 9. Apesar de existirem estados aparentemente intermediários entre os estados 0 e 4 (*morphological intermediacy*, em GUTBERLET, 1998), a ordem de surgimento dos estados desse caráter, neste estudo, parece ser 0→1 e 0→2→3→4, conforme não refutado em quase todas as análises realizadas. Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

43. Aspecto da região dorso-mediana do divertículo ventral (Tabela IV) [passos=3,

IC=0,67, IR=0,93, RC=0,62]:

[0] sem sulco longitudinal (*e.g.* Fig. 49);

[1] com sulco longitudinal pouco desenvolvido (*e.g.* Fig. 105);

[2] com sulco longitudinal muito profundo (Suc, *e.g.* Fig. 130).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob ambas otimizações, o estado 1 é uma autapomorfia da espécie *B. plebejum*, o que se repete em todas as outras análises (v. Apêndice 1), e uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas espécies “*B. minusculum*” + *B. parvum*, o que se repete nas análises 5 e 9. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas análises 2, 4, 5, 6, 9 e 10, o estado 2 é uma sinapomorfia que define o grupo-interno deste estudo. A condição sulcada da região mediana do divertículo ventral é considerada uma característica diagnóstica de *B. micantulum* (*s.l.*) por muitos autores (*e.g.* ESTÉVEZ, 1996; NIESER & MELO, 1997). Neste estudo, entretanto, a condição de menor desenvolvimento do sulco do divertículo ventral dos espécimes examinados de algumas espécies parece ser a condição mais derivada desse caráter (Fig. 39). Apesar do estado 1 ser aparentemente intermediário entre os estados 0 e 2 (*morphological intermediacy*, em GUTBERLET, 1998), a ordem de surgimento dos estados desse caráter, neste estudo, parece ser 0→2→1, conforme não refutado em quase todas as análises realizadas. Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

44. Padrão de extensão dos braços dorsais, levando-se em consideração o comprimento longitudinal da porção anterior do falossoma (faloteca, quando esclerosada), vista dorsal (Tabela IV) [passos=5, IC=0,40, IR=0,79, RC=0,31]:

[0] igual à base do falossoma (*e.g.* Fig. 105);

[1] maior do que o da base do falossoma (*e.g.* Fig. 72);

[2] menor que o da base do falossoma (*e.g.* Fig. 90).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob ambas otimizações, o estado 0 é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo monofilético formado por *B. nicaeum* [1] + “*B. pygmeum*” + *B. nicaeum* [2] e como uma autapomorfia da espécie *B. plebejum*, cujas otimizações se repetem em todas as outras análises, e é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. minusculum*, o que se repete nas análises 1, 2, 4, 5, 7, 9 e 10. No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 2 desse caráter ocorre, independentemente, no grupo monofilético formado pelas espécies “*B. oxyurum*” + “*B. minor*”, o que se repete nas análises 1, 2, 5, 8, 9 e 10, e no grupo-interno deste estudo, o que se repete nas análises 2, 4, 5, 6, 9 e 10. Interessantemente, na análise 7 (sem interação com os caracteres baseados em medidas e relações com sobreposição), o estado 1, plesiomórfico no cladograma da análise 3, ocorre como uma homoplasia, no grupo formado pelas espécies do grupo *B. oxyurum* deste estudo + “*B. minor*” + *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2] e é uma reversão em *B. sanctulum* [1]. Apesar do estado 1 ser aparentemente intermediário entre os estados 0 e 2 (*morphological intermediacy*, em GUTBERLET, 1998), a ordem de surgimento dos estados desse caráter, neste estudo, aparentemente é 1→2→0, conforme verificado em muitas análises. Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

45. Aspecto da porção apicoventral mediana do divertículo ventral (Tabela IV)

[passos=2, IC=0,50, IR=0,86, RC=0,43]:

[0] com protuberância (Prt, *e.g.* Fig. 29);

[1] sem protuberância (*e.g.* Fig. 115).

No cladograma da análise 3 e sob ambas otimizações, o estado 1 é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas variações intra-específicas de *B. oxyurum* e do grupo formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum*, o que se repete em todas as outras análises. LAUCK (1962), ao realizar uma revisão acerca das espécies de *Belostoma*, considerou a condição plesiomórfica desse caráter como característica diagnóstica das espécies do grupo *B. plebejum*. Além disso, espécies de grande porte do grupo *B. dentatum* Lauck, 1962 foram apontadas como apresentando protuberâncias similares em seu estudo. Interessantemente, alguns autores consideraram-na, entretanto, de cunho duvidoso (e.g. NIESER, 1975; v. tópico 1.2.1). Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

46. Forma da margem do divertículo ventral, vista dorsal (Tabela IV) [passos=2,

IC=0,50, IR=0,50, RC=0,25]:

[0] com uma curva pouco acentuada (e.g. Fig. 78);

[1] com uma curva muito acentuada (e.g. Fig. 28).

No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como em todas as outras análises, o estado 1 desse caráter é uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas espécies *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 e uma autapomorfia de *Belostoma* sp.3. Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

47. Aspecto da porção ventral do divertículo ventral, vista lateral (Tabela IV)

[passos=6, IC=0,50, IR=0,81, RC=0,41]:

[0] sem quilha mediana (e.g. Fig. 51);

[1] com uma quilha mediana se dispondo como uma dilatação ventral

pouco desenvolvida e com a porção apical arredondada (*e.g.* Figs 79-80);

[2] com quilha mediana muito desenvolvida, dispondo-se longitudinalmente e com a porção apical arredondada (*e.g.* Figs 105, 107);

[3] com quilha mediana muito desenvolvida, dispondo-se longitudinalmente e com a porção apical afilada (*e.g.* Fig. 116).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise

3. Nele, sob *ACCTRAN*, o estado 0 é uma autapomorfia de *B. candidulum* [1] e de *B. candidulum* [2], enquanto sob ambas otimizações, é uma sinapomorfia do grupo formado pelas variações intra-específicas de *B. minor*. Sob *DELTRAN*, esse estado é uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas variações intra-específicas de *B. candidulum*. No cladograma da análise 3 e sob *ACCTRAN*, o estado 1 desse caráter é homoplástico, ocorrendo no grupo monofilético formado pelas espécies estudadas do grupo *B. oxyurum* + “*B. minor*” + *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2], em *B. denticolle* [3], o que se repete na análise 9, e no grupo formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3], o que se repete nas análises 5 e 9. Interessantemente, nas análises 1 e 7, esse estado é uma sinapomorfia desse último grupo de táxons. Sob *DELTRAN*, esse estado ocorre no grupo formado pelas espécies estudadas do grupo *B. oxyurum* + “*B. minor*” + *B. denticolle* [1] + *B. denticolle* [2] + *B. denticolle* [3] e no grupo formado pelas espécies do grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + *B. plebejum*. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas análises 5, 8 e 9, o estado 2 desse caráter é uma sinapomorfia do grupo-interno deste estudo, enquanto sob ambas otimizações, bem como em todas as outras análises, o estado 3 é uma sinapomorfia das espécies do grupo *B. pygmeum*. Apesar

de existirem estados aparentemente intermediários entre os estados 0 e 3 (*morphological intermediacy*, em GUTBERLET, 1998), a ordem de surgimento dos estados desse caráter, neste estudo, aparentemente é $0 \rightarrow 2 \rightarrow 1 \rightarrow 3$, conforme verificado em muitas análises, ou, pelo menos, $0 \rightarrow 2 \rightarrow 3$. Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

48. Aspecto do ápice do divertículo ventral, vista dorsal (Tabela IV) [passos=4, IC=0,50, IR=0,80, RC=0,40]:

[0] sem dilatação evidente (*e.g.* Fig. 49);

[1] com dilatação pouco conspícua e estreita (*e.g.* Fig. 119);

[2] com dilatação muito conspícua e larga (Dil, *e.g.* Fig. 18).

Esse caráter multiestado foi tratado como não-ordenado no cladograma da análise 3. Nele, sob ambas otimizações, o estado 0 é uma reversão nas espécies do grupo *B. pygmeum*. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, o estado 1 desse caráter é homoplástico, ocorrendo como uma sinapomorfia do grupo monofilético formado pelas variações intra-específicas de *B. amazonum* e como uma autapomorfia de *B. parvum*, cuja otimização se repete em todas as outras análises. No cladograma da análise 3, sob ambas otimizações, bem como nas análises 1, 2, 4, 6, 7, 8 e 10, o estado 2 desse caráter é uma sinapomorfia das espécies do grupo-interno deste estudo. Apesar do estado 1 ser aparentemente intermediário entre os estados 0 e 2 (*morphological intermediacy*, em GUTBERLET, 1998), a ordem de surgimento dos estados desse caráter, neste estudo, aparentemente é $1 \rightarrow 2 \rightarrow 0$, conforme verificado em muitas análises, ou, pelo menos, $2 \rightarrow 1$ e $2 \rightarrow 0$. Esse caráter não pôde ser estudado em *B. sanctulum* [2] e em *B. micantulum* [3] (v. no tópico 3.3.1).

4 – DISCUSSÃO

“Não se preocupem, a ciência continua, o sol nascerá amanhã, a água continuará a matar a sede. Só que temos de confessar que não podemos ter certezas e que nem sabemos por que as coisas são assim...”

(D. Hume)

4.1 – Filogenia

4.1.1 – Monofiletismo do grupo *B. plebejum*

Todos os cladogramas obtidos neste estudo fornecem evidência em apoio à hipótese de monofiletismo do grupo *B. plebejum sensu* Nieser, 1975 (Figs 10-19), conforme sugerido por alguns autores (*e.g.* ESTÉVEZ, 1996; NIESER, 1975). No cladograma da análise 3 (nó 1, Fig. 39), um conjunto de 15 sinapomorfias condiciona o grupo. Destas, destacam-se as seguintes sinapomorfias não-homoplásticas, as quais ocorreram inequivocamente em todas as análises (exceto os caracteres 47 e 48): (1) condição pouco elevada da carena prosternal, com seu comprimento quase que a metade da sua largura (9-1 [estado 1 do caráter 9]; v. comentários de ESTÉVEZ, 1996) (*e.g.* Fig. 26); (2) razão entre a largura posterior e o comprimento do pronoto em sua linha mediana igual a 2,00 (20-2; v. comentário de NIESER & MELO, 1997) (Fig. 1); (3) pilosidade do conectivo estreita, cobrindo menos da metade dele (29-2; v. comentários de ESTÉVEZ, 1996) (Fig. 15); (4)

divertículo ventral do falossoma muito curvado ventralmente (31-1; v. comentários de ESTÉVEZ, 1996, LAUCK, 1962 e NIESER, 1975) (*e.g.* Fig. 20); (5) divertículo ventral elíptico e cortado obliquamente (42-2) (*e.g.* Fig. 125); (6) porção ventral do divertículo ventral com quilha mediana muito desenvolvida, dispendo-se longitudinalmente e com a porção apical arredondada (47-2, sob ambas otimizações nas análises 3, 5, 8 e 9, mas sob *ACCTRAN* nas outras análises) (*e.g.* Figs 105, 107); (7) ápice do divertículo ventral, em vista dorsal, com dilatação muito conspícua e larga (48-2, sob ambas otimizações nas análises 1, 2, 3, 4, 6, 7, 8 e 10, mas sob *ACCTRAN* nas análises 5 e 9) (*e.g.* Fig. 18).

A existência de uma protuberância apicoventral no divertículo ventral do falo (*e.g.* Fig. 34) foi estabelecida por LAUCK (1962) como a característica diagnóstica das espécies do grupo. Essa característica ocorre, de fato, nas espécies que ele usou para formar o grupo, entretanto, não de forma exclusiva (caráter 45, v. tópico 3.3.1). Inequivocamente, a ausência dessa protuberância é uma reversão nas espécies do grupo *B. pygmeum*, enquanto a condição apontada pelo autor, uma hipótese de plesiomorfia neste estudo. O grupo *B. plebejum*, assim definido por LAUCK (1962), é parafilético (Fig. 39), o que justifica mais objetivamente a redefinição do grupo proposta por NIESER (1975) para que corresponda a um grupo monofilético.

O grupo monofilético menos abrangente ((((((*B. lariversi* [1], *B. lariversi* [2]) (*B. nicaeum* [2] (*B. nicaeum* [1] (*B. pygmeum* [1], *B. pygmeum* [2])))) (*Belostoma* sp.1, *Belostoma* sp.2)) *B. plebejum*) *B. micantulum* [3]) *B. micantulum* [2]) (nó 5, Fig. 39) é sustentado por até quatro sinapomorfias, sendo duas hipóteses dentre essas, resultantes das análises 1, 3, 5, 7 e 9 (Figs 37, 39, 41, 43, 45), idênticas: (1) borda anterior da carena prosternal larga de aspecto curvo (16-1, homoplástica; *e.g.* Fig. 87); (2) braços dorsais do divertículo ventral estreitos e curtos (33-3, não-homoplástica, *e.g.* Fig. 130), sob qualquer critério.

As hipóteses de sinapomorfia do clado (((((*B. lariversi* [1], *B. lariversi* [2]) (*B. nicaeum* [2] (*B. nicaeum* [1] (*B. pygmeum* [1], *B. pygmeum* [2])))) (*Belostoma* sp.1, *Belostoma* sp.2)) *B. plebejum*) *B. micantulum* [3]) (nó 6, Fig. 39) resultantes ainda nessas análises diferem muito pouco, dependendo da presença ou não de medidas e relações, bem como no caso do caráter 47, de esquemas de ordenação de caracteres. O grupo é sustentado por no máximo quatro sinapomorfias. Dentre essas, é aceita como uma sinapomorfia não-homoplástica, sob qualquer critério, a carena prosternal larga voltada para a parte anterior do corpo (14-1). Essa característica foi estabelecida por ESTÉVEZ (1996) como exclusiva de *B. nicaeum* e de *B. plebejum*. A homologia potencial referente à porção ventral do divertículo ventral com uma quilha mediana, se dispondo como uma dilatação ventral pouco desenvolvida e com a porção apical arredondada (47-1; e.g. Fig. 80), é aceita como sinapomorfia não-homoplástica nas análises 1 e 7 (análises com todos os caracteres ordenados) (Figs 37, 43) sob a otimização *ACCTRAN*.

Outro grupo monofilético formado por ((((*B. lariversi* [1], *B. lariversi* [2]) (*B. nicaeum* [2] (*B. nicaeum* [1] (*B. pygmeum* [1], *B. pygmeum* [2])))) (*Belostoma* sp.1, *Belostoma* sp.2)) *B. plebejum*) (nó 7, Fig. 39) foi sustentado nas mesmas análises, diferindo principalmente pelas alternativas de otimização dos caracteres 2 (razão entre o comprimento total e a largura máxima do corpo) e 3 (razão entre os comprimentos do primeiro e do segundo segmentos do rostro) (Fig. 3), exclusivamente nas análises com medidas e relações, e do caráter 26-0 (base do processo do esclerito 1 da placa mediana distal que articula com as veias A1 e A2 com estreitamento) (e.g. Fig. 113), como resultado de seu tratamento ordenado ou não.

4.1.2 – Monofiletismo do grupo *B. pygmeum*

As análises realizadas forneceram evidência em apoio à outra hipótese de monofiletismo: a do clado que reuniu todas as espécies do antigo grupo *B. pygmeum sensu* Lauck, 1962 (nó 9, Fig. 39), tal como tem sido aceito pelos autores modernos (e.g. ESTÉVEZ, 1996; NIESER, 1975). Um conjunto de sete sinapomorfias condiciona esse grupo de espécies. Destas, destacam-se, inequivocamente, quatro hipóteses ocorrendo em todas as análises: (1) margens látero-dorsais do divertículo ventral do falossoma espessadas (32-1, sob ambas otimizações; v. ESTÉVEZ, 1996 e NIESER, 1975) (Mdo, e.g. Fig. 130); (2) ápice do divertículo ventral deformado, com um corte profundo em forma aproximada de “V” (42-4, sob ambas otimizações) (e.g. Fig. 91); (3) porção ventral do divertículo ventral com quilha mediana muito desenvolvida, dispondo-se longitudinalmente e com a porção apical afilada, em vista lateral (47-3, sob ambas otimizações) (e.g. Fig. 92); (4) ápice do divertículo ventral, em vista dorsal, sem dilatação evidente (48-0, sob ambas otimizações) (e.g. Fig. 50). Interessantemente, destaca-se, ainda, nas análises 1, 2, 3, 4 e 5 (Figs 37-41), o caráter 30 baseado na razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral (Fig. 5), cujo estado 5 é uma sinapomorfia não-homoplástica do grupo *B. pygmeum* sob ambas otimizações (Tabela III, Fig. 39).

Em todas as análises, *Belostoma* sp.1 e *Belostoma* sp.2, duas das quatro novas espécies, formaram um grupo monofilético (*bootstrap* = 70 e Bremer = 0 no cladograma da análise 3). Nas análises 1, 2, 3, 5, 7, 8 e 9, essas espécies apareceram como um grupo-irmão do grupo *B. pygmeum*, apesar dessa hipótese ter apresentado índices de suporte baixos. Nas outras análises, houve falta de resolução das relações entre essas espécies e o grupo *B. pygmeum*. Esse grupo monofilético é sustentado por até nove hipóteses de sinapomorfias (Fig. 39, Apêndices 1, 2), as quais diferem principalmente devido ao seu

tratamento ordenado ou não. Dentre essas sinapomorfias, inequivocamente, destaca-se o ápice do divertículo ventral ligeiramente circular, não truncado no ápice (42-3, *e.g.* Fig. 19), de forma não-homoplástica. A deformação do ápice, ocorrida no grupo *B. pygmeum*, é resultado do corte muito profundo em forma aproximada de “V” citado acima (*e.g.* Fig. 91). A hipótese de homologia potencial da presença de uma protuberância superior muito evidente no esclerito 1 da placa mediana distal (23-1, Pro, *e.g.* Figs 8, 48) é aceita como sinapomorfia não-homoplástica desse clado nas análises 3, 5 e 9 (Figs 39, 41, 45), enquanto a de sua forma aguda (24-1, *e.g.* Fig. 77), nas análises 1, 3 e 9 (Figs 37, 39, 45). A primeira é aceita sob ambas otimizações nessas análises, em que esse caráter é tratado com pesagem escalonada. A segunda, nas referidas análises, só sob *ACCTRAN*. Porém, sob *DELTRAN*, nas análises 1 e 3, a hipótese de homologia potencial referente ao aspecto agudo do esclerito é rejeitada, em favor de uma hipótese de origens independentes desse estado no grupo monofilético formado por *B. nicaeum* [1] + “*B. pygmeum*” + *B. nicaeum* [2] (nó 11, análise 3) e no grupo monofilético formado por *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 (nó 14, análise 3) (Fig. 39, Apêndice 2).

4.1.3 – Posição filogenética de “*B. minusculum*”, *B. parvum*, *Belostoma* sp.3 e

Belostoma sp.4

Poucos cladogramas (análises 3, 5 e 9, Figs 39, 41, 45) obtidos neste estudo forneceram evidência em apoio à hipótese de monofiletismo do grupo formado por “*B. minusculum*” + *B. parvum*, apesar dos baixos índices de suporte. As hipóteses de sinapomorfias potenciais desse clado (nó 15, análise 3) são praticamente idênticas, diferindo pelas alternativas de otimização dos caracteres 1 (comprimento total do corpo) e 6 (razão entre a largura interocular posterior e o comprimento do anteóculo) (Figs 1-2), os

quais são baseados em medidas e relações, como resultado de seu tratamento ordenado ou não nas análises 3 e 5. Tal clado é sustentado, nessas análises, por no máximo cinco sinapomorfias, apresentando, porém, sustentação muito fraca. Dentre essas, destaca-se a condição de convergência suave dos ápices dos braços dorsais do divertículo ventral (41-2, Fig. 119) como sinapomorfia não-homoplástica, tanto sob a otimização *ACCTRAN* quanto sob a *DELTRAN*. Na análise 7 (Fig. 43), entretanto, um clado é definido com essas espécies e *Belostoma* sp.4: ((*B. parvum*, *Belostoma* sp.4) (*B. minusculum* [1], *B. minusculum* [2])). Sob otimização *ACCTRAN* e de forma homoplástica, a protuberância superior do esclerito 1 da placa mediana distal muito evidente e robusta (23-1, Fig. 118) é uma sinapomorfia desse clado. Já sua forma aguda (24-1, Fig. 118) aparece, inequivocamente, como uma sinapomorfia homoplástica do clado.

A posição filogenética das novas espécies *Belostoma* sp.3 e *Belostoma* sp.4 não pôde ser inequivocamente postulada. Ora *Belostoma* sp.4 apareceu como a espécie mais basal no grupo-interno (análises 3, 5 e 9), ora em total politomia num grupo juntamente à *Belostoma* sp.3: ((grupo *B. pygmeum* (*Belostoma* sp.1, *Belostoma* sp.2)) *B. parvum*, *B. micantulum* [3], *B. micantulum* [2], *B. micantulum* [1], *Belostoma* sp.3, *Belostoma* sp.4) (análise 8, Fig. 44). Na análise 1 (Fig. 37), essa espécie é ainda grupo-irmão do clado formado pelo grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3] + *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [1] + *Belostoma* sp.3 + *B. parvum* (com baixos índices de suporte). *Belostoma* sp.3 apareceu em praticamente todas as análises com pesagem escalonada (exceto na análise 7), como grupo-irmão do clado formado pelo grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3] + *B. micantulum* [2] + *B. micantulum* [1] (nó 3, análise 3). Na análise 7, entretanto, essa espécie é grupo-irmão do clado formado pelo grupo *B. pygmeum* + *Belostoma* sp.1 + *Belostoma* sp.2 + *B. plebejum* + *B. micantulum* [3] + *B. micantulum* [2].

Em nenhuma dessas análises, porém, os índices de suporte foram altos.

4.2 – Integridade filogenética

A integridade filogenética (DE PINNA, 1999) das seguintes espécies potenciais, constituintes do grupo-interno, foi testada: *B. lariversi*, *B. micantulum*, *B. minusculum*, *B. nicaeum* e *B. pygmeum*. As topologias obtidas nos cladogramas de consenso estrito das 10 análises foram praticamente idênticas (Figs 37-46).

Dessas espécies, *B. lariversi*, *B. minusculum* e *B. pygmeum* formaram grupos monofiléticos em praticamente todos os cladogramas de consenso estrito das análises deste estudo. As variações de *B. lariversi* formaram uma politomia no consenso das árvores das análises 6 e 10 (Figs 42, 46), apesar dos altos índices de suporte nas árvores de consenso de outras análises (inclusive no cladograma da análise 3). É possível que a falta de resolução nessas análises tenha sido oriunda da interação dos outros caracteres com aqueles baseados em medidas e relações, bem como dos diferentes esquemas de ordenação e pesagem usados. Apesar das diferenças observadas no formato da carena prosternal (Figs 87-88), não foi possível refutar a hipótese de que *B. lariversi* representa uma única espécie. O mesmo pode ser dito de *B. pygmeum*: apesar de suas variações constituírem uma politomia com as variações de *B. nicaeum* nas análises 6, 8 e 10 (Figs 42, 44, 46), a integridade filogenética dessa espécie não foi refutada nas outras análises (inclusive no cladograma da análise 3), mesmo com os baixos índices de suporte obtidos. Para *B. minusculum*, as duas variações formaram um clado em quase todas as análises (inclusive o da análise 3), aparecendo em posições diversas nos diversos cladogramas de consenso. Na análise 6 (Fig. 42), entretanto, essas variações integraram uma politomia, sendo o único

caso em que o referido clado não foi formado. A diferença observada, resultado da falta de resolução nessa análise, deve-se, possivelmente, aos esquemas de ordenação e pesagem dos caracteres, aliado àquelas condições inaplicáveis de alguns caracteres usados (Tabela IV) (KITCHING *et al.*, 1998).

