Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Felipe Francisco Barbosa

**Revisão taxonômica e filogenia do gênero *Balgus* Fleutiaux, 1920 (Coleoptera, Elateridae,
Thylacosterninae)**

São Paulo

2015

Felipe Francisco Barbosa

Revisão taxonômica e filogenia do gênero *Balgus* Fleutiaux, 1920 (Coleoptera, Elateridae, Thylacosterninae)

Dissertação apresentada ao Museu de Zoologia da
Universidade de São Paulo, para a obtenção do
título de Mestre no Programa de Pós-Graduação
em Sistemática, Taxonomia Animal e
Biodiversidade

Orientadora: Prof. Dra. Cleide Costa

São Paulo

2015

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.

Exceto quando informado, todas as figuras do presente trabalho pertencem ao autor da presente dissertação.

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

Except as noted, all figures in this work belong to the author of this dissertation.

FICHA CATALOGRÁFICA

Barbosa, Felipe Francisco

*Revisão taxonômica e filogenia do gênero *Balgus* Fleutiaux, 1920 (Coleoptera, Elateridae, Thylacosterninae) / Felipe Francisco Barbosa; orientadora Cleide Costa. – São Paulo, SP: 2015.*

xviii + 124 p.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2015.

1. *Balgus* - Revisão taxonômica. 2. Thylacosterninae - Elateridae. 3. Filogenia.

I. Costa, Cleide. II. Título.

Banca examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof^ª Dr^a. Cleide Costa (Orientadora)

Julgamento: _____ Assinatura: _____

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que, diretamente ou indiretamente, me auxiliaram na realização deste trabalho. Primeiramente agradeço a minha mãe, Marize C. Barbosa, ao meu pai, Simão F. da Silva e ao meu irmão, Eduardo F. Barbosa, por todo apoio, carinho, confiança e por acreditarem em mim. Sem eles não teria chegado aonde cheguei. Em especial, agradeço a minha orientadora, Dra. Cleide Costa, pela única e magnífica oportunidade de trabalho e auxílio, numa das maiores experiências intelectuais de minha vida. Aos colegas de trabalho do Laboratório de Sistemática, Evolução e Bionomia de Coleoptera (Vinicius de S. Ferreira, Hingrid Y. S. Quintino, Daniela Bená e Dra. Simone P. Rosa), e a todos os colegas do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP). Agradeço a todos os professores, técnicos e funcionários do Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade. Ao Dr. Leandro G. Oliveira pelos diversos e preciosos ensinamentos e por ter me orientado na graduação. Ao Dr. Mario C. C. de Pinna e Dr. Natan M. Maciel pelas valiosas dicas e ensinamentos acerca dos métodos filogenéticos. Ao Dr. Vadim Viviani e ao Dr. Danilo T. do Amaral pela ajuda, ensinamentos e por terem me disponibilizado o laboratório de bioquímica e biotecnologia de sistemas bioluminescentes da UFSCAR, para que eu pudesse realizar minhas análises moleculares. Ao Antonio Santos-Silva pelas dicas, críticas e correções nas redescrições. Ao Thiago S. R. da Silva pelo auxílio no uso do microscópio estereoscópico com automontagem automática de imagens do Museu de Zoologia da USP. Ao Dr. Guilherme I. M. dos Santos, Dr. Eduardo A. Abrantes e Kaytt M. J. Simplicio pelos ensinamentos e ajuda no uso do Photoshop. Ao Gabriel Biffi pelo auxílio em coletas e fotografias de espécime em hábitat natural, ao Dr. Robert L. Otto pela enorme ajuda na busca de material bibliográfico, ao Elliot S. Scaramal pelo auxílio nas traduções dos textos em alemão, latim e inglês e ao Philippe Dietmann pelo auxílio nas traduções dos textos em francês e italiano, e por fim, novamente a minha mãe por me auxiliar na produção dos mapas. Agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de mestrado. Agradeço também aos meus amigos, que direta ou indiretamente me auxiliaram em algum momento (independente da forma de ajuda), em especial, Elliot S. Scaramal, Germano M. C. Neto, Rodrigo L. Amorim, Masao M. Bello, Francisco D. C.

Rodrigues, Pedro, L. L. Silva, Manoel A. Teixeira, Evaldo D. S. Junior, Kaio C. B. Benedetti, Lucas dos Anjos, Kesler A. Sant'Anna, João Paulo S. Spindola, Mauricio M. da Rocha, Henrique M. Rodrigues, Ananda R. P. Martins, Tainá S. de Oliveira, Mariana P. Lara, Carolina C. Santos, Luiza F. de Souza e outros.

Finalmente, agradeço a todas as instituições e curadores que, com muita boa vontade, enviaram-me em empréstimo material de estudo, inclusive os espécimes-tipo, além de ter sido bem recebido em todas as instituições que visitei: Dr. Max Barclay e Michael Geiser (BMNH); Dra. Cate Lemann (CSIRO); Danielle Cerri (IOC/FIOCRUZ); Kyle E. Schnepf (FDACS); Jérôme Constant (IRSN); Antoine Mantilleri (MNHN); Dra. Marcela Monné (MNRJ); Dra. Sonia Casari (MZUSP); Dr. Sergio Ide (IB-SP); Dr. Cristiano Lopes-Andrade (UFV); Dr. Jose Ricardo Mermudes (UFRJ); Dr. Paschoal Grossi (UFPR); e Jacques Chassain (SEAG).

RESUMO

Balgus Fleutiaux, 1920 possui atualmente nove espécies: *B. tuberculosus* (Dalman, 1823); *B. eganensis* (Bonvouloir, 1875); *B. humilis* (Bonvouloir, 1875); *B. obconicus* (Bonvouloir, 1875); *B. subfasciatus* (Bonvouloir, 1875); *B. albofasciatus* (Bonvouloir, 1875); *B. eschscholtzi* (Laporte, 1835); *B. rugosus* (Blanchard, 1843) e *B. schnusei* (Heller, 1914), mais uma subespécie. Espécies deste gênero podem ser facilmente diferenciadas das espécies dos outros gêneros de Thylacosterninae pela presença de tubérculos no disco pronotal. O presente trabalho teve como objetivos: realizar a revisão taxonômica das espécies do gênero; e realizar a reconstrução filogenética do gênero, por meio de caracteres morfológicos e moleculares. Apenas uma espécie, *B. subfasciatus* (Bonvouloir, 1875), não foi analisada. Para as extrações do rDNA 16S foi utilizado um protocolo adaptado de Gilbert *et al.* (2007) para espécimes conservados em via seca. Os dados foram analisados por meio do critério de máxima parcimônia (MP) e por meio da inferência bayesiana (BI). Em sua versão final a matriz de caracteres contém 54 caracteres. Para a BI com dados morfológicos, foi utilizado o modelo Mkv para dados discretos morfológicos, com taxa de distribuição *Gamma* (Γ). No caso dos dados moleculares, foi utilizado o alinhamento e busca de árvores por meio do método de alinhamento direto por *Tree alignment* (homologia dinâmica). O gênero *Balgus* foi redescrito, assim como todas as espécies do gênero analisadas. Todas as espécies se mantiveram válidas e a subespécie *B. schnusei cayennensis* Chassain, 2003 **syn. nov.** foi considerada sinônimo de *B. schnusei* (Heller, 1914). Foi gerada uma chave de identificação para todas as espécies do gênero. O cladograma preferível foi o gerado por MP com morfologia, devido ao fato de ter sido o cladograma mais bem resolvido: (*Lissomus*(*C. mutabilis*(*P. bimaculatus*((*B. obconicus*(*B. humilis*+*B. schnusei*))(*B. eganensis*(*B. tuberculosus*(*B. eschscholtzi*(*B. albofasciatus*+*B. rugosus*)))))))). São necessários novos estudos taxonômicos que visem *B. subfasciatus* (Bonvouloir, 1875), novos caracteres morfológicos sejam amostrados e, principalmente, que outros genes sejam sequenciados, para as espécies amostradas e não amostradas.

PALAVRAS-CHAVE: *Balgus*; Thylacosterninae; Elateridae; Revisão taxonômica; Filogenia

ABSTRACT

Balgus Fleutiaux 1920 currently has nine species: *B. tuberculosus* (Dalman, 1823); *B. eganensis* (Bonvouloir, 1875); *B. humilis* (Bonvouloir, 1875); *B. obconicus* (Bonvouloir, 1875); *B. subfasciatus* (Bonvouloir, 1875); *B. albofasciatus* (Bonvouloir, 1875); *B. eschscholtzi* (Laporte, 1835); *B. rugosus* (Blanchard, 1843) and *B. schnusei* (Heller, 1914), further one subspecies. Species of this genus can be easily distinguished from species of other genera of Thylacosterninae by the presence of tubercles in pronotal disk. This study aimed to: the taxonomic revision of the genus; and the phylogenetic reconstruction of the genus, based on morphological and molecular characters. The examination of type material of two species, *B. tuberculosus* and *B. rugosus* was performed. Only one species, *B. subfasciatus* (Bonvouloir, 1875), was not analyzed. The extractions of rDNA 16S were performed using a protocol adapted from Gilbert et al. (2007) for samples preserved in a dry route. Data were analyzed using the maximum aarsimony (MP) and by bayesian inference (BI). The final version of the character matrix contains 54 characters. For BI with morphological data, the model Mkv was used for morphological discrete data with a distribution rate *Gamma* (Γ). In the case of molecular data, we used the method of *Tree alignment* (dynamic homology). The *Balgus* genus was redescribed, as well as all species of the genus which were analyzed. All species remained valid and the subspecies *B. schnusei cayennensis* Chassain, 2003 **syn. nov.** was considered synonym of *B. schnusei* (Heller, 1914). A identification key to all species of the genus was generated. The preferred cladogram was generated by MP with morphology due to the fact that it was the most well-resolved cladogram: (*Lissomus*(*C. mutabilis*(*P. bimaculatus*((*B. obconicus*(*B. humilis*+*B. schnusei*))(*B. eganensis*(*B. tuberculosus*(*B. eschscholtzi*(*B. albofasciatus*+*B. rugosus*))))))). New taxonomic studies, aimed *B. subfasciatus* (Bonvouloir, 1875), are necessary, new characters must be sampled and especially new genes must be sequenced for non-sampled species as well as for those which were already sampled.

KEY-WORDS: *Balgus*; Thylacosterninae; Elateridae; Taxonomic revision; Phylogeny

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Hipótese filogenética para Elateroidea, resultante da análise de máxima parcimônia, máxima verossimilhança (555 táxons, 18S rRNA, 28S rRNA, *rrnL* mtDNA e *cox1* mtDNA, sequencias alinhadas por meio do software *BlastAlign*). Adaptado de Kundera *et al.*, 2014.....6
- Figura 2. Topologia I (L=1185) resultante da análise, de máxima parcimônia, combinada de rDNA 16S e 125 caracteres morfológicos. Valores de *Jackknife* estão representados acima nos ramos. Códigos dos espécimes em parênteses; alguns grupos terminais contêm mais de um espécime. Adaptado de Vahtera *et al.* (2009).....9
- Figura 3. Topologia II (L=1185) resultante da análise, de máxima parcimônia, combinada de 16S rDNA e 125 caracteres morfológicos. Valores de *Jackknife* estão representados acima nos ramos. Códigos dos espécimes em parênteses; alguns grupos terminais contêm mais de um espécime. Adaptado de Vahtera *et al.* (2009).....10
- Figura 4. A, *Balgus humilis* (Elateridae: Thylacosterninae), acetábulo antenal visível, ventral; B, *Cussolenis mutabilis* (Elateridae: Thylacosterninae), acetábulo antenal visível, ventral; C, *Fornax* (Eucnemidae), sulco antenal visível, ventral; D, *Galbites* (Eucnemidae), sulco antenal visível, ventral. Adaptado de Lawrence *et al.* (2011).....14
- Figura 5. *Balgus albofasciatus* (Bonvouloir, 1875): A) *habitus*, vista dorsal; B) *habitus*, vista ventral; C) *habitus*, vista lateral.....29
- Figura 6. *Balgus albofasciatus* (Bonvouloir, 1875): A) cabeça, vista frontal; B) pronoto, vista lateral; C) ventrito 5, vista ventral; D) pronoto e élitro, vista dorsal; E) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.....30

Figura 7. <i>Balgus eganensis</i> (Bonvouloir, 1875): A) <i>habitus</i> , vista dorsal; B) <i>habitus</i> , vista ventral; C) <i>habitus</i> , vista lateral.....	34
Figura 8. <i>Balgus eganensis</i> (Bonvouloir, 1875): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal. Escalas: 2 mm.....	35
Figura 9. <i>Balgus eschscholtzi</i> (Laporte, 1835): A) <i>habitus</i> , vista dorsal; B) <i>habitus</i> , vista ventral; C) <i>habitus</i> , vista lateral.....	39
Figura 10. <i>Balgus eschscholtzi</i> (Laporte, 1835): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal; D) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.....	40
Figura 11. <i>Balgus eschscholtzi</i> (Laporte, 1835): A) genitália masculina, vista dorsal; B) genitália masculina, vista lateral; C) genitália masculina, vista ventral. O ápice da genitália está voltado para a região inferior da página. Escala: 0,5 mm.....	41
Figura 12. <i>Balgus humilis</i> (Bonvouloir, 1875): A) <i>habitus</i> , vista dorsal; B) <i>habitus</i> , vista ventral; C) <i>habitus</i> , vista lateral.....	45
Figura 13. <i>Balgus humilis</i> (Bonvouloir, 1875): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal; D) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página, ápice quebrado. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.....	46
Figura 14. <i>Balgus obconicus</i> (Bonvouloir, 1875): A) <i>habitus</i> , vista dorsal; B) <i>habitus</i> , vista ventral; C) <i>habitus</i> , vista lateral.....	50
Figura 15. <i>Balgus obconicus</i> (Bonvouloir, 1875): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal. Escalas: 2 mm.....	51

Figura 16. <i>Balgus rugosus</i> (Blanchard, 1843), <i>holotypus</i> : A) <i>habitus</i> , vista dorsal; B) etiqueta; C) <i>habitus</i> , vista lateral.....	55
Figura 17. <i>Balgus rugosus</i> (Blanchard, 1843): A) <i>habitus</i> , vista dorsal; B) <i>habitus</i> , vista ventral; C) <i>habitus</i> , vista lateral.....	56
Figura 18. <i>Balgus rugosus</i> (Blanchard, 1843): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal; D) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.....	57
Figura 19. <i>Balgus schnusei</i> (Heller, 1914): A) <i>habitus</i> , vista dorsal; B) <i>habitus</i> , vista ventral; C) <i>habitus</i> , vista lateral.....	62
Figura 20. <i>Balgus schnusei</i> (Heller, 1914): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal; D) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.....	63
Figura 21. <i>Balgus tuberculosus</i> (Dalman, 1823), <i>holotypus</i> e etiqueta.....	70
Figura 22. <i>Balgus tuberculosus</i> (Dalman, 1823): A) <i>habitus</i> , vista dorsal; B) <i>habitus</i> , vista ventral; C) <i>habitus</i> , vista lateral.....	71
Figura 23. <i>Balgus tuberculosus</i> (Dalman, 1823): A) espécime vivo, em cima de folha, com antenas e pernas abertas; B) espécime vivo, em cima de folha, com antenas e pernas escondidas após o inseto se sentir ameaçado, antenas alojadas no acetábulo antenal. Fotografias cedidas por Gabriel Biffi, espécime de Brazil, São Paulo (SP), Porto Ferreira.....	72
Figura 24. <i>Balgus tuberculosus</i> (Dalman, 1823): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal; D) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.....	73

Figura 25. *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823): A) genitália masculina, vista dorsal; B) genitália masculina, vista lateral; C) genitália masculina, vista ventral. O ápice da genitália está voltado para a região inferior da página. Escala: 0,5 mm.....74

Figura 26. Cladograma resultante da análise de máxima parcimônia (MP) de 54 caracteres morfológicos (L=81; CI=0.815; RI=0.746; RC=0.608) com a otimização ACCTAN dos caracteres morfológicos. Círculos brancos indicam homoplasias, círculos pretos indicam sinapomorfias exclusivas. Os valores entre parênteses indicam os valores de *Bootstrap* (valores menores que 5% foram desconsiderados) não paramétrico e do índice de decaimento, ou índice de *Bremer*. Em notação parentética: (*Lissomus*(*C. mutabilis*(*P. bimaculatus*((*B. obconicus*(*B. humilis*+*B. schnusei*))(*B. eganensis*(*B. tuberculosus*(*B. eschscholtzi*(*B. albofasciatus*+*B. rugosus*)))))).....82

Figura 27. Cladograma resultante da análise de máxima parcimônia (MP) de 54 caracteres morfológicos (L=81; CI=0.815; RI=0.746; RC=0.608) com a otimização DELTRAN dos caracteres morfológicos. Círculos brancos indicam homoplasias, círculos pretos indicam sinapomorfias exclusivas. Os valores entre parênteses indicam os valores de *Bootstrap* (valores menores que 5% foram desconsiderados) não paramétrico e do índice de decaimento, ou índice de *Bremer*. Em notação parentética: (*Lissomus*(*C. mutabilis*(*P. bimaculatus*((*B. obconicus*(*B. humilis*+*B. schnusei*))(*B. eganensis*(*B. tuberculosus*(*B. eschscholtzi*(*B. albofasciatus*+*B. rugosus*)))))).....83

Figura 28. Consenso estrito dos três cladograma mais parcimoniosos resultante da análise de máxima parcimônia (MP), alinhamento direto por *Tree Alignment*, de 327 caracteres moleculares (L=952), referentes ao rDNA 16S. Os números abaixo e acima dos ramos indicam os valores de *Bootstrap* (valores menores que 5% foram desconsiderados) não paramétrico. Em notação parentética: (*Lissomus*(*B. eschscholtzi* new(*B. tuberculosus*((*C. mutabilis*)(*P. bimaculatus*)(*B. obconicus*)(*B. schnusei*)(*B. eschscholtzi* m2+*B. eschscholtzi* v4+*B. eschscholtzi* v5)(*B. albofasciatus*(*B. eschscholtzi* v11+*B. eschscholtzi* v20))(*B. rugosus*)))).....84

Figura 29. Cladograma resultante da análise de inferência bayesiana (BI) de 54 caracteres morfológicos. Os números indicam os valores de probabilidade *a posteriori*. Em notação parentética: (*Lissomus*(*C. mutabilis*(*P. bimaculatus*((*B. eschscholtzi*+*B. albofasciatus*+*B. rugosus*)(*B. eganensis*(*B. tuberculosus*(*B. obconicus*+*B. humilis*+*B. schnusei*)))))).....85

Figura 30. Cladograma resultante da análise de inferência bayesiana (BI), alinhamento direto por *Tree Alignment*, de 327 caracteres moleculares referentes ao rDNA 16S. Os números indicam os valores de probabilidade *a posteriori*. Em notação parentética: (*Lissomus*(*B. eschscholtzi* new(*B. schnusei*(*B. obconicus*+*B. rugosus*)(*C. mutabilis*(*P. bimaculatus*(*B. tuberculosus*(*B. albofasciatus*+*B. eschscholtzi* Vahtera *et al.*, 2009)))))).....86

Figura 31. Distribuição geográfica de *Balgus albofasciatus* (Bonvouloir, 1875), *Balgus eganensis* (Bonvouloir, 1875) e *Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835).....87

Figura 32. Distribuição geográfica de *Balgus obconicus* (Bonvouloir, 1875) e *Balgus humilis* (Bonvouloir, 1875).....88

Figura 33. Distribuição geográfica de *Balgus rugosus* (Blanchard, 1843).....89

Figura 34. Distribuição geográfica de *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823), *Balgus subfasciatus* (Bonvouloir, 1875) e *Balgus schnusei* (Heller, 1914).....90

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Unidades taxonômicas operacionais (OTUs) que foram utilizadas como *outgroup* (grupo externo) e *ingroup* (grupo interno) e respectivos números de acesso do *GenBank* (rDNA 16S).....20

Tabela 2. Matriz de caracteres morfológicos. Legenda: Lisso - *Lissomus* Dalman, 1824; Cusso - *Cussolenis mutabilis* (Bonvouloir, 1875); Bima - *Pterotarsus bimaculatus* Laporte, 1835; B_rugo - *Balgus rugosus* (Blanchard, 1843); B_obco - *Balgus obconicus* (Bonvouloir, 1875); B_esch - *Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835); B_schn - *Balgus schnusei* (Heller, 1914); B_tube - *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823); B_egan - *Balgus eganensis* (Bonvouloir, 1875); B_humi - *Balgus humilis* (Bonvouloir, 1875); B_albo - *Balgus albofasciatus* (Bonvouloir, 1875).....80, 81

LISTA DE ABREVIATURAS

ICZN: International Code of Zoological Nomenclature;

EI: índice ocular de Calder (1996);

N: número de indivíduos;

ex.: exemplar;

exs.: exemplares;

col.: coletor;

coll.: coleção;

det.: determinador;

syn. nov.: Sinônimo novo;

L: número de passos de um cladograma;

CI: índice de consistência de um cladograma;

RI: índice de retenção de um cladograma;

RC: índice de consistência re-escalonado de um cladograma.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
1.1. Família Elateridae Leach, 1815	1
1.2. Subfamília Thylacosterninae Fleutiaux, 1920	3
1.3. Gênero <i>Balgus</i> Fleutiaux, 1920	10
1.4. Objetivos.....	12
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	13
2.1. Amostragem e material.....	13
2.2. Estudo morfológico	14
2.3. Mapas de distribuição	16
2.4. Métodos moleculares.....	16
2.5. Análise filogenética	18
2.5.1 Matriz e grupos terminais	18
2.5.2 Máxima parcimônia.....	21
2.5.3 Inferência bayesiana	22
3. RESULTADOS	24
3.1. Taxonomia	24
<i>Balgus</i> Fleutiaux, 1920	24
<i>Balgus albofasciatus</i> (Bonvouloir, 1875).....	26
<i>Balgus eganensis</i> (Bonvouloir, 1875)	30
<i>Balgus eschscholtzi</i> (Laporte, 1835).....	35
<i>Balgus humilis</i> (Bonvouloir, 1875)	41
<i>Balgus obconicus</i> (Bonvouloir, 1875).....	46

<i>Balgus rugosus</i> (Blanchard, 1843)	51
<i>Balgus schnusei</i> (Heller, 1914).....	57
<i>Balgus subfasciatus</i> (Bonvouloir, 1875)	63
<i>Balgus tuberculosus</i> (Dalman, 1823)	65
3.1.1. Chave de identificação para as espécies do gênero <i>Balgus</i> Fleutiaux, 1920, adaptada das chaves de Bonvouloir (1875) e Chassain & Touroult (2013)	74
3.2. Filogenia	76
3.2.1. Caracteres morfológicos	76
3.2.2. Parcimônia	82
3.2.3. Inferência bayesiana	85
3.3. Mapas de distribuição	87
4. DISCUSSÃO	91
4.1 Taxonomia	91
4.2. Influência dos métodos e dados utilizados	92
4.3. Monofilia de <i>Balgus</i> Fleutiaux, 1920	94
4.4. O clado (<i>B. eschscholtzi</i> + <i>B. albofasciatus</i> + <i>B. rugosus</i>).....	95
4.5. O clado (<i>B. obconicus</i> + <i>B. humilis</i> + <i>B. schnusei</i>)	96
4.6. O caso de <i>Balgus eschscholtzi</i> (Laporte, 1835).....	96
5. CONCLUSÕES	97
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	98
7. ANEXOS	111
7.1. Histórico taxonômico de <i>Pterotarsus</i> Guérin-Méneville, 1829	111
7.2. Tradução da descrição original de <i>Balgus subfasciatus</i> (Bonvouloir, 1875)	112
7.3. Material examinado do <i>Outgroup</i>	114
7.4. Dados moleculares, referentes ao rDNA 16S em formato FASTA (.fas)	115

7.5. Bloco de comando para análise de máxima parcimônia (MP), com dados morfológicos, com a otimização ACCTRAN dos caracteres, com cálculo de <i>Bootstrap</i> e lista de transformações de caracteres, implementado no PAUP4.0b10 (Swofford, 2002)	118
7.6. Bloco de comando para análise de máxima parcimônia (MP), com dados morfológicos, com a otimização DELTRAN dos caracteres, com cálculo de <i>Bootstrap</i> e lista de transformações de caracteres, implementado no PAUP4.0b10 (Swofford, 2002)	120
7.7. Sequencia de comandos para análise de máxima parcimônia (MP), com dados morfológicos, com cálculo do índice de <i>Bremer</i> , com cálculo de <i>Bootstrap</i> e otimização de caracteres, implementado no TNT 1.1 (Goloboff <i>et al.</i> , 2000) e Winclada 1.0 (Nixon, 2002)	121
7.8. Sequencia de comandos e bloco de comando para análise de inferência bayesiana (BI), com dados morfológicos, implementado no MrBayes 3.2.2. (Ronquist & Huelsenbeck, 2003)	123
7.9. Sequencia de comandos para análise de máxima parcimônia (MP), com dados moleculares, com cálculo de <i>Bootstrap</i> , implementada no POY 5.0 (Varón <i>et al.</i> , 2011).....	123
7.10. Sequencia de comandos para análise de inferência bayesiana (BI), com dados moleculares, implementada no BEAST 1.7.5 (Drummond & Rambaut, 2007).....	124

1. INTRODUÇÃO

1.1. Família Elateridae Leach, 1815

A ordem Coleoptera é uma das maiores ordens de insetos e possui 386.500 espécies, distribuídas em 29.500 gêneros e 176 famílias (Slipinski *et al.* 2011). Tal diversidade, proporcionalmente, corresponde a aproximadamente 30% de todos os animais e cerca de 40% dos insetos (Costa, 2000). O conhecimento taxonômico acerca da ordem é extremamente desuniforme, devido a uma concentração de pesquisadores em determinados grupos, de forma que algumas famílias possuem mais pesquisadores atuando, enquanto há famílias que o número de pesquisadores é insuficiente ou até inexistente. Essa desigualdade somada à diversidade do grupo culmina em enormes dificuldades para o estudo e para a criação de classificações consistentes (Vanin & Ide, 2002).

A família Elateridae Leach, 1815 (série Elateriformia, superfamília Elateroidea) possui distribuição cosmopolita, com cerca de 10.000 espécies contempladas em cerca de 400 gêneros (Slipinski *et al.*, 2011). Atualmente são reconhecidas 18 subfamílias, sendo elas: Agrypninae Candèze, 1857; Campyloxeninae Costa, 1975; Cardiophorinae Candèze, 1859; Cebrioninae Latreille, 1802; Dendrometrinae Gistel, 1848; Elaterinae Leach, 1815; Eudicronychinae Girard, 1971; Hemiopinae Fleutiaux, 1941; Lissominae Laporte, 1835; Morostominae Dolin, 2000; Negastrinae Nakane & Kishii, 1956; Oxynopterinae Candèze, 1857; Physodactylinae Lacordaire, 1857; Pityobiinae Hyslop, 1917; Semiotinae Jakobson, 1913; Subprotelaterinae Fleutiaux, 1920; e Thylacosterninae Fleutiaux, 1920, além de uma subfamília extinta, Protagrypninae Dolin, 1973 (Costa *et al.*, 2010; Bouchard *et al.*, 2011).

Tais insetos são normalmente reconhecidos por sua habilidade de saltar como mecanismo de defesa, produzindo um som de estalo, sendo reconhecidos na literatura como *click beetles* (Costa *et al.*, 2010). No Brasil, possuem como nomes populares: *tem-tem*, *tec-tec*, e *salta-martim* (Lenko & Papavero, 1996). Tal processo de salto acontece normalmente com o inseto com o ventre para cima e funciona por meio do deslocamento rápido do processo prosternal para se

encaixar na cavidade mesoventral. Tal movimento é propiciado por um volumoso par de músculos prosternais (Ribak & Weihs, 2011).

Outra característica importante (nas famílias Elateridae, Lampyridae, Phengodidae, Rhagophthalmidae e Omalisidae) é a bioluminescência, tal característica conferiu a esses insetos os nomes populares de *vaga-lumes* ou *pirilampus* (Branham & Wenzel, 2000; Costa *et al.*, 2010).

Na família Elateridae a bioluminescência está presente em três subfamílias, Agrypninae, Campyloxeninae e Thylacosterninae. Agrypninae: Alampini possui uma espécie, *Alampoides alychnus* (Kirsch, 1873) com bioluminescência na larva e pupa. Apresentam órgãos bioluminescentes no metanoto e todos os segmentos abdominais, o adulto não apresenta bioluminescência (Rosa & Costa, 2013). Agrypninae: Pyrophorini apresenta cerca de 200 espécies, inclusive com bioluminescência nas larvas de diversas espécies. Possui, além dos órgãos pronotais, um órgão bioluminescente no primeiro ventrito abdominal, que é visível apenas durante o voo (Costa *et al.*, 2010), entretanto o gênero *Hifo* Candèze, 1881 (Pyrophorini) só apresenta o órgão bioluminescente abdominal (Costa, 1984b). A subfamília Campyloxeninae apresenta uma espécie, *Campyloxenus pyrothorax* Fairmaire 1860, sem larva descrita, com bioluminescência. Por fim, Thylacosterninae apresenta uma espécie, *Balgus schnusei* (Heller, 1914), sem larva descrita, que apresenta apenas o órgão bioluminescente pronotal (Costa, 1984a).

Os órgãos bioluminescentes de adultos e larvas de Lampyridae são encontrados nos, últimos tergitos, nas larvas, e nos últimos ventritos, nos adultos (Branham, 2011). No caso da família Phengodidae, os órgãos bioluminescentes de larvas, pupas e fêmeas adultas larviformes são encontrados nos tergitos abdominais, no tórax e na cabeça, em diversas combinações, nos machos adultos são encontrados nos ventritos abdominais, no tórax e na cabeça, em diversas combinações. A luminescência também é conhecida em ovos (Costa & Zaragoza-Caballero, 2010; Zaragoza-Caballero & Hernández, 2014).

Os adultos de Elateridae são saprófagos ou fitófagos e normalmente são coletados em vegetação, em folhiço, sob pedras, troncos, cascas de árvore e muitos são atraídos pela luz. Em laboratório podem ser alimentados com soluções de açúcar (Costa *et al.*, 2010). Os espécimes adultos podem ser distinguidos de outras famílias de besouros pela combinação dos seguintes caracteres diagnósticos: labro exposto; pronoto com ângulos posteriores fortemente projetados; prosterno longo; procoxa globular, com trocantins ocultos; placas metacoxais bem desenvolvidas;

e quatro primeiros ventritos abdominais conatos, enquanto que o ultimo é livre (Calder, 1996 Costa *et al.*, 1988, 2010).

