

MARCOS ANTONIO FILGUEIRA

**FILOGENIA E
AFINIDADES DOS
PTERIGOTOS**

FUNDAÇÃO VINGT-UN ROSADO

Coleção Mossoroense

Série C - Nº 877

1995

MARCOS ANTONIO FILGUEIRA

FILOGENIA E AFINIDADES DOS PTERIGOTOS

Fundação Vingt-un Rosado

Coleção Mossoroense

Série C – Nº 877

1995

Co-edição com ETFRN/UNED de Mossoró

Secretaria de Educação, Cultura e Desporto do Estado do RN

SUMÁRIO

1. Introdução|04
2. Grupos Extintos|08
3. As Ordens Atuais dos Insetos|11
4. Os Insetos Exopterigotos|14
5. Os Insetos Endopterigotos|38
6. Conclusão|52
7. Bibliografia|55
8. Glossário|61

1 INTRODUÇÃO

Os insetos, conhecidos desde o Devoniano, tem se mantido sempre presentes durante várias eras geológicas e hoje são numerosos e variados. Apesar da sua natureza frágil, restos fósseis de insetos têm sido encontrados na Austrália, China, Rússia, Europa e Estados Unidos da América do Norte e mais de 10.000 espécies foram denominadas, a maioria datando do período Carbonífero, acerca de 345 milhões de anos, quando numerosos insetos alados viviam nos pântanos da época. A entomofauna agora existente é o resultado de modificações, evolução e luta para sobreviver.

Supõe-se que os insetos tenham evoluído de um ancestral semelhante a centopéia, do qual diferem principalmente por apresentarem só três pares de patas. Segundo ROSS (24), o ancestral terrestre dos insetos deu origem a três linhas evolutivas que persistiram até hoje, uma representada pelos Chilopoda; outra pelas três classes Symphyla, Pauropoda e Diplopoda e a terceira pela classe Insecta. Nas quatro primeiras classes, patas funcionais persistiram em quase todos os segmentos do tronco,

enquanto que nos insetos ocorreu uma centralização da função locomotora nos três primeiros segmentos posteriores a cabeça, que se transformou numa bem destacada região corporal, o tórax.

Os restos fósseis, segundo STORER (28), indicam que as Ordens diferiram em abundância relativa, tendo os besouros (Coleoptera), por exemplo, compreendido apenas um por cento dos insetos conhecidos do Permiano, mas aproximadamente 40 por cento das espécies de insetos atuais. As moscas (Diptera) perfazem 0,3 por cento no Permiano, 5 por cento no Mesozóico, 27 por cento no Terciário e 10 por cento das espécies recentes. Para CARPENTER (4), existiram seis ordens fósseis de insetos, dos quais os Paleodictioptera seriam os ancestrais de onde se derivaram todos os insetos atuais.

MAKERRAS (15) elastece o número de ordens extintas para treze. Estes antigos insetos alcançaram o máximo desenvolvimento no período Carbonífero e chegaram até o Permiano.

Os Protodonata teriam sido os insetos mais espetaculares dos períodos Carbonífero e Permiano e assemelhavam-se aos modernos Odonatas. Eram insetos gigantescos, alguns atingindo

cerca de 75 cm de envergadura. Provavelmente foram os senhores dos ares naquele distante período, já que então não existiam ainda os pássaros ou outros vertebrados alados.

Outro grupo extinto, encontrado nos extratos pérmicos, foi a ordem Protelytroptera que compreendia insetos parecidos aos escaravelhos, com élitros bem desenvolvidos, que se aparentavam, porém, mais com as baratas que com os besouros, que só aparecem nos altos extratos pérmicos, embora seja provável que tenham existido antes.

No Triássico, as espécies notáveis encontradas assemelham-se aos Orthoptera, já com a capacidade de produzir som por estridulação. Era a forma desse período, em tudo semelhante ao do Jurássico. Informa ainda Carpenter, de onde tiramos essas notícias, que os insetos desse período já se pareciam bastante com os insetos atuais, e um insetário com eles formado, apresentaria a única diferença de não conter abelhas ou outros insetos polinizadores, pois só no Cretáceo, apareceriam as plantas com flores, com que coevoluiriam.

Os insetos mais modernos do Terciário, por exemplo, já não contribuem muito para o conhecimento da evolução dos

insetos, embora sejam importantes para o entendimento das mudanças na distribuição geográfica das famílias e gêneros.

O presente trabalho, não tem o propósito de revisar com profundidade a filogenia e afinidade do interessantíssimo grupo dos insetos, mas oferecer ao interessado em Entomologia, uma primeira visão das relações de parentesco entre os Pterigotos, tão fragmentada quanto são as notícias fósseis até aqui encontradas.

2 OS GRUPOS EXTINTOS

Várias foram as ordens dos insetos que se extinguiram durante o processo evolutivo. Algumas, não deixaram descendentes modernos, outras, são ancestrais de vários dos grupos ainda florescentes até hoje. MACKERRAS (15) lista os seguintes grupos extintos:

1. Monura: o registro fóssil localiza-os do Carbonífero ao Permiano. O conhecimento do grupo está baseado na descoberta do gênero fóssil *Dasyleptus*.
2. Meganisoptera: existiram do Carbonífero ao Triássico. Eram parecidos aos Odonata. Derivaram, juntamente com estes, de um tronco comum.
3. Megasecoptera: tiveram sua existência, do Carbonífero ao Permiano. São relacionados por alguns autores, aos Palaeodictyoptera, embora sua venação cúbito-anal, lembre o

grupo Meganisoptera-Odonata. Os únicos descendentes talvez sejam os Diaphanopteroidea.

4. Paleodictyoptera: existiam do Carbonífero ao Permiano. São agrupados em duas subordens - Eupalaeodictyoptera e Protohemiptera.

5. Archodonata: tem sido comparado aos Megasecoptera, mas provavelmente seriam descendentes do grupo Paleodictyoptera. Nenhum descendente moderno. Viveram no Permiano.

6. Diaphanopteroidea: talvez seja uma subordem de Megasecoptera. Encontrado apenas do Carbonífero ao Permiano.

7. Caloneuroidea: associado por alguns aos Orthopteroides, se desenvolveram principalmente no Permiano. É provável que tenha evoluído paralelamente aos Diaphanopteroidea.

8. Glosselytroidea: existiam do Permiano ao Jurássico e possivelmente estavam relacionados aos Caloneuroidea.

9.Archaeoptera: a espécie conhecida no Devoniano era *Eopterum devonicum*. Suas relações até agora não puderam ser estabelecidas.

10.Protelytroptera: viveram no Permiano. São comumente tidos como ancestrais dos Dermaptera.

11.Protoblattodea: são insetos do Carbonífero e Permiano. Relacionados mais aos Orthoptera que aos Blattodea.

12.Paraplecoptera-Protorthoptera: insetos do Carbonífero e Permiano.

13.Miomoptera: formas fósseis presentes no Permiano. Próximo aos Hemipteroidea.

3 AS ORDENS ATUAIS DOS INSETOS

Uma das maravilhas do mundo vivo é que os insetos, começando de formas simples, evoluíram para a grande diversidade de espécies encontradas hoje. Tem perdido ordens e superfamílias, porém, em nenhum momento tem desfalecido.

As formas atuais dos insetos são classificadas em 29 ordens, segundo RICHARD & DAVIES (22), que consideram como insetos os Thysanura, Diplura, Protura e Collembola, que outros elevam a categoria de classe (9,15). Contudo, no presente trabalho, consideraremos a classificação apresentada acima. Assim, temos as ordens de insetos Apterigotos: Thysanura, Diplura, Protura e Collembola. Esses insetos são primitivos, ápteros, praticamente sem metamorfose, com mandíbulas geralmente articuladas na cápsula cefálica em um único ponto (8, 22).

