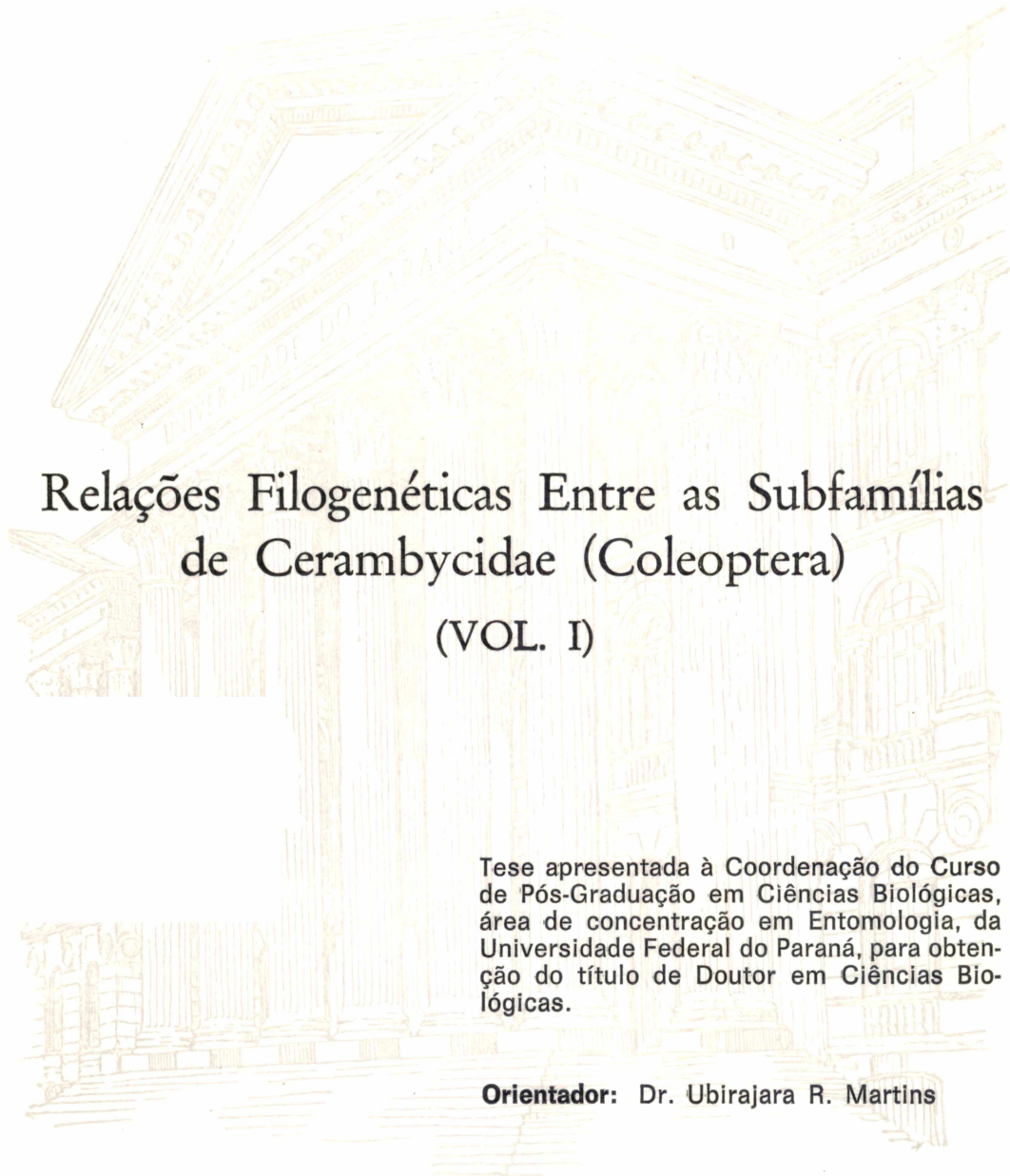


DILMA SOLANGE NAPP



Relações Filogenéticas Entre as Subfamílias de Cerambycidae (Coleoptera)

(VOL. I)

Tese apresentada à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Ubirajara R. Martins

CURITIBA
1990

DILMA SOLANGE NAPP

Relações Filogenéticas Entre as Subfamílias
de Cerambycidae (Coleoptera)
(VOL. I)

Tese apresentada à Coordenação do Curso
de Pós-Graduação em Ciências Biológicas,
área de concentração em Entomologia, da
Universidade Federal do Paraná, para obten-
ção do título de Doutor em Ciências Bio-
lógicas.

Orientador: Dr. Ubirajara R. Martins



CURITIBA
1990

Aos Professores:

Pe. Jesus Santiago Moure

Antonio Cobos Sanchez

A
Afonso e Clarinda,
meus pais,
e a Olavo, meu marido,
pelo amor e
desprendimento.

A memória de:

Antonio Carlos Guimarães

Hans Reichardt

Arlete Schmidlin Imbiriba

Graci Maria Fernandes de Oliveira

AGRADECIMENTOS

A Ubirajara Ribeiro Martins, orientador, pelo incentivo, apoio e amizade inestimáveis e pelo sólido investimento na minha formação cujo resultado, espero, é expresso no presente trabalho.

Muito de minha formação devo a Renato Contin Marinoni, fator de estímulo e de desafio ao aprimoramento de meus estudos, e cujo exemplo no desenvolvimento da pesquisa entomológica procuro seguir; ainda, pelas mais diversas formas de auxílio para que este trabalho se concretizasse.

A Sérgio Vanin e Dalton de Souza Amorim pelos ensinamentos e estímulo para estudos no campo da Sistemática Filogenética e pelas valiosas críticas e sugestões. A José Ricardo Cure que colocou à minha disposição seus conhecimentos sobre a operacionalidade dos programas cladísticos numéricos.

Aos colegas do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná pelo apoio, convívio e amizade. Especialmente a Claudio José Barros de Carvalho pela constante troca de idéias, experiências e informações, além das inumeráveis discussões sobre filogenia. Um agradecimento especial a Maria de Lourdes Pereira Esper e Benedito B. dos Santos que dividiram, e muitas vezes assumiram, os encargos didáticos de minha responsabilidade; sou particularmente grata à Maria de Lourdes pela amizade, compreensão e apoio nos momentos mais críticos e que não foram pou

cos. À Lucia Massuti de Almeida pela constante disponibilidade em auxiliar na etapa final deste trabalho. A Luiz Amilton Foerster pela versão do resumo para o inglês.

Durante o ano que permaneci trabalhando junto ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, a cuja direção agradeço a oportunidade do uso das instalações daquela instituição, recebi o apoio e a amizade de vários pesquisadores e estudantes da Pós-Graduação. Agradeço particularmente a Nelson Papavero, Sonia Casari Chen, Cleide Costa, Sergio Iide e Maria Dolores Cañedo que foram pródigos em gentilezas e ensinamentos.

A Maria Helena Mainieri Galileo pelo convívio amigo, sincero e estimulante e por ter propiciado as condições necessárias para minha residência em São Paulo, o meu muito obrigado.

Aos alunos e ex-alunos dos Cursos de Pós-Graduação em Entomologia e Zoologia do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, fonte permanente de estímulo, amizade e exemplo. Sou particularmente grata a José Ricardo Cure, Magali Hoffmann, Mauro Brito, Ketzi Zanol, Renato Dutra e Cibele S. Ribeiro.

A Danusia W. Santin pelos serviços de datilografia, a Dalton Reynaud dos Santos pela cobertura a nanquim dos cladogramas e a Bernd-Egon Marterer pela tradução do texto de Saalas (1936).

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e à Universidade Federal do Paraná que propiciaram os estágios junto ao The Natural History Museum, Londres, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris e Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

RESUMO

Apresenta-se um estudo sobre as relações filogenéticas entre as subfamílias de Cerambycidae. Foram realizados três conjuntos de análises: 1) com 66 caracteres obtidos através do estudo morfológico comparado dos adultos; 2) com 66 caracteres das larvas, fundamentados em dados de literatura; 3) com os caracteres dos adultos e das larvas. As análises foram processadas pelo sistema PAUP, v. 2.4.1

Os resultados demonstraram: 1) Oxypeltidae e Disteniidae constituem famílias distintas de Cerambycidae; as relações de parentesco daquelas duas famílias só ficarão esclarecidas após o estudo filogenético de Chrysomeloidea; 2) Cerambycidae reúne dois grandes agrupamentos monofiléticos de subfamílias: (a) Parandrinae + Prioninae; (b) Spondylinae + Lepturinae + Aseminae + Cerambycinae + Lamiinae; 3) Spondylinae, pelas análises dos adultos e dos adultos e larvas, mantem-se como subfamília independente de Aseminae; 4) Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae são mais relacionadas filogeneticamente entre si; as duas últimas constituem grupos irmãos; 5) a monofilia de Aseminae é questionável e deve ser melhor investigada; 6) Cerambycinae constitui um grupo monofilético; 7) as relações de parentesco de Anoplodermatinae e Philinae necessitam ser melhor estudadas. Anoplodermatinae, pelos caracteres dos adultos, tem parentesco com o grupo Parandrinae + Prioninae; pelos caracteres das larvas, fi

ca excluída de Cerambycidae. Philinae, cujas larvas são desconhecidas, não tem seu parentesco filogenético definido claramente, sendo, provavelmente, mais relacionada ao grupo Spondyli-nae +; 8) as análises com caracteres dos adultos e dos adultos e larvas apresentam diferenças com relação aos obtidos com os caracteres das larvas.