As larvas são saprófagas, predadoras ou fitófagas, e costumam viver no interior de madeira semi-decomposta, no folhiço, sob pedras, troncos, solo (*wireworms*), musgo, liquens, (Calder, 1996 Costa *et al.*, 1988, 2010) ou ainda em ninhos de insetos sociais (Costa, 1982; Redford, 1982; Girard *et al.*, 2007). As larvas possuem enorme diversidade morfológica, podendo ser alongadas, cilíndricas ou deprimidas. O labro é fundido a capsula cefálica, que é fortemente esclerotizada, e o lábio e maxila são conatos, formando a hipóstoma (Calder, 1996 Costa *et al.*, 1988, 2010).

1.2. Subfamília Thylacosterninae Fleutiaux, 1920

A subfamília Thylacosterninae Fleutiaux, 1920 (Elateridae, Elateroidea, Elateriformia, Coleoptera) possui 41 espécies distribuídas em cinco gêneros. Três gêneros possuem espécies distribuídas na região biogeográfica Neotropical: *Balgus* Fleutiaux, 1920 - nove espécies (seis espécies no Brasil); *Pterotarsus* Guérin-Ménéville, 1829 - oito espécies, três subespécies e uma variedade (cinco espécies no Brasil); e *Thylacosternus* Bonvouloir, 1875 - 16 espécies (sete espécies no Brasil). Um gênero, *Cussolenis* Fleutiaux, 1918 - duas espécies, possui espécies distribuídas na Ásia, Nova Caledônia e Austrália e um gênero, *Lumumbaia* Muona & Vahtera, 2009 - seis espécies, possui espécies africanas (Schenkling, 1928; Blackwelder, 1957; Vahtera *et al.* 2009; Chassain & Touroult, 2013). Os gêneros podem ser facilmente identificados por meio da chave de Vahtera *et al.* (2009), por meio dos seguintes caracteres: presença ou ausência de carena lateral acessória no pronoto; presença ou ausência de tubérculos pronotais; formato do processo prosternal, em vista lateral; profundidade da estria elitral mais externa; brilho do dorso; tamanho das pontuações da região mediana do élitro; presença ou ausência de estrias elitrais na região umeral; densidade da pubescência dorsal; região umeral carenada ou não.

Dentro de Elateridae, espécimes da subfamília Thylacosterninae podem ser facilmente reconhecidos pela combinação dos seguintes caracteres diagnósticos: labro muito pequeno e esclerotizado; segundo antenômero mais largo e tão longo ou mais longo do que o terceiro antenômero; antenas flabeladas, flabelos presentes nos antenômeros 4-11, longos, delicados e

cobertos densamente por cerdas; tíbias fortemente achatadas dorso-ventralmente, com cavidade dorsal para encaixe do tarso; tarsômeros 2-4 com lobos cobertos com cerdas, conspícuos; quatro primeiros ventritos abdominais conatos, enquanto que o ultimo é livre; mesoepisterno e mesoepímero fusionados e perda completa da sutura pleural (Kasap & Crowson, 1975; Vahtera *et al.*, 2009; Lawrence *et al.*, 2011); e por fim, acetábulo antenal profundo e interno, localizado mesalmente no hipômero, acompanhando a sutura notosternal, que recebe as antenas quando os indivíduos são submetidos a algum tipo de ameaça (Figura 22) (Vahtera *et al.*, 2009; Lawrence *et al.*, 2007, 2011).

Esse último caractere é compartilhado com *Lissomus* Dalman, 1824 (Lissominae Laporte, 1835) (Vahtera *et al.*, 2009; Lawrence *et al.*, 2007, 2011) e diversos gêneros da subfamília Agrypninae Candèze, 1857 (e.g. *Agrypnus* Eschscholtz, 1829; *Adelocera* Latreille 1829; *Dilobitarsus* Latreille, 1834; e *Lacon* Laporte, 1836). Alguns Agrypninae (e.g. *Octocryptus* Candèze, 1892) possuem o acetábulo antenal localizado lateralmente no hipômero, além disso, alguns gêneros (e.g. *Agrypnus* Eschscholtz, 1829; *Adelocera* Latreille 1829) possuem, no hipômero, um sulco para a recepção do protarso (Hayek, 1973; Lawrence *et al.*, 2007, 2011).

Já a presença de um sulco antenal, localizado lateralmente no hipômero é comum na família Eucnemidae, como em *Galbites* Fleutiaux, 1920 e *Onichodon* Newman, 1838, enquanto que o sulco antenal, localizado mesalmente no hipômero é encontrado em Byrrhidae, Clambidae (*Acalyptomerus* Crowson, 1979), Coccinelidae (*Delphastus* Casey, 1899), Histeridae (*Bacanius* LeConte, 1853), Throscidae (*Aulonothroscus* Horn, 1890) e Zopheridae (*Hyporhagus* Thomson, 1860) (Lawrence *et al.*, 2011).

As larvas aparentemente se alimentam de madeira, apesar de o seu modo de vida ainda ser muito pouco conhecido, ocorrendo um registro de predação em Thylacosterninae (Gardner, 1936). As larvas de Elateridae ocupam uma grande diversidade de nichos, podendo ser encontradas em diversos habitats (solo, folhas, madeira, cupinzeiros), sendo saprófagas, fitófagas ou predadoras (Costa *et al.*, 2010). Das espécies que se alimentam de madeira, várias se locomovem em galerias à medida que se alimentam (Costa *et al.*, 2010).

Apenas duas espécies de Thylacosterninae possuem larvas descritas, sendo que a larva de *Cussolenis mutabilis* (Bonvouloir, 1875) foi descrita por Gardner (1936) e de *Pterotarsus histrio* Guérin-Ménéville, 1829 por Emden (1932). Os caracteres larvais de Thylacosterninae (Emden, 1932; Gardner, 1936) sustentam melhor a inclusão desta subfamília em Elateridae (Vahtera *et al.*,

2009). Possuem pernas pequenas, mandíbulas fortes e móveis e normalmente formato do corpo cilíndrico, como em muitas larvas de Elateridae (Costa *et al.*, 2010), sendo que as larvas de Eucnemidae normalmente não possuem pernas, mandíbulas móveis e na maioria das vezes são achatadas (Muona, 2010), as mandíbulas das larvas de Eucnemidae são projetadas ântero-lateralmente com bordo externo cortante (Costa *et al.*, 1988). Burakowski (1989) descreveu o primeiro instar com pernas, do tipo triungulino, de *Rhacopus attenuatus* (Maeklin, 1845). As larvas de Thylacosterninae também não apresentam a região mediana do labro-clípeo protuberante, caractere presente em Elateridae (Gardner, 1936; Vahtera *et al.*, 2009).

Apesar de atualmente ser incluída em Elateridae (Muona, 1987a; Lawrence, 1988; Cobos, 1961; Hunt *et al.*, 2007; Vahtera *et al.*, 2009; Bouchard *et al.*, 2011; Douglas, 2011; Kunderata & Bocak, 2011; Lawrence *et al.*, 2007, 2011; Kunderata *et al.*, 2014), como grupo-irmão de Lissominae Laporte, 1835 (Bocakova *et al.*, 2007; Kunderata & Bocak, 2011; Kunderata *et al.*, 2014, vide Figura 1), a inclusão de Thylacosterninae em uma determinada família de Elateroidea ainda não é totalmente consensual (Vahtera *et al.*, 2009). Inicialmente esta subfamília foi incluída dentro de Eucnemidae (=Melasidae) (Bonvouloir, 1875; Fleutiaux, 1902, 1920, 1925; Schenkling, 1928), apesar disto Lameere (1900) notou semelhanças entre os adultos de Thylacosterninae com Elateridae, enquanto que outros autores (Emden, 1932; Gardner, 1936) notaram semelhanças entre as larvas de Thylacosterninae com Elateridae. Por outro lado Crowson (1955, 1961) considerou a inclusão de Thylacosterninae em Throscidae (=Trixagidae). Por fim, Cobos (1961) incluiu a subfamília em Elateridae.

Figura 1. Hipótese filogenética para Elateroidea, resultante da análise de máxima parcimônia, máxima verossimilhança (555 táxons, 18S rRNA, 28S rRNA, *rrnL* mtDNA e *cox1* mtDNA, sequências alinhadas por meio do software *BlastAlign*). Adaptado de Kundera *et al.*, 2014.

Tal confusão acerca do alocamento da subfamília se deve principalmente a diversos caracteres compartilhados com Elateridae e/ou Eucnemidae e Throscidae: os antenômeros 4-11 são flabelados, como em muitos Eucnemidae e alguns Elateridae; o labro é muito pequeno e esclerotizado, como em Throscidae; a sutura notoesternal entre o prosterno e o hipômero possui encaixe para as antenas, como em Eucnemidae, Throscidae e Elateridae: Agrypninae (Vahtera *et al.*, 2009; Lawrence *et al.*, 2011); o último ventrito visível é móvel, caractere típico de Elateridae, enquanto que em Eucnemidae todos os ventritos são conatos (Kasap & Crowson, 1975; Vahtera *et al.*, 2009; Lawrence *et al.*, 2011); a bioluminescência presente em uma espécie de *Balgus* é um caractere presente em outras linhagens de Elateridae (Costa, 1984a; Costa *et al.*, 2010) e ausente em Eucnemidae e Throscidae (Muona, 2010); a inserção do segundo antenômero é terminal, como em Elateridae, enquanto que em Eucnemidae tal inserção é subterminal (Robert L. Otto, *pers com.*); e espécimes de *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823) foram registrados realizando o

click característico dos demais Elateridae, além de serem encontrados comumente em cima de folhas, com antenas abertas, descansando ao Sol (G. Biffi pers. com., 2014; Figura 22).

O próprio nome da subfamília mudou muito ao longo do tempo. Inicialmente descrita como Soleniscinae Lameere, 1900, teve este nome mudado para Pterotarsini Fleutiaux, 1902 quando o gênero *Soleniscus* Bonvouloir, 1875 foi renomeado para *Cussolenis* Fleutiaux, 1918, devido a uma pré-ocupação do nome *Soleniscus* em Mollusca (Bouchard *et al.*, 2011). Outros nomes a que esta subfamília foi submetida foram Pterotarsini Fleutiaux, 1902, Thylacosterninae Fleutiaux, 1920, Balginae Fleutiaux, 1926 e por fim, Cussolenitae Cobos, 1961 (Bouchard *et al.*, 2011). Segundo o ICZN o nome mais adequado seria o mais antigo, (excluindo Soleniscinae Lameere, 1900), ou seja, Pterotarsini Fleutiaux, 1902. Recentemente uma comissão foi submetida por J. Muona e H. Silfverberg, em que propuseram a utilização de Thylacosterninae Fleutiaux, 1920, portanto este é o nome utilizado atualmente para a subfamília em questão (Bouchard *et al.*, 2011).

Recentemente, trabalhos cladísticos vêm corroborando a monofilia da subfamília Thylacosterninae e a inclusão na família Elateridae, tanto utilizando apenas dados morfológicos de adultos (Douglas, 2011), dados morfológicos de adultos e larvas, (Muona, 1987a; Lawrence, 1988; Vahtera *et al.*, 2009; Lawrence *et al.*, 2011), dados moleculares (Hunt *et al.*, 2007; Kunderata & Bocak, 2011; Kunderata *et al.*, 2014) ou dados morfológicos de adultos e larvas, e moleculares combinados (Lawrence *et al.*, 2007; Vahtera *et al.*, 2009). Entretanto é importante ressaltar que na reconstrução filogenética de Hunt *et al.* (2007) e de Douglas (2011), mesmo que Thylacosterninae tenha sido alocado em Elateridae, tal família não foi suportada como monofilética. No trabalho de Hunt *et al.* (2007) as famílias Phengodidae, Drilidae e Rhagophthalmidae foram alocadas dentro de Elateridae e no trabalho de Douglas (2011) as famílias Eucnemidae e Throscidae foram alocadas dentro de Elateridae.

Alguns trabalhos (Calder *et al.*, 1993; Bocakova *et al.*, 2007) não sustentaram tão bem Thylacosterninae dentro de Elateridae. Utilizando dados morfológicos de adultos e larvas, Calder *et al.* (1993) encontraram três cladogramas igualmente parcimoniosos, de forma que *Cussolenis* foi incluso dentro de Elateridae no cladograma preferido pelos autores. Entretanto, os outros dois cladogramas igualmente parcimoniosos e o consenso não incluíram *Cussolenis* em Elateridae.

Por sua vez, utilizando dados moleculares, Bocakova *et al.* (2007) reconstruíram: *Balgus* sp.+*Pterotarsus bimaculatus* Laporte, 1835 como grupo-irmão de *Drillus flavescens* Olivier,

1790 (Drilidae), e os três em conjunto dentro de Elateridae (por meio de máxima parcimônia, alinhamento realizado com o Clustal X); *Balgus* sp.+*P. bimaculatus* como grupo-irmão de Lycidae, enquanto que *D. flavescens* dentro de Elateridae (por meio de inferência bayesiana, alinhamento realizado com o Clustal X); *Balgus* sp.+*P. bimaculatus* como grupo-irmão de *D. flavescens*, e os três em conjunto como grupo-irmão de Elateridae (por meio de máxima parcimônia, alinhamento direto por *Tree alignment* realizado com o POY); ou ainda *Balgus* sp. como grupo-irmão de Lycidae, enquanto que *P. bimaculatus*+*D. flavescens* dentro de Elateridae (quando utilizada a inferência bayesiana, alinhamento realizado com o software *BlastAlign*).

A reconstrução filogenética realizada por Kundrata & Bocak (2011) apresentou, para os gêneros de Thylacosterninae, uma taxa de substituição nucleotídica alta (quando comparado com a média em Elateridae) e equivalente à taxa de outras famílias (e.g. Eucnemidae e Throscidae). Esses dados suportam a hipótese de que o fenômeno da atração dos ramos longos (*Long-branch attraction*) (Bergsten, 2005) tenha ocorrido entre estas linhagens, justificando a aproximação de Thylacosterninae com outras famílias, em outras reconstruções (e.g. Bocakova *et al.* 2007).

O relacionamento filogenético dentro da subfamília foi pouco estudado, de forma que só há disponível o trabalho de Vahtera *et al.* (2009). Os dois cladogramas mais parcimoniosos (Figuras 2 e 3) gerados por Vahtera *et al.* (2009) suportaram a monofilia de quatro clados, *Lumumbaia*, *Cussolenis*, *Pterotarsus* e *Balgus*+*Thylacosternus*, entretanto o relacionamento entre e dentro desses quatro clados não puderam ser totalmente solucionados.

Figura 2. Topologia I (L=1185) resultante da análise, de máxima parcimônia, combinada de rDNA 16S e 125 caracteres morfológicos. Valores de *Jackknife* estão representados acima nos ramos. Códigos dos espécimes em parênteses; alguns grupos terminais contêm mais de um espécime. Adaptado de Vahtera *et al.* (2009).

Figura 3. Topologia II (L=1185) resultante da análise, de máxima parcimônia, combinada de 16S rDNA e 125 caracteres morfológicos. Valores de *Jackknife* estão representados acima nos ramos. Códigos dos espécimes em parênteses; alguns grupos terminais contêm mais de um espécime. Adaptado de Vahtera *et al.* (2009).

1.3. Gênero *Balgus* Fleutiaux, 1920

O histórico taxonômico do gênero *Balgus* Fleutiaux, 1920 é conturbado e começa com a descrição de *Melasis tuberculosa* por Dalman (1823). Posteriormente Latreille (1834) incluiu essa espécie no gênero *Pterotarsus* Guérin-Ménéville, 1829, porém com o epíteto *tuberculatus*, enquanto que Laporte (1835) considerou que o epíteto correto seria *tuberculosus*. Outros autores, como Guérin-Ménéville (1843) e Lucas (1857) também registraram esta espécie, usando o epíteto *tuberculatus*. Outras duas espécies foram descritas para o gênero *Pterotarsus*, sendo estas *Pterotarsus eschscholtzi*, descrita por Laporte (1835) e *Pterotarsus rugosus*, descrita por Blanchard (1843). Ambas as espécies foram incluídas no trabalho de Guérin-Ménéville (1843).

Em sua monografia acerca de Eucnemídeos, Bonvouloir (1875) fez uma revisão em que redescreveu as três espécies supracitadas (*P. tuberculosus*, com o epíteto corrigido, *P. eschscholtzi* Laporte, 1835 e *P. rugosus* Blanchard, 1843) e descreveu cinco espécies, também incluídas no gênero *Pterotarsus* (*Pterotarsus egaensis*, *Pterotarsus humilis*, *Pterotarsus obconicus*, *Pterotarsus subfasciatus* e *Pterotarsus albofasciatus*).

Bonvouloir (1875) também considerou *Pterotarsus inaequalis* Dejean, 1837, como sinônimo de *P. egaensis* Bonvouloir, 1875 e *Pterotarsus variegatus* Dejean, 1837, como sinônimo de *P. eschscholtzi* Laporte, 1835. Anteriormente, Latreille (1834) cogitou que *P. inaequalis* Dejean, 1837 poderia se tratar na verdade de *P. tuberculatus* (Dalman, 1823). Finalmente, *Pterotarsus schnusei* foi descrita por Heller (1914).

O gênero *Pterotarsus* Guérin-Ménéville, 1829 incluía os subgêneros *Pterotarsus* e *Lyssothyreus*, ambos definidos por Bonvouloir (1875), mas este gênero possui um histórico taxonômico conturbado, vide Anexo 7.1. para um resumo mais detalhado. O gênero *Balgus* foi criado por Fleutiaux (1920), que incluiu as nove espécies supracitadas que pertenciam ao subgênero *Pterotarsus* Bonvouloir, 1875, que se diferenciavam do subgênero *Lyssothyreus* Bonvouloir, 1875 pela presença de saliências tuberculosas no disco pronotal (Bonvouloir, 1875). O subgênero *Lyssothyreus* Bonvouloir, 1875 foi elevado à categoria de gênero por Fleutiaux (1920).

Uma subespécie, *Balgus schnusei cayennensis*, foi descrita por Chassain (2003) para a Guiana Francesa. Vahtera *et al.* (2009) citam em seu trabalho a existência de duas ou três novas espécies não descritas, e uma delas, citada para o Panamá, foi incluída em suas análises filogenéticas. Entretanto, as análises filogenéticas realizadas pelos autores resultaram em uma politomia entre esta nova espécie e alguns espécimes de *B. eschscholtzi* (Laporte, 1835), tornando dubitável o tratamento desta como uma nova espécie.

Por fim, e recentemente, Chassain & Touroult (2013) redescreveram as espécies de *Balgus* registradas para a Guiana Francesa (*B. egaensis*, *B. humilis*, *B. obconicus*, *B. albofasciatus*, *B. rugosus* e *B. schnusei cayennensis*), além de duas novas espécies de *Pterotarsus* (*P. guyanensis* Chassain & Touroult, 2013 e *P. spinifer* Chassain & Touroult, 2013) e elevaram *P. histrio bimaculatus* Laporte, 1835 e *P. histrio tripunctatus* Guérin-Ménéville, 1843 ao nível de espécie.

Portanto, o gênero *Balgus* possui atualmente nove espécies e uma subespécie: *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823); *B. eganensis* (Bonvouloir, 1875); *B. humilis* (Bonvouloir, 1875); *B. obconicus* (Bonvouloir, 1875); *B. subfasciatus* (Bonvouloir, 1875); *B. albofasciatus* (Bonvouloir, 1875); *B. eschscholtzi* (Laporte, 1835); *B. rugosus* (Blanchard, 1843); *B. schnusei* (Heller, 1914); e *B. schnusei cayennensis* Chassain, 2003. Espécies deste gênero podem ser facilmente diferenciadas das espécies dos outros gêneros de Thylacosterninae pela presença de tubérculos no disco pronotal, sendo que diversas espécies possuem também tais estruturas nos élitros (Bonvouloir, 1875; Vahtera *et al.*, 2009).

Costa (1984a) publicou uma nota acerca da bioluminescência de *Balgus schnusei* (Heller, 1914), por meio de dois tubérculos pronotais capazes de emitir luz esverdeada, que foi observada pelo coletor, Gérard L. Tavakilian. A nível de espécie a chave de Bonvouloir (1875) é útil, apesar de não incluir *B. schnusei*. Além disso, há diversas espécies esperando por descrição (Vahtera *et al.*, 2009). Até o momento, não há larva ou pupa descrita para o gênero *Balgus* (Gardner 1936; Calder *et al.*, 1993).

1.4. Objetivos

O presente trabalho teve como objetivos:

- Realizar a revisão taxonômica das espécies do gênero, com redescritções, fotografias, chave de identificação e ilustrações de estruturas diagnosticas;
- Realizar uma análise filogenética do gênero, por meio da análise de caracteres morfológicos e moleculares.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Amostragem e material

O material utilizado no presente trabalho é referente às subfamílias Thylacosterninae e Lissominae, além de exemplares pertencentes à família Eucnemidae, totalizando 201 espécimes. Tal material é referente a onze coleções entomológicas de diversas instituições, sendo elas: 26 espécimes do *Natural History Museum*, Londres, Inglaterra (BMNH); dez espécimes do *Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization - Australian National Insect Collection*, Canberra, Australia (CSIRO); 9 espécimes do Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, RJ (CEIOC/FIOCRUZ); cinco espécimes do *Florida Department of Agriculture and Consumer Services*, Tallahassee, Florida, Estados Unidos (FDACS); 16 espécimes do *Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique*, Bruxelas, Bélgica (IRSN); 57 espécimes do *Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, França (MNHN); 16 espécimes do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ (MNRJ-UFRJ); 50 espécimes do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP (MZUSP); sete espécimes do Instituto Biológico do Estado de São Paulo, São Paulo, SP (IBSP); dois espécimes do Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG (UFV); três espécimes do Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ (UFRJ).

Examinei o material tipo de apenas duas espécies, *B. tuberculosus* (Dalman, 1823) - Holótipo, e *B. rugosus* (Blanchard, 1843) - Holótipo - que me foram enviados do *Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique* (IRSN)¹. Todo o material examinado foi tabulado por ordem alfabética de país, estado e localidade, com informações do número de exemplares, sexo e coleção entomológica de origem.

¹ Ambos os espécimes estão etiquetados como *Types*. segundo o artigo 73.1.1. do ICZN, quando apenas um espécime tipo é designado por um autor, sem menção a natureza desse tipo, (i.e. não é uma serie sintípica), automaticamente este espécime é considerado um holótipo.

2.2. Estudo morfológico

Espécimes de oito das nove espécies do gênero *Balgus* Fleutiaux, 1920 puderam ser analisadas. As estruturas e caracteres estudados foram (principalmente): formato geral do corpo; antenas; peças bucais; pronoto e seus tubérculos; élitros e seus tubérculos; escutelo; ventritos abdominais; coloração da cutícula; coloração das cerdas e seu padrão de distribuição; tíbias; e tarsos. Tais caracteres foram escolhidos seguindo a terminologia dos principais trabalhos taxonômicos publicados envolvendo o gênero *Balgus* (Dalman, 1823; Latreille, 1834; Laporte, 1835; Blanchard, 1843; Bonvouloir, 1875; Heller, 1914; Chassain, 2003; Chassain & Touroult, 2013).

Figura 4. A, *Balgus humilis* (Elateridae: Thylacosterninae), acetábulo antenal visível, ventral; B, *Cussolenis mutabilis* (Elateridae: Thylacosterninae), acetábulo antenal visível, ventral; C, *Fornax* (Eucnemidae), sulco antenal visível, ventral; D, *Galbites* (Eucnemidae), sulco antenal visível, ventral. Adaptado de Lawrence *et al.* (2011).

O *antennal pocket* de Thylacosterninae (Figuras 4A, B), Lissominae e Agrypninae (Lawrence *et al.*, 2007; Lawrence *et al.*, 2011) foi traduzido como “acetábulo antenal”; O *antennal groove* de Eucnemidae (Figuras 4 C, D), Throscidae e outras famílias pertencentes a outras superfamílias (Lawrence *et al.*, 2007; Lawrence *et al.*, 2011) como “sulco antenal”; O *median strut* (Sharp & Muir, 1912) como “projeção mediana”; e por fim, o *prosternal chin-piece* (Vahtera *et al.*, 2009 Lawrence *et al.*, 2007 Lawrence *et al.*, 2011) como “mentoneira prosternal”.

A dissecação dos espécimes foi realizada em meio aquoso, com o auxílio de pinças e estiletes. As estruturas em questão foram colocadas em lâminas contendo glicerina ou álcool gel, para evitar sua movimentação. Ao terminar o estudo o material foi armazenado em microfrascos contendo glicerina, mantidos junto do espécime correspondente. Foi realizado o amolecimento dos espécimes e a clarificação das genitálias, para uma melhor visualização e estudo, por meio de aquecimento em solução de hidróxido de potássio (KOH) 10%, acondicionada em um béquer pequeno (~20ml).

Nas redescrições e descrições a coloração citada é referente ao espécime seco já fixado. As ilustrações foram realizadas por meio de câmara clara acoplada a um microscópio binocular (Zeiss Standard WL). Imagens de alta-resolução foram obtidas utilizando-se um estereomicroscópio (Leica) equipado com câmera fotográfica digital e posteriormente alinhadas e combinadas utilizando-se o *software* Leica Application Suite v. 3.7. As imagens foram manipuladas utilizando-se os *softwares* Adobe Photoshop CS5 e Adobe Illustrator CS5.

A chave de identificação para as espécies do gênero *Balgus*, foi adaptada da chave de Bonvouloir (1875) e da chave de Chassain & Touroult (2013), com a inclusão dos novos caracteres gerados no presente trabalho: presença ou ausência de um par de tubérculos pronotais amarelados capazes de emitir luz esverdeada; escleritos laterais torácicos parcialmente visíveis ou ocultos sob o élitro; formato do olho, em vista lateral; formato do corpo; presença ou ausência de pubescência; presença ou ausência de tubérculo pronotal anterior; presença ou ausência de carena longitudinal do ventrito 5 e o número de dentes longitudinais; formato do ventrito 5; formato do ápice do élitro; e formato da depressão longitudinal na região anterior mediana da cabeça. Foram incluídas todas as espécies descritas e redescritas após a publicação do trabalho desses autores. Finalmente, os caracteres diagnósticos foram todos revistos, tendo por base o estudo morfológico realizado.

2.3. Mapas de distribuição

Foram elaborados mapas de distribuição geográfica de todas as espécies de *Balgus* com o auxílio do software ArcGIS versão 10.2. Foram utilizados os *shapes* para mapas disponíveis no website <http://www.natureearthdata.com>, um banco de mapas de domínio público, e nesses, foram plotados os dados de coordenadas dos sítios de coleta dos espécimes analisados e da literatura. Para localidades em que não haviam dados de coordenadas disponíveis, foram obtidas informações de coordenadas geográficas dos municípios de coleta por meio do aplicativo *Google Maps*.

2.4. Métodos moleculares

Para as extrações de DNA foi utilizado um protocolo adaptado de Gilbert *et al.* (2007) para espécimes conservados em via seca. O protocolo Gilbert *et al.* (2007) foi escolhido pelo seu sucesso em extrair DNA de espécimes secos muito antigos (inclusive espécimes com mais de 50 anos) sem a destruição do espécime.

Inicialmente os espécimes, inteiros, foram submergidos em microtubos de 2 ml, contendo o tampão de digestão e mantidos de 16-20 horas, a 55 °C, com leve agitação. O tampão foi o mesmo utilizado por Pfeiffer *et al.* (2004) e Gilbert *et al.* (2007), que consiste em uma solução de 3 mM de CaCl₂, 2% de dodecil sulfato de sódio (SDS), 40 mM de ditioneitol (DTT), 250 µg/ml de proteinase K, 100 mM de Tris-HCl buffer (pH 8) e 100 mM de NaCl (concentrações finais). Finalizada as 16-20 horas de digestão por meio do tampão, os espécimes foram retirados da solução e mantidos de 2-4 horas em uma solução de 100% de etanol, para interromper totalmente a digestão do tampão. Finalizado esse procedimento, os espécimes foram remontados em suas respectivas coleções.

Os *primers* (iniciadores) utilizados para amplificação da região ribossomal 16S do genoma mitocondrial foram desenhados no presente trabalho, baseando-se nas sequências de rDNA 16S de *Balgus Fleutiaux*, 1920, previamente conhecidas, acessadas no *GenBank*. A qualidade dos *primers* foi avaliada com auxílio do *software* contido no *link*:

<http://www.basic.northwestern.edu/biotools/oligocalc.html>. Os *primers* foram: *forward primer* (5'-TTA AAT TGC YGC GGT ATW TTG AC-3'); *reverse primer* (5'-TWA CGC TGT TAT CCC TTA G-3'). Os *primers* foram desenhados dessa forma devido ao fato de que os *primers* utilizados por Vahtera *et al.* (2009), por sua vez adaptados de Simon *et al.* (1994), foram previamente testados e não foram eficientes em nossas amostras.

O volume total utilizado na mistura para a reação de PCR foi de 25 µL, contendo cerca de 0,5 µL de cada *primer*, de 12,5 µL de Master Mix (Promega, EUA) 1,0-3,0 µL de MgCl₂, 1 µL do DNA extraído e água ultrapura autoclavada, para completar o volume (25 µL). As reações de PCR incluíram 35 ciclos de desnaturação a 95 °C, de 5 min, hibridização a 50 °C, por 1 min, extensão a 60 °C, por 2 min, seguido de uma extensão final a 60 °C, por 5 min. As amostras foram resubmetidas a uma nova reação de PCR (reamplificação), a qual contava com a mesmas concentrações de reagentes e 1 µL da reação primeira. Esse passo foi realizado para aumentar a quantidade de DNA utilizado para purificação e futuro sequenciamento. A eletroforese foi utilizada para verificar a quantidade e qualidade do produto final da reação de PCR. Foi utilizado o gel de agarose 1% tingido com NANCY (Sigma-Aldrich, EUA). O rDNA 16S amplificado foi purificado dos outros produtos da PCR por meio do *kit* de purificação “Wizard PCR clean-up” (Promega, EUA).