As 25 ordens restantes são denominadas Pterigotas, com adultos normalmente alados (os que não possuem asas, são formas degeneradas de formas anteriores aladas) (7,13). A metamorfose é variada, o adulto não sofre mudas e não possui apêndices pregenitais no abdômen. Apesar de muito modificada

em alguns casos, a mandíbula se articula com a cápsula cefálica em dois pontos. Os Pterigotos são classificados em dois grupos: os Exopterigotos e os Endopterigotos. Os primeiros são constituídos pelas seguintes ordens: Efemeroptera, Odonata, Plecoptera Grylloblattodea, Ortoptera, Fasmatoidea, Dermaptera, Embioptera, Dictyoptera, Isoptera, Zoraptera, Psocoptera, Mallophaga, Siphunculata, Hemiptera e Thysanoptera. Esses insetos apresentam normalmente metamorfose simples ou incompleta. Não apresentam estágio pupal, as asas se desenvolvem externamente e os estágios imaturos (conhecidos como ninfas) geralmente lembram os adultos em estrutura e hábitos (22,26).

As nove ordens restantes constituem os Endopterigotos, que apresentam metamorfose completa, acompanhada de estágio pupal, asas desenvolvidas internamente e as larvas, diferem grandemente dos adultos em estrutura e hábitos, o que permitiu a utilização de "habitats" extremamente diversos, perfazendo hoje, 84 por cento das espécies de insetos existentes (20) são constituídos pelas seguintes ordens: Neuroptera, Coleoptera, Strepsiptera, Mecoptera, Siphonaptera, Diptera, Lepidoptera Trichoptera e Hymenoptera.

Neste estudo, nos deteremos apenas nos Pterigotos, dos quais procuraremos destacar sua filogenia e afinidades.

4 OS INSETOS EXOPTERIGOTOS

4.1 EFEMEROPTERA

Segundo RICHARD & DAVIES (22), o fóssil mais antigo da ordem é a espécie do Carbonífero Superior, *Triplosoba pulchella*, da subordem Protephemeroptera, apesar de que o gênero *Lithoneura*, também do Carbonífero, seja bastante primitivo apresentando venação semelhante aos Efemerópteros antigos. Com exclusão da provável relação entre *Triplosoba* e o grupo Archeodonata, há pouco a dizer sobre a origem da ordem. O fóssil Permiano *Atactophebia termitoides*, um Paraplecoptero, parece ter adultos de três tamanhos diferentes o que levou Sarov, citado por RICHARD & DAVIES (22), a inferir que os imagos sofriam duas mudas. Efemerópteros do Permiano, da família Protereismatidae, e alguns grupos relacionados, perfaziam cerca de três por cento da entomofauna do período. Apresentavam várias características primitivas tais como segmentos torácicos, asas e pernas quase iguais e as ninfas, com 8 ou 9 pares de brânquias torácicas laterais. Desde então, a ordem tem declinado em importância, constituindo, hoje,

somente 0,2 por cento das espécies de insetos conhecidas. Os Efemerópteros do Terciário, encontrados em camadas de resina fóssil, pertencem à famílias recentes e diferem dos antigos nas seguintes características: as asas posteriores são menores, Rs é unida a MA e as ninfas tem sete ou menos pares de brânquias. Estes insetos são os únicos que possuindo asas funcionais, ainda podem sofrer mudança na forma de subimago (13). Para RIEK (23), estariam estreitamente relacionados aos Paleodictyoptera, tendo mantido, porém, os estilos caudais.

Modernamente TSUI e PETER (30), tem discutido os aspectos filogenéticos de certos Leptophlebiida nomeadamente os gêneros *Atalophlebia*, *Atalophebioídes*, *Atalomicria*, *Atalonella*, *Deleatidium*, *Jappa*, *Kirrara*, *Ulmerophlebia* e *Zephebia*, da região Australasiana; *Atalonella*, *Hapsiphlebia*, *Massartella*, *Massartellopais*, *Meridialaris* e *Penaphlebia*, da Região Neotropical; *Adenophlebia*, *Adenophlebiodes*, *Apriomyx*, *Atalophlebioides* e *Ulmerophlebia*, da Etiópia; e *Kimminsula* do Ceilão.

Para estes grupos, três linhas principais da evolução foram colocadas como hipótese: a primeira, representada por um ascendente africano disperso, que incluiria os gêneros

Adenophlebia, *Apriomyx* e o grupo correlato dos *Adenophlebiodes* e *A. Chyalophlebia*. Esses gêneros provavelmente evoluíram após o continente Africano ter se separado de Gondwana, pelo Jurássico e Cretáceo mediano. A segunda linha teria originado outras representadas por *Ulmerophlebia* na Austrália e certos outros encontrados em Madagascar. Essa distribuição parece reforçar a hipótese geológica de que Madagascar, Índia e Austrália desligaram-se da África, como um único bloco, entre os períodos - Jurássico e Cretáceo. O gênero recente *Kimminsula* do Ceilão e seus similares em Madagascar, formariam a terceira linha evolutiva, que conduziria também aos gêneros sul-americanos, *Massartellopsis* e *Menidialaris*.

MACKERRAS (15), considera que sob vários aspectos, os Ephemeroptera, seriam os Pterigotos mais primitivos.

4.2 ODONATA

Da ordem Odonata, tem-se um conhecimento fóssil mais rico que de muitos outros grupos de insetos, e quando as formas extintas são levadas em consideração, a ordem inclui mais 4

subordens. A uma dessas subordens, a Meganisoptera, pertence o mais antigo Odonata conhecido, a espécie *Erasipteron larischi*, do período Carbonífero, bem como os Meganeuridae (que incluem as grandes libélulas do gênero *Meganeura*, com envergadura de cerca de 75 cm) (28). Alguns Meganisoptera foram antes incluídos na Ordem Protodonata, mas os primeiros tem agora escopo mais limitado. Não obstante, os Protodonata são provavelmente relacionados aos primeiros Odonata e são também aparentados com os Ephemeroptera através de formas como *Permothemis* (22).

Divergindo desse pensamento, RIEK (23), supõe que este grupo seria derivado de um tronco comum de onde teria se originado também o grupo Meganisoptera, cujas asas chegaram a atingir 17 cm de envergadura.

De ancestrais Meganisopteros, provavelmente evoluíram duas subordens de Odonata extintas, os Protonisoptera e os Protozygoptera. Dos últimos, surgiram os Zygoteras primitivos que originaram os Anisozygoptera (triássico até recentemente). Por outro lado os Anisozygoptera se incluem entre os ancestrais dos modernos Anisoptera. Os estudos morfológicos das formas recentes não resolveram a questão da relação entre os

Efemeroptera, Odonata e os remanescentes Pterygotos. Henning, citado por RICHARD & DAVIES (22) defende o ponto de vista ortodoxo de que os Efemeroptera e Odonata, formariam um grupo monofilético. É possível, porém, que estas semelhanças sejam devidas a convergência evolutiva, considerando-se que os Odonata são mais estreitamente relacionados com os insetos da ordem Neuróptera. Possivelmente a espécie moderna *Hemiphlebia mirabilis*, que vive na Austrália, esteja relacionada com os primitivos Protozygopteros (10). O grupo Archizygoptera, do Mesozóico, parece não ter deixado descendentes modernos.

4.3 PLECOPTERA

Estudos anatômicos dos Plecoptera recentes tem servido para enfatizar sua posição isolada, apesar de não ser de todo sem sentido relacioná-los aos Orthopteroides. Os antigos Plecoptera ocorreram no Permiano (Eusteniidae, Taeniopterygidae e algumas famílias extintas) e segundo ROSS (24) os Plecoptera devem ter evoluído de um ancestral que sofreu redução do *trocantim* e cujas formas jovens perderam mais algumas

características dos adultos. Mais recentemente, Sarov, citado por RICHARD (22) os incluiu em outra ordem extinta, os Paraplecoptera dos quais, uma família do Carbonífero, Narkemidae, mostra características de venação que sugere seja um ancestral dos Plecoptera. Há poucas dúvidas de que as famílias atuais Eustheniidae e Diamphipnoidae, mantenham bastantes características primitivas.