Com base nos Cladogramas resultantes da análise cladística dos adultos e dos adultos e larvas, apresenta-se uma proposta de classificação filogenética para Cerambycidae ao nível de subfamília.

S U M M A R Y

The phylogenetic relationships among subfamilies of Cerambycidae were studied. Three sets of analyses were carried out: 1) with 66 characters obtained from morphological comparisons of adults; 2) with 66 larval characters based on literature data; 3) with larval + adults characters. Analyses were made using the PAUP program, v. 2.4.1

The results showed that: 1) Oxypeltidae and Disteniidae constitute distinct families from Cerambycidae; the phylogenetic relationships of those two families will only be clear after a phylogenetic study of Chrysomeloidea; 2) Cerambycidae encloses two major monophyletic subfamily groups: (a) Parandrinae + Priogninae; (b) Spondylinae + Lepturinae + Aseminae + Cerambycinae + Lamiinae; 3) Spondylinae, by the analyses of adults and adults + larvae, is kept as an independent subfamily of Aseminae; 4) Aseminae, Cerambycinae and Lamiinae are phylogenetically closer related and the latter two are sister groups; 5) the monophyly of Aseminae is doubtful and must be better investigated; 6) Cerambycinae constitutes a monophyletic group; 7) the phylogenetic relationships of Anoploermatinae and Philinae require more investigations. By the adult characters Anoploermatinae is phylogenetically related to the Parandrinae + Priogninae group; by the larval characters it is excluded from Cerambycidae. Philinae, whose larvae are unknown, has no clearly

defined phylogenetic relationships, being probably more related to the Spondylinae + group; 8) the analyses of adult and adult + larval characters show differences in relation to the analyses of larval characters alone.

Based on the cladograms obtained from the cladistic analyses of adults and adults + larvae, a phylogenetic classification of Cerambycidae at subfamily level is proposed.

ÍNDICE

RESUMO	vii
SUMMARY	ix
I. INTRODUÇÃO	01
II. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	04
1. Chrysomeloidea	04
2. Cerambycidae	10
III. MATERIAL E MÉTODOS	24
1. Material	24
2. Métodos	28
2.2 Dissecção	28
2.2 Desenhos	29
2.3 Terminologia	30
2.4 Análise Cladística	31
2.4.1 Métodos Cladísticos Numéricos	31
2.4.2 Polarização	33
2.4.3 Análises	40
2.4.3.1 Adultos	40
2.4.3.2 Larvas	45
2.4.3.3 Adultos e Larvas	48
IV. RESULTADOS	50
1. Adultos	50
1.1 Caracteres utilizados	50
1.2 Análises e Comentários.....	102

1.2.1	1. ^a Análise. 20 táxons e 16 caracteres	102
1.2.2	2. ^a Análise. 20 táxons e 66 caracteres	108
1.2.3	3. ^a Análise. 20 táxons e 66 caracteres	118
1.2.4	4. ^a Análise. 20 táxons e 64 caracteres	123
1.2.5	5. ^a Análise. 18 táxons e 54 caracteres	126
2.	Larvas	129
2.1	Caracteres utilizados	129
2.2	Análises e Comentários	151
2.2.1	Análise com os dados de Craighead..	151
2.2.2	Análise com os dados de Duffy	153
2.2.3	Análises com os dados de Svâcha & Danilevsky	156
3.	Adultos e Larvas	164
3.1	Caracteres utilizados	164
3.2	Análises e Comentários	165
3.2.1	1. ^a Análise. 18 táxons e 45 caracteres	165
3.2.2	2. ^a Análise. 18 táxons e 95 caracteres	169
3.2.3	3. ^a Análise. 18 táxons e 93 caracteres	173
3.2.4	4. ^a Análise. 16 táxons e 88 caracteres	175
V.	DISCUSSÃO E CONCLUSÕES	177
1.	Adultos	177
2.	Larvas	202
3.	Adultos e Larvas	205
4.	Classificação	207
VI.	ILUSTRAÇÕES	209
VII.	REFERÊNCIAS	268

VIII.	APÊNDICES	276
	1. Relação das espécies examinadas e Região Zoogeográfica de ocorrência	277
	2. Resumo dos caracteres dos adultos utilizados nas análises finais	282
	3. Subfamílias consideradas por Craighead e resumo dos caracteres fundamentados nos dados deste autor	292
	4. Subfamílias consideradas por Duffy e resumo dos caracteres fundamentados nos dados deste autor	296
	5. Famílias e subfamílias consideradas por Svãcha & Danilevsky e resumo dos caracteres fundamentados nos dados destes autores	301
	6. Resumo dos caracteres utilizados nas análises dos adultos e larvas	310
	7. Matriz de dados. Caracteres dos adultos	324
	8. Matriz de dados. Caracteres das larvas	325
	9. Matriz de dados. Caracteres dos adultos e larvas	326

I. INTRODUÇÃO

Quando iniciamos este trabalho nosso objetivo era o de estudar a subfamília *Cerambycinae* através da metodologia cládística, visando defini-la como grupo monofilético e estabelecer as relações de parentesco entre os seus agrupamentos.

Nesse sentido realizamos um estudo minucioso de todas as estruturas do exo-esqueleto dos adultos, incluindo asas e genitália, buscando descobrir quais os caracteres válidos, novos ou já tradicionalmente utilizados, que pudessem definir de forma consistente os grupos naturais dentro da subfamília e o seu relacionamento. Para esse estudo utilizamos exemplares das espécies tipo de gêneros tipo das atuais tribos de Cerambycinae.

Para definir os estados apomórficos dos caracteres observados em *Cerambycinae* utilizamos, para efeitos de comparação, representantes de *Aseminae*, *Lepturinae*, *Lamiinae* e *Prioninae*, subfamílias indicadas na literatura como relacionadas àquela e tendo em vista a inexistência de um estudo sobre as relações de parentesco em *Cerambycidae* e que pudesse indicar o grupo irmão de *Cerambycinae*. Constatamos, entretanto, que naquelas subfamílias os caracteres apresentavam a mesma variabilida observada em *Cerambycinae*.

Procuramos, então, estabelecer uma provável série de

transformações para os caracteres e estendemos o estudo às demais subfamílias, incluindo representantes de Parandrinae, Anoplodermatinae, Philinae, Spondylinae, Disteniinae e Oxypeltinae. As duas últimas, já consideradas por alguns autores como famílias distintas, poderiam, eventualmente, fornecer maiores subsídios para definir a seqüência evolutiva dos caracteres nas demais subfamílias. Entretanto, a inclusão de todas as subfamílias expõe problemas maiores sobre suas relações de parentesco.

Verificamos que são relativamente poucos os trabalhos sobre morfologia comparada em Cerambycidae que pudessem fornecer informações consistentes para dar suporte à uma hipótese de relacionamento filogenético. Entre as diversas subfamílias, apenas Anoplodermatinae (Dias, 1981) e Lamiinae (Marinoni, 1979) foram estudadas através da metodologia cladística.

Embora vários autores recentes tenham esboçado hipóteses de relacionamento filogenético entre as subfamílias, constatamos que muitos dos relacionamentos sugeridos estão baseados em simplesiomorfias, ocorrendo também uma tendência mais ou menos generalizada de considerar "a priori" os caracteres ou estados de caracteres apresentados por Parandrinae e Prioninae como plesiomórficos.

Constatamos, também, controvérsias entre os autores sobre quais grupos seriam basais em Cerambycidae e quais caracteres ou estados de caracteres seriam apomórficos. Desta forma, a evolução no sentido Parandrinae → Prioninae → Asemi-nae → Lepturinae → Cerambycinae → Lamiinae, é questionável.

Através da literatura verificamos que as inúmeras questões pendentes em Cerambycidae estendem-se a Chrysomeloidea e que a definição e o relacionamento filogenético de várias das subfamílias de Chrysomelidae e Bruchidae são tão problemáticas quanto as constatadas em Cerambycidae.

Pudemos sentir, então, que as dificuldades para definir as relações de parentesco em Cerambycinae eram um reflexo das questões não resolvidas em Cerambycidae. Da mesma forma, os problemas pendentes sobre o relacionamento entre os grupos desta família e da sua definição como monofilética, dependiam de questões maiores a nível de Chrysomeloidea.

A necessidade de aprofundar essas questões pareceu-nos prioritária, tendo em vista que delas dependeria a resolução de muitos problemas a níveis taxonômicos inferiores, no caso, subfamílias.