O DNA foi purificado da solução de tampão por meio da extração fenol:clorofórmio:álcool isoamílico, na concentração 25:24:1, respectivamente. Em seguida, foi realizado um passo de precipitação por meio de isopropanol 100% , tal como especificado por Sambrook & Russell (2001) e Gilbert *et al.* (2007). A presença de DNA utilizável foi testada em gel de agarose 1% e amplificado por meio de reações de PCR (*Polymerase Chain Reaction - reação em cadeia de polimerase*). O produto final foi sequenciado na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias Campus de Jaboticabal (FCAV) - Departamento de Tecnologia (UNESP - Jaboticabal), em um sequenciador ABI PRISM® 3100GeneticAnalyzer (Hitachi). As sequencias de consenso (*contig*) foram geradas a partir das sequencias *forward* e *reverse* por meio do *software* Chromas Pro 1.6 (2012).

2.5. Análise filogenética

2.5.1 Matriz e grupos terminais

No caso dos dados morfológicos, para o *ingroup* (grupo interno) foram utilizados oito OTUs (unidades taxonômicas operacionais), que correspondem a oito das nove espécies reconhecidas do gênero *Balgus* [não tivemos possibilidade de analisar material de *Balgus subfasciatus* (Bonvouloir, 1875)]. No caso dos dados moleculares, para o *ingroup* (grupo interno) foram utilizados 14 OTUs, que correspondem a seis espécies do gênero *Balgus* [o sequenciamento de DNA de *Balgus eganensis* (Bonvouloir, 1875) e *Balgus humilis* (Bonvouloir, 1875) não foi bem sucedido, provavelmente o DNA está degenerado], foram utilizados todos os sequenciamentos disponíveis de *Balgus rugosus* (Blanchard, 1843) e *Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835), com o objetivo de testar a monofilia dessas espécies (Vahtera *et al.*, 2009) (Tabela 1).

No caso do *outgroup* (grupo externo) foram utilizados três OTUs, dois correspondentes a outros dois gêneros da subfamília Thylacosterninae, *Pterotarsus bimaculatus* Laporte, 1835 e *Cussolenis mutabilis* (Bonvouloir, 1875) e um gênero da subfamília Lissominae Laporte, 1835, *Lissomus* Dalman, 1824. Tais gêneros foram escolhidos levando em consideração as hipóteses mais recentes acerca do relacionamento de Thylacosterninae dentro de Elateridae, como grupo-irmão da subfamília Lissominae Laporte, 1835 (Bocakova *et al.*, 2007; Kunderata & Bocak, 2011; Kunderata *et al.*, 2014). O enraizamento foi realizado por meio do grupo externo funcional selecionado para o presente estudo (*Lissomus* Dalman, 1824), que seria o OTU mais distante filogeneticamente. Os cladogramas gerados foram visualizados por meio do software FigTree 1.4.0 (Rambaut, 2012) e Winclada 1.0 (Nixon, 2002) (Tabela 1).

As hipóteses de homologia *a priori* foram elaboradas com base em sua topografia anatômica e semelhança morfológica (de Pinna, 1991). O levantamento de caracteres, sua formulação e codificação foram feitos seguindo as orientações de Sereno (2007): caracteres dependentes não foram desmembrados, tendo em vista que um dos pressupostos da análise de parcimônia é a de que os caracteres sejam variáveis independentes; foi utilizada codificação

contingencial para os caracteres com componentes transformacionais que tenham um caractere correspondente com componente neomórficos, com o objetivo de evitar uma associação inadequada desses dois componentes e evitar a perda de informação filogenética; e o estado de caractere “ausente” só foi utilizado para caracteres com componentes exclusivamente neomórficos.

A ordenação de caracteres (otimização de Wagner; caracteres aditivos) resulta em diferentes topologias, em relação ao modelo não-ordenado (otimização de Fitch; caracteres não-aditivos), apenas quando a hierarquia do cladograma vai contra as hipóteses de ordenação *a priori*. Portanto, se a congruência é a única forma *stricto sensu* de se testar homologies (de Pinna, 1991) a ordenação se torna inadequada (Hauser & Presch, 2005). Por esse motivo, prezamos pela não-ordenação de caracteres.

Todos os caracteres foram considerados reversíveis, pelo fato de que a reversibilidade (mesmo quando improvável) sempre é um evento evolutivamente possível (Gould, 1970). Além disso, em essência, a perda secundária (reversão) não é correspondente à ausência primitiva de uma estrutura (Brower & de Pinna, 2012, 2013). Mas isso não justifica a lei Dollo, que diz que todo estado de caractere é único (i.e. reversões são impossíveis) (Dollo, 1893; Gould, 1970), pois a única forma, *stricto sensu*, de se testar homologies e determinar reversões e homoplasias (i.e. determinar quando uma ausência na verdade é uma perda secundária) é com o teste de congruência (na análise filogenética em si) (de Pinna, 1991).

Os caracteres moleculares foram não ordenados e reversíveis (otimização de Fitch), tendo em vista que qualquer base nitrogenada pode se mutar em outra, no decorrer da evolução (Schneider, 2007). Os *gaps* foram interpretados como um quinto estado, pois, a rigor, *gaps* correspondem a *indels* enquanto que *missing data* correspondem a um desconhecimento acerca da natureza do estado do caractere (Wheeler *et al.*, 2006), o que obrigatoriamente acontece quando o método de alinhamento direto por *Tree alignment* (homologia dinâmica) é utilizado. Os dados foram analisados por meio do critério de máxima parcimônia (MP) e por meio da Inferência bayesiana (BI).

Outgroup	Número de acesso do GenBank (rDNA 16S)
<i>Lissomus</i> Dalman, 1824	Sequenciado no presente trabalho
<i>Cussolenis mutabilis</i> (Bonvouloir, 1875)	EU128151.1
<i>Pterotarsus bimaculatus</i> Laporte, 1835	Sequenciado no presente trabalho
Ingroup	Número de acesso do GenBank (rDNA 16S)
<i>Balgus albofasciatus</i> (Bonvouloir, 1875) new	Sequenciado no presente trabalho
<i>Balgus eganensis</i> (Bonvouloir, 1875)	Sequenciamento não disponível
<i>Balgus eschscholtzi</i> (Laporte, 1835) new	Sequenciado no presente trabalho
<i>Balgus eschscholtzi</i> (Laporte, 1835) m2	EU128165.1
<i>Balgus eschscholtzi</i> (Laporte, 1835) v20	EU128164.1
<i>Balgus eschscholtzi</i> (Laporte, 1835) v11	EU128163.1
<i>Balgus eschscholtzi</i> (Laporte, 1835) v5	EU128162.1
<i>Balgus eschscholtzi</i> (Laporte, 1835) v4	EU128161.1
<i>Balgus humilis</i> (Bonvouloir, 1875)	Sequenciamento não disponível
<i>Balgus obconicus</i> (Bonvouloir, 1875)	EU128160.1
<i>Balgus rugosus</i> (Blanchard, 1843) new	Sequenciado no presente trabalho
<i>Balgus rugosus</i> (Blanchard, 1843) v14	EU128159.1
<i>Balgus rugosus</i> (Blanchard, 1843) v2	EU128158.1
<i>Balgus rugosus</i> (Blanchard, 1843) v1	EU128157.1
<i>Balgus schnusei</i> (Heller, 1914)	EU128167.1
<i>Balgus tuberculosus</i> (Dalman, 1823) new	Sequenciado no presente trabalho

Tabela 1. Unidades taxonômicas operacionais (OTUs) que foram utilizadas como *outgroup* (grupo externo) e *ingroup* (grupo interno) e respectivos números de acesso do *GenBank* (rDNA 16S).

2.5.2 Máxima parcimônia

A análise de máxima parcimônia (MP), com dados morfológicos, foi realizada através do software TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2000) e Winclada 1.0 (Nixon, 2002). As análises foram realizadas com as otimizações de ACCTRAN (accelerated transformation) e DELTRAN (delayed transformation), tendo em vista que não há justificativa contundente para o uso de um ou outro (Agnarsson & Miller, 2008). Para os dados morfológicos, o algoritmo de busca de árvores utilizado foi o método de busca heurística de adição passo a passo (*Stepwise Addition*) com o TBR (*tree bisection and reconnection*), com 1000 réplicas e dez árvores salvas por réplica, tendo em vista que uma busca exaustiva e *Branch and Bound* foram inviáveis, devido ao elevado número de táxons analisados (Schneider, 2007).

No caso dos dados moleculares, foi utilizado o alinhamento e busca de árvores por meio do método de alinhamento direto por *Tree alignment* (homologia dinâmica), por meio do software POY 5.0 (Varón *et al.*, 2011). Tal método de análise foi escolhido, ao invés do alinhamento múltiplo de sequencias convencional, pelo fato de que o primeiro interpreta o alinhamento (i.e. elaboração de hipóteses de homologia) como dependente da topologia da árvore. No segundo caso a busca de árvores é realizada posteriormente ao alinhamento e não de forma concomitante. Correções visuais também não foram utilizadas, devido a enorme subjetividade e incoerência epistemológica desse método (Wheeler *et al.*, 2006). Foi utilizado o regime de custos conhecido como *affine gap cost*, seguindo o padrão utilizado pelo tutorial de Varón (2008), para o POY, que interpreta que as deleções e inserções ocorrem em blocos, para isso o parâmetro de substituição foi ajustado para 2, o parâmetro de *indel* para 1 e o parâmetro de abertura de *gap* para 4.

Não foi utilizado qualquer método de pesagem de caracteres (i.e. pesos iguais para os caracteres), tendo em vista que não há justificativa contundente para atribuição de menor ou maior peso, baseado no grau de homoplasia dos caracteres (vide Farris, 1969; Carpenter, 1988; Goloboff, 1993 e Goloboff *et al.*, 2008 para discussão dos métodos de pesagem). O suporte dos clados foi mensurado por dois meios: o método de reamostragem de *Bootstrap* não paramétrico (Efron, 1979), utilizando 1000 pseudo-réplicas, calculado por meio dos softwares TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2000), PAUP4.0b10 (Swofford, 2002) e POY 5.0 (Varón *et al.*, 2011); e por

meio do índice de decaimento, ou índice de *Bremer* (Bremer, 1994), calculado por meio do software TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2000). O *Jackknife* (Farris *et al.*, 1996) não foi utilizado pela sua enorme redundância e analogia em relação ao *Bootstrap* (Felsenstein, 2004; Schneider, 2007).

2.5.3 Inferência bayesiana

Na inferência bayesiana (BI) aplicada à Sistemática filogenética é utilizado o método de *Cadeias de Markov implementado pelo algoritmo de Monte Carlo* (MCMC) para estimar a distribuição de probabilidade *a posteriori*, baseando-se nos parâmetros do modelo evolutivo utilizado (Felsenstein, 2004; Ronquist, 2004). Tal método é utilizado pelo fato de que não é possível calcular, por meios analíticos, a distribuição de probabilidade *a posteriori*, referente à aplicação do *Teorema de Bayes* no contexto filogenético (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). Tais probabilidades *a posteriori*, por sua vez, são utilizadas como medidas de probabilidade de um dado clado ser correto (Huelsenbeck *et al.*, 2002).

Tendo em vista que um modelo evolutivo não pode ser extraído a partir dos dados discretos morfológicos (como feito com fragmentos gênicos), foi utilizado o modelo *Markov com k-estados corrigido devido o viés de que apenas caracteres variáveis foram amostrados* (Mkv), de Lewis (2001) para dados discretos morfológicos, com taxa de distribuição *Gamma* (Γ), como implementado por Nylander *et al.* (2004), Douglas (2011) e Wright & Hills (2014). Esse modelo por sua vez é uma generalização do modelo de Jukes-Cantor (1969) para nucleotídeos, o que permite sua aplicação em dados binários morfológicos (Lewis, 2001; Wright & Hills, 2014).

Foi necessário utilizar o modelo corrigido (Mkv), ao invés no modelo padrão *Markov com k-estados* (Mk) pelo fato de que nossa matriz apresenta caracteres informativos e não informativos para parcimônia, mas não apresenta caracteres constantes. Há ainda o modelo *Markov com k-estados corrigido devido o viés de que apenas caracteres informativos para parcimônia foram amostrados* (Mk-pars), que não foi implementado (Lewis, 2001; Wright & Hills, 2014).

Com a aplicação desse modelo, os parâmetros estariam evoluindo por processos estocásticos (Lewis, 2001; Nylander *et al.*, 2004). A taxa de distribuição *Gamma* (Γ) é

extensivamente utilizada em modelos filogenéticos devido a sua flexibilidade, onde varia muito de forma (desde exponencial até normal), dependendo dos valores dos parâmetros da distribuição (Liò & Goldman, 1998). A análise de inferência bayesiana, com dados morfológicos, foi realizada através do *software* MrBayes 3.2.2. (Ronquist & Huelsenbeck, 2003).

A análise Bayesiana foi iniciada por meio de aleatorização de uma árvore inicial, onde o método de MCMC foi aplicado, até atingir uma estabilização em torno de dois milhões de gerações. A amostragem de árvores foi feita de 100 em 100 gerações e por meio de análise gráfica do logaritmo de verossimilhança [$\ln(L)$] em relação ao número de gerações, foi concluído o ponto de estabilização do logaritmo de verossimilhança em torno de duas mil gerações. Por meio do *software* PAUP4.0b10 (Swofford, 2002) foi criada uma árvore de consenso de maioria, com as árvores resultantes da análise Bayesiana (após a estabilização).

No caso dos dados moleculares, o modelo evolutivo foi determinado por meio do *software* jModelTest 2.1.3 (Darriba *et al.*, 2012). Tal programa utiliza o *Critério de Informações de Akaike* (AIC) e o *Critério de Informações Bayesiano* (BIC) para selecionar, dentre 56 modelos evolutivos, aquele mais adequado para o conjunto de dados (i.e. aquele que tiver o menor erro e variância, quando aplicado ao conjunto de dados em questão) (Posada & Buckley, 2004). Foi utilizado o alinhamento e busca de árvores por meio do método de alinhamento direto por *Tree alignment* (homologia dinâmica), por meio do *software* BEAST 1.7.5 (Drummond & Rambaut, 2007), pelos mesmos motivos que no caso da análise de parcimônia, com dados moleculares. Os *gaps* foram interpretados como um quinto estado, pois, a rigor, *gaps* correspondem a *indels*, enquanto que *missing data* correspondem a um desconhecimento acerca da natureza do estado do caractere (Wheeler *et al.*, 2006), o que obrigatoriamente acontece quando o método de alinhamento direto é utilizado.

Resolvemos implementar o uso de inferência bayesiana, paralelamente a máxima parcimônia, por quatro motivos: o fato de que os métodos probabilísticos (máxima verossimilhança e inferência bayesiana) sofrem menos com atração dos ramos longos (*Long-branch attraction*) (Felsenstein, 1978; Lewis, 2001; Bergsten, 2005), esse fenômeno é um problema recorrente em reconstruções filogenéticas, inclusive, o alocamento confuso de Thylacosterninae em outras famílias (e.g. Bocakova *et al.*, 2007) pode ser resultado disso; na inferência bayesiana são inclusos parâmetros que não são levados em consideração na parcimônia, como por exemplo o comprimento dos ramos, que auxiliam a interpretação da

evolução dos caracteres, os modelos Mk, Mkv e Mk-pars permitem que sejam implementados, na análise, caracteres não informativos para parcimônia, o que aumenta o conjunto de dados (Ronquist, 2004; Douglas, 2011; Wright & Hills, 2014); foi demonstrado que, a inferência bayesiana aplicada a dados discretos morfológicos, utilizando os modelos Mk, Mkv e Mk-pars é mais precisa que a máxima parcimônia na reconstrução filogenética (no que concerne a topologia da árvore), inclusive quando há uma enorme quantidade de *missing data* (Wright & Hills, 2014); e por fim, a história evolutiva de um grupo não necessariamente ocorre da maneira mais parcimoniosa possível (Felsenstein, 1983). Mesmo assim é muito difícil comparar os diferentes métodos filogenéticos, sendo que a base metodológica difere. Por isso optamos por comparar as diferentes topologias geradas, discutindo acerca das implicações evolutivas do resultado encontrado por cada método.

3. RESULTADOS

3.1. Taxonomia

***Balgus* Fleutiaux, 1920**

(Figuras 5-25)

[=subgênero *Pterotarsus* Bonvouloir, 1875].

Espécie-tipo: *Melasis tuberculosa* Dalman, 1823, designação de Fleutiaux (1920).

Diagnose: Tubérculos pronotais presentes; élitro inteiramente coberto com tubérculos, com tubérculos apenas na região basal ou sem tubérculos; acetábulo antenal profundo, localizado mesalmente no hipômero, acompanhando a sutura notosternal; tarsômeros 2 ao 4 com lobos ventrais alongados, e cerdas amareladas.

Redescrição: Corpo alongado, convexo; obcônico, subcilíndrico ou cilíndrico. Região dorsal e ventral coberta com pubescência variável em densidade, localização e coloração (dourada ou prateada).

Corpo escuro, diversos padrões de coloração, desde o negro até o amarelado.

Cabeça: Hipognata. Região anterior mediana com depressão ou sulco longitudinal, variável no comprimento e profundidade. Olhos largos, índice ocular (EI) de Calder (1996) entre 0,46 e 0,31; finamente facetados. Antena flabelada; quarto ao décimo segmentos da antena mais curtos e estreitos que os demais, com cerdas curtas e densas. Segundo segmento da antena cerca de duas vezes o comprimento do terceiro, que é obliquamente inserido no quarto. Sutura frontoclipeal ausente. Clípeo largo, margem anterior reta. Labro visível e esclerotizado. Mandíbula quase tão longa quanto larga, com ápice curvado mesalmente, bidentada.

Tórax: Pronoto coberto com tubérculos, mais ou menos notáveis em diversos padrões. Ângulo posterior subacuminado. Escutelo com margem posterior amplamente arredondada ou truncada. Élitro convexo e alongado; inteiramente revestido com tubérculos, com tubérculos apenas na região basal ou sem tubérculos; epipleura reduzida. Célula radial da asa posterior bem desenvolvida; área medial da asa com cinco nervuras livres; célula cubito-anal bem desenvolvida, oblíqua apicalmente.

Acetábulo antenal profundo, localizado mesalmente no hipômero, acompanhando a sutura notosternal. Mesepisterno e mesepímero fusionados; cavidade mesocoxal fechada. Metaventríto alongado, pouco menor que o prosterno. Placa metacoxal bem desenvolvida, formando juntamente com o ventríto 1 uma região para encaixe do metafêmur. Tíbia larga e achatada, com região para encaixe do tarso. Tarsômeros 2 ao 4 com lobos ventrais alongados, com cerdas amareladas.

Abdômen: Cinco ventrítos visíveis, quatro basais conatos. Ventríto 5 triangular, subtriangular ou pentagonal, com as margens serrilhadas; demais ventrítos retangulares ou subpentagonais. Faixa fina de coloração dourada ou castanho-clara na região basal do ventríto 4.

Genitália feminina: Genitália simétrica. Estilo ausente; báculo [= valvífero *sensu* Tanner (1927)] e coxito presentes; báculo e coxito alongados; coxito posicionado apicalmente em relação ao báculo, com ou sem cerdas; báculo, no mínimo, 4x mais longo que o coxito.

Genitália masculina: Edeago trilobado. Parâmero com ápice acuminado ou arredondado. Pênis com ápice acuminado; projeção mediana presente e alongado. Falobase simétrica ou levemente assimétrica, com concavidade na face dorsal, normalmente confinada a base, mas pode ser expandida da base em direção ao ápice, chegando ou não até o limite com os parâmeros.

Dimorfismo sexual: Flabelos antenais e suas cerdas significativamente mais longos nos

machos que nas fêmeas (Chassain & Touroult, 2013).

Variação de tamanho: (N = 107): comprimento 9,40–25,60 mm (média = 15,35 mm); largura umeral 3–7,70 mm (média = 4,85 mm).

Etimologia: Quando Fleutiaux (1920) descreveu o gênero *Balgus* não fez qualquer menção à etimologia.

Distribuição: Neotropical - Belize, Bolívia, Brasil (AM, BA, ES, GO, MG, MS, MT, PR, RJ, RO, RS, SC & SP), Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, México, Nicarágua, Panamá, Peru e Trinidad & Tobago (Figuras 30-33).

***Balgus albofasciatus* (Bonvouloir, 1875)**

(Figuras 5-6)

Pterotarsus albofasciatus Bonvouloir, 1875: 832, 841 (descrição original).

Balgus albofasciatus (Bonvouloir, 1875) - Fleutiaux, 1920: 97 (combinação nova); Schenkling, 1928: 7 (catálogo); Blackwelder, 1944: 275 (catálogo); Chassain & Touroult, 2010: 21 (catálogo); Chassain & Touroult, 2013: 76, 77, 79, 81 (redescrição, genitália masculina descrita e esquematizada).

Diagnose: Corpo subcilíndrico; região dorsal e ventral coberta com pubescência, de esbranquiçada até acinzentada, moderadamente densa na cabeça e no pronoto, muito mais densa nas faixas de coloração castanho-claras dos élitros; ângulo posterior do pronoto com carena curta e oblíqua; élitro sem tubérculos; ventrito 5 com carena longitudinal formando quatro pequenos dentes.

Redescrição: Corpo subcilíndrico (Figuras 5, 6C), estreitando-se de forma atenuada no seu terço posterior. Élitro cerca de três vezes o comprimento do pronoto. Região dorsal e ventral coberta com pubescência desde esbranquiçada até acinzentada, moderadamente densa na cabeça e no pronoto, muito mais densa nas faixas de coloração castanho-clara dos élitros.

Cor: Negro brilhante, exceto: primeiro e segundo segmentos da antena castanho-escuros, demais segmentos castanho-claros; flabelos antenais amarelados; pernas castanho-escuras; tarsos castanho-claros ou amarelados. Élitro com duas faixas de coloração clara: a mais basal se origina no terço basal, acompanhando a borda do élitro, depois dirige-se para o ápice até cerca metade do

comprimento do élitro, onde curva-se em direção à base, de forma sinuosa até a sutura; a mais apical se origina no terço distal, na borda do élitro, prolongando-se em direção ao ápice, até a sutura.

Cabeça (Figura 6A): Densamente pontuada. Região anterior mediana com depressão longitudinal, pouco conspicua, que não se estende para o vértice, onde é substituída por linha pouco marcada e lisa. Olho, em vista lateral, com superfície esférica, margem dorsal não sinuosa.

Tórax (Figura 6B): Protórax subcilíndrico, quase tão longo quanto largo; margens sinuosas; ângulo posterior com carena curta e oblíqua. Tubérculos pouco conspicuos. Metade posterior do pronoto com tubérculo posterior lateral arredondado e tubérculo posterior mediano. Metade anterior do pronoto com tubérculo anterior lateral arredondado e tubérculo anterior mediano. Os tubérculos, a cada lado do pronoto, são separados, da base ao ápice, por sulco longitudinal mediano. Escultura pronotal formada por pontuações profundas, pouco menos notáveis e mais densas nos intervalos dos tubérculos. Escutelo subarredondado; pouco mais longo que largo; não carenado. Escleritos torácicos laterais ocultos sob os élitros. Acetábulo antenal pouco profundo na região basal próxima ao processo prosternal.

Élitro (Figuras 5A, 5C, 6C) fina e esparsamente pontuada, pontuações mais finas e mais densas sobre as faixas castanho-claras; estreitado no terço posterior; ápice subacuminado; quinto basal com quatro estrias elevadas e sem rugosidades transversais; estrias não elevadas no resto do élitro; sem tubérculos. Processo prosternal gradualmente atenuado na direção da margem posterior; extremidade mais ou menos arredondada. Prosterno, mesoventrito e metaventrito densamente pontuados.

Ventritos abdominais: Densamente pontuados; região lateral e apical do ventrito 5 (Figura 6E) com pontuações mais profundas que na região centro-basal dos demais ventritos; ventrito 5 triangular, com carena longitudinal formando quatro pequenos dentes, forte e gradativamente estreitado da base ao ápice, que é truncado, com ápice não curvo.

Genitália feminina (Figura 6D): Báculos cerca de 6x mais longos que o comprimento do coxito; ao menos no terço apical, separados entre si por, aproximadamente, a largura de um báculo. Coxitos próximos no ápice; cerdas ausentes.

Genitália masculina: Largura do parâmero diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado e sem cerdas; constrição aproximadamente na metade do comprimento do parâmero. Largura do pênis diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado.

Comprimento da falobase cerca de duas vezes e meia o comprimento do parâmero; largura cerca de três vezes a largura do parâmero. Concavidade da falobase, em vista dorsal, expandida da base em direção ao ápice, chegando até o limite com os parâmeros (Chassain & Touroult, 2013).

Dimorfismo sexual: Machos e fêmeas externamente similares.

Variação intra-específica: Variação de tamanho (N = 3): comprimento 12,60–13,40 mm (média = 13 mm); largura umeral 4,10–4,20 mm (média = 4,16 mm).

Notas comparativas: *Balgus albofasciatus* é a única espécie conhecida do gênero que não apresenta cerdas nos parâmeros. *Balgus albofasciatus* e *B. subfasciatus* são espécies muito parecidas em suas descrições originais, entretanto, não tivemos acesso a espécimes da segunda. *Balgus subfasciatus* pode ser distinguido de *B. albofasciatus* pelo élitro com tubérculo suboval coberto com fortes rugosidades. Essas duas espécies são as únicas do gênero que apresentam apenas cerdas de esbranquiçadas até acinzentadas, enquanto que nas outras espécies examinadas há apenas cerdas amareladas ou douradas ou a combinação desses dois últimos tipos. Essas duas espécies são as únicas com uma pequena carena, oblíqua, a cada lado, acima dos ângulos posteriores do pronoto.

Etimologia: [*albus+fasciatus*]. *albus*, do latim, “branco”, *fasciatus*, do latim, “enfaixado”, ou seja, com faixas brancas, o que parece ser relativo ao padrão de cerdas esbranquiçadas do élitro.

Distribuição: Bolívia, Brasil (RO) e Guiana Francesa (Figura 30).

Localidade-tipo: Guiana Francesa, Caiena.

Material examinado: 2 exs., Bolívia, Santa Cruz, 3,7 km SSE Buena Vista, Hotel Flora & Fauna, 430 m, 15-22/XI/2001, B. K. Dozier coll., *black light trap*, *Tropical transition forest*, FDACS; 3 exs., Brasil, Rondônia (RO), 62 Km SW Ariquemes, próximo da Fazenda Rancho Grande, 4-16/XI/1997, J. E. Eger col., *black light trap*, FDACS; 1 ex., Guiana Francesa, RN2 PK65, 20/IX/2008, SEAG, *piège vitre* (armadilha de vidro), J. Chassain det., 2009, Don J. Chassain, I.G.: 31.315, IRSN; 1 ex., Guiana Francesa, Caiena, 494-64, E. Fleutiaux det., MNHN; 1 ex., Guiana Francesa, Caiena, 494-64, MNHN.

Figura 5. *Balgus albofasciatus* (Bonvouloir, 1875): A) *habitus*, vista dorsal; B) *habitus*, vista ventral; C) *habitus*, vista lateral.

Figura 6. *Balgus albofasciatus* (Bonvouloir, 1875): A) cabeça, vista frontal; B) pronoto, vista lateral; C) ventrito 5, vista ventral; D) pronoto e élitro, vista dorsal; E) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.

***Balgus eganensis* (Bonvouloir, 1875)**

(Figuras 7-8)

Pterotarsus inaequalis Dejean, 1837: 95 - Bonvouloir, 1875: 836 (*in litteris*).

Pterotarsus Egaensis Bonvouloir, 1875 - Bonvouloir, 1875: 832, 836 (descrição original).

Balgus egaensis (Bonvouloir, 1875) - Fleutiaux, 1920: 97 (combinação nova, correção do epíteto específico segundo o artigo 32.5.2.5 do ICZN).

Balgus eganensis (Bonvouloir, 1875) - Schenkling, 1928: 7 (catálogo, correção do epíteto específico); Blackwelder, 1944: 275 (catálogo); Chassain & Touroult, 2013: 75, 77, 79, 81 (redescrição, novo registro de distribuição, genitália masculina descrita e esquematizada).

Diagnose: Corpo subcilíndrico; pronoto abruptamente atenuado no terço anterior; região dorsal e ventral coberta com pubescência amarelada ou dourada, moderadamente densa na cabeça e no pronoto, esparsa nos élitros; ventrito 5 triangular, forte e gradativamente estreitado da base ao ápice, que é truncado, com ápice não curvo; ventrito 5 com carena longitudinal formando dois pequenos dentes.

Redescrição: Corpo subcilíndrico (Figuras 7, 8C), estreitando-se de forma abrupta no terço posterior. Élitro cerca duas vezes e meia o comprimento do pronoto. Região dorsal e ventral coberta com pubescência amarelada ou dourada, moderadamente densa na cabeça e no pronoto, esparsa nos élitros.

Cor: Negro, exceto: segmentos antenais, a partir do segundo, castanho-escuros ou castanho-claros; flabelos antenais amarelados; manchas e faixas no élitro de coloração castanho-escuro ou castanho avermelhada; mancha com comprimento aproximado de 2/3 do élitro, a partir da base, de coloração castanho-clara; tarsos castanho-claros ou amarelados.

Cabeça (Figura 8A): Pontuada, densamente na parte da frente, em menor grau na parte posterior. Região anterior mediana com depressão longitudinal, profunda, continuada posteriormente em sulco longitudinal sobre o vértice. Olho, em vista lateral, com superfície esférica, margem dorsal não sinuosa.

Tórax: Protórax subcilíndrico, quase tão longo quanto largo; margens sinuosas; abruptamente atenuado no terço anterior. Tubérculos proeminentes. Metade posterior do pronoto com tubérculo posterior lateral oblongo, tubérculo posterior lateral arredondado e tubérculo posterior mediano. Metade anterior do pronoto com tubérculo anterior lateral oblongo, tubérculo anterior lateral arredondado e tubérculo anterior mediano. Os tubérculos, a cada lado do pronoto, são separados, da base ao ápice, por sulco longitudinal mediano; densamente coberto com pontuações profundas, um pouco menos notáveis e mais densas nos intervalos dos tubérculos. Escutelo retangular a trapezoidal; pouco mais longo que largo; margens subparalelas; carenado

longitudinalmente. Escleritos torácicos laterais ocultos sob os élitros. Acetábulo antenal muito profundo na região basal próxima ao processo prosternal.