No Brasil, no grupo Tubarão, formação Irati, no Rio Grande do Sul, descobriram-se vários insetos fósseis e dentre estes o neóptero *Narkemina*, da família acima citada (19). Do Jurássico, conhece-se a subfamília Taenioptenyginae.

4.4 GRYLLOBLATTODEA

As afinidades desse grupo tem sido objeto de muita discussão. Os tarsos com 5 segmentos, cerco multiarticulado, coxas largas e genitália masculina assimétrica sugerem afinidade com os Blatoides, enquanto que a ausência de um *meron*, ovipositor bem desenvolvido e a estrutura do *tentorium*, indicam conexões com os Ortoptera. Os Grylloblattodea podem ser considerados como os únicos remanescentes de um grupo

primitivo do qual descendem tanto os Blatoídes como Ortoptera (24). Os olhos reduzidos, a ausência de ocelos e asas e a hipofaringe simplificada são provavelmente especializações que impedem considerá-los como tendo sido ancestrais diretos de qualquer ordem ortopteroide.

4.5 ORTHOPTERA

Os pontos de vista sobre a origem e filogenia dos vários grupos ortopteroídes tem mudado com a acumulação de material fóssil encontrado, permanecendo, contudo, muitas dúvidas. Apesar de afirmações em contrário, a ordem é provavelmente monofilética e nenhuma relação clara com os outros ortopteroídes recentes foi estabelecida. ROSS (24) considera que os Ortópteros evoluíram dos Protorthoptera no Carbonífero Superior, onde são representados pela família extinta Oedischiidae. Não somente deram origem a várias outras famílias fósseis (principalmente no Mesozóico), mas também originaram os Locustopsidae, uma família primitiva dos quais descendem os modernos Caelifera. Os Oedischiidae também foram tidos como os ancestrais dos Prophalangopsidae, donde

surgiram os Gryllacridoidea e Grylloidea, apesar de Sharov, citado por RICHARD (22) afirmar que os Tettigonioidea tem origem independente dos Oedischiidae.

Tudo indica que Ensifera e Caelifera evoluíram separadamente do ancestral Protorthoptera, do qual se distinguem, principalmente pela redução do número de ramificações de MA e CUA e ainda pelo desenvolvimento, em alguns grupos, de um órgão estridulatório. Os mais antigos Ensifera pertencem à família Haglidae, enquanto que o gênero *Triassolocusta*, do triássico é o exemplar mais antigo do grupo Caelifera.

4.6 PHASMATODEA

Os Xiphopteridae, Aeroplanidae e Chresmodidae do Triássico são tidos por alguns como verdadeiros Phasmideos, apesar de outros duvidarem disso, considerando os fósseis da camada de resina fossilífera do Terciário como sendo sem dúvida, mais antigos. Considera-se que as espécies do Triássico e os representantes da ordem Titanoptera, surgiram ambos de um mesmo grupo ortopteroide do período Permiano - os

Tcholmanvisiidae. Uma origem ortopteroide dos Phasmideos é o ponto de vista tradicional (3), porém, não muito bem sustentado pelos estudos de morfologia comparada, que sugerem que esse grupo forma uma ordem isolada, mostrando poucas indicações positivas de relacionamento com aqueles. Argumenta-se que o gênero Norte Americano, *Timema*, é uma relíquia de um estágio primitivo na evolução da ordem, porém afirmações mais concretas sobre a filogenia do grupo deverão surgir apenas após aprofundamento dos estudos de anatomia dos constituintes da ordem. O gênero mais antigo seria *Aeroplana* (23).

4.7 DERMAPTERA

Alguns Dermaptera do Jurássico são conhecidos, dos quais o mais antigo seria *Protodiplatys fortis*, que é especialmente interessante, já que possui indícios de venação nas tégminas, 5 segmentos tarsais e cerco multiarticulado (22). Os Dermaptera recentes apresentam semelhanças bem acentuadas com os Grylloblattodea, e menos com os outros ortopteroídeos, porém as semelhanças podem ser devidas à posse comum de certas características primitivas, o que não fornece

evidências conclusivas suficientes de uma relação filogenética próxima. ROSS (24), porém, sugere ser Dermaptera, um ortopteroide originado dos antigos Protorthoptera. Também questionável é a posição dos Hemimerina e Arixenina. Argumenta-se, baseado nos hábitos alimentares, que Hemimerus, representa uma distinta ordem de insetos (como foi sustentado por antigos taxonomistas), porém que Arixenia, é um Dermapteralabioide. Há evidências de que os dois grupos são realmente Dermaptera, porém, não são relacionados estreitamente com os modernos Forficulídeos. Modernamente os Hemimerina tem recebido o "status" de ordem - os Diploglossata (9).

4.8 EMBIOPTERA

O primeiro exemplar, que com certeza se considera da ordem Embioptera, a espécie *Electroembia antiqua*, ocorreu no Oligoceno (27). Como outros Embiópteros do Terciário, ele pertence a uma extinta família (Embiidae) e não fornece qualquer pista da origem da ordem. Os Embioptera são certamente ortopteroides (24) e tem sido frequentemente

relacionados com os Plecoptera, embora estudos morfológicos até agora feitos, dêem pouco suporte a esse relacionamento e sugerem que eles podem ser mais aparentados com os Phasmatodea (22).

4.9 DICTYOPTERA

A anatomia de espécies recentes deixam poucas dúvidas de que os Dictyoptera são um grupo natural, distinto dos Ortópteros saltadores com os quais eles foram inicialmente associados. Seus parentes mais próximos são os Isoptera (24). O grupo Blattodea é o mais antigo dos atuais insetos, e está bem representado no Carbonífero Superior por famílias extintas como os Archimylacridae, que para alguns autores seriam os ancestrais de muitos dos Neoptera. Seus descendentes tem persistido com relativamente poucas modificações de importância, apesar de que o grupo declinou depois do Palaeozóico. Representantes dos Polyphaginae, Blattinae, Blatellinae, Ectobiinae e outras famílias, evoluíram durante o Terciário. Parece que os Blattodea surgiram do grupo chamado Protoblattoidae (Carbonífero ao Jurássico) por sua vez

relacionados com parte dos Protorthoptera (24). Os Stenoneuridae (Carbonífero) são talvez os ancestrais dos quais os Blattodea tiveram origem. Os fósseis de Mantodea são, contudo, bastante raros. Os primeiros Mantodea ocorreram no Oligoceno, dos quais os Liturgusinae são conhecidos. A venação da asa anterior dos insetos desse grupo, difere de Blattodea em aspectos importantes. Podem descender de um grupo Paraplecoptera, e assim, serem aparentados aos Protorthoptera (23).

4.10 ISOPTERA

O mais antigo fóssil de Isoptera é a espécie *Cretatermes carepenteri*, do Cretáceo. É uma espécie Hodotermitidae, porém a fauna de térmitas do Terciário inclui muitos Kalotermitidae, e quase todos os Mastotermitidae, em que a asa posterior reteve um pequeno lobo ano-jugal. Há muito que se sabe que a espécie *Mastotermes darwiniensis* mostra muitas similaridades com Blattodea. Isso inclui os *tentorium* perfurados, venação, massa de ovos, que lembram ootecas, a estrutura do proventrículo e o ovipositor (22). Em particular, os Blattodea do gênero

Cryptocercus são, em muitos aspectos, estruturalmente mais vizinho a Mastotermeles, do que a outros Blattodea. *Cryptocercus* também hospeda flagelados simbioses de forma similar aos térmitas. Há, porém, pouca dúvida de que os Isóptera surgiram de ancestrais parecidos com os Blattodea, com os quais se assemelham, e que haviam desenvolvido um modo de vida social (1). Dentro dos Isóptera, o maior passo evolutivo tem sido o desenvolvimento de uma casta de operárias e grandes colônias, tal como ocorre nos Rhinotermitidae, Rodotermitidae e Termitidae. As duas últimas famílias, em particular, utilizam uma grande variação de hábitos para explorar as mais diversas fontes de celulose do reino vegetal. A evolução da ordem parece ter se processado durante o Mesozóico.

