



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

JAQUELINE FERNANDA DIONISIO

**ESTUDO CITOGENÉTICO COMPARATIVO EM QUATRO
ESPÉCIES DE PERCEVEJOS (HETEROPTERA:
PENTATOMIDAE)**

Londrina
2017

JAQUELINE FERNANDA DIONISIO

**ESTUDO CITOGENÉTICO COMPARATIVO EM QUATRO
ESPÉCIES DE PERCEVEJOS (HETEROPTERA:
PENTATOMIDAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, da Universidade Estadual de Londrina, como requisito para a obtenção do título de Mestre.

Orientadora: Profa. Dra. Renata da Rosa

Londrina
2017

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UEL

Dionisio, Jaqueline Fernanda.

Estudo citogenético comparativo em quatro espécies de percevejos (Heteroptera: Pentatomidae)/Jaqueline Fernanda Dionisio. - Londrina, 2017.
58 f. : il.

Orientador: Renata Da Rosa.

Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, 2017.

Inclui bibliografia.

1. Bandamento cromossômico - Tese. 2. Comportamento meiótico - Tese. 3. Heterocromatina - Tese. 4. Holocêntrico - Tese. I. Da Rosa, Renata. II. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular. III. Título.

JAQUELINE FERNANDA DIONISIO

**ESTUDO CITOGENÉTICO COMPARATIVO EM QUATRO ESPÉCIES
DE PERCEVEJOS (HETEROPTERA: PENTATOMIDAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, da Universidade Estadual de Londrina, como requisito para a obtenção do título de Mestre.

BANCA EXAMINADORA

Orientadora: Profa. Dra. Renata da Rosa
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Profa. Dra. Mary Massumi Itoyama
Universidade Estadual Paulista "Julio de
Mesquita Filho" – UNESP

Profa. Dra. Ana Lúcia Dias
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Londrina, 21 de fevereiro de 2017

*Dedico este trabalho aos meus pais
Ademir e Maria de Lourdes.*

AGRADECIMENTO

Agradeço primeiramente a Deus por me presentear com a vida e por me conceder coragem e sabedoria para lutar pelos meus sonhos.

Aos meus familiares, em especial aos meus pais Ademir e Maria de Lourdes por todo o amor e dedicação para a formação do meu caráter, e por não medirem esforços para que eu pudesse ir atrás dos meus sonhos. E ao meu irmão Jefferson com quem aprendi valiosas lições.

À Universidade Estadual de Londrina e ao Programa de Pós Graduação em Genética e Biologia Molecular por disponibilizar toda estrutura física e também recursos humanos para realização desse trabalho.

À CAPES, órgão de fomento à pesquisa científica, pelo apoio financeiro.

À minha orientadora Profa. Dra. Renata da Rosa por todos os ensinamentos, pela dedicação ao trabalho, paciência e pela confiança em mim depositada. Obrigada pela participação direta no meu crescimento pessoal e profissional ao longo desse período.

Agradeço também as professoras Dra. Ana Lúcia Dias e Dra. Lucia Giuliano-Caetano pelo exemplo de profissionalismo do qual me espelho e por todo apoio e aprendizado.

Ao Dr. Daniel Ricardo Sossa-Gómez e a Embrapa-Soja, Londrina pela parceria e contribuição ao trabalho.

Agradeço a todos os professores que passaram pela minha vida e que contribuíram direta e indiretamente para que eu chegasse até aqui, em especial a minha grande amiga Profa. Ms. Daniele de Oliveira Moura Silva por todo ensinamento, incentivo, e por despertar em mim a paixão pela pesquisa.

Aos meus amigos de Adamantina-SP que mesmo distantes sempre se fizeram presentes, me apoiando e torcendo pelas minhas conquistas.

Aos colegas de turma do mestrado por compartilhar momentos de aprendizado e descontração.

Aos colegas do Laboratório de Citogenética Animal (LACA): Larissa, Ana Beatriz, Mariana Campaner, Matheus, Joana, Fábio, Thayná, Mariana Terra, Brenda, e também a Poliana, Juceli, Angélica Rossotti, Rachel, Raquel e Angélica Tiepo. Obrigada por toda receptividade, companheirismo e aprendizado.

À Joana pós-doutoranda do Laboratório de Ciogenética Animal (LACA), por todo conhecimento compartilhado, pela generosidade, paciência, parceria e incentivo, minha gratidão imensurável.

Às minhas fiéis companheiras Ana Beatriz, Thaíssa e Camila com quem eu tive a honra de compartilhar momentos incríveis, juntas multiplicamos os sorrisos e dividimos as tristezas. Obrigada por toda amizade, lealdade e por tornarem a minha caminhada até aqui mais leve e divertida.

DIONISIO, Jaqueline Fernanda. **Estudo citogenético comparativo em quatro espécies de percevejos (Heteroptera: Pentatomidae)**. 2017. 58 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2017.

RESUMO

Pentatomidae é a quarta maior família da subordem Heteroptera, e as espécies a ela pertencentes são exclusivamente terrestres e geralmente fitófagas, estando agrupados nessa família os principais insetos considerados pragas agrícolas. Diante da importância e diversidade desse grupo de insetos é necessária a realização de trabalhos que colaborem para um melhor entendimento da estrutura e comportamento cromossômicos nessa família, contribuindo assim para elucidar os eventos envolvidos na evolução desse grupo de inseto. Visando ampliar os conhecimentos citogenéticos nessa família, o presente trabalho realizou um estudo comparativo entre quatro espécies de Pentatomidae (*Dichelops melacanthus*, *Euschistus heros*, *Loxa viridis* e *Edessa collaris*) identificando o comportamento meiótico, e a localização e características da heterocromatina. Com a coloração convencional foi possível identificar que todas as espécies estudadas apresentaram cromossomos holocêntricos e meiose invertida para os cromossomos sexuais, característico da subordem Heteroptera. *E. heros*, *L. viridis* e *E. collaris* apresentaram $2n = 14$ (12A+XY) e *D. melacanthus* $2n = 12$ (10A+XY), sendo que a última espécie apresentou um cromossomo autossomo de tamanho maior em relação aos demais. A técnica de banda-C corada com Giemsa revelou em todas as espécies um cromossomo sexual totalmente heterocromático, possivelmente o cromossomo Y, além de diferentes marcações intersticiais e/ou terminais nos autossomos. A coloração base-específica com DAPI/CMA3 evidenciou em *D. melacanthus* e *L. viridis* o cromossomo sexual Y DAPI+ e marcações DAPI+ também em autossomos, além de uma marcação terminal CMA3+ em *L. viridis*. Já em *E. heros* e *E. collaris* os cromossomos sexuais apresentaram-se associados e DAPI+/CMA3+ em fases meióticas iniciais. Tanto *E. heros* quanto *E. collaris*, apresentaram *dots* CMA3+, além de diversas marcações DAPI+ intersticiais e terminais em *E. collaris*. Os nossos dados somados aos existentes na literatura permitem um melhor entendimento do comportamento meiótico nessa família, além de reforçar a importância da heterocromatina para a evolução desse grupo de insetos.

Palavras-chave: Bandamento cromossômico. Comportamento meiótico. Heterocromatina. Holocêntrico.

DIONISIO, Jaqueline Fernanda. **Comparative cytogenetic study on four bed bug species (Heteroptera: Pentatomidae)**. 2017. 58 p. Dissertation (Master's Degree in Genetics and Molecular Biology) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2017.

ABSTRACT

Pentatomidae is the fourth largest family of the suborder Heteroptera, and the species belonging to it are exclusively terrestrial and generally phytophagous, being grouped in this family the main insects considered agricultural pests. Considering the importance and diversity of this group of insects, it is necessary to carry out works that contribute to a better understanding of the chromosomal structure and behavior in this family, thus contributing to elucidate the events involved in the evolution of this insect group. In order to extend the cytogenetic knowledge in this family, the present work carried out a comparative study of four species of Pentatomidae (*Dichelops melacanthus*, *Euschistus heros*, *Loxa viridis* and *Edessa collaris*), identifying the meiotic behavior, and the location and characteristics of heterochromatin. With the conventional staining it was possible to identify that all species studied presented holocentric chromosomes and inverted meiosis for the sex chromosomes, characteristic of the suborder Heteroptera. *E. heros*, *L. viridis* and *E. collaris* presented $2n = 14$ (12A + XY) and *D. melacanthus* $2n = 12$ (10A + XY), and the latter species presented a larger autosomal chromosome in relation to the others. The C-band technique stained with giemsa revealed in all species a fully heterochromatic sexual chromosome, possibly the Y chromosome, in addition to different interstitial and / or terminal markers in the autosomes. The base-specific staining with DAPI/ CMA3 showed in *D. melacanthus* and *L. viridis* the sexual chromosome Y DAPI + and DAPI + markers also in autosomes, in addition to a CMA3 + terminal label in *L. viridis*. In *E. heros* and *E. collaris*, the sex chromosomes were associated with DAPI+/ CMA3+ in early meiotic phases. Both *E. heros* and *E. collaris* showed CMA3+ dots, as well as several DAPI + interstitial and terminal DAPI markers in *E. collaris*. Our data added to the literature allow a better understanding of meiotic behavior in this family, besides reinforcing the importance of heterochromatin for the evolution of this group of insects.

Key words: Chromosomal banding. Meiotic behavior. Heterochromatin. Holocentric.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - Percevejos da família Pentatomidae.** A. *Dichelops melacanthus* (dorsal); B. *Dichelops melacanthus* (ventral); C. *Euschistus heros*; D. *Loxa viridis*; E. *Edessa collaris*.....16
- Capítulo 1 - Evolução cromossômica em Pentatomidae**
- Figura 1 - Pontos de coleta dos insetos.** (a) Mapa do Brasil identificando o Estado do Paraná; (b) Estado do Paraná, destacando os municípios onde foram realizadas as coletas39
- Figura 2 - Coloração convencional.** *Dichelops melacanthus* (a) Prometáfase mitótica, (b) Metáfase I, (c) Metáfase II; *Euschistus heros* (d) Metáfase I, (e) Metáfase II; *Loxa viridis* (f) Metáfase I, (g) Metáfase II; *Edessa collaris* (h) Metáfase I, (i) Metáfase II.....40
- Figura 3 - Bandamento-C.** (a) *Dichelops melacanthus* Metáfase II; (b) *Euschistus heros* Metáfase I; (c) *Loxa viridis* Metáfase I; (d) *Edessa collaris* Metáfase I41
- Figura 4 - Coloração com fluorocromos base-específicos DAPI/CMA3.** (a) e (b) Metáfase I *Dichelops melacanthus*; (c) e (d) Paquíteno *Euschistus heros*; (e) e (f) Metáfase I *Loxa viridis*; (g) e (h) Diplóteno *Edessa collaris*42
- Figura 5 - Gráfico com a porcentagem de cada número diploide encontrado na família Pentatomidae**43
- Figura 6 - Representação de uma hipótese de evolução cromossômica para a família Pentatomidae.** Grupo 1: Subfamílias conservadas; Grupo 2: Subfamília intermediária; Grupo 3: Subfamílias derivadas.....44

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1 – Evolução cromossômica em Pentatomidae

**Tabela 1 - Levantamento do número diploide em espécies da família
Pentatomidae33**

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	12
1.1	Aspectos Gerais	12
1.1.1	Subordem Heteroptera e Família Pentatomidae	12
1.1.2	<i>Dichelops melacanthus</i> (Dallas, 1851)	14
1.1.3	<i>Euschistus heros</i> (Fabricius, 1798)	14
1.1.4	<i>Loxa viridis</i> (Palisot de Beauvois, 1805)	15
1.1.5	<i>Edessa collaris</i> (Dallas, 1851)	16
1.2	Características Citogenéticas	17
1.2.1	Subordem Heteroptera e família Pentatomidae	17
1.2.2	Heterocromatina	19
2.	OBJETIVOS	21
2.1	Objetivo Geral	21
2.2	Objetivos Específicos	21
	Capítulo 1 – Evolução cromossômica em Pentatomidae	22
	Resumo	23
	Introdução	24
	Material e Métodos	25
	Resultados	26
	Discussão	28
	Referências	45
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	50
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	51

1. INTRODUÇÃO

1.1 Aspectos Gerais

1.1.1 Subordem Heteroptera e Família Pentatomidae

Os insetos constituem um grupo abundante de animais da Terra, e são encontrados em praticamente todos os nichos. Estima-se que sejam conhecidas mais de 1.000.000 de espécies de insetos (GALLO et al., 2002; TRIPLEHORN; JOHNSON, 2015).

Na classe Insecta, Ordem Hemiptera encontra-se a subordem Heteroptera, cujas espécies são conhecidas como percevejos. Estes insetos apresentam ampla distribuição geográfica, sendo encontrados em todo o globo, com exceção dos polos. Eles possuem aparelho bucal do tipo “picador-sugador” e hábitos alimentares muito variados podendo ser hematófagos, fitófagos e predadores de outros insetos (SCHUH; SLATER, 1995; JUNQUEIRA et al., 2011).

Devido ao grande impacto econômico que esses animais provocam, os heterópteros se tornaram insetos de grande importância (SCHAEFER; PANIZZI, 2000). Eles são responsáveis por enormes prejuízos em áreas que interferem diretamente no capital financeiro, principalmente decorrente de danos na agricultura e na saúde (NASCIMENTO, 2010). Essa subordem inclui vetores de doenças como os triatomíneos, vetores da doença de Chagas, e insetos considerados importantes pragas de culturas agrícolas (SCHAEFER; PANIZZI, 2000), mas apesar de serem em muitos casos prejudiciais, algumas espécies como, por exemplo, *Podisus nigrispinus* e *Orius insidiosus* podem ser úteis como agentes de controle biológico (ARGOLO et al., 2002; TORRES et al., 2006).

A subordem Heteroptera é considerada o maior e mais diverso grupo de insetos hemimetábolos, ou seja, que realizam metamorfose incompleta, apresentando aproximadamente 40 mil espécies distribuídas em sete infraordens: Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Gerromorpha, Nepomorpha, Leptopodomorpha, Cimicomorpha e Pentatomomorpha (WEIRAUCH; SCHUH, 2011). Na infraordem Pentatomomorpha, são encontradas atualmente cinco

32 superfamílias: Aradoidea, Coreoidea, Lygaeoidea, Pentatomoidea e Pyrrhocoroidea
33 (PANIZZI; GRAZIA, 2015).

34 A superfamília Pentatomoidea compreende cerca de 7.000 espécies em todo
35 o mundo, distribuídas em 15 famílias, apresentando uma diversidade evidente. Na
36 região Neotropical, são encontradas mais de 1.900 espécies pertencentes a 10
37 famílias (SCHWERTNER; GRAZIA, 2015). São elas Acanthosomatidae, Canopidae,
38 Cydnidae, Dinidoridae, Megarididae, Pentatomidae, Phloeidae, Scutelleridae,
39 Tessaratomidae e Thyreocoridae (GRAZIA; SCHWERTNER, 2011). Dentre essas
40 Pentatomidae, Cydnidae, Scutelleridae e Tessaratomidae incluem 94% de todas as
41 espécies dessa superfamília (SCHUH; SLATER, 1995).

42 Pentatomidae é a quarta maior família da subordem Heteroptera, com cerca
43 de 896 gêneros e 4.722 espécies distribuídas em dez subfamílias no mundo inteiro
44 (RIDER, 2011). Só a fauna neotropical compreende cerca de 230 gêneros e mais de
45 1.400 espécies (GRAZIA et al., 2015). Essa família engloba insetos exclusivamente
46 terrestres, geralmente fitófagos, com ressalva das espécies predadoras da
47 subfamília Asopinae. Eles apresentam tamanho variável entre 4 a 20 mm e corpo
48 geralmente ovalado, com cinco segmentos nas antenas; tarsos com três segmentos;
49 escutelo amplo, reduzido posteriormente e de formato triangular. Esses insetos são
50 conhecidos popularmente como “stink bugs” ou “marias-fedidas” devido à produção
51 de um odor desagradável expelido pelos ductos das glândulas odoríferas, que se
52 abrem na região da metacoxa (SCHUH; SLATER, 1995; GRAZIA et al., 1999;
53 PANIZZI et al., 2000).

54 Na família Pentatomidae estão presentes as principais espécies de
55 percevejos que atacam as culturas agrícolas (GRAZIA et al., 1999). Sendo as
56 espécies mais importantes economicamente pertencentes às subfamílias Edessinae
57 e Pentatominae, com destaque ainda maior para Pentatominae que abriga a maior
58 parte dessas espécies de importância econômica (PANIZZI et al., 2000).

59 No presente estudo foram abordadas espécies das subfamílias Pentatominae
60 (*Dichelops melacanthus*, *Euschistus heros*, *Loxa viridis*) e Edessinae (*Edessa*
61 *collaris*) a fim de compreender a evolução cromossômica do grupo.

62

63 **1.1.2 *Dichelops melacanthus* (Dallas, 1851)**

64 A subfamília Pentatominae é a mais diversa de Pentatomidae, com 3.336
65 espécies e 621 gêneros (RIDER, 2011), podendo ser dividida em nove tribos
66 (GRAZIA et al., 1999) ou 42 tribos (RIDER, 2011). Dentre elas a tribo Carpocorini é
67 considerada a mais numerosa de Pentatominae com 458 espécies distribuídas em
68 104 gêneros (RIDER, 2011).

69 De acordo com Grazia (1978) que revisou e redefiniu o gênero, *Dichelops*
70 Spinola, 1837, é exclusivamente Neotropical. Nele se encontram 15 espécies
71 distribuídas em três subgêneros: *Dichelops* Spinola, *Diceraeus* Dallas e
72 *Prodichelops* Grazia, o subgênero *Diceraeus* apresenta quatro espécies descritas:
73 *D. furcatus* (Fabricius, 1775), *D. melacanthus* (Dallas, 1851), *D. phoenix* e *D. lobatus*
74 (Grazia, 1978).

75 As espécies *D. melacanthus* e *D. furcatus* ganharam destaque na década de
76 1990, tornando-se praga em culturas de milho, trigo e soja, nas Regiões Sul,
77 Sudeste e Centro-Oeste do Brasil (PANIZZI; CHOCOROSQUI, 1999).

78 O percevejo *D. melacanthus*, conhecido popularmente como percevejo
79 “barriga-verde”, encontra-se amplamente distribuído no Brasil, principalmente na
80 Região Sul, mas também é encontrado na Região Sudeste, no Estado de São Paulo
81 e na Região Centro-Oeste nos estados do Mato Grosso e Mato Grosso do Sul
82 (PANIZZI; CHOCOROSQUI, 1999).

