

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

DAMARIS LESSMANN WEILAND

OS BRUQUÍNEOS *ACANTHOSCELIDES* SCHILSKY, 1905 (COLEOPTERA,
CHRYSOMELIDAE): SÍNTESE BIBLIOGRÁFICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA
PRELIMINAR DE UM DE SEUS GRUPOS DE ESPÉCIES

CURITIBA

2020

DAMARIS LESSMANN WEILAND

OS BRUQUÍNEOS *ACANTHOSCELIDES* SCHILSKY, 1905 (COLEOPTERA,
CHRYSOMELIDAE): SÍNTESE BIBLIOGRÁFICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA
PRELIMINAR DE UM DE SEUS GRUPOS DE ESPÉCIES

Monografia apresentada ao curso de Graduação em Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Profa Dra Cibele Stramare Ribeiro-Costa

CURITIBA

2020

TERMO DE APROVAÇÃO

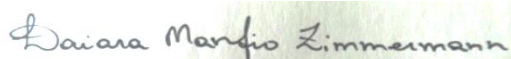
DAMARIS LESSMANN WEILAND

OS BRUQUÍNEOS *ACANTHOSCELIDES* SCHILSKY, 1905 (COLEOPTERA,
CHRYSOMELIDAE): SÍNTESE BIBLIOGRÁFICA E ANÁLISE FILOGENÉTICA
PRELIMINAR DE UM DE SEUS GRUPOS DE ESPÉCIES

Monografia apresentada ao curso de Graduação em Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.



Profa. Dra. Cibele Stramare Ribeiro-Costa
Orientadora – Departamento de Zoologia, UFPR.



Profa. Dra. Daiara Manfio
Departamento COBIO, UTFPR.



Prof. Dr. Edilson Caron
Departamento de Biodiversidade, UFPR.

Curitiba, 15 de dezembro de 2020.

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar a Deus, por sempre estar ao meu lado me dando força e acalmando minhas ansiedades em sua imensa paz!

Agradeço à minha família, sempre paciente e apoiadora em todos os momentos: meu marido Cristian Weiland, meus pais Valter Ernesto Lessmann e Ivone Bruch Lessmann, meus irmãos Rebeca Lessmann e André Felipe Lessmann. Amo muito vocês!

Agradeço à Profa. Cibele S. Ribeiro-Costa, por me orientar e ensinar por vários anos, desde a Iniciação Científica. Obrigada por sua paciência e incentivo por todo esse tempo!

Agradeço também aos colegas do Laboratório de Sistemática e Bioecologia de Coleoptera, que em muitos momentos me ensinaram e auxiliaram: ao Isaac Reis Jorge, Aluska Tavares dos Santos e Mario Cupello, obrigada por toda paciência e por sempre estarem dispostos a me ajudar.

Agradeço também a todos os amigos que estiveram comigo nesse tempo, tanto aos que já estavam presentes quanto aos novos que chegaram neste tempo na Biologia.

RESUMO

Acanthoscelides Schilsky distribui-se no Novo Mundo e é o maior gênero de Bruchinae (Coleoptera, Chrysomelidae) nessa região com mais de 340 espécies descritas. Análises com dados moleculares sugerem *Acanthoscelides* como um gênero não monofilético, o que não é inesperado, pois muitas espécies foram alocadas em *Acanthoscelides* por não se encaixarem em outros gêneros, tornando-o um grupo heterogêneo e de difícil caracterização. O presente trabalho encontra-se dividido em dois capítulos, o primeiro aborda uma síntese bibliográfica sobre o gênero, com o objetivo de encontrar lacunas no conhecimento para o desenvolvimento de futuras pesquisas. Foram feitas buscas por trabalhos nos principais portais de pesquisa acadêmica sobre os temas: taxonomia e análises filogenéticas, biologia e ecologia, pragas, controle e importância econômica e os trabalhos foram comentados e analisados. Foi possível identificar várias áreas em que são necessários mais estudos, como no conhecimento da sistemática da fauna da América do Sul, em levantamentos de registros atualizados de plantas hospedeiras e estudos de parasitoides e das espécies de *Acanthoscelides* como possíveis controladoras biológicas, entre outras. No segundo capítulo, foi realizada uma análise filogenética preliminar do grupo *mexicanus*, um dos 15 agrupamentos de espécies de *Acanthoscelides*. Contendo 23 espécies, este agrupamento tem se apresentado como um dos mais distintos em relação aos outros grupos do gênero. Vários autores apontaram a semelhança morfológica desse grupo com *Merobruchus* Bridwell, e posteriormente a proximidade desses táxons foi corroborada por meio de análises moleculares, além de também apontarem a proximidade com *Mimosestes* Bridwell. Assim, a análise teve como objetivo testar as relações de parentesco do grupo *mexicanus* e gêneros afins com base em caracteres morfológicos e de planta hospedeira utilizando o método cladístico. O grupo interno foi representado por 17 espécies e o externo por 24, este último com exemplares de *Merobruchus*, *Mimosestes*, outros gêneros morfológicamente relacionados e espécies indicadas na literatura como possivelmente pertencentes ao grupo *mexicanus*. No total foram levantados 37 caracteres (20 externos, 16 internos e 1 de planta hospedeira) e foram realizadas as análises com pesagem igual e implícita dos caracteres. A análise com pesagem implícita resultou em três árvores igualmente parcimoniosas. Os resultados revelaram a divisão das espécies do grupo *mexicanus* em três clados distintos: clado *macrophthalmus*, clado *obrienorum* e clado *mexicanus*, este último mais próximo dos gêneros *Merobruchus* e *Mimosestes* do que com a linhagem que inclui a espécie-tipo de *Acanthoscelides*. Assim, esta análise preliminar sugere a polifilia do grupo *mexicanus*, no entanto ainda são necessários mais estudos incluindo mais caracteres e espécies de *Acanthoscelides* a fim de que uma nova proposta de classificação taxonômica seja sugerida.

Palavras-chave: Análise cladística. Besouros de sementes. Morfologia comparada. Revisão da literatura. Sistemática.

ABSTRACT

Acanthoscelides Schilsky is distributed in the New World and is the largest genus of Bruchinae (Coleoptera, Chrysomelidae) in this region with more than 340 described species. Analysis of molecular data suggested *Acanthoscelides* as a non-monophyletic genus, what is not unexpected, considering that many species were allocated to *Acanthoscelides* because they do not fit into other genera, making it an heterogeneous group of difficult characterization. The present work is divided into two chapters. The first one deals with a bibliographic synthesis of the genus, with the objective of finding gaps in knowledge for the development of future researches. We try to find papers in the main academic portals using the themes: taxonomy and phylogenetic analysis, biology and ecology, pests, control and economic importance; after, the researches were commented and analyzed. It was possible to identify several areas in which further studies are needed, such as knowledge of the systematic of the South American fauna, update records of host plants and studies on parasitoids and species of *Acanthoscelides* as possible biological controllers, among others. In the second chapter, a preliminary phylogenetic analysis of the *mexicanus* group was performed, one of the 15 groups of *Acanthoscelides*. Containing 23 species, this group is one of the most distinct in relation to other groups of the genus. Several authors pointed out the morphological similarity of this group to *Merobruchus* Bridwell, and later the proximity of these taxa was corroborated by molecular analyzes, in addition to also suggesting the proximity with *Mimosestes* Bridwell. Thus, this analysis aimed to test the relationships of the *mexicanus* group and the related genera based on morphological and host plant characters based on the cladistic method. The ingroup was represented by 17 species and the outgroup by 24, the latter with specimens of *Merobruchus*, *Mimosestes*, other morphologically related genera and species suggested in the literature as possibly belonging to the *mexicanus* group. A total of 37 characters were surveyed (20 external, 16 internal and 1 from host plant) and analysis were carried out with equal and implied weighting of characters. The analysis with implied weighing resulted in three equally parsimonious trees. The results revealed the division of the species of the group *mexicanus* into three distinct clades: clade *macrophthalmus*, clade *obrienorum* and clade *mexicanus*, the latter closer to the genus *Merobruchus* and *Mimosestes* than to the lineage that includes the type species of *Acanthoscelides*. Thus, the present preliminary analysis suggests the polyphyly of the *mexicanus* group. However more studies are still needed including more characters and species of *Acanthoscelides* in order to a new proposal for taxonomic classification to be suggested.

Keywords: Cladistic analysis. Compared morphology. Literature revision. Seed-beetles. Systematics.

LISTA DE FIGURAS

FIGURAS 1-12 – 1. *Acanthoscelides maculicollis*, vista dorsal. 2. *A. lapsanae*, vista lateral. 3. *A. lambda*, vista lateral, detalhe pronoto. 4. *A. macrophthalmus*, macho, vista lateral. 5. *Caryedes maricae*, vista ventral, tórax. 6. *Gibbobruchus speculifer*, pigídio. 7. *Acanthoscelides maculicollis*, élitro. 8. Perna posterior, vista lateral. 9. *A. macrophthalmus*, genitália masculina, lobo médio. 10. Genitália masculina, tégmen. 11. *A. jolyi*, genitália feminina. 12. *A. hopkinsi*, genitália feminina, detalhe dos dentes da bursa copulatrix. Escala: 1,0mm (Figs 1-8); 0,1mm (Figs 9-12).43

FIGURAS 13-18 – Vista dorsal. 13. *Acanthoscelides obtectus*. 14. *A. chiricahuae*. 15. *A. obrienorum*. 16. *A. flavescens*. 17. *A. mexicanus*. 18. *A. macrophthalmus*. Escala: 1,0mm.44

FIGURAS 19-25 – *Merobruchus columbinus*: 19. vista ventral, tórax, seta indicando sulco mesocoxal. *Acanthoscelides aurulentus*: 20. vista lateral, seta indicando área glabra. *A. mexicanus*: 21. vista lateral, seta indicando ventrito 5. *Mimosestes ulkei*: 22. vista latero-posterior. *Merobruchus columbinus*: 23. vista ventral, abdome, seta indicando projeções laterais. *Acanthoscelides hopkinsi*: 24. pigídio. *A. macrophthalmus*: 25. pigídio. Escala: 1,0mm.45

FIGURAS 26-29 – Genitália masculina, lobo médio: 26. *Acanthoscelides lambda*; 27. *Merobruchus columbinus*; 28. *Sennius cruentatus*. Genitália masculina, tégmen: 29. *M. columbinus*. Escala: 0,1mm.46

FIGURA 30 – Cladograma resultante da análise com pesagem igual dos caracteres. Consenso estrito de 145 árvore ótimas. O valor do suporte de Bremer está apresentado nos quadrados abaixo dos ramos correspondentes.47

FIGURA 31 – Cladograma resultante da análise com pesagem implícita dos caracteres. Consenso estrito de 2 árvores ótimas. O valor do suporte de Bremer está apresentado nos retângulos abaixo dos ramos correspondentes. Os ramos foram coloridos para destacar as espécies pertencentes aos grupos de *Acanthoscelides* representados na análise.48

LISTA DE QUADROS

QUADRO 1 - Lista dos trabalhos apresentados e discutidos neste levantamento bibliográfico em ordem cronológica23

QUADRO 2 – Lista das espécies do grupo *mexicanus*. Os asteriscos (*) indicam as espécies que foram utilizadas como grupo interno da análise cladística..... 30

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 – Dados comparativos das análises com pesagem igual e pesagem implícita dos caracteres. C = Comprimento; IC = Índice de Consistência; IR = Índice de Retenção.	38
--	----

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	10
CAPÍTULO I. SÍNTESE BIBLIOGRÁFICA DE <i>ACANTHOSCELIDES</i> SCHILSKY, 1905.....	12
1 INTRODUÇÃO.....	12
2 MATERIAL E MÉTODOS	12
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	13
3.1 TAXONOMIA E ANÁLISES FILOGENÉTICAS.....	13
3.2 BIOLOGIA E ECOLOGIA	17
3.3 PRAGAS, CONTROLE E IMPORTÂNCIA ECONÔMICA.....	19
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	24
CAPÍTULO II. ANÁLISE FILOGENÉTICA PRELIMINAR DO GRUPO <i>MEXICANUS</i> DE <i>ACANTHOSCELIDES</i> SCHILSKY, 1905.....	26
1 INTRODUÇÃO.....	26
1.1 SISTEMÁTICA DO GRUPO <i>MEXICANUS</i>	26
2 MATERIAL E MÉTODOS	28
2.1 MATERIAL EXAMINADO	28
2.2 ESTUDO DA MORFOLOGIA	29
2.3 PLANTAS HOSPEDEIRAS	30
2.4 ANÁLISE CLADÍSTICA	30
2.4.1 Táxons Terminais.....	30
2.4.2 Levantamento de caracteres	31
2.4.3 Análises	32
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	32
3.1 LISTA DE CARACTERES.....	32
3.2 ANÁLISE FILOGENÉTICA	38
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	42
5 FIGURAS.....	43
REFERÊNCIAS	49
APÊNDICE	54

INTRODUÇÃO GERAL

Os besouros constituem o grupo de organismos mais diverso da Terra, com cerca de 360.000 espécies descritas. A ordem Coleoptera está dividida em 212 famílias, com mais da metade das espécies (62%) distribuídas em seis famílias consideradas megadiversas, são elas, Curculionidae, Chrysomelidae, Staphylinidae, Carabidae, Scarabaeidae e Cerambycidae (BOUCHARD et al., 2009, 2011; ROSA et al., 2020).

Os chamados besouros de sementes (*seed-beetles*) representam os Bruchinae, uma das 12 subfamílias viventes de Chrysomelidae (BOUCHARD et al., 2011). Os bruquíneos podem ser encontrados em quase todo o mundo, exceto na Antártica e Nova Zelândia, sendo que há maior diversidade nas áreas subtropicais mais secas (KINGSOLVER, 2004; MORSE, 2014).

As mais de 1650 espécies descritas até o momento estão organizadas em seis tribos: Rhaebini, Eubaptini, Kytorhinini, Pachymerini, Amblycerini e Bruchini. As três primeiras possuem apenas um gênero cada: *Rhaebus* Fischer, 1824, *Eubaptus* Lacordaire, 1845 e *Kytorhinus* Fischer, 1809, respectivamente. Pachymerini possui três subtribos: Pachymerina (quatro gêneros), Caryedontina (cinco gêneros) e Caryopemina (dois gêneros). Amblycerini é dividida em Amblycerina (um gênero) e Spermophagina (dois gêneros). Bruchini é a maior tribo em número de gêneros e espécies, constituindo cerca de 75% da diversidade de Bruchinae e está dividida em quatro subtribos: Megacerina (um gênero), Bruchina (um gênero), Bruchidiina (21 gêneros) e Acanthoscelidina (30 gêneros) (MORSE, 2014).

O corpo da maioria dos bruquíneos é ovalado, com tamanho que varia de 1 a 25 mm. Geralmente são de coloração castanha ou preta, com cerdas por todo o corpo, em maior ou menor grau. A maioria das espécies apresenta pontuações ou gibosidades no pronoto e élitros, estes com 10 estrias cada. As pernas posteriores, em geral, são bem mais alargadas e robustas que as demais, podendo apresentar dentes ou carenas no fêmur e na tíbia, características com grande importância taxonômica. O abdômen é curto e o último tergito visível é o pigídio, que não chega a ser coberto pelos élitros. A genitália do macho é uma das estruturas mais relevantes para a taxonomia do grupo e que contribui para a correta identificação das espécies, principalmente aquelas altamente variáveis externamente (BOROWIEC, 1987; NÁPOLES, 2002).