4.11 ZORAPTERA

As afinidades desta ordem são incertas. Um sistema nervoso de certa forma concentrado e poucos túbulos de Malpighi, sugerem parentesco com os Psocoptera, porém a presença de cercos e a estrutura da cápsula cefálica, peças bucais e tórax, indicam um ancestral ortopteroide, talvez próximo ao

ponto do qual a ordem Psocoptera tenha se originado. ROSS (24), no entanto, coloca essa ordem no grupo dos hemipteroides

4.12 PSOCOPTERA

Várias famílias fósseis de Psocoptera, principalmente do Permiano, têm sido agrupadas na subordem Permopsocida. Os Dichentomidae (Permiano Inferior) apresentavam venação com 2 ou 3 ramos em Rs, 4 ramos em M e Cu₁ bifurcada (22). As asas anteriores e posteriores eram similares em tamanho e venação, e os tarsos eram 4 segmentos. Não há evidências paleontológicas a respeito da origem dos Psocoptera, exceto que surgiram no Permiano (24), porém parece que juntamente com outras ordens hemipteroides, tiveram um ancestral comum com a ordem Zoraptera da qual diferem principalmente pela perda do cerco, redução do primeiro *esternum* abdominal e especialização das peças bucais. É também no campo da morfologia, que se supõe terem os Mallóphaga se originado de um grupo semelhante aos Psocóptera. Dentro dos Psocóptera, a provável relação filogenética das famílias e outros *taxa* superiores, devem

ser inferidos principalmente da morfologia de espécies recentes (22).

4.13 MALLOPHAGA

Até o presente não existem fósseis dessa ordem, e as opiniões sobre as afinidades e filogenia desses insetos são derivados de estudos morfológicos e taxonômicos (27). O fato de os Mallophaga e os Psocoptera terem, em comum, especializações, tais como filamentos esclerosados na hipofaringe, lacínia em forma de bico e ovariolos politróficos, indica possivelmente uma origem a partir de insetos semelhantes a Psocoptera (22). Está claro que os Mallophaga possuem algumas características comuns a outros sugadores (Siphunculata) (3). Isso inclui antenas reduzidas, o arranjo peculiar dos olhos e espiráculos, o sistema nervoso mais concentrado, ovos operculados com estigmas e um reduzido número de *instars* nas ninfas. Em alguns aspectos os Amblycera são destacadamente mais primitivos que o grupo compreendido pelos Ischnocera, Rhynchophthirina e Siphunculata.

Os piolhos de pássaros e mamíferos (Anoplura e Mallophaga), são geralmente considerados como originados de um ancestral comum e tidas como pertencentes a superordem Psocodea, e assim aos Paraneoptera.

Persistem, porém, sobre eles, três pontos de vistas divergentes (12):

1. Todos os piolhos de pássaros e mamíferos seriam descendentes de um ancestral Psocoptero comum e devem ser agrupados numa mesma ordem denominada Phthiraptera.
2. Anoplura e Mallophaga seriam distintos e deveriam constituir ordens separadas.
3. Os Mallophaga não seriam monofiléticos e os grupos Ischnocera e Amblycera seriam tão relacionados entre si, quanto seriam individualmente aos Anoplura. Atualmente parece predominar o primeiro destes pontos de vistas (9, 20).

4.14 SIPHUNCULATA (= ANOPLURA)

Também para essa ordem, não existem até o presente, fósseis que possibilitem opinião definitiva, porém a análise anatômica de espécies recentes sugere que são aproximadamente relacionados com os Mallophaga como foi mencionado acima, com os quais dividem as seguintes características: segmentos antenais semelhantes, presença de *obturaculum*, glândulas espiraculares, simbiontes, testículos com 2 folículos e os olhos compostos com não mais que um omatídeo. Parece provável que os Siphunculata, surgiram de algum grupo semelhantes aos Trichodectídeos, que viveram nos mamíferos primitivos (22). Tem, porém, sofrido consideráveis modificações nas peças bucais, perda do *tentorium* e a fusão dos segmentos torácicos. O curso da evolução nos Siphunculata merece estudo mais aprofundado. A evolução desse grupo a nível genérico é bem correlacionada com a evolução dos hospedeiros.

4.15 HEMIPTERA (Incluindo Homoptera)

Existem mais problemas acerca da classificação fóssil dos Hemiptera, do que em qualquer outro grupo.

Muitos Auchenorrhyncha deixaram impressões fósseis das asas, a partir do Permiano Inferior (27). Esse material primitivo foi agrupado nas famílias Archescytinidae, Prosbolidae e Scytinopteridae. Os recentes Peloridiidae são talvez sobreviventes de um grupo semelhante aos Homópteros, porém bastante primitivos, de onde uma linha evolutiva principal irradiou até os Fulgoroidea, apesar de que estes não eram conhecidos até o Triássico. Uma segunda linha, separada, levou aos Cicadomorfos Auchenorrhyncha. A origem dos Cercopoidea não está clara, porém nos Cicadoidea talvez haja uma relação entre os grupos Tettigorctidae e Cicadoprobsolidae do Permiano. Entre os Stenorrhyncha sobreviventes, os Psyllidae são os mais generalizados e podem estar relacionados com os Protopsyllidae do Permiano, que por sua vez provavelmente mantêm parentesco com os Archescytinidae mencionados acima. A estrutura das formas recentes sugere, por um lado, uma relação entre os Pyllidae e os Aleyrodidae e por outro lado, uma conexão entre os Coccoidea e Aphidoidea (22). Os afídeos fósseis conhecidos são principalmente do Terciário e mesmo a espécie *Triassoaphis cubitus* já apresenta venação

especializada, sugerindo que o grupo primitivo pode ter surgido durante o Permiano ou Carbonífero.

Os Heteroptera apresentam um pouco mais de dificuldade para a sua compreensão filogenética. Provavelmente separaram-se dos Homópteros antes do início do Permiano e teriam surgido dos antigos Proto-homopteros (23).

SWEET (29), revisando a origem do hábito alimentar dos Hemiptera, comenta a afirmativa de R.H. Cobben de que originariamente a estratégia alimentar da subordem Heteroptera, e talvez também Homoptera, tenha sido carnívora e não herbívora. O raciocínio estaria baseado na frequência de carnívoros entre Heterópteros das subordens Dipsocoromorpha, Enicocephalomorpha, Leptopodomorpha, Nepomorpha (= Hychocorisae) e especialmente Gerromorpha (== Amphibicorisae), que seria o "stock" primitivo dos Heteroptera. Para Sweet, os argumentos seriam passíveis de críticas, principalmente na aceitação dos Gerromorpha como grupo mais primitivo. Aponta ainda os seguintes argumentos contrários a essa hipótese:

1. Todos os membros da grande subordem Homoptera são fitófagos e terrestres.
2. Encontram-se entre Heteroptera, mas não em Homoptera, várias linhagens carnívoras, evoluídas a partir de fitófagos tais como Ligaeidae, Pentatomidae e talvez mesmo entre alguns mirídeos.
3. O desenvolvimento da *probocis* com a finalidade de perfuração, que poderia ter evoluído passo a passo, concomitantemente com o tecido epidérmico vegetal, durante o Paleozóico tardio.

Propõe ainda Sweet o seguinte esquema evolutivo a partir da ordem Prohemiptera:

Linhagem 1: desenvolveu a capacidade de sugar a seiva vegetal diretamente do floema. Originou os modernos Homoptera.

Linhagem 2: buscaram tecidos ricos em nitrogênio tais como meristemas apicais, gemas, frutos e sementes, forçando a

seleção de tipos com alongamento da cabeça, e formação da gula e *rostrum*. Originaram os modernos Pentatomorphos (Pentatomideos , Coreidae, Ligaeidae, Pyrrhocoridae, etc.)

Em resposta ao artigo de Sweet, COBBEN (5) discute os pontos acima colocados como segue:

1. O habitat e nicho ecológico de membros das antigas linhagens, necessariamente não se assemelham aos hábitos e nichos do ancestral comum.
2. Não considera a derivação de algumas linhagens à partir de fitófagos, como forte argumento de ancestralidade fitófaga, sendo a aquisição desta última, pouco usual no grupo.
3. Todo Hemiptera fitófago ou predador, enfrenta o desafio de ter que perfurar uma cutícula - seja planta ou animal, com os estiletos, antes de se alimentar. O argumento estaria, pois, fora de discussão.

