



**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

WANESSA DA SILVA COSTA

**UM ESTUDO TAXONÔMICO, FILOGENÉTICO E MACROEVOLUTIVO
APLICADO A COREIDAE (HEMIPTERA, COREOIDEA)**

**PORTO ALEGRE
2022**



WANESSA DA SILVA COSTA

**UM ESTUDO TAXONÔMICO, FILOGENÉTICO E MACROEVOLUTIVO
APLICADO A COREIDAE (HEMIPTERA, COREOIDEA)**

Dissertação/Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal. Área de concentração: Biologia Comparada

Orientador(a): Prof. Dr. Luiz Alexandre Campos

PORTO ALEGRE
2022

WANESSA DA SILVA COSTA

**UM ESTUDO TAXONÔMICO, FILOGENÉTICO E MACROEVOLUTIVO
APLICADO A COREIDAE (HEMIPTERA, COREOIDEA)**

Aprovada em ____ de _____ de _____.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Cristiano Feldens Schwertner (UNIFESP)

Dr. José Ricardo Inacio Ribeiro (UNIPAMPA)

Dr. Filipe Michels Bianchi (UFRGS)

Dr. Luiz Alexandre Campos (Orientador)

Aos que me encorajaram eu dedico:

Diego Porn, Ana Cristina, Valdir (em memória), William, Walewska, Wilbert, Vanessa, Franciele e Clarisse.

Minha grande família, amo vocês!

AGRADECIMENTOS

Meu pai sempre dizia:

O estudo é a única coisa que ninguém pode tirar de você, portanto estude minha filha!

Com esse pensamento em mente planejei muitas coisas para vida, mas admito que o mestrado e um doutorado foram surpresa para mim. Embora minha formação tenha sido principalmente em escolas públicas (que muitos julgam inferiores no ensino), fui capaz de cumprir com os muitos desafios que só uma pós-graduação pode proporcionar. Inicialmente pensava que o pós era apenas mais uma forma de me colocar no mercado de trabalho, mas hoje sei que é muito além disso, é um desafio pessoal. Finalizo essa etapa me sentindo capaz de novos desafios e com a certeza de que obtive algo que ninguém pode apagar. Por isso, aqui quero agradecer a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram, mas quero destacar algumas.

Meus pais, Valdir (em memória) e Ana Cristina, que me deram a oportunidade de estudar e me deixaram livre para escolher quais passos eu deveria dar. Foi caindo e levantando, com a ajuda deles que tudo isso foi possível. Obrigada pelo amor, carinho, dedicação e compreensão com minhas escolhas.

Meus irmãos William, Walewska e Wilbert, obrigada pela ajuda em questões além da tese. Ao William, por ensinar como ser uma pessoa mais paciente e determinada. A Walewska, por me fazer compreender que há um mundo além da tese. Ao Wilbert, por proporcionar muitos momentos divertidos e de amizade.

Minhas comadres, Vanessa e Franciele, obrigada por entrarem para esta família e enriqueceram ainda mais minha carga de conhecimento e entusiasmo sobre a vida.

Minha Princesa Clarisse, obrigada por compreender os motivos da tia não poder cumprir a promessa que fez ao final do Mestrado (de que iríamos brincar mais) e pelos muitos momentos de alegria que me proporcionou. Por chamar a atenção da tia, nos constantes desvios do home office... "tia tu não tem que fazer tua tese não? sai do Instagram" (kkkk) obrigada minha lindinha.

Meu melhor melhor amigo, namorado e agora marido Diego Porn, obrigada pelas infinitas palavras de carinho, amor, encorajamento e alegria. Você me ensinou muitas coisas sobre a vida, como determinação, flexibilidade e objetividade. Obrigada por ser esse maravilhoso companheiro, sem você certamente meu caminho teria sido mais enfadonho e triste.

Minha nova família, Dona Edézia, Seu Romeu (em memória), Michele, Fabinha, Adriano, Guilherme, Gregory e Ingrid), obrigada por somar alegrias em minha vida e por terem sido peças importantes nessa jornada.

Agradeço especialmente a Walewska e Vanessa, pelas hooooras de bate papo sobre a vida e filosofias alternativas de como acreditar em si mesmo (rsrsrsr), muitas vezes me perguntava o porquê falar sobre essas coisas. Hoje sei que é importante acreditar em si... obrigada gurias.

Um MUITO OBRIGADA a minha grande família!

Obrigada ao meu orientador, Prof. Dr. Luiz Alexandre Campos, por ter ensinado muito sobre diferentes aspectos da vida acadêmica e ter me deixado caminhar com minhas próprias pernas (confesso que no início foi difícil e ainda estou engatinhando), sempre com o amparo necessário para não cometer erros. Obrigada por ter aceitado me orientar com um grupo diferente dos pentatomídeos e na finaleira com um tema muito diferente do habitual. Obrigada pela constante paciência com minhas dúvidas e problemas de escrita, mas também por me ensinar que só com essa mesma paciência e muita dedicação somos capazes de evoluir. Obrigada Prof. Luiz!

Agradeço a minha banca de acompanhamento, Profa. Dra. Paula Beatriz de Araujo e Prof. Dr. Augusto Ferrari, por aceitarem acompanhar o desenvolvimento desta pesquisa. Obrigada pelas conversas, ensinamentos e principalmente por me fazer compreender que mesmo que eu acredite que tudo é importante, há coisas ainda mais importantes a serem priorizadas... rsrsrs. Um agradecimento ao Prof. Augusto, pelos artigos e livros disponibilizados para o desenvolvimento desta pesquisa e por me alertar que um grande texto não é necessariamente melhor (serei menos prolixa... exceto nos agradecimentos).

À minha banca de qualificação, Dra. Aline Barcellos, Dr. Kim Barão e Dr. Filipe Bianchi, obrigada pelas muitas correções para o primeiro capítulo, ele ficou mais claro e objetivo.

Obrigada ao Dr. Bruno Celso Feltrin Genevcius, por topa encarar o segundo capítulo dessa tese, mesmo eu não sabendo explicar bem minhas ideias, você foi fundamental para que elas fossem possíveis. Obrigada pelas discussões e constante paciência. Espero que possamos produzir mais trabalhos em colaboração no futuro!

Um salve aos melhores colegas de laboratório \o/ \o/ \o/ ... Tati, Tali, André, Laize, Bárbara, Aline, Miguel, Bruno e Filipe, pelas horas de conversa e descontração, as quais foram fundamentais para aliviar a pressão. Obrigada pela amizade, ajuda, companheirismo, auxílio nos programas, empréstimo de material e discussões. A Tati pelas

muitas horas de discussão sobre o TNT. A Tali por mostrar que mesmo com dificuldades podemos ir atrás do que nos faz feliz. A estas meninas por dedicar horas lendo meus manuscritos e dando dicas de como fazer melhor. Ao Filipe pela parceria nas discussões de artigo, na didática e por me ensinar como me manter entusiasmada com a ciência. Obrigada aos ICs Miguel e Aline pelas constantes perguntas, vocês me proporcionaram muito aprendizado. Obrigada aos novos e antigos colegas Diego e Luis Ricardo, pela parceria e conversas bem humoradas. Aos colegas do laboratório da Jô, Lurdiana, Ricardo, Marcelo, Valentina e Victor, pelos muitos momentos de descontração e aprendizado.

A grande amiga que fiz pelos caminhos da pesquisa, Ana Paula, obrigada por sua amizade e por me mostrar que não precisamos dizer amém para o que não nos agrada. Obrigada pela amizade Ana, espero que possamos continuar amigas, e, se tudo der certo, permaneceremos colegas no ensino e na pesquisa.

Um obrigada especial a minha eterna mãe científica, Dra. Aline Barcellos, pelas muitas conversas sobre minhas ideias (mesmo furadas), por enxugar minhas lágrimas e frustrações científicas. Obrigada por ser sempre esse ombro amigo, espero que nossa amizade perdure por muito tempo.

Obrigada as Lady Bugs (Alana, Aline, Bárbara, Layse, Tali, Tali, Patrícia e Thereza), por responder às constantes perguntas sem sentido (kkkkkk), pelos encontros virtuais (temos que marcar outro falando nisso... rrsrrs), pelas piadas e sinceridades. Obrigada meninas, vocês são nota mil!!!

Aos pesquisadores, Dr. Harry Brailovsky, Dr. Richard Packauskas, a Dra. Paula Levin Mitchell, ao CoreoideaSF Team e ao Dr. Michael Fortman, sem a pesquisa de vocês essa tese perderia muito em potencial. Ao Dr. Harry Brailovsky, que considero um grande pesquisador, por ter me auxiliado muito com envio de publicações e constante contato para dar incentivo a esta pesquisa. À Dra. Paula Levin Mitchell, uma pessoa encantadora e que já admirava, mas quando tive a oportunidade de conhecer superou minhas expectativas, obrigada pelo carinho e por disponibilizar trabalhos raros. Ao Dr. Richard Packauskas, que se mostrou uma pessoa simples e brincalhona quando nos conhecemos, obrigada pelo catálogo e pelas palavras de carinho e incentivo. Ao Dr. Michael Fortman, que disponibilizou diferentes materiais e me aconselhou sobre alguns aspectos da tese, obrigada.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), ao programa de pós-graduação em Biologia Animal da UFRGS, à sua coordenação e às secretárias Stefânia Costa e Amanda Oliveira pela oportunidade, apoio e estrutura.

Aos professores do PPGBan da UFRGS, que contribuíram de múltiplas formas para

minha formação, como profissional, na pesquisa e na educação.

A todos os curadores, de coleções brasileiras e estrangeiras, que me receberam pessoalmente e retornaram aos meus e-mails cheios de pedidos. Aprendi muito com todos e espero poder voltar para identificar mais espécimes de Coreidae.

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal – CAPES pelo suporte financeiro durante o período proposto inicialmente (2019–2021) e pela prorrogação, devido às dificuldades impostas pela pandemia (2021–2022) (CAPES Número do processo: 88882.439378/2019-01).

“... *quanto mais se olha, mais se vê.*”
Peter Grant
Ecology and Evolution of Darwin’s Finches

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO	5
Estrutura da tese	15
REFERÊNCIAS	15
CAPÍTULO 1	26
Phylogeny of <i>Pachylis</i> Lepeletier & Serville, 1825 (Hemiptera, Coreidae, Coreinae) with <i>Thasus</i> Stål, 1865 as a new synonym, and the redescription of <i>Pachylis laticornis</i> (Fabricius, 1798)	26
ABSTRACT	27
INTRODUCTION	28
MATERIALS AND METHODS	30
Selection of taxa and characters	30
Search strategies	31
Taxonomic treatment.....	32
Museum acronyms.....	32
RESULTS.....	34
Cladistic Analysis	34
<i>Pachylis</i> Le Peletier & Serville, 1825.....	36
DISCUSSION	64
<i>Pachylis</i> ' position in Nematopodini.....	64
<i>Pachylis</i> and <i>Thasus</i> as a monophyletic group.....	65
<i>Pachylis</i> lato sensu (<i>Pachylis</i> + <i>Thasus</i>) and <i>Melucha</i>	66
Concluding remarks.....	66
ACKNOWLEDGEMENTS	67
REFERENCES	67
FIGURES.....	87
SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	119
Appendice S1. Matrix.....	120
Appendice S2. List of examined material.....	122
Appendice S3. List of characters from the cladistic analysis of <i>Pachylis</i> Le Peletier & Serville, 1825 (Coreidae, Coreinae, Nematopodini).....	133
Appendice 4. Extra analysis.....	139
CAPÍTULO 2	140

Heterogeneous evolutionary rates among weapon traits and between the sexes in leaf-footed bugs	140
Abstract	141
1. Introduction	141
2. Material and methods	143
3. Results	144
4. Discussion	145
Funding	146
Acknowledgements	147
References	147
FIGURES	153
SUPPLEMENTARY MATERIAL	156
Figure Supplementary 1	158
Table Supplementary 1	159
Table Supplementary 2	161
CONCLUSÕES GERAIS	162

RESUMO

Coreidae compreende percevejos fitófagos, popularmente conhecidos como percevejos pé-de-folha, devido às expansões presentes nas tíbias posteriores. A família é dividida em quatro subfamílias, Hydarinae, Meropachyinae, Pseudophloeinae e Coreinae, esta última a mais diversa. Nematopodini é uma das 32 tribos de Coreinae e caracterizada principalmente por: antenômeros desarmados e ocupando boa parte da cabeça; fêmur posterior robusto, principalmente nos machos; conjuntiva com escleritos e vésica não espiralada. Dentre os 22 gêneros da tribo, *Pachylis* e *Thasus* incluem as maiores espécies, com histórico taxonômico em comum e considerável similaridade morfológica. Ambos são caracterizados pelo antenômero III dilatado, ângulo umeral nunca expandido como uma asa, superfície ventral do fêmur posterior sem espinhos e tibia posterior dilatada na curvatura interna. São diferenciados pela expansão dorsal na tibia posterior, presente em *Thasus* e ausente em *Pachylis*. As revisões taxonômicas existentes trataram brevemente a similaridade entre os gêneros, deixando em aberto discussões mais profundas ou qualquer análise sobre sua proximidade. Por conta disso, foi realizada uma filogenia de *Pachylis*, incluindo *Thasus* como grupo externo, a fim de testar a monofilia e averiguar suas relações interespecíficas. *Pachylis* foi recuperado como monofilético e *Thasus* parafilético, com *Thasus rutilus* como grupo irmão de *Pachylis* e as demais espécies de *Thasus* formando o clado irmão de *T. rutilus*+*Pachylis*. Propõe-se considerar *Thasus* sinônimo junior de *Pachylis*, sendo apresentada uma redescrição de *Pachylis*, uma lista de espécies com suas respectivas listas sinonímicas, e uma chave de identificação. Previamente a análise filogenética, *Pachylis laticornis* é redescrita incluindo *P. furvos* como novo sinônimo junior. O dimorfismo sexual, evidenciado pelas pernas posteriores dos machos robustas e armadas, foi alvo de um estudo evolutivo. A forma foi quantificada com o uso da morfometria geométrica. Foram comparadas as taxas evolutivas das pernas posteriores de machos e fêmeas com estruturas genitais e somáticas, mapeadas sobre a filogenia morfológica aqui proposta, com a inclusão de dados moleculares e fósseis como pontos de calibração do relógio molecular relaxado. Observou-se uma maior divergência evolutiva para as pernas posteriores dos machos em relação às das fêmeas. Contudo, as estruturas genitais de ambos os sexos apresentaram maiores taxas evolutivas quando comparadas a qualquer outra estrutura analisada, sendo expressivamente maior para a genitália feminina. São discutidas hipóteses para os resultados encontrados.

Palavras chave: *Pachylis*; *Thasus*; Nematopodini; armamentos; competição macho-macho; redescrição; pernas; taxas evolutivas.

