



UFRGS
UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

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

VICTOR DE QUADROS CARABAJAL

**FILOGENIA E REVISÃO DE *CAMIRUS* STÅL, 1862
(HEMIPTERA: SCUTELLERIDAE: PACHYCORINAE)**

PORTO ALEGRE

2022

Victor de Quadros Carabajal

**Filogenia e revisão de *Camirus* Stål, 1862
(Hemiptera: Scutelleridae: Pachycorinae)**

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

Orientadora: Dra. Jocélia Grazia
Coorientadora: Dra. Aline Barcellos

PORTO ALEGRE 2022

Victor de Quadros Carabajal

Filogenia e revisão de *Camirus* Stål, 1862 (Hemiptera: Scutelleridae: Pachycorinae)

Aprovada em _____ de _____ de _____.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Cristiano Feldens Schwertner

Dr. Luiz Alexandre Campos

Dr. Ricardo Brugnera

Agradecimentos

À professora Jocélia, minha orientadora desde a época da graduação, por quem tenho profunda admiração e carinho. Por todas as orientações e ensinamentos, por ser minha amiga, conselheira e minha grande incentivadora. Por sempre me mostrar que, mesmo em momentos difíceis, os problemas tem solução.

À professora Aline, minha coorientadora e amiga, que me acolheu com imensa gentileza. Por compartilhar os conhecimentos e empolgações sobre os escutlerídeos, pelas conversas, incentivos e por acreditar na qualidade do meu trabalho. Por me fazer sentir em casa no seu laboratório.

Aos colegas e amigos do Laboratório de Entomologia Sistemática, tanto os novos companheiros quanto os de longa data. Ao Marcelo, pela amizade e apoio. Por ser sempre descontraído e gentil. Pelas conversas, desse coisas triviais a compartilhar ânimos e frustrações sobre a vida. Por se empolgar comigo com ideias e hipóteses sobre os escutelerídeos. À Lurdiana, por ser minha amiga, além de professora, pois me ensinou e até hoje me ensina muito, a quem admiro e me espelho como pesquisador. Por todos os momentos de conversa e a imensa ajuda ao longo dos anos e por acreditar no meu potencial. Ao Ricardo, pelas trocas de ideias e dúvidas, por sempre se oferecer para ajudar. Ao Vinicius, por me ajudar a resolver o problema de inflar as conjuntivas no primeiro dia em que conversamos pessoalmente. Pelas trocas de experiência e por compartilharmos as expectativas, boas e ruins, sobre a pós-graduação. Ao Luiz Ricardo, pelas trocas de figurinhas sobre os escutelerídeos, principalmente com a morfologia, além das conversas animadas.

Aos professores do PPGBAN pelas aulas e por todo o aprendizado. À professora Paula, pelas críticas construtivas como banca de acompanhamento. Pelas conversas de corredor e por seu jeito acolhedor e gentil, a quem admiro imensamente como pessoa e me inspiro como biólogo. À professora Viviane, por aceitar me orientar durante a atividade didática e por todas as trocas de experiência durante as aulas, onde descobri um interesse pela docência. Ao professor Luiz, pelas aulas nas disciplinas e por sempre ter um tempinho para me auxiliar com as dúvidas, independentemente do quão triviais fossem. Ao Sr. Luiz, pela imensa gentileza e por compartilhar do interesse e empolgação com os insetos.

Aos curadores das coleções científicas pelo empréstimo dos espécimes. Ao Dr. Herbert Zettel e ao fotógrafo Harald Bruckner do Natural History Museum Vienna pelas fotos do espécime tipo de *Camirus socius*. À Dra. Annette Aiello e à fotógrafa Marleny Rivera da Synoptic Insect Collection, Smithsonian Tropical Research Institute pelo fotos dos espécimes de *Camirus socius*.

