MUSEU DE ZOOLOGIA
UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM SISTEMÁTICA, TAXONOMIA
ANIMAL E BIODIVERSIDADE

Rafael Clayton de Jesus e Sousa

Análise cladística de Incini Burmeister, 1842
(Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae)

Cladistic analysis of Incini Burmeister, 1842
(Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae)

SÃO PAULO

2019

RAFAEL CLAYTON DE JESUS E SOUSA

ANÁLISE CLADÍSTICA DE INCINI BURMEISTER, 1842
(COLEOPTERA, SCARABAEIDAE, CETONIINAE)

CLADISTIC ANALYSIS OF INCINI BURMEISTER, 1842 (COLEOPTERA,
SCARABAEIDAE, CETONIINAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Mestre.

Orientador (a): Profa. Dra. Sônia A. Casari

Coorientador: Dr. Juares Fuhrmann

SÃO PAULO

2019

ADVERTÊNCIA

Essa dissertação é parte dos requerimentos necessários à obtenção do título de mestre em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, e como tal, não deve ser vista como uma publicação no sentido do artigo 9 do Código de Nomenclatura Zoológica da “ICZN – Internacional Commission on Zoological Nomenclature”. Desta forma não devem ser considerados quaisquer atos nomenclaturais a ela relacionados.

NOTICE

This dissertation is a partial requirement for the Master degree in Systematics, Animal Taxonomy and Biodiversity, and, as such, should not be considered as a publication in the sense of the article 9 of ICZN - Internacional Comissiono on Zoological Nomenclature. Therefore, should not be considered, any nomenclatural acts related to it.

Eu autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio, convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

I authorize the reproduction and dissemination of this work in part or entirely by any means electronic or conventional, for study and research, provided the source is cited.

Catalogação na Publicação
Serviço de Biblioteca e Documentação
Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Sousa, Rafael Clayton de Jesus e

Análise cladística de Incini Burmeister, 1842 (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae) =
Cladistic analysis of Incini Burmeister, 1842 (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae) / Ra-
fael Clayton de Jesus e Sousa; orientadora Sônia Aparecida Casari e coorientador Juarez
Fuhrmann. São Paulo, 2019.

xviii + 165 p.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia e Bio-
diversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2018.

Versão original

1. Taxonomia - Scarabaeidae 2. Coleoptera - taxonomia 3. Cladística - Cetoniinae. I. Ca-
sari, Sônia Aparecida, orient. II. Fuhrmann, Juarez, coorient. III. Título.

CDU 595.76

CRB 8-3805

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Profa. Dra. Sônia Aparecida Casari (orientadora)

Julgamento: _____ Assinatura: _____

AGRADECIMENTOS

Agradeço toda a minha família pelo apoio e incentivo recebido, em especial à Dona Bela, minha mãe, e minha tia Dona Andreлина que fizeram de mim a pessoa sorridente que sou.

Aos “Claytons”, meus 5 irmãos que sempre me aturaram e me apoiaram nessa grande jornada da Biologia que comecei há uma década.

À Dra. Sônia Casari, minha orientadora, que me acolheu no laboratório de Coleoptera com bom humor, paciência e otimismo antes mesmo do início da pós-graduação. Minha sincera gratidão por tornar esses últimos anos uma experiência maravilhosa.

Ao Dr. Juares Furhmann, meu coorientador, que sempre presente, me incentivou a trabalhar com Scarabaeidae. Com muita paciência e confiança, me forneceu a literatura necessária para eu concluir o estudo realizado e me ensinou técnicas de dissecação e ilustração que me auxiliaram desde o início do projeto.

Aos Doutores Fernando Vaz-de-Mello (CEMT) e Paschoal Grossi (UFRP) pela grande ajuda prestada ao me emprestarem o material fundamental para o início das atividades do projeto e por sempre estarem presentes para discussões sobre a taxonomia de Scarabaeidae.

Ao amigo Matthias Seidel (NMPC) a qual eu sou muito grato por fotografar os tipos primários do grupo estudado, estes depositados em diversas coleções da Europa.

Ao grande amigo Álvaro Doria dos Santos, meu agradecimento especial pela ajuda relacionada tanto a assuntos pessoais quanto acadêmicos. Minha total gratidão, principalmente com as caronas oferecidas na volta do Museu.

Ao Gabriel Biffi que me auxiliou em vários momentos principalmente nos processos envolvendo fotografia. As técnicas ensinadas resultaram em imagens fantásticas.

Aos amigos do MZ, Bruno Zilberman, Letizia e Serena Migliore, Francisco Eriberto (Padre), Tammy Iwasa e Juan Pablo, que nos últimos anos me auxiliaram em momentos difíceis, e com a alegria que é peculiar a cada um deles, tornaram minha vida acadêmica muito mais bonita e prazerosa.

Ao Antônio Santos-Silva pelos esclarecimentos relacionados a questões envolvendo taxonomia, história e geografia.

A todos os professores, funcionários e técnicos do MZSP por todo o apoio oferecido nesses últimos anos.

Aos meus amigos da Entomologia, Maria Stela, Thiago Polizei, Kamila Kuabara, Michelle Marrie, Laura Prado, Tamires Andrade, Elias Araujo, Kelli Ramos, Mônica Ulysséa, Maurício da Rocha, Livia Pinheiro, Livia Prado, Pedro Ivo, Isabel Mosch, Paola Ancajima pelos anos de amizade, e também ao Tiago Carijo, Olívia Evangelista, Keith Bayless, Helena Onody, Joel Lastra, Ernesto Aranda, Rafael Dell’Erba, Joice Constantini e Willian Ohara (China) pelas divertidas partidas de Poker realizadas em todo esse período.

Aos colegas Scarabaeideologistas Vinícius Costa-Silva, Sheila Cassenote e Thaynara Pacheco pelos momentos incríveis que tivemos em nossas viagens.

Peço desculpas a todos àqueles a quem eventualmente eu tenha esquecido de listar uma vez que um grande número de pessoas contribuíram para tornar minha vida mais agradável durante esse período. E por fim, agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro recebido para a realização desse trabalho.

“Eu compreendo, disse a verdadeira Nicole para si mesma.
Essa é a declaração mais importante que se pode fazer...
Compreender é a chave da vida. ”
Arthur C. Clarke & Gentry Lee, *A Revelação de Rama*

Resumo

SOUSA, Rafael C. J. Análise cladística de Incini Burmeister, 1842 (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae).

Incini Burmeister, 1842 é uma tribo neotropical de Scarabaeidae composta por cinco gêneros: *Archedinus* Morón & Krikken, 1990 (1), *Coelocratus* Burmeister & Schaum, 1841, *Golinca* Thomson, 1878 (1), *Inca* LePeletier & Serville, 1828 (7) e *Pantodinus*, Burmeister 1847 (1). Três espécies são sinonimizadas no gênero *Golinca*: *G. davisii* (Waterhouse, 1877), *G. ishiharai* Nagai, 1994 e *G. trevisani* Valois & Silva, 2015 são sinônimos novos de *G. bifrons* (Olivier, 1789), espécie tipo do gênero. No gênero *Inca*, duas mudanças de *status* são propostas para táxons incluídos anteriormente em *Inca clathratus* LePeletier & Serville, 1828, espécie tipo do gênero: *I. sommeri* Westwood, 1844, considerada sub-espécie, é reestabelecida ao nível de espécie, como descrito originalmente, e *I. quesneli* Boos & Ratcliffe, 1985 **stat. nov.** considerada subespécie é elevada ao nível de espécie. Uma nova espécie de *Inca* com ocorrência no Sul do Brasil está em processo de descrição e publicação, *I. axeli* **sp. nov.**, que mesmo não sendo descrita no presente trabalho, é utilizada na filogenia por motivos práticos. A análise cladística de Incini foi realizada, recuperando o monofilia da tribo que é sustentada por 28 sinapomorfias sendo 11 delas homoplásticas e 17 exclusivas. A análise contou com 18 terminais (quinze no grupo interno e 3 do grupo externo) e 187 caracteres morfológicos. A busca exaustiva com pesagem igualitária de caracteres (EW) resultou em uma árvore mais parcimoniosa com 392 passos, IC= 54 e IR= 68. A topologia resultante recuperou *Osmoderma eremita* Scopoli, 1763 (Osmodermatini) como grupo-irmão de Incini, sustentado por 25 sinapomorfias, sendo 6 delas homoplásticas. O gênero *Inca* é monofilético e suportado por 22 sinapomorfias, sendo 7 delas homoplásticas. São disponibilizados mapas com a distribuição geográfica e novos registros de ocorrência das espécies da tribo, sendo importante salientar que *I. quesneli* teve seu registro de ocorrências ampliado, anteriormente considerado endêmico da ilha de Trindade (República de Trindade e Tobago), e agora registrada para a costa Nordeste do Brasil. Além do estudo morfológico geral, foi realizado uma comparação minuciosa entre os chifres clipeais de *Inca* e *Golinca*, resultando em nova terminologia usada para definir as áreas dos chifres laterais e inferir a homologia dessas áreas entre as espécies.

Palavras-chave: América do Sul, besouros, filogenia, sistemática, taxonomia.

Abstract

SOUZA, R. C. J. Cladistic analysis of Incini Burmeister, 1842 (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae).

Incini Burmeister, 1842 is a neotropical Scarabaeidae tribe composite by five genera: *Archedinus* Morón & Krikken, 1990, *Coelocratus* Burmeister & Schaum, 1841, *Golinca* Thomson, 1878, *Inca* LePeletier & Serville, 1828 e *Pantodinus*, Burmeister 1847. Three new synonyms are proposed to the *Golinca* genus: *G. davisii* (Waterhouse, 1877), *G. ishiharai* Nagai, 1994 e *G. trevisani* Valois & Silva, 2015 are synonymized under *G. bifrons* (Olivier, 1789), type-species of genus. Related to genus *Inca*, two status change are proposed to the taxa previously included in *Inca clathratus* LePeletier & Serville, 1828, type-species of genus: *I. sommeri* Westwood, 1844, considered as subspecies is reestablished to the species level as originally described, and *I. quesneli* Boos & Ratcliffe, 1985 **stat. nov.**, considered as subspecies is elevated to species level. A new *Inca* species recorded from South of Brazil is in description and publication process, *I. axeli* **sp. nov.**, although not described in this work, it is used in the phylogeny for practical reasons. The cladistics analysis of Incini recovered the monophyly of the tribe supported by 28 synapomorphies, which 11 are homoplastic synapomorphies and 17 unique synapomorphies. The analysis was based on 18 terminal taxa (fifteen of innergroup and three of outgroup) and 187 morphological characters. The exhaustive search with equally weighted characters (EW) resulted in one most parsimonious tree with 392 steps, CI= 54 e RI=68. The resulting topology recovering *Osmoderma eremita* Scopoli, 1763 (Osmodermatini) as sister-group of Incini, sustained by 25 synapomorphies, which 6 are homoplastic synapomorphies. The genus *Inca* is monophyletic and supported by 22 synapomorphies, which 7 are homoplastic synapomorphies. Geographical distribution maps with new records and occurrence for the studied species are available, and it is important to point out that *I. quesneli* previously considered endemic of Trinidad's Island (Republic of Trinidad and Tobago), had your occurrence record extended, for the the Brazil's Northeast Coast. Besides the morphological study, a meticulous comparison of clypeal horns of *Inca* and *Golinca* was done, resulting in new terminology used to define the lateral horns areas and to define the homologies of this areas between the species.

Keywords: Beetles, phylogeny, systematic, South America, taxonomy

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Principais classificações sistemáticas de Cetoniinae e classificação tribal atual, proposta por Šípek & Král (2012) (alterado de Šípek <i>et al.</i> 2016, tabela suplementar 1)	4
Tabela 2. Espécies que compõe a tribo Incini (incluindo os sinônimos-júnior), distribuição e depósito dos tipos primários	22

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Esquemas representando os caracteres diagnósticos de Platygenini e Incini (modificado de Krikken 1984). A: <i>Platygenia</i> Macleay, 1819; B: <i>Inca</i> LePeletier & Serville, 1828	5
Figura 2. Cladograma resultante da filogenia de Incini, apresentado por Móron & Vaz-de-Mello (2007). Os círculos pretos representam as sinapomorfias exclusivas e os brancos as sinapomorfias homoplásticas	7
Figura 3. Cladograma resultante do Consenso estrito de 217 árvores retidas (mostrando os valores de bootstrap), apresentado por Micó <i>et al.</i> 2008	9
Figura 4. Cladograma resultante do Consenso de maioria, da análise apresentada por Šípek <i>et al.</i> 2009. Os círculos pretos representam as sinapomorfias exclusivas e os brancos as sinapomorfias homoplásticas. Valores de suporte relativo representados em porcentagem	10
Figura 5. Cladograma resultante do Consenso de maioria da análise Baeyssiana, apresentado por Šípek <i>et al.</i> (2016) apontando a polifilia de Trichiini (<i>s.l.</i>)	12
Figura 6. Modelo para construção de enunciado dos caracteres utilizados na análise cladística (modificado de Sereno 2007). L ¹ = localizador primário, L ² = localizador secundário, V= variável, v= estado ou variante	18

Figura 7. Text buffer do TNT, apresentando a síntese dos principais resultados obtidos após uma busca com pesagem igualitária de caracteres (EW)	19
Figura 8. Esquema da margem póstero-dorsal interna dos chifres laterais. Seta indicando a área média. A. <i>I. pulverulentus</i> ; B. <i>I. clathratus</i> ; C. <i>I. bonplandi</i>	31
Figura 9. Peças bucais de <i>P. kugli</i> . A. maxila; B. mandíbulas. Legendas cardo ard. área distal do cardo; cardo arp. área proximal do cardo (Modificado de Nel & Scholtz 1990). Escala 1 mm	35
Figura 10. Peças bucais de <i>Archedinus relictus</i> . A. Lábio e hipofaringe; B. Maxila; C. Mandíbula. cardo arp. área proximal do cardo (Modificado de Morón & Krikken, 1990). Escala 0.25 mm	39
Figura 11. Variação alométrica do chifre clipeal de <i>I. sommeri</i> (modificado de Morón 1983). Escala = 1 cm	76
Figura 12. Diferentes formas de chifres clipeais em Incini. A. Lateral paralelo, <i>G. bifrons</i> ; B. Lateral divergente, <i>I. clathratus</i> ; C. Chifre médio, <i>P. kugli</i>	77
Figura 13. Chifre clipeal hipotético indicando as áreas caracterizadas em Incini. Legendas: iam , margem anterior interna; int , dente interno, idm , margem interna-dorsal; ldm , margem latero-dorsal; mdt , dente médio; oam , margem anterior externa; out , dente externo, pdm , margem póstero dorsal	78
Figura 14. Machos de <i>I. axeli</i> apresentando variação alométrica no chifre clipeal. A. braquí-cero, B. mesócero, C. telócero	79
Figura 15. Chifres clipeais nas espécies do grupo “ <i>clathratus</i> ”. A. <i>I. clathratus</i> ; B. <i>I. quesneli</i> ; C. <i>I. sommeri</i>	81
Figura 16. Chifre clipeal indicando as áreas distais de duas espécies do grupo “ <i>clathratus</i> ”. A. <i>I. clathratus</i> ; B. <i>I. quesneli</i> . Legendas: dif , face distal; dof , face dorsal; iam , margem anterior interna; idm , margem interna-dorsal; inf , face interna; oam , margem anterior externa	83

Figura 17. Variações alométrica e morfológica nas espécies do grupo “ <i>clathratus</i> ”. A. <i>I. clathratus</i> ; B. <i>I. sommeri</i> ; C–D. Variação populacional de <i>I. clathratus</i> indicando dente externo da face distal mais proeminente que o interno	85
Figura 18. Variação na forma dos chifres clipeais nas espécies de <i>Golinca</i> . A. <i>G. bifrons</i> ; B. <i>G. davisii</i> ; C. <i>G. ishiharai</i> ; D. <i>G. trevisani</i>	86
Figura 19. Variação da ornamentação da superfície do pronoto nas espécies de <i>Golinca</i> . A. <i>G. bifrons</i> ; B. <i>G. davisii</i> ; C. <i>G. ishiharai</i> ; D. <i>G. trevisani</i>	87
Figura 20. Variação na ornamentação do élitro em <i>Golinca</i> . A. <i>G. bifrons</i> ; B. <i>G. davisii</i> ; C. <i>G. ishiharai</i> ; D. <i>G. trevisani</i>	88
Figura 21. Edeago das espécies de <i>Golinca</i> , vista posterior. A. <i>G. bifrons</i> ; B. <i>G. davisii</i> ; C. <i>G. ishiharai</i> ; D. <i>G. trevisani</i>	88
Figura 22. Árvore filogenética resultante da análise cladística de Incini com pesagem igualitária de caracteres com 392 passos, IC = 54 e IR =68	113
Figura 23. Topologia resultante da análise cladística de Incini com pesagem igualitária de caracteres (parte 1 de 3). Letras indicam os clados (A–C); Triângulos indicam o suporte de Bremer relativo de cada clado; círculos brancos indicam as sinapomorfias homoplásticas; pretos indicam as sinapomorfias únicas; cinzas as autapomorfias	114
Figura 24. Topologia resultante da análise cladística com pesagem igualitária de caracteres (parte 2 de 3). Letras indicam os clados (C–I); Triângulos indicam o suporte de Bremer relativo de cada clado; círculos brancos indicam as sinapomorfias homoplásticas; pretos indicam as sinapomorfias únicas; cinzas as autapomorfias	115
Figura 25 Topologia resultante da análise cladística com pesagem igualitária de caracteres (parte 3 de 3). Letras indicam os clados (I–P); Triângulos indicam o suporte de Bremer relativo de cada clado; círculos brancos indicam as sinapomorfias homoplásticas; pretos indicam as sinapomorfias únicas; cinzas as autapomorfias	116
Figura 26. Topologia resultante para o gênero <i>Inca</i> : clado K, grupo “ <i>bonplandi</i> ”; clado L, grupo “ <i>irroratus</i> ”; clado N, grupo “ <i>clathratus</i> ”	117

Figura 27. Hábito dorsal das 18 espécies incluídas como terminais na análise cladística (macho e fêmea respectivamente). A–C Grupo externo: A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> (fêmea); C. <i>Osmoderma eremita</i> . D–R Grupo interno: D. <i>Coelocratus rufipennis</i> (macho); E. <i>Archedinus antoshkai</i> (macho); F. <i>A. howdeni</i> (macho); G. <i>A. relictus</i> ; H. <i>Pantodinus kugli</i> ; I. <i>Golinca bifrons</i> ; J–K Grupo “ <i>bonplandi</i> ”: J. <i>Inca besckii</i> ; K. <i>I. bonplandi</i> ; L–N Grupo “ <i>irroratus</i> ”: L. <i>I. irroratus</i> ; M. <i>I. axeli</i> ; N. <i>I. burmesteri</i> ; O–R Grupo “ <i>clathratus</i> ”: O. <i>I. clathratus</i> (macho); P. <i>I. sommeri</i> (macho); Q. <i>I. quesneli</i> ; R. <i>I. pulverulentus</i> . Imagens E–H, modificadas de Seidel <i>et al.</i> (2018), imagem L cedida por Matthias Seidel 118	118
Figura 28. Cabeça da fêmea, vista dorsal. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> ; C. <i>Osmoderma eremita</i> ; D. <i>Pantodinus kugli</i> ; E. <i>Golinca bifrons</i> ; F. <i>Inca besckii</i> ; G. <i>I. bonplandi</i> ; H. <i>I. irroratus</i> ; I. <i>I. axeli</i> ; J. <i>I. burmeisteri</i> ; K. <i>I. clathratus</i> ; L. <i>I. pulverulentus</i> 119	119
Figura 29. Cabeça da fêmea, vista frontal. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> ; C. <i>Osmoderma eremita</i> ; D. <i>Pantodinus kugli</i> ; E. <i>Golinca bifrons</i> ; F. <i>Inca besckii</i> ; G. <i>I. bonplandi</i> ; H. <i>I. irroratus</i> ; I. <i>I. axeli</i> ; J. <i>I. burmeisteri</i> ; K. <i>I. clathratus</i> ; L. <i>I. pulverulentus</i> 120	120
Figura 30. Cabeça do macho, vista dorsal. A. <i>Golinca bifrons</i> ; B. <i>Inca pulverulentus</i> ; C. <i>I. clathratus</i> ; D. <i>I. burmeisteri</i> ; E. <i>I. axeli</i> ; F. <i>I. irroratus</i> ; G. <i>I. besckii</i> ; H. <i>I. bonplandi</i> . I. <i>Pantodinus Kugli</i> . Imagem F cedida por Matthias Seidel 121	121
Figura 31. Cabeça do macho, vista lateral. A. <i>Golinca bifrons</i> ; B. <i>Inca pulverulentus</i> ; C. <i>I. clathratus</i> ; D. <i>I. burmeisteri</i> ; E. <i>I. axeli</i> ; F. <i>I. irroratus</i> ; G. <i>I. besckii</i> ; H. <i>I. bonplandi</i> . I. <i>Pantodinus Kugli</i> . Imagem F cedida por Matthias Seidel 122	122
Figura 32. Cabeça do macho, vista frontal. A. <i>Inca bonplandi</i> ; B. <i>I. besckii</i> ; C. <i>I. burmeisteri</i> ; D. <i>I. axeli</i> ; E. <i>I. clathratus</i> ; F. <i>I. pulverulentus</i> 123	123
Figura 33. Antena do macho, vista dorsal. A. <i>Archedinus antoshka</i> ; B. <i>Inca axeli</i> . Imagem A cedida por Matthias Seidel 123	123
Figura 34. Labro do macho. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> ; C. <i>Osmoderma eremita</i> ; D. <i>Archedinus relictus</i> (modificado de Morón & Krikken, 1990); E. <i>Pantodinus kugli</i> (modificado de Nel & Scholtz 1990); F. <i>Golinca bifrons</i> ; G. <i>Inca pulverulentus</i> ; H. <i>I. clathratus</i> ; I. <i>I. axeli</i> ; J. <i>I. bonplandi</i> ; K. <i>I. besckii</i> . Escala 1 mm 124	124

Figura 35. Mandíbula direita do macho (ventral, dorsal, interna, externa). A–D. <i>Trichius fasciatus</i> ; E–H. <i>Cetonia aurata</i> ; I–L. <i>Osmoderma eremita</i> ; M–O. <i>I. clathratus</i> ; O. Estrias do dente molar. Escala 0.2 mm, exceto M–N 0.5mm	125
Figura 36. Maxila do macho. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> ; C. <i>Osmoderma eremita</i> ; D. <i>Inca clathratus</i> . Escala 1 mm	126
Figura. 37. Lábio do macho. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> ; C. <i>Osmoderma eremita</i> ; D. <i>Golinca bifrons</i> ; E. <i>Inca pulverulentus</i> ; F. <i>I. clathratus</i> ; G. <i>I. axeli</i> ; H. <i>I. bonplandi</i> ; I. <i>I. besckii</i> . Escala 1 mm	126
Figura 38. Perna anterior do macho: área distal da tíbia e área proximal do tarso. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Osmoderma eremita</i> ; C. <i>Cetonia aurata</i> ; D. <i>Inca clathratus</i> . Escala 1 mm ...	127
Figura 39. Tíbia anterior do macho. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> ; C. <i>Osmoderma eremita</i> ; D. <i>Archedinus relictus</i> ; E. <i>Pantodinus kugli</i> ; F. <i>Coelocratus rufipennis</i> . Escala 1 mm	128
Figura 40. Tíbia anterior do macho. A. <i>Golinca bifrons</i> ; B. <i>Inca bonplandi</i> ; C. <i>I. besckii</i> ; D. <i>I. irroratus</i> ; M. <i>I. axeli</i> ; N. <i>I. burmesteri</i> . Escala 1 mm	129
Figura 41. Tíbia anterior do macho. A–C variações na forma do dente externo II–III encontrada no grupo “ <i>clathratus</i> ” (<i>Inca clathratus</i> , <i>I. sommeri</i> e <i>I. queneli</i>); D. <i>I. pulverulentus</i> . Escala 1 mm	130
Figura 42 Tíbia média do macho. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> ; C. <i>Osmoderma eremita</i> ; D. <i>Archedinus relictus</i> ; E. <i>Pantodinus kugli</i> ; F. <i>Coelocratus rufipennis</i> . Escala 1 mm	131
Figura 43. Tíbia média do macho. A. <i>Golinca bifrons</i> ; B. <i>Inca bonplandi</i> ; C. <i>I. besckii</i> ; D. <i>I. irroratus</i> ; E. <i>I. axeli</i> ; F. <i>I. burmesteri</i> . Escala 1 mm	132
Figura 44. Tíbia média do macho. A. <i>Inca clathratus</i> ; B. <i>I. pulverulentus</i> . C–E. Área da carena transversal I e II: C. <i>Pantodinus kugli</i> ; D. <i>I. pulverulentus</i> ; E. <i>I. clathratus</i> . tvc. carena transversal. Escala 1 mm	133
Figura 45. Tíbia posterior do macho. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> ; C. <i>Osmoderma eremita</i> ; D. <i>Archedinus relictus</i> ; E. <i>Pantodinus kugli</i> ; F. <i>Coelocratus rufipennis</i> . Escala 1 mm	134

Figura 46. Tíbia posterior do macho. A. <i>Golinca bifrons</i> ; B. <i>Inca bonplandi</i> ; C. <i>I. besckii</i> ; D. <i>I. irroratus</i> ; E. <i>I. axeli</i> ; F. <i>I. burmesteri</i> . Escala 1 mm	135
Figura 47. Tíbia posterior do macho. A. <i>Inca clathratus</i> ; B. <i>I. pulverulentus</i> . C–D , coxa posterior: C. <i>Cetonia aurata</i> ; D. <i>I. bonplandi</i> . Escala 1 mm	136
Figura 48. Pronoto, vista dorsal. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> ; C. <i>Osmoderma eremita</i> (macho); D. <i>Archedinus antoshkai</i> ; E. <i>A. howdeni</i> ; F. <i>Pantodinus kugli</i> (macho); G. <i>Coelocratus rufipennis</i> ; H. <i>Golinca bifrons</i> ; I. <i>Inca bonplandi</i> ; J. <i>I. burmeisteri</i> ; K. <i>I. clathratus</i> ; L. <i>I. pulverulentus</i> . Imagens D–E modificadas de Seidel <i>et al.</i> (2018)	137
Figura 49. Pterotórax, <i>Inca bonplandi</i> . A. vista frontal; B. vista lateral; C. vista ventral; D. vista dorsal. Legendas: cx2 , coxa mediana; cx3 , coxa posterior; dsc , discrimen; eep , epipleura elitral; em2 , mesepímero; em3 , metepímero; es2 , mesepisterno; es3 , metaepisterno; fr1 , fragma; fu2 , mesofurca; huk , calo apical; lp2 , braço lateral do mesonoto; pe2 , meso-pré-alar; pla , braço pleural; sc2 , mesoescutelo; st2 , mesoescuto; vtm , mesoventrito; vtt , meta ventrito. Escala 5 mm	138
Figura 50. Pterotórax, vista dorso-lateral. A. <i>Cetonia aurata</i> ; B. <i>Inca bonplandi</i>	139
Figura 51. Mesoescutelo, vista dorsal. A. <i>Cetonia aurata</i> ; B. <i>Osmoderma eremita</i> ; C. <i>Inca burmeisteri</i>	140
Figura 52. Esquema dos élitros. A. superfície dorsal, <i>Pantodinus kugli</i> . B–E. formas dos ângulos distais	141
Figura 53. Variação na ornamentação do élitro em <i>Inca besckii</i>	142
Figura 54. Base da asa posterior de <i>Inca clathratus</i>	143
Figura 55. Processo do meso-metaventrito. A. <i>Cetonia aurata</i> ; B. <i>Golinca bifrons</i>	144
Figura 56. Pigídio, vista ventral. A. <i>Cetonia aurata</i> ; B. <i>Inca bonplandi</i> ; C. <i>I. clathratus</i> ; D. <i>I. pulverulentus</i>	145
Figura 57. Esclerito abdominal IX e espículogastral. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Pantodinus kugli</i> ; C. <i>Inca axeli</i> ; D. <i>I. quesneli</i> ; E. <i>Golinca bifrons</i> ; F. <i>I. bonplandi</i>	146
Figura 58. Edeagos, vista posterior. A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> ; C. <i>Osmoderma eremita</i> ; D. <i>Pantodinus kugli</i> ; E. <i>Archedinus howdeni</i> ; F. <i>A. antoshkai</i> ; G. <i>Coelocratus rufi-</i>	

<i>pennis</i> ; H. <i>Golinca bifrons</i> ; I. <i>Inca besckii</i> ; J. <i>I. bonplandi</i> ; K. <i>I. irroratus</i> ; L. <i>I. axeli</i> ; M. <i>I. burmeisteri</i> ; N. <i>I. clathratus</i> ; O. <i>I. pulverulentus</i> . Imagens E–F, modificadas de Seidel <i>et al.</i> (2018), imagem K cedida por Matthias Seidel. Escala 1 mm exceto A 0,5 mm	147
Figura 59. Edeago, vista lateral. A. <i>Osmoderma eremita</i> ; B. <i>Pantodinus kugli</i> ; C. <i>Inca bonplandi</i> . Escala 1 mm	148
Figura 60. Esquema das áreas do endofalo	149
Figura 61. Parte do Endofalo, face externa. A–D rásputa da área média dorsal: A. <i>Inca burmeisteri</i> ; B–C <i>Pantodinus kugli</i> . D. <i>Golinca bifrons</i> ; E. rásputa da área média ventral, <i>I. sommeri</i> . Escala 0,1 mm	150
Figura 62. Terminália feminina A. <i>Trichius fasciatus</i> ; B. <i>Cetonia aurata</i> ; C. <i>Osmoderma eremita</i> ; D. <i>Golinca bifrons</i> ; E. <i>Inca besckii</i> ; F. <i>I. bonplandi</i> ; G. <i>I. burmeisteri</i> . H. <i>I. axeli</i> ; I. <i>I. irroratus</i> ; J. <i>I. pulverulentus</i> ; K. <i>I. clathratus</i> . Escala 1 mm	151
Figura 63. Espécimes-tipo. A. <i>Archedinus antoshkai</i> (holótipo, macho); B. <i>Archedinus howdeni</i> (parátipo, macho); C. <i>Archedinus rellictus</i> (parátipo, macho); D. <i>Inca rufipennis</i> (lectótipo, macho); E. <i>Trichius bonplandi</i> (sintipo, macho); F. <i>Goliathus fasciatus</i> (sintipo, macho); G. <i>Goliathus fasciatus</i> (sintipo, macho); H. <i>Inca besckii</i> (lectótipo, macho); I. <i>Inca burmeisteri</i> (lectótipo, macho); J. <i>Inca sommeri</i> (sintipo, fêmea); K. <i>Inca clathrata quesneli</i> (holótipo, macho); L. <i>Golinca ishiharai</i> (parátipo, macho); M. <i>Inca davisii</i> (holótipo, fêmea); N. <i>Golinca trevisani</i> (holótipo, macho). Imagens A, C e D modificadas de Seidel <i>et al.</i> (2018); Imagens E–M cedidas por Matthias Seidel, imagem B cedida por Vinícius Costa-Silva, imagem N modificada de Vallois & Silva (2015)	152
Figura 64. Distribuição geográfica das espécies do gênero <i>Inca</i> na região Neotropical	153
Figura 65. Distribuição geográfica das espécies do gênero <i>Inca</i> na região Sul e Sudoeste do Brasil	154
Figura 66. Distribuição geográfica das espécies do gênero <i>Inca</i> indicando as divisões biogeográficas propostas por Morrone (2014)	155
Figura 67. Distribuição geográfica das espécies de <i>Archedinus</i> , <i>Coelocratus</i> , <i>Golinca</i> e <i>Pantodinus</i> na região Neotropical	156

Figura 68. Distribuição geográfica das espécies de Archedinus e Pantodinus na América Central	157
--	------------

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
1.1. Família Scarabaeidae Latreille 1802.....	1
1.2. Subfamília Cetoniinae Leach, 1815.....	1
1.3. Tribo Incini Burmeister, 1842.....	4
1.4. Parafilia e Polifilia de Trichiini Fleming, 1821	8
2. OBJETIVOS	13
3. MATERIAIS	13
3.1. Material examinado	13
4. MÉTODOS	14
4.1. Dissecções, Fotografias e Ilustrações	14
4.2. Mapas e Distribuição geográfica	15
4.3. Morfologia e Terminologia.....	16
Chifres clipeais.....	16
Élitros	16
Asperitos da rásulas.....	17
4.4. Levantamento de caracteres e construção da matriz.....	17
4.5. Análise cladística	18
4.6. Táxons Terminais	21
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO	24
5.1. Lista de Caracteres.....	24
Crânio	24
Apêndices cefálicos.....	27
Protórax	39
Perna anterior	45
Mesotórax.....	48
Élitro.....	51
Perna média	55
Metatórax	57
Perna posterior.....	57
Abdome	58
Terminália	63

5.2. Filogenia	66
5.2.1 Monofilia em Incini.....	67
5.2.2 Relações internas em Incini.....	69
5.2.3 Relações filogenéticas de Inca	72
5.3. Estudo da morfologia dos chifres clipeais em Incini	75
5.3.1. Histórico taxonômico do grupo “ <i>clathratus</i> ”	79
5.3.2. Morfologia dos chifres clipeais nas espécies do grupo “ <i>clathratus</i> ”	81
5.4. Considerações taxonômicas em <i>Inca clathratus</i>	84
5.5 Considerações taxonômicas em <i>Golinca</i>	86
5.6. Distribuição das espécies de Incini	89
5.6.1 Distribuição de <i>Inca quesneli</i>	89
5.6.2 Distribuição de <i>Coelocratus rufipennis</i>	89
5.6.3 Distribuição de <i>Golinca</i>	90
6. CONCLUSÕES	91
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	93
8. MATRIZ DE CARACTERES	102
9. FIGURAS	113
9.1 Cladogramas	113
9.2. Fotos e ilustrações.....	118
9.3 Mapas.....	153
10. APÊNDICE	158
10.1 Material Examinado.....	158

1. INTRODUÇÃO

1.1. Família Scarabaeidae Latreille 1802

Scarabaeidae é a maior família de Scarabaeoidea (Coleoptera), composta por 16 subfamílias (Bouchard *et al.* 2011), cerca de 1.600 gêneros e 27.000 espécies (Scholtz & Grebennikov 2005).