ABSTRACT

Coreidae comprises phytophagous bugs, popularly known as leaf-footed bugs, due to the expansions on the posterior tibiae. The family is divided into four subfamilies, Hydarinae, Meropachyinae, Pseudophloeinae, and Coreinae, the latter being the most diverse. Nematopodini is one of the 32 tribes of Coreinae and is characterized mainly by unarmed antennomeres occupying much of the head; robust posterior femur, especially in males; conjunctiva with sclerites; non-spiral vesica. Among the 22 genera of the tribe, *Pachylis* and *Thasus* include the largest species, with shared taxonomic history and considerable morphological similarity. Both are characterized by the dilated antennomeres III, humeral angle never expanded like a wing, ventral surface of the hind femur without spines, and posterior tibia dilated at the inner curvature. They are differentiated by the dorsal expansion in the posterior tibia, present in *Thasus* and absent in *Pachylis*. The only existing taxonomic revisions have briefly addressed the similarity between the genera without further discussions or any analysis of their proximity. Because of this, a phylogeny of *Pachylis* was carried out, including *Thasus* as an outgroup, to test monophyly and ascertain their interspecific relationships. *Pachylis* was recovered as monophyletic and *Thasus* paraphyletic, with *Thasus rutilus* as the sister group of *Pachylis* and the remaining *Thasus* species forming the sister clade of *T. rutilus*+*Pachylis*. It is proposed to consider *Thasus* a junior synonym of *Pachylis*. A redescription of *Pachylis*, a list of species with their respective synonym lists, and an identification key are presented. Previously to the phylogenetic analysis, *Pachylis laticornis* is redescribed, including *P. furvos* as a new junior synonym. Sexual dimorphism, evidenced by the stout, armed hind legs of the males, has been the subject of an evolutionary study. The shape was quantified using geometric morphometry. Evolutionary rates of male and female hind legs with genitalia and somatic structures were compared mapped to the phylogeny morphology proposed here, with the inclusion of molecular data and fossils as calibration points of the relaxed molecular clock. More significant evolutionary divergence was observed for the hind legs of males relative to those of females. However, the genital structures of both sexes presented higher evolutionary rates when compared to any other traits analyzed, being expressively higher for the female genitalia. Hypotheses for the results found are discussed.

Key words: *Pachylis*; *Thasus*; Nematopodini; weapons; male-male competition;

redescription; legs; evolutionary rates.

INTRODUÇÃO¹

Os insetos são o grupo de animais dominantes na Terra: há mais de 925 mil espécies descritas atualmente, algumas expressivamente abundantes, o que evidencia sua singularidade (Grimald & Engel 2004; Triplehorn & Johnson 2010; Brusca *et al.* 2018). Vivendo na Terra por aproximadamente 412 milhões de anos, os insetos evoluíram inúmeras características, as quais permitiram estabelecer múltiplos traços e hábitos de vida (Triplehorn & Johnson 2010; Misof *et al.* 2014; Brusca *et al.* 2018). Há diferentes hipóteses para o sucesso do grupo, como tagmatização, presença de um exoesqueleto quitinizado, asas e uma íntima associação com angiospermas (Misof *et al.* 2014; Grimald & Engel 2004). Independente de apresentar tamanha diversidade, sua ancestralidade comum é evidenciada por inúmeras pesquisas e o estudo dos insetos como modelo pode fornecer uma visão profunda sobre a evolução como um todo (Misof *et al.* 2014; Grimald & Engel 2004).

Hemiptera (Neoptera: Paraneoptera) é a maior e mais diversa ordem de insetos hemimetábolos, com aproximadamente 11% dela (90 mil espécies) (Grimald & Engel 2004; Grazia & Fernandes 2012). Suas espécies estão presentes em ambientes terrestres, aquáticos e semiaquáticos, sendo divididas em três subordens: Auchenorrhyncha, Coleorrhyncha, Sternorrhyncha e Heteroptera; esta última inclui os percevejos verdadeiros (Schuh & Slater 1995; Grimald & Engel 2004; Triplehorn & Johnson 2010; Grazia *et al.* 2012). Os heterópteros são diferenciados dos demais Hemiptera pelas peças bucais (rosto) originando-se na parte anterior da cabeça, e o primeiro par de asas geralmente do tipo hemiélitro, com uma porção anterior coriácea e a posterior membranosa (Triplehorn & Johnson 2010; Grazia & Fernandes 2012). Pentatomomorpha é a segunda maior infraordem de Heteroptera e seis superfamílias são reconhecidas atualmente: Aradoidea, Idiostoloidea, Pentatomoidea, Pyrrhocoroidea, Coreoidea e Lygaeoidea (Schuh & Weirauch 2020).

Coreoidea contém percevejos grandes e robustos, sendo principalmente fitófagos. A superfamília é reconhecida pela presença de ocelos, numerosas veias na porção membranosa do hemiélitro, algumas vezes anastomosadas, peritrema e ostíolo da glândula odorífera desenvolvidos, todos os espiráculos abdominais posicionados ventralmente, tricobótrios arranjados em grupos de três nos esternitos abdominais III-VI e dois no VII, estes ainda estão posicionados submedianamente nos esternitos III-IV, póstero-lateralmente nos V-VI e

¹ A introdução segue as normas de formatação da Revista *Zoosystema*, disponíveis em: <<https://sciencepress.mnhn.fr/sites/default/files/periodiques/pdf/guidelines-zoosystema-en.pdf>>.

posteriormente no VII, nas fêmeas o ovopositor frequentemente tem forma de placa, exceto em Hyocephalidae e Stenocephalidae que é laciniado, e geralmente apresentam a espermateca em forma de bomba (Schaefer 1965; Schuh & Weirauch 2020). Há duas famílias extintas, Trisegmentatidae e Yruipopovinidae, e outras cinco incluindo cerca de três mil espécies modernas: Alydidae (284 espécies), Coreidae (2.576 espécies), Hyocephalidae (três espécies), Rhopalidae (236 espécies) e Stenocephalidae (30 espécies) (CoreoideaSF Team 2021). Estudos sugerem a monofilia de Coreoidea (Henry 1997; Gordon *et al.* 2016; Forthman *et al.* 2019), já outros apresentam resultados ambíguos (Li *et al.* 2005; Li *et al.* 2006). Há um único estudo incluindo todas as famílias (Henry 1997), o que resulta divergência entre as relações interfamiliares (Li 1997; Forthman *et al.* 2019).

Coreidae compreende 80% da diversidade de Coreoidea (CoreoideaSF Team 2021), com corpo robusto, alongado ou elíptico e espécies de tamanho grande (30 - 40 mm) ou ainda pequenas e delicadas (6 - 10 mm) (Brailovsky & Guerrero 2014; Fernandes *et al.* 2015; Costa & Barcellos 2017). A família é popularmente conhecida como percevejos pés-de-folha, por conta das expansões foliáceas presentes nas tíbias posteriores, mas o termo não se aplica a todas as espécies e uma variada morfologia pode ser observada nesse membro, como espinhos, tubérculos, sulcos e carenas (Fig. 1: a; b; d-g) (Brailovsky 1998; Brailovsky & Barrera 2009; Fernandes *et al.* 2015; Brailovsky & Perez-Gelabert 2019). Aspectos morfológicos peculiares podem ser observados nas antenas com expansões, no pronoto amplamente projetado e até mesmo em um notável dimorfismo sexual, sinalizado principalmente por características distintas nas pernas posteriores dos machos (Brailovsky 1998; Brailovsky 1999; Brailovsky 2010; Schuh & Weirauch 2020). Sua morfologia é caracterizada por uma cabeça pequena em relação ao corpo; búculas se estendendo além da inserção posterior da antena; antenas com quatro segmentos e inseridas acima de uma linha traçada através do olho; membrana dos hemiélitros com muitas veias longitudinais, algumas vezes anastomosadas; fêmures posteriores frequentemente aumentados, dilatados ou com espinhos; tíbias posteriores teretes ou ligeiramente a fortemente dilatadas; espiráculos abdominais ventrais; na genitália interna do macho há lobos membranosos no edeago, uma vesícula curta, algumas vezes espiralada e parâmeros variáveis na forma; a genitália feminina externa tem forma de placas, e na interna a espermateca apresenta apenas o flange proximal na bomba e ducto usualmente curto (Fernandes *et al.* 2015; Schuh & Weirauch 2020). Nas ninfas as aberturas das glândulas de cheiro abdominais dorsais localizam-se entre os tergitos IV/V e V/VI e os ovos apresentam um pseudopérculo, exceto Pseudophloeinae (Fernandes *et al.* 2015; Schuh & Weirauch 2020).

A família é sobretudo fitófoga, incluindo como principais fontes de alimento gimnospermas e angiospermas monocotiledôneas e dicotiledôneas, esta última sendo a mais comum (Mitchell 2000). A especificidade da planta hospedeira pode variar de exclusiva, um traço considerado primitivo, à polifagia extrema (Mitchell 2000; Fernandes *et al.* 2015), obtendo a seiva em diferentes partes da planta como: folhas, flores, frutos macios, vagens e ainda um misto destas (Schaefer & Mitchell 1983). Poucas são as espécies com hábitos alimentares seletivos para um único grupo de plantas, como *Chelinidea* spp. exclusivo de Cactaceae; em geral um único gênero inclui espécies oligófagas e polífagas (Mitchell 2000). Em relação às plantas cultivadas, os coreídeos não são considerados pragas primárias, e das mais de duas mil espécies apenas 82 são referenciadas como pragas potenciais ou prejudiciais (Mitchell 2000). Entretanto, os danos causados nas plantas podem gerar substanciais perdas econômicas, tanto em infestações altas e descontroladas, como em densidades populacionais menores como relatados para *Amblyopelta* spp. (Mitchell 2000). O que se refere a outras fontes alimentares, há relatos de coprofagia e necrofagia, sem que haja estudos aprofundando o entendimento sobre esses hábitos (Adler & Wheeler 1984; Belthoff & Ritchison 1991; Menezes-Netto *et al.* 2012; Steinbauer 1996). Algumas espécies receberam atenção como potenciais controladoras biológicas para plantas, contudo falhas na dispersão e especificação insuficiente para o hospedeiro não proporcionaram sucesso (Fernandes *et al.* 2015). Boa parte das plantas danificadas por coreídeos pode sofrer com ataque de patógenos oportunistas e não há relatos da transmissão de vírus (Mitchell 2000; Fernandes *et al.* 2015). Todavia, pesquisas indicam a transmissão de tripanossomatídeos superior a 80% por coreídeos, se comparado a outras famílias de insetos fitófagos. Podem também transmitir a bactéria *Serratia marcescens* Bizio, que causa a doença da videira amarela (Mitchell 2000; Bruton *et al.* 2003; Fernandes *et al.* 2015).

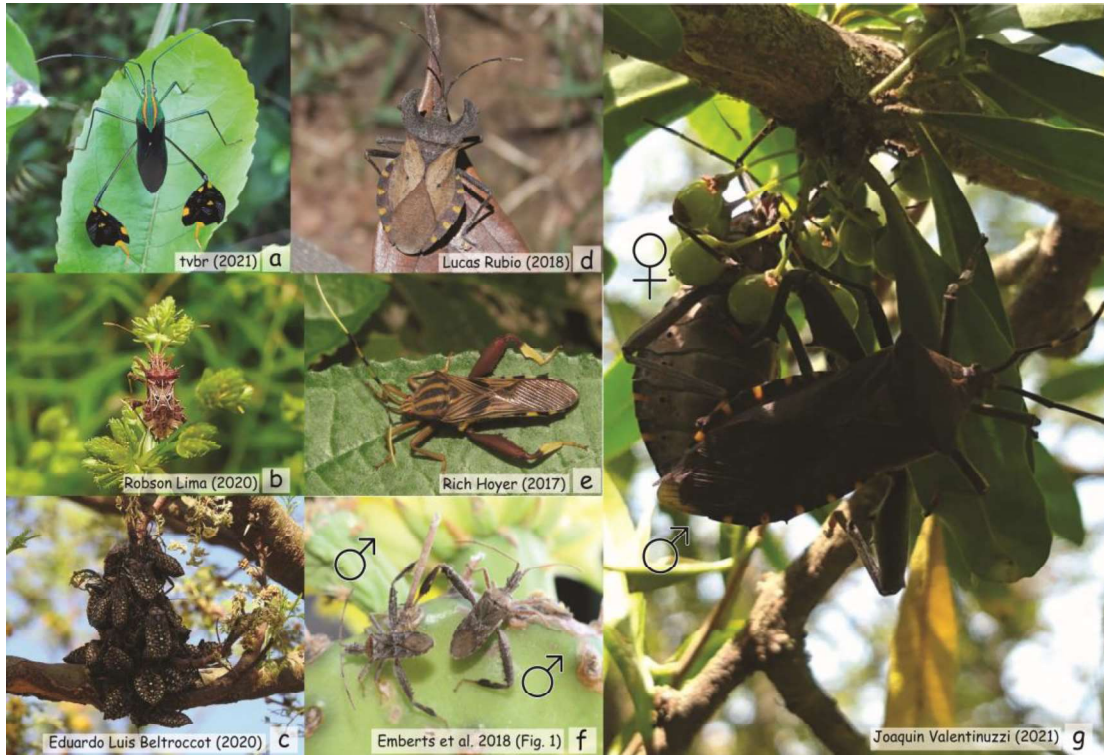


Figura 1. Amostra da diversidade morfológica e comportamental de Coreidae. a – *Diactor bilineatus* (Fabricius); b – *Vilga* sp.; c – *Pachylis* sp. (ninfas agregadas); d – *Menenotus diminutus* Walker; e – *Spathophora* sp.; f – *Narnia femorata* Stål (machos lutando); g – *Pachylis argentinus* Berg (casal em cópula). Créditos nas imagens.

Os coreídeos estão distribuídos em todos os continentes, exceto a Antártica, sendo que a maior diversidade de espécies é encontrada nas Américas, além do número aumentar acentuadamente das regiões temperadas para tropicais (CoreoideaSF Team 2021; Mitchell 2000). Nas regiões temperadas os adultos apresentam coloração marrom ou cinza, já nas tropicais, em geral, são bastante coloridos, inclusive com tonalidades metálicas (Mitchell 2000; Fernandes *et al.* 2015). As ninfas, em ambas as regiões, geralmente têm cores vivas, característica sugerida como de advertência (Mitchell 2000; Fernandes *et al.* 2015). Da eclosão do ovo até o estágio adulto, são observados cinco íntares ninfais e, especialmente nestes estágios, se observa o hábito gregário (Fig. 1: c) (Aldrich & Blum 1978; Miyatake 1992, 1995; Allen & Miller 2020). A agregação proporciona benefícios ao desenvolvimento dos juvenis, quando proporciona melhoria dos fatores abióticos, como umidade, e bióticos, como proteção contra predação (Fernandes *et al.* 2015; Allen & Miller 2020). Entre os principais inimigos naturais há espécies de vertebrados, como aves, e inúmeros invertebrados, como reduvídeos, aranhas, formigas, moscas taquinídeas parasitas e várias espécies de parasitóides de ovos nas famílias Encyrtidae, Eurytomidae e Platygastriidae (Mitchell 2000).