À minha mãe Isabel e meu pai Gilmar, por serem pais excepcionais, que sempre me apoiam em minhas decisões. Por sempre me inspirarem e por acreditarem em mim e no meu potencial mais que qualquer um.

Aos meus familiares, pelo carinho e incentivo. À minha tia Vânia, por ser como uma segunda mãe para mim. À minha madrastra Rosilete, pelo carinho e por me tratar como um filho.

Aos amigos, por verem o meu melhor e no meu pior e ainda sim estarem presentes. Ao Gianluca, por manter a amizade, independente do tempo e da vida adulta, com a mesma leveza de sempre. Por ser alguém com quem sei que posso contar, sempre. Ao Klismman, meu grande amigo desde a terceira série. Por toda a companhia, conversas e jogatinas e por me incentivar a voltar a desenhar e a procurar me aperfeiçoar nessa área. Ao Lúcio, por todos os momentos compartilhados, RPG e conversas sobre as coisas mais aleatórias. Ao Leonardo, mais do que meu amigo, um irmão. Por todas as piadas e risadas, os conselhos, por estar presente nos momentos bons e ruins. À Gabriela, por me entender e me aturar, por ouvir meus choros e me aconselhar, por pelas conversas que variam entre a mais boba à mais profunda. À Larissa, pelas madrugadas em claro conversando, por todas as bobagens, conversas e conselhos. À Geany, por continuar a ser minha amiga independente de quanto tempo fiquemos sem nos falar e sempre manter o mesmo carinho, pelas conversas mais aleatórias sempre. Ao (Luciano) Dória, pelas piadas bobas, os jogos de sinuca ao fim da tarde e companhia nas festas do Vale.

À Jessica, que me acompanhou de perto por parte dessa jornada e cujo incentivo foi essencial nos momentos mais difíceis. Que ao entrar na minha vida, me fez crescer imensamente como pessoa, por quem tenho imensa admiração e carinho.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), ao Programa de Pós Graduação em Biologia Animal (PPGBAN-UFRGS) e à Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela oportunidade, financiamento e logística.

Eu sou péssimo com palavras e isso é apenas uma pequena fração do gigantesco carinho por todas as pessoas que citei. Agradeço, de coração, a todos que participaram desse período importante da minha vida.

Sumário

Agradecimentos	iii
Resumo	6
Abstract.....	7
Introdução geral.....	8
Referências	11

Resumo

Camirus Stål, 1862 compreende atualmente seis espécies, de distribuição Neártica e Neotropical. Há pouca informação na literatura, sendo desconhecida a morfologia genital de todas as espécies. Neste trabalho as relações evolutivas de *Camirus* foram investigadas através da metodologia cladística. Foram utilizados cento e dezessete caracteres discretos, abrangendo morfologia geral, sistema eferente odorífero externo e genitália de macho e fêmea. Como grupo externo foram selecionados outros gêneros de Pachycorinae e Odontotarsinae com base em três critérios: [I] hipótese prévia de relacionamento, [II] morfologia geral e [III] histórico taxonômico compartilhado. Por ser uma das espécies que compõe o único gênero de Scutellerinae na região Neotropical, *Augocoris gomesii* foi utilizado para o enraizamento. A monofilia de *Camirus* não foi recuperada, bem como Pachycorinae não-monofilética. Assim, *Camirus* é revisado taxonomicamente com a descrição de genitália de macho e fêmea e são propostos dois novos gêneros, *Egerius* gen. n. e *Mirusca* gen. n., bem como uma nova sinonímia. Uma chave de identificação para as espécies é fornecida.

Palavras-chave: Cladistic analysis, Neotropical, New genera, New synonym, Shield bug.

