ANÁLISE CLADÍSTICA DE CHAULIOGNATHINI SENSU MISKIMEN, 1961

REVISÃO DE *MICRODAIPHRON* PIC, 1926
(COLEOPTERA, CANTHARIDAE,
CHAULIOGNATHINAE)

GABRIEL BIFFI

SÃO PAULO - 2017

Gabriel Biffi

Análise cladística de Chauliognathini *sensu* Miskimen,
1961 e revisão de *Microdaiphron* Pic, 1926
(Coleoptera, Cantharidae, Chauliognathinae)

Cladistic analysis of Chauliognathini *sensu* Miskimen,
1961 and revision of *Microdaiphron* Pic, 1926
(Coleoptera, Cantharidae, Chauliognathinae)

São Paulo

2017

Gabriel Biffi

Análise cladística de Chauliognathini *sensu* Miskimen,
1961 e revisão de *Microdaiphron* Pic, 1926
(Coleoptera, Cantharidae, Chauliognathinae)

Cladistic analysis of Chauliognathini *sensu* Miskimen,
1961 and revision of *Microdaiphron* Pic, 1926
(Coleoptera, Cantharidae, Chauliognathinae)

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Ciências, na Área de
Zoologia.

Orientadora: Sônia A. Casari

São Paulo

2017

Biffi, Gabriel

Análise cladística de
Chauliognathini *sensu* Miskimen, 1961 e
revisão de *Microdaiphron* Pic, 1926
(Coleoptera, Cantharidae,
Chauliognathinae)
VIII+232 pp.

1. Sistemática 2. Taxonomia 3.
Morfologia I. Universidade de São Paulo.
Instituto de Biociências. Departamento de
Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Orientador(a)

Agradecimentos

São muitas as pessoas que merecem reconhecimento por contribuírem direta ou indiretamente para a realização desse estudo e para que as páginas a seguir fossem escritas. Lamento não poder agradecer a cada um nominalmente.

Agradeço a minha família pelo apoio, incentivo, interesse e paciência, em especial à Lila, minha mãe, que além de tudo isso ainda me atura em casa.

À minha orientadora, Dra. Sônia Casari, por mais uma vez confiar em mim e no meu trabalho. Sua amizade, bom humor e otimismo tornaram todos esses anos muito prazerosos.

Ao Dr. Matthias Borer, meu orientador durante o estágio de doutorado em Basel (Suíça) pela confiança e por abrir as portas e me receber como um membro do NMB. Os longos intervalos para conversas/almoço/café/chá/apéro etc com meus amigos Matthias, Isabelle Zürcher e Eva Sprecher tornaram o período muito mais divertido. Aos demais funcionários do NMB por me acolherem tão bem.

Aos pesquisadores e curadores dos museus que emprestaram material essencial para estudo e possibilitaram meu acesso às coleções, especialmente Thierry Deuve, Azadeh Taghavian e Antoine Mantilleri (MNHN), por me suportarem por 4 meses.

Aos colegas cantharidólogos, especialmente Robert Constantin e Michael Geiser pelas discussões morfológicas, taxonômicas, nomenclaturais e intercâmbio de artigos.

Aos professores, funcionários e técnicos do IBUSP e do MZUSP pelo apoio e disposição, principalmente aos bibliotecários MZ e aos secretários da Pós-graduação por quebrarem muitos galhos e solucionarem diversos problemas.

Ao Antônio Santos-Silva, desatador de nós, pelos inúmeros conselhos e elucidação de imbróglis taxonômicos e nomenclaturais.

Agradeço aos meus amigos de laboratório Juares Fuhrmann, Laura Prado, Bruno Zilberman, Rafael Clayton, Letizia Janaína e Francisco Lima em nome de todos os demais amigos do MZ pelas trocas de experiências, nem sempre acadêmicas. Destaco os queridos amigos Danilo Ament, Mônica Ulysséa, Olívia Evangelista, Laura e Juares pela especial ajuda durante as semanas finais de conclusão da tese.

Aos amigos da Turma do Tenga por me manterem sempre focado apenas nos assuntos sérios e aos amigos do Borromäum, por me acolherem e fazerem eu me sentir em casa em Basel. E que casa!

Por fim, agradeço ao CNPq e à FAPESP pelo apoio financeiro para a realização desse trabalho (CNPq-142074/2013-6; FAPESP-2013/08966-1; FAPESP-2015/21273-0).

Índice

Introdução geral	1
Pesquisa taxonômica e sistemática em Chauliognathinae	2
Histórico taxonômico de Chauliognathinae: Chauliognathini e Ichthyurini	4
Os gêneros de Chauliognathini	7
Morfologia aplicada à taxonomia	11
Sistemática de Chauliognathini	14
Sistemática de Chauliognathini	14
Objetivos	15
Capítulo 1	17
Novas propostas de homologia para os edeagos de Chauliognathinae (Coleoptera: Cantharidae)	18
Resumo	18
Abstract	19
Introdução	21
Material e métodos	23
Resultados	24
Proposta atual de homologias e generalidades dos edeagos de Cantharidae e Elateroidea	24
O edeago de Cantharinae	25
Edeago de <i>Chauliognathus</i> , <i>Lobetus</i> e Chauliognathini segundo Magis & Wittmer (1974)	25
Edeago de Ichthyurini segundo Magis & Wittmer (1974)	27
Nova proposta de homologia para os edeagos de Chauliognathinae	28
Grupos da região Australiana	30
Nova proposta de homologia para os edeagos de Chauliognathinae	28
O "nódulo esclerotizado" e o "processo z"	31
Primeira membrana conectiva e parede dorsal do lobo médio	32
Outras projeções no tégmen de Chauliognathinae	33
Conclusões	34
Tabela e figuras	36
Capítulo 2	42
Análise cladística de Chauliognathini <i>sensu</i> Miskimen, 1961 (Cantharidae, Chauliognathinae)	43
Resumo	43
Abstract	44
Introdução	46
Material e métodos	49

Seleção dos táxons terminais	49
Material	52
Estudo morfológico e terminologia	54
Levantamento e codificação de caracteres	55
Análise cladística	56
Resultados	57
Lista e matriz de caracteres	57
Caracteres contínuos	57
Caracteres numéricos	59
Discussão	89
Caracterização e relações internas em Chauliognathini	89
Monofilia dos gêneros	93
Tabelas e figuras	96
Capítulo 3	134
Revisão taxonômica de <i>Microdaiphron</i> Pic, 1926 (Coleoptera: Cantharidae: Chauliognathinae)	135
Resumo	135
Abstract	136
Introdução	139
Material e métodos	141
Taxonomia	143
<i>Microdaiphron</i> Pic, 1926	143
Espécie excluída de <i>Microdaiphron</i>	176
Nome novo	176
Sumário da classificação de <i>Microdaiphron</i> e das mudanças taxonômicas propostas	179
Figuras	182
Discussão geral	196
Propostas para uma nova classificação de Chauliognathini	198
Figuras	214
Resumo	215
Abstract	216
Referências bibliográficas	217
Anexo 1	232

INTRODUÇÃO GERAL

Pesquisa taxonômica e sistemática em Chauliognathinae

Os membros da família Cantharidae são reconhecidos principalmente pela cabeça não completamente encoberta pelo pronoto, labro membranoso, ausência de órgãos luminescentes, presença de glândulas repugnatórias abdominais (em larvas e adultos) e margem do metaepisterno sinuosa. O corpo pouco esclerotizado e aspecto frágil eram utilizados para classificar os táxons de Cantharidae em "Malacodermidae" ou "Malacodermoidea", agrupamentos artificiais que incluíam diversas famílias de linhagens de Coleoptera filogeneticamente distantes. Essa classificação foi abandonada a partir da segunda metade do século XX, com seus membros distribuídos entre várias famílias e superfamílias. Crowson (1955, 1972) reuniu as famílias próximas de Cantharidae em uma superfamília Cantharoidea, hoje incluída em Elateroidea (Lawrence 1988), embora suas relações filogenéticas não sejam conclusivas, variando em cada trabalho (e.g. Crowson 1972, Bocakova *et al.* 2007, Lawrence *et al.* 2011, Kunderata *et al.* 2014, McKenna *et al.* 2015).

Cantharidae é a segunda maior família de Elateroidea, compreendendo cerca de 5100 espécies, segundo o catálogo mundial mais recente, embora muito desatualizado (Delkeskamp 1977, 1978). São encontradas em todas as regiões biogeográficas, com maior diversidade conhecida para a região paleártica.

Na classificação mais recente da família são reconhecidas cinco subfamílias: Cantharinae Thomson, 1864, Silinae Mulsant, 1862, Malthininae Kiesenwetter, 1852, Dysmorphocerinae Brancucci, 1980 e Chauliognathinae Champion, 1914 (Brancucci 1980).

Os membros de Chauliognathinae são caracterizados principalmente pela assimetria do esternito abdominal IX e torção da genitália dos machos, e a ausência de esporões tibais (Brancucci 1980). A subfamília, com 19 gêneros, está dividida em duas tribos

Chauliognathini LeConte, 1861 e Ichthyurini Champion, 1915 (Brancucci, 1980, 1981b, 1985). Cerca de 900 espécies são conhecidas, distribuídas nas regiões Neártica, Neotropical, Afrotropical, Australiana e sudeste da região Paleártica, com a maior diversidade conhecida na região Neotropical, com mais de 540 espécies (Delkeskamp 1977).

Apesar da grande diversidade de espécies, o limitado conhecimento de biologia, ecologia, comportamento, hábitos alimentares etc concentra-se em poucas espécies estudadas. No Brasil, as pesquisas envolvem praticamente uma única espécie, *Chauliognathus flavipes* (Fabricius, 1781), embora alguns dos trabalhos tratem de outras espécies semelhantes morfologicamente e consideradas como *C. flavipes*. Isso ocorre por falta de atenção durante as observações ou falta de uma clara definição taxonômica das espécies (Biffi 2016) (Fig. 1). Nos EUA a maior parte dos trabalhos trata das espécies *C. marginatus* (Fabricius, 1775) e *C. pennsylvanicus* (De Geer 1774).

Mesmo com poucas espécies estudadas observa-se que os Chauliognathini podem ser objeto de interessantes estudos sobre relações biológicas, ecológicas e comportamentais que não são explorados em outras espécies devido a uma taxonomia inacessível e à impossibilidade de se comparar resultados em um contexto filogenético ou evolutivo.

Table 1. Checklist of papers dealing with <i>Chauliognathus flavipes</i> or <i>Chauliognathus fallax</i> .	
Subject	References
Distribution records	BRUCH (1914) ^b , COSTA LIMA (1953) ^{b1} , GUERIN (1953) ^b
Parasitism	BORGMEIER (1937) ^b
Mimicry	DEL-CLARO & VASCONCELLOS-NETO (1992) ^{b1} , MACHADO & ARAÚJO (2001) ^c , MACHADO et al. (2001a) ^c , NASCIMENTO et al. (2010) ^b
Color polymorphism	VERNALHA et al. (1980) ^b , DIEHL-FLEIG & ARAÚJO (1991) ^b , MACHADO & ARAÚJO (1995) ^{a2} , MACHADO et al. (2001a) ^c , MACHADO & ARAÚJO (1999) ^a , MACHADO & ARAÚJO (2003) ^b , MACHADO & VALIATI (2006) ^c
Larva description	COSTA et al. (1988) ^{a3}
Emergence patterns	MACHADO & ARAÚJO (1998) ^a
Chemical defence	KLITZKE & TRIGO (2000) ^b
Morphology	ZWETSCH & MACHADO (2000) ^c
Morphometrics	MACHADO et al. (2001a) ^c
Cytogenetics	MACHADO et al. (2001b) ^c
Phylogenetic relationships	MACHADO et al. (2004) ^c
Effects of pesticides	GORRI et al. (2015) ^a , FERNANDES et al. (2016) ^a

a) Referred as *Chauliognathus flavipes* (Fabricius, 1781); b) Referred as *Chauliognathus fallax* (Germar, 1823); c) Referred *C. flavipes* and *C. fallax* as different species; 1) The authors present illustrations of *Chauliognathus quadripunctatus* Pic, 1927; 2) *C. flavipes* mixed with *Chauliognathus expansus* Waterhouse, 1878 (MACHADO & ARAÚJO 1998); 3) *C. opacipennis* Pic, 1925.

Figura 1. Lista de trabalhos que tratam de *Chauliognathus flavipes*. Retirado de Biffi (2016)

Histórico taxonômico de Chauliognathinae: Chauliognathini e Ichthyurini

A composição dos táxons de Chauliognathinae foi a que sofreu mais mudanças dentro de Cantharidae, desde sua proposição até a classificação corrente. Muitos dos gêneros que a compõe atualmente foram originalmente descritos em subfamílias e tribos que hoje são reconhecidas como distantes filogeneticamente. O primeiro trabalho a reunir diversos desses gêneros ao grupo que é atualmente reconhecido como Chauliognathinae foi o de Miskimen (1961a). Nesse trabalho foram reconhecidas diversas semelhanças morfológicas entre os membros de Chauliognathinae, à época formada por apenas quatro gêneros, e os de Ichthyurini, então classificados como tribo de Telephorinae (=Cantharinae). Para o autor, esse novo grupo seria muito distinto daqueles de Cantharidae remanescentes, devendo ser classificados em uma nova família Chauliognathidae Miskimen, 1961. Nessa proposta, a família seria composta por duas linhagens de gêneros, a tribo Chauliognathini, formada por espécies com élitros longos, e Ichthyurini, com élitros muito curtos, encobrendo até os três primeiros tergitos abdominais e deixando as asas membranosas expostas.

A proposta de criação da família Chauliognathidae foi duramente criticada por diversos autores, embora fosse reconhecida a proximidade entre os membros de Chauliognathini e de Ichthyurini (Wittmer 1963, Fender 1964, Magis 1968, Crowson 1972). Wittmer (1963) propôs uma nova classificação acatando a proposta de agrupamento de Chauliognathini e Ichthyurini segundo Miskimen (1961), porém como tribos da subfamília Chauliognathinae, inserida novamente em Cantharidae.

A classificação de Chauliognathinae foi novamente modificada por Magis & Wittmer (1974) com base em uma detalhada comparação morfológica entre os membros das duas tribos e com os demais de Cantharidae, refutando novamente a proposta da família Chauliognathidae e propondo uma redistribuição dos gêneros entre as duas tribos. Na nova

organização a importância de novos caracteres, principalmente de genitália masculina, se sobrepunha ao de comprimento dos élitros. Assim, Chauliognathini seria formada por espécies tanto com élitros longos quanto curtos, enquanto as de Ichthyurini seriam sempre com élitros curtos. Essa proposta de Magis & Wittmer (1974) foi reafirmada por Brancucci (1980) ao estabelecer a atual classificação para todas as subfamílias de Cantharidae.

Michel Brancucci (1958–2012) dedicou-se a revisões e descrição de muitas espécies novas para gêneros de Chauliognathinae com élitros curtos, o que abrange membros das duas tribos. Dentre os Chauliognathini revisou todos os gêneros: *Belotus* Gorham, 1881, *Maronius* Gorham, 1881, *Macromalthinus* Pic, 1919, *Maroniodes* Brancucci, 1981, *Pseudolobetus* Champion, 1915, *Lobetus* Kiesenwetter, 1852 e *Paramaronius* Wittmer, 1963 (Brancucci 1979, 1981a, 1981b, 1981c, 1981d, 1982a, 1982b). Dentre os Ichthyurini revisou *Trypherus* LeConte, 1851, *Trypheridium* Brancucci, 1985 e *Pseudocerocoma* Pic, 1919, além de apresentar algumas revisões de faunas locais que incluíam os outros gêneros (Brancucci 1983, 1985a, 1985b, 1985c, 1986, 2009). Os trabalhos de Brancucci contribuíram substancialmente para o conhecimento da diversidade de parte de Chauliognathinae e facilitaram os estudos subsequentes. Por outro lado, Chauliognathini com élitros longos concentram a maior diversidade da tribo, com ca. 530 espécies em seis gêneros, para as quais há apenas a descrição original, geralmente muito curta e insuficiente para seu reconhecimento, permanecendo no que Miskimen (1961) definiu como um "nebuloso estado de taxonomia alfa".

Apesar de ser amplamente aceita, a definição das tribos Chauliognathini e Ichthyurini apresentada por Magis & Wittmer (1974) é baseada principalmente em caracteres muito relativos e variáveis, que não podem ser generalizados dentre todos os gêneros. Além disso, algumas imprecisões e incorreções foram levantadas a respeito da definição de estruturas e da interpretação de transformações morfológicas, sobretudo das genitálias masculinas (c.f.

Capítulo 1). A fim de testar a monofilia de Chauliognathini foi feita uma análise cladística da tribo com representantes de todos os gêneros (Biffi 2012). Demonstrou-se que Chauliognathini *sensu* Magis & Wittmer (1974) não é monofilética, sendo formada por dois grandes clados que recuperam a definição original proposta por Miskimen (1961) (Fig. 2).

Figura 2. Consenso estrito das 48 árvores mais parcimoniosas resultante da análise cladística de 45 táxons terminais representativos da tribo Chauliognathini. Na classificação de Miskimen (1961) os táxons de Chauliognathini e de Ichthyurini seriam representados respectivamente pelos clados B e C. Retirado de Biffi (2012).

Portanto, neste trabalho as definições de Chauliognathini e Ichthyurini serão consideradas seguindo os critérios de Miskimen (1961): Chauliognathini formada apenas pelos gêneros com espécies com élitros longos e Ichthyurini envolvendo todos os gêneros com espécies com élitros curtos. Compõem Chauliognathini os gêneros *Chauliognathus*

Hentz, 1830, *Malthesis* Motschulsky, 1853, *Malthopterus* Motschulsky, 1853, *Psilorrhynchus* Gemminger & Harold, 1869, *Daiphron* Gorham, 1881 e *Microdaiphron* Pic, 1926 (Tab. 1).

Tabela 1. Gêneros que compõem Chauliognathini *sensu* Miskimen (1961), com número total de espécies, espécie-tipo, distribuição geográfica e referências mais atualizadas.

Gênero	n° de espécies	Espécie-tipo	Distribuição	Referências
<i>Chauliognathus</i>	445	<i>C. pennsylvanicus</i> (DeGeer 1774)	Américas, Austrália e Nova Guiné	Delkeskamp (1977), Wittmer (1997), Constantin (2016), Biffi (2016), Capítulo 3
<i>C. (Meloicantharis)</i>	2	<i>C. (M.) rufohumeralis</i> Pic, 1915	Brasil	Delkeskamp (1977)
<i>Daiphron</i>	38	<i>D. lyciformis</i> Gorham, 1881	México a Argentina	Delkeskamp (1977), Capítulo 3
<i>D. (Championellum)</i>	1	<i>D. (C.) proteum</i> Gorham, 1881	México, Venezuela e Brasil (Minas Gerais)	Delkeskamp (1977)
<i>Psilorrhynchus</i>	2	<i>P. bifasciatus</i> (Blanchard, 1844)	Trinidad e Tobago, Guiana Francesa, Brasil, Peru, Bolívia, Paraguai e Argentina	Biffi (2017b)
<i>Malthesis</i>	35	<i>M. ater</i> Motschulsky 1853	Guiana, Guiana Francesa, Venezuela, Colômbia, Brasil, Bolívia e Peru	Delkeskamp (1977), Constantin (2016), Capítulo 3
<i>Malthopterus</i>	1	<i>M. pallidus</i> Motschulsky 1853	Colômbia	Delkeskamp (1977)
<i>Microdaiphron</i>	10	<i>M. polemioides</i> (Kirsch, 1889)	Guiana Francesa, Colômbia, Brasil, Peru, Bolívia, Paraguai e Argentina	Capítulo 3

Os gêneros de Chauliognathini

O principal responsável pelo atual conhecimento sobre Cantharidae neotropicais e descritor da maior parte das espécies de Chauliognathini foi Maurice Pic (1866–1957), que reuniu uma gigantesca coleção particular através da compra integral de diversas coleções ou das partes de coleções "negligenciadas" pelos demais colecionadores. Pic especializou-se, portanto, nos grupos mais baratos e menos populares, entre eles os "malacodermes". Em sua copiosa literatura publicada ao longo de 64 anos de trabalho ininterruptos, Pic descreveu cerca de 20.000 espécies (Pic 1942, Constantin 1992, Cambefort 2006), dentre elas, a maioria das 870 espécies e variedades de Chauliognathini.

Apesar do pioneirismo e profunda dedicação ao grupo, a obra e atividade de Pic são mais comumente associadas ao caos taxonômico, à falta de critérios na delimitação de táxons,

descrições excessivamente econômicas e ao descuido com a própria coleção e com a rotulagem de espécimes. As descrições não são suficientes para o reconhecimento e diferenciação das espécies, com isso, não passam de nomes na literatura. Portanto, é necessário sempre recorrer aos tipos quando se tenta identificar as espécies, se eles ainda existirem.

A pequena quantidade de gêneros é outro grande obstáculo, pois algumas espécies mais características são agrupadas em pequenos gêneros enquanto um único grande gênero compreende quase a totalidade das espécies. Alguns dos gêneros menores já foram objeto de estudo taxonômico mais detalhado e puderam ser bem definidos morfológicamente e revisados, como *Psilorrhynchus* (Biffi 2017b) e *Microdaiphron* (Capítulo 3). Os demais gêneros (*Chauliognathus*, *Daiphron*, *Malthesis* e *Malthopterus*) foram definidos com caracteres imprecisos e subjetivos, que podem ser aplicados a qualquer espécie de Chauliognathini. Um exemplo é *Chauliognathus*, que inclui cerca de 450 espécies e centenas de subespécies das mais diversas formas morfológicas e de distribuição geográfica muito ampla. De forma simplificada, as espécies que não se enquadram em um gênero característico são descritas em *Chauliognathus*. Pode-se dizer, portanto, que as espécies de *Chauliognathus* são agrupadas pela falta de um caráter diagnóstico. Na atual configuração, *Chauliognathus* pode englobar todos os demais gêneros de Chauliognathini. Mesmo aceitando-se o gênero como natural, a falta de alguma divisão interna clara, em subgêneros ou grupos de espécies, dificulta a identificação e revisão das espécies.

Ao longo do presente estudo foram comparados os exemplares-tipos de 778 espécies e subespécies de Chauliognathini e observou-se que para que os gêneros sejam delimitados e revisados é preciso fazer uma redistribuição das espécies entre eles e dentro de *Chauliognathus*. Ao remanejar as espécies entre esses gêneros seria necessário propor vários

novos gêneros ou transferir muitas espécies para *Chauliognathus sensu latissimo*, aumentando o seu caos taxonômico.

Chauliognathus é composto por cerca de 450 espécies das regiões neotropical e neártica, e da Austrália e Papua-Nova Guiné. Sua diagnose — antenas longas; mandíbulas arqueadas, agudas; maxila extensível; último palpômero maxilar subsecuriforme etc (c.f. Hentz 1830) — é tão ampla que pode incluir qualquer outro gênero de Chauliognathini. Além disso, outros gêneros menores foram sinonimizados a *Chauliognathus*, como *Callianthia* Dejean, 1833, *Cantharodema* Castelnau, 1840, *Haplous* Fairmaire, 1885, *Selenurus* Fairmaire, 1877 e *Xenismus* Waterhouse 1878, ampliando ainda mais sua diagnose. É provável que com uma redefinição de *Chauliognathus* esses gêneros possam ser revalidados. Apenas um subgênero foi proposto, *Chauliognathus (Meloicantharis)* Pic, 1915, para duas espécies do Brasil, provavelmente sinônimos.

Motschulsky (1853) descreveu *Malthesis* com base em uma única espécie. Pic (1926a) ampliou a diagnose e descreveu diversas novas espécies para o gênero, que conta hoje com 33 espécies (Delkeskamp 1977, Constantin 2016). Várias espécies descritas em *Chauliognathus* devem pertencer a *Malthesis* ou a algum gênero novo próximo de *Malthesis*. O gênero é definido por apresentar cabeça grande estreitada posteriormente; olhos proeminentes; élitros atenuados e um pouco deiscentes, mais curtos que as asas; protorax subquadrado, um pouco mais longo que largo; pernas longas; aspecto fosco; abdômen cupuliforme nos machos (Pic 1926a).

Daiphron foi definido com base nas antenas fortemente serradas (Gorham 1881), em contraste com as de *Chauliognathus*, geralmente filiformes. Gorham (1881) definiu dois subgrupos para o gênero, de acordo com a forma dos élitros. No primeiro incluiu três espécies cujos élitros são alargados posteriormente, assemelhando-se a espécies da família Lycidae. Todas as 36 espécies que atualmente compõe o gênero (Delkeskamp 1977, Capítulo

3) têm em comum os élitros expandidos posteriormente, antenas serradas e coloração aposemática amarela e preta, semelhantes a Lycidae. Esse padrão de coloração e formas é comum e está associado a anéis miméticos, tendo surgido diversas vezes em várias famílias de Coleoptera (Nascimento 2009). O estudo morfológico dos exemplares-tipos de todas essas espécies permite supor que esse padrão de formas e coloração tenha surgido diversas vezes inclusive em Chauliognathini. Os caracteres diagnósticos de *Daiphron* parecem ser muito convergentes e, com base em caracteres adicionais, as espécies poderiam ser redistribuídas em outros gêneros, como *Chauliognathus*, *Malthesis*, *Microdaiphron* e gêneros novos (Capítulo 2). O segundo subgrupo proposto por Gorham (1881) incluía apenas *Daiphron proteum* Gorham, 1881, cujos élitros estendem-se paralelamente. Pic (1947) criou o subgênero *Daiphron (Championellum)* Pic, 1947 para essa espécie e diversas variedades (i.e. subespécies).

Microdaiphron foi originalmente descrito como subgênero de *Daiphron* (Pic 1926b) e posteriormente elevado a gênero (Pic 1938). Com exceção de duas espécies, todas as demais 12 espécies e 14 variedades foram descritas com base apenas em coloração. Com o estudo das séries-tipo de todas as espécies de *Microdaiphron* além de abundante material adicional, foi possível constatar uma grande variação cromática entre as espécies possibilitando que muitos táxons pudessem ser sinonimizados. Assim, mesmo com a descrição de espécies novas e proposição de novas combinações, o número total de táxons de *Microdaiphron* deve diminuir de 28 (14 espécies e 14 variedades com status de subespécie) para 10 espécies válidas (Capítulo 3). O gênero distingue-se dos demais pelas antenas serradas, quarto antenômero mais longo que os demais, e por um par de carenas longitudinais no pronoto (Capítulo 3).

Assim como ocorre em *Microdaiphron*, a revisão de *Psilorrhynchus* levou a uma diminuição no número de táxons conhecidos para o gênero (Biffi 2017b). O gênero é

caracterizado principalmente pela forma típica da cabeça, muito alongada à frente dos olhos e pelo pronoto trapezoidal. As duas espécies válidas apresentam variação cromática e ampla distribuição geográfica (Biffi 2017b).

Desde a descrição de *Malthopterus* há dúvidas sobre seu posicionamento em Cantharidae. Diversas classificações e catálogos incluem o gênero em Chauliognathini *incertae sedis* com base apenas na descrição original (Wittmer 1963, Magis & Wittmer 1974, Delkeskamp 1977, Brancucci 1980), que mencionava uma forma "vizinha de *Malthinus* [subfamília Malthininae], mas com o pronoto recobrindo a cabeça anteriormente, lembrando Lampyridae"; élitros longos; antenas quase tão longas quanto o corpo, primeiro antenômero mais longo que o segundo e o terceiro reunidos, este três vezes mais longo que o segundo, quarto quase duas vezes maior que o terceiro, os seguintes semelhantes ao quarto antenômero; quarto artigo do palpo maxilar alongado, garras tarsais simples. O estudo dos exemplares-tipo da única espécie, *M. pallidus* Motschulsky 1853, não deixa dúvidas de tratar-se de fato de um Chauliognathini. É provável, no entanto, que muitas espécies da Amazônia hoje alocadas em *Chauliognathus* devam ser transferidas para *Malthopterus* (Capítulo 2).

Morfologia aplicada à taxonomia

Como exposto acima, grande parte dos problemas taxonômicos encontrados em Chauliognathini devem-se à imprecisão e brevidade das descrições, publicadas principalmente por Pic. Agravante é o fato de grande parte dessas descrições ser baseada apenas em caracteres cromáticos, notadamente variáveis em muitas espécies de Chauliognathini, negligenciando o potencial dos caracteres morfológicos. Assim, uma mesma descrição pode servir para caracterizar diversas espécies muito diferentes morfológicamente.

Mesmo sem se aprofundar no estudo morfológico, é possível reconhecer similaridades triviais entre os *Chauliognathini* que possibilitam sua organização em um sistema de grupos, mesmo que informais, facilitando a compreensão e a comparação entre as espécies. Essa similaridade foi percebida por Pic, que a utilizava ao organizar os espécimes de *Chauliognathus* em sua coleção particular (Fig. 3). Infelizmente esse sistema de organização, classificação ou reconhecimento das espécies não foi evidenciado nas descrições das espécies.

Figura 3. Exemplos de organização da coleção de *Chauliognathus* por Maurice Pic (MNHN). Cada uma das 25 caixas abrigava exemplares de espécies morfológicamente semelhantes entre si.

Muitos são os caracteres morfológicos de Chauliognathini com potencial tanto para distinção de espécies semelhantes quanto para agrupá-las sistematicamente, além de fomentar uma discussão sobre a evolução do grupo. Um estudo morfológico amplo possibilitará a apresentação de caracteres robustos para sustentar a melhor definição e proposição de novos gêneros e a redistribuição das espécies em uma eventual redefinição de Chauliognathini.

A estrutura com maior potencial para fornecer informações sistemáticas e diagnósticas em Chauliognathini é a genitália dos machos (edeago). A morfologia do edeago nesse grupo é geralmente constante em uma mesma espécie, porém diferente entre as espécies. Champion (1914) foi o primeiro a sistematicamente descrever e ilustrar os edeagos de Chauliognathini e a defender sua superioridade em comparação a caracteres cromáticos. Os edeagos de Chauliognathinae são característicos pela forte assimetria da peça basal e dos parâmeros e torção do lobo médio. No entanto, poucos autores os utilizaram em trabalhos taxonômicos e sistemáticos, talvez pela complexidade das estruturas e consequente dificuldade de se definir suas formas e compará-los uns aos outros (Capítulo 1).

Magis & Wittmer (1974) estudaram com detalhes a morfologia de edeagos de representantes de alguns gêneros de Chauliognathini e Ichthyurini, estabelecendo as homologias que serviram de base para a redefinição e revisão de diversos gêneros de Chauliognathinae feitas por Brancucci (e.g. Brancucci 1979, 1981b, 1982, 1985b) e que regem a atual proposta de classificação da subfamília.

Observou-se no entanto a necessidade de revisão e readequação da proposta de homologias de Magis & Wittmer (1974). Como já observado por Brancucci (1985b), algumas das transformações atribuídas aos edeagos de Chauliognathinae parecem ser superestimadas e as conclusões equivocadas. Além disso, a definição da orientação das regiões e estruturas dos edeagos baseia-se na sua posição em repouso dentro do abdômen. Essa premissa não é

confiável, uma vez que a assimetria e torção do edeago levam ao seu deslocamento internamente no abdômen. Dessa forma, a aplicação da atual proposta de homologia em estudos sistemáticos é inadequada ao estabelecer homologias entre estruturas de diferentes origens.

Nesse trabalho os edeagos de Chauliognathinae foram estudados em detalhes a fim de se propor novas hipóteses de homologia para as estruturas dos edeagos para que possam servir no estudo sistemático do grupo (Capítulo 1).

Sistemática de Chauliognathini

Brancucci (1980) apresentou uma hipótese filogenética para as subfamílias de Cantharidae em que Chauliognathinae aparece como grupo-irmão das demais subfamílias. Em Chauliognathinae existem hipóteses de relações filogenéticas para as espécies de alguns gêneros (Brancucci 1979, 1981a, 1981c, 1981d, 1982b), e de relações entre os gêneros de élitros curtos classificados em Chauliognathini *sensu* Magis & Wittmer (1974) e os "gêneros próximos de *Maronius*" (*Belotus*, *Maronius*, *Maroniodes*, *Macromalthinus*, *Lobet*, *Pseudolobet* e *Paramaronius*) (Brancucci 1981b) (Fig. 4).

Figura 4. Hipótese filogenética para os “gêneros próximos de *Maronius*”. Modificado de Brancucci (1981b).

O único trabalho a envolver uma maior quantidade de táxons (17 gêneros e 43 espécies) de Chauliognathinae foi a filogenia dos Chauliognathini *sensu* Magis & Wittmer (1974) (Biffi 2012), que tinha por objetivo testar sua monofilia. Foi demonstrada a parafilia do grupo e recuperada a topologia que remetia à proposta inicial de distribuição dos gêneros segundo Miskimen (1961). No entanto, restam inconclusivas as relações internas dos gêneros e espécies de Chauliognathini. Uma filogenia do grupo abrangendo diversas formas morfológicas e a mais ampla distribuição geográfica possível pode lançar luz sobre uma adequada delimitação dos gêneros e grupos de espécies, redistribuição das espécies e potenciais novos gêneros e reestabelecimento de outros atualmente sinonimizados a *Chauliognathus*.

É apresentada no Capítulo 2 uma análise cladística de Chauliognathini com base em caracteres morfológicos que discute as relações internas da tribo e possibilita o refinamento da classificação dos seus gêneros e grupos de espécies.

Optou-se por uma filogenia morfológica por já envolver caracteres que devem ser explorados na delimitação dos grupos e ajudar na desejável futura reorganização da tribo e revisão dos gêneros, como já foi possível com *Psilorrhynchus* (Biffi 2017b) e *Microdaiphron* (Capítulo 3).

Objetivos

1. Apresentar uma hipótese filogenética para as espécies de Chauliognathini *sensu* Miskimen (1961) com base em caracteres morfológicos que sirva de base para um refinamento da classificação interna da tribo. Secundariamente, testar a monofilia de seus gêneros e avaliar a viabilidade de se propor gêneros novos e de revalidar alguns sinônimos.

2. Como um primeiro passo para os futuros trabalhos taxonômicos, revisar o gênero *Microdaiphron* Pic, 1926, redescrever, ilustrar e apresentar um mapa de distribuição para todas as espécies.
3. Do estudo morfológico, propor uma nova hipótese de homologias para os edeagos de Chauliognathinae que possam ser utilizados em trabalhos taxonômicos e sistemáticos.

CAPÍTULO 1

Novas propostas de homologia para os edeagos de Chauliognathinae (Coleoptera: Cantharidae)*

* Adaptação do texto apresentado ao Programa de Pós Graduação em Ciências (Zoologia) do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo em agosto de 2015 como parte do exame de qualificação.

Resumo

Chauliognathinae é composta pelas tribos Chauliognathini e Ichthyurini. A principal característica comum às duas tribos e utilizada para caracterizar a subfamília é a forte assimetria do edeago e segmentos genitais dos machos. A partir do início do século XX o estudo destas estruturas tomou grande importância em trabalhos taxonômicos, aos quais são atribuídos os principais caracteres para a definição dos gêneros e diagnose das espécies. No entanto, a forte assimetria e extrema diversidade morfológica dificultavam a comparação dos edeagos de Chauliognathinae com os dos demais Cantharidae. No trabalho de Magis & Wittmer (1974) foi feito um estudo morfológico de Chauliognathinae com ênfase no edeago e segmentos genitais dos machos, estabelecendo-se a nomenclatura e as bases de comparação com os demais Cantharidae utilizadas atualmente. Nesse trabalho é descrita uma modificação estrutural nos edeagos de Chauliognathini em que a primeira membrana conectiva — que liga o tégmen ao lobo médio — assume uma posição ventral, diferentemente dos demais Cantharidae, nos quais ela é dorsal. Em Ichthyurini, por sua vez, haveria um giro de 180° do edeago em comparação aos Chauliognathini, fazendo com que este retornasse à posição semelhante aos demais Cantharidae, embora não houvesse um argumento para essa hipótese. Avalia-se, portanto, que a atual hipótese de homologias para os edeagos de Chauliognathinae é insustentável e as transformações atribuídas aos caracteres do edeago são superestimadas.

Além disso, constatou-se que a orientação estabelecida para as regiões do edeago é inadequada pois baseiam-se na sua posição de repouso dentro do abdômen, que pode ser variável em indivíduos de uma mesma espécie. Assim, a atual nomenclatura não é adequada para estudos sistemáticos porque trata como homólogas estruturas de diferentes origens. Propõe-se aqui uma nova hipótese de homologias para as regiões dos edeagos de Chauliognathinae e a comparação com as de outros Cantharidae. A nova proposta é basicamente uma inversão em 180° da orientação estabelecida por Magis & Wittmer. Portanto, o que atualmente é considerado ventral passa a ser dorsal e vice-versa e, conseqüentemente, o que é direito passa a ser esquerdo e vice-versa. Propõe-se que a correta identificação das regiões e estruturas se faça primeiramente pela localização da primeira membrana conectiva (dorsal) e em seguida por suas conexões ao tégmen e ao lobo médio. Adotando-se a nova proposta, refuta-se a hipótese de inversão das conexões de membrana em Chauliognathini, bem como o retorno em 180° do edeago de Ichthyurini.

Palavras-chave: Chauliognathini; genitália; Ichthyurini; morfologia

Abstract: New proposals of homologies for the aedeagi of Chauliognathinae (Coleoptera: Cantharidae). Chauliognathinae is composed of the tribes Chauliognathini and Ichthyurini. The main common feature for both tribes used to characterize the subfamily is the strong asymmetry of the aedeagus and genital segment of males. From the beginning of the 20th century the study of such features got special importance in taxonomic works, to which are attributed the main characters for the definition of genera and diagnosis of species. However, their strong asymmetry and extreme morphological diversity hinder the comparison of Chauliognathinae aedeagi with those of other Cantharidae. Magis & Wittmer (1974) conducted a morphological study of Chauliognathinae with emphasis in the aedeagus and genital segments of males, establishing the current nomenclature and foundations of

comparison against other Cantharidae. In that work it is described a structural modification in the aedeagi of Chauliognathini in which the first connective membrane — that links the tegmen to the median lobe — takes a ventral position, unlike the other Cantharidae, in which it is dorsal. In turn, in Ichthyurini there is a rotation in 180° of the aedeagus in comparison to Chauliognathini, bringing it back to a position similar to the other Cantharidae, although there was no argument for such hypothesis. Therefore, it is evaluated that the current hypothesis of homologies for the Chauliognathinae aedeagi is untenable and that the transformations attributed to the aedeagus characters are overestimated. Besides, it was found that the orientation established for the aedeagus' regions are inadequate because it is based on its rest position inside the abdomen, which can vary in specimens of a same species. Thus, the current nomenclature is inadequate for systematic studies for treating structures of different origins as homologues. It is proposed herein a new hypothesis of homologies for the regions of aedeagi of Chauliognathinae and their comparisons against other Cantharidae. The new proposal is basically the inversion in 180° of the orientation established by Magis & Wittmer. Therefore, what is currently considered as ventral becomes dorsal and vice versa and, consequently, what is currently considered as right becomes left and vice versa. It is proposed that the correct identification of the aedeagus' regions and structures starts in the localization of the first connective membrane (dorsally) and then in its connections to the tegmen and median lobe. By adopting the new proposal, the hypothesis of inversion of the membrane connections in Chauliognathini is refuted, as well as the return in 180° of the aedeagus of Ichthyurini.

Keywords: Chauliognathini; genitalia; Ichthyurini; morphology

1. Introdução

A família Cantharidae é composta, na presente classificação, por 5 subfamílias viventes: Cantharinae Thomson, 1864, Malthininae Kiesenwetter, 1852, Silinae Mulsant, 1862, Dysmorphocerinae Brancucci, 1980 e Chauliognathinae Champion, 1914 (Brancucci 1980). A subfamília Chauliognathinae é caracterizada principalmente pela forte torção e assimetria do edeago, estrutura muito utilizada na sua classificação interna e definição de gêneros (c.f. Magis & Wittmer 1974, Brancucci 1981). Chauliognathinae é atualmente composta pelas tribos Chauliognathini LeConte, 1861 e Ichthyurini Champion, 1915.

A partir do século XX a taxonomia de Cantharidae passou a ser mais amplamente apoiada em caracteres de genitália masculina. Champion (1914) foi o primeiro a sistematicamente descrever e ilustrar os edeagos de Chauliognathinae e a defender sua superioridade em comparação a caracteres cromáticos. Porém levou-se mais tempo para que essa prática fosse adotada por outros autores em Chauliognathinae, talvez pela difícil comparação e compreensão das estruturas assimétricas. Desde então, poucos autores descreveram e ilustraram edeagos em trabalhos taxonômicos (e.g. Fender 1964a,b, Wittmer 1974, 1977, Brancucci 1979–1985a). As poucas classificações supragenéricas e relações filogenéticas propostas para Chauliognathinae também apoiam-se nos caracteres de edeagos. Miskimen (1961) baseou-se, entre outros caracteres, na assimetria da genitália masculina de Chauliognathini e Ichthyurini ao propor sua união em uma nova família separada de Cantharidae. Magis & Wittmer (1974) contestaram ponto a ponto os argumentos de Miskimen (1961) para a separação em uma nova família, mas admitiram que as tribos Chauliognathini e Ichthyurini são filogeneticamente próximas e devem ser agrupadas na subfamília Chauliognathinae, porém com redefinição das tribos e redistribuição dos gêneros.

Neste mesmo trabalho Magis & Wittmer (1974) apresentam um estudo de morfologia comparada dos abdomens e edeagos de Chauliognathinae, com as propostas de homologias e de orientação espacial correntes que serviram de base para autores subsequentes (e.g. Brancucci 1981, Biffi 2015, 2017a, Constantin 2016). Foi apoiado nessa proposta que Brancucci revisou, redefiniu e redistribuiu as espécies em muitos dos gêneros de Chauliognathinae (e.g. Brancucci 1979, 1981, 1982, 1985a) .

A proposta de Magis & Wittmer (1974) pressupõe modificações extremas na conformação e orientação da genitália em comparação entre as duas tribos, como a inversão dorso-ventral da posição da primeira membrana conectiva e do orifício apical do lobo médio e o espelhamento dos parâmeros direito e esquerdo. Segundo os autores, a orientação utilizada é relativa à posição do edeago em repouso dentro do abdômen.

Diferentemente dos demais Cantharidae, em Chauliognathinae a assimetria do edeago e dos segmentos genitais faz com que o edeago seja evertido lateralmente e não repouse dorso-ventralmente no abdômen, levando a equívocos de orientação. À primeira vista, a proposta de transformação das genitálias de Magis & Wittmer (1974) parece ser superestimada, baseada em evidências pouco confiáveis. Uma comparação das estruturas do edeago seria mais acurada se baseada em evidências mais constantes, como posição de escleritos e conexões de membranas.