Apesar do vasto número de inimigos naturais, a proteção da prole é um comportamento ainda incerto entre as espécies da família. Sem sombra de dúvida, *Phyllomorpha laciniata* (Villers) é a espécie mais bem estudada sobre este aspecto, já que os machos carregam os ovos no dorso (Härdling & Kaitalab 2001; Garcia-Gonzalez & Gormendio 2003; Gormendio *et al.* 2008). Machos carregando ovos no dorso também foram observados em *Plumentis yurupucu* Brailovsky (Brailovsky 1989) e *Scolopocerus uhleri* Distant (Brailovsky *et al.* 1998) e em ambos os sexos de *Sephina pustulata* (Fabricius) (observação pessoal). Estudos que procuram compreender os fatores que levam machos e raras fêmeas a carregar os ovos são limitados na família (Hemmingsen 1947; Hui & Yeo 2016) e alguns são apenas registros fotográficos (Forthman *et al.* 2020; Syehandra 2021a, 2021b; Azman 2021).

Em termos taxonômicos, Coreidae foi estabelecido por Leach (1815) e incluía Rhopalidae e Alydidae como subfamílias. Classificações supragenéricas foram estabelecidas posteriormente (Brullé 1835; Costa 1838; Amyot & Serville 1843), sendo as propostas por Stål (1867, 1870) que incluía Meropachydidia, Mictidida, Placoscelidida, Alydida, Coreida e Pseudophloeida, as mais bem aceitas. No século XX, a sistemática clássica estabeleceu novas interpretações (Schaefer 1964; Stys 1964; Ahmad 1970; Schuh & Slater 1995) e atualmente quatro subfamílias são aceitas, Coreinae, Hydarinae, Meropachyinae e Pseudophloeinae (CoreoideaSF Team 2021). A monofilia da família foi demonstrada por estudos morfológicos e moleculares (Henry 1997; Li 1997; Fang & Nie 2007) (Fig. 2a). Contudo, outros trabalhos apoiam a não monofilia da família, criando incertezas acerca de suas relações com os demais Coreoidea (Li 1996; Li *et al.* 2005, 2006; Pan *et al.* 2007; Forthman *et al.* 2019) (Fig. 2b). As principais incertezas para a monofilia da família ocorrem para as relações de Hydarinae e Pseudophloeinae (Li 1997; Forthman *et al.* 2019). Ainda assim, nos principais catálogos e trabalhos taxonômicos da família Hydarinae e Pseudophloeinae estão junto a Coreidae (Cassis e Gross 2002; Packauskas 2010; Fernandes *et al.* 2015; Schuh & Weirauch 2020, CoreoideaSF Team 2021), classificação adotada nesta tese.

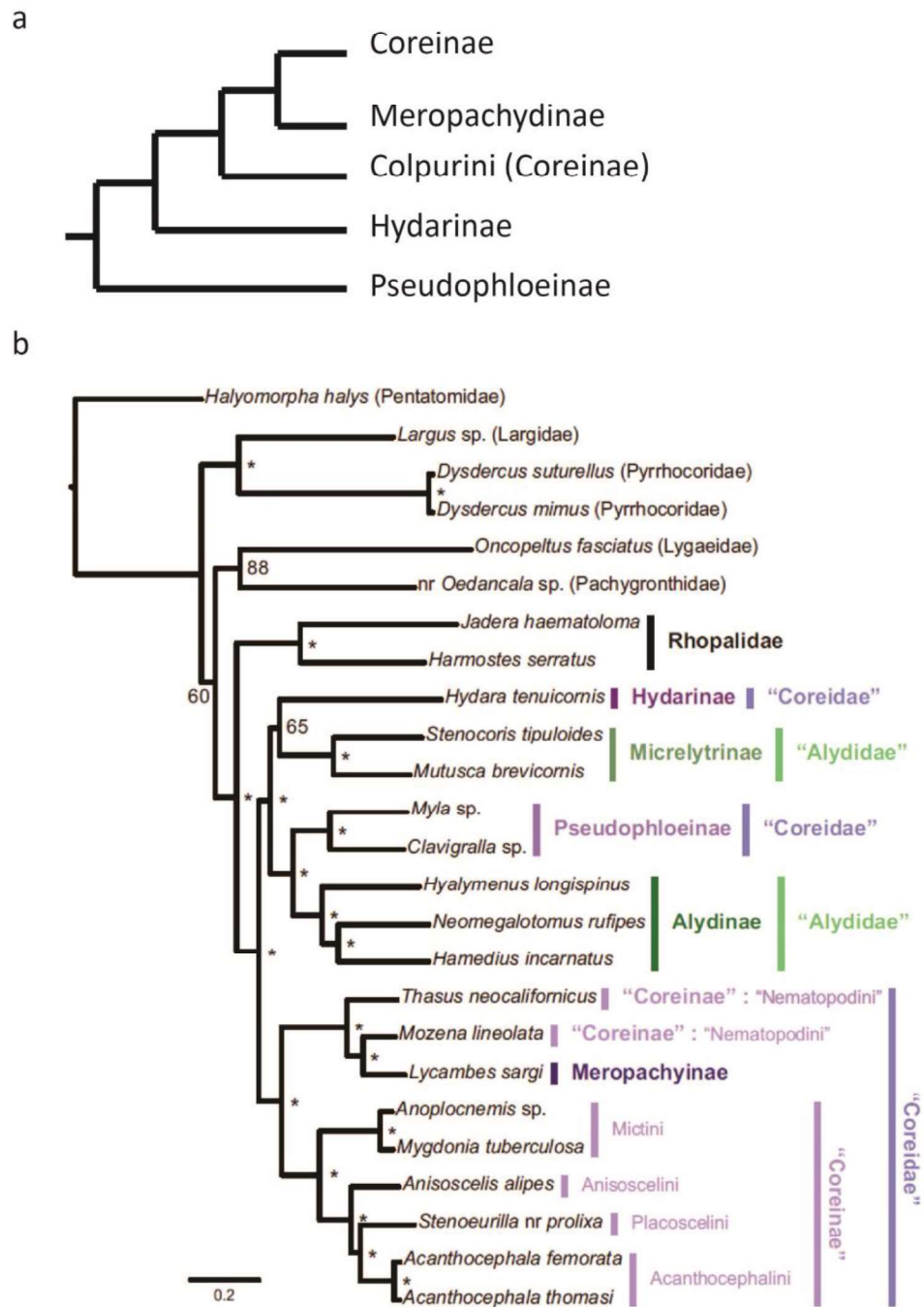


Figura 2. Hipóteses para as relações filogenéticas de Coreidae. a, Proposta de Li (1997 – Fig. 1); b, Proposta de Forthman *et al.* (2019 – Fig. 2). As imagens foram ajustadas para esta publicação.

Coreinae é a maior subfamília com 32 tribos e 379 gêneros, está distribuída mundialmente e concentra boa parte das discussões taxonômicas (Fernandes *et al.* 2015). Muitas tribos deste táxon já foram indicadas como possíveis subfamílias ou até mesmo classificadas como tal, entre elas Agriopocorini, Colpurini, Phyllomorphini e Procamptoni (Stys 1964; Ahmad 1970; Schuh & Slater 1995). Hydarinae foi reconhecida como subfamília por Ahmad (1970) e contempla apenas nove gêneros e 23 espécies, ocorrendo nas Américas,

Ásia e África, mas estudos têm sugerido diferentes ranques taxonômicos (Schaefer 1982; Li 1996; Fernandes *et al.* 2015; CoreoideaSF Team 2021). Meropachyinae está restrita às Américas com três tribos e 27 gêneros, sendo que pouco mais da metade destes é monotípico (CoreoideaSF Team 2021). Pseudophloeinae inclui algumas das menores espécies da família, com duas tribos e 28 gêneros, ocorre em todos os continentes, mas sua maior diversidade está no velho mundo. A revisão de Dolling (1986) aponta a subfamília como monofilética, mas sua posição como subfamília dentro de Coreidae é questionada (Li 1997). Modernas abordagens, incluindo dados morfológicos e moleculares, têm apresentado diferentes relações para as subfamílias e a validação de alguns dos seus status taxonômicos. O posicionamento de Meropachyinae como parte de Coreinae aparece como a mais nova discussão (Yang *et al.* 2012; Costa *et al.* 2020; Forthman *et al.* 2020). Forthman *et al.* (2020) apresentam uma das abordagens mais completas e modernas, apontando a parafilia e polifilia de subfamílias, tribos e gêneros, como Meropachyinae, Coreini, Hypselonotini e *Anasa* Amyot & Serville. Estas novas abordagens demonstram a grande lacuna de conhecimento sobre a sistemática de Coreidae, incluindo suas relações interespecíficas.

Nematopodini, que compreende alguns dos maiores coreídeos, se distingue das demais 32 tribos de Coreinae por possuir cabeça subquadrada; clipeo se projeta ligeiramente além das placas mandibulares; antenômeros desarmados, ocupando mais da metade anterior da cabeça; tubérculos oclares pequenos; glândulas metatorácicas ventrolaterais; peritrema com dois lobos completamente separados por uma depressão; fêmures posteriores robustos, principalmente nos machos, e os anteriores armados ventralmente com dois espinhos distais; tíbias algumas vezes dilatadas; abdome desarmado ventralmente; plica da fêmea, no sétimo esternito, curvada; parâmeros fortemente esclerotizados e relativamente delgados; conjuntiva do edeago com um par de pequenos escleritos dorsais, um par de grandes escleritos ventrais e um pequeno esclerito lateral; vésica curvada, mas não espiralada (O'Shea 1980; Fernandes *et al.* 2015). A tribo foi estabelecida por Amyot & Serville (1843) e incluía 12 gêneros, muitos destes posteriormente classificados em Mictini (Dallas & Gray 1852; Stål 1867, 1870, 1873; Uhler 1876; Distant 1881; Alayo Pastor 1967), Acanthocephalini (Stål 1867), Meropachyini (Meropachyinae) (Stål 1870) e Acanthocerini (Bergroth 1913). Mictini foi então revisada por O'Shea & Schaefer (1978) e com base nas características das pernas e genitália masculina, propuseram a revalidação de Acanthocerini e Nematopodini como tribos do Novo Mundo, e Mictini restrita ao Velho Mundo. Nematopodini foi revisada por O'Shea (1980), que recuperou três grupos para a tribo: *Nematopus* Berthold, *Pachylis* Le Peletier & Serville e *Piezogaster* Amyot & Serville. Atualmente a tribo inclui os gêneros: *Cnemyrtus* Stål; *Curtius*

Stål; *Grammopoecilus* Stål; *Himella* Dallas; *Melucha* Amyot & Serville; *Meluchamixia* Brailovsky; *Mozena* Amyot & Serville; *Nectoquintius* Brailovsky & Barrera; *Nematopus* (gênero-tipo); *Neoquintius* Brailovsky & Barrera; *Ouranion* Kirkaldy; *Pachylis*; *Papeocoris* Brailovsky; *Piezogaster*; *Quintius* Stål; *Saguntus* Stål; *Stentoquintius* Brailovsky & Barrera; *Thasopsis* O'Shea; *Thasus* Stål; *Tovarocoris* Brailovsky; *Vivianadema* Brailovsky; e *Wilcoxina* O'Shea. Contudo, análises recentes têm sugerido a parafilia da tribo, pois espécies de diferentes tribos, como Discogastrini, Spartocerini e Meropachyini (Meropachyinae), se posicionam entre os seus gêneros (Yang *et al.* 2012; Costa *et al.* 2020; Forthman *et al.* 2020). O entendimento das relações internas de Nematopodini carece de mais estudos filogenéticos, e a taxonomia clássica ainda é usada para seu arranjo sistemático e taxonômico.

Dentre os gêneros de Nematopodini, *Pachylis* tem registro apenas para a região Neotropical e contempla dez espécies, sendo *P. obscura* Spinola e *P. striatus* (Thunberg) consideradas *incertae sedis* (Brailovsky & Guerrero 2014). O gênero tem histórico taxonômico compartilhado com *Thasus*, *Molchina* e *Spathophora* (Meropachyinae), mas carece de estudos acerca de suas relações filogenéticas com estes e outros gêneros. Juntamente com *Thasus*, *Pachylis* reúne as maiores espécies de Nematopodini, com indivíduos podendo apresentar mais de 30 mm de comprimento (O'Shea 1980). *Pachylis* tem como principais características as tíbias posteriores dilatadas na curvatura interna, a superfície ventral dos fêmures posteriores inerme, antenômeros III dilatados, e ângulos umerais nunca expandidos como uma asa (Brailovsky & Guerrero 2014). A morfologia de *Pachylis* é muito similar a de *Thasus*, sendo que estes se distinguem apenas por uma diferença na projeção da dilatação das tíbias posteriores. Ambos passaram por revisões taxonômicas, onde sua similaridade e relação como grupos “aparentados” foi brevemente discutida (Brailovsky *et al.* 1994; Brailovsky & Guerrero 2014). Investigar as relações filogenéticas entre as espécies de ambos os gêneros deve auxiliar nas decisões acerca de sua sistemática e taxonomia.

Assim como em *Pachylis*, muitos outros coreídeos exibem uma variedade de formas para as pernas posteriores, como expansões foliáceas, carenas, espinhos e tubérculos, observadas em ambos os sexos, mas geralmente maiores e robustas nos machos (Triplehorn & Johnson 2010) (Fig. 1: f; g). Tais traços são usados na defesa contra predadores e disputa por locais de alimentação (Mitchell 1980; Miller 2013). Nos machos, ainda são empregadas como armamentos nas batalhas intraespecíficas, com intuito de monopolizar recursos atrativos às fêmeas (Fig. 1: f) (Mitchell 1980; Fujisaki 1981; Miyatake 1992, 1995, 1997; Eberhard 1998; Procter *et al.* 2012; Miller 2013; Sasson *et al.* 2016). Estas estruturas são amplamente empregadas em descrições e na distinção entre táxons (por exemplo: Packauskas 1994;

Brailovsky & Barrera 2004), mas estudos contemporâneos têm buscado compreender diferentes aspectos associados a elas. Os primeiros estudos procuravam descrever o comportamento de machos no contexto da luta, ao fazerem uso das pernas posteriores armadas (Mitchell 1980; Fujisaki 1981; Miyatake 1992, 1995, 1997; Eberhard 1998). As disputas entre machos têm sido consideradas impulsionadoras do dimorfismo sexual na família, marcado principalmente por estas estruturas (Mitchell 1980; Fujisaki 1981; Miyatake 1992, 1995, 1997; Eberhard 1998). Pesquisas ainda mais recentes buscaram compreender como as variações na morfologia têm influenciado o sucesso dos machos em obter parceiras e quais possíveis formas de seleção estão atuando nesses traços, dentro das populações (Rodrigues *et al.* 2005; Procter *et al.* 2012; Miller 2013; Somjee *et al.* 2015; Miller *et al.* 2016; Sasson *et al.* 2016; Cirino *et al.* 2021; Miller *et al.* 2021; Woodman *et al.* 2021). A defesa territorial foi observada em seis espécies (Mitchell 1980; Fujisaki 1981; Miyatake 1992, 1995, 1997; Eberhard 1998; Miller & Emlen 2010; Procter *et al.* 2012) e todas apresentam pernas posteriores armadas e sexualmente dimórficas; logo, acredita-se que a defesa territorial possa ser difundida na família. Altos valores alométricos também são registrados para as pernas posteriores dos machos (McLain *et al.* 1993; Eberhard 1998), fato que no decorrer do tempo evolutivo e associado a diferentes fatores pode levar a modificações (Futuyma 1992; Emlen 2008; Miller 2013; Gillespie *et al.* 2014; Emberts *et al.* 2020).