Os bruquíneos possuem alimentação diferenciada ao longo das fases de desenvolvimento: as larvas se alimentam do conteúdo interno das sementes e os adultos se alimentam de pólen e néctar. A postura dos ovos é feita geralmente sobre os frutos. Após eclodir, a larva de primeiro instar perfura e penetra na semente, onde se alimenta e termina seu desenvolvimento. No último instar, a larva faz uma demarcação circular na semente por onde emergirá o adulto (RIBEIRO-COSTA e ALMEIDA, 2012).

As larvas dos bruquíneos se alimentam de sementes pertencentes a 35 famílias de plantas, porém a maioria das espécies (cerca de 85%) se alimenta de sementes de Fabaceae (JOHNSON e ROMERO, 2004). Vários estudos evidenciaram a forte relação evolutiva entre os bruquíneos e suas plantas hospedeiras, resultando em conservadorismo filogenético, isto é, que besouros evolutivamente relacionados se alimentam de plantas evolutivamente relacionadas (DELOBEL e DELOBEL, 2006; KERGOAT et al., 2005).

O gênero *Acanthoscelides* Schilsky, 1905 (subtribo Acanthoscelidina) distribui-se no Novo Mundo e é o maior gênero de Bruchinae em número de espécies nessa região, com mais de 340 espécies já descritas (JOHNSON, 1990) e provavelmente muitas outras ainda desconhecidas da ciência. Neste gênero há espécies de importância econômica por consumirem grãos de leguminosas comestíveis, como o feijão.

Acanthoscelides é um gênero de difícil caracterização, já que muitas espécies foram descritas neste gênero por não se encaixarem nos limites de outros gêneros de Bruchinae (JOHNSON, 1990). Além disso, estudos filogenéticos com caracteres moleculares têm apontado para a parafilia de *Acanthoscelides* (ALVAREZ et al., 2006; KERGOAT et al., 2005).

A partir do apresentado, esta monografia tem como objetivos encontrar lacunas no conhecimento sobre *Acanthoscelides* para o desenvolvimento de futuras pesquisas, por meio de uma análise da bibliografia, (Capítulo I) e reconstruir a história evolutiva de um de seus grupos de espécies, por meio de uma análise cladística preliminar com base em caracteres morfológicos e de plantas hospedeiras (Capítulo II).

CAPÍTULO I. SÍNTESE BIBLIOGRÁFICA DE *ACANTHOSCELIDES* SCHILSKY, 1905

1 INTRODUÇÃO

Os Bruchinae compreendem seis tribos e a tribo com maior número de espécies é Bruchini com as subtribos Bruchina e Bruchidiina (Velho Mundo) e Megacerina e Acanthoscelidina (Novo Mundo) (MORSE, 2014).

Acanthoscelides pertence a Acanthoscelidina, subtribo mais diversa do Novo Mundo, com 30 gêneros. *Acanthoscelides* possui mais de 340 espécies descritas e mais de 200 ainda a serem descritas (JOHNSON, 1990). Devido ao seu elevado número de espécies e grande variação morfológica, torna-se difícil estudar o gênero como um todo (BOROWIEC, 1987). Assim, o passo inicial é a realização de levantamento bibliográfico e leitura crítica da literatura para identificar as possíveis problemáticas taxonômicas e filogenéticas existentes para que haja maior esclarecimento dessas questões.

Em razão de *Acanthoscelides* apresentar espécies de interesse econômico como também espécies com potencial para estudos de controle biológico, um levantamento atualizado da literatura é de interesse para a real compreensão do estado atual do conhecimento destas espécies.

Assim, o objetivo principal deste capítulo é realizar um levantamento bibliográfico sintetizando as principais informações sobre o gênero no que se refere aos aspectos da sua sistemática, biologia, ecologia e importância econômica. Cabe salientar que tal estudo é de extrema importância para que novas pesquisas possam ser feitas, preenchendo lacunas de interesse na ciência, principalmente com a fauna da América do Sul.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Foi realizado um levantamento bibliográfico sobre o gênero *Acanthoscelides*, onde os artigos mais relevantes do gênero foram analisados e citados no presente estudo. A busca foi realizada nas principais plataformas de periódicos científicos: Scielo, Portal de Periódicos Capes, ResearchGate e Google Acadêmico utilizando diversas palavras-chave pertinentes aos temas abordados no texto, como

“*Acanthoscelides*” e as combinações desta com “taxonomia”, “sistemática”, “biologia”, “ecologia”, “pragas”, “controle biológico”, bem como nomes de espécies e combinações dessas palavras citadas. As pesquisas também foram realizadas utilizando os sobrenomes de alguns pesquisadores especialistas em Bruchinae como palavras-chave, como “Johnson”, “Kingsolver”, “Borowiec”, “Nápoles”, “Kergoat”, “Morse”. Os artigos discutidos no presente levantamento foram selecionados a partir da análise do título e resumo, sendo escolhidos os artigos que abordavam assuntos relevantes para os tópicos tratados neste trabalho e que dessem uma visão ampla do gênero *Acanthoscelides*.

As análises e discussões dos artigos foram tratadas no texto sob os tópicos: Taxonomia e Análises Filogenéticas, Ecologia, Pragas, Controle e Importância Econômica.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 TAXONOMIA E ANÁLISES FILOGENÉTICAS (QUADRO 1)

Os bruquíneos do gênero *Acanthoscelides* podem ser reconhecidos pelo pronoto cônico, campaniforme, raramente transverso, sem carena lateral; élitro com ou sem tubérculos basais; fêmur posterior com 2-5 dentes subapicais, tibia posterior geralmente reta e carenada. A genitália do macho, com lobo médio de curto a longo, saco interno sem escleritos operculares e com ou sem escleritos grandes; tegmen com lobos laterais achatados (BOROWIEC 1987; JOHNSON e NÁPOLES, 2006).

Acanthoscelides foi descrito por Schilsky (1905) juntamente com o gênero *Bruchidius* Schilsky, 1905. Segundo Johnson (1970), *Bruchidius* foi descrito para agrupar várias espécies paleárticas anteriormente descritas em *Bruchus* Linnaeus, 1767, enquanto *Acanthoscelides* foi descrito para agrupar quatro espécies que não se encaixavam nos outros gêneros. Schilsky (1905) não designou uma espécie-tipo para o gênero, o que ajudou a manter a dificuldade de delimitação de *Acanthoscelides* (JOHNSON, 1970). Em 1929, Bridwell definiu a espécie *Bruchus irresectus* (Fåhraeus, 1839) como tipo do gênero, espécie hoje conhecida como *Acanthoscelides obtectus* (Say, 1831) o que permitiu uma definição mais precisa do gênero (JOHNSON, 1970).

O primeiro trabalho revisivo de *Acanthoscelides* foi o de Johnson em 1970, com as espécies coletadas no Arizona, Califórnia e Oregon (Estados Unidos da América). Neste trabalho, Johnson (1970) reuniu dados de biologia, plantas hospedeiras, distribuição e taxonomia de 29 espécies, além de confeccionar uma chave de identificação e reconhecer oito grupos dentro das espécies revisadas.

Slobodchikoff e Johnson (1973) fizeram uma análise filogenética e fenética das 29 espécies identificadas nos grupos definidos por Johnson (1970). A árvore filogenética apontou que as mudanças morfológicas dos besouros ocorreram quando eles sofreram radiação para diferentes espécies de leguminosas e, posteriormente, para outros grupos de plantas. Houve a tendência de aumento do comprimento do espinho no ápice da metatíbia, perda de até três carenas longitudinais na metatíbia e aquisição de uma estrutura pubescente no saco interno da genitália do macho. As análises corroboraram alguns grupos de espécies definidos previamente (JOHNSON, 1970) e separaram outros grupos.

Em 1983, Johnson realizou mais uma revisão em *Acanthoscelides* tratando da fauna do sul do México e América Central, totalizando 114 espécies com elaboração de chave, dados de plantas hospedeiras e distribuição, descrição de novas espécies, redescritção de espécies já conhecidas, além de delimitação de novos grupos de espécies. Os grupos descritos nesse trabalho são: *obtectus*, *pusillimus*, *quadridentatus*, *puellus*, *flavescens*, *blanchardi*, *pertinax*, *albopygus*, *mexicanus*, *chiricahuae*, *megacornis*, *aequalis*, *oblongoguttatus* e *mundulus*. Muitas espécies já tratadas em sua revisão de 1970 foram realocadas nos grupos definidos neste trabalho.

Em 1987, Borowiec fez uma lista de caracteres diagnósticos do gênero, além de lista de plantas hospedeiras e ocorrência geográfica. Ele também comentou que *Bruchidius* seria a linhagem irmã de *Acanthoscelides*, sendo um gênero presente no Velho Mundo e outro no Novo Mundo. Segundo ele, esses gêneros possuem características muito semelhantes, e que o principal fator de distinção entre eles é a ocorrência geográfica (BOROWIEC, 1987).

Borowiec (1987) também sinonimizou o gênero *Abutiloneus* Bridwell, 1946 com *Acanthoscelides*, alegando que haveria grande semelhança morfológica que justificaria a sinonímia. Além disso, argumentou que a única espécie de *Abutiloneus*, *A. idoneus*, se alimenta de sementes de Malvaceae, assim como as espécies

pertencentes ao grupo *aequalis* de *Acanthoscelides*. Porém, Johnson e Kingsolver não aceitaram a sinonímia e continuaram tratando os gêneros como distintos (JOHNSON, 1990; KINGSOLVER, 2004).

Três anos mais tarde, Johnson revisou as espécies do norte da América do Sul (JOHNSON, 1990), onde foram apresentadas 103 espécies com suas descrições e redescrições, dados de planta hospedeira e distribuição. Os grupos de espécies citados são semelhantes aos de Johnson (1983), no entanto há a adição do grupo *tibiospinalis* e o grupo *oblongoguttatus* não foi citado. Johnson (1990) neste trabalho também apontou a necessidade de se conhecer melhor as espécies da América do Sul a fim de, inclusive, melhor caracterizar o gênero.

Kergoat et al. (2005) realizaram um estudo com dados moleculares sobre o relacionamento filogenético entre *Acanthoscelides* e *Bruchidius* e mostraram a existência de duas linhagens, uma no Velho Mundo e outra no Novo Mundo, que corresponderiam aos dois gêneros. No entanto, os resultados mostraram que *Acanthoscelides* e *Bruchidius* não são grupos monofiléticos. Isso se deve ao fato de que provavelmente algumas espécies desses gêneros foram erroneamente classificadas.

Alvarez et al. (2006) também realizaram um estudo com dados moleculares a fim de compreender o papel da relação inseto-planta na evolução dos *Acanthoscelides*. Neste estudo, foram selecionadas 26 espécies de *Acanthoscelides* de 10 grupos diferentes - julgados pelos autores como provavelmente monofiléticos a partir da consistência da forma da genitália masculina entre as espécies do grupo - além de espécies dos gêneros *Bruchidius*, *Merobruchus* Bridwell, 1946, *Paleoacanthoscelides* Borowiec, 1985 e *Zabrotes* Horn, 1885. As análises filogenéticas apontaram uma tendência muito grande na radiação para espécies de plantas hospedeiras semelhantes dentro de um mesmo grupo de espécies de *Acanthoscelides*, muito provavelmente devido à adaptação aos compostos químicos presentes nas plantas (ALVAREZ et al., 2006). Além disso, os autores sugeriram que algumas espécies de *Acanthoscelides* que se alimentam de espécies do clado Mimosoideae que ficaram mais próximas filogeneticamente dos gêneros *Merobruchus* e *Bruchidius* não fariam parte do gênero, já que se estas espécies não fossem consideradas o gênero seria monofilético. Essas espécies são *A. oblongoguttatus* (Fåhraeus, 1839), do grupo *oblongoguttatus*, e *A. macrophthalmus* (Schaeffer, 1907) e *A. mexicanus* (Sharp, 1885), do grupo *mexicanus*.

No mesmo ano, Johnson e Nápoles descreveram o gênero *Neobruchidius* e alocaram a nova espécie *Neobruchidius lovie* neste gênero (JOHNSON e NÁPOLES, 2006). O novo gênero é muito similar a *Acanthoscelides*, diferindo pelo número de espinhos no fêmur posterior - que é de apenas 1 no novo gênero e para *Acanthoscelides* é de 2 ou mais - a largura do fêmur posterior igual ou maior que da coxa posterior e o tamanho do mucro. Com a descrição deste gênero, várias espécies de *Acanthoscelides* foram transferidas a ele, principalmente por possuírem apenas um espinho no fêmur posterior. Porém não foram feitas análises filogenéticas para averiguar o relacionamento entre essas espécies combinadas ao gênero, e apenas uma das sete espécies de *Acanthoscelides* que foram combinadas possui planta hospedeira conhecida, enquanto as outras espécies e a própria espécie-tipo de *Neobruchidius* não possuem planta hospedeira conhecida.

Em 2014 foi realizado uma revisão das espécies de *Acanthoscelides* da Argentina (TÉRAN et al., 2014), onde 20 novas espécies foram descritas, 9 espécies foram redescritas e uma chave para as espécies foi confeccionada.

A partir da análise da literatura foi possível identificar alguns dos principais pontos problemáticos na sistemática de *Acanthoscelides*. Estudar um gênero com elevado número de espécies como um todo é um grande desafio, ainda mais quando apresenta uma difícil caracterização morfológica, não possuindo caracteres distintivos facilmente identificáveis. Johnson (1990) aponta que por muito tempo várias espécies foram descritas no gênero *Acanthoscelides* por não se encaixarem nos limites de outros gêneros. Assim, as grandes variações morfológicas encontradas dentro de *Acanthoscelides* já apontam para uma possível parafilia do grupo (JOHNSON, 1990), que posteriormente foi evidenciada em estudos moleculares (KERGOAT et al., 2005; ALVAREZ et al., 2006). Devido a esses fatores, muitas espécies alocadas neste gênero possivelmente serão transferidas a outros gêneros de Bruchinae ou a novos gêneros, como foi o caso de *Neobruchidius*. Uma estratégia interessante para facilitar os estudos em *Acanthoscelides* seria iniciar a partir de seus grupos de espécie, já que há menos espécies a serem analisadas e há uma caracterização morfológica prévia dos grupos. A revisão taxonômica e a análise filogenética desses grupos seriam passos imprescindíveis, principalmente no reconhecimento de grupos monofiléticos.

A respeito dos estudos taxonômicos, é possível observar que os maiores esforços de revisão taxonômica no gênero foram realizados por Johnson (1970,

1983, 1990), onde várias espécies foram descritas e outras redescritas, novas plantas hospedeiras e ocorrências geográficas foram registradas e chaves para as espécies foram construídas. No entanto, esses trabalhos revisivos abrangeram apenas alguns estados dos Estados Unidos (JOHNSON, 1970), sul do México e América Central (JOHNSON, 1983) e norte da América do Sul (JOHNSON, 1990). No restante da América do Sul, há apenas um trabalho revisivo das espécies da Argentina (TÉRAN et al., 2014), onde dois terços das espécies tratadas no trabalho foram descritas como novas. Esse alto número de espécies novas indica que ainda restam muitas espécies para serem descritas na América do Sul, principalmente no Brasil, sendo inquestionável um estudo desta natureza para esta região, em vista de produzir ferramentas como chaves dicotômicas eficientes para identificação e registros de novas plantas hospedeiras, além de auxiliar no entendimento do gênero como um todo.