Os escarabeídeos são besouros de dimensões variáveis, entre 1,4 a 170 mm de comprimento, apresentam forma oval, sub-oval, cilíndrica ou retangular, tegumento glabro ou cerdoso, podendo apresentar aspecto metálico. As larvas geralmente possuem corpo em forma de C (escarabeiforme), às vezes com gibosidade pronunciada no dorso; crânio e labro fortemente esclerotizados; maxilas frequentemente com gálea e lacínia fundidas (mala); mandíbulas com área estridulatória ventral geralmente presente, pernas bem desenvolvidas; espiráculos cribriformes; abertura anal em geral transversal ou em forma de Y; esternito X com grupos de pelos diferentes em relação a pilosidade do resto do corpo (raster) (Ritcher 1966; Costa *et al.* 1988).

A biologia dos escarabeídeos é diversificada, incluindo adultos que se alimentam de fungos (micetófagos), matéria de origem animal (predadores, coprófagos, necrófagos) ou vegetal (filófagos, florívoros, frugívoros, polinívoros melífagos, saprófagos); geralmente apresentam comportamento solitário, porém algumas espécies podem apresentar hábito mirmecófilo (vivem associados a formigas (Hymenoptera, Formicidae)), termitófilo (vivem associados a cupins (Isoptera)) ou subsocial (Ratcliffe *et al.* 2002). As larvas são geralmente coprófagas, necrófagas ou rizófagas; muitas larvas de Dynastinae, Rutelinae e Cetoniinae utilizam madeira em decomposição como alimento, sendo comuns em troncos caídos (Costa *et al.* 1988).

A monofilia de Scarabaeidae foi demonstrada em diversos estudos (*e.g.* Browne & Scholtz 1999) e o mecanismo especializado da dobra das asas posteriores, presença de *micangium*, e o processo de ecdise larval são algumas das sinapomorfias do grupo.

1.2. Subfamília Cetoniinae Leach, 1815

Cetoniinae é uma grande subfamília de Scarabaeidae, incluindo atualmente cerca de 4.000 espécies descritas em todo o mundo (Šípek *et al.* 2016). A subfamília é caracterizada pelo modo distinto de voo de grande parte de suas espécies, no qual as asas membranosas são

expostas para o voo enquanto os élitros permanecem praticamente fechados (Šípek *et al.* 2016).

Em Cetoniinae estão incluídos besouros de coloração variável e comprimento entre 8 a 110 mm. Apresentam labro e mandíbulas estreitos e escondidos sob o clipeo em vista dorsal; *canthus* longos e estreitos; inserção antenal ao lado do clipeo e visível em vista dorsal, antenas com 10 e clava com 3 antenômeros; élitros podem ou não apresentar emarginação pós-umeral, quando presente, a emarginação expõe parcialmente o mesepímero em vista dorsal; pigídio exposto; procoxas conicamente projetadas; garras tarsais simples e semelhantes entre si (Ratcliffe 2002). Os adultos da maioria das espécies são diurnos e se alimentam de flores, frutos e seiva, tendo ainda registros de espécies associadas a insetos sociais como as de *Cremastocheilus* Knoch 1801 (Cremastocheilini), que se alimentam de larvas de formigas (Lawrence & Britton 1991, Micó *et al.* 2008).

Besouros cetoníneos são relativamente grandes, como no gênero *Goliathus* Lamarck, 1801 (Goliathini), que possui espécies que podem pesar 100g e medir cerca de 150 mm de comprimento (Ratcliffe *et al.* 2002); mas algumas espécies são pequenas, com poucos milímetros de comprimento, como alguns besouros da tribo Valgini (Micó *et al.* 2008, Šípek *et al.* 2016).

As larvas normalmente possuem corpo em forma de C, algumas locomovem-se por movimentos ondulantes do tergo do corpo sobre o solo (Scholtz & Grebennikov 2005); estas presentes na maioria das espécies; antenas com 4 antenômeros; labro simétrico; mandíbulas com área ventral estridulatória estriada, ausente em algumas espécies (*e.g.* *Archedinus relictus* Morón & Krikken, 1990, Incini; *Plectrone tristis* (Westwood, 1842), Taenioderini); pernas bem desenvolvidas (Booth *et al.* 1990); espiráculos cribriformes podendo apresentar perfurações de diferentes formas (Morón 1995, Sousa *et al.* 2018). As larvas vivem principalmente em detritos, na serrapilheira ou acúmulos de matéria vegetal em decomposição (Costa *et al.* 1988), mas algumas se alimentam de detritos em situações específicas, como em ninhos de formigas e de aves de rapina (Scholtz & Grebennikov 2005).

Até o presente momento, trabalhos sobre a ecologia e morfologia dos estágios imaturos de Cetoniinae totalizam mais de 190 táxons descritos ao nível de espécie e mais de 100 ao nível de gênero (Šípek & Král 2012).

Cetoniinae foi considerado monofilético por diversos estudos (*e.g.* Micó *et al.* 2008; Šípek *et al.* 2016).

Diferentes classificações para os cetoníneos foram propostas e atualmente sistemas discordantes são utilizados por diferentes estudos (Tabela 1).

Schenkling (1921, 1922) forneceu uma classificação para Cetoniinae tendo como base obras realizadas anteriormente (*e.g.* Gory & Percheron 1833; Burmeister 1842; Schoch 1894).

Janssens (1949) dividiu Scarabaeoidea em três famílias: Lucanidae, Passalidae e Scarabaeidae (incluindo Cetoniinae, Trichiinae e Valginae). Posteriormente, Balthasar (1963) mudou o *status* de muitos grupos, anteriormente incluídos em Scarabaeidae, para família, dentre ele os cetoníneos (Cetoniidae incluindo Cetoniinae, Trichiinae e Valginae). Segundo a classificação de Balthasar (1963), Scarabaeoidea abarcaria 18 famílias.

Endrödi (1966) considerou Cetoniinae como uma subfamília de Melolonthidae incluindo Cetoniini, Trichiini e Valgini como tribos.

Krikken (1984), seguindo a classificação proposta por Balthasar (1963), publicou sua “classificação supragenérica de Cetoniidae”. O trabalho de Krikken (*l.c.*) foi notável e alterou significativamente a classificação anterior proposta por Schenkling (*l.c.*). Segundo Krikken, os cetoníneos seriam uma família dividida em 3 subfamílias (Cetoniinae, Trichiinae e Valginae), cada uma composta por várias tribos (dez para Cetoniinae, cinco para Trichiinae e duas para Valginae).

Alguns trabalhos subsequentes com base em estudos filogenéticos (*e.g.* Browne & Scholtz 1998, 1999; Scholtz & Grebennikov 2005), diferente de Krikken (1984), consideram Valginae como subfamília de Scarabaeidae, havendo também autores que consideram Trichiini e Valgini como tribos de Cetoniinae (*e.g.* Ratcliffe *et al.* 2002; Smith *et al.* 2006; Bouchard *et al.* 2011).

Bouchard *et al.* (2011) dividiu Cetoniinae em 12 tribos: Cetoniini Leach, 1815, Cremastocheilini Burmeister & Schaum, 1841, Diplognathini Burmeister, 1842, Goliathini Latreille, 1829, Gymnetini Kirby, 1827, Phaedimini Schoch, 1894, Schizorhinini Burmeister, 1842, Stenotarsiini Kraatz, 1880, Taenioderini, Mikšić 1976, Trichiini Fleming, 1821, Valgini Scriba, 1790 e Xiphoscelidini Burmeister, 1842.

Recentemente, estudos usando métodos filogenéticos baseados em dados morfológicos e moleculares (*e.g.* Micó *et al.* 2008; Šípek *et al.* 2009; Šípek *et al.* 2016) elevaram Incini Burmeister, 1842 e Osmodermiini Schenkling, 1922 (anteriormente subtribos de Trichiini) ao nível de tribo, totalizando 14 tribos na subfamília.

Tabela 1. Principais classificações sistemáticas de Cetoniinae, e classificação tribal atual, proposta por Šípek & Král (2012) (modificado de Šípek *et al.* 2016, tabela suplementar 1).

Janssens (1949)	Scarabaeidae			
	Cetoniinae	Trichiinae	Valginae	
Balthasar (1963) [Krikken (1984)] Micó <i>et al.</i> (2008)	Cetoniidae			
	Cetoniinae	Trichiinae	Valginae	
Endrödi (1966)	Melolonthidae: Cetoniinae			
	Cetoniini	Trichiini	Valgini	
Lawrence & Newton (1995) [Beutel & Leschen (2005)]	Scarabaeidae			Valginae
	Cetoniinae			
	Cetoniini	Trichiini		
Browne & Scholtz (1998)	“Infragrupo Trichiinae”			
	<i>Osmoderma</i>	Cetoniinae	Trichiinae	Valginae
Ratcliffe <i>et al.</i> (2002) Smith (2006) Bouchard <i>et al.</i> (2001)	Scarabaeidae: Cetoniinae			
	Trichiini, Valgini + 10 tribos de Cetoniinae (sensu Krikken, 1984)			
Šípek & Král (2012) Šípek <i>et al.</i> (2016)	Scarabaeidae: Cetoniinae			
	17 tribos (incluindo Trichiinae e Valginae como tribos)			
	Cetoniinae auctorum = Cetoniini sensu lato		Trichinae auctorum = Trichiini sensu lato	Valginae auctorum = Valgini sensu lato
	Cetoniini	Phaedimini	Cryptodontini	Microvalgini
	Cremastochelini	Schizorhinini	Incini	Valgini
	Diplognathini	Stenotarsiini	Osmodermatini	
	Goliathini	Taenioderini	Platygeniini	
	Gymnetini	Xiphoscelidini	Trichiini	

1.3. Tribo Incini Burmeister, 1842

Incini é uma tribo endêmica da região neotropical composta por 5 gêneros (Tabela 2, p.31): *Archedinus* Morón & Krikken, 1990; *Coelocratus* Burmeister & Schaum, 1841; *Golina* Thomson, *Inca* LePeletier & Serville, 1828 e *Pantodinus* Burmeister, 1847.

Burmeister (1842) comparou machos e fêmeas das espécies dos gêneros *Inca* e *Osmoderma* Lepeletier & Serville, 1828, apresentou diagnoses sinalizando as diferenças e similaridades entre os dois gêneros, e aos incluiu no grupo Incadae.

Schenkling (1921, 1922) forneceu uma classificação de Cetoniinae ao nível genérico, catalogou as espécies de *Inca* e *Golinca*, e os incluiu na tribo Osmodermatini.

Krikken (1984), com base no estudo dos caracteres morfológicos dos adultos, restabeleceu Incadae com *status* de tribo (Incini) e transferiu *Inca* e *Golinca* (anteriormente em Osmodermatini) e *Pantodinus* (anteriormente em Cryptodontini) para Incini. Segundo Krikken, as espécies que compõem a tribo Incini são caracterizadas pelo *canthus* angulado, profêmur com dente interno distal e protíbia com emarginação interna proximal (Fig. 1B).

Figura 1. Esquemas representando os caracteres diagnósticos de Platygenini e Incini (modificado de Krikken 1984). **A:** *Platygenia* Macleay, 1819; **B:** *Inca* LePeletier & Serville, 1828.

Morón & Krikken (1990) estabeleceram *Archedinus* para incluir uma nova espécie, *A. relictus*, da Sierra Madre, Chiapas, México. Discutiram a similaridade desse táxon como o gênero *Pantodinus* e enfatizando a possível distribuição relictual dos dois gêneros. Classificaram *Archedinus* em Incini e apresentaram uma chave para os gêneros da tribo.

Ricchiardi (2002) transferiu o gênero *Coelocratus* para Incini (anteriormente em Trichiini). Também apresentou uma nova diagnose para o gênero, e disponibilizou uma chave de identificação para os 5 gêneros da tribo.

Smith (2006) revisou todos os nomes do grupo-família de Scarabaeoidea. Com base nessa análise, considerou Incini e Osmo dermatini como subtribos de Trichiini, em concordância com Scholtz & Grebennikov (2005).

Smith *et al.* (2006) com base em dados moleculares, elevaram a subtribo ao *status* de tribo (Incini), uma vez que o conceito histórico da tribo Trichiini mostrou-se parafilético. Indicaram que a tribo monofilética Valgini divergiu no início da evolução dos cetôníneos, e concluíram que Incini e Osmo dermatini, juntamente com outros táxons de Cetoniinae *sensu strictu* (*i.e.* que inclui as tribos Cetoniini, Cremastochelini, Diplognathini, Goliathini, Gymnetini, Phaedinini, Schizorhinini, Stenotarsiini, Taenioderini, Xiphoscelidini), formam um clado fortemente suportado.

Móron & Vaz-de-Mello (2007) descreveram *Archedinus howdeni*, apresentaram a distribuição geográfica para as espécies de Incini da Mesoamérica e realizaram uma análise filogenética incluindo todos os gêneros da tribo. Para a análise, foram utilizados 23 caracteres morfológicos e 9 terminais, sendo eles: *Trichius fasciatus* Linnaeus, 1758 (Trichiini), *Osmoderma eremicula* (Knoch, 1801) (Osmo dermatini), *Archedinus relictus* Morón & Krikken, 1990, *A. howdeni* Morón & Vaz-de-Mello, 2007, *Coelocratus rufipennis* (Gory & Percheron, 1833), *Golinca bifrons* (Olivier, 1789), *Inca bonplandi* (Gyllenhal, 1817), *I. clathratus* (Olivier, 1792), e *Pantodinus klugi* Burmeister, 1847. O resultado da análise (Fig. 2) demonstrou a monofilia de Incini, suportada por 3 sinapomorfias: clavas antenais longas, base da protíbia sinuosa ou denteada, e parâmeros longos. Os táxons de Incini estão separados em dois clados, sendo um representado por *Pantodinus*+*Archedinus*, suportado pela presença de estrias elitrais profundas e pelo clípeo com borda antero-ventral sinuosa (homoplasia compartilhada com *I. clathratus*); e o outro representado por *Golinca*+(*Coelocratus*+*Inca*), suportado pelo profêmur com dente interno distal (homoplasia compartilhada com *A. relictus*).

Figura 2. Cladograma resultante da filogenia de Incini, apresentado por Mórón & Vaz-de-Mello (2007). Os círculos pretos representam as sinapomorfias exclusivas e os brancos as sinapomorfias homoplásticas.

Bouchard *et al.* (2011) propuseram emendas para nomes do grupo-família, corrigindo Incaini para Incini e Omodermi para Osmodermini, incluindo as duas subtribos em Trichiini.

A história taxonômica das espécies e gêneros de Incini é complexa. A ortografia dos nomes dos táxons e a autoria (autores e ano) das espécies foram citadas de maneira diferente por vários pesquisadores, criando grandes dificuldades para o entendimento da sistemática da tribo (Seidel *et al.* 2018).

Seidel *et al.* (2018) apresentaram um catálogo nomenclatural para Incini, incluindo referências de todos os atos taxonômicos apresentados para a tribo. Os autores também esclareceram a grafia correta de nomes, indicaram os locais de depósito dos tipos e forneceram registros de ocorrência para as espécies.

Anteriormente ao presente trabalho, Incini incluía 15 espécies, uma destas (*I. clathratus*) com três subespécies (*I. clathratus clathratus*; *I. clathratus quesneli* Boos & Ratcliffe, 1985; *I. clathratus sommersi* Westwood, 1844).

Segundo os resultados do presente estudo, três espécies de *Golinca*, *G. davisi* (Waterhouse, 1877), *G. ishiharai* Nagai, 1994 e *G. trevisani* Valois & Silva, 2015) foram sinonimizadas com *G. bifrons*, tornando o gênero monotípico. Em relação ao gênero *Inca*, uma espécie nova está em processo de descrição (*I. axeli* **sp. nov.** – por motivos práticos, a espécie está incluída no texto) e *I. sommeri* e *I. quesneli*, consideradas subespécies foram elevadas a nível de espécie. Destaforma a tribo inclui 15 espécies (Fig. 127, Tabela 2).

1.4. Parafilia e Polifilia de Trichiini Fleming, 1821

Smith *et al.* (2006) conduziu uma análise cladística de Scarabaeoidea baseada em dados morfológicos e moleculares; nesta análise Trichiini (*sensu* Krikken 1984) mostrou-se parafilética.

Micó *et al.* (2008) fizeram uma análise cladística de Cetoniinae (Cetoniidae, *sensu* Balthasar 1963, Krikken 1984), baseada em caracteres morfológicos das larvas e de adultos, incluindo 42 táxons terminais, representando as tribos Trichiini (na obra em status de subfamília), Valgini e Cetoniini. Representantes das subtribos Microvalgina (Valgini), Cryptodontina e Platygeniina (Trichiini) e das tribos Xiphoscelidini, Phaedinini e Taenioderini não foram incluídas devido à dificuldade em encontrar material.

Para Trichiini Micó *et al.* (*loc.cit.*) selecionaram os terminais: *Gnorimus variabilis* (Linnaeus, 1758), *Iridisoma acahuizotlensis* Delgado-Castillo & Morón, 1991 e *Trichius fasciatus* (Linnaeus, 1758); para Incini, *Archedinus relictus* e *Inca sommeri* Westwood, 1841; e para Osmodermatini, *Osmoderma eremita* (Scopoli, 1763). As hipóteses resultantes, suportaram a monofilia de Cetoniinae (Fig. 3). Dois clados suportados por várias sinapomorfias foram formados, um incluindo Valgini+Trichiini e outro formado por Incini + (*Osmoderma*+Cetoniini), corroborando a parafilia de Trichiini (que incluía *Osmoderma* e Incini). Concluíram que para estabelecer relações filogenéticas no grupo estudado, os caracteres larvais se mostraram mais informativos do que os caracteres dos adultos. Os resultados obtidos pela morfologia larval, concordam com a resultados moleculares preliminares apresentados por Smith *et al.* (2006) que apontou à parafilia de Trichiini e a monofilia de Valgini. A monofilia de Incini foi suportada pelos caracteres dos adultos, e a parafilia de Trichiini foi suportada pelos caracteres larvais e dos adultos, inferindo que Trichiini junto com Valgini pertencem a linhagem irmã dos outros Cetoniinae.

Figura 3. Cladograma resultante do Consenso estrito de 217 árvores retidas (mostrando os valores de bootstrap) apresentado por Micó *et al.* 2008.

Šípek *et al.* (2009) realizaram uma análise cladística de Cetoniinae, baseada em dados moleculares e morfológicos das larvas e dos adultos, incluindo também *Coelocorynus* Kolbe,

1895, um representante da subtribo Cryptodontina (Trichiini), não incluída anteriormente na análise de Micó *et al.* (2008). Os resultados corroboram com a hipótese de que Trichiini é parafilética em relação a Valgini e aos demais Cetoniinae (Fig. 4). Apontaram que a subtribo Cryptodontina, representada por *Coelocorynus*, é grupo-irmão de Valgina (Valgini) representada por *Valgus* Scriba, 1790. Apesar dos caracteres larvais serem mais informativos, não foi possível determinar se Incini (Incina *sensu* Smith *et al.* 2006) é monofilética. Concluíram também, que a monofilia de Valgini permanece incerta, uma vez que representantes da subtribo Microvalgina (Valgini) e Platygeniina (Trichiini) não foram representados em nenhuma das duas análises.

Figura 4. Cladograma resultante do Consenso de maioria da análise apresentada por Šípek *et al.* 2009. Os círculos pretos representam as sinapomorfias exclusivas e os brancos as sinapomorfias homoplásticas. Valores de suporte relativo representados em porcentagem.

Šípek *et al.* (2016) apresentaram uma análise filogenética baseada em dados moleculares e caracteres morfológicos relacionados aos élitros e forma de voo para 299 espécies, representando as subfamílias mais conhecidas de Scarabaeidae, incluindo 125 espécies de Cetoniinae. Como metodologia, os autores utilizaram análises combinadas usando critérios de otimalidade distintos, sendo eles: máxima parcimônia (MP), máxima verossimilhança (ML) e inferência Bayesiana (BI). Os resultados recuperaram Cetoniinae como grupo monofilético em todas as análises, como um clado irmão de Rutelinae + Dynastinae. Cetoniini (*s.l.*) foi recuperado como parafilético, e Trichiini (*s.l.*), como polifilético (Fig. 5), embora esse último tenha sido recuperado como parafilético em análises anteriores baseadas em dados morfológicos (articulação das asas posteriores: Browne & Scholtz 1998; morfologia de larvas e adultos: Micó *et al.* 2008; Šípek *et al.* 2009, 2012). Alguns membros de Trichiini (*s.l.*) foram mantidos mais próximos de Valgini (*Gnorimus* LePeletier & Serville, 1828, *Stripsipher* Gory & Percheron, 1833, *Trichius* Fabricius, 1775), enquanto Osmodermatini, Incini, *Diploa* Kolbe, 1892 e *Myodermum* Burmeister & Schaum, 1840 (ambos Trichiini), mais próximos de Cetoniini (*s.l.*). Os autores concluíram que a proposta recente de incluir diversos grupos em Trichiini (*s.l.*), inclusive Incini e Osmodermatini, como em Bouchard *et al.* (2011), não resultaria em uma classificação adequada levando em conta as hipóteses de relacionamento até então produzidas.

Figura 5. Cladograma resultante do Consenso de maioria da análise Baeyiana, apresentado por Šípek *et al.* (2016) apontando a polifilia de Trichiini (*s.l.*).

2. OBJETIVOS

Os objetivos primários deste trabalho são:

1. Realizar a análise cladística de Incini, baseada em dados morfológicos e incluindo todas as espécies da tribo, visando testar a monofilia da tribo, estabelecer uma hipótese para as relações filogenéticas entre os gêneros que compõem a tribo e entre as espécies de *Inca*.
2. Apresentar um estudo morfológico detalhado, com ênfase nos chifres clipeais dos machos das espécies de *Inca* e *Golinca*.
3. Mapear novos registros de ocorrência e atualizar as informações sobre a distribuição geográfica das espécies na região Neotropical.

3. MATERIAIS

3.1. Material examinado

Foram examinados 592 exemplares de Incini, incluindo espécimes pertencentes a outras 3 tribos de Cetoniinae (Trichiini, Osmodermatini e Cetoniini), utilizados como grupo externo para a análise filogenética. Os espécimes estudados foram provenientes de 8 instituições nacionais citadas abaixo. Dentre o material de Incini, foram examinados (quando localizados) ao menos parte dos tipos primários ou secundários, mesmo que o acesso tenha sido apenas através de imagens em alta resolução, das seguintes espécies: *Archedinus antoshkai* Seidel & Arriaga-Varela, 2018 (NMPC), *A. howdeni* Morón & Vaz-de-Mello, 2007 (CEMT), *A. relictus* Morón & Krikken, 1990 (MXAL), *Goliathus inscriptus* Kirby, 1819 (BMNH), *Goliathus fasciatus* Kirby, 1819 (BMNH), *Inca davisii* Waterhouse, 1877 (BMNH), *G. ishiharai* Nagai, 1994, *G. trevisani* Valois & Silva, 2015 (MPEG), *Inca burmeisteri* Burmeister, 1847 (MLUH), *I. besckii* Burmeister & Schaum, 1840 (MLUH), *I. clathrata quesneli* Boos & Ratcliffe, 1985 (BMNH), *I. rufipennis* Gory & Percheron, 1833 (MNHG), *I. sommeri* Westwood, 1844 (BMNH), *Trichius bonplandi* Gyllenhal, 1817 (NHRS).

Estão listados abaixo os nomes das coleções entomológicas, seguidas do acrônimo e nome do curador responsável pelo empréstimo/visita entre parênteses, os acrônimos seguem sempre que possível Evenhuis (2018): Setor de Entomologia da Coleção Zoológica, Univer-

sidade Federal do Mato Grosso, Cuiabá (**CEMT**, Fernando Vaz-de-Mello); Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, Universidade Federal do Paraná, Curitiba (**DZUP**, Lúcia Massutti de Almeida); Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (**FUZZB**, Luciano de Azevedo Moura); Museu Nacional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro (**MNRJ**, Marcela L. Monné); Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém (**MPEG**, Orlando Tobias); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (**MZSP**, Sônia A. Casari); Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana (**MZUEFS**, Freddy Bravo); Coleção Entomológica, Universidade Rural de Pernambuco, Recife (**UFRP**, Paschoal Grossi).

Demais coleções também citadas no estudo por terem fornecido fotos ou informações de material: Natural History Museum, Londres, Reino Unido (**BMNH**, Max Barclay, Michael Geiser); Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina (**MACN**, Arturo Roig Alsina); Zentralmagazin Naturwissenschaftlicher Sammlungen der Martin-Luther-Universität, Halle, Alemanha (**MLUH**, Karla Schneider); Musée d'Histoire Naturelle, Genebra, Suíça (**MNHG**, Giulio Cuccodoro); Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, França (**MNHN**, Antoine Mantilleri, Olivier Montreuil); Miguel Angel Morón Pesonal Collection, Xalapa, México (**MXAL**); Naturhistoriska riksmuseet, Estocolmo, Suécia (**NHRS**, Johannes Bergsten); Department of Entomology, National Museum, Praga, República Tcheca (**NMPC**, Lukáš Sekerka, Jiří Hájek); Zoologische Staatssammlung, Alemanha, Munique (**ZSM**).

4. MÉTODOS

4.1. Dissecções, Fotografias e Ilustrações

Foram realizadas dissecções para o estudo das peças bucais, cervix, asas posteriores, terminália feminina e masculina. Para isso os exemplares foram imersos em uma solução contendo água fervente e 5 gotas de detergente líquido por 40 a 60 minutos (dependendo do tamanho do espécime) para a hidratação e amolecimento da musculatura e áreas membranosas.

A retirada das peças bucais foi feita em etapas, destacando primeiro as maxilas. Para isso, foi aplicada uma força na região proximal do cardo com auxílio de um alfinete como alavanca. Após a retirada das maxilas, uma incisão foi feita no contato gula-lábio destacando essa peça inteira, deixando as mandíbulas visíveis. As mandíbulas foram retiradas da mesma

forma que as maxilas, aplicando uma força na região proximal do côndilo. O labro foi retirado com o auxílio de um estilete, desprendendo-o da face ventral do clipeo.

Para a retirada da asa posterior esquerda, o élitro foi posicionado e mantido aberto para facilitar a incisão feita circunscrevendo a base da pterália. Após a incisão, a asa foi destacada junto com a pterália, estendida e fixada com cola em um retângulo de cartolina.

O abdome foi retirado realizando duas incisões, uma na membrana intersegmentar entre as coxas e o abdome e outra no contato tórax-tergito I. Nas fêmeas, uma terceira incisão foi realizada em toda a extensão da membrana pleural para a retirada da genitália. Após a retirada do abdome, a terminália foi destacada. A genitália masculina foi separada do anel genital (esternito IX + espículo gastral) e o endofalo foi destacado do tégmen (falobase+parâmetros). Tanto o endofalo com a genitália feminina foram tratados com solução de hidróxido de potássio (KOH) a 10%, à temperatura ambiente por frações de 15 a 30 minutos até que as peças estivessem totalmente limpas. Após tratado, o endofalo foi extrovertido com uma incisão lateral em todo o tubo, distendido e montado em uma lâmina para o estudo em microscópio dos tipos de asperitos das ráspulas.

Os eдеagos destacados foram lavados em água, imergidas no álcool 70 %, e depois de secos, colados lateralmente pela falobase em triângulo de cartolina junto ao esternito IX e ao espículo gastral; o triângulo foi alfinetado junto ao espécime original. Outras estruturas como genitália feminina, endofalo e peças bucais, foram acondicionadas em microtubos de plásticos de 2,0 ml, contendo álcool 70 % ou glicerina e alfinetados junto ao exemplar.

Os espécimes foram examinados e dissecados utilizando os estereomicroscópios Zeiss Stemi SV 6 e Zeiss Discovery.V8. As fotografias foram feitas em camadas usando uma câmera Canon EOS Rebel T3i DSLR com uma lente Canon MP-E 65mm f/2.8 ou um estereomicroscópio Zeiss Discovery.V12 com uma câmera de visão Zeiss AxioCam MRc 5 acoplada, combinadas usando o software Zerene Image Stacker 1.04 (Zerene systems LLC, Richland, USA) e posteriormente tratadas com o software Adobe Photoshop CC 2015.5. As Ilustrações à traço foram realizadas com auxílio de uma câmara clara acoplada ao estereomicroscópio Leica Wild M10 e vetorizadas com o software Adobe Illustrator CC 2015.3.

4.2. Mapas e Distribuição geográfica

Os mapas foram criados a partir do software ArcMap 10.5 (Esri, ArcGIS Desktop 10.5) e editados com software Adobe Photoshop CC 2015.5. As localidades foram obtidas

pelos dados das etiquetas e por dados geográficos contidos na literatura. Para localidades sem coordenadas geográficas, foram utilizadas as coordenadas centroides de cada município, obtidas pelo software Google Earth Pro 7.3.1 e através de consultas ao GeoLocate (disponível em <http://www.museum.tulane.edu/geolocate/web/WebGeoref.aspx>). Além da divisão política da América Central e América do Sul, foram utilizados os shapes das divisões biogeográficas propostas por Morrone (2014), disponibilizadas por Löwenberg-Neto (2014) em <http://purl.org/biochartis/neo2014shp> (acessado em 27/07/2018).

4.3. Morfologia e Terminologia

Para caracterizar melhor as espécies, as razões das medidas de algumas estruturas foram tomadas quando necessário, sendo que a razão (**r**) é igual a largura sobre o comprimento de uma estrutura.

A terminologia geral para as estruturas segue principalmente Beutel & Lawrence (2005) atualizado por Lawrence *et al.* (2010).

Para a caracterização de determinadas peças, foi considerado que uma margem é “marginada”, ou “apresenta marginação” quando existe uma sutura, fileira de pontos ou deflexão paralela e adjacente à margem.

Chifres clipeais

Para as áreas dos chifres laterais do clipeo, foi seguida a terminologia de Bates (1889) e Boos & Ratcliffe (1985), com várias modificações, sendo algumas estruturas nomeadas pela primeira vez. O presente estudo definiu as áreas dos chifres clipeais da seguinte forma: margem posterior dorsal, margem interna dorsal, margem lateral dorsal, margem anterior interna, margem anterior externa, dente interno, dente externo e dente médio (Figs. 13, 16, 17).

Élitros

A terminologia usada para os élitros (estrias, interestrias, intervalos, calo distal e ângulo distal) é uma modificação de Endrödi (1985). Cada élitro possui uma estria adjacente a sutura elitral, além de outros 4 pares de estrias, cada par denominado estria dupla, sendo que o

espaço entre cada estria dupla é denominado intervalo, e o espaço entre cada estria de uma dupla é denominado interestria (Fig. 52).

Asperitos da rásputas

O termo rásputa foi usado pela primeira vez em Coca-Abia & Martín-Piera (1991), para nomear as áreas do endofalo cobertas por sensilas de diferentes formas e tamanho, e embora existam vários trabalhos sobre a morfologia das áreas do endofalo em Scarabaeidae (*e.g.* d’Hotman & Scholtz 1990a, 1990b, Micó & Galante 2000), ainda não existe uma padronização ou classificação para os tipos de asperitos das rásputas. Nesse estudo, a forma dos asperitos das rásputas foi descrita da seguinte forma: simples curta; simples longa; composta curta; composta longa (Figs. 60, 61).

4.4. Levantamento de caracteres e construção da matriz

A matriz de caracteres foi construída em formato “NEXUS” (.nex ou .nxs) a partir da web application MorphoBank Version 3.0 (disponível em <https://morphobank.org/index.php>), e exportada para o formato “TNT” (.tnt). O arquivo “TNT” gerado ao final da construção da matriz pode ser editado por qualquer editor simples de texto ao mudar a extensão do arquivo de “.tnt” para “.txt”. A inativação de caracteres autapomórficos foi feita através do software Notepad++ 7.4.2. Para isso, foi incluído ao final da matriz, a linha de comando *cocode JN*; sendo o “N” o número dos caracteres desejados. Dessa forma, as autapomorfias não foram utilizadas para a análise cladística, mas foram plotadas no cladograma final apenas por mérito informativo e para melhor caracterização dos terminais.

O levantamento dos caracteres fenotípicos seguiu o método de codificação redutiva/contingente (Strong & Lipscomb 1999; Brazeau 2011), de forma a produzir uma maior resolução final e evitar falsos agrupamentos. Os estados inaplicáveis gerados a partir da codificação redutiva/contingente foram considerados com um impacto ínfimo, produzindo topologias estáveis e bem suportadas, conforme demonstrado em diversos estudos (*e.g.* Gatesy *et al.* 2002; Thomson & Shaffer 2010; Hinchliff & Roalson 2013). A codificação dos caracteres foi realizada com algoritmos heurísticos, utilizando caracteres binários, e multiestados considerados como não-aditivos (não-ordenados), por considerar que desta forma, todas as vias de transformação possuem o mesmo custo (ou seja, um passo). Caracteres inaplicáveis e desconhecidos (*missing data*) foram codificados por “-” e “?”, respectivamente (Strong & Lips-

comb 1999). Os estados foram representados por símbolos, em geral algarismos contados a partir do zero (estados 0, 1, 2, etc). Não faz diferença se o estado for representado por “-”, “+”, “0” ou “1” (Brazeau 2011), sendo assim, o estado “0” de um dado caráter não representa necessariamente uma plesiomorfia. A estrutura lógica usada para a apresentação dos caracteres segue um plano modificado de Sereno (2007), na qual a construção do enunciado dos caracteres utiliza componentes lógicos fundamentais para o enunciado de um caráter fenotípico, *i.e.*, localizador, variável, variante (ou estado) e qualificador (para caracteres que utilizam parâmetro de comparação da variável).