A atual proposta de homologias para as regiões e estruturas do edeago de Magis & Wittmer (1974) não é um impeditivo para a boa compreensão e comparação morfológica quando empregada em taxonomia alfa. No entanto, a sua aplicação em estudos sistemáticos é inadequada, pois estabelece homologias entre estruturas de diferentes origens. Para trabalhos de sistemática é imprescindível que os caracteres a serem comparados, assumidos como homólogos, sejam definidos com o máximo de rigor e exatidão possíveis. A fim de

estabelecer as bases de comparação para futuros trabalhos sistemáticos, apresenta-se, a seguir, uma nova proposta de homologias para as estruturas do edeago de Chauliognathinae.

2. Material e métodos

A terminologia morfológica segue Jeannel (1955), com algumas adições de Brancucci (1981). Os parâmeros são considerados como as projeções estiliformes dos lobos laterais.

Foram estudados exemplares de todos os gêneros de Chauliognathinae, exceto *Microichthyurus* Pic, 1919 e *Trypheredium* Brancucci, 1985. O material examinado está listado no anexo 1.

As dissecções do abdômen e edeago seguiram os protocolos de Brancucci (1980) para Cantharidae em geral e Brancucci (1985a) para os Ichthyurini. Algumas genitálias foram clareadas com solução de KOH a 15% e posteriormente coradas com Chlorazol Black. Para fixação, as peças foram desidratadas em álcool etílico absoluto e hexametildisilazano (HMDS), segundo o protocolo de Brown (1993).

Fotografias foram feitas com câmera Canon T3i e objetiva macro Canon MP-E 65mm. As imagens de diferentes planos de foco foram combinadas com o software Zerene Stacker e posteriormente tratadas e editadas com software Adobe Photoshop CS6. As ilustrações em traço foram feitas no software Adobe Illustrator CS6.

Descrições morfológicas e figuras adaptadas de Magis (1971) e Magis & Wittmer (1974).

Para facilitar a comparação, as abreviaturas usadas no texto e figuras são iguais às apresentadas por Magis (1971) e Magis & Wittmer (1974) e estão apresentadas na tabela 1.

3. Resultados

3.1. Proposta atual de homologias e generalidades dos edeagos de Cantharidae e Elateroidea

O edeago de Cantharidae remete à forma básica trilobada encontrada em Elateroidea — série Byrrhoidea, *sensu* Sharp & Muir (1912), divisão dos Malacodermodea *sensu* Jeannel (1955) —, formada por um lobo médio (pênis) envolto pelo tégmen, que possui uma peça basal e dois parâmeros ou lobos laterais (os parâmeros serão considerados, abaixo, como as projeções estiliformes dos lobos laterais, conforme nomenclatura de Magis (1971) e Wittmer (1969)); o lobo médio liga-se ao tégmen pela primeira membrana conectiva, e o tégmen liga-se ao nono segmento do abdômen pela segunda membrana conectiva (Sharp & Muir 1912, Jeannel 1955).

Noël Magis dedicou-se a descrever detalhadamente e comparar os segmentos abdominais e genitálias masculinas de algumas espécies de quatro subfamílias de Cantharidae: Malthininae (Magis 1963, 1965), Silinae (Magis, 1968), Cantharinae (Magis 1963, 1971, 1972) e Chauliognathinae (Magis & Wittmer 1974). Com base nesses trabalhos e no estudo de grande quantidade de espécies de muitos gêneros, Brancucci (1980) agrupou os caracteres comuns para cada grupo e sintetizou uma descrição de um "tipo" geral de edeago para cada subfamília. Desses, o mais detalhado e didático é o "tipo" *Cantharis*, que servirá, aqui, como comparativo para os Chauliognathinae.

3.1.1. O edeago de Cantharinae

O edeago de *Cantharis* Linnaeus, 1758, *Rhagonycha* Eschscholtz, 1830 e alguns gêneros afins em Cantharinae conservam as características gerais dos Cantharidae e demais Elateroidea, sem especializações muito particulares (Magis 1971, 1972). A descrição a seguir é uma síntese da morfologia do edeago de *Cantharis fusca* Linnaeus, 1758 apresentada por Magis (1971).

Em *Cantharis fusca* a peça basal é membranosa nas faces dorsal e ventral com dois escleritos em forma de placas finas recobrindo parcialmente suas paredes laterais (Fig. 2, 6, 8, 12). Desses escleritos laterais partem dois prolongamentos que se projetam ventral e proximalmente, unindo-se em um nódulo esclerotizado (*nod*) no qual se fixa a segunda membrana conectiva (Fig. 7, 12).

A parede membranosa dorsal da peça basal apresenta duas dobras sobre si mesma. As bordas dessas dobras são representadas por *b.d.* (borda distal da peça basal do tégmen) e *b.pr.* (borda proximal) (Fig. 1). É por meio dessa dobra da membrana que a peça basal liga-se aos lobos laterais lateralmente: a dobra superficial (*b.d.*) é recoberta lateralmente pelo esclerito lateral (*scl.l.*) e liga-se a ele em sua extremidade distal, enquanto a dobra *b.pr.*, interna, é paralela à *b.d.* e fixa-se a uma borda proximal saliente e esclerotizada do lobo lateral. Do lado dorsal, os lobos laterais são unidos medianamente na base por flanges transversais, enquanto do lado ventral são amplamente unidos por um arco projetado anteriormente (Fig. 1, 2, 6, 7, 8, 12).

O lobo médio encontra-se quase totalmente encoberto pela peça basal e lobos laterais. Apenas o ápice do esclerito ventral e dos escleritos apicais com seus processos laterais (quando presentes) aparecem expostos distalmente. A parede dorsal do lobo médio (Fig. 3) é

curta e larga, com sua borda proximal sinuosa situada na altura da dobra *b.pr.* A parede ventral (Fig. 8) é mais longa e estreita, estendendo-se até a base do edeago, próximo ao orifício basal (*ob*). Dorsalmente, a primeira membrana conectiva (*Im.c*) (Fig. 4–5) liga-se amplamente à borda proximal do esclerito do lobo médio por meio de um processo lamelar e a dois "processos laterais distais" (*pr.1*) esclerotizados, formados nos ápices proximais de cristas internas dos lobos laterais.

Anteriormente, a *Im.c.* recobre a parede dorsal membranosa do lobo médio, dobra-se e liga-se à margem interna da flange formada pelos lobos laterais. Do *pr.1* a primeira membrana conectiva dirige-se ventralmente e liga-se à extremidade proximal dos arcos dos lobos laterais e a dois "processos laterais proximais" (*pr.2*) (Fig. 10, 11). Portanto, a primeira membrana conectiva liga o lobo médio ao tégmen ao nível dos lobos laterais (em *pr.1*, no arco ventral e na flange dorsal) e da peça basal (em *pr.2*).

3.1.2. Edeago de *Chauliognathus*, *Lobetus* e *Chauliognathini* segundo Magis & Wittmer (1974)

Na classificação de Magis & Wittmer (1974) a tribo Chauliognathini é composta por duas linhagens de gêneros formados por espécies de élitros longos (*Chauliognathus* Hentz, 1830, *Daiphron* Gorham, 1881, *Malthesis* Motschulsky, 1853 etc) e élitros curtos (*Belotus* Gorham, 1881, *Lobetus* Kiesenwetter, 1852, *Paramaronius* Wittmer, 1963 etc). Os edeagos nesses grupos são diferentes e foram descritos separadamente por Magis & Wittmer (1974).

A característica mais evidente dos edeagos da subfamília é uma forte assimetria do tégmen e do lobo médio (Fig. 13–17). Além disso, diferentemente dos *Cantharis*, os lobos laterais são fortemente fundidos à peça basal, formando um anel completo que circunda o lobo médio (Magis & Wittmer 1974, Miskimen 1961, Brancucci 1980). Por não ser possível

distinguir os limites entre a peça basal e os lobos laterais, estes são tratados apenas por "parâmeros" em Chauliognathinae. Para Magis & Wittmer (1974), apesar dessas diferenças, o edeago de *Chauliognathus* é perfeitamente comparável ao descrito para *Cantharis*, porém, com algumas diferenças notáveis. Para eles, a característica mais original do edeago dos *Chauliognathus* é a disposição muito particular da primeira membrana conectiva, que assume uma posição *ventral*, partindo do lobo médio anteriormente, dobra-se sobre si mesma e fixa-se ventro-lateralmente na borda posterior do tégmen. Ela forma, portanto, um "fole" horizontal que recobre o espaço livre entre o tégmen e a porção mediana do lobo médio (Fig. 14). Do lado dorsal, a membrana liga-se fortemente ao lobo médio formando dois processos esclerotizados ($y-y'$), responsáveis pela ligação rígida entre o lobo médio e a base de cada parâmero (Fig. 13). Para Magis & Wittmer (1974), este mecanismo seria *análogo* aos "processos laterais proximais" (*pr.2*) de *Cantharis* (Magis 1971) (Figs. 1, 7).

Em *Lobetus* e demais gêneros de Chauliognathini de élitros curtos a comparação dos edeagos com os de *Chauliognathus* é mais complicada devido à assimetria mais acentuada do tégmen e a algumas particularidades. Segundo os autores, em vista ventral a abertura entre o lobo médio e o tégmen (recoberta pela primeira membrana conectiva) forma um orifício muito amplo, orientado obliquamente em *Lobetus* (Figs. 14, 15). Entre o tégmen e a parede ventral do lobo médio forma-se uma lamela que desloca o lobo médio e parâmeros para uma posição mais dorsal. Do lado dorsal distinguem-se quatro processos correspondentes aos dois parâmeros, a um "prolongamento do tégmen" (Brancucci 1981) — placa ampla fortemente curvada dorsalmente — e a uma apófise na face dorsal desse prolongamento do tégmen (Magis & Wittmer 1974). Entre os parâmeros e o lobo médio há duas regiões fortemente esclerotizadas muito semelhantes aos processos $y-y'$ descrito para os *Chauliognathus*. A homologia entre os parâmeros e demais processos foi melhor definida posteriormente por Brancucci (1981) (Fig. 16).

Em todas as espécies de Chauliognathini o parâmero direito é rigidamente ligado ao tégmen, enquanto o parâmero esquerdo é ligado ao tégmen sempre por uma área membranosa. Além disso, observa-se um processo mais ou menos evidente na margem proximal esquerda do tégmen ("*processo z*") (Magis & Wittmer 1974) (Fig. 13).

3.1.3. Edeago de Ichthyurini segundo Magis & Wittmer (1974)

A tribo Ichthyurini é formada pelos gêneros *Ichthyurus*, *Malthoichthyurus*, *Microichthyurus*, *Trypherus*, *Trypheredium* e *Pseudocerocoma* (Brancucci 1980, 1985b).

Segundo Magis & Wittmer (1974) o edeago de Ichthyurini diferencia-se dos Chauliognathini por uma inversão da posição dos parâmeros, membrana e orifícios, como listado a seguir (caracteres de Chauliognathini entre parênteses para comparação): parâmero esquerdo *rigidamente fixado* ao tégmen, às vezes *ausentes* (*móvel*, ligado ao lobo médio por um processo esclerotizado [$y-y'$]); parâmero direito *móvel*, ligado ao lobo médio por um processo esclerotizado [$y-y'$] (*rígido*, ligado ou não por um processo esclerotizado [$y-y'$], às vezes *ausente*); região anterior do lobo médio recoberta pelo tégmen (não recoberta, geralmente grande e globosa); região posterior do lobo médio pouco torcida e pouco saliente (sempre torcida); orifício apical do lobo médio *dorsal* (terminal, lateral ou ventral, *nunca dorsal*); primeira membrana conectiva não formando um "fole" (dobrada sobre si mesma e formando um grande "fole" ventral).

Para Magis & Wittmer (1974) essas características representam um "retorno" em 180° do edeago em relação à posição observada nos Chauliognathini, embora por razões desconhecidas (Figs. 18–23).

Brancucci (1985a) discordou da proposta de rotação dos edeagos de Ichthyurini e tratou as regiões ventral e dorsal dos edeagos de *Trypherus* semelhantes às definidas para Chauliognathini (Figs. 13–17).

3.2. Nova proposta de homologia para os edeagos de Chauliognathinae

A inversão na orientação do edeago de Ichthyurini em relação aos de Chauliognathini assumida por Magis & Wittmer (1974) é superestimada, baseada principalmente no posicionamento do edeago em repouso dentro do abdômen, que pode ser variável até em uma mesma espécie. Brancucci (1985a) já alertara para essa controvérsia na teoria de Magis & Wittmer (1974) e indicou alguns erros e inconsistências na orientação utilizada pelos autores. Para Brancucci (1985a) a hipótese de rotação em 180° dos edeagos dos dois grupos é questionável pois a posição dos órgãos genitais femininos é muito semelhante em Chauliognathini e Ichthyurini e, portanto, não justifica aquela conclusão. A orientação dos orifícios basal e apical do lobo médio tampouco é confiável para se estabelecer a relação com as demais regiões do edeago, uma vez que o lobo médio também sofre rotações, torções e pode posicionar-se lateralmente dentro do anel formado pelo tégmen.

Como descrito por Magis (1963) e Magis & Wittmer (1974) o segmento genital dos Cantharidae é formado pelos tergito e esternito IX. Deles partem anteriormente longos pares de hastes que se encontram ventralmente e circundam o edeago, às quais se liga a segunda membrana conectiva. Em Chauliognathinae o segmento genital é assimétrico e a união das hastes não é central como nos *Cantharis*, mas deslocada à esquerda no abdômen (Fig. 24–27). O deslocamento das hastes do segmento genital influencia na posição do esternito IX e, por consequência, na posição e rotação do edeago, que pode repousar lateralmente ou invertido dorso-ventralmente. Em alguns casos extremos (e.g. *Trypherus*, *Ichthyurus* e

Lobetus) o esternito IX localiza-se totalmente à esquerda ou dorso-lateralmente (Figs. 25–27).

Independentemente da posição de rotação do edeago no abdômen e da abertura apical do lobo médio, as homologias das regiões do edeago podem ser traçadas seguindo-se critérios mais constantes, como posição e conexão das membranas e inserções musculares.

A nova proposta de homologia para os edeagos de *Chauliognathinae* é, basicamente, uma inversão da orientação do edeago considerada por autores anteriores. Ou seja, tudo que é considerado atualmente como *ventral*, passa a ser *dorsal* e vice-versa. Consequentemente, tudo que é considerado *direita* passa a ser *esquerda*, e vice-versa (Figs. 28–35). As posições das regiões, processos, inserções etc. nas diferentes espécies não são absolutas, mas relativas umas às outras. Assim, mesmo que o parâmero direito de um *Chauliognathinae* encontre-se visualmente em posição ventral no edeago, ele corresponderá sempre ao parâmero direito de *Cantharis*.

Esta proposta baseia-se na localização da primeira membrana conectiva, assumida sempre como dorsal, e em seus pontos de conexão ao tégmen e lobo médio, entendidos como correspondentes aos descritos para *Cantharis*. A nova proposta ancora-se nas seguintes evidências:

3.2.1. Grupos da região Australiana

Algumas espécies de *Chauliognathus* da Austrália, Nova Guiné e do Chile apresentam características diferentes das demais espécies do gênero e, no entanto, semelhantes às das outras subfamílias. Alguns autores destacam que nas espécies da região Australiana o lobo médio é menos esclerotizado e torcido que nas espécies do Novo Mundo. Além disso, observa-se uma esclerotização e uma assimetria muito menos acentuada também

na peça basal e lobos laterais, o que indica que essas espécies são as que conservam mais características plesiomórficas (Sharp & Muir 1912, Champion 1914, Miskimen 1961, Magis & Wittmer 1974) e são, portanto, as ideais para se fazer as comparações entre os Chauliognathinae e as demais subfamílias. Nessas espécies, a disposição do edeago no abdômen é menos lateral, assumindo uma posição menos deslocada.

Posicionando-se o edeago de uma dessas espécies segundo a nova proposta de orientação, observa-se imediatamente uma semelhança na aparência e na forma das estruturas observadas em *Cantharis*, mesmo sem se aprofundar nos detalhes das ligações das membranas conectivas: em vista ventral as margens internas dos parâmeros são arqueadas e se unem ao lobo médio medianamente (Figs. 36–38). Anteriormente, na peça basal, há uma ampla região membranosa seguida por uma margem esclerotizada. Essas regiões são semelhantes à área membranosa ventral e à união entre os escleritos laterais observadas em *Cantharis* (Figs. 36, 38). Em vista dorsal, o lobo médio é curto e uma margem arqueada delimita a parede distal do tégmen (Figs. 39–40).

3.2.2. O "nódulo esclerotizado" e o "processo z"

A fixação da segunda membrana conectiva em *Cantharis* e nos Chauliognathini ocorre ao redor de toda a base do tégmen, e não apenas no nódulo esclerotizado. O nódulo esclerotizado (*nod*) de *Cantharis* e o processo z nos Chauliognathinae assumem posições distintas no abdômen, porém com a mesma função: deles partem músculos que se ligam ao esternito IX, provavelmente com função de everter o edeago para fora do abdômen. Em *Cantharis* o nódulo esclerotizado é ventral e dele partem dois grupos de músculos que se ligam às paredes ventro-laterais do esternito IX. Em *Chauliognathus* e gêneros afins o processo z localiza-se dorso-lateralmente à direita (Fig. 29) e dele parte um feixe de músculos

que se liga à margem lateral esquerda do esternito IX. Em *Tryptherus latipennis* o feixe de músculos liga o processo z à região proximal dorsal do esternito IX, que é muito modificado e assume uma posição laterodorsal.

O nódulo esclerotizado e o processo z são, portanto, estruturas homólogas. Devido à torção dos edeagos dos Chauliognathinae no eixo longitudinal o processo z encontra-se deslocado cerca de 90° à direita no tégmen (Figs. 29, 31), às vezes indistinto (Figs. 32, 34).

3.2.3. Primeira membrana conectiva e parede dorsal do lobo médio

Adotando-se a nova proposta de homologia, observa-se que toda a descrição das inserções e conexões da primeira membrana conectiva apresentada por Magis (1971) para *Cantharis* aplica-se também para os Chauliognathinae: do lado dorsal a membrana parte do lobo médio, recobre sua parede membranosa, dobra-se sobre si mesma e liga-se à margem distal do tégmen (correspondente à margem da flange formada pelos lobos laterais em *Cantharis*) (Figs. 42–44) e a uma região esclerotizada na base dos lobos laterais (homólogos aos *pr.1*). Das laterais, a membrana dirige-se ventralmente e liga-se fortemente ao lobo médio e ao tégmen em três pontos: a união entre os parâmeros e o lobo médio (correspondente à extremidades proximais dos arcos laterais em *Cantharis*) e aos processos esclerotizados y e y' (homólogos, portanto, aos "processos laterais proximais" de *Cantharis* – *pr.2*) (Figs. 42–44).

Como já destacado por Magis & Wittmer (1974), em alguns Chauliognathini de élitros curtos ocorre uma invaginação da parede esquerda do tégmen, formando uma lamela entre o lobo médio e a região dorsal do tégmen (Figs. 32–34). Nessas espécies, a primeira membrana conectiva parte da parede dorsal do lobo médio, sofre uma torção, contorna a lamela interna até ligar-se à margem distal do tégmen. Ventralmente, as ligações da membrana são muito mais próximas, pois os parâmeros estão intimamente reunidos.

Em corte longitudinal observa-se no lobo médio dos Chauliognathinae uma região anterior membranosa recoberta pela primeira membrana conectiva (Fig. 44), exatamente como descrito para a região dorsal do lobo médio de *Cantharis* por Magis (1971) e evidentemente homólogos.

3.3. Outras projeções no tégmen de Chauliognathinae

Na série de revisões de gêneros de Chauliognathinae Michel Brancucci estabeleceu a nomenclatura para as regiões dos edeagos seguindo a definição geral de Magis & Wittmer (1974) com algumas adições e modificações subsequentes. Além dos parâmeros direito e esquerdo, observa-se uma projeção lateral chamada de "parâmero ventral direito" (Brancucci 1979), posteriormente "prolongamento direito do tégmen" (Brancucci 1981) — esquerdo na presente proposta de orientação —, que pode apresentar uma apófise em sua face ventral. Esta estrutura, adjacente ao parâmero, corresponde à aba ("*auvent*") interpretada por Magis & Wittmer (1974) como uma expansão do lobo lateral. A apófise do prolongamento do tégmen, por sua vez, havia sido interpretada por Magis & Wittmer (1974) como o parâmero direito (Figs. 15, 17, 32).

Alguns gêneros (e.g. *Maronius*, *Paramaronius*, *Macromalthinus*) apresentam uma projeção cuticular no ápice direito do tégmen chamada de "prolongamento setífero" ("*prolongement setifère*") (Brancucci 1981) geralmente alongada e munida de cerdas apicais (Fig. 32).

4. Conclusões

A nova proposta de homologias (Figs. 29–35) apresenta uma explicação muito mais simplificada e parcimoniosa para as transformações observadas nos edeagos de Chauliognathinae. Sua adoção não interfere nas propostas de relacionamento entre espécies ou grupos de espécies de um mesmo gênero, mas pode alterar as relações filogenéticas entre os gêneros e tribos de Chauliognathinae.

Esta orientação do edeago já foi empregada em trabalhos recentes (Biffi 2016, 2017b), porém sem uma discussão sobre os conflitos em relação à proposta de Magis & Wittmer (1974). A orientação dos parâmeros direito e esquerdo adotada por Champion (1914) são apenas em relação à posição do edeago nas figuras, portanto invertidas da real posição no abdômen. Fender (1964a,b) utiliza a mesma nomenclatura de Champion (1914), no entanto não deixa claro se a orientação refere-se à estrutura ou a posição nas ilustrações.

As divergências com relação à definição e orientação das estruturas dos edeagos de Chauliognathinae podem ter origem na sua torção e assimetria características, que levaram a um deslocamento do *processo z* à direita e conseqüentemente a uma alteração da posição de repouso do edeago no segmento genital, com sua face ventral geralmente voltada para o lado esquerdo do abdômen.

Diferentemente do que foi definido por Magis & Wittmer (1974) como a principal transformação nos edeagos de Chauliognathinae, a primeira membrana conectiva não assume uma nova posição ventral — as suas ligações são correspondentes às observadas em *Cantharis*. As principais diferenças observadas entre os edeagos de *Cantharis* e Chauliognathinae, além da forte assimetria nestes, são a esclerotização das regiões membranosas da peça basal dos Chauliognathinae (menos acentuada em alguns grupos) e sua

fusão aos lobos laterais, tornando difícil sua delimitação (Brancucci 1980). Além disso, nos Chauliognathinae o lobo médio é geralmente muito mais alongado e não se encontra profundamente inserido na luz do tégmen. Portanto, a correta orientação do edeago passa a ser reconhecida a partir da localização da primeira membrana conectiva (dorsal), partindo da margem distal do tégmen, e os pontos de união entre tégmen, parâmeros e primeira membrana conectiva ($y-y'$, ventral).

Agradecimentos

A Sônia Casari, Sérgio Vanin, Sergio Ide, Fernando De Domenico e Juarez Fuhrmann pelos comentários na primeira versão deste texto. Aos curadores dos museus e instituições que emprestaram espécimes e autorizaram dissecções. A Danilo Ament pelo auxílio na preparação e fixação histológica. Este estudo foi financiado com verbas do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 142074/2013-6) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 2013/08966-1).

Tab. 1. Abreviaturas das estruturas utilizadas no texto e figuras

Abreviatura	estrutura
<i>1mc</i>	primeira membrana conectiva
<i>2mc</i>	segunda membrana conectiva
<i>ap</i>	apófise do tégmen
<i>bd</i>	dobra superficial da membrana
<i>b.pr</i>	dobra interna da membrana
<i>bs</i>	haste esternal
<i>cr.int.</i>	crista interna
<i>lm</i>	lobo médio
<i>nod</i>	nódulo esclerotizado
<i>ob</i>	orifício basal
<i>oa</i>	orifício apical
<i>pd</i>	parâmero direito
<i>pe</i>	parâmero esquerdo
<i>pg</i>	parâmero esquerdo
<i>pr.1</i>	processos laterais distais
<i>pr.2</i>	processos laterais proximais
<i>ps</i>	prolongamento setífero
<i>pt</i>	prolongamento do tégmen
<i>scl.ap.</i>	esclerito apical
<i>scl.l.</i>	esclerito lateral
<i>scl.marg.</i>	esclerito marginal
<i>si</i>	saco interno
<i>st</i>	esternito
<i>t</i>	tégmen
<i>tg</i>	tergito
<i>y-y'</i>	processo y-y'
<i>z</i>	processo z

Figs. 1–12. Edeago de *Cantharis fusca* Linnaeus, 1758 e *C. rustica* Fallén, 1807. 1–5. *Cantharis fusca*, dorsal; 7–11. *C. fusca*, ventral; 6, 12. *C. rustica*, dorsal e ventral. Figuras 1–5, 7–11 modificadas de Magis (1971). Vermelho: tégmen; verde: lobos laterais e parâmeros; azul: lobo médio; amarelo: primeira membrana conectiva.

Figs. 13–17. Morfologia dos edeagos de Chauliognathini segundo orientação de Magis & Wittmer (1974). **13.** *Chauliognathus heros* Guérin, vista dorsal; **14–15.** *Lobetus singularicornis* Pic, vista ventral e dorsal; **16.** *Pseudolobetus major* Champion, vista dorsal; **17.** *Paramaronius impressipennis* (Pic), vista dorsal. Figuras **13–15** modificadas de Magis & Wittmer (1974), **16** modificada de Brancucci (1981), **17** modificada de Biffi (2015).

Figs. 18–23. Morfologia dos edeagos de Ichthyurini segundo Magis & Wittmer (1974) e segundo Brancucci (1985a). **18–19.** *Trypherus latipennis* (Germar): **18.** vista dorsal, segundo Magis & Wittmer (1974); **19.** vista ventral, segundo Brancucci (1985a). **20–21.** *Trypheridium nuristanicus* (Wittmer): **20.** vista lateral direita segundo Magis & Wittmer (1974); **21.** vista ventral, segundo Brancucci (1985b). **22–23.** *Ichthyurus lateralis* Westwood: **22,** vista ventral segundo Brancucci (1980); **23,** vista ventral, direita, dorsal e esquerda segundo orientação de Brancucci (1980). Figuras **18** e **20** modificadas de Magis & Wittmer (1974), **19** modificada de Brancucci (1985a), **21** modificada de Brancucci (1985b), e **22** modificada de Brancucci (1980).

Figs. 24–27. Segmentos genitais em Cantharinae e Chauliognathinae. **24.** *Chauliognathus profundus* Leconte, vista lateral direita; **25.** *Trypheridium nuristanicus* (Wittmer), vista lateral direita; **26.** *Ichthyurus lateralis* Westwood, vista ventral; **27.** *I. octopunctatus* Ritsema, vista ventral. Figuras modificadas de Magis & Wittmer (1974).

Figs. 28–35. Nova proposta de homologia dos edeagos de Chauliognathinae e sua diversidade morfológica; orientação segundo nova proposta. **28.** *Cantharis rustica*, ventral e dorsal. **29.** *Chauliognathus expansus* Waterhouse, 1878, ventral e dorsal. **30.** *Chauliognathus marginatus* (Fabricius, 1775), ventral e dorsal. **31.** *Belotus obscurus* (Pic, 1906), ventral e dorsal. **32.** *Paramaronius unituberculatus* Biffi, 2017, ventral, lateral direita, dorsal e lateral esquerda. **33.** *Macromalthinus brasiliensis* (Pic, 1906), lateral esquerda. **34.** *M. brasiliensis*, ventro-lateral. **35.** *Ichthyurus lateralis*, ventral e dorsal. Figura 32 retirada de Biffi 2017a.

Figs. 36–40. Edeagos de *Cantharis fusca*, *Chauliognathus segmentarius* (Fairmaire, 1885) e *Chauliognathus luteopictus* (Fairmaire, 1877). **36, 39.** *Cantharis fusca*, ventral e dorsal. **37, 40.** *Chauliognathus segmentarius* (Fairmaire, 1885), ventral e dorsal. **38.** *Chauliognathus luteopictus* (Fairmaire, 1877), ventral. Áreas em vermelho = tégmen, azul = lobo médio, verde = lobos laterais/parâmeros. Setas pretas: área membranosa ventral da peça basal. Setas brancas: região de união do lobo médio aos arcos dos lobos laterais e peça basal (*pr.2* e *y-y'*). Setas azuis: flanges dos lobos laterais (delimitação imprecisa em Chauliognathinae).

Figs. 41–44. Ligações da primeira membrana conectiva em edeagos de *Cantharis fusca* e *Daiphron mediofasciatum* Pic 41. *Cantharis fusca*, vista dorsal e ventral. **42–44.** *Daiphron mediofasciatum*. **42.** vista dorsal. **43.** vista ventral. **44.** corte longitudinal, vista interna do lado direito. Setas brancas: região de união do lobo médio aos arcos dos lobos laterais e peça basal (*pr.2* e *y-y'*). Setas azuis: flanges dos lobos laterais (delimitação imprecisa em Chauliognathinae). Explicação da figura 41 na legenda das figuras 1–12.

CAPÍTULO 2

Análise cladística de Chauliognathini *sensu* Miskimen, 1961 (Coleoptera, Cantharidae, Chauliognathinae)

Resumo

A subfamília Chauliognathinae Champion, 1914 é composta pelas tribos Chauliognathini LeConte, 1861 e Ichthyurini Champion, 1915. Na classificação de Miskimen (1961) as espécies das duas tribos diferem principalmente pelo comprimento dos élitros, que podem ser longos, recobrindo o abdômen (Chauliognathini), ou muito curtos, expondo as asas e mais de seis tergitos abdominais (Ichthyurini). Chauliognathini é composta por cerca de 900 espécies e subespécies distribuídas em seis gêneros, para os quais não há claras definições e distinções. Enquanto os gêneros menores apresentam alguns caracteres diagnósticos, mesmo que contestáveis, o maior gênero, *Chauliognathus* Hentz, 1830 reúne a maioria das espécies da tribo basicamente pela falta de caracteres diagnósticos. Assim, a taxonomia do grupo é caótico, com todas as espécies podendo ser classificadas como *Chauliognathus*. É apresentada aqui uma hipótese filogenética para Chauliognathini com dados morfológicos a fim de demonstrar as relações entre as espécies e apresentar caracteres que possam suportar uma melhor definição dos gêneros e o remanejamento das espécies. Foram estudados exemplares de 89 espécies de todos os gêneros e subgêneros de Chauliognathini (válidos ou não), incluindo suas espécies-tipo, além de 19 espécies do grupo-externo, sendo 17 espécies representantes de 10 gêneros de Ichthyurini. Foram utilizados 126 caracteres morfológicos de machos e fêmeas, sendo 12 de proporção (caracteres contínuos). A análise com peso equivalente de caracteres resultou em uma única árvore mais parcimoniosa com 334510 passos, enquanto a análise

com pesagem implícita ($k = 6,4063$) resultou em apenas uma árvore mais parcimoniosa com 1888027 passos. Embora com topologias diferentes ambas corroboram a monofilia de Chauliognathini como grupo-irmão de Ichthyurini, conforme a proposta de Miskimen (1961). Nas duas análises *Chauliognathus* se mostrou parafilético, envolvendo todos os demais gêneros de Chauliognathini. *Daiphron* Gorham, 1881 e *Malthesis* Motschulsky, 1853 são polifiléticos, com espécies distribuídas entre vários clados, enquanto *Psilorrhynchus* Gemminger & Harold, 1869 e *Microdaiphron* Pic, 1926 mostraram-se monofiléticos. Além disso, diversos clados se mostraram constantes nas diferentes análises, indicando potenciais grupos a serem propostos como gêneros.

Palavras-chave: Morfologia, classificação, filogenia, sistemática.

Abstract: Cladistic analysis of Chauliognathini sensu Miskimen, 1961 (Coleoptera, Cantharidae, Chauliognathinae). The subfamily Chauliognathinae Champion, 1914 is composed of the tribes Chauliognathini LeConte, 1861 and Ichthyurini Champion, 1915. In Miskimen's (1961) classification the species of each tribe differ in terms of the length of elytra, which may be long, covering the abdomen (Chauliognathini) or very short, exposing the wings and abdominal tergites (Ichthyurini). Chauliognathini is composed of around 900 species and subspecies distributed in six genera, for which there are no clear definitions and distinctions. Although the smaller genera present questionable diagnostic characters, the biggest genus, *Chauliognathus* Hentz, 1830, assembles the majority of species by the absence of diagnostic characters. Thus, the taxonomy of the group is chaotic, in which all species can be classified as *Chauliognathus*. A morphology-based phylogenetic hypothesis for Chauliognathini is hereby presented in order to investigate

the phylogenetic position of the species and to present diagnostic characters that may support a better definition of the genera and a relocation of the species. Specimens of 89 species were studied from all the genera and subgenera of Chauliognathini (valid or not), including their type-species, and 19 species of the outgroup, including 17 species from 10 genera of Ichthyurini, and 126 morphological characters of males and females, 12 of which are proportion characters. The analysis with equal weighting retrieved one most parsimonious tree (length = 334510), whereas the analysis carried with implied weighting ($k = 6.4063$) retrieved one most parsimonious tree (length = 1888027). Both topologies confirm the monophyly of Chauliognathini as sister-group of Ichthyurini, according to Miskimen's (1961) classification. The results of both analyses indicate that Chauliognathus is not monophyletic, comprising all the remaining genera of Chauliognathini. *Daiphron* Gorham, 1881 and *Malthesis* Motschulsky, 1853 are polyphyletic, with their members distributed throughout several clades, while *Psilorrhynchus* Gemminger & Harold, 1869 and *Microdaiphron* Pic, 1926 were recovered as monophyletic. Furthermore, several clades were constantly retrieved in both searches, indicating groups potentially eligible as new genera.

Keywords: Morphology, classification, phylogeny, systematics.

Introdução

Chauliognathinae Champion, 1914 é uma subfamília de Cantharidae caracterizada pela forte assimetria do abdômen e genitália dos machos e ausência de esporões tibiais (Brancucci 1980). Adultos de Chauliognathinae podem ser diurnos ou noturnos, encontrados sobre a vegetação baixa e alimentando-se de pólen, principalmente da família Asteraceae. As larvas são caracterizadas pelo nasal serreado, sem um dente central proeminente, gálea muito reduzida, escondida abaixo da lacínia e palpos maxilares com três palpômeros (Biffi & Casari 2017). São terrestres, encontradas em uma grande variedade de ambientes, como solo, troncos, fungos, bromélias etc, e são predominantemente predadoras, embora já tenham sido alimentadas com vegetais em laboratório (Biffi & Casari 2017, Gambardella & González-Vainer 1991).

Existem duas propostas de classificação e de distribuição dos gêneros entre as tribos Chauliognathini LeConte, 1861 e Ichthyurini Champion, 1915. Miskimen (1961) descreveu diversas semelhanças nas genitálias, cabeças e asas de Chauliognathini e Ichthyurini, então classificados na subfamília Cantharinae. Para Miskimen (1961), além de unirem as duas tribos, tais características divergiam muito dos demais Cantharidae, sustentando a separação dos dois grupos na nova família Chauliognathidae. Essa família seria formada pelas tribos Chauliognathini, composta por espécies com élitros longos, recobrando o abdômen, e Ichthyurini, composta por espécies de élitros muito curtos, expondo a maior parte do abdômen e das asas.

Wittmer (1963) rejeitou a criação da nova família, mas seguiu a proposta de reunião das tribos na subfamília Chauliognathinae, mantendo o sistema de divisão das

espécies segundo o critério de Miskimen (1961) e incorporando gêneros então classificados em outras subfamílias ou como *incertae sedis*.

Magis & Wittmer (1974) realizaram um estudo de morfologia comparada entre os Chauliognathinae, demais subfamílias de Cantharidae e algumas famílias próximas a fim de derrubar a proposta de criação da família Chauliognathidae. Outro resultado foi a apresentação de uma nova classificação de Chauliognathinae e distribuição dos gêneros entre as duas tribos, Chauliognathini e Ichthyurini, com base, principalmente, no estudo dos abdomens e genitálias dos machos, não dando importância ao comprimento relativo dos élitros. Assim, Chauliognathini seria composta por espécies com élitros longos ou curtos, enquanto Ichthyurini seria composta sempre por espécies de élitros curtos. Posteriormente, Brancucci erigiu novos gêneros (1981a, 1985a) às tribos, definindo a atual classificação da subfamília: tribo Chauliognathini: *Chauliognathus* Hentz, 1830, *Malthesis* Motschulsky, 1853, *Malthopterus* Motschulsky, 1853, *Psilorrhynchus* Gemminger & Harold, 1869, *Daiphron* Gorham, 1881, *Microdaiphron* Pic, 1926 (gêneros de élitros longos), *Belotus* Gorham, 1881, *Lobetus* Kiesenwetter, 1852, *Pseudolobetus* Champion, 1915, *Macromalthinus* Pic, 1919, *Maronius* Gorham, 1881, *Paramaronius* Wittmer, 1963 e *Maroniodes* Brancucci 1981 (élitros curtos); tribo Ichthyurini: *Ichthyurus* Westwood, 1848, *Microichthyurus*, Pic, 1919, *Malthoichthyurus*, Pic, 1919, *Trypherus* LeConte, 1851, *Trypheridium* Brancucci, 1985 e *Pseudocerocoma* Pic, 1919.

Porém, um estudo filogenético com o objetivo de testar a monofilia dos Chauliognathini *sensu* Magis & Wittmer (1974) demonstrou sua parafilia, recuperando uma topologia que remete à proposta de classificação de Miskimen (1961) (Biffi 2012).

Nesse estudo, a subfamília Chauliognathinae divide-se em dois grandes clados principais, um composto por espécies de élitros longos e outro por espécies de élitros curtos, ou seja, Chauliognathini e Ichthyurini *sensu* Miskimen (1961), respectivamente. Além disso, algumas das conclusões do estudo morfológico de Magis & Wittmer (1974) foram baseadas em edeagos mal posicionados e, conseqüentemente, em interpretações superestimadas das suas transformações entre os gêneros e as tribos (Brancucci 1985b, Capítulo 1). Por essas razões as tribos Chauliognathini e Ichthyurini serão tratadas aqui segundo a classificação original de Miskimen (1961): Chauliognathini é composta atualmente pelos gêneros *Chauliognathus*, *Daiphron*, *Microdaiphron*, *Malthesis*, *Malthopterus* e *Psilorrhynchus*, e Ichthyurini é composta por *Belotus*, *Lobet*, *Pseudolobet*, *Macromalthinus*, *Maronius*, *Paramaronius*, *Maroniodes*, *Ichthyurus*, *Microichthyurus*, *Malthoichthyurus*, *Trypher*, *Trypheridium* e *Pseudocerocoma*.

Para Ichthyurini estão disponíveis revisões de 10 de seus 13 gêneros, possibilitando uma identificação segura das espécies e possibilitando seu estudo em diferentes áreas. Em Chauliognathini, no entanto, a taxonomia permanece caótica, com a grande maioria das espécies classificadas em *Chauliognathus*. As demais espécies dividem-se em cinco gêneros menores, dos quais apenas *Psilorrhynchus* e *Microdaiphron* foram revisados (Biffi 2017, Capítulo 3). Além disso, a monofilia e a relação entre os gêneros permanecem inconclusivas, com todos eles surgindo dentre os *Chauliognathus* e com suas espécies distribuídas por vários clados (Biffi 2012).

Os objetivos desse trabalho são de propor uma hipótese filogenética para os gêneros de Chauliognathini a fim de fomentar um refinamento de sua classificação

interna. Ainda, pretende-se testar a monofilia dos gêneros e indicar caracteres morfológicos úteis para sua melhor definição.

Material e métodos

Seleção dos táxons terminais

Ao selecionar os táxons terminais que comporiam a filogenia, foi observada uma inconsistência nas identificações de espécimes de diversos museus. Com isso, foi necessário um estudo do material tipo, para que permitisse uma identificação segura dos espécimes estudados. Foram examinados os espécimes-tipo de 778 espécies e subespécies, válidas ou não, de todos os gêneros e subgêneros de Chauliognathini, além de grande quantidade de espécimes adicionais, depositados principalmente no MNHN, BMNH, NMB, entre outros. O total de espécimes-tipo examinados representa 89,5% de todos os 870 táxons descritos para a tribo. Eles foram então distribuídos entre 21 grupos informais, que abrangiam espécies de todos os gêneros e de todas as regiões biogeográficas, definidos por semelhanças morfológicas básicas que não correspondiam aos caracteres diagnósticos dos gêneros, principalmente em relação à genitália dos machos e ao último ventrito abdominal das fêmeas.

A fim de representar a maior diversidade morfológica possível, foram escolhidas para a filogenia as espécies-tipo de todos os gêneros válidos e inválidos (exceto *Xenismus*), além de 1 a 12 espécies de cada grupo de espécies, dependendo da sua diversidade.

A Tabela 1 elenca as 89 espécies do grupo-interno incluídas na análise e sua representatividade como espécie-tipo ou representante de algum dos grupos de espécies. Como grupos-externos foram incluídas 17 espécies de 10 gêneros de Ichthyurini, uma de Silinae e uma de Cantharinae (raiz) (Tabela 2). Foi incluída uma grande quantidade de táxons do grupo-externo devido à disponibilidade de material para estudo e de caracteres previamente levantados para o grupo (Biffi 2012).

Tabela 1. Espécies que compõe o grupo-interno.