A rica morfologia exibida pelas tíbias e fêmures posteriores dos machos de Coreidae podem ser analisadas com o uso da morfometria geométrica. O método é uma excelente ferramenta para capturar melhor as variações da forma, respeitando os conceitos básicos de homologia, sendo capaz de produzir dados mais precisos e que podem ser empregados em uma série de análises (MacLeod & Forey 2003; Rodrigues *et al.* 2005; Murta-Fonseca & Fernandes 2016; Genevcius *et al.* 2016). As variáveis a serem analisadas podem ser obtidas por diferentes métodos de sobreposição, que no geral eliminam efeitos de posição, tamanho e rotação (Bookstein 1982; Monteiro & Reis 1999; Fornel & Cordeiro-Estrela 2012). Um destes é o método a distância de Procrustes (*Generalized Procrustes Analysis* – GPA), que é capaz de remover os parâmetros de translação e rotação (Bookstein 1982; Adams *et al.* 2004). O produto resultante são as diferenças na forma, apresentadas através das coordenadas de marcos anatômicos, quando estes são usados (Fornel & Cordeiro-Estrela 2012). As diferenças entre os contornos da forma podem ser sutis e associar o critério *thin-plate spline* permite minimizar a energia de deformação (redundância) ao deslizar entre pontos de referência, como *semilandmarks* (Bookstein 1989, 1991; Zelditch *et al.* 2012). O método preserva as relações entre os elementos da forma e detecta as mínimas diferenças (Bookstein 1989, 1991; Adams

& Fuck 1997; Fornel & Cordeiro-Estrela 2012; Zelditch *et al.* 2012). Com as coordenadas resultantes da GPA diversas análises estatísticas podem ser feitas (Monteiro & Reis 1999), como taxas evolutivas (Adams 2014).

A análise de componentes principais (*Principal Component Analysis* – PCA) (Monteiro & Reis 1999) procura ordenar variáveis sem um fator *a priori* como hipótese, ou seja, resume as muitas variáveis em poucas (Monteiro & Reis 1999; Fornel & Cordeiro-Estrela 2012). Sendo assim, os inúmeros dados de forma obtidos pelos métodos de morfometria geométrica, podem ser ordenados da maior para menor variação, em um número muito menor de variáveis independentes (Felsenstein 1985; Garland & Ives 2000; Revell 2009). Contudo, se compreende que as espécies não são unidades independentes, logo suas diferenças também não podem ser. Filogenias associadas a dados moleculares permitem estimar distâncias relativas entre espécies, e associar fósseis viabiliza a calibração dos tempos de divergência entre as espécies (Wheeler 2012). A calibração das distâncias de uma filogenia produz uma árvore ultramétrica, onde é possível identificar ancestrais e em quais pontos ocorrem as divergências ao longo do tempo evolutivo (Viana *et al.* 2005). Atribuir uma filogenia à PCA (*phylogenetic principal component analysis* - pPCA) (Revell 2009) permite observar as mudanças da forma em um contexto filogenético, ou seja, se espécies aparentadas apresentam ou não morfologias similares (Garland & Ives 2000).

As taxas evolutivas permitem quantificar o acúmulo de variância de uma característica ao longo do tempo (Adams 2014). Com a matriz de distâncias de dados multivariados (*Q-mode*), resultante da GPA, é possível calcular as taxas líquidas de evolução ($\sigma_{2\text{mult}}$), sob um modelo de movimento browniano (Adams 2014; Denton & Adams 2015).

Comparar taxas evolutivas associadas aos registros de mudança da forma ao longo de um filomorfoespaço permite encontrar padrões evolutivos. Sob estes padrões é possível discutir hipóteses de seleção, associadas às já existentes, aspectos comportamentais e de desenvolvimento. Para Coreidae e muitos outros insetos, dotados de armamentos para disputas entre machos, informações sobre estes padrões são inexistentes ou ainda pouco compreendidos.

O objetivo deste trabalho foi testar a monofilia de *Pachylis*, com o uso de dados morfológicos e do método cladístico. O grupo externo contou com táxons historicamente relacionados e de morfologia similar como *Thasus*, o que permitiu testar relações de parentesco historicamente questionadas e com outros táxons. Como consequência dos resultados uma redescrição do gênero se faz necessária, bem como a investigação de possíveis sinonímias entre suas espécies. Por fim, foram analisadas as taxas evolutivas e as mudanças

da forma das pernas posteriores masculinas de Coreidae, com o intuito de investigar e discutir possíveis padrões evolutivos.

Estrutura da tese

O primeiro capítulo apresenta uma análise cladística para *Pachylis* a fim de testar sua monofilia e relações com *Thasus*. Para isso foram incluídas 40 espécies de outros gêneros de Nematopodini e de diferentes tribos de Coreinae e Meropachyinae. Como resultado, a monofilia do gênero é discutida, sua redescrição é proposta, incluindo uma lista de espécies e suas respectivas listas sinonímicas. Anteriormente à análise cladística, é proposta a sinonímia de duas espécies. Por fim, são remodeladas as chaves de identificação existentes em uma única chave (propostas por: Schaefer & Packauskas 1997; Brailovsky & Guerrero 2014; Brailovsky *et al.* 1994), permitindo a identificação das espécies de *Pachylis*. Esse trabalho foi submetido a *Zoosystema* e está em revisão.

O segundo capítulo será submetido à *Biology Letters* e traz uma análise de aspectos macroevolutivos das pernas posteriores armadas dos machos de Coreidae. Busca-se compreender se as pernas posteriores dos machos exibem maiores taxas evolutivas, por conta de sua marcante morfologia e como se dá a distribuição da forma. Para isso, são analisados componentes da forma em um filomorfoespaço, e comparadas as taxas evolutivas entre fêmures e tíbias de machos com a genitália, sujeita supostamente a rápidas taxas evolutivas, e pernas femininas, cório e escutelo, com menores taxas. Os resultados deste trabalho trazem novas perspectivas sobre aspectos macroevolutivos de Coreidae e outros insetos armados.

REFERÊNCIAS

- Adams D.C. 2014. — Quantifying and comparing phylogenetic evolutionary rates for shape and other high-dimensional phenotypic data. *Systematic Biology* 63(2) 166–177. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt105>
- Adams D.C. & Funk D.J. 1997. — Morphometric Inferences on Sibling Species and Sexual Dimorphism in *Neochlamisus bebbianae* Leaf Beetles: Multivariate Applications of the Thin-Plates Spline. *Systematic Biology* 46(1): 180–194.

- <https://doi.org/10.1093/sysbio/46.1.180>
- Adams D.C., Rohlf F.J. & Slice D.E. 2004. — Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *Italian Journal of Zoology* 71: 5–16. <https://doi.org/10.1080/11250000409356545>
- Adler P. H. & Wheeler A. G. Jr. 1984. — Extra-phytophagous Food Sources of Hemiptera-Heteroptera: Bird Droppings, Dung, and Carrion. *Journal of the Kansas Entomological Society* 57(1): 21–22.
- Ahmad I. 1970. — Some aspects of the female genitalia of *Hygia* Uhler 1861 (Coreidae, Colpurinae) and their bearing on classification. *Pakistan Journal Zoology* 2: 235–243.
- Alayo Pastor D. 1967. — Catálogo de la fauna de Cuba XXV. Los hemipteros de Cuba VIII. Familia Coreidae. Museo “Felipe Poey” Trabajo de Divulgação 56: 1–49.
- Aldrich J. R. & Blum M. S. 1978. — Aposematic Aggregation of a Bug (Hemiptera: Coreidae): The Defensive Display and Formation of Aggregations. *Biotropica* 10(1): 58–61. <https://doi.org/10.2307/2388106>
- Allen P.E. & Miller C.W. 2020. — The hidden cost of group living for aggregating juveniles in a sexually dimorphic species. *Biological Journal of the Linnean Society* 131: 39–49. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa090>
- Amyot C. J. -B. & Serville J. -G. A. 1843. — Hémiptères. in Suites à Buffon (ed.). *Histoire naturelle des insectes*. Fain et Thunot, França, 681 p.
- Azman N. 2021. — PuzzlePix Kft, Kép azonosítója 1793016412, Squash bug (Coreidae) guarding its eggs. Available from: <http://shutterstock.puzzlepix.hu/kep/1793016412> (Nov.2021).
- Belthoff J. R. & Ritchison G. 1991. — *Acanthocephala terminalis* (Coreidae) associated with eastern screech-owl droppings. *Journal of the Kansas Entomological Society* 64: 458–459.
- Beltrocco E. L. 2020. — iNaturalist: elbeltrocco. Available from: <https://www.inaturalist.org/photos/97530903> (May.2022).
- Bergroth E.E. 1913. — Supplementum Catalogi Heteropterurum Bruxellensis. *Mémoires de la Société Entomologique de Belgique* 2: 125–183.
- Bookstein F.L. 1982. — Foundations of Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 451–470. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.002315>
- Bookstein F. L. 1989. — Principal warps: thinplate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, 11: 567–585. <https://doi.org/10.1109/34.24792>
- Bookstein F.L. 1991. — Morphometric tools for landmark data. *Geometry and Biology*.

- Cambridge University Press, New York, 435 p.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511573064>
- Brailovsky H. 1989. — Nuevos arreglos tribales dentro de la familia Coreidae y descripción de dos especies nuevas Sudamericanas (Hemiptera-Heteroptera). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 59(2): 159–180.
- Brailovsky H. 1998. — Systematics of the Southern African Hydarini (Insecta: Heteroptera: Coreidae: Coreinae). *Reichenbachia Staatliches Museum für Tierkunde Dresden*, 26: 165–173.
- Brailovsky H. 1999. — The tribe Meropachydini with descriptions of five new genera, synonymical notes, and a key to the genera (Heteroptera: Coreidae: Meropachydinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 101(3): 573–594.
- Brailovsky H. 2010. Review of the Neotropical genus *Euagona* Dallas (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Spartocerini) with description of one new species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 112:1-9. <https://doi.org/10.4289/0013-8797-112.1.1>
- Brailovsky H. & Barrera E. 2004. — Six new species of *Leptoglossus* Guérin (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Coreinae: Anisoscelini). *Journal of the New York Entomological Society* 112: 56–74. [https://doi.org/10.1664/0028-7199\(2004\)112\[0056:SNSOLG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1664/0028-7199(2004)112[0056:SNSOLG]2.0.CO;2)
- Brailovsky H. & Barrera E. 2009. — New Species of *Merocoris* (*Merocoris*) Perty from Brazil, with Keys to Known Subgenera and Species of the Tribe Merocorini (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Meropachyinae). *Florida Entomologist* 92(1): 134–138. <https://doi.org/10.1653/024.092.0120>
- Brailovsky H. & Guerrero I. 2014. — Revisión del género *Pachylis* con descripción de dos especies nuevas, sinonimias y datos de distribución (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Nematopodini). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 363–382. <https://doi.org/10.7550/rmb.41466>
- Brailovsky H., León G.O., Barrera E. & Mayorga C. 1998. — Estadios ninfales de los coreidos del valle de Tehuacán, Puebla, México (Hemiptera - Heteroptera). III. *Anasa ruficornis* y *Scolopocerus uhleri*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 69(1): 53–64.
- Brailovsky H. & Perez-Gelabert D.E. 2019. — A review of the Coreidae of Hispaniola (Hemiptera: Heteroptera), with description of one new species, new distributional records, and a key to the subfamilies, tribes, genera and species. *Zootaxa* 4568(2): 201–241.

- <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4568.2.1>
- Brailovsky H., Schaefer C. W., Barrera E. & Packauskas R. 1994. — A revision of the genus *Thasus* (Hemiptera: Coreidae: Coreinae: Nematopodini). *Journal of the New York Entomological Society* 102: 318–343.
- Brullé G.A. 1835. — Histoire naturelle des insectes, traitant de leur organisation et de leurs mœurs en général. Audouin, M. V. (ed.) Comprenant leur classification et la description des espèces. Edition 9. F.D. Pillot, Paris, 415 p.
- Brusca R.C., Moore W. & Shuster S.M. 2018. *Invertebrados*. Edition 3. Editora Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro. 1010p.
- Bruton B.D., Mitchell F., Fletcher J., Pair S.D., Wayadande A., Melcher U., Brady J., Bextine B. & Popham T.W. 2003. — *Serratia marcescens*, a phloem-colonizing, squash bug-transmitted bacterium: causal agent of cucurbit yellow vine disease. *Plant Disease* 87: 937–944. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2003.87.8.937>
- Cassis G. & Gross G. 2002. — Hemiptera: Heteroptera (Pentatomomorpha). In Houston & Wells (ed.), *Zoological Catalogue of Australia*. Volume 27, 3B. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia, 737 p.
- Cirino L.A., Lenga S.H. & Miller C.W. 2021. — Do males that experience weapon damage have greater reproductive potential than intact males in polygynous scenarios? *Behavioral Ecology & Sociobiology* 75: 1-8. <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03019-y>
- CoreoideaSF Team. Coreoidea Species File Online. Version 5.0/5.0. Available from: <http://Coreoidea.SpeciesFile.org> (Dez.2021).
- Costa A. 1838. — *Cimicum regni neapolitani*. Napoli, Centuria, 41 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.66013>
- Costa W.S. & Barcellos A. 2017. — Contributions to the taxonomy of *Vilga Stål* (Hemiptera, Coreidae, Pseudophloeinae) with the description of a new species from southern Brazil. *Zootaxa* 4353(1): 174–186. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4353.1.11>
- Costa W. S., Barcellos A. & Brailovsky H. 2020. — Cladistic analysis of *Spartocerini* Amyot & Serville 1843 (Hemiptera, Coreidae, Coreinae). *Insect Systematics & Evolution* 52(3), 298-334. <https://doi.org/10.1163/1876312X-bja10011>
- Dallas W. S. & Gray J. E. 1852. — List of the specimens of Hemipterous Insects in the Collection of the British Museum. in TAYLOR & FRANCIS (ed.), *Catalog of Hemiptera*. Trustees, London, 592p.
- Denton J. S. S. & Adams D. C. 2015. — A new phylogenetic test for comparing multiple high-dimensional evolutionary rates suggests interplay of evolutionary rates and