83 Os adultos de *D. melacanthus* medem de 9 a 11 mm e sua coloração varia
84 entre castanho-amarelado e acinzentado, apresentando o abdômen verde (Figura
85 1A, B). A cabeça é típica, terminando em duas projeções pontiagudas, e o pronoto
86 com margens anteriores denteadas e expansões laterais espinhosas (GRAZIA,
87 1978; GRAZIA, et al., 1982).

88

89 **1.1.3 *Euschistus heros* (Fabricius, 1798)**

90 O gênero *Euschistus* (Dallas, 1851) é um dos maiores dentro da família
91 Pentatomidae, englobando cerca de 76 espécies, destas apenas nove são
92 encontradas na região neártica, as demais são neotropicais. Esses percevejos são

93 denominados de percevejos-castanhos possuindo pouca variação na coloração
94 entre as espécies, e apresentam tamanho variando entre 7 e 14 mm de
95 comprimento (ROLSTON, 1974).

96 O percevejo-marrom *E. heros* é nativo da Região Neotropical e está bem
97 adaptado aos climas mais quentes. Atualmente é o percevejo mais abundante na
98 cultura de soja, desde o Norte do Paraná ao Centro-Oeste e Norte do Brasil, sendo
99 encontrado com frequência também no Rio Grande do Sul, causando grandes
100 perdas na agricultura do país (DEGRANDE; VIVAN, 2011; SOSA-GÓMEZ et al.,
101 2014).

102 Os percevejos adultos de *E. heros* são geralmente de coloração marrom e
103 apresentam 11 mm de comprimento (GALLO et al., 1988) (Figura 1C). Podendo
104 apresentar um ciclo de vida com longevidade aproximada de 116 dias (CORRÊA-
105 FERREIRA; PANIZZI, 1999), e maturidade reprodutiva comumente atingida por volta
106 do 36º dia, apresentando normalmente de 1 a 25 ovos por postura que ocorre
107 principalmente nas folhas e nas vagens da planta. O tempo médio de incubação dos
108 ovos é de 7 dias e o número de gerações anuais pode variar de 5 até 7 em regiões
109 mais quentes (CIVIDANES; PARRA, 1994).

110

111 **1.1.4 *Loxa viridis* (Palisot de Beauvois, 1805)**

112 O gênero *Loxa* (Drury, 1773), reúne 10 espécies com distribuição relatada
113 desde o sul do Texas e da Florida nos Estados Unidos, até Uruguai, Argentina e Sul
114 do Brasil (EGER, 1978). Diversas espécies podem ser pragas primárias ou
115 secundárias de diferentes culturas, entre essas destaca-se como fitófago *Loxa*
116 *deducta* Walker, 1867 que já foi encontrado no Brasil em plantas nativas (pata-de-
117 vaca), introduzidas (leucena) e cultivadas (soja) (PANIZZI; ROSSI, 1991).

118 A espécie *L. viridis* apresenta como características: coloração geral verde,
119 com margens laterais das jugas de coloração geralmente mais clara que o disco da
120 cabeça, apresentando tamanho variando entre 18,3 - 25,5 mm (♂) e 18,9 - 25,3 mm
121 (♀) (EGER, 1978) (Figura 1D).

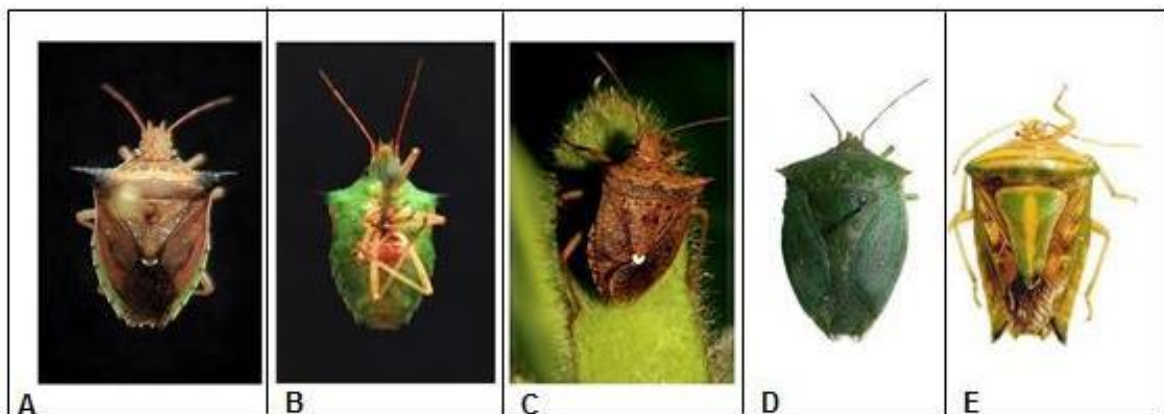
122

123 **1.1.5 *Edessa collaris* (Dallas, 1851)**

124 Edessinae é uma subfamília muito diversa e numerosa, reunindo 287
 125 espécies distribuídas em seis gêneros: *Brachystethus* Laporte, 1832 (dez espécies),
 126 *Doesburgedessa* Fernandes, 2010 (cinco espécies), *Edessa* Fabricius, 1803 (cerca
 127 de 260 espécies), *Olbia* Stal, 1862 (três espécies), *Pentochlora* Stal, 1870 (uma
 128 espécie) *Peromatus* Amyot e Serville, 1843 (sete espécie) (BARCELLOS; GRAZIA,
 129 2003).

130 Algumas espécies do gênero *Edessa* como, *Edessa meditabunda* e *Edessa*
 131 *rufomarginata* são conhecidas por serem pragas principalmente de plantas da
 132 família Fabaceae como ervilha e soja, podendo também ser encontradas em
 133 espécies da família Solanaceae como batata e o tomate (PANIZZI, 1997).

134 *E. collaris* objeto do presente estudo apresenta como características: corpo
 135 triangular; ângulos umerais agudos, não-desenvolvidos; bifurcação anterior do
 136 processo metasternal com ápices evanescentes; pigóforo com abertura dorso-
 137 posterior (FERNANDES et al., 2001) (Figura 1E).



138 **Figura 1 - Percevejos da família Pentatomidae. A. *Dichelops melacanthus* (dorsal); B.**
 139 ***Dichelops melacanthus* (ventral); C. *Euschistus heros* (PANIZZI, et al., 2012). D. *Loxa viridis***
 (GARBELOTTO; CAMPOS, 2014) **E. *Edessa collaris* ([http://www.pybio.org/en/14545/galeria-de-](http://www.pybio.org/en/14545/galeria-de-especies-pentatomidae)**
especies-pentatomidae).

140

141

142

143

144 1.2 Características Citogenéticas

145

146 1.2.1 Subordem Heteroptera e família Pentatomidae

147 Os heterópteros apresentam cromossomos holocêntricos, que são
148 caracterizados por não possuírem constrição primária e a organização do cinetócoro
149 ocorre ao longo de toda cromátide (GUERRA et al., 2010). Esse tipo cromossômico
150 ocorre em 768 espécies de organismos eucarióticos, incluindo 472 insetos, 228
151 plantas, 50 aracnídeos, e 18 nematoides (MELTERS et al., 2012). Devido ao fato
152 dos cromossomos holocêntricos apresentarem atividade cinetocórica ao longo de
153 toda a extensão da cromátide, são necessárias adaptações meióticas para permitir a
154 correta segregação cromossômica (DURO; MARSTON, 2015; OHKURA, 2015).

155 Nos insetos da subordem Heteroptera é reportada, durante as meioses (I e II),
156 uma atividade cinética localizada na região terminal em contraste com a atividade
157 dispersa observada durante a mitose (PEREZ et al., 2000; PAPESCHI et al., 2003;
158 HECKMANN et al., 2014). Além disso, o comportamento meiótico dos bivalentes
159 autossômicos, e dos cromossomos sexuais é diferente. A primeira divisão meiótica é
160 reducional para os autossomos e equacional para os sexuais, evento conhecido
161 como meiose invertida, ou atividade pós-reducional dos sexuais (MELTERS et al.,
162 2012). Essa observação pode ser confirmada em metáfase II onde os cromossomos
163 sexuais univalentes formam um pseudo-bivalente (PEREZ et al., 2000; BARDELLA
164 et al., 2012).

165 Outra característica notável durante a meiose desses insetos é um estágio
166 difuso que ocorre na prófase I, geralmente entre paquíteno e diplóteno, onde o DNA
167 cromossômico apresenta-se completamente descondensado e estende-se pelo
168 núcleo como fibras fracamente coradas, esse fenômeno é observado na maioria dos
169 casos apenas nos autossomos (RAMOS, 2009).

170 O número cromossômico em Heteroptera varia de $2n = 4$ em *Lethocerus sp.*
171 (Belostomatidae) a $2n = 80$ em quatro espécies do gênero *Lopidea* Uhler (Miridae),
172 com o $2n = 14$, considerado o cariótipo ancestral. O sistema cromossômico sexual
173 mais encontrado nos representantes desta subordem é o XX/XY (71,4%), seguido

174 pelo X₀/XX (14,7%), sistemas múltiplos com 13,5% e o sistema neo-X/neo-Y com
175 0,4% (UESHIMA, 1979; PAPESCHI; BRESSA, 2006).

176 Na família Pentatomidae de acordo com dados atuais da literatura 321
177 espécies pertencentes a 129 gêneros já foram analisadas citogeneticamente (Tabela
178 1, capítulo 1). Esses dados mostraram que o número diploide nessa família varia de
179 $2n = 6$ em *Rhytidolomia senilis* (Say 1832) (SCHRADER, 1940a apud UESHIMA,
180 1979) a $2n = 27$ em *Thyanta calceata* (Say 1832) (WILSON, 1909 apud UESHIMA,
181 1979), com o número modal $2n = 14$ observado em 269 espécies (Tabela 1, capítulo
182 1).

183 De acordo com Rebagliati et al. (2005) o sistema de cromossomos sexuais
184 predominante é XX/XY com exceção de três espécies: *Macropygium reticulare*
185 (X_1X_2Y) (Fabricius, 1803) (SRIVASTAVA, 1957 apud REBAGLIATI et al., 2005;
186 SCHRADER 1960), *Rhytidolomia senilis* (neo-X/neo-Y) (Say, 1832) (SCHRADER,
187 1940a apud UESHIMA, 1979), e *Thyanta calceata* (X_1X_2Y) (Say, 1832) (WILSON,
188 1909 apud UESHIMA, 1979). De acordo com os autores citados, em indivíduos que
189 apresentam cromossomos holocêntricos, as fusões e fissões cromossômicas são
190 rearranjos frequentemente observados e os principais causadores da variação do
191 número diploide.

192 Uma característica particular dos Pentatomidae é a ocorrência em algumas
193 espécies, de uma meiose atípica, em um dos lobos testiculares denominado lobo
194 *harlequin* (REBAGLIATI et al., 2001). Essa característica já foi identificada em 22
195 espécies, pertencentes a 15 gêneros e distribuídas em três subfamílias diferentes
196 (Discocephalinae, Edessinae e Pentatominae). As características que são diferentes
197 no lobo *harlequin*, comparado aos demais, são as associações não específicas dos
198 autossomos, disposição irregular dos cromossomos na placa metafásica,
199 segregação cromossômica e fusão celular, resultando na produção de
200 espermatozoides com número cromossômico altamente variável, podendo afetar a
201 fertilidade do indivíduo (REBAGLIATI et al., 2005).

202

203

204

205 1.2.2 Heterocromatina

206 Em 1928, Heitz distinguiu heterocromatina de eucromatina com base na
207 compactação diferencial na interfase, já que a heterocromatina consiste num estado
208 altamente condensado da cromatina que ocorre durante todo ciclo celular de
209 eucariotos (SUMNER, 2003).

210 Brown em 1966 concluiu que havia dois tipos distintos de heterocromatina,
211 classificadas em: heterocromatina constitutiva e heterocromatina facultativa, essa
212 última representada, por exemplo, em um dos cromossomos X, inativado
213 aleatoriamente em células interfásicas em fêmeas de mamíferos (KASAHARA,
214 2009).

215 A heterocromatina pode estar distribuída em segmentos cromossômicos, ou
216 cromossomos inteiros representando uma significativa fração do genoma de
217 eucariotos. Há evidências de que ela tenha importante papel no pareamento e
218 segregação cromossômica (SUMNER, 2003). Fica cada vez mais evidente que a
219 heterocromatina pode conter genes, como observado em estudos com *Drosophila*,
220 ou que não é completamente desprovida de atividade de transcrição, tendo um
221 relevante papel na regulação gênica (KASAHARA, 2009).

222 Diante disso a determinação e a distribuição da heterocromatina podem
223 auxiliar na análise da evolução do cariótipo, para um melhor conhecimento da
224 estrutura dos cromossomos e de sua organização assim como na identificação
225 taxonômica de espécies (POGGIO et al., 2011).

226 O padrão heterocromático mais observado nos heterópteros é a localização
227 de bandas nas regiões terminais dos cromossomos (PAPESCHI; BRESSA, 2006).
228 Esse perfil ocorre em diferentes famílias, como em Pentatomidae, Coreidae,
229 Reduviidae e Belostomatidae (REBAGLIATI et al., 2003; BRESSA et al., 2005;
230 CHIRINO et al., 2013; TIEPO et al., 2016). Além disso, pequenos *dots*
231 heterocromáticos intersticiais em autossomos ou nos cromossomos sexuais já foram
232 observados, estando esses muitas vezes associados às Regiões Organizadoras de
233 Nucléolo (RONs) (CAMACHO et al., 1985; GONZÁLEZ-GARCÍA et al., 1996).

234 Embora existam relatos sobre a localização heterocromática em diferentes
235 grupos, pouco é conhecido sobre a natureza das bandas descritas, por isso o uso de

236 corantes fluorescentes base-específicos permite uma melhor caracterização das
237 regiões de heterocromatina, possibilitando investigar sua relação com regiões ricas
238 em pares de base AT e/ou GC (REBAGLIATI et al., 2003).

239 Em heterópteros casos de acúmulo de heterocromatina nas regiões terminais
240 dos cromossomos, são geralmente caracterizados como DAPI⁺ ricas em pares de
241 base AT, como visto em *Phthia picta*, Coreidae (BRESSA et al., 2005), ou
242 DAPI⁺/CMA₃⁺, como em *E. meditabunda*, Pentatomidae (REBAGLIATI et al., 2003).
243 Porém já foi relatado em algumas espécies a presença de uma banda CMA₃⁺ rica
244 em pares de base GC em posição intersticial ou terminal, às vezes em autossomos
245 ou cromossomos sexuais (PAPESCHI et al., 2003; REBAGLIATI et al., 2003).

246 *Triatoma infestans* apresenta um caso peculiar onde às bandas terminais
247 exibem regiões CMA₃⁺ adjacentes às bandas DAPI⁺ (BARDELLA et al., 2010). Já os
248 *dots* heterocromáticos associados às RONS são caracterizados como CMA₃⁺, com
249 exceção de *Carlisis wahlbergi*, Coreidae e *T. infestans melanosoma*, Reduviidae
250 (FOSSEY; LIEBENBERG, 1995; BARDELLA et al., 2010).

251

252

253

254

255

256

257

258

259

260

261

262

263

264

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

O presente trabalho tem como objetivo geral o estudo citogenético comparativo entre quatro espécies da família Pentatomidae a fim de buscar um melhor entendimento do comportamento e evolução cromossômica nessa família.

2.2 Objetivos específicos

- Analisar a estrutura e comportamento cromossômico das espécies: *Dichelops melacanthus*, *Euschistus heros*, *Loxa viridis*, *Edessa collaris*;
- Identificar o padrão de distribuição e a natureza da heterocromatina presentes nos cromossomos dessas espécies;
- Relacionar os dados obtidos com os complementos cromossômicos descritos na literatura, contribuindo para o conhecimento da evolução cariotípica do grupo.

CAPÍTULO 1

Evolução cromossômica em Pentatomidae

Este artigo será submetido à publicação na revista *Journal of Heredity*

Evolução cromossômica em Pentatomidae

Jaqueline Fernanda Dionisio¹, Angélica Nunes Tiepo¹, Rachel Colauto Milanezi Aguiar¹, Joana Neres da Cruz Baldissera¹, Daniel Ricardo Sosa-Goméz², Renata da Rosa¹.

1. Laboratório de Citogenética Animal (LACA), Departamento de Biologia Geral, Universidade Estadual de Londrina (UEL), Londrina, Paraná, Brasil. 2. Embrapa Soja, Londrina, Paraná, Brasil.

Resumo

A família Pentatomidae possui representantes exclusivamente terrestres e geralmente fitófagos, compreendendo as principais pragas agrícolas. Existem diversos estudos citogenéticos na família, entretanto, as relações evolutivas dentro do grupo ainda permanecem incertas. Com a finalidade de contribuir com os conhecimentos citogenéticos e evolutivos nessa família, o presente trabalho realizou um estudo comparativo entre quatro espécies de Pentatomidae (*Dichelops melacanthus*, *Euschistus heros*, *Loxa viridis* e *Edessa collaris*) caracterizando o comportamento meiótico, a localização e composição da heterocromatina. Por meio da coloração convencional foi possível identificar que todas as espécies estudadas apresentaram cromossomos holocêntricos e meiose invertida nos cromossomos sexuais. *E. heros*, *L. viridis* e *E. collaris* apresentaram $2n = 14$ (12A+XY) e *D. melacanthus* $2n = 12$ (10A+XY) com a presença de um cromossomo autossomo de tamanho maior em relação aos demais. A técnica de banda-C corada com Giemsa revelou em todas as espécies um cromossomo sexual totalmente heterocromático, provável Y, além de diversas marcações intersticiais e/ou terminais nos autossomos. A coloração base-específica com DAPI/CMA₃ evidenciou diferentes padrões de heterocromatina entre as espécies. Os dados obtidos somados aos dados existentes na literatura permitiram um melhor entendimento do comportamento meiótico na família, reforçando a importância de eventos de fissão e fusão e também da heterocromatina para a evolução cariotípica desse grupo de insetos.

Palavras-chave: heterocromatina, holocêntrico, meiose invertida, fissão, fusão.