Figura 6. Modelo para construção de enunciado de caracteres utilizado na análise. L¹= localizador primário, L²= localizador secundário, V= variável, v= estado ou variante. Modificado de Sereno (2007).

4.5. Análise cladística

Para a obtenção da hipótese filogenética, foi utilizado o conceito da sistemática filogenética (Henning 1966) segundo a metodologia sintetizada por Amorim (2002) dentre outros. As hipóteses de homologia foram, pelo menos em um primeiro momento, consideradas com base na semelhança e posicionamento das estruturas (De Pinna 1991). A polarização de caracteres foi realizada comparando as condições encontradas dentro do grupo interno e externo (Nixon & Carpenter 1993; Amorim 2002).

O critério de otimalidade usado na análise foi o da máxima parcimônia (MP), muito embora, ainda exista certo debate sobre o método de otimalidade mais adequado para uma análise filogenética com dados fenotípicos. Goloboff *et al.* (2017) compararam o desempenho de análises sob 3 diferentes critérios de otimalidade: máxima parcimônia (MP), máxima verossimilhança (maximum likelihood; ML) e inferência Bayesiana (BI), e concluíram que a

MP é atualmente o principal critério de otimalidade utilizado em análises de dados fenotípicos.

A análise cladística foi executada pelo software TNT – *Tree analysis using New Technology* 1.5 (Goloboff *et al.* 2008), utilizando o método de busca exaustiva (**IE** – *Implicit Enumeration*) com pesagem igualitária (**EW** – *equal weights*). O algoritmo de enumeração implícita ou **branch-and-bound** garante que as árvores mais curtas (*i.e.*, mais parcimoniosas ou com menor número de transformações) sejam encontradas, a partir do conjunto de dados analisado. A busca com pesagem igualitária de caracteres (EW) foi implementada através da opção *Implicit enumeration* no menu *Analyse* com a caixa de diálogo *Collapse trees after the search* selecionada antes da execução da busca (caminho: **Analyse** > **Implicit enumeration** > **Collapse trees after the search**), essa última opção faz com que os nós artificialmente resolvidos não suportados por nenhuma sinapomorfia sejam corretamente colapsados afim de não gerar falsos agrupamentos. Após a finalização da busca, um conjunto de informações com os principais resultados obtidos como o tipo de busca empregado, tempo transcorrido da busca e o valor do *score* é exibido no *text buffer* do software (Fig. 7).

```
Reading from C:\Users\RAFA-PC\Desktop\Analise Cladistica de Incini.tnt
Matrices will be read as alpha-numeric data
Matrix space: allocate for up to 8 states
'File output by Morphobank v3.0 (http://www.morphobank.org); 2018-11-30 15.53.36'
Matrix (213x18, 8 states). Memory required for data: 0.07 Mbytes
Auto-collapse searches is ON
Implicit enumeration, 1 trees found, score 363.
Time 24.64 secs.
```

Figura 7. *Text buffer* do TNT, apresentando a síntese dos principais resultados obtidos após uma busca com pesagem igualitária de caracteres (EW).

Anteriormente a pesagem igualitária, foram feitas análises preliminares com pesagem implícita de caracteres (**IW** – *implied weighting*) com valores diferentes de K (1, 2, 3, 4, 5, 10, 20, 40, 80, 160). Como resultado, foi sempre recuperada uma árvore mais parcimoniosa, com a mesma topologia e o mesmo número de passos e índices obtidos pela análise feita com pesagem igualitária. Por apresentarem os mesmos resultados, a análise foi implementada utilizando a pesagem igualitária de caracteres.

O suporte de Bremer relativo (= *relative fit difference*; Goloboff & Farris 2001) foi usado como índice de suporte de ramos. O suporte de um clado é resultado da interação entre os caracteres que favorecem e daqueles que contradizem um agrupamento (Goloboff & Farris 2001; Goloboff *et al.* 2003). O suporte de Bremer absoluto (Bremer 1994) mede a quantidade

absoluta de evidências favoráveis à existência de um clado. Uma grande desvantagem desse método, no entanto é que ele nem sempre reflete de maneira adequada a quantidade relativa de evidências contraditórias e favoráveis à existência de um clado (Goloboff & Farris 2001). No suporte de Bremer absoluto, um grupo suportado por 2 caracteres não contraditórios é melhor suportado do que um grupo suportado por 100 caracteres e contraditório por 98. No primeiro caso entretanto, encontra-se um grupo relativamente bem suportado em relação ao segundo, que possui tantas evidências favoráveis para o grupo quanto contrárias. Esse problema é diminuído com o suporte de Bremer relativo, que é expresso como um fator variando entre 0 e 1 (ou 0 e 100%), no qual leva em consideração a quantidade de evidências favoráveis e contrárias à existência de um clado, ou seja, se o valor do índice de suporte for de 80, isso indica que há 80% de evidência favorável e 20% de evidência contrária a monofilia do grupo.

Os índices foram calculados e executados pelo TNT. O processo de busca de árvores sub-ótimas foi feito acrescentando o número de passos de 1 a 10. Para isso foi executada a linha de comando *sub 1 hold 2000; bb=tbr fillonly; unique**, sendo “*sub*” o número de passos extras, e “*hold*” o número máximo de árvores sub-ótimas que serão retidas na memória como os passos extras e “*unique**” o comando que descarta as árvores duplicadas. Na maioria dos casos, é comum busca de árvores sub-ótimas com até 5 ou no máximo 10 passos extras. Nessa análise foi utilizado 10 passos extras (*sub*), alterando o valor dos passos e das árvores retidas na memória (*hold*) i.e., 1/2000; 2/4000; 3/6000; 4/8000; 5/10000; 6/12000; 7/14000; 8/16000; 9/18000; 10/20000. Os índices foram apresentados no *text buffer*, acessando aba *Bremer supports* no menu *Trees*, com as caixas de diálogo “*relative supports*” e “*use only trees within absolute support*” marcadas (caminho: ***Trees > Bremer supports***). O índice do clado que incluiu todos os táxons exceto o terminal de enraizamento foi sucedido de um (?), que indica que o índice não se aplicou a esse clado em questão, uma vez que ele sempre será recobrado em função do enraizamento. O índice sucedido por um (>) indica que o valor é possivelmente maior que o mostrado.

As otimizações ACCTRAN – transformação acelerada (*accelerated transformations ou fast optimization*) e a DELTRAN – transformação atrasada (*delayed transformations ou slow optimization*), e os cálculos de índices (IC, ic= índice de consistência e IR, ir= índice de retenção) e a análise de evolução dos caracteres foi implementada através do software Winclada 1.00.08 (Nixon 2002). A otimização ACCTRAN foi usada prioritariamente na maioria dos caracteres neomórficos, uma vez que essa preserva as hipóteses de homologia entre as

estruturas, favorecendo o surgimento antecipado de uma transformação evolutiva. A otimização DELTRAN foi utilizada apenas nos casos em que um caráter em determinado clado apresentou um ou mais terminais com estado não observado. A otimização utilizada, juntamente com os índices e o número de passos (P=) de um caráter, foram apresentados ao lado do enunciado de cada caráter, exceto nos casos de caracteres autapomórficos.

O cladograma final gerado pelo Winclada foi editada pelo software Adobe Illustrator CC 2015.3 para a inclusão dos índices de suporte e indicação dos grupos para construção das pranchas.

4.6. Táxons Terminais

As 15 espécies que compõe a tribo Incini estão incluídas no grupo-interno da análise.

O grupo-externo é formado por *Trichius fasciatus* (Linnaeus, 1758) (Trichiini), *Osmoderma eremita* Scopoli, 1763 (Osmodermatini) e *Cetonia aurata* (Linnaeus, 1758) (Cetoniini), sendo as três espécies tipo dos gêneros e estes gêneros são nominotípicos para as tribos. A escolha dos táxons que compõem o grupo-externo foi realizada com base em estudos filogenéticos anteriores que incluíam espécies de Incini, e que apontaram a parafilia de Trichiini (e.g Morón & Vaz-de-Mello 2007; Micó *et al.* 2008; Šípek *et al.* 2009, 2012, 2016). *Trichius fasciatus* foi o táxon designado para o enraizamento das árvores, pois foi sempre recuperado como externo aos clados de Cetoniinae nas análises acima citadas, levando em conta os terminais utilizados pelo presente trabalho.

A soma do grupo-interno e grupo-externo totalizou os 18 terminais incluídos na análise. As espécies que compõem a tribo Incini (incluindo os sinônimos), distribuição geográfica e depósito dos tipos primários são apresentados na **Tabela 2**.

Tabela 02. Espécies que compõem a tribo Incini (incluindo os sinônimos), distribuição e depositório dos tipos primários (continua).

espécie	distribuição	tipo	depositório
<i>Archedinus</i> Morón & Krikken, 1990			
<i>A. antoshkai</i> Seidel & Arriaga-Varela, 2018	Honduras	<i>Archedinus antoshkai</i> Seidel & Arriaga-Varela, 2018	NMPC - Holótipo ♀
<i>A. howdeni</i> Moron & Vaz-de-Mello, 2007	México	<i>Archedinus howdeni</i> Moron & Vaz-de-Mello, 2007	MXAL - Holótipo ♀
<i>A. relictus</i> Moron & Krikken, 1990*	México	<i>Archedinus relictus</i> Moron & Krikken, 1990	MXAL - Holótipo ♀
<i>Coelocratus</i> Burmeister & Schaum, 1841			
<i>C. rufipennis</i> (Gory & Percheron, 1833)*	Brasil	<i>Inca rufipennis</i> Gory & Percheron, 1833	MNHG - Lectótipo ♂
<i>Golinca</i> Thomson, 1878			
<i>G. bifrons</i> (Olivier, 1789)*		<i>Cetonia bifrons</i> Olivier, 1789	Não localizado
<i>G. davisii</i> (Waterhouse, 1877) sin. nov.	Bolívia, Brasil, Colômbia, Costa Rica, Equador, Guiana Francesa, Peru	<i>Inca davisii</i> Waterhouse, 1877	BMNH - Holótipo ♀
<i>G. ishiharai</i> Nagai, 1994 sin. nov.		<i>Golinca ishiharai</i> Nagai, 1994	Parátipo
<i>G. trevisani</i> Valois & Silva, 2015 sin. nov.		<i>Golinca trevisani</i> Valois & Silva, 2015	MPEG ♂
<i>Inca</i> LePeletier & Serville, 1828			
<i>I. axeli</i> sp. nov.	Sul do Brasil	<i>Inca axeli</i> sp. nov.	MZSP ♂
<i>I. besckii</i> Burmeister & Schaum, 1840	Sul e Sudeste do Brasil	<i>I. besckii</i> Burmeister & Schaum, 1840	Possíveis síntipos em MLUH
<i>I. bonplandi</i> (Gyllenhal, 1817)		<i>Trichius bonplandi</i> Gyllenhal, 1817	NHRS ♂ - Síntipo
<i>Goliathus fasciatus</i> Kirby, 1819		<i>Goliathus fasciatus</i> Kirby, 1819	BMNH ♂ - Síntipo
<i>Goliathus inscriptus</i> Kirby, 1819	Argentina, Centro-Oeste, Sul e Sudeste do Brasil, Paraguai	<i>Goliathus inscriptus</i> Kirby, 1819	BMNH ♂ - Síntipo
<i>Goliathus tricusps</i> Drapiez, 1820		<i>Goliathus tricusps</i> Drapiez, 1820	Não localizado
<i>Inca serricollis</i> LePeletier & Serville, 1828		<i>Inca serricollis</i> LePeletier & Serville, 1828	Não localizado
<i>Inca tapujo</i> Perty, 1830		<i>Inca tapujo</i> Perty, 1830	Possíveis síntipos em ZSM

* Espécie-tipo do gênero

Tabela 02. Espécies que compõem a tribo Incini, (incluindo os sinônimos), distribuição e depositório dos tipos primários (final).

espécie	distribuição	tipo	depositório
<i>I. burmeisteri</i> Burmeister, 1847	Brasil (Minas Gerais e Rio de Janeiro)	<i>Inca burmeisteri</i> Burmeister, 1847	Possíveis sítios em MLUH
<i>I. clathratus</i> (Olivier, 1792)*		<i>Cetonia clathrata</i> Olivier, 1792	Possíveis sítios em MNHN
<i>Cetonia ynca</i> Weber, 1801	Argentina, Brasil, Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana Francesa, Peru	<i>Cetonia ynca</i> Weber, 1801	Não localizado
<i>Inca fabricii</i> Perty, 1830		<i>Inca fabricii</i> Perty, 1830	Possível sítio em ZSM ♂
<i>Inca weberi</i> LePeletier & Serville, 1828		<i>Inca weberi</i> LePeletier & Serville, 1828	#
<i>I. quesneli</i> Boos & Ratcliffe, 1985 stat. nov.	Brasil (Bahia, Espírito Santo e Pernambuco), Trindade e Tobago	<i>Inca clathrata quesneli</i> Boos & Ratcliffe, 1985	BMNH ♂
<i>I. sommeri</i> Westwood, 1844	Belize, Colômbia, Costa Rica, Equador, Guatemala, Honduras, México, Nicarágua, Panamá	<i>Inca sommeri</i> Westwood, 1844	BMNH ♀ - Sítio
<i>I. irroratus</i> Chevrolat, 1833	Brasil (Rio de Janeiro)	<i>Ynca irrorata</i> Chevrolat, 1833	Possivelmente em MNHN
<i>I. pulverulentus</i> (Olivier, 1789)	Argentina, Centro-Oeste, Sul e Sudeste do Brasil, Paraguai	<i>Cetonia pulverulenta</i> Olivier, 1789	MNHN
<i>Goliath barbicorne</i> Latreille, 1816		<i>Goliath barbicorne</i> Latreille, 1816	MNHN
<i>Pantodinus</i> Burmeister, 1847			
<i>P. kugli</i> Burmeister, 1847*	Guatemala, México	<i>Pantodinus kugli</i> Burmeister, 1847	Possível sítio em MNHG ♂
<i>Jeannelosis auriculatus</i> Bourgin, 1945		<i>Jeannelosis auriculatus</i> Bourgin, 1945	MNHN - Holótipo ♀

* Espécie-tipo do gênero. #, *Inca weberi* tem a mesma série tipo de *C. ynca*, pois trata-se de um nome substituto não justificado para o sinônimo sênior.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1. Lista de Caracteres

Foram levantados 213 caracteres fenotípicos, sendo que 187 se mostraram informativos e foram utilizados na análise filogenética. Os 26 caracteres restantes (7, 8, 26, 28, 30, 31, 51, 53, 54, 73, 82, 108, 110, 112, 124, 131, 137, 146, 147, 148, 149, 183, 185, 188, 190, 194) correspondem as autapomorfias de vários terminais. Imprescindível para alguns caracteres contingentes, a inclusão das autapomorfias ajuda a caracterizar os terminais e teve como objetivo adicionar informações sobre os gêneros e as espécies.

Todos os caracteres levantados são binários, com exceção de 4 caracteres multiestados não ordenados (24, 48, 58, 205).

A codificação reduativa/contingente resultou em 39 caracteres contingentes (caracteres dependentes entre colchetes e precedido do respectivo caráter inclusivo): 4 [5–6], 20 [21], 27 [28–43], 50 [51–52, 55], 62 [63], 72 [73], 79 [80], 86 [87–88], 99 [100–101], 103 [104–106], 119 [120], 122 [123], 126 [127], 130 [131], 159 [160], 200 [201–202], 203 [204]. A variação dos 213 caracteres obtidos (informativos + autapomorfias) para cada terminal, está resumida na matriz de caracteres (p.111–121).

A polarização dos caracteres segue a seguinte ordem, crânio (0–12), apêndices cefálicos (13–69), protórax (70–95), perna anterior (96–112), mesotórax (113–127), élitro (128–145), perna média (146–154), metatórax (155), perna posterior (156–160), abdome (161–191), terminália (192–212). Dos 213 caracteres levantados, 189 são atribuídos aos machos e 24 são exclusivos para as fêmeas.

Crânio

0. Fronte, área média longitudinal, superfície cerosa, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 30 B–H).

1. Fronte, área pósteromediana, superfície cerosa, fêmea [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 28 F–L).

2. Fronte, área supraocular, pontuação, máculas cerosas, macho

(0) ausentes;

(1) presentes (Fig. 30 G).

Estado (1) quando máculas cerosas cobrem toda a pontuação. Quando os pontos estão próximos, a superfície pode apresentar o aspecto de uma grande mácula heterogênea cobrindo parcialmente ou totalmente a região lateral próxima da base do *canthus*.

3. Fronte, pontuação lateral, máculas cerosas, macho [p=3, ic=33, ir=50, ACCTTRAN]

(0) ausentes;

(1) presentes.

4. Fronte, pontuação pósteromediana [p=2, ic=50, ir=0]

(0) ausente;

(1) presente.

5. Fronte, pontuação pósteromediana, máculas cerosas, macho [p=3, ic=33, ir=33]

(0) ausentes;

(1) presentes.

Caráter contingente de 4 [ausência/presença de pontuação pósteromediana na fronte].

6. Fronte, pontuação pósteromediana, máculas cerosas, fêmea

(0) ausentes;

(1) presentes.

Caráter contingente de 4 [ausência/presença de pontuação pósteromediana na fronte].

7. Fronte, sutura epistomal, porção mediana, macho
- (0) indistinta;
- (1) distinta.
- Estado (1) é autapomorfia de *I. besckii*.
8. Fronte, sutura epistomal, porção mediana, fêmea
- (0) indistinta;
- (1) distinta.
- Estado (1) é autapomorfia de *I. besckii*.
9. Fronte, sutura epistomal, porção lateral, macho [p=4, ic=25, ir=25]
- (0) indistinta;
- (1) distinta (Fig. 30).
- Porção lateral da sutura epistomal localizada próxima à base do *canthus*.
10. Fronte, sutura epistomal, porção lateral, fêmea [p=2, ic=50, ir=66, ACCTTRAN]
- (0) indistinta (Fig. 28 A, B, D);
- (1) distinta (Fig. B, E–L).
11. Fronte, processo pósteromediano, macho [p=2, ic=50, ir=50, ACCTTRAN]
- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 30 A, G, H).
12. Gena, *canthus*, forma [p=1, ic=100, ir=100]
- (0) arqueada (Fig. 28 A–C);
- (1) angulada (Figs. 28 D–L, 30).

Estado (1) quando a margem externa apresenta um ou mais ângulos projetados e geralmente com limite dorso-frontal distinto. Em *Trichus fasciatus* a margem externa possui o limite dorso-frontal distinto e projetado, mas não apresenta nenhuma formação aqueada em toda a extensão da margem externa. *Coelocratus rufipennis* possui limite dorso-frontal distinto e projetado, os ângulos possuem forma arredondada, passando a impressão que a margem possui forma arqueada, no entanto, devido ao conjunto de características dentro do mesmo estado de caráter a espécie foi codificado com o estado 1. Krikken (1984) foi o primeiro a apresentar uma diagnose para as espécies de Incini por compartilharem uma forma característica do *canthus*, muito embora esse caráter não tenha sido usado em estudos filogenéticos recentes (e.g. Móron & Vaz-de-Mello 2007; Micó *et al.* 2008; Sípek *et al.* 2009; Šípek *et al.* 2016).

Apêndices cefálicos

13. Clípeo, área posterior, superfície cerosa, fêmea [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 28 K, L).

14. Clípeo, pontuação póstero-lateral, máculas cerosas, fêmea

(0) ausentes;

(1) presentes.

15. Clípeo, disco, forma, fêmea [p=2, ic=50, ir=80]

(0) côncava;

(1) convexa (Fig. 29 A–C, H–J).

16. Clípeo, processo ântero-mediano, fêmea [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 29 H–J).

17. Clípeo, face frontal, comprimento, fêmea [p=1, ic=100, ir=100]

- (0) curto;
- (1) longo.
- 18.** Clípeo, margem ântero-dorsal, forma, fêmea [p=1, ic=100, ir=100]
- (0) Emarginada (Fig. 28 A, B);
- (1) reta ou arredondada.
- 19.** Clípeo, ângulos anteriores, forma, fêmea [p=2, ic=50, ir=83]
- (0) arredondada;
- (1) acuminada.
- 20.** Clípeo, margem ântero-dorsal, dente médio, fêmea [p=3, ic=33, ir=50, DELTRAN]
- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 29 E–I).
- 21.** Clípeo, margem ântero-dorsal, dente médio, forma [p=1, ic=100, ir=100, DELTRAN]
- (0) arredondada;
- (1) acuminada.
- Caráter contingente de 20 [ausência/presença do dente médio da margem ântero-dorsal]
- 22.** Clípeo, margem ântero-dorsal, deflexão, fêmea [p=1, ic=100, ir=100]
- (0) ausente;
- (1) presente.
- 23.** Clípeo, margem lateral, limite [p=1, ic=100, ir=100]
- (0) indistinto;

(1) distinto.

24. Clípeo, margem ântero-ventral, forma, fêmea [p=3, ic=66, ir=0, DELTRAN]

(0) sinuosa;

(1) emarginada;

(2) arredondada.

25. Clípeo, margem ântero-ventral, sinuosidade, fêmea [p=1, ic=100, ir=100, DELTRAN]

(0) fraca;

(1) forte.

26. Clípeo, disco, chifre médio, macho

(0) ausente;

(1) presente (Figs. 30 I).

Estado (1) é autapomorfia de *Pantodinus klugi*.

27. Clípeo, área distal, chifres laterais, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausentes;

(1) presentes (Fig. 30 A–H).

28. Clípeo, chifres laterais, face dorsal, orientação

(0) paralelos;

(1) divergentes.

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais]. Estado (0) é autapomorfia de *Golinca bifrons*.

29. Clípeo, chifres laterais, emarginação proximal [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 30 G, H).

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais]. Estado (1) observado quando o limite pósterio-dorsal do chifre apresenta área proximal emarginada.

30. Clípeo, chifres laterais, margem pósterio-dorsal interna, área média

(0) indistinta (Fig. 30 A);

(1) distinta.

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais]. Estado (0) é autapomorfia de *Golinca bifrons*.

31. Clípeo, chifres laterais, margem pósterio-dorsal interna, projeção da área média

(0) ausente (Fig. 8 A);

(1) presente (Fig. 8 B–C).

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais]. Estado (0) é autapomorfia de *Inca pulverulentus*.

32. Clípeo, chifres laterais, margem pósterio-dorsal interna, área média, forma [p=1, ic=100, ir=100]

(0) truncada (Fig. 8 B);

(1) arredondada (Fig. 8 A, C).

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais].

Figura 8. Margem póstero-dorsal interna dos chifres laterais. Seta indicando a área média. **A.** *Inca pulverulentus*; **B.** *I. clathratus*; **C.** *I. bonplandi*.

33. Clípeo, chifres laterais, margem dorso-lateral, dente médio [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 30–31 D–F).

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais].

34. Clípeo, chifres laterais, margem interna-dorsal [p=3, ic=33, ir=0, ACCTTRAN]

(0) indistinta (Fig. 30 A, B, H);

(1) distinta (Fig. 30 C–G).

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais].

35. Clípeo, chifres laterais, margem interna-dorsal, forma [p=3, ic=33, ir=0, ACCTTRAN]

(0) truncada ou afilada;

(1) arredondada e afilada (Figs 30 E, H, 15 A, C)

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais]. Estado (0) quando a margem interna-dorsal não alcança a face distal dos chifres laterais, podendo apresentar forma truncada ou afilada. Estado (1) quando a margem interna-dorsal é arredondada e estreita-se até a margem dos dentes da face distal.

36. Clípeo, chifres laterais, face distal, margem ântero-dorsal interna [p=2, ic=50, ir=0]

(0) indistinta;

(1) distinta (Fig. 15 B, 30 A).

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais]. Estado (1) quando a margem ântero-dorsal interna é distinta e alcança a margem do dente interno da face distal.

37. Clípeo, chifres laterais, face distal, margem ântero-dorsal externa [p=3, ic=33, ir=0]

(0) indistinta;

(1) distinta. (Fig. 30 A, C, F)

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais]. Estado (1) quando a margem ântero-dorsal interna é distinta e alcança a margem do dente externo da face distal.

38. Clípeo, chifres laterais, dente externo da face distal

(0) ausente (Fig. 30 B);

(1) presente.

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais].

39. Clípeo, chifres laterais, face interna, cerdas da área posterior

(0) ausentes ou inconspícuas (Fig. 30 A);

(1) presentes.

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais]. Estado (0) é autapomorfia de *Golinca bifrons*.

40. Clípeo, chifres laterais, face interna, cerdas da área anterior [p=2, ic=50, ir=0, ACC-TRAN]

(0) ausentes ou inconspícuas;

(1) presentes (Fig. 32 B, F).

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais].

- 41.** Clípeo, chifres laterais, face frontal, sulco longitudinal, área posterior [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente (Fig. 32 A, B);

(1) presente.

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais].

- 42.** Clípeo, chifres laterais, face frontal, sulco longitudinal, área média [p=2, ic=50, ir=66, ACCTTRAN]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 32 C, D, F).

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais].

- 43.** Clípeo, chifres laterais, face frontal, sulco longitudinal, cerdas da área posterior [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausentes;

(1) presentes (Fig. 32 E, F).

Caráter contingente de 27 [ausência/presença de chifres laterais].

- 44.** Antena, clava, forma, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) fusiforme (Fig. 33 B);

(1) reniforme (Fig. 33 A).

- 45.** Antena, clava, comprimento, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) curta (Fig. 33 B);

- (1) longa (Fig. 33 A).
46. Labro, forma, macho [p=1, ic=100, ir=100]
- (0) transverso;
- (1) alongado (Fig. 34 D–E).
47. Labro, margem anterior, forma [p=1, ic=100, ir=100]
- (0) não parabólica;
- (1) parabólica (Figs. 34 J–K)
- Estado (0) quando a margem anterior apresenta forma arredondada e emarginada.
48. Labro, margem anterior, área media, forma, macho [p=5, ic=40, ir=40]
- (0) emarginada;
- (1) denteada (Fig. 34 I);
- (2) arredondada (Fig. 34 D, E, K).
- Estado (1) é autapomorfia de *Inca axeli* **sp.nov.**
49. Labro, emarginação, macho [p=1, ic=100, ir=100, DELTRAN]
- (0) forte (Fig. 34 A–C);
- (1) fraca.
50. Epifaringe, cerdas da área média anterior, macho [p=1, ic=100, ir=100, ACCTTRAN]
- (0) longas;
- (1) curtas.
51. Mandíbulas, prosteca, macho
- (0) ausente (Fig. 9 A);

(1) presente.

Estado (0) é autapomorfia de *Pantodinus kugli*. Não foi possível estudar peças bucais de todas as espécies por limitação de material disponível. Nel & Scholtz (1990) apresentaram um estudo da morfologia comparada das peças bucais dos adultos de 257 gêneros de Scarabaeoidea. Para Incini os autores utilizaram as peças bucais de *Pantodinus kugli*, que possui a seguinte morfologia: epifaringe reduzida; mandíbulas sem prosteca; molares assimétricos (superfície concava ou convexa); palpos maxilares com quatro palpômeros. Para *P. klugi*, os estados de alguns caracteres das peças bucais foram plotados com base no trabalho de Nel & Scholtz (1990; Fig. 9 A)

Figura 9. Peças bucais de *P. kugli*. A. maxila; B. mandíbulas. Legendas **cardo ard**. área distal do cardo; **cardo arp**. área proximal do cardo (Modificado de Nel & Scholtz 1990). Escala 1 mm.

52. Mandíbulas, prosteca, margem lateral anterior, forma, macho [p=1, ic=50, ir=0, ACC-TRAN]

(0) arredondada (Fig. 35 A, M);

(1) emarginada (Fig. 35, E, I).

Caráter contingente de 51 [ausência/presença da prosteca]

53. Mandíbulas, dente incisivo, margem anterior, forma, macho

(0) larga (Fig. 35 E, I, M);

(1) estreita (Fig. 35 A).

Estado (1) é autapomorfia de *Trichius fasciatus*.

54. Mandíbulas, dente incisivo, área dorsal anterior, pilosidade, macho

(0) ausente;

(1) presente.

Estado (1) é autapomorfia de *Golinca bifrons*.

55. Mandíbulas, dente incisivo, área livre de prosteca, comprimento, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) longo (Fig. 35 A, E);

(1) curto (Fig. 35 I, M).

Região do incisivo, acima da margem anterior da prosteca. Caráter contingente do 51 [presença/ausência da prosteca].

56. Mandíbula direita, dente molar, ápice, macho [p=2, ic=50, ir=0, ACCTTRAN]

(0) convexo (Fig. 35 B, N, O);

(1) plano (Fig. 35 F, J).

57. Mandíbula direita, dente molar, área estriada, macho [p=2, ic=50, ir=75, ACCTTRAN]

(0) indistinta;

(1) distinta (Fig. 35 N–O)

Estado (0) quando não é possível distinguir as estrias sob magnificação menor que 4.0x.

- 58.** Mandíbula direita, dente molar, área anterior, forma, macho [p=3, ic=66, ir=0, DELTRAN]

(0) arredondada (Fig. 35 C, N, O);

(1) obliquamente truncada (Fig. 35 K);

(2) perpendicularmente truncada (Fig. 35 G).

- 59.** Mandíbula direita, dente molar, área posterior, forma, macho [p=1, ic=100, ir=100, DELTRAN]

(0) emarginada (Fig. 35 C, G, K);

(1) arredondada (Fig. 35 N, O).

- 60.** Maxila, cardo, área distal, comprimento, macho [p=2, ic=50, ir=0]

(0) curto ($r < 4$, Fig. 36 C);

(1) longo ($r > 4$).

- 61.** Maxila, estipe, placa ventral, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) separada da placa externa;

(1) fundida à placa externa.

Estado (1) quando a placa ventral está fundida à placa externa, mesmo que os limites entre elas estejam distintos.

- 62.** Maxila, dente da lacínia, macho [p=3, ic=33, ir=0, ACCTTRAN]

(0) ausente;

(1) presente (Figs. 10 B, 36 C).

63. Maxila, dente da lacínia, forma, macho

(0) arredondada;

(1) aguda (Fig. 36 C).

Caráter contingente de 62 [ausência/presença do dente da lacínia]. Estado (1) é autapomorfia de *Osmoderma eremita*.

64. Maxila, gálea, orientação, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) direcionada anteriormente (Fig. 36 A–C);

(1) direcionada internamente (Fig. 36 D).

Estado (0) quando a margem anterior da gálea é paralela ao eixo longitudinal da estipe. Estado (1) quando a margem anterior da gálea é transversal ou oblíqua ao eixo longitudinal do estipe.

65. Maxila, gálea, comprimento, macho [p=2, ic=50, ir=80]

(0) curto (Fig. 36 A–C);

(1) longo (Fig. 36 D).

66. Maxila, gálea, área distal, tufo de cerdas, macho

(0) ausente;

(1) presente.

Estado (0) é autapomorfia de *Archedinus relictus* (Fig. 10 B).

Figura 10. Peças bucais de *Archedinus relictus*. A. Lábio e hipofaringe; B. Máxila; C. Mandíbula. **cardo arp**, área proximal (Modificado de Morón e Krikken 1990). Escala 0.25 mm.

67. Maxila, gálea, área distal, forma, macho [p=2, ic=, ir=0, ACCTTRAN]

(0) arredondada;

(1) acuminada.

68. Lábio, forma, macho [p=3, ic=33, ir=50, DELTRAN]

(0) transversa (Figs. 10 A, 37 D–I);

(1) alongada (Fig. 37 A–C).

69. Lábio, mento, margem anterior, forma, macho [p=2, ic=50, ir=0]

(0) arredondada (Fig. 37 A–B);

(1) emarginada.

Protórax

70. Pronoto, superfície cerosa [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente (Fig. 48 A–F);

(1) presente (Fig. 48 G–L).

Ricchiardi (2002), redescreveu *Coelocratus rufipennis* e disponibilizou uma chave de identificação para os 5 gêneros de Incini. O autor considerou a presença de superfície cerosa apenas para o gênero *Inca*. No presente trabalho foi observado que *C. rufipennis* apresenta uma camada de secreção cerosa de coloração escura (da mesma cor do tegumento) na superfície do pronoto (Fig. 48 G), desta forma a espécie foi codificada com o estado (1).

71. Pronoto, pontuação, marcação [p=1, ic=100, ir=100]

(0) fraca;

(1) forte (Fig. 48 D, E).

72. Pronoto, pontuação, cerda associada [p=3, ic=33, ir=50, ACCTTRAN]

(0) ausente (Fig. 48 B, C, G, H);

(1) presente (Fig. 48 A, D, I-).

73. Pronoto, pontuação, cerda associada, comprimento

(0) curta;

(1) longa (Fig. 48 A).

Caráter contingente de 72 [ausência/presença de cerda na pontuação do pronoto]. Estado (1) quando o comprimento das cerdas da pontuação são o dobro do espaço entre os pontos. Autapomorfia de *Trichius fasciatus*, que apresenta cerdas longas na pontuação setígera de diferentes partes do corpo. No tórax, estas cerdas longas estão presentes no pronoto, hipômero, prosterno e no meso-metaventrilo.

74. Pronoto, pontuação, mácula cerosa [p=2, ic=50, ir=80]

(0) ausente (Fig. 48 A-C, F, H);

(1) presente.

75. Pronoto, pontuação do disco, área lateral [p=3, ic=33, ir=66, ACCTTRAN]

(0) esparsa (Fig. 48 J–K);

(1) densa.