Todas as árvores de consenso estrito das diferentes análises não forneceram evidência em apoio à integridade filogenética de *B. micantulum* e *B. nicaeum* (Figs 37-46). As variações dessas espécies ora ficaram em parafiletismo, ora formaram ou integraram politomias, o que indica a necessidade de redefinição dessas espécies, em especial de *B. micantulum*, tal como tem sido sugerido por alguns autores (Bachmann, com. pess.; NIESER, 1975; NIESER & MELO, 1997).

No que concerne à *B. micantulum*, muito se tem dito acerca da possível existência de um complexo de espécies, o qual inclui *B. micantulum*, *B. pygmeum* e *B. denticolle* (Bachmann, com. pess.; NIESER, 1975; NIESER & MELO, 1997). Além disso, interessantes resultados foram obtidos com a utilização de dietas alimentares diferenciadas no acompanhamento do ciclo de vida dessa espécie (PEREIRA *et al.*, 1991, mas v. PEREIRA, 1992, para *B. plebejum*), sugerindo existir uma enorme plasticidade fenotípica quanto ao comprimento total e à largura máxima corporais desses organismos. Interessantemente, os resultados de todas as análises realizadas não forneceram evidências em apoio à hipótese de monofiletismo dessa espécie putativa. Nas análises 1, 3, 5, 7 e 9 (Figs 37, 39, 41, 43, 45), as três variações dessa espécie apresentaram posições muito similares, na maioria deles muito próximas entre si e da espécie *B. plebejum*. A variação 1 é aquela cuja descrição praticamente coincide com as descrições originais de STÅL (1860) e, que em muitas análises (grupo-irmão do nó 5 no cladograma da análise 3), apresenta a posição mais basal nos cladogramas. Foi definida, ainda, no cladograma da análise 3 por algumas autapomorfias, destacando-se os braços dorsais do divertículo ventral do falossoma largos

(40-1) e abruptamente convergentes em seus ápices (41-1) (Fig. 96). Exemplares da variação 2 foram registrados no Amazonas, Brasil e, por outro lado, apresenta, claramente, diferenças bastante significativas no formato do corpo, sendo esse mais estreito do que na variação 1, e na morfologia da genitália masculina, principalmente no que concerne à forma dos braços dorsais do falossoma (Tabela IV, Fig. 99). No cladograma da análise 3, essa variação é grupo-irmão do nó 6, o qual inclui a variação 3 dessa espécie. Já a variação 3 é claramente similar aos espécimes observados da variação 2, diferindo apenas quanto ao formato da carena porsternal, cujo ápice é mais pronunciado (Tabela IV, Fig. 94). Algumas autapomorfias, inclusive, definem essa variação, destacando-se o aspecto paralelogrâmico da carena prosternal (17-2; Fig. 94). Aparentemente, essa variação ocorre em simpatria com a variação 1 (v. tópico 2.1.1). As diferenças na topologia dessas variações nas árvores de consenso das diferentes análises, bem como a falta de resolução observada em algumas outras, se devem, possivelmente, à falta de dados provenientes da genitália masculina para a variação 3 dessa espécie, a qual foi representada por um único espécime fêmea (Tabela IV).

As variações de *B. nicaeum* não formaram grupos monofiléticos nas árvores de consenso estrito da grande maioria das análises deste estudo. Em algumas análises, inclusive, essas variações integraram uma politomia juntamente às variações de *B. pygmeum* (análises 8 e 10) (Figs 44, 46). Ambas variações são muito similares entre si, principalmente no que concerne à morfologia da genitália masculina (Figs 114-116). As variações estão associadas a um mesmo nó do cladograma (nó 11, análise 3) e, em muitas análises, ficaram em parafiletismo, sendo a variação 1 grupo-irmão do clado formado pelas variações de *B. pygmeum*. A variação 1 dessa espécie apresenta a carena prosternal paralelogrâmica (Fig. 111), enquanto a variação 2, uma carena de forma retangular (Fig. 112) (Tabela IV). Apesar de ocorrerem, aparentemente, em simpatria (v. tópico 2.1.1),

essas variações apresentaram estrutura cladística adicional, na qual envolveram as variações de *B. pygmeum*, indicando existência de segregação de caracteres e conseqüente diferenciação (DE PINNA, 1999).

4.3 – O uso de diferentes esquemas de ordenação e pesagens de caracteres

A ordenação e pesagem de caracteres são assuntos bastante polêmicos em análises de parcimônia (HAUSER & PRESCH, 1991; SLOWINSKI, 1993). Neste estudo, foram usados diferentes esquemas de ordenação e pesagens de caracteres com o intuito de mitigar e investigar o efeito dessas práticas controversas na matriz de caracteres deste estudo.

O emprego de caracteres minimamente conectados em algumas análises deste estudo (*e.g.* medidas e relações) apresentou como justificativa o fato de um estado ser intermediário aos demais, isto é, o anterior e o posterior (“método dos intermediários” em AMORIM, 1997 e *morphological intermediacy* em GUTBERLET, 1998). Os caracteres 17 (forma aproximada da carena prosternal larga), 35 (padrão de extensão dos braços dorsais do divertículo ventral pouco curvado ventralmente) e 38 (forma geral da parte apical do divertículo ventral pouco curvado ventralmente) não apresentaram esse esquema de ordenação refutado. Dentre esses, as hipóteses de sinapomorfias potenciais do caráter 35 não foram refutadas em todas as análises realizadas, o que evidencia uma hipótese bastante consistente de ordenação desse caráter (HAUSER & PRESCH, 1991).

Caracteres maximamente conectados, por outro lado, não apresentam tal justificativa como argumento para o seu uso, mas uma ordem parcial é mantida quando dois ou mais estados representam modificações de um mesmo estado ancestral e quando esse estado é ausente em alguns táxons (Campbell & Frost, 1993 *apud* GUTBERLET, 1998).

Dos caracteres multiestado não baseados em medidas e relações, o caráter 5 (grau de desenvolvimento da porção anterior da sutura frontogenal em relação à porção posterior), caráter 20 (razão entre a largura posterior e o comprimento do pronoto em sua linha mediana), caráter 29 (padrão geral de largura da pilosidade do conectivo), caráter 33 (padrão de desenvolvimento dos braços dorsais do divertículo ventral), caráter 36 (posição dos braços dorsais do divertículo ventral pouco curvado ventralmente), caráter 42 (forma aproximada do ápice do divertículo ventral) e o caráter 47 (aspecto da porção ventral do divertículo ventral) mostraram esse esquema parcial de ordenação.

Muitos autores defendem ou adotam a aplicação de pesos iguais numa análise inicial de caracteres ainda que venham a aplicar uma pesagem diferenciada *a posteriori* (e.g. KITCHING *et. al.*, 1998). Um fato negligenciado, entretanto, ao se assumir essa conduta, é que um caráter multiestado, ordenado ou não, exerce maior influência sobre uma análise do que um caráter binário. Isto é, um caráter com quatro estados terá uma influência três vezes maior do que um binário, enquanto um com 10 estados terá influência três vezes maior do que um com quatro estados e nove vezes maior do que um binário (SWOFFORD & BEGLE, 1993).

Nas análises realizadas, assim como em GONZAGA (2001) e GUTBERLET (1998), a influência da ordenação ou não-ordenação de certos caracteres sobre a topologia das árvores de consenso foi apenas ligeiramente maior naquelas em que foi atribuído peso 1 a todos os caracteres do que naquelas em que os caracteres receberam pesos diferentes para ter igual influência independentemente do número de estados em cada um. Em todas as análises em que foi atribuído peso 1 a todos os caracteres, entretanto, um maior número de hipóteses alternativas foi encontrado, o que acarretou, nas árvores de consenso estrito, um maior número de táxons integrando politomias (Tabela II, Figs 37-46). GUTBERLET (1998) argumentou que clados suportados em ambos esquemas de ordenação constituem hipóteses

consistentes de relacionamento filogenético. Além disso, esquemas de pesagens escalonadas são preferenciais em análises com o uso de caracteres com muitos estados, devido à grande quantidade de homoplasias normalmente atribuída a esses caracteres (WIENS, 1995).

Variações intra-específicas observadas durante estudos de filogenia são, por tradição entre os sistematas, freqüentemente ignoradas (Pollock, Bergman, Feldman & Goldstein, 1998 *apud* WIENS, 1999). Alguns sistematas chegam até a amostrar alguns poucos indivíduos de cada espécie a fim de minimizar o número de diferentes estados de um caráter multiestado (WIENS, 1999). Esse desprezo, no entanto, corresponde a uma perda potencial de informação (AMORIM, 1997).

A tradição de excluir caracteres que apresentem variação intra-específica parece ser mais evidente quando esses caracteres são denominados, de forma confusa, de “contínuos” ou “quantitativos” (WILEY, 1981), caracterizados, na verdade, por apresentarem sobreposição de valores (v. acima) (THIELE, 1993; WIENS, 1999). A postura adotada neste estudo, entretanto, foi a de não desprezar as variações intra-específicas observadas durante o processo de “operação de descoberta” (v. tópico 1.1). Conforme observado por WIENS (1999) e por GUTBERLET (1998) na análise de vários estudos de filogenia, a resolução das árvores obtidas pode aumentar porque o número de caracteres aumenta. Além disso, traços ditos “polimórficos” são, ainda, importantes na reconstrução da história evolutiva de grupos por duas razões: (1) estes são freqüentes em quaisquer tipos de dados, sejam eles oriundos de morfologia, de comportamento ou de biologia molecular; (2) variações intra-específicas observadas e incluídas como diferentes estados de um mesmo caráter podem influenciar tanto numa topologia obtida em uma análise filogenética, que desprezá-las seria jogar fora informação talvez útil na reconstrução dessa história evolutiva. A falta de leis universais e de um considerável contingente de operações de descoberta não permite dizer

muito acerca do futuro, nem de fazer previsões rigorosas em estudos de sistemática filogenética (Popper, 1957 *apud* FROST & KLUGE, 1994). Desprezar, portanto, esse tipo de informação só acentua esse aspecto.

Os resultados das análises realizadas sem as medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores (Figs 43-46) foram, em poucos casos, ligeiramente diferentes daqueles das análises em que as respectivas medidas e relações foram incluídas (Figs 37-42). GUTBERLET (1998), no entanto, ressalta que se deve ter em mente as seguintes interpretações desse resultado num estudo com esse tipo de abordagem: (1) os caracteres métricos ao mostrarem padrões congruentes àqueles indicados por caracteres ditos “cladísticos” ou “mais tradicionais” em sistemática filogenética apresentam, conseqüentemente, otimizações consistentes e inequívocas; caso contrário, (2) as otimizações confusas que esses caracteres podem apresentar, a ponto de não gerarem padrões claros de relacionamento, podem estar sendo minimizadas por caracteres “cladísticos” ou “mais tradicionais” em sistemática filogenética. O uso de dois diferentes tipos de otimização (*ACCTRAN* e *DELTRAN*), neste estudo, favorece a primeira interpretação. Os seguintes caracteres métricos forneceram hipóteses inequívocas de sinapomorfias sob essas duas otimizações no cladograma da análise 3, para clados que foram formados e condicionados por outras hipóteses de sinapomorfia nas análises sem os caracteres métricos: caráter 1 (comprimento total do corpo), caráter 2 (razão entre o comprimento total e a largura máxima do corpo), caráter 4 (razão entre os comprimentos do anteóculo e do interóculo), caráter 6 (razão entre a largura interocular posterior e o comprimento do anteóculo), caráter 7 (razão entre a largura interocular posterior e a largura de um olho) e o caráter 30 (razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma) (Fig. 39, Apêndice 1).

5 – CONCLUSÕES

- 1) As novas espécies *Belostoma* sp.1 e *Belostoma* sp.2 descritas podem ser diferenciadas por um conjunto de características, parte delas envolvendo o uso de novas estruturas de importância taxonômica e sistemática para o grupo (escleritos axilares e sistema de acoplamento dos hemiélitros ao corpo), parte delas, estruturas referentes à morfologia do falossoma. Ambas apresentam o esclerito 1 da placa mediana distal com uma reentrância em sua porção inferior, próxima das veias A1 e A2, provido de um processo não tão curto, igual à metade do comprimento do esclerito, em *Belostoma* sp.1 e muito curto, menor que a metade do comprimento do esclerito, em *Belostoma* sp.2. A porção posterior do componente complementar do sistema casa-botão, acoplado ao tórax é estreito e piriforme na primeira espécie, enquanto tão largo quanto comprido e arredondado na segunda espécie. Em *Belostoma* sp.1, os braços dorsais do divertículo ventral do falossoma são largos e curtos, divergentes em seus ápices. Entretanto, em *Belostoma* sp.2, os braços dorsais do divertículo ventral do falossoma são estreitos e curtos, abruptamente convergentes em seus ápices.
- 2) A nova espécie *Belostoma* sp.3 apresenta o aspecto geral do corpo muito similar à espécie *B. plebejum*, principalmente no que concerne ao tamanho do corpo, sendo a primeira um pouco mais esguia. A genitália masculina de *Belostoma* sp.3 é similar, em alguns aspectos, àquelas de *B. plebejum*. Nela, os braços dorsais são paralelos,

enquanto na nova espécie, divergentes. A nova espécie *Belostoma* sp.4 também apresenta seu aspecto geral muito similar ao da espécie *B. plebejum*, sendo, entretanto, um pouco mais esguia que a segunda. A genitália masculina difere, nessas espécies, quanto à disposição dos braços dorsais, os quais são paralelos em *B. plebejum* e divergentes nessa nova espécie. As duas novas espécies *Belostoma* sp.3 e *Belostoma* sp.4 descritas podem ser diferenciadas pela morfologia do falossoma. A razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma é igual a 1,00 na primeira espécie, enquanto aproximadamente 0,70 em *Belostoma* sp.4;

- 3) A morfologia dos escleritos axilares, em especial a do esclerito 1 da placa mediana distal, do sistema de acoplamento dos hemiélitros ao corpo do tipo casa-botão, da carena prosternal e da genitália masculina, em especial a do falossoma, mostrou-se útil na obtenção de características para a taxonomia do grupo *B. plebejum*. O formato da carena prosternal, bem como a disposição dos braços dorsais do falossoma mostraram-se importantes para a identificação de muitas espécies;
- 4) A análise 3 — aquela com as pressuposições *a priori* mais convenientes sobre a evolução dos caracteres deste estudo — resultou em cinco árvores mais parcimoniosas, com 120 passos, IC = 0,41, IR = 0,73 e RC = 0,30. A árvore de consenso estrito apresentou-se quase inteiramente dicotômica.
- 5) O monofiletismo do grupo *B. plebejum* não foi refutado em todas as análises realizadas. Um conjunto de sete sinapomorfias não-homoplásticas, as quais ocorreram inequivocamente em todas as análises (exceto as duas últimas), condiciona o grupo: condição pouco elevada da carena prosternal, com seu comprimento quase que a metade da sua largura, razão entre a largura posterior e o comprimento do pronoto em sua linha mediana igual a 2,00, pilosidade do conectivo estreita, cobrindo menos da metade dele, divertículo ventral do falossoma muito curvado ventralmente, divertículo

ventral elíptico e cortado obliquamente, porção ventral do divertículo ventral com quilha mediana muito desenvolvida, dispondo-se longitudinalmente e com a porção apical arredondada e ápice do divertículo ventral, em vista dorsal, com dilatação muito conspícua e larga;

- 6) Um clado com as espécies do grupo *B. pygmeum* esteve presente em todas as análises, sugerindo que esse grupo é monofilético. Um conjunto de quatro sinapomorfias não-homoplásticas, as quais ocorreram inequivocamente em todas as análises, condiciona esse grupo de espécies: margens látero-dorsais do divertículo ventral do falossoma espessadas, ápice do divertículo ventral deformado, com um corte profundo em forma aproximada de “V”, porção ventral do divertículo ventral com quilha mediana muito desenvolvida, dispondo-se longitudinalmente e com a porção apical afilada, em vista lateral e ápice do divertículo ventral, em vista dorsal, sem dilatação evidente;
- 7) A matriz elaborada a partir do estudo das espécies componentes do grupo-interno e dos grupos-externos é composta de 31 táxons terminais e 48 caracteres oriundos de morfologia externa (cabeça, tórax e abdome) e de genitália masculina. Vinte e um caracteres são do tipo multiestado, sendo sete oriundos de medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores, enquanto 27 são binários. Do total, nove caracteres não foram informativos para a parcimônia.
- 8) A integridade filogenética das espécies potenciais *B. lariversi*, *B. minusculum* e *B. pygmeum* não foi refutada em praticamente todos os cladogramas de consenso estrito das análises deste estudo. As demais, *B. micantulum* e *B. nicaeum*, ora apresentaram suas variações intra-específicas em parafiletismo, ora formaram ou integraram politomias, o que indica a necessidade de redefinição dessas espécies, em especial de *B. micantulum*, tal como tem sido sugerido por alguns autores;
- 9) Nas análises realizadas, a influência da ordenação ou não-ordenação de muitos

caracteres multiestado deste estudo sobre a topologia das árvores de consenso foi apenas ligeiramente maior naquelas em que foi atribuído peso 1 a todos os caracteres do que naquelas em que os caracteres receberam pesos diferentes para ter igual influência independentemente do número de estados em cada um;

- 10) Os resultados das análises realizadas sem as medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores foram, em poucos casos, ligeiramente diferentes daqueles das análises em que as respectivas medidas e relações foram incluídas. Os seguintes caracteres métricos forneceram hipóteses inequívocas de sinapomorfias sob as otimizações *ACCTRAN* e *DELTRAN* no cladograma de consenso da análise 3, para clados que foram formados e condicionados por outras hipóteses de sinapomorfia nas análises sem os caracteres métricos: caráter 1 (comprimento total do corpo), caráter 2 (razão entre o comprimento total e a largura máxima do corpo), caráter 4 (razão entre os comprimentos do anteóculo e do interóculo), caráter 6 (razão entre a largura interocular posterior e o comprimento do anteóculo), caráter 7 (razão entre a largura interocular posterior e a largura de um olho) e o caráter 30 (razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma).

6 – REFERÊNCIAS

- ADAMS, A., 2002. O negativo. Ed. SENAC, 2ª edição, São Paulo, 273 p.
- ALVES, R., 2003. Filosofia da ciência. Introdução ao jogo e a suas regras. Edições Loyola, 6ª edição, São Paulo, 223 p.
- AMORIM, D. S., 1997. Elementos básicos de Sistemática Filogenética. Holos Editora e Sociedade Brasileira de Entomologia, 2ª edição, Ribeirão Preto, 276 p.
- ARNETT-JR., R. H., G. A. SAMUELSON & G. M. NISHIDA, 1993. The insect and spider collections of the world. Sandhill Crane Press, Inc., 2nd edition, Gainesville, vi + 310 p.
- BACHMANN, A. O., 1977. Heteroptera, pp. 189-212. *In*: HURLBERT, S. H. & A. VILLALOBOS-FIGUEROA (eds). Biota Acuática de Sudamérica Austral. San Diego State Univ. San Diego.
- BETTS, C. R., 1986. The comparative morphology of the wings and axillae of selected Heteroptera. J. Zool. 1: 255-282.
- BREMER, K., 1994. Branch support and tree stability. Cladistics 10: 295-304.
- BROWER, A. V. Z. & V. SCHAWAROCH, 1996. Three steps of homology assessment. Cladistics 12: 265-272.
- BRYANT, H. N., 1995. Why autapomorphies should be removed: a reply to Yeates. Cladistics 11: 381-384.

- CHINA, W. E., 1955. The evolution of the water bugs. *Natl. Inst. Sci. India Bull.* 7: 91-103.
- COBBEN, R. H., 1957. Beitrag zur Kenntnis der Uferwanzen (Hem. Het. Fam. Saldidae). *Ent. Ber.* 17: 245-257.
- CROWE, T. A. & J. E. ALEXANDER-JR., 1988. Parental care and foraging ability in male water bugs (*Belostoma flumineum*). *Can. J. Zool.* 67: 513-515.
- DE PINNA, M. C. C., 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- DE PINNA, M. C. C., 1999. Species concepts and phylogenetics. *Rev. fish biol. Fisher.* 9: 353-373.
- DE QUEIROZ, A., M. J. DONOGHUE & J. KIM, 1995. Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 657-681.
- DIETRICH, C. H., S. H. MCKAMEY & L. L. DEITZ, 2001. Morphology-based phylogeny of the treehopper family Membracidae (Hemiptera: Cicadomorpha: Membracoidea). *Syst. Entomol.* 26: 213-239.
- DUPUIS, C., 1955. Les génitalia des hémiptères hétéroptères. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.* (série A) 6(4): 183-278.
- DUPUIS, C., 1970. Heteroptera. pp. 190-209. *In*: TUXEN, S.L. (ed.). *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*. Munksgaard, 2nd edition, Copenhagen.
- ESTÉVEZ, A. L., 1996. Revision sistematica del género *Belostoma* Latreille (Hemiptera – Heteroptera). Grupos de *Belostoma* (*Belostoma*) *triangulum*, *B. (B.) minor*, *B. (B.) oxyurum*, *B. (B.) plebejum* y *B. (B.) denticolle*. Tese de Doutorado, não publicada, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, vi + 117 p., 16 pr.
- ESTÉVEZ, A. L. & J. T. POLHEMUS, 2001. The small species of *Belostoma* (Heteroptera, Belostomatidae). 1. Key to species groups and a revision of the *denticolle* group.

Iheringia 91: 151-158.

FARRIS, J. S., 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. pp. 1-36. *In*: PLATNICK, N. & V. FUNK (eds.). Advances in cladistics, volume II. Columbia University Press, New York.

FELSENSTEIN, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution 39(4): 783-791.

FROST, D. R. & A. G. KLUGE, 1994. A consideration of epistemology in systematic biology, with special reference to species. Cladistics 10: 259-294.

GONZAGA, L. A. P., 2001. Análise filogenética do gênero *Formicivora* Swainson, 1825 (Aves: Passeriformes: Thamnophilidae) baseada em caracteres morfológicos e vocais. Tese de Doutorado, não publicada, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, xv + 215 p.

GORB, S. N. & P. J. PEREZ-GOODWYN, 2003. Wing-locking mechanisms in aquatic Heteroptera. J. Morphol. 257: 127-146.