Abstract

Camirus Stål, 1862 currently comprises six species, of Nearctic and Neotropical distribution. There is little information in the literature, and the genital morphology of all species is unknown. In this work the evolutive relations of *Camirus* were investigated using cladistic methodology. One hundred and seventeen discrete characters were used, covering general morphology, external scent efferent system, male and female genitalia. As an outgroup, other genera of Pachycorinae and Odontotarsinae were selected based on three criteria: [I] previous relationship hypothesis, [II] general morphology and [III] shared taxonomic history. As one of the species comprising the only Scutellerinae genus in the Neotropical region, *Augocoris gomesii* was used for rooting. *Camirus* monophyly has not been recovered, as well as non-monophyletic Pachycorinae. Thus, *Camirus* is revised with the description of male and female genitalia and two new genera, *Egerius* gen. n. and *Mirusca* gen. n. are proposed, as well as a new synonymy. A key to the species is provided.

Keywords: Cladistic analysis, Neotropical, New genera, New synonym, Shield bug.

Introdução geral

Dentre as ordens megadiversas, Hemiptera é o maior grupo de insetos não-holometabolos, compreendendo 11% da entomofauna (Grimaldi & Engel, 2005), com uma grande variedade morfológica na forma do corpo, asas, antenas, histórias de vida e hábitos alimentares (Triplehorn & Johnson, 2005). As cerca de 100 mil espécies conhecidas são agrupadas em quatro subordens: Auchenorrhyncha, Coleorrhyncha, Heteroptera e Sternorrhyncha (Schuh & Weirauch, 2020). A maior parte desta diversidade compõe a subordem Heteroptera, ultrapassando 40.000 espécies descritas (Weirauch & Schuh, 2011), com representantes em todos os continentes exceto a Antártica (Schuh & Weirauch, 2020). Possuem hábitos de vida ativos e sedentários, sendo filófagos, hematófagos, micetófagos e predadores (Weirauch & Schuh, 2011).

Atualmente são reconhecidas sete infraordens em Hemiptera: Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Gerromorpha, Nepomorpha, Leptopodomorpha, Cimicomorpha e Pentatomomorpha (Panizzi & Grazia, 2015; Schuh & Weirauch, 2020). A infraordem Pentatomomorpha, compreendendo cerca de 14.000 espécies, é a segunda maior de Heteroptera (Schuh & Weirauch, 2020). Os pentatomomorfos dividem-se em seis superfamílias: Aradoidea, Idiostoloidea, Pentatomoidea, Lygaeoidea, Pyrrhocoroidea e Coreoidea (Rider *et al.*, 2018).

A superfamília Pentatomoidea, cuja monofilia é reconhecida (Grazia *et al.*, 2008) abrange 13 famílias (Schuh & Weirauch, 2020), dentre as quais 10 ocorrem no Neotrópico: Acanthosomatidae, Canopidae, Cydnidae, Dinidoridae, Megarididae, Pentatomidae, Phloeidae, Scutelleridae, Tessaratomidae e Thyreocoridae (Schwertner & Grazia, 2015).

Scutelleridae atualmente abrange cerca de 100 gêneros e 531 espécies (Rider *et al.*, 2018). Os membros dessa família podem ser facilmente reconhecidos por seu escutelo muito desenvolvido, sendo conhecidos como “Shield bugs” (“percevejos-de-escudo” em tradução livre). Outros autores também usam o termo “Jewel bugs” (percevejos-joia em tradução livre), visto que muitos escutelerídeos apresentam cores vivas ou iridescentes. O polimorfismo cromático é uma característica comum em diversas espécies (McDonald & Cassis, 1984; Sánchez-Soto *et al.*, 2004; Cassis & Vanags, 2006; Souza *et al.*, 2012; Souza-Firmino *et al.*, 2016; Farag *et al.* 2022), o que muitas vezes gerou descrições taxonômicas de espécies baseadas em variações de coloração de uma única espécie, fazendo-se necessário um grande número de sinonímias subsequentes.