Espécie	Representatividade
<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>	Espécie-tipo de <i>Chauliognathus</i>
<i>Chauliognathus basalis</i>	Grupo <i>Chauliognathus</i> sensu stricto
<i>Chauliognathus limbicollis</i>	Grupo <i>Chauliognathus</i> sensu stricto
<i>Chauliognathus heros</i>	Grupo <i>Chauliognathus</i> sensu stricto
<i>Chauliognathus sodalis</i>	Grupo <i>Chauliognathus</i> sensu stricto
<i>Chauliognathus forreri</i>	Grupo <i>Chauliognathus</i> sensu stricto
<i>Chauliognathus luctuosus</i>	Grupo <i>Chauliognathus</i> sensu stricto
<i>Daiphron personatum</i>	Grupo <i>Chauliognathus</i> sensu stricto
<i>Chauliognathus marginatus</i>	Espécie-tipo de <i>Callianthia</i> (= <i>Chauliognathus</i>)
<i>Chauliognathus segmentarius</i>	Espécie-tipo de <i>Haplous</i> (= <i>Chauliognathus</i>)
<i>Chauliognathus atacamanus</i>	Grupo <i>Haplous</i>
<i>Chauliognathus variabilis</i>	Grupo <i>Haplous</i>
<i>Chauliognathus chilensis</i>	Grupo <i>Haplous</i>
<i>Chauliognathus blanchardi</i>	Grupo <i>Xenismus</i> (= <i>Chauliognathus</i>)
<i>Chauliognathus semilimbatus</i>	Grupo <i>Xenismus</i>
<i>Chauliognathus domitus</i>	Grupo <i>Xenismus</i>
<i>Chauliognathus luteopictus</i>	Espécie-tipo de <i>Selenurus</i> (= <i>Chauliognathus</i>)
<i>Chauliognathus alternatus</i>	Grupo <i>Selenurus</i>
<i>Chauliognathus lugubris</i>	Grupo <i>Selenurus</i>
<i>Chauliognathus apterus</i>	Grupo <i>Selenurus</i>
<i>Chauliognathus metallipennis</i>	Grupo <i>Selenurus</i>
<i>Chauliognathus lycimimus</i>	Grupo <i>Papua</i>
<i>Chauliognathus archbouldi</i>	Grupo <i>Papua</i>
<i>Chauliognathus gibbosus</i>	Grupo <i>Papua</i>
<i>Chauliognathus roseicollis</i>	Grupo <i>Papua</i>
<i>Chauliognathus procerus</i>	Grupo <i>Papua</i>
<i>Chauliognathus wareoensis</i>	Grupo <i>Papua</i>
<i>Chauliognathus metallicus</i>	Grupo <i>metallicus</i>
<i>Chauliognathus latemetallicus</i>	Grupo <i>metallicus</i>
<i>Chauliognathus gracilis</i>	Grupo <i>gracilis</i>
<i>Chauliognathus infrahumeralis</i>	Grupo <i>gracilis</i>
<i>Chauliognathus scriptus</i>	Grupo <i>gracilis</i>
<i>Chauliognathus morio</i>	Grupo <i>morio</i>
<i>Chauliognathus unifasciatus</i>	Grupo <i>morio</i>
<i>Chauliognathus augustalisi</i>	Grupo <i>morio</i>
<i>Chauliognathus pelotasus</i> var. <i>schuppeli</i>	Grupo <i>morio</i>
<i>Daiphron costatum</i>	Grupo <i>morio</i>

<i>Daiphron subparallelum</i>	Grupo morio
<i>Daiphron mediofasciatum</i>	Grupo morio
<i>Chauliognathus fenestratus</i>	Grupo morio
<i>Chauliognathus janeirensis</i>	Grupo janeirensis
<i>Chauliognathus luteomaculatus</i>	Grupo janeirensis
<i>Chauliognathus angustefasciatus</i>	Grupo janeirensis
<i>Chauliognathus forestierensis</i>	Grupo forestierensis
<i>Chauliognathus decolor</i>	Grupo forestierensis
<i>Chauliognathus submarginatus</i>	Grupo forestierensis
<i>Chauliognathus longipennis</i>	Grupo forestierensis
<i>Chauliognathus ocularis</i>	Grupo forestierensis
<i>Chauliognathus plicaticollis</i>	Grupo plicaticollis
<i>Chauliognathus flavolineatus</i>	Grupo flavolineatus
<i>Chauliognathus longiceps</i>	Grupo flavolineatus
<i>Daiphron subdepressum</i>	Grupo flavolineatus
<i>Malthesis reductipennis</i>	Grupo flavolineatus
<i>Chauliognathus cinguliventris</i>	Grupo cinguliventris
<i>Chauliognathus annulicornis</i>	Grupo cinguliventris
<i>Chauliognathus diamantineus</i>	Grupo cinguliventris
<i>Chauliognathus ramulosus</i>	Grupo cinguliventris
<i>Chauliognathus sulphureus</i>	Grupo cinguliventris
<i>Chauliognathus hickeri</i>	Grupo cinguliventris
<i>Chauliognathus flavipes</i>	Grupo flavipes
<i>Chauliognathus quinquemaculatus</i>	Grupo flavipes
<i>Chauliognathus bisbimaculatus</i>	Grupo flavipes
<i>Chauliognathus opacipennis</i>	Grupo flavipes
<i>Chauliognathus expansus</i>	Grupo flavipes
<i>Chauliognathus spinipennis</i>	Grupo flavipes
<i>Chauliognathus caeruleonotatus</i>	Grupo flavipes
<i>Chauliognathus subacuminatus</i>	Grupo flavipes
<i>Chauliognathus adultus</i>	Grupo flavipes
<i>Chauliognathus xanthomelas</i>	Grupo flavipes
<i>Chauliognathus cardiaspis</i>	Grupo flavipes
<i>Chauliognathus bireductus</i>	Grupo flavipes
<i>Psilorrhynchus bifasciatus</i>	Espécie-tipo de <i>Psilorrhynchus</i>
<i>Psilorrhynchus abdominalis</i>	Grupo Psilorrhynchus
<i>Malthopterus pallidus</i>	Espécie-tipo de <i>Malthopterus</i>
<i>Daiphron lyciforme</i>	Espécie-tipo de <i>Daiphron</i>
<i>Daiphron scutellare</i>	Grupo Daiphron
<i>Daiphron (Championellum) proteum</i>	Espécie-tipo de <i>Daiphron (Championellum)</i>
<i>Chauliognathus sellatus</i>	Grupo Championellum
<i>Daiphron crassicorne</i>	Grupo Championellum
<i>Microdaiphron polemioides</i>	Espécie-tipo de <i>Microdaiphron</i>
<i>Microdaiphron mendesense</i>	Grupo Microdaiphron
<i>Chauliognathus (Meloicantharis) rufohumeralis</i>	Espécie-tipo de <i>Chauliognathus (Meloicantharis)</i>
<i>Malthesis ater</i>	Espécie-tipo de <i>Malthesis</i>
<i>Malthesis binotatus</i>	Grupo Malthesis
<i>Chauliognathus histrio</i>	Grupo Malthesis
<i>Chauliognathus steinbachi</i>	Grupo Malthesis
<i>Chauliognathus variegatipennis</i>	Grupo Malthesis
<i>Chauliognathus sinuatithorax</i>	Grupo Malthesis
<i>Daiphron multicostatum</i>	Grupo Malthesis

Tabela 2. Espécies que compõe o grupo-externo.

Terminal	Subfamília ou tribo
<i>Cantharis fusca</i>	Cantharinae
<i>Discodon</i> sp	Silinae
<i>Ichthyurus laterallis</i>	Ichthyurini
<i>Malthoichthyurus elongatus</i>	Ichthyurini
<i>Tryptherus latipennis</i>	Ichthyurini
<i>Pseudolobetus major</i>	Ichthyurini
<i>Pseudolobetus tibialis</i>	Ichthyurini
<i>Lobetus torticollis</i>	Ichthyurini
<i>Lobetus lemoulti</i>	Ichthyurini
<i>Macromalthinus maximiceps</i>	Ichthyurini
<i>Macromalthinus brasiliensis</i>	Ichthyurini
<i>Maroniodes amazonicus</i>	Ichthyurini
<i>Maronius dichrous</i>	Ichthyurini
<i>Maronius brevipennis</i>	Ichthyurini
<i>Paramaronius kraatzi</i>	Ichthyurini
<i>Paramaronius gounellei</i>	Ichthyurini
<i>Belotus auberti</i>	Ichthyurini
<i>Belotus obscurus</i>	Ichthyurini
<i>Belotus abdominalis</i>	Ichthyurini

Material

Foram estudados espécimes dos seguintes museus e coleções entomológicas (curador responsável entre parênteses). Os exemplares examinados estão listados no anexo 1.

ACMB: American Coleoptera Museum, San Antonio, EUA (James Wappes);

AMNH: American Museum of Natural History, Nova York, EUA (Lee Herman);

ANIC: Australian National Insect Collection, Canberra, Austrália (Beth Mantle);

BMNH: Natural History Museum, Londres, Inglaterra (Michael Geiser);

CAS: California Academy of Science, San Francisco, EUA (David Kavanaugh);

CCo: Collection Robert Constantin, Saint-Lô, França (Robert Constantin);

CEIOC: Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro (Jane Costa);

CNC: Canadian National Collection of Insects, Arachnids and Nematodes, Biosystematics

Research Centre, Ottawa, Canadá (Patrice Bouchard);

DZUP: Coleção de Entomologia Pe. J.S. Moure, Universidade Federal do Paraná, Curitiba (Lúcia Almeida);

FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago, EUA (James H. Boone);

FSCA: Florida State Collection of Arthropods, Gainesville, EUA (Michael C. Thomas);

FZB: Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (Maria Helena Galileo);

IAC: Instituto Agrônomo de Campinas, Campinas (Edson P. Teixeira);

IBSP: Instituto Biológico de São Paulo, São Paulo (Sérgio Ide);

ICN: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colômbia (Carlos E. Sarmiento Monroy);

INPA: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus (Augusto Henriques);

LACM: Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, EUA (Brian V. Brown);

MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, França (Thierry Deuve);

MPEG: Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém (Orlando Tobias);

MTKD: Museum für Tierkunde Dresden, Dresden, Alemanha (Olaf Jaeger);

MZSP: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (Sônia Casari);

NMB: Naturhistorisches Museum Basel, Basileia, Suíça (Matthias Borer);

NMPC: National Museum, Praga, República Tcheca (Lukáš Sekerka);

MNHN: Naturalis Biodiversity Center, Leiden, Holanda (Hans Huijbregts);

TAMU: Texas A&M University, College Station, EUA (Edward G. Riley);

UNAM: Colección Nacional de Insectos, Universidad Nacional Autónoma de México, México Distrito Federal, México (Santiago Zaragoza-Caballero);

ZMHB: Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlim, Alemanha (Manfred Uhlig);

ZMUM: Zoological Museum of M. V. Lomonosov State University, Moscou, Rússia (Nikolai B. Nikitsky).

Estudo morfológico e terminologia

A terminologia utilizada segue a revisão morfológica de Brancucci (1980) com algumas revisões e adequações. A morfologia do edeago segue a nova proposta apresentada no capítulo 1 deste trabalho.

Foram dissecadas asas e genitálias dos machos. As asas foram destacadas do tórax próximo dos escleritos alares, esticadas entre lâmina e lamínula até secagem e posteriormente coladas em cartões de acetato transparente com cola de PVP+PEG 400 (Liberti 2005) para observação. Edeagos podem ser extraídos sem a necessidade de remoção do abdômen por meio de um microalfinete com a ponta curvada. Quando necessária a remoção do abdômen, este foi mergulhado em solução fria ou morna de KOH 15% até amolecimento e, em seguida, efetuado o procedimento acima. Após dissecadas as peças são lavadas em ácido acético, água e álcool e coladas em cartões de papel fixados junto ao espécime. Órgão genitais das fêmeas e demais estruturas que necessitam de dissecção mais destrutiva para observação não foram estudados devido ao restrito material disponível. Medidas foram tomadas com auxílio de escala micrométrica acoplada à ocular do estereomicroscópio.

Rascunhos a lápis foram feitos em câmara clara acoplada ao estereomicroscópio Zeiss Discovery V8 e posteriormente editadas em software Adobe Illustrator CS6. Fotografias foram obtidas por meio de câmera Canon Rebel T3i com objetiva macro Canon MP-E 65 mm ou por câmera Zeiss AxioCam MRc5 acoplada ao estereomicroscópio Zeiss Discovery V12. Imagens de diferentes planos focais foram

combinadas com software Zerene Stacker versão 1.04. Algumas imagens de detalhes de estruturas foram obtidas em microscópio digital Keyence VHX-2000 (NMB). Todas as imagens foram editadas em software Adobe Photoshop CS6.

Algumas imagens disponíveis na literatura foram editadas e adaptadas para comparação.

Levantamento e codificação de caracteres

A matriz é formada por caracteres selecionados do estudo morfológico de machos e fêmeas, priorizando-se caracteres de morfologia externa e que não necessitem de dissecação. Além dos novos caracteres estabelecidos com o estudo morfológico dos exemplares, foram selecionados e adaptados alguns previamente utilizados na literatura sobre morfologia básica de Cantharidae (Brancucci 1980, Biffi 2012) e que tenham relevância histórica na definição de grupos já propostos, sobretudo na diagnose dos gêneros.

Foi dada prioridade a caracteres contingentes. Quando empregados caracteres multi-estados, estes foram tratados como não-ordenados, uma vez que não há hipóteses prévias para as transformações dos estados. A referência a outros caracteres é feita segundo a notação "C28=1", em que "C28" indica o número do caráter e "1" indica o estado de transformação.

Caracteres contínuos com dados morfométricos foram normalizados ("discretizados").

A matriz de dados foi elaborada no programa Microsoft Excel version 14.0.0.

Análise cladística

A hipótese filogenética foi desenvolvida com base na metodologia cladística, proposta por Hennig (1966). A matriz de caracteres morfológicos foi elaborada no programa Microsoft Excel for Mac, versão 14.0.0 e exportada ao programa Bloco de Notas. Caracteres não aplicáveis foram codificados como “-”, enquanto caracteres não observados (*missing data*) foram codificados como “?”.

Para a implementação da análise cladística, baseada no princípio da parcimônia, foi utilizado o programa TNT, versão 1.5 (Goloboff *et al.* 2008). Devido ao grande tamanho da matriz, mais de 100 táxons terminais, optou-se por utilizar o algoritmo "New Technology" com os seguintes parâmetros: hold +15000; ratchet:iter 50; ratchet:numsubs 15; drift:numsubs 15; drift:iterations 15; tfuse:rounds 10; rseed 0; collapse +; xmult=hits 50. Foram implementadas buscas com pesagem igual de caracteres e com pesagem diferencial do tipo implícita (*implied weighting*) com valor da concavidade sugerido pelo *script* propk (k = 6.40630).

Em seguida foi implementada uma análise de sensibilidade (Giribet 2003) para comparação das topologias obtidas com pesagem de caracteres igual e diferencial.

As árvores exportadas a partir do programa TNT foram editadas no programa Adobe Illustartor CS6.

Resultados e discussão

Lista e matriz de caracteres

O estudo dos 108 táxons terminais resultou em uma matriz com 126 caracteres de morfologia externa, sendo 12 caracteres contínuos de proporções entre dimensões (Tab. 3–4) e 114 caracteres numéricos (discretos) (Tab. 5).

Caracteres contínuos

0 - Proporção entre comprimento do élitro e comprimento do meso+metatórax.

O comprimento dos élitros é um dos caracteres tradicionalmente utilizados para separar os Chauliognathini (élitros longos, cobrindo as asas) dos Ichthyurini (élitros curtos, expondo as asas). No entanto, o comprimento dos élitros de Chauliognathini não é constante, podendo ser um pouco mais curtos que as asas, como notado por Pic (1926a) ao caracterizar *Malthesis*, até muito curtos, como em Ichthyurini (e.g. *Chauliognathus alternatus*, *C. apterus*).

1 - Proporção entre comprimento e largura do metatarsômero I.

2 - Proporção entre comprimento do metatarsômero I e comprimento total do metatarso.

3 - Proporção entre comprimento e largura do último palpômero maxilar.

Aplicável quando $C28=1$.

Reinterpretação do caráter utilizado por Motschulsky (1853) para caracterizar "palpômeros alongados" em *Malthopterus*.

4 - Proporção entre comprimento das genas e largura da cabeça.

Aplicável quando $C6=1$.

Reinterpretação do caráter utilizado por Blanchard (1844) para caracterizar *Psilorhynchus* Blanchard, 1844 (= *Psilorrhynchus* Gemminger & Harold, 1869): "...cabeça contraída em um longo focinho abaixo dos olhos e da inserção das antenas".

5 - Proporção entre comprimento do metafêmur e comprimento do meso+metatórax.

6 - Proporção entre distância entre os olhos e largura da cabeça à frente dos olhos.

7 - Proporção entre largura da base do pronoto e largura dos úmeros.

8 - Proporção entre comprimento e largura do pronoto na base.

9 - Proporção entre comprimentos dos antenômeros III e IV.

10 - Proporção entre comprimentos dos antenômeros III e II.

11 - Proporção entre comprimento e largura do antenômero V.

Aplicável quando C29=0

Caracteres numéricos

12 - Sutura epistomal (passos = 2; IC = 50; IR = 66):

0 ausente (Fig. 12);

1 presente (Figs. 1–5, 9).

Sutura epistomal (Campau 1940, Brancucci 1980) ou sutura fronto-clipeal (Magis & Wittmer 1974). Em Cantharidae a fronte e o clípeo geralmente são fundidos, não havendo um limite claro entre eles. Em sua proposta de classificação de Chauliognathinae, Magis & Wittmer (1974) assinalam que em Ichthyurini a sutura fronto-clipeal é completamente ausente, ocasionalmente visível apenas lateralmente, enquanto em Chauliognathini ela é sempre bem visível ao longo de toda a extensão.

13 - Sutura epistomal, forma (passos = 2; IC = 50; IR = 96):

0 reta a levemente arqueada (Figs. 1, 5);

1 fortemente arqueada (Figs. 2–4).

Aplicável quando C12=1.

14 - Clípeo, margem anterior, forma (passos = 2; IC = 50; IR = 96):

0 emarginada (Fig. 4);

1 reta (Fig. 5).

Os clipeos podem ser retos anteriormente ou com uma emarginação mediana mais ou menos acentuada, formando um par de lobos.

15 - Lobos paraclipeais (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 pouco distintos, formados apenas por uma emarginação do clipeo;

1 distintos, formando elevações ou nódulos (Figs. 1–5).

Lobos paraclipeais são regiões laterais, contíguas ou não ao clipeo. As suturas entre os lobos paraclipeais e as genas são chamadas de suturas subgenais por Campau (1940) e de suturas clipeo-genais por Brancucci (1980).

16 - Lobos paraclipeais, disposição (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 bem desenvolvidos e contíguos às laterais do clipeo (Figs. 1–4);

1 pouco desenvolvidos, elevados, lateralmente ao clipeo (Fig. 5).

Aplicável quando C15=1.

Lobos paraclipeais contíguos ao clipeo podem ser pouco evidentes, dependendo da maior ou menor pigmentação do clipeo. Lobos paraclipeais pouco desenvolvidos podem apresentar-se como pequenos nódulos elevados.

17 - Genas, comprimento em relação ao lobo paraclipeal (passos = 2; IC = 50; IR = 94):

0 mais curtas que o lobo paraclipeal (Fig. 5);

1 mais longas que o lobo paraclipeal (Figs. 1–4).

Genas muito curtas são praticamente indistintas, podendo ser confundidas com os lobos paraclipeais.

18 - Suturas gulares (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 distintas (Figs. 6–8);

1 indistintas.

Para Brancucci (1980) as suturas gulares em *Chauliognathinae* podem ser simples ou duplas (e.g. *Ichthyurus*). No entanto, em *Ichthyurus* e alguns outros Ichthyurini a distância entre o forâmen occipital e o premento é muito pequena e as suturas gulares foram consideradas indistintas.

19 - Suturas gulares, orientação (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 paralelas;

1 confluentes;

Aplicável quando C18=0.

Como dito acima, as suturas gulares de alguns Ichthyurini foram consideradas "duplas" (paralelas) por Brancucci (1980) e indistintas neste trabalho. O caráter de orientação das suturas gulares é portanto inaplicável àqueles táxons.

20 - Forma geral da cabeça, dimorfismo sexual (passos = 3; IC = 33; IR = 85):

0 ausente;

1 presente (Figs. 10–11);

Em membros de *Malthesis*, *Microdaiphron* e alguns *Chauliognathus* as cabeças apresentam dimorfismo sexual, com sensíveis diferenças na largura da cabeça atrás dos olhos, comprimento das genas e tamanho dos olhos. Todas essas características parecem

ser interdependentes e semelhantes nos táxons em que foram observadas. Portanto, optou-se por codificar todas essas transformações como um único caráter.

21 - Distância entre as antenas (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 menor que a largura da base do escapo (Fig. 12);

1 maior que a largura da base do escapo (Figs. 1–5, 9–11).

22 - Antenas, inserção (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 frontal, próximo da linha anterior dos olhos;

1 apical, no topo do vértice, entre os olhos (Fig. 12).

23 - Vértice, impressões musculares entre os olhos (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausentes;

1 presentes (Fig. 2).

24 - Região occipital (passos = 4; IC = 25; IR = 88):

0 plana a côncava (Fig. 9);

1 convexa.

Em alguns Chauliognathini a região posterior da cabeça é plana a levemente côncava, enquanto nos outros grupos ela é convexa.

25 - Região occipital, região posterior, dorsal (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 uniforme;

1 com um sulco mediano longitudinal (Fig. 9).

26 - Antena, machos, escapo (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 delgado;

1 intumescido.

Caráter 17 de Brancucci (1981b), sinapomorfia de *Macromalthinus* + *Lobetus*.

27 - Antenas, machos, antenômeros (passos = 4; IC = 25; IR = 25):

0 uniformes;

1 antenômeros distais torcidos ou fortemente modificados.

Modificações nos antenômeros distais apareceram diversas vezes em *Lobetus*, *Pseudolobetus*, *Maroniodes* e *Maronius* (Brancucci 1981a, 1981b, 1982a).

28 - Antenas, machos, antenômeros (passos = 5; IC = 20; IR = 71):

0 delgados, semelhantes aos das fêmeas;

1 intumescidos, mais largos que nas fêmeas (Fig. 56).

Em alguns *Chauliognathus* as antenas dos machos são mais robustas que nas fêmeas, com antenômeros mais longos e mais largos.

29 - Antenas, fêmeas, forma (passos = 8; IC = 12; IR = 53):

0 filiformes;

1 serradas (Fig. 51–53, 60).

Em diversos casos é observado um forte dimorfismo sexual nas antenas, que podem ser muito modificadas nos machos. Como a forma das antenas é mais constante nas fêmeas, sem fortes modificações, optou-se por aplicar esse caráter apenas às fêmeas.

30 - Mandíbulas, dente acessório (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausente;

1 presente.

Brancucci (1980) observou uma forte transformação nas mandíbulas de Chauliognathinae em comparação aos demais Cantharidae. Em Chauliognathinae o dente acessório está sempre presente em menor ou maior grau de desenvolvimento, enquanto nos demais Cantharidae pode estar presente ou ausente.

31 - Mandíbulas, dente acessório, posição em relação ao incisivo (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 no mesmo plano;

1 superior.

Aplicável quando C30=1.

Brancucci (1980) descreveu a mandíbula do "tipo Chauliognathus" para Chauliognathini *sensu* Magis & Wittmer. Nele o dente acessório está disposto em um plano superior ao do incisivo e pode ser arredondado ou agudo. No "tipo Ichthyurus" (Ichthyurini *sensu* Magis & Wittmer) ele está sempre no mesmo plano do incisivo.

32 - Mandíbulas, dente suplementar (passos = 2; IC = 50; IR = 66):

0 ausente;

1 presente.

Pequeno dente no retináculo, encontrado em todas as espécies de Ichthyurini (*sensu* Magis & Wittmer) estudadas por Brancucci (1980) e em *Macromalthinus maximiceps* Pic, 1919 (Constantin 2016).

33 - Lábio, submento, forma (passos = 2; IC = 50; IR = 97):

0 alongado e estreito (Figs. 7–8);

1 curto e largo (Fig. 6).

34 - Lábio, submento, esclerotização (passos = 2; IC = 50; IR = 97):

0 totalmente esclerotizado;

1 parcialmente esclerotizado, membranoso anteriormente.

A região anterior do submento pode ser normalmente esclerotizada ou parcialmente membranosa, podendo retrair-se e esconder os primeiros palpômeros.

35 - Palpo maxilar, palpômero distal (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 securiforme;

1 globoso a alongado (Figs. 1–12).

Palpos securiformes são mais largos no ápice e estreitos na base, enquanto os globosos são mais alargados na base que no ápice. Para Brancucci (1980) o palpômero distal securiforme é característico para todos os Chauliognathinae.

36 - Pronoto, margens laterais (passos = 4; IC = 25; IR = 87):

0 pouco marcadas ou arredondadas anteriormente (Figs. 13–15);

1. bem marcadas ao longo de toda sua extensão (Figs. 16–22).

Em Chauliognathinae as margens laterais do pronoto podem ser bem marcadas por toda a extensão ou apenas posteriormente. Quando as margens são pouco marcadas ou arredondadas é difícil definir precisamente os limites entre o pronoto e os hipômeros. As margens podem ser mais ou menos agudas (Brancucci 1980).

37 - Pronoto, margens laterais (passos = 4; IC = 25; IR = 88):

0 formando abas laterais (Figs. 16–18);

1 não formando abas laterais.

Aplicável quando C36=1.

Abas são as fortes projeções laterais do pronoto.

38 - Pronoto, margens laterais (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 regulares;

1 constrictas próximo dos ângulos anteriores (Fig. 14).

Constrições anteriores foram indicadas como sinapomorfia de *Pseudolobetus* + *Lobetus* + *Macromalthinus* (Brancucci 1981b, caráter 10). Apesar de menos acentuada, essa constrição também está presente em outros gêneros de Ichthyurini *sensu* Miskimen.

39 - Pronoto, protuberâncias dorsais (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausentes;

1 presentes (Fig. 20).

Fortes projeções tuberculiformes no centro do pronoto de algumas espécies de Papua-Nova Guiné.

40 - Pronoto, aresta transversal posterior (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausente;

1 presente (Fig. 18).

Aresta de ângulo reto formada de uma elevação dorsal do pronoto em forma de platô.

41 - Pronoto, arestas longitudinais (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausentes;

1 presentes (Fig. 19).

Presença de arestas longitudinais no pronoto é um caráter diagnóstico do gênero *Microdaiphron* (Pic 1926).

42 - Pronoto, borda anterior (passos = 2; IC = 50; IR = 83):

0 ausente;

1 presente (Fig. 14).

Borda na margem anterior do pronoto é um caráter atribuído aos *Pseudolobetus* (Brancucci 1981d).

43 - Pronoto, ângulos posteriores (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 retos (Fig. 18);

1 arredondados;

44 - Pronoto, margem posterior (passos = 3; IC = 33; IR = 90):

0 reta a levemente sinuosa;

1 fortemente projetada posteriormente (Fig. 13).

A margem posterior fortemente projetada posteriormente é equivalente à "borda posterior sinuosa" de Brancucci (1980), atribuída aos Ichthyurini *sensu* Magis & Wittmer (1974).

45 - Pronoto, dimorfismo sexual (passos = 4; IC = 25; IR = 66):

0 ausente;

1 presente (Figs. 21–22).

Algumas espécies de *Malthesis* e *Chauliognathus* apresentam forte dimorfismo sexual no pronoto, em que este é mais estreito posteriormente e com margens laterais sinuosas nos machos, e mais largo e com margens laterais arqueadas nas fêmeas. Essas características foram interpretadas como interdependentes e semelhantes nos táxons em que foram observadas. Portanto, optou-se por codificar todas essas transformações como um único caráter. Embora *Discodon* e demais Silinae apresentem notáveis casos de dimorfismo sexual no pronoto, esse caráter não se aplica a esses grupos por se tratar de diferentes tipos de transformação.

46 - Pronoto, superfície dorsal, fêmeas (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 lisa;

1 com um sulco longitudinal.

Aplicável quando C45=1.

47 - Metaventrito, linha mediana, braços laterais (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 curtos, não alcançando a base das coxas;

1 longos, estendendo-se até a base da mesocoxa (Fig. 23).

"Discriminal line" (Campau 1940).

48 - Metaventrito, linha mediana, braços laterais (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 alcançando as margens externas das mesocoxas;

1 alcançando as margens internas das mesocoxas.

Aplicável quando C47=1.

49 - Perna protorácica, esporões tibiais (passos = 2; IC = 50; IR = 50):

0 presentes;

1 ausentes.

Brancucci (1980) assinala a ausência ou a redução dos esporões tibiais como sinapomorfia de Chauliognathinae (caráter 3). *Trypherus latipennis* apresenta esporões tibiais muito pequenos e apenas na tíbia anterior.

50 - Perna protorácica, fêmur, machos (passos = 3; IC = 33; IR = 60):

0 delgados;

1 intumescidos (Fig. 24).

Intumescimento dos fêmures anteriores é uma sinapomorfia de *Macromalthinus* (Brancucci 1981c), mas também presente em espécies de *Maroniodes*, *Lobetus* e *Ichthyurus*.

51 - Perna protorácica, fêmur, macho, forma (passos = 3; IC = 33; IR = 33):

0 reto;

1 fortemente arqueado;

52 - Perna protorácica, tíbia, machos, modificações distais (passos = 2; IC = 50; IR = 0):

0 ausentes;

1 presentes (Fig. 25).

As modificações podem apresentar-se como dentes ou protuberâncias pré-apicais.

53 - Perna mesotorácica, fêmur, machos (passos = 4; IC = 25; IR = 75):

0 delgado;

1 intumescido.

Caráter de dimorfismo sexual. Em algumas espécies o fêmur é intumescido nos machos.

54 - Perna metatorácica, fêmur, machos (passos = 2; IC = 50; IR = 90):

0 delgado;

1 intumescido (Figs 26–27).

Caráter de dimorfismo sexual. Em algumas espécies o fêmur é intumescido nos machos.

55 - Perna metatorácica, fêmur, machos (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 inerme;

1 com um dente na face inferior distal (Fig. 26).

Aplicável quando C52=1.

Espécies com fêmur intumescido podem apresentar um dente pré-apical na sua face inferior.

56 - Pernas, forma dos três tarsômeros proximais (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 cordiformes;

1 cilíndricos ou levemente estreitados na base.

57 - Pernas mesotorácicas, garras tarsais (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 inermes (Fig. 28);

1 com expansão cuticular interna ("denteada") (Fig. 29).

Em sua proposta de classificação Magis & Wittmer (1974) afirmam que as garras tarsais de Ichthyurini são sempre “lobadas” (denteadas), enquanto em Chauliognathini as garras são geralmente simples, com exceção de *Lobetus* e *Pseudolobetus*, em que podem ser denteadas.

58 - Pernas mesotorácicas, garras tarsais, margem basal externa (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 com expansão cuticular ("lamelada");

1 sem expansão cuticular.

Magis (1972) caracteriza como “lameladas” as garras com uma expansão basal formada por uma dobra cuticular localizada em uma das faces laterais, perto da margem inferior.

59 - Élitros, bordas internas (passos = 2; IC = 50; IR = 95):

0 bem marcadas;

1 pouco marcadas ou indistintas;

60 - Élitros, suturas elitrais (passos = 5; IC = 20; IR = 80):

0 indeiscentes;

1 deiscentes a partir do metade posterior (Figs. 30–37, 61).

Pic (1926a) caracterizou um grupo de espécies de *Malthesia* por apresentar élitros deiscentes.

61 - Élitros, ápices, machos (passos = 4; IC = 50; IR = 77):

0 individualmente arredondados;

1 tocando-se na borda interna (Fig. 46);

2 fortemente acuminado, formando projeções espiniformes (Fig. 47).

Aplicável quando C60=0.

62 - Élitros, machos, modificações esculturais (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausente;

1 presente (Fig. 31).

Modificações esculturais, geralmente acompanhadas de densa pubescência, são caracteres de dimorfismo sexual diagnósticos de *Paramaronius* (Wittmer 1963, Brancucci 1982, Biffi 2015).

63 - Élitros, superfície apical dorsal (passos = 6; IC = 16; IR = 88):

0 plana;

1 dilatada (Figs. 33, 55, 59).

Leve dilatação na superfície dorsal apical. Essa característica é mais difícil de se observar em espécimes secos.

64 - Élitros, machos, superfície dorsal (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 lisa;

1 com pequenos espinhos.

65 - Élitros, machos, margens laterais (passos = 12; IC = 16; IR = 50):

0 paralelas ou levemente arredondadas (Figs. 38–41);

1 fortemente expandidas lateralmente (Figs. 47);

2 expandidas posteriormente (Figs. 51–53).

Élitros expandidos posteriormente é uma das características atribuídas aos *Daiphron*.

66 - Élitros, fêmeas, ápice dorsal (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 glabro;

1 piloso.

67 - Élitros, costas longitudinais (passos = 5; IC = 20; IR = 50):

0 ausentes;

1 presentes (Fig. 51).

68 - Asas (passos = 2; IC = 50; IR = 0):

0 longas, com venação completa;

1 muito pequenas, com venação reduzida (Fig. 67).

69 - Asas, veia Rr (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 estendendo-se anteriormente além do encontro com r-m (Fig. 62);

1 terminando no encontro com r-m (Figs. 63–66).

Aplicável quando C68=0.

70 - Asas, veia cubital (Cu) (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 curva, partindo do terço anterior da M3+4 (Fig;

1 reta, partindo próximo da base de M3+4 (Fig.

Aplicável quando C68=0.

71 - Asas, veia Mr (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 esclerotizada até a base da asa (Fig;

1 esvaecendo-se em direção à base da asa (Fig.

Aplicável quando C68=0.

72 - Asas, veia Ax1+2 (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 longa (Fig;

1 curta (Fig.

Aplicável quando C68=0.

73 - Asas, veia Ax2, esclerotização (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 parcialmente esclerotizada (Fig;

1 totalmente esclerotizada (Fig.

Aplicável quando C68=0.

74 - Asas, veia transversal cu-a (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausente (Fig;

1 presente (Fig.

Aplicável quando C68=0.

75 - Asas, área anal (A) (passos = 2; IC = 50; IR = 0):

0 contígua com a base da asa (Fig;

1 formando um pequeno lobo próximo à base da asa (Fig.

Aplicável quando C68=0.

76 - Abdômen, poros glandulares I–VII, posição (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 região mediana dos tergitos;

1 região posterior dos tergitos (Figs. 71–72).

77 - Abdômen, abertura dos poros glandulares I–VII (passos = 2; IC = 50; IR = 90):

0 pequena, pouco visível;

1 grande, bem visível (Fig. 72).

78 - Abdômen, poros glandulares I–VII (passos = 2; IC = 50; IR = 85):

0 não proeminentes;

1 no ápice de uma projeção tubular (Fig. 69).

Aplicável quando C77=1.

79 - Abdômen, machos, esternito VII (passos = 2; IC = 50; IR = 75):

0 inteiro;

1 recortado medianamente e parcialmente membranoso (Fig. 69–70).

80 - Abdômen, machos, esternito VIII (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 grande e largo, estendendo-se por toda a largura do abdômen (Figs. 69–74).;

1 muito estreito, centralizado (Fig. 68).

81 - Abdômen, machos, esternito VIII, margem distal (passos = 2; IC = 50; IR = 66):

0 inteira;

1 recortada medianamente (Fig. 69–75).

82 - Abdômen, machos, esternito VIII (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 inteiro, em forma de U;

1 dividido em duas abas projetadas posteriormente (Fig. 74).

Aplicável quando C81 = 1.

83 - Abdômen, machos, esternito IX, margem distal (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 inteira (Fig. 72);

1 com um recorte longitudinal (Fig. 73).

84 - Abdômen, machos, esternito VIII, sulcos transversais (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausentes;

1 presentes (Fig. 75).

85 - Esternito IX, machos (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 simétrico e plano;

1 assimétrico.

86 - Esternito IX, machos, forma (passos = 3; IC = 66; IR = 83):

0 oblongo e convexo, em forma de colher;

1 alongado, mais estreito medianamente;

2 reduzido, em forma de lâmina (Fig. 68).

Aplicável quando C85=1.

87 - Tergito IX, machos, prolongamentos laminais (passos = 2; IC = 50; IR = 0):

0 ausentes;

1 presentes.

88 - Edeago, simetria bilateral (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 simétricos;

1 assimétricos (Figs. 76–144);

89 - Edeago, tégmen, região dorsal (passos = 5; IC = 20; IR = 76):

0 estreita (Figs. 104–107, 112–119);

1 larga.

90 - Edeago, tégmen (passos = 2; IC = 50; IR = 90):

0 não prolongado internamente;

1 prolongado internamente, formando uma parede sobre a face dorsal do lobo médio (Fig. 142).

91 - Edeago, tégmen, prolongamento interno, apófise ventral (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausente;

1 presente.

Aplicável quando C90=1.

92 - Edeago, tégmen, projeção lateral esquerda (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausente;

1 presente (Figs. 102, 106).

93 - Edeago, tégmen, projeção ventral, lateral ao parâmero esquerdo (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausente;

1 presente.

94 - Edeago, tégmen, prolongamento à esquerda (passos = 2; IC = 50; IR = 94):

0 ausente;

1 presente (Fig. 141).

95 - Edeago, tégmen, prolongamento setífero (passos = 2; IC = 50; IR = 87):

0 ausente;

1 presente.

96 - Edeago, lobo médio (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 sem torção longitudinal (Figs. 137–140);

1 torcido longitudinalmente.

97 - Lobo médio (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 achatado dorso-ventralmente;

1 muito longo e cilíndrico.

Aplicável quando C96=0.

98 - Edeago lobo médio torcido (passos = 2; IC = 50; IR = 92):

0 não arqueado;

1 fortemente arqueado ventro-lateralmente à esquerda (Figs. 80–83, 132);

Aplicável quando C96=1.

99 - Edeago, lobo médio, quilha longitudinal (passos = 2; IC = 50; IR = 94):

0 ausente (Figs. 126, 130);

1 presente (Figs. 78, 82, 135).

Aplicável quando C96=1.

100 - Edeago, lobo médio, parede ventral (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 com uma região central membranosa (Figs. 137–138);

1 totalmente esclerotizada.

101 - Edeago, lobo médio, apófise cuticular lateral (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausente;

1 presente na parede lateral esquerda (Figs. 135).

Aplicável quando C99=1.

102 - Edeago, lobo médio, ápice (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 fortemente acuminado;

1 arredondado ou truncado.

103 - Edeago, lobo médio, apófise distal (passos = 4; IC = 25; IR = 92):

0 ausente;

1 presente.

104 - Edeago, lobo médio, apófise distal (passos = 7; IC = 42; IR = 81):

0 muito ampla, formando uma aba acuminada (Fig. 102);

1 digitiforme, curta (Fig. 136);

2 muito longa e delgada;

3 larga, com ápice arredondado, deslocada à esquerda.

Aplicável quando C103=1.

105 - Edeago, lobo médio, tamanho (passos = 3; IC = 33; IR = 88):

0 estreito, não saliente medianamente.

1 muito robusto e saliente medianamente, separando os lobos laterais (Figs. 126, 130, 133–134).

106 - Edeago, lobo médio, encaixe lateral ao parâmero esquerdo (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausente (Figs. 124, 128, 139);

1 presente (Fig. 80, 88, 92).

107 - Edeago, primeira membrana conectiva (passos = 2; IC = 50; IR = 90):

0 ligando-se diretamente do tégmen ao lobo médio;

1 formando uma dobra superior, entre o tégmen e o lobo médio (Fig. 142).

108 - Edeago, parâmero esquerdo (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 torcido longitudinalmente (Fig. 137–139);

1 não torcido.

109 - Edeago, parâmero esquerdo, forma (passos = 3; IC = 33; IR = 81):

0 não achatado;

1 fortemente achatado (Fig. 114, 136).

Aplicável quando C108=1.

110 - Edeago, parâmero esquerdo, ápice (passos = 5; IC = 60; IR = 95):

0 agudo a rômbo (Figs. 78, 82);

1 truncado a levemente arredondado (Figs. 89, 93,);

2 chato, curvado lateralmente;

3 fortemente recurvado, em forma de gancho (Figs. 109, 113, 140).

Aplicável quando C108=1.

111 - Edeago, parâmero esquerdo, intumescimento proximal (passos = 8; IC = 12; IR = 86):

0 ausente ou indistinto;

1 presente (Figs. 81, 89, 121).

112 - Edeago, parâmero esquerdo, intumescimento proximal, forma (passos = 6; IC = 33; IR = 86):

0 angulado;

1 arredondado;

2 ligeiramente abaulado.

Aplicável quando C111=1.

113 - Edeago, parâmero direito, base (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 totalmente esclerotizada;

1 parcialmente membranosa (Fig. 130).

114 - Edeago, parâmero direito, forma (passos = 6; IC = 33; IR = 75):

0 tubular;

1 chato, sobre a face ventral do lobo médio (Fig. 142);

2 muito longo e em forma de placa sobre a face lateral do lobo médio.

115 - Edeago, parâmero direito, esclerotização (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 muito esclerotizado e robusto;

1 pouco esclerotizado, de aspecto membranoso Fig. 142.

Aplicável quando C114=0.

116 - Edeago, parâmero direito, ápice (passos = 6; IC = 16; IR = 87):

0 constrito (Fig. 139);

1 não constrito.

Aplicável quando C114=0.

117 - Parâmero direito acuminado, posição (passos = 3; IC = 33; IR = 50):

0 fortemente direcionado para a direita (Figs. 138, 139);

1 dirigido posterior ou ventralmente.

Aplicável quando C116=0.

118 - Edeago, parâmero direito, ápice (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 dobrado sobre si mesmo;

1 não dobrado sobre si mesmo.

Aplicável quando C114=1.

Sinapomorfia de *Maronius* (Brancucci, 1981d).

119 - Edeago, parâmetro direito, ramificação mediana externa (passos = 2; IC = 50; IR = 87):

0 ausente;

1 presente (Fig. 106).

Aplicável quando C118=0.

120 - Edeago, parâmetro direito, ramificação basal (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 ausente;

1 presente (Fig. 134).

Aplicável quando C114=0.

121 - Ventrito VII, fêmeas (passos = 2; IC = 50; IR = 80):

0 amplo, recobrindo completamente os coxitos (Fig. 156);

1 expondo pelo menos parte dos coxitos e estilos.

122 - Ventrito VII, fêmeas (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 muito convexo a globoso (Fig. 147–148, 150);

1 plano a levemente convexo.

Aplicável quando C121=1.

123 - Ventrito VII, fêmeas (passos = 2; IC = 100; IR = 100):

0 recorte em forma de W, muito amplo (Fig. 150);

1 recorte em forma de U, com lados paralelos (Fig. 147);

2 recorte voltado posteriormente (Fig. 148).

Aplicável quando C122=0.

124 - Ventrito VII, fêmeas, margem posterior (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 com um recorte central;

1 inteira.

Aplicável quando C121=1.

125 - Ventrito VII, fêmeas, margem posterior (passos = 33; IC = 27; IR = 80);

0 convergente, com uma dobra central;

1 arqueada, com um pequeno recorte central;

2 reta, com um recorte central de margens paralelas (Figs. 145, 155);

3 reta, com um recorte liriforme profundo;

4 convergente, com um recorte liriforme e uma carena longitudinal central (Fig. 153);

5 reta, com um amplo recorte em forma de V;

6 arredondadas lateralmente e com um amplo recorte profundo central (Fig. 146);

7 profundamente recortado, dividindo o ventrito em duas abas;

8 com uma impressão rasa central;

9 sinuoso, com recorte central arqueado;

A. sinuoso e profundamente recortado;

B. com recorte amplo e profundo, em forma de U;

C. com recorte largo e profundo, de laterais paralelas (Fig. 154).

Aplicável quando C124=0.

Caráter muito variável em Chauliognathinae, foi utilizado como diagnóstico para as espécies dos gêneros de élitros curtos revisados por Brancucci (*Belotus*, *Maronius*, *Paramaronius* etc). Embora diferentes entre quase todas as espécies, é possível reconhecer padrões entre espécies próximas.

126 - Ventrito VII, fêmeas, margem posterior, extensão do recorte (passos = 1; IC = 100; IR = 100):

0 longo, alcançando a metade o ventrito;

1 curto, não alcançando a metade do ventrito.

Aplicável quando C125=2.

Caracteres não estudados

Diversos caracteres potencialmente informativos não puderam ser estudados e incluídos nesta análise cladística. Diversos gêneros de Ichthyurini estudados por Brancucci foram em parte caracterizados com base nas formas dos coxitos e estilos. Em Chauliognathini foram observadas diferenças nessas estruturas nos gêneros *Psilorrhynchus* (Biffi 2017b) e *Microdaiphron* (Capítulo 3), no entanto não havia material suficiente para dissecção que possibilitasse expandir o estudo para toda a tribo. O mesmo ocorre com os órgãos genitais femininos, que dependem de uma dissecção muito destrutiva para sua observação.