Élitro (Figuras 7A, 7C, 8C) fina e esparsamente pontuado; estreitado no terço posterior; ápice acuminado; quarto basal com cinco estrias elevadas e com rugosidades transversais. Dois tubérculos centrais alongados, que parecem ser a continuidade da segunda estria elitral basal, o primeiro no meio do élitro e o segundo no terço posterior; tubérculo lateral menos alongado, que parece ser a continuidade da quarta estria elitral; tubérculo lateral que parece ser a continuidade da quinta estria elitral; tubérculos menores e inconspícuos distribuídos na superfície do élitro. Processo prosternal gradualmente atenuado na direção da margem posterior; extremidade mais ou menos arredondada. Prosterno, mesoventrito e metaventrito densamente pontuados.

Ventritos abdominais: Densamente pontuados; região lateral e apical do ventrito 5 (Figura 8B) com pontuações mais profundas que na região centro-basal dos demais ventritos; ventrito 5 triangular, com carena longitudinal formando dois pequenos dentes, forte e gradativamente estreitado da base ao ápice, que é truncado, com ápice não curvo.

Genitália feminina: O ápice das genitálias femininas, que puderam ser dissecadas, estão danificados, de forma que apenas o báculo pôde ser observado. Báculos, ao menos no terço apical, separados entre si por aproximadamente a largura de um báculo.

Genitália masculina: Largura do parâmero diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado e com muitas cerdas. Largura do pênis diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado, em vista lateral levemente curvado ventralmente. Comprimento da falobase cerca de duas vezes e meia o comprimento do parâmero; largura cerca de três vezes a largura do parâmero. Concavidade da falobase, em vista dorsal, limitada à base da falobase (Chassain & Touroult, 2013).

Dimorfismo sexual: Machos e fêmeas externamente similares.

Varição intra-específica: Variação de tamanho (N = 2): comprimento 15,30–18,70 mm (média = 17 mm); largura umeral 5,20–6,20 mm (média = 5,70 mm).

Notas comparativas: A presente espécie possui os tubérculos pronotais e abdominais mais protuberantes de todo o gênero. As espécies *B. eganensis* e *B. tuberculosus* se assemelham muito, mas a primeira pode ser facilmente diferenciada da segunda por: coloração mais escura; pelo formato do corpo mais estreito; pronoto abruptamente atenuado no terço anterior; élitro com ápice acuminado, estreitado de forma abrupta; e formato do ventrito 5.

Etimologia: [*Ega*+sufixo adjetivo de lugar]. Referente à vila de Ega (atualmente município de Tefé, Amazonas, Brasil), onde espécimes foram coletados pelo naturalista H. W. Bates.

Distribuição: Brasil (AM), Equador e Guiana Francesa (Figura 30).

Localidade-tipo: Brasil, Amazonas (AM), Ega (atualmente município de Tefé).

Material examinado: 1 ex., Brasil, Amazonas (AM), Ega (atualmente município de Tefé), E. Fleutiaux det., 1904, BNHM; 1 ex., Equador, E. Fleutiaux coll., MNHN.

Figura 7. *Balgus eganensis* (Bonvouloir, 1875): A) *habitus*, vista dorsal; B) *habitus*, vista ventral; C) *habitus*, vista lateral.

Figura 8. *Balgus eganensis* (Bonvouloir, 1875): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal. Escalas: 2 mm.

***Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835)**

(Figuras 9-11)

Pterotarsus variegatus Dejean, 1837: 95 - Bonvouloir, 1875: 843 (*in litteris*).

Pterotarsus Eschscholtzi Laporte, 1835 - Laporte, 1835: 175 (descrição original); Guérin-Ménéville, 1843: 196; Bonvouloir, 1875: 832, 843 (redescricao).

Balgus Eschscholtzi (Laporte, 1835) - Fleutiaux, 1920: 97 (combinação nova); Schenkling, 1928: 7 (catálogo).

Balgus eschscholtzi (Laporte, 1835) - Blackwelder, 1944: 275 (catálogo, correção do epíteto específico segundo o artigo 32.5.2.5 do ICZN).

Diagnose: Corpo subcilíndrico; região dorsal e ventral coberta com pubescência desde amarelada até dourada, muito mais densa nas faixas de coloração castanho-claras a amareladas dos élitros e nas extremidades dos mesmos; tubérculo pronotal anterior ausente; e élitro sem tubérculos.

Redescricao: Corpo subcilíndrico (Figuras 9, 10C), estreitando-se de forma atenuada no seu quarto posterior. Élitro cerca de duas vezes e meia o comprimento do pronoto. Região dorsal e ventral coberta com pubescência desde amarelada até dourada, muito mais densa nas faixas de coloração castanho-claras a amareladas dos élitros e nas extremidades dos mesmos.

Cor: Negro brilhante, exceto: peças bucais castanho-claras; primeiro e segundo segmentos da antena castanho-escuros, demais segmentos castanho-claros; flabelos antenais amarelados; pernas castanho-escuras; tarsos castanho-claros ou amarelados. Élitro com duas faixas de coloração castanho-claras: a mais basal é descontínua, se origina na metade do comprimento do élitro, na borda do élitro, dirige-se um pouco em direção ao ápice, onde depois curva-se, em direção à base, de forma sinuosa até a sutura; a mais apical se origina próximo a primeira, na borda do élitro, prolongando-se, em direção ao ápice, até a sutura.

Cabeça (Figuras 10A): Densamente pontuada. Região anterior mediana com uma depressão longitudinal, pouco conspicua, pouco prolongada posteriormente em um sulco longitudinal sobre o vértice. Olho, em vista lateral, com superfície esférica, margem dorsal não sinuosa.

Tórax: Protórax subcilíndrico, quase tão longo quanto largo; margens levemente sinuosas. Tubérculos sutis. Metade posterior com tubérculo, arredondado e acima de outro tubérculo, oblongo; tubérculos pronotais anteriores ausentes. Os tubérculos, a cada lado do pronoto, são separados, da base ao ápice, por sulco longitudinal mediano. Escultura pronotal formada por pontuações profundas. Escutelo estreito, subarredondado; pouco mais longo que largo; carenado

longitudinalmente. Escleritos torácicos laterais ocultos sob os élitros. Acetábulo antenal muito profundo na região basal próxima ao processo prosternal.

Élitro (Figuras 9A, 9C, 10C) fina e densamente pontuado; estreitado no quarto posterior; ápice subacuminado; sem estrias elevadas; sem tubérculos. Processo prosternal gradualmente atenuado na direção da margem posterior; extremidade mais ou menos arredondada. Prosterno, mesoventrito e metaventrito densamente pontuados.

Ventritos abdominais: Densamente pontuados; região lateral e apical do ventrito 5 (Figura 10B) com pontuações mais profundas que na região centro-basal dos demais ventritos; ventrito 5 triangular, com carena longitudinal, sutil, formando quatro pequenos dentes, forte e gradativamente estreitado da base ao ápice, que é truncado, com ápice não curvo.

Genitália feminina (Figura 10D): Báculos cerca 6,5x mais longo que o comprimento do coxito; báculos, ao menos no terço apical, separados entre si por aproximadamente o dobro da largura de um báculo. Coxitos próximos no ápice; cerdas ausentes.

Genitália masculina (Figura 11): Largura do parâmero diminui gradativamente, da base até próximo do ápice onde ocorre um leve aumento da largura; ápice arredondado e com muitas cerdas. Largura do pênis diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado, em vista lateral levemente curvado ventralmente. Falobose aproximadamente tão longa quanto os parâmeros; largura cerca de três vezes a largura do parâmero. Concavidade da falobase, em vista dorsal, expandida da base em direção ao ápice, chegando até o limite com os parâmeros.

Dimorfismo sexual: Machos e fêmeas externamente similares.

Varição intra-específica: Variação de tamanho (N = 19): comprimento 9,40–13,50 mm (média = 11,10 mm); largura umeral 3–4,70 mm (média = 3,65 mm).

Notas comparativas: *Balgus eschscholtzi* é semelhante a *B. albofasciatus*, mas difere no seguintes caracteres: Em *B. albofasciatus* o escutelo não é carenado, presença apenas de cerdas esbranquiçadas ou prateadas, pronoto com pequena carena oblíqua a cada lado, acima dos ângulos posteriores, e quinto basal dos élitros com quatro estrias elevadas e sem rugosidades transversais. A genitália masculina de *B. eschscholtzi* é bem diferente daquelas de outras espécies de *Balgus*, de forma que é a única genitália conhecida com falobose aproximadamente tão longa quanto os parâmeros e com o ápice do parâmero arredondado, ao invés de acuminado.

Etimologia: [*Eschscholt* declinado no modo dativo]. Homenagem ao entomólogo J. F. von Eschscholt.

Distribuição: Bolívia, Brasil (GO, MG, MT, RJ & RO), Guiana e Panamá (Figura 30).

Localidade-tipo: Brasil.

Material examinado: 2 exs., Bolivia, Santa Cruz, Santiago de Chiquitos, 700 m, X/1958, F. W. Waltz col., I.G.: 22.353, IRSN; 1 ex., Bolivia, Santa Cruz, 3,7km, SSE. Buena Vista, Hotel Flora & Fauna, 430m, 10-29/XI/2003, B. K. Dozier col., *black light trap*, FDACS; 4 exs., Brasil, Goiás (GO), Jataí, E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Goiás (GO), Jataí, IX-XI/1997, E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Goiás (GO), Rio Verde, IX-XI/1997, E. Fleutiaux det., A. Sicard coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Goiás (GO), A. Sicard coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Minas gerais (MG), Ipatinga, A. M. Bello col., XI/1994, FIOCRUZ; 1 ex., Brasil, Minas gerais (MG), Lavras, F. Z. Vaz-de-Mello col., XI/2002, FIOCRUZ; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Belo Horizonte, R. L. Araújo col., 20/XII/1951, A. Cobos det., IBSP; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Belo Horizonte, R. L. Araújo col., 20/XII/1951, A. Cobos det., 1972, IBSP; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Mar de Espanha, J. F. Zikán col., 19/XII/1969, J. F. Zikán coll., MNRJ; 1 ex., Brasil, Mato Grosso (MT), I. (ilegível), W. (ilegível) col., XI/192(ilegível), MNRJ; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Itatiaia, W. Zikán col., II/1959, MNRJ; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Nova Friburgo, Macaé de Cima, E. Grossi col., XII/2009, Coleção A. M. Bello, FIOCRUZ; 2 exs., Brasil, Rondônia (RO), 62Km SW., Ariquemes, nr. Fazenda Rancho Grande, 5-17/X/1993, J. E. Eger col., *black light trap*, FDACS; 1 ex., Guiana, A. W. Bartlett col., A. W. Bartlett coll., 1943-60, BNHM; 1 ex., Panamá, Chiriquí, V. de Chiriquí, 2-8000 ft., Champion col., J. Muona det., 1982, BNHM.

Figura 9. *Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835): A) *habitus*, vista dorsal; B) *habitus*, vista ventral; C) *habitus*, vista lateral.

Figura 10. *Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal; D) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.

Figura 11. *Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835): A) genitália masculina, vista dorsal; B) genitália masculina, vista lateral; C) genitália masculina, vista ventral. O ápice da genitália está voltado para a região inferior da página. Escala: 0,5 mm.

***Balgus humilis* (Bonvouloir, 1875)**

(Figuras 12-13)

Pterotarsus humilis Bonvouloir, 1875: 833, 837 (descrição original).

Balgus humilis (Bonvouloir, 1875) - Fleutiaux, 1920: 97 (combinação nova); Schenkling, 1928: 7 (catálogo); Blackwelder, 1944: 275 (catálogo); Chassain & Touroult, 2010: 21 (catálogo); Chassain & Touroult, 2013: 75, 76, 77, 79, 81 (redescrição, genitália masculina descrita e esquematizada).

Diagnose: Corpo subcilíndrico; terço distal do élitro castanho-claro ou amarelado, uma grande mancha negra nos dois terços basais; região dorsal e ventral coberta com pubescência amarelada ou dourada, moderadamente densa na cabeça e no pronoto, esparsa nos élitros; e ventrito 5 com carena longitudinal sutil.

Redescrição: Corpo subcilíndrico (Figuras 12, 13C), estreitando-se de forma atenuada no seu terço posterior. Élitro cerca de duas vezes e meia o comprimento do pronoto. Região dorsal e ventral coberta com pubescência amarelada ou dourada, moderadamente densa na cabeça e no pronoto, esparsa nos élitros.

Cor: Primeiro segmento da antena castanho-escuro, demais segmentos castanho-escuros ou castanho-claros; flabelos antenais castanhos, amarelados no ápice. Cabeça e pronoto negro. Élitro castanho-escuro, mais escuro na base, onde varia de negro a castanho-escuro; regiões com tubérculos variam de negras a castanho-escuras. Tubérculo grande, aproximadamente na metade do élitro, muito escuro, destacando-se distintamente. Terço distal do élitro castanho-claro ou amarelado, uma grande mancha negra nos dois terços basais. Região ventral castanho-escura. Pernas de castanho-escuras a castanho-claras. Tarsos castanho-claros ou amarelados.

Cabeça (Figura 13A): Pontuada. Região anterior mediana com uma depressão longitudinal, profunda, continuada posteriormente em um sulco longitudinal sobre o vértice, em formato de “V”. Olho, em vista lateral, com superfície esférica, margem dorsal não sinuosa.

Tórax: Protórax subcilíndrico, quase tão longo quanto largo; margens sinuosas; abruptamente atenuado no terço anterior. Tubérculos proeminentes. Metade posterior do pronoto com tubérculo posterior lateral oblongo, tubérculo posterior lateral arredondado e tubérculo posterior mediano. Metade anterior do pronoto com tubérculo anterior lateral arredondado e tubérculo anterior mediano. Os tubérculos, a cada lado do pronoto, são separados, da base ao ápice, por sulco longitudinal mediano. Escultura pronotal formada por pontuações profundas, pouco menos notáveis e mais densas nos intervalos dos tubérculos. Escutelo retangular a trapezoidal; pouco mais longo que largo; margens subparalelas; carenado longitudinalmente. Escleritos torácicos laterais ocultos sob os élitros. Acetábulo antenal pouco profundo na região basal próxima ao processo prosternal.

Élitro (Figuras 12A, 12C, 13C) fina e esparsamente pontuado; estreitado no terço posterior; ápice subacuminado; quarto basal com cinco estrias elevadas e com rugosidades transversais. Dois tubérculos centrais alongados, que parecem ser a continuidade da segunda estria elitral basal, o primeiro no meio do élitro e o segundo no terço posterior; tubérculo lateral menos alongado, que parece ser a continuidade da quarta estria elitral; tubérculo lateral que parece ser a continuidade da quinta estria elitral; tubérculos menores e inconspícuos distribuídos na superfície do élitro. Processo prosternal gradualmente atenuado na direção da margem

posterior; extremidade mais ou menos arredondada. Prosterno, mesoventrito e metaventrito densamente pontuados.

Ventritos abdominais: Densamente pontuados; região lateral e apical do ventrito 5 (Figura 13B) com pontuações mais profundas que na região centro-basal dos demais ventritos; ventrito 5 triangular, com carena longitudinal sutil, forte e gradativamente estreitado a partir da base ao ápice, que é truncado, com ápice não curvo.

Genitália feminina (Figura 13D): Báculos cerca 5,5x mais longos que o comprimento do coxito; báculos, ao menos no terço apical, separados entre si por aproximadamente a largura de um báculo. Coxitos próximos no ápice; cerdas ausentes.

Genitália masculina: Largura do parâmero diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado e com no máximo três cerdas. Largura do pênis diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado, levemente curvado ventralmente, em vista lateral. Comprimento da falobase cerca de duas vezes o comprimento do parâmero; largura cerca de três vezes a largura do parâmero. Concavidade da falobase, em vista dorsal, limitada à base da falobase (Chassain & Touroult, 2013).

Dimorfismo sexual: Os machos possuem o ventrito 5 com ápice saliente e carena longitudinal, sutil, formando três, quatro ou cinco pequenos dentes, enquanto que as fêmeas possuem o ventrito 5 regularmente atenuado na parte posterior, sem ápice saliente e carena longitudinal, sutil, com um dente.

Variação intra-específica: Variação de tamanho (N = 11): comprimento 10,90–15,70 mm (média = 13,93 mm); largura umeral 3,40–5,10 mm (média = 4,40 mm).

Notas comparativas: As espécies *B. humilis* e *B. tuberculosus* se assemelham muito, mas a primeira pode ser facilmente diferenciada da segunda por: tubérculo grande, aproximadamente na metade do élitro, muito escuro, destacando-se distintamente; terço distal do élitro castanho-claro ou amarelado, exceto uma pequena protuberância oblíqua negra, ao lado de cada sutura. Em *B. humilis* o sulco longitudinal sobre o vértice da cabeça é menos profundo que em *B. tuberculosus* e *B. eganensis*.

Etimologia: *humilis*, do latim, “humilde”, (adjetivo).

Distribuição: Brasil (GO, MG & SC), Guiana Francesa, Nicarágua e Trinidad & Tobago (Figura 31).

Localidade-tipo: Guiana Francesa, Caiena (Mniszech coll.).

Material examinado: 1 ex., Brasil, Goiás (GO), Rio Verde, E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Minas gerais (MG), Ipatinga, A. M. Bello col., XI/1994, FIOCRUZ; 1 ex., Brasil, Santa Catarina (SC), Hansa Humboldt (atualmente município de Corupá), Reitter, MNHN; 1 ex., Guiana Francesa, Roches de Kourou, Le Moulton coll., E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex., Guiana Francesa, Caiena, 331-62, J. Chassain det., 2011, MNHN; 1 ex., Guiana Francesa, (ilegível), 25-62, MNHN; 1 ex., Nicarágua, Chontales, D. Sharp coll. 1905-313, BNHM; 1 ex., Nicarágua, Chontales, T. Belt col., J. Muona det., 1982, BNHM; 1 ex., Nicarágua, Chontales, E. Fleutiaux coll., MNHN; 2 exs., Trinidad & Tobago, Trinidad, G. E. Bryant col., (?)/I/1903, G. E. Bryant coll. 1919-147, BNHM; 1 ex., Trinidad & Tobago, Trinidad, Simia, *Arima/Blanchisseuse* Road., 27/VII/1975, J. Price col., *black light trap*, FDACS.

Figura 12. *Balgus humilis* (Bonvouloir, 1875): A) *habitus*, vista dorsal; B) *habitus*, vista ventral; C) *habitus*, vista lateral.

Figura 13. *Balgus humilis* (Bonvouloir, 1875): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal; D) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página, ápice quebrado. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.

***Balgus obconicus* (Bonvouloir, 1875)**

(Figuras 14-15)

Pterotarsus obconicus Bonvouloir, 1875: 831, 838 (descrição original).

Balgus obconicus (Bonvouloir, 1875) - Fleutiaux, 1920: 97 (combinação nova); Schenkling, 1928: 7 (catálogo); Blackwelder, 1944: 275 (catálogo); Chassain & Touroult, 2010: 21

(catálogo); Chassain & Touroult, 2013: 76, 77, 79, 81 (redescrição, genitália masculina descrita e esquematizada).

Diagnose: Corpo obcônico; terço distal do élitro castanho-claro ou amarelado, uma grande mancha negra nos dois terços basais; região dorsal e ventral coberta com pubescência amarelada ou dourada, moderadamente densa na cabeça e no pronoto, esparsa nos élitros; ventrito 5 pentagonal, muito mais longo do que largo; gradualmente estreitado posteriormente até 2/3, onde estreita abruptamente e obliquamente; ápice acuminado; e ventrito 5 sem carena longitudinal.

Redescrição: Corpo obcônico (Figuras 14, 15C), estreitando-se de forma gradual e forte em seus dois terços posteriores. Élitro cerca de três vezes o comprimento do pronoto. Região dorsal e ventral coberta com pubescência amarelada ou dourada, moderadamente densa na cabeça e no pronoto, esparsa nos élitros. Tubérculos do pronoto mais salientes que os tubérculos do élitro. Pontuações fracas e pouco densas.

Cor: Primeiro, segundo e terceiros segmentos da antena de castanho-claros a amarelados, demais segmentos de castanho-escuros a negros; flabelos antenais castanhos, amarelados no ápice. Cabeça e pronoto negro. Élitro castanho-escuro, mais escuro na base, onde varia de negro a castanho-escuro; regiões com tubérculos variam de negras a castanho-escuras. Tubérculo grande, aproximadamente na metade do élitro, muito escuro, destacando-se distintamente. Terço distal do élitro castanho-claro ou amarelado, uma grande mancha negra nos dois terços basais. Região ventral castanho-escura. Pernas de castanho-escuras a castanho-claras. Tarsos castanho-claros ou amarelados.

Cabeça (Figura 15A): Pontuada. Região anterior mediana com uma depressão longitudinal, profunda, continuada posteriormente em um sulco longitudinal sobre o vértice, porem só chega a ultrapassar ligeiramente a borda posterior dos olhos. Olho, em vista lateral, com superfície esférica, margem dorsal não sinuosa.

Tórax: Protórax subcilíndrico, quase tão longo quanto largo; margens sinuosas; sutilmente atenuado no terço anterior. Tubérculos proeminentes. Metade posterior do pronoto com tubérculo posterior lateral oblongo, tubérculo posterior lateral arredondado e tubérculo posterior mediano. Metade anterior do pronoto com tubérculo anterior lateral oblongo, tubérculo anterior lateral arredondado e tubérculo anterior mediano. Os tubérculos, a cada lado do pronoto, são separados,

da base ao ápice, por sulco longitudinal mediano. Escultura pronotal formada por pontuações pouco conspicuas, pouco menos notáveis e mais densas nos intervalos dos tubérculos. Escutelo retangular a trapezoidal; pouco mais longo que largo; margens laterais subparalelas; arredondado posteriormente; não carenado. Escleritos torácicos laterais ocultos sob os élitros. Acetábulo antenal pouco profundo na região basal próxima ao processo prosternal.

Élitro (Figuras 14A, 14C, 15C) fina e esparsamente pontuado; estreitado gradualmente nos dois terços posteriores; ápice subarredondado; quarto basal com cinco estrias elevadas e com rugosidades transversais. Dois tubérculos centrais alongados, que parecem ser a continuidade da segunda estria elitral basal, o primeiro no meio do élitro e o segundo no terço posterior; tubérculo lateral menos alongado, que parece ser a continuidade da quarta estria elitral; tubérculo lateral que parece ser a continuidade da quinta estria elitral; tubérculos menores e inconspícuos distribuídos na superfície do élitro. Processo prosternal gradualmente atenuado na direção da margem posterior; extremidade mais ou menos arredondada. Prosterno, mesoventrito e metaventrito com pontuações fracas e pouco densas.

Ventritos abdominais: Finamente pontuados; ventrito 5 (Figura 15B) pentagonal, sem carena longitudinal, muito mais longo do que largo, gradualmente estreitado posteriormente até 2/3, onde estreita abruptamente e obliquamente, ápice acuminado.

Genitália feminina: O ápice das genitálias femininas, que puderam ser dissecadas, estão danificados, de forma que apenas o báculo pôde ser observado. Báculos, ao menos no terço apical, separados entre si por aproximadamente a largura do próprio báculo.

Genitália masculina: Largura do parâmero diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado e com muitas cerdas. Largura do pênis diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado, levemente curvado ventralmente, em vista lateral; ápice se estende muito além do ápice do parâmero. Comprimento da falobase cerca de três vezes o comprimento do parâmero; largura cerca de três vezes a largura do parâmero. Concavidade da falobase, em vista dorsal, limitada à base da falobase (Chassain & Touroult, 2013).

Dimorfismo sexual: Machos e fêmeas externamente similares.

Varição intra-específica: Variação de tamanho (N = 3): comprimento 11,50–13 mm (média = 12,50 mm); largura umeral 3,90–4,20 mm (média = 4,03 mm).

Notas comparativas: As pontuações nessa espécie são fracas e pouco densas, quando comparadas com outras espécies do gênero, notavelmente mais fracas e menos densas que em

relação a *B. tuberculosus*. Juntamente com *B. schunsei*, apresenta os tubérculos do pronoto mais salientes e mais nitidamente separados entre si. A mancha negra no terço distal do élitro, ao lado de cada sutura, é semelhante, porém mais ampla que em *B. humilis*.

Etimologia. *obconicus*, do latim, “obcônico”, sendo essa, uma referência ao formato do corpo da espécie.

Distribuição: Bolívia, Brasil (RS) e Guiana Francesa (Figura 31).

Localidade-tipo: Guiana Francesa, Caiena.

Material examinado: 1 ex., Bolivia, Santa Cruz, Potrerillos del Guendá, 40km, NW, Santa Cruz de la Sierra, 17°40'26"S, 63°27'44"W, 5-20/XI/2004, , B. K. Dozier col., *black light trap*, FDACS; 1 ex., Brasil, Rio Grande do Sul (RS), 12°31'S, 51°46'W, R. A. Beaver col. 29/X/1968, C. M. F. von Hayek det., 1960, Brit Mus. 1974-435, BNHM; 1 ex., Guiana Francesa, RN2 PK65, 20/IX/2008, SEAG, piège vitre (armadilha de vidro), J. Chassain det., 2009, Don J. Chassain, I.G.: 31.315, IRSN.

Figura 14. *Balgus obconicus* (Bonvouloir, 1875): A) *habitus*, vista dorsal; B) *habitus*, vista ventral; C) *habitus*, vista lateral.

Figura 15. *Balgus obconicus* (Bonvouloir, 1875): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal. Escalas: 2 mm.

***Balgus rugosus* (Blanchard, 1843)**

(Figuras 16-18)

Pterotarsus rugosus Blanchard, 1843: 146,147 (descrição original); Guérin-Méneville, 1843: 196; Bonvouloir, 1875: 832, 845 (redescrição); Horn, 1890: 256.

Balgus rugosus (Blanchard, 1843) - Fleutiaux, 1920: 97 (combinação nova); Schenkling, 1928: 7 (catálogo); Blackwelder, 1944: 275 (catálogo); Chassain & Touroult, 2010: 21 (catálogo); Chassain & Touroult, 2013: 78, 79, 81 (redescrição, genitália masculina descrita e esquematizada).

Diagnose: Corpo cilíndrico; corpo coberto com pubescência, muito densa, de amarelada a dourada na região da cabeça, antenas, ápice e base do pronoto, escutelo, élitro na região basal próxima ao escutelo, pernas e região mais apical do abdômen; quarto basal com cinco estrias elevadas e cobertas com uma granulação rugosa; essas cinco estrias elitrais continuam elevadas ao longo do comprimento do élitro, entretanto, sem granulação rugosa; e élitro sem tubérculos.

Redescrição: Corpo cilíndrico (Figuras 16A, 16C, 17, 18C), estreitando-se de forma atenuada no seu quinto posterior. Élitro cerca de duas vezes e meia o comprimento do pronoto. Corpo coberto com pubescência, muito densa; desde amarelada até dourada na região da cabeça, antenas, ápice e base do pronoto, escutelo, élitro na região basal próxima ao escutelo, pernas e região mais apical do abdômen; desde esbranquiçada até acinzentada na região mediana do pronoto, regiões ventrais do tórax, élitro, excetuando na região basal próxima ao escutelo e região mais basal do abdômen.

Cor: Castanho-escuro, exceto: flabelos antenais amarelados; tarsos amarelados. Élitro com duas faixas de coloração amarelada: a mais basal é descontínua, se origina na metade do comprimento do élitro, pouco acima da borda do élitro, dirige-se um pouco em direção ao ápice, onde depois se curva, em direção a base, de forma sinuosa até a sutura; a mais apical é mais larga e forma uma mancha larga, se origina pouco acima da borda do élitro, prolongando-se, em direção ao ápice, até a sutura.

Cabeça (Figura 18A): Densamente pontuada. Região anterior mediana com uma depressão, longitudinal pouco conspicua, continuada posteriormente em um sulco longitudinal sobre o vértice. Olho, em vista lateral, com superfície esférica, margem dorsal não sinuosa.

Tórax: Protórax subcilíndrico, quase tão longo quanto largo; margens subparalelas. Ângulo posterior subacuminado. Tubérculos sutis. Metade posterior do pronoto com tubérculo posterior lateral oblongo, tubérculo posterior lateral arredondado e tubérculo posterior mediano. Metade anterior do pronoto com tubérculo anterior lateral oblongo, tubérculo anterior lateral arredondado e tubérculo anterior mediano. Os tubérculos, a cada lado do pronoto, são separados, da base ao ápice, por sulco longitudinal mediano. Escultura pronotal formada por pontuações profundas e rugosas. Escutelo subarredondado; pouco mais longo que largo, não carenado. Escleritos torácicos laterais ocultos sob os élitros. Acetábulo antenal muito profundo na região basal próxima ao processo prosternal.

Élitro (Figuras 16A, 16C, 17A, 17C, 18C) densamente pontuado; estreitado no quarto posterior; ápice subacuminado; quarto basal com cinco estrias elevadas e cobertas com uma granulação rugosa; essas cinco estrias elitrais continuam elevadas ao longo do comprimento do élitro, entretanto, sem granulação rugosa; aproximadamente no quinto apical a primeira estria eslitral se funde com a segunda e a quarta se funde com a quinta; a terceira estria acaba aproximadamente no quarto apical; sem tubérculos. Processo prosternal gradualmente atenuado na direção da margem posterior; extremidade mais ou menos arredondada. Prosterno, mesoventrito e metaventrito densamente pontuados.

Ventritos abdominais: Finamente pontuados; ventrito 5 (Figura 18B) triangular, com carena longitudinal formando um grande dente, gradativamente estreitado da base ao ápice, que é truncado, com ápice não curvo.

Genitália feminina (Figura 18D): Báculos cerca 6x mais longo que o comprimento do coxito; báculos, ao menos no terço apical, separados entre si por aproximadamente a largura de um báculo. Coxitos próximos no ápice; cerdas ausentes.

Genitália masculina: Largura do parâmero diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado e com muitas cerdas. Largura do pênis diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado, levemente curvado ventralmente, em vista lateral. Comprimento da falobase cerca de três vezes o comprimento do parâmero; largura cerca de três vezes a largura do parâmero. Concavidade da falobase, em vista dorsal, limitada à base da falobase (Chassain & Touroult, 2013).

Dimorfismo sexual: Machos e fêmeas externamente similares.