76. Pronoto, pontuação do disco, área média [p=4, ic=25, ir=0]

(0) densa;

(1) esparsa (Fig. 48 F, G, L).

No estado (0) a pontuação da área média pode formar uma faixa densa e confluyente de pontos; em *Inca clathratus*, *I. quesneli* e *I. sommeri*, essa faixa cobre toda à extensão do pronoto (Fig. 48 K).

77. Pronoto, cicatriz, macho [p=4, ic=25, ir=50]

(0) indistinta;

(1) distinta (Fig. 48 C, E, G, L).

Estado (0) quando a cicatriz do pronoto está ausente ou indistinta. Em algumas espécies de *Inca*, a área da cicatriz pode estar indistinta pela pontuação densa e confluyente similar a da área média do pronoto.

78. Pronoto, foveas látero-mediais [p=3, ic=33, ir=60]

(0) indistintas;

(1) distintas (Fig. 48 D, E, G, H, J).

79. Pronoto, disco, sulco longitudinal [p=3, ic=33, ir=33, ACCTTRAN]

(0) ausente (Fig. 48 A, C, F, G);

(1) presente.

80. Pronoto, disco, sulco longitudinal, marcação [p=2, ic=50, ir=75, DELTRAN]

(0) fraca;

(1) forte.

Caráter contingente de 79 [ausência/presença do sulco longitudinal no pronoto].

81. Pronoto, disco, área ântero-medial, projeção, macho

(0) ausente;

(1) presente (Figs. 31 I, 48 F).

Estado (1) é autapomorfia de *Pantodinus klugi*

82. Pronoto, disco, chifres laterais, macho

(0) ausentes;

(1) presentes (Figs. 31 I, 48 F).

Estado (1) é autapomorfia de *Pantodinus klugi*

83. Pronoto, margem posterior, marginação [p=2, ic=50, ir=66]

(0) ausente (Fig. 48 B, D, E);

(1) presente.

84. Pronoto, margem posterior, área média

(0) emarginada (Fig. 48 B);

(1) arredondada.

Estado (0) é autapomorfia de *Cetonia aurata*.

85. Pronoto, margem lateral, sinuosidade [p=2, ic=50, ir=50]

(0) ausente;

(1) presente.

86. Pronoto, margem lateral, ornamentação [p=3, ic=33, ir=33]

(0) lisa (Fig. 48 B, C, F, G);

(1) crenulada.

Estado (1) quando a margem lateral do pronoto apresenta crenulações em toda sua extensão. Em *Coelocratus rufipennis*, *Osmoderma eremita* e *Pantodinus kugli*, foi observado um padrão de pontuação na margem lateral do pronoto, que em algumas áreas pode apresentar forma similar à crenulação, no entanto não foi considerado que esses táxons apresentam margem lateral crenulada. A natureza da crenulação derivada de pontuação apresentada por esses táxons não foi considerada homóloga a crenulação desvinculada de pontuação presente em alguns Incini (e.g. *Inca burmeisteri*, Fig. 48 J).

87. Pronoto, margem lateral posterior, crenulação

(0) fraca;

(1) forte.

Caráter contingente de 86 [ornamentação da margem do pronoto lisa/crenulada].

88. Pronoto, margem lateral anterior, crenulação [p=2, ic=50, ir=0, ACCTTRAN]

(0) fraca;

(1) forte.

Caráter contingente de 86 [ornamentação da margem do pronoto lisa/crenulada].

89. Pronoto, ângulos posteriores, forma [p=3, ic=33, ir=66, ACCTTRAN]

(0) arredondada;

(1) acuminada (Fig. C–F, J).

90. Pronoto, ângulos anteriores, marginação [p=2, ic=50, ir=75]

(0) ausente;

(1) presente.

91. Hipômero, pontuação, área anterior, forma [p=3, ic=33, ir=0, ACCTTRAN]

(0) irregular e formando estrias;

(1) arredondada.

92. Hipômero, pontuação, máculas cerosas, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausentes;

(1) presentes.

93. Hipômero, margem anterior, carena, macho [p=3, ic=33, ir=0, ACCTTRAN]

(0) indistinta;

(1) distinta (Fig. 17, 48 K).

Morón & Vaz-de-Mello (2007) descreveram *A. howdeni* e realizaram uma análise cladística de Incini. Cinco caracteres relacionados ao pronoto foram usados na análise: (7) forma do disco; (8) presença de pontuação na área média da margem anterior; (9) ausência/presença de cerdas; (10) coloração; (11) forma dos ângulos anteriores [arredondados/projetados/ não projetado]. A estrutura apontada por Morón & Vaz-de-Mello (*l.c.*) como sendo uma projeção dos ângulos posteriores do pronoto é interpretada no presente trabalho como sendo uma carena na margem anterior do hipômero.

94. Prosterno, processo anterior [p=3, ic=33, ir=60, ACCTTRAN]

(0) não projetado;

(1) projetado.

95. Prosterno, processo anterior, forma [p=4, ic=25, ir=40]

(0) aguda;

(1) arredondada.

Perna anterior

- 96.** Profêmur, área interna, dente distal [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente;

(1) presente.

- 97.** Protíbia, face interna, emarginação proximal [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente (Fig. 39 A–C);

(1) presente (Fig. 40)

Krikken (1984) agrupou as espécies de Incini por compartilharem características na forma das pernas anteriores, *i.e.*, a presença de um dente interno na área distal do profêmur (caráter 96), adjacente à emarginação interna da área proximal da protíbia. Usando essa característica, em conjunto com a forma ângulo do *canthus*, Krikken (*l.c.*) apresentou a primeira diagnose para a tribo, após o agrupamento proposto por Burmeister (1842).

- 98.** Protíbia, face externa, sinuosidade proximal, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 41).

- 99.** Protíbia, área interna, dente distal, macho [p=4, ic=25, ir=57, ACCTTRAN]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 38 B, D).

Estado (1) quando dente distal localizado no limite entre a face interna anterior e a posterior da protíbia.

- 100.** Protíbia, área interna, dente distal, forma [p=1, ic=100, ir=100]

(0) aguda;

(1) arredondada.

Caráter contingente de 99 [ausência/presença do dente distal da área interna da protúbia].

101. Protúbia, área interna, dente distal, comprimento, macho [p=2, ic=50, ir=0, ACCTRAN]

(0) curto;

(1) longo.

Caráter contingente de 99 [ausência/presença do dente distal da área interna da protúbia].

102. Protúbia, dente externo II, forma, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) espiniforme (Fig. 41 D);

(1) unciforme. (Fig. 41 A–C)

103. Protúbia, dente externo III [p=2, ic=50, ir=0]

(0) ausente (Fig. 39 A, F);

(1) presente.

104. Protúbia, dente externo III, forma, macho

(0) espiniforme (Fig. 41 A);

(1) unciforme (Fig. 41 C, D).

Caráter contingente de 103 [ausência/presença do dente externo III da protúbia].

105. Protúbia, dente externo III, posição, macho [p=2, ic=50, ir=0]

(0) distal;

(1) proximal (Fig. 39 E, 41 D).

Caráter contingente de 103 [ausência/presença do dente externo III da prótibia]. Estado (0) quando dente presente na metade distal da tíbia, estado (1) quando dente posicionado na metade proximal da tíbia.

106. Protíbia, dente externo III, orientação, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) anteriormente direcionado;

(1) posteriormente direcionado (Fig. 41).

Caráter contingente de 103 [ausência/presença do dente externo III da prótibia].

107. Protíbia, dente interno, macho [p=1, ic=100, ir=100, ACCTTRAN]

(0) ausente;

(1) presente (Figs. 40, 41).

Modificado do caráter 20 de Morón & Vaz-de-Mello (2007). Estado (1) quando um dente interno-distal está presente próximo ao esporão.

108. Protíbia, margem dorsal anterior, cerdas espiniformes

(0) ausentes;

(1) presentes (Fig. 38 A).

Estado (1) é autapomorfia de *Trichius fasciatus*.

109. Protíbia, esporão, comprimento, macho [p=3, ic=33, ir=0, ACCTTRAN]

(0) curto (Fig. 39 A, C, E);

(1) longo (Fig. 39 B, D, E).

110. Protarsômero I, forma

(0) cilíndrica;

(1) expandida látero-externamente (Fig. 38 A).

Estado (1), é autapomorfia de *Trichius fasciatus*.

111. Protarsômeros II–IV, área interna, macho [p=2, ic=50, ir=80]

(0) lisa;

(1) estriada (Fig. 38 D).

Estado (1), quando os protarsômeros II–IV apresentam superfície da área interna estriada com impressões profundas e transversais ou oblíquas.

112. Protarsômeros I–IV, processo interno, macho

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 38 B).

Estado (1) é autapomorfia de *Osmoderma eremita*.

Mesotórax

113. Mesoescuto, limite com o escutelo [p=3, ic=33, ir=0, ACCTTRAN]

(0) distinto (Fig. 50 B);

(1) indistinto (Fig. 50 A).

114. Mesoescutelo, posição

(0) deprimido em relação ao pronoto e élitros (Fig. 51 B);

(1) coplanar ou soerguido em relação ao pronoto e élitros (Fig. 51 A, C).

Estado (0) é autapomorfia de *Osmoderma eremita*.

115. Mesoescutelo, superfície cerosa [p=3, ic=33, ir=66, ACCTTRAN]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 51 C).

116. Mesoescutelo, pilosidade [p=2, ic=50, ir=83]

(0) ausente;

(1) presente.

117. Mesoescutelo, pontuação, mácula cerosa [p=2, ic=50, ir=85, ACCTTRAN]

(0) ausente;

(1) presente (Figs. 51 C).

118. Mesoescutelo, pontuação, área média anterior [p=2, ic=50, ir=0, ACCTTRAN]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 51 B).

119. Mesoescutelo, pontuação, área lateral anterior [p=3, ic=33, ir=33]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 51 B, C).

120. Mesoescutelo, pontuação, área lateral anterior, densidade [p=3, ic=33, ir=33, ACC-TRAN]

(0) densa (Fig. 51 C);

(1) escassa (Fig. 51 B).

Caráter contingente de 119 [ausência/presença de pontuação na área lateral anterior do mesoescutelo].

121. Mesoescutelo, comprimento [p=2, ic=50, ir=0, ACCTTRAN]

(0) curto (Fig. 51 C);

(1) longo (Fig. 51 A, B).

122. Mesoescutelo, sulco longitudinal [p=3, ic=33, ir=33, ACCTTRAN]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 51 B).

123. Mesoescutelo, sulco longitudinal, marcação [p=1, DELTRAN]

(0) forte (Fig. 51 B);

(1) fraca.

Caráter contingente de 122 [ausência/presença do sulco longitudinal do mesoescutelo].

124. Mesepímero, face frontal, localização

(0) ventral ao élitro (Fig. 50 B);

(1) coplanar ao élitro (Fig. 50 A).

Modificado do caráter 4 usado em Sipek *et al.* (2016). Estado (0) quando a margem dorsal do mesepímero não é projetado dorsalmente de forma adjacente a superfície dorsal do élitro em repouso. Estado (1) quando a margem dorsal do mesepímero é projetada dorsalmente e apresenta uma área coplanar à superfície dorsal do élitro em repouso.

Sipek *et al.* (*s.l.*) observaram que nas espécies do gênero *Osmoderma*, a margem dorsal do mesepímero não era coplanar a superfície dorsal do élitro em repouso, entretanto apontaram que o mesepímero possui um sulco na região dorsal na qual a margem elitral anterior se encaixa, dando suporte ao fechamento dos élitros, semelhante ao mecanismo observado nas espécies que possuem o mesepímero coplanar aos élitros. Dessa forma, os autores codificaram o estado na espécie como (1). No entanto, foi observado que de todos os táxons terminais incluídos nessa análise, somente *Cetonia aurata* não apresenta o sulco dorsal do mesepímero. Exceto em *C. aurata*, o mesepímero nos outros terminais apresentam face dorsal do epímero não coplanar ao élitro, face ântero-dorsal interna exposta, e face frontal plana e com os limites distintos. Em *C. aurata* o limite dorso-frontal do mesepímero é indistinto, a face dorsal é coplanar ao élitro, é fortemente convexa e anteriormente projetada, de forma que a área ântero-dorsal in-

terna fica coberta pela margem posterior do pronoto. Todas as espécies que apresentam o sulco dorsal do mesepímero compartilham o estado (0), sendo o estado (1) é aqui interpretado como autapomorfia de *C. aurata*. Na presente análise, os taxóns que possuem o sulco dorsal do mesepímero não foram codificados com o estado (1), *i.e.*, *Osmoderma eremita* foi codificado com o estado (0) (*contra* Šípek *et al.* 2016). Um fato sobre as duas diferentes interpretações, é que Šípek *et al.* (*l.c.*) consideraram o padrão de voo de *O. eremita* como sendo similar ao apresentado pelos denominados *Cetoniinae s. str.* (representado por *C. aurata*, entre outros) em relação a outras tribos (incluindo *Incini*). No presente trabalho, a análise da morfologia dessa região encontrou o mesmo estado em *Osmoderma*, *Trichius* e *Incini*.

125. Limite entre o meso-metaventrito

(0) estreito;

(0) largo.

Estado (0) é autapomorfia de *Osmoderma eremita*.

126. Processo do meso-metaventrito [p=2, ic=50, ir=0]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 55).

127. Processo do meso-metaventrito, área anterior, forma [p=1, DELTRAN]

(0) arredondada (Fig. 55 A);

(1) aguda (Fig. 55 B).

Contingente do caráter 126. Caráter contingente de 126 [ausência/presença do processo do meso-meta ventrito].

Élitro

128. Élitro, superfície cerosa [p=2, ic=50, ir=80]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 53).

Estado (1) quando o élitro apresenta uma camada de secreção cerosa que cobre toda a superfície. A camada pode possuir ou não a mesma coloração do tegmento. Em *Coelocratus*, *Golinca* e *Inca*, o élitro pode apresentar máculas cerosas de coloração distinta da superfície e outras associadas com a pontuação.

129. Élitro, superfície, máculas cerosas [p= 2, ic=50, ir=85]

(0) ausentes;

(1) presentes (Fig. 53).

130. Élitro, pontuação dos intervalos e interestrias, mácula cerosa [p=2, ic=50, ir=75, DEL-TRAN]

(0) ausente;

(1) presente.

131. Élitro, pontuação, mácula cerosa, ocorrência

(0) em todos os pontos;

(1) em poucos pontos.

Contingente do caráter 130. Estado (1) é autapomorfia de *Cetonia aurata*.

132. Élitro, pontuação das estrias, mácula cerosa [p=3, ic=33, ir=33]

(0) ausente;

(1) presente.

133. Élitro, disco, pontuação lateral [p=6, ic=16, ir=16, ACCTTRAN]

(0) densa;

(1) escassa.

134. Élitro, disco, dupla estria I [p=2, ic=50, ir=75]

(0) distinta (Fig. 27 B, E–H);

(1) indistinta.

Em *Coelocratus rufipennis*, mesmo a interestria I sendo distinta (caráter 135: 0), as estrias relacionadas não são evidentes, pois a pontuação irregular dos intervalos I e II (marginais à interestria I; Fig. 52 não permite a delimitação das estrias.

135. Élitro, disco, interestrias I e II [p=2, ic=50, ir=83]

(0) distintas (Fig. 52);

(1) indistintas.

136. Élitro, disco, área interna, rugosidade [p=5, ic=20, ir=50, ACCTAN]

(0) ausente;

(1) presente.

Estado (1) quando o élitro possui rugosidade na área entre a sutura elital e a primeira estria do disco.

137. Élitro, emarginação umeral

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 50 A).

Modificado de Sipek *et al.* (2016). Estado (1) á autapomorfia de *Cetonia aurata*.

138. Élitro, calo distal, pontuação [p=3, ic=33, ir=66, ACCTAN]

(0) ausente;

(1) presente.

139. Élitro, ângulo distal [p=1, ic=100, ir=100]

(0) arredondado (Fig. 52 C, E);

(1) acuminado (Fig. 52 B, D).

140. Élitro, sinuosidade interna-distal [p=3, ic=33, ir=50, ACCTTRAN]

(0) ausente (Fig. 52 D, E);

(1) presente (Fig. 52 B, C).

Estado (1) quando sinuosidade interna-distal localizada próxima ao ângulo distal do élitro.

141. Epipleura elitral, área anterior, dilatação

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 50 A).

Estado (1) é autapomorfia de *Cetonia aurata*.

142. Epipleura elitral, superfície cerosa [p= 2, ic=50, ir=0]

(0) ausente;

(1) presente.

Estado (1) quando a superfície da epipleura elitral possui uma camada de secreção cerosa dissociada da mácula da pontuação quando presente, e pode apresentar ou não a mesma coloração do tegmento.

143. Epipleura elitral, pontuação, mácula cerosa [p=3, ic=33, ir=33]

(0) ausente;

(1) presente.

144. Epipleura elitral, pontuação, área anterior [p=1, ic=100, ir=100]

(0) indistinta;

(1) distinta.

145. Epipleura elitral, pontuação, área posterior [p=2, ic=50, ir=50]

(0) indistinta;

(1) distinta

Caracteres não incluídos

Os caracteres relacionados a asa posterior não foram incluídos na matriz. Como para várias espécies não foi possível analisar a asa, quando os caracteres codificados como “desconhecidos” foram incluídos, os terminais apresentaram poucas variações em relação a forma e posição dos escleritos axilares (Fig, 54).

Perna média

146. Mesocoxa, área proximal

(0) côncava;

(1) convexa.

Estado (0) é autapomorfia de *Cetonia aurata*.

147. Mesofêmur, margem interno-ventral

(0) distinta;

(0) indistinta.

Estado (0) autapomorfia de *Cetonia aurata*.

148. Mesotíbia, deflexão proximal, macho

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 43 A).

Estado (1) é autapomorfia de *Golinca bifrons*.

149. Mesotíbia, carena transversal I, macho

(0) distinta;

(1) indistinta (Fig. 43 A).

Estado (1) é autapomorfia de *Golinca bifrons*.

150. Mesotíbia, área da carena transversal I, macho [p=1, ic=100, ir=100, DELTRAN]

(0) com cerdas associadas (Fig. 44 D, E);

(1) sem cerdas associadas (Fig. 44 C).

Mesmo sendo a carena I indistinta (149: 0), a pilosidade da região da carena é sempre evidente e diferente da pilosidade da superfície geral.

151. Mesotíbia, carena transversal II, macho [p=4, ic=25, ir=25, ACCTTRAN]

(0) distinta (Fig. C–E);

(1) indistinta (Fig. 42 A, B, F).

152. Mesotíbia, margem distal, dente da área média [p=3, ic=33, ir=71]

(0) presente (Fig. 42 B–F);

(1) ausente (Fig. 42 A).

153. Mesotíbia, número de esporões, macho [p=1, ic=100, ir=100]

(0) um (Figs. 42 F, 43, 44));

(1) dois (Fig. 42 A–E).

154. Mesotíbia, esporões, forma [p=1, ic=100, ir=100]

(0) simples (Fig. 42 A–E);

(1) bifurcada (Figs. 42 F, 43, 44).

Metatórax

155. Metaventrito, margem posterior, área média [p=1, ic=100, ir=100]

(0) reta ou emarginada;

(1) sinuosa (Fig. 49 C)

Perna posterior

156. Metacoxa, ângulo posterior externo, forma [p=2, ic=50, ir=83]

(0) acuminada (Fig. 47 C);

(1) arredondada (Fig. 47 D, 49 B, C).

157. Metatíbia, carena transversal I, marcação [p=2, ic=50, ir=87]

(0) fraca (Figs. 46 A–D, F, 47 A, B);

(1) forte (Fig. 45).

158. Metatíbia, área da carena transversal I [p=1, ic=100, ir=100]

(0) com cerdas associadas;

(1) sem cerdas associadas.

159. Metatíbia, carena transversal II, macho [p=4, ic=25, ir=57]

(0) distinta (Fig. 45 C–F);

(1) indistinta (Fig. 45 A, B).

160. Metatíbia, carena transversal II, marcação [p=2, ic=50, ir=0]

(0) fraca;

(1) forte (Fig. 45 C, F).

Caráter contingente de 159 [carena transversal II da metatíbia distinta/indistinta]

Abdome

- 161.** Tergitos II–IV, cerdas [p=2, ic=50, ir=66, ACCTTRAN]
(0) escassas;
(1) densas.
- 162.** Pigídio, superfície cerosa [p=2, ic=50, ir=85, AACTRAN]
(0) ausente (Fig. 56 A);
(1) presente (Fig. 56 B–D)
- 163.** Pigídio, pontuação, forma, macho [p=2, ic=50, ir=0]
(0) irregular e formando estrias (Fig. 56 A, B);
(1) arredondada (Fig. C, D).
- 164.** Pigídio, pontuação, forma, fêmea [p=3, ic=33, ir=33]
(0) irregular e formando estrias;
(1) arredondada.
- 165.** Pigídio, disco, pontuação, área média, macho [p=2, ic=50, ir=0]
(0) escassa;
(1) densa (Fig. 56).
- 166.** Pigídio, disco, área média, pontuação, mácula cerosa, macho [p=2, ic=50, ir=85, ACC-TRAN]
(0) ausente (Fig. 56 A);
(1) presente. (Fig. 56 B–D).
- 167.** Pigídio, disco, área média, pontuação, macula cerosa, fêmea [p=1, ic=100, ir=100]

- (0) ausente;
- (1) presente.
- 168.** Pigídio, disco, pontuação lateral, macho [p=4, ic=25, ir=50]
- (0) escassa (Fig. 56 B, C);
- (1) densa (Fig. 56 A, D)
- 169.** Pigídio, disco, pontuação lateral, fêmea [p=2, ic=50, ir=75]
- (0) escassa;
- (1) densa.
- 170.** Pigídio, disco, pontuação lateral, mácula cerosa, macho [p=2, ic=50, ir=66, ACCTTRAN]
- (0) ausente (Fig. 56 A–C);
- (1) presente (Fig. 56 D).
- 171.** Pigídio, disco, pontuação lateral, mácula cerosa, fêmea [p=2, ic=50, ir=66, ACCTTRAN]
- (0) ausente;
- (1) presente.
- 172.** Pigídio, disco, pontuação lateral, mácula cerosa [p=1, ic=100, ir=100]
- (0) ausente (Fig 56 A);
- (1) presente (Fig. 56 B–D).
- 173.** Pigídio, pontuação anterior, área media, mácula cerosa [p=2, ic=50, ir=85, ACCTRA-AN]
- (0) ausente (Fig 56 A);
- (1) presente (Fig. 56 B–D).

- 174.** Pigídio, pontuação anterior, área lateral, mácula cerosa [p=3, ic=33, ir=66, ACCTTRAN]
(0) ausente (Fig 56 A);
(1) presente (Fig. 56 B–D).
- 175.** Pigídio, pontuação lateral anterior, mácula cerosa [p=2, ic=50, ir=85]
(0) ausente (Fig 56 A);
(1) presente (Fig. 56 B–D).
- 176.** Pigídio, pontuação lateral posterior, mácula cerosa [p=1, ic=100, ir=100]
(0) ausente (Fig 56 A);
(1) presente (Fig. 56 B–D).
- 177.** Pigídio, fóvea lateral, fêmea [p=2, ic=50, ir=0, ACCTTRAN]
(0) indistinta;
(1) distinta.
- 178.** Pigídio, margem posterior área média, forma, fêmea
(0) emarginada;
(1) arredondada.
Estado (0) é autapomorfia de *Trichius fasciatus*.
- 179.** Espiráculo II, posição relativa ao esternito [p=1, ic=100, ir=100]
(0) livre do esternito;
(1) fundido ao esternito.

Estado (0) quando o espiráculo abdominal II está posicionado inteiramente na membrana pleural. Estado (1) quando, pelo menos parcialmente, o espiráculo está fundido ao esternito.

180. Espiráculos III e IV, posição [p=I, ic=100, ir=100]

(0) dorsal;

(1) lateral.

Estado (0) quando os espiráculos abdominais III e IV estão fundidos na área da margem látero-dorsal anterior dos esternitos. Estado (1) quando os espiráculos estão fundidos na face lateral anterior dos esternitos.

181. Espiráculos V e VI, posição relativa a face lateral do esternito [p=1, ic=100, ir=100]

(0) dorsal;

(1) medial ou ventral.

182. Espiráculo VII, posição [p=1, ic=100, ir=100]

(0) anterior;

(1) medial ou posterior.

Estado (0) quando o espiráculo abdominal VII está localizado próximo da margem anterior do esternito.

183. Esternitos III–VII, margem látero-ventral

(0) indistinta;

(1) distinta.

Estado (1) é autapomorfia de *Cetonia aurata*.

184. Esternito II, face lateral interna, área membranosa [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente;

(1) presente.

- 185.** Esternitos III–VIII, face lateral, pontuação, mácula cerosa
- (0) ausente;
- (1) presente.
- Estado (1) é autapomorfia de *Trichius fasciatus*.
- 186.** Esternitos III–VIII, face lateral, cerdas, densidade [p=1, ic=100, ir=100]
- (0) densa;
- (1) escassa.
- 187.** Esternitos I–VIII, face ventral, pontuação [p=3, ic=33, RI=33, ACCTTRAN]
- (0) densa;
- (1) escassa.
- 188.** Esternitos V–VII, face ventral, pontuação, mácula cerosa, macho
- (0) ausente;
- (0) presente.
- Estado (1) autapomorfia de *Trichius fasciatus*.
- 189.** Esternito VII, face ventral, cerdas da margem posterior, macho (P=,1, ic=100, ir=100]
- (0) ausentes;
- (1) presentes.
- 190.** Esternito VII, face ventral, comprimento, macho
- (0) curto;
- (1) longo.
- Estado (1) é autapomorfia de *Trichius fasciatus*.
- 191.** Esternito VIII, face ventral, margem posterior, área média, forma, fêmea [p=2, ic=50, ir=50]
- (1) emarginada;
- (2) arredondada.

Caracteres não incluídos

Alguns caracteres do abdome potencialmente informativos não puderam ser incluídos na análise por apresentarem variações intraespecífica. Por exemplo, o espículogastral pode variar em relação a sua espessura e o esternito IX pode apresentar dentes na área média da margem anterior. O espículo gastral, assim como o esternito IX, apresentara variações em todas as espécies estudadas (Fig. 57).

Terminália

- 192.** Falobase, apódema, comprimento [p=2, ic=50, ir=66, ACCTTRAN]
- (0) curto (Fig. 59 A, B);
- (1) longo (Fig. 59 C).
- 193.** Parâmeros, superfície dorsal, cerdas da área média [p=2, ic=50, ir=0, ACCTTRAN]
- (0) ausentes;
- (1) presentes (Fig. 59 A).
- 194.** Parâmeros, contato dorsal, comprimento
- (0) curto;
- (1) longo (Fig. 58 B).
- Estado (1) é autapomorfia de *Cetonia aurata*.
- 195.** Parâmeros, área média, deflexão dorsal [p=2, ic=50, ir=50, ACCTTRAN]
- (0) ausente;
- (1) presente (Fig 59 B).
- 196.** Parâmeros, área média, deflexão ventral [p=1, ic=100, ir=100]

(0) ausente;

(1) presente.

197. Parâmeros, margem externa-dorsal, área média, sinuosidade [p=2, ic=50, ir=50, ACC-TRAN]

(0) ausente;

(1) presente (Fig 58 D–F).

198. Parâmeros, sulco da face lateral, marcação [p=2, ic=50, ir=0]

(0) fraca (Fig. 59 B);

(1) forte (Fig. 59 A, C).

199. Parâmeros, ápice, forma [p=4, ic=25, ir=40, ACCTTRAN]

(0) arredondada (Fig. 58 A, D, F–J, N, O);

(1) acuminada (Fig. B, C, E, K–M)

200. Parâmeros, processo distal da margem externa [p=3, ic=33, ir=60]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. B, H–O).

201. Parâmeros, processo distal da margem externa, orientação [p=2, ic=50, ir=66, ACC-TRAN]

(0) anteriormente direcionado (Fig. 58 N);

(1) látero-externamente direcionado (Fig. 58 B, H–M, O).

Contingente do caráter 200 [ausência/presença do processo distal da margem externa dos parâmeros]

202. Parâmeros, processo distal da margem externa, forma [p=3, ic=33, ir=60, DELTRAN]

(0) angulada (Fig. 58 B, L–N);

(1) arredondada (Fig. 58 H–K, O).

Contingente do caráter 200 [ausência/presença do processo distal da margem externa dos parâmeros].

203. Endofalo, face dorsal, área proximal, rásputa [p=3, ic=33, ir=33, ACCTTRAN]

(0) ausente;

(1) presente (Fig. 60).

204. Endofalo, face dorsal, área proximal, asperitos da rásputa, forma [p=2, ic=50, ir=0, ACCTTRAN]

(0) simples longa (Fig. 61 D);

(1) composta longa (Fig. 61 C).

Contingente do caráter 203 [presença/ausência de rásputa na área proximal do endofalo].

205. Endofalo, face dorsal, área média anterior, asperitos da rásputa, forma/comprimento [p=4, ic=50, ir=60, ACCTTRAN]

(0) simples longa (Fig. 61 D);

(1) composta curta (Fig. 61 B).

(2) composta longa (Fig. 61 C).

206. Endofalo, face ventral, área proximal, rásputa [p=2, ic=50, ir=0, ACCTTRAN]

(0) ausente;

(1) presente.

207. Endofalo, face ventral, área proximal, sensilas [p=3, ic=33, ir=0, ACCTTRAN]

- (0) ausentes;
- (1) presentes.
- 208.** Endofalo, face ventral, área média, rásula [p=1, ic=100, ir=100]
- (0) ausente;
- (1) presente.
- 209.** Endofalo, face ventral, região mediana, sensilas [p=3, ic=33, ir=0]
- (0) ausentes;
- (1) presentes.
- 210.** Endofalo, face ventral, área distal, rásula [p=3, ic=33, ir=60, ACCTTRAN]
- (0) ausente;
- (1) presente.
- 211.** Gonocoxitos, tegumento [p=1, ic=100, ir=100, ACCTTRAN]
- (0) esclerotizado (Fig. 62 A–C);
- (1) membranoso (Fig. 62D–K).
- 212.** Duto da espermateca, anulação [p=2, ic=50, ir=75]
- (0) ausente;
- (1) presente.

5.2. Filogenia

A análise com pesagem igualitária (EW), incluindo 18 táxons terminais e 187 caracteres, resultou em uma árvore filogenética mais parcimoniosa com 392 passos, IC= 54 e IR=68 (Figs. 22–26).

5.2.1 Monofilia em Incini

A topologia resultante da árvore, recupera Incini (**clado C**) como um grupo monofilético (Bremer = 22), tendo como grupo-irmão *Osmoderma eremita*. A monofilia da tribo é sustentada por 28 sinapomorfias sendo 11 delas homoplásticas (em negrito) e 17 exclusivas: *canthus* angulado (12:1), disco clipeal da fêmea côncavo (15:0, ambíguo), face frontal do clipeo da fêmea longo (17:1, ambíguo), presença de deflexão na margem ântero-dorsal do clipeo da fêmea (22:1, ambíguo), limite da margem lateral distinto (23:1), epifaringe do macho com cerdas longas na área média anterior (50:0), margem lateral da prosteca do macho arredondada (**52:0, ambíguo**), molar da mandíbula direita do macho convexa (**56:0, ambíguo**), molar da mandíbula direita do macho com área estriada distinta (57:1, ambíguo), molar da mandíbula direita dos machos com área anterior arredondada (**58:0, ambíguo**), processo anterior do prosterno projetado (94:1), dente distal da área interna do profêmur, presente (96:1), emarginação proximal da face interna da protíbia presente (97:1), dente distal da protíbia longo no macho (101:1), limite posterior do mesoescuto distinto (**113:0, ambíguo**), mesoescutelo curto (**121: 0**), pontuação das estrias élitrais com mácula cerosa (**132:1**), pontuação do calo distal do élitro ausente (**138:0**), sinuosidade interna-distal do élitro ausente (**140:0**), tergitos II–IV densalmente cerdosos (161:1), fóvea lateral do pigídio fêmea indistinta (**177:0, ambíguo**), espiráculo abdominal II localizado lateralmente em relação ao esternito (180:1 ambíguo), apódema da falobase longo (192:1, ambíguo), superfície dorsal dos parâmeros com cerdas na área média (**193:0**), ápice dos parâmeros arredondados (199:0), processo distal da margem externa dos parâmeros arredondado (202:1), rásputa da área média anterior com asperitos compostos curtos (205;1, ambíguo), gonocoxitos membranosos (211:1, ambíguo).

A monofilia de Incini foi recuperada em todos os estudos filogenéticos de Cetoniinae realizados anteriormente, apesar de incluir apenas dois ou mais terminais da tribo (*i.e.*, Mórón & Vaz-de-Mello 2007; Micó *et al.* 2008; Šípek *et al.* 2016).

Alguns caracteres incluídos na presente análise podem ser encontrados em algumas espécies africanas de Cetoniinae, como a presença do dente distal da face interna do profêmur e a emarginação proximal da face interna da protíbia, duas características importantes usadas por Krikken (1984) para caracterizar Incini, mas que também podem ser observadas nas espécies de *Taurhina* Burmeister, 1842 (Goliathini, Coryphocerina). No entanto, diferente de Incini, essa característica nos táxons africanos só é observada nos machos. Outras características como a presença de superfície cerosa no pronoto e no élitro e pontuação com máculas cerosas

observadas em *Inca*, também são encontradas em algumas espécies do gênero *Incala* Thomson, 1858 (Trichiini, Trichiina), também africano.