Os parâmetros direito e esquerdo dos edeagos apresentam grande diversidade de formas e tamanhos. Algumas dessas formas são muito características de gêneros e grupos de espécies, porém não foi possível traçar as homologias entre as formas para todos os táxons estudados. Mesmo não constando na matriz de caracteres, algumas de suas formas mais características serão discutidas na caracterização dos gêneros e grupos de espécies.

Devido à grande diversidade morfológica de Chauliognathini e consequentemente do alto número de táxons terminais incluídos na análise, não foi possível implementar formas alternativas de codificação dos caracteres, como morfometria e medidas de áreas.

Análise

A busca por árvores com pesos iguais encontrou apenas uma árvore mais parcimoniosa, com 334510 passos (Fig. 157)

Quando implementada a busca com pesagem implícita ($k = 6,4063$) foi encontrada apenas uma árvore mais parcimoniosa, com 1888027 passos (Fig. 158).

A análise de sensibilidade (Fig.159) mostra os clados que se mantêm constantes quando comparadas as árvores com caracteres de pesos iguais e com pesagem implícita. Os valores indicam a porcentagem de clados recuperados em cada análise.

A discussão será baseada na topologia encontrada na busca com caracteres com pesagem implícita ($k = 6,4063$) (Fig. 158–174).

Discussão

A topologia encontrada em todas as análises implementadas remetem à classificação de Miskimen (1961), que separa a subfamília Chauliognathinae em dois grandes clados principais, Ichthyurini (clado A) e Chauliognathini (clado B), ambos grupos monofiléticos (Fig. 158).

Algumas considerações podem ser feitas a respeito dos Ichthyurini (clado A), embora incluídos como grupo externo e não sendo objeto desse estudo. Brancucci (1981b) apresentou uma filogenia para parte de seus gêneros, agrupados como “gêneros próximos de *Maronius*”, então incluídos em Chauliognathini (*sensu* Magis & Wittmer), porém sem apresentar uma hipótese de relacionamento com os demais gêneros. Neste trabalho esse grupo de gêneros encontra-se em um clado separado, como grupo-irmão dos Chauliognathini que inclui os demais gêneros de Ichthyurini. A amostragem de táxons terminais, no entanto, não é suficiente para discutir as relações internas entre os gêneros.

Caracterização e relações internas em Chauliognathini

Chauliognathini é monofilético (clado B) e distingue-se de Ichthyurini por uma grande quantidade de caracteres, como sutura epistomal arqueada, genas mais longas que os lobos paraclipeais, vértice com impressões musculares entre os olhos, região occipital

com um sulco longitudinal, élitros 1,8 vezes mais longos que o meso+metatorax, com bordas bem marcadas e ápices arredondados.

O clado C representa o grupo formado por espécies da região Australiana, Patagônica e sul do Peru: os clados H, I, E e D são formados por táxons distribuídos respectivamente na Austrália, Papua-Nova Guiné, Patagônia (Chile e Argentina) e Peru. Estes formam um grupo irmão com clado J, representado por espécies Neotropicais e Neárticas. Essa topologia é congruente com diversos exemplos de distribuição trans-Pacífico (McCarty *et al.* 2007), para a qual é sugerida que Austrália e Nova Zelândia seriam adjacentes ao sudoeste da América do Sul, em contraste com a hipótese Gondwânica mais tradicional, que propõe a união da Austrália, Nova Zelândia ao leste da África e Antártica (McCarty *et al.* 2007).

As espécies do clado C são agrupadas por apresentarem o último ventrito abdominal das fêmeas globoso e muito proeminente ou plano cobrindo completamente os estilos. Além disso, diferem das demais de Chauliognathini por conservarem alguns caracteres plesiomórficos, como região occipital convexa, uma assimetria do tégmen menos acentuada e lobo médio sem torção longitudinal. Tais caracteres já foram discutidos por diversos autores. Champion (1914) defendeu que a estrutura geral do edeago indica que as espécies da Austrália e Nova Guiné deveriam ser tratadas como genericamente distintas de *Chauliognathus*. Miskimen (1961) acrescenta que a cabeça encurtada nessas espécies, semelhante à dos Ichthyurini, deve posicionar essas espécies como “basais”, mais próximas do ancestral de Chauliognathini.

O clado J é representado pelas espécies da região Neotropical e Neártica, caracterizados entre outras coisas pela região occipital plana a levemente côncava,

submento alongado e estreito, totalmente esclerotizado, pronoto com margens laterais bem marcadas ao longo de toda sua extensão e edeago totalmente esclerotizado ventralmente, com lobo médio fortemente assimétrico e com apófise distal. Este grupo divide-se em dois grandes clados.

Na subfamília Chauliognathinae o edeago e último ventrito abdominal das fêmeas são estruturas distintas e muito características entre os gêneros e grupos de espécies, fornecendo caracteres diagnósticos confiáveis para quase todas as espécies. Nas espécies que formam o clado N, no entanto, essas estruturas são muito homogêneas entre as espécies, não fornecendo bons caracteres diagnósticos. O edeago é caracterizado por ter um lobo médio muito robusto e saliente medianamente, separando os lobos laterais, parâmetro direito delicado e membranoso, parâmetro esquerdo muito alongado e delgado. O último ventrito abdominal é similar em todas as espécies, inteiro com uma leve dobra central na margem distal. Este grupo compreende espécies de vários gêneros e subgêneros. A homogeneidade morfológica do grupo, escassez de caracteres diagnósticos dos gêneros e pouca amostragem de táxons dificultam a definição interna do grupo e delimitação dos gêneros. O clado L, por exemplo é formado pela espécie-tipo de *Malthesis*, e *Daiphron* (*Championellum*), e espécies de *Daiphron* além de todo o gênero *Microdaiphron* (clado M).

O clado N é formado por espécies que apresentam o edeago com uma quilha longitudinal no lobo médio, resultante de uma forte torção longitudinal (Figs. 78, 82), e de uma projeção dorsal do lobo médio que se encaixa ao parâmetro esquerdo (Fig. 80). Este grupo divide-se em dois grandes clados. As espécies do clado U apresentam os pronotos expandidos lateralmente, formando abas. Além disso, o clado aparece

sustentado pela forma do último ventrito abdominal das fêmeas, com margem posterior reta com um recorte central em forma de V. No entanto, esse caráter sofreu diversas transformações no clado e em toda a filogenia, não sendo confiável como uma sinapomorfia. Da mesma forma, o clado O é sustentado por caracteres homoplásticos, que se transformaram diversas vezes na filogenia (antenas serradas e élitros expandidos posteriormente). Todo esse clado necessita de uma reavaliação quanto aos caracteres que o sustentam. Porém, alguns agrupamentos internos são sustentados por diversas sinapomorfias e mostraram-se constantes nos dois tipos de busca realizados. No clado P, por exemplo, os machos de todas as espécies apresentam uma apófise cuticular na parede lateral esquerda do lobo médio, enquanto as fêmeas têm o último ventrito abdominal com um recorte de lados paralelos e largos. Em Q todas as espécies estudadas apresentam o lobo médio com uma apófise distal larga, com ápice arredondado, deslocada à esquerda.

O clado U é caracterizado por espécies cujas margens laterais do pronoto são expandidas lateralmente, formando abas (condição revertida no clado X). Clado X é caracterizado principalmente pelo ápice do parâmero esquerdo, muito alongado e em forma de gancho.

No clado V encontra-se *Chauliognathus pennsylvanicus*, a espécie-tipo de *Chauliognathus*. Em uma eventual redefinição do gênero, este é o clado que deve ser considerado como *Chauliognathus*.

O clado Y é composto por espécies representantes de *Xenismus* (= *Chauliognathus*), definido principalmente por caracteres da cabeça, como genas curtas e submento largo e pouco esclerotizado.

As espécies que compõe o clado Z são caracterizadas principalmente pelo pronoto mais largo que longo, com ângulos posteriores retos. Esse é um grupo de espécies muito numeroso, chamado por Wittmer (1977) de "grupo fallax" ou "grupo flavipes".

Monofilia dos gêneros

Chauliognathus compreende a maior parte das espécies de Chauliognathini e é definido com base em caracteres pouco informativos. Como era esperado, a análise demonstrou a que *Chauliognathus* é parafilético e inclui todos os demais gêneros. Por ser o gênero-tipo da tribo, *Chauliognathus* teria prioridade sobre os demais gêneros em uma eventual sinonimização na tentativa de se recuperar sua monofilia. No entanto isso criaria um grande gênero *Chauliognathus sensu lato* que não teria sentido prático para a taxonomia e desprezaria alguns gêneros e agrupamentos consistentes em Chauliognathini.

Para se recuperar a monofilia de *Chauliognathus* seria necessária sua redefinição e a redistribuição de algumas espécies entre os demais gêneros e eventuais gêneros novos, limitando sua diversidade às espécies incluídas no mesmo clado de sua espécie-tipo (clado V).

As espécies que atualmente compõem *Daiphron* distribuem-se por diversos clados ao longo da filogenia (clados L, O e V), demonstrando que os caracteres diagnósticos do gênero são homoplásticos. Mesmo com grande diversidade morfológica entre as espécies, principalmente na forma da cabeça, pronoto e genitália, foram priorizados os caracteres "lyciformes" na taxonomia do gênero, como antenas serradas, élitros expandidos posteriormente, às vezes com costas longitudinais, e coloração

aposemática, geralmente amarela e preta. Para se recuperar a monofilia de *Daiphron* diversas espécies devem ser transferidas e o gênero restrito às espécies próximas da espécie tipo (*D. lyciforme*). No entanto, a posição do gênero e as espécies que devem compô-las não está bem resolvido (clado N).

O subgênero *Daiphron* (*Championellum*) encontra-se em um clado distante de *Daiphron*, devendo ser elevado ao status de gênero ou sinonimizado. Porém, a resolução do clado L onde ele se encontra não está bem resolvida.

O gênero *Malthesis* é polifilético, com espécies distribuídas por vários clados (K, L e R). A espécie-tipo (*M. ater*) está incluída em um grande clado composto por diversos gêneros e subgêneros inteiros (*Microdaiphron*, *Daiphron* (*Championellum*) e *Chauliognathus* (*Meloicantharis*)) e algumas espécies descritas em *Chauliognathus* e *Daiphron*. É necessária uma melhor resolução das relações internas do clado K para uma definição de *Malthesis*.

Apenas duas espécies de *Microdaiphron* foram incluídas na filogenia, porém devido à semelhança morfológica entre as espécies (Capítulo 3) supõe-se tratar-se de um gênero monofilético (clado M), sustentado pelo pronoto com arestas longitudinais.

Na análise foram incluídas as duas espécies de *Psilorrhynchus*, que também se mostrou monofilético (clado S), no ápice de um grande grupo formado por espécies de *Chauliognathus*, *Daiphron* e *Malthesis* (clado O). *Psilorrhynchus* é sustentado pelas genas alongadas, pronoto mais largo que longo e pelo último ventrito das fêmeas com margem posterior com um recorte liriforme e uma carena longitudinal central.

Malthopterus é um gênero monotípico (*M. pallidus*) e encontra-se em um clado formado por diversas espécies de *Chauliognathus*, algumas das quais incluídas por

Wittmer (1974) nos grupos "*pallidus* Waterhouse" (= *C. cinguliventris*) e "*sulphureus* Waterhouse" (clado P). Essas espécies compartilham caracteres como uma apófise cuticular na parede lateral esquerda do lobo médio, e devem ser transferidas para *Malthopterus*.

Agradecimentos

Aos curadores que possibilitaram o acesso às suas coleções e emprestaram material essencial para esse estudo, especialmente Matthias Borer, Eva Sprecher e Isabelle Zürcher (NMB), e Thierry Deuve, Azadeh Taghavian e Antoine Mantilleri (MNHN). A Robert Constantin pelas sugestões e discussão morfológica. A Sônia Casari pela discussão e comentários. A Mônica Ulysséa, Danilo C. Ament e Laura Rocha Prado pela ajuda com softwares e discussões metodológicas. Este estudo foi financiado com verbas do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 142074/2013-6) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 2013/08966-1; 2015/21273-0).

Tab. 3. Razões entre medidas utilizadas nos caracteres 0–11.

Terminal	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Cantharis fusca</i>	1,73	4,75	0,41	?	?	0,58	1,28	0,86	0,82	0,86	1,18	2,35
<i>Discodon sp</i>	2,13	?	?	?	?	?	1,45	0,8	0,77	?	1,4	?
<i>Ichthyurus lateralis</i>	0,84	4,5	0,45	2,69	?	0,78	?	0,77	0,91	0,87	1,93	4,12
<i>Malthoichthyurus elongatus</i>	0,95	5,14	0,45	3,57	?	0,85	?	0,72	0,84	1,37	0,78	4
<i>Trypherus latipennis</i>	0,95	4,88	0,51	2,41	?	0,8	?	0,73	0,87	0,84	1,08	3,22
<i>Pseudolobetus major</i>	0,9	8	0,51	?	?	?	?	0,76	0,97	?	?	?
<i>Pseudolobetus tibialis</i>	0,95	5,37	0,51	2,3	?	1,1	1,94	0,77	1,08	0,8	2,83	4
<i>Lobetus torticollis</i>	1,08	7,33	0,48	?	?	?	?	0,67	1,07	0,51	0,82	?
<i>Lobetus lemoulti</i>	0,91	5	0,56	2,33	?	1,04	1,97	0,82	0,83	1	1,4	1,76
<i>Macromalthinus maximiceps</i>	0,85	6,87	0,47	2,26	?	0,93	1,82	0,72	1,08	0,74	2,46	3,6
<i>Macromalthinus brasiliensis</i>	0,92	6	0,43	1,83	?	1	2,06	0,76	0,88	0,65	1,55	3,35
<i>Maroniodes amazonicus</i>	1,08	8,57	0,45	?	?	?	?	0,82	0,92	0,58	1,77	?
<i>Maronius dichrous</i>	1,15	7,22	0,46	?	?	?	?	0,84	1	?	?	?
<i>Maronius brevipennis</i>	1,43	8	0,45	1,81	?	1,18	1,7	0,81	0,82	0,55	1,66	3,55
<i>Paramaronius kraatzi</i>	1,14	6,42	0,43	?	?	?	?	0,74	0,81	0,59	1,9	?
<i>Paramaronius gounellei</i>	1,05	11,14	0,42	2,46	?	0,83	1,67	0,73	0,91	0,64	2,33	5,2
<i>Belotus auberti</i>	1	8,57	0,38	2,14	?	0,91	1,45	0,91	0,84	0,81	1,94	4
<i>Belotus obscurus</i>	0,95	6,66	0,38	1,87	?	0,87	2	0,86	1	0,5	1,4	4
<i>Belotus abdominalis</i>	1,08	5,4	0,38	1,5	?	0,88	1,47	0,81	0,93	0,55	1,42	1,88
<i>Chauliognathus luteopictus</i>	1,34	4,33	0,41	2,37	?	?	1,33	0,67	1,18	0,63	1,76	?
<i>Chauliognathus alternatus</i>	1,06	2,85	0,36	2	0,15	0,86	1,38	0,88	1,26	0,55	1,9	2,3
<i>Chauliognathus lycimimus</i>	?	?	?	?	0,18	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chauliognathus archbouldi</i>	1,92	3,5	0,28	2,64	0,08	0,94	1	0,76	0,84	0,57	2,66	?
<i>Chauliognathus gibbosus</i>	2,11	4	0,33	2,5	0,15	1	0,82	0,8	0,87	0,52	2,9	3,7
<i>Chauliognathus roseicollis</i>	2	3,61	0,35	2,25	0,11	0,85	0,75	0,74	1,01	0,52	2,2	3,5
<i>Chauliognathus lugubris</i>	1,96	4,75	0,4	1,82	0,2	0,94	0,82	0,85	1,06	0,54	1,82	2,77
<i>Chauliognathus apterus</i>	1,09	3,2	0,4	2,61	0,2	0,9	0,78	0,84	1,09	0,6	1,66	3
<i>Chauliognathus metallipennis</i>	1,86	3,82	0,35	3	0,04	0,83	0,6	0,57	1,41	0,42	1,9	6,33
<i>Chauliognathus procerus</i>	0,23	3,4	0,34	2,46	0,22	0,86	0,76	0,92	0,7	0,63	3,33	3,12
<i>Chauliognathus wareoensis</i>	1,68	3,31	0,38	2,27	0,11	0,9	0,83	1	0,88	0,54	2,58	3,94
<i>Chauliognathus atacamanus</i>	1,86	5,88	0,34	1,84	0,23	0,93	0,73	0,64	1,14	1	3,75	2,64
<i>Chauliognathus variabilis</i>	1,81	7,85	0,37	2,44	0,14	0,81	0,7	0,66	1,06	0,73	2,21	2,69
<i>Chauliognathus segmentarius</i>	2,05	6	0,27	1,85	0,12	0,82	0,74	0,82	0,85	0,81	3	4,16
<i>Chauliognathus chilensis</i>	1,81	4	0,35	2	0,21	0,83	0,74	0,75	1,05	0,82	1,86	3,4
<i>Chauliognathus metallicus</i>	2,12	5	0,39	2,14	0,14	0,87	0,67	0,62	1,3	0,76	2,45	4,33
<i>Chauliognathus latemetalicus</i>	1,71	5	0,4	2,22	0,15	1	0,65	0,72	1,16	0,79	2,53	4,5
<i>Chauliognathus blanchardi</i>	2	4,5	0,35	2,64	0,17	0,82	0,8	0,87	0,86	0,56	2,35	5,71
<i>Chauliognathus semilimbatus</i>	1,94	4,2	0,34	2,5	0,32	0,72	0,83	0,85	0,94	0,52	1,56	4,13
<i>Chauliognathus domitus</i>	2,1	4,25	0,32	2,25	0,26	0,8	0,83	1	0,74	0,61	1,62	3,75
<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>	2	5,27	0,37	2,66	0,2	0,95	0,72	0,82	0,85	0,44	2,56	4,31
<i>Chauliognathus basalis</i>	2,05	5,41	0,34	2,07	0,25	0,95	0,69	0,83	0,89	0,49	2,33	5,18
<i>Chauliognathus limbicollis</i>	2,16	4,33	0,33	2,57	0,24	1,03	0,67	0,83	0,82	?	?	?
<i>Chauliognathus heros</i>	1,88	3,18	0,36	2,5	0,21	0,83	0,67	0,73	0,9	0,66	3,18	4,25
<i>Chauliognathus sodalis</i>	2,22	5,29	0,4	2,5	0,15	0,95	0,69	0,92	0,84	0,57	3	3,33
<i>Chauliognathus foreri</i>	2,22	3,4	0,34	2,14	0,17	1	0,73	0,86	0,86	0,61	3,35	4
<i>Chauliognathus luctuosus</i>	1,8	4,44	0,33	2,38	0,23	0,77	0,73	0,85	0,71	0,75	2,88	3,46
<i>Daiphron personatum</i>	2,45	4,37	0,35	1,72	0,28	1	0,69	0,9	0,78	0,53	3,05	?
<i>Chauliognathus gracilis</i>	2	7,5	0,34	2,85	0,21	0,86	0,78	0,78	1	0,53	3,11	2,55
<i>Chauliognathus infrahumeralis</i>	2,05	2,86	0,31	2	0,22	0,93	0,75	0,72	0,91	0,6	3,87	2,65
<i>Chauliognathus scriptus</i>	2,28	3,12	0,33	1,4	0,24	0,85	0,73	0,88	0,92	0,68	2,8	2,5
<i>Chauliognathus morio</i>	2,11	2,73	0,32	2,25	0,25	0,94	0,72	0,81	0,81	0,62	2,25	?
<i>Chauliognathus unifasciatus</i>	2,19	6,53	0,35	2,5	0,32	0,95	0,64	0,68	1	0,69	3,75	5,75
<i>Chauliognathus augustalisi</i>	2	4,5	0,37	2,85	0,19	0,95	0,65	0,69	1,02	0,74	5,18	4,11
<i>Ch. pelotasus var schuppeli</i>	1,9	2,58	0,31	2,2	0,2	0,81	0,64	0,7	1,05	0,63	2,5	2,4
<i>Daiphron costatum</i>	2,58	4,41	0,34	2,33	0,29	0,94	0,62	0,77	0,8	0,61	2,77	?
<i>Daiphron subparallelum</i>	2,26	3,68	0,38	2,5	0,25	0,86	0,67	0,81	0,84	0,63	2,57	?
<i>Daiphron mediofasciatum</i>	2,24	3,8	0,33	2,36	0,33	0,93	0,66	0,74	0,85	0,62	3,86	?
<i>Chauliognathus fenestratus</i>	1,95	4,11	0,35	1,25	0,2	0,8	0,66	0,78	0,82	0,62	4,09	3,38
<i>Chauliognathus janeirensis</i>	1,71	5,62	0,27	2,11	0,16	0,92	0,68	0,72	1,03	0,48	1,33	4,71
<i>Chauliognathus luteomaculatus</i>	1,62	6,09	0,36	2,54	0,2	1,05	1	0,73	0,93	0,37	1,47	6,2
<i>Chauliognathus angustefasciatus</i>	1,54	5,45	0,37	2,5	0,23	1,04	0,63	0,65	1,09	0,23	1,36	6,1
<i>Chauliognathus forestierensis</i>	2	7,5	?	3,12	0,28	1,05	0,63	0,7	1,14	0,2	1,25	5,66
<i>Chauliognathus decolor</i>	1,94	6,5	0,38	3,2	0,22	1,17	0,62	0,64	1,25	0,45	1,92	7
<i>Chauliognathus submarginatus</i>	1,89	11,77	0,43	3,25	0,15	1,05	0,64	0,64	1,14	0,34	1,81	7,81
<i>Chauliognathus longipennis</i>	2,1	5	0,36	3,4	0,16	1,05	0,63	0,62	1,29	0,32	1,42	8,71
<i>Chauliognathus ocularis</i>	1,88	9,28	0,37	2,66	0,2	0,8	0,56	0,6	1,16	0,32	1,5	6,27
<i>Chauliognathus plicaticollis</i>	1,88	4,37	0,35	2,66	0,17	1	0,65	0,7	1,17	0,68	2,81	5,83
<i>Chauliognathus flavolineatus</i>	1,86	5,2	0,35	3	0,38	0,95	0,56	0,66	1,26	0,53	2,75	5,45

Terminal	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Chauliognathus longiceps</i>	1,64	4,8	0,35	2,1	0,48	1	0,63	0,71	1,32	0,42	2,9	8,33
<i>Daiphron subdepressum</i>	2,37	3	0,33	2,1	0,54	0,97	0,69	0,71	1,07	0,55	4,16	?
<i>Malthesis reductipennis</i>	1,12	4,44	0,37	2,2	0,24	1	0,63	0,67	0,98	0,43	2,4	?
<i>Psilorrhynchus bifasciatus</i>	1,73	3,86	0,34	2,08	0,78	0,89	0,64	0,89	0,7	0,38	1,56	4,28
<i>Psilorrhynchus abdominalis</i>	2,05	3,66	0,33	2	0,57	1	0,63	0,9	0,72	0,58	1,78	3,92
<i>Chauliognathus cinguliventris</i>	2	4,44	0,32	3,92	0,19	1,09	0,6	0,65	1,1	0,57	2,94	4,73
<i>Chauliognathus annulicornis</i>	1,78	5	0,34	3	0,18	0,96	0,63	0,67	1,25	0,56	2,77	4,09
<i>Chauliognathus diamantineus</i>	1,6	4	0,32	2,33	0,19	0,97	0,75	0,75	1,21	0,58	2,33	4,3
<i>Chauliognathus ramulosus</i>	2,07	6	0,4	2,92	0,22	0,92	0,59	0,67	1,08	0,6	3	4,29
<i>Chauliognathus sulphureus</i>	1,77	6,42	0,36	2,86	0,2	1,11	0,56	0,68	1,05	0,57	3,52	5
<i>Chauliognathus hickeri</i>	1,41	3	0,33	2	0,15	0,91	0,76	0,74	1,08	0,55	2,23	3,17
<i>Malthopterus pallidus</i>	1,58	5,41	0,36	3,7	0,18	0,93	0,62	0,62	1,27	0,48	2,25	5,18
<i>Daiphron lyciforme</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Daiphron scutellare</i>	2,44	2,5	0,28	2,55	0,37	0,94	0,68	0,71	0,79	0,65	3,52	?
<i>Daiphron (C.) proteum</i>	1,92	3,13	0,32	2,9	0,1	0,9	0,77	0,73	0,97	0,46	1,83	?
<i>Chauliognathus sellatus</i>	1,61	5,45	0,37	2,4	0,12	1	0,72	0,62	1,14	0,5	2	4,33
<i>Daiphron crassicorne</i>	2,4	5	0,34	2,27	0,12	0,95	0,67	0,69	0,91	0,4	2,22	?
<i>Microdaiphron polemiodes</i>	2,41	?	?	2,66	0,11	0,82	0,71	0,72	0,87	0,38	1,45	?
<i>Microdaiphron mendesense</i>	2	4,28	0,3	2,75	0,1	0,8	0,73	?	0,91	0,37	1,22	?
<i>Chauliognathus (M) rufohumeralis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Malthesis ater</i>	1,92	4	0,28	2,91	0,11	0,8	0,76	0,74	0,94	0,46	2,1	2,66
<i>Malthesis binotatus</i>	1,35	4,27	0,34	2,45	0,08	0,95	0,76	0,71	1,08	0,46	2,3	4,2
<i>Chauliognathus histrio</i>	1,5	5,6	0,34	1,87	0,13	1,04	0,75	0,66	1,08	0,66	3	3,72
<i>Chauliognathus marginatus</i>	1,68	3,52	0,31	2,53	0,13	0,81	0,74	0,71	1,06	0,47	1,81	2,8
<i>Chauliognathus steinbachi</i>	1,42	4,22	0,34	2,3	0,11	0,9	0,76	0,67	1,08	0,56	1,83	2,83
<i>Chauliognathus variegatipennis</i>	1,23	3,14	0,33	1,58	?	0,8	?	0,7	1,11	0,46	1,46	2,64
<i>Chauliognathus sinuatithorax</i>	1,84	5,3	0,34	3,88	0,13	0,84	0,67	0,69	1,1	0,46	1,64	3,75
<i>Daiphron multicostatum</i>	2,55	3,33	0,33	1,76	0,12	0,77	0,72	0,73	0,84	0,39	1,8	?
<i>Chauliognathus flavipes</i>	1,88	3,6	0,33	2,33	0,16	0,83	0,78	0,95	0,64	0,75	3,23	3,5
<i>Chauliognathus quinque maculatus</i>	1,82	3,7	0,46	2,1	0,2	0,76	0,78	0,9	0,74	0,78	3	4,87
<i>Chauliognathus bisbimaculatus</i>	1,97	2,85	0,34	2,37	0,15	0,82	0,73	0,96	0,67	0,68	2,66	3,43
<i>Chauliognathus opacipennis</i>	2,05	3,46	0,36	2,21	0,2	0,87	0,72	0,95	0,72	0,61	2,6	3,94
<i>Chauliognathus expansus</i>	2,3	4,73	0,36	2,66	0,15	0,9	0,78	0,96	0,7	0,71	2,15	3,16
<i>Chauliognathus spinipennis</i>	2,2	4,5	0,35	2	0,18	0,87	0,77	1	0,65	0,7	2,1	3,52
<i>Chauliognathus caeruleonotatus</i>	1,91	3,25	0,31	1,92	0,17	0,8	0,78	1,02	0,58	0,68	2,33	3,92
<i>Chauliognathus subacuminatus</i>	2,05	3,42	0,31	2,63	0,17	0,82	0,78	0,97	0,59	0,69	2,46	3,21
<i>Chauliognathus adultus</i>	1,95	4	0,36	2,47	0,16	0,98	0,68	0,81	0,75	0,87	3,5	4,23
<i>Chauliognathus xanthomelas</i>	2,33	3,28	0,31	1,9	0,23	0,93	0,71	0,87	0,7	0,7	2,2	2,88
<i>Chauliognathus cardiaspis</i>	1,89	4,41	0,34	2,21	0,17	0,91	0,73	1	0,66	0,72	2,8	3,66
<i>Chauliognathus bireductus</i>	1,95	4,28	0,33	2,3	0,18	0,86	0,66	0,85	0,78	0,63	2,05	4,81

Tab. 4. Razões normalizadas entre medidas utilizadas nos caracteres 0–11. As razões entre as mediadas da tabela 3 são transformados em uma escala que varia de 0 a 1.

Terminal	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Cantharis fusca</i>	0,638	0,242	0,48	?	?	0	0,476	0,652	0,29	0,562	0,09	0,084
<i>Discodon sp</i>	0,808	?	?	?	?	?	0,591	0,521	0,225	?	0,14	?
<i>Ichthyurus lateralis</i>	0,258	0,215	0,639	0,538	?	0,335	?	0,444	0,396	0,577	0,261	0,339
<i>Malthoichthyurus elongatus</i>	0,304	0,284	0,607	0,866	?	0,436	?	0,326	0,312	1	0	0,321
<i>Trypherus latipennis</i>	0,305	0,257	0,839	0,435	?	0,368	?	0,348	0,347	0,547	0,066	0,209
<i>Pseudolobetus major</i>	0,283	0,592	0,815	?	?	?	?	0,419	0,459	?	?	?
<i>Pseudolobetus tibialis</i>	0,304	0,309	0,84	0,392	?	0,853	0,921	0,458	0,595	0,518	0,465	0,321
<i>Lobetus torticollis</i>	0,36	0,52	0,728	?	?	?	?	0,235	0,586	0,264	0,008	?
<i>Lobetus lemoulti</i>	0,29	0,269	1	0,404	?	0,756	0,939	0,554	0,295	0,68	0,139	0
<i>Macromalthinus maximiceps</i>	0,261	0,471	0,704	0,379	?	0,582	0,84	0,344	0,591	0,459	0,382	0,263
<i>Macromalthinus brasiliensis</i>	0,291	0,377	0,545	0,217	?	0,686	1	0,421	0,355	0,391	0,173	0,228
<i>Maroniodes amazonicus</i>	0,36	0,654	0,623	?	?	?	?	0,556	0,402	0,324	0,225	?
<i>Maronius dichrous</i>	0,392	0,508	0,645	?	?	?	?	0,6	0,495	?	?	?
<i>Maronius brevipennis</i>	0,511	0,592	0,623	0,212	?	1	0,755	0,537	0,282	0,302	0,2	0,257
<i>Paramaronius kraatzii</i>	0,388	0,423	0,562	?	?	?	?	0,375	0,269	0,335	0,253	?
<i>Paramaronius gounellei</i>	0,349	0,931	0,526	0,452	?	0,408	0,736	0,364	0,392	0,381	0,352	0,493
<i>Belotus auberti</i>	0,325	0,654	0,391	0,333	?	0,547	0,589	0,753	0,307	0,522	0,263	0,321
<i>Belotus obscurus</i>	0,307	0,449	0,37	0,233	?	0,478	0,955	0,656	0,495	0,255	0,139	0,321
<i>Belotus abdominalis</i>	0,36	0,312	0,387	0,093	?	0,49	0,607	0,548	0,417	0,302	0,146	0,017
<i>Chauliognathus luteopictus</i>	0,472	0,197	0,502	0,421	?	?	0,51	0,235	0,712	0,373	0,223	?
<i>Chauliognathus alternatus</i>	0,353	0,038	0,311	0,28	0,146	0,464	0,544	0,689	0,816	0,305	0,253	0,077
<i>Chauliognathus lycimimus</i>	?	?	?	?	0,189	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chauliognathus archbouldi</i>	0,718	0,107	0,024	0,521	0,052	0,598	0,287	0,426	0,31	0,316	0,427	?
<i>Chauliognathus gibbosus</i>	0,797	0,161	0,207	0,466	0,141	0,686	0,169	0,524	0,347	0,278	0,48	0,278
<i>Chauliognathus roseicollis</i>	0,75	0,119	0,269	0,373	0,093	0,443	0,127	0,372	0,511	0,275	0,321	0,249
<i>Chauliognathus lugubris</i>	0,735	0,242	0,46	0,214	0,218	0,588	0,168	0,633	0,575	0,292	0,236	0,145
<i>Chauliognathus apterus</i>	0,364	0,075	0,436	0,508	0,217	0,535	0,144	0,613	0,61	0,34	0,2	0,177
<i>Chauliognathus metallipennis</i>	0,693	0,142	0,269	0,653	0	0,408	0,022	0	1	0,188	0,254	0,657
<i>Chauliognathus procerus</i>	0	0,097	0,26	0,454	0,241	0,464	0,129	0,773	0,142	0,371	0,579	0,195
<i>Chauliognathus wareoensis</i>	0,617	0,087	0,381	0,381	0,091	0,525	0,18	0,952	0,362	0,292	0,41	0,312
<i>Chauliognathus atacamanus</i>	0,693	0,365	0,252	0,222	0,257	0,575	0,112	0,152	0,673	0,68	0,674	0,126
<i>Chauliognathus variabilis</i>	0,672	0,577	0,347	0,445	0,128	0,383	0,087	0,194	0,57	0,457	0,324	0,132
<i>Chauliognathus segmentarius</i>	0,774	0,377	0,021	0,226	0,102	0,4	0,115	0,55	0,319	0,526	0,503	0,345
<i>Chauliognathus chilensis</i>	0,669	0,161	0,294	0,28	0,23	0,408	0,115	0,41	0,559	0,53	0,245	0,234
<i>Chauliognathus metallicus</i>	0,803	0,269	0,418	0,333	0,137	0,478	0,067	0,113	0,864	0,481	0,378	0,369
<i>Chauliognathus latemetalicus</i>	0,628	0,269	0,436	0,362	0,143	0,686	0,058	0,33	0,698	0,503	0,397	0,393
<i>Chauliognathus blanchardi</i>	0,75	0,215	0,274	0,521	0,172	0,392	0,156	0,673	0,335	0,309	0,356	0,568
<i>Chauliognathus semilimbatus</i>	0,726	0,183	0,245	0,466	0,38	0,222	0,18	0,617	0,425	0,277	0,176	0,339
<i>Chauliognathus domitus</i>	0,792	0,188	0,185	0,373	0,292	0,352	0,176	0,952	0,185	0,349	0,189	0,285
<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>	0,75	0,299	0,342	0,528	0,217	0,603	0,105	0,568	0,319	0,209	0,404	0,366
<i>Chauliognathus basalis</i>	0,771	0,314	0,237	0,306	0,286	0,603	0,085	0,58	0,363	0,247	0,352	0,491
<i>Chauliognathus limbicollis</i>	0,82	0,197	0,202	0,493	0,271	0,742	0,071	0,58	0,279	?	?	?
<i>Chauliognathus heros</i>	0,703	0,073	0,306	0,466	0,224	0,408	0,069	0,365	0,38	0,397	0,545	0,357
<i>Chauliognathus sodalis</i>	0,846	0,301	0,436	0,466	0,151	0,61	0,086	0,788	0,304	0,316	0,503	0,225
<i>Chauliognathus forreri</i>	0,844	0,097	0,233	0,333	0,167	0,686	0,112	0,648	0,328	0,349	0,584	0,321
<i>Chauliognathus luctuosus</i>	0,665	0,209	0,207	0,423	0,249	0,302	0,107	0,622	0,152	0,474	0,476	0,243
<i>Daiphron personatum</i>	0,943	0,202	0,264	0,178	0,324	0,686	0,081	0,729	0,241	0,281	0,517	?
<i>Chauliognathus gracilis</i>	0,75	0,538	0,251	0,6	0,222	0,459	0,142	0,468	0,495	0,288	0,528	0,112
<i>Chauliognathus infrahumeralis</i>	0,771	0,039	0,156	0,28	0,247	0,569	0,125	0,344	0,394	0,347	0,702	0,126
<i>Chauliognathus scriptus</i>	0,871	0,067	0,207	0,056	0,263	0,448	0,11	0,699	0,406	0,411	0,458	0,105
<i>Chauliognathus morio</i>	0,8	0,025	0,18	0,373	0,287	0,588	0,105	0,544	0,269	0,361	0,333	?
<i>Chauliognathus unifasciatus</i>	0,831	0,435	0,279	0,466	0,375	0,607	0,052	0,244	0,495	0,423	0,674	0,573
<i>Chauliognathus augustalisi</i>	0,75	0,215	0,35	0,6	0,198	0,607	0,057	0,263	0,524	0,459	1	0,337
<i>Ch. pelotatus var schuppeli</i>	0,709	0,009	0,159	0,354	0,206	0,384	0,048	0,281	0,564	0,37	0,389	0,09
<i>Daiphron costatum</i>	1	0,206	0,26	0,404	0,339	0,588	0,035	0,458	0,258	0,355	0,453	?
<i>Daiphron subparallelum</i>	0,86	0,127	0,398	0,466	0,275	0,469	0,072	0,549	0,31	0,367	0,406	?
<i>Daiphron mediofasciatum</i>	0,853	0,14	0,228	0,417	0,389	0,577	0,063	0,374	0,32	0,36	0,7	?
<i>Chauliognathus fenestratus</i>	0,728	0,174	0,264	0	0,206	0,352	0,065	0,481	0,282	0,361	0,751	0,232
<i>Chauliognathus janeirensis</i>	0,628	0,336	0	0,321	0,161	0,567	0,08	0,337	0,537	0,242	0,124	0,424
<i>Chauliognathus luteomaculatus</i>	0,59	0,387	0,306	0,483	0,206	0,77	0,287	0,363	0,421	0,147	0,155	0,637
<i>Chauliognathus angustefasciatus</i>	0,557	0,318	0,35	0,466	0,25	0,762	0,046	0,169	0,606	0,032	0,131	0,623
<i>Chauliognathus forestierensis</i>	0,75	0,538	?	0,7	0,32	0,77	0,046	0,281	0,667	0	0,105	0,561
<i>Chauliognathus decolor</i>	0,725	0,431	0,375	0,728	0,247	0,981	0,04	0,168	0,796	0,212	0,259	0,753
<i>Chauliognathus submarginatus</i>	0,705	1	0,542	0,746	0,15	0,774	0,053	0,151	0,667	0,12	0,233	0,87
<i>Chauliognathus longipennis</i>	0,794	0,269	0,302	0,802	0,165	0,774	0,043	0,113	0,848	0,108	0,146	1
<i>Chauliognathus ocularis</i>	0,703	0,731	0,338	0,528	0,212	0,352	0	0,075	0,693	0,104	0,162	0,648

Terminal	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Chauliognathus plicaticollis</i>	0,7	0,202	0,295	0,528	0,17	0,686	0,055	0,3	0,707	0,41	0,461	0,585
<i>Chauliognathus flavolineatus</i>	0,694	0,291	0,277	0,653	0,462	0,614	0	0,2	0,816	0,282	0,446	0,53
<i>Chauliognathus longiceps</i>	0,6	0,247	0,283	0,317	0,594	0,686	0,047	0,316	0,891	0,192	0,48	0,945
<i>Daiphron subdepressum</i>	0,909	0,053	0,207	0,317	0,675	0,645	0,083	0,316	0,588	0,302	0,769	?
<i>Malthesis reductipennis</i>	0,378	0,209	0,346	0,354	0,27	0,686	0,046	0,225	0,48	0,201	0,367	?
<i>Psilorrhynchus bifasciatus</i>	0,638	0,147	0,248	0,311	1	0,511	0,047	0,722	0,136	0,157	0,176	0,362
<i>Psilorrhynchus abdominalis</i>	0,772	0,125	0,213	0,28	0,724	0,686	0,043	0,743	0,161	0,328	0,228	0,31
<i>Chauliognathus cinguliventris</i>	0,75	0,209	0,179	1	0,203	0,842	0,022	0,169	0,619	0,318	0,49	0,427
<i>Chauliognathus annulicornis</i>	0,66	0,269	0,251	0,653	0,185	0,634	0,045	0,232	0,796	0,313	0,453	0,334
<i>Chauliognathus diamantineus</i>	0,58	0,161	0,195	0,404	0,2	0,645	0,127	0,398	0,754	0,326	0,352	0,365
<i>Chauliognathus ramulosus</i>	0,782	0,377	0,436	0,624	0,242	0,558	0,014	0,22	0,593	0,34	0,503	0,363
<i>Chauliognathus sulphureus</i>	0,655	0,423	0,324	0,603	0,216	0,872	0	0,247	0,559	0,316	0,624	0,465
<i>Chauliognathus hickeri</i>	0,5	0,053	0,216	0,28	0,149	0,549	0,132	0,381	0,598	0,304	0,328	0,202
<i>Malthopterus pallidus</i>	0,575	0,314	0,302	0,914	0,187	0,582	0,039	0,116	0,825	0,24	0,333	0,491
<i>Daiphron lyciforme</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Daiphron scutellare</i>	0,938	0	0,05	0,485	0,439	0,594	0,074	0,324	0,246	0,388	0,623	?
<i>Daiphron (C.) proteum</i>	0,719	0,068	0,183	0,616	0,08	0,519	0,136	0,369	0,467	0,228	0,238	?
<i>Chauliognathus sellatus</i>	0,586	0,318	0,35	0,429	0,098	0,686	0,106	0,102	0,67	0,263	0,276	0,369
<i>Daiphron crassicorne</i>	0,92	0,269	0,251	0,381	0,104	0,603	0,072	0,277	0,398	0,17	0,326	?
<i>Microdaiphron polemioides</i>	0,925	?	?	0,528	0,085	0,392	0,096	0,346	0,341	0,154	0,152	?
<i>Microdaiphron mendesense</i>	0,75	0,192	0,114	0,56	0,072	0,352	0,11	0,288	0,394	0,152	0,099	?
<i>Chauliognathus (M) rufohumeralis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Malthesis ater</i>	0,716	0,161	0,029	0,622	0,094	0,352	0,131	0,383	0,425	0,226	0,298	0,129
<i>Malthesis binotatus</i>	0,474	0,191	0,249	0,449	0,047	0,603	0,13	0,313	0,591	0,221	0,344	0,35
<i>Chauliognathus histrio</i>	0,537	0,334	0,242	0,233	0,111	0,762	0,126	0,193	0,598	0,391	0,503	0,281
<i>Chauliognathus marginatus</i>	0,615	0,11	0,159	0,481	0,118	0,383	0,114	0,316	0,578	0,234	0,233	0,148
<i>Chauliognathus steinbachi</i>	0,507	0,185	0,249	0,392	0,087	0,527	0,129	0,225	0,599	0,309	0,238	0,153
<i>Chauliognathus variegatipennis</i>	0,426	0,069	0,225	0,126	?	0,368	?	0,284	0,637	0,228	0,154	0,126
<i>Chauliognathus sinuatithorax</i>	0,683	0,301	0,252	0,985	0,113	0,423	0,069	0,277	0,621	0,221	0,194	0,285
<i>Daiphron multicostatum</i>	0,986	0,089	0,207	0,192	0,106	0,315	0,104	0,369	0,311	0,167	0,23	?
<i>Chauliognathus flavipes</i>	0,703	0,118	0,229	0,404	0,161	0,408	0,141	0,841	0,063	0,47	0,557	0,249
<i>Chauliognathus quinque maculatus</i>	0,676	0,129	0,659	0,319	0,21	0,294	0,146	0,731	0,183	0,501	0,503	0,447
<i>Chauliognathus bisbimaculatus</i>	0,739	0,038	0,232	0,42	0,151	0,396	0,109	0,863	0,107	0,416	0,427	0,24
<i>Chauliognathus opacipennis</i>	0,772	0,103	0,324	0,36	0,21	0,475	0,104	0,856	0,16	0,35	0,412	0,313
<i>Chauliognathus expansus</i>	0,877	0,241	0,299	0,528	0,141	0,519	0,142	0,863	0,145	0,439	0,31	0,201
<i>Chauliognathus spinipennis</i>	0,838	0,215	0,274	0,28	0,188	0,478	0,136	0,952	0,074	0,425	0,298	0,253
<i>Chauliognathus caeruleonotatus</i>	0,713	0,08	0,151	0,253	0,176	0,367	0,142	1	0	0,413	0,352	0,31
<i>Chauliognathus subacuminatus</i>	0,775	0,099	0,151	0,517	0,172	0,392	0,147	0,903	0,003	0,421	0,381	0,208
<i>Chauliognathus adultus</i>	0,729	0,161	0,33	0,455	0,158	0,655	0,078	0,537	0,195	0,574	0,617	0,355
<i>Chauliognathus xanthomelas</i>	0,891	0,084	0,155	0,246	0,25	0,575	0,096	0,673	0,14	0,431	0,323	0,159
<i>Chauliognathus cardiaspis</i>	0,703	0,206	0,233	0,36	0,169	0,544	0,112	0,952	0,098	0,446	0,458	0,273
<i>Chauliognathus bireductus</i>	0,73	0,192	0,207	0,394	0,189	0,459	0,065	0,617	0,241	0,371	0,289	0,439

Tab. 5. Matriz de caracteres numéricos (discretos) 12–126.