Esses fatores levaram-nos a mudar o enfoque inicial do trabalho. Nosso objetivo passou a ser, então, o de contribuir para um maior conhecimento de Cerambycidae buscando, dentro do possível, definir sua monifilia, estabelecer os grupos monofiléticos dentro da família e as suas relações de parentesco.

II. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1. CHRYSOMELOIDEA

Arrolamos e comentamos, basicamente, as opiniões de Crowson através dos seus inúmeros trabalhos (1938, 1944, 1946, 1955, 1960, 1981). Outros trabalhos deixaram de ser aqui considerados porque, embora versando sobre Chrysomeloidea, incluem poucas espécies de Cerambycidae (às vezes apenas uma) e, geralmente, apenas de Lepturinae.

Chrysomeloidea, reunindo Cerambycidae, Chrysomelidae e Bruchidae, é definida por Crowson (1955), na Series Cucujiformia, basicamente por: adultos - tarsos pseudotetrâmeros nas três pernas; antenas filiformes (pelo menos não verdadeiramente clavadas); parâmeros não articulados ao tégmen; presença de veia "espúria" ("spurred r-m cross vein") na r-m e suturas gulares separadas; larvas - ausência de mola na mandíbula e do escleroma hipofaríngeo ("hypopharyngeal bracon"); tergitos esclerotinizados apenas no protórax e no nono segmento abdominal. Segundo Crowson (l.c.), a presença da "espúria" na r-m seria o melhor caráter distintivo para Chrysomeloidea. De acordo com este autor, esta superfamília é uma das mais evoluídas em Coleoptera e derivada com relação a Cucujoidea.

O relacionamento entre as famílias de Chrysomeloidea ainda é objeto de discussão. Parece não haver dúvidas quanto

a Bruchidae, considerada como mais derivada e relacionada a Chrysomelidae. O mesmo não ocorre, entretanto, com relação a Cerambycidae e Chrysomelidae, embora admita-se a derivação destas famílias de um ancestral comum.

Nos estudos sobre o metendosternito em Coleoptera, Crowson (1938) fez as seguintes considerações: 1) esta estrutura seria semelhante em *Orsodacne*, *Sagra* (Chrysomelidae) e Cerambycidae; 2) no diagrama apresentado indicou Cerambycoidea e Curculionoidea como derivadas em relação a Chrysomeloidea (fig. 297); 3) levantou a hipótese de origem polifilética destas superfamílias ao considerar: "I believe that the lower forms (*Sagra*, *Orsodacne*, *Spondylis*, *Rhinomacer*, *Belus*, *Cordus*) ... are more closely related to each other than to the higher forms which they are usually placed, and each of the three superfamilies as now constituted is to be suspected of polyphyly". Em 1944, apontou uma situação contrária sugerindo que Chrysomelidae teria tido origem posterior aos Rhynchophora e Cerambycidae "... probably from a Cerambycid ancestor". Para estas conclusões aliou a análise do metendosternito do adulto às características das larvas de Chrysomelidae (ausência da mola mandibular e de urogonfos nas larvas e tendões anteriores mais afastados no metendosternito do adulto).

Em 1946, Crowson fez uma extensa análise sobre Sagrinae, considerando-a o grupo mais primitivo em Chrysomelidae. Ao formular hipóteses sobre o surgimento de Sagrinae — o qual seria equivalente ao de Chrysomelidae — sugere o seu aparecimento após o desenvolvimento das Angiospermas, mais ou menos no início do Cretáceo, e busca as origens do grupo em outros

já existentes neste período, no caso, *Bruchidae* e *Cerambycidae*. Tendo em vista que os caracteres de *Bruchidae* (larva e adulto) são claramente derivados, considerou *Cerambycidae* o grupo mais antigo, apontando alguns fatores para corroborar essa hipótese: presença de urogonfos nas larvas de alguns *Cerambycidae*; metendosternito dos adultos com tendões anteriores subcontíguos; desenvolvimento de alguns *Cerambycidae* em *Gymnospermas*. Concluiu que "... it seems quite possible that *Sagrinae* come from *Cerambycid* ancestors."

Monrós (1955) chegou a conclusões em parte semelhantes às de Crowson, chamando a atenção para os gêneros que representariam formas intermediárias ou de posicionamento taxonômico duvidoso, relacionados tanto aos *Chrysomelidae* quanto aos *Cerambycidae*. Entre esses gêneros relaciona *Megamerus*, *Rhagiosoma*, *Polyoptylus* e *Pseudotoxus* (*Sagrinae*) além de *Megalopinae* (sic) e *Orsodacninae*. Indicou *Cerambycidae* e *Chrysomelidae* com origem a partir de um tronco comum e *Bruchidae* derivada a partir da última (via *Sagrinae*), ressaltando as prováveis afinidades e a ausência de limites precisos entre as três famílias (fig. 295). Acompanhou Crowson na opinião de que *Cerambycidae* seria provavelmente mais primitivo: "Bien que les espèces le plus évoluées des *Cerambycides* et des *Chrysomelides* se trouvent à des niveaux équivalents, je crois que les formes les plus primitives étaient à prépondérance "*Cerambycide*". Apontou como características de maior primitividade: veenação alar mais desenvolvida; fusão menos freqüente de estruturas do corpo; abdômen "construit sur un type plus primitif"; modo de vida menos especializado e mais uniforme; período larval mais longo e larvas xilófagas.

Crowson (1955) fez uma comparação interessante entre a provável filogenia dos Chrysomeloidea e uma árvore imaginária ressaltando as dificuldades na sua interpretação: "In a sense, Chrysomeloid phylogeny presents an almost literal picture of climbing a tree. Beginning with the larvae living down in fungus-decayed dead wood we can trace lines going up into sound dead wood, into the living timber, out into the twigs, and ultimately the larvae appear living and exposed life on the top most leaves; a side-branch leads into the carpels and seeds, and other to the roots. The "trunk" part of this tree is formed by the Cerambycids, the foliage by the Chrysomelids, the branch into the carpels by Bruchids, the root-part by both Cerambycids and Chrysomelids. Although this picture emerges when the phylogeny is viewed in the broadest outlines, the details are very confuse and obscure. It should be noted of course that many authorities have envisaged Chrysomeloid phylogeny as practically the reverse of this, taking free-living active larvae like those of Chrysomelidae as primitive and derived the various internal-feeding types directly or indirectly from them."

Em 1960, Crowson indicou o provável aparecimento dos Chrysomeloidea para o Cretáceo Inferior ou, provavelmente, no Jurássico, e voltou a considerar as formas ancestrais como do "tipo Cerambycidae": "The early forms would probably have had the characters of Cerambycid (s. lato)." Características primitivas seriam: venação alar das formas atuais de Aseminae, Philinae e Lepturinae, no que se assemelham aos cucujóideos primitivos; presença de uma lígula distinta e de urogonfos na

larva; por outro lado, a presença de gula nas larvas de *Cerambycidae* (exceto *Distenia*) seria uma apomorfia em relação à sua ausência em *Chrysomelidae*, *Bruchidae*, *Curculionidae* e na maioria dos *Cucujoidea*. Reafirmou a afinidade entre *Bruchidae* e *Sagrinae* e considerou, tomando *Cerambycidae* como grupo mais primitivo, que *Megalopdinae* ou *Orsodacninae* seriam os ramos basais em *Chrysomelidae*.

Na sua expressiva obra, "Biology of Coleoptera", Crowson (1981), abordou pontos muito interessantes sobre a origem dos *Chrysomeloidea*. Considerou provável que todas as atuais superfamílias de *Coleoptera* já estariam diferenciadas antes do Jurássico e que a maioria das atuais famílias estariam definidas no final desse período. Apontou como um dos fatores para a grande adaptação radiativa dos *Coleoptera*, a sua associação "to the ancestry of Angiospermae and so to the great vegetational revolution of the succeeding Cretaceous period." "The changes which probably had the greatest influence on the evolution of beetles may have been the sudden appearance and rapid rise to dominance of true flowering plants (Hughes, 1975)." Observou que apenas no Cretáceo Superior as Angiospermas teriam atingido o seu desenvolvimento como florestas capazes de competir com as Coníferas e que a associação com estas em *Nemonychidae* e, talvez, também em *Pythidae* e *Aseminae*, teriam possivelmente se originado no Jurássico Superior. Sobre os registros fósseis deste período salientou: "Among the late Jurassic fossils from the Kara Tau and elsewhere, we find ... diverse Chrysomeloid types resembling *Cerambycidae*, *Sagrinae* (U4) and *Aulacoscelinae* (U5) (Medvediev, 1968) and a whole se-