Incala já esteve associado a *Inca* anteriormente ao ser incluído em Osmodermatini por Schenkling (1922), juntamente com *Golinca*, *Osmoderma* e o também africano *Incalidia* Janson, 1907. Howden (1968) apontava que *Inca* era o gênero mais próximo de *Incala*, entretanto a relação ainda precisava de confirmação. Krikken (1984) transferiu *Incala* e *Incalidia* para Trichiini, e posteriormente Morón & Kikken (1990; *contra* Howden, 1968) apontaram que além de *Inca*, nenhum outro gênero de Incini possui qualquer similaridade com os Trichiini africanos e que possivelmente Osmodermatini seria o grupo-irmão de Incini, como recuperado na presente análise.

Apesar das hipóteses de relacionamento apresentadas por Howden (1968), Krikken (1984) e Morón & Kikken (1990), nenhum estudo com métodos filogenéticos que incluíssem os gêneros que compunham Osmodermatini (*sensu* Schenkling, 1922) foi feito.

Neste estudo, *Osmoderma eremita* (Osmodermatini) foi recuperado como grupo-irmão de Incini, formando o **clado B** (*O. eremita*+*Incini*) (Bremer = 33), que é sustentado por 25 sinapomorfias sendo 6 delas homoplásticas e 19 exclusivas: margem ântero-dorsal do clípeo da fêmea emarginada (18:1, ambíguo), incisivo do macho com área livre da prosteca longa (55:1, ambíguo), placa ventral da estipe do macho fundida à placa externa (61:1, ambíguo), dente da lacínia do macho presente (**62:1, ambíguo**), área distal da gálea do macho acuminada (67:1, ambíguo), cicatriz do pronoto do macho distinta (77:1), sulco longitudinal do disco do pronoto presente (79:1), sinuosidade da margem lateral do pronoto presente (85:1), ângulos posteriores do pronoto acuminados (**89:1**), pontuação da área anterior do hipômero arredondada (91:1), rugosidade da área interna do disco elitral presente (**136:1**), ângulo distal do élitro acuminado (139:1), pontuação da área anterior da epipleura elitral distinta (144:1), carena transversal II da mesotíbia do macho distinta (**151:0**), área média da margem posterior do metaventríto reta ou emarginada (155:1), carena transversal II da metatíbia do macho distinta (**159:0**), espiráculo abdominal II fundido ao esternito (179:1, ambíguo), espiráculos abdominais V e VI medial ou ventramente posicionados em relação a face lateral do esternito (181:1, ambíguo), espiráculo abdominal VII anteriormente posicionado em relação a margem anterior do esternito (182:0, ambíguo), face lateral interna do esternito II com área membranosa (184:1, ambíguo), esternitos III–VIII com poucas cerdas na face lateral (186:1), face ventral dos esternitos I–VIII densamente pontuado (187:0), rásputa da área proximal da face ventral

do endofalo presente (206:1, ambíguo), sensilas da área proximal da face ventral do endofalo ausentes (**207:0, ambíguo**), rásula da área média da face ventral do endofalo presente (208:1, ambíguo).

Esta topologia corrobora com a proposta de Howden (1968), mas difere das hipóteses filogenéticas apresentadas por Micó *et al.* (2008) e Šípek *et al.* (2016), onde *Osmoderma* seria mais próximo de Cetoniinae *s. str.* (diversas tribos) do que de Incini. A hipótese proposta por Micó *et al.* baseada em caracteres morfológicos das larvas e de adultos, recuperou Incini como grupo-irmão de *Osmoderma*+Cetoniini (*s. str.*). A topologia resultante da análise de Šípek *et al.* baseada em dados moleculares e caracteres morfológicos relacionados aos élitros e forma de voo, recuperou Incini+(*Diploa rufiventris*+*Myodermum rufum*) (Trichiini) como grupo-irmão de Goliathini+Cetoniini (*s.str.*), e Osmodermatini como grupo-irmão de *Dilochrosis balteata*+*Hemipharis insularis* (Schizorhinini).

Segundo estudos recentes (Micó *et al.* 2008; Šípek *et al.* 2016), Trichiini é um grupo merofilético e os táxons incluídos atualmente em Trichiini são similares aos Incini (como acima discutido). Dessa forma, é aqui salientada a necessidade de estudos filogenéticos mais abrangentes, com a inclusão, além de táxons de Incini, também Trichiini africanos (*e.g. Incala*) para que as relações de parentesco possam ser esclarecidas.

5.2.2 Relações internas em Incini

A topologia encontrada para Incini divide a tribo em dois clados, um representado pelo **clado D** (Bremer = 50), que inclui *Pantodinus kugli*+(*Archedinus relictus*+(*A. howdeni*+*A. antoshkai*)) e outro representado pelo **clado G** (Bremer = 40) que inclui *Coelocratus rufipennis*+(*Golinca bifrons*+*Inca*).

O **clado D** é sustentado por 16 sinapomorfias, sendo 10 homopláticas e 6 exclusivas: clava antenal do macho longa (45:1), labro do macho alongado (46:1, ambíguo), margem anterior da área média do labro do macho arredondada (**48:2, ambíguo**), área distal da gálea do macho sem tufo de cerdas (66:0, ambíguo), esporão da protíbia do macho curto (**109:0**), pontuação da área anterior do mesoescutelo ausente (**119:0**), pontuação da área lateral anterior do mesoescutelo escassa (**120:1**), pontuação dos intervalos e interestrias do élitro com mácula cerosa (**130:1**), dupla estria I do élitro distinta (**134:0**), rugosidade da área interna do disco do élitro ausente (**136:0**), área média da margem posterior da face ventral do esternito VIII da fêmea arredondada (**191:1**), área média dos parâmeros com deflexão dorsal (195:1), área mé-

dia da margem externa-dorsal dos parâmeros sinuosa (197:1), processo distal da margem externa dos parâmeros anteriormente direcionado (**201:0**), asperitos da rásula da área proximal da face dorsal do endofalo com forma composta longa (**204:1, ambíguo**), asperitos da rásula da área média anterior da face dorsal do endofalo com forma composta curta (205:2, ambíguo).

O **clado G** é sustentado por 23 sinapomorfias, sendo 14 homopláticas e 9 exclusivas: porção lateral da sutura epistomal da fronte da fêmea distinta (**10:1, ambíguo**), margem ântero-ventral do clípeo da fêmea sinuosa (**24:0, ambíguo**), emarginação do labro fraca no macho (49:1), dente da lacínia do macho ausente (**62:0, ambíguo**), área distal da gálea do macho arredondada (**67:0**), macho com lábio transverso (**68:0**), sulco longitudinal do disco do pronoto com marcação fraca (80:0), ângulos posteriores do pronoto arredondados (**89:0**), processo anterior do prosterno arredondado (**95:1**), mesoescutelo com superfície cerosa (**115:1**), pontuação do mesoescutelo com mácula cerosa (117:1), élitro com superfície cerosa (**128:0**), superfície do élitro com máculas cerosas (129:1), carena transversal II da mesotíbia do macho distinta (**151:1**), mesotíbia com um esporão bifurcado (153:0, 154:1), pigídio com superfície cerosa (162:1), pontuação da área média do disco do pigídio do macho com mácula cerosa (166:1), pontuação anterior da área média do pigídio com mácula cerosa (173:1), pontuação anterior da área lateral do pigídio com mácula cerosa (**174:1**), rásula proximal da face dorsal do endofalo ausente (**203:0**), rásula proximal da face ventral do endofalo ausente (**206:0**), área proximal da face ventral do endofalo com sensilas (**207:1**).

A divisão da tribo em dois clados foi observada também em Móron & Vaz-de-Mello (2007), onde os autores recuperaram o clado *Pantodinus kugli*+(*Archedinus relictus*+*A. howdeni*) suportado por 2 sinapomorfias sendo 1 delas homoplástica: estrias elitrais profundas (caráter não usado no presente trabalho, uma vez que, no grupo interno, apenas os terminais incluídos no **clado D** possuem os élitros com duplas estrias distintas) e margem ântero-ventral do clípeo sinuosa. A topologia do clado apresentado por esses autores é semelhante a representado pelo **clado D** da presente análise, no entanto *A. antoshkai*, (descrito posteriormente) não estava incluído como terminal na análise anterior (Figs. 2, 24).

Os Incini do **clado G** são caracterizados principalmente por apresentarem secreção cerosa na superfície dos élitros (Figs. 20, 53), dupla estria I indistinta e machos com um esporão bifurcado na mesotíbia (Figs. 42 F, 43, 44), em oposição aos Incini do **clado D**, que inclui machos com dois esporões simples na mesotíbia (Fig. 42 A–E), dupla estria I distinta e élitros sem secreção cerosa (Figs 27, E–H).

O clado D, formado por *Archedinus* e *Pantodinus*, inclui espécies com algumas características diferentes dos demais Incini, como machos com peças bucais reduzidas (possivelmente machos adultos não se alimentem), fêmeas raramente encontradas (possivelmente ficam enterradas por grandes períodos de tempo), distribuição disjunta e alto grau de endemismo. Casos similares são encontrados em outros grupos de escarabeídeos fitófagos (e.g., Melolonthinae, cf. Sanmartín & Martín-Piera 2003).

Móron & Vaz-de-Mello recuperaram o clado *Golinca bifrons*+(*Coelocrataus rufipennis*+*Inca*) suportado apenas pela forma do dente distal do profêmur (caráter não usado nesse trabalho, pois pode apresentar variações intraespecíficas), e o clado *C. rufipennis*+*Inca* suportado pela ausência da carena supraocular e a presença de uma carena fronto-transversal (caracteres não utilizados nesta análise por apresentarem variações intraespecíficas).

Diferente da topologia apresentada pelos autores anteriores, no presente estudo *Golinca bifrons* foi recuperado como grupo-irmão de *Inca*, formando o **clado H** (Bremer = 40), que é sustentado por 23 sinapomorfias sendo 11 homoplásticas e 12 exclusivas: porção lateral da sutura epistomal distinta no macho (**9:0**), macho com processo póstero-mediano na fronte (11:1), clípeo da fêmea com um dente médio na margem ântero-dorsal (20:1), clípeo da fêmea com margem ântero-ventral fortemente sinuosa (25:1), machos com chifres laterais na área distal do clípeo (27:1), molar da mandíbula direita com área posterior emarginada (59:1), gálea do macho longa (65:1), margem lateral do pronoto crenulada (**86:1**), ângulos anteriores do pronoto sem marginação (**90:0**), área anterior do hipômero com pontuação irregular formando estrias (**91:0**), macho com dente interno na protíbia (107:1), protarsômeros II–IV do macho com superfície estriada (111:1), mesoescutelo com pilosidade na pontuação (**116:1**), mesoescutelo com sulco longitudinal (**122:1**), linha longitudinal do mesoescutelo pouco marcada (123:1), interistrias I e II do élitro indistintas (**135:1**), mesotíbia com dente na área média da margem apical (**152:1**), metacoxa com ângulo posterior externo acuminado (**156:0**), carena transversal I da metatíbia pouco marcada (157:0), área da carena transversal I da metatíbia com cerdas associadas (158:0), carena transversal II da metatíbia do macho distinta (**159:1**), esternito VII do macho com cerdas na margem posterior da face ventral (189:1), parâmeros com processo distal na margem externa.

As espécies que compõe o **clado H**, são caracterizadas principalmente pelos machos com chifres laterais e dente interno na protíbia.

Parte significativa dos caracteres levantados para a análise foram atribuídos às fêmeas, no entanto as fêmeas de *Archedinus antoshkai*, *A. howdeni* e *Coelocratus rufipennis* ainda são desconhecidas, o que resultou em 24 caracteres com estados “desconhecidos” para essas espécies.

5.2.3 Relações filogenéticas de Inca

O gênero *Inca* (**clado I**) foi recuperado como monofilético (Bremer = 100 >) e é sustentado por 22 sinapomorfias sendo 7 delas homoplásticas e 15 exclusivas: área média longitudinal da fronte do macho com superfície cerosa (0:1), área pósteromediana da fronte da fêmea com superfície cerosa (1:1), macho com máculas cerosas na pontuação lateral da fronte (3:1), clipeo da fêmea com ângulos anteriores arredondados (19:1), macho com chifres laterais divergentes (28:1), área média da margem pósterodorsal interna dos chifres laterais distinta (30:1), margem interna-dorsal dos chifres laterais indistinta (34:1), face interna dos chifres clipeais com cerdas na área posterior (39:1), gálea do macho internamente direcionada (64:1, ambíguo), pronoto com superfície cerosa (70:1), pontuação do pronoto com cerda associada (**72:1**), pontuação do pronoto com mácula cerosa (**74:1**), pontuação esparsa na área lateral do disco pronotal (75:0), dente distal da área interna da protúbia presente no macho (**99:1**), pontuação lateral do disco elitral densa (**133:0**), área da carena transversal I da mesotúbia do macho com cerdas associadas (150:0), carena transversal II da mesotúbia dos machos distinta (**151:0**), fêmea com pontuação arredondada no pigídio (**164:1**), fêmea com mácula cerosa na pontuação da área média do pigídio (**167:1**), pontuação lateral do disco do pigídio com mácula cerosa (172:1), pontuação lateral anterior do pigídio com mácula cerosa (**175:1**), pontuação lateral posterior do pigídio com mácula cerosa (176:1).

As espécies de *Inca* formam dois clados, um representado pelo **clado K** (Bremer = 50), que inclui *I. beskii*+*I. bonplandi* e outro representado pelo **clado J** (Bremer = 13), que possui a seguinte topologia: (*I. irroratus*+(*I. burmeisteri*+*I. axeli* **sp. nov.**))+(*I. pulverulentus*+(*I. sommeri*+(*I. clathratus*+*I. quesneli*))).

O **clado K** que será tratado aqui como grupo “*bonplandi*” é o grupo-irmão de todas as demais espécies de *Inca*, e é sustentado por 15 sinapomorfias sendo 11 delas homoplásticas e 4 exclusivas: presença de máculas cerosas na pontuação da área supraocular da fronte (2:1), presença de máculas cerosas na pontuação da área pósteromediana da fronte (**5:1**), chifres laterais com área proximal emarginada (29:1), presença de cerdas na área anterior da face

interna dos chifres laterais (**40:1**), margem anterior do labro angulosa e arqueada (47:1), área estriada da mandíbula direita distinta no macho (**57:0**), ângulos anteriores do pronoto acuminados (**89:1**), pontuação do hipômero com mácula cerosa (92:1), processo anterior do prosterno não projetado (**94:0**), processo anterior do prosterno agudo (**95:0**), dente distal da área interna da protíbia curto no macho (**101:0**), pontuação da área média anterior do mesoescutelo ausente (**118:0**), pontuação da epipleura elital com mácula cerosa (**143:1**), pontuação lateral do disco do pigídio do macho escassa (**168:0**), pontuação lateral do disco do pigídio da fêmea escassa (**169:0**).

O grupo “*bonplandi*” é caracterizado principalmente pela presença de máculas cerosas na pontuação da área supraocular da fronte (Fig. 30 G, H), chifres laterais com área proximal emarginada (Fig. 30 G, H), e porção mediana da sutura epistomal, distinta nos machos e nas fêmeas das espécies de *I. besckii* e *I. bonplandi* (caracteres 7 e 8). A porção mediana da sutura epistomal distinta é uma sinapomorfia homoplasia do grupo, no entanto apresenta o estado polimórfico (ausente/presente), por isso os caracteres 7 e 8 não estão plotados no cladograma junto as demais sinapomorfias deste grupo.

O **clado J** (Bremer = 13) é formado por dois clados, tratados aqui como grupo “*irroratus*” (**clado L**) e grupo “*clathratus*” (**clado N**), e é sustentado por 11 sinapomorfias, sendo 4 delas homoplásticas e 7 exclusivas: processo póstero-mediano da fronte ausente no macho (**11:0**), área média da margem póstero-dorsal interna dos chifres laterais arredondada (32:1), margem interna-dorsal dos chifres laterais arredondada e afilada (35:1), área posterior da face frontal dos chifres laterais apresentando um sulco longitudinal (41:1), área média da face frontal dos chifres laterais apresentando um sulco longitudinal (42:1), dente distal da área interna da protíbia agudo (100:0), sulco longitudinal do mesoescutelo ausente (**122:0**), calo distal do élitro com pontuação (**138:1**), pontuação lateral do disco do pigídio com mácula cerosa nos machos (170:1), pontuação lateral do disco do pigídio com mácula cerosa nas fêmeas (171:1), área distal da face ventral do endofalo com rásula presente (**210:0**).

O grupo “*irroratus*” (Bremer = 21) recuperou *I. irroratus* como grupo irmão de *I. burmesteri*+*I. axeli* **sp. nov** (**clado M**), sustentado por 6 sinapomorfias, sendo 3 homoplásticas e 3 exclusivas: fêmea com disco clipeal convexo (**15:1**), fêmea com processo ântero-mediano no clipeo (16:1), dente médio da margem ântero-dorsal do clipeo da fêmea arredondado (21:0), chifres laterais com dente médio na margem dorso-lateral (33:1), élitro sem rugo-

sidade na área interna do disco (**136:0**), sulco da face lateral dos parâmeros bem pronunciado (**198:1**).

A principal característica desse grupo é a presença de um dente médio na margem dorso-lateral dos chifres laterais, ausente em todas as outras espécies do gênero.

O histórico taxonômico do grupo “*irroratus*” é complexo; alguns autores listam “*I. irroratus* Burmeister, 1842”, como um sinônimo de *I. burmeisteri*, no entanto Burmeister (1842) apenas redescreveu *I. irroratus* Chevrolat, 1833 baseado em uma identificação errada. Posteriormente, Burmeister (1847) esclareceu que sua descrição na verdade foi baseada em um exemplar de *I. burmeisteri*. Seidel *et al.* (2018) esclareceram essa questão, apontando que Burmeister não é autor do nome “*irroratus*”, e que o nome sob autoria de Burmeister, *I. irroratus* Burmeister, 1842, não está disponível, mesmo que tenha sido utilizado por alguns autores (*i.e.* Schenkling 1921, Blackwelder 1944, Krajčák 1999). Anteriormente ao presente trabalho, as espécies do grupo “*irroratus*” só possuíam registro de ocorrência no estado do Rio de Janeiro. A distribuição das espécies do grupo foi ampliada nesse estudo, que apresentou uma nova espécie de *Inca* que ocorre no sul do Brasil e será incluída ao grupo *irroratus* (*I. axeli* **sp. nov.**, em processo de descrição).

O grupo “*clathratus*” (Bremer =13) é sustentado por 7 sinapomorfias, sendo 2 homoplásticas e 5 exclusivas: área posterior do clipeo da fêmea com superfície cerosa (13:1), fêmea com dente médio na margem ântero-dorsal do clipeo (**20:0**), sulco longitudinal da face frontal dos chifres clipeais do macho com cerdas na área posterior (43:1), área proximal da face externa da protíbia do macho sinuosa (98:1), dente externo III da protíbia do macho unciforme (104:1), dente externo III da protíbia do macho direcionado posteriormente (106:1), duto da espermateca anelado (**212:1**).

A topologia do grupo “*clathratus*” recuperou *I. pulverulentus* como grupo-irmão do **clado O**, formado por *I. sommeri*+(*I. clathratus*+*I. quesneli*). As principais características de *I. pulverulentus* são a margem póstero-dorsal interna dos chifres projetada (31:1) e a ausência do dente externo da face distal dos chifres (38:1). A ausência do dente externo (**out**) também foi observado em *I. bonplandi* e em *I. sommeri* (Fig. 17 B), no entanto em estado polimórfico, sendo que a ausência desse estado de caráter resulta na perda da margem ântero-dorsal externa dos chifres clipeais (37:0).

O **clado O** (Bremer = 55) recuperou *I. sommeri* como grupo-irmão de *I. clathratus*+*I. quesneli*, sustentado por 13 sinapomorfias, sendo apenas 1 exclusiva: face frontal da área mé-

dia dos chifres laterais do macho com sulco longitudinal (**42:0**), cicatriz do pronoto indistinta (**77:0**), dente externo II da protíbia do macho espiniforme (102:1), pontuação lateral do élitro escassa (**133:1**), pontuação do calo distal do élitro ausente (**138:0**), élitro com sinuosidade interna-distal (**140:1**), pontuação da área posterior da epipleura indistinta (**145:0**), pontuação lateral do disco do pigídio escassa (**168:0, 169:0**), pontuação lateral do disco do pigídio sem mácula cerosa (**170:0, 171:0**), processo distal da margem externa dos parâmeros angulado e direcionada anteriormente (**201:0, 202:0**).

As espécies do **clado O** se distinguem principalmente pela forma dos asperitos da raspula da área média anterior, composta em *I. sommeri* (**205:1**) e simples em *I. clathratus* e *I. quesneli* (**205:0**) e a forma das margens dos chifres laterais diferentes (**35, 36, 37**) caracteres fundamentais para a caracterização das 3 espécies.

5.3. Estudo da morfologia dos chifres clipeais em Incini

Dos 213 caracteres incluídos na análise, 16 estão associados a forma dos chifres clipeais (27–43). A caracterização e delimitação das estuturas que compõem os chifres são de extrema importância para a diagnose de vários grupos de Scarabaeidae.

Para Huxley (1932) e Thompson (1942) a variação na forma do organismo é amplamente caracterizada por diferenças no tamanho relativo das partes do corpo. Isto é corroborado por McCullough *et al.* (2015), segundo os quais muitas das diferenças na forma do corpo entre os diversos táxons de animais são devidas a diferenças no tamanho proporcional das estruturas do corpo. Nos besouros, os chifres são estruturas rígidas que podem se projetar em diferentes regiões da cabeça ou do tórax (embora possam ocorrer em outras regiões do corpo), podendo ser curvos, retos, ramificados ou laminados, e seu desenvolvimento é frequentemente associado aos nutrientes encontrados no ambiente (polimorfismo masculino) ou ao sexo (dimorfismo sexual) (Emlen *et al.* 2006).

Em uma tentativa de caracterizar a vasta diversidade morfológica dos chifres em Scarabaeidae, Emlen *et al.* (2005) notaram quatro principais trajetórias da evolução dos chifres. Apontaram que os chifres podem variar em sua localização física de cinco formas diferentes, das quais os chifres podem se estender: três segmentos dorsais da cabeça (vértice, fronte e clépeo) e o centro ou as laterais do pronoto.

Os chifres aparentemente surgiram e foram perdidos de forma independente em cada uma dessas regiões do corpo, podendo as espécies apresentar todas essas possíveis combina-

ções, embora a localização dos chifres também pode mudar, como por exemplo, quando um único chifre central se divide em um par de chifres laterais (Emlen *et al.* 2007).

Morón (1983) discorreu sobre o dimorfismo sexual acentuado e o crescimento alométrico das formas adultas de *Inca somneri* (Fig. 11). Apontou a existência de um crescimento diferencial constante em várias espécies de Scarabaeoidea, na qual algumas estruturas como mandíbulas e chifres, apresentam um tamanho relativo diferencial em relação ao tamanho absoluto do corpo, tal como apresentado por Otte & Stayman (1979) durante uma análise com 399 espécies de Lucanidae.

Figura 11. Variação alométrica do chifre clipeal de *I. somneri* (modificado de Morón 1983). Escala = 1 cm

Em um estudo aprofundado a respeito de uma possível função dos chifres clipeais nos machos de *Inca* não foi observada/inferida em nenhum estudo sobre o grupo. Morón (1983) inferiu que é provável que os chifres possuam algum valor sexual seletivo, como é observado em outros grupos de Scarabaeoidea.

Dos táxons que compõem a tribo Incini, 3 gêneros (*Golinca*, *Inca* e *Pantodinus*) possuem espécies com notável dimorfismo sexual, sendo que os machos apresentam chifres na área anterior do clipeo. No entanto, *Golinca* apresenta chifres laterais paralelos e *Inca* chifres laterais divergentes, enquanto *Pantodinus* apresenta um chifre médio (Fig. 12).

Moron & Krikken (1990) descreveram *Archedinus relictus* apontando a presença de um chifre na área anterior do clipeo dos machos, diferente do grande chifre médio visto em *Pantodinus kugli*. As espécies de *Archedinus* apresentam apenas uma forte elevação na margem anterior do clipeo, assim como visto na fêmea de *Pantodinus*, por isso, a elevação da margem anterior das espécies de *Archedinus* não foi considerada como sendo um chifre clipeal.

Figura 12. Diferentes formas de chifres clipeais em Incini. **A.** Lateral paralelo, *G. bifrons*; **B.** Lateral divergente, *I. clathratus*; **C.** Chifre médio, *P. kugli*

De acordo com Emlen *et al.* (2007), mesmo espécies intimamente relacionadas, diferenciam-se consideravelmente em relação à forma dos chifres. Alguns estudos filogenéticos (*e.g.* Emlen *et al.* 2005), sugerem a ocorrência de transformações múltiplas e repetidas na forma dos chifres. Mudanças comuns na forma, podem incluir a divisão de um único chifre em dois ou até três, acompanhados tanto por mudanças na localização do chifre, como na transição de chifres retos para curvos.

No estudo morfológico dos chifres clipeais em *Inca* e *Golinca*, foram indicadas as margens que delimitam a face distal, dorsal, interna e lateral dos chifres laterais (Fig. 13).

Figura 13. Chifre clipeal hipotético indicando as áreas caracterizadas em *Incini*. Legendas: **iam**, margem anterior interna; **int**, dente interno, **idm**, margem interna-dorsal; **ldm**, margem latero-dorsal; **mdt**, dente médio; **oam**, margem anterior externa; **out**, dente externo, **pdm**, margem pósterodorsal.

Diferente de *Golinca*, as espécies de *Inca*, com exceção de *I. pulverulentus*, possuem a área média da margem pósterodorsal (**pdm**) distinta, na qual apresentam uma projeção em sua margem (Fig. 16), de ápice truncado (grupo “*bonplandi*”) ou arredondado (grupos “*irroratus*” e “*clathratus*”). A margem interna-dorsal (**idm**) quando distinta, pode não alcançar a face distal dos chifres laterais, apresentar forma truncada (ou afilada), ou forma arredondada, afilando-se até a margem dos dentes da face distal.

A face distal dos chifres clipeais é composta pela margem anterior externa (**oam**), margem anterior interna (**iam**), dente interno (**int**) e dente externo (**out**). Essas margens podem estar indistintas em algumas espécies, entretanto os machos de *Inca pulverulentus* não apresentam o dente externo da face distal, de forma que a margem anterior externa sempre estará ausente nessa espécie.

O estudo sobre o crescimento alométrico dos chifres clipeais apresentado por Morón (1983), apontou a existência de machos braquíceros (*i.e.* machos menores com chifres pouco desenvolvidos) de *I. sommeri*, no entanto todos os espécimes aqui analisados apresentam as

mesmas características que os adultos telóceros (*i.e.* machos maiores com chifres bem desenvolvidos). Os espécimes analisados nesse estudo indicaram que além da alometria, o polimorfismo também pode estar presente nas espécies de *Inca* (Figs. 14, 17 A, B). Os machos de *I. sommeri* e de *I. bonplandi*, podem apresentar os mesmos estados de caráter de *I. pulverulentus*, isto é, a ausência do dente externo da face distal dos chifres clipeais (Fig. 17 B, 30 B).

Figura 14. Machos de *Inca axeli* apresentando variação alométrica no chifre clipeal. **A.** braquícero, **B.** mesócero, **C.** telócero.

A forma dos chifres clipeais se mostrou fundamental para a caracterização dos táxons que compõem a tribo Incini. A maioria das espécies de *Inca* possui uma boa diagnose que as diferenciam das demais espécies do gênero. No entanto, os táxons que compõem o grupo “*clathratus*” possuem poucos atributos além dos chifres clipeais, que representam caracteres autapomórficos para cada espécie. A espécie-tipo do gênero, *I. clathratus*, possui a mais ampla distribuição já observada entre as espécies de *Inca* e pode apresentar diferentes variações na forma dos chifres de acordo com região de ocorrência.

5.3.1. Histórico taxônomico do grupo “*clathratus*”

Das espécies que compõem o grupo “*clathratus*”, apenas *Inca pulverulentus* possui uma diagnose mais abrangente tanto para o macho como para a fêmea. Descrita originalmente como *Cetonia pulverulenta* Oliver, 1789, *I. pulverulentus* é a espécie com a descrição mais antiga da tribo, juntamente a *Golinca bifrons* (descrito na mesma obra). *Cetonia pulvurulenta* foi sinonimizada com *Goliath barbicorne* Latreille, 1816 por LePeletier & Serville (1828) e incluída no gênero *Inca* como *I. barbicornis*. Burmeister & Schaum (1840) discordaram da posição anterior e deram prioridade a *I. pulverulentus* sobre *I. barbicornis*.

Por apresentar uma diagnose mais clara em relação aos chifres laterais, *I. pulverulentus* não estará nas discussões abaixo, que vão abranger apenas as espécies do grupo “*clathratus*” pertencentes ao clado O (*i.e.* *I. sommeri*, *I. clathratus* e *I. quesneli*).

LePeletier & Serville (1828) descreveram o gênero *Inca* e incluíram *I. weberi*, nome atribuído à *Cetonia ynca* Weber 1801, registrada para o Peru, provavelmente com o intuito de remover a “tautonímia” que, por exemplo, não é permitida na botânica (Howden 1968, Seidel *et al.* 2018).

Perty (1830) descreveu *I. fabricii*, uma variação de *I. weberi* LePeletier & Serville, com registro para o Brasil, estado de Minas Gerais. Posteriormente, Gory & Percheron (1833) revalidou *Cetonia ynca* Weber como em *Inca ynca*.

Burmeister & Schaum (1840) sinonimizaram *I. fabricii* e *I. ynca* com *I. weberi*. No final do trabalho, os autores alegaram não conhecer a obra de Oliver (1792), por isso não fizeram nenhuma relação entre *Cetonia clathrata* e *I. weberi* naquele momento. Posteriormente, Schaum (1844) transferiu *Cetonia clathrata* (na ocasião combinado ao gênero *Trichius* por Fabricius por Schönherr, 1817) para *Inca* e sinonimizou *I. weberi* com *I. clathratus*.

Westwood (1844) descreveu *I. sommeri* ao analisar os chifres laterais de um espécime de *Inca* encaminhado a ele por seu colega Sommer. Esse espécime estava rotulado como sendo de Villa Alta no estado de Oaxaca no México, e apresentava um padrão diferente na forma dos chifres laterais do clípeo em relação ao observado em *I. clathratus* (nomeados como *I. weberi* e *I. fabricii*). Muitos autores listaram a data de publicação dessa obra como Westwood, 1845. Segundo Bousquet (2016) as páginas 97–112 da *Arcana Entomologica* volume II, foram publicadas em 1 de maio de 1844 (*cf.* Seidel *et al.* 2018).

Bates (1889) observou que além da variação na forma do ápice dos chifres laterais de *I. sommeri* apresentada por Westwood (1844), os machos de *I. clathratus* do México e América Central possuem a carena da parte interna superior dos chifres direcionada para a margem distal interna, enquanto os machos da América do Sul, possuem a carena direcionada para a margem distal externa. Observou também, que a espécie mexicana, varia muito em relação a forma do ápice dos chifres, sendo difícil apresentar uma diagnose mais precisa. Após as observações de Bates, trabalhos subsequentes (*e.g.* Schenkling 1922; Howden 1968; Krikken 1984) passaram a interpretar *I. sommeri* como uma subespécie de *I. clathratus*.

Howden (1968) designou *Cetonia ynca* como espécie-tipo do gênero *Inca*. Esse autor interpretou que a grafia do epíteto específico original era “*inca*” e não “*ynca*”, portanto, designou a espécie-tipo por tautonímia (*i.e.* quando o nome do gênero e o epíteto específico que

compõem o binômio são a mesma palavra), o que concordaria atualmente com o art. 68.4 do ICZN (Seidel *et al.* 2018). O autor inferiu também, que o gênero *Inca* aparentemente se desenvolveu na América do Sul, com uma única espécie “*I. clathratus*” (*i.e* se desenvolveu e especiou na América do Sul), e que sua distribuição se ampliou para a América Central recentemente, durante o Pleistoceno.

Boos & Ratcliffe (1985) descreveram *I. clathratus quesneli*, uma subespécie com ocorrência em Maracas Bay na ilha de Trindade (República de Trindade e Tobago), na qual a carena da parte interna superior dos chifres termina de forma abrupta e não é ligada ao ângulo distal, diferenciando-se facilmente das outras duas subespécies. Registraram novas ocorrências de *I. clathratus sommeri* para o norte do México, sul da Colômbia e do Equador, e a oeste dos Andes. Fizeram uma análise biogeográfica de *I. clathratus*, sugerindo vicariância pelo surgimento dos Andes, o que poderia explicar a separação das subespécies, a dispersão e o isolamento de *I. clathratus quesneli* em Trindade e a ocorrência de *I. clathratus sommeri* na América Central.

Figura 15. Chifres clipeais nas espécies do grupo “*clathratus*”. **A.** *I. clathratus*; **B.** *I. quesneli*; **C.** *I. sommeri*

5.3.2. Morfologia dos chifres clipeais nas espécies do grupo “*clathratus*”

Bates (1889) foi um dos primeiros autores a apresentar uma diagnose sobre os aspectos que distinguem as populações das espécies do grupo “*clathratus*” do México e da América do Sul. As carenas da parte interna anterior dos chifres clipeais apontada por Bates (*l.c.*) e Boos & Ratcliffe (1985), tratadas aqui como margens anterior interna e externa, é um dos principais caracteres que distinguem as espécies que compõem o grupo. Essas áreas, podem inferir de qual região pertence cada espécime.

Comumente presente nos estudos de biodiversidade de cetoníneos neotropicais, *I. clathratus* possui a maior distribuição do grupo com ocorrência na Argentina, Brasil, Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana Francesa e Peru (Fig. 64). No Brasil, possui ampla distribuição com registros nas regiões Norte (Amazonas, Amapá, Pará, Roraima e Rondônia), Centro-Oeste (Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul), Nordeste (Maranhão) e Sudeste (Minas Gerais, São Paulo). A espécie é caracterizada por apresentar a margem interna-dorsal arredondada e margem anterior externa indistinta (Fig. 16 A). Com base nos espécimes estudados, no presente trabalho, foram encontradas 3 diferentes variações populacionais de *I. clathratus*, que podem refletir o histórico taxonômico da espécie, que atualmente possui 3 sinônimos (*Cetonia ynca*, *Inca fabricii* e *I. weberi*).