- modularity in lanternfishes (Myctophiformes; Myctophidae). *Evolution* 69: 2425–2440. <https://doi.org/10.1111/evo.12743>
- Distant W.L. 1881. — Neotropical Pentatomidae and Coreidae. *Transactions of the Entomological Society of London* 3: 391–396. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1881.tb03216.x>
- Dolling W. 1986. — The tribe Pseudophloeini (Hemiptera: Coreidae) in the Old World Tropics with a discussion on the distribution of the Pseudophloeinae. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology* 53: 151–212.
- Eberhard W. 1998. — Sexual Behavior of *Acanthocephala declivis* Guatemalana (Hemiptera: Coreidae) and the Allometric Scaling of their Modified Hind Legs. *Annals of the Entomological Society of America* 91(6): 863–871. <https://doi.org/10.1093/aesa/91.6.863>
- Embets Z. St., Mary C. M., Howard C. C., Forthman M. P., Bateman B., Somjee U., Hwang W., Li D., Kimball R. & Miller C. W. 2020. — The evolution of autotomy in leaf-footed bugs. *Evolution* 74: 897–910. <https://doi.org/10.1111/evo.13948>
- Embets Z., Mary M. M. St., Herrington T. J. & Miller C. 2018. — Males missing their sexually selected weapon have decreased fighting ability and mating success in a competitive environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72:81. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2494-6>
- Emlen D. L. 2008. — The Evolution of Animal Weapons. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39(1): 387–413. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173502>
- Fang X. & Nie X. 2007. — Molecular Phylogenetic Research of Partial Species of Coreidae (Hemiptera: Heteroptera) Inferred from COII Gene. *Journal of Fuyang Teachers College (Natural Science)* 24(3): 48–51.
- Felsenstein J. 1985. — Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 152(1): 1–15. <https://doi.org/10.1086/284325>
- Fernandes J. A. M., Mitchell P. L., Livermore L. & Nikunlassi M. 2015. — Leaf-Footed Bugs (Coreidae). in Panizzi A. R. & Grazia J. (ed.) *True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics*. Springer, Piracicaba, Brazil: pp. 549–605. https://doi.org/10.1007/978-94-017-9861-7_19
- Fornel R. & Cordeiro-Estrela P. 2012. — Morfometria geométrica e a quantificação da forma dos organismos. in Marinho, J.R, Hepp L. U. & Fornel R. (ed.). *Temas em Biologia: Edição comemorativa aos 20 anos do Curso de Ciências Biológicas e aos 5 anos do PPG-Ecologia da URI Campus de Erechim*. Erechim, EDIFAPES, 101–120 pp. 10.13140/2.1.1793.1844

- Forthman M., Miller C. W. & Kimball R. T. 2019. — Phylogenomic analysis suggests Coreidae and Alydidae (Hemiptera: Heteroptera) are not monophyletic. *Zoologica Scripta* 48: 520–534. <https://doi.org/10.1111/zsc.12353>
- Forthman M., Miller C. W. & Kimball R. 2020. — Phylogenomics of the Leaf-Footed Bug Subfamily Coreinae (Hemiptera: Coreidae). *Insect Systematics and Diversity* 4(4): 1–15. <https://doi.org/10.1093/isd/ixaa009>
- Fujisaki K. 1981. — Studies on the mating system of the winter cherry bug, *Acanthocoris sordidus* Thunberg (Heteroptera: Coreidae) II. Harem defence polygyny. *Researches on Population Ecology* 23: 262–279. <https://doi.org/10.1007/BF02515630>
- Futuyma D.J. 1992. — *Biologia evolutiva*. Edition 2. Sociedade Brasileira de Genética/CNPq, Ribeirão Preto. 631 p.
- Garland T. & Ives A. 2000. — Using the Past to Predict the Present: Confidence Intervals for Regression Equations in Phylogenetic Comparative Methods. *The American Naturalist* 155(3): 347–363. <https://doi.org/10.1086/303327>
- García-González F. & Gomendio M. 2003. — A field test of the intraspecific brood parasitism hypothesis in the golden egg bug (*Phyllomorpha laciniata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53(5): 332–339. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0566-z>
- Genevicius B., Caetano D. S. & Schwertner C. F. 2016. — Rapid differentiation and asynchronous coevolution of male and female genitalia in stink bugs. *European Society for Evolutionary Biology* 30(3): 461–473. <https://doi.org/10.1111/jeb.13026>
- Gillespie S., Tudor M., Moore A. & Miller C. 2014. — Sexual selection is influenced by both developmental and adult environments. *Evolution* 68: 3421–3432. <https://doi.org/10.1111/evo.12526>
- Gomendio M., Garcí'A-Gonza' Lez F., Reguera P. & Rivero A. 2008. — Male egg carrying in *Phyllomorpha laciniata* is favoured by natural not sexual selection. *Animal Behaviour* 75: 763–770. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.12.029>
- Gordon E. R. L., McFrederick Q., & Weirauch C. 2016. — Phylogenetic Evidence for Ancient and Persistent Environmental Symbiont Reacquisition in Largidae (Hemiptera: Heteroptera). *Applied and Environmental Microbiology* 82(24): 7123–7133. <https://doi.org/10.1128/AEM.02114-16>
- Grazia J. & Fernandes J.A.M. 2012. — Subordem Heteroptera. in Rafael J.A., Melo G.A.R. Carvalho C.J.B., Casari S.A. & Constantino R. (ed.). *Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia*. Holos Editora, Ribeirão Preto, 810 p.
- Grazia, J., Cavichioli, R. R., Wolff, V. R. S., Fernandes, J. A. M. & Takyia, D. M. 2012.

- Hemiptera Linnaeus, 1758. in: Rafael, J. A., (ed) *Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia*. Holos, Ribeirão Preto, 347–406.
- Grimaldi D. & Engel M. S. 2005. — *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, New York and Cambridge, 770 p.
- Härdling R. & Kaitala A. 2001. — Conflict of interest between sexes over cooperation: A supergame on egg carrying and mating in a coreid bug. *Behavioral Ecology* 12(12): 659–665. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.6.659>
- Hemmingsen A. M. 1947. — Plant bug guarding eggs and offspring and shooting anal jets (*Physomerus grossipes* F., Coreidae). *Entomol Medd* 25: 200
- Henry T. J. 1997. — Phylogenetic analysis of family groups within the infraorder Pentatomomorpha (Hemiptera: Heteroptera), with emphasis on the Lygaeoidea. *Annals of the Entomological Society of America* 90: 275–301. <https://doi.org/10.1093/aesa/90.3.275>
- Hoyer R. 2017. — iNaturalist: birdernaturalist. Available from: <https://www.inaturalist.org/photos/11842142> (May.2022)
- Hui T. H. & Yeo J. W. L. 2016. — Sweet-potato bugs infesting sea morning glory at Kent Ridge. *Singapore Biodiversity Records*: 28–29.
- Leach W. E. 1815. — Entomology. in Brewster D. (ed), *Edinburgh encyclopaedia*. Blackwood, Toronto, 172 p.
- Li X. 1996. — Cladistic analysis and higher classification of Coreoidea. *Entomologia Sinica* 3: 283–292. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.1996.tb00277.x>
- Li X. Z. 1997. — Cladistic analysis of the phylogenetic relationships among the tribal rank taxa of Coreidae (Hemiptera-Heteroptera: Coreoidea). *Acta Zootaxonomica Sinica* 22: 60–68.
- Li H.-M., Deng R.-Q. & Wang X.-Z. 2006. — Phylogenetic relationships of the Pentatomomorpha (Hemiptera:Heteroptera) inferred from nuclear 18S rDNA Sequences. *Zoological Research* 27: 307–316.
- Li H.-M., Deng R.-Q., Wang J.-W., Chen Z.-Y., Chen Z.-Y., Jia F.-L. & Wang X.-Z. 2005. — A preliminary phylogeny of the Pentatomomorpha (Hemiptera: Heteroptera) based on nuclear 18S rDNA and mitochondrial DNA sequences. *Molecular phylogenetics and evolution* 37: 313–326. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.07.013>
- Lima R. 2020. — iNaturalist: robsonlima. Available from: <https://www.inaturalist.org/photos/126823277>. (May.2022)
- MacLeod N. & Forey P.L. 2003. — *Morphology, shape and phylogeny*. Boca Raton, London, 308 p. <https://doi.org/10.1201/9780203165171>

- McLain D. K., Burnette L. B. & Deeds D. A. 1993. — Within season variation in the intensity of sexual selection on body size in the bug *Margus obscurator* (Hemiptera, Coreidae). *Ethology Ecology & Evolution* 5: 75–86. <https://doi.org/10.1080/08927014.1993.9523115>
- Menezes-Netto A.C., Varella A.C. & Fernandes O.A. 2012. — Maize-dwelling insects omnivory in *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) egg masses. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 55: 97–100. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132012000100012>
- Miller C. W. 2013. — VII.5 – Sexual Selection: Male-Male Competition. in Losos, J. (ed.) *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton University Press, New Jersey, . pp. 641 – 646. <https://doi.org/10.1515/9781400848065-089>
- Miller C. W. & Emlen D. J. 2010. — Across- and within-population differences in the size and scaling relationship of a sexually selected trait in *Leptoscelis tricolor* (Hemiptera: Coreidae). *Annals of the Entomological Society of America* 103: 209–215. <https://doi.org/10.1603/AN09039>
- Miller C. W., Joseph P.N. & Emberts Z. 2021. — Trade-offs between weapons and testes do not manifest at high social densities. *Journal of Evolutionary Biology* 34: 726–735. <https://doi.org/10.1111/jeb.13790>
- Miller C.W., McDonald G. C. & Moore A. J. 2016. — The tale of the shrinking weapon: seasonal changes in nutrition affect weapon size and sexual dimorphism, but not contemporary evolution. *Journal of Evolutionary Biology* 29: 2266–2275. <https://doi.org/10.1111/jeb.12954>
- Mitchell P. 1980. — Combat and Territorial Defense of *Acanthocephala femorata* (Hemiptera: Coreidae). *Annals of the Entomological Society of America* 73: 404–408. <https://doi.org/10.1093/aesa/73.4.404>
- Mitchell P. 2000. — Chapter 11: Leaf-Footed Bugs (Coreidae). in Schaefer C. W. & Panizzi A. R. (ed) *Heteroptera Economic Importance*. Boca Raton, New York, 337–403.
- Miyatake T. 1992. — Overwintering aggregations of the leaf-footed plant bug, *Leptoglossus australis* Fabricius (Heteroptera: Coreidae) in Okinawa Island. *Proceedings of the Association for Plant Protection of Kyushu* 38: 118–121. <https://doi.org/10.4241/kyubyochu.38.118>
- Miyatake T. 1995. — Territorial mating aggregation in the bamboo bug, *Notobitus meleagris*, Fabricius (Heteroptera: Coreidae). *Journal of Ethology* 13: 185–189. <https://doi.org/10.1007/BF02350111>
- Miyatake T. 1997. — Functional Morphology of the Hind Legs as Weapons for Male

- Contests in *Leptoglossus australis* (Heteroptera: Coreidae). *Journal of Insect Behavior* 10(5): 727–735. <https://doi.org/10.1007/BF02765389>
- Monteiro L.R. & Reis S.F. 1999. — *Princípios de Morfometria Geométrica*. Holos, Ribeirão Preto, 189 p.
- Murta-Fonseca R. & Fernandes D. 2016. — The skull of *Hydrodynastes gigas* (Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (Serpentes: Dipsadidae) as a model of snake ontogenetic allometry inferred by geometric morphometrics. *Zoomorphology* 135: 233–241. <https://doi.org/10.1007/s00435-015-0297-0>
- O'Shea R. 1980. — A generic revision of the Nematopodini (Heteroptera: Coreidae: Coreinae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 15: 197–225. <https://doi.org/10.1080/01650528009360574>
- O'Shea R. & Schaefer C.W. 1978. — The Mictini Are Not Monophyletic (Hemiptera: Coreidae: Coreinae). *Annals of the Entomological Society of America* 71: 776–784. <https://doi.org/10.1093/aesa/71.5.776>
- Packauskas R. 1994. — Key to the subfamilies and tribes of the new world Coreidae (Hemiptera), with a checklist of published keys to genera and species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 96: 44–53.
- Packauskas R. 2010. — *Catalog of the Coreidae, or Leaf-Footed Bugs, of the New World*. *Fort Hays Studies* 5: 1–254.
- Pan X.; Guan J. & Su F. 2007. — Discussion on the phylogeny of partial species of Coreinae and Mictinae based on sequences of cytochrome b gene (Hemiptera: Coreidae). *Sichuan Journal of Zoology* 26: 516–519.
- Procter D., Moore A. & Miller C. 2012. — The form of sexual selection arising from male-male competition depends on the presence of females in the social environment. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 803–812. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02485.x>
- Revell L. 2009. — Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. *Evolution* 63(12): 3258–3268. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00804.x>
- Rodrigues D., Sanfelice D., Monteiro L. & Moreira G. 2005. — Ontogenetic Trajectories and Hind Tibia Geometric Morphometrics of *Holymeria clavigera* (Herbst) and *Anisoscelis foliacea marginella* (Dallas) (Hemiptera: Coreidae). *Neotropical Entomology* 34(5): 769–776. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2005000500008>
- Rubio L. 2018. — iNaturalist: lrubio7. Available from: <https://www.inaturalist.org/photos/28466219>. (May.2022)
- Sasson D., Munoz P., Gezan S. & Miller C. 2016. — Resource quality affects weapon and

- testis size and the ability of these traits to respond to selection in the leaf-footed cactus bug, *Narnia femorata*. *Ecology & Evolution* 6: 2098–2108. <https://doi.org/10.1002/ece3.2017>
- Schaefer C. W. 1964. — The Morphology and Higher Classification of the Coreoidea (Hemiptera-Heteroptera): Parts I and II. *Annals of the Entomological Society of America* 57: 670–684. <https://doi.org/10.1093/aesa/57.6.670>
- Schaefer C. W. 1965. — The morphology and higher classification of the Coreoidea (Hemiptera: Heteroptera). Part III. The families Rhopalidae, Alydidae, and Coreidae. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society America* 5: 1–76.
- Schaefer C. W. 1982. — The genital capsule of the Hydarinae (Hemiptera: Coreidae). *Uttar Pradesh Journal of Zoology* 2: 1–6.
- Schaefer C. W. & Packauskas R. 1997. — Notes on the genus *Thasus* (Hemiptera: Coreidae). *Journal of the New York Entomological Society* 105: 206–214.
- Schaefer C. W. & Mitchell P. 1983. — Food Plants of the Coreoidea (Hemiptera: Heteroptera). *Annals of the Entomological Society of America* 76: 591–615. <https://doi.org/10.1093/aesa/76.4.591>
- Schuh R. & Slater J. 1995. — True bug of the world (Hemiptera: Heteroptera) classification and natural history. Cornell University Press, New York, 337 p.
- Schuh R. & Weirauch C. 2020. — True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera): Classification and Natural History. Monography series. Edition 2. Siri Scientific Press, London, 800 p.
- Somjee U., Allen P.E., & Miller C.W. 2015. — Different environments lead to a reversal in the expression of weapons and testes in the heliconia bug, *Leptoscelis tricolor* (Hemiptera: Coreidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 115: 802–209. <https://doi.org/10.1111/bij.12544>
- Stål C. 1867. — Bidrag till Hemipternas systematik. Öfversigt af Kongl Vetenskaps-akademiens förhandlingar 24: 491–560. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.61897>
- Stål C. 1870. — Enumeratio Hemipterorum Bidrag till en förteckning öfver alla hittills kända Hemiptera, jemte systematiska middelanden (5). Stockholm, Sweden, 162 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12549>
- Stål C. 1873. — Enumeratio hemipterorum. 3. Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar 11: 163 p.
- Steinbauer M. J. 1996. — Notes on extra-phytophagous food sources of *Gelonus tasmanicus* (Le Guillou) (Hemiptera: Coreidae) and *Dindymus versicolor* (Herrich-Schäffer) (Hemiptera: Pyrrhocoridae). *Austral Entomology* 23: 121–124.