ries of rostrum bearing Curculionoidea ... The plant fossils of the Kara Tau(...) series includes ferns, ginkgoales, Cycads, numerous Cydadeoids, Coniferae, etc. but no Angiospermae." So bre os Chrysomeloidea (s. lato) registrou: "Modern species of these (Megalopodinae, Bruchidae e Chrysomelidae) are almost exclusively attached to Angiospermae as we have seen do not appear in the fossil record until near the end of the lower Cretaceous. However, there is at least one, admittedly archaic and isolated, genus *Aulacoscelis* (U5), several species of which have been reported to occur on Cycadacea in Central America; futhermore the Australian Sagrine *Carpophagus* (U4) had at least once been recorded from foliage of the Cycad *Macrozamia*. It may have not be an accident that among the Kara Tau fossils, Medvediev (1968) has described a new group Protoscelinae (fig. 315) with apparent resemblances to *Aulacoscelinae* and *Sagrinae*. The Kara Tau flora ... includes both true Cycadaceae and Cycadeoidea. Some of Medvediev's Protoscelinae also show long antennae and other Cerambycid-like features . The basic division of the Cerambycid and Chrysomelid lines may well date from the late Jurassic and be related to a division between Coniferae and Cycadeoids as basic food plants." (grifo nosso). Crowson (l.c.) considerou como famílias: Disteniidae, na qual incluiu Oxypeltinae, Vesperinae e Philinae; Cerambycidae; Megalopodidae; Chrysomelidae; Bruchidae, incluindo *Sagrinae*, *Donaciinae* e *Criocerinae*. No diagrama onde ilustrou a Filogenia de Coleoptera, indicou a origem de Chrysomelidae, Cerambycidae e Bruchidae em um ponto comum no Jurássico Superior, sugerindo uma tricotomia basal (fig. 300).

Mann & Crowson (1981) consideraram Protoscelinae como o grupo ancestral dos atuais Chrysomeloidea, indicando uma origem politômica para Cerambycidae + Disteniidae e quatro linhagens evolutivas em Chrysomelidae. Bruchidae foi considerada uma subfamília de Chrysomelidae e indicada como grupo irmão de Sagrinae; Donaciinae, Criocerinae e Megalopodinae foram novamente incluídas em Chrysomelidae (fig. 301). Com base no "dendograma" apresentado, concluíram que vários caracteres ou estados de caracteres apomórficos "have developed polyphyletically in the family", tanto nos adultos como nas larvas.

Lawrence & Newton (1982) seguiram basicamente as propostas de Crowson (1981) e Mann & Crowson (1981).

Recentemente, Suzuki (1988), com base no estudo comparado do sistema reprodutor sugeriu uma origem polifilética para as subfamílias de Chrysomelidae: "I am convinced that the Chrysomelidae have originated poliphyletically at the subfamily level in respect to the Cerambycidae and Bruchidae".

2. CERAMBYCIDAE

A revisão bibliográfica aqui apresentada não tem a pretensão de constituir um histórico pormenorizado das inúmeras classificações propostas para Cerambycidae. Inclui apenas aqueles trabalhos que trataram mais particularmente sobre o possível parentesco entre as subfamílias, fornecendo elementos significativos para o esclarecimento desta questão. Vários autores apresentam excelentes retrospectivas históricas sobre Ce

rambycidae ou sobre algumas das subfamílias (vide p.ex., Linsley, 1961; Penteado-Dias, 1981; Marinoni, 1979; Dias, 1981; Galileo, 1987; Arigony, 1982).

Verificamos que, assim como o relacionamento entre os vários grupos de Chrysomeloidea não está claramente estabelecido, o mesmo ocorre entre as subfamílias de Cerambycidae, provavelmente como um reflexo da questão anterior.

Parandrinae e Prioninae

Historicamente, Parandrinae e Prioninae têm sido apontadas como os grupos mais basais. O posicionamento da primeira, considerada pela grande maioria dos autores como a mais primitiva e incluída por alguns em Prioninae, tem suscitado mais controvérsias. Crowson (1955) discutiu as características consideradas primitivas e derivadas em *Parandra* e concluiu: "It seems more probably to me that *Parandra* is a true Prionid which has been modified at a fairly early stage to spend most of its imaginal life under bark..." Entre os caracteres que considerou derivados citou: "... in less directly adaptive features such as the wing-venation and met-endosternit, *Parandra* is almost certainly less primitive than many other Cerambycids (e.g. Philinae, Lepturinae, Aseminae)... it shows various Prionid features such as the connate labrum, absence of lacinia, sclerotising digging ovipositor, divided occipital foramen of the larva, which are not likely to be primitive". Linsley (1961) seguiu os autores mais antigos, considerando Parandrinae como a mais primitiva: "... the subfamilies recognized in the present work may be arranged in order from the most

primitive to the most specialized as follows: Parandrinae, Prioninae, Spondylinae, Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae, Lamiinae. The Parandrinae have become specialized only in a few larval and wings characters, and the Prioninae in mouth-part and antennal structures." Entretanto, observou: "Nevertheless the latter (Prioninae) may be the older group". Craighead (1923), incluiu *Parandra* em Prioninae. Saalas (1936), embora mantendo Parandrini como tribo de Prioninae, salientou que o padrão de redução da venação alar daquela não guarda nenhuma relação com o desta, sendo mais facilmente relacionado ao das demais subfamílias; situou *Parandra* mais próxima do tronco comum de origem das demais subfamíliais, embora sem indicação clara de parentesco (fig. 299) ; considerou o padrão da venação alar de Prioninae completamente diferenciado dos demais Cerambycidae, ressaltando que a diferença é tão marcante a ponto de existir uma semelhança muito maior entre as asas dos outros Cerambycidae com as dos Chrysomelidae e mesmo de muitos Rhynchophora, do que entre a primeira e os Prioninae; de qualquer forma, manteve Prioninae como o grupo basal em Cerambycidae. Duffy manteve Parandrinae, mas observou (1960) que os caracteres distintivos com relação a Prioninae em muitos casos não eram efetivos. Pentead-Dias (1981) confirmou o cordão nervoso de *Parandra* como o mais primitivo e ressaltou que o padrão de distribuição ganglionar era mais semelhante ao de Prioninae do que ao de Anoplodermatinae ; Fonseca-Gessner (1990) obteve resultados semelhantes com relação ao tubo digestivo das larvas. Svâcha & Danilevsky (1987) observaram: "Although used in the present paper, I do not agree with separating of the subfamily Parandrinae. The larvas is a

Prionine type, and most differences from Prioninae (...) are clear apomorphies". Com relação a Prioninae não há praticamente divergências, tanto entre os autores mais antigos (p. ex., Serville, 1832; Thomson, 1860, 1864; LeConte, 1850; Pascoe, 1864; Lacordaire, 1869) como os mais recentes (p. ex., Saalas, 1936; Ehara, 1954; Linsley, 1961, 1962a; Crowson, 1955; Penteado-Dias, 1981; Galileo, 1987a) que estudaram os adultos, assim como os que trabalharam as larvas (Craighead, 1923; Duffy, 1953; Penteado-Dias, 1981; Svâcha & Danilevsky, 1987) concordaram em considerá-la como um grupo bem definido porém primitivo em Cerambycidae.

Anoplodermatinae

Relacionada por Crowson (1955) a Prioninae, Parandrinae e Philinae, principalmente a segunda: "The wing-venation, tarsi, ovipositor and met-endosternit in *Migdolus* show marked affinities to *Parandra*." Penteado-Dias (1981) encontrou um padrão derivado de cordão nervoso em relação a Prioninae, embora com algumas características primitivas ["...observa-se que 2 (o gânglio torácico) permanece individualizado, caráter primitivo, raríssimo em todo o material estudado."]; deve ser observado que esta autora estudou *Hypocephalus* e *Migdolus*, formas das mais especializadas do grupo. Dias (1981), na análise cladística desta subfamília utilizou *Parandra* e Prioninae como grupos externos, sem entretanto comentar sobre qual seria mais relacionada a Anoplodermatinae. Svâcha & Danilevsky (1987) consideraram-na como família distinta de Cerambycidae com base, entre outras características, na ausência de gula

na larva; estes autores estudaram apenas larvas de *Migdolus fryanus*. Fonseca-Gessner (1990) verificou que o tubo digestivo de *Migdolys fryanus* difere do das demais espécies de Cerambycidae por ela estudadas; considerou-o derivado e não relacionado ao de *Parandra* e Prioninae.