Descrita originalmente como *Cetonia clathrata* Olivier, 1792, e registrada originalmente em Caiena, Guiana Francesa, compartilha as mesmas características que os machos dos espécimes registrados ao norte do Brasil, nos estados de Amapá, Maranhão, Pará e Roraima, isto é, chifres laterais projetados para cima e dente externo da face distal mais proeminente que o interno (Figs. 17 C, D)

Dois dos sinônimos de *I. clathratus* (*Cetonia ynca* e *I. weberi*) descritos originalmente para o Peru, incluem os espécimes que possuem o dente externo da face distal do mesmo comprimento que o interno e não apresentam chifres laterais projetados para cima. Essa forma é encontrada também nos espécimes de ocorrem na Argentina, Bolívia, leste da Colômbia, leste do Equador e no Brasil nos estados de São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Rondônia, Amazonas, Acre e na região sul do Pará.

Perty (1930), descreveu *I. fabricii* com base nos espécimes do cerrado brasileiro. A espécie se caracteriza pela presença de chifres com margem interna-dorsal afilada e bem pronunciada, mas diferente de *I. quesneli*, a margem alcança a face distal dos chifres laterais. Os espécimes de *I. clathratus* com essa característica ocorrem no estado de Goiás e no noroeste de Minas Gerais.

Bates (1889) apresentou uma diagnose detalhada para *I. sommeri*, registrada até então no estado Oaxaca, ao sul do México, tendo posteriormente o registro de ocorrência ampliado. Após outras abordagens sobre a distribuição da espécie (e.g. Howden 1968; Boos & Ratcliffe 1985; Reyes-Castillo & Lara-Villalón 1994), foi registrada no estado de Taumalipas, ao norte do México, Belize, Guatemala, Honduras, Nicarágua, Panamá, Costa Rica, e no Oeste da Colômbia e Equador. Essa espécie é caracterizada pelos chifres com margem anterior interna

distinta (caráter compartilhado com *I. quesneli*) e distribuição possivelmente eparada das outras duas espécies (*I. clathratus* e *I. quesneli*) pela cordilheira dos Andes.

Boos & Ratcliffe (1985) descreveram *I. quesneli* baseada em exemplares coletados em Maracas Bay (República de Trindade e Tobago), a qual se distingue de *I. clathratus* por apresentar chifres com a margem anterior interna distinta assim como visto em *I. sommeri*. Se diferencia da espécie da América Central por apresentar a margem interna-dorsal truncada, similar aos espécimes de *I. clathratus* do cerrado brasileiro, no entanto a margem se projeta para cima formando uma carena e não alcança a face distal dos chifres.

Figura 16. Chifre clipeal indicando as áreas distais de duas espécies do grupo “*clathratus*”. **A.** *I. clathratus*; **B.** *I. quesneli*. Legendas: **dif**, face distal; **dof**, face dorsal; **iam**, margem anterior interna; **idm**, margem interna-dorsal; **inf**, face interna; **oam**, margem anterior externa.

5.4. Considerações taxonômicas em *Inca clathratus*

Por mais notáveis que sejam os diferentes padrões observados na forma dos chifres dos machos na caracterização original dos 3 táxons (*I. clathratus*, *I. quesneli*, *I. sommeri*), outras regiões do corpo apresentam variações ínfimas, impossibilitando uma diagnose mais detalhada. O estudo da genitália masculina não foi capaz de apresentar uma diagnose que diferencie *I. clathratus* de *I. quesneli* e *I. sommeri*. Os parâmeros apresentam variação de largura e comprimento na área distal, assim como observado por Boos & Ratcliffe (1985), o que dificulta a utilização das peças para identificação. O endofalo apresenta diferenças na forma dos asperitos da rásula que pode distinguir *I. sommeri* das outras 2 espécies, no entanto não foi encontrado quaisquer caracteres que pudessem separar de maneira confiável as fêmeas das espécies, a não ser pelo local de coleta.

Com base nos caracteres examinados em grande número de exemplares, no presente estudo é proposto que duas espécies até o momento consideradas subespécies, mudem de *status*: *I. sommeri* é restabelecida ao status de espécie, como descrito originalmente e *I. quesneli* **stat. nov.** é elevado a nível de espécie. As diferentes combinações dos chifres laterais e a distribuição isolada de cada população são atributos que distinguem facilmente cada táxon.

De outra forma, as populações de *I. clathratus* que já foram nomeadas, mas atualmente são consideradas sinônimos (*I. ynca*, *I. fabricii*), e as variações populacionais nunca antes nomeadas, sempre apresentam sobreposição de distribuição, variações morfológicas contínuas (“formas intermediárias”) ou polimorfismo. Assim sendo, os dois sinônimos da espécie são aqui confirmados e mantidos, e, mesmo sendo a espécie com maior variação de forma de chifres e com ampla distribuição da tribo, não foram separados táxons novos, pois *Inca clathratus* é interpretado como uma única espécie com variações populacionais não separadas (Fig. 17 A, C, D).

Figura 17. Variações alométrica e morfológica nas espécies do grupo “*clathratus*”. **A.** *I. clathratus*; **B.** *I. sommeri*; **C–D.** Variação populacional de *I. clathratus* indicando dente externo da face distal mais proeminente que o interno.

Estudos moleculares e de dinâmica de população podem no futuro demonstrar que *I. clathratus* é um agregado de espécies, fato não possível de ser verificado apenas com estudos morfológicos.

5.5 Considerações taxonômicas em *Golinca*

Assim como observado no gênero *Inca*, as espécies de *Golinca* apresentam variações em relação a forma dos chifres, e na ornamentação da superfície do pronoto e élitros. Valois & Silva (2015) descreveram *G. trevisani* e apresentaram a chave de identificação mais recente para o gênero. Os autores apontaram as principais diferenças entre cada espécie, como a forma da face distal (tratada como ápice pelos autores), a forma e esculturação do pronoto e a ornamentação do élitro.

No presente trabalho, foi observado que as espécies de *Golinca* possuem chifres laterais paralelos com a margem interna-dorsal indistinta e margens distais distintas, fôvea na área látero-medial, sulco longitudinal na área média do pronoto e élitro com superfície cerosa. O dente interno da face distal apresenta variação de tamanho e forma, assim como observado em *I. clathratus* (Fig.18).

Figura 18. Variação na forma dos chifres clipeais nas espécies de *Golinca*. **A.** *G. bifrons*; **B.** *G. davissii*; **C.** *G. ishiharai*; **D.** *G. trevisani*.

Foi observado também nas espécies desse gênero, variação gradativa do pronoto em relação a marcação do sulco longitudinal e da fôvea da área média (não usado na análise por ser uma autapomorfia polimórfica de *G. bifrons*), até mesmo em exemplares da mesma localidade (Fig. 19). Em alguns exemplares a marcação é tão fraca que apresenta aspecto de indistinto, sendo a superfície “lisa” do pronoto uma das características que definiriam *G. ishiharai* e *G. trevisani*.

Figura 19. Variação da ornamentação da superfície do pronoto nas espécies de *Golinca*. **A.** *G. bifrons*; **B.** *G. davisii*; **C.** *G. ishiharai*; **D.** *G. trevisani*.

O Clado G recuperado na análise cladística agrupou *Coelocratus* como grupo-irmão de (*Golinca bifrons*+*Inca*), sendo um dos principais caracteres compartilhado pelo clado, a presença de secreção e máculas cerosas na superfície do élitro. Esse caráter apresenta variação em todas as espécies de *Inca*, porém é mais acentuado nas espécies do grupo “*bonplandi*”, que apresentam élitros com ornamentação similar a de *G. bifrons* (Fig. 53) de forma que é difícil encontrar um exemplar igual a outro.

Figura 20. Variação na ornamentação do élitro em *Golinca*. **A.** *G. bifrons*; **B.** *G. davisii*; **C.** *G. ishiharai*; **D.** *G. trevisani*.

Além das diferenças variáveis no chifre, pronoto e élitros, não foram encontradas quaisquer outras características que justificassem a composição atual do gênero, mesmo a genitália masculina (Fig. 21) e feminina não apresentaram qualquer diferença dentro do material examinado.

Figura 21. Edeago das espécies de *Golinca*, vista posterior. **A.** *G. bifrons*; **B.** *G. davisii*; **C.** *G. ishiharai*; **D.** *G. trevisani*.

Dessa forma, o presente trabalho aqui propõe a sinonímia de *G. davisii*, *G. ishiharai* e *G. trevisani* com *G. bifrons*, o que torna o gênero monotípico.

5.6. Distribuição das espécies de Incini

Seidel *et al.* (2018) apresentaram um catálogo para a tribo Incini com a distribuição atualizada de todas as espécies. No entanto o mapa de distribuição disponibilizado pelos autores indica apenas a ocorrência dos gêneros.

A descoberta de uma nova espécie de *Inca* (*I. axeli*, em preparação para publicação) aumentou o registro de distribuição do gênero na região Sul do Brasil (Figs. 64, 65).

5.6.1 Distribuição de *Inca quesneli*

Inca quesneli, até então entendida como endêmica da Ilha de Trindade e Tobago (República de Trindade e Tobago; Seidel *et al.* 2018) recebe novos registros de ocorrência para o Brasil, nos estados da Bahia, Espírito Santo e Pernambuco (Fig. 64).

O endemismo de *I. quesneli* foi motivo de controvérsias. Boos & Ratcliffe (1985), seguindo Ab'Saber (1982) e Hopley (1982), discutiram que há poucas evidências geológicas para sugerir que Trindade já esteve conectado com a América do Sul por terra seca, exceto possivelmente durante o Pleistoceno quando o nível do mar diminui dezenas de metros, provavelmente por conta da última glaciação.

5.6.2 Distribuição de *Coelocratus rufipennis*

Gory & Percheron (1833) descreveram *Coelocratus rufipennis* (originalmente combinado a *Inca*) com base em material do Brasil, sem indicar uma localidade mais restrita, depositado em “coll. [coleção] Dupont”. Ricchiardi (2002) designou lectótipo para *C. rufipennis* com base em um exemplar depositado no MNHG (*cf.* Ricchiardi 2002: 3 – nota de rodapé). Di Iorio (2013), ignorando a designação feita anteriormente por Ricchiardi, designou lectótipo para a espécie baseado em um espécime (rotulado como “Brasil interior”) depositado na coleção argentina Hermann Burmeister (atualmente em MACN; *cf.* Di Iorio 2013: 82 – nota). Seidel *et al.* (2018) interpretaram que os dois espécimes são realmente (pelo menos parte) síntipos e, conseqüentemente consideraram a designação de Ricchiardi como Lectótipo e a de Di Iorio como paralectótipo. Seidel *et al.* (2018) também registraram dois espécimes (machos não tipos, um erroneamente identificado como fêmea) depositados em ZNSM registrados para Caiena (Guiana Francesa). No presente trabalho, foram estudados outros dois espécimes (CEMT) coletados no Rio Grande do Sul, em Bagé (“Fazenda Santo Antônio”) e Canguçu (“Coxilha do Fogo”), sendo estes registros novos para o estado, além de serem os primeiros

registros distritais para a espécie. Sabendo-se que essa espécie ocorre no sul do Brasil, é entendido que o registro para Caiena possa ser um erro de etiquetagem. Existe outro registro impreciso para essa espécie, quando Burmeister & Schaum (1841) erigiram *Coelocratus* para *C. rufipennis*, a mesma foi registrada para o estado de Minas Gerais. Até o momento, nenhum espécime foi encontrado para essa área, embora o paralectótipo (MACN) é rotulado como sendo do “Brasil interior”. Novos estudos são necessários para o melhor entendimento da distribuição geográfica da espécie.

5.6.3 Distribuição de *Golinca*

As espécies de *Golinca* foram registradas apenas a Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana Francesa e Peru até que Valois & Silva (2015) e De Souza Silva *et al.* (2017) apresentaram registros do gênero para os estados brasileiros do Amazonas e Rondônia. Seidel *et al.* (2018) ampliaram a distribuição do gênero com novos registros para o Brasil nos estados do Amazonas e Mato Grosso e para Costa Rica na província de Puntarenas. O presente estudo amplia a distribuição desse táxon, com novos registros para os estados do Amazonas, Mato Grosso e Rondônia, e nova ocorrência para o Pará.

Após as sinonímias novas propostas, o gênero monotípico *Golinca*, descrito originalmente para uma espécie de Caiena, possui agora registros para Bolívia, Brasil, Colômbia, Costa-Rica, Equador, Guiana Francesa e Peru (Fig. 67).

6. CONCLUSÕES

A análise morfológica detalhada de grande quantidade de material das espécies de Incini resultou em várias conclusões, listadas a seguir, que completam os dados anteriores e representam uma grande contribuição para o conhecimento do grupo.

A partir dos resultados obtidos na análise cladística, concluiu-se que a tribo Incini é monofilética.

Os gêneros *Inca* e *Archedinus* são monofiléticos.

A topologia resultante da análise recuperou que o gênero *Inca* é formado por 3 grupos distintos (grupo “*bonplandi*”, grupo “*irroratus*” e grupo “*clathratus*”).

O estudo morfológico comparativo dos chifres clipeais das espécies de *Inca* e *Golinca*, se mostrou muito eficiente para a caracterização dos táxons, resultando em novas terminologias usadas para definir as áreas dos chifres laterais e inferir a homologia dessas áreas entre as espécies.

O gênero *Golinca* é considerado monotípico tendo *G. bifrons* como espécie-tipo, as outras três espécies anteriormente válidas (*G. davisii*, *G. ishiharai* e *G. trevisani*) foram aqui sinonimizadas a *G. bifrons*.

Dois táxons anteriormente classificados como subespécies de *I. clathratus* foram elevadas ao nível específico. *Inca sommeri* foi restabelecido ao *status* de espécie como descrito originalmente e *I. quesneli* foi reconhecido como espécie.

Inca quesneli não é endêmico de Trindade (República de Trindade e Tobago). Essa espécie teve sua distribuição ampliada, apresentado registros para três estados brasileiros (Bahia, Espírito Santo e Pernambuco), contradizendo o endemismo proposto pelos autores do táxon.

Inca clathratus possui variações populacionais. Foram encontradas duas variantes da espécie, uma ao norte do Brasil nos estados do Amapá, Maranhão, Pará e Roraima, e outra no cerrado brasileiro, nos estados de Minas Gerais e Goiás. Mesmo sendo variações, a sobreposi-

ção de distribuição e o intercâmbio de combinações de características não permite a segura separação de táxons.

O gênero *Inca* possui uma nova espécie (*I. axeli* **sp. nov.**, em processo de descrição) registrada para região Sul do país.

O gênero *Coelocratus* ocorre no Brasil. O gênero monotípico teve os primeiros registros distritais de localidade desde a descrição de *C. rufipennis* com registros para o estado do Rio Grande do Sul nos municípios de Bagé e Canguçu.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber, A. N. 1982. The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia (pp. 41-59). *In: Biological diversification in the tropics*. Whitmore, T.C., Prance, G.T (editor). Columbia University Press, New York, 714 p.
- Amorim, D. S. 2002. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. Ribeirão Preto, Holos, 156 p.
- Balthasar, V. 1963. **Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Palaarktischen und Orientalischen Region (Coleoptera Lamellicornia)**, Vol. 1. Tschechoslowakische Akademie der Wissenschaften, Praha. 391 pp + 24 plates.
- Bates, H. W. 1889. [Trichiidae]. Pp. 377-384. *In: Godman F. D. & Salvin O. (eds.): Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Vol. II. Part 2. Pectinicornia and Lamellicornia*. Taylor and Francis, London. xii + 432 pp. + 24 pls.
- Beutel, R. G. & Lawrence, J. F. 2005. Capítulo 4. Coleoptera, morphology, p.23–27. *In: Beutel, R. G. & Leschen, R. A. B. (Eds.). Part 38. Coleoptera, beetles. Volume 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Polyphaga partim)*. *In: Kristensen, N. P. & Beutel, R. G. (Eds.). Volume IV Arthropoda: Insecta*. *In: Kükenthal, W. (founder), Beiner, M., Fischer, M., Helmecke, J.-G., Starck, D. & Wermuth, H. Handbook of Zoology. A natural history of the phyla of the animal kingdom*. Water de Gruyter, Berlin, xi + 567 p.
- Blackwelder, R. E. 1944. Checklist of coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. Part 2. **Bulletin of the United States National Museum, 185**: 197–265.
- Booth, R. G., Cox, M. L. & Madge, R. B. 1990. **IIE Guides to Insects of Importance to Man. 3**. Wallingford: CAB International. iii–vi + 384 p + [1 p, errata].
- Boos, J. & Ratcliffe, B. C. 1985. A new subspecies of *Inca clathrata* from Trinidad, West Indies, and range extensions for *Inca clathrata*. **The Coleopterists Bulletin, 39**: 381–389.
- Bouchard, P., Bousquet Y., Davies, A. E., Alonso-Zarazaga M. A., Lawrence J. F., Lyal C. H. C., Newton A. F., Reid C. A. M., Schmitt M., Slipinski S. A. & Smith A. B. T. 2011.

- Family-group names in Coleoptera (Insecta). **ZooKeys**, **88**: 1–972. [Family Scarabaeidae Latreille, 1802, 40–45].
- Bousquet, Y. 2016. Litteratura Coleopterologica (1758–1900): a guide to selected books related to the taxonomy of Coleoptera with publication dates and notes. **ZooKeys**, **583**: 1–776.
- Brazeau, M. D. 2011. Problematic character coding methods in morphology and their effects. The Linnean Society of London. **Biological Journal of the Linnean Society**, **104**: 489–498.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics**, **10**: 295–304
- Browne, J. & Scholtz, C. H. 1998. Evolution of the scarab hind wing articulation and wing base: a contribution towards the phylogeny of the Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). **Systematic Entomology**, **23**: 307–326.
- Burmeister, H. 1842. **Handbuch der Entomologie, volume 3**. T.C.F. Enslin, Berlin, Germany. 584 p.
- Burmeister. H. 1847. **Handbuch der Entomologie, volume 5. Coleoptera Lamellicornia Xylophila et Pectinicornia**. T. C. F. Enslin, Berlin, 584 p.
- Burmeister H.C.C. & Schaum H. 1840. Kritische Revision der Lamellicornia melitophila. **Zeitschrift für die Entomologie, herausgegeben von Ernst Friedrich Germar. Leipzig 2(2)**:353-420.
- Browne, J. & Scholtz, C. H. 1999. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera). **Systematic Entomology**, **24**: 51–84.
- Coca-Abia, M. & Martín-Piera, F. 1991. Anatomy and Morphology of the genitalia in the subtribe Rhizotrogina (Col., Melolonthidae, Melolonthini): Taxonomic implications, p. 61–78. *In*: Zunino, M., Blas, M. & Belles, X. (Eds.). **Advances in Coleopterology**. Barcelona, European Association of Coleopterology, 323 pp.
- Costa, C., Vanin, S.A. & Casari, S.A. 1988. **Larvas de Coleoptera do Brasil**. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil, 282 pp + 165 plates.
- De Pinna, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, **7**: 367–394.

- Di Iorio, O. 2013. A review of the Cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae) from Argentina and adjacent countries: systematics and geographic distributions. **Zootaxa**, **3668**: 1–87.
- De Souza Silva, A., Olivette, S. J. V., Puker, A., De Albuquerque, C. C. M. & Korasaki, V. 2017. **Estratificação vertical da comunidade de besouros Cetoniidae em floresta Amazônica**. XIII Congresso de Ecologia do Brasil & III International Symposium of Ecology and Evolution, Viçosa-MG. Livro de Resumos. Disponível em <http://anais.ecologia2017.com.br/listaresumos.htm> (acessado em 20 de agosto de 2018)
- Emlen D. J., Marangelo, J., Ball, B. & Cunningham, C. W. 2005. Diversity in the weapons of sexual selection: horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Evolution**, **59**(5): 1060–1084.
- Emlen, D. J., Szafran, Q., Corley, L. S. & Dworkin, I. 2006. Insulin signaling and limb-patterning: candidate pathways for the origin and evolutionary diversification of beetle ‘horns’. **Heredity**, **97**: 179–191.
- Emlen, D. J., Lavine, L. C. & Ewen-Campen, B. 2007. On the origin and evolutionary diversification of beetle horns. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, **104 Suppl 1**: 8661–8.
- Endrödi, S. 1966. Monographie der Dynastinae (Coleoptera: Lamellicornia) I. Teil. **Entomologische Abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde Dresden**, **33**: 1–457
- Endrödi, S. 1985. The Dynastinae of the World. **Series Entomologica**, **28**: 5–800 + 46 pls.
- Evenhuis, N. 2018. **Insect and spider collections of the world web site**. Disponível em <http://hbs.bishopmuseum.org/codens/> (Acessado em 17 de janeiro de 2018)
- Gatesy, J., Matthee, C., Desalle, R. & Hayashi, C. 2002. Resolution of a super-tree/supermatrix paradox. **Systematic Biology**, **51**: 652–664.
- Goloboff, P. A. & Farris, J. S. 2001. Methods for Quick Consensual Estimations. **Cladistics**, **17**: S26–S34
- Goloboff, P. A., Farris, J., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M. & Szumil, C. 2003. Improvements to resampling measures of group support. **Cladistics**, **19**: 324–332.

- Goloboff, P. A., Farris, J. S. & Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, **24**: 774–786.
- Goloboff, P. A., Torres, A. & Arias, J. S. 2017. Weighted parsimony outperforms other methods of phylogenetic inference under models appropriate for morphology. **Cladistics**, **33**: 1–31.
- Gory H. & Percheron A. 1833. **Monographie des Cétoines et Genres Voisins, Formant, dans les Familles Naturelles de Latreille, la Division des Scarabées Mélitophiles**. J.-B. Baillière, Paris, France. 1-410
- Hennig, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Urbana, Illinois University Press, 263 p.
- Hinchliff, C. E. & Roalson, E. H. 2013. Using Supermatrices for Phylogenetic Inquiry: An Example Using the Sedges. **Systematic Biology**, **62**: 205–219.
- Hopley, D. 1982. **The geomorphology of the Great Bamer Reef: quaternary development of coral reefs**. John Wiley & Sons, New York.
- d'Hotman, D. & Scholtz, C. H. 1990a. Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in Scarabaeoidea. **Entomology Memoirs**, **77**: 1–51.
- d'Hotman, D. & Scholtz, C. H. 1990b. Comparative morphology of the male genitalia of derived groups of Scarabaeoidea (Coleoptera). **Elytron**, **4**: 3–39.
- Howden, H. F. 1968. A review of the Trichiinae of North and Central America (Coleoptera: Scarabaeidae). **The Memoirs of the Entomological Society of Canada**, **100 (S54)**: 5–77.
- Huxley, J. S. 1932. **Problems of relative growth**. London, U.K.: Methuen.
- Janssens, A. 1949. Contribution à l'étude des Coléoptères Lamellicornes. Table synoptique et essai de classification pratique des Coléoptères Scarabaeidae. **Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique**, **2 (18)**: 1–73.
- Krajčák, M. 1999. **Cetoniidae of the world: Catalogue-Part II (Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae)**. Most, Czech Republic, 95 pp.
- Krikken J. 1984. A new key to the suprageneric taxa in the beetle family Cetoniidae, with annotated lists of the known genera. **Zoologische Verhandelingen**, **210**: 1–75.

- Lawrence, J. F. & Britton, E. B. 1991. Coleoptera (beetles), chap. 35, p. 543–684. In: CSIRO Division of Entomology (ed.). **The Insects of Australia**. A textbook for students and research workers, v. 2. Carlton, Melbourne University Press, vi + 543–1137 p.
- Lawrence, J. F., Beutel, R.G.; Leschen, R. A. B. & Ślipiński, A. 2010. Capítulo 2. Glossary of morphological terms, p. 9–20. In: Leschen, R. A. B.; Beutel, R. G. & Lawrence, J. F. (Eds.) Part 39. Coeloptera, beetles. Volume 2: Morphology and Systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim). In: Kristensen, N. P. & Beutel, R. G. (Eds.). Volume IV Arthropoda: Insecta. In: Kükenthal, W. (founder), Beiner, M., Ficher, M., Helmcke, J.-G., Starck, D. & Wermuth, H. Handbook of Zoology. A natural history of the phyla the animal kingdom. Walter de Gruyter, Berlin, xiii+786.
- Lepeletier, A. L. M. & J. G. Audinet-Serville. 1828. Scarabé, *Scarabaeus*, p. 346–382. In: P. A. Latreille, A. L. M. Lepeletier, J. G. Audinet-Serville & F. É. Guérin-Ménéville (eds.). **Encyclopédie méthodique. Histoire naturelle. Entomologie, ou histoire naturelle de crustacés, des arachnides et des insectes**, tome 10, fascicule 2. Paris, Mme Veuve Agasse, 832 p.
- Marioni, C. M., Ganho, N. G., Monné, M. L. & Mermudes, J. R. M. 2001. **Hábitos alimentares em Coleoptera (Insecta): Compilação, organização de dados e novas informações sobre alimentação nas famílias de coleópteros**. Ribeirão Preto, Holos, 64 p.
- McCullough, E. L., Ledger, K. J., O'Brien, D. M. & Emlen, D. J. 2015. Variation in the allometry of exaggerated rhinoceros beetle horns. **Animal Behaviour**, **109**: 133–140.
- Micó, E., Morón, M. A., Sipek, P. & Galante, E. 2008. Larval morphology enhances phylogenetic reconstruction in Cetoniidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) and allows the interpretation of the evolution of larval feeding habits. **Systematic Entomology**, **33**: 128–144.
- Micó E. & Galante, E. 2000. The internal ectodermic genitalia of Iberian Anisopliini (Coleoptera: Scarabaeoidea: Rutelidae). **Elytron** **14**: 53-67.
- Morrone, J. J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. **Zootaxa**, **3782** (1): 1–110.

- Morón, M. A. 1983. Los estados inmaduros de *Inca clathrata sommeri* Westwood (Coleoptera, Melolonthidae, Trichiinae); con observaciones sobre el crecimiento alométrico del imago. **Folia Entomologica Mexicana**, **56**: 31–51.
- Morón, M. A. 1995. Larva and pupa of *Archedinus relictus* Moron and Krikken (Coleoptera: Melolonthidae, Trichiinae, Incaini). **Pan-Pacific Entomologist** **71**: 237–244.
- Morón, M. A. & Krikken, J. 1990: A new Mesoamerican genus of Trichiinae (Coleoptera: Scarabaeoidea). **Folia Entomológica Mexicana**, **78**: 71–84.
- Morón, M. A. & Vaz-de-Mello, F. Z. 2007. A new species of *Archedinus* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Trichiinae) from Oaxaca, México. **The Pan-Pacific Entomologist**, **83**: 110–119.
- Nel, A. & Scholtz, C. H. 1990. Comparative morphology of the mouthparts of adult Scarabaeoidea. **Entomology Memoir Departament of Agricultural Development**, **80**: 1–84.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. 1993. On outgroups. **Cladistics**, **9**: 413–426.
- Olivier, G. A. 1792. [Description d'une nouvelle espèce de cétoine]. Pp. 92-94. In: Lamarck M., Bruguière J. G., Olivier G. A., Haüy, M. & Pelletier M.: **Choix de mémoires sur divers objets d'histoire naturelle**. Paris, France. 1–504 pp. + 24 pls.
- Ottle, D. & Stayman C. 1979. Beetle horns: some patterns in function morphology in: **Sexual selection and reproductive competition in insects**. (Blum & Blum Eds.) Academic Press, Nova York. 259-292.
- Perty, J. A. M. 1830. Fasc. 2. In: **Delectus animalium articulorum, quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCVIIMDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis augustissimi peracto collegerunt Dr. J.B. de Spix et De C.F. Ph. Martius. Accedit dissertatio de insectorum in America meridionali habitantium vitae, genere, moribus et distributione geographica**. J.A.M. Perty. Monachii, impensis editoris.
- Ratcliffe B. C. 2002. VI. Cetoniinae Leach 1815, 67–71 p. In: Ratcliffe B. C., Jameson, M. L. & Smith, A. B. T. 34. Scarabaeidae Latreille 1802, 39–81 p. In: Ratcliffe, B. C. &

- Jameson, M. L. In: Series Scarabaeiformia Crowson 1960 (=Lamellicornia), Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802: Introduction, chap. 22, 1–5 p. In: Arnett Jr., R. H., Thomas, M. C., Skelley P. E. & Frank, J. H. (eds.). **American Beetles**. Volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Boca Raton, CRC Press LLC, xiv + 861 p. + 2 pls.
- Ratcliffe, B. C., Jameson, M.L. & Smith, A. B. T. 2002. 34. Scarabaeidae Latreille 1802, 39–81 p. In: Ratcliffe B. C. & Jameson, M. L. In: Series Scarabaeiformia Crowson 1960 (=Lamellicornia), Superfamily Scarabaeoidea Latreille 1802: Introduction, chap. 22, 1–5 p. In: Arnett Jr., R. H., Thomas, M. C., Skelley P. E. & Frank, J. H. (eds.). **American Beetles**. Volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. Boca Raton, CRC Press LLC, xiv + 861 p. + 2 pls.
- Reyes-Castillo, P. & Lara-Villalón, M. L. 1994. New record of *Inca clathrata sommeri* Westwood (Coleoptera: Melolonthidae, Trichiinae) in Tamaulipas, Mexico. **Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)**, **62**: 47.
- Ricchiardi, E. 2002: Notes on the genus *Coelocratus* Burmeister, 1842 (Coleoptera: Scarabaeidae). **Cetoniimania**, **2**(1): 3–7.
- Ritcher, P. O. 1966. **White Grubs and Their Allies**. Corvallis, Oregon State University Press, 219.
- Sanmartín I. & Martín-Piera F. 2003. First phylogenetic analysis of the subfamily Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae): The Palearctic Pachydeminae. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, **41**: 2–46.
- Schaum, H. R. 1844. Observations critiques sur la famille des lamellicornes mélitophiles. **Annales de la Société entomologique de France, Deuxième Serie**, **3**: 333–426.
- Schenkling, S. 1921. *Pars* 72: Scarabaeidae: Cetoniinae. In: Schenkling, S. (Ed.), **Coleopterorum Catalogus. Volumen XXI. Scarabaeidae III**. W. Junk, Berlin, 431 pp.
- Schenkling, S. 1922. *Pars* 75: Scarabaeidae: Trichiinae, Valginae. In: Schenkling, S. (Ed.), **Coleopterorum Catalogus. Volumen XXI. Scarabaeidae III**. W. Junk, Berlin, 58 pp.

- Schoch, G. 1894. Ueber die Systematik der Cetoniden. **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft**, **9**: 164–225.
- Scholtz, C. & Grebennikov V. V. 2005. Scarabaeoidea Latreille, 1802, 367–425 p. *In*: Beutel, R. G. & Leschen, R. A. B. (eds.). Coleoptera, Beetles, volume 1: Morphology and systematics (Archostemata, Myxophaga, Polyphaga partim), xi + 567 p. *In*: Kristensen N. P. & Beutel R. G. (eds.). Arthropoda: Insecta, volume 4, part 38. *In*: Beier, M., Fischer M., Helmcke J. G., Starck D. & Wermuth H. (org.). **Handbook of Zoology: a natural history of the phyla of the animal kingdom**. Berlin, Walter de GmbH & Co. KG.
- Schönherr, C. J. 1817. **Synonymia insectorum, oder: Versuch einer Synonymie aller bisher bekannten Insecten; nach Fabricii Systema Eleutheratorum geordnet. Mit Berichtigungen und Anmerkungen, wie auch Beschreibungen neuer Arten und illuminirten Kupfern. Erster Band. Eleutherata oder Käfer. Dritter Theil**. Bruzelius, Upsalla, Sweden. 506 pp.
- Sereno, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, **23**: 565–587.
- Seidel, M., Arriaga-Varela, E. & Sousa, R. 2018. Catalogue of the Incini with the description of the first *Archedinus* from Honduras (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). **Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae**, **58 (2)**: 389–405
- Šípek, P., Gill, B. D. & Grebennikov, V. V. 2009. Afromontane *Coelocorynus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae): Larval descriptions, biological notes and phylogenetic placement. **European Journal of Entomology**, **106**: 95–106.
- Šípek, P. & Král, D. 2012. Immature stages of the rose chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae): a historical overview. **Zootaxa**, **3323**: 1–26.
- Šípek, P., Ricchiardi, E. & Perissinotto, R., 2012. Immature stages and ecology of two species of the South African genus *Stripsipher* Gory & Percheron, 1833 (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Trichiini). **Zookeys**, **180**: 19–40.
- Šípek P., Fabrizi S., Eberle J. & Ahrens D. 2016. A molecular phylogeny of rose chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) reveals a complex and concerted morphological

- evolution related to their flight mode. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, **101**: 163–175.
- Smith, A. B. T. 2006. A review of the family-group names for the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera) with corrections to nomenclature and a current classification. **Coleopterists Society Monograph**, **5**: 144–204.
- Smith, A. B., Hawks, D. C. & Heraty, J. M. 2006: An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analyses. **The Coleopterists Bulletin**, **60(5)**: 35–46.
- Sousa, R., Fuhrmann, J., Kouklík, O. & Šípek P. 2018. Immature stages of three species of *Inca* LePeletier & Serville, 1828 (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae) and morphology of phytophagous scarab beetle pupa. **Zootaxa**, **4434 (1)**: 65–88.
- Strong, E. E. & Lipscomb D. 1999. Character coding and inapplicable data. **Cladistics**, **15**: 363–371.
- Thompson, D. W. 1942. **On growth and form**. Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- Thomson, R.C. & Shaffer H.B. 2010. Sparse supermatrices for phylogenetic inference: taxonomy, alignment, rogue taxa, and the phylogeny of living turtles. **Systematic Biology**, **59(1)**: 42–58.
- Valois, M. & Silva, F. 2015. A new species of *Golinca* Thomson (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae): first record of the genus for Brazil. **Zootaxa**, **3919 (1)**: 192–196.
- Westwood, J. O. 1844: Arcana Entomologica, or Illustrations of new, rare and interesting insects. **Arcana Entomologica (1843– 1845)**, **2**: 1–191.