GUTBERLET, R. L., JR., 1998. The phylogenetic position of the Mexican Black-tailed Pitviper (Squamata: Viperidae: Crotalinae). Herpetologica 54(2): 184-206.

HAMILTON, K. G. A., 1981. Morphology and evolution of the rhynchotan head (Insecta: Hemiptera, Homoptera). Can. Ent. 113(11): 953-974.

HAWKINS, J. A., HUGHES, C. E. & R. W. SCOTLAND, 1997. Primary homology assessment, characters and character states. Cladistics 13: 275-283.

HAUSER, D. L. & W. PRESCH, 1991. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. Cladistics 7: 243-265.

HENNIG, W., 1968. Elementos de una Sistemática Filogenética. EUDEBA, Buenos Aires, vi + 353 p.

KITCHING, I. J., FOREY, P. L., HUMPHRIES, C. J. & D. M. WILLIAMS, 1998. The theory and

- practice of parsimony analysis. Oxford University Press, Oxford, xiii + 228 p.
- KRAUS, W. F. & GONZALES, M. J. & S. L. VEHRENCAMP, 1989. Egg development and an evaluation of some of the costs and benefits for parental care in the Belostomatid, *Abedus indentatus* (Heteroptera: Belostomatidae). J. Kans. ent. Soc. 62(4): 548-562.
- KUHN, T. S., 1971. La estructura de las revoluciones científicas. Brevarios del Fondo de Cultura Económica, Ciudad de México, 320 p.
- LARSÉN, O., 1945. Das thorakale Skelettmuskelsystem der Heteropteren. Lunds. Universitet Arsskrift. 41: 1-96.
- LAUCK, D. R., 1962. A monograph of the genus *Belostoma* (Hemiptera). Bull. Chicago Acad. Sci. 11(3): 34-81.
- LAUCK, D. R., 1963. A monograph of the genus *Belostoma* (Hemiptera), part II. Bull. Chicago Acad. Sci. 11(4): 82-101.
- LAUCK, D. R., 1964. A monograph of the genus *Belostoma* (Hemiptera), part III. Bull. Chicago Acad. Sci. 11(5): 102-154.
- LAUCK, D. R. & A. S. MENKE, 1961. The higher classification of the Belostomatidae (Hemiptera). Ann. ent. Soc. Amer. 54: 644-657.
- LIPSCOMB, D. L., 1992. Parsimony, homology and the analysis of multistate characters. Cladistics 8: 45-65.
- MAHNER, M., 1993. Systema Cryptoceratorum Phylogenicum (Insecta, Heteroptera). Zoologica 48(143): 1-302.
- MARITAIN, J., 1996. Filosofia da natureza. Ensaio crítico sobre suas fronteiras e seu objeto. Edições Loyola, São Paulo, 151 p.
- MAYR, G., 1871. Die Belostomiden. Verh. zool.- bot. Ges. Wien 21: 399-440.
- MEJDALANI, G., 2000. Morfologia externa e análise cladística dos gêneros de Proconiini com o mero posterior exposto (Hemiptera, Cicadellidae, Cicadellinae). Tese de

- Doutorado, não publicada, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, xiii + 221 p.
- MERRIT, R. W. & K. W. CUMMINS, 1996. Aquatic insects of North America. Kendal/Hunt Publishing Company, 3rd edition, Dubuque, xiii + 862 p.
- NIESER, N., 1975. The water bugs (Heteroptera: Nepomorpha) of the Guyana Region. Uitg. natuurw. Studkring Suriname 16(81): 88-128.
- NIESER, N. & A. L. MELO, 1997. Os heterópteros aquáticos de Minas Gerais. Guia introdutório com chave de identificação para as espécies de Nepomorpha e Gerromorpha. Ed. UFMG, Belo Horizonte, 180 p.
- NIXON, K. C. & J. M. CARPENTER, 1993. On outgroups. Cladistics 9(4): 413-426.
- PARSONS, M. C., 1964. The origin and development of the Hemipteran cranium. Can. J. Zool. 42: 409-432.
- PARSONS, M. C., 1972. Respiratory significance of the thoracic and abdominal morphology of *Belostoma* and *Ranatra* (Insecta, Heteroptera). Z. Morphol. Tiere 73: 163-194.
- PARSONS, M. C., 1974. The morphology and possible origin of the Hemipteran loral lobes. Can. J. Zool. 52: 189-202.
- PEREIRA, M. H., 1992. Avaliação da capacidade predatória e aspectos da biologia de *Belostoma anurum* e *B. plebejum* (Hemiptera, Belostomatidae), em laboratório. Dissertação de Mestrado, não publicada, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 117 p.
- PEREIRA, M. H., MELO, A. L. & L. H. PEREIRA, 1991. Laboratory rearing of *Belostoma micantulum* (Stål, 1858) (Hemiptera, Belostomatidae). Rev. Brasil. Biol. 51(3): 603-606.
- PEREZ-GOODWYN, P. J. & S. N. GORB, 2003. Attachment forces of the hemelytra-locking mechanisms in aquatic bugs (Heteroptera: Belostomatidae). J. Insect Physiol. 49:

753-764.

- POLHEMUS, J. T. 1995. Nomenclatural and synonymical notes on the genera *Diplonychus* Laporte and *Appasus* Amyot & Serville (Heteroptera: Belostomatidae). *Proc. Ent. Soc. Wash.* 97: 649-653.
- POPPER, K. R., 1985. A lógica da pesquisa científica. Editora Cultrix, 11^a edição, São Paulo, 567 p.
- RAE, T. C., 1998. The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. *Cladistics* 14: 221-228.
- RIBEIRO, J. R. I., aceito. A review of the species of *Belostoma* Latreille, 1807 (Insecta, Heteroptera, Belostomatidae) of southeastern Brazil. *Zoosystema*.
- RIBEIRO, J. R. I., 1999. Revisão das espécies de *Belostoma* Latreille, 1807 (Insecta: Heteroptera: Belostomatidae) ocorrentes no sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado, não publicada, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, xiv + 244 p.
- RIBEIRO, J. R. I., 2000. Description of the male of *Belostoma foveolatum* and new records of *B. costalimai* and *B. stollii* (Heteroptera: Belostomatidae). *Ent. News* 111(3): 159-170.
- RIEGER, C., 1976. Skelett und Muskulatur des Kopfes und Prothorax von *Ochterus marginatus* Latreille. *Zoomorphologie* 83: 109-191.
- SCHUH, R. T., 1979. Evolutionary trends in Heteroptera. Part II. Mouthpart-structures and feeding strategies. *Syst. Zool.* 28(4): 653-656.
- SCHUH, R. T. & J. A. SLATER, 1995. True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera). Cornell University Press, New York, 337 p.
- SLOWINSKI, J. B., 1993. "Unordered" versus "ordered" characters. *Syst. Biol.* 42: 155-165.
- SMITH, R. L., 1976. Male brooding behavior of the water bug *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae). *Ann. ent. Soc. Amer.* 69(4): 740-747.

- SPOONER, D., 1938. The phylogeny of the Hemiptera. *Illinois biol. Monogr.* 16(3): 1-102.
- STÅL, C., 1860. Bidrag till Rio Janeiro - Traktens Hemipter-Fauna. K. svenska Vetenskakad. Handl. 2(7): 1-84.
- SWOFFORD, D. L., 1998. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, (and other methods), version 4.0. Sinauer Associates, Sunderland, 128 p.
- SWOFFORD, D. L. & D. P. BEGLE, 1993. User's manual for PAUP, Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1. Illinois Natural History Survey, Champaign, vi + 205 p.
- THIELE, K., 1993. The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* 9: 275-304.
- WEBER, H., 1930. *Biologie der Hemipteren*. Eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe. Julius Springer, Berlin, 543 p.
- WIENS, J. J., 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Syst. Biol.* 44: 482-500.
- WIENS, J. J., 1999. Polymorphism in systematics and comparative biology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30: 327-362.
- WILEY, E. O., 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York, xv + 439 p.
- WILSON, E. O., 1971. *The insect societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, and London, x + 548 p.
- YEATES, D., 1992. Why remove autapomorphies? *Cladistics* 8: 387-389.
- YOSHIZAWA, K. & T. SAIGUSA, 2001. Phylogenetic analysis of paraneopteran orders (Insecta: Neoptera) based on forewing base structure, with comments on monophyly of Auchenorrhyncha (Hemiptera). *Syst. Ent.* 26: 1-13.

7 – FIGURAS E TABELAS

7.1 – Sumário das figuras e tabelas

Figs 1-6. Estruturas morfológicas usadas na obtenção de caracteres para a análise cladística das espécies de *Belostoma* Latreille do grupo *B. plebejum sensu* Nieser: 1, cabeça, pronoto, mesonoto, asas e parte do abdome, vista dorsal; 2, cabeça, vista dorsal; 3, cabeça e parte do protórax, vista lateral; 4-6, falossoma (v. texto): 4, vista dorsal; 5, vista ventral; 6, vista lateral. Bdo - braços dorsais; Can - comprimento do anteóculo; Car - carena prosternal; Cbd - comprimento dos braços dorsais; Cdv - comprimento do divertículo ventral; Cfa - comprimento do falossoma; Cin - comprimento do interóculo; Cli - clipeo; Cmi - comprimento da margem interna do olho; Cmp - comprimento do pronoto em sua linha mediana; Cps - comprimento do primeiro segmento do rostro; Css - comprimento do segundo segmento do rostro; Dve - divertículo ventral; Fal - falossoma; Ldv - largura do divertículo ventral; Lip - largura interocular posterior; Lno - linha nodal; Loc - linha ocular; Lol - largura do olho; Lpp - largura posterior do pronoto; Mdv - margem do divertículo ventral; Sfa - porção anterior da sutura frontogenal; Sfp - porção posterior da sutura frontogenal. 126

Figs 7-12. 7-8, Parte da asa posterior membranosa direita em *Belostoma* Latreille: 7, principais escleritos axilares e venação, vista dorsal; 8, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal. 9-12, Sistema de acoplamento anterior do primeiro par de asas ao corpo. Detalhamento da estrutura complementar do aparato casa-botão, situada no tórax: 9, esquema mostrando a localização do aparato complementar no tórax, vista dorsal; 10, tórax sem o hemiélitro direito: protuberância (*wing knob*, v. texto) localizada na porção distal do

lobo do mesepímero, em uma depressão entre as veias C e Sc do hemiélitro, vista dorsal; 11, protuberância piriforme, mais estreita do que comprida; 12, protuberância arredondada, quase tão larga quanto comprida. A1, veia anal 1; A2, veia anal 2; Apc, aparato complementar do sistema casa-botão; C, veia costa; CuA, veia cúbito anterior; M, veia média; Plh, placa humeral; Pml, esclerito 1 da placa mediana distal; Pro, protuberância; R, veia rádio; Ree, reentrância; Sc, veia subcosta. Setas destacando o estreitamento na base da projeção lateral do esclerito 1 da placa mediana distal. 127

Figs 13-15. Parte do abdome nas espécies de *Belostoma* Latreille, vista ventral, indicando os diferentes modos de desenvolvimento da pilosidade do conectivo: 13, *Belostoma oxyurum* (Dufour) (grupo-externo): pilosidade muito larga, cobrindo mais da metade do conectivo e se estendendo até o opérculo genital; 14, *B. amazonum* Estévez & Polhemus (grupo-externo): pilosidade cobrindo metade do conectivo e não se estendendo até o opérculo genital; 15, *B. plebejum* (Stål) (grupo-interno): pilosidade estreita, cobrindo menos da metade do conectivo e não se estendendo até o opérculo genital. Con, conectivo; Est, esternito abdominal; Ope, opérculo genital; Pil, pilosidade do conectivo. 128

Figs 16-25. *Belostoma* sp.1 e *Belostoma* sp.2 (grupo-interno). 16-20, *Belostoma* sp.1: 16, carena prosternal (holótipo, AMNH), vista lateral; 17, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 18-20, falossoma: 18, vista dorsal; 19, vista ventral; 20, vista lateral. 21-25, *Belostoma* sp.2: 21, carena prosternal (holótipo, INPA), vista lateral; 22 esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 23-25, falossoma: 23, vista dorsal; 24, vista ventral; 25, vista lateral. Dil, dilatação apical; Prt, protuberância ventral; Qui, quilha mediana longitudinal; Suc, sulco mediano dorsal. 129

Figs 26-35. *Belostoma* sp.3 e *Belostoma* sp.4 (grupo-interno). 26-30, *Belostoma* sp.3: 26, carena prosternal (holótipo, AMNH), vista lateral; 27, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 28-30, falossoma: 28, vista dorsal; 29, vista ventral; 30, vista lateral. 31-35, *Belostoma* sp.4: 31, carena prosternal (holótipo, AMNH), vista lateral; 32, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 33-35, falossoma: 33, vista dorsal; 34, vista ventral; 35, vista lateral. Dil, dilatação apical; Prt, protuberância ventral; Qui, quilha mediana longitudinal; Suc, sulco mediano dorsal. Seta destacando a curva muito acentuada da margem do divertículo ventral. 130

Fig. 36. Mapa da América do Sul mostrando a distribuição geográfica conhecida das quatro novas espécies de *Belostoma* Latreille (v. texto). 131

Fig. 37. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de cinco cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa *PAUP* versão 4b10 (aproximadamente 126 passos [2262 passos divididos pelo peso-base 18, v. texto], IC = 0,39; IR = 0,74; RC = 0,29): análise com todos os caracteres multiestado ordenados e com pesos atribuídos aos caracteres de forma escalonada para dar peso igual a todos independentemente do número de estados em cada um (análise 1). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto), enquanto aqueles em negrito, medidas e relações. As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer reescalados, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada, grupos-externos. Linha cheia, grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica. 132

Fig. 38. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 68 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa *PAUP* versão 4b10 (383 passos, IC = 0,33; IR = 0,64; RC = 0,21): análise com todos os caracteres multiestado ordenados e com peso igual a 1 atribuído aos caracteres (análise 2). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto), enquanto aqueles em negrito, medidas e relações. As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos.

Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica. ... 133

Fig. 39. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de cinco cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa PAUP versão 4b10 (aproximadamente 120 passos [2155 passos divididos pelo peso-base 18, v. texto], IC = 0,41; IR = 0,73; RC = 0,30): análise com caracteres multiestado baseados em medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores ordenados e com pesos atribuídos aos caracteres de forma escalonada para dar peso igual a todos independentemente do número de estados em cada um (análise 3, aquela mais conveniente sobre a evolução dos caracteres deste estudo). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto), enquanto aqueles em negrito, medidas e relações. As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres e na lista de apomorfias, nos Apêndices 1 e 2. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores a 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer reescalados, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia, grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica. Os nós formados no grupo-interno são indicados por números dentro de círculos. 134

Fig. 40. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 27 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa PAUP versão 4b10 (394 passos, IC = 0,32; IR = 0,57; RC = 0,18): análise com caracteres multiestado baseados em medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores ordenados e com peso igual a 1 atribuído aos caracteres (análise 4). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto), enquanto aqueles em negrito, medidas e relações. As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie

foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores a 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica. 135

Fig. 41. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 12 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa PAUP versão 4b10 (aproximadamente 111 passos [1991 passos divididos pelo peso-base 18, v. texto], IC = 0,43; IR = 0,73; RC = 0,31): análise com os caracteres multiestado não-ordenados e com pesos atribuídos aos caracteres de forma escalonada para dar peso igual a todos independentemente do número de estados em cada um (análise 5). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto), enquanto aqueles em negrito, medidas e relações. As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer reescalados, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica. 136

Fig. 42. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 1047 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa PAUP versão 4b10 (317 passos, IC = 0,37; IR = 0,51; RC = 0,19): análise com todos os caracteres multiestado não-ordenados e com peso igual a 1 atribuído aos caracteres (análise 6). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto), enquanto aqueles em negrito, medidas e relações. As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na

lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica. ... 137

Fig. 43. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de cinco cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa PAUP versão 4b10 (aproximadamente 102 passos [1843 passos divididos pelo peso-base 18, v. texto], IC = 0,39; IR = 0,76; RC = 0,30): análise com os caracteres baseados em medidas e em relações que podem apresentar sobreposição de valores excluídos, com os caracteres multiestado restantes ordenados e com pesos atribuídos de forma escalonada para dar peso igual a todos independentemente do número de estados em cada um (análise 7). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto). As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer reescalados, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica. 138

Fig. 44. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 325 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa PAUP versão 4b10 (178 passos, IC = 0,35; IR = 0,71; RC = 0,25): análise com caracteres multiestado baseados em medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores excluídos, com os caracteres multiestado restantes ordenados e com peso igual a 1 atribuído aos caracteres (análise 8). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto). As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie

foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica. 139

Fig. 45. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 111 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa PAUP versão 4b10 (aproximadamente 97 passos [1741 passos divididos pelo peso-base 18, v. texto], IC = 0,42; IR = 0,75; RC = 0,32): análise com os caracteres baseados em medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores excluídos, com os caracteres multiestado restantes não-ordenados e com pesos atribuídos aos caracteres de forma escalonada para dar peso igual a todos independentemente do número de estados em cada um (análise 9). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto). As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer reescalados, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica. 140

Fig. 46. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 146 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa PAUP versão 4b10 (170 passos, IC = 0,37; IR = 0,66; RC = 0,25): análise com os caracteres baseados em medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores excluídos, com os caracteres multiestado restantes não-ordenados e com peso igual a 1 atribuído aos caracteres (análise 10). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN*

idênticas (v. texto). As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica. 141

Figs 47-56. *Belostoma candidulum* Montandon (grupo-externo) e *B. horvathi* Montandon (grupo-externo): 47-51, *B. candidulum*: 47, carena prosternal, vista lateral; 48, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 49-51, falossoma: 49, vista dorsal; 50, vista ventral; 51, vista lateral. 52-56, *B. horvathi*: 52, carena prosternal, vista lateral; 53, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 54-56, falossoma: 54, vista dorsal; 55, vista ventral; 56, vista lateral. 142

Figs 57-68. *Belostoma oxyurum* (Dufour) (grupo-externo) e *B. sanctulum* Montandon (grupo-externo): 57-62, *B. oxyurum*: espécimes do Paraná, Brasil: 57, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 58, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 59, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 60-62, falossoma: 60, vista dorsal; 61, vista ventral; 62, vista lateral. 63-68, *B. sanctulum*: espécimes do Espírito Santo, Brasil: 63, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 64, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 65, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 66-68, falossoma: 66, vista dorsal; 67, vista ventral; 68, vista lateral. Sin, sinuosidade na margem do divertículo ventral. 143

Figs 69-80. *Belostoma amazonum* Estévez & Polhemus (grupo-externo) e *B. denticolle* Montandon (grupo-externo): 69-74, *B. amazonum*: espécimes do Pará, Brasil: 69, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 70, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 71, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 72-74, falossoma: 72, vista dorsal; 73, vista ventral; 74, vista lateral. 75-80, *B. denticolle*: espécimes do Amapá e Bahia, Brasil: 75, variações 1 e 2: carena prosternal, vista lateral; espécime do Pará: 76, variação 3: carena prosternal, vista lateral; 77, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 78-80, falossoma: 78, vista dorsal; 79, vista ventral; 80, vista lateral. 144

Figs 81-92. *Belostoma minor* (Pasilot de Beauvois) (grupo-externo) e *B. lariversi* De Carlo

(grupo-interno): 81-86, *B. minor*: espécimes de Cabanas, Cuba: 81, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 82, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 83, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 84-86, falossoma: 84, vista dorsal; 85, vista ventral; 86, vista lateral. 87-92, *B. lariversi*: espécimes do Amazonas, Brasil: 87, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 88, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 89, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 90-92, falossoma: 90, vista dorsal; 91, vista ventral; 92, vista lateral. Mdo, margem látero-dorsal espessada; Prt, protuberância ventral; Tub, tubérculo. 145

Figs 93-101. *Belostoma micantulum* (Stål) (grupo-interno): 93, espécimes do Espírito Santo e de Mato Grosso, Brasil (variações 1 e 2): carena prosternal, vista lateral; 94, espécime do Espírito Santo (variação 3): carena prosternal, vista lateral; 95, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; espécime do Mato Grosso (variação 1): 96-98, falossoma: 96, vista dorsal; 97, vista ventral; 98, vista lateral; espécime do Amazonas, Brasil (variação 2): 99-101, falossoma: 99, vista dorsal; 100, vista ventral; 101, vista lateral. Prt, protuberância ventral; Suc, sulco mediano dorsal. 146

Figs 102-110. *Belostoma minusculum* (Uhler) (grupo-interno): 102, espécime do Mato Grosso, Brasil (variação 1): carena prosternal, vista lateral; 103, espécime de Minas Gerais (variação 2): carena prosternal, vista lateral; 104, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; espécime do Amazonas, Brasil (variação 1): 105-107, falossoma: 105, vista dorsal; 106, vista ventral; 107, vista lateral; espécime de Minas Gerais (variação 2): 108-110, falossoma: 108, vista dorsal; 109, vista ventral; 110, vista lateral. Prt, protuberância ventral. 147

Figs 111-121. *Belostoma nicaeum* Estévez e *B. parvum* Estévez (grupo-interno): 111-116, *B. nicaeum*: espécimes do Amazonas, Brasil: 111, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 112, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 113, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 114-116, falossoma: 114, vista dorsal; 115, vista ventral; 116, vista lateral. 117-121, *B. parvum*: 117, carena prosternal, vista lateral; 118, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 119-121, falossoma: 119, vista dorsal; 120, vista ventral; 121, vista lateral. Mdo, margem látero-dorsal; Prt, protuberância ventral; Suc, sulco mediano dorsal. 148

Figs 122-132. *Belostoma plebejum* (Stål) e *B. pygmeum* (Dufour) (grupo-interno): 122-126, *B. plebejum*: 122, carena prosternal, vista lateral; 123, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 124-126, falossoma: 124, vista dorsal; 125, vista ventral; 126, vista lateral. 127-132, *B. pygmeum*: espécimes do Pará, Brasil: 127, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 128, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 129, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 130-132, falossoma: 130, vista dorsal; 131, vista ventral; 132, vista lateral. Dil, dilatação apical; Mdo, margem látero-dorsal; Prt, protuberância ventral; Qui, quilha mediana longitudinal; Suc, sulco mediano dorsal. 149