A classificação biológica como conhecemos hoje começou a tomar forma a partir da proposição da metodologia cladística Hening (1966), com classificações que refletem as hipóteses de relações de parentesco dos taxons. Atualmente, os métodos filogenéticos são amplamente utilizados para a elaboração de classificações estáveis (Amorim, 2002; Schuh & Brower, 2009). A sistemática em Heteroptera teve bastante progresso desde as primeiras classificações elaboradas a partir da metodologia cladística (Weirauch & Schuh, 2011), utilizando tanto dados morfológicos, quanto moleculares (Grazia *et al.* 2008; Weirauch *et al.*, 2019).

A família Pentatomidae tem sido foco de grande parte dos esforços taxonômicos em pentatomoidea, com amplo uso dos métodos filogenéticos para classificação das relações internas (Bianchi *et al.*, 2016; Roell & Campos, 2018; Barros *et al.*, 2020; Barão *et al.*, 2020; Genevcius *et al.*, 2021), o que em parte pode estar relacionado a uma grande quantidade de espécies de interesse econômico (McPherson, 2018). Este esforço, porém, não é o mesmo para todas as famílias. Apesar da monofilia de Scutelleridae ser reconhecida (Fischer, 2001; Grazia *et al.*, 2008; Wu *et al.* 2018), o método cladístico ainda não é amplamente utilizado para resolver as relações evolutivas entre os gêneros (com poucas exceções, ex: Rédei & Tsai, 2016).

Historicamente foram reconhecidas oito subfamílias compondo Scutelleridae: Elvisurinae, Eurygastrinae, Hoteinae, Pachycorinae, Odontoscelinae, Odontotarsinae, Scutellerinae e Tectocorinae (Carapezza, 2009; Tsai *et al.*, 2011). Wu *et al.* (2018) apontaram, a partir de dados moleculares, uma nova composição para Scutelleridae formada por Hoteinae, Odontotarsinae, Pachycorinae e Scutellerinae, com as demais subfamílias indicadas como possíveis tribos dentro de Scutellerinae e Odontotarsinae. No entanto, uma classificação revisada só foi formalizada por Schuh & Weirauch (2020).

Os escutelerídeos da região Neotropical geralmente possuem cores crípticas e pouco se conhece sobre essas espécies (Eger *et al.*, 2015). Scutellerinae e Pachycorinae são as únicas subfamílias que ocorrem na região Neotropical (Eger *et al.*, 2015). Enquanto a primeira inclui apenas o gênero *Augocoris* Burmeister, 1835 no Neotrópico, Pachycorinae representa a maior parte da diversidade de Scutelleridae na região, abrangendo 27 gêneros e 125 espécies (Schuh & Weirauch, 2020).

Pachycorinae é caracterizada pela presença das áreas estriduladoras (stridulitrum) que se estendem dos esternitos IV ao VII (sendo mais comum do esternitos V ao VI), o plectro metatibial, formado por diversos tubérculos na face dorsal das tíbias posteriores, que está

relacionado ao atrito com o stridulitrum (Leston, 1954; Czaja, 2019) e a veia intervannal nas asas posteriores não ramificadas (Tsai *et al.*, 2011; Eger *et al.*, 2015; Schuh & Weirauch, 2020). Não há consenso sobre a monofilia da subfamília, embora esforços tenham sido feitos nesse sentido (Fischer, 2001; Weiler, 2016, tese não publicada; Wu *et al.*, 2018; Paim, em preparação). Apesar de historicamente pouco estudada, há um recente aumento nos esforços para revisar a taxonomia do grupo (Eger, 1987; Eger, 1990; Paleari, 1992; Eger, 2012; Schmitz *et al.*, 2020). Essa tarefa se faz ainda mais necessária, visto que além da presença de polimorfismo cromático, também há dimorfismo sexual em alguns gêneros (Eger *et al.*, 2015; Eger, 2017).