8. MATRIZ DE CARACTERES

Matriz de Caracteres dos 18 terminais usados na análise [C0–20]. 0–2, estado do caráter; “-“, dados inaplicáveis; “?”, caracteres desconhecidos (*missing data*) (1 de 11).

	[0]	[1]	[2]	[3]	[4]	[5]	[6]	[7]	[8]	[9]	[10]	[11]	[12]	[13]	[14]	[15]	[16]	[17]	[18]	[19]	[20]
[0] <i>Trichius fasciatus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
[1] <i>Osmoderma eremita</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
[2] <i>Cetonia aurata</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
[3] <i>Archedinus relictus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
[4] <i>Archedinus howdeni</i>	0	?	0	0	1	0	?	0	?	1	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?
[5] <i>Archedinus antoshkai</i>	0	?	0	0	1	0	?	0	?	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?
[6] <i>Pantodinus klugi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
[7] <i>Coelocratus rufipennis</i>	0	?	0	0	1	0	?	0	?	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?
[8] <i>Golinca bifrons</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1
[9] <i>Inca besckii</i>	1	1	1	1	1	1	0, 1	0, 1	0, 1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1
[10] <i>Inca bonplandi</i>	1	1	0, 1	1	1	1	0, 1	0	0	1	1	1	1	0	0, 1	0	0	1	1	1	1
[11] <i>Inca clathratus</i>	1	1	0	0, 1	1	0, 1	0	0	0	1	1	0	1	1	0, 1	0	0	1	1	1	0
[12] <i>Inca quesneli</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0
[13] <i>Inca sommeri</i>	1	1	0	1	1	0, 1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0
[14] <i>Inca burmeisteri</i>	1	1	0	0, 1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0
[15] <i>Inca irroratus</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
[16] <i>Inca axeli</i>	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0, 1	0	1	1	1	1	1	1
[17] <i>Inca pulverulentus</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0

Matriz de Caracteres dos 18 terminais usados na análise [C21–41]. 0–2, estado do caráter; “-”, dados inaplicáveis; “?”, caracteres desconhecidos (*missing data*) (2 de 11).

	[21]	[22]	[23]	[24]	[25]	[26]	[27]	[28]	[29]	[30]	[31]	[32]	[33]	[34]	[35]	[36]	[37]	[38]	[39]	[40]	[41]
[0] <i>Trichius fasciatus</i>	-	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[1] <i>Osmoderma eremita</i>	-	0	0	2	-	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[2] <i>Cetonia aurata</i>	-	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[3] <i>Archedinus relictus</i>	-	1	1	?	?	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[4] <i>Archedinus howdeni</i>	-	?	?	?	?	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[5] <i>Archedinus antoshkai</i>	-	?	?	?	?	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[6] <i>Pantodinus klugi</i>	-	1	1	1	-	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[7] <i>Coelocratus rufipennis</i>	?	?	?	?	?	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
[8] <i>Golinca bifrons</i>	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	-	-	0	0	-	1	1	1	0	0	0
[9] <i>Inca besckii</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0
[10] <i>Inca bonplandi</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	-	0	0	0, 1	1	0, 1	0
[11] <i>Inca clathratus</i>	-	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0, 1	0	1	1	1	0	1
[12] <i>Inca quesneli</i>	-	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1
[13] <i>Inca sommeri</i>	-	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0, 1	0	0, 1	1	0	1
[14] <i>Inca burmeisteri</i>	-	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1
[15] <i>Inca irroratus</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
[16] <i>Inca axeli</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1
[17] <i>Inca pulverulentus</i>	-	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	-	0	0	-	-	-	0	1	1	1

Matriz de Caracteres dos 18 terminais usados na análise [C42–62]. 0–2, estado do caráter; “-”, dados inaplicáveis; “?”, caracteres desconhecidos (*missing data*) (3 de 11).

	[42]	[43]	[44]	[45]	[46]	[47]	[48]	[49]	[50]	[51]	[52]	[53]	[54]	[55]	[56]	[57]	[58]	[59]	[60]	[61]	[62]
[0] <i>Trichius fasciatus</i>	-	-	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
[1] <i>Osmoderma eremita</i>	-	-	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1
[2] <i>Cetonia aurata</i>	-	-	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0
[3] <i>Archedinus relictus</i>	-	-	1	1	1	0	2	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1
[4] <i>Archedinus howdeni</i>	-	-	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[5] <i>Archedinus antoshkai</i>	-	-	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[6] <i>Pantodinus klugi</i>	-	-	0	1	1	0	2	-	?	0	-	?	?	-	0	?	?	?	?	?	?
[7] <i>Coelocratus rufipennis</i>	-	-	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
[8] <i>Golinca bifrons</i>	0	-	0	0	0	0	0	-	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0
[9] <i>Inca besckii</i>	0	-	0	0	0	1	2	-	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0
[10] <i>Inca bonplandi</i>	0	-	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1
[11] <i>Inca clathratus</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0
[12] <i>Inca quesneli</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0
[13] <i>Inca sommeri</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0
[14] <i>Inca burmeisteri</i>	1	0	0	0	0	0	0	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
[15] <i>Inca irroratus</i>	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0
[16] <i>Inca axeli</i>	1	0	0	0	0	0	1	-	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0
[17] <i>Inca pulverulentus</i>	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0

Matriz de Caracteres dos 18 terminais usados na análise [C63–83]. 0–2, estado do caráter; “-”, dados inaplicáveis; “?”, caracteres desconhecidos (*missing data*) (4 de 11).

	[63]	[64]	[65]	[66]	[67]	[68]	[69]	[70]	[71]	[72]	[73]	[74]	[75]	[76]	[77]	[78]	[79]	[80]	[81]	[82]	[83]
[0] <i>Trichius fasciatus</i>	-	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	-	0	0	1
[1] <i>Osmoderma eremita</i>	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	-	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1
[2] <i>Cetonia aurata</i>	-	0	0	1	0	1	1	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	-	0	0	0
[3] <i>Archedinus relictus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	1	?	?	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0
[4] <i>Archedinus howdeni</i>	?	?	?	?	?	0	1	0	1	?	?	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0
[5] <i>Archedinus antoshkai</i>	?	?	?	?	?	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0
[6] <i>Pantodinus klugi</i>	?	?	?	?	?	1	0	0	0	0	-	0	1	1	0	0	0	-	1	1	1
[7] <i>Coelocratus rufipennis</i>	?	0	0	1	0	0	1	0	0	0	-	0	1	1	1	0, 1	0	-	0	0	1
[8] <i>Golinca bifrons</i>	-	0	1	1	0	0	1	0	0	0	-	0	1	0	1	1	1	0, 1	0	0	1
[9] <i>Inca besckii</i>	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0, 1	0	1	0	0	0	1
[10] <i>Inca bonplandi</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0, 1	0	1	0	0	0	1
[11] <i>Inca clathratus</i>	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
[12] <i>Inca quesneli</i>	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
[13] <i>Inca sommeri</i>	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1
[14] <i>Inca burmeisteri</i>	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0, 1	1	1	1	0	0	1
[15] <i>Inca irroratus</i>	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1
[16] <i>Inca axeli</i>	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0, 1	1	1	0	0	0	1
[17] <i>Inca pulverulentus</i>	-	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1

Matriz de Caracteres dos 18 terminais usados na análise [C84–104]. 0–2, estado do caráter; “-”, dados inaplicáveis; “?”, caracteres desconhecidos (*missing data*) (5 de 11).

	[84]	[85]	[86]	[87]	[88]	[89]	[90]	[91]	[92]	[93]	[94]	[95]	[96]	[97]	[98]	[99]	[100]	[101]	[102]	[103]	[104]
[0] <i>Trichius fasciatus</i>	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	-
[1] <i>Osmoderma eremita</i>	1	1	0	-	-	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0
[2] <i>Cetonia aurata</i>	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0
[3] <i>Archedinus relictus</i>	1	1	1	0	1	1	0	?	0	?	1	0	1	1	0	0	-	-	0	1	0
[4] <i>Archedinus howdeni</i>	1	1	1	1	1	1	0	?	0	?	1	1	1	1	0	0	-	-	0	1	0
[5] <i>Archedinus antoshkai</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	-	-	0	1	0
[6] <i>Pantodinus klugi</i>	1	1	0	-	-	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	-	1	0	1	0
[7] <i>Coelocratus rufipennis</i>	1	0	0	-	-	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	-	-	0	0	-
[8] <i>Golinca bifrons</i>	1	1	1	0, 1	0, 1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	-	-	0	1	0
[9] <i>Inca besckii</i>	1	1	1	0, 1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0
[10] <i>Inca bonplandi</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	-	-	0	1	0
[11] <i>Inca clathratus</i>	1	1	1	1	0, 1	0	0	0	0	1	1	0, 1	1	1	1	1	0	1	1	1	0, 1
[12] <i>Inca quesneli</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0, 1	1	1	1	1	0	1	1	1	0, 1
[13] <i>Inca sommeri</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0, 1	1	1	1	1	0	1	1	1	0, 1
[14] <i>Inca burmeisteri</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0
[15] <i>Inca irroratus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	-	-	0	1	0
[16] <i>Inca axeli</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0, 1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0
[17] <i>Inca pulverulentus</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1

Matriz de Caracteres dos 18 terminais usados na análise [C105–125]. 0–2, estado do caráter; “-”, dados inaplicáveis; “?”, caracteres desconhecidos (*missing data*) (6 de 11).

	[105]	[106]	[107]	[108]	[109]	[110]	[111]	[112]	[113]	[114]	[115]	[116]	[117]	[118]	[119]	[120]	[121]	[122]	[123]	[124]	[125]
[0] <i>Trichius fasciatus</i>	-	-	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	-	0	1
[1] <i>Osmoderma eremita</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0
[2] <i>Cetonia aurata</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	-	1	0	-	1	1
[3] <i>Archedinus relictus</i>	0	0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	-	0	0	-	0	1
[4] <i>Archedinus howdeni</i>	0	0	0	0	?	?	?	0	?	1	0	0	0	1	0	1	0	0	-	0	?
[5] <i>Archedinus antoshkai</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	?	1	0	0	0	1	1	1	0	0	-	0	?
[6] <i>Pantodinus klugi</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	-	0	0	-	0	1
[7] <i>Coelocratus rufipennis</i>	-	-	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	-	0	1
[8] <i>Golinca bifrons</i>	0	0	0, 1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1
[9] <i>Inca besckii</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1
[10] <i>Inca bonplandi</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0, 1	1	0	0	1	1	0	1
[11] <i>Inca clathratus</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0, 1	1	0	0	0	-	0	1
[12] <i>Inca quesneli</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0, 1	1	0, 1	0	0	-	0	1
[13] <i>Inca sommeri</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0, 1	1	0, 1	0	0	-	0	1
[14] <i>Inca burmeisteri</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	-	0	1
[15] <i>Inca irroratus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	-	0	1
[16] <i>Inca axeli</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0, 1	1	0, 1	0	0	-	0	1
[17] <i>Inca pulverulentus</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0, 1	0	0	-	0	1

Matriz de Caracteres dos 18 terminais usados na análise. 0–2, estado do caráter; “-“, dados inaplicáveis; “?”, caracteres desconhecidos (*missing data*) (7 de 11) [C126–146].

	[126]	[127]	[128]	[129]	[130]	[131]	[132]	[133]	[134]	[135]	[136]	[137]	[138]	[139]	[140]	[141]	[142]	[143]	[144]	[145]	[146]
[0] <i>Trichius fasciatus</i>	0	-	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
[1] <i>Osmoderma eremita</i>	0	-	0	0	0	-	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1
[2] <i>Cetonia aurata</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0
[3] <i>Archedinus relictus</i>	0	-	0	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	?
[4] <i>Archedinus howdeni</i>	0	-	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1
[5] <i>Archedinus antoshkai</i>	0	-	0	0	0	-	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1
[6] <i>Pantodinus klugi</i>	0	-	0	0	0	-	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1
[7] <i>Coelocratus rufipennis</i>	0	-	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1
[8] <i>Golinca bifrons</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0, 1	0	0	1	1	1
[9] <i>Inca besckii</i>	0	-	1	1	1	0	1	0, 1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1
[10] <i>Inca bonplandi</i>	0	-	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0, 1	0	0	1	1	1	1
[11] <i>Inca clathratus</i>	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0, 1	0, 1	0, 1	1
[12] <i>Inca quesneli</i>	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0, 1	0	1
[13] <i>Inca sommeri</i>	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0, 1	0, 1	0	1
[14] <i>Inca burmeisteri</i>	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0, 1	1
[15] <i>Inca irroratus</i>	0	-	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1
[16] <i>Inca axeli</i>	0	-	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0, 1	1	0, 1	1
[17] <i>Inca pulverulentus</i>	0	-	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1

Matriz de Caracteres dos 18 terminais usados na análise [C147–167]. 0–2, estado do caráter; “-”, dados inaplicáveis; “?”, caracteres desconhecidos (*missing data*) (8 de 11).

	[147]	[148]	[149]	[150]	[151]	[152]	[153]	[154]	[155]	[156]	[157]	[158]	[159]	[160]	[161]	[162]	[163]	[164]	[165]	[166]	[167]
[0] <i>Trichius fasciatus</i>	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	-	0	0	1	1	1	0	0
[1] <i>Osmoderma eremita</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0
[2] <i>Cetonia aurata</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	-	0	0	0	0	1	0	0
[3] <i>Archedinus relictus</i>	?	0	0	1	0	0	1	0	?	1	1	1	0	0	?	0	1	0	1	0	0
[4] <i>Archedinus howdeni</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	?	1	1	1	0	0	?	0	1	?	1	0	?
[5] <i>Archedinus antoshkai</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	?	1	1	1	0	0	?	0	1	?	1	0	?
[6] <i>Pantodinus klugi</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0
[7] <i>Coelocratus rufipennis</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	?	0	1	?
[8] <i>Golinca bifrons</i>	1	1	1	-	1	1	0	1	1	0	0	0	1	-	1	0	0	0	1	0	0
[9] <i>Inca besckii</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	1	1
[10] <i>Inca bonplandi</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
[11] <i>Inca clathratus</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	1	1
[12] <i>Inca quesneli</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	1	1
[13] <i>Inca sommeri</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	1	1
[14] <i>Inca burmeisteri</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	1	1
[15] <i>Inca irroratus</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	-	1	1	1	1	1	1	1
[16] <i>Inca axeli</i>	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	1	1
[17] <i>Inca pulverulentus</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1

Matriz de Caracteres dos 18 terminais usados na análise [C168–188]. 0–2, estado do caráter; “–”, dados inaplicáveis; “?”, caracteres desconhecidos (*missing data*) (9 de 11).

	[168]	[169]	[170]	[171]	[172]	[173]	[174]	[175]	[176]	[177]	[178]	[179]	[180]	[181]	[182]	[183]	[184]	[185]	[186]	[187]	[188]
[0] <i>Trichius fasciatus</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
[1] <i>Osmoderma eremita</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
[2] <i>Cetonia aurata</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0
[3] <i>Archedimus relictus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	1	?	?	?	?	0	?	0	1	0	0
[4] <i>Archedimus howdeni</i>	1	?	0	?	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	?	0	1	0	0
[5] <i>Archedimus antoshkai</i>	1	?	0	?	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	?	0	1	0	0
[6] <i>Pantodinus klugi</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0
[7] <i>Coelocratus rufipennis</i>	0	?	0	?	0	1	1	0	0	?	?	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0
[8] <i>Golinca bifrons</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0
[9] <i>Inca besckii</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0
[10] <i>Inca bonplandi</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0
[11] <i>Inca clathratus</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0
[12] <i>Inca quesneli</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0
[13] <i>Inca sommeri</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0
[14] <i>Inca burmeisteri</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0
[15] <i>Inca irroratus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0
[16] <i>Inca axeli</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0
[17] <i>Inca pulverulentus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0

Matriz de Caracteres dos 18 terminais usados na análise [C189–209]. 0–2, estado do caráter; “-”, dados inaplicáveis; “?”, caracteres desconhecidos (*missing data*) (10 de 11).

	[189]	[190]	[191]	[192]	[193]	[194]	[195]	[196]	[197]	[198]	[199]	[200]	[201]	[202]	[203]	[204]	[205]	[206]	[207]	[208]	[209]
[0] <i>Trichius fasciatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	0	-	0	0	1	0	0
[1] <i>Osmoderma eremita</i>	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	1	0	-	-	1	0	0	1	0	1	0
[2] <i>Cetonia aurata</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0
[3] <i>Archedinus relictus</i>	?	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?
[4] <i>Archedinus howdeni</i>	0	0	?	1	0	0	1	1	1	0	1	0	-	-	?	?	?	?	?	?	?
[5] <i>Archedinus antoshkai</i>	0	0	?	1	0	0	1	1	1	1	0	0	-	-	?	?	?	?	?	?	?
[6] <i>Pantodinus klugi</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	-	-	1	1	2	1	0	1	0
[7] <i>Coelocratus rufipennis</i>	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	-	-	?	?	?	?	?	?	?
[8] <i>Golinca bifrons</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	-	0	0	1	1	1
[9] <i>Inca besckii</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	-	1	0	0	1	0
[10] <i>Inca bonplandi</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	-	1	0	1	1	1
[11] <i>Inca clathratus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	-	0	0	1	1	0
[12] <i>Inca quesneli</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	-	0	0	1	1	0
[13] <i>Inca sommeri</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	-	1	0	1	1	0
[14] <i>Inca burmeisteri</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1
[15] <i>Inca irroratus</i>	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?
[16] <i>Inca axeli</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0
[17] <i>Inca pulverulentus</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	-	1	0	1	1	0

Matriz de Caracteres dos 18 terminais usados na análise [C210–212]. 0–2, estado do caráter; “–”, dados inaplicáveis; “?”, caracteres desconhecidos (*missing data*) (11 de 11).

	[210]	[211]	[212]
[0] <i>Trichius fasciatus</i>	0	0	0
[1] <i>Osmoderma eremita</i>	1	0	0
[2] <i>Cetonia aurata</i>	0	0	0
[3] <i>Archedinus relictus</i>	?	?	?
[4] <i>Archedinus howdeni</i>	?	?	?
[5] <i>Archedinus antoshkai</i>	?	?	?
[6] <i>Pantodinus klugi</i>	0	?	?
[7] <i>Coelocratus rufipennis</i>	?	?	?
[8] <i>Golinca bifrons</i>	0, 1	1	0
[9] <i>Inca besckii</i>	0	1	0
[10] <i>Inca bonplandi</i>	0	1	1
[11] <i>Inca clathratus</i>	1	1	1
[12] <i>Inca quesneli</i>	1	1	1
[13] <i>Inca sommeri</i>	1	1	1
[14] <i>Inca burmeisteri</i>	1	1	0
[15] <i>Inca irroratus</i>	?	1	0
[16] <i>Inca axeli</i>	0	1	0
[17] <i>Inca pulverulentus</i>	1	1	1

9. FIGURAS

9.1 Cladogramas

Figura 22. Árvore filogenética resultante da análise cladística de Incini com pesagem igualitária de caracteres com 392 passos, **IC**= 54 e **IR**=68.

Figura 23. Topologia resultante da análise cladística de Incini com pesagem igualitária de caracteres (parte 1 de 3). Letras indicam os clados (A–C); Triângulos indicam o suporte de Bremer relativo de cada clado; círculos brancos indicam as sinapomorfias homoplásticas; pretos indicam as sinapomorfias únicas; cinzas as autapomorfias.

Figura 24. Topologia resultante da análise cladística com pesagem igualitária de caracteres (parte 2 de 3). Letras indicam os clados (C–I); Triângulos indicam o suporte de Bremer relativo de cada clado; círculos brancos indicam as sinapomorfias homoplásticas; pretos indicam as sinapomorfias únicas; cinzas as autapomorfias.

Figura 25. Topologia resultante da análise cladística com pesagem igualitária de caracteres (parte 3 de 3). Letras indicam os clados (I–P); Triângulos indicam o suporte de Bremer relativo de cada clado; círculos brancos indicam as sinapomorfias homoplásticas; pretos indicam as sinapomorfias únicas; cinzas as autapomorfias.

Figura 26. Topologia resultante para o gênero *Inca*: clado K, grupo “*bonplandi*”; clado L, grupo “*irroratus*”; clado N, grupo “*clathratus*”.

9.2. Fotos e ilustrações

Figura 27. Hábito dorsal das 18 espécies incluídas como terminais na análise cladística (macho e fêmea respectivamente). A–C Grupo externo: **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Cetonia aurata* (fêmea); **C.** *Osmoderma eremita*. D–R Grupo interno: **D.** *Coelocratus rufipennis* (macho); **E.** *Archedinus antoshkai* (macho); **F.** *A. howdeni* (macho); **G.** *A. relictus*; **H.** *Pantodinus kugli*; **I.** *Golinca bifrons*; **J–K** Grupo “*bonplandi*”: **J.** *Inca besckii*; **K.** *I. bonplandi*; **L–N** Grupo “*irroratus*”: **L.** *I. irroratus*; **M.** *I. axeli*; **N.** *I. burmesteri*; **O–R** Grupo “*clathratus*”: **O.** *I. clathratus* (macho); **P.** *I. sommeri* (macho); **Q.** *I. quesneli*; **R.** *I. pulverulentus*. Imagens E–H, modificadas de Seidel *et al.* (2018), imagem L cedida por Matthias Seidel.

Figura 28. Cabeça da fêmea, vista dorsal. **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Cetonia aurata*; **C.** *Osmoderma eremita*; **D.** *Pantodinus kugli*; **E.** *Golinca bifrons*; **F.** *Inca besckii*; **G.** *I. bonplandi*; **H.** *I. irroratus*; **I.** *I. axeli*; **J.** *I. burmeisteri*; **K.** *I. clathratus*; **L.** *I. pulverulentus*.

Figura 29. Cabeça da fêmea, vista frontal. **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Cetonia aurata*; **C.** *Osmoderma eremita*; **D.** *Pantodinus kugli*; **E.** *Golinca bifrons*; **F.** *Inca besckii*; **G.** *I. bonplandi*; **H.** *I. irroratus*; **I.** *I. axeli*; **J.** *I. burmeisteri*; **K.** *I. clathratus*; **L.** *I. pulverulentus*.

Figura 30. Cabeça do macho, vista dorsal. **A.** *Golinca bifrons*; **B.** *Inca pulverulentus*; **C.** *I. clathratus*; **D.** *I. burmeisteri*; **E.** *I. axeli*; **F.** *I. irroratus*; **G.** *I. beschkii*; **H.** *I. bonplandi*. **I.** *Pantodinus Kugli*. Imagem F cedida por Matthias Seidel.

Figura 31. Cabeça do macho, vista lateral. **A.** *Golinca bifrons*; **B.** *Inca pulverulentus*; **C.** *I. clathratus*; **D.** *I. burmeisteri*; **E.** *I. axeli*; **F.** *I. irroratus*; **G.** *I. besckii*; **H.** *I. bonplandi*. **I.** *Pantodinus Kugli*. Oimage F cedida por Matthias Seidel.

Figura 32. Cabeça do macho, vista frontal. **A.** *Inca bonplandi*; **B.** *I. beskii*; **C.** *I. burmeisteri*; **D.** *I. axeli*; **E.** *I. clathratus*; **F.** *I. pulverulentus*.

Figura 33. Antena do macho, vista dorsal. **A.** *Archedinus antoshka*; **B.** *Inca axeli*. Imagem A cedida por Matthias Seidel.

Figura 34. Labro do macho. **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Cetonia aurata*; **C.** *Osmoderma eremita*; **D.** *Archedinus relictus* (modificado de Morón & Krikken, 1990); **E.** *Pantodinus kugli* (modificado de Nel & Scholtz 1990); **F.** *Golinca bifrons*; **G.** *Inca pulverulentus*; **H.** *I. clathratus*; **I.** *I. axeli*; **J.** *I. bonplandi*; **K.** *I. besckii*. Escala 1 mm.

Figura 35. Mandíbula direita do macho (ventral, dorsal, interna, externa). **A–D.** *Trichius fasciatus*; **E–H.** *Cetonia aurata*; **I–L.** *Osmoderma eremita*; **M–O.** *I. clathratus*; **O.** Estrias do dente molar. Escala 0.2 mm, exceto M–N 0.5mm

Figura 36. Maxila do macho. **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Cetonia aurata*; **C.** *Osmoderma eremita*; **D.** *Inca clathratus*. Escala 1 mm.

Figura. 37. Lábio do macho. **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Cetonia aurata*; **C.** *Osmoderma eremita*; **D.** *Golinca bifrons*; **E.** *Inca pulverulentus*; **F.** *I. clathratus*; **G.** *I. axeli*; **H.** *I. bonplandi*; **I.** *I. besckii*. Escala 1 mm.

Figura 38. Perna anterior do macho: área distal da tíbia e área proximal do tarso. **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Osmoderma eremita*; **C.** *Cetonia aurata*; **D.** *Inca clathratus*. Escala 1 mm.

Figura 39. Tíbia anterior do macho. **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Cetonia aurata*; **C.** *Osmoderma eremita*; **D.** *Archedinus relictus*; **E.** *Pantodinus kugli*; **F.** *Coelocratus rufipennis*. Escala 1 mm.

Figura 40. Tíbia anterior do macho. **A.** *Golinca bifrons*; **B.** *Inca bonplandi*; **C.** *I. beskii*; **D.** *I. irroratus*; **M.** *I. axeli*; **N.** *I. burmesteri*. Escala 1 mm.

Figura 41. Tíbia anterior do macho. **A–C** variações na forma do dente externo II–III encontrada no grupo “clathratus” (*Inca clathratus*, *I. sommeri* e *I. queneli*); **D.** *I. pulverulentus*. Escala 1 mm.

Figura 42 Tíbia média do macho. **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Cetonia aurata*; **C.** *Osmoderma eremita*; **D.** *Archedinus relictus*; **E.** *Pantodinus kugli*; **F.** *Coelocratus rufipennis*. Escala 1 mm.

Figura 43. Tíbia média do macho. **A.** *Golinca bifrons*; **B.** *Inca bonplandi*; **C.** *I. beskii*; **D.** *I. irroratus*; **E.** *I. axeli*; **F.** *I. burmesteri*. Escala 1 mm.

Figura 44. Tíbia média do macho. **A.** *Inca clathratus*; **B.** *I. pulverulentus*. **C–E.** Área da carena transversal I e II: **C.** *Pantodinus kugli*; **D.** *I. pulverulentus*; **E.** *I. clathratus*. **tvc.** carena transversal. Escala 1 mm.

Figura 45. Tíbia posterior do macho. **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Cetonia aurata*; **C.** *Osmoderma eremita*; **D.** *Archedinus relictus*; **E.** *Pantodinus kugli*; **F.** *Coelocratus rufipennis*. Escala 1 mm.

Figura 46. Tíbia posterior do macho. **A.** *Golinca bifrons*; **B.** *Inca bonplandi*; **C.** *I. besckii*; **D.** *I. irroratus*; **E.** *I. axeli*; **F.** *I. burmesteri*. Escala 1 mm.

Figura 47. Tíbia posterior do macho. **A.** *Inca clathratus*; **B.** *I. pulverulentus*. **C–D**, coxa posterior: **C.** *Cetonia aurata*; **D.** *I. bonplandi*. Escala 1 mm.

Figura 48. Pronoto, vista dorsal. **A.** *Trichius faciatus*; **B.** *Cetonia aurata*; **C.** *Osmoderma eremita* (macho); **D.** *Archedinus antoshkai*; **E.** *A. howdeni*; **F.** *Pantodinus kugli* (macho); **G.** *Coelocratus rufipennis*; **H.** *Golinca bifrons*; **I.** *Inca bonplandi*; **J.** *I. burmeisteri*; **K.** *I. clathratus*; **L.** *I. pulverulentus*. Imagens D–E modificadas de Seidel *et al.* (2018).

Figura 49. Pterotórax, *Inca bonplandi*. **A.** vista frontal; **B.** vista lateral; **C.** vista ventral; **D.** vista dorsal. Legendas: **cx2**, coxa mediana; **cx3**, coxa posterior; **dsc**, discrimen; **eep**, epipleura elitral; **em2**, mesepímero; **em3**, metepímero; **es2**, mesepisterno; **es3**, metaepisterno; **fr1**, fragma; **fu2**, mesofurca; **huk**, calo apical; **lp2**, braço lateral do mesonoto; **pe2**, meso-pré-alar; **pla**, braço pleural; **sc2**, mesoes-cutelo; **st2**, mesoescuto; **vtm**, mesoventrito; **vtt**, meta ventrito. Escala 5 mm.

Figura 50. Pterotórax, vista dorso-lateral. **A.** *Cetonia aurata*; **B.** *Inca bonplandi*.

Figura 51. Mesoescutelo, vista dorsal. **A.** *Cetonia aurata*; **B.** *Osmoderma eremita*; **C.** *Inca burmeisteri*.

Figura 52. Esquema dos élitros. **A.** superfície dorsal, *Pantodinus kugli*. **B–E.** formas dos ângulos distais. Legendas: **apk**, calo distal; **euk**, calo umeral; **int**, intervalo; **ist**, interistria.

Figura 53. Variação na ornamentação do élitro em *Inca besckii*.

Figura 54. Asa posterior de *Inca clathratus*.

Figura 55. Processo do meso-metaventrito. **A.** *Cetonia aurata*; **B.** *Golinca bifrons*.

Figura 56. Pigídio, vista posterior. **A.** *Cetonia aurata*; **B.** *Inca bonplandi*; **C.** *I. clathratus*; **D.** *I. pulverulentus*.

Figura 57. Esclerito Abdominal IX e espículum gastral. **A.** *Trichiurus fasciatus*; **B.** *Pantodinus kugli*; **C.** *Inca axeli*; **D.** *I. quesneli*; **E.** *Golinca bifrons*; **F.** *I. bonplandi*.

Figura 58. Edeagos, vista frontal. **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Cetonia aurata*; **C.** *Osmoderma eremita*; **D.** *Pantodinus kugli*; **E.** *Archedinus howdeni*; **F.** *A. antoshkai*; **G.** *Coelocratus rufipennis*; **H.** *Golinca bifrons*; **I.** *Inca besckii*; **J.** *I. bonplandi*; **K.** *I. irroratus*; **L.** *I. axeli*; **M.** *I. urmesteri*; **N.** *I. clathratus*; **O.** *I. pulverulentus*. Imagens E–F, modificadas de Seidel *et al.* (2018), imagem K cedida por Matthias Seidel. Escala 1 mm exceto A 0,5 mm.

Figura 59. Eedeagos, vista lateral. **A.** *Osmoderma eremita*; **B.** *Pantodinus kugli*; **C.** *Inca bonplandi*. Escala 1 mm.

Figura 60. Esquema das áreas do endofalo.

Figura 61. Endofalo, face externa. **A–D** raspula da área média dorsal. **A.** *Inca burmeisteri*; **B–C** *Pantodinus kugli*. **D.** *Golinca bifrons*; **E.** raspula da área média ventral. Escala 0,1 mm.

Figura 62. Terminália feminina **A.** *Trichius fasciatus*; **B.** *Cetonia aurata*; **C.** *Osmoderma eremita*; **D.** *Golinca bifrons*; **E.** *Inca besckii*; **F.** *I. bonplandi*; **G.** *I. burmeisteri*. **H.** *I. axeli*; **I.** *I. irroratus*; **J.** *I. pulverulentus*; **K.** *I. clathratus*. Escala 1 mm.

Figura 63. Espécimes-tipo. **A.** *Archedinus antoshkai* (holótipo, macho); **B.** *Archedinus howdeni* (parátipo, macho); **C.** *Archedinus rellictus* (parátipo, macho); **D.** *Inca rufipennis* (lectótipo, macho); **E.** *Trichius bonplandi* (sintipo, macho); **F.** *Goliathus fasciatus* (sintipo, macho); **G.** *Goliathus fasciatus* (sintipo, macho); **H.** *Inca besckii* (lectótipo, macho); **I.** *Inca burmeisteri* (lectótipo, macho); **J.** *Inca sommeri* (sintipo, fêmea); **K.** *Inca clathrata quesneli* (holótipo, macho); **L.** *Golinca ishiharai* (parátipo, macho); **M.** *Inca davisii* (holótipo, fêmea); **N.** *Golinca trevisani* (holótipo, macho). Imagens A, C e D modificadas de Seidel *et. al.* (2018); Imagens E–M cedidas por Matthias Seidel; Imagem B cedida por Vinícius Costa-Silva; Imagem N modificada de Vallois & Silva (2015).

9.3 Mapas

Figura 64. Distribuição geográfica das espécies do gênero *Inca* na região Neotropical.

Figura 65. Distribuição geográfica das espécies do gênero *Inca* na região Sul e Sudoeste do Brasil.

Figura 66. Distribuição geográfica das espécies do gênero *Inca* indicando as divisões biogeográficas propostas por Morrone (2014).

Figura 67. Distribuição geográfica das espécies de *Archedinus*, *Coelocratus*, *Golinca* e *Pantodinus* na região Neotropical.

Figura 68. Distribuição geográfica das espécies de *Archedinus* e *Pantodinus* na América Central.

10. APÊNDICE

10.1 Material Examinado

Lista com os 592 exemplares examinados para análise cladística. Cada exemplar está acompanhado do acrônimo da respectiva coleção entomológica. Estão sinalizados com ”*” os exemplares do MNRJ que foram perdidos devido ao incêndio que destruiu o prédio da coleção entomológica.