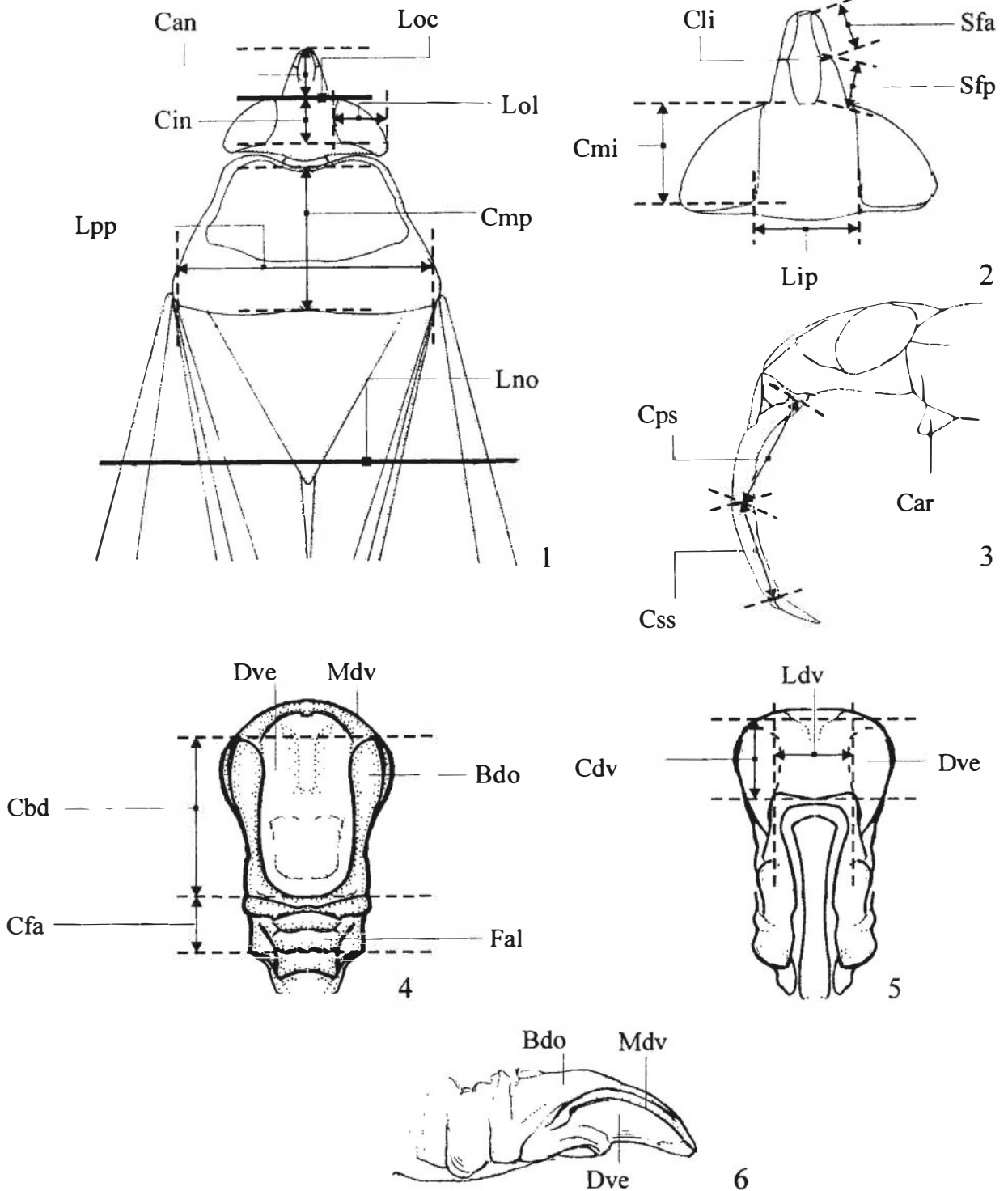
Tabela I. Resumo das análises de parcimônia efetuadas, com diferentes combinações de pesagem, ordenação e inclusão ou exclusão de caracteres. 150

Tabela II. Resumo dos resultados das 10 análises de parcimônia efetuadas (v. Tabela I e texto), apresentando os índices de consistência (IC), de retenção (IR) e o rescalonado de consistência (RC) para os cladogramas de consenso estrito obtidos em cada uma das análises. 150

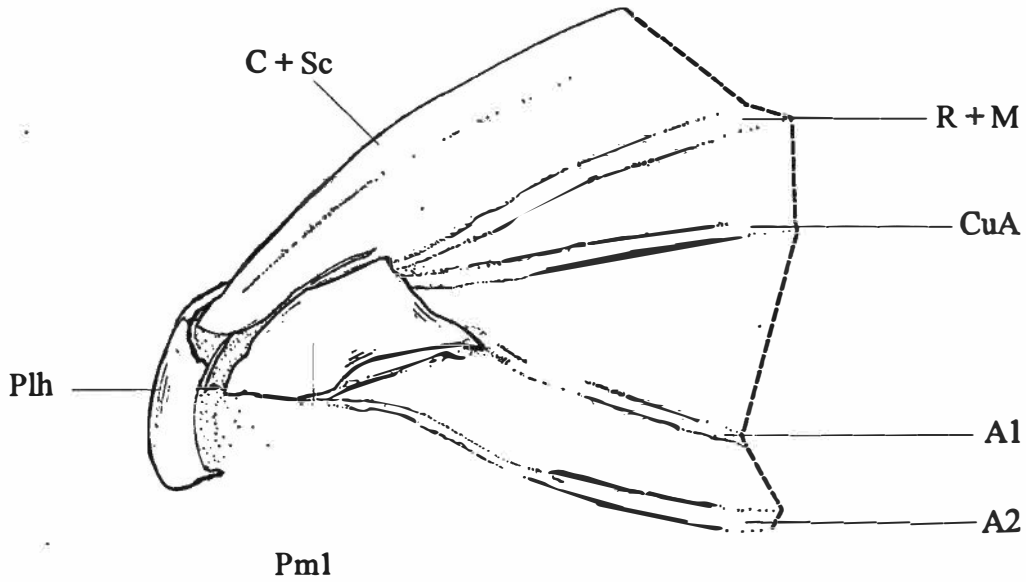
Tabela III. Valores médios para os caracteres com sobreposição de medidas usados na análise filogenética. Estes caracteres representam: (1) comprimento total do corpo (do ápice da cabeça ao final do abdome) [em mm]; (2) razão entre o comprimento total e a largura máxima do corpo; (3) razão entre os comprimentos do primeiro e do segundo segmentos do rostro; (4) razão entre os comprimentos do anteóculo e do interóculo; (6) razão entre a largura interocular posterior e o comprimento do anteóculo; (7) razão entre a largura interocular posterior e a largura de um olho; (30) razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do falossoma. GE – grupo externo; GI – grupo interno; [1], [2] e [3] – táxons com variação intra-específica; “?” – informação não disponível. Os fios horizontais entre os táxons terminais separam grupos de espécies (na ordem, de cima para baixo, grupo *Belostoma oxyurum*, grupo *B. denticolle*, grupo *B. minor*, grupo *B. plebejum*). 151

Tabela IV. Distribuição dos estados de caracteres entre os táxons terminais. “?” - informação não disponível; “-” dado não comparável; [1], [2] e [3] – táxons com variação intra-específica; GE - grupo externo; GI - grupo interno. Os fios horizontais entre os táxons

terminais separam grupos de espécies (na ordem, de cima para baixo, grupo <i>Belostoma oxyurum</i> , grupo <i>B. denticolle</i> , grupo <i>B. minor</i> , grupo <i>B. plebejum</i>).	152
---	-----

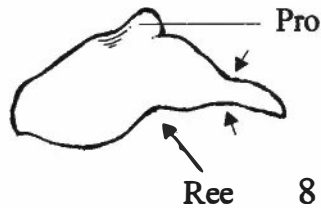


Figs 1-6. Estruturas morfológicas usadas na obtenção de caracteres para a análise cladística das espécies de *Belostoma* Latreille do grupo *B. plebejum sensu* Nieser: 1, cabeça, pronoto, mesonoto, asas e parte do abdome, vista dorsal; 2, cabeça, vista dorsal; 3, cabeça e parte do protórax, vista lateral; 4-6, falossoma (v. texto): 4, vista dorsal; 5, vista ventral; 6, vista lateral. Bdo - braços dorsais; Can - comprimento do anteóculo; Car - carena prosternal; Cbd - comprimento dos braços dorsais; Cdv - comprimento do divertículo ventral; Cfa - comprimento do falossoma; Cin - comprimento do interóculo; Cli - clipeo; Cmi - comprimento da margem interna do olho; Cmp - comprimento do pronoto em sua linha mediana; Cps - comprimento do primeiro segmento do rostro; Css - comprimento do segundo segmento do rostro; Dve - divertículo ventral; Fal - falossoma; Ldv - largura do divertículo ventral; Lip - largura interocular posterior; Lno - linha nodal; Loc - linha ocular; Lol - largura do olho; Lpp - largura posterior do pronoto; Mdv - margem do divertículo ventral; Sfa - porção anterior da sutura frontogenal; Sfp - porção posterior da sutura frontogenal.

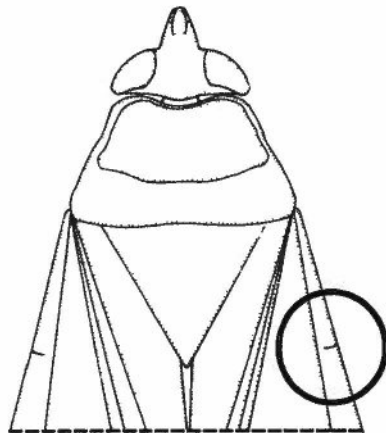


1,00 mm

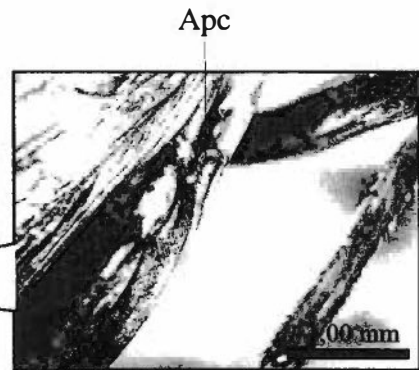
7



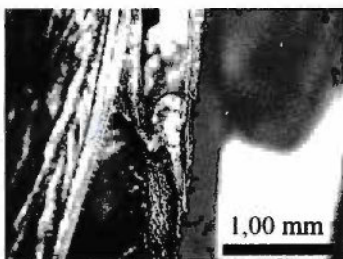
8



9



10

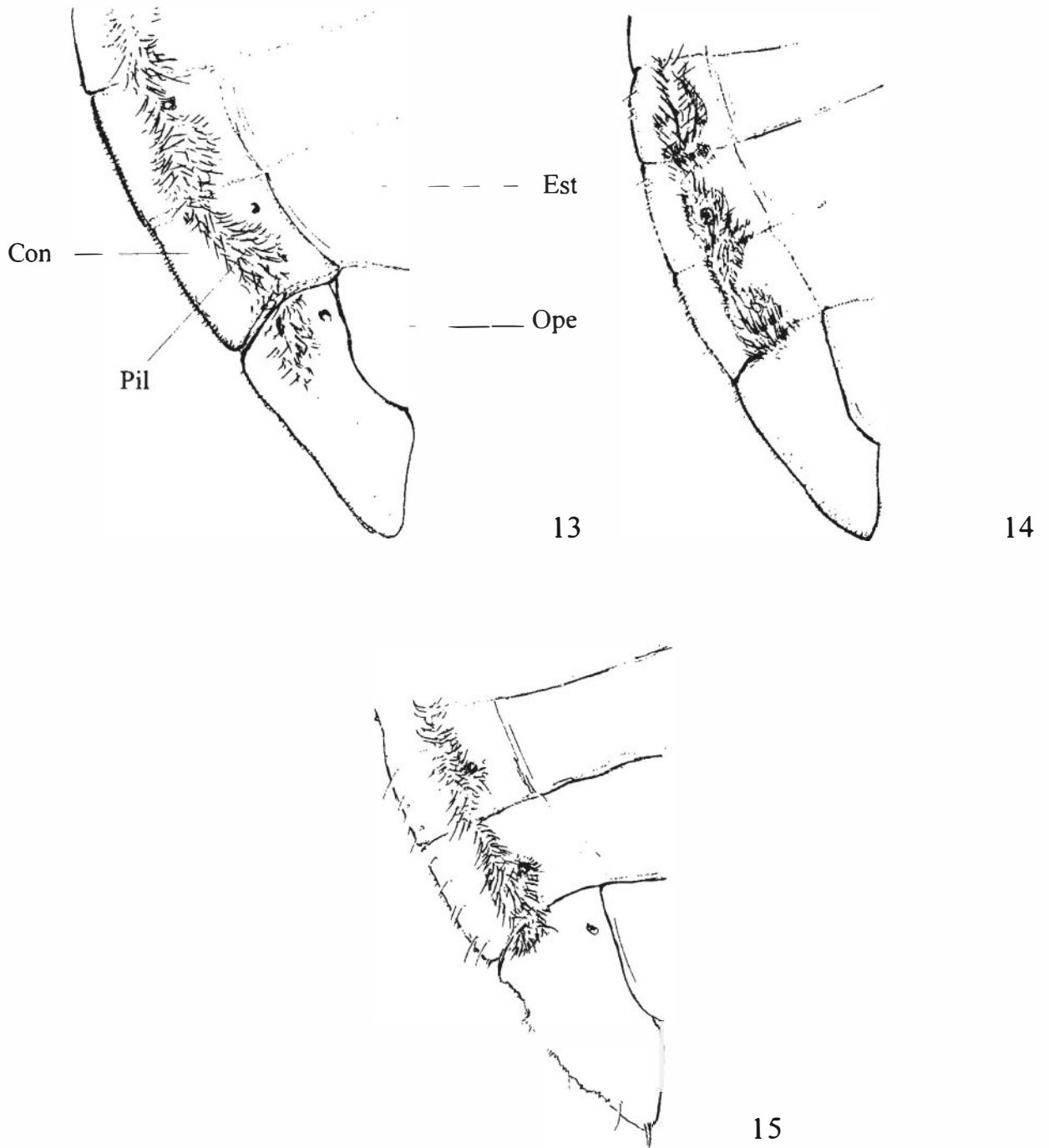


11

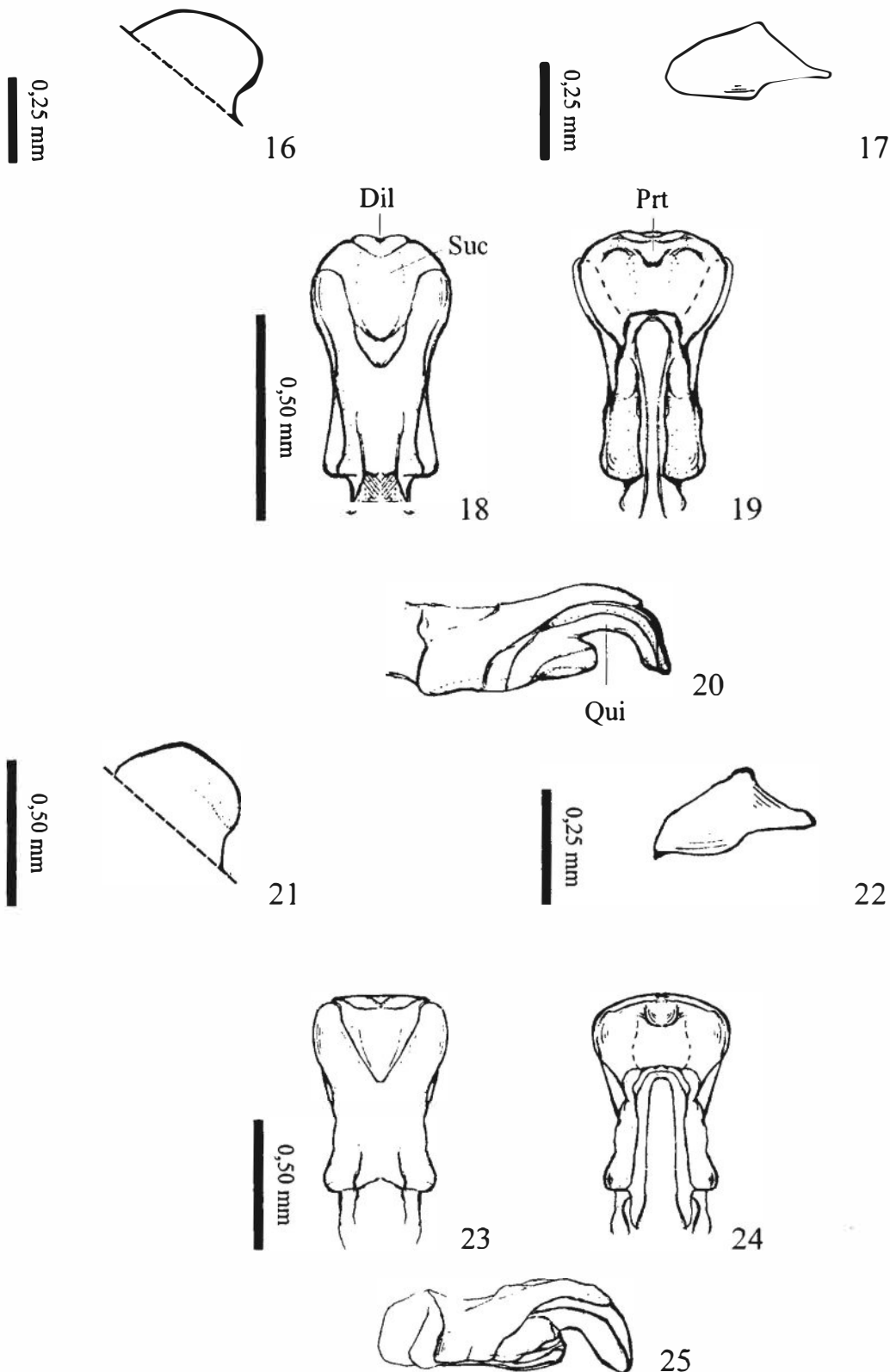


12

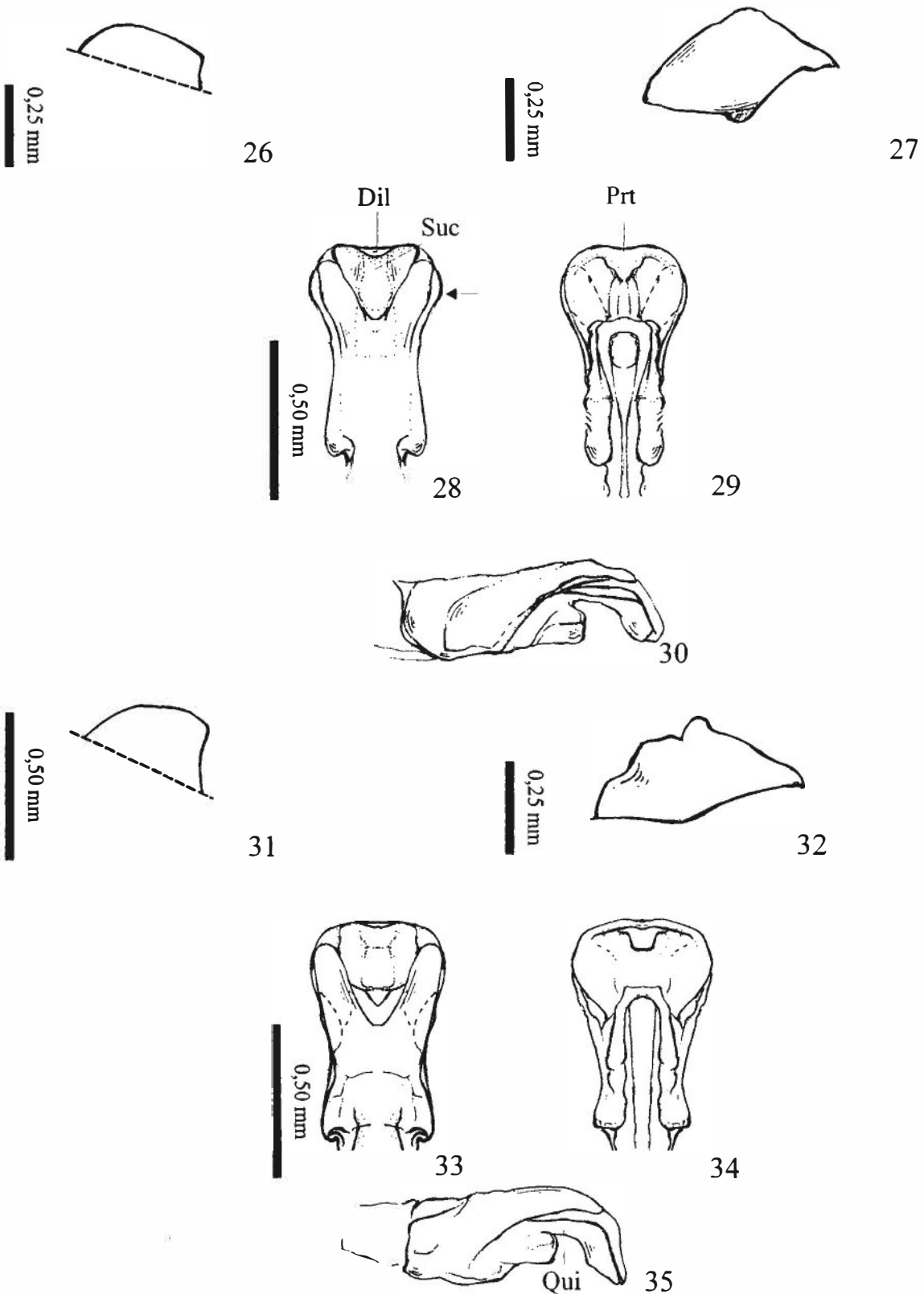
Figs 7-12. 7-8, Parte da asa posterior membranosa direita em *Belostoma* Latreille: 7, principais escleritos axilares e venação, vista dorsal; 8, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal. 9-12, Sistema de acoplamento anterior do primeiro par de asas ao corpo. Detalhamento da estrutura complementar do aparato casa-botão, situada no tórax: 9, esquema mostrando a localização do aparato complementar no tórax, vista dorsal; 10, tórax sem o hemiélitro direito: protuberância (*wing knob*, v. texto) localizada na porção distal do lobo do mesepímero, em uma depressão entre as veias C e Sc do hemiélitro, vista dorsal; 11, protuberância piriforme, mais estreita do que comprida; 12, protuberância arredondada, quase tão larga quanto comprida. A1, veia anal 1; A2, veia anal 2; Apc, aparato complementar do sistema casa-botão; C, veia costa; CuA, veia cúbito anterior; M, veia média; Plh, placa humeral; Pm1, esclerito 1 da placa mediana distal; Pro, protuberância; R, veia rádio; Ree, reentrância; Sc, veia subcosta. Setas destacando o estreitamento na base da projeção lateral do esclerito 1 da placa mediana distal.



Figs 13-15. Parte do abdome nas espécies de *Belostoma* Latreille, vista ventral, indicando os diferentes modos de desenvolvimento da pilosidade do conectivo: 13, *Belostoma oxyurum* (Dufour) (grupo-externo): pilosidade muito larga, cobrindo mais da metade do conectivo e se estendendo até o opérculo genital; 14, *B. amazonum* Estévez & Polhemus (grupo-externo): pilosidade cobrindo metade do conectivo e não se estendendo até o opérculo genital; 15, *B. plebejum* (Stål) (grupo-interno): pilosidade estreita, cobrindo menos da metade do conectivo e não se estendendo até o opérculo genital. Con, conectivo; Est, esternito abdominal; Ope, opérculo genital; Pil, pilosidade do conectivo.