3.2 BIOLOGIA E ECOLOGIA (QUADRO 1)

As espécies de *Acanthoscelides* são conhecidas por consumirem plantas de várias famílias diferentes, mas a maioria das espécies (85,5%) se alimenta de plantas da família Fabaceae (JOHNSON, 1990). Há registros de consumo de mais oito famílias de plantas por espécies de *Acanthoscelides*: Anacardiaceae, Cistaceae, Lythraceae, Malvaceae, Onagraceae, Rhamnaceae, Sterculiaceae e Tiliaceae (sensu Cronquist) (JOHNSON, 1981).

A maioria dos bruquíneos se alimenta de plantas hospedeiras de um único gênero, no entanto algumas espécies de *Acanthoscelides* apresentam maior variedade quanto à especificidade da planta hospedeira. Segundo Johnson (1981), 49,5% dos *Acanthoscelides* se alimenta de um gênero de planta hospedeira, enquanto 18,9% consomem de dois gêneros de plantas hospedeiras e o restante das espécies (31,6%) se alimentam de 3 ou mais gêneros.

Com os novos estudos taxonômicos e filogenéticos das plantas hospedeiras, os dados apontados por Johnson (1981) sobre o número de gêneros de plantas que as espécies de *Acanthoscelides* se alimentam deve ser atualizado e levantamentos incluindo os novos registros de plantas hospedeiras devem ser realizados, já que após quase quarenta anos muitas mudanças e descobertas ocorreram, inclusive em níveis taxonômicos elevados. Por exemplo, *Acanthoscelides compressicornis*

(Schaeffer, 1907) foi apontado por Johnson (1981) como a única espécie que se alimenta de espécies de plantas de duas subfamílias de Fabaceae, no entanto com a nova classificação das leguminosas (LPWG, 2017) a antiga subfamília Mimosoideae passa a ser um clado de Caesalpinioideae. Portanto, na classificação atual, *A. compressicornis* se alimenta apenas de espécies da subfamília Caesalpinioideae.

Com relação à oviposição, a maioria das espécies de *Acanthoscelides* (70%) oviposita no fruto, enquanto algumas espécies ovipositam diretamente na semente (29%) e outras espécies como *A. obtectus* (Say, 1831) e *A. chiricahuae* (Fall, 1910) são capazes de ovipositar tanto no fruto como na semente (JOHNSON, 1981). Segundo Johnson e Romero (2004), a capacidade de ovipositar apenas na superfície dos frutos é uma característica ancestral dos bruquíneos. Com o surgimento de diferentes formas de dispersão das sementes pelas plantas, surgiram adaptações nos bruquíneos que permitiram a oviposição diretamente nas sementes, tanto através da parede do fruto quanto em sementes já dispersadas no substrato (JOHNSON e ROMERO, 2004). Poucas espécies de *Acanthoscelides* se alimentam de mais de uma semente durante o estágio larval, mas isso pode ser devido ao fato de que muitas plantas hospedeiras possuem apenas uma semente em seus frutos (JOHNSON, 1981).

A predação de sementes por bruquíneos interfere diretamente na taxa de germinação destas, e conseqüentemente no sucesso reprodutivo e dinâmica populacional das plantas hospedeiras (SOUSA-LOPES et al., 2019). Um estudo realizado no Cerrado brasileiro sobre a relação das espécies *Acanthoscelides quadridentatus* (Schaeffer, 1907) e *Acanthoscelides winderi* Kingsolver, 1984 com sua planta hospedeira, *Mimosa setosa* var. *paludosa*, mostrou que nenhuma das sementes predadas germinaram (SOUSA-LOPES et al., 2019). Além disso, a germinação de sementes não predadas em frutos que foram predados foi menor do que em frutos não predados, que pode ser devido à mudança de alocação de recursos pela própria planta, investindo em frutos que não foram predados (SOUSA-LOPES et al., 2019).

O conhecimento da ecologia e biologia das espécies de *Acanthoscelides* - e dos bruquíneos em geral - é muito relevante, pois esses fatores influenciam na capacidade dessas espécies se tornarem pragas, além de possibilitarem o uso de

algumas dessas espécies para o controle biológico de plantas hospedeiras invasoras. Esses assuntos serão tratados com mais detalhes no tópico seguinte.

3.3 PRAGAS, CONTROLE E IMPORTÂNCIA ECONÔMICA (QUADRO 1)

Várias espécies de Bruchinae são conhecidas como pragas de grãos armazenados, entre elas algumas espécies de *Acanthoscelides*.

Segundo Tuda (2007), a evolução das espécies que se alimentam de grãos armazenados ocorreu em duas etapas: a pré-adaptação que possibilitou a alimentação de grãos secos e duros e a adaptação a sementes cultivadas e locais de armazenamento de grãos. Espécies capazes de se alimentar de várias plantas hospedeiras distintas apresentam maior potencial de se tornarem pragas, porém o interesse econômico nas plantas hospedeiras consumidas é um fator determinante para que isso aconteça (JOHNSON, 1981).

As espécies que se alimentam de plantas do gênero *Phaseolus* estão entre as candidatas mais prováveis de se tornarem pragas, como as espécies *Acanthoscelides obvelatus* Bridwell, 1942, *A. argillaceus* (Sharp, 1885), e *A. clandestinus* (Motschulsky, 1874), devido à grande importância econômica de *Phaseolus vulgaris* (JOHNSON, 1981).

Espécies de *Acanthoscelides* que se alimentam de outras espécies de importância econômica da família Fabaceae, como *Rhynchosia* spp., *Cajanus cajan*, *Trifolium* spp., *Tephrosia cinerea* e *Calopogonium mucunoides* também possuem potencial de se tornarem pragas (JOHNSON, 1981). Dentre estas, estão *Acanthoscelides zeteki* Kingsolver, 1969, *A. flavescens* (Fåhraeus, 1839), *A. rufovittatus* (Schaeffer, 1907), *A. puellus* (Sharp, 1885), *A. pauperculus* (LeConte, 1857), *A. pusillimus* (Sharp, 1885) e *A. pyrrhomelas* (Phillipi, 1864). As espécies de *Acanthoscelides* que se alimentam de plantas da família Malvaceae possuem o potencial de causar danos em espécies de importância econômica da família, como quiabo (*Abelmoschus esculentus*) e hibisco (*Hibiscus* spp.) (JOHNSON, 1981).

Acanthoscelides obtectus é uma das espécies de maior importância econômica no gênero, por sua capacidade de se alimentar de grãos armazenados, gerando muitos prejuízos. A infestação das sementes começa no campo e vai até o armazenamento desses grãos, onde se reproduzem exponencialmente e podem destruir os grãos armazenados em poucos meses, gerando entre 7 e 40% de perdas

(JUMBO et al., 2019; GAD et al., 2020). Segundo Oliveira et al. (2018), *A. obtectus* é a praga de feijão mais importante do ponto de vista econômico por ser uma praga que facilita a contaminação por outras pragas, como outros insetos e microrganismos, devido aos danos que causa nas sementes.

O método mais utilizado para combater as infestações por esse besouro é através da aplicação de inseticidas químicos. Os inseticidas usados para controle de *A. obtectus* são os indicados para outras pragas de grãos armazenados, tanto para uso preventivo quanto para tratamento de grãos infestados: fosfina, pirimiphos-methyl, fenitrothion, deltamethrin, bifenthrin e lambda-cyhalothrin (LORINI et al., 2015).

Porém, os métodos químicos apresentam vários pontos negativos, como a contaminação do ambiente e os resíduos tóxicos que permanecem nos grãos armazenados e podem trazer malefícios aos seres humanos (OLIVEIRA et al., 2018; GAD et al., 2020).

A partir disso, muitas pesquisas estão sendo realizadas a fim de encontrar formas eficientes e menos prejudiciais de combater *A. obtectus*, como controle mecânico, óleos vegetais e animais, terra diatomácea, fungos, produtos secos derivados de plantas e combinações desses produtos (OLIVEIRA et al., 2018; JUMBO et al., 2019; GAD et al., 2020).

O uso de parasitoides para o controle biológico das espécies de *Acanthoscelides* ainda é pouco difundido e poucas pesquisas têm sido realizadas em comparação com as outras metodologias de controle citadas. O conhecimento dos parasitoides de Bruchinae ainda é limitado e as fontes com maiores dados sobre o assunto são os catálogos descritivos (STEFFAN, 1981; HETZ e JOHNSON, 1988). Ainda assim, esses catálogos contêm vários registros errôneos, sendo necessária cautela ao realizar a consulta (STEFFAN, 1981).

Devido à preocupação com a precisão dos dados de parasitoides, Hetz e Johnson (1988) listaram os himenópteros parasitoides de espécies de Bruchinae coletadas ao longo de 20 anos por Johnson nos Estados Unidos, México, América Central e norte da América do Sul, onde encontraram 22 espécies de himenópteros parasitando 123 espécies de bruquíneos. Dentre os parasitoides, encontraram sete espécies de Braconidae, duas de Eulophidae, duas de Eupelmidae, três de Pteromalidae e uma de Torymidae parasitando espécies de *Acanthoscelides*.

Alguns estudos vêm sendo realizados para a avaliação dos parasitoides como controladores biológicos de espécies de importância econômica, como *Acanthoscelides obtectus*. Iturralde-García et al. (2020) estudaram a capacidade de controle de quatro espécies de ácaros polípagas que predam ovos e duas espécies polípagas de himenópteros que predam larvas no controle dos bruquíneos *A. obtectus* e *Zabrotes subfasciatus* (Boheman, 1833) em grãos armazenados. Os ácaros *Stratiolaelaps scimitus* Berlese e *Neoseiulus cucumeris* Oudemans tiveram dificuldades em sobreviver nas condições típicas dos armazéns, com altas temperaturas e baixa umidade. O ácaro *Blattisocius tarsalis* Berlese causou 65% de mortalidade nos ovos de *A. obtectus*, enquanto os himenópteros *Anisopteromalus calandrae* Howard e *Lariophagus distinguendus* Förster reduziram a população em 38% e 34% respectivamente, que são porcentagens baixas em comparação aos danos que essas espécies causam em outras pragas. Entretanto, a combinação do parasitoide *Anisopteromalus calandrae* com os ácaros *Amblyseius swirskii* Athias-Henriot ou *Blattisocius tarsalis* aumentou o dano na população de *Acanthoscelides obtectus* para 52-65% em menor escala e para 80% em experimento com maior número de grãos, sendo uma combinação recomendada para o controle da espécie em grãos armazenados.

Schmale et al. (2003) estudaram a combinação de variedades de feijão contendo uma proteína que impede a predação por *Zabrotes subfasciatus* e o parasitoide *Dinarmus basalis* (Rondani) (Hymenoptera: Pteromalidae) no controle de *Acanthoscelides obtectus* em armazéns. Os estudos mostraram que a proteína *arcelin* (Arcelina) causou efeitos não letais em *A. obtectus*, como o retardo a emergência dos adultos, e que variedades com níveis médios dessa proteína juntamente com a ação de *D. basalis* foram mais eficientes, sendo que em algumas réplicas os besouros foram totalmente erradicados. Outro estudo foi realizado por Schmale et al. (2006) onde foi avaliada a eficácia de *D. basalis* no controle de *A. obtectus* em pequenas fazendas. Os parasitoides foram introduzidos em sacos de feijão infestados pelos besouros no campo. Os resultados mostraram que o dano nos feijões foi reduzido em 88-97% quando as larvas de *A. obtectus* estavam nos instares iniciais.

Apesar da grande importância econômica das espécies de *Acanthoscelides* como pragas, algumas espécies foram utilizadas no controle biológico de plantas. *Acanthoscelides macrophthalmus* se alimenta de sementes de *Leucaena*

leucocephala, uma planta nativa da América Central que foi introduzida em mais de 20 países por interesses agroflorestais e que vem ameaçando a flora nativa dos locais onde foi introduzida (GISD, 2020). Em 1999, na África do Sul, foi iniciado o controle biológico da planta com *Acanthoscelides macrophthalmus* e estudo posterior corroborou a partir da análise da biologia da espécie sua capacidade como controlador biológico (SHOBA e OLCKERS, 2010). No entanto, estudo de campo posterior mostrou que o dano que a espécie causava nas plantas seria em nível médio, com aproximadamente 50% das sementes danificadas, não sendo suficiente para controlar a planta alvo com eficiência, que deve ser de pelo menos 80% (SHARRAT e OLCKERS, 2019). No entanto, mesmo o nível de controle sendo baixo, a velocidade de dispersão da planta é diminuída pela ação do besouro, e a introdução de outras espécies para complementar a ação de *A. macrophthalmus* podem ser interessantes nesse caso (SHARRAT e OLCKERS, 2019).

Situação semelhante ocorreu com a introdução das espécies *Acanthoscelides quadridentatus* e *Acanthoscelides puniceus* Johnson, 1983 na Tailândia para controle de *Mimosa pigra*. Avaliações do dano em sementes mostraram que o dano causado por essas espécies não é suficiente para controlar totalmente as populações de *Mimosa pigra*, sendo necessária a introdução de outros agentes de controle para complementar a ação dos besouros (SUASA-ARD et al., 2004).

É possível observar que há poucos estudos sobre o uso das espécies de *Acanthoscelides* como controladores biológicos de plantas, e as conclusões dos estudos existentes geralmente apontam para a ineficácia dessas espécies em controlar totalmente as plantas-alvo. No entanto, existem muitas espécies em que essa potencialidade ainda não foi verificada, sendo então um campo vasto para estudos e é possível que algumas espécies sejam efetivas para o controle biológico devido ao seu comportamento alimentar.

Da mesma forma, os estudos dos parasitoides das espécies de *Acanthoscelides* são necessários para que novas espécies sejam avaliadas como potenciais controladoras principalmente das espécies de importância econômica. Nos estudos aqui apresentados, a escolha dos parasitoides para a pesquisa foi feita principalmente baseada em parasitoides de outros gêneros de Bruchinae mais estudados, no entanto, é possível que parasitoides específicos quando descobertos

possam vir a apresentar maiores taxas de sucesso no controle, sendo assim um amplo campo de pesquisa.

Porém, na ausência de estudos preliminares básicos sobre taxonomia, biologia e ecologia, os estudos na área do controle (químico, biológico e integrado) são prejudicados, pois é essencial identificar corretamente as espécies de *Acanthoscelides* e saber quais são suas plantas hospedeiras e sua relação com elas, além das relações com os parasitoides, para iniciar estudos na área aplicada. Assim, são necessários estudos de levantamento de espécies e realização de registros confiáveis de plantas hospedeiras e de parasitoides para que espécies sejam eleitas como possíveis controladoras biológicas e os estudos aplicados verificarem se isso é possível. Também é necessário avaliar as possibilidades de utilização das espécies de *Acanthoscelides* já estudadas com relação ao controle biológico em conjunto com outros agentes para que haja um controle efetivo das populações de plantas.