Camirus Stål, 1862 é um dos gêneros que necessitam de revisão (Lattin, 1964, tese não publicada; Eger *et al.*, 2015). Atualmente compreende seis espécies: *C. brevilinea* (Walker, 1867), *C. conicus* (Germar, 1839), *C. divergens* (Walker, 1868), *C. impressionicolis* Stål, 1862, *C. moestus* (Stål, 1862) e *C. socius* (Stål, 1862), distribuídas nas regiões Neártica e Neotropical, desde o sudeste dos Estados Unidos até a Argentina. O gênero pode ser caracterizado por sua coloração geralmente marrom (sendo comum a presença de manchas), cabeça com declividade moderada, búculas arredondadas anteriormente, pronoto dividido por um sulco transversal e área estridulatória estendendo-se até o sétimo esternito (Distant, 1880; Eger & Lattin, 1995; Eger *et al.*, 2015). Além disso, há pouca literatura caracterizando estruturas de interesse taxonômico, e apenas para algumas espécies do gênero, como o sistema eferente odorífero externo (Weiler *et al.*, 2017), genitália masculina (McDonald, 1966) e feminina (Czaja, 2016).

Dentre a composição de gêneros de Pachycorinae, *Acantholomidea* Sailer, 1954 é o que mais se assemelha morfológicamente a *Camirus*, principalmente a *C. moestus*. Eger & Lattin (1995) apontam como diferenças em *Acantholomidea* a cabeça mais declivosa e as búculas ligeiramente triangulares, produzidas ventralmente, além de diferenças de tamanho e coloração. Apesar disso, os limites taxonômicos dos dois gêneros não são claros, pois não há evidências filogenéticas robustas para apoiar a monofilia de ambos os gêneros (Fischer, 2001; Weiler, 2016 tese não publicada).

Acantholomidea e *Camirus* compartilham, além de seu histórico taxonômico comum, também sua distribuição, Neártica e Neotropical. Apesar disso, a presença de *Acantholomidea* no Neotrópico se estende do México à Colômbia, enquanto *Camirus moestus* é a única espécie do gênero que apresenta distribuição semelhante, sendo o único representante com distribuição Neártica. Lattin (1964, tese não publicada) em sua revisão da fauna Norte-Americana de

Scutelleridae, aponta que *C. moestus* se assemelha à espécie-tipo, *C. conicus*, porém sugere que talvez seja mais apropriado um gênero à parte das outras espécies de *Camirus*.

Fischer (2001) infere a monofilia de Pachycorinae, mas usando apenas 12 dos 27 gêneros e não seguindo uma rigorosa metodologia cladística. Weiler (2016, tese não publicada) realiza uma análise filogenética preliminar abrangendo 22 gêneros, utilizando caracteres de morfologia externa, sistema eferente odorífero externo e genitália de fêmea. Essa análise não recuperou a monofilia de Pachycorinae, com quatro gêneros agrupados com Odontotarsinae. Entre esses gêneros está *Camirus*, com *Acantholomidea* como seu grupo irmão. No entanto, as relações recuperadas podem ser questionadas, uma vez que apenas *C. moestus* foi utilizado para o gênero e a análise não incluiu caracteres da genitália masculina.

Assim, devido às suas relações evolutivas não conclusivas e ao seu posicionamento obscuro em relação à Pachycorinae, o objetivo dessa dissertação é a revisão a partir da análise cladística de *Camirus*, afim de testar sua monofilia, bem como as relações entre as espécies que atualmente compõem o gênero e a sua posição dentro de Pachycorinae. É proposta a redescrição do gênero e suas espécies, além de uma chave de identificação para as espécies de *Camirus* e gêneros próximos.