Figs 16-25. *Belostoma* sp.1 e *Belostoma* sp.2 (grupo-interno). 16-20, *Belostoma* sp.1: 16, carena prosternal (holótipo, AMNH), vista lateral; 17, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 18-20, falossoma: 18, vista dorsal; 19, vista ventral; 20, vista lateral. 21-25, *Belostoma* sp.2: 21, carena prosternal (holótipo, INPA), vista lateral; 22 esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 23-25, falossoma: 23, vista dorsal; 24, vista ventral; 25, vista lateral. Dil, dilatação apical; Prt, protuberância ventral; Qui, quilha mediana longitudinal; Suc, sulco mediano dorsal.



Figs 26-35. *Belostoma* sp.3 e *Belostoma* sp.4 (grupo-interno). 26-30. *Belostoma* sp.3: 26, carena prosternal (holótipo, AMNH), vista lateral; 27, esclerito I da placa mediana distal, vista dorsal; 28-30, falossoma: 28, vista dorsal; 29, vista ventral; 30, vista lateral. 31-35. *Belostoma* sp.4: 31, carena prosternal (holótipo, AMNH), vista lateral; 32, esclerito I da placa mediana distal, vista dorsal; 33-35, falossoma: 33, vista dorsal; 34, vista ventral; 35, vista lateral. Dil, dilatação apical; Prt, protuberância ventral; Qui, quilha mediana longitudinal; Suc, sulco mediano dorsal. Seta destacando a curva muito acentuada da margem do divertículo ventral.

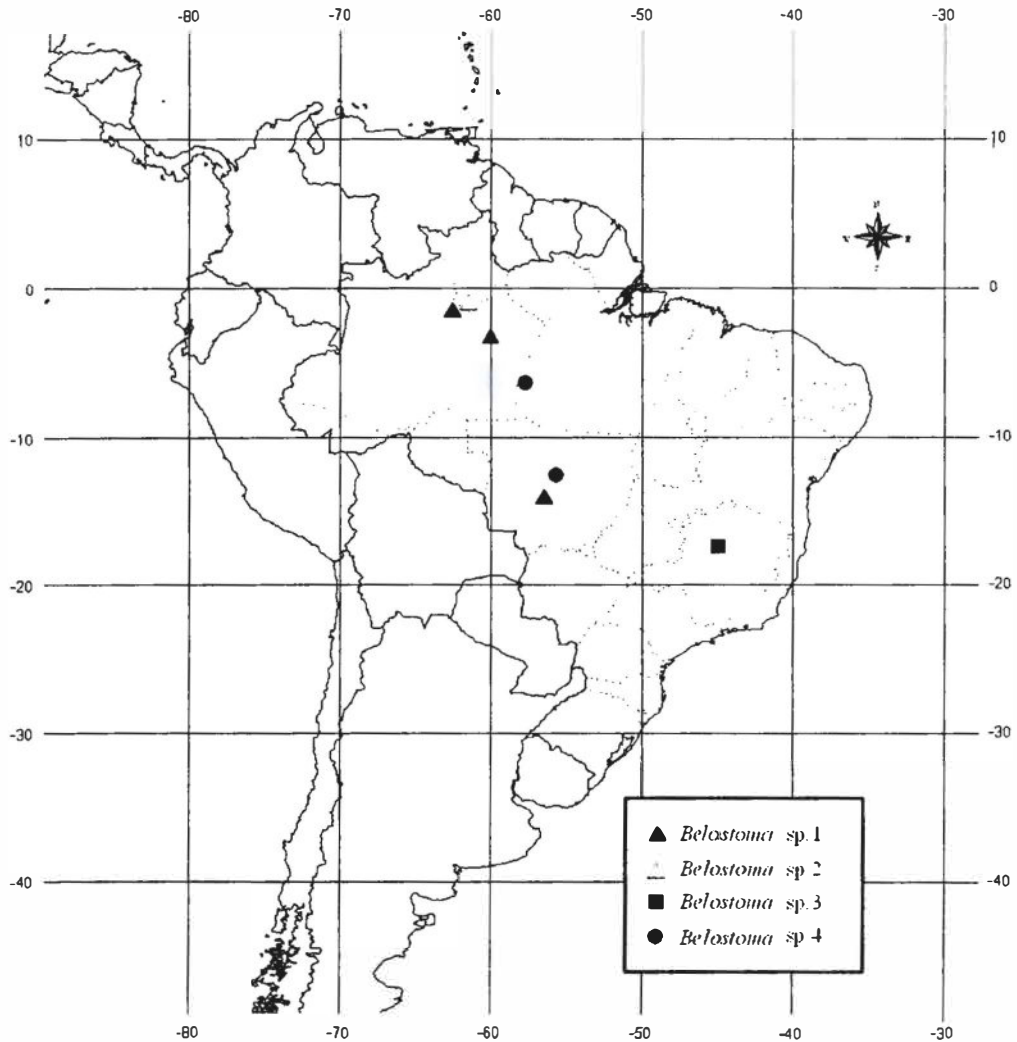


Fig. 36. Mapa da América do Sul mostrando a distribuição geográfica conhecida das quatro novas espécies de *Belostoma* Latreille (v. texto).

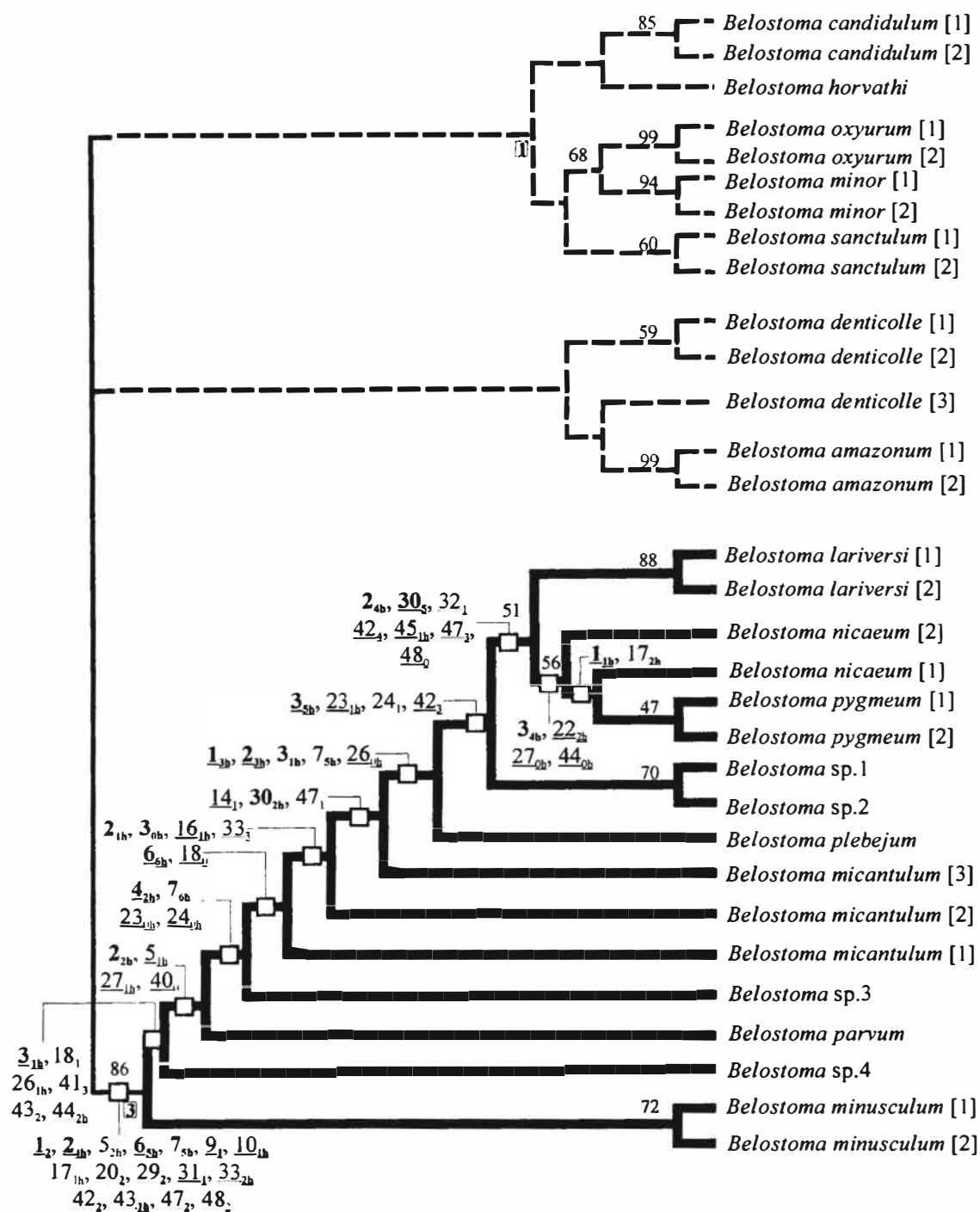


Fig. 37. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de cinco cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa *PAUP* versão 4b10 (aproximadamente 126 passos [2262 passos divididos pelo peso-base 18, v. texto], IC = 0,39; IR = 0,74; RC = 0,29): análise com todos os caracteres multiestado ordenados e com pesos atribuídos aos caracteres de forma escalonada para dar peso igual a todos independentemente do número de estados em cada um (análise 1). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra "h" subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto), enquanto aqueles em negrito, medidas e relações. As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer reescalados, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada, grupos-externos. Linha cheia, grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica.

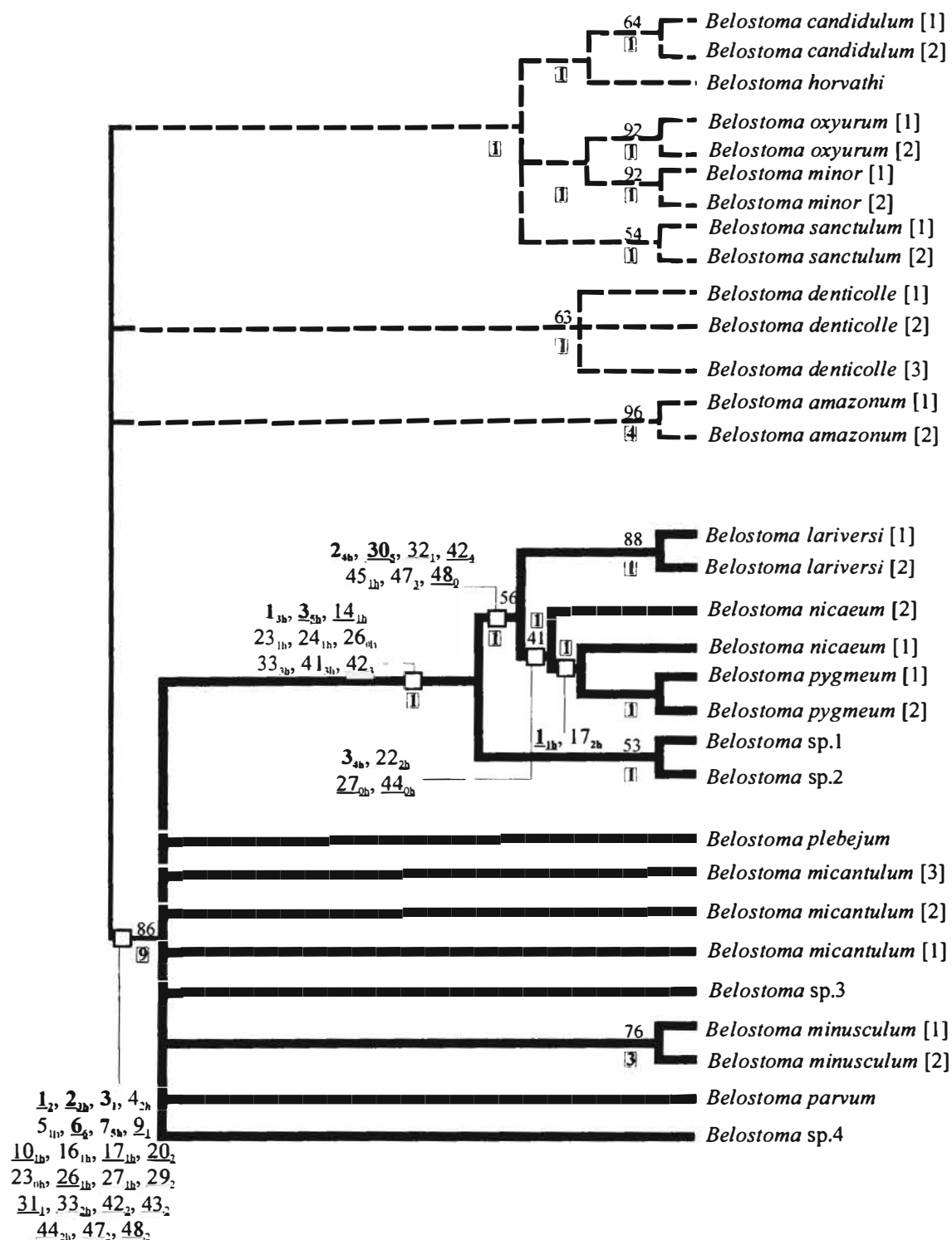


Fig. 38. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum* sensu Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 68 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa *PAUP* versão 4b10 (383 passos, IC = 0,33; IR = 0,64; RC = 0,21); análise com todos os caracteres multiestado ordenados e com peso igual a 1 atribuído aos caracteres (análise 2). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra "h" subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto), enquanto aqueles em negrito, medidas e relações. As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de índice de Bremer, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica.

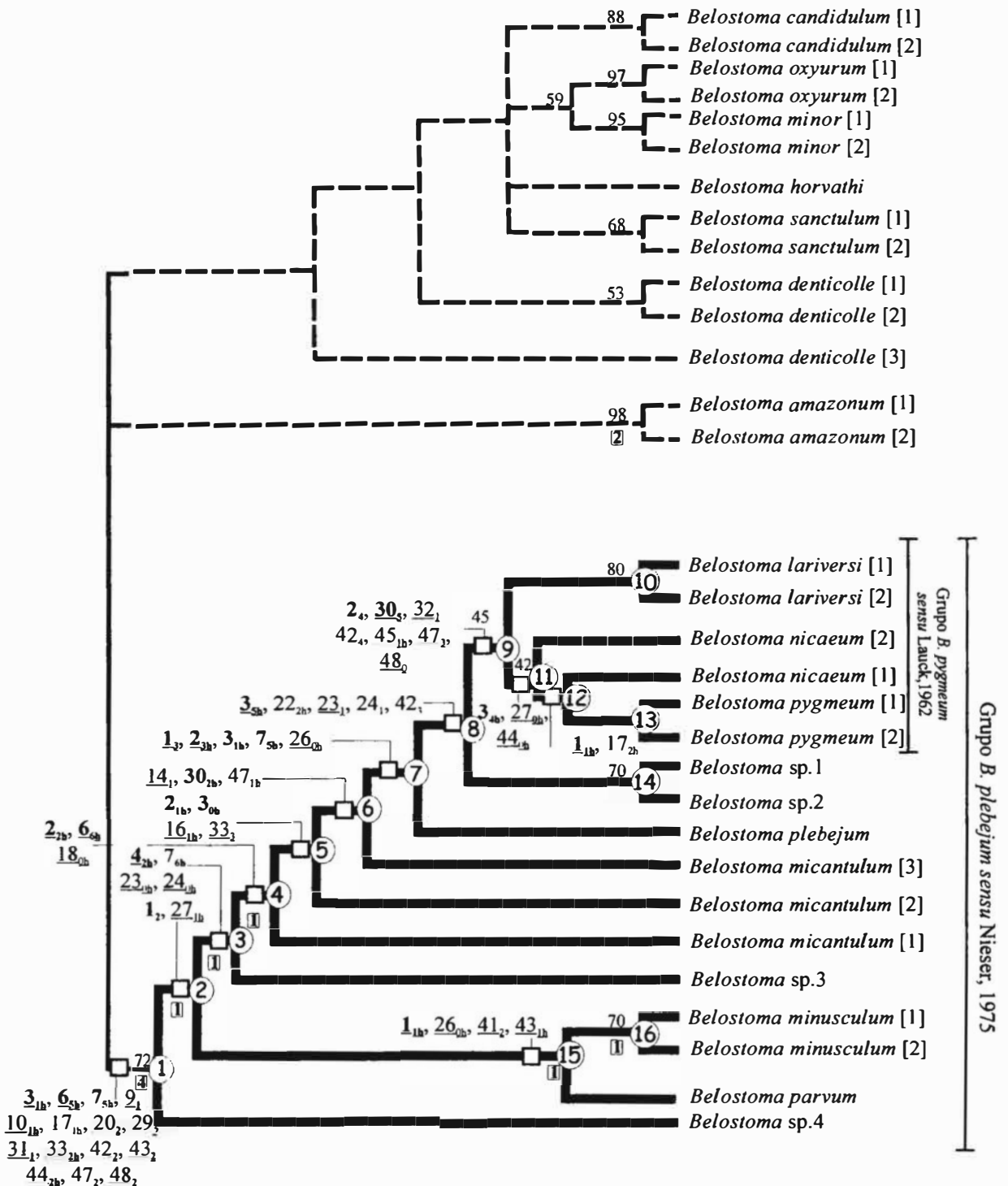


Fig. 39. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum* sensu Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de cinco cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa *PAUP* versão 4b10 (aproximadamente 120 passos [2155 passos divididos pelo peso-base 18, v. texto], IC = 0,41; IR = 0,73; RC = 0,30): análise com caracteres multiestado baseados em medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores ordenados e com pesos atribuídos aos caracteres de forma escalonada para dar peso igual a todos independentemente do número de estados em cada um (análise 3, aquela mais conveniente sobre a evolução dos caracteres deste estudo). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra "h" subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto), enquanto aqueles em negrito, medidas e relações. As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres e na lista de apomorfias, nos Apêndices 1 e 2. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores a 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer reescalados, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia, grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica. Os nós fornados no grupo-interno são indicados por números dentro de círculos.

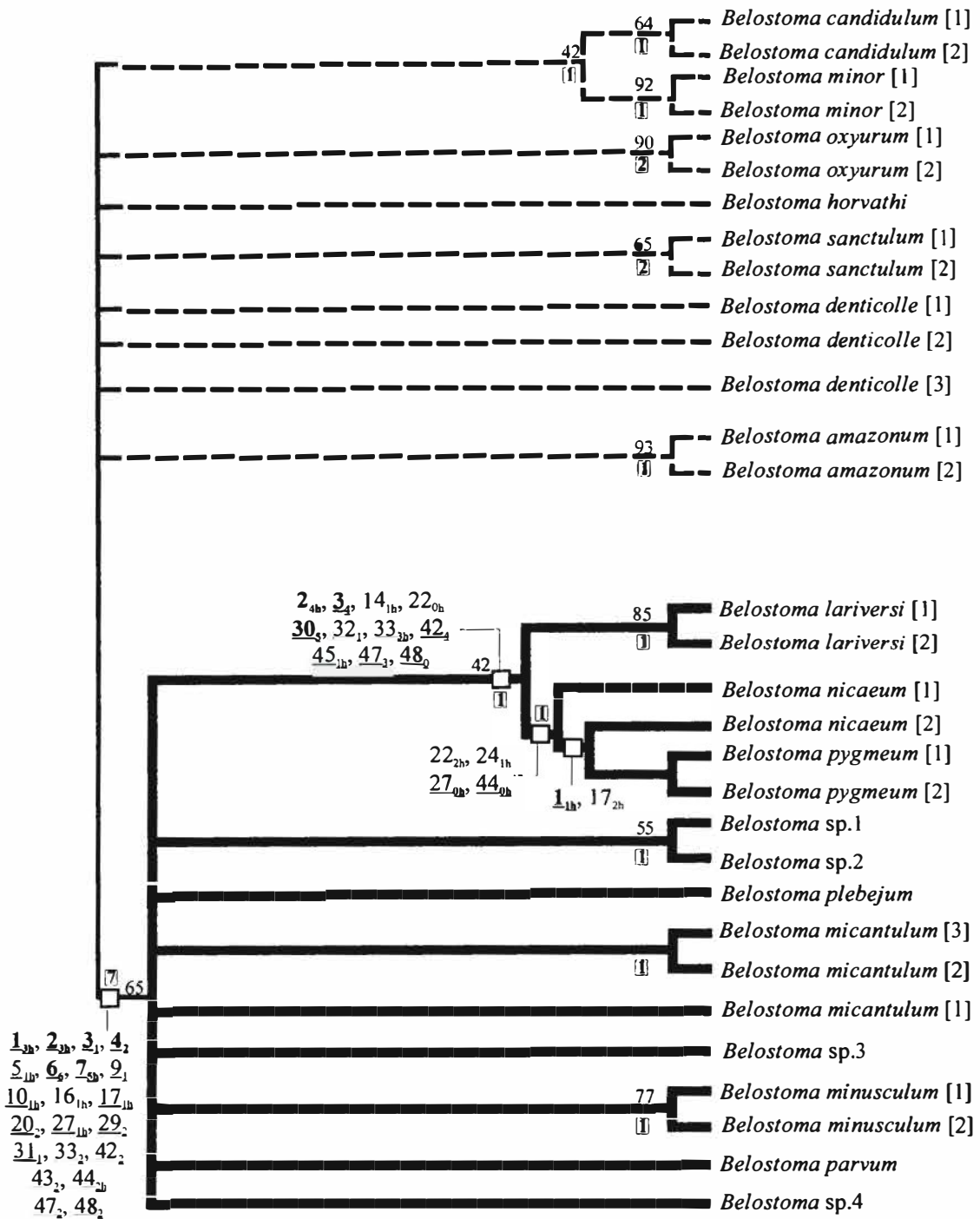


Fig. 40. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum* sensu Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 27 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa *PAUP* versão 4b10 (394 passos, IC = 0,32; IR = 0,57; RC = 0,18): análise com caracteres multiestado baseados em medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores ordenados e com peso igual a 1 atribuído aos caracteres (análise 4). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto), enquanto aqueles em negrito, medidas e relações. As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores a 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica.