QUADRO 1 – Lista dos trabalhos apresentados e discutidos neste levantamento bibliográfico em ordem cronológica.

Taxonomia e Análises Filogenéticas	Biologia e Ecologia	Pragas, controle e importância econômica
Johnson (1970)	Johnson (1981)	Johnson (1981)
Slobodchikoff e Johnson (1973)	Johnson (1990)	Steffan (1981)
Johnson (1983)	Johnson e Romero (2004)	Hetz e Johnson (1988)
Borowiec (1987)	Sousa-Lopes et al. (2019)	Schmale et al. (2003)
Johnson (1990)		Suasa-Ard et al. (2004)
Kingsolver (2004)		Schmale et al. (2006)
Kergoat et al. (2005)		Tuda (2007)
Alvarez et al. (2006)		Shoba e Olckers (2010)
Johnson e Nápoles (2006)		Lorini et al. (2015)
Téran et al. (2014)		Oliveira et al. (2018)
		Jumbo et al. (2019)
		Sharrat e Olckers (2019)
		Gad et al. (2020)
		Iturralde-García et al. (2020)

FONTE: A autora (2020).

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir do presente levantamento, foi possível observar que ainda existem várias lacunas no conhecimento do gênero *Acanthoscelides* em todas as áreas de pesquisa avaliadas.

Com relação à Sistemática do gênero, foi possível identificar que ainda são necessários estudos de revisão taxonômica abrangendo principalmente a grande maioria dos países da América do Sul para que o gênero possa ser melhor caracterizado, incluindo ferramentas para a identificação das espécies, como chaves dicotômicas, bem como registros de plantas hospedeiras para os países de cada região. Além disso, são necessários estudos filogenéticos abrangentes para que o gênero seja definido como uma única linhagem evolutiva, já que o gênero se apresenta como parafilético. A partir desses estudos, novos gêneros podem ser descritos ou espécies transferidas para outros gêneros, resultando em uma melhor definição de *Acanthoscelides*. Aqui sugere-se os estudos taxonômicos e filogenéticos dos grupos de espécies, por serem grupos menores e com caracterização prévia, facilitando o estudo do gênero.

Também são necessários mais estudos com relação à biologia e ecologia de *Acanthoscelides*, com novos registros de plantas hospedeiras, atualizações dos dados de plantas hospedeiras do gênero com as novas classificações botânicas e compreensão dos comportamentos de oviposição. Além desses dados serem importantes para o entendimento da história evolutiva do gênero, devido à sua relação muito próxima com as plantas, também são importantes para o reconhecimento de possíveis pragas e identificação de espécies em razão da associação com as plantas hospedeiras.

Com relação ao controle das espécies de *Acanthoscelides* que são pragas, principalmente *Acanthoscelides obtectus*, muitas pesquisas têm sido realizadas a fim de encontrar meios de controle alternativos aos inseticidas químicos utilizados atualmente, mas pouca informação tem sido publicada sobre o controle biológico dessas espécies a partir de parasitoides. As poucas pesquisas existentes apontam para um grande sucesso no controle com o uso de parasitoides polípagos, porém ainda são necessários estudos com as espécies de parasitoides espécie-específicas de *Acanthoscelides*. As dificuldades para a realização desse tipo de contribuição são que os estudos sobre taxonomia e biologia desses parasitoides são escassos, sendo

necessário que estudos mais aprofundados sobre os parasitoides de *Acanthoscelides* sejam realizados.

Da mesma forma, ainda há poucos estudos referentes ao uso de espécies de *Acanthoscelides* como controladores biológicos de plantas. Os estudos existentes realizados com algumas espécies de *Acanthoscelides* apontam para a baixa taxa de controle de plantas invasoras, porém ainda são necessárias pesquisas com outras espécies do gênero a fim de avaliar as potencialidades de uso como controladoras biológicas, já que o comportamento alimentar das espécies de *Acanthoscelides* é propício para o controle.

CAPÍTULO II. ANÁLISE FILOGENÉTICA PRELIMINAR DO GRUPO *MEXICANUS* DE *ACANTHOSCELIDES* SCHILSKY, 1905

1 INTRODUÇÃO

O gênero *Acanthoscelides* Schilsky, 1905 possui 15 grupos de espécies descritos, onde estão alocadas cerca de 47% das espécies do gênero. Dentre esses grupos de espécies, o grupo *mexicanus* tem se mostrado como um dos mais distintos do gênero. Johnson (1983, 1990) citou a semelhança das espécies do grupo *mexicanus* com o gênero *Merobruchus* Bridwell, 1946 e trabalhos com análise molecular têm apontado para a parafilia do grupo *mexicanus*, sendo que a maioria das espécies deste grupo aparece como mais próxima de espécies de outros gêneros do que da espécie-tipo de *Acanthoscelides* (KERGOAT et al., 2005; MORSE, 2003).

Com relação às plantas hospedeiras, observou-se que a espécie-tipo de *Acanthoscelides* consome espécies da subfamília Papilionoideae (Fabaceae), enquanto a maioria das espécies do grupo *mexicanus* consome espécies da subfamília Caesalpinioideae (Fabaceae), clado Mimosóide, assim como as espécies dos gêneros *Merobruchus* e *Mimosestes* Bridwell, 1946.

Assim, uma análise cladística do grupo *mexicanus* com base em caracteres morfológicos do adulto e de plantas hospedeiras seria pertinente para esclarecer o posicionamento filogenético desse grupo.

O objetivo principal deste capítulo é de reconstruir a história evolutiva do grupo *mexicanus* aplicando os princípios básicos da metodologia cladística e contribuir para melhor entendimento do gênero *Acanthoscelides* como um todo.

1.1 SISTEMÁTICA DO GRUPO *MEXICANUS*

Em 1970, Johnson publicou sua primeira revisão de *Acanthoscelides* com as espécies coletadas no Arizona, Califórnia e Oregon (Estados Unidos da América). Neste trabalho, Johnson (1970) tratou de 29 espécies e reconheceu oito grupos de espécies, no entanto não os nomeou, eles apenas foram enumerados. O Grupo 1 de Johnson (1970), constituído pelas espécies *A. mexicanus* (Sharp, 1885), *A. bisignatus* (Horn, 1873), *A. chiricahuae* (Fall, 1910) e *A. obrienorum* Johnson, 1970,

foi caracterizado pelos seguintes caracteres: escutelo quadrado ou transversal, fêmur posterior com dente subapical proeminente, tíbia posterior com mucro curto e carena anterolateral longitudinal, genitália do macho com espinhos pequenos no saco interno e ausência de estruturas apicais pareadas e pubescentes e emarginação entre os lobos laterais pelo menos a metade do seu comprimento.

Slobodchikoff e Johnson (1973) realizaram uma análise filogenética e fenética com as 29 espécies pertencentes aos grupos de Johnson (1970). As análises corroboraram alguns grupos de espécies definidos previamente (JOHNSON, 1970). Esse trabalho mostra a importância das plantas hospedeiras na definição de grupos de espécies em gêneros de Bruchinae, fato também observado por Kingsolver e Whitehead (1974) em *Caryedes* Hummel, 1827.

Em 1982, Kingsolver descreveu *A. bilobatus* e comentou que essa espécie, juntamente com outras já descritas fariam parte de um agrupamento com *A. mexicanus*.

Em 1983, Johnson, em sua revisão das espécies de *Acanthoscelides* do sul do México e América Central, definiu o grupo *mexicanus* e atribuiu os seguintes caracteres ao grupo: mucro cerca de 1/6 do comprimento do primeiro tarsômero posterior, fêmur posterior mais largo que a coxa posterior, élitros geralmente variegados, estrias elitrais 3 e 4 encurtadas, vértice com área globosa, genitália do macho em geral truncada no ápice da valva ventral, saco interno com semelhantes denticulos, além das espécies compartilharem plantas hospedeiras pertencentes à antiga subfamília Mimosoideae de Fabaceae (atualmente Caesalpinioideae, clado mimosóide) com exceção de *A. obrienorum* que consome sementes de *Senna* spp. (Caesalpinioideae). Nesse grupo, Johnson (1983) incluiu *A. mexicanus*, *A. obrienorum*, *A. clitellarius* (Fåhraeus, 1839), *A. lapsanae* (Motschoulsky, 1874), *A. cordifer* (Sharp, 1885); *A. desmanthi* Johnson, 1977; *A. macrophthalmus* (Schaeffer, 1907), *A. piceoapicalis* (Pic, 1938), *A. speciosus* (Schaeffer, 1907) e espécies por ele descritas nessa contribuição: *A. boneti*, *A. leucaenicola* e *A. mankinsi*. A espécie *A. bisignatus* provavelmente não foi abordada nesse trabalho porque sua distribuição se dá apenas na América do Norte.

Mais tarde, em 1984, Kingsolver descreveu *A. winderi* e a alocou no grupo *mexicanus* (KINGSOLVER, 1984). Em 1985, Kingsolver descreveu sete espécies de *Acanthoscelides* e sugeriu que elas poderiam pertencer ou formar um grupo próximo ao grupo *mexicanus*, contudo não definiu a posição dessas espécies

(KINGSOLVER, 1985); são elas: *A. aurulentus*, *A. bisagittus*, *A. helenae*, *A. hopkinsi*, *A. imitator*, *A. lambda* e *A. phalaropus*. Essas espécies, assim como as do grupo *mexicanus*, consomem sementes de plantas pertencentes ao clado mimosóide da subfamília Caesalpinioideae.

Johnson (1990) ao revisar as espécies de *Acanthoscelides* do norte da América do Sul, descreveu e adicionou mais seis espécies ao grupo: *A. aldanai*, *A. guanare*, *A. jolyi*, *A. sennicola*, *A. suramerica* e *A. yepezi*, sendo que as plantas hospedeiras para *A. aldanai*, *A. guanare* e *A. yepezi* são desconhecidas, *A. jolyi* e *A. sennicola* consomem sementes de *Senna* spp. (Caesalpinioideae) e *A. suramerica* de *Leucaena* spp. (Caesalpinioideae, clado mimosóide). Assim, Johnson (1970, 1983, 1990) contribuiu com 18 espécies no grupo *mexicanus*.

Kergoat et al. (2005) realizaram análises moleculares com diversas espécies de Bruchinae com o objetivo principal de compreender a evolução de *Acanthoscelides* e de *Bruchidius*, os maiores gêneros a subfamília. As espécies utilizadas no estudo que pertencem ao grupo *mexicanus* ficaram mais próximas de uma espécie de *Merobruchus* do que do restante das espécies de *Acanthoscelides*.

Com esse mesmo tipo de dado, Morse (2003) demonstrou a proximidade do grupo *mexicanus* com o gênero *Mimosestes* Bridwell, 1946. Contudo, os resultados de Alvarez et al. (2006) para a filogenia de *Acanthoscelides* com análise molecular indicaram a parafilía do grupo *mexicanus*, que pode ter sido decorrente da baixa amostragem, com apenas dois táxons do grupo *mexicanus*. Apesar disso, as espécies do grupo *mexicanus* amostradas neste trabalho encontram-se distantes do grupo da espécie-tipo de *Acanthoscelides*.

Posteriormente, outros autores também descreveram espécies e as alocaram no grupo *mexicanus* de acordo com a definição de Johnson (1983), como Romero e Yus (2008) com *A. alonsoi* e Romero e Westcott (2011) com *A. camerinoi*, totalizando 23 espécies no grupo *mexicanus*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 MATERIAL EXAMINADO

Os 287 exemplares estudados encontram-se depositados permanente ou temporariamente na Coleção de Entomologia Pe. Jesus Santiago Moure (DZUP), Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná (UFPR).

O material foi previamente identificado por especialistas e a identificação foi conferida com os estudos revisivos de Johnson (1983, 1990) e descrições originais das espécies, além de comparação com espécimes-tipo quando disponíveis.

No presente estudo não foi possível fornecer a lista com o “Material Examinado” para cada espécie com os dados de suas etiquetas. O acesso ao material foi dificultado no final da pesquisa em razão do atendimento às medidas sanitárias de controle da COVID-19.

2.2 ESTUDO DA MORFOLOGIA

Foram selecionados caracteres tanto morfológicos externos e internos quanto de plantas hospedeiras. Estes últimos de acordo com o monofiletismo de clados de Fabaceae encontrado em análises botânicas específicas (CARDOSO et al., 2013; LPWG, 2017).

Os caracteres morfológicos foram observados a partir de insetos secos e alfinetados. Para o estudo da genitália, os exemplares foram colocados em água fervente com uma gota de detergente por aproximadamente cinco minutos para amolecimento. A genitália foi extraída sob estereomicroscópio inserindo-se microestiletos entre o pigídio e o último ventrito e colocada em solução de 10% de hidróxido de potássio fervente por aproximadamente um minuto para clarificação, e em seguida lavada em ácido acético. Após estudo, a genitália foi conservada em microtubos contendo glicerina e alfinetados juntamente ao exemplar.

A terminologia a ser abordada para a morfologia seguiu Silva e Ribeiro-Costa (2008). Para a genitália do macho seguiu-se a terminologia de Kingsolver (1970).

Para a obtenção das imagens de morfologia externa, utilizou-se câmera digital NIKON D610 acoplada ao estereomicroscópio ZEISS Stemi 2000-C. As imagens de genitália foram obtidas com câmera digital SONY Cyber-Shot DSC W350 acoplada em microscópio CARL ZEISS Standard 20. A edição posterior das imagens e a confecção de desenhos foram realizadas no programa Adobe Photoshop CC.

2.3 PLANTAS HOSPEDEIRAS

Os dados de plantas hospedeiras foram levantados a partir de registros na literatura e dados das etiquetas das espécies. A validade dos nomes das plantas hospedeiras foi conferida usando o portal *The Plant List* (2013) e a classificação botânica seguiu os clados monofiléticos evidenciados em Cardoso et al. (2013) e The Legume Phylogeny Working Group (LPWG) (2017).

2.4 ANÁLISE CLADÍSTICA

2.4.1 Táxons Terminais

Os táxons utilizados como grupo interno na análise, totalizam 17 das 23 espécies do grupo *mexicanus* (73%) (QUADRO 2). Elas foram selecionadas devido à disponibilidade de material para o estudo.

QUADRO 2 – Lista das espécies do grupo *mexicanus*. Os asteriscos (*) indicam as espécies que foram utilizadas como grupo interno da análise cladística.

Espécie	Autor, ano
<i>Acanthoscelides aldanai</i>	Johnson, 1990
<i>A. alonsoi</i>	Romero e Yus, 2008
* <i>A. bilobatus</i>	Kingsolver, 1982
<i>A. bisignatus</i>	(Horn, 1873)
* <i>A. boneti</i>	Johnson, 1983
<i>A. camerinoi</i>	Romero, 2011
* <i>A. clitellarius</i>	(Fåhræus, 1839)
* <i>A. cordifer</i>	(Sharp, 1885)
* <i>A. desmanthi</i>	Johnson, 1977
<i>A. guanare</i>	Johnson, 1990
* <i>A. jolyi</i>	Johnson, 1990
* <i>A. lapsanae</i>	(Motchulsky, 1874)
* <i>A. leucaenicola</i>	Johnson, 1983
* <i>A. macrophthalmus</i>	(Schaeffer, 1907)
* <i>A. mankinsi</i>	Johnson, 1983
* <i>A. mexicanus</i>	(Sharp, 1885)
* <i>A. obrienorum</i>	Johnson, 1970
* <i>A. piceoapicalis</i>	(Pic, 1938)

* <i>A. sennicola</i>	Johnson, 1990
* <i>A. speciosus</i>	(Schaeffer, 1907)
* <i>A. suramerica</i>	Johnson, 1990
* <i>A. winderi</i>	Kingsolver, 1984
<i>A. yepezi</i>	Johnson, 1990

FONTE: A autora (2020).