Referências

- Amorim, D.S. (2002) *Fundamentos de sistemática filogenética*. Holos, Ribeirão Preto, 157p.
- Barão, K.R., Ferrari, A. & Grazia, J. (2020) Phylogenetic analysis of the *Euschistus* group (Hemiptera: Pentatomidae) suggests polyphyly of *Dichelops* Spinola, 1837 with the erection of *Diceraeus* Dallas, 1851, stat. rev. *Austral Entomology* 59, 770–783. <https://doi.org/10.1111/aen.12489>
- Barros, L.D., Barão, K.R. & Grazia, J. (2020) Systematics of the *Mecocephala* group (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae) based on a phylogenetic perspective: Inclusion of *Hypanthracos*, description of three new genera, and redescription of *Ogmocoris*. *Arthropods Systematics and Phylogeny* 78, 321–360. <https://doi.org/10.26049/ASP78-2-2020-07>
- Bianchi, F.M., Garbelotto, T.A. & Campos, L.A. (2011) Description of immatures of *Galeacius martini* Schouteden (Hemiptera: Heteroptera: Scutelleridae). *Zootaxa* 3110, 37–45. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3110.1.3>

- Carapezza, A. (2009) On some Old World Scutelleridae (Heteroptera). *Nouvelle Revue d'Entomologie (New Series)* 25, 197–212.
- Cassis, G. & Vanags, L. (2006) Jewel Bugs of Australia (Insecta, Heteroptera, Scutelleridae). *Denisia* 50, 275–398.
- Czaja, J. (2016) Morphology of spermatheca in Scutelleridae (Hemiptera: Pentatomoidea) and its taxonomic significance. *The Canadian Entomologist* 148, 619–641.
<https://doi.org/10.4039/tce.2016.20>
- Czaja, J. (2019) Microstructural characters of stridulitrum of selected Scutelleridae (Heteroptera: Pentatomoidea). *Monographs of the Upper Silesian Museum* 10, 47–57
<http://doi.org/10.5281/zenodo.3600231>
- Distant, W.L. (1880) Insecta. Rhynchota. Hemiptera-Heteroptera. Vol. I. In: Godman, F.D. & Salvin, O. (Eds.), *Biologia Centrali-Americana*, 462p.
- Eger, J.E. (1987) A Review of the Genus *Tiridates* Stål (Heteroptera: Pentatomoidea: Scutelleridae). *The Florida Entomologist* 70, 339–350.
<https://doi.org/10.2307/3495067>
- Eger, J.E. (1990) Revision of the Genus *Polytes* Stål (Heteroptera: Scutelleridae). *Annals of the Entomological Society of America* 83, 115–141. <https://doi.org/10.2307/3496108>
- Eger, J.E. (2012) The Genus *Sphyrocoris* Mayr (Heteroptera: Scutelleridae: Pachycorinae). *Great Lakes Entomologist* 45, 235–250.
- Eger, J.E. (2017) *Brailovskylus mexicanus*, a new genus and species from Mexico and Central America (Heteroptera: Scutelleridae: Pachycorinae). *Dugesiana* 24, 251–256.
<https://doi.org/10.32870/dugesiana.v24i2.6718>
- Eger, J.E. & Lattin, J.D. (1995) Generic placement and synonymy of some New World Scutelleridae (Hemiptera, Heteroptera) in the British Museum (Natural History). *Journal of the New York Entomological Society* 103 (4), 412–420.
- Eger, J.E., Barcellos, A. & Weiler, L. (2015) Shield bugs (Scutelleridae). In: Panizzi, A.R. & Grazia, J. (Eds.), *True bugs (Heteroptera) of the Neotropics*. Springer, Dordrecht, pp. 757–788.
- Farag, S., Alakeel, K.A., GadAllah, S., Nasser, M., Okely, M., Ezzat, A.A., Soliman, S.M., Saad, A.M., El-Saadony, M.T. & Ashaal, S.A. (2022) Polychromatism in adult *Deroplax silphoides* (Heteroptera: Scutelleridae) and a morphological examination of the immature stages. *Saudi Journal of Biological Sciences*
<https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2022.01.044>