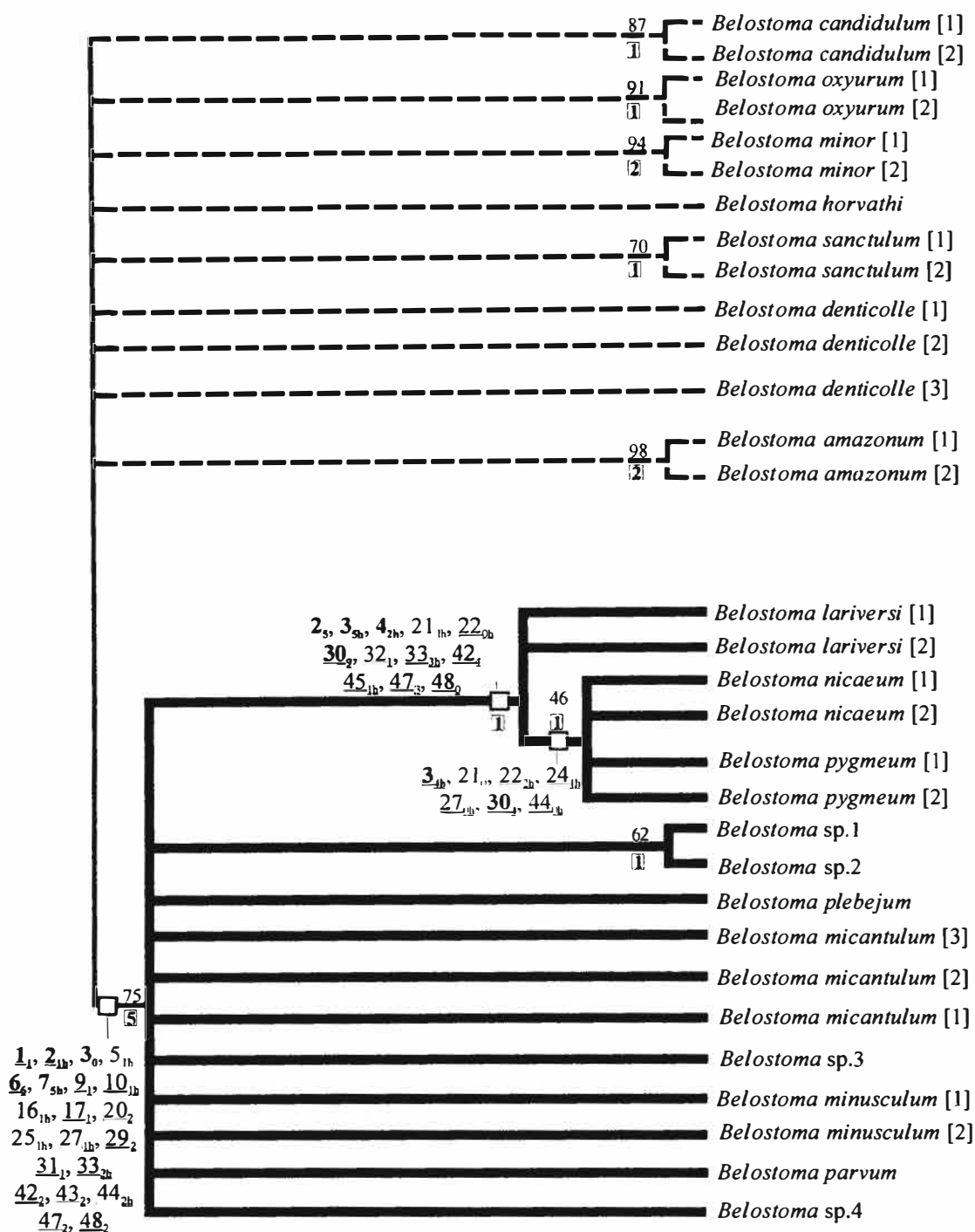


Fig. 42. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum* sensu Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 1047 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa *PAUP* versão 4b10 (317 passos, IC = 0,37; IR = 0,51; RC = 0,19): análise com todos os caracteres multiestado não-ordenados e com peso igual a 1 atribuído aos caracteres (análise 6). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto), enquanto aqueles em negrito, medidas e relações. As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica.

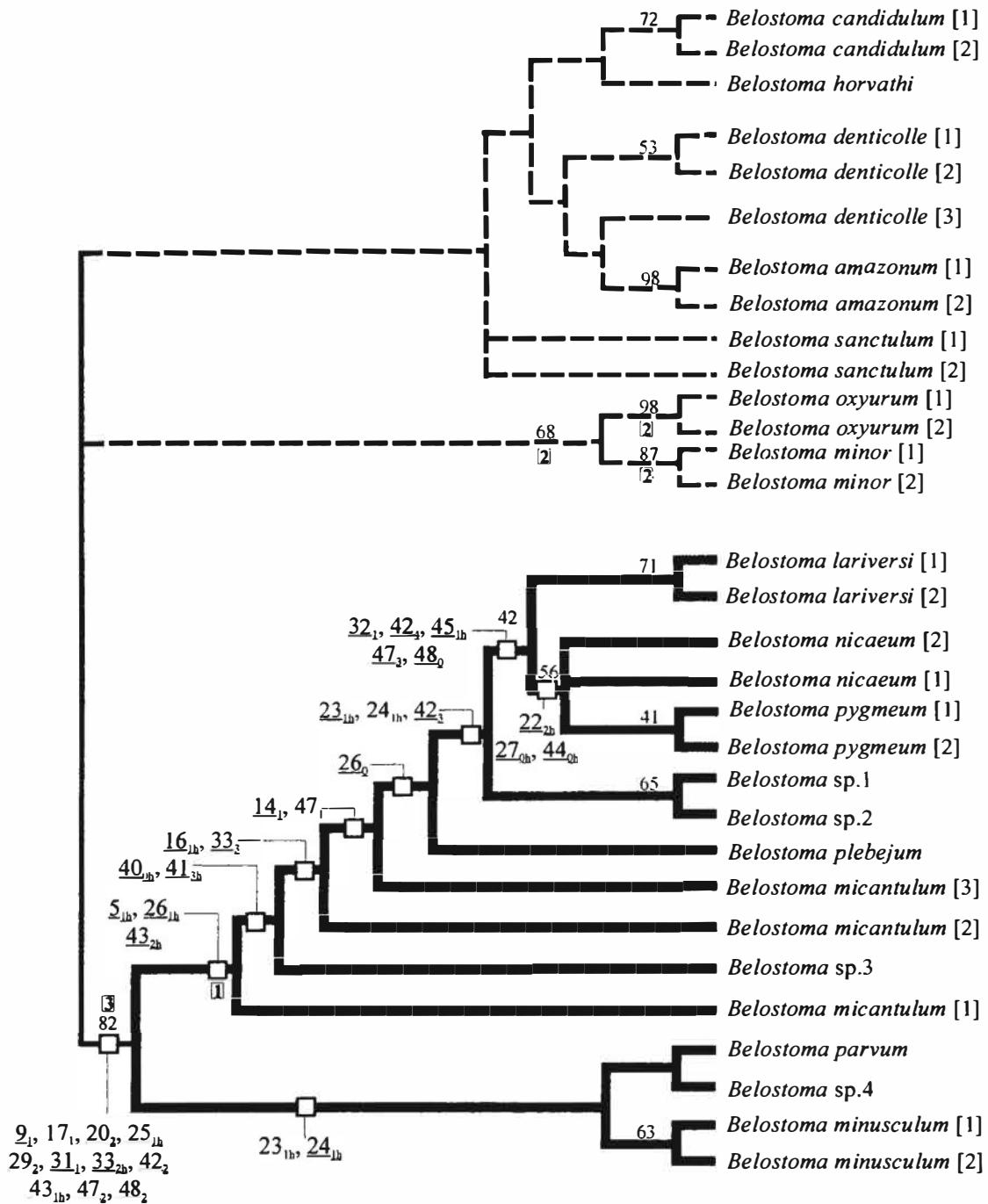


Fig. 43. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de cinco cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa *PAUP* versão 4b10 (aproximadamente 102 passos [1843 passos divididos pelo peso-base 18, v. texto], IC = 0,39; IR = 0,76; RC = 0,30): análise com os caracteres baseados em medidas e em relações que podem apresentar sobreposição de valores excluídos, com os caracteres multiestado restantes ordenados e com pesos atribuídos de forma escalonada para dar peso igual a todos independentemente do número de estados em cada um (análise 7). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto). As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer reescalados, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica.

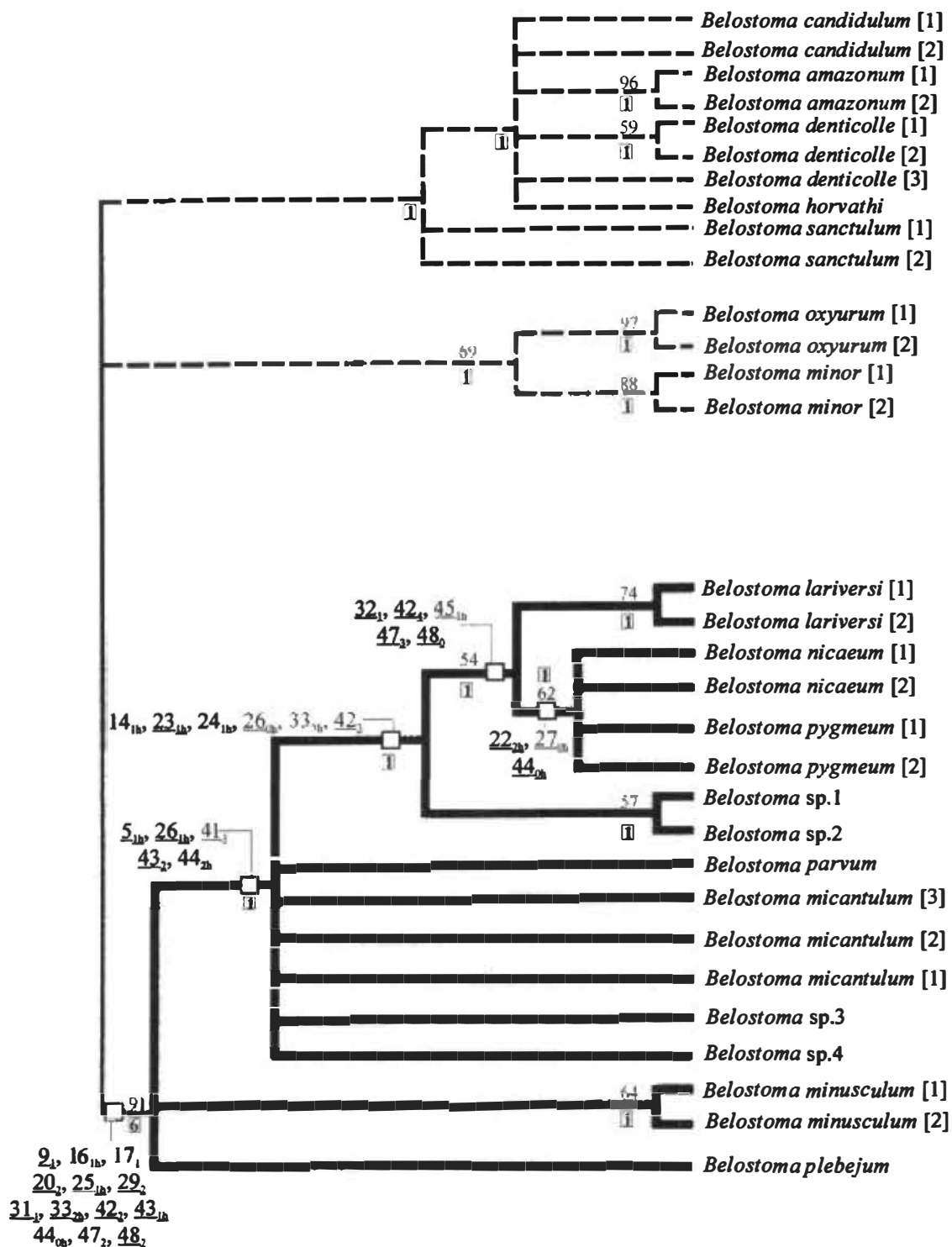


Fig. 44. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 325 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa *PAUP* versão 4b10 (178 passos, IC = 0,35; IR = 0,71; RC = 0,25): análise com caracteres multiestado baseados em medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores excluídos, com os caracteres multiestado restantes ordenados e com peso igual a 1 atribuído aos caracteres (análise 8). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra “h” subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto). As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica.

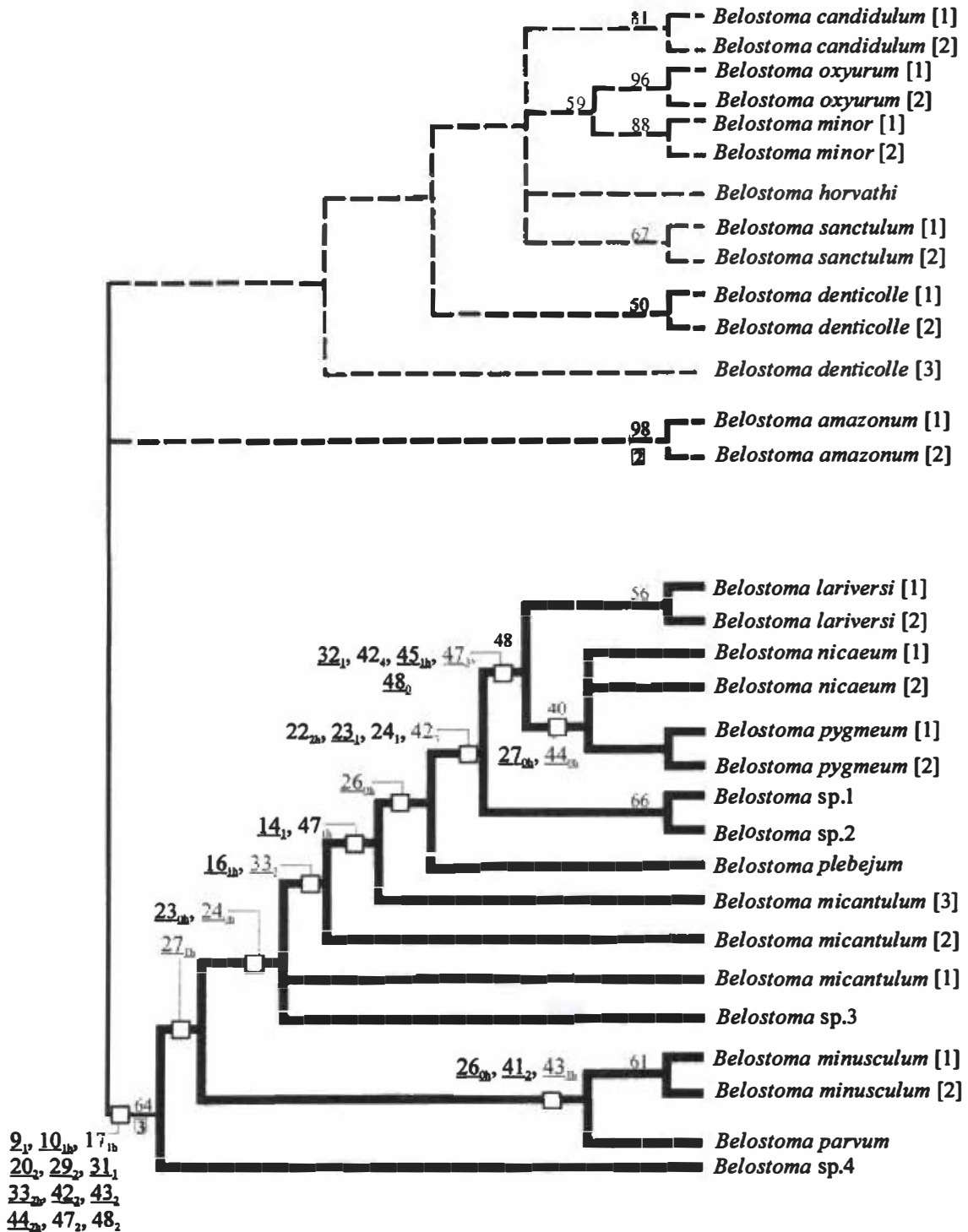
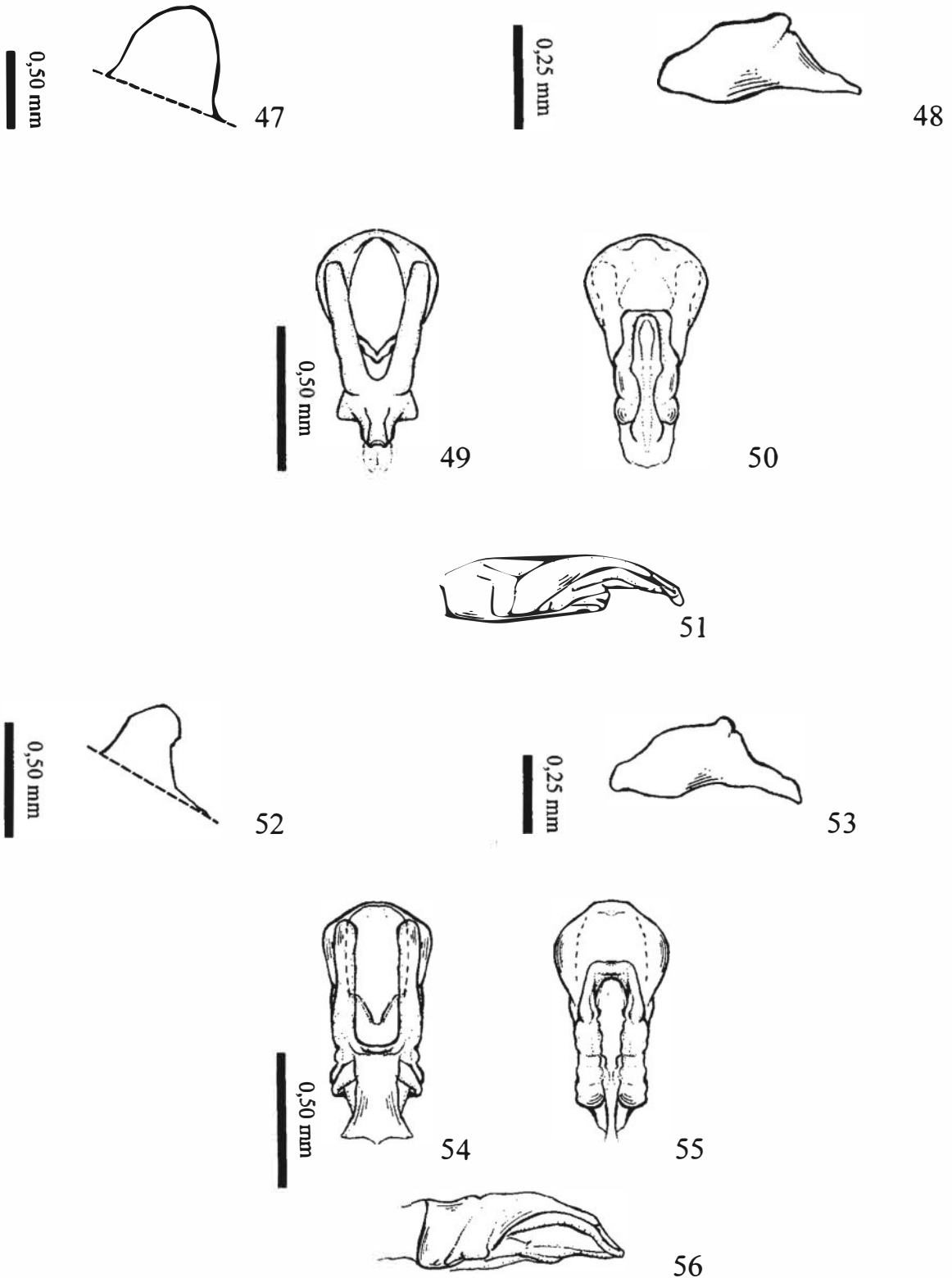
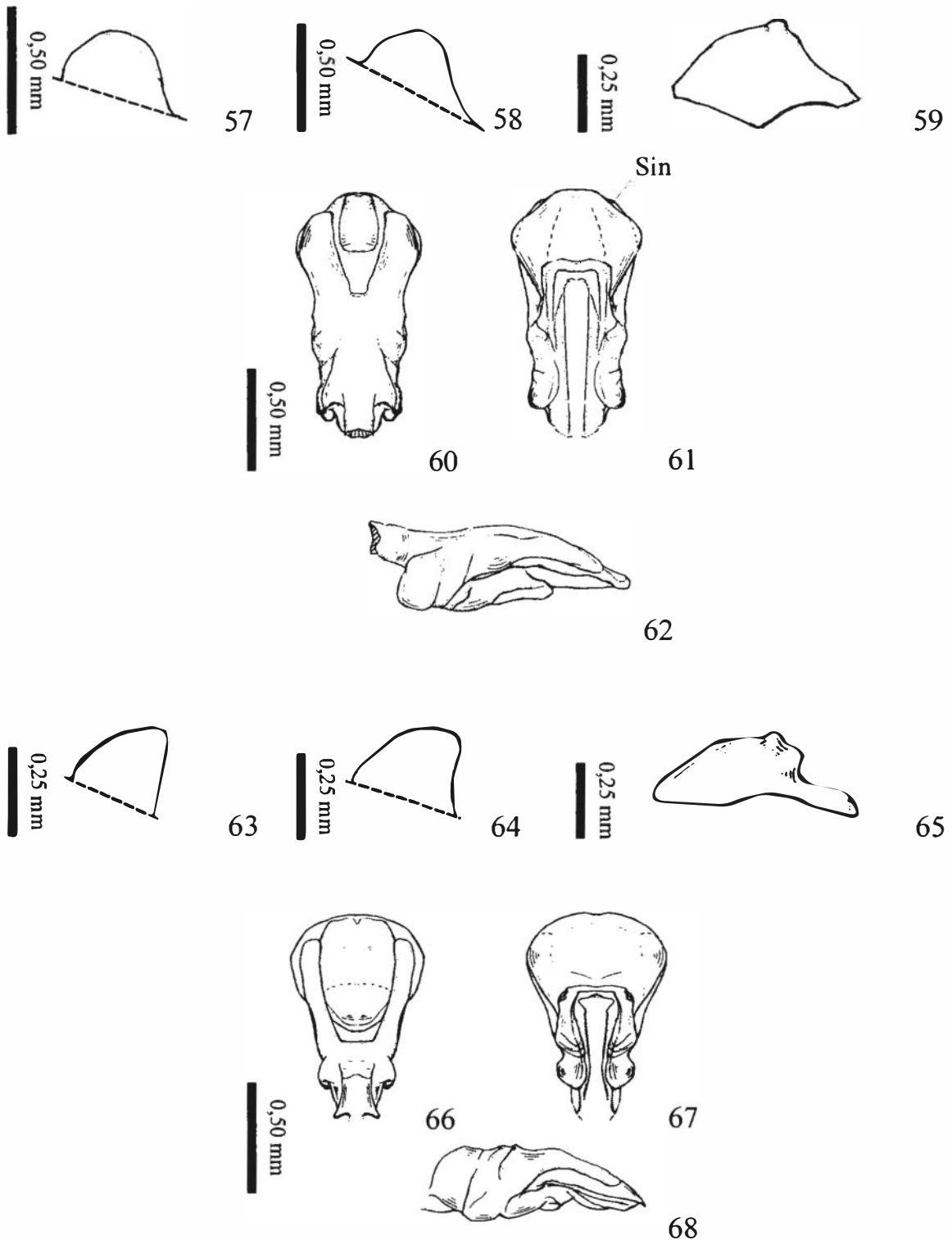