1 **Introdução**

2 A subordem Heteroptera possui aproximadamente 40 mil espécies
3 distribuídas em sete infraordens (Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha,
4 Gerromorpha, Nepomorpha, Leptopodomorpha, Cimicomorpha, Pentatomomorpha)
5 e é considerado o maior e mais diverso grupo de insetos hemimetábolos (Weirauch
6 e Schuh 2011). Esses insetos são responsáveis por enormes prejuízos,
7 principalmente decorrentes de danos na agricultura e na saúde (Nascimento 2010).
8 Devido ao grande impacto econômico que causam, os heterópteros se tornaram
9 insetos de grande importância (Schaefer e Panizzi 2000).

10 A família Pentatomidae é a quarta maior da subordem Heteroptera, com cerca
11 de 896 gêneros e 4.722 espécies distribuídas em dez subfamílias no mundo inteiro
12 (Rider 2011). A fauna neotropical compreende cerca de 230 gêneros e mais de
13 1.400 espécies (Grazia et al. 2015). Esses insetos são conhecidos popularmente
14 como “stink bugs” ou “marias-fedidas” devido à produção de um odor desagradável
15 expelido pelos ductos das glândulas odoríferas, que se abrem na região da
16 metacoxa (Schuh e Slater 1995; Grazia et al. 1999; Panizzi et al. 2000).

17 Além de ser uma subordem de grande importância médica e para o
18 agronegócio, os heterópteros apresentam características citogenéticas interessantes
19 como a presença de cromossomos holocêntricos com atividade cinética localizada
20 na região terminal durante a meiose, em contraste com a atividade dispersa
21 observada durante a mitose (Perez et al. 2000; Papeschi et al. 2003).

22 Na família Pentatomidae cerca de 321 espécies pertencentes a 129 gêneros
23 já foram analisados citogeneticamente. Esses dados mostram que o número diploide
24 nessa família varia de $2n = 6$ (*Rhytidolomia senillis*, Say 1832) a $2n = 27$ (*Thyanta*
25 *calceata*, Say 1832) sendo considerado como número modal $2n = 14$, que está
26 presente em 83,8% das espécies, e o sistema cromossômico sexual predominante
27 $XX_{\text{♀}}/XY_{\text{♂}}$ encontrado em 99% das espécies (Tabela 1).

28 O padrão heterocromático mais comum nos cromossomos de heterópteros é
29 a localização de bandas nas regiões terminais (Papeschi e Bressa, 2006), esse perfil
30 já foi relatado em diferentes famílias, como Pentatomidae, Coreidae, Reduviidae e
31 Belostomatidae (Rebagliati et al. 2003; Bressa et al. 2005; Chirino et al. 2013; Tiepo
32 et al. 2016).

33 A maioria dos estudos citogenéticos em Pentatomidae são restritos a análise
34 do número cromossômico, sendo que poucos deles relacionam a estrutura

35 cariotípica com a evolução do grupo. Devido à importância e diversidade desses
36 insetos e das características citogenéticas por eles apresentadas é necessário à
37 realização de estudos que colaborem para um melhor entendimento do número
38 diploide e comportamento cromossômico nessa família. Diante disso, o presente
39 trabalho teve como objetivo descrever o complemento cromossômico de quatro
40 espécies da família Pentatomidae, identificando a localização e características da
41 heterocromatina, e somados aos dados citogenéticos já descritos na literatura propor
42 uma hipótese sobre a evolução cromossômica desse grupo de insetos.

43

44 **Material e Métodos**

45

46 **Obtenção dos percevejos**

47 Para esse estudo foram utilizados percevejos machos (adultos) da subfamília
48 Pentatominae: *Dichelops melacanthus* ($N = 40$), *Euschistus heros* ($N = 15$), *Loxa*
49 *viridis* ($N = 15$), e da subfamília Edessinae: *Edessa collaris* ($N = 15$). Os exemplares
50 de *D. melacanthus* foram coletados no distrito de Maravilha, Londrina, Paraná
51 ($23^{\circ}28'03''S$, $51^{\circ}00'46.3''W$). Os indivíduos das outras três espécies foram coletados
52 no Parque Nacional do Iguaçu em Foz do Iguaçu, Paraná ($25^{\circ}05'$ a $25^{\circ}41''S$, $53^{\circ}40'$ a
53 $54^{\circ}38'' W$) (Figura 1a,b).

54

55 **Preparações cromossômicas e coloração convencional**

56 Os percevejos foram anestesiados e dissecados em solução fisiológica para
57 insetos (7,5g de NaCl, 2,38g de Na_2HPO_4 , 2,72g de KH_2PO_4 em 1 L de água
58 destilada), os testículos foram retirados, passaram por uma hipotonização com água
59 e logo após foram fixados em solução de metanol e ácido acético (3:1, v:v). Após a
60 fixação, os testículos foram armazenados em tubos criogênicos em freezer à $-20^{\circ}C$
61 até o momento das análises. Para a confecção das lâminas, o material testicular foi
62 macerado juntamente com uma gota de ácido acético 45% e submetido à técnica de
63 esmagamento. As lamínulas foram removidas após congelamento em nitrogênio
64 líquido e as lâminas secaram ao ar. Para as análises convencionais foi utilizada a
65 coloração convencional com Giemsa 3%.

66

67

68 **Bandamento-C**

69 As lâminas foram previamente tratadas com ácido acético 40% por 10
70 minutos em temperatura ambiente. Depois seguindo protocolo de Sumner (1972), as
71 lâminas foram tratadas com solução de ácido clorídrico (HCl 0,2 N) a temperatura
72 ambiente por 15 minutos. Após essa etapa foram lavadas em água destilada e na
73 sequência, incubadas em solução de hidróxido de bário 5% a 60°C (sendo o tempo
74 testado para cada espécie). As lâminas foram lavadas rapidamente em HCl 0,2 N e
75 água destilada. Depois de secarem ao ar, foram incubadas em solução salina
76 2xSSC a 60°C por 45 minutos. Para finalizar, foram lavadas com água destilada e
77 coradas com Giemsa 3%.

78 Algumas lâminas após o bandamento-C foram coradas com os fluorocromos
79 4'6-diamidino-2fenilindol (DAPI) e com cromomicina A₃ (CMA₃), segundo protocolo
80 de Schweizer (1980) com adaptações. Sobre as lâminas com material previamente
81 preparado foram colocados 30 µL de CMA₃ 0,5 mg/mL, e após 90 minutos no escuro
82 foram lavadas. Após secagem, foram adicionados 30 µL de DAPI 0,2 µg/mL e as
83 lâminas permaneceram no escuro por 30 minutos. Na sequência, após a lavagem e
84 secagem, foram adicionados 30 µL de meio de montagem contendo
85 glicerol/McIlvaine, pH 7,0 (1:1), mais MgCl₂ 2,5 mM. A análise foi realizada após 7
86 dias.

87

88 **Análise das imagens**

89 As lâminas submetidas aos diferentes tratamentos foram analisadas em
90 fotomicroscópio de epifluorescência Leica DM 2000, equipado com uma câmera
91 Moticam Pro 282B e software Motic Images Advanced 3.2. As imagens dos
92 cromossomos foram adquiridas separadamente em filtros específicos para cada
93 fluoróforo ou em campo claro.

94

95 **Resultados**

96

97 **Comportamento meiótico**

98 Por meio da coloração convencional foi possível evidenciar que *D.*
99 *melacanthus* apresentou um $2n = 12$ (10A+XY) (Figura 2a-c), sendo observado um
100 autossomo de tamanho maior em relação aos outros cromossomos que

101 apresentaram tamanhos semelhantes entre si. Os percevejos *E. heros*, *L. viridis* e *E.*
102 *collaris* apresentaram cromossomos de tamanho homogêneo e $2n = 14$ (12A+XY).
103 Todas as espécies apresentaram sistema cromossômico sexual ($XX_{\text{♀}}/XY_{\text{♂}}$) e
104 cromossomos holocêntricos (Figura 2a-i). Observando o comportamento dos
105 cromossomos desses insetos durante a meiose, foi possível supor que atividade
106 cinética se encontra nas regiões terminais dos cromossomos, devido ao seu
107 posicionamento e migração para os polos opostos (Figura 2b,d,g,h).

108 Nas células em metáfase II de *E. heros*, *L. viridis* e *E. collaris* foi possível
109 observar os autossomos formando um anel e os cromossomos sexuais posicionados
110 no centro do anel como um pseudobivalente na conformação conhecida como
111 “touch-and-go” (Figura 2e,g,i). Em *D. melacanthus* não foi possível observar os
112 autossomos posicionados em anel, mas os cromossomos sexuais também se
113 apresentaram como pseudobivalente em metáfase II (Figura 2c).

114

115 **Localização e caracterização da heterocromatina**

116 O bandeamento-C corado com Giemsa revelou para as 4 espécies analisadas
117 um cromossomo totalmente heterocromático, que devido ao tamanho e
118 posicionamento em metáfase provavelmente corresponda ao cromossomo sexual Y
119 (Figura 3a-d). Em *D. melacanthus* a técnica do bandamento C mostrou, além do
120 cromossomo Y, o bivalente autossômico de tamanho grande fortemente corado
121 (Figura 3a). Esses cromossomos quando corados com DAPI/CMA₃ se mostraram
122 DAPI⁺ (Figura 4a). Já a coloração com CMA₃ se mostrou homogênea para todos os
123 cromossomos e não revelou nenhuma marcação (Figura 4b).

124 Foi possível observar em *E. heros* além do cromossomo sexual Y totalmente
125 heterocromático, marcações discretas em mais dois bivalentes autossômicos (Figura
126 3b). A coloração com os fluorocromos revelou os cromossomos sexuais X e Y
127 associados e DAPI⁺/CMA₃⁺, além da presença de *dots* intersticiais evidentes CMA₃⁺
128 em um bivalente (Figura 4c,d).

129 A espécie *L. viridis* apresentou o cromossomo sexual Y totalmente
130 heterocromático, marcas intersticiais e também terminais em alguns autossomos
131 (Figura 3c), após coloração com fluorocromos, o Y revelou-se DAPI⁺, sendo possível
132 observar um padrão parecido, porém com uma coloração mais fraca em um dos
133 autossomos, além de marcas intersticiais não tão evidentes DAPI⁺ em outro

134 autossomo (Figura 4e). A coloração com CMA₃ evidenciou marcas terminais em um
135 bivalente (Figura 4f).

136 Foram identificadas em *E. collaris* marcas heterocromáticas não tão evidentes
137 em alguns autossomos, além do Y que se mostrou inteiramente heterocromático
138 (Figura 3d). A coloração com fluorocromo revelou a presença de diversas marcas
139 intersticiais e uma marca terminal DAPI⁺, além de *dots* terminais CMA₃⁺ em um
140 bivalente (Figura 4g,h), já os cromossomos sexuais se apresentaram associados e
141 DAPI⁺/CMA₃⁺.

142

143 **Discussão**

144 As análises com coloração convencional permitiram confirmar o número
145 diploide e o comportamento cromossômico durante a meiose das espécies *D.*
146 *melacanthus*, *E. heros*, e *L. viridis* e *E. collaris*; reforçando a ocorrência de
147 características citogenéticas conhecidas para os heterópteros como: a presença de
148 cromossomos holocêntricos e atividade cinética localizada na região terminal
149 durante a meiose (Figura 2) (Perez et al. 2000; Papeschi et al. 2003; Heckmann et
150 al. 2014), além da ocorrência de meiose invertida para os cromossomos sexuais,
151 observação que pode ser confirmada em metáfase II onde os cromossomos sexuais
152 univalentes aparecem como um pseudo-bivalente (Figura 2c, e, g, i) (Perez et al.
153 2000; Bardella et al. 2012).

154 Foi possível identificar uma conservação do número diploide para *D.*
155 *melacanthus*, *E. heros*, e *L. viridis* quando comparado com relatos existentes na
156 literatura (Tabela 1), sendo que apenas *E. collaris* apresentou um número diploide
157 diferente do anteriormente citado na literatura por Souza et al. (2011).

158 Em *E. heros*, *L. viridis* e *E. collaris* foi observado um $2n = 14$ (12A+XY),
159 diferentemente das outras espécies *D. melacanthus* foi a única que apresentou $2n =$
160 12 (10A+XY), sendo este resultado já observado previamente nessa espécie por
161 Rebagliati et al. (2002) apud Rebagliati et al. (2005) e Souza et al. (2011) e também
162 relatado em outras 8 espécies de Pentatomidae (Tabela 1).

163 Além dessa diferença, *D. melacanthus* destacou-se pela presença de um par
164 de cromossomos autossômicos de tamanho grande em relação aos outros
165 cromossomos, que exibiram tamanhos aproximados entre si. De acordo com
166 Rebagliati et al. (2001), a presença desse par autossômico visivelmente maior
167 sugere que esse cariótipo reduzido originou-se através de uma fusão autossômica

168 entre dois autossomos não homólogos. Outras espécies da família com $2n = 12$
 169 também apresentaram cromossomos com diferenças de tamanhos, como observado
 170 para *Dichelops furcatus* (Rebagliati et al. 2001) *Mecocephala maldonadensis*
 171 (Rebagliati et al. 2005) e *Acledra bonariensis* (Rebagliati e Mola 2010a),
 172 característica que pode confirmar a ocorrência de fusões nesse grupo.

173 O número diploide igual a 14 com $(12A+XY)$ é considerado o modal para a
 174 família Pentatomidae sendo relatado em 269 espécies ou 83,8% das espécies do
 175 grupo (Tabela 1). Os outros 16,2% estão divididos em: 8,1% ou 26 espécies com $2n$
 176 = 16 $(14A+XY)$, 4,4% ou 14 espécies $2n = 26$ $(24A+XY)$ e 2,8% ou 9 espécies com
 177 $2n = 12$ $(10A+XY)$. Além de casos de números diploides únicos (Figura 5), como $2n$
 178 = 10 $(8A+XY)$ para *Oebalus pugnax* (Wilson 1909 apud Ueshima 1979), $2n = 6$
 179 $(4A+neoX/neoY)$ para *Rhytidolomia senilis* (Schrader 1940a apud Ueshima, 1979) e
 180 $2n = 27$ $(24A+X_1X_2Y)$ para *Thyanta calceata* (Wilson 1909 apud Ueshima, 1979),
 181 sendo essas duas últimas espécies juntamente com *Macropygium reticulare* que
 182 apresenta $2n = 15$ $(12A+X_1X_2Y)$ (Srivastava 1957 apud Rebagliati et al. 2005;
 183 Schrader 1960), as únicas espécies que apresentam sistema cromossômico sexual
 184 diferente do padrão XY considerado o mais frequente na família Pentatomidae como
 185 foi observado nas espécies *D. melacanthus*, *E. heros*, *L. viridis* e *E. collaris* utilizadas
 186 para o presente estudo.

187 Para os gêneros *Loxa* e *Dichelops* não há relatos na literatura de variação no
 188 número diploide entre suas espécies, evidenciando que o sistema cromossômico
 189 nestes gêneros é conservado (Tabela 1). Entretanto, existem relatos de variação no
 190 número diploide para os gêneros *Euschistus* em *E. crassus* e *Edessa* em *E. collaris*
 191 em que ambas as espécies apresentam $2n = 12$ $(10A+XY)$ (Foot e Strobell 1912
 192 apud Ueshima 1979; Souza et al. 2011), diferindo assim do restante das espécies
 193 dos gêneros que apresentam $2n = 14$ $(12A+XY)$ (Tabela 1).

194 A espécie *E. collaris* analisada nesse estudo apresentou $2n = 14$ $(12A+XY)$, e
 195 Souza et al. (2011) relatou para essa mesma espécie um número diploide diferente,
 196 $2n = 12$ $(10A+XY)$, o que pode indicar um polimorfismo interpopulacional, já que os
 197 locais de coleta são distintos, ou, erros de classificação taxonômica, pois os
 198 exemplares desse grupo são de difícil identificação.

199 Levando em consideração que o número diploide basal proposto por Manna
 200 (1984), para Pentatomidae é $2n = 14$ $(12A+XY)$, somados aos dados da Tabela 1,
 201 podemos sugerir um esquema cromossômico evolutivo com três grupos: (1) as

202 subfamílias Phyllocephalinae, Discocephalinae e Edessinae, seriam consideradas
203 basais dentro da evolução cromossômica da família, já que apresentam espécies
204 com número diploide semelhante ao ancestral; (2) a subfamília Podopinae ocuparia
205 uma posição intermediária, já que ocorrem apenas eventos de fusões nos cariótipos
206 variantes; e (3) um grupo mais derivado, composto pelas subfamílias Asopinae e
207 Pentatominae, onde são observadas a ocorrência de fissões e fusões (Figura 6).

208 O grupo 1 apresenta as subfamílias com os cariótipos basais, sendo que os
209 número cromossômicos divergentes são variações intraespecíficas relatado para
210 *Macropygium reticulare* (Srivastava 1957 apud Rebagliati et al. 2005; Schrader
211 1960) e para *E. collaris* (Souza et al. 2011). Já no grupo 2, nove espécies
212 apresentam $2n = 14$ (12A+XY) e duas espécies apresentam $2n = 12$ (10A+XY),
213 sugerindo a ocorrência de fusões nesse grupo. Nas subfamílias que compõem o
214 grupo 3 ocorrem duas situações distintas. Na subfamília Asopinae dezessete
215 espécies possuem número diploide basal, já o $2n = 12$ é observado em uma
216 espécie, e $2n = 16$ em cinco espécies. Dessa forma, embora ocorram fusões e
217 fissões, a fissão cromossômica parece ser o mecanismo evolutivo predominante
218 nessa subfamília. A subfamília Pentatominae agrupa 249 espécies, ou seja 77,5%
219 das espécies com relatos citogenéticos em Pentatomidae. Talvez esse fato contribua
220 para que ela apresente a maior diversidade de números diploides $2n = 6, 10, 12, 14,$
221 26 e 27 . Esses dados também revelam a importância dos eventos de fissões e
222 fusões para a evolução cariotípica dessa subfamília, entretanto as fissões
223 aparentemente ainda ocorrem com maior frequência.

224 Já foi estabelecido que cromossomos holocêntricos parecem aceitar mais
225 facilmente eventos de fissão e fusão cromossômica, o que aumenta a chance da
226 existência de variação cromossômica numérica nesse grupo (Hughes-Schrader e
227 Schrader, 1961; Melters et al. 2012). Gallo et al. (2017) por meio da análise de
228 comportamento meiótico e distribuição de quiasmas em espécies de Belostomatidae
229 (Heteroptera) postularam que a ocorrência de fissões parece ser mais favorável do
230 que as fusões. Isso também parece ser aplicado para as espécies de Pentatomidae,
231 já que as fissões parecem ocorrer com maior frequência do que as fusões.