Para o grupo externo foi analisada a espécie-tipo do gênero *Acanthoscelides*, *A. obtectus* (Say, 1831), duas espécies de outros grupos de *Acanthoscelides*: *A. flavescens* (Fåhræus, 1839) (grupo *flavescens*) e *A. chiricahuae* (Fall, 1910) (grupo *chiricahuae*); as espécies descritas por Kingsolver (1985): *A. aurulentus*, *A. bisagittus*, *A. helenae*, *A. hopkinsi*, *A. imitator*, *A. lambda* e *A. phalaropus*; duas espécies atualmente sem indicação de agrupamento que provavelmente pertençam ao grupo *mexicanus* devido a sua morfologia: *A. gregorioi* (Pic, 1931) e *A. maculicollis* (Gyllenhal, 1839). Também foi amostrada a espécie-tipo do gênero *Mimosestes*, *M. ulkei* (Horn, 1873), bem como *M. enterolobii* Kingsolver & Johnson, 1978; e a espécie-tipo de *Merobruchus*, *M. julianus* (Horn, 1894), bem como as espécies *M. columbinus* (Sharp, 1885) e *M. major* (Fall, 1912).

Com base na árvore de consenso da análise Bayesiana de Morse (2003), espécies de outros gêneros apontados na análise como próximos do grupo *mexicanus* foram selecionadas para compor o grupo externo: *Gibbobruchus speculifer* (Gyllenhal, 1833), *Gibbobruchus mimus* (Say, 1831), *Caryedes maricae* Kingsolver, 1992, *Caryedes* sp., *Sennius cruentatus* (Horn, 1873), *Stator pruininus* (Horn, 1873) e, para o enraizamento, *Ctenocolum tuberculatum* (Motschoulsky, 1874). Assim, totaliza-se 24 espécies no grupo externo. O elevado número de espécies compondo o grupo externo possui o intuito de proporcionar maior número de possibilidades de relacionamentos para a compreensão da filogenia do grupo *mexicanus*.

2.4.2 Levantamento de caracteres

Os caracteres foram levantados a partir do estudo da morfologia interna e externa dos exemplares e da literatura.

A matriz de dados foi confeccionada no programa NEXUS versão 0.5.0 (PAGE, 2001). Os estados foram codificados com um traço (-) quando inaplicáveis e com interrogação (?) quando não foi possível obter o dado, principalmente devido à danificação do material. A construção dos caracteres seguiu Sereno (2007) e quando estes eram multiestados não foram ordenados.

2.4.3 Análises

As análises seguiram o critério de parcimônia na busca das árvores das relações filogenéticas. As buscas heurísticas foram realizadas por meio do programa Tree analysis using New Technology (TNT Versão 1.5 no taxon limit) (GOLOBOFF & CATALANO, 2016) com pesagem igual e implícita dos caracteres (GOLOBOFF, 1993; GOLOBOFF, 2014). Foram utilizados os seguintes parâmetros para ambas as análises: “Max.tree” = 10000; “random seed” = 0; “number of additional sequences” = 1000; “tree to save per replication” = 100; com algoritmo “tree bisection reconnection” (TBR) e a opção “collapse tree after the search” marcada para evitar que árvores com ramos não suportados fossem salvas na memória. Para a análise com pesagem implícita de caracteres, a opção “using implied weights” foi marcada.

A análise e manipulação dos cladogramas resultantes foi realizada no programa ASADO ver.1.61 (NIXON, 2004) e a edição das imagens em programas específicos.

O suporte dos ramos foi obtido com os valores de suporte de Bremer (Bremer, 1994), que foram calculados no programa TNT utilizando o script “bremer.run”.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 LISTA DE CARACTERES

Foram levantados 37 caracteres. Destes, 20 são de morfologia externa, 16 de morfologia interna, sendo 11 de genitália masculina e 5 de genitália feminina, e 1 de plantas hospedeiras (APÊNDICE 1).

A seguir encontra-se apresentada a lista de caracteres empregados na análise, contendo o comprimento (C), índice de consistência (IC) e de retenção (IR)

de cada caráter de acordo com a análise com pesagem implícita, além de comentários quando necessários.

Cabeça

1. Antena, comprimento no macho: (0) alcançando até o terço basal do élitro (FIGURA 2, 3); (1) alcançando a metade do élitro (FIGURA 4).

C = 2; IC = 50; IR = 80.

O estado do comprimento da antena alcançando a metade do élitro no macho está presente nas espécies *Acanthoscelides bilobatus*, *A. boneti*, *A. cordifer*, *A. desmanthi*, *A. macrophthalmus* e *A. suramerica* e foi retirado de Johnson (1990) e Kingsolver (2004).

Tórax

2. Pronoto, carena lateral, extensão em relação ao pronoto: (0) nula ou até 1/3; (1) mais de 1/3 (FIGURA 3); (2) completa.

C = 11; IC = 18; IR = 47.

3. Élitro, tegumento, coloração predominante: (0) negra (FIGURA 14); (1) castanha (FIGURAS 13, 15, 16, 17, 18).

C = 3; IC = 33; IR = 60.

4. Élitro, estria 3, base, dente: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 7).

C = 2; IC = 50; IR = 75.

5. Élitro, estria 4, base, dente: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 7).

C = 2; IC = 50; IR = 75.

6. Élitro, estria 5, base, dente: (0) ausente; (1) presente.

C = 6; IC = 16; IR = 37.

7. Élitro, estria 6, base, dente: (0) ausente; (1) presente.

C = 2; IC = 50; IR = 66.

8. Élitro, ápice, estria abreviada: (0) 4 (FIGURA 7); (1) 6.

C = 2; IC = 50; IR = 80.

9. Metaventrito, sulco mesocoxal, ápice: (0) arredondado (FIGURA 19); (1) pontiagudo (FIGURA 5).

C = 3; IC = 33; IR = 50.

10. Metafêmur, margem externa, formato: (0) lisa; (1) serrada (FIGURA 8).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

11. Metafêmur, margem interna, pré-pécten: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 8).

C = 4; IC = 25; IR = 57.

12. Metatíbia, margem interna, carena dorsal: (0) ausente; (1) presente.

C = 1; IC = 100; IR = 100.

Abdome

13. Ventrito 1, lateral, subapical, área glabra: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 2).

C = 4; IC = 25; IR = 75.

Caráter de Whitehead e Kingsolver (1975), também usado em Manfio et al. (2016).

14. Ventrito 2, lateral, subapical, área glabra: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 20).

C = 3; IC = 33; IR = 66.

15. Ventrito 5, cerdas, densidade em relação ao ventrito 4 na fêmea: (0) menor (FIGURA 21); (1) igual.

C = 4; IC = 25; IR = 40.

16. Ventrito 5, região mediana, borda, par de projeções laterais na fêmea: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 23).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

Caráter presente nas fêmeas das espécies de *Merobruchus*.

17. Tergito 6, alinhamento em relação ao ventrito 4: (0) posterior (FIGURA 24, 25); (1) anterior (FIGURA 22).

C = 3; IC = 33; IR = 33.

Em *Acanthoscelides jolyi* e nas espécies do gênero *Mimosestes*, o tergito 6 é alinhado anteriormente ao ventrito 4, dando a impressão de que o pigídio está em uma posição mais horizontal com relação ao abdome, sendo que geralmente a base do pigídio está coberta pelos élitros.

18. Abdome, pigídio, área glabra central: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 6).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

19. Abdome, pigídio, mácula central na fêmea: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 24).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

20. Abdome, pigídio, região mediana, máculas alongadas: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 25).

C = 2; IC = 50; IR = 75.

Genitália masculina

21. Lobo médio, valva dorsal, projeção: (0) não projetada (FIGURA 9); (1) projetada (FIGURA 26).

C = 6; IC = 16; IR = 58.

Em muitos casos, como em *Merobruchus columbinus*, a valva dorsal é levemente projetada em direção ao ápice do lobo médio, mas não é possível de ser observada em vista frontal porque a valva ventral está posicionada na frente. Nesses casos, assim como nas espécies em que a valva dorsal é visível em vista frontal por ser maior do que a valva ventral, o estado “(1) projetada” foi considerado. Nos casos em que a valva dorsal acaba na base da valva ventral, foi considerado o estado “(0) não projetada”.

22. Lobo médio, valva dorsal, projeção em relação à valva ventral: (0) menor (FIGURA 27); (1) igual ou maior (FIGURA 26).
C = 4; IC = 25; IR = 62.
23. Lobo médio, valva dorsal, adensamento de cerdas apicais: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 26).
C = 3; IC = 33; IR = 87.
24. Lobo médio, valva ventral, ápice, forma: (0) afilado (FIGURA 9); (1) não afilado (FIGURA 26, 27).
C = 1; IC = 100; IR = 100.
25. Lobo médio, valva ventral, ápice bilobado: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 26).
C = 1; IC = 100; IR = 100.
26. Lobo médio, saco interno, ápice, par de faixas paralelas de espículas: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 9, 26).
C = 4; IC = 25; IR = 81.
27. Lobo médio, saco interno, comprimento em relação à região tubular: (0) menos que 1,5x (FIGURA 28); (1) 1,5x ou mais (FIGURA 26).
C = 7; IC = 14; IR = 40.
28. Lobo médio, saco interno, faixa de espículas, espinhos, ápice: (0) esparsos; (1) aglutinados.
C = 4; IC = 25; IR = 25.
29. Lobo médio, saco interno, ápice, esclerito opercular: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 28).
C = 2; IC = 50; IR = 0.
30. Lobo médio, saco interno, esclerito em forma de “Y” invertido: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 27).

C = 2; IC = 50; IR = 50.

31. Tégmen, suporte: (0) não quilhado (FIGURA 29); (1) quilhado (FIGURA 10).

C = 2; IC = 50; IR = 50.

Genitália feminina

32. Esternito VIII, comprimento (exceto apódema) em relação à sua largura: (0) menor ou igual; (1) maior (FIGURA 11).

C = 4; IC = 25; IR = 50.

33. Bursa copulatrix, fileira de dentes longitudinal: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 11, 12).

C = 7; IC = 14; IR = 33.

34. Bursa copulatrix, fileira de dentes longitudinal, dentes, sentido: (0) ao lúmen (FIGURA 12); (1) contrário ao lúmen.

C = 1; estado 1 como autapomorfia de *A. jolyi*.

35. Bursa copulatrix, dentes da fileira longitudinal, distanciamento: (0) separados; (1) unidos (FIGURA 11, 12).

C = 1; IC = 100; IR = 100.

36. Bursa copulatrix, fileira de dentes transversal: (0) ausente; (1) presente (FIGURA 12).

C = 4; IC = 25; IR = 40.

Plantas hospedeiras

37. Família Fabaceae, clados monofiléticos: (0) Cercidoioideae; (1) Dialioideae; (2) Papilionoideae, Core-Millettieae; (3) Papilionoideae, Hologalegina; (4) Papilionoideae, Cajaninae; (5) Caesalpinioideae, clado Mimosóide; (6) Caesalpinioideae, clado *Cassia*.

C = 7; IC = 85; IR = 75.

Os clados monofiléticos seguiram LPWG (2017) e Cardoso et al. (2013).

3.2 ANÁLISE FILOGENÉTICA

A análise utilizando pesagem igual resultou em 190 árvores mais parcimoniosas que, com exclusão das subótimas, resultou em 145 árvores com comprimento de 190 passos, índice de consistência 37 e índice de retenção 67. O consenso estrito dessas árvores resultou em uma árvore com comprimento de 154 passos, índice de consistência 27 e índice de retenção 49 (TABELA 1).

Já a análise utilizando pesagem implícita resultou em 3 árvores mais parcimoniosas, com comprimento 117, índice de consistência 36 e índice de retenção 66, onde uma árvore subótima foi excluída. O consenso estrito das duas árvores ótimas resultou em uma árvore com comprimento 118 passos, índice de consistência 36 e índice de retenção 66 (TABELA 1).

TABELA 1 – Dados comparativos das análises com pesagem igual e pesagem implícita dos caracteres. C = Comprimento; IC = Índice de Consistência; IR = Índice De Retenção.

Análises	Árvores mais parcimoniosas		Árvores ótimas			Consenso estrito		
	nº	nº	C	IC	IR	C	IC	IR
Pesagem igual	190	145	114	37	67	154	27	49
Pesagem implícita	3	2	117	36	66	118	36	66

FONTE: A autora (2020).

A árvore consenso resultante da análise com pesagem igual dos caracteres resultou em pouca formação de clados, gerando várias politomias (FIGURA 30). No entanto, alguns clados se formaram com suporte principalmente em homoplasias, com poucas sinapomorfias não homoplásticas suportando os clados.

Já a árvore consenso da análise com pesagem implícita dos caracteres resultou em maior agrupamento de espécies em clados, com menos politomias (FIGURA 31). A partir dessa análise foi possível verificar a não monofilia de *Acanthoscelides* e do grupo *mexicanus*, que ficou dividido em três clados distintos: clado *macrophthalmus*, clado *obrienorum* e clado *mexicanus*. Os

clados *macrophthalmus* e *obrienorum* ficaram mais próximos da espécie-tipo de *Acanthoscelides* (*A. obtectus*) do que do clado *mexicanus*, que inclui a espécie que dá nome ao grupo. No entanto, os valores dos suportes de Bremer no geral foram baixos.

O clado *macrophthalmus* (suporte de Bremer = 0,07) é formado pelas espécies *A. desmanthi*, *A. macrophthalmus*, *A. boneti* e *A. suramerica*, e a sinapomorfia do grupo é o dimorfismo sexual das antenas, sendo que a do macho é mais longa que a da fêmea (1(1)) (FIGURA 4).

Já o clado *obrienorum* (suporte de Bremer = 0,10) é formado pelas espécies *A. jolyi*, *A. obrienorum* e *A. sennicola*, e as sinapomorfias do grupo são a ausência de pré-pecten (11(0)), ovipositor mais longo que largo (32(1)) (FIGURA 11), dentes longitudinais da bursa copulatrix da fêmea presentes (33(1)) (FIGURA 11, 12) e plantas hospedeiras pertencentes ao clado *Cassia* de Caesalpinioideae (37(6)).

O clado *mexicanus* (suporte de Bremer = 0,16) agrupou o restante das espécies do grupo *mexicanus*, bem como as espécies descritas por Kingsolver (1985) *A. aurulentus*, *A. bisagittus*, *A. helenae*, *A. hopkinsi*, *A. imitator*, *A. lambda* e *A. phalaropus*, corroborando a sugestão de Kingsolver que essas espécies possivelmente fariam parte do grupo *mexicanus* (KINGSOLVER, 1985), e as duas outras espécies sem agrupamento incluídas na análise, *A. gregorioi* e *A. maculicollis*. Este clado é suportado pela sinapomorfia homoplástica presença de cerdas na valva dorsal da genitália masculina (23(1)) (FIGURA 26) e pela sinapomorfia não homoplástica valva não afilada no ápice (24(1)) (FIGURA 26, 27).