Disteniinae

Relacionada pelos autores mais antigos ora a Lepturinae (p. ex., Serville, 1835, Blanchard, 1845, LeConte, 1850), ora a Cerambycinae (p. ex., Pascoe, 1864, Thomson, 1860), ou ainda apontada como um grupo diferenciado (Lacordaire, 1869, Bates, 1870, Gahan, 1906), o parentesco desta subfamília desde longa data vem suscitando controvérsias. Caracteres particulares de *Distenia* foram apontados por diversos autores (Forbes, 1922; Craighead, 1923; Böving & Craighead, 1931), que consideraram este gênero como "aberrante". De acordo com Craighead (1923) a larva de *Distenia* sugere um tipo muito primitivo de Cerambycidae, apresentando uma combinação de caracteres: a região dorsal do crânio semelhante à de Lepturinae; maxilas e lábio, aos de Cerambycinae; mandíbula, à de Laminae; Craighead destacou a ausência de gula na larva e sugeriu que *Distenia* poderia constituir uma família distinta. Saalas (1936) (fig. 299) situou *Distenia* nas proximidades de Lepturinae indicando, entretanto, de maneira clara suas dúvidas sobre o real parentesco. Crowson (1955) assim se manifestou: "In the internally (rarely externally as well) closed front coxal cavities, rounded front coxae projecting above the level of the prosternal inter-coxal process, divided mesonotal stridulato

ry file and general adult habitus, Disteniinae look to be unequivocally Cerambycid as opposed to Prionid, but they differ sharply from all other Cerambycids proper known to me in having a non-Hylecoetoid met-endosternite, and in lacking a distinct gula their larvae differ from Prionids and Cerambycids alike (though resembling Chrysomelids)." Duffy (1960), relacionou-a Lepturinae, Aseminae e Oxypeltinae. Linsley (1961), com base nas opiniões de Craighead e Forbes, elevou Disteniinae à categoria de família. Villiers (1978,1980), discordou de Linsley, julgando correta a manutenção desta subfamília em Cerambycidae; considerou-a como uma linhagem primitiva e mais relacionada a Lepturinae. Crowson (1981) e Mann & Crowson (1981) consideraram-na como família, incluindo Vesperinae, Oxypeltinae e Philinae. Svãcha & Danilevsky (1987), confirmaram sua exclusão de Cerambycidae.

Oxypeltinae

A mesma situação observa-se com relação a Oxypeltinae. Relacionada por alguns autores a Prioninae, chegou inclusive a ser incluída em Cerambycinae (Lacordaire, 1869), nas proximidades de *Dorcasomus* e *Dejanira* (vide também Thomson, 1860, 1864). Saalas (1936) relacionou *Cheloderus* aos Lepturinae. Crowson (1955) incluiu este gênero e *Oxypeltus* provisoriamente em Lepturinae, salientando, entretanto o "prioniã-like facies" e indicando Oxypeltini como uma conexão entre Prioninae e Lepturinae; este autor (1960) apontou Disteniinae, Oxypeltini e Vesperini como "forms of rather doubtful position". Duffy (1960) elevou Oxypeltini à categoria de subfamília, rela-

cionando-a a Lepturinae e Disteniinae. Crowson (1981) incluiu esta subfamília em Disteniidae. Svãcha & Danilevsky (1987) , com base na larva, conferiram a Oxypeltinae o status de família.

Philinae

Considerada por vários autores como relacionada aos Prioninae (Lacordaire, 1869; Gahan, 1906; Gressit, 1951), observando-se inclusive a tendência a considerã-la como o grupo mais primimitivo de Cerambycidae (Gahan, 1906; Crowson, 1955, 1960). Crowson (1955) sugeriu o parentesco com Prioninae, via *Anoeme*; com Anoplodermatinae, via *Pathocerus*; e com Lepturinae, via *Vesperus*; em 1960, sugeriu que Aseminae e Lepturinae poderiam ser "direct offshoots of Philinae"; em 1981, incluiu Philinae em Disteniidae. Infelizmente as larvas de Philinae não são conhecidas.

Spondylinae

Tambẽm com relacionamento bastante controvertido conforme sejam considerados o adulto ou a larva. Autores antigos consideraram *Spondylis* ou como grupo isolado (p.ex., Farmaire , 1868, Mulsant, 1839), ou relacionado aos Prioninae (via *Parandra*) (p.ex., Serville, 1832), ou a Anoplodermatinae (p.ex., Blanchard, 1845; Thomson, 1860), ou ainda a Aseminae (Le Conte, 1850). Linsley (1962a) situou *Spondylis* entre Prioninae e Aseminae, enquanto Crowson (1955) incluiu-o nesta subfamília. Ehara (1954) considerou a terminãlia masculina de *Spon*

dylis relacionada à de *Criocephalus* (*Megasemum*) *quadrilocostatus* (Aseminae). Craighead, Duffy e Svãcha & Danilevsky, incluíram *Spondylis* em Aseminae, junto a *Asemum*. Svãcha & Danilevsky (1987) afirmaram: "The subfamily Spondylinae is a taxonomic error, the genus *Spondylis*... belonging into Aseminae, Asemini".

Aseminae

Aseminae sempre foi apontada como um ramo basal, principalmente por sua estreita associação às Coníferas, além de ser um grupo de hábitos noturnos e de distribuição restrita à Região Holártica. Também os autores que trabalharam as larvas concordam com este posicionamento. Autores tradicionais (p. ex., Lacordaire, 1869; Serville, 1834; Blanchard, 1845; LeConte, 1853), incluíam os atuais Aseminae em Cerambycinae. Por outro lado, Westwood (1840) e Schjødte (1864) relacionaram Aseminae aos Prioninae com base nas peças bucais. Autores mais recentes, entretanto, apontam um relacionamento maior com Lepturinae, tanto entre os adultos, como entre as larvas. Entre estes, enquanto alguns (p. ex., Linsley, 1962a; Craighead, 1923; Bøving & Craighead, 1931; Crowson, 1955) sugerem Aseminae como mais primitivo, outros, como Saalas (1936), Duffy (1953) e Svãcha & Danilevsky (1987) consideraram Lepturinae o grupo mais basal. Pela venação alar, Saalas (fig. 299) derivou Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae a partir de Lepturinae, indicando uma igual situação através de algumas características das larvas. Segundo Duffy: "Although throughout the following descriptions an attempt has been made to follow the adult classi

fication ... it was found ... certain relationships which were at variance with the accepted adult classification became evident ... Firstly the Parandrinini, Asemini and Lepturini ... each have been raised to subfamily rank, the latter being placed before the Aseminae instead of after them on account of the apparently more primitive characters." Svācha & Danilevsky embora não expresse claramente esta posição, trataram Nedydalinae antes dos Aseminae, apontando-a como um elemento de ligação entre esta e Lepturinae.

Lepturinae

Pelo exposto, observa-se que Lepturinae também desponta como de relacionamento controverso. Schjödte (1864) relacionou-a a Cerambycinae pelas peças bucais, considerando-a mais especializada que esta; ressaltou ainda que *Vesperus* deveria constituir um grupo distinto e relacionado a Prioninae. Ehara (1954) não comentou sobre afinidades entre Aseminae e Lepturinae; sobre o relacionamento desta com Cerambycinae ressaltou: "It seems to be suggested from the present data that a line of demarcation is distinctly drawn between the Lepturinae and Cerambycinae." Linsley (1961) considerou Lepturinae, como um grupo que, embora retendo características primitivas, desenvolveu especializações para hábitos diurnos e coleta de pólen. Linsley & Chemsak (1972) apontaram as larvas de Lepturinae como "more archaic than those of any other group of longicorns..." e sugeriram o seu parentesco com Aseminae e *Philus*: "The adults exhibit a close relationship with the Aseminae... Their wing-venation is very primitive connecting the

Prioninae (through *Philus*) with the Aseminae (through *Atimia*)". Os comentários de Crowson (1955), refletem a indefinição das relações de parentesco de Lepturinae: "Lepturinae as characterised in my key will form a fairly extensive subfamily of rather uncertain limits, passing by gradations into the Cerambycinae and with possible connections to the Philinae (via forms like *Vesperus* and *Mantitheus*), Prioninae (via Oxypeltini), Disteniinae (as suggested by mouth-parts) and Aseminae (as suggested by the *Toxotus* larva with its paired urogomphi), also perhaps to the primitive Chrysomelidae. Several characters met within this subfamily appear to be primitive (e.g. the adult mouth-parts, the larvae with up to six pairs of lateral ocelli)";; ao mesmo tempo afastou a hipótese de Lepturinae ser o grupo ancestral de Cerambycidae considerando a adaptação do grupo às Angiospermas. As controvérsias estendem-se também às larvas. Craighead (1923) salientou o relacionamento com Aseminae através de *Necydalis* que, segundo este autor, poderia ser incluído em qualquer das duas subfamílias. Duffy (1960) concordou com Craighead, ressaltando que a larva de *Necydalis* "show a strong and undoubted relationship to the Aseminae and can only with difficulty be retained in the Lepturinae". Svächa & Danilevsky (1987) constituíram a família Vesperidae e elevaram Necydalini à categoria de subfamília, posicionando-a entre Lepturinae e Aseminae. Todas essas considerações são opostas à visão dos autores mais antigos (p.ex., Serville 1835; Mulsant, 1839; Blanchard, 1845; Lacordaire, 1869) que apontavam Lepturinae como um grupo bem definido, derivado e freqüentemente relacionado a Cerambycinae através de formas como, por exemplo, *Molorchus* e *Rhinotragini*.