232 Banho (2016) em um estudo molecular com genes mitocondriais e nucleares
233 avaliou a relação entre três subfamílias de Pentatomidae: Pentatominae,
234 Discocephalinae e Edessinae. A autora verificou que Discocephalinae está mais
235 próxima de Edessinae, que é considerada uma subfamília monofilética e mais basal,

236 já Pentatominae foi considerada um grupo polifilético. Nossos dados e os dados da
237 literatura por nós reunidos reforçam essa hipótese já que os estudos citogenéticos
238 realizados até o momento demonstram que Discocephalinae e Edessinae
239 (pertencentes ao grupo 1) são mais conservadas e mais próxima do número diploide
240 basal para a família Pentatomidae, enquanto que Pentatominae (grupo 3) é a
241 subfamília mais diversa.

242 As espécies *D. melacanthus*, *E. heros*, *Loxa viridis*, *E. collaris*, utilizadas
243 nesse estudo apresentaram diferentes padrões de distribuição da heterocromatina.
244 De acordo com Bardella et al. (2013a) membros da família Pentatomidae
245 apresentam uma grande variação na heterocromatina tanto no que diz respeito a
246 sua ocorrência, quanto acúmulo e distribuição.

247 Todas as espécies apresentaram um cromossomo totalmente
248 heterocromático, sendo provavelmente o cromossomo sexual Y. Este padrão foi
249 relatado em apenas três outras espécies de Pentatomidae (*Antitieuuchus mixtus*,
250 *Antitieuuchus macraspis* e *Antitieuuchus sepulcralis*) (Lanzone e Souza 2006). O
251 cromossomo Y tem sido citado por conter grande quantidade de heterocromatina,
252 quando não completamente heterocromático na maioria das espécies de
253 Heteroptera (Grozeva e Nokkala 2001). Em *D. melacanthus* e em *L. viridis* esse
254 cromossomo apresentou-se totalmente DAPI⁺, sendo esse um padrão pouco comum
255 para o grupo, citado em *Halys seregera* e *Perillus bioculatus* (Kerisew 2012).
256 Geralmente os resultados das bandas fluorescentes nos cromossomos sexuais (XY)
257 em heterópteros se mostram positivos tanto para DAPI quanto para CMA₃ (Grozeva
258 e Nokkala 2002), como foi observado nas espécies *E. heros* e *E. collaris*.

259 Em relação à localização e composição da heterocromatina nos autossomos,
260 podemos classificar as espécies em três padrões distintos: (i) presença apenas de
261 heterocromatinas ricas em AT, como visto em *D. melacanthus*; (ii) predominância de
262 blocos DAPI⁺ e poucos blocos CMA₃⁺ em *L. viridis* e *E. collaris*; (iii) poucas
263 marcações de ambos os fluorocromos em *E. heros*. Segundo Poggio et al. (2011) a
264 maioria dos relatos referentes à caracterização da heterocromatina nos autossomos
265 em espécies da ordem Hemiptera são descritos como DAPI⁺. A ocorrência de blocos
266 e/ou *dots* CMA₃⁺ em poucos cromossomos está relacionada principalmente à co-
267 localização com as regiões organizadoras de nucléolo, sendo uma característica
268 comum para a família (Camacho et al. 1985; González-García et al. 1996; Rebagliati
269 et al. 2003; Bardella et al. 2013a).

270 Apesar de existirem diversos estudos citogenéticos em Pentatomidae, poucos
271 são os estudos que caracterizam a heterocromatina. Sendo estes os primeiros
272 relatos de análise heterocromática nas espécies *D. melacanthus*, *E. collaris* e *L.*
273 *viridis*.

274 Nossos dados, somados aos da literatura, possibilitaram a proposta de uma
275 hipótese evolutiva para a família, onde os eventos de fusão e fissão tiveram um
276 papel fundamental na evolução cariotípica desse importante grupo de insetos.
277 Estudos futuros, que envolvam a análise da filogenia molecular de todas as
278 subfamílias podem ser importantes para que haja a elucidação das dúvidas sobre a
279 evolução de Pentatomidae.

280

281 **Agradecimentos**

282 Os autores agradecem aos funcionários do Parque Nacional do Iguaçu pela
283 assistência e ajuda na coleta dos insetos. Ao Instituto Chico Mendes de
284 Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela emissão da autorização para a coleta
285 das espécimes. E a Embrapa-Soja, Londrina-PR, por fornecer uma das espécies
286 utilizadas nesse trabalho.

287

288

289

290

291

292

293

294

295

296

297

298

299

300

301

302

303

Tabela 1. Levantamento do número diploide em espécies da família Pentatomidae

Espécies	2n (♂)	Referências
Subfamília Asopinae		
<i>Afrius purpureus</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Andrallus spinidens</i>	14 (12A+XY)	Sapathy et al.1990 apud Kerzhner et al. 2004; Kaur e Semahagn, 2010 ^a
<i>Arma custos</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Canthecona furcellata</i>	14 (12A+XY)	Kaur e Semahagn, 2010 ^a
<i>Dynorhynchus dybowskii</i>	16 (14A+XY)	Muramoto, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Macrorhaphis acuta</i>	14(12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Mineus bioculatus</i>	14 (12A+XY)	Wilson, 1906 apud Ueshima, 1979
<i>Oechalia grisea</i>	14 (12A+XY)	Heizer, 1951 apud Ueshima, 1979
<i>Oechalia pacifica</i>	14 (12A+XY)	Heizer, 1950
<i>Oechalia patruelis</i>	12 (10A+XY)	Heizer, 1950
<i>Perillus confluens</i>	14 (12A+XY)	Montgomery, 1901a apud Ueshima, 1979
<i>Perillus bioculatus</i>	14 (12A+XY)	Kaur e Semahagn, 2010a; Kerisew 2012
<i>Picromerus bidens</i>	14 (12A+XY)	Geitler, 1939
<i>Picromerus nigridens</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Picromerus sp.</i>	14 (12A+XY)	Dey e Wangdi 1985b, 1988 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Podisus crocatus</i>	14 (12A+XY)	Wilson, 1909a apud Ueshima, 1979
<i>Podisus modestus</i>	16 (14A+XY)	Wilson, 1909a apud Ueshima, 1979
<i>Podisus placidus</i>	16 (14A+XY)	Wilson, 1909a apud Ueshima, 1979
<i>Podisus distinctus</i>	16 (14A+XY)	Rebagliati et al. 2002 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Podisus nigrispinus</i>	16 (14A+XY)	Wilson, 1906 apud Rebagliati et al. 2005; Rebagliati et al. 2002 apud Kerzhner et al. 2004
<i>Stiretrus anchorago</i>	14 (12A+XY)	Wilson, 1909c apud Ueshima, 1979
<i>Troilus luridus</i>	14 (12A+XY)	Parshad , 1957c apud Ueshima, 1979
<i>Zicrona caerulea</i>	14 (12A+XY)	Muramoto, 1973a apud Ueshima, 1979
Subfamília Discocephalinae		
<i>Ablaptus amazonus</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1960
<i>Agaclitus dromedarius</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1960
<i>Alitocoris parvus</i>	14 (12A+XY)	Schrader ,1960
<i>Alitocoris schraderi</i>	14 (12A+XY)	Martin,1953 apud Rebagliati et al., 2005; Schrader, 1960
<i>Antiteuchus macraspis</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1946b apud Rebagliati et al., 2005; Schrader, 1960; Lanzone e Souza, 2006
<i>Antiteuchus mixtus</i>	14 (12A+XY)	Lanzone et al. 2003; apud Rebagliati et al., 2005; Lanzone e Souza, 2006
<i>Antiteuchus panamensis</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1946b, 1960a; apud Rebagliati et al., 2005
<i>Antiteuchus sepulcralis</i>	14 (12A+XY)	Lanzone e Souza, 2006
<i>Antiteuchus tripterus</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1946b, 1960a; Lanzone et al. 2003; apud Rebagliati et al., 2005; Souza et al. 2007; Souza et al. 2008a, Bardella et al. 2013a, Bardella et al. 2013b
<i>Cataulax pudins</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1960a; apud Rebagliati et al., 2005
<i>Dinocoris rufitarsus</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1960a; apud Rebagliati et al., 2005
<i>Dinocoris prolineatus</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2001
<i>Discocephalessa humilis</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1946b apud Rebagliati et al., 2005
<i>Macropygium reticulare</i>	15(12A+X ₁ X ₂ Y)(a) 14(12A+XY) (b)	(a) Srivastava,1957 apud Rebagliati et al. 2005; Schrader 1960 (b) Rebagliati et al. 2001
<i>Moncus obscurus</i>	14 (12A+XY)	Schrader,1960
<i>Platycarenum umbractulatus</i>	14 (12A+XY)	Souza e Itoyama, 2011
<i>Schraderiellus cinctus</i>	14 (12A+XY)	Schrader,1960
<i>Schraderiellus hughesae</i>	14 (12A+XY)	Schrader ,1960
<i>Stalius tartareus</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1960

Subfamília Edessinae		
<i>Brachystethus rubromaculatus</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1946a, apud Rebagliati et al. 2003; Schrader, 1960
<i>Edessa caldaria</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941a apud Rebagliati et al. 2003
<i>Edessa celsa</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941a apud Rebagliati et al. 2003
<i>Edessa affinis</i>	14 (12A+XY)	Souza et al. 2011
<i>Edessa impura</i>	14 (12A+XY)	Bardella et al. 2013a; Bardella et al. 2013b
<i>Edessa costalis</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941a apud Rebagliati et al. 2003
<i>Edessa fuscidorsata</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941a apud Rebagliati et al. 2003
<i>Edessa irrorata</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941a apud Rebagliati et al. 2003
<i>Edessa collaris</i>	12 (10A+XY)(a) 14 (12A+XY)(b)	(a) Souza et al. 2011 (b) Presente estudo
<i>Edessa meditabunda</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2003; Souza et al. 2011; Bardella et al. 2013a; Bardella et al., 2013b
<i>Edessa pictiventris</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941a apud Rebagliati et al. 2005
<i>Edessa laticornis</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941a apud Rebagliati et al. 2005
<i>Edessa rufomarginata</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941a apud Rebagliati et al. 2003; Bardella et al. 2013a; Bardella et al. 2013b
<i>Edessa vinula</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941a apud Rebagliati et al. 2003
<i>Edessa sp.1</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941a apud Rebagliati et al. 2003
<i>Edessa sp.2</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941a apud Rebagliati et al. 2003
<i>Edessa sp.</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005
<i>Peromatus notatus</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1941b apud Rebagliati et al. 2003
Subfamília Pentatominae		
<i>Aeptus singularis</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Atelocera serrata</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Acrosternum hilaris</i>	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1957 apud Ueshima, 1979
<i>Acrosternum armigerum</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005
<i>Acrosternum bellum</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005
<i>Acrosternum herbicum</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005
<i>Acrosternum marginatum</i>	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1957 apud Ueshima, 1979
<i>Acrosternum pennsylvanicum</i>	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1957 apud Ueshima, 1979
<i>Acrosternum scutellatum</i>	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1957 apud Ueshima, 1979
<i>Acrosternum sp.</i>	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1957 apud Ueshima, 1979
<i>Acrosternum graminea</i>	14 (12A+XY)	Mittal e Leelamma, 1981 apud Kerzhner et al. 2004; Satapathy e Patnaik, 1988
<i>Acrosternum heegeri</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Acrosternum hilare</i>	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1957 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Adevoplitus longicomis</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1957 apud Rebagliati et al. 2005; Schrader, 1960
<i>Adria parvula</i>	14 (12A+XY)	Jande, 1959b apud Ueshima, 1979
<i>Aelia acuminata</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Aelia fieberi</i>	14 (12A+XY)	Nishimura, 1927 apud Ueshima, 1979
<i>Aelia rostrata</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Aelomorpha sp. Griseoflava</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Aelomorpha sheanensis</i>	14 (12A+XY)	Kerisew, 2012
<i>Aenaria lewsi</i>	14 (12A+XY)	Jande, 1959b apud Ueshima, 1979
<i>Aethemenes nigropunctata</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Agonoscelis nubila</i>	14 (12A+XY)	Manna, 1951 apud Ueshima, 1979; Satapathy e Patnaik, 1988
<i>Andrallus spinidens</i>	14 (12A+XY)	Satapathy e Patnaik 1991
<i>Antesia cruciata</i>	14 (12A+XY)	Manna, 1951 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Anestesia versicolor</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Anestesia sp.</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Antestiopsis sp.</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Aspavia acuminata</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982

<i>Aspavia armigera</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Aspavia hastator</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Aspavia ingens</i>	14 (12A+XY)	Leston (d ados não publicados) apud Rebagliati et al. 2005
<i>Acliedra bonariensis</i>	12 (10A+XY)	Rebagliati e Mola, 2010a
<i>Acliedra kinbergii</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005; Rebagliati e Mola, 2010a
<i>Acliedra modesta</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2002 apud Rebagliati et al. 2005; Rebagliati e Mola, 2010a
<i>Apodiphus pilipes</i>	14 (12A+XY)	Kerisew, 2012
<i>Arvelius albopunctatus</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005; Bardella et al. 2013a; Bardella et al. 2013b; Bardella et al. 2016
<i>Banasa bidens schraderi</i>	26 (24A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1958 apud Ueshima, 1979
<i>Banasa angulobata</i>	26 (24A+XY)	Thomas e Yonke, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Banasa calva</i>	26 (24A+XY)	Wilson, 1907b apud Ueshima, 1979
<i>Banasa centralis</i>	26 (24A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1958 apud Ueshima, 1979
<i>Banasa rolstoni</i>	16 (14A+XY)	Thomas e Yonke, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Banasa derivata</i>	26 (24A+XY)	Thomas e Yonke, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Banasa excavata</i>	26 (24A+XY)	Thomas e Yonke, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Banasa packardii</i>	26 (24A+XY)	Thomas e Yonke, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Banasa sórdida</i>	26 (24A+XY)	Thomas e Yonke, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Banasa subcarnea</i>	26 (24A+XY)	Thomas e Yonke, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Banasa demidiata</i>	16 (14A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1958 apud Ueshima, 1979
<i>Banasa euchlora</i>	16 (14A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1958 apud Ueshima, 1979
<i>Banasa lenticularis</i>	16 (14A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1958 apud Ueshima, 1979
<i>Banasa minor</i>	26 (24A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1958 apud Ueshima, 1979
<i>Banasa paramensis</i>	26 (24A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1958 apud Ueshima, 1979
<i>Banasa rufifrons</i>	26 (24A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1958; apud Ueshima, 1979
<i>Banasa zeteki</i>	26 (24A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1958; apud Ueshima, 1979
<i>Banasa alboapicata</i>	26 (24A+XY)	Thomas e Yonke, 1981 apud Rebagliati, et al. 2005
<i>Bathycoelia rodhaini</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Bathycoelia thalassina</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Benia</i> sp.	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Bagrada picta</i>	14 (12A+XY)	Rao, 1954, 1958 apud Ueshima, 1979
<i>Bagrada cruciferarum</i>	14 (12A+XY)	Kaur et al. 2006
<i>Carbula aspavia</i>	14 (12A+XY)	Parshad, 1957b apud Ueshima, 1979
<i>Carbula biguttata</i>	14 (12A+XY)	Satapathy e Patnaik, 1988
<i>Carbula capito</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Carbula limpoponis</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Carbula melacantha</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Carbula indica</i>	14 (12A+XY)	Dey e Wangdi, 1988 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Carbula scutellata</i>	14 (12A+XY)	Mittal e Leelamma, 1981 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Carbula humerigera</i>	14 (12A+XY)	Yosida, 1950a apud Ueshima, 1979
<i>Carbula socia</i>	14 (12A+XY)	Manna, 1951 apud Ueshima, 1979; Satapathy e Patnaik, 1988
<i>Carbula</i> sp.	14 (12A+XY)	Manna, 1951 apud Ueshima, 1979; Nuamah, 1982
<i>Carbula</i> sp. aff. <i>sjostedti</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Carbula obtusângula</i>	14 (12A+XY)	Zhang e Zheng, 2002
<i>Carbula putoni</i>	14 (12A+XY)	Zhang e Zheng, 2002
<i>Carbula sinica</i>	14 (12A+XY)	Zhang e Zheng, 2002
<i>Caura pugillator</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Chlorochroa juniperina</i>	14 (12A+XY)	Wilson, 1913 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Carpocoris fuscispinus</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Carpocoris melanocerus</i>	14 (12A+XY)	Geitler, 1939
<i>Carpocoris pudicus</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Carpocoris purpureipennis</i>	14 (12A+XY)	Okasala, 1947 apud Ueshima, 1979
<i>Caystrus pallipes</i>	16 (14A+XY)	Parshad, 1957b apud Ueshima, 1979
<i>Codophila varia</i>	14 (12A+XY)	Montgomery, 1901a apud Ueshima, 1979
<i>Coenus delius</i>	14 (12A+XY)	Montgomery, 1901a apud Ueshima, 1979
<i>Coenus</i> sp.	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1956 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Cosmopepla carnifex</i>	16 (14A+XY)	Montgomery, 1901a apud Ueshima, 1979