O clado *mexicanus* ficou mais próximo das espécies dos gêneros *Merobruchus* e *Mimosestes* do que de *A. obtectus*, comprovando o que já havia sido evidenciado em outros trabalhos filogenéticos moleculares e observações de morfologia (JOHNSON, 1983, 1990; MORSE, 2003; KERGOAT, 2005). As sinapomorfias que sustentam a relação entre os gêneros *Mimosestes* e *Merobruchus* com o clado *mexicanus* são a carena lateral do pronoto maior que 1/3 (2(1)), a valva dorsal da genitália do macho projetada (21(1)) (FIGURA 26) e os dentes longitudinais da bursa copulatrix da fêmea presentes (33(1)) (FIGURAS 11, 12).

Várias relações evidenciadas na análise filogenética já haviam sido comentadas a partir de observações morfológicas. Ao discutir sobre as espécies do grupo *mexicanus*, Johnson (1990) apontou que havia semelhanças entre as

espécies *A. macrophthalmus* e *A. suramerica*, pois ambas se alimentam de sementes de plantas do gênero *Leucaena* e são similares externamente. Neste mesmo trabalho, a espécie *A. desmanthi* foi apontada como uma espécie marginal do grupo *mexicanus* (JOHNSON, 1990), e na análise a espécie ficou distante de *A. mexicanus*, juntamente com as outras espécies do clado *macrophthalmus*. Kingsolver (2004) mencionou que a genitália do macho de *A. macrophthalmus* era muito distinta da genitália de outras espécies do grupo *mexicanus*, principalmente quando comparada com *A. speciosus*, que na presente análise ficou posicionada como espécie-irmã de *A. mexicanus*.

Johnson (1990) apontou a semelhança externa de *A. jolyi* e *A. obrienorum* e a semelhança entre as genitálias do macho das espécies *A. sennicola* e *A. obrienorum*, além dessas espécies se alimentarem de plantas hospedeiras dos gêneros *Cassia* e *Senna*. As características da genitália da fêmea não foram analisadas por Johnson, porém nesta análise foram encontradas semelhanças também na genitália das fêmeas dessas espécies, o que ajuda a suportar o clado.

Além disso, as espécies citadas por Johnson (1990) que mais se encaixavam na descrição do grupo *mexicanus*, além de *A. mexicanus*, são *A. lapsanae*, *A. mankinsi*, *A. piceoapicalis* e *A. clitellarius*, todas espécies que na análise filogenética ficaram posicionadas no clado *mexicanus*.

Devido às evidências de que *Acanthoscelides* apresenta conservadorismo filogenético em sua relação com as plantas hospedeiras (KERGOAT et al., 2005), ou seja, que espécies filogeneticamente próximas se alimentam de espécies de plantas filogeneticamente próximas, era esperado que esse padrão fosse evidenciado também na análise. O fato do clado *obrienorum* possuir como sinapomorfia o consumo de plantas do clado *Cassia* (Caesalpinioideae), diferentemente das outras espécies do grupo *mexicanus*, é um forte indício de que essas espécies estão mais distantes evolutivamente do que outras que consomem as mesmas plantas hospedeiras, como foi mostrado na análise. O fato das espécies dos gêneros *Merobruchus* e *Mimosestes* consumirem espécies de plantas do clado Mimosóide (Caesalpinioideae), assim como as espécies do clado *mexicanus*, também está de acordo com a questão do conservadorismo filogenético, já que ficaram próximos filogeneticamente. No entanto, para a melhor compreensão das relações com as plantas hospedeiras na evolução do grupo *mexicanus* é necessária uma análise que envolva mais espécies de outros agrupamentos de *Acanthoscelides*, já que as

espécies *A. obtectus* e *A. flavescens*, dos grupos *obtectus* e *flavescens*, consomem plantas dos clados Hologalegina (Papilionoideae) e Cajinae (Papilionoideae), respectivamente.

Apesar dos presentes resultados indicarem a polifilia do grupo *mexicanus*, são necessários mais estudos e novas análises filogenéticas para que decisões taxonômicas sejam tomadas com segurança. De acordo com os resultados, as espécies do grupo *mexicanus* deveriam ser distribuídas em novos grupos taxonômicos, mas para que se tenha evidências robustas de que essas espécies formam novos grupos dentro de *Acanthoscelides* ou novos gêneros, é preciso que novas análises sejam realizadas com a inclusão de um número maior de representantes de *Acanthoscelides* e busca por novos caracteres para robustecer o suporte dos clados. Por esse motivo, a presente análise é classificada aqui como preliminar. Porém, já é possível observar o potencial do agrupamento no que se refere a novos arranjos taxonômicos a fim de que se alcance maior compreensão da evolução não apenas do grupo *mexicanus* como também do gênero *Acanthoscelides* como um todo.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

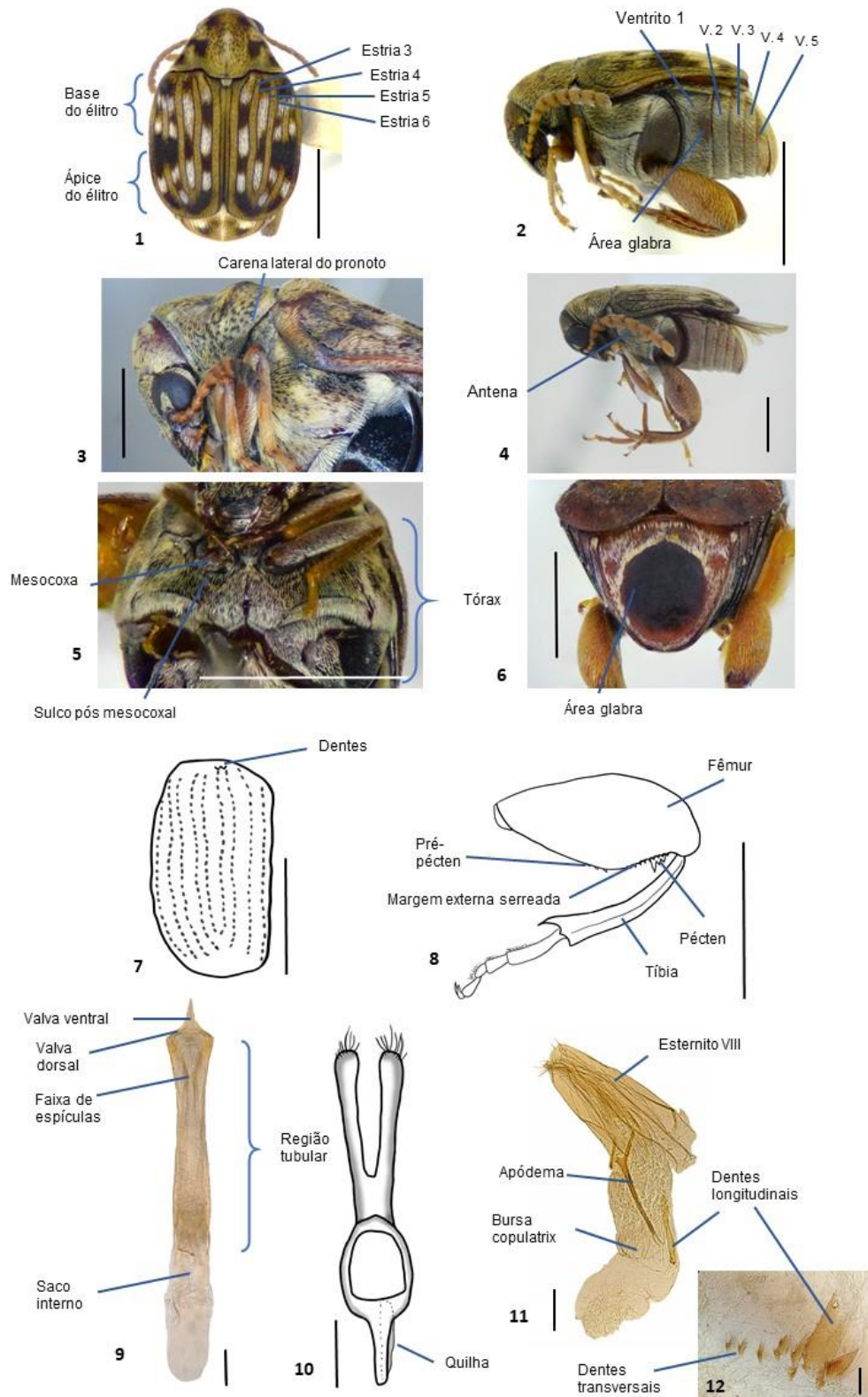
A partir da análise filogenética preliminar aqui apresentada, foi possível identificar indícios de que o grupo *mexicanus* é polifilético e que está mais próximo filogeneticamente de outros gêneros de Bruchinae do que do próprio gênero *Acanthoscelides*. A análise mostrou a formação de três clados distintos das espécies do grupo *mexicanus*: clado *macrophthalmus*, clado *obrienorum* e clado *mexicanus*. Neste último ficaram alocadas a maioria das espécies do grupo *mexicanus*, bem como as espécies descritas por Kingsolver (1985) *A. aurulentus*, *A. bisagittus*, *A. helenae*, *A. hopkinsi*, *A. imitator*, *A. lambda* e *A. phalaropus*, além de duas outras espécies atualmente sem indicação de agrupamento, *A. gregorioi* e *A. maculicollis*. O clado *mexicanus* mostrou-se mais próximo dos gêneros *Merobruchus* e *Mimosestes* do que da espécie-tipo de *Acanthoscelides*, *A. obtectus*, indo ao encontro de análises filogenéticas moleculares e observações morfológicas presentes na literatura.

Foi possível observar em certo grau o conservadorismo filogenético com relação ao consumo das plantas hospedeiras em alguns clados, como os clados *obrienorum* e *mexicanus* consumindo plantas de clados diferentes da espécie-tipo de *Acanthoscelides*, *A. obtectus*. No entanto, é necessária uma análise que envolva mais espécies de outros agrupamentos de *Acanthoscelides* para que se possa entender melhor a influência das plantas na evolução do gênero e do grupo *mexicanus*.

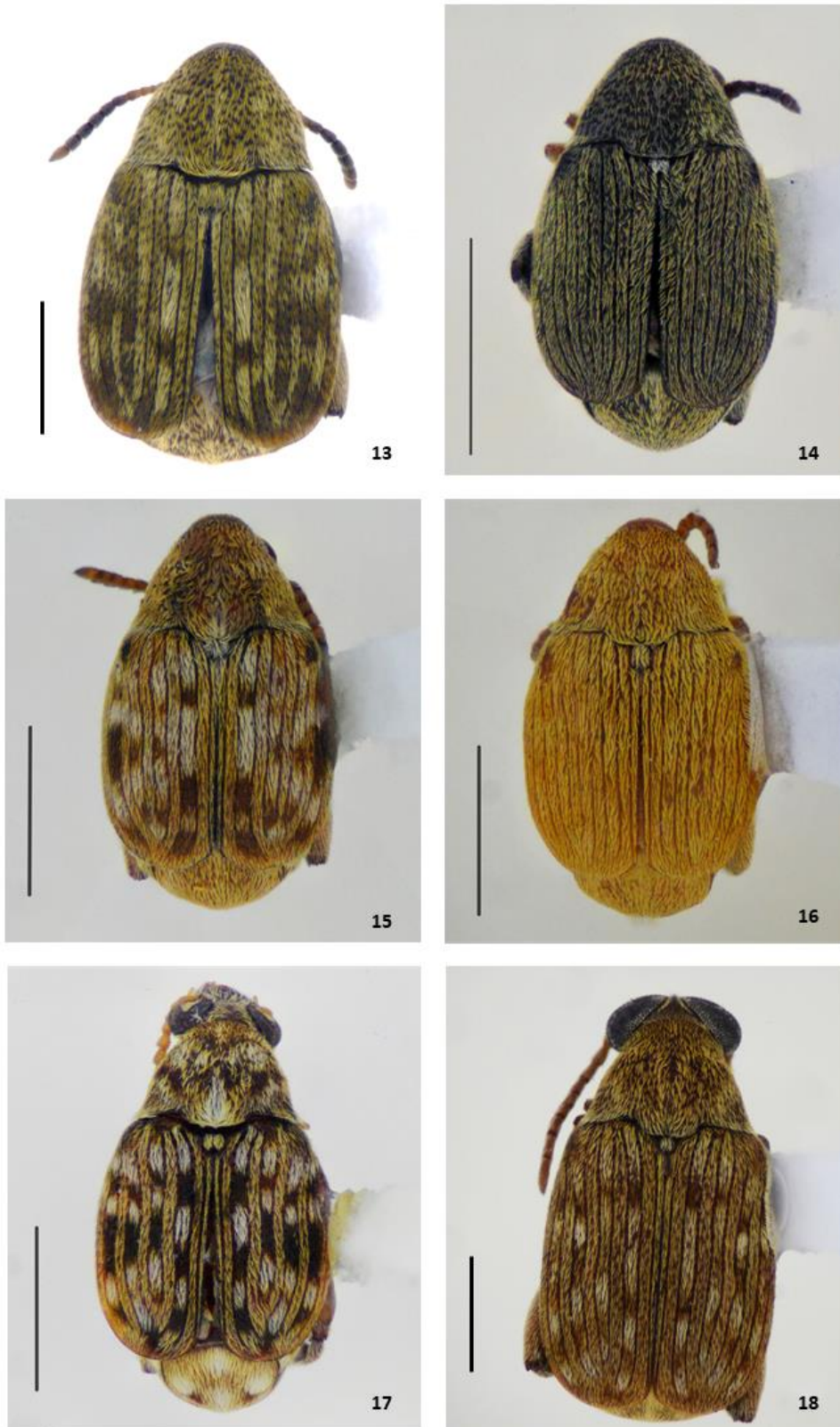
Ainda são necessários mais estudos para a compreensão da filogenia do grupo *mexicanus* a fim de tomar decisões taxonômicas que estejam de acordo com a evolução do grupo, principalmente com análises contendo mais espécies de *Acanthoscelides* e caracteres. Com isso, será possível reconhecer se as espécies que fazem parte do grupo *mexicanus* estariam mais bem alocadas em novos gêneros ou em novos agrupamentos de *Acanthoscelides*.

5 FIGURAS

FIGURAS 1-12 – 1. *Acanthoscelides maculicollis*, vista dorsal. 2. *A. lapsanae*, vista lateral. 3. *A. lambda*, vista lateral, detalhe pronoto. 4. *A. macrophthalmus*, macho, vista lateral. 5. *Caryedes maricae*, vista ventral, tórax. 6. *Gibbobruchus speculifer* pigídio. 7. *Acanthoscelides maculicollis*, élitro. 8. Perna posterior, vista lateral. 9. *A. macrophthalmus*, genitália masculina, lobo médio. 10. Genitália masculina, tégmen. 11. *A. jolyi*, genitália feminina. 12. *A. hopkinsi*, genitália feminina, detalhe dos dentes da bursa copulatrix. Escala: 1,0mm (Figs 1-8); 0,1mm (Figs 9-12).