Quanto ao esquema evolutivo, Cobben responde perguntando por que não o contrário? Ou seja: completamente

carnívoros, primeiro como tímidos predadores, depois com a necessária especialização.

Há pouca informação fóssil a respeito dos Coccoidea, registrando-se cerca de 100 espécimes do Oligoceno e Mioceno. Um macho adulto de *Electrococcus canadensis*, do Cretáceo Superior, representa um gênero extinto de Margaroidea (17). O alto grau de especialização apresentada desde o Oligoceno até o Mioceno, sugere que a irradiação do grupo começou antes do final do Mesozóico. A crescente especialização diminuiu sua motilidade, com espécies modernas apresentando pernas menores e menor número de setas no corpo.

MILLER & KOSZTARAB (17) chamam a atenção para a diferenciação evolutiva no que diz respeito à secreção de cera, havendo dois grupos funcionais de cera: um que cobre o corpo de inseto, e outro que cobre os ovos.

4.16 THYSANOPTERA

Os Thysanoptera formam um grupo isolado cujas afinidades não estão ainda bem estabelecidas. São conhecidos

fósseis desde o Permiano, porém, sem maiores indicações da origem da ordem (23). Morfologicamente, porém, os trips dividem com os Hemipteroides remanescentes, especializações como: ausência de cerco, segmentação tarsal reduzida, número pequeno de túbulos de *Malpighi* e sistema nervoso concentrado. As mandíbulas e maxilas, em forma de estiletes, talvez sugiram uma origem comum com os Hemiptera. Os fósseis Terciários incluem uma proporção relativamente alta de Aeolothripodea. Isso confirma o ponto de vista comumente sustentado de que a superfamília citada contém os mais recentes Thysanoptera, apesar da existência de razões estruturais e comportamentais, para se afirmar que os Merothripodea são primitivos (20). O gênero *Permothrips*, do Permiano Superior, já apresentava o característico tipo de asa franjada.

O ponto de vista atual é resumido por ANANTHAKRISHNAN (2), colocando os Thysanoptera antes dos Hemiptera, na sequência filogenética, referindo-se as características de retenção dos palpos maxilares e labiais, e, à possessão de estiletes maxilares simplificados.

Como as peças bucais da ordem estão morfologicamente situadas entre os psicodideos e os percevejos, Heming citado por

ANANTHAKRISHNAN (2), sugere que: "o longo período de contínua evolução independente, após a divergência da linha evolutiva dos Thryps, da dos Psocopteroídes e dos Hemipteroídes, possivelmente tenha ocorrido no Carbonífero".

5 OS INSETOS ENDOPTERIGOTOS

5.1 MEGALOPTERA

Segundo RIEK (23), três famílias do período Pérmico são provavelmente representantes primitivos dos Megaloptera: Permosialidae, Tomiochoristidae e Choristosialidae. Não parece existir outro registro da ordem, até que se constata a presença dos Corydalidae no âmbar báltico do Oligoceno, até os dias atuais. As famílias citadas, por vezes tidas como Prothomeoptera, são considerados como os mais primitivos dos Endopterigotos e por vezes são colocados como subordem de Neuroptera, dos quais modernamente se distinguem pelas peças bucais da larva e por apresentar traqueo-brânquias laterais no abdômen.

5.2 NEUROPTERA

Dois grupos de famílias desta Ordem, sem dúvida se estabeleceram no Permiano. Os Sialidopsidae e os Palaemerobiidae apresentavam venação com Sc e R₁ separadas

na margem da asa, e se distinguíam dos Megaloptera apenas pelo grande número de ramificações no final das nervuras (23). Os Permithonidae, Permopsychopidae e Archacosmylidae tinham Sc e R₁ fundidas distalmente. Grupos antigos foram também os Osmylopsychopidae, os Psychopsidae e os Mesoberothidae, possível ascendente dos Berothidae atuais.

O grande grupo dos Mirmeleontideos tem representantes na fauna fóssil do Brasil. MARTINS-NETO & VULCANO (16), estudando a ocorrência de artrópodes presentes em material da Formação Santana, do Cariri e Crato, encontraram 23 espécimes, boa parte dos quais, arrancados das paredes de algumas residências, que haviam sido revestidas com calcário rico em fósseis.

Segundo os citados pesquisadores, as formas válidas de Myrmeleontoidea conhecidas no registro fóssil são: *Marquettia americana*, da família Nemopteridae, do Mioceno e Oligoceno; *Nymphites braueri*, *Mesonymphes hageni*, ambas do Jurássico Superior; *Pronymphes megeanus* e *Pronymphes* sp, ambas do âmbar báltico, do Terciário e a espécie *Neadelphus protae*, forma larvária, da família Ascalaphidae, ambas também do

Terciário; e *Dendroleon septemmontanuz*, da família Myrmeleontidae, do Oligoceno.

Os autores registram o gênero e espécie nova *Araripeneura regia*.

5.3 COLEOPTERA

Representando cerca de 40% das espécies de insetos conhecidos atualmente e ocupando um largo espectro de nichos ecológicos (15), os Coleoptera são considerados, juntamente com Strepsiptera e Hymenoptera como ramos independentes dentro dos Endopterigotos, os demais sendo considerados como grupos monofiléticos (22).

Quatro grupos de famílias de besouros são conhecidos no Permiano, sendo classificados nos grupos dos Cupedoideos, Curculiopsideos, Schizocoleideos e Permosynideos (23). Somente algumas espécies são conhecidas no Paleozóico, porém, cerca de 350, ou mais, tem sido descritas em rochas do Mesozóico, e mais de 2.500 no Terciário (27).

Desenvolvendo-se, ao que parece de um ancestral no qual os esternitos abdominais dos adultos eram livres e distintos,

e cuja larva possuía um segmento tarsal, os Coleópteros seguiram, segundo ROSS (24) duas linhas evolutivas. Uma preservou o segmento tarsal nas larvas, mas fundiu os três primeiros segmentos abdominais com as coxas posteriores, dividindo o esternito basal. Essa linha deu surgimento a subordem Adephaga, incluindo a pequena e primitiva família Rhyssodidae, os Carabídeos e os predadores aquáticos - como os Dysticidae.

A outra linha manteve a separação dos esternitos abdominais, mas com a perda do tarso nas formas jovens. Desse grupo, ainda de acordo com ROSS (24), a subordem mais primitiva seria Archostemata, a partir de onde viriam os Polyphaga, que contem a maior parte dos atuais Coleoptera.

Como exemplo desse grupo, citamos a família Passalidae, com uma única espécie fóssil até agora descoberta. Trata-se de *Passalus indormitus*, do Oligoceno, estudado por REYS-CASTILLO (21). As afinidades taxonômicas desse inseto, embora encontrado na América do Norte, sugere que tenha se originado na América do Sul, tendo mudado de continente, talvez no Cenozóico.

5.4 STREPSIPTERA

São insetos reconhecidos como relacionados evolutivamente aos besouros (15). RIEK (23), cita Menegeidae encontrada no âmbar báltico, como sendo o registro fóssil mais antigo. Algumas espécies foram encontradas no Terciário (27). Evoluíram como parasitas de Hymenoptera e Orthoptera.

5.5 MECOPTERA

Os Mecoptera são bastante antigos, com alguns autores supondo que sejam os ancestrais das ordens Diptera, Trichoptera e Lepidoptera (27). Parece que sofreram suas principais modificações evolutivas, durante o Permiano e Mesozóico (15,27). Três subordens são conhecidas no Permiano: os Prothomecoptera, representados por Kaltanidae, cujas características são difíceis de distinguir de Megaloptera; os Paramecoptera e os Eumecoptera, representados por oito famílias, três delas desaparecidas no Triássico e duas (Permopanorpidae e Mesoparnopidae) no Mesozóico. Uma

outra dessas famílias, Mesochoristidae, evoluíram até os atuais Choristidae e talvez até outras famílias modernas (23).