Varição intra-específica: Variação de tamanho (N = 25): comprimento 11,30–16,90 mm (média = 14,14 mm); largura umeral 2,90–5 mm (média = 3,98 mm). Alguns espécimes possuem um ou dois dentes muito pequenos após o dente grande da carena longitudinal do ventrito 5.

Notas comparativas: Em todo o gênero, a presente espécie é a que apresenta cobertura corporal de cerdas mais densa. Mesmo que o padrão de tubérculos pronotais de *B. albofasciatus* e *B. rugosus* seja parecido com o padrão de tubérculos pronotais de *B. tuberculosus*, *B. eganensis*, *B. humilis* e *B. obconicus*, os tubérculos são significativamente menos protuberantes nas duas primeiras em relação às outras espécies.

Etimologia. [*ru*go+sufixo adjetivo que indica abundância]. *ru*go, do latim, “rugosidades”.

Distribuição: Belize, Bolívia, Brasil (BA, ES, GO, MS, PR, RO, RJ & SC), Colômbia, Guiana Francesa, México, Panamá e Trinidad & Tobago (Figura 32).

Localidade-tipo: Bolívia, Santa Cruz de la Sierra, bord du Rio Piray, au milieu du Monte-Grande.

Material examinado: 1 ex., Belize, Chiquibul Forest Res., Las Cuevas field station, 16°44'N, 88°59'W, 500-700 m, D. Inward, 2005-78, BNHM; 1 ex., **Holótipo**, Bolívia, [Santa Cruz de la Sierra, bord du Rio Piray, au milieu du Monte-Grande - informação contida na descrição original, mas ausente na etiquetagem], Voy d'Orb., Pl. 8, f B., Guérin-Méneville coll., IRSN; 2 exs., Bolívia, Santa Cruz, Santiago de Chiquitos, 700, XI/1959, F. W. Waltz col., I.G.: 22.353, IRSN; 2 exs., Bolívia, Santa Cruz, Reserva Privada Potrerillo del Guendá, Snake Farm, 17°40'26"S, 63°27'44"W, 400 m, 9-28/XI/2006, B. K. Dozier coll., FDACS; 1 ex., Bolívia, Santa Cruz, Potrerillo del Guendá, Snake Farm, 17°40'S, 63°27'W, 370-400 m, 24-25/XI/2011, "Walco" J. Romero col., FDACS; 1 ex., Bolívia, Santa Cruz, Potrerillo del Guendá, Snake Farm, 17°40'S, 63°27'W, 400 m, 24-9-28/XI/2006, Dozier coll., FDACS; 10 exs., Bolívia, Santa Cruz, Potrerillos del Guendá, 40 km NW Santa Cruz de la Sierra, 17°40'26"S, 63°27'44"W, 5-20/XI/2004, B. K. Dozier col., black light trap., FDACS; 3 exs., Bolívia, Santa Cruz, 3,7 km SSE Buena Vista, Hotel Flora & Fauna, 430m, 15-22/XI/2001, B. K. Dozier coll., black light trap, Tropical transition forest, FDACS; 3 exs., Brasil, E. Gounelle coll., MNHN; 1 ex., Brasil, E. Gounelle coll., E. Fleutiaux det., MNHN; 1 ex., Brasil, A. Sicard coll., E. Fleutiaux det., MNHN; 1 ex., Brasil, Bahia (BA), Encruzilhada, Motel da Divisa, Rodovia Rio-Bahia, Km 965, 960 m, Seabra & Roppa cols., XI/1971, MZUSP; 1 ex., Brasil, Espírito Santo (ES), Rio (ilegível), 16/XI/19(ilegível), F. Hoffmann col., MNRJ; 1 ex., Brasil, Espírito Santo (ES), Linhares, M. Moraes col., X/1969, MZUSP; 1 ex., Brasil, Espírito Santo (ES), Linhares, P. C. Elias col., XI/1972, MZUSP; 1 ex., Brasil, Goiás (GO), Jataí, J. D. Fry coll. 1905.100, IX-XI/1897, BNHM; 1 ex., Brasil, Goiás (GO), Jataí, J. D. Fry coll. 1905.100, IX-XI/1897, E. Fleutiaux, det., BNHM; 1 ex., Brasil, Goiás (GO), Jataí, M. Alvarenga col., XI/1972, A. Cobos det., 1973, MZUSP; 1 ex., Brasil, Goiás (GO), Jataí, F. M. Oliveira col., IX/1974, C. A. Campos Seabra coll., MZUSP; 2 exs., Brasil, Goiás, Campinaçu, Vale do Bijuí, Reserva de Mata nativa/Plantio 18, Aguiar col., UFRJ; 4 exs., Brasil, Goiás (GO), Jataí, IX-XI/1997, E. Fleutiaux coll., MNHN; 2 exs., Brasil, Goiás (GO), Rio Verde, A. Sicard coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Goiás (GO), E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Goiás (GO), E. Fleutiaux det., E. Gounelle coll., MNHN; 2 exs., Brasil,

Goiás (GO), E. Gounelle coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Mato Grosso do Sul (MS), Corumbá, Serra do Urucum, K. Lenko col., 23/XI/1960, P. Pereira det., 1964, MZUSP; 1 ex., Brasil, Paraná (PR), Rolândia, R. von Diringshoffen col., X/1945, MZUSP; 1 ex., Brasil, Rondônia (RO), 62 Km SW., Ariquemes, nr. Fazenda Rancho Grande, 4-16/XI/1997, J. E. Eger col., black light trap, FDACS; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, BR-465, Antiga Estrada (ou Rodovia) Rio-São Paulo, km 7 (antigo km 47) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro - UFRuralRJ (anteriormente UFRRJ), D. Braga, 28/I/1944, MNRJ; 1 ex., Brasil, Santa Catarina (SC), Itapema, J. Carlos col., I/1995, FIOCRUZ; 1 ex., Brasil, Santa Catarina (SC), Joinville, R. von Diringshoffen col., II/1954, MZUSP; 1 ex., Colômbia, E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex., Guiana Francesa, Migne des Chevaux, RN2 PK22 Roura, 16/XI/2008, SEAG, J. Chassain det., 2009, I. R. Sc. N. B. coll., Don J. Chassain, I.G.: 31.315, IRSN; 1 ex., México, Chiapas, Motozintia, Finca de la Victoria, M. A. Vulcano col., 6/X/1962, MZUSP; 1 ex., Panamá, Chiriquí, V. de Chiriquí, 3-4000 ft., Champion col., BNHM; 1 ex., Panamá, Chiriquí, Bugaba, 800-1500 ft., Champion col., J. Muona det., 1982, BNHM; 1 ex., Trinidad & Tobago, Trinidad, Caparo, A. Heyne & Berlin-Wilm., E. Fleutiaux coll., MNHN.

Figura 16. *Balgus rugosus* (Blanchard, 1843), *holotypus*: A) *habitus*, vista dorsal; B) etiqueta; C) *habitus*, vista lateral.

Figura 17. *Balgus rugosus* (Blanchard, 1843): A) *habitus*, vista dorsal; B) *habitus*, vista ventral; C) *habitus*, vista lateral.

Figura 18. *Balgus rugosus* (Blanchard, 1843): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal; D) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.

***Balgus schnusei* (Heller, 1914)**

(Figuras 19-20)

Pterotarsus schnusei Heller, 1914: 73, 74 (descrição original).

Balgus Schnusei (Heller, 1914) - Fleutiaux, 1920: 98 (combinação nova); Schenkling, 1928: 7 (catálogo).

Balgus schnusei (Heller, 1914) - Blackwelder, 1944: 275 (catálogo, correção do epíteto específico segundo o artigo 32.5.2.5 do ICZN); Costa, 1984a (novo registro de distribuição, descrição da bioluminescência); Chassain & Touroult, 2010: 21 (catálogo); Chassain & Touroult, 2013: 78, 79, 81 (redescrição).

Balgus schnusei cayennensis Chassain, 2003: 81-84 (descrição original); Chassain & Touroult, 2010: 21 (catálogo); Chassain & Touroult, 2013: 77, 78, 79, 81 (genitália masculina descrita e esquematizada) **syn. nov.**

Diagnose: Corpo subcilíndrico; pontuações finas e pouco densas, quase imperceptíveis; pronoto com tubérculo bioluminescente e tubérculos situados nos ângulos posterior e anterior mais claros, amarelados; região dorsal e ventral coberta com poucas cerdas, curtas, amareladas ou douradas; cobertura de cerdas mais densa na região ventral; e élitro provido de diversos tubérculos oblongos, menos protuberantes que os tubérculos pronotais, mais ou menos alinhados longitudinalmente.

Redescrição: Corpo subcilíndrico (Figuras 19, 20C), estreitando-se de forma atenuada no seu quarto posterior. Élitro cerca de três vezes o comprimento do pronoto. Região dorsal e ventral coberta com poucas cerdas, curtas, amareladas ou douradas; cobertura de cerdas mais densa na região ventral. Pontuações finas e pouco densas, quase imperceptíveis.

Cor: Antenas castanho-claras; flabelos antenais castanhos, amarelados no ápice. Mandíbulas negras. Pronoto e élitro castanho-claros. Regiões entre os tubérculos mais escuras, em algumas regiões chegando a castanho-escuras. Tubérculo bioluminescente e tubérculos situados nos ângulos posterior e anterior do pronoto mais claros, amarelados. Região ventral castanho-escura. Tarsos castanho-claros ou amarelados.

Cabeça (Figura 20A): Pontuações finas. Fronte projetada. Região anterior mediana com um sulco longitudinal, profundo, marcado na forma de uma depressão no centro, que continua posteriormente em um sulco longitudinal sobre o vértice. Olho, em vista lateral, com superfície ondulada, margem dorsal não sinuosa.

Tórax: Protórax subcilíndrico, quase tão longo quanto largo; margens sinuosas; atenuado no terço anterior. Tubérculos proeminentes. Metade posterior do pronoto com tubérculo posterior

lateral oblongo, tubérculo posterior lateral arredondado (tubérculo bioluminescente) e tubérculo posterior mediano. Metade anterior do pronoto com tubérculo anterior lateral oblongo, tubérculo anterior lateral arredondado e tubérculo anterior mediano. Os tubérculos, a cada lado do pronoto, são separados, da base ao ápice, por sulco longitudinal mediano. Escultura pronotal formada por pontuações finas e pouco densas, quase imperceptíveis. Escutelo pentagonal; truncado na base; margem apical e lateral arredondadas; pouco mais longo que largo; margens subparalelas; não carenado. Escleritos torácicos laterais parcialmente visíveis. Acetábulo antenal pouco profundo na região basal próxima ao processo prosternal.

Élito (Figuras 19A, 19C, 20C) com pontuações finas e pouco densas, quase imperceptíveis; margens paralelas; estreitado no terço posterior; ápice acuminado; provido de diversos tubérculos oblongos, menos protuberantes que os tubérculos pronotais, mais ou menos alinhados longitudinalmente; tubérculos umerais mais elevados e com grânulos; tubérculos menores e inconspícuos distribuídos na superfície do élitro. Processo prosternal gradualmente atenuado na direção da margem posterior; extremidade mais ou menos arredondada. Prosterno, mesoventrito e metaventrito densamente pontuados.

Ventritos abdominais: Finamente pontuados; ventrito 5 (Figura 20B) triangular, com carena longitudinal sem dentes, carena estreitada, de forma atenuada, da base ao ápice, que é truncado, com ápice não curvo.

Genitália feminina (Figura 20D): Báculos cerca 4x mais longos que o comprimento do coxito; báculos, ao menos no terço apical, separados entre si por aproximadamente três vezes a largura de um báculo. Coxitos separados no ápice; cerdas presentes na face lateral.

Genitália masculina: Largura do parâmero diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado e com cerdas. Largura do pênis diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado, levemente curvado ventralmente, em vista lateral. Comprimento da falobase cerca de duas vezes o comprimento do parâmero; largura cerca de duas vezes a largura do parâmero. Concavidade da falobase, em vista dorsal, limitada à base da falobase (Chassain & Touroult, 2013).

Dimorfismo sexual: Os machos possuem o corpo ligeiramente mais robusto; tubérculos pronotais maiores, mais arredondados e com margens mais bem definidas; e ápice elitral mais acuminado, quando comparados com as fêmeas (Chassain & Touroult, 2013).

Variação intra-específica: Variação de tamanho (N = 1): comprimento 25,60 mm;

largura umeral 7,70 mm.

Notas comparativas: As pontuações de *B. rugosus* e *B. schnusei* são as mais finas e menos densas dentro do gênero. Na primeira ela é bem evidente, na segunda é quase imperceptível. *Balgus schnusei* é a única espécie do gênero com cerdas no coxito da fêmea.

A presente espécie tem uma subespécie descrita, *Balgus schnusei cayennensis* Chassain, 2003. O espécime da Guiana Francesa, que teve a bioluminescência observada, foi identificado como *B. schnusei* (Costa, 1984a), mas a meu ver se trata, provavelmente, de *B. schnusei cayennensis*. Ambas podem ser diferenciadas pela combinação das seguintes características, como descrito por Chassain (2003): *B. schnusei* tem uma forma geral ligeiramente mais estreita, o pronoto é só um pouco mais largo que comprido, enquanto que em *B. schnusei cayennensis*, o pronoto é significativamente mais largo na base do que comprido de um meio a outro das bordas dianteira e traseira; a mancha escura e triangular que *B. schnusei* apresenta perto do ápice do élitro não está presente em *B. schnusei cayennensis*, cujo élitro é unicolor ou, no máximo, levemente escurecido na região apical; e a pontuação dos segmentos abdominais é um pouco mais forte em *B. schnusei cayennensis* (Chassain, 2003).

Chassain (2003) argumenta ainda a distância geográfica entre as localidades dos registros originais de *B. schnusei* (Peru) e *B. schnusei cayennensis* (Guiana Francesa) seria um suporte para a manutenção da subespécie. Entretanto, *B. schnusei* foi posteriormente registrado para Bolívia, sendo que esse espécime corresponde morfológicamente ao holótipo do Peru (Chassain & Touroult, 2013). Também foi registrado para o Brasil, mas sem localidade mais precisa sobre onde foi coletado no Brasil (Vahtera *et al.*, 2009).

Julgamos que os caracteres elencados por Chassain (2003) não sejam suficientes para a criação de uma subespécie, além da insegurança acerca dos limites da distribuição geográfica de *B. schnusei* e *B. schnusei cayennensis*. Portanto, consideramos *B. schnusei cayennensis* **syn. nov.** é um novo sinônimo júnior de *B. schnusei*.

Etimologia: [*Schnuse* declinado no modo dativo]. Homenagem ao entomólogo von C. W. Schnuse.

Distribuição: Brasil, Bolívia, Peru, Guiana Francesa (Figura 33).

Localidade-tipo: Peru, Meshahua, Valle Fluminis Urabamba, W. .Schuse col., 9/10/1903.

Material examinado: 1 ex., fêmea, Guiana Francesa, Saül, G. L. Tavakilian col., 21/VII/1982, C. Costa det., 1982, armadilha luminosa, MZUSP.

Figura 19. *Balgus schnusei* (Heller, 1914): A) *habitus*, vista dorsal; B) *habitus*, vista ventral; C) *habitus*, vista lateral.

Figura 20. *Balgus schnusei* (Heller, 1914): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal; D) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.

***Balgus subfasciatus* (Bonvouloir, 1875)**

Pterotarsus subfasciatus Bonvouloir, 1875: 832, 840 (descrição original).

Balgus subfasciatus (Bonvouloir, 1875) - Fleutiaux, 1920: 98 (combinação nova); Schenkling, 1928: 7 (catálogo); Blackwelder, 1944: 275 (catálogo).

Diagnose: Corpo subcilíndrico; Coberto com pubescência amarelada pouco densa; ângulo posterior do pronoto com carena curta e oblíqua; metade posterior do élitro sem tubérculos; ventrito 5 com carena longitudinal formando quatro pequenos dentes.

Redescrição: Corpo subcilíndrico, estreitando-se de forma atenuada atenuada no seu quarto posterior. Coberto com pubescência amarelada pouco densa.

Cor: Região ventral negra. Antenas castanho-claras, primeiro segmento mais escuro. Cabeça e pronoto castanho-escuros. Pernas castanho-avermelhadas, tarsos mais claros. Élitro castanho-prateado na base e mais escuros no resto da superfície, marcados acima da metade, com uma faixa bastante estreita de cor marrom-clara, desde a sutura até um terço da largura do élitro, onde se curva, de forma abrupta, para a região posterior, depois se curva novamente em formato de “V”. Outra faixa, de mesma coloração, desde a metade anterior, acompanhando a borda externa, até o quarto posterior, depois se curva até a sutura, mas não chega a atingi-la, de modo a formar, com a outra faixa, uma espécie de “ferradura de cavalo”.

Cabeça: Densamente pontuada. com sulco menos profundo do que o de *B. tuberculosus*, no entanto muito notável, que se estende na parte posterior para o vértice.

Tórax: Protórax subcilíndrico, notavelmente menos longo que largo; margens levemente sinuosas; ângulo posterior com carena curta e oblíqua. Tubérculos proeminentes. Metade posterior do pronoto com tubérculo posterior lateral arredondado e tubérculo posterior mediano. Metade anterior do pronoto com tubérculo anterior lateral arredondado e tubérculo anterior mediano. Os tubérculos, a cada lado do pronoto, são separados, da base ao ápice, por sulco longitudinal mediano. Escultura pronotal formada por pontuações profundas e densas. Escutelo subcordiforme; carenado longitudinalmente.

Élitro densamente pontuado ao longo da sutura e da borda externa, menos densamente pontuado sobre o resto da superfície; estreitado no quarto posterior; ápice subacuminado; rugosidades presentes ao longo do élitro; cada lado da sutura com um tubérculo suboval coberto com rugosidades, sem tubérculos na metade posterior. Prosterno, mesoventrito e metaventrito densamente pontuados.

Ventritos abdominais: Densa e finamente pontuados; ventrito 5 triangular, com carena longitudinal formando quatro pequenos dentes, ápice truncado, com ápice não curvo.

Genitália feminina: Desconhecida.

Genitália masculina: Desconhecida.

Etimologia: [*sub+fasciatus*]. *sub*, do latim, “abaixo”, “menor” ou “quase”, *fasciatus*, do latim, “enfaixado”, ou seja, “enfaixado abaixo”, “menos enfaixado” ou “quase enfaixado”. Infelizmente, não pudemos examinar espécimes dessa espécie, o que impossibilitou encontrar algum caractere morfológico que justificasse o nome. Da mesma forma, a descrição original da espécie é insuficiente para se elaborar qualquer hipótese que justificasse o nome da espécie.

Distribuição: Colômbia (Figura 33).

Localidade-tipo: Colômbia (Bonvouloir, 1875).

Comentários: Infelizmente não tivemos acesso a nenhum espécime de *B. subfasciatus*, por isso, traduzimos a descrição original (Vide Anexo 7.2.). A redesccrição incluída acima é baseada na descrição original, e consta com os caracteres que puderam ser aproveitados para a redesccrição, nos moldes das redesccrições feitas para as outras espécies do gênero. Tentamos inserir essa espécie em nossa matriz morfológica, mas como poucos caracteres puderam ser codificados, foi gerada uma grande quantidade de *missing data*, o que inviabilizou sua utilização na análise.

***Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823)**

(Figuras 21-25)

Melasis tuberculosa Dalman, 1823: 55 (descrição original).

Pterotarsus tuberculatus (Dalman, 1823) - Latreille, 1834: 132 (combinação nova); Guérin-Ménéville, 1843: 194; (Dalman, 1823); Laporte, 1857: 69.

Pterotarsus tuberculosus (Dalman, 1823) - Laporte, 1835: 177; Bonvouloir, 1875: 832, 833, 847 (redescricao).

Balgus tuberculosus (Dalman, 1823) - Fleutiaux, 1920: 98 (combinação nova); Schenkling, 1928: 7 (catálogo); Blackwelder, 1944: 275 (catálogo); Chassain & Touroult, 2010: 21 (catálogo).

Diagnose: Corpo subcilíndrico, estreitando-se de forma atenuada no seu terço posterior; abruptamente estreitadas da base ao ápice, que é truncado e com ápice curvo; região dorsal e ventral coberta com pubescência amarelada ou dourada, moderadamente densa na cabeça e no

pronoto, esparsa nos élitros; e ventrito 5 triangular, com carena longitudinal formando dois ou três dentes, sendo o posterior maior.

Redescrição: Corpo subcilíndrico (Figuras 22, 23, 24C), estreitando-se de forma atenuada no seu terço posterior. Élitro cerca do dobro do comprimento do pronoto. Região dorsal e ventral coberta com pubescência amarelada ou dourada, moderadamente densa na cabeça e no pronoto, esparsa nos élitros.

Cor: Primeiro segmento da antena de negro a castanho-escuro, demais segmentos castanho-escuros ou castanho-claros; flabelos antenais amarelados ou castanhos, amarelados no ápice. Cabeça e pronoto negros, castanho-escuros ou castanho-avermelhados. Élitro castanho-escuro, castanho-claro ou ainda amarelado, mais escuro na base, onde é negro, castanho-escuro ou castanho-avermelhado; regiões com tubérculos e ápice mais escuros, de coloração negra. Região ventral negra, castanho-escuro ou castanho-avermelhada. Pernas negras, castanho-escuras, castanho-claras ou castanho-avermelhadas. Tarsos castanho-claros ou amarelados.

Cabeça (Figura 24A): Pontuada, densamente na parte da frente, em menor grau na parte posterior. Região anterior mediana com uma depressão longitudinal, profunda, continuada posteriormente em um sulco longitudinal sobre o vértice. Olho, em vista lateral, com superfície esférica, margem dorsal não sinuosa.

Tórax: Protórax subcilíndrico, quase tão longo quanto largo; margens sinuosas. Tubérculos proeminentes. Metade posterior do pronoto com tubérculo posterior lateral oblongo, tubérculo posterior lateral arredondado e tubérculo posterior mediano. Metade anterior do pronoto com tubérculo anterior lateral oblongo, tubérculo anterior lateral arredondado e tubérculo anterior mediano. Os tubérculos, a cada lado do pronoto, são separados, da base ao ápice, por sulco longitudinal mediano. Escultura pronotal formada por pontuações profundas, pouco menos notáveis e mais densas nos intervalos dos tubérculos. Escutelo trapezoidal; pouco mais longo que largo; margens subparalelas; carenado longitudinalmente. Escleritos torácicos laterais ocultos sob os élitros. Acetábulo antenal muito profundo na região basal próxima ao processo prosternal,

Élitro (Figuras 22A, 22C, 23, 24C) fina e esparsamente pontuado; estreitado no terço posterior; ápice subacuminado; quarto basal com cinco estrias elevadas e com rugosidades transversais. Dois tubérculos centrais alongados, que parecem ser a continuidade da segunda estria elital basal, o primeiro no meio do élitro e o segundo no terço posterior; tubérculo central pequeno na região basal, muito próximo da sutura do élitro; tubérculo lateral menos alongado,

que parece ser a continuidade da quarta estria elital; tubérculo lateral que parece ser a continuidade da quinta estria elital. Processo prosternal gradualmente atenuado na direção da margem posterior; extremidade mais ou menos arredondada. Prosterno, mesoventrito e metaventrito densamente pontuados.

Ventritos abdominais: Densamente pontuados; região lateral e apical do ventrito 5 (Figura 24B) com pontuações mais profundas que na região centro-basal dos demais ventritos; ventrito 5 triangular, com carena longitudinal formando dois ou três dentes, sendo o posterior maior, abruptamente estreitado da base ao ápice, que é truncado e com ápice curvo.

Genitália feminina (Figura 24D): Báculos cerca 5,5x mais longos que o comprimento do coxito; báculos, ao menos no terço apical, separados entre si por aproximadamente a largura de um báculo. Coxitos próximos no ápice; cerdas ausentes.

Genitália masculina (Figura 25): Largura do parâmero diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado e com cerdas. Largura do pênis diminui gradativamente, da base ao ápice; ápice acuminado, em vista lateral levemente curvado ventralmente. Comprimento da falobase cerca de duas vezes o comprimento do parâmero; largura cerca de três vezes a largura do parâmero. Concavidade da falobase, em vista dorsal, expandida da base em direção ao ápice, chegando até o limite com os parâmeros.

Dimorfismo sexual: Machos e fêmeas externamente similares.

Variação intra-específica: Variação de tamanho (N = 48): comprimento 11,8–19 mm (média = 15,19 mm); largura umeral 3,9–6,3 mm (média = 4,94 mm). Variação de coloração maior quando comparado com outras espécies do gênero, desde espécimes muito negros até espécimes castanho-claros a amarelados.

Etimologia: [*tuberculus*+sufixo adjetivo que indica abundância] - *tuberculus*, do latim, “tubérculo”.

Distribuição: Brasil (BA, ES, MG, RJ & SP) (Figura 33).

Localidade-tipo: Brasil.

Material examinado: 1 ex., *Holótipo* (apenas palpos, tarso e antena), Brasil, Guérin-Méneville coll., Fig. par Guérin-Méneville, Ann. S. E. Fr., 1843, v. VI, 565, IRSN; 1 ex., Brasil, Guérin-Méneville coll., IRSN; 1 ex., Brasil, (ilegível), Hardwich's Bequest, BNHM; 1 ex., Brasil, E. Fleutiaux det., 1904, BNHM; 2 exs., Brasil, E. Fleutiaux coll., MNHN; 2 exs., Brasil, E. Fleutiaux coll., MNHN; 3 exs., Brasil, E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Bahia (BA),

Reed col. (?), J. D. Fry coll. 1905.100, BNHM; 1 ex., Brasil, Espírito Santo (ES), Córrego Itá, W. Zikán col., XI/1955, MNRJ; 2 exs., Brasil, Minas Gerais (MG), E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), coll. générale, J. Chassain det., 2011, MNHN; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Caxambu, A. M. Bello col., X/1993, A. M. Bello coll., FIOCRUZ; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Ipatinga, E. Grossi col., XII/1993, A. M. Bello coll., FIOCRUZ; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Belo Horizonte, R. L. Araújo col., 20/XI/1951, A. Cobos det., IBSP; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Belo Horizonte, R. L. Araújo col., 20/XII/1951, A. Cobos det., 1973, IBSP; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Belo Horizonte, R. L. Araújo col., 20/XII/1951, A. Cobos det., IBSP; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Belo Horizonte, R. L. Araújo col., 20/XII/1951, A. Cobos det., 1967, MZUSP; 2 exs., Brasil, Minas Gerais (MG), Belo Horizonte, R. L. Araújo col., 20/XII/1951, 1 ex., MZUSP; 1 ex. Brasil, Minas Gerais (MG), Belo Horizonte, I. Agron., 05/XII/1956, R. L. Araújo col., P. Pereira det., 1964, MZUSP; 3 exs., Brasil, Minas Gerais (MG), Ipatinga, Horto Onze, 280 m, E & P. Grossi cols., 15/XI/1993-15/XII/1993, Doados por Dr. P. Grossi, MZUSP; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Lavras, Prox. Poço Bonito, F. Z. Vaz-de-Mello col., XII/2000, C. Lopes-Andrade det., 2013, UFV; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Viçosa, F. Z. Vaz-de-Mello col., 8/XI/2000, C. Lopes-Andrade det., 2013, UFV; 4 exs., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Tijuca, E. Gounelle col., XII/1884, Bonneuil coll., IRSN; 1 ex., Brasil, Bonneuil coll., IRSN; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, J. T. Lacordaire coll., E. Fleutiaux det., IRSN; 1 ex., Brasil, Espírito Santo (ES), E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), E. Fleutiaux det., MNHN; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Castelnau, 10-44, J. Chassain det., 2011, MNHN; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Castelnau, 10-44, E. Fleutiaux det., MNHN; 2 exs., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Castelnau, 10-44, MNHN; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Tijuca, E. Gounelle col., XII/1884, coll. générale, E. Fleutiaux det., 189(ilegível), MNHN; 4 exs., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Tijuca, E. Gounelle, XII/1884, E. Fleutiaux coll., MNHN; 1 ex. Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Rio Tijuca, R. Vossien col., MNRJ; 1 ex. Brasil, Rio de Janeiro (RJ), XII/1932, René, MNRJ; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Itatiaia, 700 m, J. F. Zikán col., 26/V/1938, J. F. Zikán coll., MNRJ; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Floresta da Tijuca, C. A. Campos Seabra col., 4/II/1967, Campos Seabra coll., MNRJ; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Corcovado, D. Zajclw col., XI/1955, MNRJ; 1

ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Itatiaia, 800 m, MNRJ; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Floresta da Tijuca, C. A. Campos Seabra col., 14/III/1958, Campos Seabra coll., MNRJ; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Floresta da Tijuca, C. A. Campos Seabra col., 29/I/1957, Campos Seabra coll., MNRJ; 6 exs., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), J. D. Fry coll., 1905.100, BNHM; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), J. D. Fry coll. 1905.100, E. Fleutiaux det. (?), BNHM; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Itatiaia, 850 m, E. Gounelle col., II/1899, J. D. Fry coll. 1905.100, BNHM; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Serra dos Órgãos, C. E. Tottenham coll., 1963-414, BNHM; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Teresópolis, A. M. Bello col., XII/1992, A. M. Bello coll., FIOCRUZ; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Nova Friburgo, E. Grossi col., II/2001, A. M. Bello coll., FIOCRUZ; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Corcovado, D. Zajclw col., 15/II/1952, MZUSP; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Corcovado, D. Zajclw col., 12/III/1952, MZUSP; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Floresta da Tijuca, D. Zajclw col., 1/XII/1954, MZUSP; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Parque Nacional de Itatiaia, 1100 m, M. L. Monné, J. R. Mermudes, H. S. Monné, M. A. Monné cols., 11-14/I/2008, UFRJ; 1 ex., Brazil, São Paulo (SP), Porto Ferreira, área de transição entre os biomas Mata Atlântica e Cerrado, 21°50'37"S 47°25'31,18"W, 1:00 pm, 27/XII/2014, G. Biffi col., MZUSP; 1 ex., Brasil, São Paulo (SP), Piracicaba, C. E. Tottenham coll., 1963-414, BNHM; 1 ex., (Sem localidade), M Sédillot coll, E. Fleutiaux det., MNHN.