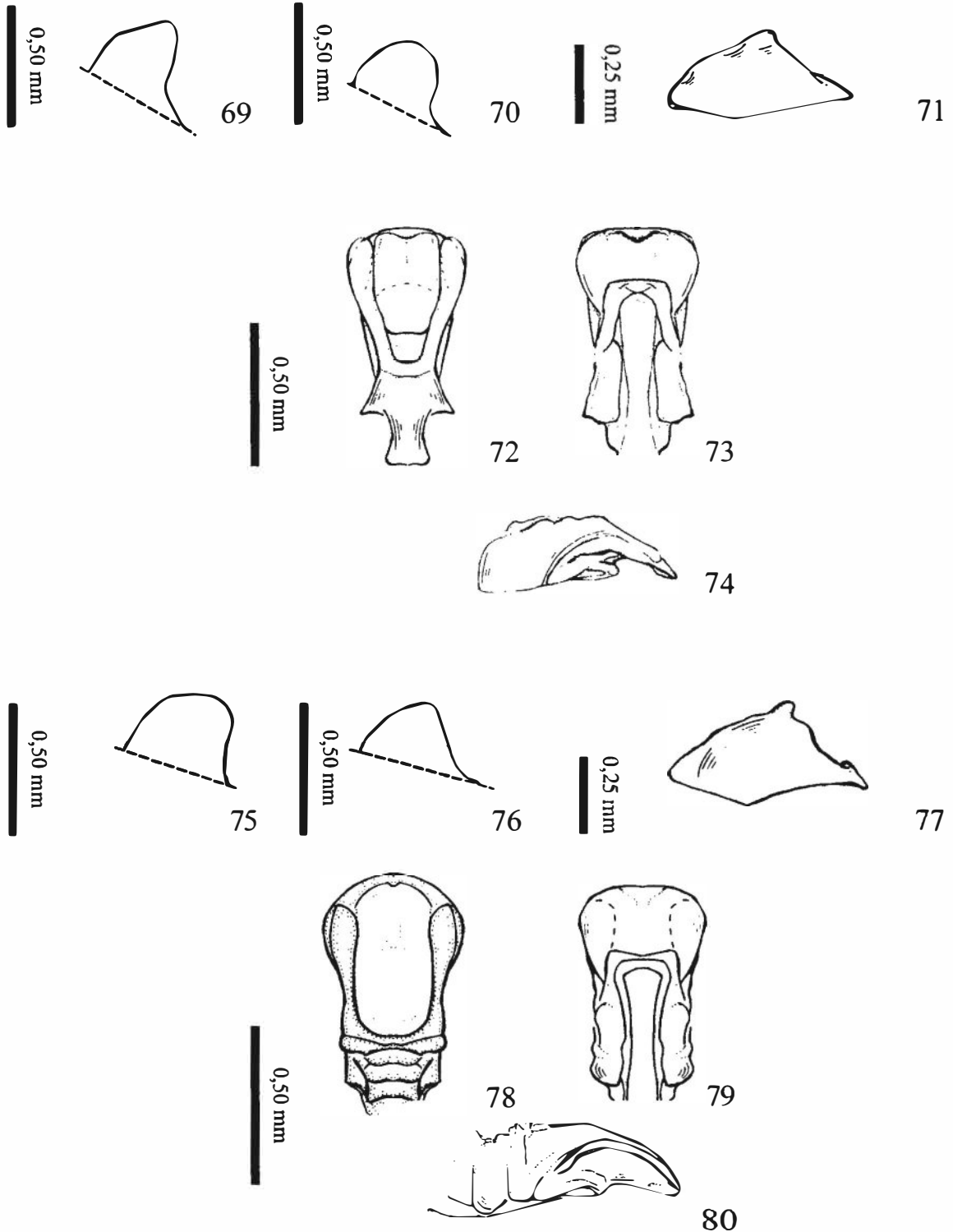
Fig. 45. Análise cladística das espécies do grupo *Belostoma plebejum* sensu Nieser, 1975. Cladograma de consenso estrito de 111 cladogramas mais parcimoniosos obtidos a partir do algoritmo *tree-bisection-reconnection*, da opção *branch-swapping*, através do programa *PAUP* versão 4b10 (aproximadamente 97 passos [1741 passos divididos pelo peso-base 18, v. texto], IC = 0,42; IR = 0,75; RC = 0,32): análise com os caracteres baseados em medidas e relações que podem apresentar sobreposição de valores excluídos, com os caracteres multiestado restantes não-ordenados e com pesos atribuídos aos caracteres de forma escalonada para dar peso igual a todos independentemente do número de estados em cada um (análise 9). Caracteres homoplásticos são indicados pela letra "h" subscrita. Os diferentes estados dos caracteres também são indicados em subscrito. Caracteres sublinhados indicam transformações pelos critérios *ACCTRAN* ou *DELTRAN* idênticas (v. texto). As apomorfias das espécies e do grupo de variações de uma espécie foram omitidas por causa da falta de espaço, sendo abordadas na lista comentada de caracteres. Os valores de suporte calculados pelo *bootstrap* iguais ou maiores que 40% são indicados acima do nó e os de Índice de Bremer reescalados, dentro de quadrados e em negrito (só indicados aqueles diferentes de zero). Linha tracejada: grupos-externos. Linha cheia: grupo-interno. [1], [2] e [3], táxons com variação intra-específica.



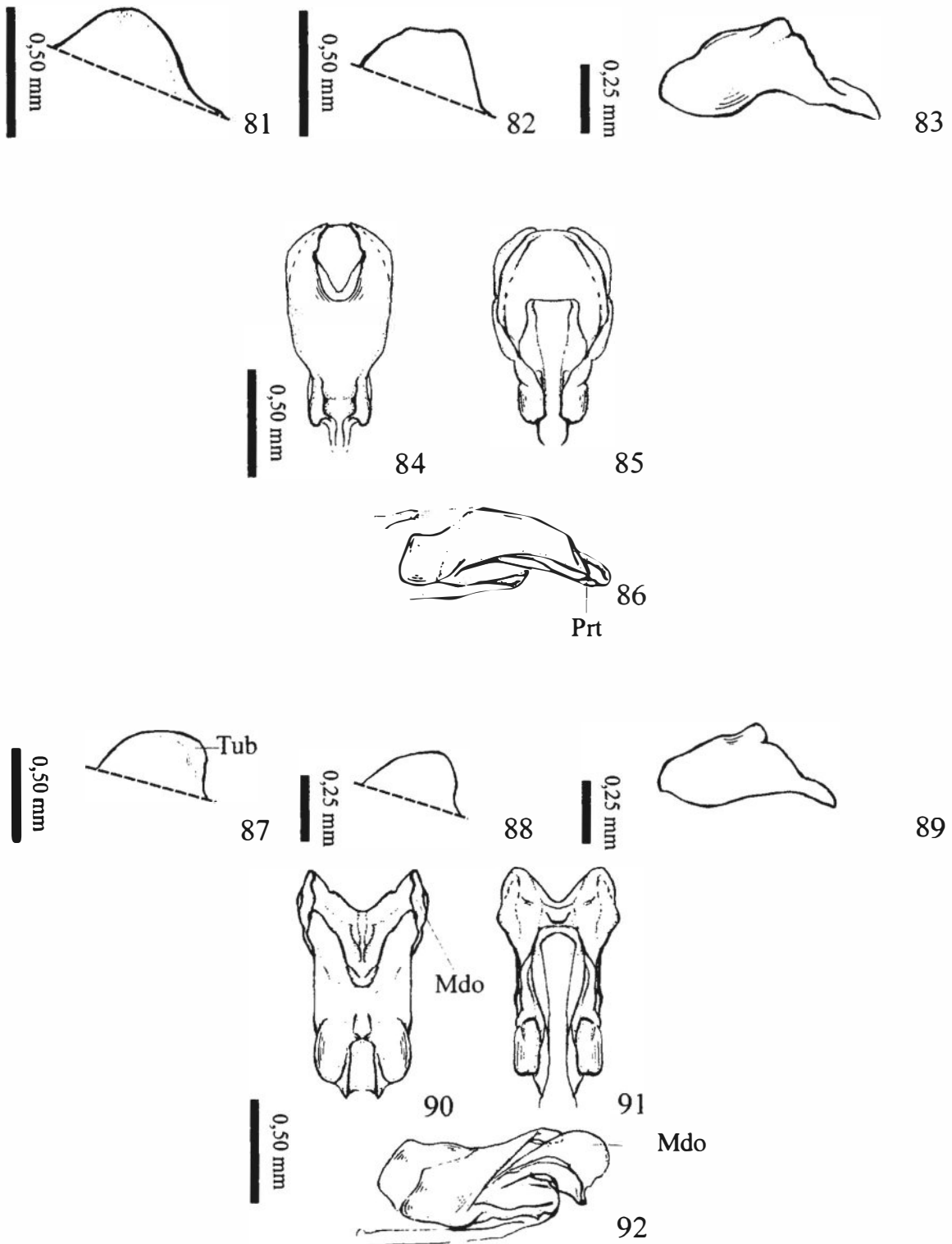
Figs 47-56. *Belostoma candidulum* Montandon (grupo-externo) e *B. horvathi* Montandon (grupo-externo): 47-51, *B. candidulum*: 47, carena prosternal, vista lateral; 48, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 49-51, falossoma: 49, vista dorsal; 50, vista ventral; 51, vista lateral. 52-56, *B. horvathi*: 52, carena prosternal, vista lateral; 53, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 54-56, falossoma: 54, vista dorsal; 55, vista ventral; 56, vista lateral.



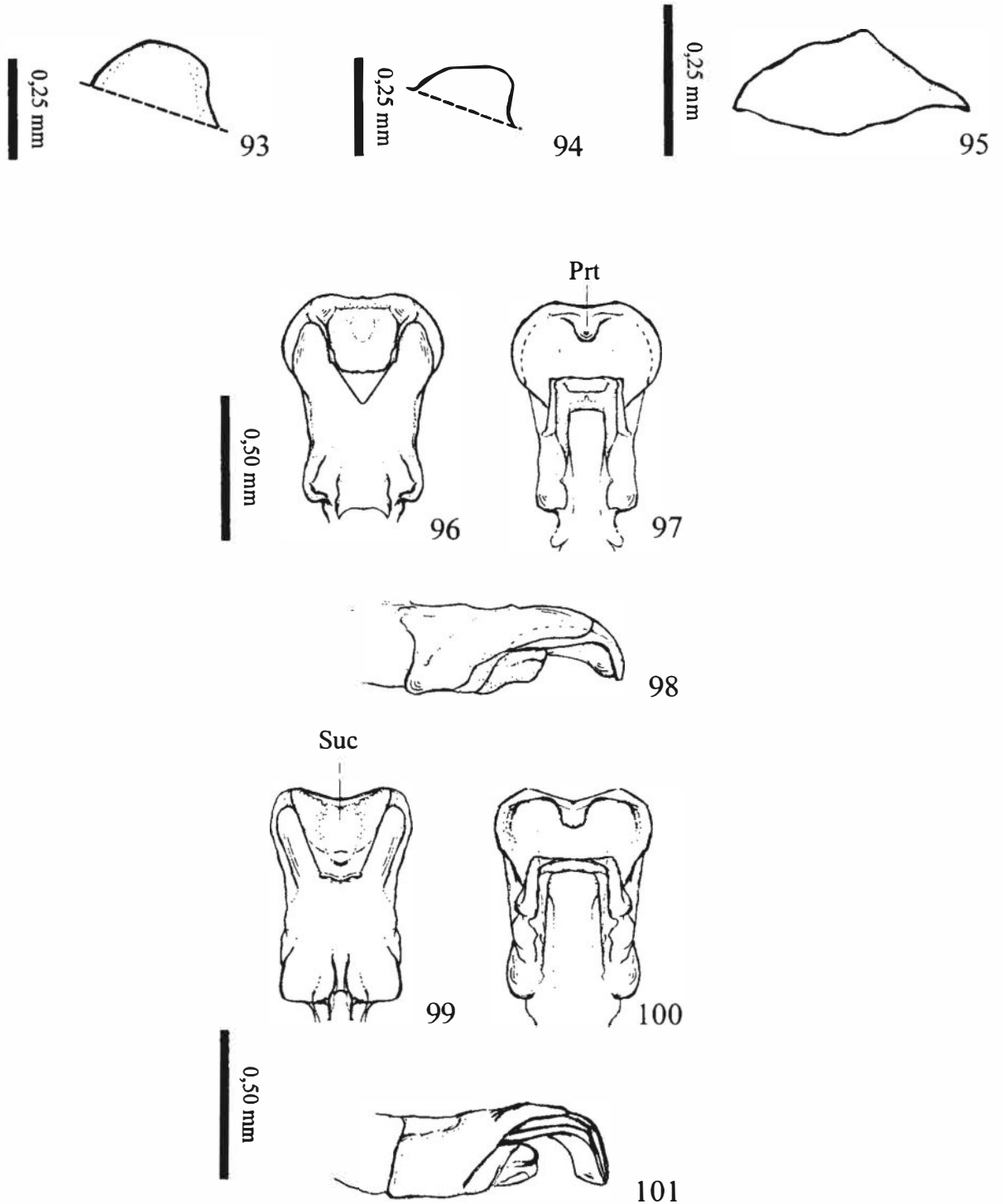
Figs 57-68. *Belostoma oxyurum* (Dufour) (grupo-externo) e *B. sanctulum* Montandon (grupo-externo): 57-62, *B. oxyurum*: espécimes do Paraná, Brasil: 57, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 58, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 59, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 60-62, falossoma: 60, vista dorsal; 61, vista ventral; 62, vista lateral. 63-68, *B. sanctulum*: espécimes do Espírito Santo, Brasil: 63, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 64, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 65, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 66-68, falossoma: 66, vista dorsal; 67, vista ventral; 68, vista lateral. Sin, sinuosidade na margem do divertículo ventral.



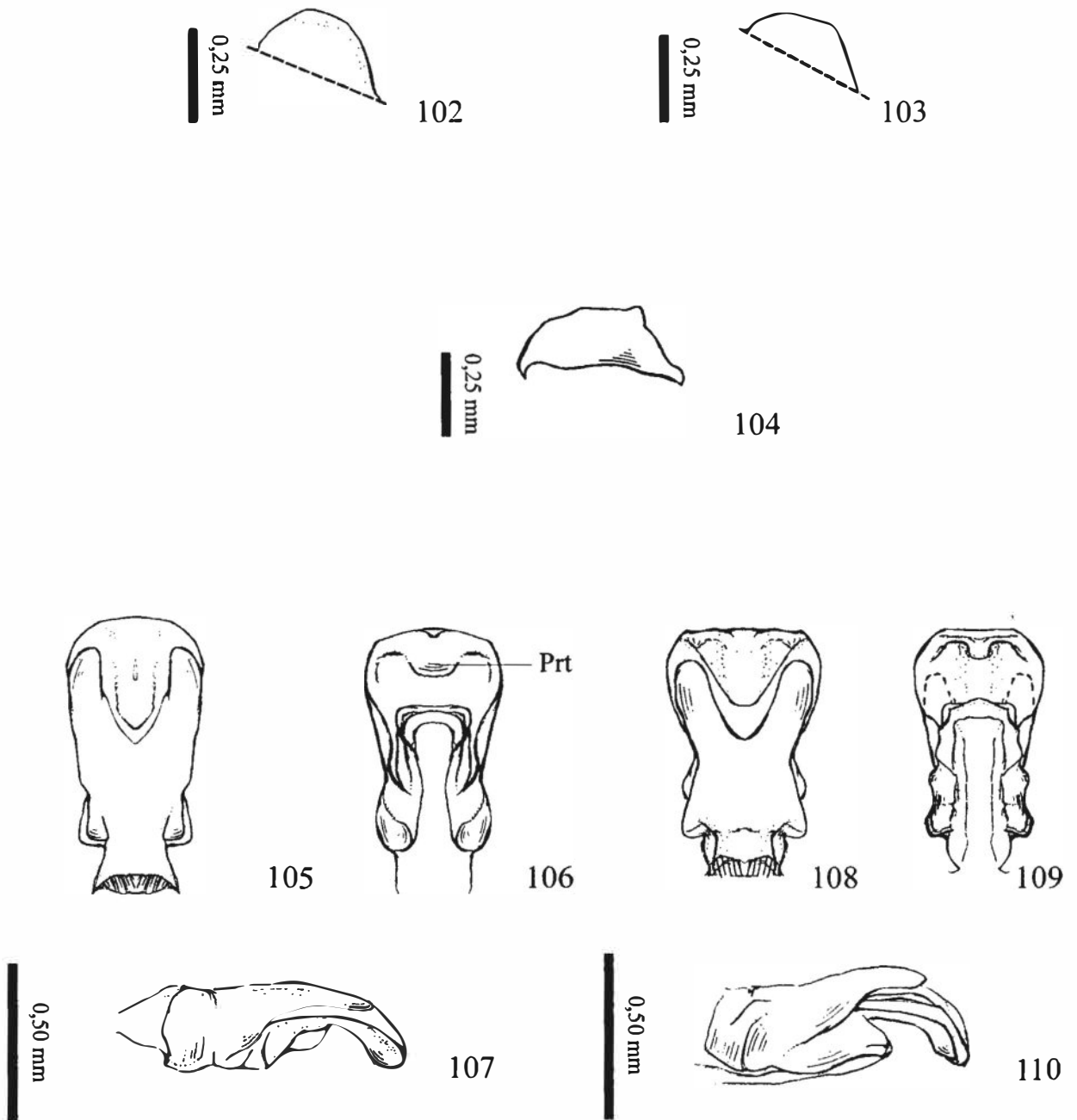
Figs 69-80. *Belostoma amazonum* Estévez & Polhemus (grupo-externo) e *B. denticolle* Montandon (grupo-externo): 69-74, *B. amazonum*: espécimes do Pará, Brasil: 69, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 70, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 71, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 72-74, falossoma: 72, vista dorsal; 73, vista ventral; 74, vista lateral. 75-80, *B. denticolle*: espécimes do Amapá e Bahia, Brasil: 75, variações 1 e 2: carena prosternal, vista lateral; espécime do Pará: 76, variação 3: carena prosternal, vista lateral; 77, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 78-80, falossoma: 78, vista dorsal; 79, vista ventral; 80, vista lateral.



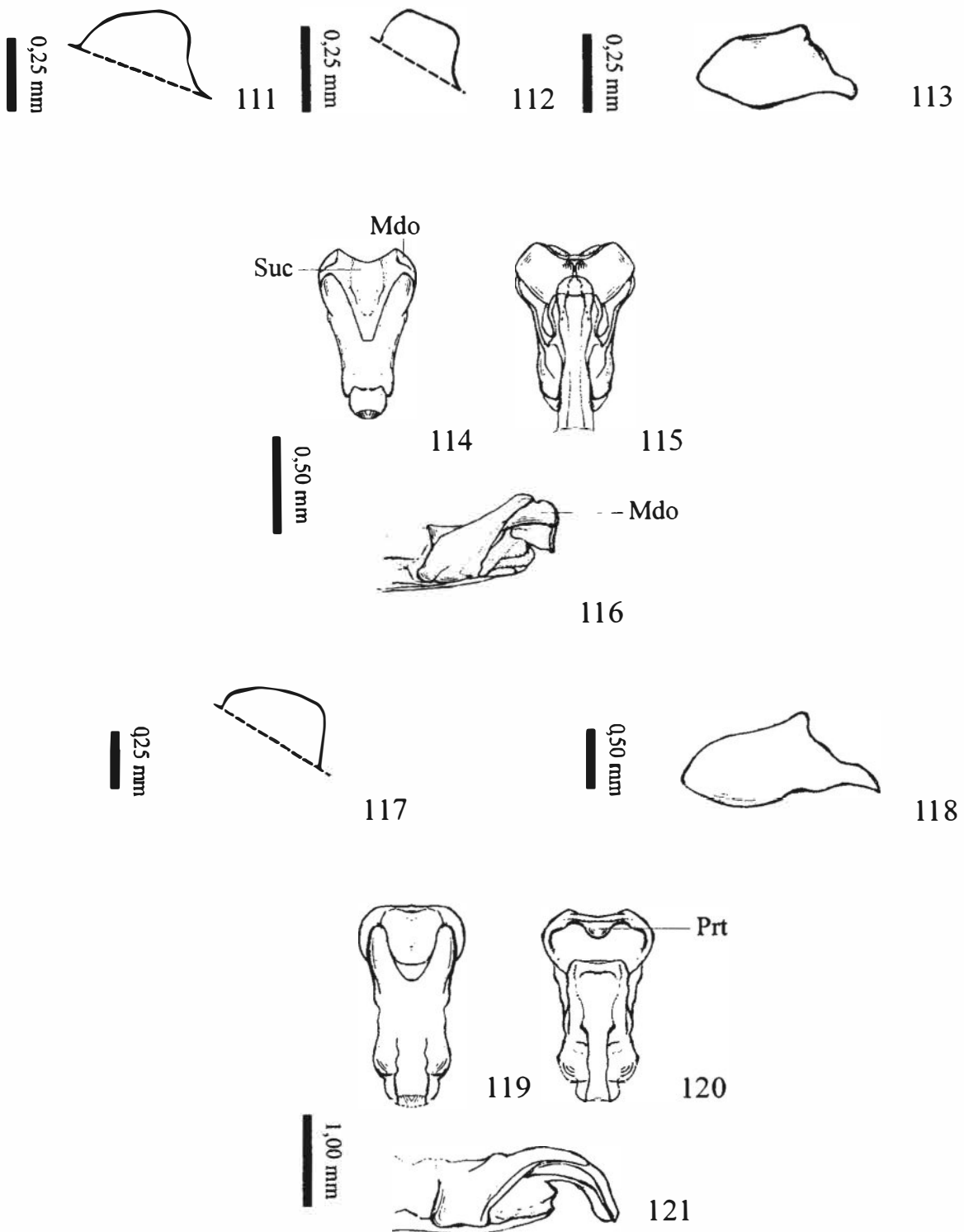
Figs 81-92. *Belostoma minor* (Pasilot de Beauvois) (grupo-externo) e *B. lariversi* De Carlo (grupo-interno): 81-86, *B. minor*: espécimes de Cabanas, Cuba: 81, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 82, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 83, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 84-86, falossoma: 84, vista dorsal; 85, vista ventral; 86, vista lateral. 87-92, *B. lariversi*: espécimes do Amazonas, Brasil: 87, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 88, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 89, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 90-92, falossoma: 90, vista dorsal; 91, vista ventral; 92, vista lateral. Mdo, margem látero-dorsal espessada; Prt, protuberância ventral; Tub, tubérculo.