Segundo ROSS (24), as mudanças 'ocorridas dentro da ordem, durante o Mesozóico, incluem o desaparecimento de famílias do Permiano. Surgem os Neorthophebiidae e Orthophebiidae, provavelmente derivados dos Mesochoristidae, aqueles últimos, evoluindo respectivamente para os modernos Bittacidae e Panorpidae. Estas duas famílias atuais e mais Choristidae, são conhecidas desde o Terciário (23).

5.6 SIPHONAPTERA

Os primeiros fósseis desta ordem, surgem no Oligoceno (27), permanecendo, porém, obscura a origem ancestral das pulgas, supondo MACKERRAS (15), que provavelmente evoluíram dos Neomecoptera, um ramo da Ordem Mecoptera. O único registro fóssil é um Hystrichosideo do âmbar báltico (23). As observações que tem sido feitas na cutícula e musculatura do tórax, apresentam evidência de que Siphonaptera, deve ter evoluído de ancestrais alados. ROTHSCHILD (25), refere-se a estudos comparativos da estrutura do material espermático de

Siphonaptera e Mecoptera, que comprovam a relação entre as duas Ordens.

5.7 DIPTERA

RIEK (23) cita Archidiptera e Eudiptera como formas do Triássico, embora os Nematocera e Brachycera se façam presentes no Jurássico. Muitos dos Nematocera eram Tipulomorpha e as famílias mais primitivas do grupo, seriam Cecidomyiidae e Mycetophitidae, cujas características lembrariam a Ordem Mecoptera (24), possíveis ascendentes desta ordem.

Os Brachycera devem ter evoluído da mesma linha primitiva que deu origem aos Psicodideos e Tipulideos, através de profundas modificações no aparelho bucal, na esclerotização da cápsula cefálica das larvas e na venação (Cu_1 e 1A fusionando-se na margem da asa). Incluiriam várias famílias provavelmente de origem nos Tabanoideos, possivelmente Aristoidea e ainda o *taxon* Archiphora, talvez um Cyclophorhapha. RIEK (23) registra que no Eoceno a fauna já é moderna, embora possua poucos Schizophora. As grandes famílias de Muscoideos

são encontradas no final do Terciário, são alguns Calliphoridae e Tachinidae.

O grande grupo dos Cyclorrhapha, parece ter emergido de ancestrais com características semelhantes à série primitiva dos Acalyptrata-Schizophora, apresentando relações filogenéticas com o grupo Aschiza, porém WADA (31), recentemente, a partir dos tipos de omatídeos desse *táxon*, concluiu por sugerir alterações na sistemática convencional dos Cyclorrhapha, colocando os Schizophora e Syrphoidea no grupo monofilético Eumuscomorpha, e os Aschiza, temporariamente na superfamília Platypezoidea.

5.8 TRICHOPTERA

Existem algumas poucas espécies fósseis do Mesozóico, e centenas de formas extintas do Terciário (27). Os Platychoristidae e Permaneropidae, do Permiano são as vezes consideradas como Protomecoptera, RIEK (23) porém, as considera como ancestral dos Trichoptera, por conta da presença de alça anal. Os Mycroptysmatidae, do Permiano da Rússia e as Cladochorintidae, de Belmont, são as formas intermediárias que

preparam a transição para os típicos Trichoptera. Formas antigas existiram concomitantes com outras mais evoluídas durante o Triássico, como Prorhynchophilidae e a família, também evoluída, Necrotauliidae, que aparece no Baixo Jurássico da Inglaterra, Alemanha e possivelmente América do Sul.

Tal como ocorre com as Ordens Neuroptera e Mecoptera, as bases para a fundação das modernas famílias, são desenvolvidas durante a fase final do Mesozóico (23).

O grupo é considerado estreitamente relacionado aos Lepidoptera, por conta da característica comum da produção de seda. A fauna viva mais primitiva dessa ordem parece ser da família Rhyacophilidae (14).

5.9 LEPIDOPTERA

Nenhuma família extinta dessa ordem tem sido comprovadamente encontrada. Escassas 100 espécies fósseis têm sido descritas (27). O registro fóssil indubitavelmente mais antigo é a cápsula cefálica de uma larva de *Ditrysia*, encontrada no Cretáceo do Canadá (6). A família do Jurássico,

Palaeontinidae, e Mesogerconidae do Triássico da Austrália, já foram considerados como exemplares de Lepidoptera, mas hoje são tidas como formas primitivas de Homoptera - Cicadoidea (23). Os grupos Zeugloptera, Dachnonypha, Monotrysia e algumas famílias de Dítrysia, tem sido encontrados a partir do Oligoceno da Europa e América do Norte.

COMMON (6) cita as seguintes famílias modernas como desenvolvidas a partir do Terciário: Micropterigidae, Adelidae, Tineidae, Psychidae, Lyonetiidae, Yponomentidae, Oecophonidae, Galectiidae; Tortricidae, Cochylidae, Pyralidae, Cossidae, Geometridae, Hesperiiidae, Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae e Lycaenidae.

O mesmo autor supõe que na época do aparecimento das angiospermas, pelo menos um tipo simples de espirotromba já havia se desenvolvido nessa ordem, embora se saiba que a grande irradiação do grupo Ditrysia, tenha ocorrido concomitante com o desenvolvimento das angiospermas.

A subordem Jugate, composta por Micropterigidae, Hepialidae e Eriocraniidae, forma o ramo mais primitivo dos Lepidoptera sendo que na primeira delas, as larvas apresentam

patas em oito dos segmentos abdominais, o que para ROSS (24), seria reminiscência de antepassados Mecoptera.

Do tronco comum que originou as Eriocraniidae, surgiu, com a perda do *jugum* e desenvolvimento do *frenulum*, a linhagem evolutiva que originou a grande subordem Frenatae. As grandes mariposas desse grupo, evoluíram formando as abundantes famílias Arctiidae, Saturniidae e Noctuidae (24).

MITTER *et al* (18), revisaram a biosistemática do grupo Heliotinae, cuja sistemática e filogenia tem sido pouco estudada, considerando sua importância econômica. Embora sem dúvida, pertencendo ao grupo Noctuidae, suas relações com os demais membros dessa grande família não estão claramente estabelecidas.

O elemento básico do grupo é o gênero *Helicoverpa*, normalmente associado à cultura do milho. Apesar de não existirem fósseis que possibilitem a datação de *Helicoverpa*, os autores acima, sugerem que o gênero tenha se originado no período Terciário.

5.10 HYMENOPTERA

Em número de espécies conhecidas, esta é uma das maiores ordens de insetos, compreendendo ainda os grupos das formigas, vespas e abelhas, que se destacam pelo número de indivíduos.

Do ancestral primitivo, uma linha evolutiva originou os Symphyta onde se encontram os Xyelidae, considerado como grupo mais primitivo da ordem, originado ainda no Triássico (23 24). As larvas, aqui, possuem antenas com até sete segmentos e patas torácicas bem desenvolvidas, às vezes confundidas com larvas de Lepidoptera.

Outro ramo, vai originar a grande subordem Apocrita, que congrega todos os demais Hymenoptera, caracterizada pela fusão dos primeiros segmentos abdominais ao metatórax, com o restante do abdome formando uma estrutura, o *gaster*. As larvas desse grupo são primariamente parasitas ou predadores, e possuem o ovipositor adaptado para perfurar ou ferocar. Ichneumonidae, Cynipoidea, Proctotrepoidea, Chalcidoidea, são exemplos modernos de Apocrita com origem no Cretáceo. Para RIEK (23), parece evidente que a evolução da ordem

começou ainda no período Paleozóico. Formicidae e Vespidae são conhecidos a partir do Eoceno e as abelhas são do Oligoceno. Estas, parece ter evoluído de ancestrais Sphecoideos, mudando fundamentalmente o hábito alimentar, de insetos e aranhas, para pólen, além do desenvolvimento de pelos ramificados no corpo, e de apêndices associados com a coleta de pólen (24), o que evidentemente não implicou em grandes modificações morfológicas e anatômicas, mas sim comportamental.