Terminal	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49
<i>Cantharis fusca</i>	0	-	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	-	0	-	0	
<i>Discodon</i> sp	0	-	0	0	-	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	-	0	-	0	
<i>Ichthyurus lateralis</i>	0	-	1	1	1	0	1	-	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	1	1	
<i>Malthoichthyurus elongatus</i>	0	-	1	1	1	0	1	-	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	1	1	
<i>Tryptherus latipennis</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	1	0	
<i>Pseudolobetus major</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	0	1	
<i>Pseudolobetus tibialis</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	0	1	
<i>Lobetus torticollis</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	0	1	
<i>Lobetus femoulti</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	1	0	-	1	0	1	
<i>Macromalthinus maximiceps</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	-	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Macromalthinus brasiliensis</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	1	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	
<i>Maroniodes amazonicus</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	?	0	1	1	0	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Maronius dichrous</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Maronius brevipennis</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Paramaronius kraatzii</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Paramaronius gounellei</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Belotus auberti</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Belotus obscurus</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Belotus abdominalis</i>	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	0	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus luteopictus</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus alternatus</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	?	1	0	-	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus lycimimus</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	?	1	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus archbouldi</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1			
<i>Chauliognathus gibbosus</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus roseicollis</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus lugubris</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus apterus</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus metallipennis</i>	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus procerus</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus wareoensis</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus atacamanus</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus variabilis</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus segmentarius</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus chilensis</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus metallicus</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus latemetallicus</i>	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	-	0	0	0	0	1	1	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus blanchardi</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus semilimbatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus domitus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus basalis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus limbicollis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus heros</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus sodalis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus forreri</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus luctuosus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Daiphron personatum</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus gracilis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus infrahumeralis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus scriptus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1		
<i>Chauliognathus morio</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1																												

Terminal	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	
<i>Daiphron mediofasciatum</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1
<i>Chauliognathus fenestratus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1
<i>Chauliognathus janeirensis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus luteomaculatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus angustefasciatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus forestierensis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus decolor</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus submarginatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus longipennis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus ocularis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus plicaticollis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus flavolineatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus longiceps</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Daiphron subdepressum</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Malthesis reductipennis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Psilorrhynchus bifasciatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Psilorrhynchus abdominalis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus cinguliventris</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus annulicornis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus diamantinus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus ramulosus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus sulphureus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus hickeri</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Malthopterus pallidus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Daiphron lyciforme</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Daiphron scutellare</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Daiphron (C.) proteum</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	
<i>Chauliognathus sellatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Daiphron crassicornis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Microdaiphron polemioides</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Microdaiphron mendesense</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus (M) rufohumeralis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Malthesis ater</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	
<i>Malthesis binotatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	
<i>Chauliognathus histrio</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	
<i>Chauliognathus marginatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus steinbachi</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	
<i>Chauliognathus variegatipennis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	
<i>Chauliognathus sinuatithorax</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	
<i>Daiphron multicostatum</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	
<i>Chauliognathus flavipes</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus quinquemaculatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus bisbimaculatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus opacipennis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus expansus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus spinipennis</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus caeruleonotatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus subacuminatus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-	1	0	1	
<i>Chauliognathus adultus</i>	1	1	0	1	0	1	0	1																															

Terminal	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	
<i>Cantharis fusca</i>	0	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	-	0	
<i>Discodon</i> sp	0	0	0	0	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	-	0	0	0	-	0	
<i>Ichthyurus lateralis</i>	1	1	0	1	0	-	1	1	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-	0	0	1	2	0	
<i>Malthoichthyurus elongatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	1	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	-	0	0	1	2	1	
<i>Trypserus latipennis</i>	0	0	0	1	0	-	1	1	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	1	
<i>Pseudolobetus major</i>	0	0	0	0	0	-	1	1	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Pseudolobetus tibialis</i>	0	0	1	0	0	-	1	1	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Lobetus torticollis</i>	1	0	0	0	0	-	1	0	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Lobetus lemoulti</i>	1	1	1	0	0	-	1	0	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Macromalthinus maximiceps</i>	1	1	0	0	0	-	1	0	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Macromalthinus brasiliensis</i>	1	1	0	0	0	-	1	0	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Maroniodes amazonicus</i>	1	0	0	0	0	-	1	0	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Maronius dichrous</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Maronius brevipennis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Paramaronius kraatzi</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	1	-	1	1	0	-	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Paramaronius gounellei</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	1	-	1	1	0	-	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Belotus auberti</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Belotus obscurus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Belotus abdominalis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	1	-	0	1	0	-	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus luteopictus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus alternatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus lycimimus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	?	?	?	?	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus archbouldi</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus gibbosus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus roseicollis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus lugubris</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	
<i>Chauliognathus apterus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	
<i>Chauliognathus metallipennis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus procerus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus wareoensis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus atacamanus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus variabilis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus segmentarius</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus chilensis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus metallicus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	
<i>Chauliognathus latemetallicus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	
<i>Chauliognathus blanchardi</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus semilimbatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus domitus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus basalis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus limbicollis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus heros</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus sodalis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus forreri</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus luctuosus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Daiphron personatum</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus gracilis</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus infrahumeralis</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Chauliognathus scriptus</i>	0	0	0																																				

Terminal	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87
<i>Daiphron costatum</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Daiphron subparallelum</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Daiphron mediofasciatum</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus fenestratus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus janeirensis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus luteomaculatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus angustefasciatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus forestierensis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus decolor</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus submarginatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus longipennis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus ocularis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus plicaticollis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus flavolineatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus longiceps</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Daiphron subdepressum</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Malthesis reductipennis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Psilorrhynchus bifasciatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Psilorrhynchus abdominalis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus cinguliventris</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus annulicornis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus diamantineus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus ramulosus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus sulphureus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus hickeri</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Malthopterus pallidus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Daiphron lyciforme</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Daiphron scutellare</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Daiphron (C.) proteum</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus sellatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Daiphron crassicornis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Microdaiphron polemioides</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Microdaiphron mendesense</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus (M) rufohumeralis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Malthesis ater</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Malthesis binotatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus histrio</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus marginatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus steinbachi</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus variegatipennis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus sinuatiflorax</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Daiphron multicostatum</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus flavipes</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus quinquefasciatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus bisbimaculatus</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus opacipennis</i>	0	0	0	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus expansus</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus spinipennis</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus caeruleonotatus</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chauliognathus subacuminatus</i>	0	0	0	1																																		

Terminal	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	
<i>Cantharis fusca</i>	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	0	1	0	-	0	-	?	0	0	?	-	-	0	0	0	-	-	-	-	-	
<i>Discodon</i> sp	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	?	-	1	0	-	0	0	0	1	0	-	0	-	?	0	0	?	-	-	0	0	0	-	-	-	-		
<i>Ichthyurus lateralis</i>	1	1	0	-	0	0	1	0	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	0	1	0	-	0	-	1	0	0	-	-	1	0	0	1	1	-	0	-	-	
<i>Malthoichthyrus elongatus</i>	1	1	0	-	0	0	1	0	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	0	1	0	-	0	-	1	0	0	-	-	1	0	0	1	1	-	0	-	-	
<i>Trypherus latipennis</i>	1	1	0	-	0	0	1	0	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	0	1	0	-	0	-	1	0	0	-	-	1	0	0	1	1	-	0	-	-	
<i>Pseudolobetus major</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	1	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Pseudolobetus tibialis</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	1	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Lobetus torticollis</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	1	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Lobetus lemoulti</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	1	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Macromalthinus maximiceps</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	1	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Macromalthinus brasiliensis</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	1	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Maroniodes amazonicus</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	1	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Maronius dichrous</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	0	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Maronius brevipennis</i>	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	0	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Paramaronius kraatzi</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	1	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Paramaronius gounellei</i>	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	1	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Belotus auberti</i>	1	1	0	-	0	0	1	0	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	1	1	0	-	0	-	1	1	-	-	-	1	0	-	1	1	-	0	-	-	
<i>Belotus obscurus</i>	1	1	0	-	0	0	1	0	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	0	1	0	-	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	-	-	
<i>Belotus abdominalis</i>	1	1	0	-	0	0	1	0	0	0	-	-	0	-	1	0	-	0	0	0	1	0	-	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	-	-	
<i>Chauliognathus luteopictus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	0	?	-	-		
<i>Chauliognathus alternatus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	0	0	-	0	0	1	0	-	-	-		
<i>Chauliognathus lycimimus</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-		
<i>Chauliognathus archbouldi</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	0	0	-	-		
<i>Chauliognathus gibbosus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	0	0	-	-		
<i>Chauliognathus roseicollis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	0	0	-	0	0	1	0	0	-	-		
<i>Chauliognathus lugubris</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	0	0	-	0	0	1	0	1	-	-		
<i>Chauliognathus apterus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	0	0	-	0	0	1	0	-	-	-		
<i>Chauliognathus metallipennis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	0	0	-	0	0	1	?	-	?	-		
<i>Chauliognathus procerus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	0	0	-	-		
<i>Chauliognathus wareoensis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	0	0	-	-		
<i>Chauliognathus atacamanus</i>	1	1	0	-	0	0	1	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	-	1	2	0	1	-	-	0	-	0	-	-	-			
<i>Chauliognathus variabilis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	-	-	0	0	-	-	-	-			
<i>Chauliognathus segmentarius</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	0	-	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	-	-	0	0	-	-	-	-			
<i>Chauliognathus chilensis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	0	-	-	0	-	0	1	2	-	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	1	-	0	0	0	-	-	-			
<i>Chauliognathus metallicus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	1	-	-	0	-	1	0	-	0	0	0	1	0	?	1	1	1	2	0	1	-	-	0	-	1	0	2	-	-		
<i>Chauliognathus latemetallicus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	0	1	-	-	0	-	1	0	-	0	0	0	1	0	?	?	?	1	2	0	1	-	-	0	-	1	0	2	-	-		
<i>Chauliognathus blanchardi</i>	1	0	0	-	1	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	?	0	-	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	A	-	
<i>Chauliognathus semilimbatus</i>	1	0	0	-	1	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	?	0	-	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	A	-
<i>Chauliognathus domitus</i>	1	0	0	-	1	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	?	0	-	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	A	-	
<i>Chauliognathus pennsylvanicus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	5	-	
<i>Chauliognathus basalis</i>	1	0	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	5	-	
<i>Chauliognathus limbicollis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	5	-	
<i>Chauliognathus heros</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	5	-
<i>Chauliognathus sodalis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	5	-	
<i>Chauliognathus forreri</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	5	-	
<i>Chauliognathus luctuosus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	A	-
<i>Daiphron personatum</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	5	-	
<i>Chauliognathus gracilis</i>	1	0	0	-	0	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	1	3	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	3	-
<i>Chauliognathus infrahumeralis</i>	1	0	0	-	0	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	1	3	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	3	-
<i>Chauliognathus scriptus</i>	1	0	0	-	0	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	1	3																							

Terminal	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	
<i>Daiphron costatum</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	2	0	
<i>Daiphron subparallelum</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	2	0	
<i>Daiphron mediofasciatum</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	2	0	
<i>Chauliognathus fenestratus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	2	0	
<i>Chauliognathus janeirensis</i>	1	1	0	-	1	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	3	1	2	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	6	-	
<i>Chauliognathus luteomaculatus</i>	1	1	0	-	1	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	3	1	2	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	6	-	
<i>Chauliognathus angustefasciatus</i>	1	1	0	-	1	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	3	1	2	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	6	-	
<i>Chauliognathus forestierensis</i>	1	1	0	-	1	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	3	1	0	1	0	0	1	-	-	0	1	1	1	-	?	?	-	
<i>Chauliognathus decolor</i>	1	1	0	-	1	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	3	1	0	1	0	0	0	1	-	0	1	1	1	-	0	9	-	
<i>Chauliognathus submarginatus</i>	1	1	0	-	1	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	3	1	0	1	0	0	0	1	-	0	1	1	1	-	0	9	-	
<i>Chauliognathus longipennis</i>	1	1	0	-	1	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	0	-	1	1	0	1	0	3	1	0	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	8	-	
<i>Chauliognathus ocularis</i>	1	1	0	-	1	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	0	-	1	1	0	1	0	3	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	8	-	
<i>Chauliognathus plicatocollis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Chauliognathus flavolineatus</i>	1	0	0	-	0	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	2	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	1	-	
<i>Chauliognathus longiceps</i>	1	0	0	-	0	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	2	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	1	-	
<i>Daiphron subdepressum</i>	1	0	0	-	0	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	2	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	1	-	
<i>Malthesis reductipennis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	0	-	0	1	0	1	0	?	0	-	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	1	-	
<i>Psilorrhynchus bifasciatus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	4	-	
<i>Psilorrhynchus abdominalis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	4	-	
<i>Chauliognathus cinguliventris</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	2	1	
<i>Chauliognathus annulicornis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	2	1	
<i>Chauliognathus diamantinus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	C	1	
<i>Chauliognathus ramulosus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	1	0	1	1	-	0	C	1	
<i>Chauliognathus sulphureus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	C	1	
<i>Chauliognathus hickeri</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	C	1	
<i>Malthopterus pallidus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	C	1	
<i>Daiphron lyciforme</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	0	-	
<i>Daiphron scutellare</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	-	0	0	1	1	-	0	0	-	
<i>Daiphron (C.) proteum</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-	
<i>Chauliognathus sellatus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-	
<i>Daiphron crassicornis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Microdaiphron polemioides</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Microdaiphron mendesense</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Chauliognathus (M) rufohumeralis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Malthesis ater</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Malthesis binotatus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Chauliognathus histrio</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Chauliognathus marginatus</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Chauliognathus steinbachi</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Chauliognathus variegatipennis</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Chauliognathus sinuatiflorax</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Daiphron multicostatum</i>	1	1	0	-	0	0	0	0	1	-	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	1	0	1	1	-	-	0	0	1	1	-	1	-	-
<i>Chauliognathus flavipes</i>	1	1	0	-	1	1	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	?	0	-	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	8	-	
<i>Chauliognathus quinqueimaculatus</i>	1	1	0	-	1	1	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	?	0	-	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	8	-	
<i>Chauliognathus bisbimaculatus</i>	1	1	0	-	1	1	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	?	0	-	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	8	-	
<i>Chauliognathus opacipennis</i>	1	1	0	-	1	1	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	?	0	-	1	0	0	1	-	-	0	0	1	1	-	0	8	-	
<i>Chauliognathus expansus</i>	1	0	0	-	1	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0	?	0	-	1	0	0	1	-	-	1	0	1	1	-	0	7	-	
<i>Chauliognathus spinipennis</i>	1	0	0	-	1	0	0	0	1	-	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	0</

Figs. 1–12. Caracteres de Chauliognathinae. Cabeças em vista dorsal e ventral. 1. *Chauliognathus luteopictus*. 2. *Daiphron mediofasciatum*. 3, 8. *Psilorrhynchus bifasciatus*. 4. *C. marginatus*. 5–6. *Belotus abdominalis*. 7. *C. limbicollis*. 9. *C. longiceps*. 10–11. *C. steinbachi* macho e fêmea. 12. *Ichthyurus laterallis*.

Figs. 13–29. Caracteres de Chauliognathinae. 13–22. Pronotos. 13. *Belotus abdominalis*. 14. *Pseudolobetus major*. 15. *Chauliognathus luteopictus*. 16. *C. limbicollis*. 17. *Psilorrhynchus abdominalis*. 18. *C. expansus*. 19. *Microdaiphron mendesense*. 20. *Chauliognathus gibbosus*. 21–22. *C. steinbachi*, macho e fêmea. 23. *C. pennsylvanicus*, tórax, vista ventral. 24. *Macromalthinus maximiceps*, fêmur anterior. 25. *Pseudolobetus tibilaïs*, tibia anterior. 26–27. *C. cardiaspis*, macho e fêmea, fêmur posterior. 28. *Daiphron mediofasciatum*, garra tarsal. 29. *Trypherus latipennis*, garra tarsal. Figura 23 adaptada de Campau (1940), 24 de Brancucci (1981e).

Figs. 30–45. Diversidade de Chauliognathinae, hábito dorsal. 30–37. Ichthyurini. 30. *Belotus obscurus*. 31. *Paramaronius gounellei*. 32. *Lobetus lemoulti*. 33. *Maronius dichrous*. 34. *Macromalthinus brasiliensis*. 35. *Trypherus latipennis*. 36. *Maroniodes amazonicus*. 37. *Ichthyurus laterallis*. 38–45. Chauliognathini. 38. *Chauliognathus chilensis*. 39. *C. atacamanus*, holótipo (NMB). 40. *C. metallipennis*. 41. *C. segmentarius*. 42. *C. wareoensis*, holótipo (NMB). 43. *C. archbouldi*, holótipo (MNHN). 44. *C. lycimimus*, holótipo (MNHN). 45. *C. gibbosus*.

Figs. 46–61. Diversidade de Chauliognathini, hábito dorsal. 46. *Chauliognathus flavipes*. 47. *C. spinipennis*. *C. blanchardi*, sintipo (MTKD). *C. morio*, holótipo (BMNH). *C. unifasciatus*. 51. *Daiphron mediofasciatum*. 52. *D. lyciforme*, sintipo (BMNH). 53 *D. crassicorne*, sintipo (BMNH). 54. *C. decolor*, sintipo (BMNH). 55. *C. longiceps*. 56. *C. gracilis*. 57. *C. janeirensis*. 58. *Psilorrhynchus bifasciatus*. 59. *C. longipennis*. 60. *Microdaiphron mendesense*. 61. *Malthesis ater*.

Figs. 62–67. Asas. 62. *Cantharis fusca*. 63. *Belotus obscurus*. 64. *Pseudolobetus tibialis*. 65. *Trypherus latipennis*. 66. *Chauliognathus marginatus*. 67. *C. apterus*. Figura 62 modificada de Brancucci (1980).

Figs. 68–75. Abdômen de Chauliognathinae. 68. *Ichthyurus laterallis*, segmentos genitais. 69. *Maroniodes amazonicus*, abdômen, ventral. 70. *Macromalthinus globuliventris*, abdômen, vista ventral. 71. *Chauliognathus profundus*, abdômen, lateral. 72. *Daiphron mediofasciatum*. 73. *C. segmentarius*. 74. *C. latemetallicus*. 75. *C. lugubris*. Figs. 68, 71 modificadas de Magis & Wittmer (1974), 69 de Brancucci (1981b), 70 de Brancucci (1981e).

Figs. 76–91. Edeagos de Chauliognathini, dorsal, lateral esquerda, ventral, lateral direita. 76–79. *Chauliognathus forreri*. 80–83. *C. pennsylvanicus*. 84–87. *C. atacamanus*. 88–91. *C. cinguliventris*.

Figs. 92–107. Edeagos de Chauliognathini, dorsal, lateral esquerda, ventral, lateral direita. 92–95. *Daiphron subparallelum*. 96–99. *D. lyciforme*. 100–103. *Chauliognathus expansus*. 104–107. *C. xanthomelas*.

Figs. 108–123. Edeagos de Chauliognathini, dorsal, lateral esquerda, ventral, lateral direita. 108–111. *Chauliognathus longipennis*. 112–115. *Daiphron unifasciatum*. 116–119. *C. janeirensis*. 120–123. *C. morio*.

Figs. 124–140. Edeagos de Chauliognathini, dorsal, lateral esquerda, ventral, lateral direita. 124–127. *Chauliognathus lituratus*. 125–131. *C. rufohumeralis*. 132. *Daiphron personatum*, holótipo (BMNH). 133. *C. submarginatus*, síntipo (BMNH). 134. *C. forestierensis*. 135. *C. annulicornis*. 136. *Psilorrhynchus bifasciatus*. 137. *C. luteopictus*. 138–139. *C. apterus*. 140. *C. segmentarius*. Figs. 135–135 modificadas de Constantin (2016), 136 de Biffi (2017).

Figs. 141–144. Edeagos de Ichthyurini. 141–142. *Macromalthinus brasiliensis*, vistas lateral esquerda e ventro-lateral direita. 143–144. *Ichthyurus laterallis*, ventral e dorsal. si = saco interno, lm = lobo médio, pg = parâmetro esquerdo, pd = parâmetro direito, lmc = primeira membrana conectiva, t = tégmen.

Figs. 145–156. Último ventrito abdominal das fêmeas. 145. *Chauliognathus cinguliventris*. 146. *C. janeirensis*. 147. *C. lugubris*. 148. *C. metallicus*. 149. *C. pennsylvanicus*. 150. *C. wareoensis*. 151. *Daiphron lyciforme*, sintipo (BMHN). 152. *C. flavipes*. 153. *Psilorrhynchus abdominalis*. 154. 155. 156. *C. segmentarius*.

Fig. 157. Árvore mais parcimoniosa obtida utilizando-se pesagem equivalente dos caracteres.

Fig. 158. Árvore mais parcimoniosa obtida utilizando-se pesagem implícita (k=6,4063). Nomes em negrito indicam as espécies-tipo

Fig. 159. Análise de sensibilidade. Os valores indicam a porcentagem de recuperação dos clados nas duas árvores com pesagens equivalente e implícita

Fig. 161. Árvore mais parcimoniosa obtida utilizando-se pesagem implícita ($k=6,4063$). Círculos indicam sinapomorfias; círculos brancos indicam sinapomorfias homoplásticas. Caracteres contínuos não representados.

Fig. 162. Árvore mais parcimoniosa obtida utilizando-se pesagem implícita ($k=6,4063$). Círculos indicam sinapomorfias; círculos brancos indicam sinapomorfias homoplásticas. Caracteres contínuos não representados.

CAPÍTULO 3

Revisão taxonômica de *Microdaiphron* Pic, 1926 (Coleoptera: Cantharidae: Chauliognathinae)

Resumo

O gênero *Microdaiphron* Pic, 1926 é revisado. Dez espécies são reconhecidas como válidas: *Microdaiphron polemioides* (Kirsch, 1889), *M. implicitus* (Erichson, 1847) **nov. comb.**, *M. pauloensis* (Pic, 1926), *M. peruvianus* Pic, 1938, *M. mendesensis* (Pic, 1926), *M. tapuruquara* **sp. nov.**, *M. geodesicus* **sp. nov.**, *M. batasitensis* (Pic, 1926), *M. guyanensis* Constantin, 2016, e *M. brevehumeralis* Pic, 1938. Lectótipos são designados para todos os táxons, exceto *Daiphron polemioides* e *Microdaiphron guyanensis*. Os táxons *Microdaiphron polemioides* var. *obliteratus* (Pic, 1927) **sin. nov.**, *M. polemioides* var. *testaceipennis* Pic, 1947 **sin. nov.**, *M. polemioides* var. *reductus* (Pic, 1927) **sin. nov.** e *M. polemioides* var. *longelineatus* (Pic, 1927) **sin. nov.** são considerados sinônimos de *M. polemioides*; *Microdaiphron polemioides* var. *divisus* (Pic, 1927) **sin. nov.** e *M. polemioides* var. *atripennis* (Pic, 1927) **sin. nov.** são considerados sinônimos de *M. implicitus* (Erichson, 1847) **nov. comb.**; *Microdaiphron jatahyensis* (Pic, 1926) **sin. nov.**, *M. polemioides* var. *minasensis* (Pic, 1934) **sin. nov.**, *M. polemioides* var. *fasciatus* (Pic, 1934) **sin. nov.**, *M. pauloensis* var. *soltzi* Pic, 1947 **sin. nov.**, *M. piresensis* (Pic, 1926) **sin. nov.**, *M. pardoensis* (Pic, 1926) **sin. nov.**, *M. pauloensis* var. *prescutellaris* Pic, 1947 **sin. nov.**, *Daiphron nigroapicalis* Pic, 1934 **sin. nov.**, *D. nigroapicalis* var. *lineaticollis* Pic, 1934 **sin. nov.** e *D. micronotaticeps* (Pic, 1934) **sin. nov.** são considerados sinônimos de *Microdaiphron pauloensis*; *Microdaiphron peruvianus* var. *boliviensis* Pic, 1938 **sin. nov.** é considerado sinônimo de *Microdaiphron peruvianus*; *Microdaiphron*

mendesensis var. *galeosensis* Pic, 1947 **sin. nov.**, *M. espiritensis* (Pic, 1926) **sin. nov.**, *M. espiritensis* var. *longesuturalis* Pic, 1947 **sin. nov.**, *M. rubricollis* Pic, 1947 **sin. nov.**, *M. rubricollis* var. *albofasciatus* Pic, 1947 **sin. nov.** e *M. externus* (Pic, 1926) **sin. nov.** são considerados sinônimos de *Microdaiphron mendsensis*. *Microdaiphron bicoloricornis* Pic, 1947 é transferida para o gênero *Malthesis* Motschulsky, 1853. É discutido o caso dos homônimos primários *Daiphron polemioides* var. *atripennis* Pic, 1927 (atualmente *M. polemioides* var. *atripenne* (Pic, 1927)), *Daiphron atripennis* Pic, 1934 (atualmente *Daiphron (Championellum) proteum* var. *atripenne* (Pic, 1934) e *Daiphron atripennis* var. *bipartitus* Pic, 1934 (atualmente *D. (C.) proteum* var. *bipartitum* (Pic, 1934))). O nome novo *Daiphron unicostatus* **nom. nov.** é proposto para *Daiphron atripennis* Pic, 1934, seu status de espécie é revalidado e sinonimizado com sua subespécie *Daiphron atripennis* var. *bipartitus* Pic, 1934. Descrições, redescrições e ilustrações de caracteres diagnósticos são apresentados para todas as espécies válidas de *Microdaiphron*, bem como fotografias dos lectótipos de todos os táxons válidos e inválidos. Por fim, é apresentado um mapa de distribuição para todas as espécies do gênero.

Palavras-chave: Chauliognathini, descrição, distribuição, homônimo, sinônimo, taxonomia.

Abstract: Taxonomic revision of *Microdaiphron* Pic, 1926 (Coleoptera: Cantharidae: Chauliognathinae). The genus *Microdaiphron* Pic, 1926 is revised. Ten species are recognized as valid: *Microdaiphron polemioides* (Kirsch, 1889), *M. implicitus* (Erichson, 1847) **n. comb.**, *M. pauloensis* (Pic, 1926), *M. peruvianus* Pic, 1938, *M. mendesensis* (Pic, 1926), *M. tapuruquara* **n. sp.**, *M. geodesicus* **n. sp.**, *M. batasitensis* (Pic, 1926), *M.*

guyanensis Constantin, 2016 and *M. brevehumeralis* Pic, 1938. Lectotypes are designated for all the taxa, except for *Daiphron polemioides* and *Microdaiphron guyanensis*. The taxa *Microdaiphron polemioides* var. *obliteratus* (Pic, 1927) **n. syn.**, *M. polemioides* var. *testaceipennis* Pic, 1947 **n. syn.**, *M. polemioides* var. *reductus* (Pic, 1927) **n. syn.** and *M. polemioides* var. *longelineatus* (Pic, 1927) **n. syn.** are considered as new synonyms of *M. polemioides*; *Microdaiphron polemioides* var. *divisus* (Pic, 1927) **n. syn.** and *M. polemioides* var. *atripennis* (Pic, 1927) **n. syn.** are considered as new synonyms of *M. implicitus* (Erichson, 1847) **n. comb.**; *Microdaiphron jatahyensis* (Pic, 1926) **n. syn.**, *M. polemioides* var. *minasensis* (Pic, 1934) **n. syn.**, *M. polemioides* var. *fasciatus* (Pic, 1934) **n. syn.**, *M. pauloensis* var. *soltzi* Pic, 1947 **n. syn.**, *M. piresensis* (Pic, 1926) **n. syn.**, *M. pardoensis* (Pic, 1926) **n. syn.**, *M. pauloensis* var. *prescutellaris* Pic, 1947 **n. syn.**, *Daiphron nigroapicalis* Pic, 1934 **n. syn.**, *D. nigroapicalis* var. *lineaticollis* Pic, 1934 **n. syn.** and *D. micronotaticeps* (Pic, 1934) **n. syn.** are considered as new synonyms of *Microdaiphron pauloensis*; *Microdaiphron peruvianus* var. *boliviensis* Pic, 1938 **n. syn.** is considered as new synonym of *Microdaiphron peruvianus*; *Microdaiphron mendesensis* var. *galeosensis* Pic, 1947 **n. syn.**, *M. espiritensis* (Pic, 1926) **n. syn.**, *M. espiritensis* var. *longesuturalis* Pic, 1947 **n. syn.**, *M. rubricollis* Pic, 1947 **n. syn.**, *M. rubricollis* var. *albofasciatus* Pic, 1947 **n. syn.** and *M. externus* (Pic, 1926) **n. syn.** are considered as new synonyms of *Microdaiphron mendesensis*. *Microdaiphron bicoloricornis* Pic, 1947 is transferred to *Malthesis* Motschulsky, 1853. The primary homonyms *Daiphron polemioides* var. *atripennis* Pic, 1927 (currently *M. polemioides* var. *atripenne* (Pic, 1927)), *Daiphron atripennis* Pic, 1934 (currently *Daiphron* (*Championellum*) *proteum* var. *atripenne* (Pic, 1934)) and *Daiphron atripennis* var.

bipartitus Pic, 1934 (currently *D. (C.) proteum* var. *bipartitum* (Pic, 1934)) are discussed.

The new name *Daiphron unicostatus* **n. name** is proposed for *Daiphron atripennis* Pic, 1934, which is revalidated as species status and considered as a new synonym of its subspecies *Daiphron atripennis* var. *bipartitus* Pic, 1934. Descriptions, redescrptions and illustrations of diagnostic characters are presented for all valid species of *Microdaiphron*, as well as photographs of primary types of all valid and invalid taxa. Finally, a distribution map for all the *Microdaiphron* species is provided.

Keywords: Chauliognathini, description, distribution, homonym, synonym, taxonomy.

Introdução

Microdaiphron Pic, 1926 é um gênero de Chauliognathinae com distribuição conhecida para a Colômbia, Peru, Bolívia e Brasil. Foi criado como subgênero de *Daiphron* Gorham, 1881 para agrupar *Daiphron polemioides* Kirsch, 1889, da Colômbia, e oito novas espécies do Brasil, por apresentarem o pronoto com um par de carenas longitudinais. No Catálogo de Cantharidae, Delkeskamp (1939) não considerou *D. polemioides* como membro original de *Microdaiphron* e listou no subgênero apenas as demais espécies descritas por Pic (1926). Ao descrever novos táxons Pic (1938) elevou *Microdaiphron* ao status de gênero e, mais tarde (Pic, 1947) incluiu formalmente *D. polemioides* em *Microdaiphron* ao descrever a variedade *Microdaiphron polemioides* var. *testaceipenne*. Delkeskamp (1977) reviu a composição dos gêneros, reconsiderou a inclusão de *Daiphron polemioides* originalmente em *Microdaiphron* designando-a como espécie-tipo do gênero.

O gênero é composto até agora por 14 espécies e 14 variedades com status de subespécies (ICZN 1999, Art. 45.6.4). A tabela 1 lista todos os táxons que atualmente compõem *Microdaiphron* e suas localidades-tipo.

Todas as espécies do gênero são semelhantes, caracterizadas pelas antenas subserradas a fortemente serradas, pronoto quadrado a trapezoidal com um par de carenas longitudinais dorsais, élitros paralelos e longos, recobrindo completamente o abdômen. A maior parte das espécies e variedades foi descrita de forma muito sucinta, sem figuras e com base apenas em padrões de coloração, caracteres muito variáveis em *Microdaiphron*

e demais Chauliognathinae, o que impossibilita a distinção das espécies sem o exame dos tipos. O estudo do material tipo de todos os táxons, bem como de grande quantidade de espécimes adicionais permitiu relacionar machos e fêmeas, variedades cromáticas extremas, propor novas sinonímias e novas espécies, além de apresentar dados de distribuição geográfica mais precisos, ampliando consideravelmente a distribuição conhecida para as espécies, até então limitada aos dados fornecidos nas descrições originais, muitas vezes representados por localidades muito abrangentes (e.g. "Brasil" ou "Amazonas") ou dúbias (e.g. "Colômbia ou Bolívia").

Tabela 1. Espécies e variedades de *Microdaiphron* e suas localidades-tipo.

<i>Microdaiphron</i> Pic, 1926	Colômbia, Guiana Francesa, Brasil, Peru e Bolívia
<i>M. polemioides</i> (Kirsch, 1889)	Colômbia
<i>M. batasitense</i> (Pic, 1926)	Brasil
<i>M. bicoloricorne</i> Pic, 1947	Peru
<i>M. brevehumerale</i> Pic, 1938	Amazonas
<i>M. espiritense</i> (Pic, 1926)	Brasil
<i>M. espiritense</i> var. <i>longesuturale</i> Pic, 1947	Brasil
<i>M. externe</i> (Pic, 1926)	Brasil
<i>M. jatahyense</i> (Pic, 1926)	Brasil
<i>M. mendesense</i> (Pic, 1926)	Brasil
<i>M. mendesense</i> var. <i>galeosense</i> Pic, 1947	Brasil
<i>M. pardoense</i> (Pic, 1926)	Brasil
<i>M. pauloense</i> (Pic, 1926)	Brasil
<i>M. pauloense</i> var. <i>prescutellare</i> Pic, 1947	Brasil
<i>M. pauloense</i> var. <i>soltzi</i> Pic, 1947	Brasil

<i>M. peruvianum</i> Pic, 1938	Peru
<i>M. peruvianum</i> var. <i>boliviense</i> Pic, 1938	Bolívia
<i>M. piresense</i> (Pic, 1926)	Brasil
<i>M. polemioides</i> var. <i>atripenne</i> (Pic, 1927)	Colômbia ou Bolívia
<i>M. polemioides</i> var. <i>divisum</i> (Pic, 1927)	Colômbia ou Bolívia
<i>M. polemioides</i> var. <i>fasciatum</i> (Pic, 1934)	Brasil
<i>M. polemioides</i> var. <i>longilineatum</i> (Pic, 1927)	Colômbia ou Bolívia
<i>M. polemioides</i> var. <i>minasense</i> (Pic, 1934)	Brasil
<i>M. polemioides</i> var. <i>obliteratum</i> (Pic, 1927)	Colômbia ou Bolívia
<i>M. polemioides</i> var. <i>reductum</i> (Pic, 1927)	Colômbia ou Bolívia
<i>M. polemioides</i> var. <i>testaceipenne</i> Pic, 1947	Colômbia
<i>M. rubricolle</i> Pic, 1947	Brasil
<i>M. rubricolle</i> var. <i>albofasciatum</i> Pic, 1947	Brasil
<i>M. guyanensis</i> Constantin, 2016	Guiana Francesa: Roura

Material e métodos

Os tipos de todos os táxons descritos por Pic estão depositados em uma mesma caixa no Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, França. Os tipos das demais espécies e material adicional estão depositados nas seguintes coleções (curador responsável entre parênteses):

ACMB: American Coleoptera Museum, San Antonio, EUA (James Wappes);

BMNH: Natural History Museum, Londres, Inglaterra (Michael Geiser);

CAS: California Academy of Science, San Francisco, EUA (David Kavanaugh);

CCo: Collection Robert Constantin, Saint-Lô, França (Robert Constantin);

DZUP: Coleção de Entomologia Pe. J.S. Moure, Universidade Federal do Paraná, Curitiba (Lúcia Almeida);

IBSP: Instituto Biológico de São Paulo, São Paulo (Sérgio Ide);

INPA: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus (Augusto Henriques);

MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, França (Thierry Deuve);

MPEG: Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém (Orlando Tobias);

MTKD: Museum für Tierkunde Dresden, Dresden, Alemanha (Olaf Jaeger);

MZSP: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (Sônia Casari);

NMB: Naturhistorisches Museum Basel, Basiléia, Suíça (Matthias Borer);

NMB-Frey: Naturhistorisches Museum Basel - "coleção G. Frey", Basiléia, Suíça (Eva Sprecher);

ZMHB: Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität, Berlim, Alemanha (Manfred Uhlig).

A terminologia morfológica e orientação do edeago utilizadas seguem Biffi (2016).

Lectótipos para todos os táxons descritos por M. Pic foram designados seguindo-se os critérios adotados em Biffi (2016): as designações de lectótipos foram baseadas nos espécimes que portavam etiquetas com o nome do táxon e outra de "typus" escrita com sua própria caligrafia. Geralmente Pic organizava espécimes de um mesmo táxon em fileiras, nas quais apenas o primeiro indivíduo era identificado como "typus", sendo impossível determinar se qualquer outro espécime estava incluído na série tipo. Portanto, apenas aqueles etiquetados como "typus" são reconhecidos como síntipos e aqui

designados como lectótipos. Espécimes adicionais portando etiquetas de tipo e da mesma localidade mencionada na descrição original são considerados paralectótipos.

Fotografias foram obtidas por meio de microscópio Keyence VHX-5000 ou câmera Canon EOS Rebel T3i equipada com lente macro Canon MP-E 65 mm em trilho de foco StackShot. O emplilhamento de imagens em diferente planos focais foi processado no software Zerene Stacker (versão 1.04). Ilustrações foram feitas com auxílio de câmara lucida e editadas no software Adobe Illustrator CS6.

Mapas de distribuição foram criados no software Quantum GIS versão 2.18.7-1 (disponível em qgis.org). a partir de dados de localidade presentes na literatura e nas etiquetas dos espécimes estudados. Os pontos apresentados nos mapas são localidades aproximadas, pois a maioria dos dados de distribuição disponíveis é imprecisa e inacurada. Localidades muito abrangentes ou dúbias (e.g. "Colômbia ou Bolívia", "Bahia, Socodo") não estão representadas nos mapas.

Taxonomia

***Microdaiphron* Pic, 1926**

(Fig. 1–114)

Daiphron (*Microdaiphron*) Pic, 1926: 36; Delkeskamp 1939: 310; Miskimen 1961: 24.

Microdaiphron; Pic 1938: 152 e 159 [*Microdaphron*]; Pic 1947: 10 [*Microdaphron*]; Wittmer 1963: 131; Magis & Wittmer 1974: 93; Delkeskamp 1977: 463; Brancucci 1980: 298; Brancucci 1981: 330; Constantin 2016: 25.

Espécie-tipo: *Microdaiphron polemioides* (Kirsch, 1889), designação subsequente de Delkeskamp 1977.

Redescrição: coloração muito variável (Figs. 32–41); cabeça marrom-escura a preta, geralmente com manchas amarelas a alaranjadas nas genas, parte do clipeo e atrás dos olhos; pronoto totalmente amarelo a totalmente preto, às vezes com manchas longitudinais marrons a pretas; élitros variando de predominantemente amarelos com manchas apicais ou bandas transversais pretas a totalmente pretos, às vezes com as margens laterais e suturais cinza-claras; tórax, pernas e abdômen marrom-claros a pretos.

Machos (Figs. 42–51): cabeça: vértice e fronte convexos; região occipital levemente côncava e margens laterais estreitadas atrás dos olhos; genas curtas, levemente convergentes anteriormente; margens anterior do clipeo emarginada; sutura fronto-clipeal fortemente arqueada; palpos maxilares curtos, quarto palpômero alongado; olhos grandes e pouco proeminentes; antenas (Figs. 60–76) sub-cilíndricas a fortemente achatadas e serradas; primeiro antenômero alongado e estreito, segundo antenômero curto, terceiro antenômero cilíndrico a cônico, de duas a três vezes mais longo que o segundo, quarto antenômero sempre mais longo que os demais, antenômeros seguintes subiguais em forma e tamanho, às vezes diminuindo de tamanho em direção ao ápice. Pronoto (Fig. 77–86) quadrado a trapezoidal, às vezes com constrições nas margens laterais. Ângulos anteriores arredondados, margem anterior levemente arqueada. Elevação longitudinal mediana formando um platô; margens laterais elevadas, formando carenas longitudinais bem marcadas, paralelas, raramente convergentes. Élitros longos, cobrindo completamente o abdômen ou expondo apenas o ápice do último tergito; margens laterais

paralelas, ligeiramente arredondadas ou mais largas posteriormente; suturas elitrais tocando-se em toda sua extensão; ápices arredondados. Asas membranosas (Fig. 112) similares às de *Chauliognathus* (Brancucci 1980). Pernas longas e delgadas; garras tarsais simples, não lameladas ou denteadas. Abdômen pouco esclerotizado; poros glandulares grandes e não proeminentes; região mediana dos ventritos parcialmente membranosa. Ventrito VII com uma grande emarginação posterior, em forma de U; região mediana às vezes recoberta pela margem distal do ventrito VI. Ventrito VIII muito alongado, oblongo e convexo, em forma de colher. Edeago (Fig. 95–104): lobo médio alongado e liso; ápice torcido e recurvado para a esquerda, com uma grande aba apical; base da região ventral larga e convexa, separando amplamente as bases dos parâmeros. Parâmero esquerdo muito longo e estreito, reto a levemente curvado no ápice, às vezes levemente entumescido próximo da base; ápice agudo, curvado ventralmente; margem interna com poucas cerdas finas. Parâmero direito curto; reto, torcido ou curvado ventralmente; pouco esclerotizado, base membranosa; margem interna com cerdas finas;

Fêmeas (Figs. 52–59): ligeiramente diferente dos machos. Cabeça mais alongada e menos estreitadas atrás dos olhos; genas paralelas; olhos menores e mais arredondados; antenas (Figs. 69–76) geralmente mais curtas e distintamente serradas. Pronoto (Figs. 87–94) frequentemente mais largos. Sétimo ventrito abdominal (Fig. 113) largo com um recorte distal raso e pregueado no centro; margem posterior levemente emarginada medianamente. Coxitos (Fig. 105–111) do "tipo *Chauliognathus*" (Brancucci 1980), pouco invaginados, com estilos alongados munidos de longas cerdas. Órgãos genitais (Fig. 114): vagina longa, larga e membranosa; oviduto ligando-se à região central da vagina; bursa copulatrix alongada, estreita anteriormente; spermateca formada por um

tufo de filamentos unidos por um canal à região posterior ventral da bursa copulatrix; glândula acessória muito alongada, ligada à região posterior dorsal da bursa copulatrix.