Nota sobre o espécime-tipo: O holótipo de *B. tuberculosus* foi descrito por Dalman (1823). No presente trabalho tivemos acesso a esse espécime. Entretanto, o espécime corresponde a uma etiqueta na qual estão colados: um palpo, um tarso e uma antena (Fig.). Essas estruturas, isoladas e em mal estado, não permitem qualquer diferenciação de *B. tuberculosus* (Dalman, 1823) de outras espécies do gênero *Balgus*. Tendo em vista que Dalman fez uma descrição morfológica externa completa de *B. tuberculosus*, criamos a hipótese de que o holótipo na verdade se perdeu e o que restou foi a etiqueta com essas estruturas. Entretanto, não pudemos designar nenhum espécime como neótipo, pois o artigo 75.1 do ICZN não diz que uma parte do holótipo não pode ser considerado um holótipo, e um neótipo só pode ser designado caso o holótipo tenha se perdido, totalmente.

Figura 21. *Balgus tuberculatus* (Dalman, 1823), *holotypus* e etiqueta.

Figura 22. *Balgus tuberosus* (Dalman, 1823): A) *habitus*, vista dorsal; B) *habitus*, vista ventral; C) *habitus*, vista lateral.

Figura 23. *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823): A) espécime vivo, em cima de folha, com antenas e pernas abertas; B) espécime vivo, em cima de folha, com antenas e pernas escondidas

após o inseto se sentir ameaçado, antenas alojadas no acetábulo antenal. Fotografias cedidas por Gabriel Biffi, espécime de Brazil, São Paulo (SP), Porto Ferreira.

Figura 24. *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823): A) cabeça, vista frontal; B) ventrito 5, vista ventral; C) pronoto e élitro, vista dorsal; D) genitália feminina, vista dorsal, ápice voltado para região inferior da página. Escala da genitália feminina: 0,5 mm, demais escalas: 2 mm.

Figura 25. *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823): A) genitália masculina, vista dorsal; B) genitália masculina, vista lateral; C) genitália masculina, vista ventral. O ápice da genitália está voltado para a região inferior da página. Escala: 0,5 mm.

3.1.1. Chave de identificação para as espécies do gênero *Balgus* Fleutiaux, 1920, adaptada das chaves de Bonvouloir (1875) e Chassain & Touroult (2013)

1. Pronoto com um par de tubérculos amarelados capazes de emitir luz esverdeada (bioluminescência). Escleritos laterais torácicos parcialmente visíveis. Olho em vista lateral com superfície ondulada, margem dorsal sinuosa. Tamanho grande (20–26 mm) (Chassain & Touroult, 2013).....*Balgus schnusei* (Figuras 18-19)

1`. Pronoto sem aparato bioluminescente. Escleritos torácicos laterais ocultos sob os élitros. Olho em vista lateral com superfície esférica, margem dorsal não sinuosa. Tamanho de pequeno a médio (7,5–18,7 mm) (Chassain & Touroult, 2013)..... 2

2. Élitros cobertos com tubérculos..... 6

2`. Élitros não cobertos com tubérculos..... 3

3. Ângulos posteriores do pronoto com carena curta e oblíqua (Figura 5B)..... 4
 - 3`. Ângulos posteriores do pronoto sem carena curta e oblíqua..... 5
4. Escutelo carenado. Élitro com um tubérculo suboval, coberto com fortes rugosidades.....*Balgus subfasciatus*
- 4`. Escutelo não carenado. Élitro sem tubérculos.....*Balgus albofasciatus* (Figuras 4-5)
5. Formato do corpo subcilíndrico. Região dorsal e ventral coberta com pubescência moderadamente densa na cabeça e no pronoto, muito mais densa nas faixas dos élitros. Região basal do élitro levemente rugosa, sem estrias elevadas. Tubérculo pronotal anterior ausente. Carena longitudinal do ventrito 5 com três ou quatro dentes longitudinais.....*Balgus eschscholtzi* (Figuras 8-10)
 - 5`. Formato do corpo cilíndrico. Corpo coberto com pubescência, muito densa. Região basal do élitro com cinco estrias elevadas e sem rugosidades transversais. Tubérculo pronotal anterior presente. Carena longitudinal do ventrito 5 com um dente longitudinal.....*Balgus rugosus* (Figuras 15-17)
6. Terço distal do élitro castanho-clara ou amarelado, uma grande mancha negra em 2/3 basal.....7
 - 6`. Terço distal do élitro castanho-escuro a negro, podendo apresentar manchas variadas de coloração amarelada ou castanho-clara, com o ápice sempre negro..... 8
7. Corpo obcônico. Élitro com ápice subarredondado. Ventrito 5 pentagonal, sem carena longitudinal. Depressão longitudinal na região anterior mediana da cabeça continua posteriormente em um sulco longitudinal sobre o vértice, não em formato de “V”.....*Balgus obconicus* (Figuras 13-14)
 - 7`. Corpo subcilíndrico. Élitro com ápice subacuminado. Ventrito 5 triangular, com carena longitudinal. Depressão longitudinal na região anterior mediana da cabeça continua posteriormente em um sulco longitudinal sobre o vértice, em formato de “V”.....*Balgus humilis* (Figuras 11-12)
8. Ventrito 5 com margens sinuosas; fortemente serrilhadas; abruptamente estreitadas da base ao ápice, que é truncado e com ápice curvo. Carena longitudinal do ventrito 5 com dois ou três dentes longitudinais. Pronoto não abruptamente atenuado no terço anterior. Élitro com ápice subacuminado, não se estreitado de forma abrupta.....*Balgus tuberculosus* (Figuras 20-24)
 - 8`. Ventrito 5 sem margens sinuosas; levemente serrilhadas; forte e gradativamente estreitado a partir da base ao ápice, que é truncado, com ápice não curvo. Carena longitudinal do

ventrito 5 com dois dentes longitudinais. Pronoto abruptamente atenuado no terço anterior. Élitro com ápice acuminado, se estreitado de forma abrupta.....*Balgus eganensis* (Figuras 6-7)

3.2. Filogenia

3.2.1. Caracteres morfológicos

A matriz de caracteres contém 54 caracteres: 15 caracteres utilizados no trabalho de Lawrence *et al.* (2007) e Vahtera *et al.* (2009), revisados, modificados em alguns casos, seguindo a terminologia de Lawrence *et al.* (2011), e codificados para as espécies não contempladas por esses autores; e 39 novos caracteres definidos após o estudo morfológico comparativo das espécies do gênero em questão. Os caracteres 21, 22, 25, 27, 30, 31, 41 e 47 tiveram a codificação contingencial aplicada (Serenio, 2007).

01. Sulco subantenal na cabeça: 0. ausente; 1. presente. Modificado de Vahtera *et al.* (2009).

02. Antenômeros VI-X, no macho: 0. serrados; 1. flabelados. Modificado de Lawrence *et al.* (2007).

03. Exposição da maior porção do labro, em relação ao clipeo: 0. exposta: 1. oculta sob o clipeo (ocasionalmente o ápice é visível). Modificado de Vahtera *et al.* (2009).

04. Mentoneira prosternal: 0. inconspícua, pouco distinta; 1. conspicua, bem distinta. Modificado de Vahtera *et al.* (2009).

05. Tubérculos pronotais: 0. ausentes; 1. presentes. Embora, sem dúvida estes tubérculos são de origem múltipla [como *Galbites* Fleutiaux, 1920 (Eucnemidae), 18 das 28 espécies de *Dilobitarsus* Latreille, 1834 (Elateridae: Agrypninae) e *Balgus* Fleutiaux, 1920 (Elateridae:Thylacosterninae)], a sua localização no pronoto sugere que elas se desenvolvem a partir das mesmas regiões do pronoto. Estas regiões são, possivelmente, pontos de fixação muscular (Vahtera *et al.* 2009; Casari, 2013). Modificado de Vahtera *et al.* (2009).

06. Grau de exposição dos escleritos torácicos laterais: 0, escondidos sob os élitros; 1, parcialmente visíveis. Modificado de Vahtera *et al.* (2009).

07. Cavidade dorsal para encaixe do tarso, nas tíbias e formato das tíbias: 0. ausente e tíbias não achatadas dorso-ventralmente; 1. presente e tíbias fortemente achatadas dorso-ventralmente. Modificado de Lawrence *et al.* (2007).

08. Número de esporões apicais na protíbia: 0. dois; 1. zero. Modificado de Lawrence *et al.* (2007).

09. Cobertura de cerdas do corpo: 0. igualmente distribuídas; 1. formando padrões variados nos élitros e no pronoto. Modificado de Vahtera *et al.* (2009).

10. Dente apical lateral nos parâmeros do edeago: 0. presente; 1. ausente. Modificado de Vahtera *et al.* (2009).

11. Comprimento da região apical do lobo mediano em relação a região basal da falobase: 0. aproximadamente do mesmo comprimento; 1. comprimento da região apical do lobo mediano pelo menos o dobro do comprimento da região basal da falobase. Modificado de Vahtera *et al.* (2009).

12. Grau de esclerotização do ovipositor: 0. parcialmente ou fracamente esclerotizado; 1. totalmente esclerotizado. Modificado de Vahtera *et al.* (2009).

13. Relação de comprimento e largura do esternito VIII da fêmea: 0. tão largo quanto longo; 1. mais longo do que largo. Modificado de Vahtera *et al.* (2009).

14. Esclerotização da *bursa copulatrix*: 0. sutil, com um ou mais pequenos escleritos; 1. abundante, com uma ou mais grandes manchas esclerotizadas. Modificado de Lawrence *et al.* (2007).

15. Formato do processo prosternal, em vista ventral: 0. elevado, bífido; 1 uniformemente curvado, acompanhando o contorno da procoxa, com ápice curto, não bífido. Modificado de Vahtera *et al.* (2009).

16. Cabeça: 0. Prognata; 1. Hipognata.

17. Formato do olho em vista lateral: 0. superfície esférica, margem dorsal não sinuosa; 1 superfície ondulada, margem dorsal sinuosa.

18. Coloração dos flabelos antenais : 0. negros; 1. amarelados; 2. castanhos, amarelados nos ápices.

19. Flabelos antenais e suas cerdas no machos: 0. do mesmo tamanho que nas fêmeas; 1. significativamente mais longos nos machos que nas fêmeas (Chassain & Touroult, 2013).

20. Depressão longitudinal na região anterior mediana da cabeça: 0. ausente; 1. presente.

21. Extensão da depressão longitudinal na região anterior mediana da cabeça: 0. não se estende para o vértice, onde é substituído por uma linha sutil e lisa; 1. continua posteriormente em um sulco longitudinal sobre o vértice, não em formato de “V”; 2. continua posteriormente em um sulco longitudinal sobre o vértice, em formato de “V”.

22. Grau de profundidade da depressão longitudinal na região anterior mediana da cabeça: 0. muito profunda; 1. sutil.

23. Projeção da mentoneira prosternal: 0. ligeiramente oblíqua; 1. distintamente oblíqua.

24. Localização do acetábulo antenal: 0. localizado mesalmente no hipômero, acompanhando apenas a parte apical do comprimento da sutura notosternal; 1. localizado mesalmente no hipômero, acompanhando todo o comprimento da sutura notosternal.

25. Tubérculos pronotais: 0. sutis; 1. proeminentes.

26. Tubérculo pronotal anterior: 0. ausente; 1. presente.

27. Tubérculo posterior lateral arredondado do pronoto: 0. não dotada de órgão bioluminescente; 1. dotada de órgão bioluminescente.

28. Carena curta e oblíqua nos ângulo posterior do pronoto: 0. ausente; 1. presente (Figura 5B).

29. Sulco longitudinal mediano do pronoto: 0. ausente; 1. presente.

30. Extensão do sulco longitudinal mediano do pronoto: 0. incompleto, se estende, no máximo, até o 1/2 basal; 1. completo, se estende da base ao ápice ou até muito próximo do ápice.

31. Extensão do acetábulo antenal: 0. não se estende até a região basal próxima ao processo prosternal; 1. se estende até a região basal próxima ao processo prosternal.

32. Profundidade do acetábulo antenal na região basal próxima ao processo prosternal: 0. pouco profunda; 1. muito profunda.

33. Tubérculos dos élitros: 0. ausentes; 1. presentes.

34. Superfície do escutelo: 0. não carenada; 1. carenada.

35. Distância entre as cavidades mesocoxais: 0. maior do que a metade do diâmetro da cavidade mesocoxal, mas menor do que o diâmetro total da cavidade mesocoxal; 1. maior do que o diâmetro da cavidade mesocoxal.

36. Coloração do terço distal do élitro: 0. castanho-escuro a negro; 1. castanho-claro ou amarelado (espécimes com cutícula toda negra foram codificados como “0”).

37. Grande mancha negra em 2/3 basal do élitro: 0. ausente; 1. presente (espécimes com cutícula toda negra foram codificados como “1”).

38. Número de estrias na região basal dos élitros e: 0. zero; 1. quatro; 2. cinco.

39. Formato do ventrito 5: 0. triangular; 1. pentagonal.

40. Carena longitudinal do ventrito 5: 0. ausente; 1. presente.

41. Número de dentes longitudinais presentes na carena longitudinal do ventrito 5: 0. zero; 1. um; 2. dois; 3. três; 4. quatro; 5. cinco.

42. Formato do ápice do ventrito 5: 0. acuminado; 1. truncado, com ápice não curvo; 2. abruptamente truncado e com ápice curvo.

43. Densidade de cerdas do corpo: 0. região dorsal e ventral coberta com poucas cerdas, curtas, esparsas; 1. região dorsal e ventral coberta com pubescência, moderadamente densa na cabeça e no pronoto, esparsa nos élitros; 2. região dorsal e ventral coberta com pubescência moderadamente densa na cabeça e no pronoto, muito mais densa nas faixas dos élitros; 3. Corpo coberto com pubescência, muito densa.

44. Altura do corpo no protórax em relação a altura do corpo no élitro e mesotórax: 0. aproximadamente a mesma; 1. altura no protórax evidentemente menor que a altura no élitro e mesotórax.

45. Formato do corpo: 0. achatado dorsoventralmente; 1. subcilíndrico; 2. cilíndrico; 3. obcônico.

46. Cerdas nos parâmeros: 0. presentes; 1. ausentes.

47. Densidade de cerdas nos parâmeros: 0. muitas cerdas, seis ou mais cerdas; 1. poucas cerdas, no máximo três cerdas.

48. Constrição aproximadamente na metade do comprimento do parâmero: 0. ausente; 1. presente.

49. Formato do ápice do parâmero: 0. acuminado; 1. arredondado.

50. Razão do comprimento da falobase em relação ao parâmero: 0. em torno de 2,5-3 vezes o tamanho do parâmero; 1. em torno de 1,5-2 vezes o tamanho do parâmero; 2. falobase aproximadamente do mesmo comprimento do parâmero.

51. Concavidade da falobase, em vista dorsal: 0. limitada a base da falobase; 1. expandida da base em direção ao ápice, chegando até o limite com os parâmeros.

52. Razão do comprimento do báculo em relação ao coxito: 0. em torno de 4-5,5 vezes o tamanho do coxito; 1. em torno de 6-6,5 vezes o tamanho do coxito.

53. Grau de separação entre os báculos: 0. separados entre si por aproximadamente a largura do próprio báculo; 1. separados entre si por aproximadamente o dobro da largura do próprio báculo; 2. separados entre si por aproximadamente três vezes a largura do próprio báculo.

54. Cerdas nos coxitos: 0. ausentes; 1. presentes na face ventral.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Lisso	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Cusso	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
Bima	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1
B_rugo	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1
B_obco	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	2
B_esch	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1
B_schn	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2
B_tube	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	{1 2}
B_egan	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1
B_humi	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	2
B_albo	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1

	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
Lisso	0	0	?	?	0	0	?	0	?	0	0	?	0	?	0	0	1	0
Cusso	0	0	?	?	1	0	?	0	?	0	1	0	0	?	0	0	0	0
Bima	0	0	?	?	1	1	?	0	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0
B_rugo	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
B_obco	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1
B_esch	1	1	1	1	1	1	0	0	?	0	1	1	1	1	0	1	0	0
B_schn	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1
B_tube	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
B_egan	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0
B_humi	1	1	2	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1
B_albo	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0

	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
Lisso	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
Cusso	1	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0
Bima	1	2	0	1	{3 4}	1	1	0	1	0	0	0	0	?	0	?	?	?
B_rugo	0	2	0	1	1	1	3	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0
B_obco	1	2	1	0	?	0	1	1	3	0	0	0	0	0	0	?	?	?
B_esch	0	0	0	1	{3 4}	1	2	0	1	0	0	0	1	2	1	1	1	0
B_schn	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	1
B_tube	0	2	0	1	{2 3}	2	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0
B_egan	0	2	0	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?
B_humi	1	2	0	1	{1 3 4 5}	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
B_albo	0	1	0	1	{3 4}	1	2	0	1	1	?	1	0	0	1	1	0	0

Tabela 2. Matriz de caracteres morfológicos. Legenda: Lisso - *Lissomus* Dalman, 1824; Cusso - *Cussolenis mutabilis* (Bonvouloir, 1875); Bima - *Pterotarsus bimaculatus* Laporte, 1835; B_rugo - *Balgus rugosus* (Blanchard, 1843); B_obco - *Balgus obconicus* (Bonvouloir, 1875); B_esch - *Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835); B_schn - *Balgus schnusei* (Heller, 1914); B_tube - *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823); B_egan - *Balgus eganensis* (Bonvouloir, 1875); B_humi - *Balgus humilis* (Bonvouloir, 1875); B_albo - *Balgus albofasciatus* (Bonvouloir, 1875).

3.2.2. Parcimônia

Figura 26. Cladograma resultante da análise de máxima parcimônia (MP) de 54 caracteres morfológicos (L=81; CI=0.815; RI=0.746; RC=0.608) com a otimização ACCTRAN dos caracteres morfológicos. Círculos brancos indicam homoplasias, círculos pretos indicam sinapomorfias exclusivas. Os valores entre parênteses indicam os valores de *Bootstrap* (valores menores que 5% foram desconsiderados) não paramétrico e do índice de decaimento, ou índice de *Bremer*. Em notação parentética: (*Lissomus*(*C. mutabilis*(*P. bimaculatus*((*B. obconicus*(*B. humilis*+*B. schmusei*))(*B. eganensis*(*B. tuberculosus*(*B. eschscholtzi*(*B. albofasciatus*+*B. rugosus*)))))))).

Figura 27. Cladograma resultante da análise de máxima parcimônia (MP) de 54 caracteres morfológicos (L=81; CI=0.815; RI=0.746; RC=0.608) com a otimização DELTRAN dos caracteres morfológicos. Círculos brancos indicam homoplasias, círculos pretos indicam sinapomorfias exclusivas. Os valores entre parênteses indicam os valores de *Bootstrap* (valores menores que 5% foram desconsiderados) não paramétrico e do índice de decaimento, ou índice de *Bremer*. Em notação parentética: (*Lissomus*(*C. mutabilis*(*P. bimaculatus*((*B. obconicus*(*B. humilis*+*B. schnusei*))(*B. eganensis*(*B. tuberculosus*(*B. eschscholtzi*(*B. albofasciatus*+*B. rugosus*)))))))).

Figura 28. Consenso estrito dos três cladograma mais parcimoniosos resultante da análise de máxima parcimônia (MP), alinhamento direto por *Tree Alignment*, de 327 caracteres moleculares (L=952), referentes ao rDNA 16S. Os números abaixo e acima dos ramos indicam os valores de *Bootstrap* (valores menores que 5% foram desconsiderados) não paramétrico. Em notação parentética: (*Lissomus*(*B. eschscholtzi* new(*B. tuberculosus*((*C. mutabilis*)(*P. bimaculatus*)(*B. obconicus*)(*B. schnusei*)(*B. eschscholtzi* m2+*B. eschscholtzi* v4+*B. eschscholtzi* v5)(*B. albofasciatus*(*B. eschscholtzi* v11+*B. eschscholtzi* v20))(*B. rugosus*))))).

3.2.3. Inferência bayesiana

Figura 29. Cladograma resultante da análise de inferência bayesiana (BI) de 54 caracteres morfológicos. Os números indicam os valores de probabilidade *a posteriori*. Em notação parentética: (*Lissomus*(*C. mutabilis*(*P. bimaculatus*((*B. eschscholtzi*+*B. albofasciatus*+*B. rugosus*)(*B. eganensis*(*B. tuberculosus*(*B. obconicus*+*B. humilis*+*B. schnusei*)))))).

Figura 30. Cladograma resultante da análise de inferência bayesiana (BI), alinhamento direto por *Tree Alignment*, de 327 caracteres moleculares referentes ao rDNA 16S. Os números indicam os valores de probabilidade *a posteriori*. Em notação parentética: (*Lissomus*(*B. eschscholtzi new*(*B. schnusei*(*B. obconicus*+*B. rugosus*)(*C. mutabilis*(*P. bimaculatus*(*B. tuberculosus*(*B. albofasciatus*+*B. eschscholtzi* Vahtera et al., 2009)))))))).

3.3. Mapas de distribuição

Figura 31. Distribuição geográfica de *Balgus albofasciatus* (Bonvouloir, 1875), *Balgus eganensis* (Bonvouloir, 1875) e *Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835).

Figura 32. Distribuição geográfica de *Balgus obconicus* (Bonvouloir, 1875) e *Balgus humilis* (Bonvouloir, 1875).

Figura 33. Distribuição geográfica de *Balgus rugosus* (Blanchard, 1843).

Figura 34. Distribuição geográfica de *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823), *Balgus subfasciatus* (Bonvouloir, 1875) e *Balgus schnusei* (Heller, 1914).

4. DISCUSSÃO

4.1 Taxonomia

No presente trabalho, todas as espécies do gênero *Balgus* Fleutiaux, 1920, analisadas, se mantiveram válidas: *Balgus albofasciatus* (Bonvouloir, 1875); *Balgus eganensis* (Bonvouloir, 1875); *Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835); *Balgus humilis* (Bonvouloir, 1875); *Balgus obconicus* (Bonvouloir, 1875); *Balgus rugosus* (Blanchard, 1843); *Balgus schnusei* (Heller, 1914); *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823), foram redescritas, assim como o gênero também foi redescrito. A subespécie *B. schnusei cayennensis* Chassain, 2003 **syn. nov.** foi considerada sinônimo de *B. schnusei* (Heller, 1914).

Genitálias masculinas têm sido utilizadas para a distinção de espécies de Thylacosterninae (Chassain & Touroult, 2013) e tem se mostrado uma alternativa e ótimo complemento para a identificação baseada apenas em caracteres morfológicos externos, como classicamente foi utilizado na identificação da subfamília (e.g. Bonvouloir, 1875).

A descrição de genitálias femininas e o uso delas para auxiliar a identificação é pioneira para Thylacosterninae. Entretanto as genitálias femininas de *B. eganensis* e de *B. obconicus* não puderam ser descritas, pelo fato de que o ápice das genitálias femininas, que puderam ser dissecadas, estão danificados, de forma que apenas o báculo pôde ser observado.

Com a descrição das genitálias masculinas de *B. rugosus* e *B. tuberculosus* e femininas de *B. albofasciatus*, *B. eschscholtzi*, *B. humilis*, *B. rugosus*, *B. schnusei* e *B. tuberculosus*, a única espécie sem genitália masculina descrita é *B. subfasciatus* (Bonvouloir, 1875) e as únicas espécies sem genitália feminina descrita são *B. eganensis*, *B. obconicus* e *B. subfasciatus*.

Infelizmente não tivemos acesso a espécimes de *B. subfasciatus*. Mesmo que seja uma espécie, baseado na descrição original, muito próxima a *B. albofasciatus*, nenhuma conclusão ou generalização acerca da taxonomia e filogenia pôde ser feita para essa espécie. Além disso, a larva do gênero continua desconhecida.

4.2. Influência dos métodos e dados utilizados

Os métodos (máxima parcimônia e inferência bayesiana) e dados (morfológicos e moleculares) utilizados influenciaram na resolução da filogenia do gênero em questão, tanto na monofilia de gêneros e espécies, quanto no relacionamento filogenético das espécies, mesmo que alguns padrões tenham se mantido (Figuras 25-29).

Quanto aos dados morfológicos, a diferença do uso de máxima parcimônia (MP) (Figuras 25 e 26) e inferência bayesiana (BI) (Figura 28) não foi muito drástica. As três únicas diferenças nas topologias foram: os relacionamentos dentro dos grupos (*B. eschscholtzi*+*B. albofasciatus*+*B. rugosus*) e (*B. obconicus*+*B. humilis*+*B. schnusei*) tiveram resolução com a máxima parcimônia e não tiveram resolução (politomia) com a inferência bayesiana; as espécies *B. eganensis* e *B. tuberculosus* tiveram localização trocada, quando se compara as duas topologias; e por fim, os grupos (*B. eschscholtzi*+*B. albofasciatus*+*B. rugosus*) e (*B. obconicus*+*B. humilis*+*B. schnusei*) tiveram localização trocada, quando se compara as duas topologias, o que caracteriza o fenômeno de repulsão de ramos longos (*Long-branch repulsion*) (Siddall, 1998).

Ao aplicar as otimizações ACCTRAN e DELTRAN, somente dois caracteres morfológicos diferiram em sua distribuição ao longo do cladograma resultante da análise de máxima parcimônia:

ACCTRAN:

- Clado *B. tuberculosus*(*B. eschscholtzi*(*B. albofasciatus*+*B. rugosus*)): **44(0)**. Altura do corpo no protórax aproximadamente a mesma da altura do corpo no élitro e mesotórax;
- Gênero *Balgus*: **44(1)**. Altura do corpo no protórax evidentemente menor que a altura do corpo no élitro e mesotórax;
- Clado *Pterotarsus bimaculatus*(gênero *Balgus*): **50(0)**. Comprimento da falobase em torno de 2,5-3 vezes o tamanho do parâmero.

DELTRAN:

- Clado (*B. obconicus*(*B. humilis*+*B. schnusei*)): **44(1)**. Altura do corpo no protórax evidentemente menor que a altura do corpo no élitro e mesotórax;
- *B. eganensis*: **44(1)**. Altura do corpo no protórax evidentemente menor que a altura do corpo no élitro e mesotórax;
- Gênero *Balgus*: **50(0)**. Comprimento da falobase em torno de 2,5-3 vezes o tamanho do parâmero.

Os métodos probabilísticos (máxima verossimilhança e inferência bayesiana) sofrem menos com atração dos ramos longos (*Long-branch attraction*) (Felsenstein, 1978; Lewis, 2001; Bergsten, 2005), enquanto que a parcimônia sofre menor repulsão de ramos longos (*Long-branch repulsion*) (Siddall, 1998; Pol & Siddall, 2001). Mesmo que tenha ocorrido repulsão de ramos longos em nossas análises, isso, por si só, não é suficiente para afirmar que a reconstrução por meio de máxima parcimônia é mais correta que a reconstrução por meio de inferência bayesiana.

Por fim, mesmo que a inferência bayesiana tenha uma série de vantagens em relação a máxima parcimônia (vide 2. MATERIAIS E MÉTODOS: 2.5. Análises filogenéticas: 2.5.3 inferência bayesiana), decidimos por dar primazia ao resultado gerado pela máxima parcimônia, pelo simples fato de a resolução da topologia ter sido melhor. Além disso, os valores de probabilidade *a posteriori* do clado (*B. eschscholtzi*+*B. albofasciatus*+*B. rugosus*) e do clado (*B. tuberculosus*(*B. obconicus*+*B. humilis*+*B. schnusei*)) foram muito baixos (0,52 e 0,59, respectivamente) (Figura 29). Mesmo assim, não interpretamos a alocação dos clados (*B. eschscholtzi*+*B. albofasciatus*+*B. rugosus*) e (*B. obconicus*+*B. humilis*+*B. schnusei*), ou a própria filogenia de *Balgus* Fleutiaux, 1920 como bem resolvida.

Quanto aos dados moleculares, a diferença do uso de máxima parcimônia (MP) (Figura 27) e inferência bayesiana (BI) (Figura 29) foi drástica. Sendo que os principais pontos em comum nas topologias são: monofilia de todos os sequenciamentos de *B. rugosus*; as espécies *Pterotarsus bimaculatus* e *Cussolenis mutabilis* terem sido alocados dentro do gênero *Balgus* Fleutiaux, 1920, quebrando a monofilia desse gênero; e a não monofilia entre os sequenciamentos de *B. eschscholtzi*. A análise de máxima parcimônia gerou três politomias (sendo que uma delas inclui sete clados, dando uma péssima resolução ao cladograma), enquanto que ambas as

reconstruções geraram resoluções confusas e improváveis, como a não monofilia de *B. eschscholtzi*, indicando a possibilidade de erros nos métodos moleculares, seja em sequenciamentos anteriores ou nos sequenciamentos realizados no presente trabalho.

Devido a essa enorme incerteza e resolução fraca gerada pelos dados moleculares, preferimos a reconstrução gerada pela máxima parcimônia com dados morfológicos, mesmo que seja essencial, em trabalhos futuros, um novo levantamento de dados, com mais caracteres morfológicos e, principalmente, novos genes sequenciados, principalmente para as espécies em que isso não foi possível (*B. eganensis* e *B. humilis*).

4.3. Monofilia de *Balgus* Fleutiaux, 1920

A monofilia do gênero foi suportada em todas as reconstruções utilizando dados morfológicos, mas em nenhuma reconstrução utilizando dados moleculares (Figuras 25-29).

É importante ressaltar que, no caso da reconstrução por meio de máxima parcimônia com dados moleculares foi gerada uma grande politomia, incluindo *Cussolenis mutabilis* (Bonvouloir, 1875) e *Pterotarsus bimaculatus* Laporte, 1835, o que tornou *Balgus* Fleutiaux, 1920 não monofilético. E no caso da reconstrução por meio de inferência bayesiana com dados moleculares, os clados que incluem *Cussolenis mutabilis* e *Pterotarsus bimaculatus* tiveram valores muito baixos de probabilidade *a posteriori* (0,56 e 0,39, respectivamente), esses dados podem ser indicativos de que a reconstrução de *Balgus* como não monofilético é errônea. Nove sinapomorfias exclusivas suportaram o gênero *Balgus* Fleutiaux, 1920 como monofilético:

- **05(1)**. Tubérculos pronotais presentes;
- **09(1)**. Cobertura de cerdas do corpo formando padrões variados nos élitros e no pronoto;
- **19(1)**. Flabelos antenais e suas cerdas significativamente mais longos nos machos que nas fêmeas;
- **20(1)**. Depressão longitudinal na região anterior mediana da cabeça presente;
- **26(1)**. Tubérculo pronotal anterior presente;
- **30(1)**. Extensão do sulco longitudinal mediano do pronoto completo, se estende da base ao ápice ou até muito próximo do ápice;

- **33(1)**. Tubérculos dos élitros presentes;
- **44(1; ACCTTRAN)**. Altura do corpo no protórax evidentemente menor que a altura do corpo no élitro e mesotórax;
- **50(0; DELTRAN)**. Comprimento da falobase em torno de 2,5-3 vezes o tamanho do parâmero.