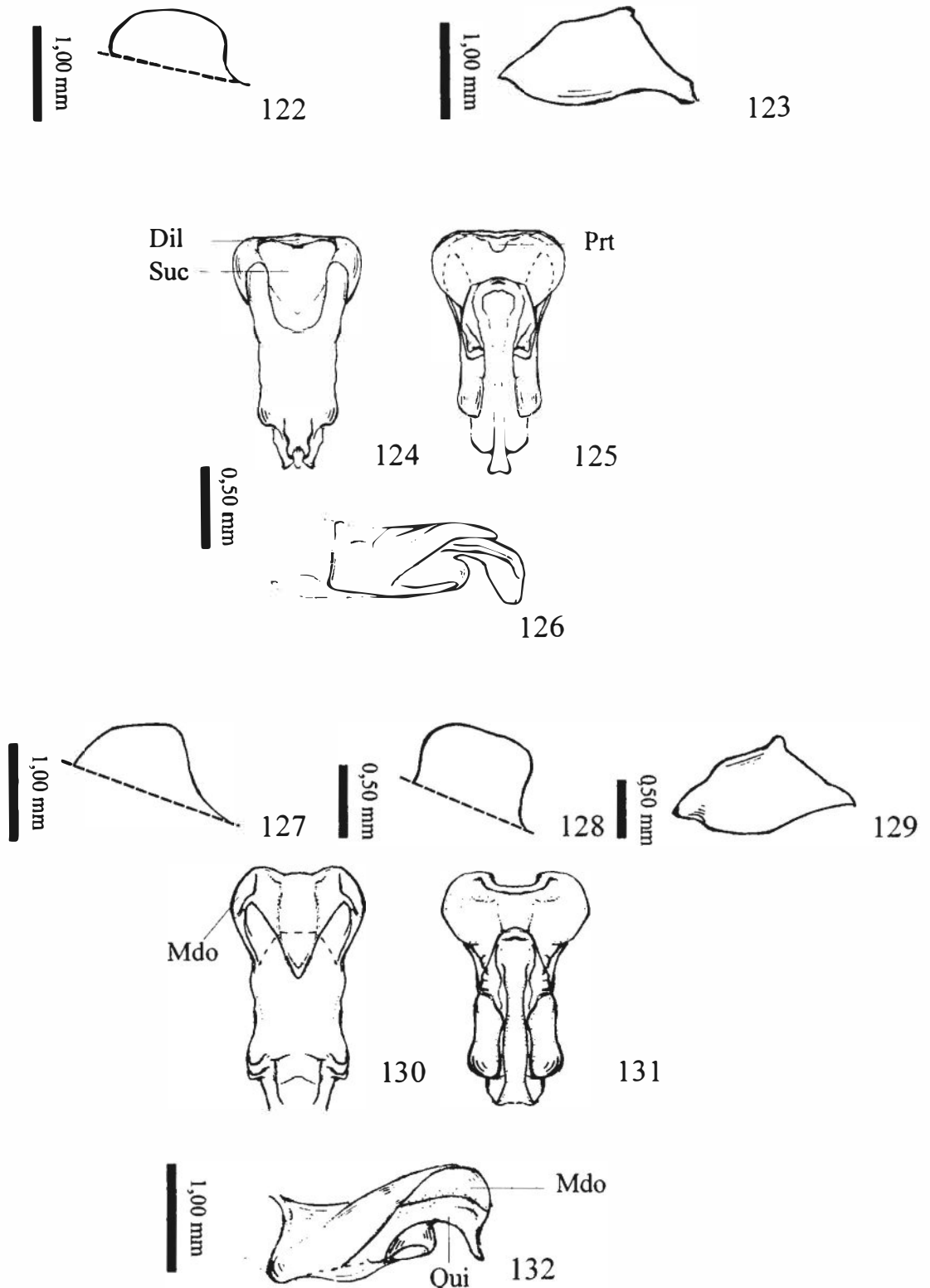
Figs 93-101. *Belostoma micantulum* (Stål) (grupo-interno): 93, espécimes do Espírito Santo e de Mato Grosso, Brasil (variações 1 e 2): carena prosternal, vista lateral; 94, espécime do Espírito Santo (variação 3): carena prosternal, vista lateral; 95, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; espécime do Mato Grosso (variação 1): 96-98, falossoma: 96, vista dorsal; 97, vista ventral; 98, vista lateral; espécime do Amazonas, Brasil (variação 2): 99-101, falossoma: 99, vista dorsal; 100, vista ventral; 101, vista lateral. Prt, protuberância ventral; Suc, sulco mediano dorsal.



Figs 102-110. *Belostoma minusculum* (Uhler) (grupo-interno): 102, espécime do Mato Grosso, Brasil (variação 1): carena prosternal, vista lateral; 103, espécime de Minas Gerais (variação 2): carena prosternal, vista lateral; 104, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; espécime do Amazonas, Brasil (variação 1): 105-107, falossoma: 105, vista dorsal; 106, vista ventral; 107, vista lateral; espécime de Minas Gerais (variação 2): 108-110, falossoma: 108, vista dorsal; 109, vista ventral; 110, vista lateral. Prt, protuberância ventral.



Figs 111-121. *Belostoma nicaeum* Estévez e *B. parvum* Estévez (grupo-interno): 111-116, *B. nicaeum*: espécimes do Amazonas, Brasil: 111, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 112, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 113, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 114-116, falossoma: 114, vista dorsal; 115, vista ventral; 116, vista lateral. 117-121, *B. parvum*: 117, carena prosternal, vista lateral; 118, esclerito 1 da placa mediana distal, vista dorsal; 119-121, falossoma: 119, vista dorsal; 120, vista ventral; 121, vista lateral. Mdo, margem látero-dorsal; Prt, protuberância ventral; Suc, sulco mediano dorsal.



Figs 122-132. *Belostoma plebejum* (Stål) e *B. pygmeum* (Dufour) (grupo-interno): 122-126, *B. plebejum*: 122, carena prosternal, vista lateral; 123, esclerito I da placa mediana distal, vista dorsal; 124-126, falossoma: 124, vista dorsal; 125, vista ventral; 126, vista lateral. 127-132, *B. pygmeum*: espécimes do Pará, Brasil: 127, variação 1: carena prosternal, vista lateral; 128, variação 2: carena prosternal, vista lateral; 129, esclerito I da placa mediana distal, vista dorsal; 130-132, falossoma: 130, vista dorsal; 131, vista ventral; 132, vista lateral. Dil, dilatação apical; Mdo, margem látero-dorsal; Prt, protuberância ventral; Qui, quilha mediana longitudinal; Suc, sulco mediano dorsal.

Tabela I. Resumo das análises de parcimônia efetuadas, com diferentes combinações de pesagem, ordenação e inclusão ou exclusão de caracteres.

	Peso-base 18	Peso 1 para todos
<u>Todos os caracteres incluídos</u>		
1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 12, 17, 20, 22, 29, 30, 33, 35, 36, 38, 41, 42, 43, 44, 47 ordenados	Análise 1	Análise 2
1, 2, 3, 4, 6, 7, 30 ordenados	Análise 3	Análise 4
Nenhum caráter ordenado	Análise 5	Análise 6
<u>Sem os caracteres com sobreposição de valores</u>		
12, 17, 20, 22, 29, 33, 35, 36, 38, 41, 42, 43, 44, 47 ordenados	Análise 7	Análise 8
Nenhum caráter ordenado	Análise 9	Análise 10

Tabela II. Resumo dos resultados das 10 análises de parcimônia efetuadas (v. Tabela I e texto), apresentando os índices de consistência (IC), de retenção (IR) e o rescalonado de consistência (RC) para os cladogramas de consenso estrito obtidos em cada uma das análises.

Análise	Número de cladogramas mais parcimoniosos	Número de passos	IC	IR	RC
1	5	2262*	0,39	0,74	0,29
2	68	383	0,33	0,64	0,21
3	5	2155*	0,41	0,73	0,30
4	27	394	0,32	0,57	0,18
5	12	1991*	0,43	0,73	0,31
6	1047	317	0,37	0,51	0,19
7	6	1843*	0,39	0,76	0,30
8	325	178	0,35	0,71	0,25
9	111	1741*	0,42	0,75	0,32
10	148	170	0,37	0,66	0,25

*Quando esses valores são divididos por 18 (peso-base), obtêm-se, respectivamente, os seguintes valores aproximados: 126, 120, 111, 102 e 97.

Tabela III. Valores médios para os caracteres com sobreposição de medidas usados na análise filogenética. Estes caracteres representam: (1) comprimento total do corpo (do ápice da cabeça ao final do abdome) [em mm]; (2) razão entre o comprimento total e a largura máxima do corpo; (3) razão entre os comprimentos do primeiro e do segundo segmentos do rostro; (4) razão entre os comprimentos do anteóculo e do interóculo; (6) razão entre a largura interocular posterior e o comprimento do anteóculo; (7) razão entre a largura interocular posterior e a largura de um olho; (30) razão entre a largura e o comprimento do divertículo ventral do fálussoma. GE – grupo externo; GI – grupo interno; [1], [2] e [3] – táxons com variação intra-específica; “?” – informação não disponível. Os fios horizontais entre os táxons terminais separam grupos de espécies (na ordem, de cima para baixo, grupo *Belostoma oxyurum*, grupo *B. denticolle*, grupo *B. minor*, grupo *B. plebejum*).

Táxons terminais	Caracteres						
	1	2	3	4	6	7	30
<i>B. candidulum</i> [1] (GE)	17,6	2,25	1,00	0,94	1,58	1,69	1,00
<i>B. candidulum</i> [2] (GE)	15,8	1,93	1,00	0,88	1,60	1,71	1,00
<i>B. horvathi</i> (GE)	17,1	2,22	0,90	0,93	1,59	1,51	1,10
<i>B. oxyurum</i> [1] (GE)	16,7	2,12	0,89	0,95	1,85	1,94	1,00
<i>B. oxyurum</i> [2] (GE)	17,7	2,05	0,92	0,87	2,00	1,86	1,00
<i>B. sanctulum</i> [1] (GE)	16,5	2,21	0,92	1,00	1,60	1,79	1,00
<i>B. sanctulum</i> [2] (GE)	17,0	2,19	0,92	0,98	1,67	1,72	1,00
<i>B. amazonum</i> [1] (GE)	13,4	2,26	0,85	0,94	1,72	1,66	1,40
<i>B. amazonum</i> [2] (GE)	13,1	2,15	0,87	0,97	1,66	1,71	1,50
<i>B. denticolle</i> [1] (GE)	15,0	2,30	0,89	0,99	1,51	1,51	1,00
<i>B. denticolle</i> [2] (GE)	15,6	2,44	0,92	0,84	1,84	1,60	1,00
<i>B. denticolle</i> [3] (GE)	14,8	2,30	0,88	0,95	1,68	1,58	1,00
<i>B. minor</i> [1] (GE)	17,3	2,01	1,00	1,11	1,55	1,83	0,80
<i>B. minor</i> [2] (GE)	17,5	2,19	1,00	1,25	1,43	1,67	0,80
<i>B. lariversi</i> [1] (GI)	14,4	2,19	0,90	0,95	1,75	1,83	3,75
<i>B. lariversi</i> [2] (GI)	15,3	2,26	0,91	0,90	1,71	1,78	3,75
<i>B. micantulum</i> [1] (GI)	12,3	2,07	0,86	0,93	1,91	1,85	1,00
<i>B. micantulum</i> [2] (GI)	12,3	1,97	0,80	0,96	1,91	1,91	1,00
<i>B. micantulum</i> [3] (GI)	11,9	2,00	0,81	0,81	2,18	2,09	?
<i>B. minusculum</i> [1] (GI)	11,8	2,16	0,93	0,95	1,83	1,69	1,00
<i>B. minusculum</i> [2] (GI)	11,7	2,17	0,95	0,93	1,89	1,84	1,00
<i>B. nicaeum</i> [1] (GI)	11,9	2,13	0,89	0,87	1,94	1,85	2,50
<i>B. nicaeum</i> [2] (GI)	12,8	2,06	0,88	0,93	1,96	1,96	2,50
<i>B. parvum</i> (GI)	10,9	1,99	0,81	0,95	1,81	1,85	1,50
<i>B. plebejum</i> (GI)	14,7	2,10	0,83	0,89	1,94	1,78	1,50
<i>B. pygmeum</i> [1] (GI)	11,1	2,19	0,94	0,95	1,81	1,70	2,00
<i>B. pygmeum</i> [2] (GI)	11,5	2,11	0,88	0,89	1,84	1,85	2,00
<i>Belostoma</i> sp.1 (GI)	11,6	2,10	0,92	0,89	1,91	1,91	1,00
<i>Belostoma</i> sp.2 (GI)	13,2	2,03	0,92	0,89	2,00	2,00	1,00
<i>Belostoma</i> sp.3 (GI)	14,1	2,28	0,82	0,92	1,88	1,94	1,00
<i>Belostoma</i> sp.4 (GI)	13,5	2,10	0,82	0,95	1,92	1,82	0,67

Tabela IV. Distribuição dos estados de caracteres entre os táxons terminais. “?” - informação não disponível; “.” dado não comparável; [1], [2] e [3] - táxons com variação intra-específica; GE - grupo externo; GI - grupo interno. Os fios horizontais entre os táxons terminais separam grupos de espécies (na ordem, de cima para baixo, grupo *Belostoma oxyurum*, grupo *B. denticolle*, grupo *B. minor*, grupo *B. plebejum*).

Taxons terminais	Caracteres																											
	1							2							3							4						
	123456789012345678901234567890123456789012345678																											
<i>B. candidulum</i> [1] (GE)	9693123000000	-----	001010000001000001000	--1010000																								
<i>B. candidulum</i> [2] (GE)	70911230000?0	-----	001010000001000001000	--1010000																								
<i>B. horvathi</i> (GE)	8552020000010	-----	001010000001000000111	--101001																								
<i>B. oxyurum</i> [1] (GE)	8343257001---	0100-	001100000101001123111	--1021010																								
<i>B. oxyurum</i> [2] (GE)	9251275001---	0100-	001100000101001123111	--1021010																								
<i>B. sanctulum</i> [1] (GE)	8554224000121	-----	110110001001000002110	--1010010																								
<i>B. sanctulum</i> [2] (GE)	8553233000100	-----	11010000100????????????																									
<i>B. amazonum</i> [1] (GE)	3623132100101	-----	001111110012000003000	--0010001																								
<i>B. amazonum</i> [2] (GE)	3433133100121	-----	001111110012000003000	--0010001																								
<i>B. denticolle</i> [1] (GE)	6744010000020	-----	00011110001100000100	--0010010																								
<i>B. denticolle</i> [2] (GE)	6951051000020	-----	00011110001100000100	--0010010																								
<i>B. denticolle</i> [3] (GE)	5743031000001	-----	00011110001100000100	--0010010																								
<i>B. minor</i> [1] (GE)	9196015101---	0000-	000000001100001113120	--1020000																								
<i>B. minor</i> [2] (GE)	9599002101---	0012-	000000001100001113120	--1020000																								
<i>B. lariversi</i> [1] (GI)	5553145011---	01110021010001029113	-----	034221030																								
<i>B. lariversi</i> [2] (GI)	6652134011---	1012-021010101029113	-----	034221030																								
<i>B. micantulum</i> [1] (GI)	2232165011---	00010020100111021102	-----	112220022																								
<i>B. micantulum</i> [2] (GI)	2103166011---	00110020100111021103	-----	032220022																								
<i>B. micantulum</i> [3] (GI)	1100199011---	1012-02010011102????????																										
<i>B. minusculum</i> [1] (GI)	1463253011---	00010020211101021102	-----	122100022																								
<i>B. minusculum</i> [2] (GI)	1473265011---	0000-020211100021102	-----	112100022																								
<i>B. nicaeum</i> [1] (GI)	1441165011---	1012-020211100025113	-----	034201030																								
<i>B. nicaeum</i> [2] (GI)	3242167011---	10110020211100025113	-----	034201030																								
<i>B. parvum</i> (GI)	0103155011---	00011020111101022102	-----	022120021																								
<i>B. plebejum</i> (GI)	5312264011---	10110021100101022103	-----	002100012																								
<i>B. pygmeum</i> [1] (GI)	0563153011---	0012-020211110024113	-----	034201030																								
<i>B. pygmeum</i> [2] (GI)	1342155011---	00110020211111024113	-----	034201030																								
<i>Belostoma</i> sp.1 (GI)	1352166011---	10110020111000021103	-----	133220112																								
<i>Belostoma</i> sp.2 (GI)	3252178011---	10110020211001021102	-----	013220112																								
<i>Belostoma</i> sp.3 (GI)	4612157011---	00011021200111021102	-----	032220122																								
<i>Belostoma</i> sp.4 (GI)	3413265011---	00111020111110020102	-----	132220022																								

8 – APÊNDICE

Apêndice 1. Lista de apomorfias dos grupos de táxons com variação intra-específica e dos terminais do grupo-interno referentes à árvore de consenso estrito derivada dos cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise 3 (com o menor número de pressuposições *a priori*) do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975 e grupos externos. Apenas os caracteres otimizados em ACCTRAN e em ambas otimizações são indicados. Números sobrescritos foram adicionados para indicar o número das outras análises em que a otimização também ocorre. Estados suportados sob ambas as otimizações estão com o número sobrescrito sublinhado, enquanto apomorfias não homoplásticas com os números em negrito.

Nós ou táxons terminais		Apomorfias
10	1(5) ^{1,2,3,4,5} , 2(5) ^{1,2,3,4} , 6(4) ^{1,2,3,4} , 21(1) ^{1,2,3,4,5,7,8,9} , 22(0) ^{1,2,3,5,7,8,9} , 24(0) ^{1,2,3,5,7,8,9} , 30(9) ^{1,2,3,4,5}	
13	6(5) ^{1,2,3,4,5} , 14(0) ^{1,2,3,4,5,7,9} , 26(1) ^{1,2,3,4,5,7,9} , 30(4) ^{1,2,3,4,5}	
14	7(6) ^{1,2,3,4,6} , 25(0) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,10} , 30(1) ^{1,3} , 46(1) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10}	
16	3(6) ^{1,2,3,4,5} , 5(2) ^{2,3,4,5,9,10} , 18(0) ³ , 22(2) ^{1,2,3,4,5,7,8,10} , 40(1) ^{2,3,4,5,8,9,10} , 44(0) ^{1,2,3,4,5,7,9,10}	
<i>B. lariversi</i> [1]	4(3) ^{1,2,3,4,5,6} , 14(0) ^{1,2,3,4,5,7,8,9} , 15(1) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10} , 25(0) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10}	
<i>B. lariversi</i> [2]	1(6) ^{1,2,3,4,5,6} , 2(6) ^{1,2,3,4,5,6} , 6(3) ^{1,2,3,4,5,6} , 7(4) ^{1,2,3,4,5,6} , 17(2) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10}	
<i>B. nicaeum</i> [1]	4(1) ^{1,2,3,4,5,6}	
<i>B. nicaeum</i> [2]	2(2) ^{1,2,3,4,5,6} , 7(7) ^{1,2,3,4,5,6}	
<i>B. pygmeum</i> [1]	1(0) ^{1,2,3,4,5,6} , 2(5) ^{1,2,3,4} , 3(6) ^{1,2,3,4,5,6} , 4(3) ^{1,2,3,4,5,6} , 7(3) ^{1,2,3,4,5,6}	
<i>B. pygmeum</i> [2]	2(3) ^{1,2,3,4,5,6} , 17(1) ^{1,2,3,4} , 27(1) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10}	
<i>Belostoma</i> sp.1	1(1) ^{1,2,3,4} , 22(1) ^{3,5,9} , 27(0) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10} , 40(1) ^{1,2,3,4,5,7,8,9,10}	
<i>Belostoma</i> sp.2	2(2) ^{1,2,3,4,5} , 6(7) ^{1,2,3,4,5,6} , 7(8) ^{1,2,3,4,5,6} , 33(2) ^{1,2,3,5,7,8,9} , 41(1) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10}	
<i>B. plebejum</i>	1(5) ^{1,2,3,4,5,6} , 5(2) ^{1,2,3,4,5,6,7,9,10} , 7(4) ^{1,2,3,4,5,6} , 21(1) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10} , 41(0) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10} , 43(1) ^{1,2,3,4,5,6,7,9,10} , 44(0) ^{1,2,3,4,5,6,7,9,10}	
<i>B. micantulum</i> [3]	1(1) ^{1,2,3,4} , 4(0) ^{1,2,3,4,5,6} , 6(9) ^{1,2,3,4,5,6} , 7(9) ^{1,2,3,4,5,6} , 17(2) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10}	
<i>B. micantulum</i> [2]	4(3) ^{1,2,3,4,5}	
<i>B. micantulum</i> [1]	3(3) ^{1,2,3,4,5,6} , 7(5) ^{1,3} , 40(1) ^{1,2,3,4,5,6,8,9,10} , 41(1) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10}	
<i>Belostoma</i> sp.3	1(4) ^{1,2,3,4,5,6} , 2(6) ^{1,2,3,4,5,6} , 7(7) ^{1,2,3,4,5,6} , 21(1) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10} , 22(2) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10} , 46(1) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10}	
<i>B. minusculum</i> [1]	7(3) ^{1,2,3,4,5,6}	
<i>B. minusculum</i> [2]	3(7) ^{1,2,3,4,5,6} , 6(6) ^{1,3,5} , 17(0) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10} , 27(0) ^{2,3,4,5,6,7,8,9,10} , 41(1) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10}	
<i>B. parvum</i>	1(0) ^{1,2,3,4,6} , 2(1) ^{1,2,3,4} , 3(0) ^{1,2,3,4} , 30(2) ^{1,2,3,4,5,6} , 48(1) ^{1,2,3,4,5,6,7,8,9,10}	
<i>Belostoma</i> sp.4	5(2) ^{2,3,4,5,6,8,9,10} , 6(6) ^{1,3} , 16(1) ^{1,3,5,7,9} , 30(0) ^{1,2,3,4,5,6} , 40(1) ^{2,3,4,5,6,8,9,10}	

Apêndice 2. Lista de apomorfias dos nós e dos táxons terminais do grupo-interno referentes à árvore de consenso estrito derivada dos cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise 3 (com o menor número de pressuposições *a priori*) do grupo *Belostoma plebejum sensu* Nieser, 1975 e grupos-externos. Apenas os caracteres otimizados em *DELTRAN* são indicados. Números sobrescritos foram adicionados para indicarem o número das outras análises em que a otimização também ocorre. Apomorfias não-homoplásticas são indicadas em negrito.

Nós ou táxons terminais	Apomorfias
1	17(1) ^{3,5,7,8,9,10} , 47(2) ^{1,3,5,9} , 48(2) ^{1,3,5,9}
4	1(2) ^{1,3}
7	47(1) ³
9	42(4) ^{1,3}
10	3(5) ^{1,2,3}
11	22(2) ^{1,3,4} , 24(1) ^{1,2,3,4}
14	2(3) ⁴ , 3(5) ^{1,2,3} , 7(6) ^{1,3} , 24(1) ^{1,2,3,4,5,7,8,9} , 42(3) ^{3,5,9}
<i>B. nicaeum</i> [1]	17(2) ^{2,3,4}
<i>B. pygmeum</i> [1]	17(2) ^{1,2,3,4}
<i>Belostoma</i> sp.2	22(2) ^{3,5,9}
<i>B. plebejum</i>	30(2) ^{1,3}
<i>B. micantulum</i> [3]	2(1) ^{1,3} , 3(0) ^{1,3,6}
<i>B. micantulum</i> [2]	2(1) ^{1,3} , 3(0) ^{1,3,6} , 7(6) ^{1,3,5}
<i>B. minusculum</i> [1]	18(0) ³