Comprimento: 5,0 – 9,0 mm.

Distribuição: Guiana Francesa, Colômbia, Equador, Peru, Bolívia, Brasil, Paraguai, Argentina (Fig. 115).

Etimologia: O nome *Microdaiphron* é derivado de *Daiphron* Gorham, 1881. Ao estabelecer este gênero Gorham (1881) não apresentou sua etimologia, mas destacou o "aspecto *Lycus*" da nova espécie *D. lyciforme* Gorham, 1881. O nome *Daiphron* é claramente devido à semelhança morfológica e cromática do grupo com o gênero *Lycus* Fabricius, 1787 (Lycidae). Na mitologia grega "o tonel das danaides" Daiphron e Lycus são dois dos 50 filhos de Egípto e, portanto, nomes masculinos. Consequentemente, *Daiphron* e *Microdaiphron* são considerados nomes masculinos e as alterações obrigatórias nos nomes das espécies serão feitas quando apropriado (ICZN 1999, Art. 34.2).

Discussão: *Microdaiphron* é um gênero muito próximo de *Malthesis*, compartilhando semelhanças como a forma do geral edeago, do último ventrito dos machos e fêmeas, abdômen pouco esclerotizado e o dimorfismo sexual da cabeça – machos com cabeça mais largas e fêmeas com cabeça mais longas e estreitas. Tais similaridades também foram observadas por Pic, que rotulou um de seus exemplares de *Microdaiphron* como "*Pseudomalthesis* subgen. de *Malthesis*". *Microdaiphron* diferencia-se de *Malthesis* pelos élitros longos, cobrindo completamente o abdômen, e dos demais Chauliognathinae pela presença de carenas longitudinais no pronoto e quarto antenômero mais longo que os demais.

Diferentemente da maior parte dos gêneros de Chauliognathinae, os edeagos e últimos ventritos abdominais das fêmeas de *Microdaiphron* têm formas homogêneas e não fornecem bons caracteres diagnósticos para as espécies. A forma do pronoto e a forma e proporção dos antenômeros mostraram-se os caracteres diagnósticos das espécies, embora não sejam suficientes para discriminá-las em uma chave de identificação.

Elenco das espécies de *Microdaiphron*

Microdaiphron polemioides (Kirsch, 1889)

Microdaiphron implicitus (Erichson, 1847) **nov. comb.**

Microdaiphron pauloensis (Pic, 1926)

Microdaiphron tapuruquara **sp. nov.**

Microdaiphron geodesicus **sp. nov.**

Microdaiphron guyanensis Constantin, 2016

Microdaiphron peruvianus Pic, 1938

Microdaiphron mendesensis (Pic, 1926)

Microdaiphron batasitensis (Pic, 1926)

Microdaiphron brevehumeralis Pic, 1938

***Microdaiphron polemioides* (Kirsch, 1889)**

(Figs. 1–5, 32, 42, 52, 60, 69, 77, 87, 95, 105)

Daiphron polemioides Kirsch, 1888 (1889): 8; Pic 1927: 4; 1934: 130 [*polemioides*]; Delkeskamp 1939: 310; Blackwelder 1945: 374.

Daiphron (*Microdaiphron*) *polemioides*; Pic 1926: 36 [*polemioides*].

Microdaiphron polemioides; Pic 1947: 11 [*polemioides*]; Delkeskamp 1977: 464.

Daiphron polemioides var. *obliteratum* Pic, 1927: 4; Delkeskamp 1939: 310; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron polemioides var. *obliterata*; Delkeskamp 1977: 464 **sin. nov.**

Microdaiphron polemioides var. *testaceipenne* Pic, 1947: 11.

Microdaiphron polemioides var. *testaceipennis*; Delkeskamp 1977: 464 **sin. nov.**

Daiphron polemioides var. *reductum* Pic, 1927: 4; Delkeskamp 1939: 310; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron polemioides var. *reducta*; Delkeskamp 1977: 464 **sin. nov.**

Daiphron polemioides var. *longelineatum* Pic, 1927: 4; Delkeskamp 1939: 310; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron polemioides var. *longelineata*; Delkeskamp 1977: 464 **sin. nov.**

Material tipo: *Daiphron polemioides*: HOLÓTIPO: ♂, COLÔMBIA, Popayán, 1800 m (MTKD) (Fig. 1).

Daiphron polemioides var. *obliteratum*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, COLÔMBIA: "Santo Antonio" (MNHN) (Fig. 2).

Microdaiphron polemioides var. *testaceipenne*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, COLÔMBIA: "Cauca-Tal" (MNHN) (Fig. 3).

Daiphron polemioides var. *reductum*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, COLÔMBIA: "Santo Antonio" (MNHN) (Fig. 4).

Daiphron polemioides var. *longineatum*: LECTÓTIPO (designação presente): ♂, COLÔMBIA: "Villa Elvira, Cauca" (MNHN) (Fig. 5).

Material adicional: COLÔMBIA: 33 mi. W. Cali, Valle, 1350 m, 21.iii. 1955, E.I. Schlinger & E.S. Ross col. (1 ♂, 1 ♀, NMB); Santo Antonio, coll. Richard Hicker, Wien (1 ♂, 2 ♀, NMB); Tocoto, coll. Richard Hicker, Wien (1 ♀, NMB); Ibague, Fr. Claver (1 ♀, MNHN); coll. Richard Hicker, Wien (1 ♂, NMB); Villa Elvira, Cauca (1 ♀, MNHN); Aguatal (1 ♀, MNHN); Carmen, coll. Richard Hicker, Wien (1 ♀, NMB); "Umg. Medellin, 1962, leg. Schneble" (1 ♀, NMB-Frey); "Colombia" (1 ♀, 1 ♂, MNHN).

Redescrição: coloração variável (Fig. 32). Cabeça predominantemente marrom-escuro a preto, com manchas testáceo-alaranjadas nas bases das antenas, genas, atrás dos olhos e, às vezes, em uma marca inconspícua em forma de V entre os olhos. Mandíbulas testáceo-amareladas na base e marrom-claras no ápice; palpos maxilar e labial marrom-claros a marrom-escuros; antenas marrom-escuras a pretas, mais claras na região ventral dos três primeiros antenômeros e último antenômero, marrom-claro a alaranjado; pronoto laranja-testáceo com uma faixa longitudinal mediana reta marrom-escuro a preto; base dos hipômeros marrom-claro a preto; élitros com coloração muito variável, de predominantemente alaranjado a quase totalmente preto, com manchas longitudinais e transversais variadas; tórax, pernas e abdômen marrom-escuros a pretos; corpo coberto por pubescência amarela brilhante muito fina e curta.

Macho (Fig. 42): *antenas* (Fig. 60) fortemente achatadas e serradas; antenômeros estreitando-se apicalmente. *Pronoto* (Fig. 77) ligeiramente trapezoidal, 1,1 vezes mais largo que longo com margens laterais levemente convergentes anteriormente; margens

laterais com uma leve constrição no quarto basal; carenas longitudinais pouco marcadas, formando apenas uma elevação longitudinal com margens laterais paralelas no terço basal e levemente convergentes no terço apical. *Élitros* longos, estreitos e quase paralelos, ligeiramente alargados a partir do terço posterior, 2,9 vezes mais longos do que largos, 1,4 vezes mais largos que o pronoto; ápices com margens externas amplamente arredondadas e margens internas levemente arredondadas. *Edeago* (Fig. 95) com parâmeros inclinados ventralmente; parâmero esquerdo muito longo e estreito, levemente alargado na metade basal e com ápice agudo; margem interna com longas cerdas; parâmero direito curvado ventralmente, mais curto que o parâmero esquerdo, com ápice mais alargado afilando-se abruptamente; margem interna coberta por longas cerdas; base do parâmero membranosa; tégmen liso, tubular, amplamente separado pelo lobo médio ventralmente; lobo médio liso, com uma faixa longitudinal rugosa na margem ventral esquerda; robusto e parcialmente fundido ao tégmen na base; ápice estreito, fortemente torcido e voltado ventralmente; ápice do lobo médio com uma apófise triangular.

Fêmea (Fig. 52): um pouco maior que o macho, cabeça mais estreita e mais alongada, pouco estreitada atrás dos olhos; antenômeros (Fig. 69) mais curtos e mais largos, com margens laterais arredondadas; pronoto (Fig. 87) levemente emarginado, mais largo posteriormente e com ângulos anteriores bem marcados; coxitos (Fig. 105): base alongada e estreita, ápice curto, com longas cerdas na margem interna; estilos oblongos, densamente setosos.

Comprimento: 7,0 – 9,0 mm.

Distribuição: Colômbia (Fig. 115).

Discussão: Pic (1927, 1934, 1947) descreveu oito variedades para essa espécie, quatro das quais são apenas variações cromáticas de *M. polemioides*. As demais são sinônimos de outras espécies.

***Microdaiphron implicitus* (Erichson, 1847) nov. comb.**

(Figs. 6–8, 33, 43, 53, 61, 70, 78, 88, 96, 106)

Callianthia implicita Erichson, 1847: 83; Lacordaire 1857: 351.

Chauliognathus implicitus; Gemminger & Harold 1869: 1657; Delkeskamp 1939: 298; Blackwelder 1945: 372; Delkeskamp 1977: 444; Constantin & Chaboo 2016: 200.

Daiphron polemioides var. *divisum* Pic, 1927: 4; Delkeskamp 1939: 310; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron polemioides var. *divisa*; Delkeskamp 1977: 464 **syn. nov.**

Daiphron polemioides var. *atripenne* Pic, 1927: 4; Delkeskamp 1939: 310; Blackwelder 1945: 374 .

Microdaiphron polemioides var. *atripennis*; Delkeskamp 1977: 464 **syn. nov.**

Material tipo: *Callianthia implicita*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, "Hist.-Coll (Coleoptera), Nr. 37997, Peru, Mont. Philippi" (ZMHB) (Fig. 6).

Daiphron polemioides var. *divisum*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BOLÍVIA: Coroico (MNHN) (Fig. 7).

Daiphron polemioides var. *atripenne*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BOLÍVIA: Coroico (MNHN) (Fig. 8).

Material adicional: EQUADOR: Zamora, "1 km NW Zamora forest N of rio Zamora, 4°03'S, 78°57'W, 930 m, 06.V.2009c, R. Constantin" (1 ♂, 1 ♀, CCo); Sucumbíos, Limoncocha, Rio Napo, 300 m, 1974, B.A. Drummond (1 ♀, CCo); Loreto: "San Vicente de Huaticocha, 6.III.2002, 20 km W of Loreto, A. Kudrna Jr." (1 ♀, CCo); Napo, San

Rafael, 1350 m, ad lumina, 4.VII.1985, P. Moret (1 ♂, CCo); 6–8 mi. W. Mera Napo-Pastanza, 1500 m, 10.II.1955, Schlinger & E.S. Ross coll. (1 ♀, CAS); Santa Jnéz [Santa Inés] (1 ♂, ZMHB); *idem*, R. Haensch S., "Aus d. Sammlung v. Reinhard Lohde" (2 ♂, 4 ♀, ZMHB); Baños, R. Haensch S., "Aus d. Sammlung v. Reinhard Lohde" (1 ♀, ZMHB); Banos, Tungurahua, 1820 m, 11.II.1955, Schlinger & E.S. Ross coll. (1 ♂, NMB). PERU: Chanchamayo, 7.III.1951 (1 ♀, NMB); Cusco, Quince Mil, 750 m, VIII.1962, Pena leg. (1 ♀, NMB); Leoncio Prado, "Huanuco, Tingo Maria 40 km NE Abra Divisoria, Rio Azul, 9°12'S, 75°49'W, 1600 m, 11.IV.2013a, R. Constantin" (2 ♂, 1 ♀, CCo); *idem*, 1645 m, 2.IV.2015b (1 ♀, CCo); "Tingo Maria 12 km sud Cuevas de las Pavas, 9°22'S, 75°58'W, 715 m, 7.IV.2013b, R. Constantin" (1 ♀, CCo); Tingo Maria, Monzon Valley, 2.XI.1954, E.I. Schlinger & E.S. Ross coll. (1 ♀, NMB); *idem*, 29.XI.1954 (1 ♂, NMB); *idem*, 11.XII.1954 (1 ♀, CAS); *idem*, 12.XII.1954 (1 ♂, NMB); *idem*, 10.X.1954 (1 ♀, CAS); "Rio Toro" (1 ♀, ZMHB). BOLÍVIA: Santa Cruz, Buena Vista (Hotel Flora & Fauna), 14–20.XI.2008, Galileo, Vanin & Martins col. (2 ♀, MZSP); 3.7 km SSE Buena Vista, Hotel Flora & Fauna, 430 m, 17°29.949'S-63°33.152'W, 5–15.XI.2001, MC Thomas, trop transition forest, BLT (1 ♀, ACMB); *idem*, 23–26.X.2000, coll. M.C. Thomas, tropical transition forest (1 ♂, 1 ♀, ACMB); *idem*, 2–13.II.2000, coll. M.C. Thomas, tropical transition forest (1 ♀, ACMB); *idem*, 14–19.X.2000, coll. M.C. Thomas, tropical transition forest (1 ♀, ACMB); *idem*, 405 m, 5–15.XI.2001, M.C. Thomas & B.K. Dozier, tropical transition forest (1 ♀, ACMB); Coroico (1 ♂, 2 ♀, NMB); *idem*, I.1949 (2 ♀, NMB); *idem*, Huainilla, 1100 m, 12.II.1949 (4 ♂, 2 ♀, NMB); Santa Cruz, 3,7 km SSE Buena Vista, Hotel Flora & Fauna, 430 m, tropical transition forest, 23–26.X.2000, M.C. Thomas coll. (1 ♂, ACMB).

Redescrição: coloração variável (Fig. 33). Cabeça predominantemente marrom-escura a preta, com manchas testáceo-alaranjadas nas bases das antenas, genas e atrás dos olhos. Mandíbulas testáceo-amareladas na base e marrom-claras no ápice; palpos maxilar e labial marrom-claros a marrom-escuros; antenas marrom-escuras a pretas, mais claras na região ventral dos três primeiros antenômeros e último antenômero, marrom claro a alaranjado; pronoto laranja-testáceo com uma faixa longitudinal mediana reta marrom-escura a preta; base dos hipômeros marrom-claro a preto; élitros com coloração muito variável, de predominantemente alaranjado com ápice preto a quase totalmente preto, com manchas longitudinais e bandas transversais variadas; tórax, pernas e abdômen marrom-escuros a pretos; corpo coberto por pubescência amarela brilhante muito fina e curta.

Machos (Fig. 43): *antenas* (Fig. 61) alongadas, quase alcançando a metade dos élitros posteriormente; antenômeros alongados, sub-cilíndricos, levemente serrados. *Pronoto* (Fig. 78) subquadrado, 1,1 vezes mais largo que longo; margens laterais levemente sinuosas, com uma constrição na metade basal; ângulos anteriores arredondados; carenas longitudinais paralelas na metade posterior e levemente convergentes na metade anterior. *Élitros* longos, estreitos e paralelos, 2,6 vezes mais longos do que largos, 1,4 vezes mais largos que o pronoto; ápices com margens externas amplamente arredondadas e margens internas levemente arredondadas. *Edeago* (Fig. 96): parâmero esquerdo longo e reto, apenas levemente curvado no ápice e intumescimento mediano internamente; margem interna com longas cerdas; parâmero direito curvado ventralmente, mais curto que o parâmero esquerdo, com ápice mais alargado e arredondado, às vezes torcido

longitudinalmente; tégmen e lobo médio lisos e lustrosos; lobo médio robusto e parcialmente fundido ao tégmen na base; ápice estreito, fortemente torcido e voltado ventralmente; ápice do lobo médio com uma apófise triangular.

Fêmea (Fig. 53): um pouco maior que o macho, cabeça mais estreita e mais alongada, pouco estreitada atrás dos olhos; antenômeros (Fig. 70) mais robustos, achatados e fortemente serrados. Pronoto (Fig. 88) 1,2 vezes mais largo que longo, mais largo medianamente; margens laterais levemente sinuosas e margem e ângulos anteriores fortemente arredondados; élitros levemente alargados medianamente, 2,4 vezes mais longos que largos; coxitos (Fig. 106): base alongada e estreita, ápice curto, com longas cerdas na margem interna; estilos oblongos, densamente setosos.

Comprimento: 6,0 – 8,5 mm

Distribuição: Equador, Peru, Bolívia (Fig. 115).

Discussão: Espécie comumente identificada por Wittmer como *M. polemioides* devido às semelhantes variações cromáticas. Distingue-se desta pela forma dos antenômeros e do pronoto, élitros não alargados posteriormente e coxitos mais robustos com estilos mais delgados.

***Microdaiphron pauloensis* (Pic, 1926)**

(Figs. 9–19, 34, 44, 54, 62, 71, 79, 89, 97, 107)

Daiphron (*Microdaiphron*) *pauloense* Pic, 1926: 36; Delkeskamp 1939: 311.

Daiphron pauloense; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron pauloense; Pic 1947: 11; Delkeskamp 1977: 463.

Daiphron (*Microdaiphron*) *jatahyense* Pic, 1926: 36; Delkeskamp 1939: 311.

Daiphron jatahyense; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron jatahyense; Delkeskamp 1977: 463 **sin. nov.**

Daiphron (Microdaiphron) piresense Pic, 1926: 36; Delkeskamp 1939: 311.

Daiphron piresense; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron piresense; Delkeskamp 1977: 464 **sin. nov.**

Daiphron (Microdaiphron) pardoense Pic, 1926: 36; Delkeskamp 1939: 311.

Daiphron pardoense; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron pardoense; Delkeskamp 1977: 463 **sin. nov.**

Daiphron polemioides var. *minasense* Pic, 1934: 130; Delkeskamp 1939: 310; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron polemioides var. *minasensis*; Delkeskamp 1977: 464 **sin. nov.**

Daiphron polemioides var. *fasciatum* Pic, 1934: 130; Delkeskamp 1939: 310; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron polemioides var. *fasciata*; Delkeskamp 1977: 464 **sin. nov.**

Daiphron nigroapicale Pic, 1934: 130; Delkeskamp 1939: 310; Blackwelder 1945: 374; Delkeskamp 1977: 462 **sin. nov.**

Daiphron nigroapicale var. *lineaticolle* Pic, 1934: 130; Delkeskamp 1939: 310; Blackwelder 1945: 374.

Daiphron nigroapicale var. *lineaticollis*; Delkeskamp 1977: 462 **sin. nov.**

Microdaiphron pauloense var. *prescutellare* Pic, 1947: 10.

Microdaiphron pauloense var. *prescutellaris*; Delkeskamp 1977: 463 **sin. nov.**

Microdaiphron pauloense var. *soltzi* Pic, 1947: 11; Delkeskamp 1977: 463 **sin. nov.**

Daiphron micronoticeps Pic, 1934: 130; Delkeskamp 1939: 310; Blackwelder 1945: 374; Delkeskamp 1977: 462 **sin. nov.**

Material tipo: *Daiphron (Microdaiphron) pauloense*: LECTÓTIPO (designação presente): ♂, BRASIL: São Paulo (MNHN) (Fig. 9).

Daiphron (Microdaiphron) jatahyense: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: Jatahy, Prov. Goyas [Goiás, Jataí], ix-xi.97 (MNHN) (Fig. 10).

Daiphron polemioides var. *minasense*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: Minas [Minas Gerais] (MNHN) (Fig. 11).

Daiphron polemioides var. *fasciatum*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: Minas [Minas Gerais] (MNHN) (Fig. 12).

Microdaiphron pauloense var. *soltzi*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: Ypiranga [São Paulo, Ipiranga], 1932, "coll. R. Soltz" (MNHN) (Fig. 13).

Daiphron (Microdaiphron) piresense: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: São Paulo, Ribeirão Pires, E. Gounelle, XI.1898 (MNHN) (Fig. 14); PARALECTÓTIPO: ♀, BRASIL: São Paulo, Ribeirão Pires, E. Gounelle, XI.1898 (MNHN).

Daiphron (Microdaiphron) pardoense: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: São Paulo, Vale do Rio Pardo, E. Gounelle, 12.1898 (MNHN) (Fig. 15);.

Microdaiphron pauloense var. *prescutellare*: LECTÓTIPO (designação presente): ♂, BRASIL (MNHN) (Fig. 16).

Daiphron nigroapicale: LECTÓTIPO (designação presente): ♂, BRASIL: Minas [Minas Gerais] (MNHN) (Fig. 17).

Daiphron nigroapicale var. *lineaticolle*: LECTÓTIPO (designação presente): ♂, BRASIL: Minas [Minas Gerais] (MNHN) (Fig. 18).

Daiphron micronotaticeps: LECTÓTIPO (designação presente): ♂, BRASIL: Minas [Minas Gerais] (MNHN) (Fig. 19).

Material adicional: BRASIL: *Goiás*, Vianópolis, XI.1931, Coll. R. Spitz (5 ♂, 5 ♀, MZSP); *idem*, XII.1931 (2 ♀, MZSP); Rio Verde (Cerrado), 18–28.XI.1966, G.R. Kloss col. (4 ♂, 1 ♀, MZSP); *Minas Gerais*, Belo Horizonte, V.1934, O.M. leg. (2 ♂, 2 ♀, IBSP-0.004.633–0.004.634); Poços de Caldas, 23.XI.1962, Claudionor Elias leg. (13 ♂, 6

♀, DZUP 376075–376083, 376109–376118); Passos, 12–17.XI.1962, Claudionor Elias leg. (1 ♂, 1 ♀, DZUP 376140–376150); *idem*, 28.XI–7.XII.1962, Claudionor Elias (2 ♂, DZUP 376110–376120); *idem*, XI.1961, Claudionor Elias (2 ♂, 1 ♀, DZUP 376146–376148); Ibiraci, 15.X.1962, Claudionor Elias (1 ♂, DZUP 376103); Araxá, 6.XI.1965, C. & T. Elias leg. (1 ♀, DZUP 376157); *Rio de Janeiro*, Muri, 1000 m, 26.XII.1949, W. Wittmer (1 ♂, NMB); "Palmito, 18.XI.1944, ex. coll. Zikan" (1 ♂, NMB); "Tarumã, 19.XI.1944, ex. coll. Zikan" (1 ♀, NMB); *São Paulo*, Capital [São Paulo], XI.1932 (1 ♀, NMB); *idem*, I.1932, O.F. leg. (1 ♂, 3 ♀, IBSP-0.004.609–0.004.610); Capital [São Paulo], (Santo Amaro), 7.XII.1941, Dr. Nick (1 ♀, NMB); São Paulo, Ypiranga [São Paulo, Ipiranga], X.1932, "Coll. R. Spitz" (1 ♂, MNHN); Salesópolis, Boracêa [Boracéia], 7-11.II.1948, E. Navajas, L. Trav. F. & W. Bokermann (1 ♂, NMB; 2 ♀ IBSP-0.004.611); Tabaquara, 1949 (1 ♀, NMB); Cantareira, XI.1949 (1 ♀, NMB); "São Paulo, Coll. Rich. Hicker" (1 ♀, NMB); São Paulo (1 ♀, MNHN); *Paraná*, Caviúna [Rolândia?], 10.X.1943 (2 ♂, 1 ♀, NMB); Ortigueira, XII.1965, V. Graf & L. Azevedo (1 ♀, DZUP 376155); Foz do Iguaçu, 7.XII.1966, noite- Lamp. Merc., D. Zoo. U. F. P. leg. (1 ♀, DZUP 376158); Ponta Grossa, XI.1942, coleção F. Justus Jor (1 ♂, DZUP 376104); "BRAZIL, Bowring, 63-47*" (1 ♀ BMNH); PARAGUAI: [Itapúa] Hohenau, "coll. Rich. Hicker" (1 ♂, 1 ♀, NMB). [Sem localidade] "Hist.-Coll. (Coleoptera) Nr. 37994, *Callianthia spec.*, Brasil, Sellow, v. Olfers" (1 ♂, 5 ♀, ZMHB).

Redescrição: coloração variável (Fig. 34). Cabeça predominantemente marrom-escuro a preta, com manchas testáceo-alaranjadas nas bases das antenas, genas e atrás dos olhos. Mandíbulas testáceo-amareladas na base e marrom-claras no ápice; palpos maxilar e

labial marrom-claros a marrom-escuros; antenas marrom-escuras a pretas, mais claras na região ventral dos três primeiros antenômeros; pronoto totalmente laranja-testáceo ou com uma mancha anterior mediana marrom-escura a preta podendo estender-se posteriormente como uma faixa longitudinal mediana reta; base dos hipômeros marrom-claro a preto; élitros com coloração muito variável, de alaranjado com ápice preto a quase totalmente preto, com manchas longitudinais e bandas transversais variadas; tórax, pernas e abdômen marrom-escuros a pretos; corpo coberto por pubescência amarela brilhante muito fina e curta.

Macho (Fig. 44): *antenas* (Fig. 62) longas, quase alcançando a metade dos élitros posteriormente; antenômeros alongados, sub-cilíndricos, ligeiramente serradas. *Pronoto* (Fig. 79) 1,1 vezes mais largo que longo; margens laterais sinuosas, com constrição no quarto basal; ângulos anteriores amplamente arredondados; carenas longitudinais paralelas a levemente convergentes na metade anterior. *Élitros* longos, e paralelos, ligeiramente estreitados medianamente, 2,6 vezes mais longos que largos, 1,3 vezes mais largos que o pronoto; ápices com margens externas amplamente arredondadas e margens internas levemente arredondadas. *Edeago* (Fig. 97): parâmero esquerdo longo e estreito, levemente curvado ventralmente; levemente alargado na metade basal e com ápice agudo curvado internamente; margem interna com longas cerdas; parâmero direito curvado ventralmente, mais curto que o parâmero esquerdo, com ápice mais alargado afilando-se abruptamente; margem interna coberta por longas cerdas; base do parâmero membranosa; tégmen liso, tubular, amplamente separado pelo lobo médio ventralmente; lobo médio liso, robusto e parcialmente fundido ao tégmen na base; ápice estreito, fortemente torcido e voltado ventralmente; ápice do lobo médio com uma apófise triangular.

Fêmea (Fig. 54): um pouco maior que o macho; antenas mais curtas e robustas; antenômeros (Fig. 71) mais largos, achatados e serrados; pronoto (Fig. 89) 1,2 vezes mais largo que longo, mais largo medianamente; margens laterais levemente sinuosas, com constrição no quarto basal e convergentes a partir da metade anterior; élitros 2,3 vezes mais longos que largos, mais largos medianamente; coxitos (Fig. 107): base alongada e estreita, ápice largo, margem externa alongada, margem interna mais curta com longas cerdas; estilos oblongos, densamente setosos.

Comprimento: 7,0 – 9,0 mm.

Distribuição: Brasil (Goiás, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná), Paraguai (Itapúa) (Fig. 115).

Discussão: Espécie similar a *M. implicitus* **nov. comb.** pela variação cromática e forma dos élitros e pronoto. Diferencia-se desta pela forma dos antenômeros dos machos e fêmeas e coxitos mais robustos. Pic rotulou o lectótipo de *Daiphron nigroapicalis* var. *lineaticollis* como "*= piresense*" (*=M. pauloensis* **sin. nov.**), embora nunca tenha publicado essa sinonímia.

Os espécimes coletados por Sellow & von Olfers (ZMHB) são provavelmente do Rio de Janeiro, sul de Minas Gerais ou São Paulo, localidades percorridas por eles entre 1818 e 1819 (Papavero 1971).

***Microdaiphron tapuruquara* sp. nov.**

(Figs. 35, 45, 55, 63, 72, 80, 90, 98, 108)

Material tipo: HOLÓTIPO: ♂, BRASIL, *Amazonas*, Tapuruquara (Rio Negro) [Santa Isabel do Rio Negro], 14–16.II.1963, J. Bechyné col. (MZSP) (Fig. 45). PARÁTIPOS: BRASIL, *Amazonas*, Tapuruquara (Rio Negro) [Santa Isabel do Rio Negro], 14–16.II.1963, J. Bechyné col. (1 ♂, 1 ♀, MZSP); *idem*, 20–25.XI.1962 (1 ♂, 2 ♀, MZSP); *idem*, 26–27.XI.1962 (2 ♂, 1 ♀, MZSP); *idem*, 4–5.II.1963 (1 ♀, MZSP); *idem*, 26–27.XI.1962 (2 ♂, 1 ♀, MZSP); *idem*, 4.II.1963, C. Lindemann (1 ♂, 1 ♀, NMB); Novo Aripuanã, 05°13'53"S, 60°07'08"W, Luz mista + BLB, Floresta úmida, IX.2004, Henriques, Silva & Pena Leg. (1 ♀, INPA); *Pará*, Jacareacanga, XII.1968, M. Alvarenga (1 ♂, DZUP 376154); *Rondônia*, Porto Velho, XII.1954, Museum Frey, Tutzing (1 ♂, NMB-Frey); 62 km SW Ariquemes, nr. Fzda. Rancho Grande, 6–15.XII.1990, DA Rider & JE Eger, flight intercept trap (1 ♀, ACMB).

Descrição: coloração variável (Fig. 35). Cabeça predominantemente preta, com manchas marrom-alaranjadas nas bases das antenas, genas e atrás dos olhos. Mandíbulas testáceo-amareladas na base e marrom-claras no ápice; palpos maxilar e labial e antenas marrom-escuros a pretos. Pronoto variável, geralmente laranja-testáceo com uma faixa longitudinal preta. Élitros predominantemente laranja-testáceos com mancha apical preta a totalmente pretos; tórax, pernas e abdômen marrom-escuros a pretos; corpo coberto por pubescência clara brilhante muito fina e curta.

Macho (Fig. 45): *antenas* (Fig. 63) levemente achatadas e serradas. *Pronoto* (Fig. 80) trapezoidal, 1,1 vezes mais largo que longo com margens laterais levemente convergentes anteriormente; margens laterais com uma leve constrição no quarto basal; carenas longitudinais pouco marcadas, formando apenas uma elevação longitudinal com margens laterais paralelas na metade basal e levemente convergentes na metade apical. *Élitros* longos, estreitos e quase paralelos, 2,5 vezes mais longos do que largos, 1,3 vezes mais largos que o pronoto; ápices com margens externas amplamente arredondadas e margens internas levemente arredondadas. *Edeago* (Fig. 98) com parâmeros inclinados ventralmente; parâmero esquerdo muito longo e estreito, levemente alargado na metade basal e com ápice agudo; margem interna com longas cerdas; parâmero direito curvado ventralmente, mais curto que o parâmero esquerdo, com ápice mais arredondado; margem interna coberta por longas cerdas; base do parâmero membranosa; tégmen liso, tubular, amplamente separado pelo lobo médio ventralmente; lobo médio liso, robusto e parcialmente fundido ao tégmen na base; ápice estreito, fortemente torcido e voltado ventralmente; ápice do lobo médio com uma apófise arredondada.

Fêmea (Fig. 55): um pouco maior que o macho, cabeça mais estreita e mais alongada, pouco estreitada atrás dos olhos; antenômeros (Fig. 72) mais largos, fortemente achatados e serrados; pronoto (Fig. 90) menos trapezoidal, com margens laterais mais arredondadas; coxitos (Fig. 108): base alongada e estreita, ápice delgado, com longas cerdas na margem interna; estilos oblongos, densamente setosos.

Comprimento: 6,0 – 7,0 mm.

Etimologia: O substantivo específico em aposição refere-se à localidade-tipo. Na língua indígena nheengatu Tapuruquara significa "toca do bicho".

Distribuição: Brasil (Amazonas, Pará, Rondônia) (Fig. 115).

***Microdaiphron geodesicus* sp. nov.**

(Figs. 36, 46, 56, 64, 73, 81, 91, 99, 109, 114)

Material tipo: HOLÓTIPO: ♂, BRASIL, *Mato Grosso*, Chapada dos Guimarães, 1.II.1961, J. & B. Bechyné (MPEG) (Fig. 46). PARÁTIPOS: BRASIL, *Mato Grosso*, Chapada dos Guimarães, 23.I.1961, J. & B. Bechyné (3♀, MPEG); *idem*, 24.I.1961 (1 ♂, 1 ♀, MPEG); *idem*, 2.II.1961 (1 ♀, MZSP); *idem*, 5.II.1961 (2 ♂, 1 ♀, MPEG, 1 ♂ MZSP); *idem*, 6.II.1961 (1 ♂, 2 ♀, MPEG); *idem*, 1–4.II.1965, Sebastião Laroca leg. (1 ♂, DZUP 376145); *idem*, 25.II.1965 (2 ♂, 2 ♀, DZUP 376089, 376142–376144); *idem*, Fazenda Aurora, 15°26'41"S, 65°38'34"W, 6.XI.2008, F. Farnades & S. Rosa (1 ♀, MZSP).

Descrição: coloração variável (Fig. 36). Cabeça predominantemente preta, com manchas marrom-alaranjadas nas bases das antenas, genas e atrás dos olhos. Mandíbulas testáceo-amareladas na base e marrom-claras no ápice; palpos maxilar e labial e antenas marrom-escuros a pretos. Pronoto variável, geralmente totalmente laranja-testáceo, ou com uma faixa longitudinal preta. Élitros predominantemente laranja-testáceos com mancha apical preta a totalmente pretos; tórax, pernas e abdômen marrom-escuros a pretos; corpo coberto por pubescência clara brilhante muito fina e curta.

Macho (Fig. 46): *antenas* (Fig. 64) levemente achatadas e serradas. *Pronoto* (Fig. 81) trapezoidal, 1,1 vezes mais largo que longo; margens laterais com uma leve constrição no quarto basal; carenas longitudinais bem marcadas, com margens laterais paralelas na

metade basal e levemente convergentes na metade apical. *Élitros* longos, estreitos e paralelos, 2,7 vezes mais longos do que largos, 1,3 vezes mais largos que o pronoto; ápices com margens externas amplamente arredondadas e margens internas levemente arredondadas. *Edeago* (Fig. 99) com parâmeros inclinados ventralmente; parâmero esquerdo muito longo e estreito, levemente alargado na metade basal e com ápice agudo; margem interna com longas cerdas; parâmero direito curvado ventralmente, mais curto que o parâmero esquerdo, com ápice mais arredondado; margem interna coberta por longas cerdas; base do parâmero membranosa; tégmen liso, tubular, amplamente separado pelo lobo médio ventralmente; lobo médio liso, alongado e parcialmente fundido ao tégmen na base; ápice estreito, fortemente torcido e voltado ventralmente; ápice do lobo médio com uma apófise formando uma aba.

Fêmea (Fig. 56): um pouco maior que o macho, cabeça mais estreita e mais alongada, pouco estreitada atrás dos olhos; antenômeros (Fig. 73) ligeiramente mais largos, fortemente achatados e serrados; pronoto (Fig. 91) 1,2 vezes mais largo que longo, margens laterais arredondadas a partir da metade anterior, ângulos anteriores amplamente arredondados; élitros não paralelos, mais largos medianamente; coxitos (Fig. 109): base alongada e estreita, ápice delgado, com longas cerdas na margem interna; estilos oblongos, densamente setosos.

Comprimento: 5,5–8,0 mm.

Etimologia: O adjetivo específico refere-se ao fato de a localidade-tipo (Chapada dos Guimarães) estar próximo ao centro geodésico da América do Sul.

Distribuição: Brasil (Mato Grosso) (Fig. 115).

***Microdaiphron guyanensis* Constantin, 2016**

(Figs. 20, 37, 47, 57, 65, 74, 82, 92, 100)

Microdaiphron guyanensis Constantin, 2016: 25.

Material tipo: HOLÓTIPO: ♂, GUIANA FRANCESA: "Roura 6 km W, Montagne des Chevaux, 4°44'N- 52°25'W, altitude 124 m, 18.III.2012, piège-vitre à 20 m" (MNHN) (Fig. 20); PARÁTIPOS: GUIANA FRANCESA: "Roura 6 km W, Montagne des Chevaux, 4°45'N- 52°27'W, 75 m, 11.I.2014, PLauto LED, SEAG, P.H. Dalens, Fernandé" (1♂, MZSP); *idem*, "4°43'N-52°25'W, 93 m, 17.III.2010, piège-vitre, S. Brûlé, P. Dalens, E. Poirier" (1♂, MZSP). Número indeterminado de parátipos no MNHN e CCo.

Redescrição: coloração variável (Fig. 37). Cabeça preta com finas bordas amarelo-claras à frente das cavidades antenais, dos olhos e nas genas; labro marrom-avermelhado; mandíbulas marrons com borda externa amarela; antenas pretas, base dos seis primeiros antenômeros marrom-avermelhados. Pronoto amarelo-alaranjado com uma faixa marrom a preta estendendo-se da borda posterior até o terço central ou totalmente preto; escutelo preto; élitros variáveis de amarelo-alaranjados com uma mácula no terço apical a totalmente pretos, às vezes com máculas umerais alaranjadas; Pernas marrons, coxas e base dos fêmures avermelhados; abdômen marrom, dois últimos ventritos avermelhados.

Macho (Fig. 47): *antenas* (Fig. 65) levemente achatadas e serradas. *Pronoto* (Fig. 82) trapezoidal, 1,1 vezes mais largo que longo; margens laterais paralelas, levemente comprimidas próximo aos ângulos anteriores; carenas longitudinais bem marcadas e dois pequenos tubérculos centrais. *Élitros* longos, estreitos e paralelos, 2,6 vezes mais longos

do que largos, 1,3 vezes mais largos que o pronoto; ápices com margens externas amplamente arredondadas e margens internas levemente arredondadas. *Edeago* (Fig. 100) com parâmeros inclinados ventralmente; parâmero esquerdo muito longo e estreito, levemente alargado na metade basal e com ápice agudo; margem interna com longas cerdas; parâmero direito curvado ventralmente, mais curto que o parâmero esquerdo, com ápice mais arredondado; margem interna coberta por longas cerdas; base do parâmero membranosa; tégmen liso, tubular, amplamente separado pelo lobo médio ventralmente; lobo médio liso, alongado e parcialmente fundido ao tégmen na base; ápice estreito, fortemente torcido e voltado ventralmente; ápice do lobo médio com uma apófise formando uma aba.

Fêmea [adaptado de Constantin (2016)] (Fig. 57): cabeça mais estreita que nos machos; antenômeros (Fig. 74) mais largos e mais comprimidos; pronoto (Fig. 92) mais transversal; borda do ventrito VIII recortado no terço central e pregueado no centro.

Comprimento: 6–7,3 mm.

Distribuição: Guiana Francesa (Fig. 115).

Discussão: Espécie muito semelhante a *M. geodesicus* **sp. nov.** Diferencia-se pela forma dos antenômeros e do pronoto de machos e fêmeas. O parátipo depositado no MZSP foi doado pela CCo após a publicação da espécie.

***Microdaiphron peruvianus* Pic, 1938**

(Fig. 21–22, 38, 48, 58, 66, 75, 83, 93, 101, 110)

Microdaiphron peruvianum Pic, 1938: 159 [*Microdaphron*]; Delkeskamp 1977: 463; Constantin & Chaboo 2016: 200.

Daiphron peruvianum; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron peruvianum var. *boliviense* Pic, 1938: 152 [*Microdaphron*].

Daiphron peruvianum var. *boliviense*; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron peruvianum var. *boliviensis*; Delkeskamp 1977: 463; Constantin & Chaboo 2016: 200. **sin. nov.**

Material tipo: *Microdaiphron peruvianum*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, PERU (MNHN) (Fig. 21); PARALECTÓTIPO: ♀, PERU: Calanga (MNHN).

Microdaiphron peruvianum var. *boliviensis*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BOLÍVIA: "Germain" (MNHN) (Fig. 22).

Material adicional: PERU: *Leoncio Prado*, Tingo Maria, 12 km sud Cuevo de las Pavas, 9°22'S, 75°58'W, 715 m, 12.iv.2013, R. Constantin (1 ♀, CCo); *idem*, 7.iv.2013 (2 ♂, CCo); Tingo Maria, 1 km E. of Town, forested eastern foothills of the Andes, 2000ft, Malaise trap, dense woodland, 8.VIII.1971, P.S. & H.L. Broomfield, B.M. 1971-486 (1 ♀, BMNH); BOLÍVIA: Yungas de Palmar, 750 m, 29.iii.1953, Prosen (2 ♂, 2 ♀, NMB); Chaparé, Yungas, i.1949, Suilar (2 ♂, 1 ♀, NMB); Chaparé, 100 m, 1.x.1950 (1 ♂, NMB); Chaparé, km 158, 800 m, 29.iii.1953, Martinez (3 ♀, NMB).

Redescrição: Coloração (Fig. 38): cabeça marrom-escura, amarelo-testácea nas genas, laterais do clipeo, bases das antenas e mandíbulas; ápice das mandíbulas marrom-claro; palpos maxilar e labial marrom-claros a marrom-escuros; antenas marrom-claras a marrom-escuras, mais claras na região ventral dos antenômeros I–III e base dos antenômeros IX–XI; pronoto amarelo-claro com uma mancha longitudinal irregular marrom-escura; élitros marrom-escuros; pernas marrom-claras a marrom-escuras, mais

claras nas articulações e bases dos tarsômeros; abdômen marrom-claro a marrom-escuro; margens distais dos ventritos I–VI amarelas.

Macho (Fig. 48): *antenas* (fig. 66) delgadas, não achatadas e levemente serradas. *Pronoto* (Fig. 83) 1,2 vezes mais largo que longo; margens laterais levemente sinuosas, com uma constrição próxima da base; margem e ângulos anteriores arredondados; carenas longitudinais bem marcadas, convergentes a partir da metade apical. *Élitros* longos, levemente arredondados lateralmente, 2,3 vezes mais longo que largo, 1,3 vezes mais largos que o pronoto; ápices com margens externas amplamente arredondadas e margens internas levemente arredondadas. *Edeago* (Fig. 101): parâmero esquerdo muito longo e estreito, ligeiramente entumecido próximo à base e ao ápice, ápice arredondado; cerdas curtas ao longo de toda a face interna; parâmero direito curto, metade do tamanho do parâmero esquerdo; muito achatado e torcido longitudinalmente, cerdas finas na margem interna.

Fêmea (Fig. 58): semelhante ao macho; antenas (Fig. 75) mais fortemente achatadas e serradas; pronoto (Fig. 93) mais transversal, 1,3 vezes mais largo que longo, sem constrições nas margens laterais; coxitos (Fig. 110): base muito alongada e estreita, ápice estreito, margem externa mais alongada e margem interna muito curta; estilos alongados, pouco setosos.