Cerambycinae

Alguns aspectos comuns evidenciam-se ao longo do histórico desta subfamília, entre autores antigos e recentes: 1) grupo extremamente difícil de caracterizar pela diversidade de formas e número de espécies; 2) de limites imprecisos e de relacionamento indefinido; 3) na maioria das vezes, definida por caracteres muito variáveis ou por caracteres negativos (p. ex., protórax não carenado lateralmente; tíbias anteriores sem sulco; cabeça não estreitada, etc.). Alguns gêneros estiveram incluídos em Prioninae (p. ex., *Metopocoilus*, *Sternacanthus*, *Thyrsia*), enquanto outros (*Methia*, *Auxesis*) em Lamiinae; até recentemente incluía os atuais Aseminae, Lepturinae e também *Distenia* e *Oxypeltus* (vide classificações de Serville, 1834 a Lacordaire, 1869). Por outro lado, parece não haver maiores questionamentos sobre sua condição de grupo com nível de especialização maior, assim como Lamiinae, como apontado por Linsley (1961): "A high degree of derivation is evident in nearly all of the characters of the Cerambycinae and Lamiinae, and there are two more or less distinct groups in each subfamily. The most primitive of these groups is the less specialized Cerambycinae." Como nas subfamílias anteriores, o relacionamento de Cerambycinae também é controverso. Com relação aos adultos, tem sido frequentemente relacionada a Lepturinae através de formas como *Rhinotragini*, *Molorchus*, *Stenopterus*, etc., ou também pelas peças bucais (Schjödte, 1864). Saalas (1936) apontou a derivação dos Cerambycinae propriamente ditos e de Lamiinae, a partir de Aseminae (fig. 299). Crowson (1955) teceu apenas alguns comentários sobre o relacionamento com

Lepturinae via "*Necydalis*-like forms" e com Lamiinae, via *Methia* e *Styloxus*; em 1960, este autor relacionou Cerambycinae novamente aos Lepturinae. Linsley (1961), embora aponte Cerambycinae e Lamiinae como as subfamílias mais especializadas não forneceu uma indicação clara de parentesco (fig. 296). Com referência às larvas, verificam-se também algumas controvérsias. Craighead (1923) apontou algumas características comuns entre as larvas de Cerambycinae e Prioninae, ao mesmo tempo em que observou que alguns gêneros como *Opsimus* e *Oeme* sugeriam afinidades com Aseminae; embora tenha incluído *Opsimus* nesta última subfamília, considerou-o menos relacionado à mesma pelos caracteres larvais e indicou-o como uma forma de transição para Cerambycinae. Pelas chaves para larvas apresentadas por Duffy (1953, 1957, 1960, 1963, 1967), Cerambycinae aparece relacionada a Prioninae e Parandrinae por caracteres do forâmen occipital e peças bucais, embora no corpo dos trabalhos, seja colocada entre Aseminae e Lamiinae. Svâcha *in* Svâcha & Danilevsky (1987) não concordou com a hipótese de Cerambycinae ser mais relacionada a Prioninae do que com as demais subfamílias: "All transitional tentorial types can be found between the typical Cerambycine type and the Lepturine type with the tentorial arms fully internal - some Cerambycinae have the tentorial arms distinctly oblique, such types as *Blosyropus*, *Opsimus* or even *Anisarthron* are pronouncedly transitional. On the other hand, not a single transition is known to me between the Prioninae and Cerambycinae types ... The occurrence of certain Prioninae characters (...) in some Cerambycinae (chiefly Cerambycini) if homologous at all, may involve plesiomorphic characters."; pelo diagrama apresentado (fig. 298), a partir de

um tronco comum derivou dois ramos, um deles reunindo Cerambycinae e Apatophysaeinae, e o outro, Lepturinae, Necydalinae, Aseminae e Lamiinae; neste sentido, Svãcha discordou do relacionamento entre Aseminae e Cerambycinae apesar de indicar formas com características transicionais entre as duas subfamílias e de seu próprio comentário: "... as it cannot be excluded that some Aseminae might be closer to the Lamiinae, or to the Cerambycinae stock, than to any Lepturinae." Enquanto Linsley (1962b) (seguindo a opinião de Craighead, 1923) situou *Opsi-mus* como uma transição entre Cerambycinae e Aseminae, Svãcha considerou a larva deste gênero como muito especializada: "I agree with at least preliminary inclusion of the genus in the Cerambycinae, but on no account as a primitive member."

Lamiinae

Os autores, tanto antigos como recentes, são unânimes em considerar Lamiinae como um grupo bem definido e o mais derivado entre os Cerambycidae. Tanto os adultos como as larvas apresentam características próprias suficientes para isolar esta subfamília das demais; o estudo do cordão nervoso (Penteado-Dias, 1981) corroborou esta opinião. Ficam em aberto, entretanto, suas relações de parentesco. Tradicionalmente, Cerambycinae tem sido considerada como a mais relacionada a Lamiinae; de acordo com Saalas (1936), Cerambycinae e Lamiinae constituem grupos irmãos e derivados a partir de Aseminae (fig. 299). Autores mais recentes, por outro lado, têm apontado para um maior parentesco entre Lamiinae e Aseminae (Crowson, 1955, 1960; Svãcha & Danilevsky, 1987).

A opinião de Crowson (1960) resume muito bem a atual situação em Cerambycidae: "Within the Cerambycidae, phylogenetic relationships are by no means evident or generally agreed. It is gradually becoming accepted that the enormous group Lamiinae is derivable from ancestors in or near Aseminae perhaps near the existing Atimiini ... It also seems that the old Prionidae (Prioninae, Anoplodermatinae, Parandrinae) form a more or less natural grouping, but the position of Disteniinae is as problematic today as it seemed to Böving & Craighead and Forbes. An elaborate family tree of cerambycids based on wing-venation and constructed from existing forms only, was published by Saalas; the surprising thing about this diagram is that, for all unsoundness of its ostensible basis, it does suggest the main outlines of cerambycid evolution. Lameere suggested that the existing genus *Parandra* had formerly included the ancestors of the entire family Cerambycidae; many characters, both larval and imaginal, of *Parandra* are inconsistent with this suggestion, notably the wing-venation, metendosternite, ovipositor and maxillae of the adult, and the ventral structure and absence of ocelli of the larva. Gahan advanced the more plausible suggestion that Philinae are a primitive group among existing cerambycids. From a Philinae-like ancestor we can imagine the derivation of Prioninae by way of forms like *Anoeme*, of Anoplodermatinae via forms like *Pathocerus*, while *Erichsonia* and *Parandra* might well come from anoplodermine ancestors. Aseminae and Lepturinae might be direct off-shoots of Philinae. The Cerambycinae may be related to Lepturinae much as Lamiinae are to Aseminae. Forms of rather doubtful position of this theory include Disteniinae, Oxypeltinae and Vesperini."

III. MATERIAL E MÉTODOS

1. MATERIAL

O material estudado foi obtido através de permutas, empréstimos ou doações das Instituições arroladas abaixo, com a citação dos pesquisadores que os possibilitaram aos quais agradecemos:

- Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná (DZUP), D. Urban.
- Laboratory of Helminthology, Moscou, (LHMR). A.L. Lobanov.
- Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN). A. Villiers.
- Museu Nacional, Rio de Janeiro (MNRJ). M.A. Monné.
- Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo (MZSP). U. R. Martins.
- Natural History National Museum, Washington (USNM). P. J. Spangler.
- The Natural History Museum, Londres (BMNH). R.T. Thompson e R.D. Pope.

Algumas espécies foram obtidas através de permuta com o Sr. Jim Cope (Califórnia, Estados Unidos).

Foram estudados representantes de onze subfamílias reconhecidas atualmente em Cerambycidae, incluindo Disteniinae e Oxypeltinae. Svâcha & Danilevsky (1987) estabeleceram duas novas subfamílias, Apatophyseinae e Necydalinae; da primeira não obtivemos material e a segunda foi tratada neste trabalho ainda como tribo de Lepturinae.

Considerando o objetivo inicial deste trabalho, a subfamília Cerambycinae foi a melhor representada. Devido ao elevado número de gêneros e de espécies, optamos pelo estudo das espécies tipo dos gêneros tipo de tribos, as quais, no nosso entendimento, constituem uma amostragem significativa da subfamília, englobando quase que todas as características morfológicas com suas tendências evolutivas. Além disso, apesar de muitas vezes a espécie-tipo não ser a mais representativa do grupo, é a que estará associada sempre ao nome genérico, o qual serve de base para a formação do nome das categorias superiores. Quando não foi possível obter material da espécie tipo, foram utilizados exemplares de espécies congêneras ou de gêneros indicados pelos autores como próximos dos gêneros tipo. Desta subfamília foram estudadas 84 espécies.

O mesmo critério orientou na escolha das espécies estudadas das demais subfamílias, exceto de Prioninae e de Lamiinae.