- Stys P. 1964. — The morphology and relationship of the family Hyocephalidae (Heteroptera). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 10: 229–262.
- Syehandra R. 2021a. — PuzzlePix Kft, Kép azonosítója 1909490734, Leaf-footed bugs guard eggs on the leaves during the breeding. Available from: <http://shutterstock.puzzlepix.hu/kep/1909490734> (Nov..2021)
- Syehandra R. 2021b. — PuzzlePix Kft, Kép azonosítója 1891486375, Leaf-footed bugs guard eggs on house poles during the breeding season. Available from: <http://shutterstock.puzzlepix.hu/kep/1891486375> (Nov.2021)
- Triplehorn C. & Johnson N. 2010. — *Estudo dos insetos*. Cengage Learning, São Paulo, 809 p.
- tvbr. 2021. — iNaturalist. Available from: <https://www.inaturalist.org/photos/170243738>. (May.2022)
- Uhler P. R. 1876. — List of Hemiptera of the region west of the Mississippi river, including those collected during the Hayden explorations of 1873. *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories* 1: 269 – 361.
- Valentinuzzi J. 2021. — iNaturalist: yako. Available from: <https://www.inaturalist.org/photos/169632667> (May.2022)
- Viana G. V. R., Gomes F. A. C., Pinheiro L. C. & Viana M. G. 2005. — Técnicas Algorítmicas para Construção de Árvores Filogenéticas. *Revista Científica da Faculdade Lourenço Filho* 4(1): 81-102.
- Wheeler W. 2012. — *Systematics: A Course of Lectures*. Wiley-Blackwell, Chichester, 413 p. <https://doi.org/10.1002/9781118301081>
- Woodman T.E., Chen S., Emberts Z., Wilner D., Federle W. & Miller C.W. — Developmental nutrition affects the structural integrity of a sexually selected weapon. *Integrative and Comparative Biology* 61: 723-735. <https://doi.org/10.1093/icb/icab130>
- Yang H., Li H., Dai X., Chang J. & Cai W. 2012. — New cytogenetic data on Coreoidea (Hemiptera: Heteroptera) with special reference to Coreidae. *Zootaxa* 3313: 53–61. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3313.1.6>
- Zelditch M., Swiderski D. & Sheets, H. 2012. — *Geometric Morphometrics for Biologists: a primer*. Elsevier/Academic Press, Amsterdam, 479 p.

CAPÍTULO 1

Phylogeny of *Pachylis* Lepeletier & Serville, 1825 (Hemiptera, Coreidae, Coreinae) with *Thasus* Stål, 1865 as a new synonym, and the redescription of *Pachylis laticornis* (Fabricius, 1798)²

Phylogeny of *Pachylis* Lepeletier & Serville, 1825 (Hemiptera, Coreidae, Coreinae) with *Thasus* Stål, 1865 as a new synonym, and the redescription of *Pachylis laticornis* (Fabricius, 1798)

Wanessa da S. COSTA* & Luiz A. CAMPOS

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil. wanessa.dsc@gmail.com; luiz.campos@ufrgs.br

**Corresponding author*

RUNNING HEAD

Phylogeny and taxonomy of *Pachylis*

² Manuscrito submetido a *Zoosystema* (ISSN Online: 1638-9387; fator de impacto para 2020/21: 1,094) e aguardando processo de revisão sob o número art. 2141. Normas editoriais disponível em: <<https://sciencepress.mnhn.fr/sites/default/files/periodiques/pdf/guidelines-zoosystema-en.pdf>>.

ABSTRACT

Pachylis Lepeletier & Serville, 1825 is one out of 22 genera of Nematopodini, which contains some of the largest species of Coreidae. With eight species, the genus is characterized by the presence of expansion on antennomeres III and ventrally on metatibiae. *Pachylis* is sometimes confused with *Thasus* Stål, 1865, but the metatibial expansions are dorsal in the latter. *Pachylis* and *Thasus* have already been treated as closely related from a taxonomic perspective, although this relationship has never been tested in previous phylogenetic analyses. A phylogeny including seven *Pachylis* species and four *Thasus* species is performed here, based on morphological data and under implied weighting. *Pachylis laticornis* (Fabricius, 1798) is redescribed and *P. furvus* Brailovsky & Guerrero, 2014 is proposed as its new synonym. The outgroup contains 44 species, 30 out of them representative of other Nematopodini, and 14 species representing other tribes and subfamilies of Coreidae. We recovered *Pachylis* monophyletic and sister to *T. rutilus* Brailovsky & Barrera, 1994 in Brailovsky *et al.*, 1994 with the remaining three species of *Thasus* recovered sister to the clade of *T. rutilus* and *Pachylis*. Here we propose *Thasus* as a new junior synonym of *Pachylis* following our phylogenetic results. Our results also indicate Nematopodini, *Melucha* Amyot & Serville, 1843, and *Piezogaster* Amyot & Serville, 1843 are not monophyletic, emphasizing the need for further phylogenetic studies including these taxa.

RÉSUMÉ

Pachylis Lepeletier & Serville, 1825 est l'un des 22 genres de Nematopodini, qui contient certaines des plus grandes espèces de Coreidae. Le genre est composé avec huit espèces et est caractérisé par la présence d'expansion sur les antennes III et ventralement sur les métatibiae. *Pachylis* est parfois mal identifié et confondu avec *Thasus* Stål, 1865, mais les

paraphyly (Forthman *et al.* 2019; Kieran *et al.* 2019; Forthman *et al.* 2020; Costa *et al.* 2021) and demonstrated that *Piezogaster* and *Melucha* are not monophyletic. Like previous studies (Li 1997; Forthman *et al.* 2019; Kieran *et al.* 2019; Forthman *et al.* 2020; Costa *et al.* 2021), our results did not support the status of Meropachyinae as distinct from Coreinae. Timely analysis can elucidate the relationships between genera currently classified in Nematopodini and Meropachyinae. The inclusion of additional terminals, as well as quantitative and molecular characters, is recommended in future studies.

ACKNOWLEDGEMENTS

We acknowledge the curators of the listed collections for the loan of specimens. We are grateful to Dr Maureen Turcatel (Field Museum of Natural History, USA), Dr. Jürgen Deckert (Museum für Naturkunde, Germany), and Dr. Harry Brailovsky (Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico) for the type material information. In addition, we appreciate Dr. Kim Ribeiro Barão, Dr. Aline Barcellos, and Dr. Filipe Michels Bianchi for comments on early versions of the manuscript. We also thank Dr. Marcus Guidoti for reviewing the French texts. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brasil to W. S. Costa (CAPES – Finance Code 001) and CNPq (310933/2018-8) to L. A. Campos as fellowship grants.

REFERENCES

AGASSIZ J. L. 1843. — *Nomenclator zoologicus*. (with G.F. ERICHSON & E.F. GERMAR).

Nomina systematica generum Hemipterorum. Soloduri, v + 20 p.

ALDRICH J. R. & BLUM M. S. 1978. — Aposematic aggregation of a bug (Hemiptera:

Coreidae): The defensive display and formation of aggregations. *Biotropica*, 10(1): 58–61. <https://doi.org/10.2307/2388106>

ALDRICH J. R., KOCHANSKY J. P., LUSBY, W. R. & DUTKY S. R. 1982. — Volatile male-

specific natural products of a coreid bug (Hemiptera: Heteroptera). *Journal of Chemical Ecology*, 8: 1370–1375. <https://doi.org/10.1007/BF01403100>

AMYOT C. J.-B. & SERVILLE J.-G. A. 1843. — *Histoire naturelle des insectes. Hémiptères*.

Librairie encyclopédique de Roret, Paris, France, 675 p.

ARNETT R. H. 2000. — *American Insects, A Handbook of the Insects of America North of*

Mexico. CRC Press, Washington, 1003 p. <https://doi.org/10.1201/9781482273892>

AUDOUIN J. V., BLANCHARD É., DOYÈRE L. M. F. & MILNE E. H. 1845. — *Les Insectes*.

Texte 2. Le Règne Animal distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'Introduction à l'anatomie comparée. Tomo 13. Fortin, Masson et cie, Paris, 443 p.

BERG C. 1879. — *Hemiptera Argentina enumeravit speciesque novas*. X typographiae P. E.

Coni, Bonariae, 316 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.36493>

BERG C. 1881. — Sinonimia y Descripcion de algunos Hemípteros de Chile, del Brasil y de

Bolivia. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 12: 259–272.

BERG C. 1892. — Nova Hemiptera Faunarum Argentinae et Uruguayensis. *Anales de la*

Sociedad Científica Argentina, 33: 65–72.

BERGROTH E. 1913. — Supplementum Catalogi Heteropterorum Bruxellensis. IL Coreidae,

Pyrrhocoridae, Colobathristidae, Neididae. *Mémoires de La Société Entomologique de Belgique*, 22: 125–183.

BLANCHARD É. 1840. — *Histoire naturelle des insectes. Orthoptères, Neuroptères, Hemiptères, Lépidoptères, et Diptères*. Hemipteres, Volume 3. Dumeril, Paris, 134 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.59226>

BLANCHARD É. 1845. — *Traité complet d'histoire naturelle. Histoire des insectes. Histoire des insectes, traitant de leurs moeurs et de leurs metamorphoses en general et comprenant une nouvelle classification fondee sur leurs rapports naturels. 2, Coleopteres, orthopteres, thysanopteres, nevropteres, lepidopteres, hemipteres, aphanipteres, strepsipteres, dipteres, anoplures et thysanures*. Librairie de Firmin Dipot Frères, Imprimeurs de L'Institut, Rub Jacob, Paris, 524 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.66028>

BLANCHARD É. 1847. — OIE-PHO. In: ORBIGNY, M. C. (ed), *Dictionnaire universel d'histoire naturelle*, Volume 9. Au bureau principal des © b diteurs, Paris, 766 p.

BLÖTE H. C. 1938. — Catalogue of the Coreidae in the Rijksmuseum van natuurlijke Historie. Part 4. Coreinae, Third part. *Zoölogische Mededeelingen, Leiden*, 20: 275–308.

BOSQ J. M. 1937. — Lista preliminar de los Hemipteros (Heteropteros), especialmente relacionados com la agricultura nacional. *Revista de Ia Sociedad Entomológica Argentina*, 9: 111–134.

BOSQ J. M. 1940. — Lista preliminar de los hemípteros (Heteropteros); especialmente relacionados con la agricultura nacional. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 10: 399–417.

BRAILOVSKY H. 1993. — Género nuevo y especies nuevas de Coreidos Neotropicales

(Hemiptera-Heteroptera-Coreidae: Acanthocerini, Chariesterini, Coreini, Discogastrini, Leptoscelidini y Nematopodini). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 64: 109–127.

BRAILOVSKY H. 1987. — Three new genera and six new species of Neotropical Coreidae (Heteroptera). *Journal of the New York Entomological Society*, 95: 518–530.

BRAILOVSKY H., BARRERA E., MAYORGA C. & LEON G.O. 1994A. — Estadios ninfales de los coreidos del valle de Tehuacan, Puebla. (Hemiptera-Heteroptera) I. *Chelinidea staffilesi*, *C. tabulate* y *Narnia femorata*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 65: 241–264.

BRAILOVSKY H. & GUERRERO I. 2014. — Revisión del género *Pachylis* con descripción de dos especies nuevas, sinonimias y datos de distribución (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Nematopodini). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 363–382.
<https://doi.org/10.7550/rmb.41466>

BRAILOVSKY H., MAYORGA C., LEÓN G. O. & BARRERA E. 1995. — Estadios ninfales de los Coreidos del Valle de Tehuacan, Puebla, Mexico (Hemiptera-Heteroptera) II. Especies asociados a huizachera (*Acacia* spp.) y mezquiteras (*Prosopis* spp.): *Mozena lunata*, *Pachylis hector*, *Savius jurgiosus* y *Thasus gigas*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 66: 57–80.

BRAILOVSKY H., SCHAEFER C. W., BARRERA E. & PACKAUSKAS R. 1994B. — A revision of the genus *Thasus* (Hemiptera: Coreidae: Coreinae: Nematopodini). *Journal of the New York Entomological Society*, 102: 318–343.

BRULLE A. 1835. — *Histoire naturelle des insectes (Coleopteres, Orthopteres et Hemipteres), traitant de leur organisation et de leurs moeurs en general part V*. Volume 9. Audouin

et comprenant leur classification et la description des especes part Brulle; Paris, 56 plates – 415 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.34228>

BURMEISTER H. 1835. — *Handbuch der Entomologie. Zweiter Band. Besondere Entomologie. Ordnung. Rhynchota*, Berlin, 400 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.35274>

CAMPOS R. F. 1925. — Nueva contribución al estudio de los rincotos Heteropteros. *Revista de la Colegio Nacional Vicente Rocafuerte*, 7: 43–67.

CHENU J. C. & DESMAREST E. 1859. — *Encyclopédie d'Histoire Naturelle ou traité complet de cette science*. Annelés 6. Maresq, Paris, 40 plates – 312 p.

CONCEIÇÃO S. A. A. & VIANA FILHO P. 1994. — Ocorrência e aspectos comportamentais de *Pachylis serus* B. (Hemiptera: Coreidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 23: 149–154.

COREOIDEASF TEAM 2020. — Coreoidea Species File Online. Version 5.0/5.0. Available from: <http://Coreoidea.SpeciesFile.org/> (junho/2020).

COSTA A. 1868. — Degli pneumastomi accessori o microstigmi negl'Insetti Emitteri. *Rendiconti dell'Accademia delle Scienze Fisiche e Matematiche*, 7: 34–36.