FIGURAS 13-18 – Vista dorsal. 13. *Acanthoscelides obtectus*. 14. *A. chiricahuae*. 15. *A. obrienorum*. 16. *A. flavescens*. 17. *A. mexicanus*. 18. *A. macrophthalmus*. Escala: 1,0mm.



FIGURAS 19-25 – *Merobruchus columbinus*: 19. vista ventral, tórax, seta indicando sulco mesocoxal. *Acanthoscelides aurulentus*: 20. vista lateral, seta indicando área glabra. *A. mexicanus*: 21. vista lateral, seta indicando ventrito 5. *Mimosestes ulkei*: 22. vista latero-posterior. *Merobruchus columbinus*: 23. vista ventral, abdome, seta indicando projeções laterais. *Acanthoscelides hopkinsi*: 24. pigídio. *A. macrophthalmus*: 25. pigídio. Escala: 1,0mm.



FIGURAS 26-29 – Genitália masculina, lobo médio: 26. *Acanthoscelides lambda*; 27. *Merobruchus columbinus*; 28. *Sennius cruentatus*. Genitália masculina, tégmen: 29. *M. columbinus*. Escala: 0,1mm.

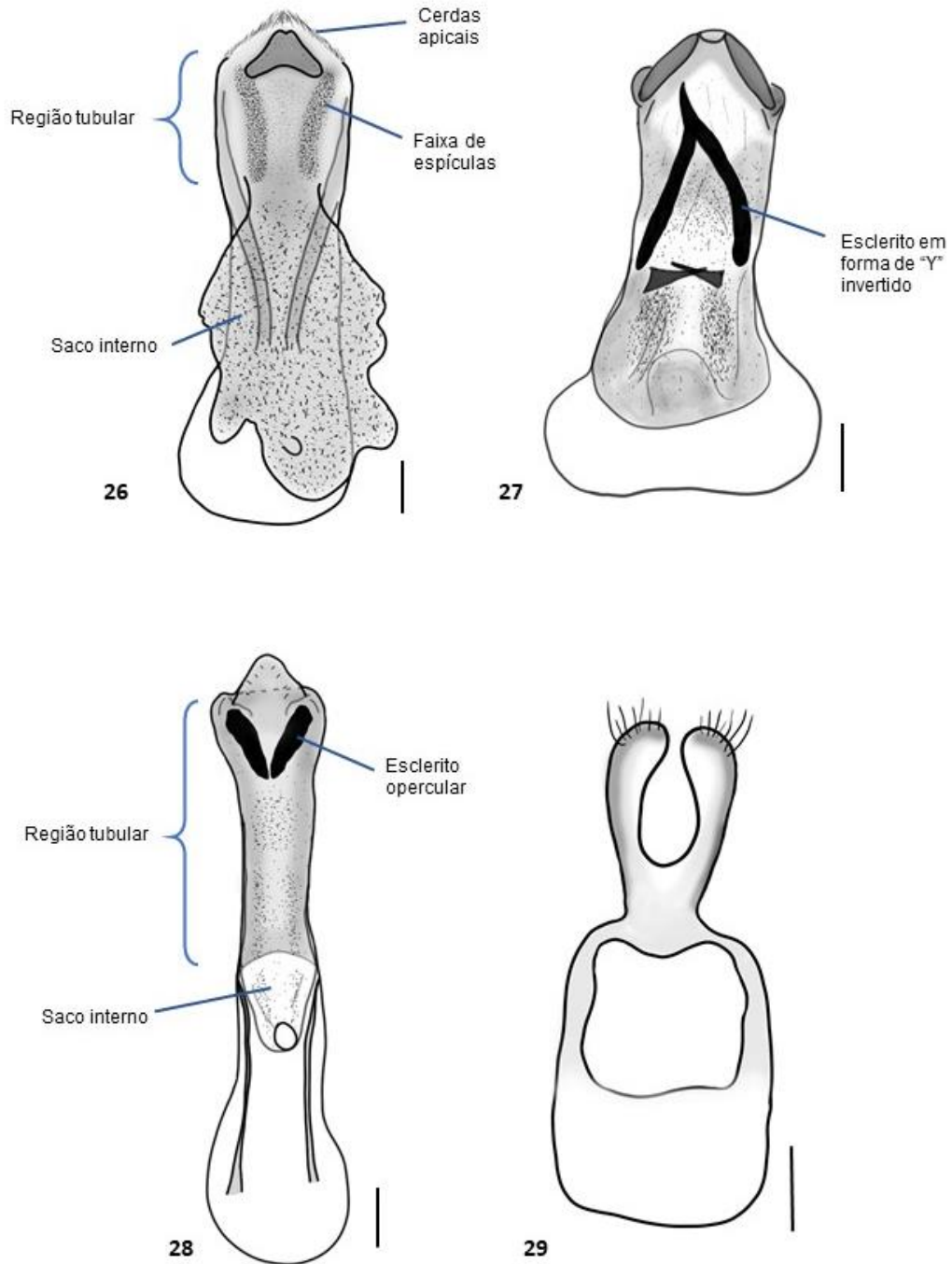


FIGURA 30 – Cladograma resultante da análise com pesagem igual dos caracteres. Consenso estrito de 145 árvores ótimas. O valor do suporte de Bremer está apresentado nos quadradinhos abaixo dos ramos correspondentes.

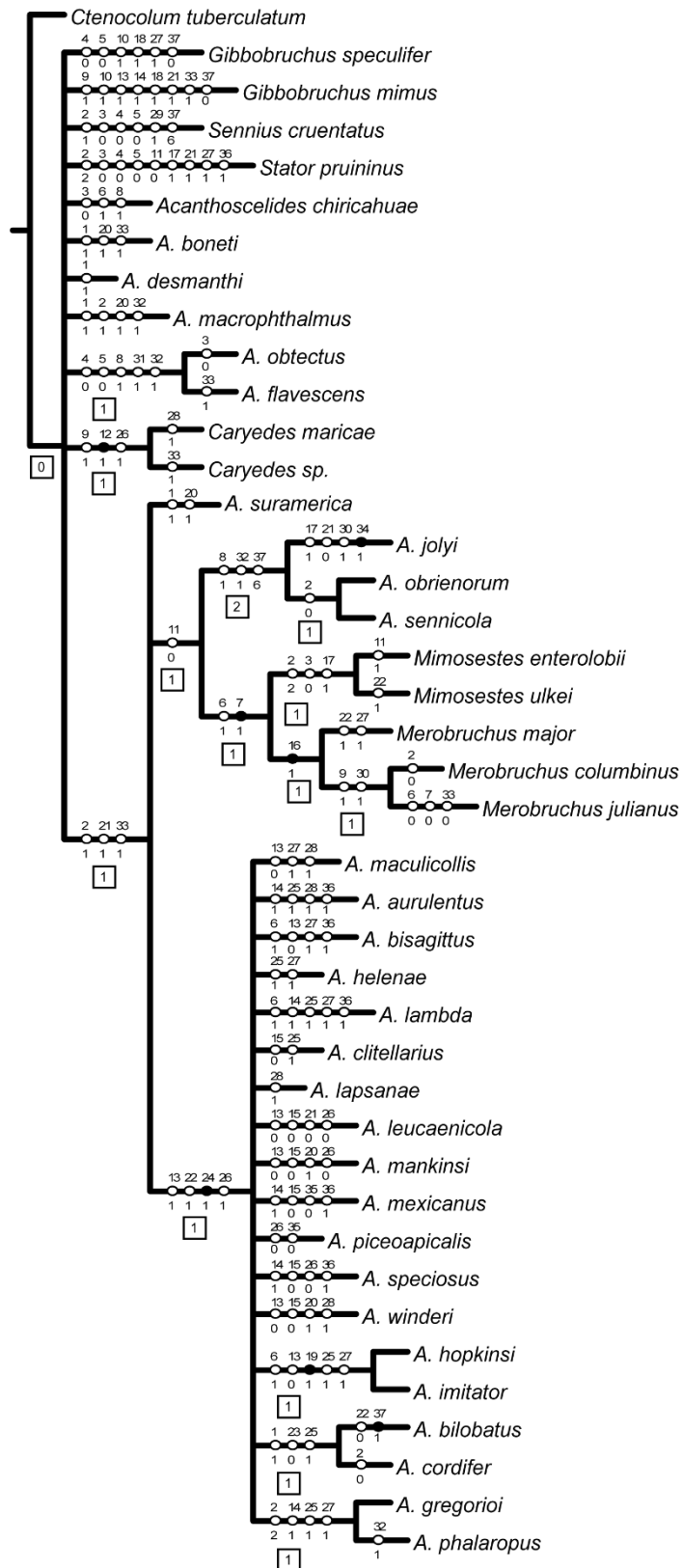
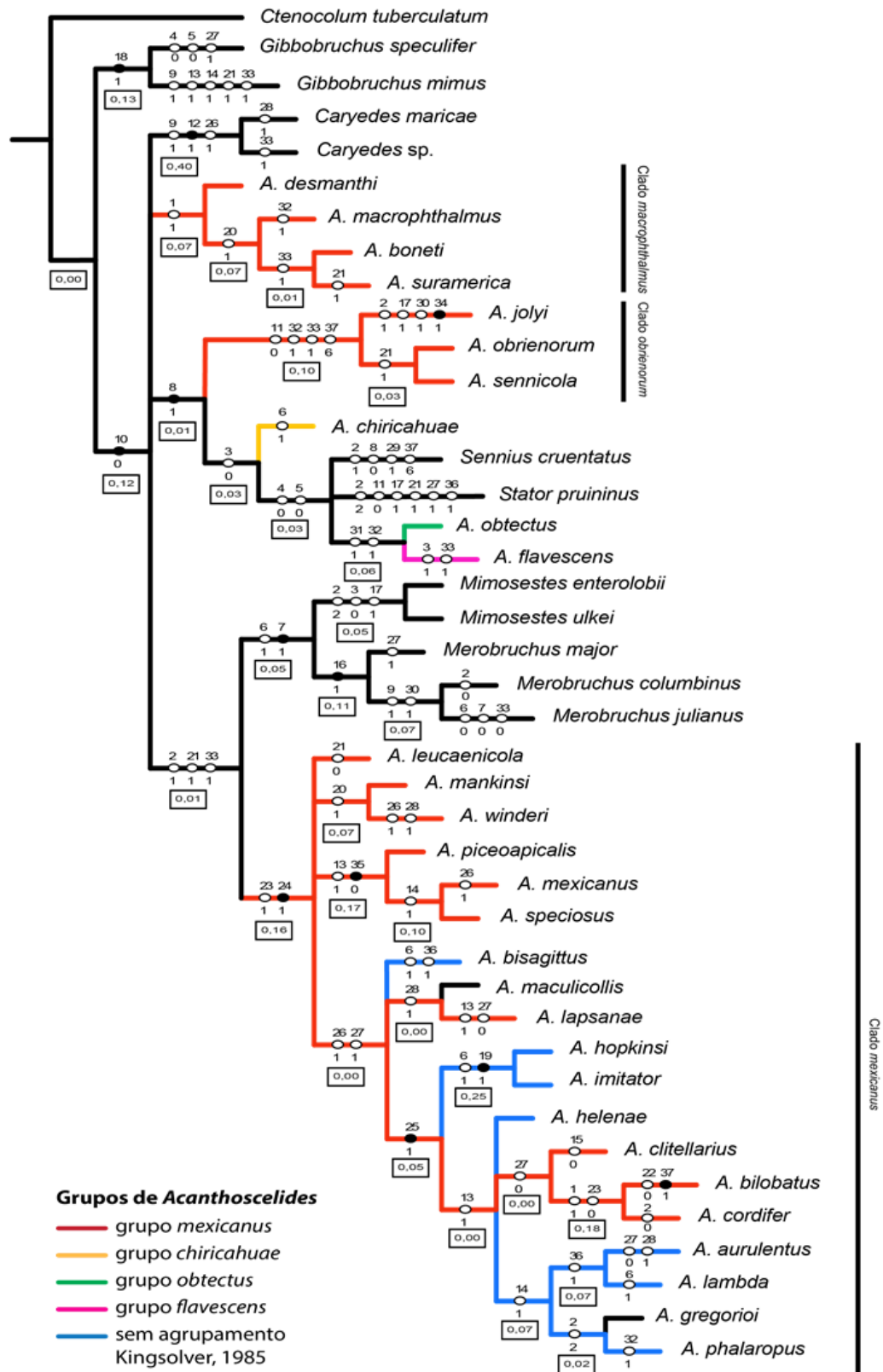


FIGURA 31 – Cladograma resultante da análise com pesagem implícita dos caracteres. Consenso estrito de 2 árvores ótimas. O valor do suporte de Bremer está apresentado nos retângulos abaixo dos ramos correspondentes. Os ramos foram coloridos para destacar as espécies pertencentes aos grupos de *Acanthoscelides* representados na análise.