Comprimento: 5,2 – 6,0 mm.

Distribuição: Peru (Leoncio Prado), Bolívia (Chaparé) (Fig. 115).

Discussão: Espécie distinta das demais pelo tamanho do corpo reduzido, coloração e forma das antenas, pronoto e coxitos.

***Microdaiphron mendesensis* (Pic, 1926)**

(Fig. 23–29, 39, 49, 59, 67, 76, 84, 94, 102, 111, 112)

Daiphron (*Microdaiphron*) *mendesense* Pic, 1926: 36; Delkeskamp 1939: 310.

Daiphron mendesense; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron mendesense; Delkeskamp 1977: 463.

Microdaiphron mendesense var. *galeosense* Pic, 1947: 11.

Microdaiphron mendesense var. *galeosensis*; Delkeskamp 1977: 463 **sin. nov.**

Daiphron (*Microdaiphron*) *espiritense* Pic, 1926: 36; Delkeskamp 1939: 311.

Daiphron espiritense; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron espiritense; Delkeskamp 1977: 463 **sin. nov.**

Microdaiphron espiritense var. *longesuturale* Pic, 1947: 10.

Microdaiphron espiritense var. *longesuturalis*; Delkeskamp 1977: 463 **sin. nov.**

Microdaiphron rubricolle Pic, 1947:10; Delkeskamp 1977: 463 **sin. nov.**

Microdaiphron rubricolle var. *albofasciatum* Pic, 1947: 10.

Microdaiphron rubricolle var. *albofasciata*; Delkeskamp 1977: 464 **sin. nov.**

Daiphron (*Microdaiphron*) *externe* Pic, 1926: 36; Delkeskamp 1939: 311.

Daiphron externe; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron externe; Delkeskamp 1977: 463 **sin. nov.**

Material tipo: *Daiphron* (*Microdaiphron*) *mendesense*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: "Mendes, à 92 km de Rio de Janeiro, collection Le Molt / février" (MNHN) (Fig. 23); PARALECTÓTIPO: ♂, "Coll. G." (MNHN).

Microdaiphron mendesense var. *galeosense*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: "Galeoes" (MNHN) (Fig. 24).

Microdaiphron espiritense: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: Espírito Santo (MNHN) (Fig. 25).

Microdaiphron espiritense var. *longesuturalis*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: "Galeoes" (MNHN) (Fig. 26).

Microdaiphron rubricolle: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL (MNHN) (Fig. 27).

Microdaiphron rubricolle var. *albofasciatum*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: Rio de Janeiro (MNHN) (Fig. 28).

Microdaiphron externe: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: Bahia (MNHN) (Fig. 29).

Material adicional: BRASIL. *Pernambuco*: (2 ♀, MNHN); *Bahia*: Salobro, E. Gounelle, 1.vii.1885 (1 ♂, MNHN); Reed col. (6 ♀, BMNH); *Espírito Santo*: Conceição da Barra, 11.iv.1968, C. T. & C. Elias leg. (1 ♂, 1 ♀, DZUP 376088, 376095); [Alegre] Fazenda Jerusalem, 25.xi.1912, J.F. Zikán (1 ♀, NMB); (2 ♀, MNHN, 1 ♀ NMB); *Rio de Janeiro*: Rio de Janeiro, 10.vii.1951 (1 ♀, NMB); *idem*, v.1937 (1 ♂, NMB); *idem*, Corcovado, 13.v.1951 (1 ♂, NMB); *idem*, 23.v.1951 (1 ♀, NMB); *idem*, xi.1957, Alvarenga & Seabra col. (3 ♀, NMB-Frey); *idem*, xii.1957, Alvarenga & Seabra col. (1 ♂, NMB-Frey); *idem*, ix.1958, M. Alvarenga & Seabra col. (2 ♂, NMB-Frey); *idem*, x.1958, M. Alvarenga & Seabra col. (1 ♀, NMB); *idem*, ix.1961, M. Alvarenga col. (3 ♂, 3 ♀, MZSP); *idem*, x.1957, M. Alvarenga col. (3 ♂, 3 ♀, MZSP); *idem*, x.1957, M. Alvarenga col. (3 ♂, 4 ♀, MZSP); *idem*, xi.1958, M. Alvarenga col. (1 ♀, MZSP); *idem*, xi.1957, M. Alvarenga col. (2 ♀, MZSP); *idem*, xii.1959, M. Alvarenga col. (1 ♀, MZSP); *idem*, ii.1961, M. Alvarenga col. (1 ♂, 2 ♀, MZSP); *idem*, viii.1961, M. Alvarenga col. (1 ♂, 1

♀, MZSP); *idem*, ix.1961, Alvarenga & Seabra leg., coleção M. Alvarenga (1 ♂, 1 ♀, DZUP 376067–376068); *idem*, viii.1966 (2 ♂, 3 ♀, DZUP 376069–376072, 376137); *idem*, ix.1966 (1 ♂, DZUP 376096); *idem*, iii.1967 (1 ♀, DZUP 376073); *idem*, ix.1967, (4 ♂, 4 ♀, DZUP 376098–376099, 376131–376136); *idem*, x.1967 (3 ♂, 10 ♀, DZUP 376090–376094, 376100–376101, 376121–376126); *idem*, iii.1968 (1 ♂, DZUP 376074); *idem*, ix.1969 (4 ♂, 3 ♀, DZUP 376066, 376097, 376102, 376127–376130); *idem*, 15.ix.1961, J. S. Moure, Alvarenga & Seabra leg. (3 ♂, 1 ♀, DZUP 376085, 376138–376140); *idem*, 18.ix.1961 (2 ♂, 1 ♀, DZUP 376086–376067, 376141); *idem*, 3.xii.1965, Moure & Seabra leg. (1 ♂, 2 ♀, DZUP 376106–376108); *idem*, 6.x.1967 (1 ♀, DZUP 376084); *idem*, 1.ix.1967, Pe. J. S. Moure leg. (1 ♂, DZUP 376153); *idem*, S.A. Fragoso col. (1 ♂, MZSP); Silvestre, iv.1961, A. Alvarenga, col. (4 ♂, 1 ♀, MZSP); Floresta da Tijuca, iv.1961, A. Alvarenga, col. (1 ♂, MZSP); Tijuca, xi.1955, G. Barb. Frey (1 ♀, NMB-Frey); Mangaratiba, 30.iv.1962, M. Alvarenga leg. (1 ♀, DZUP 376156); Fry coll. (5 ♂, 11 ♀, BMNH); i.1966 (1 ♀, MHNH); *São Paulo*: Santos, Fry coll. (4 ♂, 9 ♀, BMNH); *idem*, Ilha de Santo Amaro, 11.iv.1912, G.E. Bryant (1 ♂, BMNH); *idem*, 21.iv.1912 (1 ♀, BMNH); Caraguatatuba (Res. Flor. 40 m), 2.iv.1962, Martins, Reichardt & Silva col. (4 ♂, 2 ♀, MZSP); *idem*, Exp. Dep. Zool. col (1 ♂, MZSP); *idem*, 22.v-1.vi.1962, Exp. Dep. Zool. col (6 ♂, 2 ♀, MZSP); Caraguatuatuba, praia Massaguaçu, 14.vii.1956, Exp. Dep. Zool. col (1 ♀, MZSP); Ubatuba, 14.ii.1968 (1 ♂, MZSP); Ilhabela, ii.1953 (1 ♀, MZSP); Bertioga, praia de Itaguapé, vii.1961, J. Lane col. (1 ♀, MZSP); Bertioga, 23°51'19"S, 46°08'21", 14.x.2008, F. Fernandes & F. Frieiro-Costa (1 ♀, MZSP); Bertioga Parque Estadual Restinga de Berioga, fazenda Içassu, 23°45'06"S, 46°03'09"W, 7.iv.2013, Biffi, G., Ide, G. & Fernandes, F.R. col. (2 ♂, MZSP); Cubatão,

rio Quilombo, 23°51'27"S, 46°20'36"W, 15.x.2008, F. Fernandes & F. Frieiro-Costa col. (1 ♀, MZSP); Cubatão, 6.i.1957 (1 ♀, MZSP); Salesópolis, Estação Biológica de Boraceia, 16-18.iv.1962, Reichardt col. (1 ♀, MZSP); Iporanga, Reserva Betary, 24°35'21"S, 48°37'44"W, 17-19.v.2013, Biffi, G. & Ide, G. col. (1 ♀, MZSP); "São Paulo" (2 ♂, 1 ♀, MNHN; 1 ♀, BMNH; 1 ♀ NMB); *idem*, coll. G. (2 ♂, MNHN); *Paraná*: Curitiba, 12.iv.1964, C.E. & E.S. Ross (1 ♂, NMB); Antonina, 20.i.1966, Marinoni & Azevedo leg. (1 ♂, 1 ♀, DZUP 376151–376152); *Santa Catarina*: Blumenau (1 ♀, MNHN); Nova Bremen [Dalbergia] (1 ♀, NMB); Rio Vermelho [Florianópolis], Dirings (1 ♀, MZSP); Joinville, xii.1954, Dirings (1 ♀, MZSP); "Santa Catarina" (2 ♀, BMNH) ; "Brasil" (1 ♀, MNHN); ARGENTINA. *Misiones*: C. Bruch (1 ♀, MNHN); "Argentina", coll. Rich. Hicker (1 ♂, MNHN; 1 ♂, 1 ♀, NMB).

Redescrição: Coloração muito variável (Fig. 39). Cabeça predominantemente preta, amarelo-testácea na base das antenas, genas e base das mandíbulas; ápice das mandíbulas marrom-claras a marrom-escuras; fronte e clípeo às vezes marrom-claros; palpos maxilares e labiais marrom-claros, mais escuros nos palpômeros distais; antenas marrom-escuras; pronoto geralmente amarelo nas margens laterais, alaranjado entre as carenas longitudinais e com duas manchas pretas nas margens anterior e posterior; às vezes as manchas pretas se encontram formando uma faixa longitudinal; élitros bege-acinzentado a totalmente marrom-escuros, geralmente com faixas laterais amarelas a castanhas estendendo-se até o quarto apical; às vezes, faixas amarelas também nas suturas elitrais; em espécimes menos pigmentadas as faixas longitudinais encontram-se no meio dos

élitros; tórax, pernas e abdômen marrom-escuros, amarelo na base dos trocânteres e margem distal dos ventritos I–VI.

Macho (Fig. 49): *antenas* (Fig. 67) levemente achatadas e serradas do antenômero IV a X; antenômero XI oblongo. *Pronoto* (Fig. 84) 1,1 vezes mais largo que longo, mais largo medianamente; margens laterais ligeiramente arredondadas; margem e ângulos anteriores amplamente arredondados; carenas longitudinais bem marcadas, paralelas; um par de elevações arredondadas entre as carenas longitudinais. *Élitros* longos e paralelos, 2,4 vezes mais longos do que largos, 1,5 vezes mais largo que o pronoto; ápices com margens externas amplamente arredondadas e margens internas levemente arredondadas. *Edeago* (Fig. 102): parâmero esquerdo muito longo e estreito, ligeiramente entumecido próximo à base, ápice ligeiramente acuminado; cerdas ao longo de toda a face interna; parâmero direito curto, metade do tamanho do parâmero esquerdo; muito achatado e torcido longitudinalmente, cerdas finas na margem interna.

Fêmea (Fig. 59): maior que o macho, cabeça mais estreita e mais alongada, pouco estreitada atrás dos olhos; olhos menos proeminentes; antenas (Fig. 76) mais robustas, mais achatada e com antenômeros mais fortemente serrados; antenômero XI com ápice truncado; pronoto (Fig. 94) subquadrado, margens laterais menos arredondadas, 1,2 vezes mais largo que longo; élitros levemente arredondados lateralmente, 2,1 vezes mais longos que largos; coxitos (Fig. 111): base alongada, margem apical interna tão longa quanto a externa; estilos oblongos, densamente setosos.

Comprimento: 5,5 – 8,5 mm.

Distribuição: Brasil (Pernambuco, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina) e Argentina (Misiones) (Fig. 115).

Dados biológicos: Os exemplares de Bertioga (São Paulo) foram coletados em inflorescências de *Mikania* sp. (Asteraceae).

Discussão: Espécie distinta das demais pelo tamanho do corpo reduzido, coloração e forma das antenas, pronoto e coxitos.

***Microdaiphron batasitensis* (Pic, 1926)**

(Figs. 30, 40, 50, 68, 85, 103)

Daiphron (*Microdaiphron*) *batasitense* Pic, 1926: 36; Delkeskamp 1939: 311.

Daiphron batasitense; Blackwelder 1945: 374.

Microdaiphron batasitense; Delkeskamp 1977: 463.

Material tipo: LECTÓTIPO (designação presente): ♂, BRASIL: Ceará, Serra do Baturité, Gounelle, i.1898 (MNHN) (Fig. 30).

Material adicional: BRASIL. Ceará: Serra do Baturité, Gounelle, i.1898 (1 ♂, MNHN).

Redescrição: Coloração (Fig. 40): cabeça, antenas, lábio e maxilas pretos; genas, bases das antenas e das mandíbulas amarelas; pronoto amarelo, alaranjado medianamente com manchas pretas próximas às margens anterior e posterior encontrando-se medianamente; élitros totalmente pretos ou com pequenas manchas umerais amarelas; pernas, tórax e abdômen marrom-escuros a pretos; margem posterior dos ventritos amarela.

Machos (Fig. 50): *antenas* (Fig. 68) com antenômeros levemente achatados e serrados; *pronoto* (Fig. 85) 1,1 vezes mais largo que longo, mais largo medianamente; margens laterais levemente sinuosas, com uma constrição na metade basal; ângulos anteriores

arredondados; carenas longitudinais paralelas. *Élitros* longos e paralelos, ligeiramente estreitados medianamente, 2,5 vezes mais longos que largos, 1,4 vezes mais largos que o pronoto; ápices com margens externas amplamente arredondadas e margens internas levemente arredondadas. *Edeago* (Fig. 103): parâmero esquerdo longo e estreito, levemente curvado ventralmente; levemente alargado na metade basal e com ápice agudo curvado internamente; margem interna com longas cerdas; parâmero direito curvado ventralmente, mais curto que o parâmero esquerdo, com ápice mais alargado afinando-se abruptamente; margem interna coberta por longas cerdas; base do parâmero membranosa; tégmen liso, tubular, amplamente separado pelo lobo médio ventralmente; lobo médio liso, robusto e parcialmente fundido ao tégmen na base; ápice estreito, fortemente torcido e voltado ventralmente; ápice do lobo médio com uma apófise triangular.

Fêmea: desconhecida

Comprimento: 6,5 mm.

Distribuição: Brasil (Ceará) (Fig. 115).

Discussão: Um dos espécimes foi etiquetado por Pic como "*miconotatus* Pic sp. près"/v. *miconotatus* Pic". Refere-se, provavelmente, a *Daiphron miconotaticeps* Pic, 1934 (= *Microdaiphron pauloensis* (Pic, 1926) **sin. nov.**). *Microdaiphron batasitensis* difere de *M. pauloensis* pelo comprimento e forma dos antenômeros dos machos.

***Microdaiphron brevehumeralis* Pic, 1938**

(Figs. 31, 41, 51, 86, 104)

Microdaiphron brevehumeralis Pic, 1938: 159.

Daiphron brevehumeralis; Blackwelder 1945: 374.

Material tipo: LECTÓTIPO (designação presente): ♂, "Amazones" (MNHN) (Fig. 31).

Redescrição: Lectótipo. Coloração (Fig. 41): cabeça predominantemente preta; amarelo-testácea na base das antenas, genas e base das mandíbulas; ápice das mandíbulas marrom-claro; fronte e clipeo marrom-escuros; palpos maxilares e labiais marrom-claros, mais escuros nos palpômeros distais; dois primeiros antenômeros marrom-escuros, os demais foram perdidos; pronoto amarelo-testáceo com duas manchas escuras, anterior e posterior, mal delimitadas; élitros marrom-escuros opacos, apenas com pequenas manchas alaranjadas nos úmeros; pernas, tórax e abdômen marrom-claros a marrom-escuros.

Macho (Fig. 51): *antenas* desconhecidas. *Pronoto* (Fig. 86) 1,2 vezes mais largo que longo, com margens laterais arredondadas, mais largo medianamente; ângulos anteriores amplamente arredondados; carenas laterais pouco marcadas, levemente divergentes posteriormente e convergentes anteriormente. *Élitros* longos e paralelos, 2,3 vezes mais longos que largos, 1,3 vezes mais largos que o pronoto; ápices com margens externas amplamente arredondadas e margens internas levemente arredondadas. *Edeago* (Fig. 104): parâmero esquerdo longo e estreito, levemente curvado ventralmente; levemente alargado na metade basal e com ápice agudo curvado internamente; margem interna com longas cerdas; parâmero direito curvado ventralmente, mais curto que o parâmero esquerdo, com ápice mais estreito; margem interna coberta por longas cerdas; base do parâmero membranosa; tégmen liso, tubular, amplamente separado pelo lobo médio ventralmente; lobo médio liso, robusto e parcialmente fundido ao tégmen na base; ápice

estreito, fortemente torcido e voltado ventralmente; ápice do lobo médio com uma apófise triangular.

Fêmea: desconhecida.

Comprimento: 5,5 mm.

Distribuição: "Amazones" (provavelmente Brasil).

Discussão: Difere das demais espécies pelo tamanho do corpo reduzido e forma do pronoto.

Espécie excluída de *Microdaiphron*

***Malthesis bicoloricornis* (Pic, 1947) nov. comb.**

Microdaiphron bicoloricorne Pic, 1947: 10; Delkeskamp 1977: 463; Constantin & Chaboo 2016: 200.

Material tipo: LECTÓTIPO (designação presente): ♂, PERU: Marcapata (MNHN) (Fig. 116).

Discussão: difere de *Microdaiphron* pelo pronoto sem carenas longitudinais e com margem anterior muito arredondada.

Nome novo

Pic (1947) propôs o subgênero *Championellum* para *Daiphron proteum* Gorham, 1881 e diversas variedades com status de subespécie (ICZN 1999, Art. 45.6.4), entre elas

"v. *atripenne* Pic". As variedades novas foram citadas como "v. n." (e.g. "v. n. *postnotatum*", "v. n. *prebasale*" etc) enquanto as já descritas foram citadas apenas como "v." (e.g. "v. *Hogei*", "v. *atripenne*"). Não havia uma variedade de *D. proteum* previamente descrita com o nome "*atripenne*", portanto Delkeskamp (1977) interpretou que "v. *atripenne* Pic" não se tratava de uma variedade nova, mas do rebaixamento de uma espécie já descrita, *Daiphron atripenne* Pic, 1934, para variedade de *D. proteum*. Como *D. atripenne* Pic, 1934 já possuía uma variedade (*D. atripenne* var. *bipartitum* Pic, 1934), ambas passaram a figurar como distintas variedades (i.e. subespécies) de *Daiphron (Championellum) proteum*: *D. (C.) proteum* var. *atripennis* (Pic, 1934) e *D. (C.) proteum* var. *bipartita* (Pic, 1934).

Dentre todos os exemplares de *Daiphron (Championellum) proteum* e de suas variedades na coleção de Pic não há nenhum exemplar etiquetado como "v. *atripenne*". Há, no entanto, *D. proteum* var. *nigripenne* (Pic, 1913), que não havia sido listada entre as variedades de *Daiphron (Championellum) proteum* por Pic (1947). A variedade citada por Pic (1947) como "*atripenne* Pic" [= asa preta] deve referir-se, portanto, a um lapso de "*nigripenne* (Pic)" [= asa preta] (*D. proteum* var. *nigripenne* (Pic, 1913)). Além disso, na descrição original de *D. atripenne*, Pic (1934) destacou sua particular coloração e forte escultura elitral, sendo improvável sua proposição como variedade de *D. proteum*, como interpretado por Delkeskamp (1977).

Portanto, o status de *D. atripenne* Pic, 1934 e de sua subespécie *D. atripenne* var. *bipartitum* Pic, 1934 são revalidados e distintos de *Daiphron (C.) proteum*. Além disso, *Daiphron atripenne* var. *bipartitum* Pic, 1934 é considerado sinônimo júnior de *D. atripenne* Pic, 1934.

Finalmente, *D. atripenne* Pic, 1934 é um homônimo primário de *Daiphron polemioides* var. *atripenne* Pic, 1927 e deve receber um nome novo (ICZN 1999, Art. 53).

***Daiphron unicostatum* nom. nov., status revalidado**

Nome novo para *Daiphron atripennis* Pic, 1934 (não *D. polemioides* var. *atripennis* Pic, 1927)

Daiphron atripenne Pic, 1934: 130; Delkeskamp 1939: 309; Blackwelder 1945: 374.

Daiphron (Championellum) proteum var. *atripennis*; Delkeskamp 1977: 463 [*altripennis*]; 1978: 491.

Daiphron atripenne var. *bipartitum* Pic, 1934: 130; Delkeskamp 1939: 309; Blackwelder 1945: 374.

Daiphron (Championellum) proteum var. *bipartita*; Delkeskamp 1977: 463 **syn. nov.**

Material tipo: *Daiphron atripenne*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: Minas Gerais (MNHN) (Fig. 117).; PARALECTÓTIPOS 2 ♀, 1 ♂, BRASIL: Minas Gerais (MNHN).

Daiphron atripenne var. *bipartitum*: LECTÓTIPO (designação presente): ♀, BRASIL: Minas Gerais (MNHN) (Fig. 118).; PARALECTÓTIPOS 1 ♀, 1 ♂, BRASIL: Minas Gerais (MNHN).

Material adicional: BRASIL. *Minas Gerais*: Vila Monte Verde, ix.1967, J. Halik col (1 ♂, 1 ♀, MZSP); *idem*, 17.ix.1971, J. Halik col (1 ♀, MZSP); *São Paulo*: Serra da Bocaina, 1500 m, xi.1965 (4 ♂, 1 ♀, NMB-Frey); 1600 m, S. J. Barreiros, xi.1967,

Alvarenga & Seabra cols. (4 ♀, DZUP); Campos do Jordão, xi.1936, J. Lane col. (1 ♀, MZSP).

Discussão: *Daiphron unicostatus* **nom. nov.** é provisoriamente alocado em *Daiphron*, com status de espécie revalidado, não sendo sinônimo nem subespécie de *D. (Championellum) proteum*.

Sumário da classificação de *Microdaiphron* e das mudanças taxonômicas propostas

Microdaiphron polemioides (Kirsch, 1889)

= *Microdaiphron polemioides* var. *obliteratus* (Pic, 1927) **sin. nov.**

= *Microdaiphron polemioides* var. *testaceipennis* Pic, 1947 **sin. nov.**

= *Microdaiphron polemioides* var. *reductus* (Pic, 1927) **sin. nov.**

= *Microdaiphron polemioides* var. *longelineatus* (Pic, 1927) **sin. nov.**

Microdaiphron implicitus (Erichson, 1847) **nov. comb.**

= *Microdaiphron polemioides* var. *divisus* (Pic, 1927) **sin. nov.**

= *Microdaiphron polemioides* var. *atripennis* (Pic, 1927) **sin. nov.**

Microdaiphron pauloensis (Pic, 1926)

= *Microdaiphron jatahyensis* (Pic, 1926) **sin. nov.**

= *Microdaiphron polemioides* var. *minasensis* (Pic, 1934) **sin. nov.**

= *Microdaiphron polemioides* var. *fasciatus* (Pic, 1934) **sin. nov.**

= *Microdaiphron pauloensis* var. *soltzi* Pic, 1947 **sin. nov.**

= *Microdaiphron piresensis* (Pic, 1926) **sin. nov.**

= *Microdaiphron pardoensis* (Pic, 1926) **sin. nov.**

= *Microdaiphron pauloensis* var. *prescutellaris* Pic, 1947 **sin. nov.**

= *Daiphron nigroapicalis* Pic, 1934 **sin. nov.**

= *Daiphron nigroapicalis* var. *lineaticollis* Pic, 1934 **sin. nov.**

= *Daiphron micronotaticeps* Pic, 1934 **sin. nov.**

Microdaiphron tapuruquara **sp. nov.**

Microdaiphron geodesicus **sp. nov.**

Microdaiphron guyanensis Constantin, 2016

Microdaiphron peruvianus Pic, 1938

= *Microdaiphron peruvianus* var. *boliviensis* Pic, 1938 **sin. nov.**

Microdaiphron mendesensis (Pic, 1926)

= *Microdaiphron mendesensis* var. *galeosensis* Pic, 1947 **sin. nov.**

= *Microdaiphron espiritensis* (Pic, 1926) **sin. nov.**

= *Microdaiphron espiritensis* var. *longesuturalis* Pic, 1947 **sin. nov.**

= *Microdaiphron rubricollis* Pic, 1947 **sin. nov.**

= *Microdaiphron rubricollis* var. *albofasciatus* Pic, 1947 **sin. nov.**

= *Microdaiphron externus* (Pic, 1926) **sin. nov.**

Microdaiphron batasitensis (Pic, 1926)

Microdaiphron brevehumeralis Pic, 1938

Malthesis bicoloricornis (Pic, 1947) **nov. comb.**

Daiphron unicostatus **nom. nov., status revalidado**

= *Daiphron atripennis* Pic, 1934 **nome preocupado**

= *Daiphron atripennis* var. *bipartitus* Pic, 1934 **syn. nov.**

Agradecimentos

Aos curadores que possibilitaram o acesso às suas coleções e emprestaram material essencial para esse estudo, principalmente Thierry Deuve, Azadeh Taghavian e Antoine Mantilleri (MNHN), Olaf Jaeger (MTKD), Bernd Jaeger (ZMHB), Matthias Borer, Eva Sprecher e Isabelle Zürcher (NMB). A Robert Constantin pelas sugestões e pelo envio de espécimes para estudo. A Sônia Casari e Antonio Santos-Silva pela discussão e comentários. A Daniela Bená pelas ilustrações de variação cromática. Este estudo foi financiado com verbas do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq 142074/2013-6) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 2013/08966-1; 2015/21273-0).

Figuras 1 – 8. Tipos primários das espécies e subespécies de *Microdaiphron*. **1.** *Daiphron polemioides* Kirsch, 1889. **2.** *D. polemioides* var. *obliteratum* Pic, 1927. **3.** *Microdaiphron polemioides* var. *testaceipenne* Pic, 1947. **4.** *D. polemioides* var. *reductum* Pic, 1927. **5.** *D. polemioides* var. *longilineatum* Pic, 1927. **6.** *Callianthia implicita* Erichson, 1847 [*M. implicitus* nov. comb.]. **7.** *D. polemioides* var. *divisum* Pic, 1927. **8.** *D. polemioides* var. *atripenne* Pic, 1927.

Figuras 9 – 20. Tipos primários das espécies e subespécies de *Microdaiphron*. **9.** *Daiphron* (*Microdaiphron*) *pauloense* Pic, 1926. **10.** *D.* (*M.*) *jatohyense* Pic, 1926. **11.** *D. polemioides* var. *minasense* Pic, 1934. **12.** *D. polemioides* var. *fasciatum* Pic, 1934. **13.** *M. pauloense* var. *soltzi* Pic, 1947. **14.** *D.* (*M.*) *piresense* Pic, 1926. **15.** *D.* (*M.*) *pardoense* Pic, 1926. **16.** *M. pauloense* var. *prescutellare* Pic, 1947. **17.** *D. nigroapicale* Pic, 1934. **18.** *D. nigroapicale* var. *lineaticolle* Pic, 1934. **19.** *D. micronotaticeps* Pic, 1934. **20.** *M. guyanensis* Constantin, 2016.

Figuras 21 – 31. Tipos primários das espécies e subespécies de *Microdaiphron*. 21. *M. peruvianum* Pic, 1938. 22. *M. peruvianum* var. *boliviense* Pic, 1938. 23. *Daiphron* (*Microdaiphron*) *mendesense* Pic, 1926. 24. *M. mendesense* var. *galeosense* Pic, 1947. 25. *D. (M.) espiritense* Pic, 1926. 26. *M. espiritense* var. *longesuturale* Pic, 1947. 27. *M. rubricolle* Pic, 1947. 28. *M. rubricolle* var. *albofasciatum* Pic, 1947. 29. *D. (M.) externe* Pic, 1926. 30. *D. (M.) batistense* Pic, 1926. 31. *M. brevehumerale* Pic, 1938.

32

33

34

Figuras 32 – 34. Variação cromática nas espécies de *Microdaiphron*. **32.** *M. polemioides*. **33.** *M. implicitus* nov. comb. **34.** *M. pauloensis*.

35

36

37

Figuras 35 – 37. Variação cromática nas espécies de *Microdaiphron*. **35.** *M. tapuruquara* **sp. nov.** **36.** *M. geodesicus* **sp. nov.** **37.** *M. guyanensis*.

38

39

40

41

Figuras 38 – 41. variação cromática nas espécies de *Microdaiphron*. **38.** *M. peruvianus*. **39.** *M. mendesensis* sp. nov. **40.** *M. batasitensis*. **41.** *M. brevehumeralis*.

Figuras 42 – 51. Machos das espécies de *Microdaiphron*, hábito dorsal. **42.** *Microdaiphron polemioides* (Kirsch, 1889). **43.** *M. implicitus* (Erichson, 1847) **nov. comb.** **44.** *M. pauloensis* (Pic, 1926). **45.** *M. tapuruquara* **sp. nov.** **46.** *M. geodesicus* **sp. nov.** **47.** *M. guyanensis* Constantin, 2016. **48.** *M. peruvianus* Pic, 1938. **49.** *M. mendesensis* (Pic, 1926). **50.** *M. batasitensis* (Pic, 1926). **51.** *M. brevehumeralis* Pic, 1938. Escalas = 1 mm.

Figuras 52 – 59. Fêmeas das espécies de *Microdaiphron*, hábito dorsal. **52.** *Microdaiphron polemioides* (Kirsch, 1889). **53.** *M. implicitus* (Erichson, 1847) **nov. comb.** **54.** *M. pauloensis* (Pic, 1926). **55.** *M. tapuruquara* **sp. nov.** **56.** *M. geodesicus* **sp. nov.** **57.** *M. guyanensis* Constantin, 2016. **58.** *M. peruvianus* Pic, 1938. **59.** *M. mendesensis* (Pic, 1926). Escalas = 1 mm.

Figuras 60 – 76. Antena direita das espécies de *Microdaiphron*. **60 – 68:** machos. **69 – 76:** fêmeas. **60, 69.** *Microdaiphron polemioides* (Kirsch, 1889). **61, 70.** *M. implicitus* (Erichson, 1847) **nov. comb.** **62, 71.** *M. pauloensis* (Pic, 1926). **63, 72.** *M. tapuruquara* **sp. nov.** **64, 73.** *M. geodesicus* **sp. nov.** **65, 74.** *M. guyanensis* Constantin, 2016. **66, 75.** *M. peruvianus* Pic, 1938. **67, 76.** *M. mendesensis* (Pic, 1926). **68.** *M. batasitensis* (Pic, 1926). Escala = 1 mm.

Figuras 77 – 86. Pronoto das espécies de *Microdaiphron*, machos, dorsal. **77.** *Microdaiphron polemioides* (Kirsch, 1889). **78.** *M. implicitus* (Erichson, 1847) **nov. comb.** **79.** *M. pauloensis* (Pic, 1926). **80.** *M. tapuruquara* **sp. nov.** **81.** *M. geodesicus* **sp. nov.** **82.** *M. guyanensis* Constantin, 2016. **83.** *M. peruvianus* Pic, 1938. **84.** *M. mendesensis* (Pic, 1926). **85.** *M. batasitensis* (Pic, 1926). **86.** *M. brevehumeralis* Pic, 1938. Escala = 0,2 mm.

Figuras 87 – 94. Pronoto das espécies de *Microdaiphron*, fêmeas, dorsal. **87.** *Microdaiphron polemioides* (Kirsch, 1889). **88.** *M. implicitus* (Erichson, 1847) **nov. comb.** **89.** *M. pauloensis* (Pic, 1926). **90.** *M. tapuruquara* **sp. nov.** **91.** *M. geodesicus* **sp. nov.** **92.** *M. guyanensis* Constantin, 2016. **93.** *M. peruvianus* Pic, 1938. **94.** *M. mendesensis* (Pic, 1926). Escala = 0,2 mm.

Figuras 95 – 104. Edeago das espécies de *Microdaiphron*, ventral. **95.** *Microdaiphron polemioides* (Kirsch, 1889). **96.** *M. implicitus* (Erichson, 1847) **nov. comb.** **97.** *M. pauloensis* (Pic, 1926). **98.** *M. tapuruquara* **sp. nov.** **99.** *M. geodesicus* **sp. nov.** **100.** *M. guyanensis* Constantin, 2016. **101.** *M. peruvianus* Pic, 1938. **102.** *M. mendesensis* (Pic, 1926). **103.** *M. batasitensis* (Pic, 1926). **104.** *M. brevehumeralis* Pic, 1938. Escalas = 0,5 mm.

Figuras 105 – 111. Coxito direito das espécies de *Microdaiphron*, ventral. **105.** *Microdaiphron polemioides* (Kirsch, 1889). **106.** *M. implicitus* (Erichson, 1847) **nov. comb.** **107.** *M. pauloensis* (Pic, 1926). **108.** *M. tapuruquara* **sp. nov.** **109.** *M. geodesicus* **sp. nov.** **110.** *M. peruvianus* Pic, 1938. **111.** *M. mendesensis* (Pic, 1926). Escalas = 0,2 mm.

112

114

Figuras 112 – 114. 112. Asa esquerda, *Microdaiphron mendesensis* (Pic, 1926). 113. Sétimo ventrito abdominal da fêmea, *M. mendesensis*. 114. Órgãos genitais femininos, *M. geodesicus* sp. nov., vista lateral. Abreviaturas: v = vagina, ov = oviduto, sp = espermateca, bc = bursa copulatrix, ag = glândula acessória. Escalas = 0,2 mm.

Figuras 115. Mapa de distribuição das espécies de *Microdaiphron* Pic, 1926, exceto *Microdaiphron brevehumeralis* Pic, 1938 ("Amazones").

Figuras 116 – 118. Lectótipos. **116.** *Microdaiphron bicoloricorne* Pic, 1947 [*Malthesis bicoloricornis* (Pic, 1947) **nov. comb.**]. **117.** *Daiphron atripenne* Pic, 1934 [*Daiphron unicostatus* **nom. nov.**]. **118.** *Daiphron atripenne* var. *bipartitum* Pic, 1934.

DISCUSSÃO GERAL

Discussão geral

Além de demonstrar as relações internas entre os táxons, filogenias baseadas em caracteres morfológicos podem servir como guias para se propor novas classificações taxonômicas por indicar caracteres que possam sustentar a proposição e redefinição dos gêneros.

A atual composição de gêneros de Chauliognathini é insuficiente para representar toda a diversidade morfológica encontrada na tribo. A tribo é composta atualmente por apenas seis gêneros e dois subgêneros válidos, muitos deles com definições triviais e alguns não são monofiléticos (Capítulo 2): *Chauliognathus* Hentz, 1830, *Chauliognathus (Meloicantharis)* Pic, 1915, *Malthesis* Motschulsky, 1853, *Daiphron* Gorham, 1881, *Daiphron (Championellum)* Pic, 1947, *Malthopterus* Motschulsky, 1853, *Psilorrhynchus* Gemminger & Harold, 1869 e *Microdaiphron* Pic, 1926. Mesmo se fossem grupos naturais, a quantidade de espécies de alguns dos gêneros (monotípicos a mais de 350 espécies) torna seu estudo pouco prático ou inviável. Por outro lado, gêneros ou subgêneros menores podem ser revisados, e suas espécies deixam de ser apenas nomes na literatura, como foi possível com *Psilorrhynchus* (Biffi 2017b) e *Microdaiphron* (Capítulo 3).

Apesar de não haver uma boa definição em alguns dos grandes clados, a filogenia de Chauliognathini (Capítulo 2) revelou alguns agrupamentos constantes, baseados em caracteres morfológicos robustos, principalmente entre as espécies atualmente classificadas em *Chauliognathus*.

Todos os demais gêneros surgem a partir de espécies de *Chauliognathus*, cuja definição pouco precisa abrange todas as espécies de Chauliognathini. Assim, as espécies de todos os gêneros poderiam ser classificadas em *Chauliognathus sensu latissimo*. Alternativamente,

propõe-se aqui que as espécies sejam redistribuídas entre os diversos agrupamentos recuperados na filogenia de Chauliognathini, que representam gêneros atualmente válidos, sinônimos ou novos gêneros (Fig. 1).

A seguir são apresentados alguns desses agrupamentos e seus status, diagnose e composição de espécies.

Propostas para uma nova classificação de Chauliognathini

Chauliognathus* Hentz, 1830 *strictu sensu

Espécie-tipo: *Telephorus pennsylvanicus* DeGeer, 1774, designação subsequente de Guérin-Meneville (1848) (não *C. marginata* Fabricius, 1775, como designado por Delkeskamp (1977)).

Status atual: válido, gênero-tipo de Chauliognathini.

Sinônimos: *Selenurus* Fairmaire, 1877, *Haplous* Fairmaire, 1885, *Xenismus* Waterhouse, 1878, *Callianthia* Dejean, 1833, *Cantharodema* Castelnau, 1840, *Phyllophagus* Gistel, 1834.

Chauliognathus é o maior gênero da tribo, com 445 espécies de formas muito variadas e ampla distribuição geográfica. As espécies atualmente classificadas em *Chauliognathus* distribuem-se do sul do Canadá ao sul da Argentina (exceto nas Antilhas), Austrália, Tasmânia e Papua-Nova Guiné. A diagnose de *Chauliognathus* é tão ampla e vaga que se pode dizer que suas espécies são agrupados pela falta de caracteres diagnósticos, em contraste com os outros gêneros, que apresentam pelo menos uma característica que os distinguem dos demais, mesmo que superficialmente. Soma-se a isso o fato de diversos gêneros terem sido sinonimizados a *Chauliognathus*, ampliando sua diagnose (Wittmer 1951, 1958, 1973).

Em uma redefinição de *Chauliognathus* devem ser incluídas no gênero as espécies que fazem parte do mesmo clado em que se encontra a espécie-tipo, *C. pennsylvanicus*. Assim, o gênero seria limitado a cerca de 16 espécies dos EUA (revisadas por Fender (1964a, 1964b, exceto *C. marginatus*) e América Central, caracterizadas por um lobo médio torcido e fortemente recurvado para a esquerda, parâmero esquerdo geniculado, pronoto com margens amplamente arqueadas, e último ventrito abdominal das fêmeas com um recorte profundo na margem posterior e com margens convergentes.

As demais espécies devem ser remanejadas entre os demais gêneros válidos e gêneros novos, e alguns dos sinônimos atuais de *Chauliognathus* devem ser revalidados.

***Selenurus* Fairmaire, 1877**

Espécie-tipo: *Selenurus luteopictus* Fairmaire, 1877 (monotipia).

Status atual: sinônimo de *Chauliognathus*.

Gênero descrito como “próximo de *Ichthyurus*”, incluía diversas espécies da Austrália e Tasmânia descritas até o início do século XX (Lea 1909, Delkeskamp 1977). Várias espécies foram transferidas para *Chauliognathus* (Wittmer 1951, 1953, 1961), incluindo a espécie-tipo, sinonimizando, portanto, os dois gêneros, embora em alguns trabalhos posteriores o gênero ainda fosse considerado como “provável sinônimo de *Chauliognathus*” (Wittmer 1963, Magis & Wittmer 1974).

O gênero deve ser revalidado, abrigando as espécies da Austrália e Tasmânia. É caracterizado pela sutura epistomal reta, região occipital convexa, pronoto com margens laterais pouco definidas e arredondadas anteriormente, parâmero esquerdo torcido longitudinalmente e parâmero direito fortemente direcionado para a direita.

“Grupo wareoensis”

Esse grupo abrange muitas espécies de *Chauliognathus* da Papua-Nova Guiné, para as quais há extensas revisões e chaves de identificação (Wittmer 1955, 1966).

As espécies desse grupo são semelhantes às de *Selenurus*. Diferem destas pela margem lateral do pronoto bem marcada e último ventrito abdominal da fêmea muito convexo com recorte muito amplo em forma de W.

As espécies desse grupo podem ser divididas em alguns subgrupos com base em conjuntos de caracteres, como pronoto subquadrado, antenas serradas e élitros com costas longitudinais paralelas (e.g. *Chauliognathus lycimimus* Wittmer, 1955, *C. testaceotinctus* Wittmer, 1955, *C. archboldi* Wittmer, 1955, *C. plicatipennis* Wittmer, 1955), olhos mais proeminentes, cabeça mais alongada, clipeo mais robusto, pronoto arredondado e élitros sem rugosidades (e.g. *C. procerus* Bourgeois, 1910, *C. wareoensis* Wittmer, 1956), e espécies com tubérculos no pronoto e úmeros (e.g. *C. gibbosus* Wittmer, 1956, *C. roseicollis* Wittmer, 1956, *C. blumi* Wittmer, 1997)

***Haplous* Fairmaire, 1885**

Espécie-tipo: *Haplous segmentarius* Fairmaire, 1885 (designação original).

Status atual: sinônimo de *Chauliognathus*.

Gênero criado por Fairmaire (1885) para duas espécies da Terra do Fogo (Argentina):

"Penúltimo tarsômero inteiro, não bilobado. Garras pequenas e simples. Último palpômero mais oval, obtuso. Élitros muito mais curtos que o abdômen, expondo os três últimos tergitos abdominais. Mas esse caráter não parece ter a importância que Lacordaire o deu, pois uma segunda espécie do Estreito

de Magalhães não pode ser separada genericamente pela simples diferença de comprimento dos élitros. A cabeça é como a de *Telephorus*, um pouco mais curta à frente; as antenas são inseridas da mesma maneira, e seu segundo antenômero é muito curto. O penúltimo tarsômero é amplamente e fortemente sulcado em cima, de forma que ele parece estar posicionado longitudinalmente, e pode parecer um pouco dividido, mas ele não é bilobado." (Fairmaire 1885, p. 47).

Os caracteres levantados por Fairmaire (1885) não são suficientes para diferenciá-lo dos demais Chauliognathini, e Wittmer (1973) o sinonimizou a *Chauliognathus*. O gênero deve ser revalidado e incluir espécies da patagônia chilena e argentina caracterizadas pelo lobo médio reto e com ápice agudo, parâmeros escavados na base, ventralmente, último ventrito abdominal dos machos alongado com uma incisão longitudinal na margem posterior e último ventrito da fêmea recobrimdo totalmente os coxitos e estilos.

Devem compor esse gênero espécies como *C. segmentarius*, *C. rubromarginatus* (Curtis, 1839), *C. sanguineocinctus* (Phillippi, 1861), *C. chilensis* (Guérin, 1830) e *C. variabilis* (Solier, 1849).