<i>Chlorocoris complanatus</i>	14 (12A+XY)	Souza et al. 2011
<i>Cahara jugatoria</i>	14 (12A+XY)	Kaur e Sharma, 2015
<i>Cahara confusa</i>	12 (10A+XY)	Kaur e Sharma, 2015
<i>Coridius obscurus</i>	14 (12A+XY)	Satapathy e Patnaik, 1988
<i>Coridius janus</i>	14 (12A+XY)	Satapathy e Patnaik, 1991
<i>Dichelops furcatus</i>	12 (10A+XY)	Rebagliati et al. 2001
<i>Dichelops melacanthus</i>	12 (10A+XY)	Rebagliati et al. 2002 apud Rebagliati et al. 2005; Souza et al. 2011; Presente estudo
<i>Dinocoris prolineatus</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2001
<i>Dyroderes umbraculatus</i>	14 (12A+XY)	Xavier e Da, 1945 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Dymantis gresea</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Diploxys bipunctata</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Diploxys punctata</i>	14 (12A+XY)	Numah, 1982
<i>Dolycoris baccarum</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Dolycoris indicus</i>	14 (12A+XY)	Manna, 1951 apud Ueshima, 1979
<i>Dunnius sp.</i>	16 (14A+XY)	Dey e Wangdi, 1988 apud Rebagliati et al.2005
<i>Durmia haedula</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Durmia lutulenta</i>	14 (12A+XY)	Numah, 1982
<i>Durmia sp.</i>	14 (12A+XY)	Numah, 1982
<i>Eurydema dominulus</i>	14 (12A+XY)	Geitler, 1939
<i>Eurydema festiva</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Eurydema fieberi</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Eurydema lituriferum</i>	14 (12A+XY)	Parshard, 1957b apud Ueshima, 1979
<i>Eurydema oleracea</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979; Grozeva et al. 2011
<i>Eurydema ornatum</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Eurydema pulchrum</i>	14 (12A+XY)	Nishimura, 1935 apud Ueshima, 1979; Kaur et al. 2006; Kaur e Semahagn, 2010b
<i>Eurydema rugosum</i>	14 (12A+XY)	Nishimura, 1927 apud Ueshima, 1979
<i>Eurydema ventrale</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Eurydema gebleri</i>	14 (12A+XY)	Kuznetsova e Petropavlovskaya, 1976 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Erthesina fullo</i>	14 (12A+XY)	Mittal e Laelamma, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Euschistus crassus</i>	12 (10A+XY)	Foot e Strobell, 1912 apud Ueshima, 1979
<i>Euschistus fissilis</i>	14 (12A+XY)	Wilson, 1905 a,b apud Ueshima, 1979
<i>Euschistus ictericus</i>	14 (12A+XY)	Wilson, 1906 apud Ueshima, 1979
<i>Euschistus heros</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005; Souza e Itoyama, 2010; Bardella et al. 2013a; Presente estudo
<i>Euschistus obscurus</i>	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1956 apud Ueshima, 1979
<i>Euschistus servus</i>	14 (12A+XY)	Wilson, 1906 apud Ueshima, 1979
<i>Euschistus tristigma</i>	14 (12A+XY)	Montgomery, 1901a apud Ueshima, 1979
<i>Euschistus variolarius</i>	14 (12A+XY)	Montgomery, 1901a apud Ueshima, 1979
<i>Euschistus sp. 1</i>	14 (12A+XY)	Wilson, 1906 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Euschistus sp. 2</i>	14 (12A+XY)	Wilson, 1905 a apud Rebagliati et al. 2005
<i>Euschistus cornutus</i>	14 (12A+XY)	Bardella et al. 2013a
<i>Eysarcoris seneus</i>	16 (14A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Eysarcoris aeneus</i>	16 (14A+XY)	Schachow, 1932b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Eysarcoris capitatus</i>	14 (12A+XY)	Manna, 1951 apud Rebagliati et al., 2005
<i>Eysarcoris fallax</i>	14 (12A+XY)	Muramoto, 1978 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Eysarcoris fabricii</i>	16 (14A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Eysarcoris rosaceus</i>	14 (12A+XY)	Kerisew, 2012
<i>Eysarcoris guttiger</i>	14 (12A+XY)	Toshioka, 1937; Manna, 1951 apud Rebagliati et al. 2005; Satapathy e Patnaik, 1988
<i>Eysarcoris inconspicuus</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Eysarcoris lewisi</i>	14 (12A+XY)	Yosida, 1946 apud Ueshima, 1979
<i>Eysarcoris melanocephalus</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Eysarcoris montivagus</i>	14 (12A+XY)	Parshard, 1957b apud Ueshima, 1979
<i>Eysarcoris parvus</i>	14 (12A+XY)	Toshioka, 1937 apud Ueshima, 1979
<i>Eysarcoris ventralis</i>	14 (12A+XY)	Toshioka, 1937 apud Ueshima, 1979
<i>Eysarcoris sp. 1</i>	14 (12A+XY)	Toshioka, 1937 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Eysarcoris sp. 2</i>	14 (12A+XY)	Miyamoto, 1957a apud Rebagliati et al. 2005
<i>Gynerica afins</i>	16 (14A+XY)	Satapathy e Patnaik, 1989 apud Rebagliati et al. 2005; Satapathy e Patnaik, 1991
<i>Halyomorpha brevis</i>	14 (12A+XY)	Parshard, 1957b apud Ueshima, 1979
<i>Halyomorpha annulicornis</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Halyomorpha reflexa</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Halyomorpha murrea</i>	16 (14A+XY)	Kerisew, 2012
<i>Halys serricollis</i>	14 (12A+XY)	Mittal e Laelamma, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Halys seregera</i>	14 (12A+XY)	Kerisew, 2012
<i>Halys sp.</i>	14 (12A+XY)	Sharma e Parshad, 1956

<i>Halys dentatus</i>	14 (12A+XY)	Sharma e Parshad, 1956
<i>Halys sulcata</i>	14 (12A+XY)	Kerisew, 2012
<i>Halyomorpha picus</i>	14 (12A+XY)	Nishimura, 1935 apud Ueshima, 1979
<i>Hermolaus amurensis</i>	14 (12A+XY)	Muramoto, 1973a apud Ueshima, 1979
<i>Homalogonia obtusa</i>	14 (12A+XY)	Takenouchi e Muramoto, 1970a apud Ueshima, 1979
<i>Ladeaschistus</i> sp.	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005; Souza et al. 2011
<i>Lelia decempunctata</i>	14 (12A+XY)	Yosida, 1946 apud Ueshima, 1979
<i>Lerida punctata</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Loxa flavicollis</i>	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1958 apud Ueshima, 1979
<i>Loxa florida</i>	14 (12A+XY)	Bowen, 1922a apud Ueshima, 1979
<i>Loxa picticornis</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1945b, 1960a apud Ueshima, 1979
<i>Loxa deducta</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2001; Souza et al. 2011
<i>Loxa viridis</i>	14 (12A+ XY)	Schrader 1945a, b apud Rebagliati et al. 2005; Schrader, 1960; Presente estudo
<i>Mayrinia variegata</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1945b apud Ueshima, 1979; Schrader, 1960
<i>Menida bengalensis</i>	14 (12A+XY)	Banerjee, 1958 apud Ueshima, 1979
<i>Menida scotti</i>	14 (12A+XY)	Muramoto, 1973a apud Ueshima, 1979
<i>Menida violácea</i>	14 (12A+XY)	Yosida, 1946 apud Ueshima, 1979
<i>Mecocephala maldonadensis</i>	12 (10A+XY)	Rebagliati et al. 2005
<i>Melanodermus tartareus</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1960
<i>Mormidea lugens</i>	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1958 apud Ueshima, 1979
<i>Mormidea notulifera</i>	14 (12A+XY)	Bardella et al. 2016
<i>Mormidea</i> sp.	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1956 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Mormidea paupercula</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005; Rebagliati e Mola, 2010b
<i>Mormidea quinqueluteum</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005
<i>Mormidea v-luteum</i>	14 (12A+XY)	Bardella et al. 2013a; Souza et al. 2008b; Bardella et al. 2016
<i>Morna</i> sp.	14 (12A+XY)	Muramoto, 1979b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Murgantia</i> sp.	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1956 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Neottiglossa leporina</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Neottiglossa pusilla</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Nezara antennata</i>	14 (12A+XY)	Nishimura, 1927 apud Ueshima, 1979
<i>Nezara hilaris</i>	14 (12A+XY)	Montgomery, 1901a apud Ueshima, 1979
<i>Nezara gramínea</i>	14 (12A+XY)	Kerisew, 2012
<i>Nezara viridula</i>	14 (12A+XY)	Wilson, 1905a, 1906 apud UESHIMA, 1979; Satapathy e Patnaik, 1991; Rebagliati et al. 2003
<i>Nezara ictérica</i>	14 (12A+XY)	Dey e Wangdi, 1990
<i>Niphe</i> sp.	16 (14A+XY)	Parshard, 1957a apud Ueshima, 1979
<i>Niphe subferruginea</i>	14 (12A+XY)	Parshard, 1957a apud Rebagliati et al. 2005
<i>Palomena angulosa</i>	16 (14A+XY)	Yosida, 1946 apud Ueshima, 1979
<i>Palomena prasina</i>	16 (14A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Palomena reuteri</i>	16 (14A+XY)	Parshard, 1957b apud Ueshima, 1979
<i>Palomena viridissima</i>	16 (14A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Pallaea stictica</i>	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1957 apud Ueshima, 1979
<i>Paracritheus trimaculatus</i>	14 (12A+XY)	Kaur e Semahagn, 2010b
<i>Pentatoma japônica</i>	14 (12A+XY)	Nishimura, 1935 apud Ueshima, 1979
<i>Pentatoma semiannulata</i>	14 (12A+XY)	Zhang e Zheng, 1999 apud Rebagliati et al., 2005
<i>Pentatoma rufipes</i>	14 (12A+XY)	Yosida, 1950a apud Ueshima, 1979
<i>Pentatoma</i> sp.	14 (12A+XY)	Yosida, 1950 a apud Ueshima, 1979
<i>Peribalus limbolarius</i>	14 (12A+XY)	Montgomery, 1901a apud Ueshima, 1979
<i>Peribalus</i> sp.	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader, 1956 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Piezodorus hybneri</i>	14 (12A+XY)	Manna, 1951 apud Ueshima, 1979
<i>Piezodorus rubrofasciatus</i>	14 (12A+XY)	Kerisew, 2012
<i>Piezodorus guildinii</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2001; Souza et al. 2011
<i>Piezodorus lituratus</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932b apud Ueshima, 1979
<i>Pietedia juniperina</i>	14 (12A+XY)	Southwood e Leston, 1959 apud Ueshima, 1979
<i>Placosternum ficusius</i>	14 (12A+XY)	Parshard, 1957b apud Ueshima, 1979
<i>Placosternum taurus</i>	14 (12A+XY)	Dey e Wangdi, 1988 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Plautia crossota</i>	14 (12A+XY)	Takenouchi e Muramoto, 1970a apud Ueshima, 1979
<i>Plautia</i> sp.	14 (12A+XY)	Parshard, 1957b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Plautia fimbriata</i>	14 (12A+XY)	Manna, 1951; apud Ueshima, 1979
<i>Plautia brunnipennis</i>	14 (12A+XY)	Muramoto, 1979b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Priassus exemptus</i>	14 (12A+XY)	Parshard, 1957b; apud Ueshima, 1979
<i>Priassus spiniger</i>	14 (12A+XY)	Mittal e Leelamma, 1981b apud Rebagliati et al. 2005

<i>Proxys albopunctulatus</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2001; Souza et al. 2011; Bardella et al. 2016
<i>Pseudovoplitis longirostris</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1960
<i>Rhynchocoris humeralis</i>	14 (12A+XY)	Mittal e Leelamma, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Rhytidolomia saucia</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1940a apud Ueshima, 1979
<i>Rhytidolomia juniperina</i>	14 (12A+XY)	Southwood e Leston 1959 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Rhytidolomia senilis</i>	6 (4A+NeoX/NeoY)	Schrader, 1940a apud Ueshima, 1979
<i>Rostoniellus bhutanicus</i>	14 (12A+XY)	Dey e Wangdi 1988 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Oebalus pugnax</i>	10 (8A+XY)	Wilson, 1909 apud Ueshima, 1979
<i>Oebalus ypsilongriseus</i>	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005; Souza, et al., 2008b
<i>Oebalus poecilus</i>	14 (12A+XY)	Souza et al., 2008b; Bardella et al. 2016
<i>Sabaeus humeralis</i>	14 (12A+XY)	Manna e Deb-Mallick, 1981 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Sepontia misella</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Spermatodes</i> sp.	16 (14A+XY)	Manna, 1951 apud Ueshima, 1979
<i>Stagonomus bipunctatus</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Staria luneta</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Stenozygum colaratum</i>	14 (12A+XY)	Leston e Wahrman (dados não publicados) apud Rebagliati et al. 2005
<i>Schradeira cinctus</i>	14 (12A+XY)	Schrader, 1960
<i>Sciocoris cursitans</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Sciocoris helferi</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Sciocoris sulcatus</i>	14 (12A+XY)	Xavier, 1945 apud Ueshima, 1979
<i>Stollia capitatus</i>	14 (12A+XY)	Manna, 1951 apud Ueshima, 1979
<i>Stollia guttigera</i>	14 (12A+XY)	Manna, 1951 apud Ueshima, 1979
<i>Thyanta antiquensis</i>	14 (12A+XY)	Schrader e Hughes-Schrader, 1956; apud Ueshima, 1979
<i>Thyanta calceata</i>	27 (24A+X ₁ X ₂ Y)	Wilson, 1909 apud Ueshima, 1979
<i>Thyanta custator</i>	16 (14A+XY)	Schrader e Hughes-Schrader, 1956 apud Ueshima, 1979
<i>Thyanta pallidovirens pallidovirens</i>	16 (14A+XY)	Ueshima, 1963 apud Ueshima, 1979
<i>Thyanta pallidovirens spinosa</i>	14 (12A+XY)	Ueshima, 1963 apud Ueshima, 1979
<i>Thyanta perditor</i>	14 (12A+XY)	Schrader e Hughes-Schrader, 1956; apud Ueshima, 1979; Souza et al. 2011
<i>Thyanta pseudocasta</i>	14 (12A+XY)	Schrader e Hughes-Schrader, 1956 apud Ueshima, 1979
<i>Thyanta</i> sp.1	16 (14A+XY)	Rebagliati et al. 2005
<i>Thyanta</i> sp.2	14 (12A+XY)	Rebagliati et al. 2005
<i>Trichopepla semivittata</i>	14 (12A+XY)	Montgomery, 1901a apud Ueshima, 1979
<i>Trichopepla</i> sp. 1	14 (12A+XY)	Hughes-Schrader e Schrader 1956 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Trichopepla</i> sp. 2	14 (12A+XY)	Wilson, 1905 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Tropicoris punctipes</i>	14 (12A+XY)	Kerisew, 2012
<i>Tyoma verrucosa</i>	14 (12A+XY)	Wilson, 1905 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Tolumnia latipes</i>	14 (12A+XY)	Dey e Wangdi, 1988 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Tolumnia antennata</i>	14 (12A+XY)	Kaur e Sharma, 2015
<i>Undonga montana</i>	14 (12A+XY)	Manna, 1951 apud Ueshima, 1979
<i>Veterna sanguineirostris</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
Subfamília Podopinae		
<i>Ancyrosoma leucogrammes</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932a,b ; Xavier e Da 1945 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Graphosoma lineatum</i>	14 (12A+XY)	Grozeva et al. 2011
<i>Graphosoma italicum</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932b apud Rebagliati et al. 2005
<i>Graphosoma rubrolineatum</i>	14 (12A+XY)	Yosida, 1950c apud Rebagliati et al. 2005
<i>Graphosoma semipunctatum</i>	14 (12A+XY)	Schachow, 1932b apud Rebagliati et al. 2005; González-García et al. 1996; Suja et al. 2000
<i>Podops inuncta</i>	14 (12A+XY)	Southwood e Leston, 1959c apud Rebagliati et al. 2005
<i>Scotinophara coarctata</i>	12 (10A+XY)	Satapathy et al. 1990 apud Rebagliati et al. 2005
<i>Scotinophara fibulata</i>	14 (12A+XY)	Nuamah, 1982
<i>Scotinophara horvathi</i>	14 (12A+XY)	Toshioka, 1934c apud Rebagliati et al. 2005
<i>Scotinophara</i> sp.	12 (10A+XY)	Jande, 1959, 1960c apud Rebagliati et al. 2005
<i>Stortheocoris nigricepes</i>	14 (12A+XY)	Mittal e Leelamma, 1981b apud Rebagliati et al. 2005
Subfamília Phyllocephalinae		
<i>Macrina juvenca</i>	14(12A + XY)	Nuamah, 1982



Figura 1. Pontos de coleta dos insetos. **(a)** Mapa do Brasil identificando o Estado do Paraná. Fonte: <http://www.estadosecapitaisdobrasil.com/mapas-do-brasil/>; **(b)** Estado do Paraná, destacando os municípios de Londrina e Foz do Iguaçu, onde foram realizadas as coletas. Fonte: <https://www.google.com.br/maps/place/Paraná/@-24.5415159>.

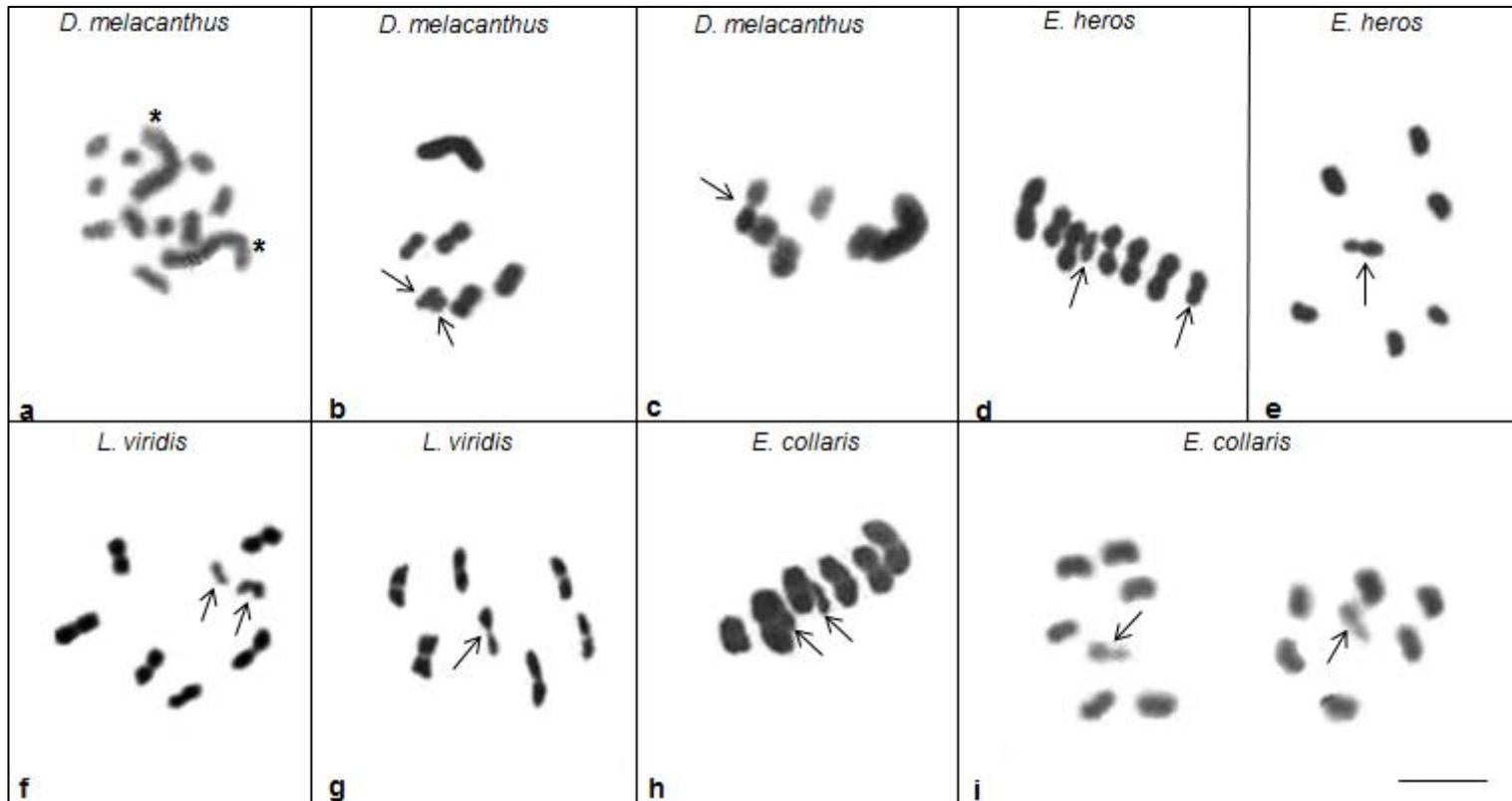


Figura 2. Coloração convencional. *Dichelops melacanthus* (a) Prometáfase mitótica, (b) Metáfase I; (c) Metáfase II; *Euschistus heros* (d) Metáfase I (e) Metáfase II; *Loxa viridis* (f) Metáfase I, (g) Metáfase II; *Edessa collaris* (h) Metáfase I, (i) Metáfase II. Setas indicando os cromossomos sexuais; Os asteriscos (*) em (a) indicam os autossomos de tamanho maior. Barra=5µm.