COSTA W. S., Barcellos A. & Brailovsky H. 2021. — Cladistic analysis of Spartocerini Amyot & Serville 1843 (Hemiptera, Coreidae, Coreinae). *Insect Systematics & Evolution*, Advance Articles, 52: 298–334. <https://doi.org/10.1163/1876312X-bja10011>

DALLAS W.S. 1852. — *List of the specimens of Hemipterous Insects in the Collection of the British Museum. Catalog of Hemiptera*. Part 2. Taylor and Francis, London, 638 p.

<https://doi.org/10.5962/bhl.title.20373>

DISTANT W. L. 1881-1893. — *Insecta. Rhynchota. Hemiptera Heteroptera*. Volume 1–3.

Biologia Centrali Americana, London, 462 p.

DISTANT W. L. 1901. — Revision of the Rhynchota belonging to the family Coreidae in the

Hope Collection at Oxford. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1: 325–

340. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1901.tb08549.x>

DOHRN A. 1859. — *Catalogus Hemipterorum*. Entomologischer Verein in Stettin, Alemanha,

130 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.8515>

DOLLING W. 2010. — Manuscript catalogue parts

([http://coreoidea.speciesfile.org/Common/basic/SupplTaxonInfo.aspx?SupplTaxonInfoI](http://coreoidea.speciesfile.org/Common/basic/SupplTaxonInfo.aspx?SupplTaxonInfoID=2556)

D=2556). In: COREOIDEASF TEAM (ed) Coreoidea Species File Online. Version 5.0/5.0.

Available from: <http://Coreoidea.SpeciesFile.org/> (junho/2020).

DRAPIEZ P. A. J. 1842. — *Dictionnaire classique des sciences naturelles*. Volume 8. Meline,

Cans et Compagnie, Bruxelles, 712 p.

EMBERTS Z., MARY C. M. St., HOWARD C.C., FORTHMAN M., BATEMAN P. W., SOMJEE U.,

HWANG W. S., Li D., KIMBALL R. T. & MILLER C. W. 2020. — The evolution of

autotomy in leaf-footed bugs. *Evolution* 74: 897–910. <https://doi.org/10.1111/evo.13948>

FERNANDES J. A. M., MITCHELL P. L., LIVERMORE L. & NIKUNLASSI M. 2015. — Leaf-

Footed Bugs (Coreidae). In: PANIZZI A.R. & GRAZIA J. (ed.) *True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics*. Volume 2. Springer, Piracicaba, 904 p.

FABRICIUS J.C. 1798. — *Classis XII: Ryngota. Supplementum Entomologiae Systematicae*.

Christ. Gottl. Proft, Copenhagen, 552 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.122153>

- FABRICIUS J. C. 1803. — *Systema Rhyngotorum secundum ordines, genera, species, adjectis synonym is, locis, observationibus, descriptionibus*. C. Reichard, Brunsvigae, 360 p.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.11644>
- FAUVEL A. 1862. — Catalogue des insectes recueillis à la Guyane Française. 2 partie. *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie*, 6: 128–145.
- FORBES G. & SCHAEFER C. W. 2003. — Further notes on the genus *Thasus* (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 111: 235–241.
[https://doi.org/10.1664/0028-7199\(2003\)111\[0235:FNOTGT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1664/0028-7199(2003)111[0235:FNOTGT]2.0.CO;2)
- FORTHMAN M., MILLER C. & KIMBALL R. 2019. — Phylogenomic analysis suggests Coreidae and Alydidae (Hemiptera: Heteroptera) are not monophyletic. *Zoologica Scripta* 48: 520–534. <https://doi.org/10.1111/zsc.12353>
- FORTHMAN M., MILLER C. W. & KIMBALL R. T. 2020 *pre-print*. — Phylogenomics of the leaf-footed bug subfamily Coreinae (Hemiptera: Coreidae): applicability of ultraconserved elements at shallower depths. *BioRxiv* (March 20, 2020).
<https://doi.org/10.1101/2020.03.18.997569>
- FROESCHNER R. C. 1981. — Heteroptera or true bugs of Ecuador: A partial catalog. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 322: 1–147.
<https://doi.org/10.5479/si.00810282.322>
- FROESCHNER R. C. 1988. — Family Coreidae Leach, 1815. In: HENRY, T. J. & FROESCHNER, R. C. (eds), *Catalog of the Heteroptera, or true bugs, of Canada and the continental United States*. E. J. Brill, New York, 958 p. <https://doi.org/10.1201/9781351070447-9>
- FROESCHNER R. C. 1999. — True bugs (Heteroptera) of Panama: A synoptic catalog as a

contribution to the study of Panamanian biodiversity. Volume 61. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 61: 1 – 393.

GARCETE–BARRETT B. 2016. — Catálogo Ilustrado De La Colección De Chinchas De La Familia Coreidae (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) Del Museo Nacional De Historia Natural Del Paraguay. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*, 20: 109–147.

GIBSON E. H. & CARILLO J. L. 1959. — *Lista de insectos de la colección entomológica de la oficina de estudios especiales*. S. A. G. Folleto, Miscelaneo, 254 p.

GLOVER T. 1876. — *Manuscript notes from my journal or illustration of insects, native and foreign. Orden Hemiptera. Suborder Heteroptera or plant bugs*. Written & Etched by Townend Glover, transferred to & printed from stone by J. C. Entwisle, Washington, 330 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.12595>

GOLOBOFF P. A. 1993. — Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83–91. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1993.tb00209.x>

GOLOBOFF P. A. & CATALANO S. A. 2016. — TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32: 221–238. <https://doi.org/10.1111/cla.12160>

GOLOBOFF P. A. & FARRIS J. 2001. — Methods for quick consensus estimation. *Cladistics* 17: S26–S34. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2001.tb00102.x>

GRAZIA–VIEIRA J. & CASINI C. E. 1973. — Lista preliminar dos heteropteros uruguaiois da regio Nordeste. Pentatomidae e Coreidae (Insecta; Heteroptera). *Iheringia Serie Zoologia*, 44: 55–63.

- GRIFFITH E. & PIDGEON E. 1832. — *The class Insecta arranged by the Baron Cuvier, with supplementary additions to each order by Edward Griffith and Edward Pidgeon, and notices of new genera and species by George Gray*. Volume 15. G. B. Whittaker, London, 810 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.45021>
- HENRY T. J. & FROESCHNER R. C. 1988. — *Catalog of the Heteroptera, or true bugs, of Canada and the continental United States*. Brill Academic Publishers, New York, 958 p.
- HERBST J. F. W. 1784. — Kurze Einleitung zur Kenntniss der Insekten, für Ungeübte und Anfänger. In: BOROWSKI (ed) *Gemeinnützige Naturgeschichte des Thierreichs*, Berlin and Stralsund, 278 p.
- HERRICH-SCHAEFFER G.A.W. 1836-1853. — *Die wanzenartigen insekten*. C. H. Zeh'schen Buchhandlung, Nomberg, (1836) 3: 33–114, (1850) 9: 45–256, (1851) 9: 257–348, (1853) 9 {"historischer Obersicht" and "Index"}, 1–210.
- JONES W.A. 1993. — New host and habitat associations for some Arizona Pentatomoidea and Coreidae. *Southwestern Entomologist Supplement*, 16: 1–29.
- KIERAN T. J., GORDON E. R. L., FORTHMAN M., HOEY-CHAMBERLAIN R., KIMBALL R. T., FAIRCLOTH B. C., WEIRAUCH C. & GLENN T. C. 2019. — Insight from an ultraconserved element bait set designed for hemipteran phylogenetics integrated with genomic resources. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 130: 297–303. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.10.026>
- KIRKALDY G. W. 1900. — Bibliographical and nomenclatorial notes on the Rhynchota. No. I. *Entomologist*, 33: 238–243. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.3888>
- KIRKALDY G. W. 1901. — On the nomenclature of the genera of the Rhynchota, Heteroptera

CAPÍTULO 2

Heterogeneous evolutionary rates among weapon traits and between the sexes in leaf-footed bugs³

Wanessa da S. Costa¹, Bruno Celso. F. Genevcius² and Luiz Alexandre Campos¹

ORCID: 0000-0003-3262-8276, 0000-0003-1593-8280, 0000-0001-5414-8746

¹ Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

² Museum of Zoology, Graduate Program in Systematics, Animal Taxonomy and Biodiversity, University of São Paulo, São Paulo, Brazil. Current address: Department of Genetics and Evolutionary Biology, Institute of Biosciences, University of São Paulo, São Paulo, Brazil.

Author for correspondence:

Wanessa da S. Costa

e-mail: wanessa.dsc@gmail.com

³ Manuscrito será submetido a *Biological Letters* (ISSN online:1744-957X; fator de impacto de 2020 (JCR): 3.703). Normas editoriais disponíveis em: <: <https://royalsocietypublishing.org/rsbl/for-authors>>.

Abstract

Armaments occur on males of different species and are used in combat with other males to gain access to females. It is common to attribute the emergence and evolution of these morphologies to sexual selection via male-male competition. High rates are estimated for male armaments and may lead to sexual dimorphism in these traits, unlike traits not involved in this scenario. We compared evolutionary rates between male weaponry and presumably faster and slower structures to test this hypothesis. We used a group of species of Coreidae (Hemiptera, Heteroptera), where the males are equipped with tibiae and posterior femora armed and robust, unlike the females. We found different rates for the characters of interest that were not higher than those for genital characters, which presumably evolve faster. We discussed distinct hypotheses for higher rates on male weapons and genital characters.

Keywords: macroevolution; legs; morphometric; genital traits; primary characters; secondary characters.

1. Introduction

There is an enormous diversity of morphological adaptations in insects for accessing partners for copula. Common examples are claws, horns, spines, and spurs [1-3]. The majority of these morphologies are involved in direct combats for mates or disputes over the monopoly of breeding sites. The most common process attributed to the emergence and evolution of these morphologies is sexual selection via male-male competition [4-6], implying that armaments are more prevalent in males. Although less common, armaments or weapons may also evolve in females. Unlike males, these armaments seem to occur more frequently in response to natural selection [1-3]. Female armaments tend to be smaller and are usually involved in defense against predators or competition with other females for nest sites or resources [2,7,8]. Armaments have been broadly studied from ecological and functional perspectives. For example, many studies have assessed how variation in armament size influences reproductive success and the intensity of selection that may act on these traits within populations [9-12]. In contrast, there have been much fewer efforts to understand the evolution of these traits in a

Acknowledgements. We are grateful to Dr Jesús Orozco (Ceiba at the Pan-American School of Agriculture, Zamorano, Honduras), Dr Michael Forthman (California Department of Food & Agriculture, California, USA) for the material information.

References

1. Emlen D. 2008 The Evolution of Animal Weapons. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **39**, 387–413. (doi: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173502)
2. Miller C. 2013 Sexual Selection: Male-Male Competition. *The Princeton Guide to Evolution* (ed J Losos), pp. 641 – 646. New Jersey, NJ: Princeton University Press.
3. Emberts Z, Hwang W, Wiens J. 2021 Weapon performance drives weapon evolution. *Proc. R. Soc. B* **288**, 1–9. (doi: 10.1098/rspb.2020.2898)
4. Mcclough E, Miller C, Emlen E. 2016 Why Sexually Selected Weapons Are Not Ornaments. *Trends Ecol. Evol.* **10**, 742–751. (doi: 10.1016/j.tree.2016.07.004)
5. Somjee U, Miller CW, Tataric NJ, Simmons LW. 2017 Experimental manipulation reveals a trade-off between weapons and testes. *J. Evol. Biol.* **31**, 57–65. (doi: 10.1111/jeb.13193)
6. Zuk M, Simmons L. 2018 *Sexual Selection: A Very Short Introduction*. New York, NY: Oxford University Press.
7. Mitchell P. 1980 Combat and Territorial Defense of *Acanthocephala femorata* (Hemiptera: Coreidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **73**, 404–408. (doi: 10.1093/aesa/73.4.404)
8. Tobias JA, Montgomerie R, Lyon BE. 2012 The evolution of female ornaments and weaponry: social selection, sexual selection and ecological competition. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* **367**, 2274–2293. (doi: 10.1098/rstb.2011.0280)
9. Procter D, Moore A, Miller C. 2012 The form of sexual selection arising from male-male competition depends on the presence of females in the social environment. *J. Evol. Biol.* **25**, 803–812. (doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02485.x)
10. Sasson D, Munoz P, Gezan S, Miller C, 2016 Resource quality affects weapon and testis size and the ability of these traits to respond to selection in the leaf-footed cactus bug, *Narnia femorata*. *Ecol. Evol.* **6**, 2098–2108. (doi: 10.1002/ece3.2017)

11. O'Brien DM, Katsuki M, Emlen DJ. 2017 Selection on an Extreme Weapon in the Frog Legged Leaf Beetle (*Sagra femorata*). *Evol.* **71**, 2584–2598. (doi: 10.1111/evo.13336)
12. Fea M, Holwell GI. 2018 Exaggerated male legs increase mating success by reducing disturbance to females in the cave wētā *Pachyrhamma waitomoensis*. *Proc. Royal Soc. B.* **285**, 2–7. (doi: 10.1098/rspb.2018.0401)
13. Willemarta RH, Ossesb F, Chelinic MC, Macías-Ordóñez R, Glauco M. 2009 Sexually dimorphic legs in a neotropical harvestman (Arachnida, Opiliones): Ornament or weapon? *Behav. Process.* **80**, 51–59. (doi: 10.1016/j.beproc.2008.09.006)
14. Okada K, Suzaki Y, Okada Y, Miyatake T. 2011 Male Aggressive Behavior and Exaggerated Hindlegs of the Bean Bug *Riptortus pedestris*. *Zool. Sci.* **28**, 659–663. (doi: 10.2108/zsj.28.659)
15. McLain DK, Burnette LB, Deeds DA. 1993 Within season variation in the intensity of sexual selection on body size in the bug *Margus obscurator* (Hemiptera, Coreidae). *Ethol. Ecol. Evol.* **5**, 75–86. (doi: 10.1080/08927014.1993.9523115)
16. Miyatake T. 1997 Functional Morphology of the Hind Legs as Weapons for Male Contests in *Leptoglossus australis* (Heteroptera: Coreidae). *J. Insect Behav.* **10**, 727–735. (doi: 10.1007/BF02765389)
17. Eberhard W. 1998 Sexual Behavior of *Acanthocephala declivis* Guatemalana (Hemiptera: Coreidae) and the Allometric Scaling of their Modified Hind Legs. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **91**, 863–871. (doi: 10.1093/aesa/91.6.863)
18. Berns CM. 2013 The evolution of sexual dimorphism: understanding mechanisms of sexual shape differences. *Sexual dimorphism* (ed H Moriyama), pp. 1–16. Rijeka: InTech.
19. Emberts Z, Mary CMSt, Howard CC, Forthman M, Bateman PW, Somjee U, Hwang WS, Li D, Kimball RT, Miller CW. 2020 The evolution of autotomy in leaf-footed bugs. *Evol.* **74**, 897–910. (doi: 10.1111/evo.13948)
20. Fujisaki K. 1981 Studies on the mating system of the winter cherry bug, *Acanthocoris sordidus* Thunberg (Heteroptera: Coreidae) II. Harem defence polygyny. *Res. popul. ecol.* **23**, 262–279. (doi: 10.1007/BF02515630)
21. Miller C, Emlen J. 2010 Dynamic effects of oviposition site on offspring sexually-selected traits and scaling relationships. *Evol. Ecol.* **24**, 375–390. (doi: 10.1007/s10682-009-9312-6)