Evoluindo em direção ao altruísmo, as abelhas desenvolveram algumas características extremamente importantes, como a divisão do trabalho, a comunicação, ninhos complexos, dentre outras. Para KERR (11), paralelamente ao desenvolvimento da grande fertilidade da fêmea, ocorreu a evolução da casta das operárias, que ajudariam a fêmea fértil a criar suas irmãs, evitando parasitismo ou predação de ovos ou larvas. Dessa forma, renunciando ao acasalamento, a casta operaria dos ancestrais desse grupo preparou a aparecimento de grande número de sociedades evoluídas, bem característico da ordem.

6 CONCLUSÃO

Apesar de ignorarmos realmente o ponto de partida da história dos insetos e de termos uma visão ainda fragmentária da evolução dos grupos, podemos afirmar que durante o seu longo desenvolvimento não obedeceram a um ritmo regular, com muitas subclasses se sucedendo umas as outras evolutivamente; algumas atingindo o apogeu e logo depois desaparecendo, enquanto outras persistiram até o momento atual, como verdadeiros fósseis vivos. As baratas, os térmites, Plecópteros. Ortópteros, Dermápteros tem sido abundantes em espécies desde o final do Paleozóico, e até hoje não tem demonstrado qualquer sinal de esgotamento.

Contam os Exopterigotos com verdadeiras relíquias tais como a espécie *Hemiphlebia mirabilis* da ordem Odonata; as baratas que pouco diferem das formas primitivas, que já colocavam seus ovos em ootecas tal como ocorre modernamente; as famílias Eusthermiidae e Diamphipnoidae dos Plecóptera que são positivamente primitivos.

Possivelmente o ancestral do qual se originaram todos os ortopteroides tenha sido a subordem, do período Permocambriano, Protorthoptera, que segundo ROSS (24) originou 5 linhas evolutivas de onde surgiram os Grylloblattodae, a linha Dictioptera-Isoptera-Orthoptera, os Dermaptera e os Embioptera e outras agora desconhecidas. Isso estabelece parentesco entre todos esses Exopterigotos.

Fica estabelecido o isolamento dos Plecoptera, originados possivelmente de um ancestral que sofreu modificações, reduzindo o *trocantim* e diminuindo os caracteres adultos das formas jovens. Um pouco mais adiante na evolução, com a perda dos ocelos nas ninfas, preparou-se a transição para os hemipteroides: Zoraptera, Psocoptera, Mallophaga, Siphunculata, Thysanoptera e Hemiptera.

Nos Endopterigotos permanece a idéia de que Coleoptera, Strepsiptera e os evoluídos Hymenoptera, formam ramo isolado, os demais sendo possivelmente monofiléticos.

Assim, notamos que os insetos (os Exopterigotos em particular), no transcorrer das eras geológicas não têm diminuído e continuam com tanto vigor como no passado.

Porém, talvez possamos afirmar com GRASSÉ (10), que sua fase criadora terminou, pois desde cerca de 70 milhões de anos, não tem adquirido nenhuma ordem nova, e sua evolução, depois do Oligoceno (resina fóssil), não vai além de gênero. Maravilhoso é que os insetos, a milhões de anos atrás, já haviam adquirido características biológicas e estruturais e mesmo de hábitos, que os fizeram vitoriosos através de todas as modificações que ocorreram na nossa biosfera. Hoje são mais de um milhão de espécies descobertas e quem sabe outro tanto a serem descritas.

7 BIBLIOGRAFIA CITADA

1. ALEXANDER, R.M. The Invertebrates. Cambridge University Press, London, 1979, 562p.
2. ANANTHAKRISHNAN, T.N. Biosystematics of Thysanoptera. Ann. Rev. of Entomol. 24: 159-83, 1979. -
3. BORROR & De LONG. Introdução ao Estudo dos Insetos.
4. CARPENTER, F.M. Fossil Insect; in: The Year Book of Agriculture, USDA, 1952.
5. COBBEN, R.H. On the original feeding habits of the Hemiptera (Insecta): a reply to Merril Sweet. Ann. Ent. Soc. Am. Vol. 72 (6): 711-15, 1979.
6. COMMON, I.F.B. Evolution and classification of the Lepidoptera. Ann. Rev. Entomol. 20: 183-203, 1975.

7. COMSTOCK, J.H. An Introduction to Entomology, 9^a Edition, Cornell University Press, London, 1972. 1064p.

,8. COSTA LIMA, A. da. Insetos do Brasil, 12 Tomo. série Didática n° 02 da Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro, 1938, 470p.

9. GALLO, D. Nakano, O; SILVEIRA NETO, S.; CARVALHO, R. P.L. BATISTA, G.C. BERTI FILHO, E.; PARRA, J.R.P. ZUCCHI, R.A.; ALVES, S.B. Manual de Entomologia Agrícola. São Paulo. 1978.

10. GRASSÉ, P.P. La evolucion de lo viviente, 1° Edicion, Madrid, H. Blume Ediciones, 1977, 330p.

11. KERR, W.E. Genética e Biologia de Abelhas, Ciência e Cultura, 25 (10): 927-934, 1973.

12. KIM, K.C. & LUDWIG, H.W. Phylogenetic relationships of Parasitic Psocodea and Taxonomic Position of the Anophira. *Ann. Entomol. Sc. Am.* 71: 910-922 • 1978.
13. LITTLE, V.A. *General and Applied Entomology*, Third Edition, Harper and Row, Publishers, New York, 1963.
14. MACKAY & WIGGINS, Ecological diversity in Trichoptera, *Ann. Rev. Entomol.* 24: 185-208, 1979.
15. MACKERRAS, I.M. Evolution and classification of the Insecta. in: *The insecta of Australia. Vol. I* Pg. 152-167, Melbourne University Press, 1973.
16. MARTINS-NETO, R.G. & VULCANO, M.A. Neuropteros (Insecta, Planipennia) da formação Santana (cretáceo inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil II. Superfamília Myrmeleontoidea, *Rev. Bras. Ent.* 33(2): 367-402, 1989.
17. MILLER, D.R. & KOJZTARAB. M. Recent advances in the study of scale insect. *Ann. Rev. Entomol.* 24: 1-27, 1979.

18. MITTER, C.; POOLE, R.W. & MATTHEWS, M. Biosystematics of the Heliiothinae (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Rev. Entomol.* 1993. 38- 207-227.
19. MENDES, J.L. *Paleontologia Geral*. Ed. da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1977.
20. O MUNDO DO SABER - Enciclopédia, Vol. 8, Editora Delta, Rio de Janeiro. 1981, 240p.
21. REYES - CASTILLO P. Systematic Interpretation of the Oligocen Fossil, *Passalus indormitus* (Coleoptera: Passalidae). *Ann. of the Entomol. Soc. of America*, 70(5): 652-54, 1977.
22. RICHARDS, O.W. / DAVIES, R.G. IMMS' General Textbook of Entomology, Tenth Edition. John Wiley & Sons, New York, 1977, 1354p.
23. RIEK, E.F. Fossil History in: *The Insects of Australia*, Melbourn University Press, 1973.

24. ROSS, H.H. A textbook of Entomology. 3 Rd. Edition; New York, John Wiley & Sons, Inc. 1965, 539p.

25. ROTH SCHILD, M. Recent advances in our knowledge of the order Siphonaptera. Ann. Rev. of Entomol.20: 241-252. 1975.

26. SEGUY. E. Dictionnaire de Terme d'Entomologie. 1^a Edition, Paris, Editions Paul Lechevalier, 1967, 4 65p.

27. SHROCK. R. & TWENHOFEL, W. Principles of Invertebrates Paleontology. 2^a Edition. MacGrawHill Book Co. Nova York, 1953.

28. STORER. T.I. & OSINGER, R.L. Zoologia Geral, São Paulo, Cia Editora Nacional, 1971, 713p.

29. SWEET, M.H. On the original feeding habits of the Hemiptera (Insecta) Ann. Ent. Soc. of Am. VoI. 72. (5): 575-79, 1979.