Em Prioninae optamos por utilizar uma espécie de um grupo basal e de um grupo apical (respectivamente *Stenodontes* e *Pyrodes*) de acordo com a atual taxonomia desta subfamília. Es

ta escolha objetivou a possibilidade de verificar a evolução dos caracteres em Prioninae. Para minimizar as falhas decorrentes do estudo de apenas duas espécies de uma das maiores e mais diversificadas subfamílias, examinamos exemplares de *Prionus coriarius* Linn., 1758, também com a finalidade de confirmar a validade dos caracteres selecionados para a análise cládistica. A não inclusão de *Prionus* nas análises deveu-se ao fato de não termos constatado variações nos caracteres selecionados para as análises a nível de subfamília.

O mesmo procedimento foi utilizado na escolha das espécies de Lamiinae. Marinoni (1979) indicou o grupo "Pogonocherus" como o que inclui formas menos especializadas, e o grupo "Saperda" como um dos derivados; dentre o material disponível, trabalhamos com *Estola obscura* e *Adesmus hemispilus*. Para complementar as informações utilizamos o trabalho desse autor, ressaltando o acesso que tivemos aos desenhos originais de todas as espécies de Lamiinae por ele estudadas. Destacamos ainda, que a utilização de uma espécie de *Lamia* não nos pareceu adequada considerando as especializações deste gênero (ausência de asas membranosas e tarsos tetrâmeros).

De Aseminae e Lepturinae foram estudadas as espécies tipo (ou congenéricas) das tribos atuais destas subfamílias, respectivamente: Asemini, Atimiini e Saphanini (Aseminae) e Lepturini, Necydalini, Desmocerini e Encyclopini (Lepturinae). Em que pese a grande quantidade de espécies de Lepturini, acreditamos que a espécie tipo de *Leptura* represente bastante bem esta tribo que nos parece bastante uniforme, pelo menos nas características a este nível.

De Parandrinae e Anoplodermatinae, pela disponibilidade de material, estudamos *Parandra glabra* e *Anoploderma breueri*.

Das demais subfamílias - Philinae, Spondylinae, Disteniinae e Oxypeltinae - estudamos apenas a espécie tipo do gênero tipo.

Em consequência da mudança dos objetivos iniciais, reconhecemos que o número de espécies estudadas das diversas subfamílias (exceto Cerambycinae) foi escasso e por essa razão, buscamos sempre apoio na literatura, principalmente em trabalhos de revisão de subfamílias e/ou de tribos, para suprir as prováveis deficiências e também para confirmar a validade dos caracteres selecionados.

Embora os padrões de relacionamento a serem estabelecidos tenham como apoio apenas única ou poucas espécies por subfamília, com exceção de Cerambycinae, acreditamos que este fato não impede que, em muitos casos, desde que os caracteres se repitam em um grupo e se mostrem homólogos, generalize-se o acontecimento permitindo estimar que o relacionamento se dê à nível de subfamília.

Para esclarecer dúvidas quanto à polaridade de alguns caracteres (vide Métodos, 2.4.2-Polarização), examinamos algumas espécies de Chrysomelidae e de Bruchidae - famílias mais relacionadas a Cerambycidae -, e também de Cucujoidea. Devido ao elevado número de táxons e à grande diversidade existentes nestes grupos, fez-se necessário a seleção de apenas alguns para serem utilizados como grupos de referência ou grupos externos, com base no seguinte critério: dentre o material disponível fo

ram escolhidas espécies das subfamílias ou famílias apontadas pelos autores como mais primitivas, por serem teoricamente as que apresentam os caracteres nos seus estados menos especializados. Embora essas informações não sejam claras e bem fundamentadas, principalmente com relação a Cucujoidea, são as únicas existentes para servirem de critério para seleção dos grupos.

As espécies estudadas de Cerambycidae com indicação das respectivas subfamílias, assim como as de Chrysomelidae, Bruchidae e Cucujoidea, estão arroladas no Apêndice 1.

2. MÉTODOS

Para o estudo dos adultos seguimos, basicamente, os métodos descritos em Marinoni (1979).

2.1 Dissecação

Os exemplares foram dissecados para possibilitar o desenho de cada uma das estruturas de per si, isoladas do conjunto. O exemplar foi colocado em uma solução de Hidróxido de Potássio a 10% a quente, para amolecimento do exo-esqueleto e decomposição dos tecidos. Para facilitar esta decomposição, sem um excessivo amolecimento do exo-esqueleto, após cinco minutos, o exemplar era desmembrado em três partes: cabeça, protórax e restante do corpo. Após um certo período, que dependia do tamanho do exemplar, as estruturas internas eram retiradas com auxílio de pinças e estiletes, até que ficasse apenas o exo-esque

leto incluindo as estruturas da genitália. Após a limpeza, o material foi lavado em água destilada fervente para retirar o Hidróxido de Potássio e, posteriormente, acondicionado em frascos de vidro de 10cc, em solução de álcool etílico a 70% para manutenção e conservação. Para o estudo da terminália (macho e fêmea), foi necessário retirar toda a parte interna do abdômen e colocar este material novamente em solução de Hidróxido de Potássio a 10%, aquecido em "banho-maria".

2.2 Desenhos

Os desenhos foram feitos com auxílio de estereomicroscópio Wild M-5, com câmara-clara. Algumas estruturas de exemplares pequenos foram desenhadas com auxílio de microscópio ótico Wild M-20, também com câmara-clara.

Para os desenhos de cada estrutura foi utilizado papel "champion bond" de 12 x 20cm, o que em parte limitava as dimensões do desenho a ser obtido, indicando o aumento a ser utilizado. Este procedimento facilita sobremaneira a comparação dos desenhos de uma determinada estrutura para todas as espécies em estudo.

A peça a ser desenhada era colocada em placa de Petri, de 55mm de diâmetro por 10mm de altura, contendo um fundo de areia de fina granulidade (diâmetro médio dos grãos aproximadamente igual a 0,3mm), de ca. 3mm de altura. Este fundo de areia era coberto com água até uma altura aproximada de 8mm. O fundo de areia permite uma rápida e fácil acomodação da peça em estudo, em qualquer posição.

Alguns desenhos foram feitos com a peça colocada entre lâmina e lamínula, utilizando-se preferencialmente parafina líquida. Este procedimento foi utilizado para o desenho das asas e quando foi necessária a observação em microscópio ótico.

As estruturas desenhadas foram as do macho. Da fêmea foram desenhadas as mandíbulas, antenas e todas as estruturas da terminália.

Foram confeccionados, em média, ca. de 90 desenhos para cada espécie totalizando, aproximadamente, 10.000 desenhos.

2.3 Terminologia

A terminologia adotada para quase todas as estruturas dos adultos é a correntemente utilizada em Cerambycidae ou em Coleoptera. Para a venação alar seguimos Marinoni & Almeida (1983) (figs. 197,199); para o metendosternito, Crowson (1938, 1944) (fig. 166); para a terminália masculina, Lindroth & Palmen (1970) (fig. 242) complementada por Yuga & Rosca (1962) para estruturas não definidas pelos primeiros (fig. 240); para a terminália feminina seguimos Lindroth & Palmen (l.c.) (fig. 253), utilizando o termo "apódemas" (conforme Fragoso, 1985) para um par de estruturas esclerotinizadas presentes na base do oviduto comum e não referidas até o trabalho deste autor (figs. 259,260).

O objetivo foi empregar uma terminologia que pudesse ser utilizada sem maiores dificuldades quando de um possível estudo em Chrysomeloidea ou mesmo em outros grupos de Coleoptera.

Como todas as espécies estudadas neste trabalho pertencem a gêneros diferentes, utilizamos, para simplificar a apresentação, apenas o nome do gênero. Subentende-se que toda a citação do nome do gênero é indicativo apenas da espécie lista da no Apêndice 1.

Com relação às larvas, limitamo-nos a reproduzir a terminologia empregada por Craighead (1923), Duffy (1953) e Svâcha & Danilevsky (1987).

2.4 Análise Cladística

Para a análise dos caracteres e interpretação dos resultados utilizamos os princípios conceituais e metodológicos da sistemática filogenética como proposta por Hennig (1966) e explicitada de um modo geral, principalmente em Eldredge & Craft (1980); Nelson & Platnick (1981) e Wiley (1981).

2.4.1 Métodos Cladísticos Numéricos

Para a realização das análises utilizamos métodos cladísticos numéricos baseados no critério de parcimônia de Wagner. Entre os vários critérios de parcimônia (Felsenstein, 1982) o método de parcimônia de Wagner é atualmente o mais utilizado em análises cladísticas com dados na forma de caracteres discretos (Carpenter, 1986). Este método foi proposto por Kluge & Farris (1969) com base em Wagner (1961). Farris (1970) matematizou a técnica para o que se conhece atualmente como "árvore

de Wagner". A partir de 1980 ocorreu um grande desenvolvimento na eficácia e eficiência dos algoritmos computadorizados para o cálculo das "árvores de Wagner", introduzindo uma série de possibilidades para: obtenção de soluções mais parcimoniosas; manejo de dados faltantes; retenção de várias soluções igualmente parcimoniosas; opções que aumentam as possibilidades de se encontrarem soluções mais curtas em matrizes grandes ("branch swapping"), e outras (Swofford,1985; Platnick,1987) . Por estes métodos, entre todas as soluções possíveis, é indicada a mais curta e a mais parcimoniosa. Não há restrições quanto às mudanças que os caracteres ou estados de caracteres possam sofrer (critério de parcimônia de Wagner), podendo os mesmos ocorrerem mais de uma vez, independentemente, ou reverterem para estados mais primitivos. A solução mais curta indicada estará, igualmente, minimizando o número de passos extra, as homoplasias e reversões (Swofford,1985). Tem-se demonstrado que esta metodologia é compatível com os procedimentos da sistemática filogenética (Farris et al.,1970; Wiley,1981; Farris, 1983; Brooks,1984). A utilização de métodos numéricos computadorizados é recomendável quando a análise envolve um número grande de dados, por serem mais eficientes e rápidos na derivação dos resultados (Swofford,1985) e também quando envolve a utilização de grupos externos mal resolvidos (Maddison et al., 1984; Donaghue & Cantino,1984).