Grupo interno

***Coelocratus* Burmeister, 1842**

Coelocratus rufipennis (Gory & Percheron, 1833)

BRASIL. RIO GRANDE DO SUL: 1 ♂ (CEMT), Brasil, Rio Grande do Sul, Bagé, Santo Antônio Farm. (Soya plantation), 31°41'57.87" S 54°38'23.8" W, 7–13.i.2012, Pitfall trap baited (human + pig dung), R.M Moraes col; 1 ♂ (CEMT), Canguçu, Coxilha do Fogo, I. 1998, C.N Duckett.

***Golinca* Thomson, 1878**

Golinca bifrons (Olivier, 1789)

BRASIL. AMAZONAS: 1 ♀ (MNRJ), Amazonas, Manaus, iii.1928; 1 ♀ (MNRJ), Guajará; 2 ♀ (MZSP), Reserva Ducke, Aprox. Manaus; 1 ♀ (MZSP), Amazonas, viii.1965, V. C. Araújo col.; 2 ♀ (MZSP), Rio Juruá, 1902; 1 ♀ (MZSP), Manáos, Rio Negro, Amazonas, vi. 1921, J. F. Zikán col.; 1 ♀ (MNRJ*), Amazonas, Manaus, III. 1928, H.C. Bory col. **MATO GROSSO:** 1 ♂ (CEMT), Vila Bela da Santíssima Trindade, Cachoeira dos Namorados, 21.v.2011; **PARÁ:** 1 ♂ (MZSP), Rio Tocantins, Alcobaca, iv. Passl col., 1 ♀ (MZSP), Rio Tapajóz, Miritituba, iv. Passl col.; **RONDÔNIA:** 1 ♀ (CEMT), Rondonia, Alto Paraíso, Rio Candeias, iv.2003, E. Furtado col.; 1 ♂ (CEMT), Rondônia, Alto Paraíso, Rio Candeias, i.2003, E. Furtado col.; **EQUADOR. NAPO:** 1 ♂ (CEMT), Sumaco, 1500m, IV–V.2001, D. Curoe col. **MORONA-SANTIAGO** 1 ♀ (CEMT), ii.2002. **PERU. IQUITOS:** 2 ♂, 1 ♀ (MNRJ), Iquitos, v.1925, H. L. Bory col.

***Inca* Lepeletier & Serville, 1828**

Inca axeli sp. nov.

BRASIL: PARANÁ: 1 ♂, 1 ♀ (CEMT), Piraquara, Manaciais da Serra, 3-III-2012, Fruit, P.C. Grossi col; **SANTA CATARINA:** 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, (MZSP 22004); 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, ix.1957; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Joinville, Dirings col; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, v.1956, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Timbó, iii.1960, Dirings col. (MZSP 22018); 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, vi.1969, Dirings col.; 2 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Rio

Vermelho, iii.1949, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, i.1952; 7 ♀ (MZSP), Timbó, iii.1960, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Timbó, iii.1960, Dirings col. (MZSP 22019); 3 ♀ (MZSP), Timbó, iii.1969, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, xi.1963, Dirings col.; **SÃO PAULO**: 1 ♂ (MZSP), Salesópolis, Estação Biológica da Boracéia, 1–4.iii.1975, Vanin col., (MZSP 22007); 1 ♀ (MZSP), São Paulo, (Capital), i.1960, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Pindamonhagaba, Eugênio Lafevre, iii. 1963, Exp. Dep. Zoologia, (MZSP 22020).

Inca besckii Schaum, 1840

BRAZIL. MINAS GERAIS: 1 ♂ (MZSP), Viçosa, 648m, Minas Gerais, xii.1957, E. Amante; ♂ (MZSP), Passa Quatro, 915 m, Minas Gerais, 24.i.1923, Banana Koder, J. Zikán col.; 1 ♂ (MZSP), Faz. dos Campos, 1500m, Virginia, 9.ii.1916, J. Zikán col.; 1 ♂ (MZSP), Mar da Hespanha, Minas, Brasil, 25.x.1920, Rob, Maiser col, J. Zikán; 1 ♂ (MZSP), Mar da Hespanha, Minas, Brasil, 23.xi.1909, Rob, J. Zikán col.; 1 ♂, 1 ♀ (CEMT), Brasil, Minas Gerais, Mata do Paraíso, 20°47' S 42°51'W, F. Z. Vaz de Mello col.; 1 ♀ (MNRJ), Minas, Brazil, Passa Quatro, Faz. dos Campos, 16.ii.1917, J. F. Zikán col.; 1 ♀ (MNRJ), Minas, Brazil, Passa Quatro, Faz. dos Campos, 4.ii.1917, J. F. Zikán col.; 1 ♀ (MNRJ), Minas, Brazil, Passa Quatro, Faz. dos Campos, i.1918, J. F. Zikán col. **RIO DE JANEIRO**: 1 ♂ (MZSP), Itatiaya, 1100 m, Maromba, Rio De Janeiro, 18.ii.1929, J.F Zikán col., 2 ♂ (MZSP), Itatiaya, 1100 m, Maromba, Rio De Janeiro, 18.i.1930, J.F Zikán col., **RIO GRANDE DO SUL**: 1 ♀ (MZUEFS), Vila Oliva, 14.ii.1950, J. Becker, (MZUEFS #30600); 1 ♀ (MZUEFS), Vila Oliva, 14.ii.1950, J. Becker, (MZUEFS #30591); 1 ♀ (MZUEFS), Vila Oliva, 14.ii.1950, J. Becker, (MZUEFS #30590); 1 ♂ (MZUEFS), Vila Oliva, 14.ii.1950, J. Becker, (MZUEFS #30599); 2 ♂ (FZBRs), Canela, 15. ii.1893, J. W. Thomé, (Coleção MCN 61.075); **PARANÁ**: 1 ♂ (MZSP), Brasil, Rolândia, Norte Paraná, iii.1951, Dirings col.; 3 ♀ (MZSP), Brasil, Rolândia, Norte Paraná, iii.1951, Dirings col. (MZSP 22009); Guarapuava, Hypolito Scheneider col. (Coleção Ferraciolli); 1 ♀ (MZSP), Brasil, Rolândia, Norte Paraná, xii.1948, Dirings col.; 1 ♂ (MNRJ*), Guarapuava, Paraná, BRASIL, iii.1959, J. Schneider col., [421]. **SANTA CATARINA**: 2 ♂ (MZSP), Rio das Antas, Santa Catarina, Brasil, i.1953, Camargo & Dente col.; 1 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, iii.1960, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, iii.1962, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, xi.1961, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, i.1958, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, i.1961, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, xi.1961, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, iii.1961, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, i.1958, Dirings col.; 3 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, iii.1949, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, iii.1962, Dirings col.; 2 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, iii.1952, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, xi.1961, Dirings col.; 2 ♀ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina; 5 ♂, 5 ♀ (MZSP), Brasil, Timbó, Santa Catarina, iii.1960,

Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Brasilien, Nova Teotonia, Santa Catarina, ii.1935, B. Pohl; 1 ♀ (MZSP), Brasilien, Nova Teotonia, Santa Catarina, xii.1936, B. Pohl; 4 ♀ (MZSP), Brasil, Joinville, Santa Catarina, Dirings col.; 2 ♀ (MZSP), Brasil, Rio Vermelho, Santa Catarina, i.1961, Dirings col. 1 ♀ (MZSP), Brasil, Rio Vermelho, Santa Catarina, i.1958, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Brasil, Rio Vermelho, Santa Catarina, iii.62, Dirings col.; 2 ♀ (MZSP), Brasil, Rio Vermelho, Santa Catarina, Dirings col.; 8 ♀ (MZSP), Brasil, Rio Vermelho, Santa Catarina, iii.1949, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP) Santa Catarina, Rio Vermelho, xii.1956, Dirings col.; 4 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho; 1 ♀ (MZSP) Santa Catarina, Rio Vermelho, i.1962; 4 ♀ (MZSP) Santa Catarina, Rio Vermelho, iii.1952, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP) Santa Catarina, Rio Vermelho, i.1958, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP) Santa Catarina, Rio Vermelho, iii.1949, Dirings col.; 3 ♀ (MZSP), Brasil, Timbó, iii.1960, Dirings col.; 3 ♀ (MZSP), Joinville, Santa Catarina, Dirings col.; 2 ♂, 2 ♀ (MZSP), Rio Natal, Santa Catarina, Brasil, ii.1955, A. Maller col., (Coleção Campos Seabra); 1 ♀ (MZSP), São Bento, iii.1948; ♀ (MNRJ*), Corupá, Santa Catarina, BRASIL, iii, Anton Maller col., Coleção Campos Seabra; 1 ♂ (MNRJ*), Mafra, Santa Catarina, BRASIL, Anton Maller col., Coleção Campos Seabra. **SÃO PAULO:** 1 ♂ (MZSP), São Paulo; 1 ♂ (MZSP), São Paulo, Poço Grande, I. 1897, Hempel col.

Inca bonplandi (Gyllenhal, 1817)

BRASIL. DISTRITO FEDERAL: 1 ♂ (CEMT): Brazil, Distrito Federal, Fazenda Água Limpa, 15°57'26.0"S, 47°56'42.3"W, Armd. Isca Abacaxi 1, 28.xii.2013, Evangelista Neto, F. col.; Distrito Federal: 1 ♂ (CEMT): Brazil, Distrito Federal, Fazenda Água Limpa, 15°57'20.3"S, 47°56'41.5"W, Armd. Isca banana 12, 13.xi.2013, Evangelista Neto, F. col.; 1 ♀ (MNRJ*), Vista Chinesa, Distrito Federal BRASIL, 10. i. 52; 1 ♀ (MNRJ*), Grajau, Distrito Federal, BRASIL, xii.1993, Coleção Campos Seabra. **ESPIRITO SANTO:** 1 ♀ (DZUP), Linhares (P. Sooretama), xii.1969, J. M. Lima col., (DZUP 273765); **MINAS GERAIS:** 1 ♂ (MSZP), Mar da Hespanha, Minas Gerais, Brasil, 23.11.1909, J. F. Zikán; 1 ♂ (MSZP), Minas Gerais São João del Rei, 1911. **PARANÁ:** 3 ♀ 5 ♂ (MZSP), Paraná, Rolândia, iii.1951, Dirings col; 1 ♀ (MZSP), Paraná, Paracá, ii.1955, Dente col; 1 ♂ (MZSP), Paraná, Curitiba, xii.1938, P. Pereira col; 1 ♀ (CEMT), Brasil, Paraná, Londrina, 11.xii, 1995, J. Lopes col.; 1 ♂ (CEMT), Brasil, Paraná, Londrina, Mata dos Godoy, i.2009, J. Lopes col.; 1 ♀ (DZUP), Paraná, Tirol das Torres, Uberaba, Curitiba, 900 m, 19.i.2000, O. Mielke col., (DZUP 273769), 1 ♀ (DZUP), Paraná, Curitiba, 10.i.200, Rosado Neto col., (DZUP 273763); 1 ♂ (MNRJ*), Arapongas, Paraná, BRASIL, xii.1951, Anton Maller col., Coleção Campos Seabra. **RIO DE JANEIRO.** 2 ♂ (MSZP), Itatiaya, 700 m, Rio de Janeiro, 22.i.1929, J.F. Zikán col.; 1 ♂ (MSZP), Itatiaya, 700 m, Rio de Janeiro, 7.i.1931, J.F. Zikán col.; 1 ♂ (MSZP), Itatiaya, 700 m, Rio de Janeiro, 14.i.1924, J.F. Zikán col.; 1 ♂ (MSZP), Itatiaya, 700 m, Rio de Janeiro, 27.xii.1925, J.F. Zikán col.; 1 ♂ (MSZP), Itatiaya, 700 m, Rio de Janeiro, 4.ii.1936, J.F. Zikán col.; 1 ♂ (MSZP), Itatiaya, 700 m, Rio de Janeiro, i.xii.1932 J.F. Zikán col.; 1 ♂ (MSZP), Itatiaya, 700 m, Rio de Janeiro ,30.xii.1934, J.F. Zikán col.; 1 ♀ (MZSP),

Floresta Cabeça, D. Federal, Brasil, i.1957, Altamir B. Pereira col. Coleção Campos Seabra; 1 ♀ (DZUP), Jacarepaguá, GB, Brasil, 13.i.1965, A. Mielke col., (DZUP 273767); 1 ♀ (MNRJ*), Angra do Reis – Jussara 12-924, Travassos & Otílica, J. Lins col.; 2 ♂ (MNRJ*), Represa Rio Grande / Guanabara – Brasil, IX. 1960, F. M. Oliveira col., Coleção Campos Seabra; ♀ (MNRJ*), Floresta da Tijuca, Distrito Federal, BRASIL, III.1951, Coleção Campos Seabra; 1 ♂ (MNRJ*), Rio de Janeiro, D.F Corcovado, 6. II.1954, D. Zalclw col.; 1 ♂ (MNRJ*), Rio de Janeiro, Resende, Serrinha do Alambari, i. 2013, U. Caramaschi col. **RIO GRANDE DO SUL:** 1 ♂ (FZBRS), Santa Maria (Cerrito), 11.ii.1994, L. Witeck col., (MCN 218853); 1 ♂ (FZBRS), Santa Maria (Cerrito), 10.ii.1995, L. Witeck col., (MCN 218850); 1 ♂ (FZBRS), Santa Maria (Cerrito), 4.ii.1994, L. Witeck col., (MCN 218849); 1 ♀ 1 ♂ (FZBRS), Santa Maria (Cerrito), 24.ii.1994, L. Witeck col., (MCN 238642); 1 ♂ (MZUEFS), Vila Oliva, 14.xii.1950, J. Becker col., (MZUEFS #30598); 1 ♀ (MZUEFS), Vila Oliva, 20.ii.1950, J. Becker col., (MZUEFS #30589); 1 ♀ (MZUEFS), Sto Augusto xi.ii.1983, O. Roppa col., (MZUEFS #30595); 1 ♀ (FZBRS), Garrunchos, S. Borja, 5–12, 1975, (MCN 27.561);); 1 ♂ (FZBRS), S. Luiz Gonzaga, 19.xii.1967, (MCN 163.471). **SANTA CATARINA:** 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Nova Teotonia, ii.1961; 1 ♀ (MZSP), Joinville, Santa Catarina, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Corupá, Santa Catarina, 1.i.1956, A. Maller col.; 1 ♀ (MZSP), Rio Vermelho, Santa Catarina, i.1958, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Rio Vermelho, Santa Catarina, iii.1952, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Rio Vermelho, Santa Catarina, i.1960, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Rio Vermelho, Santa Catarina, i.1961, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Rio Vermelho, Santa Catarina, iii.1949, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, iii.1969, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, ii.1958, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, x.1964, Dirings col.; 10 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, iii.1960, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, iii.1964, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, viii.1963, Dirings col.; 3 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, iii.1949, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, São Bento, iii.1948; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, iii.1952, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Blumenau, Bairro Garcia, moro Spitzkopi iii.1962; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Nova Teotonia, i.1949, F. Plaumann col.; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, i.1960, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Timbó, ii.1963, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho; 1 ♂ (DZUP), Santa Catarina, Avencal, 800m, (DZUP 273744); 1 ♂ (DZUP), Santa Catarina, Avencal, 800m, (DZUP 273753); 1 ♂ (DZUP), Santa Catarina, Rio Vermelho, (DZUP 273745). **SÃO PAULO:** 1 ♂ (MSZP), São Sebastião, Praia Baraqueçaba, 2.iv.1963, P. Araujo col.; 1 ♀ (MSZP), São Paulo, Brasil, 30.xii.1966, N. M. Lizaso col.; 1 ♀ (MSZP), Piracicaba, São Paulo, Brasil, xi.1961, K. Reichardt col.; 1 ♀ (MSZP), São Paulo; 1 ♀ (MSZP), Mogi das Cruzes, 1931; 1 ♀ (FZBRS), São Paulo, i.1952, (MCN 22.917), 1 ♀ (MSZP), Brasil, Sertãozinho, Res. Ecol. Augusto Ruschi, 21°10'520"S 48° 47'W 529M, 07–21.xii. 2011, Malaise borda, V. C. SILVA, P. F. Donda & G. P. Inácio, col; 1 ♀ (FZBRS),

Santo Amaro, XII. 1953, L. Bockup col., (MCN; 22918); 1 ♀ (MSZP), Ipiranga, São Paulo, ii.1921, J. Pinto col.; 1 ♂ (MSZP), São Paulo; ♂ (MZUEFS), Águas da Prata, 27.ii.1969, J. Becker col., (#30592); 1 ♂ (MSZP), São Bernardo, São Paulo, xii.1962, V. Maiser col.; 4 ♂ (MSZP), Ipiranga, São Paulo; 1 ♂ (MSZP), Peruíbe, São Paulo, i.1940, Coll. Zellibor; 1 ♂ (MSZP), Cayeiras, São Paulo, 25.i.1953; 1 ♂ (MSZP), EEPB Pirassununga, em casa, 23.xi.1961; 1 ♂ (MSZP), Ilha de Buzios, São Paulo, 16.x – 4.xi.1963, Exp. Dep. Zool; 1 ♂ (MSZP), São Paulo, (MZSP 22020); 1 ♂ (MNRJ*), Peruíbe, Est. São Paulo, Col. H. Zellibor. **PARAGUAI. ITAQUIRI:** 1 ♀ (DZUP): Paraguai, Itaquiri, 400 m, 15–20.i.1980, Mielke & Miers leg. (DZUP 273741).

Inca burmeisteri Burmeister, 1847

BRASIL: MINAS GERAIS: 1 ♂ (MZSP), Ouro Preto, 27.xii.1998, F. Ohs col. (MZSP 22006); **RIO DE JANEIRO:** 1 ♂ (UFRPE), Brasil, Rio de Janeiro, Nova Friburgo, Garrafão, Cascatinha, 23.iii.2003; 1 ♀ (UFRPE), Brasil, Rio de Janeiro, Nova Friburgo, Garrafão, Cascatinha, 6.iv.2002; 1 ♀ (UFRPE), Brasil, Rio de Janeiro, Nova Friburgo, Garrafão, Cascatinha, iii.1999, R. Vassalo leg., Coleção F. & P. Grossi; 1 ♂ (UFRPE), Brasil, Rio de Janeiro, Nova Friburgo, Garrafão, Cascatinha, 27.iii.2004, R. Vassalo leg.

Inca clathratus (Olivier, 1792)

BOLIVIA. 1 ♂ (MZSP), Bolivia, V. F. Nosswitz, (MZSP 22035); **COCHABAMBA:** 1 ♂ (MZSP), Bolivia, Santa Cruz, Abapo, (20 km S, 19°06'S 63°14'W, 730 m), Clarke & Zamaloa leg.; 1 ♂ (MZSP): Bolivia, tropica, Region Chapare (400 mtr.), v.1953, Dirings; **BRAZIL. AMAPÁ:** 1 ♀ (MZSP), Macapá (Porto Platon), Amapá, Brasil, x. 1964, E. Dente col; 1 ♀ (MZSP), Macapá (Porto Platon), Amapá, Brasil, x. 1964, E. Dente col., (MZSP 22027); 1 ♀ (MNRJ*), Serra do Navio, (ICOMI), Amapá, II.61 – IV.61, J.C.M Carvalho col. **AMAZONAS:** 1 ♀ (MZSP), Rio Javari, Benjamin Constant, xii.1962, Dirings col., (MZSP 22025); 1 ♀ (MNRJ), Tabatinga, Amazonas, v.1959, F. Oliveira col col.; 1 ♀ (MZSP), Amazonas, Rio Jaruá, 1901; 1 ♀ (MZSP), Teffé, Amazonas, A. H. Passl; 1 ♀ (MZSP), Amazonas, Taracuá, 1937, Pe. A. Giacomo col., (MZSP 22023); 1 ♂ (MNRJ), Benjamin Constant, Amazonas, viii.1942, Alexandre Parko col., Coleção Campos Seabra; 2 ♀ (MNRJ*), Tabatinga, Amazonas, BRASIL, v.1949, F. M. Oliver col. **DISTRITO FEDERAL:** 1 ♂ (CEMT), Brasil, Gama, Eldorado, 07.x.2009, I.A.I Cordeiro col.; **GOIÁS:** 1 ♀ (MZSP), Goiaz, Pereira Magalhães col., (MZSP 22028); 1 ♀ (MNRJ), Brasil, Goiás, Serra da Mesa, Rio Tocantinzinho, xii.1995, C. A. Caetano col.; 1 ♂ (MNRJ), Brasil, Goiás, Mineiros, x.1994, Magno & Roppa col.; 1 ♂ (FZBRS), Minaçú, Serra da Mesa, 19–30.xi.1996, A. Boonaldo col., (col. MCN 238640); 1 ♂ (FZBRS), Minaçú, Serra da Mesa, 19–30.xi.1996, A. Bonaldo col., (col. MCN 238641); 1 ♂ (MZSP), Est. Goiás, Rio Verde, , (MZSP 22022); 2 ♀ 1 ♂ (MNRJ*), Rio Verde, Goyas, 7.xi.45, Coll. H. Zellibor. **MARANHÃO:** 1 ♂ (CEMT), Bom Jardim, REBIO, Pos. Biol. Gurupi, Arm. Luminosa Móvel, 17–27.i.2010, F. Limeira-de-

Oliveira, M.B. Aguiar-Neto & A. A. T. Sousa, UFMT; **MATO GROSSO:** 1 ♀ (MNRJ), SINOP 12°31'S, 55°37'W, BR 163, km 500 a 600, Mato Grosso, Brasil, 350 m, xi.1975, Roppa & Alvarenga col.; 1 ♀ (DZUP), Mato Grosso, Chapada dos Guimarães, 23.xi.1983, Exc. Dep. Zool. DZUP col., (Polonoroeste), (DZUP 273725); 1 ♀ (MZSP), Mato Grosso, Posto Indígena do Xingu – Posto Di-aumarum, 2.xi.–11.xii.1973, G. Kloss col.; 1 ♀ (MZSP), Barra do Tapirapé, 21–31.xii. 1965, B. Malkin col.; 1 ♀ (CEMT), Cuiabá, 18.viii.1988, Ronaldo; 1 ♀ (MNRJ*), Porto Velho, Território, Guapore, BRASIL, iv.1944, A. Parko col., (C.S.Samuel), Coleção Campos Seabra; 1 ♀ (MNRJ*), SINOP 12° 31'S, 55°37'W, BR 163 km 500 a 600, Mato Grosso BRASIL, 300 m, xi.1975, Roppa & Alvarenga col. 1 ♂ (MNRJ*), Rio Vermelho, Mato Grosso, 4/950, J. M. Cruz col.; 1 ♀ (MNRJ), Porto Velho, Território Guaporé, BRASIL, iv.1944, A. Parko col., (C.S.Samuel), Coleção Campos Seabra; 2 ♀ (MNRJ*), Porto Velho, Território Guaporé, BRASIL, II-1944, A. Parko col. (C.S.Samuel), Coleção Campos Seabra. **MATO GROSSO DO SUL:** 1 ♀ 1 ♂ (MZSP), BataPorã, Fazenda Primavera, 1.iii.1993, J. Leopoldo col.; **MINAS GERAIS:** 1 ♂ (DZUP), Rio Verde, 400m, (DZUP 273722); 1 ♂ (MZSP), Brésil (Minas), Sertão de Diamantina, Faz. das Melancias, 10.ii.1901, E. Gounelle col.; **PARÁ:** 1 ♀ (MZSP), Rio Tapajóz, Miritituba; 1 ♀ (MPEG), Pará, Mosqueiro, 23.ii.1993, I. S. Gorayeb col., (MPEG 01041364); 1 ♀ (MPEG), Pará, Belém, 26.i.1990, J.M. da Rocha col., (MPEG 01041362); 4 ♂ (MZSP), Capins – Km. 94, Rodovia Belém-Brasília, i.1963, E. Dente col.; 1 ♂ (MPEG), IAN, x–xii, 1969, capturada em rede alta, (MPEG 01041361); 1 ♂ (MZUEFS), Belém, Utinga, x. 1974, A. Souza col. (MZUEFS #30594); 1 ♀ (MZUEFS), Belém, Utinga, x. 1974, A. Souza col. (MZUEFS #30593); 1 ♀ (MPEG), Brasil, Pará, Marituba, 23.ii.1990, R.R. Neto, (MPEG 01041362); **RORAIMA:** 1 ♂ (DZUP), Ilha de Maracá, 20–26.vi.1988, Mirnai Mielke, (DZUP 273720); ♂ (MZSP), Brasil, Roraima, Ilha de Maracá (Estação Biológica de Maracá), 03°22.229' N 61°26.648'W, 18–24.v.2015, 143m, Van Sommeren (fruta), Ponto7, Biffi, Falaschi, Marinho, Pinheiro & Riccardi col; 1 ♂ (MZSP), Brasil, Roraima, Ilha de Maracá (Estação Biológica de Maracá), 03°22.229' N 61°26.648'W, 18–24.v.2015, 143m, Van Sommeren (fruta), Ponto7, Biffi, Falaschi, Marinho, Pinheiro & Riccardi col. (MZSP 22002); 5 ♀ (MZSP), Brasil, Roraima, Ilha de Maracá (Estação Biológica de Maracá), 03°22.229' N 61°26.648'W, 18–24.v.2015, 143m, Van Sommeren (fruta), Ponto7, Biffi, Falaschi, Marinho, Pinheiro & Riccardi col; 1 ♀ (MZSP), Brasil, Roraima, Ilha de Maracá (Estação Biológica de Maracá), 03°22.229' N 61°26.648'W, 18–24.v.2015, 143m, Van Sommeren (fruta), Ponto7, Biff, Falaschi, Marinho, Pinheiro & Riccardi col (MZSP 22026); **RONDONIA:** 1 ♂ (DZUP), Rondônia, Vilhena, 5.xii.1986, C. Elias col., Polonoroeste, (DZUP 273709); 1 ♀ (DZUP), Rondônia, Vilhena, 15.xii.1986, C. Elias col., Polonoroeste, (DZSP 273714), 1 ♂ (DZUP), Rondônia, Vilhena, 4.xii.1986, C. Elias col., Polonoroeste, (DZUP 273712), 1 ♀ (MNRJ), Porto Velho território Guaporé, iii.1944, A. Parko col., Coleção Campos Seabra; **SÃO PAULO:** 1 ♂ (MZSP), Presid. Epitácio, São Paulo, xii.1936,

H. Zellibor col; 1 ♂ (MZSP), Presid. Epitácio, São Paulo, 10.xii.1936, H. Zellibor col; 1 ♂ (MZSP), Brasilien, Presi. Epitácio, São Paulo, ii.1937, B. Pohl col., (MZSP 22003).

Inca irroratus Chevrolat, 1833

BRASIL: RIO DE JANEIRO: 1 ♀ (UFRPE), Nova Friburgo, Mury, 1200 m, iv.1999, R. Rajs col., Coleção E & P. Grossi.

Inca pulverulentus (Olivier, 1789)

BRASIL: ESPIRITO SANTO: 1 ♂ (MZSP), Rio Itabapoana, Espírito Santo, 16.iii.1905, J. F. Zikán col.; **MINAS GERAIS:** 1 ♂, (MZSP), Manhumirim, Minas Gerais, i.1936; 1 ♂, (MZSP), Manhumirim, 4.xii.1936, (MZSP 22008); 1 ♀ (MZSP), Manhumirim, 4.xii.1936; 1 ♀ (MZSP), Mar da Hespanha, Minas Gerais, Brasil, 19.iii.1921, Rob Kaiser, J. F. Zikan col.; ; **PARANÁ:** Ourinho; **RIO DE JANEIRO:** 1 ♂ (MNRJ), Floresta da Tijuca, Guanabara, ii.1981, Campos Seabra col.; 1 ♀ (MZSP), km 65, via Dutra, Rio de Janeiro, 9.iv.1965, Y. Oniki col.; **SANTA CATARINA:** 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, i.1952 (MZSP 22029); 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, i.1958, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, iii.1949, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, São Bento, iii.1948; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Rio Natal, ii.1955, A. Maller, Coleção Campos Seabra; 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, i.1952; 1 ♂ 1 ♀ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, III.1960; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, xii.1956, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, xi.1949, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, iii.1949, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, i.1958, Dirings col.; 2 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, iii.1949, Dirings col.; 1 ♂ (MZSP), Santa Catarina, Rio Vermelho, i.1958, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Joinville, Santa Catarina, iv.1955, Dirings col.; 1 ♀ (MZSP), Joinville, Santa Catarina, ii.1927, A. Maller col.; 1 ♂ (MZSP), Hansa, Santa Catarina, i.1928, A. Maller; 1 ♂ (MZSP), Corupá, Santa Catarina, ii.1956, A. Maller col.; 1 ♂ (MZSP), Timbó, Santa Catarina, iv. 1935, B. Pohl col.; 1 ♀ (MZSP), Rio Natal, Santa Catarina, ii.1955, A. Maller col. **SÃO PAULO:** 1 ♂ (MZSP), São Paulo, iii. 1921; 1 ♂ (MZSP), Salesópolis, Estação Biológica da Boracéia, 12.ii.1963, L. Silva & H. Reichardt col.; 1 ♂ (MZSP), Salesópolis, Estação Biológica da Boracéia, iv. 1997, Exc. DZ – IBUSP col.; 1 ♀ (MZSP), Serra do Mar, São Paulo, XII. 1935, H. Zellibor col.; 1 ♂ (MZSP), São Paulo, iii.1921, Melz. col.; 1 ♀ (MZSP), Serra Negra, 1908; 1 ♂ (MZSP), Alto da Serra, x.1939, R. Spitz col.; 1 ♂ (MZSP), Pilar do Sul; 1 ♂ (MZSP), Cubatão, São Paulo, 14–19.ii. 2005, da Silva, A. A leg.

Inca sommeri Westwood, 1845

MEXICO: VERA CRUZ: 1 ♂, 1 ♀ (CEMT), Catemaco, La Victoria, vi.2006, S. Rodriguez col. (UFMT); 1 ♂, 1 ♀ (CEMT), 19, México, Chiapas, Mun. Cintalapa, Ejido Gustavo Diaz Ordaz, 1395 m, 16°39'54" N 94° 12'53"W 07.vii.2006, Reyes-Castilho & Vz-de-Mello col.

Inca quesneli Boos & Ratcliffe, 1985

BRASIL. BAHIA: 1 ♂ (MZSP), Brasil, Baía, Ihéus (Fazenda São Caetano), viii.1959, Dirings col., (MZSP 22024); 1 ♂, 2 ♀ (MNRJ), Jacobina, Bahia, Brasil, A. Maller col., Coleção Campos Seabra. **ESPIRITO SANTO:** 1 ♂ (MNRJ), R. Sooretama, i.1949, Aguirre col.; 1 ♂ (MNRJ), Parque Sooretama, Linhares, Espírito Santo, Brasil, v. 1969, F. M. Oliveira col.; 1 ♀ (DZUP): Brasil, Espírito Santo, Linhares, 50 m, iii.1964, (DZUP 273708); 1 ♂ (DZUP): Brasil, Espírito Santo, Linhares, 50 m, ii.1964, (DZUP 273705); 1 ♂ (DZUP): Brasil, Espírito Santo, Linhares, 50 m, xi.1966, (DZUP 273706); 1 ♂ (DZUP): Brasil, Espírito Santo, Linhares, xi.1965, A. Maller leg., (DZUP 273707). **PERNAMBUCO:** 1 ♂ (DZUP): Brasil, Pernambuco, Caruarú, 900 m, v.1972, Joaquim Lima leg., (DZUP 273715), 1 ♀ (DZUP): Brasil, Pernambuco, Caruarú, 900 m, v.1921, Joaquim Lima leg., (DPTO ZOO, UF – PARANÁ), (DZUP 273716); 1 ♂ (CEMT), Pernambuco, Recife, várzea, 17.ii.2001, (UFMT); 1 ♀ (UFRPE), Paudalho, Pernambuco, 16.v.2010, Costa. A. col. **TRINDADE & TOBAGO. TRINDADE:** 1 ♂ (BMNH – **Holótipo**), BM, Trinidad, 89 57.

***Pantodinus* Burmeister, 1847**

Pantodinus kugli Burmeister, 1847

GUATEMALA. SACATEPEQUEZ: 1 ♀ (CEMT), Cerro, Alux, torres, 28.v.2006, Luz Hg, 400. A. Lopez col. **MEXICO. Chiapas:** 1 ♂ (CEMT), Mexico, Chiapas, Hpio: Angel A. Corzo, Reserva “El Triunfo”, 13.v.2005, B. Gómez;

Grupo Externo

Cetonia aurata (Linnaeus, 1758)

FRANÇA. DORDONHA: 1 ♀ (MZSP), S. Vèzère, vii.1956 (MZSP 22032). **ITALIA. LIGÚRIA:** 1 ♂ (MZSP), Genova, vii.1946 (MZSP 22014). **CAMPÂNIA:** 1 ♀ (MZSP), Herculane, 21.vii.1965, I. Nemes col.

Osmoderma eremita (Scopoli, 1763)

ROMÉLIA. 1 ♂ (MZSP), Răchitele de Jos, Argés, 26.vii.1949 (MZSP 22033). **CARAŞ-SEVERIN:** 1 ♂ (MZSP), Băile Herculane, 2.vii.1978, DR. N. Savulescu col.; 1 ♂ (MZSP), Băile Herculane, 4.vii.1978, DR. N. Savulescu col. (MZSP 22015);

Trichius fasciatus (Linnaeus, 1758)

ITÁLIA. VENETE: 1 ♂ (MZSP), Alpi Venete, Agordino, viii. 1960, Mercarti col. (MZSP 22016); 1 ♂ (MZSP), Alpi Venete, Agordino, viii. 1960, Mercarti col.; 1 ♀ (MZSP), Alpi Venete, Agordino, viii. 1960, Mercarti col. (MZSP 22034); 1 ♀ (MZSP), Alpi Venete, Agordino, viii. 1960, Mercarti col.