30. TSUI, P.T.P. & PETERS, W.L. The comparative morphology and phylogeny of certain Gondwanian Leptoplhebiidae based on the torax Tentorium and abdominal terga (Ephemeroptera. Abstracts of Entomology. Vol. 7 (8) 78. Abstract 20683).

31. WADA, S. Morphological indices for the immediate sister-group relationship of the Schizophora with the Syrphoidea ('Aschiza') in the phylogenetic systematics of Cyclorhapha (Diptera: Brachyara). Journal of Natural History. 25(6): 1531 - 1570, 1991.

8 GLOSSÁRIO

ÂMBAR BÁLTICO: Resina fóssil, proveniente de uma espécie extinta de pinheiro do período terciário, encontrado ao longo da costa báltica da Europa e que contem muitos insetos fósseis. Depósitos de âmbar são também encontrados no Canadá e norte do Alasca de origem do Cretáceo.

CASTA. Numa sociedade de insetos, é o conjunto de indivíduos social e estruturalmente especializados. Numa colméia, por exemplo, existem as rainhas, as obreiras e os zangões, como castas definidas. O sistema de castas nos insetos é considerado um caso especial de Polimorfismo.

CONVERGÊNCIA EVOLUTIVA. Evolução que conduz a um aumento de semelhanças entre algumas características de organismos que eram inicialmente diferentes. Quando, ao contrário, ocorre a diversificação de características a partir de uma origem comum, diz-se que ocorre **IRRADIAÇÃO ADAPTATIVA.**

ENVERGADURA. Distância de uma ponta a outra das asas abertas de um inseto.

ERA GEOLÓGICA. As Eras Geológicas estão divididas em **Arqueozóico** (anterior a 600 milhões de anos), **Paleozóico** (600 a 200 milhões de anos), **Mesozóico** (200 a 135 milhões de anos), **Cenozóico** ou Terciário (70 a 12 milhões de anos) e **Antropozóico** ou Quaternário. O Paleozóico está dividido nos períodos Câmbrico (600 milhões de anos), Ordoviciano (490 milhões de anos), Silúrico (430 milhões de anos), Devoniano (400 milhões de anos), Carbonífero (350 milhões de anos) e Permiano (200 milhões de anos). No final do período Devoniano estavam estabelecidos em terra, os artrópodes, incluindo os insetos. O Mesozóico está subdividido nos períodos Triássico (220 milhões de anos), Jurássico (180 milhões de anos) e Cretáceo (135 milhões de anos). As angiospermas, apareceram no Jurássico e se tornam progressivamente dominantes para o fim do Cretáceo. O Cenozóico ou Terciário apresenta os períodos Paleoceno (70 milhões de anos), Eoceno (55 milhões

de anos), Oligoceno (35 milhões de anos), Mioceno (23 milhões de anos) e o Plioceno (12 milhões de anos).

ESTRIDULAÇÃO. Mensagem sonora emitida por diversos insetos (gafanhotos, grilos, cigarras), principalmente por um dos sexos para chamar o outro.

FILOGENIA. História evolutiva de uma espécie ou grupo de espécies, deduzida dos fatos paleontológicos e de anatomia comparada.

GASTER. Parte globular ou ovoide formada pelos últimos segmentos do abdômen em alguns Hymenoptera.

GONDWANA. A teoria da deriva continental foi estabelecida em 1912 por Alfredo Weggener. Segundo essa teoria todas as massas terrestres, antes do período Mesozóico, formavam um único grande continente, a Pangea. Mais tarde, através da deriva continental, elas alcançaram suas posições atuais. Recentes evidências ligadas à distribuição e evolução da vida no planeta, corroboram a teoria. Teriam existido duas massas terrestres,

Gondwana no hemisfério sul e a Laurásia no hemisfério norte, separadas pelo mar Tethys. Gondwana deu origem a América do Sul, África, Índia e Austrália. A Laurásia deu origem à Eurásia, Groelândia e América do Norte.

HABITAT. Local habitado por um ou mais organismos, dotado de um tipo particular de ambiente.

MERON. Porção posterior da base da coxa do inseto, quando esta é dividida por uma sutura vertical.

METAMORFOSE. Série de transformações, pelas quais um inseto passa, durante o seu processo de desenvolvimento, do ovo ao adulto. A metamorfose é dita completa quando apresenta quatro estágios: ovo, larva, pupa e adulto, cada um inteiramente diferente dos outros. Ocorre nas chamadas ordens superiores (Endopterigotos). É dita incompleta quando falta o estágio pupal e os insetos imaturos são considerados ninfas. Ocorre nas ordens chamadas inferiores (Exopterigotos). O máximo de especialização ocorre entre os Endopterigotos, com a destruição de órgãos larvais (histólise), e construção de novos órgãos no

adulto (histogênese). O processo é controlado por hormônios secretados pelo sistema glandular do inseto.

MONOFILÉTICO. Condição de um *taxon* que é constituído por organismos, ou grupo de organismos, que provem de uma ou mais linhas evolutivas em sucessão temporal, a partir de um ancestral comum.

NEOPTERO. Inseto pterigoto, cujas asas podem ser dobradas sobre o corpo. Paleopteros são insetos cujas asas são sempre mantidas abertas ou eretas, como ocorre em Odonata e Efemeroptera.

NICHO. Posição ou *status* do organismo dentro de sua comunidade. É o papel desempenhado pelo organismo na comunidade. Um mesmo organismo pode ter nichos diferentes, desde que ocupe lugares diferentes no *habitat*.

PROBOCIS. Termo geral aplicado ao aparelho bucal de tipo alongado de certos insetos. Aplica-se, habitualmente, às peças bucais dos Dípteros (*labium*), dos Hemípteros e às vezes dos

Lepidópteros. Neste último caso a denominação mais comum é de Espirotromba, que é um órgão longo e tubular, enrolado em espiral quando em repouso, especialmente adaptado para a sucção de alimentos líquidos.

TAXON. Designação genérica de um grupo taxonômico, seja qual for a sua hierarquia.

VENAÇÃO. Disposição das nervuras de uma asa. O mesmo que nervação. A nervura é um filamento quitinoso que sustenta a membrana da asa do inseto.

OUTROS TRABALHOS DO AUTOR

1. Cristãos-novos na gênese de algumas famílias do Nordeste. Coleção Mossoroense, Série B, n 483, 1988. 47pg.
2. Napoleão e o Nordeste do Brasil & Outros Ensaio. Coleção Mossoroense, Série C, Vol. CDXXXVII. 1988: 34pg.
3. Tibério Burlamaqui - Pérolas Dispersas. Coleção Mossoroense, Série B, nº 572. 1988. 16 pg.
4. Breve Notícia dos Holandeses Após a Rendição. Coleção Mossoroense, Série B, nº 638, 1989. 26pg.
5. Esboço Genealógico da Família César Burlamaqui. Coleção Mossoroense, Série c, Vol. DXXXIX, 1990. 71pg

6. Rimando - A Poesia Social de Tibério Burlamaqui. Coleção Mossoroense, Série B, nº 1084, 1991. 42pg.
7. Carta Patente de um Capitão Cristão-novo. Coleção Mossoroense, Série B, nº 1066, 1991. 16 pg.
8. Cristão-novos na gênese de algumas famílias do Nordeste - II. Coleção Mossoroense, Série C. Vol. DCLXXVIII, 1991. 99pg.
9. Maías e Suassunas - (Achezas a uma carta). Coleção Mossoroense, Série B, nº 1198, 1992. 34pg.
10. Velhos Inventários do Oeste Potiguar (Resumo e Notas). Coleção Mossoroense, Série C. Vol. 740, 1992. 89pg.
11. Os Judeus Foram Nossos Avós. Coleção Mossoroense , Série C, Nº 840, 1994. 138 pg.
12. Raízes Ibéricas - Livro de Família. Coleção Mossoroense, Série B, nº 1276, 1995. 28 pg.