4.4. O clado (*B. eschscholtzi*+*B. albofasciatus*+*B. rugosus*)

Esse clado foi suportado e reconstruído em todos os cladogramas com dados morfológicos, mas em nenhuma reconstrução utilizando dados moleculares (Figuras 25-29). O clado (*B. albofasciatus*+*B. rugosus*) foi recuperado por meio de máxima parcimônia com dados morfológicos, suportado por uma única sinapomorfia: **34(0; homoplástico)**. Superfície do escutelo não carenada.

Mesmo que *Balgus subfasciatus* (Bonvouloir, 1875) não tenha sido analisada, sua descrição morfológica é muito parecida com a de *B. albofasciatus*, portanto hipotetizamos que *B. subfasciatus* faça parte desse clado. Cinco sinapomorfias suportaram o clado (*B. eschscholtzi*(*B. albofasciatus*+*B. rugosus*)) como monofilético:

- **22(1)**. Depressão longitudinal na região anterior mediana da cabeça sutil, inconspícua;
- **25(0)**. Tubérculos pronotais sutis;
- **33(0; homoplástico)**. Tubérculos dos élitros ausentes;
- **43(2)**. Região dorsal e ventral coberta com pubescência moderadamente densa na cabeça e no pronoto, muito mais densa nas faixas dos élitros;
- **52(1)**. Comprimento do báculo em torno de 6-6,5 vezes o tamanho do coxito.

O clado (*B. eschscholtzi*(*B. albofasciatus*+*B. rugosus*)) formou um grupo monofilético com *B. tuberculosus*, suportado por três sinapomorfias:

- **32(1; homoplástico)**. Acetábulo antenal na região basal próxima ao processo prosternal muito profundo;

- **44(0; homoplástico; ACCTTRAN)**. Altura do corpo no protórax aproximadamente a mesma da altura do corpo no élitro e mesotórax;

- **51(1)**. Concavidade da falobase, em vista dorsal expandida da base em direção ao ápice, chegando até o limite com os parâmeros.

Por fim, o clado (*B. tuberculosus*(*B. eschscholtzi*(*B. albofasciatus*+*B. rugosus*))) formou um grupo monofilético com *B. eganensis*, suportado por duas sinapomorfias:

- **34(1; homoplástico)**. Superfície do escutelo carenada;

- **37(0; homoplástico)**. Grande mancha negra em 2/3 basal do élitro ausente.

4.5. O clado (*B. obconicus*+*B. humilis*+*B. schnusei*)

Esse clado foi suportado e reconstruído em todas as reconstruções com dados morfológicos, mas em nenhuma reconstrução utilizando dados moleculares (Figuras 25-29). O clado (*B. humilis*+*B. schnusei*) foi recuperado por meio de máxima parcimônia com dados morfológicos, suportado por uma única sinapomorfia: **50(1; homoplástico)**. Comprimento da falobase em torno de 1,5-2 vezes o tamanho do parâmero. Quatro sinapomorfias suportaram o clado (*B. obconicus*+(*B. humilis*+*B. schnusei*)) como monofilético:

- **18(2)**. Flabelos antenais castanhos, amarelados nos ápices;

- **36(1)**. Terço distal do élitro castanho-clara ou amarelado;

- **44(1; DELTRAN, homoplástico)**. Altura do corpo no protórax evidentemente menor que a altura do corpo no élitro e mesotórax.

4.6. O caso de *Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835)

As análises moleculares não recuperaram *B. eschscholtzi* como monofilético. Na máxima parcimônia, dois sequenciamentos dessa espécie (v20 e v11) apareceram como grupo-irmão de *B.*

albofasciatus, os sequenciamentos m2, v4 e v5 de *B. eschscholtzi* apareceram em uma politomia, enquanto que o novo sequenciamento de *B. eschscholtzi*, realizado no presente trabalho, apareceu na base do cladograma, próximo a *Lissomus* e *B. tuberculosus* (Figura 27).

No caso da inferência bayesiana todos os sequenciamentos, anteriores ao do presente trabalho, de *B. eschscholtzi* apareceram como um clado monofilético, grupo-irmão de *B. albofasciatus*. E com essa espécie formam um clado, grupo-irmão de *B. tuberculosus*. O novo sequenciamento de *B. eschscholtzi*, realizado no presente trabalho, apareceu na base, próximo a *Lissomus* e *B. schnusei* (Figura 29).

Esse padrão para os sequenciamentos de *B. eschscholtzi* pode ter sido gerado devido a dois motivos. Os sequenciamentos dessa espécie, tanto os anteriores ao presente trabalho (Vahtera *et al.*, 2009), quanto os realizados agora podem conter erros, tendo em vista que os espécimes utilizados são espécimes de coleções a seco antigas. Para tentar sanar este inconveniente, foi utilizado para as extrações de DNA um protocolo adaptado de Gilbert *et al.* (2007), que utiliza espécimes conservados em via seca.

Na realidade, o que se conhece como *B. eschscholtzi* pode se tratar de um complexo de espécies, não discernível por meio de morfologia externa ou de genitálias. Como *B. eschscholtzi* aparece próximo de *B. albofasciatus*, na maioria das reconstruções, essas duas espécies, e talvez *B. rugosus* e *B. subfasciatus* (não analisada), se tratem de um complexo de espécies, com possível hibridização (Bickford *et al.* 2008).

De qualquer forma, os limites específicos dessas espécies são duvidosos e novos trabalhos, incluindo as espécies ainda não analisadas e novos dados morfológicos e novos sequenciamentos são necessários para um melhor entendimento da taxonomia e filogenia do grupo.

5. CONCLUSÕES

- O gênero *Balgus* Fleutiaux, 1920 foi corroborado como monofilético e redescrito, assim como todas as espécies do gênero analisadas. Todas elas se mantiveram válidas: *Balgus albofasciatus* (Bonvouloir, 1875); *Balgus eganensis* (Bonvouloir, 1875); *Balgus eschscholtzi* (Laporte, 1835); *Balgus humilis* (Bonvouloir, 1875); *Balgus obconicus* (Bonvouloir, 1875);

Balgus rugosus (Blanchard, 1843); *Balgus schnusei* (Heller, 1914); *Balgus tuberculosus* (Dalman, 1823).

- Foi gerada uma chave de identificação para todas as espécies do gênero, inclusive *B. subfasciatus* (Bonvouloir, 1875), com informações da literatura e novas informações e ilustrações, incluindo dados referentes a genitálias masculinas e femininas.

- Os 54 caracteres morfológicos e os dados moleculares referente ao rDNA 16S foram utilizados para as reconstruções filogenéticas, entretanto, os dados moleculares não geraram boas resoluções, e a máxima parcimônia com dados morfológicos gerou o cladograma mais bem resolvido, de forma que foi a reconstrução preferida.

- São necessários novos estudos:

a) taxonômicos que visem *B. subfasciatus* e a descrição de genitálias para espécies em que isso não foi possível. Assim como a larva do gênero, ainda desconhecida, deve ser visada;

b) filogenéticos, em que novos caracteres morfológicos sejam amostrados e, principalmente, que outros genes sejam sequenciados, para as espécies amostradas e não amostradas;

c) que se investiguem a possibilidade de existirem espécies crípticas ou um complexo de espécies envolvendo o clado (*B. eschscholtzi*+*B. albofasciatus*+*B. rugosus*). O próprio limite das espécies e dos gêneros de Thylacosterninae devem ser melhor estudados;

d) que incluíssem a conservação do gênero, além de investigações sobre a bioluminescência, sua evolução e aplicação em biotecnologia.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agnarsson, I. & Miller, J. A. 2008. Is ACCTRAN better than DELTRAN? **Cladistics**, 24: 1-7.

Bergsten, J. 2005. A review of long-branch attraction. **Cladistics**, 21: 163-193.

Bickford, D.; Lohman, D. J.; Sodhi, N. S.; Ng, P. K. L.; Meier, R.; Winker, K.; Ingram, K. K. & Das, I. 2008. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in Ecology and Evolution**, 22(3): 148-155.

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.; Ślipiński, S. A. & Smith, A.B T. Family-group names in Coleoptera (Insecta). **ZooKeys**, 88: 1-972.

Blackwelder, R. E. 1944-1957. Check List of the Coleopterous Insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. **Bulletin United States National Museum**, 185(2): 275-276.

Blanchard, C. E. 1843. Insectes de l'Amérique Méridionale recueillis par Alcide d'Orbigny. *In*: d'Orbigny, A. **Voyage dans l'Amérique méridionale**. Paris, Chez V. Levrault. v. 6, pt. 2., p. 146-147.

Bocakova, M.; Bocak, L.; Hunt, T.; Teravainen, M. & Vogler, A. P. 2007. Molecular phylogenetics of Elateriformia (Coleoptera): evolution of bioluminescence and neoteny. **Cladistics**, 23: 477-496.

Bonvouloir, H. 1875. Monographie de la Famille des Eucnémides. (4 cahier). **Annales de la Société Entomologique de France**, ser. 4, 10(partie supplémentaire) : 561-907.

Branham, M. A. 2011. 4.15. Lampyridae Latreille, 1817. *In*: Leschen, R. A. B.; Beutel, R. G. & Lawrence, J. F. (Ed.) Coleoptera, beetles. Volume 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim). *In*: Kristensen, N. P. & Beutel, R. G. (Ed.) **Handbook of zoology. A natural history of the phyla of the animal kingdom. Volume IV. Arthropoda: Insecta. Part 38**. Berlin, Walter de Gruyter. p. 141-148.

- Branham, M. A. & Wenzel, J. W. 2000. The evolution of bioluminescence in Cantharoids (Coleoptera: Elateroidea). **Florida Entomologist**, 84(4): 565-586.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics**, 10: 295-304.
- Brower, A. V. Z. & de Pinna, M. C. C. 2012. Homology and errors. **Cladistics**, 28: 529-538.
- Brower, A. V. Z. & de Pinna, M. C. C. 2013. About nothing. **Cladistics**, 1-7.
- Calder, A. A. 1996. **Click Beetles: Genera of Australian Elateridae (Coleoptera)**. In: Monographs of Invertebrate Taxonomy. Collingwood, CSIRO Publishing. 401p.
- Calder, A. A.; Lawrence, J. F. & Trueman, J. W. H. 1993. *Austrelater*, gen nov. (Coleoptera: Elateridae), with description of the larva and comments on elaterid relationships. **Invertebrate Taxonomy**, 7: 1349-1394.
- Carpenter, J. M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. **Cladistics**, 4: 291-296.
- Casari, S. A. 2013. New species of *Dilobitarsus* Latreille with tetra-tuberculated pronotum (Coleoptera, Elateridae, Agrypninae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 57(4): 377-391.
- Chassain, J. 2003. *Balgus schnusei* (Heller) *cayennensis*, sous-espèce nouvelle d'Élateride de la faune de Guyane Française (Coleoptera, Elateridae, Thylacosterninae). **Revue Française d'Entomologie (Nouvelle Serie)**, 25(2): 81-84.
- Chassain, J. & Touroult, J. 2010. Les Élatérides de Guyane (Coleoptera, Elateridae). **Le Coléoptériste: Coléoptères de Guyane**, 2: 14-30.

Chassain, J. & Touroult, J. 2013. Les espèces guyanaïses des genres *Balgus* Fleutiaux et *Pterotarsus* Guérin-Ménéville avec description de deux espèces nouvelles. **Le Coléoptériste: Coléoptères de Guyane**, 7: 73-86.

ChromasPro version 1.6 (2012). South Brisbane, Queensland Technelysium Pty Ltd.

Cobos, A. 1961. Sobre la posición sistémica del género *Potergus* Bonvouloir y revisión de las categorías supragenericas de la familia Throscidae (Coleoptera). **Bulletin de l'Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique**, 37 (35): 1-6.

Costa, C. 1975. Systematics and evolution of the tribes Pyrophorini and Heligmini, with description of Campyloxeninae, new subfamily (Col. Elat.). **Arquivos de Zoologia São Paulo**, 26: 49-190.

Costa, C. 1982. *Pyrearinus termitiluminans*, sp.n, with description of the immature stages (Coleoptera, Elateridae, Pyrophorini). **Revista Brasileira de Zoologia**, 1: 23-30.

Costa, C. 1984a. Note on the bioluminescence of *Balgus schnusei* (Heller, 1974) (Trixagidae, Coleoptera). **Revista brasileira de Entomologia**, 28(4): 397-398.

Costa, C. 1984b. On the systematic position of *Hifo* Candeze, 1881 (Elateridae, Coleoptera). **Revista Brasileira de Entomologia**, 28: 399-402.

Costa, C.; Vanin, S. A. & Casari-Chen, S. A. 1988. **Larvas de Coleoptera do Brasil**. São Paulo, Museu de Zoologia – USP. 282p.

Costa, C. 2000: Estado de conocimiento de los Coleoptera Neotropicales. In: Martín-Piera, F.; Morrone J. J. & MELIC A. (Ed.) **Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PriBES 2000**. Zaragoza, Sociedad Entomologica Aragonesa . p. 99-114. (Monografías Tercer Milênio, SEA, Zagaroza, 2).

Costa, C.; Lawrence, J. F. & Policena Rosa, S. 2010. 4.7. Elateridae Leach, 1815. *In*: Leschen, R. A. B.; Beutel, R. G. & Lawrence, J. F. (Ed.) Coleoptera, beetles. Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim). *In*: Kristensen, N. P. & Beutel, R. G. (Eds.) **Handbook of zoology. A natural history of the phyla of the animal kingdom. Volume IV. Arthropoda: Insecta. Part 38.** Berlin, Walter de Gruyter. v.2 p. 75-103.

Costa, C. & Zaragoza-Caballero, S. 2010. 4.13. Phengodidae LeConte, 1861. *In*: Leschen, R. A. B.; Beutel, R. G. & Lawrence, J. F. (Ed.) Coleoptera, beetles. Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim). *In*: Kristensen, N. P. & Beutel, R. G. (Eds.) **Handbook of zoology. A natural history of the phyla of the animal kingdom. Volume IV. Arthropoda: Insecta. Part 38.** Berlin, New York: Walter de Gruyter. v.2, p. 126-135.

Crowson, R. A. 1955. **The Natural Classification of the Families of Coleoptera.** , London, Nathaniel Lloyd. 187p.

Crowson, R. A. 1961. On some new characters of classificatory importance in adult of Elateridae (Coleoptera). **Entomologist's Monthly Magazine**, 96: 158-161.

Dalman, J. W. 1823. **Analecta entomologica.** 104p. Holmiae. 4 pis. [From Horn.]

Darriba, D.; Taboada, G.L.; Doallo, R. & Posada, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. **Nature Methods**, 9(8): 772.

Dejean, P. F. M. A. 1837. **Catalogue des coléoptères de la collection de M. le comte Dejean.** 3.ed., revue, corrigée et augmentée. Paris, Mequignon-Marvis. livr. 5, p. 385-503.

Dollo, L. 1893. Les Lois de l' évolution. **Bulletin de la Société Belge de Géologie de Paléontologie & d'Hydrologie**, 7: 164-166.

Douglas, H. 2011. Phylogenetic relationships of Elateridae inferred from adult morphology, with special reference to the position of Cardiophorinae. **Zootaxa**, 2900: 1-45.

- Drummond, A. J. & Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis sampling trees. **BMC Evolutionary Biology**, 7: 214.
- Efron, B. 1979. Bootstrap methods: Another look at the jackknife. **Annals of Statistics**, 7: 1-26.
- Emden, F. I. van 1932. Die Larven der Callirhipis, eine mutmassliche Cerophtyum-Larve und Familien-Bestimmungstabelle der Larven der Malacodermata-Sternoxia Reiche. **Annales de la Société Entomologique de Belgique**, 72: 199-259.
- Eschscholtz, J. F. 1829. Eintheilung der Elateriden in Gattungen. **Entomologisches Archiv**, Jena, 2: 31-35.
- Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. **Systematic Zoology**, 18: 374-385.
- Farris, J. S.; Albert, V. A.; Källersjö, M.; Lipscomb, D. & Kluge, A. G. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. **Cladistics**, 12: 99-124.
- Felsenstein, J. 1978. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. **Systematic Zoology**, 27: 401-410.
- Felsenstein, J. 1983. Parsimony in Systematics: Biological and Statistical Issues. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 14: 313-333.
- Felsenstein, J. 2004. **Inferring Phylogenies**. Sunderland, Mass., Sinauer Associates. 681p.
- Fleutiaux, E. 1902. Essai d'une classification des Melasidae (Eucnemidae des auteurs). **Annales de la Société Entomologique de France**, 70: 636-664.

Fleutiaux, E. 1918. Noms nouveaux pour quatre genres de Melasidae (Col.). **Bulletin de la Société entomologique de France**, (1918): 59.

Fleutiaux, E. 1920. Études sur les Melasidae (Coleoptera Serricornia). **Annales de la Société Entomologique de Belgique**, 60: 93-104.

Fleutiaux, E. 1921. Études sur les Melasidae (Coleoptera Serricornia). **Annales de la Société Entomologique de Belgique**, 61: 23-41.

Fleutiaux, E., 1925. Coup d'oeil sur les espèces du Genre *Cussolenis* (Melasidae) et Descriptions de Trois Formes Nouvelles. In: Lesne, P. (Ed.). **Encyclopedie Entomologique, Coleoptera: Études sur les Insectes Coléoptères**. Paris, Lechevalier. vol. 1, Fasc. 2. p 85-90.

Fleutiaux, E., 1926. Note rectificative sur certains elatérides (Col.). **Bulletin de la Société entomologique de France**, (1926) :1-161.

Gardner, J. C. M. 1936. A larva of the subfamily Balginae (Col., Elateridae). **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, 5(1): 30-32.

Gilbert, M.T.P; Moore, W.; Melchior, L. & Worobey, M. 2007. DNA Extraction from Dry Museum Beetles without Conferring External Morphological Damage **PLoS ONE** 2(3): 1-4.

Girard, C.; Costa, C. & Rosa, S. P. 2007. Présence insolite de larves et de nymphes de *Tetralobus* (Coleoptera : Elateridae), dans des termitières mortes de *Macrotermes* (Isoptera): données sur la morphologie et la bionomie de larves et de nymphes de trois espèces. **Annales de la Société Entomologique de France**, 43(1): 49-56.

Goloboff, P. A. 1993. Estimating Character Weights During Tree Search. **Cladistics**, 9: 83-91.

Goloboff, P. A.; Carpenter, J. M.; Arias, J. S. & Esquivel, D. R. M. 2008. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics**, 24: 1-16.

Goloboff, P.; Farris, S. & Nixon, K. 2000. **TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA)** ver. 1.1. Tucumán, Published by the authors.

Gould, S. J. 1970. Dollo on Dollo's law: Irreversibility and the status of evolutionary laws. **Journal of the History of Biology**, 3(2): 189-212.

Guérin-Méneville, F. E. 1829. **Iconographie du règne animal de G. Cuvier**. Insectes, 1829-1838. Paris, J. B. Baillieri. v. 7. 576p.

Guérin-Méneville, F. E. 1843. Revue critique de la tribu des eucnémides. **Annales de la Société Entomologique de France**, 2(1): 163-199.

Hauser, D. L. & Presch, W. 2005. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. **Cladistics**, 7 243-265.

Hayek, C. M. F. von. 1973. A reclassification of the subfamily Agrypninae (Coleoptera: Elateridae). **Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology**, (Supplement 20):1-309.

Heller, K. M. 1914. Ein neuer Eucnemide aus Peru (Col.). **Entomologische Mitteilungen**, 3(3): 73-74.

Huelsenbeck, J. P.; Larget, B.; Miller, R. E. & Ronquist, F. 2002. Potential applications and pitfalls of Bayesian inference of phylogeny. **Systematic Biology**, 51(5): 673-688.

Horn, W. & Kahle, I. 1935. Über entomologische Sammlungen, Entomologen & Entomomuseologie: Ein Beitrag zur Geschichte der Entomologie. **Entomologische Beihefte aus Berlin-Dahlem**, 14: 46.

Hunt, T.; Bergsten, J.; Levkanicova, Z.; Papadopoulou, A.; St. John, O.; Wild, R.; Hammond, P. M.; Ahrens, D.; Balke, M.; Caterino, M. S.; Gómez-Zurita, J.; Ribera, I.; Barraclough, T. G.; Bocakova, M.; Bocak, L. & Vogler, A. P. 2007. A Comprehensive Phylogeny of Beetles Reveals the Evolutionary Origins of a Superradiation. **Science**, 318: 1913-1916.

Kasap, H. & Crowson, R.A. 1975. A comparative anatomical study of Elateriformia and Dascilloidea (Coleoptera). **Transactions of the Royal Entomological Society**, 126(4): 441-495.

Kundrata, R. & Bocak, L. 2011. The phylogeny and limits of Elateridae (Insecta, Coleoptera): is there a common tendency of click beetles to soft-bodiedness and neoteny? **Zoologica Scripta**, 40(4): 364-378.

Kundrata, R.; Bocakova, M. & Bocak, L. 2014. The comprehensive phylogeny of the superfamily Elateroidea (Coleoptera: Elateriformia). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 76: 162-171.

Lameere, A. 1900. Notes pour la classification des Coléoptères. **Annales de la Société Entomologique de Belgique**, 44: 355-377.

Laporte, F. L. N. C. [Comte de Castelnau] 1835. Études entomologiques, ou descriptions d'insectes nouveaux et observations sur la synonymie. **Revue Entomologique**, 3: 157-181.

Latreille, P. A. 1829. **Les crustacés, les archnides et les insectes, distribués en famille naturelles, ouvrage formant les tomes 4 et 5 de celui de M. le Baron Cuvier sur le Règne animal**. 2.ed. Paris, Roret. v. 1, 584p.

Latreille, P. A. 1834. Distribution méthodique et naturelle des genres de diverses tribus d'insectes coléoptères, de la famille des serricornes. **Annales de la Société Entomologique de France**, 3: 113-170.

Lawrence, J. F. 1988. Rhinorhipidae, a new beetle family from Australia, with comments on the phylogeny of Elateriformia. **Invertebrate Taxonomy**, 2(1987): 1-53.

- Lawrence, J. F.; Muona, J.; Teräväinen, M.; Ståhls, G. & Vahtera, V. 2007. *Anischia, Perothops* and the phylogeny of Elateroidea (Coleoptera: Elateriformia). **Insects Systematic and Evolution**, 38: 205-39.
- Lawrence, J. F.; Ślipiński, A.; Seago, A. E.; Thayer, M. K.; Newton, A. E. & Marvaldi, A. E. 2011. Phylogeny of the Coleoptera Based on Morphological Characters of Adults and Larvae. **Annales Zoologici**, 61(1): 1-217.
- Lenko, K. & Papavero, N. 1996. **Insetos no folclore**. 2.ed. São Paulo, Ed. Plêiade/FAPESP. 468p.
- Lewis, P. O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. **Systematic Biology**, 50(6): 913-925.
- Liò, P. & Goldman, N. 1998. Models of Molecular Evolution and Phylogeny. **Genome Research**, 8: 1233-1244.
- Lucas, P. H. 1857. Entomologie. *In*: Castelnau, F. **Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amerique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para; exécutée par ordre du Gouvernement français pendant les années 1843 a 1847, sous la direction du Comte Francis de Castelnau**, Paris, Chez P. Bertrand. 204p., 18 pls. [According to Sherborn & Woodward =1859.]
- Muona, J. 1987a. The phylogeny of Elateroidea (Coleoptera), or which tree is the best? **Cladistics**, 9: 413-426.
- Muona, J. 1987b. The generic names of the beetle family Eucnemidae (Coleoptera). **Entomologica Scandinavica**, 18:79-92.

Muona, J. 1993. Review of the phylogeny, classification and biology of the family Eucnemidae (Coleoptera). **Entomologica Scandinavica**, 44 (Supl.):1-133.

Muona, J. 2010. 4.5. Eucnemidae Eschscholtz, 1829. *In*: Leschen, R. A. B.; Beutel, R. G. & Lawrence, J. F. (Eds.) Coleoptera, beetles. Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim). *In*: Kristensen, N. P. & Beutel, R. G. (Eds.) **Handbook of zoology. A natural history of the phyla of the animal kingdom. IV. Arthropoda: Insecta. Part 38**. Berlin, Walter de Gruyter. v.2, p. 61-69.

Nylander, J. A. A.; Ronquist, R.; Huelsenbeck, J. P. & Nieves-Aldrey, J. L. 2004. Bayesian phylogenetic analysis of combined data. **Systematic Biology**, 53(1): 47-67.

Nixon, K.C. 2002. **Winclada**, ver.1.0. Distribuído pelo autor. Ithaca, Nixon & Carpenter, 1993.

Pfeiffer, I.; Volkel, I.; Taubert, H. & Brenig, B. 2004. Forensic DNA-typing of dog hair: DNA-extraction and PCR amplification. **Forensic Science International**, 141: 149-151.

de Pinna, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, 7: 367-394.

Pol, D & Siddall, M. E. 2001. Biases in Maximum Likelihood and Parsimony: A Simulation Approach to a 10-Taxon Case. **Cladistics**, 17: 266-281.

Posada, D. & Buckley, T. R. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. **Systematic Biology**, 53(5): 793-808.

Rambaut, A. 2012. **FigTree: Tree Figure Drawing Tool**, version 1.4.0. Disponível em: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> Acesso em 19 nov. 2013.

Redford, K. H. 1982. Prey attraction as a possible function of bioluminescence in the larvae of *Pyrearinus termitilluminas* (Coleoptera, Elateridae). **Revista Brasileira de Zoologia**, 1(1): 31-34.

Ribak, G. & Weihs, D. 2011. Jumping without using legs: The jump of the Click-Beetles (Elateridae) is morphologically constrained. **PLoS ONE**, 6(6): 1-7.

Ronquist, F. 2004. Bayesian inference of character evolution. **Phylogenetics Series**, 19(9): 475-481.

Ronquist, F. R. & Huelsenbeck, J. P. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. **Bioinformatics**, 19(12): 1574-1575.

Rosa, S. P. & Costa, C. 2013. Description of the larva of *Alampoides* Alychnus (Kirsch, 1873), the first Known species with bioluminescent immatures in euplinthini (elateridae, agrypninae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, 53(22):301-307.

Sambrook, J. & Russell, D. W. 2001. **Molecular Cloning: A Laboratory Manual**. 3.ed. New York, Cold Spring Harbor Laboratory Press. 2100p.

Schenkling, S. 1928. Pars 96. Melasidae. In: Schenkling, S. (Ed.). **Coleopterorum Catalogus**. Berlin, W. Junk. 10p.

Schneider, H. 2007. **Métodos de análise filogenética: um guia prático**. 3.ed. Ribeirão Preto, Holos Editora e Sociedade Brasileira de Genética. 200p.

Sereno, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, 23: 565-587.

Sharp, D. & Muir, F. 1912. XI. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, 60: 477-642.

Simon, S.; Frati, F.; Beckenbach, A.; Crespi, B.; Liu, H. & Flook, P. 1994. Evolution, weighting and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. **Annals of the Entomological Society of America**, 87: 651-701.

Siddall, M. A. 1998. Success of Parsimony in the Four-Taxon Case: Long-Branch Repulsion by Likelihood in the Farris Zone. **Cladistics**, 14: 209-220.

Slipinski, S. A.; Leschen, R. A. B. & Lawrence, J. F. 2011. Order Coleoptera Linnaeus, 1758. **Zootaxa**, 3148:203-208. (Zhang, Z. Q. (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness).

Swofford, D. L. 2002. **PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods)**, version 4.0b10. Sunderland, MA., Sinauer and Associates.

Tanner, V. M. A. 1927. Preliminary study of the genitalia of female Coleoptera. **Transactions of the American Entomological Society**, 53 (1): 5-55.

Vanin, S.A. & Ide, S. 2002. Classificação comentada de Coleoptera. *In*: Costa, C.; Vanin, S.A.; Lobo, J.M. & Melic, A. (Ed.) **Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática PrIBES 2002**. Zaragoza, Sociedad Entomologica Aragonesa. p. 193-205. (Monografías Tercer Milênio, 2).

Vahtera, V.; Muona, J. & Lawrence, J. F. 2009. Phylogeny of Thylacosterninae (Coleoptera, Elateridae). **Cladistics**, 25: 147-160.

Varón, A. 2008. **Simple Analysis with the Graphical User Interface of POY**. Disponível em: <http://www.amnh.org/our-research/computational-sciences/research/projects/systematic-biology/poy/poy-4.0-tutorials>

Varón, A.; Lucaroni, N.; Hong, L. & Wheeler, W. C. 2011. **POY 5.0. Black Sabbath Development build 6ed6dd92b5f3 R.C.** New York, American Museum of Natural History. (Documentation - L. M. Crowley, M. Cevasco, J. S. S. Denton).

Wheeler, W.; Arango, C. P.; Grant, T.; Janies, D.; Varón, A.; Aagesen, L.; Faivovich, J.; D'Haese, C.; Smith, W. L. & Giribet, G. 2006. **Dynamic homology and phylogenetic systematics: A unified approach using POY.** New York, American Museum of Natural History. 373p.

Wright, A. P. M. & Hills, D. M. 2014. Bayesian Analysis Using a Simple Likelihood Model Outperforms Parsimony for Estimation of Phylogeny from Discrete Morphological Data. **PLoS ONE**, 9(10): 1-6.

Zaragoza-Caballero, S. & Hernández, C. X. P. 2014. **Sinopsis de la familia Phengodidae (Coleoptera): trenecitos, bigotudos, glow-worms, railroad-worms o besouros trem de ferro.** México, Distrito Federal, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. 130p.