- Fischer, C. (2001) *Ein Beitrag zum Grundmuster, phylogenetischen System und zur Verwandtschaft der Scutelleridae (Heteroptera, Pentatomoidea)*. Ph.D. Dissertation, Freien Universität, Berlin, Germany, 235 pp.
- Genevcius, B.C., Greve, C., Koehler, S., Simmons, R.B., Rider, D.A., Grazia, J. & Schwertner, C.F. (2021) Phylogeny of the stink bug tribe Chlorocorini (Heteroptera, Pentatomidae) based on DNA and morphological data: the evolution of key phenotypic traits. *Systematic Entomology* 46, 327–338.
<https://doi.org/10.1111/syen.12464>
- Germar, E.F. (1839) Beiträge zu einer Monographie der Schildwanzen. *Zeitschrift für die Entomologie* 1, 1–146.
- Grazia, J., Schuh, R.T. & Wheeler, W.C. (2008) Phylogenetic relationships of family groups in Pentatomoidea based on morphology and DNA sequences (Insecta: Heteroptera). *Cladistics* 24, 932–976. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00224.x>
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. (2005) *Evolution of Insects*. Cambridge University Press, Cambridge, xv + 755pp.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics. University of illinois press, Champaign, 251pp.
- Lattin, J.D. (1964) *The Scutellerinae of America North of Mexico (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomidae)*. PhD Dissertation, University of California, Berkeley, 350 pp.
- Leston, D. (1954) Strigils and stridulation in Pentatomoidea (Hem.): some new data and a review. *The Entomologist's Monthly Magazine* 90, 49–56.
- McDonald, F. (1966) The genitalia of North American Pentatomoidea (Hemiptera Heteroptera). *Quaestiones Entomologicae* 2 (1), 7–150.
- McDonald, F. & Cassis, G. (1984) Revision of the Australian Scutelleridae Leach (Hemiptera). *Australian Journal of Zoology* 32, (4), 537–537.
<https://doi.org/10.1071/ZO9840537>
- McPherson, J.E. (2018) *Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomoidea) Biology, Higher Systematics, Semiochemistry, and Management*. CRC press, Boca Raton, 840pp.
- Panizzi, A.R. & Grazia, J. (2015) *True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics*. Springer, Dordrecht, 901 pp. Available from: <https://link.springer.com/book/10.1007/978-94-017-9861-7> (December 16, 2022)

- Rédei, D. & Tsai, J.-F. (2016) A revision of *Lamprocoris* (Hemiptera: Heteroptera: Scutelleridae). *Entomologica Americana* 122 (1–2), 262–293.
<https://doi.org/10.1664/15-RA-043>
- Rider, D.A, Schwertner, C.F., Vilímová, J., Rédei, D., Kment, P. & Thomas, D.B. (2018) Higher Systematics of the Pentatomoidea. In: McPherson, J.E. (Ed.), *Invasive Stink Bugs and Related Species (Pentatomoidea): Biology, Higher Systematics, Semiochemistry, and Management*. CRC Press, Boca Raton, pp. 25–201.
- Roell, T. & Campos, L.A. (2018) Phylogeny of Ochlerini (Hemiptera: Pentatomidae: Discocephalinae) and the evolution of the apical tarsomere in hind legs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 185 (4), 1137–1149.
<https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zly073>
- Sánchez-Soto, S., Milano, P. & Nakano, O. (2004) Nova planta hospedeira e novos padrões cromáticos de *Pachycoris torridus* (Scopoli) (Hemiptera: Scutelleridae) no Brasil. *Neotropical Entomology* 33, 109–111. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2004000100019>
- Schmitz, L.R., Barcellos, A. & Eger, J. (2020) Revision of *Coptochilus* (Heteroptera, Scutelleridae, Pachycorinae). *Iheringia, Série Zoologia* 110, 1–16.
<https://doi.org/10.1590/1678-4766e2020021>
- Schuh, R.T & Brower, A.V.Z. (2009) *Biological Systematics: Principles and Applications*. Cornell University Press,
- Schuh, R.T. & Weirauch, C. (2020) *True Bugs of the World*. Siri Scientific Press, Manchester, 767 pp.
- Schwertner, C.F. & Grazia, J. (2015) Less Diverse Pentatomoid Families (Acanthosomatidae, Canopidae, Dinidoridae, Megarididae, Phloeidae, and Tessaratomidae). In: Panizzi, A.R. & Grazia, J. (Eds.), *True bugs (Heteroptera) of the Neotropics*. Springer, Dordrecht, pp. 821–862.
- Souza, G.K., Pikart, T.G., Oliveira, H.N., Serrão, J.E. & Zanuncio, J.C. (2012) Color polymorphism in *Pachycoris torridus* (Hemiptera: Scutelleridae) and its taxonomic implications. *Revista Chilena de Historia Natural* 85, 357–359.
- Souza-Firmino, T.S., Alevi, K.C.C., Pereira, L.L.V., Banho, C.A., Silva Junior, F.C., Souza, E.R.S. & Itoyama, M.M. (2016) Checklist and description of three new chromatic patterns of *Pachycoris torridus* (Scopoli, 1772) (Hemiptera: Scutelleridae). *Biota Neotropica* 16 (1), e20140195. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2014-0195>