“Grupo atacamanus”

Grupo próximo dos *Haplous* e “grupo metallicus”, diferencia-se destes principalmente pelos caracteres únicos do edeago, como uma longa projeção do tégmen e um saco interno em forma de flagelo, caracteres não observados em nenhuma outra espécie de Chauliognathini estudada. A única espécie que deve compor esse grupo é *Chauliognathus atacamanus* Wittmer, 1961.

“Grupo matallicus”

Grupo composto por três espécies, *Chauliognathus metallicus* Pic, 1934 (Equador), *C. latemetallicus* Pic, 1942 (Peru) e uma espécie ainda não descrita (Peru). Todas têm em comum um brilho metálico dos élitros, esternito VIII dos machos dividido em duas longas abas, último ventrito das fêmeas globoso, com recorte na margem posterior dirigido dorsalmente, e edeago com lobo médio tubular, muito delgado, e não torcido e parâmetro direito muito longo apoiando-se sobre a lateral direita do lobo médio.

***Xenismus* Waterhouse, 1878**

Espécie-tipo: *Xenismus nigrolagiatus* Waterhouse, 1878 (monotipia).

Status atual: sinônimo de *Chauliognathus*.

Descrito por Waterhouse (1878) com características de *Telephorus*, embora com cabeça convexa, clipeo transverso, quatro vezes mais largo que longo e com margens anterior e posterior paralelas. Além da espécie-tipo, inclui também *Xenismus whymperi* Gorham, 1891. O gênero foi sinonimizado quando Wittmer (1958) transferiu a espécie-tipo para *Chauliognathus*, embora ainda fosse tratada como possível sinônimo de *Chauliognathus* (Magis & Wittmer 1974).

A espécie-tipo de *Xenismus* não foi incluída na filogenia de Chauliognathini (Capítulo 2), porém, ela é muito semelhante a algumas das espécies estudadas, entre as quais deve ser incluída.

O gênero deve ser revalidado e incluir espécies que têm pronoto mais largos que longos, submento curto, largo e pouco esclerotizado anteriormente e cabeça alargada em frente aos olhos.

Devem compor esse gênero diversas espécies da Colômbia, Equador, Peru e Bolívia, como *Xenismus nigroplagiatus* Waterhouse, 1878, *X. whymperi* Gorham, 1891, *Chauliognathus bogotensis* Pic, 1912, *C. dilaticollis* Pic, 1911, *C. aricanus* Pic, 1915 *C. tripartitus* Chevrolat, 1835, *C. semilimbatus* Pic, 1912 e *C. testaceiceps* Pic, 1915.

"Grupo flavipes"

Grupo formado por muitas espécies de coloração semelhante, geralmente amarela e preta. Foi chamado por Machado & Araújo (2001) de "padrão amarelo-preto" e por Wittmer (1977) de "grupo *flavipes*" ou "grupo *fallax*". As espécies *C. flavipes* (Fabricius, 1781) e seu sinônimo *C. fallax* (Germar, 1823) foram recentemente revisadas e 25 sinônimos foram propostos (Biffi 2016). Espera-se que, com uma revisão do grupo, muitos dos táxons que o compõe atualmente (50 táxons, entre espécies e subespécies) sejam sinonimizados.

O grupo caracteriza-se principalmente pelo pronoto mais largo que longo, com ângulos posteriores retos, último ventrito abdominal da fêmea com uma impressão na margem distal, parâmero direito inteiro, sem divisão, e tégmen com uma pequena projeção ventral ao lado da base do parâmero esquerdo.

***Phyllophagus* Gistel, 1834**

Espécie-tipo: *Telephorus xanthomelas* Perty, 1830 (monotipia).

Status atual: sinônimo de *Chauliognathus*.

Bousquet & Bouchard (2017) reconheceram que a validade da espécie incluída nesse gênero por Gistel (1834), tornando *Phyllophagus* um nome disponível. O grupo que inclui a espécie-tipo, atualmente *Chauliognathus xanthomelas* (Perty, 1830), é composto por cerca de

120 espécies e subespécies, porém o estudo preliminar dos exemplares-tipo de todos os táxons indica que o número de espécies válidas deve ser de 50.

As espécies desse grupo são semelhante às do "grupo flavipes" e diferem pela forma do último ventrito abdominal das fêmeas profundamente recortado, dividindo-se em duas grandes abas, e o parâmero direito apresenta uma projeção na margem externa. Além disso, os machos geralmente apresentam pequenos espinhos na superfície dorsal dos élitros e fêmures médios e posteriores intumescidos. Em algumas espécies observa-se um notável dimorfismo sexual, em que os élitros dos machos são muito expandidos lateralmente, enquanto nas fêmeas eles são paralelos ao corpo a levemente arqueados, como em *Chauliognathus spinipennis* Pic, 1915 e *C. expansus* Waterhouse, 1878.

"Grupo janeirensis"

Diversas espécies do sudeste do Brasil devem fazer parte desse grupo, caracterizado pelos élitros não recobrimo completamente o abdômen, pronoto trapezoidal, lobo médio não recurvado à esquerda, parâmero direito expandido externamente e último ventrito abdominal da fêmea com margem posterior arredondada e um recorte muito amplo e profundo.

Fazem parte desse grupo *Chauliognathus janeirensis* Pic, 1915, *C. luteomaculatus* Pic, 1915, *C. angustefasciatus* Pic, 1915, e algumas espécies ainda não descritas da Mata Atlântica

"Grupo forestierensis"

As espécies desse grupo caracterizam-se pelo terceiro antenômero muito curto, antenômeros IV–XI alongados, cabeça convergente atrás dos olhos, olhos proeminentes e pronoto mais longo que largo. Machos têm edeago típico, com lobo médio robusto, amplamente

separando os parâmeros, orifício apical muito amplo, sem apófise distal, parâmero direito com uma projeção na margem interna e parâmero esquerdo com ápice recurvado, em forma de gancho.

Algumas espécies desse grupo da Guiana Francesa e norte da Amazônia foram revisadas por Constantin (2016), como *Chauliognathus forestierensis* Pic, 1930 e *C. kouraensis* Pic, 1934.

"Grupo longipennis"

Como nas espécies do "grupo forestierensis", a cabeça das espécies desse grupo é convergente atrás dos olhos, olhos proeminentes e terceiro antenômero curto. Difere daquele pelas genas mais curtas, lobo médio estreito, último ventrito abdominal das fêmeas sinuoso com uma impressão mediana.

Devem compor esse grupo algumas espécies do sudeste do Brasil, como *C. longipennis* Pic, 1915 e *C. ocularis* Pic, 1928.

"Grupo flavolineatus"

Grupo característico pelas genas muito alongadas em frente aos olhos e pronoto trapezoidal, mais longo que largo. Em *Psilorrhynchus* as genas também são alongadas, mas o pronoto é mais largo que longo. Outras diferenças marcantes estão no edeago e último ventrito das fêmeas.

Este grupo deve ser composto por espécies atualmente classificadas em *Chauliognathus* e *Daiphron*, como *C. flavolineatus* Pic, 1947, *C. longiceps* Pic, 1947, *C. corumbanus* Pic, 1928, *Daiphron subdepressum* Pic, 1924, *D. unifasciatum* Pic, 1924. Constantin (2016) revisou algumas espécies que compõem esse grupo da Guiana Francesa e norte da Amazônia.

"Grupo gracilis"

Os membros deste grupo têm em comum um lobo médio pouco robusto, um pouco achatado dorso-ventralmente e com uma apófise distal chata, larga e arredondada. Machos e fêmeas apresentam dimorfismo sexual. Machos têm as antenas mais longas e antenômeros mais largos, meso- e metafêmur ligeiramente intumescidos, e cabeça mais robusta que nas fêmeas. Fêmeas apresentam o último ventrito abdominal com um recorte liriforme típico.

Devem fazer parte desse grupo as espécies *Chauliognathus gracilis* Blanchard, 1844, *C. infrahumeralis*, Pic, 1925, *C. scriptus* (Germar, 1823), *C. sulcaticollis* Blanchard, 1844, *C. luteosuturalis* Pic, 1930 e *C. lajoyei* Pic, 1915, além de espécies ainda não descritas.

***Malthopterus* Motschulsky, 1853**

Espécie-tipo: *Malthopterus pallidus* Motschulsky, 1853 (monotipia).

Status atual: válido.

A classificação de *M. pallidus* é incerta desde sua publicação. Motschulsky (1853) descreveu o gênero entre os Malthininae. Com base apenas na descrição original ela foi classificada sempre como *incertae sedis* entre os Cantharidae (Lacordaire 1857), Chauliognathinae (Wittmer 1963) e Chauliognathini (Magis & Wittmer 1974, Delkeskamp 1977). A descrição fornecida por Motschulsky (1853) não era suficiente nem para a identificação da espécie nem para classificá-la com segurança em qualquer tribo, e é provável que nenhum autor tenha tido acesso aos exemplares-tipo. Estes foram localizados no museu de Moscou, recebidos para estudo, e demonstrou-se pertencer de fato a Chauliognathini (Biffi 2012).

Os dois exemplares-tipos, da Colômbia, são idênticos a espécimes da Guiana Francesa estudados por Constantin (2016) identificados como *Chauliognathus subsericeus* Pic, 1937 e tratados aqui como sinônimos.

O estudo e dissecação de espécimes machos e fêmeas revelou que *Malthopterus pallidus* pertence a um grupo de espécies descritas em *Chauliognathus* e agrupadas por Wittmer (1977) como “grupo *sulphureus*” e “grupo *pallidus*” (de *Chauliognathus pallidus*, não *Malthopterus pallidus*).

Esses grupos de espécies caracterizam-se principalmente pelo edeago, cujo lobo médio apresenta uma pequena projeção cuticular digitiforme na parede esquerda do lobo médio, adjacente à “quilha” formada da torção do lobo médio. Além disso, o último ventrito abdominal das fêmeas e a forma do pronoto são característicos do grupo.

Sugere-se, portanto, que diversas espécies da Amazônia pertencentes a tais grupos sejam transferidas para *Malthopterus*, que deve passar a contar com mais de 20 espécies.

***Microdaiphron* Pic, 1926**

Espécie-tipo: *Daiphron polemioies* Kirsch, 1889 (designação subsequente de Delkeskamp (1977)).

Status atual: válido.

Descrito originalmente como subgênero de *Daiphron*. Reunia 13 espécies e 14 subespécies (variedades) agrupadas principalmente pela forma do pronoto, com carenas longitudinais, e pelas antenas serradas. No capítulo 3 é apresentada a revisão desse gênero, que conta agora com 10 espécies válidas, distribuídas da Colômbia ao norte da Argentina.

***Psilorrhynchus* Gemminger & Harold, 1869**

Espécie-tipo: *Psilorrhynchus bifasciatus* Blanchard, 1844 (monotipia).

Status atual: válido.

Sinônimo: *Psilorrhynchus* Blanchard, 1844.

Gênero revisado recentemente (Biffi 2017), conta com apenas duas espécies de ampla distribuição na América do Sul. Caracteriza-se pelas genas alongadas, élitros trapezoidais, mais largos que longos, pela forma típica do último ventrito abdominal das fêmeas e edeago dos machos.

***Daiphron* Gorham, 1881**

Espécie-tipo: *Daiphron lyciforme* Gorham, 1881 (designação subsequente de Delkeskamp (1977)).

Status atual: válido.

Gorham (1881) descreveu esse gênero para quatro espécies da América Central com forma e padrão de coloração que lembra algumas espécies da família Lycidae. Todas as espécies possuem antenas fortemente serradas e eram divididas em dois subgrupos: I, três espécies com élitros alargados posteriormente e II, uma espécie com élitros paralelos (*Daiphron proteum* Gorham, 1881). Pic (1947) propôs a separação da espécie do grupo II em um novo subgênero *Daiphron* (*Championellum*), permanecendo em *Daiphron* apenas as espécies do grupo I. A notação “*Daiphron* (*Daiphron*)” para o subgênero, porém, nunca foi usada por nenhum autor, assim como “*Chauliognathus* (*Chauliognathus*)”.

Muitas espécies da América do Sul foram descritas por Pic com base nessas mesmas características. Porém, os caracteres diagnósticos elencados para *Daiphron*, que remetem aos

Lycidae – antenas serradas, élitros alargados e coloração aposemática, geralmente amarela e preta – surgiram diversas vezes em besouros de diversas famílias envolvidos em complexos miméticos (Nascimento 2009). Essas características surgiram diversas vezes inclusive entre os Chauliognathini, como demonstrado no capítulo 2.

Algumas das espécies de *Daiphron* já foram transferidas para *Microdaiphron* (Capítulo 3), e é provável que poucas espécies pertençam de fato a *Daiphron*. A amostragem empregada na filogenia não é suficiente para indicar quais espécies devam permanecer no gênero.

Os gêneros *Malthesis*, *Callianthia*, *Cantharodema*, *Chauliognathus* (*Meloicantharis*) e *Daiphron* (*Championellum*)

A filogenia de Chauliognathini (Capítulo 2) agrupou em um grande clado diversas espécies, incluindo as espécies-tipo de vários gêneros e subgêneros, como *Malthesis*, *Microdaiphron*, *Chauliognathus* (*Meloicantharis*) e *Daiphron* (*Championellum*), além de diversas espécies atualmente classificadas em *Chauliognathus*.

A amostragem de espécies de *Malthesis* não é suficiente para definir seu posicionamento preciso e as espécies que devem compor o gênero. A espécie-tipo do gênero, *M. ater*, está incluída nesse grupo de espécies, enquanto outras espécies devem ser transferidas para outros gêneros (e.g. *M. reductipennis* Pic, 1927).

Todas as espécies que compõem esse grande clado têm em comum uma grande similaridade no edeago e último ventrito abdominal das fêmeas, principais caracteres diagnósticos dos gêneros e espécies de Chauliognathini.

Outra espécie incluída nesse grupo é *Chauliognathus marginatus*, espécie-tipo dos gêneros *Callianthia* Dejean, 1833 e *Cantharodema* Castelnau, 1840, atualmente sinonimizados a *Chauliognathus*. Com uma nova definição de gêneros desse grupo, *Callianthia* pode ser revalidado como gênero distinto de *Malthesis* ou como seu sinônimo sênior.

Com base nos resultados obtidos neste estudo, não é possível apresentar uma definição para esses gêneros e sua relação com os demais gêneros e subgêneros. Para isso, é necessária uma amostragem maior de espécies e levantamento de novos caracteres ou diferentes abordagens de codificação.

A seguir é apresentado um breve histórico taxonômico dos gêneros e subgêneros incluídos no grande grupo em questão.

***Malthesis* Motschulsky, 1853**

Espécie-tipo: *Malthesis ater* Motschulsky, 1853 (monotípia).

Status atual: válido.

O gênero foi descrito por Motschulsky (1853) para a única espécie *M. ater*, da Colômbia. Como ocorreu com *Malthopterus*, a classificação do gênero permaneceu incerta por anos. Com base apenas na descrição original, Lacordaire (1857) classificou o gênero como *incertae sedis* em Cantharidae. A descrição de novas espécies da Colômbia por Kirsch (1865, 1870) possibilitou que o gênero fosse reconhecido por outros autores e novas espécies adicionadas posteriormente (Pic 1926a, 1934).

Pic (1926a) apresentou uma chave de identificação para novas espécies de *Malthesis* semelhantes a *Chauliognathus flavomarginatus* Champion, 1914 e que tinham em comum: "cabeça grande retraída posteriormente com olhos salientes, élitros atenuados e um pouco

deiscentes, ultrapassados pelas asas, um protórax subquadrado, um pouco mais longo que largo, pernas longas, um aspecto fosco e ápice do abdômen cupuliforme nos machos".

Wittmer (1963) e Magis & Wittmer (1974) consideravam *Malthesis* como um provável sinônimo de *Chauliognathus*.

***Callianthia* Dejean, 1833**

Espécie-tipo: *Cantharis marginata* Fabricius, 1775 (designação subsequente de Hope (1840)).

Status atual: sinônimo de *Chauliognathus*.

Callianthia foi proposto no segundo catálogo de Dejean (1833) para espécies de Cantharidae do Novo Mundo. Não foram apresentados caracteres diagnósticos para distingui-lo e a maior parte das espécies nele incluídas são *nomina nuda*. O gênero é considerado válido porque nele foram incluídas algumas espécies válidas (Bouchard & Bousquet 2013). Não se sabe a que espécies os *nomina nuda* de Dejean (1833) correspondem, mas a partir das espécies válidas elencadas em *Callianthia*, é possível supor que esse gênero corresponda ao que hoje se classifica como *Chauliognathus*.

A espécie-tipo do gênero é *Cantharis marginata*, designado por Hope (1840). Delkeskamp (1977) designou a mesma espécie como espécie-tipo de *Chauliognathus*, tornando os dois gêneros sinônimos objetivos. A espécie-tipo de *Chauliognathus*, no entanto, já havia sido designada por Guérin-Meneville (1848) como *Telephorus pennsylvanicus* DeGeer, 1774.

Portanto, os gêneros não são sinônimos objetivos e *Callianthia* pode eventualmente ser revalidado.

***Cantharodema* Castelnau, 1840.**

Espécie-tipo: *Cantharodema marginipennis* Castelnau, 1840 (monotipia).

Status atual: sinônimo de *Chauliognathus*.

Castelnau (1840) descreveu o gênero e incluiu uma única espécie, *Cantharodema marginipennis*, cuja identidade é discutida. Leng (1920) listou a espécie como possível sinônimo de uma espécie de *Malthodes* (Malthininae). Delkeskamp (1977) classificou-a como uma provável variedade (sinônimo) de *Chauliognathus marginatus*. Como Delkeskamp (1977) designara *C. marginatus* com espécie-tipo de *Chauliognathus*, consequentemente, os gêneros seriam sinônimos objetivos. Tendo em vista que *C. marginatus* não é a espécie-tipo de *Chauliognathus*, mas de *Callianthia*, *Callianthia* e *Cantharodema* seriam, portanto, sinônimos objetivos.

O status de *Cantharodema* pode vir a ser alterado se constatado que *C. marginipennis* não é sinônimo de *Chauliognathus marginatus*.

***Chauliognathus* (*Meloicantharis*) Pic, 1915**

Espécie-tipo: *Chauliognathus rufohumeralis* Pic, 1915 (designação original).

Status atual: subgênero de *Chauliognathus*.

Pic (1915) propôs o subgênero *Chauliognathus* (*Meloicantharis*) para duas espécies (provavelmente sinônimos) pela "singular" estrutura dos élitros, deiscentes e muito mais curtos que o abdômen. No entanto, essa diagnose é semelhante à apresentada para *Malthesis* (1926a). *Chauliognathus* (*Meloicantharis*) difere de *Malthesis* pela cabeça menos robusta e pronoto subquadrado, sem margens laterais sinuosas.

Daiphron (Championellum) Pic, 1947

Espécie-tipo: *Daiphron proteum* Gorham, 1881 (monotipia).

Status atual: subgênero de *Daiphron*.

Gorham (1881) propôs o gênero *Daiphron* com duas seções distintas pela forma dos élitros — expandidos posteriormente ou paralelos. No segundo grupo incluiu apenas a espécie *Daiphron proteum*.

Champion (1914) sinonimizou a segunda seção a *Chauliognathus* e apresentou uma chave de identificação para as 5 variedades cromátidas da espécie *Chauliognathus proteus* (Gorham, 1881).

Diversas novas variedades cromáticas foram descritas por Pic (1913, 1934, 1947). Para Pic (1947), os caracteres gerais apresentados por Champion (1914) para separar esta espécie das demais de *Daiphron* e *Chauliognathus* são suficientes para a criação do novo subgênero *Daiphron (Championellum)*.

A única espécie do gênero, agora chamada de *Daiphron (Championellum) proteum*, conta atualmente com 17 variedades cromáticas com status de subespécie. Destas, duas foram sinonimizadas e elevadas a status de espécie válida (Capítulo 3). Com uma revisão da espécie e de suas variedades espera-se que novos sinônimos, combinações e status sejam propostos.

Figura 1. Propostas de agrupamentos de Chauliognathini.

Resumo

A subfamília Chauliognathinae Champion, 1914 é dividida em duas tribos: Chauliognathini LeConte, 1861 e Ichthyurini Champion, 1915. Na classificação de Miskimen (1961) Chauliognathini é formada por espécies que possuem élitros longos, recobrando totalmente ou a maior parte do abdômen, enquanto nas espécies de Ichthyurini os élitros são muito curtos, expondo as asas e os tergitos abdominais. Em uma classificação alternativa, Magis & Wittmer (1974) propõem que as tribos sejam definidas principalmente com base em caracteres dos abdomens e genitálias dos machos. Nessa proposta, parte dos gêneros de Ichthyurini foram transferidos para Chauliognathini. No entanto, uma análise cladística com o objetivo de testar a monofilia de Chauliognathini *sensu* Magis & Wittmer indicou que este não é monofilético, recuperando os grupos conforme a proposta de Miskimen (Biffi 2012). A classificação dos gêneros de Ichthyurini está relativamente bem resolvida, com quase todos os gêneros revisados. Por outro lado, a taxonomia de Chauliognathini é caótica, com poucos gêneros que não representam suficientemente a grande diversidade morfológica do grupo. As cerca de 900 espécies e subespécies estão alocadas principalmente em um único gênero, *Chauliognathus* Hentz, 1830, cuja definição pouco precisa abrange todas as espécies de Chauliognathini. É apresentada uma nova proposta de homologias para os caracteres do edeago da subfamília Chauliognathinae, principal estrutura utilizada por alguns autores para delimitar as tribos e gêneros. Em seguida, é proposta uma análise cladística da tribo Chauliognathini com o objetivo de elucidar o posicionamento filogenético de suas espécies e apresentar caracteres que possam sustentar uma nova classificação dos gêneros. Foram amostradas espécies representantes da grande diversidade morfológica e da ampla distribuição geográfica, incluindo as espécies-tipo de todos os gêneros e subgêneros. Os resultados confirmam a monofilia de Chauliognathini e Ichthyurini como grupos-irmãos, conforme a proposta de Miskimen (1961). São discutidas as possibilidades de redefinição ou proposição de novos gêneros, com a redistribuição das espécies. Por fim, como um primeiro passo nos futuros trabalhos de revisões dos gêneros da tribo, é apresentada uma revisão taxonômica de *Microdaiphron* Pic, 1926. Dez espécies são reconhecidas como válidas, sendo duas novas, e 23 espécies ou subespécies são propostos como sinônimos. São apresentadas redescrições, ilustrações e um mapa de distribuição para todas as espécies. **Palavras-chave:** Sistemática, taxonomia, morfologia.

Abstract

The subfamily Chauliognathini Champion, 1914 is composed of two tribes: Chauliognathini LeConte, 1861 e Ichthyurini Champion, 1915. In Miskimen's (1961) classification the species of each tribe differ in terms of the length of elytra, which may be long, covering the abdomen (Chauliognathini) or very short, exposing the wings and abdominal tergites (Ichthyurini). Alternatively, Magis & Wittmer (1974) proposed that the tribes should be defined based on characters of the abdomen and genitalia of males. In this proposal, part of the Ichthyurini genera were transferred to Chauliognathini. However, a cladistic analysis conducted in order to test the monophyly of Chauliognathini *sensu* Magis & Wittmer indicated that the group is not monophyletic, recovering the groups according to Miskimen's proposal (Biffi 2012). The classification of the genera in Ichthyurini is reliable, with taxonomic revisions available for most of them. However, the taxonomy of Chauliognathini is chaotic, with few genera that do not represent the group's morphological diversity accordingly. The approximately 900 species and subspecies are mainly allocated in a single genus, *Chauliognathus* Hentz, 1830, whose precise definition covers all the species of Chauliognathini. A new proposal of homologies for the aedeagus of Chauliognathinae is presented. This is the main structure used by some authors to delimit the tribes and genera. Then, a cladistic analysis of Chauliognathini is proposed in order to verify the phylogenetic positioning of its species and to present morphological characters that may support new classifications for the genera. Species representative of the great morphological diversity and the wide geographic distribution were sampled, including the type species of all genera and subgenera. The results confirm the monophyly of Chauliognathini and Ichthyurini as sister groups, according to Miskimen's proposal. We discuss the possibilities of redefining or proposing new genera, with a redistribution of species. Finally, a taxonomic revision of *Microdaiphron* Pic, 1926, is presented. Ten species are recognized as valid, two of them proposed as new species, and 23 species or subspecies are proposed as synonyms. Redescriptions, illustrations and a distribution map for all species are presented.

Keywords: Systematics, taxonomy, morphology.

Referências bibliográficas

- Biffi, G. 2012. *Análise cladística de Chauliognathini LeConte, 1861 (Coleoptera, Cantharidae)*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 152p.
- Biffi, G. 2015. Three new species and distributional records for *Paramaronius* Wittmer (Coleoptera, Cantharidae, Chauliognathinae). *ZooKeys* **516**: 49–69. doi: 10.3897/zookeys.516.9529
- Biffi, G. 2016. On the identity of *Chauliognathus flavipes* (Coleoptera: Cantharidae): revision of type specimens, new synonyms and new status. *Zoologia* **33**:e20160088 [1–20]. doi: 10.1590/S1984-4689zool-20160088
- Biffi, G. 2017a. A new *Paramaronius* species from Argentina (Coleoptera: Cantharidae). *Revue suisse de Zoologie* **124**(1): 115–118. doi: 10.5281/zenodo.322670
- Biffi, G. 2017b. Taxonomic revision of *Psilorrhynchus* Gemminger & Harold, 1869, the neglected replacement name for *Psilorhynchus* Blanchard, 1844 (Coleoptera: Cantharidae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* **53**(2): 131–142, doi: 10.1080/00379271.2017.1318302

Biffi, G. & Casari, S.A. 2017. Comparative morphology of immatures of neotropical Chauliognathinae (Coleoptera, Cantharidae). *Zoologischer Anzeiger* **267**: 111–138. doi: 10.1016/j.jcz.2017.02.003

Blackwelder, R.E. 1945. Checklist of the Coleopterous Insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. *United States National Museum Bulletin* **185**, Part 3: 345–550.

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

Bouchard, P. & Bousquet, Y. 2013. The genera in the second catalogue (1833–1836) of Dejean's Coleoptera collection. *ZooKeys* **282**: 1–219.

Bousquet, Y. & Bouchard, P. 2017. Status of the new genera in Gistel's "Die Insecten-Doubletten aus der Sammlung des Herrn Grafen Rudolph von Jenison Walworth" issued in 1834. *ZooKeys* **698**: 113–145. <https://doi.org/10.3897/zookeys.698.14913>

Brancucci, M. 1979. Révision du genre *Belotus* Gorham (Col. Cantharidae). *Entomologica Basiliensia* **4**: 361–430.

Brancucci, M. 1980. Morphologie comparée, évolution et systématique des Cantharidae (Insecta: Coleoptera). *Entomologica Basiliensia* **5**: 215–388.

- Brancucci, M. 1981a. *Maroniodes* n.gen., genre nouveau de la tribu des Chauliognathini (Coleoptera: Cantharidae). *Entomologica Basiliensia* **6**: 368–386.
- Brancucci, M. 1981b. Révision du genre *Maronius* Gorham et notes sur les genres voisins (Coleoptera: Cantharidae). *Entomologica Basiliensia* **6**: 328–367.
- Brancucci, M. 1981c. Révision du genre *Macromalthinus* Pic (Col. Cantharidae). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey* **29**: 259–272.
- Brancucci, M. 1981d. Révision du genre *Pseudolobetus* Champion (Coleoptera: Cantharidae). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey* **29**: 235–243.
- Brancucci, M. 1982a. Révision du genre *Lobetus* Kiesw. (Col. Cantharidae). *Entomologica Basiliensia* **7**: 315–339.
- Brancucci, M. 1982b. Révision du genre *Paramaronius* Wittmer (Coleoptera: Cantharidae). *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* **105**: 123–136.
- Brancucci, M. 1983. La famille des Cantharidae (Coleoptera) sur l'île de Taiwan. 4. La sous-famille des Chauliognathinae. *Entomologica Basiliensia* **8**: 256–309.

Brancucci, M. 1985a. Révision du genre *Trypherus* Leconte (Coleoptera, Cantharidae). *Entomologica Basiliensia* **10**: 251–322.

Brancucci, M. 1985b. *Trypheridium* n. gen., un genre nouveau pour *Trypherus nuristanicus* Wittmer (Coleoptera, Cantharidae). *Entomologica Basiliensia* **10**: 245–249.

Brancucci, M. 1985c. La famille des Cantharidae (Coleoptera) sur l'île de Taiwan. 4. La sous-famille des Chauliognathinae, supplément 1. *Entomologica Basiliensia* **10**: 239–244.

Brancucci, M. 1986. The Genus *Pseudocerocoma* Pic (Coleoptera: Cantharidae). The Coleopterists' Bulletin, 40(2): 141–144.

Brancucci, M. 2009. Ichthyurini from Nepal (Insecta: Coleoptera: Cantharidae). Pp. 313–326. In: Hartmann M. & Weiper J. (ed.): *Biodiversität und Naturlausstattung im Himalaya Vol. III*. Verein der Freunde und Förderer des Naturkundemuseums Erfurt e.V., Erfurt, 477 pp. + Tafel I–XX.

Brown, B.V. 1993. A further chemical alternative to critical-point-drying for preparing small (or large) flies. *Fly Times* **11**: 10.

Cambefort, Y. 2006. *Des coléoptères, des collections et des hommes*. Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris, 375 pp.

Campau, E.J. 1940. The Morphology of *Chauliognathus pennsylvanicus* (De Geer) (Coleoptera: Cantharidae). *Microentomology* **5**(3): 57–85.

Castelnau, F. 1840. *Histoire naturelle des insectes Coléoptères*. Tome première. Paris, P. Duménil, 325p.

Champion, C.G. 1914. Revision of the Mexican and Central American Chauliognathinae (Fam. Telephorinae) based on the genital armature of the males. *Transactions of the Entomological Society of London*, Part I, **1914**: 128–168.

Champion, C.G. 1915. Revision of the Mexican and Central American Telephorinae (Fam. Telephoridae) with descriptions of new species. *Transactions of the Entomological Society of London*, Part I, **1915**: 16–146.

Constantin, R. 1992. Mémorial des coléoptéristes français. 14. *Supplément au Bulletin de liaison de l'Association des coléoptéristes de la région parisienne*, Acorep, Paris, 92 pp. + 7 pls.

Constantin, R. 2016. Contribution à l'étude des Chauliognathinae de la Guyane et description de cinq espèces nouvelles (Coleoptera, Cantharidae). Pp. 3–33. In: Touroult, J. (ed.). *Contribution à l'étude des coléoptères de Guyane*, 10. *Supplément au Bulletin de liaison d'Acorep-France "Le Coléoptériste"*, Paris, 111 pp.

Constantin, R. & Chaboo C. S. 2016. Beetles (Coleoptera) of Peru: A Survey of the Families. Cantharidae Imhoff, 1856. *Journal of the Kansas Entomological Society* **89**(2): 195–201. <http://dx.doi.org/10.2317/18151005.1>

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

Crowson, R.A. 1972. A review of the classification of Cantharoidea (Coleoptera), with the definition of two new families Cneoglossidae and Omethidae. *Revista de la Universidad de Madrid* **21**: 35-77.

Dejean, P.F.M.A. 1833. *Catalogue des Coléoptères de la collection de M. le Comte Dejean*. Paris, Méquignon-Marvis, p. 97-176.

Dejean, P.F.M.A. 1836. *Catalogue des coléoptères de la collection de M. le Comte Dejean. Troisième édition, revue, corrigée et augmentée*. Paris, Méquignon-Marvis, p. 1-384.

Delkeskamp, K. 1939. *Coleopterorum Catalogus*, Pars 165, Col. Cantharidae. Gravenhague, 357p.

Delkeskamp, K. 1977. *Coleopterorum Catalogus Suplementa*, Pars 165, fasc 1. Col. Cantharidae. Dr W. Junk, The Hague, 1–485.

Delkeskamp, K. 1978. *Coleopterorum Catalogus Supplementa*, Pars 165, fasc. 2. Cantharidae, Corrigenda et Addenda. Dr W. Junk, The Hague, 486–556.

Fairmaire, L. 1885. Diagnoses des Coléoptères nouveaux de la Terre de Feu. *Le Naturaliste* 7(2): 11–12.

Fender, K.M. 1964a. The Chauliognathini of America North of Mexico (Coleoptera - Cantharidae), Part 1. *Northwest Science* 38(2): 52–64.

Fender, K.M. 1964b. The Chauliognathini of America North of Mexico (Coleoptera - Cantharidae), Part 2. *Northwest Science* 38(3): 95–106.

Gambardella, L.A. & Gonzáles-Vainer, P. 1991. Estudio comparativo de la anatomía de las larvas de cuatro especies de cantáridos neotropicales (Coleoptera: Cantharidae). *Elytron, Supplement* 5(1): 39–48.

Gemminger, M. & Harold, E. 1869. *Catalogus Coleopterorum hucusque descriptorum synonymicus et systematicus*. Monachii, sumptu E.H. Gummi 6: 1609–1880.

Gistel, J. 1834. Die Insecten-Doubletten aus der Sammlung des Herrn Grafen Rudolph von Jenison Walworth zu Regensburg, welche sowohl im Kauf als im Tausche abgegeben werden. Nro. I. Käfer. George Jaquet, München. 35 + [1] pp.

Guérin-Méneville, F.-E. 1844. *Iconographie du règne animal de G. Cuvier, ou représentation d'après nature de l'une des espèces les plus remarquables et souvent non encore figurées, de chaque genre d'animaux. Avec un texte descriptif mis au courant de la science. Ouvrage pouvant servir d'atlas à tous les traités de zoologie. Insectes*. Paris, J.B. Baillière, 576p.

Giribet, G. 2003. Stability in phylogenetic formulations and its relationship to nodal support. *Systematic Biology* **52**: 554–564.

Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**: 774–786.

Gorham, H.S. 1881. Fam. Telephoridae 1880–1886. In: *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Vol. III. Part 2, Malacodermata*. Taylor and Francis, London, xii + 372 pp + 13 pl.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 263 pp.

Hentz, N.M. 1830. Remarks on the use of the Maxillae in Coleopterous Insects, with an Account of two Species of the Family Telephoridae, and of three of the Family Mordellidae, which ought to be the Type of two distinct Genera. *Transactions of the American Philosophical Society, new series* **3**: 458-462.

Hope, F.W. 1840. *The coleopterist's manual, part the third, containing various families, genera, and species, of beetles, recorded by Linneus and Fabricius. Also, descriptions of newly*

discovered and unpublished insects. J. C. Bridgewater and Bowdery & Kerby, London, 191 + [2] pp. + 3 pls.

ICZN, International Commission on Zoological Nomenclature, 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4th ed. International Trust for Zoological Nomenclature, London. xxix + 306 pp.

Jeannel, R. 1955. *L'édeage*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 155 p.

Kirsch, T. 1865. Beiträge zur Käferfauna von Bogotá. *Berliner Entomologische Zeitschrift* **9**: 40–104.

Kirsch, T. 1870. Beiträge zur Käferfauna von Bogotá. *Berliner Entomologische Zeitschrift* **14**: 352–378 [337–378].

Kirsch, T. 1888 (1889). Coleopteren gesammelt in den Jahren 1868-1877 auf einer Reise durch Süd Amerika von Alphons Stübel. *Abhandlungen und Berichte des königlichen Zoologischen und Anthropologisch-Ethnographischen Museum, Dresden* **4**: 1–58.

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

Lacordaire, J.T. 1857. *Histoire naturelle des insectes. Genera des Coléoptères ou exposé méthodique et critique de tous les genres proposés jusqu'ici dans cet ordre d'insectes*. Paris, Roret, 579 pp.

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

Lawrence, J.F., Slipinski, A., Seago, A.E., Thayer, M.K., Newton, A.F. & Marvaldi, A.E. 2011. Phylogeny of the Coleoptera Based on Morphological Characters of Adults and Larvae. *Annales Zoologici* **61**: 1–217.

Lea, A.M. 1909. Revision of the Australian and Tasmanian Malacodermidae. *Transactions of the Entomological Society of London* 1909: **45**–251.

Leng, C.W. 1920. *Catalogue of the Coleoptera of America, North of Mexico*. John D. Sherman, Jr., Mount Vernon, NY. x + 470p.

Liberti, G. 2005. Improved solutions of two water-soluble media for mounting beetle genitalia. *The Coleopterist* **14**(1): 29–35.

Machado, V. & Araújo, A.M. de 2001. The aggregation of *Chauliognathus* species (Coleoptera, Cantharidae) and its possible role for coexistence and mimicry. *Iheringia, Série Zoologia* **91**: 29–32.

McCarthy, D., Ebach, M.C., Morrone, J.J. & Parenti, L. 2007. An alternative Gondwana: Biota links South America, New Zealand and Australia. *Biogeografia* **2**: 2–12.

Magis, N. 1963. La structure abdominale des espèces du genre *Malthodes* Kiesenwetter (1852) (Coleoptera, Cantharidae, Malthinini). *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* **32**(7–8): 498–515.

Magis, N. 1965. La structure abdominale des espèces du genre *Malthodes* (Coléoptères, Cantharidae, Malthinini). *Natura Mosana* **17**[1964](4): 81–83.

Magis, N. 1968. Morphologie comparée de l'abdomen du mâle des Cantharidae Silini (Coléoptères, Cantharoidea). *Le Naturaliste Canadien* **95**(5): 1041–1053.

Magis, N. 1971. Contribution à l'étude monographique du genre *Cantharis* Linnée (Coleoptera: Cantharidae) 1. Anatomie et organisation de l'édéage. *Bulletin et Annales de la Société royale d'entomologie de Belgique* **107**: 47–63.

Magis, N. 1972. Contribution à l'étude monographique du genre *Cantharis* Linnée (Coleoptera: Cantharidae) II. Caractères morphologiques et morphométriques des espèces apparentées à *Cantharis fusca* Linné. *Bulletin et Annales de la Société royale d'entomologie de Belgique* **108**: 186–223.

Magis, N. & Wittmer, W. 1974. Nouvelle répartition des genres de la sous-famille des Chauliognathinae (Coleoptera, Cantharoidea: Cantharidae). *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* **43**(1–2): 78–95.

McKenna, D.D., Wild, A.L., Kanda, K., Bellamy, C.L., Beutel, R.G., Caterino, M.S., Farnum, C.W., Hawks, D.C., Ivie, M.A., Jameson, M.L., Leschen, R.A.B., Marvaldi, A.E., Mchugh, J.V., Newton, A.F., Robertson, J.A., Thayer, M.K., Whiting, M.F., Lawrence, J.F., Ślipiński, A., Maddison, D.R. & Farrell, B.D. 2015. The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-Permian mass extinction to diversify during the Cretaceous terrestrial revolution. *Systematic Entomology* **40**: 835–880.

Miskimen, G.W. 1961. A New Family of Beetles Found in the Cantharoidea. *The Coleopterists' Bulletin* **15**(1): 17–25.

Motschuslky, V. 1853. *Etudes entomologiques*. Première année. Société de Littérature Finnoise, Helsingfors, 80 pp.

Nascimento, E.A. 2009. *Estudos do mimetismo em Lycidae (Insecta: Coleoptera)*. Tese de doutorado. USP - FFCLRP, Ribeirão Preto, São Paulo. 172 p.

Papavero, N. 1971. *Essays on the history of Neotropical dipterology: with special reference to collectors (1750–1905)*. Vol. 1. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil, vii + 216 pp.

Pic, M. 1913. Espèces et variétés nouvelles appartenant à diverses familles. *Mélanges Exotico-Entomologiques* **6**: 8–16.

Pic, M. 1926a. Sur le genre "*Malthesis*" Mots. *L'Échange, Revue Linnéenne* **42**(426): 14–15.

Pic, M. 1926b. Malacodermes exotiques. *L'Échange, Revue Linnéenne* **42**(426, hors-texte): 33–36.

Pic, M. 1927. Coléoptères exotiques en partie nouveaux (suite). *L'Échange, Revue Linnéenne* **43**(427): 4.

Pic, M. 1934. Malacodermes exotiques. *L'Échange, Revue Linnéenne* **50** (456, hors-texte): 129–132.

Pic, M. 1938. Malacodermes exotiques. *L'Échange, Revue Linnéenne* **54** (471–473, hors-texte): 149–160.

Pic, M. 1942. Mon jubilee entomologique. *L'Échange, Revue Linnéenne, numéro spécial*: 1–45.

Pic, M. 1947. [sem título]. *Diversités entomologiques* **2**: 1–16.

Sharp, D. & Muir, F. 1912. XI. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera.

Transactions of the Entomological Society of London **60**(3): 477–642.

Waterhouse, C.O. 1878. Descriptions of new Telephoridae from Central and South America. *Transactions of the Entomological Society of London* **1878**: 325–332.

Wittmer, W. 1951. Notas sinonímicas y sistemáticas sobre *Malacodermata* (2ª nota). *Anales de la Sociedad Científica Argentina* **151**: 276–278.

Wittmer, W. 1953. Notizen über Malacodermata unter besonderer Berücksichtigung der Typen von Fabricius und Wiedemann. *Entomologische Meddelelser* **26**: 525–528.

Wittmer, W. 1955. Ergebnisse der Neu Guinea Expedition 1938–39. Coleoptera: Cantharidae und Malachiidae (16. Beitrag zur Kenntnis der indo-malayischen Malacodermata). *Nova Guinea* **6**(1): 57–86.

Wittmer, W. 1958. Beiträge zur Insektenfauna Boliviens. Teil X. (14. Beitrag zur Kenntnis der neotropischen Malacodermata). *Oppuscula Zoologica* **23**: 1–3.

Wittmer, W. 1961. Synonymische und systematische Notizen über Malacodermata (Col.) (4. Beitrag). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey* **12**: 362–364

Wittmer, W. 1963. Neue neotropische Malacodermata aus dem Museum G. Frey. *Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey* **14**: 128–135.

Wittmer, W. 1966. Zur Kenntnis der *Chauliognathus*-Arten von New Guinea (Coleoptera: Cantharidae) (27. Beitrag zur Kenntnis der indo-malayischen Malacodermata). *Pacific Insects* **8**(2): 379–388.

Wittmer, W. 1969. Zur Kenntnis der Gattung *Metacantharis* Bourg. (43. Beitrag zur Kenntnis der palaearctischen Cantharidae/ Coleoptera). *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft Basel* **80**(1): 70–93.

Wittmer, W. 1973. Systematische Berichtigungen in der Fam. Cantharidae (col.). *Entomologische Gesellschaft Basel* **23**: 121

Wittmer, W. 1974: *Chauliognathus* aus der Gruppe *pallidus* Waterh. und *sulphureus* Waterh. (Col. Cantharidae) (31. Beitrag zur Kenntnis der neotropischen Cantharidae). *Mitteilungen der Entomologischen Gesellschaft Basel N.F.* **24**(4): 137–144.

Wittmer, W. 1977. Ueber einige Typen von Blanchard und Guérin aus der Fam. Cantharidae (Col.) im Muséum de Paris. *Nouvelle Revue d'Entomologie* **7**: 321–328.

Wittmer, W. 1997. Neue Cantharidae und Malachiidae (Coleoptera) hauptsächlich aus der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde Stuttgart. *Entomologische Blätter* **93**: 152–162.

ANEXO 1