7. ANEXOS

7.1. Histórico taxonômico de *Pterotarsus* Guérin-Méneville, 1829

O histórico taxonômico do gênero *Pterotarsus* Guérin-Méneville, 1829 também é conturbado: A primeira espécie descrita do gênero *Pterotarsus* foi *Pterotarsus histrio* (Guérin-Méneville, 1829). Posteriormente Latreille (1834) redefiniu o gênero, incluindo *P. histrio* e *Melasis tuberculosa* Dalman, 1823, que transferiu para o gênero *Pterotarsus*, passando a se chamar *P. tuberculatus* (Dalman, 1823), além disso, cogitou que *P. inaequalis* Eschscholtz, 1829 poderia se tratar na verdade de *P. tuberculatus*. As espécies do gênero *Galba* Latreille, 1829 foram transferidas para o gênero *Pterotarsus* por Fleutiaux (1921). Apesar disso, o mesmo autor havia renomeado o gênero *Galba* como *Galbites* Fleutiaux, 1918, devido a uma pré-ocupação de

Galba como um gênero de crustáceo (aspecto que o próprio Fleutiaux não levou em consideração quando transferiu estas espécies). Recentemente Muona (1987b) retornou essas espécies para *Galbites*. Ao fazer isso, as espécies do gênero *Lysothyreus* Bonvouloir, 1875, que era um subgênero de *Pterotarsus* criado por Bonvouloir (1875) e elevado a gênero por Fleutiaux (1920), puderam ser incluídas novamente em *Pterotarsus*, compondo este gênero atualmente (Muona, 1987b). Devido ao trabalho de Latreille (1834), é extensivamente encontrado na literatura o nome *Pterotarsus* Latreille, 1834 para este gênero (e.g. Fleutiaux, 1920; Schenkling, 1928; Blackwelder, 1957; Chassain, 2003; Vahtera *et al.*, 2009). Alguns autores (e.g. Calder *et al.*, 1993; Blanchard *et al.*, 2011) utilizam a forma *Pterotarsus* Guérin-Méneville, 1829, enquanto que outros (e.g. Latreille, 1834; Laporte, 1835; Guérin-Méneville, 1843; Bonvouloir, 1875) usam ainda a forma *Pterotarsus* Eschscholtz, 1829. No presente trabalho optamos por utilizar *Pterotarsus* Guérin-Méneville, 1829, devido à lei de prioridade do ICZN. O gênero *Galbites* pode ser facilmente diferenciado dos gêneros da subfamília Thylacosterninae pelo sulco antenal, localizado lateralmente no hipômero em *Galbites* (Figura 4D), enquanto que os gêneros de Thylacosterninae possuem acetábulo antenal, localizado mesalmente no hipômero, acompanhando a sutura notosternal (Figura 4A, B).

7.2. Tradução da descrição original de *Balgus subfasciatus* (Bonvouloir, 1875)

5. *P. subfasciatus*.

(Pl. 40, Fig. 8.)

Subcylindricus, postice tantum attenuatus ; capite pronotoque obscure rufo-brunneis ; elytris nigro-piceis, utrinque ante medium ad suturan vitta extus obliqua fortiter flexuosa, alteraque marginali postice intus recurva rufo-ferrugineis notatis; capite sat fortiter dense punctato; fronte media sulcata; antennis dilute ferrugineis; pronoto latitudine brevior, fortiter tuberculato, tuberculo medio basali postice subacuminato, basi utrinque carinato; scutello postice attenuato; elytris apice subacuminatis; abdominis segmento ultimo subtriangulari, apice subacuminato, carina longitudinali postica 4-dentata notato.

Comp. 42 mm

Corpo bastante alongado, subcilíndrico, bastante atenuado apenas em seu quarto posterior, marrom-escuro na cabeça e no pronoto, élitros também marrom-prateados na base e depois mais escuros no resto da superfície, marcados acima da metade, com uma faixa bastante estreita de cor marrom-clara indo da sutura para fora até um terço da largura do élitro e depois abruptamente curvada para trás até abaixo da metade, curvando-se em V para se juntar com a borda externa ligeiramente acima do meio, apresentando ainda uma outra faixa da mesma cor saindo da parte de cima da metade, seguindo a borda externa até o quarto posterior do élitro e curvada para dentro até a sutura, mas não chega a atingir ela, de modo a formar, com a faixa oposta, uma espécie de ferradura de cavalo. Coberto com pubescência amarelada pouco densa. Cabeça bastante fortemente e densamente pontuada, marcada no meio com um sulco menos profundo do que em *B. tuberculosus*, no entanto ainda muito notável, que se estende na parte posterior para o vértice. Epistoma sensivelmente mais estreitado na base, não maior do que o espaço entre esta e o olho. Antenas de cor ferruginosa-claras, com seu primeiro segmento mais escuro; os segmentos flabelados são tão compridos quanto os de *B. tuberculosus*. Pronoto notavelmente menos longo do que largo, ligeiramente reduzido a partir da base até o ápice, com sua borda lateral flexionada, levemente sinuosa; coberto com tubérculos, como em *B. tuberculosus*, apenas o mediano basal mais proeminente e sobretudo muito mais acuminado na parte posterior, apresentando de cada lado, em cima dos ângulos posteriores, uma pequena carena oblíqua para dentro, bem distinta, que não é encontrada em nenhuma das espécies acima referidas; com pontuação bastante forte e densa. Escutelo um pouco subcordiforme, fortemente atenuado da base até o ápice com uma carena mediana separada. Élitros estreitados em seu quarto posterior e subacuminados no final; marcados na base, de cada lado da sutura, com uma protuberância suboval coberta com fortes rugosidades; apresentando também para fora dessa última algumas rugosidades distinguíveis; marcados, perto do meio, com duas pequenas depressões, muito leves, mas sem traço de tubérculos distinguíveis; marcados com pontos bastante densos ao longo da sutura e da borda externa, menos densamente pontuados sobre o resto da superfície. Parte ventral do corpo de um tom preto-breu, coberta com uma pubescência cinza bastante densa; marcada com uma pontuação bastante notável e moderadamente densa sobre as propleuras, assim como no mesosterno e no metasterno, menos notável e mais densa sobre o prosterno, ainda mais fina e mais densa no abdômen; último segmento abdominal em triângulo invertido, não sinuoso nos lados, que são um

pouco serrilhados, e terminando em uma ponta truncada na parte posterior; marcada na sua metade posterior com uma carena longitudinal formando quatro pequenos dentes antes da extremidade. Pernas de cor ferruginosa, tarsos mais claros.

Sem falar da ausência de tubérculos na metade posterior dos élitros, este inseto é fácil de distinguir de todos os anteriores pelas carenas na base do pronoto e a coloração bem especial dos élitros.

O único exemplar macho que tenho vem da Colômbia.

7.3. Material examinado do *Outgroup*

***Pterotarsus bimaculatus* Laporte, 1835**

Material examinado: 1 ex., Brasil, Amazonas (AM), Manaus, BR AM-010, Km 24, A. Pamplona col., 19/VIII/1993, armadilha luminosa, S. A. C. Chen det., 1995, Doado por R. Andreazze, Emprapa-CPAA, Projeto SNIPT, 10/VIII/1995, MZUSP; 1 ex., Brasil, Espírito Santo (ES), Linhares, Parque Sooretama, F. M. Oliveira, col., X/1963, C. A. Campos Seabra coll., MZUSP; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Unaí, Faz. Bolívia, 22-24/X/1954, A. Cobos det., 1967, IBSP; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Rio Doce, 19°45'48"S, 42°37'54"W, L. Migliore col. 18-21/IX/2010, MZUSP; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Corcovado, D. Zajclw col., 15/II/1952, MZUSP; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Corcovado, D. Zajclw col., 25/XII/1953, MZUSP; 1 ex., Brasil, Rio de Janeiro (RJ), Rio de Janeiro, Corcovado, Alvarenga & Seabra cols., XII/1970, A. Cobos det., 1974, MZUSP; 1 ex., Brasil, Pará (PA), Tiriós, Alto Paru D'Oeste, Machado & Pereira cols. I-II/1963, MZUSP; 1 ex., Brasil, São Paulo (SP), Fac. Medicina, S. B. Pessoa col., IV/1944, A. Cobos det., 1972, IBSP; 1 ex., Brasil, São Paulo (SP), Serra da Cantareira, K. Lenko col., VIII/1959, A. Cobos det., 1961, MZUSP.

***Cussolenis mutabilis* (Bonvouloir, 1875)**

Material examinado: 1 ex., fêmea, Austrália, Queensland, Far North Queensland, Gordonvale, Little Mulgrave via Gordonvale, A & M. Walford-Huggins col., 12/XI/1969, Genitália prep. E-

2050, A. Calder, 1987 93, CSIRO; 1 ex., Austrália, Queensland, North Queensland, Paluma, Ewan Road, 8/I/1967, A. Calder det., 1993, Specimen figured A. Calder, 1993, J. G. Brooks Bequest, 1976, CSIRO; 1 ex., macho, Austrália, Queensland, North Queensland, Paluma, Dam Road, J. G. Brooks col., 16/XII/1971, Genitalia prep. E-2051, A. Calder, 1987 93, CSIRO; 1 ex., Austrália, Queensland, North Queensland, Cairns, Whitfield, J. G. Brooks col., 2/II/1971, J. G. Brooks Bequest, 1976, armadilha luminosa, CSIRO; 1 ex., Austrália, Queensland, North Queensland, Kuranda, 335m (top of the range), 15-31/I/2004, CSIRO; 1 ex., Austrália, Queensland, North Queensland, Kuranda, 21/XII/1987, J. Hasenpusch, CSIRO; 1 ex., Austrália, Queensland, North Queensland, Cardstone, XI/1966, K. H. (?), CSIRO; 1 ex., Austrália, Queensland, North Queensland, Cardstone, 2/IV/1967, J. G. Brooks col., CSIRO; 1 ex., macho, Austrália, Queensland, North Queensland, 3/I/1967, Genitalia prep. E-2028, A. Calder, 1987 92, J. G. Brooks Bequest, 1976, CSIRO; 1 ex., Austrália, Queensland, North Queensland, Paluma, 2km SE, 17/I/1970, Britton & Misko cols., armadilha luminosa, CSIRO.

***Lissomus* Dalman, 1824**

Material examinado: 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Poços de Caldas, J. J. Ferraciolli col., 2/I/1954, Coleção Ferraciolli, MZUSP; 1 ex., Brasil, Minas Gerais (MG), Poços de Caldas, J. J. Ferraciolli col., 14/I/1954, Coleção Ferraciolli, MZUSP; 2 exs.; Brasil, Santa Catarina (SC), Rio Vermelho, R. von Diringshoffen col., I/1958, MZUSP; 1 ex., Brasil, Santa Catarina (SC), Timbó, R. von Diringshoffen col., I/1959, MZUSP; 1 ex., Brasil, São Paulo (SP), São Sebastião, Altair Pereira da Silva col., 11/V/1955, Coleção Ferraciolli, MZUSP; 1 ex., Brasil, São Paulo (SP), São Sebastião, Altair Pereira da Silva col., 2/I/1956, Coleção Ferraciolli, MZUSP.

7.4. Dados moleculares, referentes ao rDNA 16S em formato FASTA (.fas)

```
>Lisso
GGTATATTGACCCTGCGAAGGTAGCA
TAATAAAAAGTTCTTTTATTGGGAGCTGGAATGAATGATTGGACGAGAAAACGGCTGTCT
CTACAACATTTGTTTCTGAATTTTACTTTTAGGTAAAAAGGCTTAAGTTTTTATGAAAG
ACGAGAAGACCCTATAGAGTTGAATATTCACGGGGGTGAGAGGTTTCTGGAATTTGTTT
CTTTCATCTTCTGCTTGTTTGGTTGGGGGAATAGAAGATTGGTAATACTCTTCTAATG
TTATGTTACTGATATGTAAATTTTATTCTGGATTTTAAAGTTTGAATAAAATTACCA
```

AAGG

>Cusso

GGTATTTTGACCGTGCAAAGGTAGCA

TAATAATTAGTTTTTAATTGAGAGCTGGAATGAATGACTGGACGAGAGAATCACTGTCT
CTTTTGAATTTAGTTGAATTTAATTTTTAAGTTAAAAGGCTTAGATAATTTTTAAAG
ACGAGAAGACCCTATAGAGTTTAATAATTGATTTATTAGGTTAAGTTTAGGAATTTTTTT
ATCTATATTAACAATTATTTGGTTGGGGTGACCTAAAGATAAAATAAACTCTTTATTT
TATAATCAAAGATTTTTGATTAAAATATCCGGTTTTTCCGAATTTATAAAAAATTACCT
TAGG

>Bima

GGTATTTTGACTGTGCAAAGGTAGCA

TAATCATTAGTTTTTTAATTGGAAGCTGGTATGAAAGGTTTGATGAGAAATAGGCTGTCT
CTTTGTTGTAATTAGAAGCTGATTTTTGAGTAAAAAGCTTAAATTTTATATAAAG
ACGAGAAGACCCTATAGAGTTTATAAATTTAATGAGTATATAATAGGTTTTTGGT
TTTTTATTAATTTATTTTGGTTGGGGTGATATAAAAAATTAAATTAACTTTTATTAT
TTTTACACTAGTTAGTGAGTATTTGATCCTTATTTTTGGATTATAAGATTAAATTACCT
AAGG

>B_rugo_v14

GGTATATTGACCGTGCAAAGGTAGCA

TAATAATTAGTTTTTTAATTGGAAGCTGGAATGAATGGTTGGACGAGAAAAATGACTGTCT
CTGTTTTATTGTTAGTTGAATTTAATTTTTAGTTAAAAGCTAAAATGTTTTTAAAG
ACGAGAAGACCCTTTAGAGTTTAATTAGTGTTGTATATAAATGAGTTGGTATTTTTT
AAGTATGTTTAATGTTAATTTGGTTGGGGTGATTTTAAGATTTAATAAACTCTTTAAG
TAAAATCAATGATTTTTGAACATGTTATCTAGATTTTCTAAATTTAAAATAAATTACCT
AAGG

>B_rugo_v2

GGTATATTGACCGTGCAAAGGTAGCA

TAATAATTAGTTTTTTAATTGGAAGCTGGAATGAATGGTTGGACGAGAAAAATGACTGTCT
CTGTTTTATTGTTAGTTGAATTTAATTTTTAGTTAAAAGCTAAAATGTTTTTAAAG
ACGAGAAGACCCTTTAGAGTTTAATTAGTGTTGTATATAAATGAGTTGGTATTTTTT
AAGTATGTTTAATGTTAATTTGGTTGGGGTGATTTTAAGATTTAATAAACTCTTTAAG
TAAAATCAATGATTTTTGAACATGTTATCTAGATTTTCTAAATTTAAAATAAATTACCT
AAGG

>B_rugo_v1

GGTATATTGACCGTGCAAAGGTAGCA

TAATAATTAGTTTTTTAATTGGAAGCTGGAATGAATGGTTGGACGAGAAAAATGACTGTCT
CTGTTTTATTGTTAGTTGAATTTAATTTTTAGTTAAAAGCTAAAATGTTTTTAAAG
ACGAGAAGACCCTTTAGAGTTTAATTAGTGTTGTATATAAATGAGTTGGTATTTTTT
AAGTATGTTTAATGTTAATTTGGTTGGGGTGATTTTAAGATTTAATAAACTCTTTAAG
TAAAATCAATGATTTTTGAACATGTTATCTAGATTTTCTAAATTTAAAATAAATTACCT
AAGG

>B_obco

GGTATTTTGACTGTGCAAAGGTAGCA

TAATAATTAGTTTTTTAATTGAAAGCTGGAATGAATGGTTGGACGAGAAAACAGCTGTCT
CTTTTTATTATATATTGAATTTAATTTTTTAGTAAGAATACTAAAATTTTTTAAAG
ACGAGAAGACCCTTTAGAGTTTAATTAAGAAATTAATTTTAATAGGAATTTTTT
GTATTTGATTTTTATTAGTTTGGTTGGGGTGACTAGAAGATAAAATAAACTCTTTTTTTA

AAAAAACAGTGATTCTGAATAAATAATCTAGATTTTAAATTTAAAATAAATTACCT
 AAGG
 >B_esch_new
 GGTATTTTGACCGTGCGAAGGTAGCA
 TAATAATTAGTTCTTTTATTGGGAGCTGGAAAGAATGATTGGACGAGAAAGCGGCTGTCT
 CTACCTTATTTGTTTTGAATTTTACTTTTAGGTAAAAAGGCCTAAATTTTATTAAAG
 ACGAGAAGACCCTATAGAGTTTAATATTCACGGGGGTGAGAGGTTTCTGGAATTTGTTT
 CTTTCATCTTTTGTGTTTGGTTGGGGTGACTAGAAAATTGTTAATACTCTTCTAATG
 TTTTGTTACTGATATGTAAATTTTATTCTGGATTTTCAAGTTTAAATAAAATTACCT
 AAGG
 >B_esch_m2
 GGTATTTTGACCGTGCAAAGGTAGCA
 TAATAATTAGTTTTTTAATTTAAAGCTTGAATGAATGGTTGGACGAGAAAATAGCTGTCT
 CTTTATTATTATTGAATTTAATTTTTTAGTTAAAAAGCTGAGATTTAATTTAAAG
 ACGAGAAGACCCTTTAGAGTTTATAGATAAAGATTATGTTTAGTTAGGTATTTTTT
 TTATATAGGATTTATTTATTTGGTTGGGGTGACTGTAAGATAAAAATAACTCTTTTGTA
 TTGGATCATTGATTTTGAATTTTAAATCAAAATTTTTTAAATTTAAATAAATTACCT
 AAGG
 >B_esch_v20
 GGTATTTTGACCGTGCAAAGGTAGCA
 TAATAATTAGTTTTTTAATTTAAAGCTTGGATGAATGGTTGGRCGAGAAAACAGCTGTCT
 CTTAMTTATYAGAGTTGAATTTAAWTTTTTAGTCAAAAAGCTAAGATTTTATTAAAG
 ACSAGAASACCCTTTMSAGTTTTATTAATAAAAAATTATAATTAATTAGGTATTTTTG
 AGTGTGGTTGATGTTAATTTGGTTGGGGTGACTTTAAGATAAAATTAAGCTTTTACAAA
 AAAAATCATTGATTTTGAATTAATASYCTAAATTTTTTAAGTTTAAATAAATTACCT
 AAGG
 >B_esch_v11
 GGTATTTTGACCGTGCAAAGGTAGCA
 TAATAATTAGTTTTTTAATTTAAAGCTTGGATGAATGGTTGGACGAGAAAACAGCTGTCT
 CTTAATTATTAGAGTTGAATTTAATTTTTTAGTCAAAAAGCTAAGATTTTATTAAAG
 ACGAGAAGACCCTTTAGAGTTTATTAATAAAAAATTATAATTAATTAGGTATTTTTG
 AGTGTGGTTGATGTTAATTTGGTTGGGGTGACTTTAAGATAAAATTAAGCTTTTACAAA
 AAAAATCATTGATTTTGAATTAATAGTCTAAATTTTTTAAGTTTAAATAAATTACCT
 AAGG
 >B_esch_v5
 GGTATTTTGACCGTGCAAAGGTAGCA
 TAATAATTAGTTTTTTAATTTAAAGCTTGAATGAATGGTTGGACGAGAAAATAGCTGTCT
 CTTTATTATTATTGAATTTAATTTTTTAGTTAAAAAGCTGAGATTTAATTTAAAG
 ACGAGAAGACCCTTTAGAGTTTATAGATAAAGATTATGTTTAGTTAGGTATTTTTT
 TTATATAGGATTTATTTATTTGGTTGGGGTGACTGTAAGATAAAAATAACTCTTTTGTA
 TTGGATCATTGATTTTGAATTTTAAATCAAAATTTTTTAAATTTAAATAAATTACCT
 AAGG
 >B_esch_v4
 GGTATTTTGACCGTGCAAAGGTAGCA
 TAATAATTAGTTTTTTAATTTAAAGCTTGAATGAATGGTTGGACGAGAAAATAGCTGTCT
 CTTTATTATTATTGAATTTAATTTTTTAGTTAAAAAGCTGAGATTTAATTTAAAG
 ACGAGAAGACCCTTTAGAGTTTATAGATAAAGATTATGTTTAGTTAGGTATTTTTT

```

TTATATAGGATTTATTTATTTGGTTGGGGTGACTGTAAGATAAAAATAACTCTTTTGTA
TTGGATCATTGATTTTTGAATTTTAATCAAAATTTTTTAAATTAATAAATTACCT
AAGG
>B_schn
GGTATTTTGACCGTGCAAAGGTAGCA
TAATAATTAGTTTTTTGATTGAAAGCTGGAATGAATGGTTGGACGAGAAATTAAGTGTCT
CATTTTTAATTTTTATTGAATTTAATTTTTTAGTTAGAAGGCTAAGATTTTGTAAAG
ACGAGAAGACCCTTTAGAGTTTAATTTTAAATAGTATATTTGTTAGGAATTTTTT
AAATGTGTTATTTAAAAATTTGGTTGGGGTGACTTGAAGAATTGTAGAACTCTTTTTA
TTAATCAGTGATTTTTGAATGTATTATCTAGGTTTCTTAAATTTAAAAATAAATTACCT
AAGG
>B_tube_new
GGTATGTTGACTGTGCGAAGGTTGCG
TGATAATTAGTTTCTTAATTAGAACTTGTATGAAGGATTGGACAAGAAAACCTTGTCT
CTTTCTAATTTTTTATGAATTTAACTTTTTGGGTTAAAAGGCCTAAATAAGTGTAAG
ACGAGAAGACCCCATAGAGTTTTATTTTTGTTGATTTTGAATTATTTTTT
AACTTAAAAATTAGTTGGGGTAACTTAAAGATTTACTGAATCTTTAAATT
TAAAATCCTTAATTTGTGAATTTAAATCTAAATTATTAATTTAAATAAAGTTACCT
AAGG
>B_albo_new
GGTATTTTGACCGTGCAAAGGTAGCA
TAATAATTAGTTTTTTAATTGGAAGCTGGAATGAATGGTTGGACGAGAAAACAGCTGTCT
CTTTATTAATAGAGTTGAATTTAACCTTTTAGTTAAAAGGCTAAAATGGTATTAAAAAG
ACGAGAAGACCCTTTAGAGTTTATTAACATAAGTTATATTGAATTAGGAATTTTTT
TTGTGTTTTATGTTAATTTAGTTGGGGTGACTTTAAGATAAAAATAACTCTTTTAA
TTAATCATTGATTTCTGAATTTATAATCTAAATTTTTTAAATTTAAATAAATTACCT
AAGG
>B_rugo_new
GGTATTTTGACCGTGCAAAGGTAGCA
TAATAATTAGTTTTTTAATTGGAAGCTGGAATGAATGGTTGGACGAGAAAATGACTGTCT
CTATGTTATTTTAGTTGAATTTAATTTTTTAGTTAAAAGCTAAAATGTTTTTAAAG
ACGAGAAGACCCTTTAGAGTTTAAATTAATGTTGGATATAAATGAGTTGGTATTTTTT
AAGTATGTTAAATGTTAATTTGGTTGGGGTGATTGTAAGATTTAATAAACTCTTGTA
TAAAATCAATGATTTTGAACATGTTATCTAGATTTTCTAAATTTAAATAAATTACCT
AAGG

```

7.5. Bloco de comando para análise de máxima parcimônia (MP), com dados morfológicos, com a otimização ACCTRAN dos caracteres, com cálculo de *Bootstrap* e lista de transformações de caracteres, implementado no PAUP4.0b10 (Swofford, 2002)

```

#NEXUS
begin paup;
execute Balgusmor.txt;
log start file=BalgusMP.log replace=yes;
begin assumptions;

```



```

options deftype=unord;
endblock;
set
    autoclose=yes
    criterion=parsimony
    increase=auto
    rootmethod=outgroup
    outroot=monophyl;
pset
    Opt=acctran;
outgroup Lisso;
hsearch
    start=stepwise
    nreps=1000
    swap=tbr;
savetrees
    file=BalgusMP.tre
    root=yes
    format=altnexus
    maxdecimals=6
    brlens=yes
    replace=yes;
contree all/strict=yes
    save file=BalgusMPcon.tre;
pscores 1/
    ci=yes
    RI=yes
    HI=yes
    RC=yes;
Describetrees all/chglist;
bootstrap
    nreps=1000
    search=heuristic / nreps=10;
savetrees
    file=BalgusMPBS.tre
    root=yes
    format=altnexus
    savebootp=both
    maxdecimals=6
    from=1 to=1000
    brlens=yes
    replace=yes;
log stop;
end;

```

7.6. Bloco de comando para análise de máxima parcimônia (MP), com dados morfológicos, com a otimização DELTRAN dos caracteres, com cálculo de *Bootstrap* e lista de transformações de caracteres, implementado no PAUP4.0b10 (Swofford, 2002)

```
#NEXUS
begin paup;
execute Balgusmor.txt;
log start file=BalgusMP.log replace=yes;
begin assumptions;
options deftype=unord;
endblock;
set
    autoclose=yes
    criterion=parsimony
    increase=auto
    rootmethod=outgroup
    outroot=monophyl;
pset
    Opt=deltran;
outgroup Lisso;
hsearch
    start=stepwise
    nreps=1000
    swap=tbr;
savetrees
    file=BalgusMP.tre
    root=yes
    format=altnexus
    maxdecimals=6
    brlens=yes
    replace=yes;
contree all/strict=yes
    save file=BalgusMPcon.tre;
pscores 1/
    ci=yes
    RI=yes
    HI=yes
    RC=yes;
Describetrees all/chglist;
bootstrap
    nreps=1000
    search=heuristic / nreps=10;
savetrees
    file=BalgusMPBS.tre
    root=yes
```

```
format=altnexus
savebootp=both
maxdecimals=6
from=1 to=1000
brlens=yes
replace=yes;
log stop;
end;
```

7.7. Sequencia de comandos para análise de máxima parcimônia (MP), com dados morfológicos, com cálculo do índice de *Bremer*, com cálculo de *Bootstrap* e otimização de caracteres, implementado no TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2000) e Winclada 1.0 (Nixon, 2002)

Open TNT 1.1
Select File
Select Open Input File
Select Input File (select "Balgusmor.ss") - *O TNT reconhece que o primeiro OTU da matriz é o outgroup, no presente caso "Lisso"*
Select Settings
Select Memory
Set Máx. Trees to 99999
Select Analyze
Select Traditional Search
Set repls. (number of add. seqs.) to 1000
Set trees to save epr replication to 1000
Select tree bisection reconnection (TBR)
Select keep all trees found
Select Search
Select Trees
Select View

Select File
Select Tree Save File
Open, compact mode (save file)
Select Tree Save File
Select Close Tree File
Select Tree Save File
Open, parenthetical (save file)
Close TNT 1.1

Open TNT 1.1
Select File
Select Open Input File
Select Input File (select "Balgusmor.ss") - *O TNT reconhece que o primeiro OTU da matriz é o outgroup, no presente caso "Lisso"*

Select Settings
Select Memory
Set Máx. Trees to 99999
Select Analyze
Select Resampling
Select Bootstrap
Set Number of Replications to 1000
Select Ok
Press Enter
Close TNT 1.1

Open TNT 1.1
Select File
Select Open Input File
Select Input File (select "Balgusmor.ss") - *O TNT reconhece que o primeiro OTU da matriz é o outgroup, no presente caso "Lisso"*
Select Settings
Select Memory
Set Máx. Trees to 99999
Select Traditional Search
Set repls. (number of add. seqs.) to 1000
Set trees to save epr replication to 1000
Select tree bisection reconnection (TBR)
Select keep all trees found
Select Search
Select File
Select Open Input File
Select Input File (select "Bremer.run")
Select Ok
Press Enter

Open Winclada 1.0
Select File
Select Open File ("Balgusmor.ss")
Select Chars
Select Number Chars from 1 (Illogical)
Select File
Select Open Tree File ("Balgusmor.tre")
Select Optimizations
Set to "fast optimization" (ACCTRAN)
Select File
Select Create Tree Metafile (save file)
Set to "slow optimization" (DELTRAN)
Select Create Tree Metafile (save file)

7.8. Sequencia de comandos e bloco de comando para análise de inferência bayesiana (BI), com dados morfológicos, implementado no MrBayes 3.2.2. (Ronquist & Huelsenbeck, 2003)

Move "Balgusmor.nex" and "BIBalgusCommand.nex" to the same directory as MrBayes 3.2.2. executable
Open MrBayes 3.2.2.

Type "execute BIBalgusCommand.nex"

BIBalgusCommand.nex:

```
begin mrbayes;
log start filename=Balgus_log.txt;
set autoclose=yes;
execute Balgusmor.nex;
lset
    rates=gamma
    coding=variable;
ctype Unordered:all;
mcmc
    ngen=2000000
    printfreq=1000
    samplefreq=100
    nchains=4
    savebrlens=yes;
mcmc;
outgroup Lisso;
sumt;
sump;
log stop;
end;
```

7.9. Sequencia de comandos para análise de máxima parcimônia (MP), com dados moleculares, com cálculo de *Bootstrap*, implementada no POY 5.0 (Varón *et al.*, 2011)

Open POY 5.0
Select the script to run
Select Analyses
Select Simple Search
Add Input Files (select "Balgusmol.fas")
Set Opt. Criterion to "Parsimony"
Set Data Type to "Sequences"
Set Substitutions to "2"
Set Indels to "1"
Set gap opening to "4"
Set Output Files

Set outgroup to "Lisso"
Select Make Script
Select Run

Open POY 5.0
Select the script to run
Select Analyses
Select Bootstrap
Add Input Files (select "Balgusmol.fas")
Set Pseudoreplicates to "100"
Set Substitutions to "2"
Set Indels to "1"
Set gap opening to "4"
Set Output Files
Set outgroup to "Lisso"
Select Make Script
Select Run

7.10. Sequencia de comandos para análise de inferência bayesiana (BI), com dados moleculares, implementada no BEAST 1.7.5 (Drummond & Rambaut, 2007)

Open BEAUti 1.7.5
Select File
Select Import Data (Balgusmol.nex)
Select Sites
Set Substitution Model to "GTR"
Set Base frequencies to "empirical"
Set Site Heterogeneity Model to "Gamma" - *modelo disponível mais semelhante ao modelo TPM3uf+G, selecionado por meio do jModelTest 2.1.3*
Select MCMC
Set Length of chain to "50000000"
Set Echo state to screen every to "5000"
Select Generate BEAST file
Select Continue (create Balgusmol.fas.xml)

Open BEAST 1.7.5
Choose Beast XML File (select Balgusmol.fas.xml)
Select Run

Open TreeAnnotator v1.7.5
Set Burnin to "25"
Set Posterior probability limit to "0.5"
Select Input Tree File (select Balgusmol.fas.trees)
Select Output Tree File (select Balgusmol.fas.tree)