- Stål, C. (1860) Bidrag till Rio Janeiro-Traktens Hemipter-Fauna. Addenda et corrigenda. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar* 3 (6), 57–71.
- Stål, C. (1862) Hemiptera Mexicana enumeravit speciesque novas descripsit. *Stettin Entomologische Zeitung*, 23, 81–118.
- Triplehorn, C. & Jhonson, N.F. (2005) *Borrer and DeLong's introduction to the study of insects*, 7th ed. Thompson Brooks/Cole, Belmont. 864 pp.
- Tsai, J.-F., Rédei, D., Yeh, G.-F. & Yang, M.-M. (2011) *Jewel bugs of Taiwan (Heteroptera: Scutelleridae)*. National Chung Hsing University, Taichung, 309 pp.
- Walker, F. (1867) *Catalogue of the specimens of heteropterous Hemiptera in the collection of the British Museum. Part II. Scutata*. E. Newman, London, pp. 241–417.
- Walker, F. (1868) *Catalogue of the specimens of Hemiptera Heteroptera in the collection of the British Museum. Part III*. E. Newman, London, pp. 418–599.
- Weiler, L. (2016) *Morfologia do sistema eferente odorífero metatorácico e filogenia de Pachycorinae (Hemiptera, Heteroptera, Scutelleridae)*. PhD Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil, 137 pp.
- Weiler, L., Barão, K.R., Cassis, G. & Grazia, J. (2017) Morphology of the external scent efferent system of Neotropical shield bugs (Hemiptera: Scutelleridae: Pachycorinae). *Zoomorphology* 136, 29–44. <https://doi.org/10.1007/s00435-016-0330-y>
- Weirauch, C. & Schuh, R.T. (2011) Systematics and Evolution of Heteroptera: 25 Years of Progress. *Annual Review of Entomology* 56, 487–510. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144833>
- Weirauch, C., Schuh, R.T., Cassis, G., and Wheeler, W.C. (2019) Revisiting habitat and lifestyle transitions in Heteroptera (Insecta: Hemiptera): insights from a combined morphological and molecular phylogeny. *Cladistics*, 35 (1): 67–105.
- Wu, Y.-Z., Rédei, D., Eger Jr, J., Wang, Y.-H., Wu, H.-Y., Carapezza, A., Kment, P., Cai, B., Sun, X.-Y., Guo, P.-L., Luo, J.-Y. & Xie, Q. (2018) Phylogeny and the colourful history of jewel bugs (Insecta: Hemiptera: Scutelleridae). *Cladistics* 34, 502–516. <https://doi.org/10.1111/cla.12224>