22. Gillespie S, Tudor M, Moore A, Miller C. 2014 Sexual selection is influenced by both developmental and adult environments. *Evol.* **68**, 3421–3432. (doi: 10.1111/evo.12526)
23. Miller CW, Emlen DJ. 2010. Across and within population differences in the size and scaling relationship of a sexually-selected trait in *Leptoscelis tricolor* (Hemiptera: Coreidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **103**, 209–215. (doi: 10.1603/AN09039)
24. Procter DS, Moore AJ, Miller CW. 2012. The form of sexual selection arising from male-male competition depends on the presence of females in the social environment. *J. Evol. Biol.* **25**, 803–812. (doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02485.x)
25. Adesso KM, Short KA, Moore AJ, Miller CW. 2014 Context-dependent female mate preferences in leaf-footed cactus bugs. *Behav.* **151**, 479–492. (doi: 10.1163/1568539X-00003137)
26. Joseph PN, Sasson DA, Allen PE, Somjee U, Miller, CW. 2016 Adult nutrition, but not inbreeding, affects male primary sexual traits in the leaf-footed cactus bug *Narnia femorata* (Hemiptera: Coreidae). *Ecol. Evol.* **6**, 4792–4799. (doi: 10.1002/ece3.2246)
27. Miller C, McDonald GC, Moore AJ. 2016 The tale of the shrinking weapon: seasonal changes in nutrition affect weapon size and sexual dimorphism, but not contemporary evolution. *J. Evol. Biol.* **29**, 2266–2275. (doi: 10.1111/jeb.12954)
28. Sasson DA, Munoz PR, Gezan SA, Miller CW. 2016 Resource quality affects weapon and testis size and the ability of these traits to respond to selection in the leaf-footed cactus bug, *Narnia femorata*. *Ecol. Evol.* **6**, 2098–2108. (doi: 10.1002/ece3.2017)
29. Emberts Z, Mary CMSt, Herrington TJ, Miller CW. 2018 Males missing their sexually selected weapon have decreased fighting ability and mating success in a competitive environment. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **72**, 1–9. (doi: 10.1007/s00265-018-2494-6)
30. Allen PE, Miller CW. 2020 The hidden cost of group living for aggregating juveniles in a sexually dimorphic species. *Biol. J. Linn. Soc.* **131**, 39–49. (doi: 10.1093/biolinnean/blaa090)
31. Hoffmann AA, Merilä J. 1999 Heritable variation and evolution under favourable and unfavourable conditions. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 96–101. (doi: 10.1016/S0169-5347(99)01595-5)

32. Okada K, Suzaki Y, Okada Y, Miyatake T. 2011 Male Aggressive Behavior and Exaggerated Hindlegs of the Bean Bug *Riptortus pedestris*. *Zool. Sci.* **28**, 659–663. (doi: 10.2108/zsj.28.659)
33. Reuland C, Simmons L, Lüpold S, Fitzpatrick J. 2021 Weapons evolve faster than sperm in bovids and cervids. *Cells.* **109**, 2–13. (doi: 10.3390/cells10051062)
34. Palaoro AV, Peixoto PEC. 2021-preprint The importance of animal weapons and fighting style in animal contests. (doi: 10.1101/2020.08.26.268185)
35. Arnqvist G. 1998 Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Let. Nat.* **393**, 784–786. (doi: 10.1038/31689)
36. Gonzalez-Voyer A, Kolm N. 2011 Rates of phenotypic evolution of ecological characters and sexual traits during the *Tanganyikan cichlid* adaptive radiation. *J. Evol. Biol.* **24**, 2378–2388. (doi: 10.1111/j.1420-9101.2011.02365.x)
37. Genevcius B, Caetano DS, Schwertner CF. 2016 Rapid differentiation and asynchronous coevolution of male and female genitalia in stink bugs. *J. Evol. Biol.* **30**, 461–473. (doi: 10.1111/jeb.13026)
38. Simmons L, Fitzpatrick J. 2019 Female genitalia can evolve more rapidly and divergently than male genitalia. *Nat. Commun.* **10**, 1–8. (doi: 10.1038/s41467-019-09353-0)
39. Simmons LW, Fitzpatrick JL. 2016 Sperm competition and the coevolution of pre- and post-copulatory traits: weapons evolve faster than testes among onthophagine dung beetles. *Evol.* **70**, 998–1008. (doi: 10.1111/evo.12915)
40. Adams DC, Collyer ML, Kaliontzopoulou A, Baken EK. 2021 Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 4.0. (<https://cran.r-project.org/package=geomorph>.",sep="")
41. Adams D, Rohlf F, Slice D. 2004 Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *Ital. J. Zool.* **71**, 5–16. (doi: 10.1080/11250000409356545)
42. Miyatake T. 1993 Male-male Aggressive Behavior is Changed by Body Size Difference in the Leaf-footed Plant Bug, *Leptoglossus australis* Fabricius (Heteroptera: Coreidae). *J. Ethol.* **11**, 63–65.

43. Miyatake T. 1995 Territorial mating aggregation in the bamboo bug, *Notobitus meleagris* Fabricius (Heteroptera: Coreidae). *J. Ethol.* **13**, 185–189.
44. Costa WS. & Campos LA. (in press) Phylogeny of *Pachylis* Lepeletier & Serville, 1825 (Hemiptera, Coreidae, Coreinae) with *Thasus* Stål, 1865 as a new synonym, and the redescription of *Pachylis laticornis* (Fabricius, 1798). *Zoosystema*.
45. Ratnasingham S, Hebert PDN. 2007 Bold: The Barcode of Life Data System. *Mol Ecol Notes.* **7**, 355–364. (doi: 10.1111/j.1471-8286.2007.01678.x)
46. NCBI Resource Coordinators. 2018 Database resources of the National Center for Biotechnology Information. *Nucleic Acids Res.* **46**, D8–D13. (doi: 10.1093/nar/gkx1095)
47. Sanderson MJ. 2002 Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: a penalized likelihood approach. *Mol. Biol. Evol.* **19**, 101–109.
48. Paradis E, Schliep K. 2019 “ape” 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* **35**, 526–528. (doi: 10.1093/bioinformatics/bty633)
49. Hong YC. 1983 Fossil insects in the diatoms of Shanwang. *Bull. Tianjin Inst. Geol. Min. Res.* **8**, 1–15.
50. Zhang JF. 1993 New Miocene species of Bibionidae (Insecta: Diptera) with discussion on taxonomic position of *Clothopopsis miocenica*. *Acta Palaeontol. Sin.* **32**, 141–150.
51. Savalli UM. 2001 Sexual selection. *Evolutionary Ecology* (ed CW Fox, DA Roff, DJ Fairbairn) pp. 207–221. New York, NY: Oxford.
52. Berns CM. 2013 The evolution of sexual dimorphism: understanding mechanisms of sexual shape differences. *Sexual dimorphism* (ed H Moriyama) pp. 1–16. London: IntechOpen.
53. Tataranic JN, Cassis G. 2012 The Halticini of the world (Insecta: Heteroptera: Miridae: Orthotylinae): Generic reclassification, phylogeny, and host plant associations. *Zool. J. Linn. Soc.* **164**, 558–658. (doi: 10.1111/j.1096-3642.2011.00770.x)
54. Ruschel TP. 2018 *Gibbocicada brasiliiana*, new genus and new species from Brazil and a key for the genera of Tibicinini (Hemiptera: Auchenorrhyncha: Cicadidae). *Acta. Ent. Mus. Nat. Pra.* **58**, 559–566. (doi: 10.2478/aemnp-2018-0047)

55. Castro-Huertas VC, Forero D, Grazia J. 2020 Evolution of wing polymorphism and genital asymmetry in the thread-legged bugs of the tribe Metapterini Stål (Hemiptera, Reduviidae, Emesinae) based on morphological characters. *Syst. Entomol.* **46**, 28–43. (doi: 10.1111/syen.12445)
56. Eberhard W. 2010 Rapid Divergent Evolution of Genitalia: Theory and Data Updated. *The evolution of primary sexual characters in animals* (ed J Leonard, A Córdoba-Aguilar) pp. 40–78. New York, NY: Oxford University Press.
57. Crudgington H, Siva-Jothy MT. 2000 Genital damage, kicking and early death. *Nature* **407**, 855–856. (doi: 10.1038/35038154)
58. Husak JF, Swallow JG. 2011 Compensatory traits and the evolution of male ornaments. *Behav.* **148**, 1–29.

CONCLUSÕES GERAIS

Pachylis e Thasus são percevejos grandes e robustos, compreendendo as maiores espécies de Nematopodini e até mesmo de Coreidae. A similaridade morfológica e histórico taxonômico em comum mantinham a independência entre os gêneros incerta, assim executamos uma análise cladística, incluindo ambos os gêneros e outros de Coreidae para testar a monofilia. Oportunamente redescrevemos *Pachylis laticornis* e propomos *P. furvos* como novo sinônimo. Nossa matriz incluiu, como caracteres, algumas das características propostas como delimitadoras para os gêneros, ainda descrevemos novos caracteres e ilustramos grande parte da matriz proposta. Recuperamos *Pachylis* monofilético e *Thasus* parafilético e grupo irmão do anterior. Por conta deste resultado propomos *Thasus* como sinônimo de *Pachylis*. Características usualmente propostas para delimitar os gêneros, e incluídas como caracteres na matriz, não são recuperadas como sinapomorfias e, embora as que sustentam os gêneros em um único ramo sejam homoplásicas, seu conjunto é mais robusto que os tradicionais que procuram distinguí-los. Ambos os gêneros se mantêm junto às demais espécies de Nematopodini. A monofilia da tribo não é ratificada, pois boa parte das espécies de Meropachyinae, incluídas no estudo, permaneceram junto a ela. Nematopodini é sustentada principalmente por caracteres da genitália masculina corroborando trabalhos anteriores. O estudo também resultou *Piezogaster* e *Melucha* não monofiléticos, os quais carecem de pesquisas nesse sentido. Este trabalho contribui de forma ampla para Coreidae, explorando sua morfologia, as relações taxonômicas e sistemáticas. Procuramos estabelecer classificações que refletem grupos monofiléticos, o que contribui para o entendimento das relações entre gêneros e táxons supragenéricos. Estudos outras metodologias e táxons ainda inexplorados, podem trazer novas visões sobre nossos resultados e contribuir para o entendimento das relações entre os coreídeos.

Assim como para *Pachylis*, muitos outros coreídeos exibem pernas posteriores robustas e armadas, com uma clara diferença nas proporções de forma entre os sexos. Na família estas são usadas como armas em lutas por território entre os machos. Para investigar se as pernas posteriores masculinas exibem padrões evolutivos distintos executamos uma pPCA e comparamos as taxas evolutivas com as pernas femininas e outras estruturas, presumidamente, com maior e menor taxa evolutiva. Nossa hipótese inicial foi confirmada, as pernas posteriores masculinas exibem maiores taxas quando comparadas às femininas e distintas entre tíbias e fêmures. Argumentamos que as diferenças entre as taxas para machos e

fêmeas, por se envolverem em contextos ecológicos desiguais, possivelmente sofrem com distintas formas de seleção. Aos machos atribuímos a seleção sexual, pois armamentos e altas taxas frequentemente estão associados, além da vantagem entre os coreídeos de obter acesso às fêmeas. As fêmeas, que usam as pernas posteriores para defesa contra predadores e outras fêmeas, a seleção natural é provável. A intensidade que cada seleção pode produzir pode ser observada em nossos resultados, mas os motivos ainda são desconhecidos. Não descartamos a possibilidade de fêmures e tíbias exibirem diferentes padrões de variabilidade e desenvolvimento, embora nossos resultados não demonstrem isso. Observamos em nossa pPCA que embora as taxas sejam distintas a diversidade é profunda para tíbias e fêmures masculinas e femininas. Logo as taxas podem ser resultado de uma seleção distinta entre os sexos. As tíbias apresentaram as maiores taxas para ambos os sexos e acreditamos que essas diferenças possam ser resultado dos papéis que fêmures e tíbias possuem. As tíbias apresentam uma diversificação mais profunda em relação aos fêmures, conforme nossas pPCA's. Esses períodos de diversificação desiguais podem contribuir para um maior ou menor para o acúmulo de modificações. Ainda assim, entender os papéis de tíbias e fêmures, tanto no contexto da luta entre os machos e apelo visual de defesa entre as fêmeas permitirá compreender os contextos em que cada sexo e estrutura esté envolvido, permitindo compreender melhor as forças de seleção.

Os traços analisados para as estruturas genitais masculinas e femininas apresentaram as maiores taxas evolutivas, quando comparadas a quaisquer outras estruturas aqui analisadas e expressivamente mais altas para a genitália feminina. Fatores como isolamento reprodutivo, seleção antagônica, escolha feminina e outros são amplamente aceitos para altas taxas em traços genitais. Mesmo as armas apresentando altas taxas, ainda podem compensar custos com estruturas genitais, logo manter um maior investimento em aspectos relacionados diretamente ao sucesso reprodutivo parece ser mais vantajoso. As pernas ainda são usadas em um contexto mais amplo, ao contrário da genitália externa, que está envolvida fundamentalmente na cópula. Os baixos escores para os componentes da forma em fêmeas e principalmente nos machos, demonstram que ocorrem múltiplos e divergentes direções do campo de forma. Para genitália feminina salientamos ainda que um longo período evolutivo pode ter contribuído para a expressiva diversidade observada. Presumimos seleções distintas para machos e fêmeas e não descartamos que as maiores taxas para as fêmeas podem estar levando a modificações observadas nos machos. Contudo é necessário avaliar outros aspectos da forma para compreender melhor os outros padrões.

Os resultados obtidos por esse trabalho contribuem com aspectos da taxonomia e sistemática de Coreidae. Demonstramos que a morfologia precisa ser profundamente explorada e é uma excelente ferramenta para compreender a sistemática do grupo. Fornecemos um importante estudo inicial sobre os aspectos macroevolutivos da forma para as pernas posteriores armadas masculinas, ampliando seu campo de estudo. Compreender melhor o uso das pernas e a morfologia funcional das armas podem revelar novas visões sobre o que foi discutido aqui. Salientamos, que os resultados obtidos para as genitálias são novidades importantes no estudo da família e entender como mecanismos copulatórios relacionados à forma, incluindo a genitália interna, estão evoluindo, são novos e promissores campos de pesquisa para Coreidae.