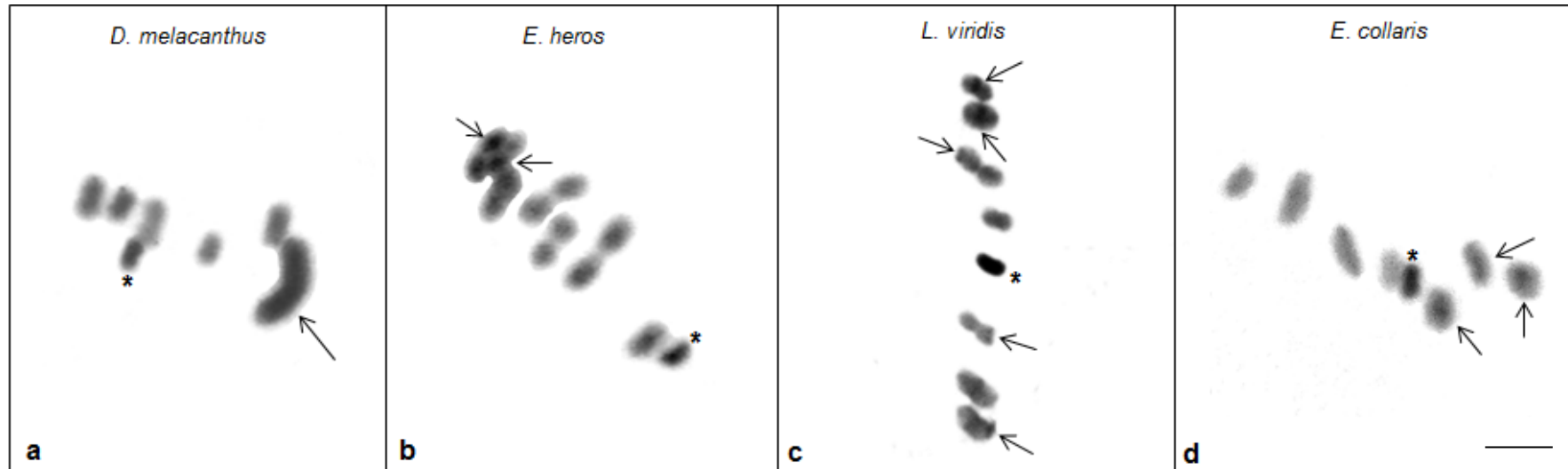


Figura 3. Bandamento-C. **(a)** *Dichelops melacanthus* Metáfase II; **(b)** *Euschistus heros* Metáfase I; **(c)** *Loxa viridis* Metáfase I; **(d)** *Edessa collaris* Metáfase I. Os asteriscos (*) indicam cromossomo sexual Y; Setas mostrando marcas heterocromáticas nos autossomos. Barra=5 μ m.

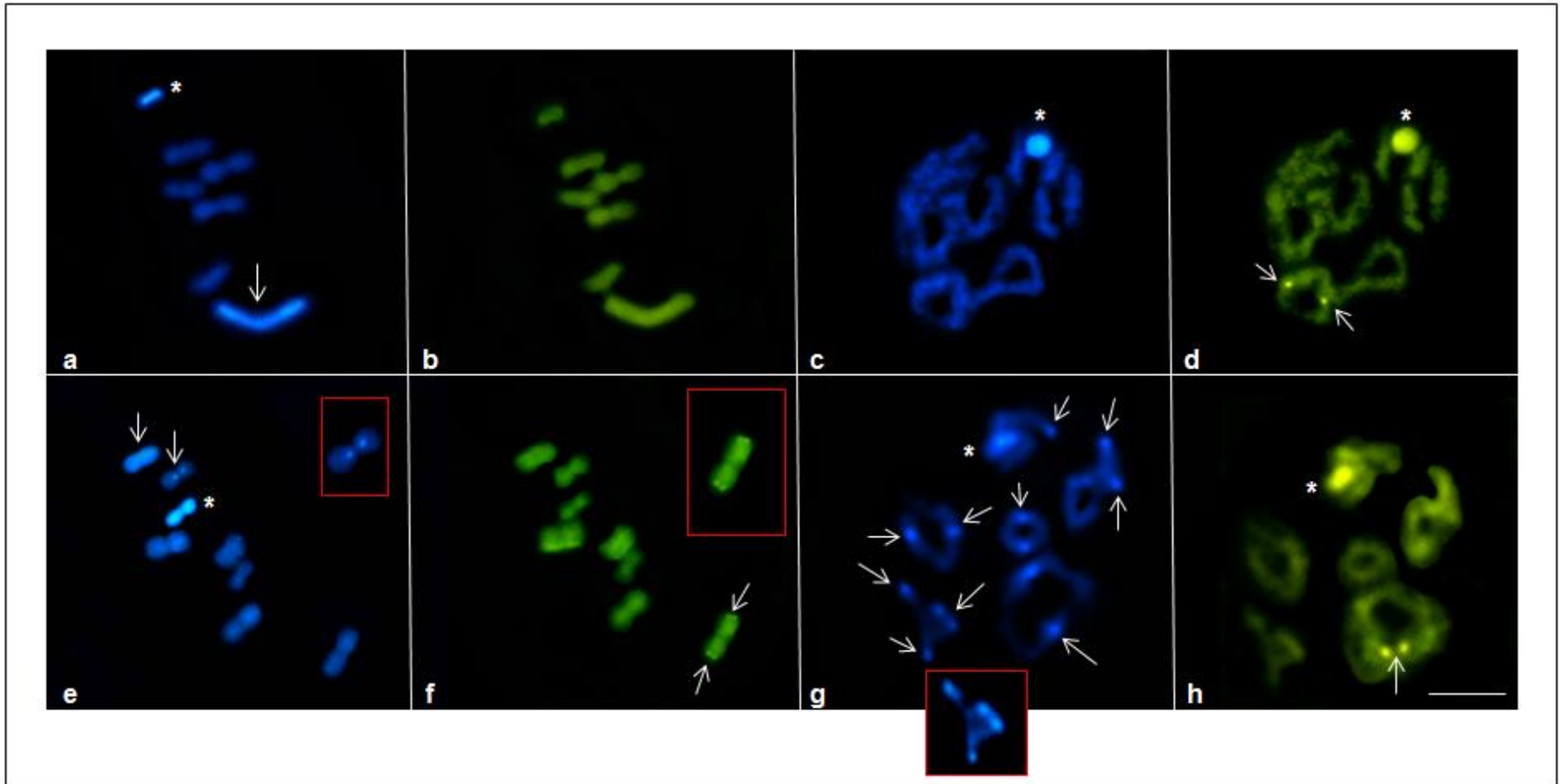


Figura 4. Coloração com fluorocromos base-específicos DAPI/CMA₃. **(a)** e **(b)** Metáfase I *Dichelops melacanthus*; **(c)** e **(d)** Paquíteno *Euschistus heros*; **(e)** e **(f)** Metáfase I *Loxa viridis*; **(g)** e **(h)** Diplóteno *Edessa collaris*. Os asteriscos (*) indicam o cromossomo sexual Y; Setas mostrando marcas heterocromáticas nos autossomos; Boxe evidenciando marcas em alguns autossomos. Barra=5µm.

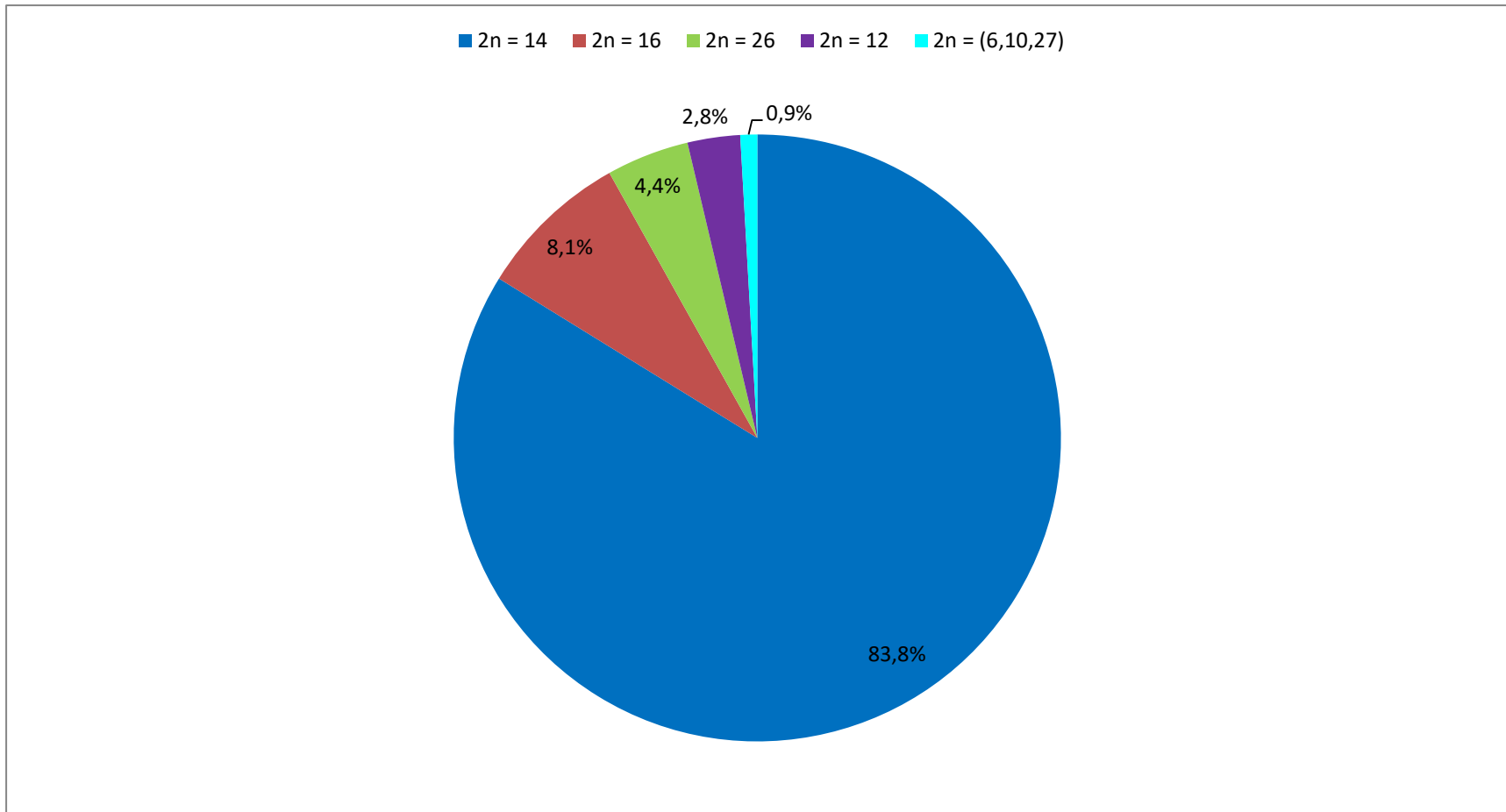


Figura 5. Gráfico com a porcentagem de cada número diploide encontrado na família Pentatomidae.

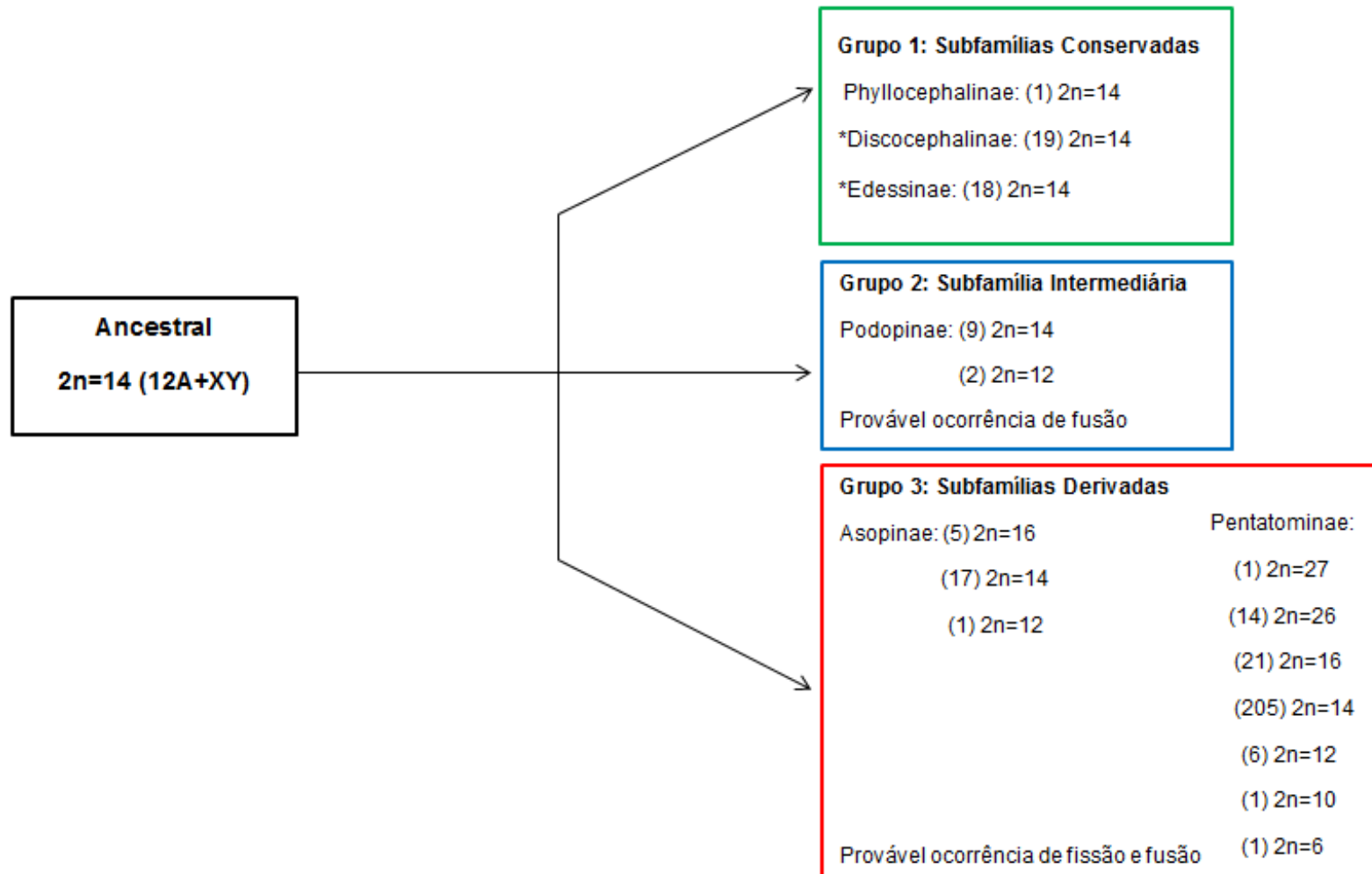


Figura 6. Representação de uma hipótese de evolução cromossômica para a família Pentatomidae. Grupo 1: Subfamílias conservadas; Grupo 2: Subfamília intermediária; Grupo 3: Subfamílias derivadas. Os números entre () indicam a quantidade de espécies. Os asteriscos (*) indicam que essas subfamílias apresentam casos de variação numérica intraespecífica; Edessinae (*Edessa collaris*); Discocephalinae (*Macropygium reticulare*).

Referências

- Banho C.A. 2016. Caracterização filogenética de percevejos terrestres das famílias Coreidae e Pentatomidae (Heteroptera: Pentatomomorpha) por meio demarcadores moleculares. 73f. Dissertação (Mestrado em Genética) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - São José do Rio Preto.
- Bardella VB, Dias AL, Giuliano LC, Ribeiro JRI, Da Rosa R. 2012. Sex chromosome differentiation in *Belostoma* (Insecta: Heteroptera: Belostomatidae). *Genetics and Molecular Research*, 11(3):2476-2486.
- Bardella VB, Grazia J, Fernandes AM, Vanzela ALL. 2013a. High Diversity in CMA3/DAPI-Banding Patterns in Heteropterans. *Cytogenet Genome*. 142: 46–53.
- Bardella VB, Fernandes T, Vanzela ALL. 2013b. The conservation of number and location of 18S sites indicates the relative stability of rDNA in species of Pentatomomorpha (Heteroptera). *Genome*, 56:1-5.
- Bardella VB, Fernandes JAM, Cabral-de-Mello DC. 2016. Chromosomal evolutionary dynamics of four multigene families in Coreidae and Pentatomidae (Heteroptera) true bugs. *Mol Genet Genomics*, 291:1919–1925.
- Bressa MJ, Larramendy ML, Papeschi AG. 2005. Heterochromatin characterization in five species of Heteroptera. *Genetica*. 124:307-317.
- Camacho JPM, Belda J, Cabrejo J. 1985. Meiotic behavior of the holocentric chromosomes of *Nezara viridula* (Insecta, Heteroptera) analysed by C-band and silver impregnation. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 27:490-497.
- Chirino MG, Papeschi AG, Bressa MJ. 2013. The significance of cytogenetics for the study of karyotypes evolution and taxonomy of water bugs (Heteroptera, Belostomatidae) native to Argentina. *Comparative Cytogenetics*, 7(2):111-129.
- Dey SK, Wangdi T. 1990. Banding patterns of the holocentric chromosomes in some species of Heteroptera. *Cytologia* 55:181-186.
- Gallo RB, Aguiar RCM, Ricietto APS, Vilas-Boas L, Silva CRM, Ribeiro JRI, Da Rosa R. 2017. A new approach to chromosomal evolution in the giant water bug (Heteroptera: Belostomatidae). *Journal of Heredity*, 0:1-10.
- Geitler L. 1939. Das heterochromatin der Geschlechtschromosomen bei Heteropteren. *Chromosoma*, 1:197-229.
- González-García JM, Antonio C, Suja JA, Rufas JS. 1996. Meiosis in holocentric chromosomes: chromatid ends of sex univalentes in *Graphosoma italicum* (Heteroptera). *Chromosome Research*, 4:124-132.
- Grazia J, Fortes NDF, Campos LA. 1999. Pentatomoidea. In: Brandão CRF, Cancellato EM. Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX, 5: invertebrados terrestres. São Paulo: FAPES. p. 101-112.