REFERÊNCIAS

- ALVAREZ, N.; NAPOLES, J. R.; ANTON, K.W.; BENREY, B.; HOSSAERT-MCKEY, M. Phylogenetic relationships in the Neotropical bruchid genus *Acanthoscelides* (Bruchinae, Bruchidae, Coleoptera). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 44, n. 1, p. 63-74, set. 2006.
- BOROWIEC, L. The genera of seed-beetles (Coleoptera, Bruchidae). *Polskie Pismo Entomologiczne – Bulletin Entomologique de Pologne*, v.57, p. 3-207. 1987.
- BOUCHARD, P.; GREBENNIKOV, V. V.; SMITH, A. B. T.; DOUGLAS, H. Biodiversity of Coleoptera, In: FOOTITT, R. G.; ADLER, P. H. (eds.). **Insect biodiversity: Science and society**. Wiley-Blackwell, Chichester, UK. 2009. p. 265–301.
- BOUCHARD, P.; BOUSQUET, Y.; DAVIES, A.E.; ALONSO-ZARAZAGA, M.A.; LAWRENCE, J.F.; LYAL, C.H.C.; NEWTON, A.F.; REID, C.A.M.; SCHMITT, M.; ŚLIPIŃSK, S.A.; SMITH, A.B.T. Family-group names in Coleoptera (Insecta). **ZooKeys**, v.88, p. 1-972. 2011.
- BREMER, K. Branch support and tree stability. **Cladistics**, v. 10, n. 3, p. 295–304. 1994.
- CARDOSO, D.; PENNINGTON, R.T.; QUEIROZ, L.P.; BOATWRIGHT, J.S.; VAN WYK, B.-E.; WOJCIECHOWSKI, M.F.; LAVIN, M. Reconstructing the deep-branching relationships of the papilionoid legumes. **South African Journal of Botany**, v. 89, p. 58-75, 2013.
- DELOBEL, B.; DELOBEL, A. Dietary specialization in European species groups of seed beetles (Coleoptera: Bruchidae: Bruchinae). **Oecologia**, v. 149, p. 428-443, 2006.
- GAD, H.A.; AL-ANANY, M.S.; SAMEER, W.M.; AL-ANANY, F. S. Control of *Acanthoscelides obtectus* with *Trichoderma harzianum* applied alone or in combination with diatomaceous earth on a stored common bean. **Plant Protection Science**, v. 56, n. 2, p. 1-9, 2020.
- GISD - Global Invasive Species Database. Species profile: *Leucaena leucocephala*. Disponível em: <http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=23>. Acesso em: 27 set. 2020.
- GOLOBOFF, P.A. Estimating character weights during tree search. **Cladistics**, v.9, p. 83-91, 1993.
- GOLOBOFF, P.A. Hide and vanish: Data sets where the most parsimonious tree is known but hard to find, and their implications for tree search methods. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 79, p. 118-131, 2014.
- GOLOBOFF, P.A.; CATALANO, S.A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, v.32, p. 221-238, 2016.
- GÓMEZ-ZURITA, J.; HUNT, T.; VOGLER, A.P. Multilocus ribosomal RNA phylogeny of the leaf beetles (Chrysomelidae). **Cladistics**, n. 24, p. 34-50. 2008.
- HETZ, M.; JOHNSON, C.D. Hymenopterous parasites of some bruchid beetles of North and Central America. **Journal of Stored Products Research**, v. 24, n. 3, p. 131-143, 1988.
- ITURRALDE-GARCÍA, R.D.; CASTAÑÉ, C.; WONG-CORRAL, F.J.; RIUDAVETS, J. Biological control of *Acanthoscelides obtectus* and *Zabrotes subfasciatus* in

- stores dried beans. **BioControl**, <https://doi.org/10.1007/s10526-020-10048-5>, 2020.
- JOHNSON, C.D. Biosystematics of the Arizona, California, and Oregon species of the seed beetle genus *Acanthoscelides* Schilsky (Coleoptera: Bruchidae). **University of California Publications in Entomology**, v.59, p. 1-116. 1970.
- JOHNSON, C.D. Two New Species of *Acanthoscelides* from North America and New Host Records from *Desmanthus* and *Hoffmanseggia*. **The Pan-Pacific Entomologist**, v. 53, p.60-73, 1977.
- JOHNSON, C.D. Relations of *Acanthoscelides* with their plant hosts, In: LABEYRIE, V. (ed.), **The ecology of bruchids attacking legumes (pulses)**. Series Entomologica, v. 19, p. 73-81, 1981.
- JOHNSON, C.D. Ecosystematics of *Acanthoscelides* (Coleoptera: Bruchidae) of Southern Mexico and Central America. Entomological Society of America. **Miscellaneous Publications**, n. 56, p. 1-370, 1983.
- JOHNSON, C.D. Systematics of the Seed Beetle Genus *Acanthoscelides* (Bruchidae) of Northern South America. **Transactions of the American Entomological Society**, v. 116, n. 2, p. 297-318, 1990.
- JOHNSON, C.D.; NÁPOLES, J.R. *Neobruchidius lovie*, new genus and new species from Latin America (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). **Zootaxa**, v. 1123, p. 57-68, 2006.
- JOHNSON, C.D.; ROMERO, J. A review of evolution of oviposition guilds in the Bruchidae (Coleoptera). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.48, n. 3, p. 401-408, 2004.
- JUMBO, L.O.V.; PIMENTEL, M.A.G.; OLIVEIRA, E. E.; TOLEDO, P.F.S.; FARONI, L.R.D. Potential of diatomaceous earth as a management tool against *Acanthoscelides obtectus* infestations. **Revista de Ciências Agrícolas**, v. 36, p.42-51. 2019.
- KERGOAT, G.J.; ALVAREZ, N.; HOSSAERT-MCKEY, M.; FAURE, N.; SILVAIN, J.F. Parallels in the evolution of the two largest New and Old World seed-beetle genera (Coleoptera, Bruchidae). **Molecular Ecology**, n. 14, p. 4003-4021. 2005.
- KINGSOLVER, J. M. A study of male genitalia in Bruchidae. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 72, n. 3, p. 370-386. 1970.
- KINGSOLVER, J. M. & WHITEHEAD, D. R. Classification and comparative biology of the seed beetle genus *Caryedes* Hummel (Coleoptera: Bruchidae). **Transactions of the American Entomological Society**, v. 100, n. 4. 341-436. 1974.
- KINGSOLVER, J.M. The Quadridentatus Group of *Acanthoscelides*: descriptions of three new species, notes, synonymies, and a new name (Coleoptera, Bruchidae). **Brenesia**, v. 17, p. 281- 294,1980.
- KINGSOLVER, J.M. Three new species of *Acanthoscelides* (Coleoptera: Bruchidae) from seeds of *Apuleia leiocarpa* (Vogel) Macbride (Leguminosae: Caesalpiniioideae) in Brazil. **Experientiae**, Viçosa, v. 28, n. 8, p. 106-126, dez. 1982.

- KINGSOLVER, J.M. *Acanthoscelides winderi*, new species, (Coleoptera: Bruchidae) associated with *Mimosa* spp. (Leguminosae: Mimosoideae) from Brazil. **Entomological News**, v.95, n. 3, 1984.
- KINGSOLVER, J.M. The Bruchidae associated with seed os *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae) in northern South America, with descriptions of new species in *Acanthoscelides* and *Mimosestes* (Coleoptera). **Entomography**, v. 3, p. 43-73, 1985.
- KINGSOLVER, J.M. **Handbook of the Bruchidae of the United States and Canada (Insecta, Coleoptera)**. U.S. Department of Agriculture, Technical Bulletin 1912, 2 vol., 636 p. 2004.
- LORINI, I.; KRZYZANOWSKI, F.C.; FRANÇA-NETO, J.B.; HENNING, A.A.; HENNING, F.A. **Manejo integrado de pragas de grãos e sementes armazenadas**. Brasília: Embrapa, 84 p., 2015.
- LPWG. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. **TAXON**, v. 66, n. 1, p. 44-77, 2017.
- MANFIO, D.; JORGE, I.R.; MORSE, G.E.; RIBEIRO-COSTA, C.S. The New World *Gibbobruchus* Pic (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae): description of a new species and phylogenetic insights into the evolution of host associations and biogeography. **Zootaxa**, v. 4103, n. 6, p. 513-525, 2016.
- MORSE, G. **Ecological and Evolutionary Diversification in Seed Beetles (Coleoptera: Bruchinae)**. Tese de Doutorado - Department of Organismic and Evolutionary Biology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, maio de 2003.
- MORSE, G. Bruchinae Latreille, 1802, In: LESCHEN, R.A.B.; BEUTEL, R.G. (eds.). Coleoptera, Beetles, Volume 3: Morphology and Systematics (Phytophaga), **Handbook of Zoology**. Berlin: Walter de Gruyter. p. 189-198. 2014.
- NÁPOLES, J.R. Bruchidae, In: BOUSQUETS, J.L.; MORRONE, J.J. (eds.). **Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de se conocimiento. Cidade do México**: Universidad Nacional Autónoma de México. V. 3, p. 513-534, 2002.
- NIXON, K. C. **ASADO version 1.61**. Program and documentation distributed by the author. 2004.
- OLIVEIRA, M.R.; BONOME, L.T.S.; BITTENCOURT, H.H.; ZAROWNI, E.; LEFCHACK, L.S. Alternative treatments in bean seeds for repelling *Acanthoscelides obtectus* (SAY). **Journal of Seed Science**, v.40, n.4, p.362-369, 2018.
- PAGE, R. **NDE (NEXUS Data Editor for Windows) versão 0.5.0**. Publicado pelo autor, Glasgow, Reino Unido. 2001.
- REID, C.A.M. Spilopyrinae Chapuis: a new subfamily in the Chrysomelidae and its systematic placement (Coleoptera). **Invertebrate Taxonomy**, n. 14, p. 837-862. 2000.
- RIBEIRO-COSTA, C.S.; ALMEIDA, L.M. Seed-Chewing Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae, Bruchinae), In: PANIZZI, A.R.; PARRA, J.R.P. (eds.). **Insect**

- Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management.** CRC Press, Taylor and Francis Group, EUA. p. 325-352, 2012.
- ROMERO, J.N.; YUS, R.R. A new espécie of *Acanthoscelides* Schilsky, 1905 (Coleoptera: Bruchidae) from Oaxaca, Mexico, with new distribution records of Bruchidae for this state. **Acta Zoológica Mexicana**, 24 (2), p. 95-100, 2008.
- ROMERO, J.N.; WESTCOTT, R.L. The Bruchidae (Insecta: Coleoptera) of La Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, Mexico, with descriptions of two new species and an annotated checklist. **Insecta Mundi**, v.166, p. 1-15, 2011.
- ROSA, S.P.; COSTA, C.; KRAMP, K.; KUNDRATA, R. Hidden diversity in the Brazilian Atlantic rainforest: the discovery of Jurasaidae, a new beetle family (Coleoptera, Elateroidea) with neotenic females. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1544, 2020.
- SERENO, P. C. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, v. 23, n. 6, p. 565-587. 2007.
- SCHMALE, I.; WÄCKERS, F.L.; CARDONA, C.; DORN, S. Combining parasitoids and plant resistance for the control of the bruchid *Acanthoscelides obtectus* in stored beans. **Journal of Stored Products Research**, v. 39, p. 401-411, 2003.
- SCHMALE, I.; WÄCKERS, F.L.; CARDONA, C.; DORN, S. Biological control of the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus* (Say) (Col.:Bruchidae), by the native parasitoid *Dinarmus basalis* (Rondani) (Hym.: Pteromalidae) on small-scale farms in Colombia. **Journal of Stored Products Research**, v. 42, p. 31-41, 2006.
- SHARRATT, M.; OLCKERS, T. Responses of the seed-feeding beetle *Acanthoscelides macrophthalmus* and its recruited parasitoids to resource availability - Implications for the biological control of *Leucaena leucocephala* in South Africa. **Biological Control**, v. 135, p. 102-109, 2019.
- SHOBA, Z.; OLCKERS, T. Reassessment of the biology and host range of *Acanthoscelides macrophthalmus* (Chrysomelidae: Bruchinae), a seed-feeding beetle released for the biological control of *Leucaena leucocephala* in South Africa. **African Entomology**, v. 18, n. 2, s. 1, p. 1-9, 2010.
- SILVA, J. A. P.; RIBEIRO-COSTA, C. S. Morfologia comparada dos gêneros do grupo *Merobruchus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae): diagnoses e chave. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 25, n. 4, p. 802-826, 2008.
- SLOBODCHIKOFF, C. N.; JOHNSON, C. D. A Phenetic and a Phylogenetic approach to the classification of a genus of seed beetles (Coleoptera: Bruchidae). **Systematic Zoology**, v. 22, n. 3, p. 280-294, 1973.
- SOUSA-LOPES, B.; ALVES-DA-SILVA, N.; RIBEIRO-COSTA, C.S.; DEL-CLARO, K. Temporal distribution, seed damage and notes on the natural history of *Acanthoscelides quadridentatus* and *Acanthoscelides winderi* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) on their host plant, *Mimosa setosa* var. *paludosa* (Fabaceae: Mimosoideae), in the Brazilian Cerrado. **Journal of Natural History**, v. 53, n. 9-10, p. 611-623. 2019.

- STEFFAN, J.R. The Parasites of Bruchids, In: LABEYRIE, V. (ed.), **The ecology of bruchids attacking legumes (pulses)**. Series Entomologica, v. 19, p. 222-229, 1981.
- SUASA-ARD, W.; SOMMARTYA, P.; JAITUI, S. Evaluation of seed-feeding bruchids, *Acanthoscelides* species, as biological control agents for *Mimosa pigra* in Thailand. In: Julien, M.; Flanagan, G.; Heard, T.; Hennecke, B.; Paynter, Q.; Wilson, C. (eds). **Research and Management of *Mimosa pigra***. CSIRO Entomology, Canberra, p. 122–125, 2004.
- TÉRAN, A.L.; KINGSOLVER, J.M.; L'ARGENTIER, S.M. VII - Género *Acanthoscelides* Schilsky 1905. In: KINGSOLVER, J.M.; L'ARGENTIER, S.M.; TERÁN, A.L. (Eds). Bruchidae (Coleoptera) de la Argentina - 3. **Miscelanea**, n. 133, Fundación Miguel Lillo, p. 1-77. 2014.
- THE PLANT LIST. Versão 1.1. Disponível em: <http://www.theplantlist.org/>. 2013. Acesso em: 19 out. 2020.
- TUDA, M. Applied evolutionary ecology of insects of the subfamily Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae). **Applied Entomology and Zoology**, v. 42, n. 3, p. 337-346, 2007.
- WHITEHEAD, D. R.; KINGSOLVER, J. M. Biosystematics of the North and Central American species of *Gibbobruchus* (Coleoptera: Bruchidae: Bruchinae). **Transactions of the American Entomological Society**, v. 101, n. 16, p. 167-225, 1975.

APÊNDICE

APÊNDICE 1 – Matriz de estados dos caracteres utilizados na análise filogenética do grupo *mexicanus* de *Acanthoscelides*. (-) estado inaplicável, (?) dados não observados.

Espécie / Caráter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	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		
<i>Ctenocolum tuberculatum</i>	0	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	1	0	1	0	0	-	-	0	2		
<i>Gibbobruchus speculifer</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	-	0	0	-	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0		
<i>Gibbobruchus mimus</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0			
<i>Caryedes maricae</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	1	0	1	0	0	0	0	0	-	-	0	5		
<i>Caryedes sp. 1</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	1	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	5		
<i>Merobruchus columbinus</i>	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	5		
<i>Merobruchus julianus</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0	-	-	0	5		
<i>Merobruchus major</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	1	0	?	0	5	
<i>Mimosestes enterobii</i>	0	2	0	1	1	1	1	?	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	?	0	5	
<i>Mimosestes ulkei</i>	0	2	0	1	1	1	1	?	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	?	?	?	0	0	?	0	0	0	0	?	?	?	?	5	
<i>Sennius cruentatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	1	0	0	0	0	-	-	0	6			
<i>Stator pruininus</i>	0	2	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	-	0	1	0	0	0	0	0	0	-	-	1	5			
<i>Acanthoscelides obtectus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	1	1	0	-	-	0	3			
<i>A. flavescens</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	4			
<i>A. chiricahuae</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	5			
<i>A. gregorioi</i>	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	5		
<i>A. maculicollis</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	?		
<i>A. aurentus</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	5		
<i>A. bisagittus</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	?	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	5		
<i>A. helenae</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	?	0	5		
<i>A. hopkinsi</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	5	
<i>A. imitator</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	5		
<i>A. lambda</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	5		
<i>A. phalaropus</i>	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	5	
<i>A. bilobatus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	
<i>A. boneti</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	-	?	?	?	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	1	0	5	
<i>A. cordifer</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	5	
<i>A. citellarius</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	5	
<i>A. desmanthi</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	5	
<i>A. jolyi</i>	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	-	?	?	?	0	0	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	6	
<i>A. lapsanae</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	5	
<i>A. leucaenicola</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	5	
<i>A. macrophthalmus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	5	
<i>A. mankinsi</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	5	
<i>A. mexicanus</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	5
<i>A. obrienorum</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	6
<i>A. piceoapicalis</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	5
<i>A. sennicola</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	6	
<i>A. speciosus</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	1	5	
<i>A. suramerica</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	-	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	5	
<i>A. winderi</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	5	