- Grazia J, Panizzi AR, Greve C, Schwertner CF, Campos LA, Garbelotto TA, Fernandes JAM. 2015. Stink Bugs (Pentatomidae). In: Panizzi AR, Grazia J. True bug (Heteroptera of the Neotropics). *Entomology in Focus*. p. 681-756.
- Grozeva SM, Nokkala S. 2001. Chromosome numbers, sex determining systems, and patterns of the C-heterochromatin distribution in 13 species of lace bugs (Heteroptera, Tingidae). *Folia Biologica*, 49:29-41.
- Grozeva SM, Nokkala S. 2002. Achiasmatic male meiosis in *Cimex sp.* (Heteroptera, Cimicidae). *Caryologia*, 55:189-192.
- Grozeva S, Kuznetsova VG, Anokhin BA. 2011. Karyotypes, male meiosis and comparative FISH mapping of 18S ribosomal DNA and telomeric (TTAGG)_n repeat in eight species of true bugs (Hemiptera, Heteroptera). *Comp. Cytogen* 5(4): 355–374.
- Heckmann S, Jankowska M, Shubert V, Kunke K, Ma V, Houben A. Alternative meiotic chromatid segregation in the holocentric plant *Luzula elegans*. 2014. *Nature Communications*, 5: 4979.
- Heizer P. 1950. The chromosome cytology of two species of the Pacific genus *Oechalia* (Pentatomidae, Hemiptera-Heteroptera), *Oechalia patruelis* Stal and *Oechalia pacifica* Stal, *J. Morph*, 87:179-226.
- Hughes-Schrader S, Schrader F. 1961. The kinetochore of the Hemiptera. *Chromosoma*, 12:327-350.
- Kaur H, Chhabra S, Suman V, Gupta M. 2006. Chromosomes and their Meiotic Behavior in Two Families of the Sub-order Heteroptera. *Cytologia*, 71(2): 111–118.
- Kaur H, Semahagn BK. 2010a. Meiotic behaviour of chromosomes in three predator species of the subfamily Asopinae (Heteroptera: Pentatomidae). *Comparative Cytogenetics*, 4(2):133-139.
- Kaur H, Semahagn BK. 2010b. Meiosis in three species of Heteroptera from Ethiopia (East Africa). *Cytologia* 75(2):1-8.
- Kaur H, Sharma K. 2015. First report on meiotic behavior of chromosomes in three species of subfamily Pentatominae (Pentatomidae: Heteroptera). *Zootaxa* 3920 (2): 393–400.
- Kerisew B. 2012. Cytogenetic Investigations on Some Species of the Family Pentatomidae (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). Ph.D. thesis, Punjabi University, India. 169 p.
- Kerzhner IM, Kuznetsova VG, Rider DA. 2004. Karyotypes of Pentatomoidea additional to those published by Ueshima, 1979 (Heteroptera). *Zoosystematica Rossica*, 13(1):17-21.

- Lanzone C, Souza MJ. 2006. C-banding, fluorescent staining and NOR location in holocentric chromosomes of bugs of the Neotropical genus *Antiteuchus* (Heteroptera: Pentatomidae: Discocephalinae). *European Journal of Entomology*, 13:239-243.
- Manna, G. K. 1984. Chromosomes in evolution in Heteroptera. In: Sharma AK. Chromosomes in evolution of Eukaryotic groups. Boca Raton Florida USA: CRC Press, p. 189-225.
- Melters DP, Paliulis LV, Korf IF, Chan WL. 2012. Holocentric chromosomes: convergent evolution, meiotic adaptations, and genomic analysis. *Chromosome Research*, 20:579-593.
- Nascimento LGG. 2010. Investigação da ocorrência de infestação por Cimicidae (Heteroptera: Cimicomorpha) na Região Metropolitana de São Paulo, no período de 2004 à 2009. 201f. Dissertação (Mestrado em Saúde Pública) - São Paulo: Universidade de São Paulo – Faculdade de Saúde Pública.
- Nuamah KA. 1982. Karyotypes of some Ghanaian shield-bugs and the higher systematics of the Pentatomoidea (Hemiptera: Heteroptera). *Insect. Sci. Application*, 3(1):9-28.
- Panizzi AR, Mcpherson JE, James DG, Javahery M, Mcpherson RM. 2000. Stink Bugs (Pentatomidae). In: Schaefer CW, Panizzi AR. Economic Importance of Heteroptera. CRC press, Nature. p. 421-475.
- Papeschi AG, Mola LM, Bressa MJ, Greizerstein EJVL, Poggio L. 2003. Behaviour of ring bivalents in holokinetic systems: alternative sites of spindle attachment in *Pachylis argentinus* and *Nezara viridula* (Heteroptera). *Chromosome Research* 11:725-733.
- Papeschi AG, Bressa MJ. 2006. Evolutionary cytogenetics in Heteroptera. *Journal Of Biological Reserarch*, 5:3-21.
- Perez R, Rufas JS, Suja JA, Page J, Panzera F. 2000. Meiosis in holocentric chromosomes: orientation and segregation of anautosome and sex chromosomes in *Triatoma infestans* (Heteroptera). *Chromosome Research*, 8(1):17-25.
- Poggio MG, Bressa MJ, Papeschi AG. 2011. Cytogenetics male meiosis, heterochromatin characterization and chromosomal location of rDNA in *Microtomus lunifer* (Berg, 1900) (Hemiptera: Reduviidae: Hammacerinae). *Comp Cytogen* 5(1):1–22.
- Rebagliati PJ, Mola LM, Papeschi AG. 2001. Karyotype and meiotic behaviour of the holokinetic chromosomes of six Argentine species of Pentatomidae (Heteroptera). *Caryologia*, 54:339-347.
- Rebagliati P, Papeschi AG, Mola LM. 2003. Meiosis and fluorescent banding in *Edessa mediatubunda* and *E. rufomarginata* (Heteroptera, Pentatomidae, Edessinae). *Eur. J. Entomol* 100:11-18.

- Rebagliati PJ, Mola ML Papeschi AG, Grazia J. 2005. Cytogenetic studies in Pentatomidae (Heteroptera): A review, *Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research*, 43(3):199-213.
- Rebagliati PJ, Mola LM. 2010a. Meiotic behavior and karyotypic variation in *Acledra* (Pentatomidae, Heteroptera). *Genetics and Molecular Research* 9 (2):739-749.
- Rebagliati PJ, Mola LM. 2010b. Kinetic activity of the sex chromosomes of *Mormidea paupercula* (Heteroptera: Pentatomidae). *Eur. J. Entomol.* 107:317–323.
- Rider DA. 2011 Pentatomoidea Home page. North Dakota State University. Disponivel em: <<http://www.ndsu.nodak.edu/ndsu/rider/Pentatomoidea/>> Acesso em: 05/01/2017.
- Satapathy SN, Patnaik SC. 1988. Chromosomal studies in seven species of family pentatomidae (heteroptera). *Caryologia*, 41(1):49-60.
- Satapathy SN, Patnaik SC. 1991. Chromosomal studies in five species of Indian Heteroptera (Plataspidae, Pentatomidae), *Caryologia*, 44(1):55-62.
- Schaefer CW, Panizzi AR. 2000 Economic Importance of Heteroptera: A General View. In:_____ Economic Importance of Heteroptera. *CRC press, Nature*. p. 3-8.
- Schrader F. 1960. Cytological and evolutionary implications of aberrant chromosome behavior in the harlequin lobe of some Pentatomidae (Heteroptera). *Chromosoma* (Berl.)11, 103-128.
- Schuh TT, Slater JA. 1995 True bugs of the world (Hemiptera:Heteroptera) Classification and natural history. Cornell UNIVERSITY press, Ithaca, New York, xii, 338p.
- Schweizer, D. 1980. Simultaneous fluorescent staining of R bands and specific heterochromatic regions (DA-DAPI bands) in human chromosomes. *Cytogenet. Cell Genet.*, 27:190-193.
- Sharma GP, Parshad R. 1956. Cytological Studies on the Interspecific Variability. The behaviour of the chromosomes with their metrical analysis in the male germ-cells of *Halys dentatus* and *Halys sp.* *Cytologia*, 21:399-410.
- Souza HV, Bicudo HEMC, Costa LAA, Itoyama MM. 2007. Study of meiosis and spermiogenesis in the testicular lobes of *Antiteuchus tripterus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Eur. J. Entomol.* 104: 353–362.
- Souza HV, Castanhole MMU, Bicudo HEMC, Itoyama MM. 2008a. Pattern of silver nitrate-staining during meiosis and spermiogenesis in testicular lobes of *Antiteuchus tripterus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Genet. Mol. Res.* 7(1):196-206.

- Souza HV, Castanhole MMU, Bicudo HEMC, Costa LAA, Itoyama MM. 2008b. Morphological patterns of the heteropycnotic chromatin and nucleolar material in meiosis and spermiogenesis of some Pentatomidae (Heteroptera) *Genetics and Molecular Biology*, 31(3):686-691.
- Souza HV, Murakami AS, Moura J, Almeida EC, Marques IFG, Itoyama, MM. 2011. Comparative analysis of the testes and spermatogenesis in species of the Family Pentatomidae (Heteroptera). *Eur. J. Entomol.*, 108:333–345.
- Souza HV, Itoyama MM. 2011. Comparative analysis of heteropyknotic chromatin and silver-stained material in *Platycarenum umbractulatus* (Pentatomidae: Discocephalinae). *Invertebrate Reproduction & Development*, 55(2):65–72.
- Sumner ATA. 1972. Simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. *Exp. Cell. Res.*, 75:304 – 306.
- Tiepo AN, Pezenti LF, Lopes TBF, Silva CRM, Dionisio JF, Fernandes JAM, Da Rosa R. 2016. Analysis of the karyotype structure in *Ricolla quadrispinosa* (Linneus, 1767): inferences about the chromosomal evolution of the tribes of Harpactorinae (Heteroptera, Reduviidae). *Comp Cytogen.*, 10(4): 719–729.
- Ueshima N. 1979. Hemiptera II: Heteroptera. In: Bernard J. editor. *Animal cytogenetics. Insecta*. Berlin (Germany), v.3, p. 1–117.
- Weirauch C, Schuh R. 2011. Systematics and Evolution of Heteroptera. *Annual Review of Entomology*, 56:487-510.
- Zhang H, Zheng L. Study on the karyotypes of three species of genus *Carbula* (Heteroptera : Pentatomidae). 2002. *Entomologia Sinica*, 9(2):59-67.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A análise cromossômica de quatro espécies da família Pentatomidae permitiu concluir que:

- O número diploide observado nas espécies *Euschistus heros*, *Loxa viridis* e *Edessa collaris* foi $2n = 14$ (12A+XY), e em *Dichelops melacanthus* $2n = 12$ (10A+XY);
- *Dichelops melacanthus* apresentou um cromossomo autossomo de tamanho maior em relação aos demais;
- As quatro espécies apresentaram meiose invertida para os cromossomos sexuais;
- Ocorrência de três padrões de distribuição e composição da heterocromatina nos autossomos: (i) presença apenas de heterocromatinas ricas em AT; (ii) predominância de blocos DAPI⁺ com poucos blocos CMA₃⁺; (iii) poucas marcações de ambos os fluorocromos;
- A evolução cromossômica na família seria dividida em três grupos: (1) grupo conservado: subfamílias Phyllocephalinae, Discocephalinae e Edessinae, seriam consideradas basais dentro da evolução cromossômica da família, já que apresentam espécies com número diploide semelhante ao ancestral; (2) grupo intermediário: subfamília Podopinae ocuparia uma posição intermediária, já que ocorrem apenas fusões nos cariótipos variantes; e (3) grupo derivado: composto pelas subfamílias Asopinae e Pentatominae, onde são observadas a ocorrência de fissões e fusões.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARGOLO, V.M.; BUENO, V.H.P.; SILVEIRA, L.C.P. Influência do fotoperíodo na reprodução e longevidade de *Orius insidiosus* (Say) (Heteroptera: Anthocoridae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 31, n. 2, p. 257-261. 2002.
- BANHO, C.A. **Caracterização filogenética de percevejos terrestres das famílias Coreidae e Pentatomidae (Heteroptera: Pentatomomorpha) por meio de marcadores moleculares**. Dissertação (Mestrado em Genética) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - São José do Rio Preto, 73p. 2016.
- BARCELLOS, A.; GRAZIA, J. Cladistic analysis and biogeography of *Brachystetus* Laporte (Heteroptera, Pentatomidae, Edessinae). **Zootaxa**, 256: 1-14. 2003.
- BARDELLA, V.B.; GAETA, M.L.; VANZELA, A.L.L.; AZEREDO-OLIVEIRA, M.T.V. Chromosomal location of heterochromatin and 45S rDNA sites in four South American triatomines (Heteroptera: Reduviidae), **Comparative Cytogenetics**, v. 4, p. 141-149. 2010.
- BARDELLA, V.B.; DIAS, A.L.; GIULIANO, L. C.; RIBEIRO, J.R.I.; DA ROSA, R. Sex chromosome differentiation in *Belostoma* (Insecta: Heteroptera: Belostomatidae). **Genetics and Molecular Research**, v. 11, n. 3. p. 2476-2486. 2012.
- BARDELLA, V.B.; GRAZIA, J.; FERNANDES, A.M.; VANZELA, A.L.L. High Diversity in CMA3/DAPI-Banding Patterns in Heteropterans. **Cytogenet Genome**, 142:46–53. 2013a.
- BARDELLA, V.B.; FERNANDES, T.; VANZELA, A.L.L. The conservation of number and location of 18S sites indicates the relative stability of rDNA in species of Pentatomomorpha (Heteroptera). **Genome**, 56(7): 425-429. 2013b.
- BARDELLA, V.B.; FERNANDES, J.A.M.; CABRAL-DE-MELLO, D.C. Chromosomal evolutionary dynamics of four multigene families in Coreidae and Pentatomidae (Heteroptera) true bugs. **Mol Genet Genomics**, 291:1919–1925. 2016.
- BRESSA, M.J.; LARRAMENDY, M.L.; PAPESCHI, A.G. Heterochromatin characterization in five species of Heteroptera. **Genetica**, v. 124, p. 307-317. 2005.
- CAMACHO, J.P.M.; BELDA, J.; CABREJO, J. Meiotic behavior of the holocentric chromosomes of *Nezara viridula* (Insecta, Heteroptera) analysed by C-band and silver impregnation. **Canadian Journal of Genetics and Cytology**, v. 27, p.490-497, 1985.
- CHIRINO, M. G.; PAPESCHI, A. G.; BRESSA, M. J. The significance of cytogenetics for the study of karyotypes evolution and taxonomy of water bugs (Heteroptera, Belostomatidae) native to Argentina. **Comparative Cytogenetics**, v. 7(2), p. 111-129, 2013.

CIVIDANES F.J.; PARRA, J.R.P. Zoneamento ecológico de *Nezara viridula* (L.), *Piezodorus guildinii* (West.) e *Euschistus heros* (Fabr.) (Heteroptera: Pentatomidae) em quatro estados produtores de soja no Brasil. An. **Soc. Entomol, Brasil** 23: 219-226, 1994.

CORRÊA-FERREIRA B.S.; PANIZZI A.R. **Percevejos da soja e seu manejo**. Londrina: Embrapa Soja, 45p. (Circular Técnica N° 24), 1999.

DEGRANDE, P.E.; VIVAN, L.M. **Boletim de Pesquisa de Soja**. Fundação MT. v.11, p.239-297, 2011.

DEY, S.K.; WANGDI, T. 1990. Banding patterns of the holocentric chromosomes in some species of Heteroptera. **Cytologia**, 55: 181-186, 1990.

DURO, E.; MARSTON, A.L. From equator to pole: splitting chromosomes in mitosis and meiosis. **Genes and Development**, v. 29, n. 2, p. 109-22, 2015.

EGER, J.E. Revision of the genus *Loxa* (Hemiptera: Pentatomidae). **J. New York Entomol. Soc.**, 86 (3): 224-259. 1978.

FERNANDES, J.A.M.; DOESBURG, P.H.; GREVE, C. The *E. collaris*-group of *Edessa* Fabricius, 1803 (Heteroptera: Pentatomidae: Edessinae). **Zoologische Mededelingen**, 75 (15):239-250. 2001.

FOSSEY, A.; LIEBENBERG, H. Meiosis and nucleolar structure in the stink bug *Carlisia wahlbergi* (Stal) (Coreidae: Heteroptera). **Cytobios**, v. 81, p. 7-15, 1995.

GARBELOTTO, T.A.; CAMPOS, L.A. Chlorocorini. In: _____ **Pentatominae do Sul de Santa Catarina**. Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia, p. 43-52, 2014.

GALLO, D.; NAKANO, O.; SILVEIRA NETO, S.; CARVALHO, R.P.L.; BATISTA, G.C. de; BERTI FILHO, E.; PARRA, J.R.P.; ZUCCHI, R.A.; ALVES, S.B.; VENDRAMIM, J.D. **Manual de entomologia agrícola**. São Paulo: Agronômica Ceres, p.388-397, 1988.

GALLO, D.; NAKANO, O.; SILVEIRA NETO, S.; CARVALHO, R.P.L.; BATISTA, G.C. de; BERTI FILHO, E.; PARRA, J.R.P.; ZUCCHI, R.A.; ALVES, S.B.; VENDRAMIM, J.D.; MARCHINI, L.C.; LOPES, J.R.S.; OMOTO, C. Os Insetos e o Reino animal. In: _____ **Entomologia Agrícola**. FEALQ, Piracicaba, p.11-106, 2002.

GALLO, R.B.; AGUIAR, R.C.M.; RICIETTO, A.P.S.; VILAS-BOAS, L. SILVA, C.R.M.; RIBEIRO, J.R.I.; DA ROSA, R. A new approach to chromosomal evolution in the giant water bug (Heteroptera: Belostomatidae). **Journal of Heredity**, v. 00, n. 00, p.1-10. 2017.

GEITLER, L. Das heterochromatin der Geschlechtschromosomen bei Heteropteren. **Chromosoma**, 1:197-229. 1939.

GONZÁLEZ-GARCÍA, J.M.; ANTONIO, C.; SUJA, J.A.; RUFAS, J. S. Meiosis in holocentric chromosomes: chromatid ends of sex univalentes in *Graphosoma italicum* (Heteroptera). **Chromosome Research**, v. 4, p. 124-132, 1996.

GRAZIA, J. Revisao do genero *Dichelops* Spinola, 1837 (Heteroptera, Pentatomidae, Pentatomini). *Iheringia*, **Ser. Zool.**, 53: 3-119. 1978.

GRAZIA, J.; DEL VECCHIO, M.C.; TERADAIIRA, C.T.; RAMIRO, Z.A. Estudo das ninfas de pentatomídeos (Heteroptera) que vivem sobre soja (*Glycine max* (L.) Merrill): II- *Dichelops* (*Neodichelops*) *furcatus* (Fabricius, 1775). In: **SEMINÁRIO NACIONAL DE PESQUISA DE SOJA**, 2. Brasília, DF. Anais. Brasília-DF, p. 92-103, 1982.

GRAZIA, J.; FORTES, N.D.F.; CAMPOS, L.A. Pentatomoidea. In: BRANDÃO, C.R.F.; CANCELLO, E.M. **Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: síntese do conhecimento ao final do século XX, 5: invertebrados terrestres**. São Paulo: FAPES. p.101-112, 1999.

GRAZIA, J. SCHWERTNER, C.F. Checklist dos percevejos-do-mato (Hemiptera:Heteroptera:Pentatomoidea) do Estado de São Paulo, Brasil. **Biota Neotrop.**, v. 11(Supl.1), p.705-716. 2011.

GRAZIA, J.; PANIZZI, A.R.; GREVE, C.; SCHWERTNER, C.F.; CAMPOS, L.A.; GARBELOTTO, T.A.; FERNANDES, J.A.M. Stink Bugs (Pentatomidae). In: Panizzi AR, Grazia J. True bug (Heteroptera of the Neotropics). **Entomology in Focus**. p. 681-756, 2015.

GROZEVA, S.M.; NOKKALA, S. Chromosome numbers, sex determining systems, and patterns of the C-heterochromatin distribution in 13 species of lace bugs (Heteroptera, Tingidae). **Folia Biologica**, 49: 29-41. 2001.

GROZEVA, S.M.; NOKKALA, S. Achiasmatic male meiosis in *Cimex* sp. (Heteroptera, Cimicidae). **Caryologia**, 55: 189-192. 2002.

GROZEVA, S.; KUZNETSOVA, V.G.; ANOKHIN, B.A. Karyotypes, male meiosis and comparative FISH mapping of 18S ribosomal DNA and telomeric (TTAGG)_n repeat in eight species of true bugs (Hemiptera, Heteroptera). **Comp. Cytogen**, 5(4): 355–374. 2011.

GUERRA, M.; CABRAL, G.; CUACOS, M.; CONZÁLEZ-GARCÍA, M.; GONZÁLEZ-SÁNCHEZ, M.; VEJA, J.; PUERTAS, M.J. Neocentrics and holokinetics (holocentrics): chromosomes out of the centromeric rules. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 129, p. 82-96, 2010.

HECKMANN, S.; JANKOWSKA, M; SHUBERT, V.; KUNKE, K.; MA, V.; HOUBEN, A. Alternative meiotic chromatid segregation in the holocentric plant *Luzula elegans*. **Nature Communications**, v. 5, p. 4979, 2014.

HEIZER P. The chromosome cytology of two species of the Pacific genus *Oechalia* (Pentatomidae, Hemiptera-Heteroptera), *Oechalia patruelis* Stal and *Oechalia pacifica* Stal, **J. Morph.**, 87: 179-226. 1950.

HUGHES-SCHRADER, S.; SCHRADER, F. The kinetochore of the Hemiptera. **Chromosoma**, v. 12, p. 327-350, 1961.

JUNQUEIRA, A.V., GONÇALVES T.M.; MOREIRA C.C. **Manual de capacitação na detecção de *Trypanosoma cruzi* para microscopistas de malária e laboratoristas de rede pública**. 2 ed, Rio de Janeiro, 300 p. 2011.

KASAHARA, S. **Introdução à pesquisa em citogenética de vertebrados**. 1.ed. Ribeirão Preto.: Sociedade Brasileira de Genética, 160p. 2009.

KAUR, H.; CHHABRA, S.; SUMAN, V.; GUPTA, M. Chromosomes and their Meiotic Behavior in Two Families of the Sub-order Heteroptera. **Cytologia**, 71(2): 111–118, 2006.

KAUR, H.; SEMAHAGN B.K. Meiotic behaviour of chromosomes in three predator species of the subfamily Asopinae (Heteroptera: Pentatomidae). **Comparative Cytogenetics**, v. 4, n. 2, p. 133-139, 2010a.

KAUR, H.; SEMAHAGN, B.K. Meiosis in three species of Heteroptera from Ethiopia (East Africa). **Cytologia**, 75(2):1-8, 2010b.

KAUR, H.; SHARMA, K. First report on meiotic behavior of chromosomes in three species of subfamily Pentatominae (Pentatomidae: Heteroptera). **Zootaxa**, 3920 (2): 393–400, 2015.

KERISEW, B. **Cytogenetic Investigations on Some Species of the Family Pentatomidae (Insecta: Hemiptera: Heteroptera)**. Ph.D. thesis, Punjabi University, India. 169 p. 2012.

KERZHNER, I.M.; KUZNETSOVA, V.G.; RIDER, D.A. Karyotypes of Pentatomoidea additional to those published by Ueshima, 1979 (Heteroptera). **Zoosystematica Rossica**, 13(1): 17-21, 2004.

LANZONE, C.; SOUZA, M.J.C-banding, fluorescent staining and NOR location in holocentric chromosomes of bugs of the Neotropical genus *Antiteuchus* (Heteroptera: Pentatomidae: Discocephalinae). **European Journal of Entomology**, v. 13, p. 239-243. 2006.

MANNA, G.K. Chromosomes in evolution in Heteroptera. In: Sharma AK. Chromosomes in evolution of Eukaryotic groups. Boca Raton Florida USA: **CRC Press**, p. 189-225. 1984.

MELTERS, D.P.; PALIULIS, L. V.; KORF, I.F.; CHAN, W. L. Holocentric chromosomes: convergent evolution, meiotic adaptations, and genomic analysis. **Chromosome Research**, v. 20, p. 579-593, 2012.

NASCIMENTO, L. G. G. **Investigação da ocorrência de infestação por Cimicidae (Heteroptera: Cimicomorpha) na Região Metropolitana de São Paulo, no período de 2004 à 2009**. 201f. Dissertação (Mestrado em Saúde Pública) - São Paulo: Universidade de São Paulo – Faculdade de Saúde Pública. 2010.

NUAMAH, K.A. Karyotypes of some Ghanaian shield-bugs and the higher systematics of the Pentatomoidea (Hemiptera: Heteroptera). **Insect. Sci. Application**, v. 3, n.1, p. 9-28. 1982.

OHKURA, H. Meiosis: An overview of key differences from mitosis. **Cold Spring Harbor Perspectives in Biology**, v. 7, n. 5, p.1-15, 2015.

PANIZZI, A.R.; ROSSI, C.E. Efeito da vagem e da semente de *Leucaena* e da vagem de soja no desenvolvimento de ninfas e adultos de *Loxa deducta* (Hemiptera: Pentatomidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, 51(3):607-613. 1991.

PANIZZI, A. R. Wild hosts of pentatomids: Ecological Significance and Role in Their Pest Status on Crops. **Annu. Rev. Entomol.**, v. 42 p. 99–122, 1997.

PANIZZI, A.R.; CHOCOROSQUI, V.R. Pragas: eles vieram com tudo! **Cultivar Grandes Culturas**, v. 1, p. 8-10, 1999.

PANIZZI, A.R.; MCPHERSON, J.E; JAMES, D.G; JAVAHERY, M.; MCPHERSON, R.M. Stink Bugs (Pentatomidae). In: SCHAEFER, C.W.; PANIZZI, A.R. Economic Importance of Heteroptera. **CRC press, Nature**, p. 421-475, 2000.

PANIZZI, A.R.; BUENO, A.F.; SILVA, F.A.C. Insetos que atacam vagens e grãos. In: HOFFMANN-CAMPO, C.B.; CORRÊA-FERREIRA, B.S.; MOSCARDI, F. Soja: Manejo Integrado de Insetos e outros Artrópodes-Praga. **Embrapa**, Brasília,DF. p. 335-420, 2012.

PANIZZI, A.R.; GRAZIA, J. Introduction to True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics. In:_____ True bug (Heteroptera of the Neotropics). **Entomology In Focus**, p. 3-20, 2015.

PAPESCHI, A.G.; MOLA, L.M.; BRESSA, M.J.; GREIZERSTEIN, E.J.V.L.; POGGIO L. Behaviour of ring bivalents in holokinetic systems: alternative sites of spindle attachment in *Pachylis argentinus* and *Nezara viridula* (Heteroptera). **Chromosome Research**, 11:725-733. 2003.

PAPESCHI, A.G.; BRESSA, M.J. Evolutionary cytogenetics in Heteroptera. **Journal Of Biological Reserarch**, n., p.3-21, 2006.

PEREZ, R.; RUFAS, J.S.; SUJA, J.A.; PAGE, J.; PANZERA, F. Meiosis in holocentric chromosomes: orientation and segregation of anautosome and sex chromosomes in *Triatoma infestans* (Heteroptera). **Chromosome Research**, v. 8, n. 1, p. 17-25, 2000.

POGGIO, M.G.; BRESSA, M.J.; PAPESCHI, A.G. Cytogenetics male meiosis, heterochromatin characterization and chromosomal location of rDNA in *Microtomus lunifer* (Berg, 1900) (Hemiptera: Reduviidae: Hammacerinae). **Comp Cytoген.**, v.5, n.1, p.1-22, 2011.

RAMOS, I.C.G. **Caracterização citogenética de *Leptoglossus gonagra* e *Pachylis aff pharaonis* (Heteroptera, Coreidae)** 85f. Dissertação (Mestrado) - Genética e Biologia Molecular, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2009.

REBAGLIATI P. J.; MOLA, L. M.; PAPESCHI, A. G. Karyotype and meiotic behaviour of the holokinetic chromosomes of six Argentine species of Pentatomidae (Heteroptera). **Caryologia**, v. 54, p. 339-347, 2001.

REBAGLIATI, P.; PAPESCHI, A.G.; MOLA, L.M. Meiosis and fluorescent banding in *Edessa mediatubunda* and *E. rufomarginata* (Heteroptera, Pentatomidae, Edessinae). **Eur. J. Entomol.**, 100:11-18. 2003.

REBAGLIATI, P. J.; MOLA, M. L. PAPESCHI, A. G.; GRAZIA, J. Cytogenetic studies in Pentatomidae (Heteroptera): A review, **Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research**, v. 43, n. 3, p. 199-213, 2005.

REBAGLIATI, P.J.; MOLA, L.M. Meiotic behavior and karyotypic variation in *Acledra* (Pentatomidae, Heteroptera). **Genetics and Molecular Research**, 9 (2): 739-749. 2010a.

REBAGLIATI, P.J.; MOLA, L.M. Kinetic activity of the sex chromosomes of *Mormidea paupercula* (Heteroptera: Pentatomidae). **Eur. J. Entomol.**, 107: 317–323. 2010b.

RIDER, D.A. Pentatomoidea Home page. North Dakota State University. 2011. Disponível em: <<http://www.ndsu.nodak.edu/ndsu/rider/Pentatomoidea/>> Acesso em: 05/01/2017.

ROLSTON, L.H. Revision of the genus *Euschistus* in Middle America (Heteroptera, Pentatomidae, Pentatomini) **Entomologica Americana**, v. 48, p. 1-102, 1974.

SATAPATHY, S.N.; PATNAIK, S.C. Chromosomal studies in seven species of family pentatomidae (heteroptera). **Caryologia**, v. 41, n. 1: 49-60. 1988.

SATAPATHY, S.N.; PATNAIK, S.C. Chromosomal studies in five species of Indian Heteroptera (Plataspidae, Pentatomidae), **Caryologia**, 44:1, 55-62. 1991.

SCHAEFER, C.W.; PANIZZI, A.R. Economic Importance of Heteroptera: A General View. In:_____ Economic Importance of Heteroptera. **CRC press, Nature**, p. 3-8, 2000.

SCHRADER, F. Cytological and evolutionary implications of aberrant chromosome behavior in the harlequin lobe of some Pentatomidae (Heteroptera). **Chromosoma**, (Berl.)11, 103-128, 1960.

SCHUH, T.T.; SLATER, J.A. True bugs of the world (Hemiptera:Heteroptera) Classification and natural history. **Cornell UNIVERSITY press**, Ithaca, New York, xii, 338p, 1995.

SCHWEIZER, D. Simultaneous fluorescent staining of R bands and specific heterochromatic regions (DA-DAPI bands) in human chromosomes. **Cytogenet. Cell Genet.**, 27, 190-193. 1980.

SCHWERTNER, C.F.; GRAZIA, J. Less Diverse Pentatomoid Families (Acanthosomatidae, Canopidae, Dinidoridae, Megarididae, Phloeidae, and Tessaratomidae). In: Panizzi AR, Grazia J. True bug (Heteroptera of the Neotropics). **Entomology In Focus**, p. 821-862, 2015.

SHARMA, G.P.; PARSHAD, R. Cytological Studies on the Interspecific Variability. The behaviour of the chromosomes with their metrical analysis in the male germ-cells of *Halys dentatus* and *Halys sp.* **Cytologia** 21:399-410. 1956.

SOSA-GÓMEZ, D.R.; CORRÊA-FERREIRA, B.S.; HOFFMANN-CAMPO, C.B.; CORSO, I.C.; OLIVEIRA, L.J. (IN MEMORIAM); MOSCARD, F. (IN MEMORIAM); PANIZZI, A.R.; BUENO, A.F.; HIROSE, E.; ROGGIA, S. **Manual de identificação de insetos e outros invertebrados da cultura da soja**. 3.ed. Londrina: Embrapa Soja, 100p. 2014.

SOUZA, H.V.; BICUDO, H.E.M.C.; COSTA, L.A.A.; ITOYAMA, M.M. Study of meiosis and spermiogenesis in the testicular lobes of *Antiteuchus tripterus* (Heteroptera: Pentatomidae). **Eur. J. Entomol.**, 104: 353–362. 2007.

SOUZA, H.V.; CASTANHOLE, M.M.U.; BICUDO, H.E.M.C.; ITOYAMA, M.M. Pattern of silver nitrate-staining during meiosis and spermiogenesis in testicular lobes of *Antiteuchus tripterus* (Heteroptera: Pentatomidae). **Genet. Mol. Res.** 7 (1): 196-206. 2008a.

SOUZA, H.V.; CASTANHOLE, M.M.U.; BICUDO, H.E.M.C.; COSTA, L.A.A.; ITOYAMA, M.M. Morphological patterns of the heteropycnotic chromatin and nucleolar material in meiosis and spermiogenesis of some Pentatomidae (Heteroptera) **Genetics and Molecular Biology**, v.31, n.3, 686-691. 2008b.

SOUZA, H.V.; ITOYAMA, M.M. Comparative analysis of heteropycnotic chromatin and silver-stained material in *Platycarenum umbractulatus* (Pentatomidae: Discocephalinae). **Invertebrate Reproduction & Development**, v.55, n. 2, 65–72, 2011.

SOUZA HV, MURAKAMI AS, MOURA J, ALMEIDA EC, MARQUES IFG, ITOYAMA, MM. Comparative analysis of the testes and spermatogenesis in species of the Family Pentatomidae (Heteroptera). **Eur. J. Entomol.**, 108: 333–345. 2011.

SUMNER A.T.A. Simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. **Exp. Cell. Res.**, v.75, p. 304 – 306. 1972.

SUMNER, A.T. Constitutive heterochromatin. In: _____ Chromosomes: organization and function. **Blackwell Publishing**, North Berwick, UK. p. 84-96, 2003.

TIEPO, A.N.; PEZENTI, L.F., LOPES, T.B.F.; SILVA, C.R.M.; DIONISIO, J.F. FERNANDES J.A.M.; DA ROSA, R. Analysis of the karyotype structure in *Ricolla quadrispinosa* (Linneus, 1767): inferences about the chromosomal evolution of the tribes of Harpactorinae (Heteroptera, Reduviidae). **Comp Cytogen.** 10(4): p. 719–729, 2016.

TORRES, J.B.; ZANUNCIO, J.C.; MOURA, M.A. The predatory stinkbug *Podisus nigrispinus*: biology, ecology and augmentative releases for lepidopteran larval control in Eucalyptus Forest in Brazil. **CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources**, v. 1, n. 15, p. 1-18, 2006.

TRIPLEHORN, C.A.; JOHNSON, N.F. Os insetos e seus modos. In:_____ **Estudo dos Insetos**. 7.ed. São Paulo. p. 1-5, 2015.

UESHIMA N. Hemiptera II: Heteroptera. In: Bernard J. editor. **Animal cytogenetics. Insecta**. Berlin (Germany), v.3, p. 1–117, 1979.

WEIRAUCH, C.; SCHUH, R. Systematics and Evolution of Heteroptera. **Annual Review of Entomology**, v. 56, p. 487-510, 2011.

ZHANG, H.; ZHENG, L. Study on the karyotypes of three species of genus *Carbula* (Heteroptera : Pentatomidae). **Entomologia Sinica**, v.9, n.2, p. 59-67, 2002.