No presente trabalho utilizamos, basicamente, o Sistema PAUP, versão 2.4.1 de Swofford (1985) (vide Platnick,1987); as opções utilizadas estão explicitadas nas diversas análises efetuadas. O programa "Wagner-78" de Farris, foi utilizado para possibilitar a inclusão das 84 espécies estudadas de *Cerambyci*

nae, considerando a necessidade de testar a monofilia desta subfamília e por ser o único ao nosso dispor, no momento, que comporta a análise de até 100 taxons (OTU's). O estudo dos agrupamentos indicados pela "Wagner-78" foi subsequentemente refinado através do programa PAUP. Considerando as particularidades dos dois programas, nas análises que incluíram todas as espécies estudadas de Cerambycinae, tornou-se necessária a confecção de duas matrizes, uma para cada um dos programas mencionados.

2.4.2 Polarização

Os principais objetivos da sistemática filogenética consistem, basicamente, no reconhecimento de grupos monofiléticos e na interpretação dos padrões de parentesco. Portanto é de fundamental importância na metodologia cladística o reconhecimento de sinapomorfias (compartilhamento de caracteres ou estados de caracteres derivados) considerando que apenas estas são evidências válidas para justificar grupos monofiléticos. Isto implica na correta polarização dos caracteres pois, do contrário, estaríamos estabelecendo agrupamentos não naturais com base em simplesiomorfias.

Hennig (1966) estabeleceu vários critérios e princípios auxiliares para o reconhecimento de homologias, os quais têm sido objeto de amplas e bem explicitadas discussões (vide p. ex., Arnold, 1981; Stevens, 1980; Crissi & Stuessey, 1980). Entre os diversos critérios, o ontogenético e o de comparação com o grupo externo (Wathrous & Wheeler, 1981) são os que têm sido

mais utilizados e melhor justificados com base no princípio metodológico da parcimônia (Nelson, 1973; Nelson & Platnick, 1981; Farris, 1982; Maddison et al., 1984). A falta de informações ontogenéticas para a maior parte dos organismos impõe restrições à utilização do critério ontogenético. O método por comparação com o grupo externo tem sido utilizado mais frequentemente e seu funcionamento, através de regras e algoritmos justificados pela parcimônia, está exposto em Maddison et al., 1984.

Por outro lado, os autores que defendem o método de comparação com o grupo externo como o que fornece resultados mais satisfatórios, reconhecem que, em muitos casos, a sua aplicação é problemática.

Brooks (1989) destaca algumas dessas situações: 1) quando não se conhece exatamente qual é o grupo irmão, tendo-se apenas uma série de possíveis grupos irmãos; 2) quando os caracteres ou estados de caracteres ocorrem igualmente no grupo irmão e no grupo interno; 3) quando o grupo externo e/ou o grupo irmão podem não ser monofiléticos; 4) quando os caracteres ou estados de caracteres evoluem independentemente no grupo irmão.

Donaghue & Cantino (1984) e Maddison et al. (1984) destacam situações problemáticas quando as relações de parentesco entre os grupos externos e entre estes e o grupo em estudo são pouco ou não resolvidas. Estes autores formularam alguns métodos com regras auxiliares para minimizar os efeitos da irresolução dos grupos externos sobre a análise do grupo interno; resumidamente, a metodologia proposta consiste em: 1) utilizar

todos os possíveis grupos externos ou grupos irmãos, isoladamente ou em diferentes arranjos, para estimar os estados ancestrais dos caracteres para o grupo em estudo; 2) comparar os diversos cladogramas resultantes para o grupo interno, localizando as áreas de congruência; 3) com base na parcimônia, formular hipóteses filogenéticas mais consistentes através das áreas de congruência dos diferentes cladogramas (cladograma de consenso). Outra alternativa proposta por Maddison et al (1984) é a utilização do método dos estados predominantes ("predominant-states method"), através do qual assume-se que o caráter ou estado de um caráter que for predominante entre os grupos externos é o ancestral; este método, entretanto, deve ser justificado por um argumento de parcimônia, podendo ocorrer que, em alguns casos, se tomem decisões equivocadas.

Esses autores, assim como Stevens (1980) consideram que a polaridade dos caracteres pode ser afetada conforme seja o grupo externo considerado ou de acordo com o exato arranjo dos grupos externos e salientam que, qualquer que seja este arranjo, a polaridade estabelecida com base no grupo irmão será sempre predominante. Brooks (1989) considera que a utilização de diferentes grupos externos pode: 1) não provocar alterações no cladograma do grupo em estudo; ocorre quando todos os grupos externos partilham os mesmos caracteres primitivos do grupo interno; 2) alterar a polaridade de alguns ou de vários caracteres; ocorre quando o grupo externo e o grupo em estudo apresentam muitas homoplasias apomórficas (caracteres homoplásicos apomórficos); 3) provocar uma perda de resolução do cladograma; ocorre quando o(s) grupo(s) externo(s) tem um relacionamen

to distante com o grupo interno, não fornecendo elementos suficientes para comparação. Cabe aqui ressaltar também Wiley (1981): um alto número de homoplasias na matriz pode afetar uma análise que se pretende seja feita com base em sinapomorfias verdadeiras.

Os problemas apontados por esses autores estão presentes na atual situação dos Chrysomeloidea, como parece ter sido evidenciado pela revisão bibliográfica. A filogenia desta superfamília nunca foi testada; não existe uma definição clara de quais grupos sejam monofiléticos e muito menos das relações de parentesco entre os mesmos. Além das subfamílias com relacionamento não resolvido em Chrysomelidae e Bruchidae (Megalopodinae, Sagrinae, Donaciinae e Criocerinae) temos a considerar as relações de Disteniinae, Oxypeltinae e, talvez, Vesperinae, Philinae e Anoplodermatinae com relação a Cerambycidae; se, de fato, estes grupos (assim como Megalopodinae) constituírem famílias à parte das três tradicionalmente reconhecidas (Cerambycidae, Chrysomelidae e Bruchidae), teríamos ainda que estabelecer o parentesco destas com aquelas.

Para formular uma hipótese filogenética para os Chrysomeloidea na tentativa de estabelecer o provável grupo-irmão de Cerambycidae e supondo-se, como admitido por Crowson (1981) e Mann & Crowson (1981), uma tricotomia ou até uma politomia basal, teríamos que buscar entre os Cucujoidea os possíveis grupos externos. Cucujoidea compreende 56 famílias (Crowson, 1981) e as relações de parentesco entre as mesmas encontram-se em situação mais crítica do que a verificada em Chrysomeloidea (Crowson, 1955, 1960), sendo um dos grupos mais diversificados em Co

leoptera e, possivelmente, com várias linhas evolutivas além das já reconhecidas (Clavicornia, Heteromera). Para a aplicação do método, recomenda-se a utilização de grupos considerados basais, já que nestes os caracteres, ainda pouco diferenciados, forneceriam melhores informações para efeitos de comparação. Neste caso teríamos que utilizar grupos basais de Cucujoidea, implicando, provavelmente, em uma perda de resolução, considerando o relacionamento muito distante com Cerambycidae (Brooks, 1989). Além disso, pelo exame de alguns representantes de Cucujoidea e conforme Crowson (1955), parece ocorrer uma evolução independente da maioria dos caracteres nas diversas famílias deste grupo.

Em uma outra hipótese, considerando Bruchidae + Chrysomelidae como o grupo irmão de Cerambycidae, para estimar os estados ancestrais para esta, segundo a metodologia proposta por Donaghue & Cantino (1984) e Maddison et al. (1984), teríamos as seguintes opções: 1) utilizar os grupos indicados como basais em Chrysomelidae (ou também os de Bruchidae, considerando a indefinição da posição taxonômica de Sagrinae, Donaciinae e Criocerinae), como grupos externos; testar cada subfamília em separado ou erigir ancestrais hipotéticos com todos os arranjos possíveis de caracteres; comparar os cladogramas resultantes, localizando as áreas de congruência; formular hipóteses filogenéticas com base na parcimônia; 2) estimar os estados ancestrais para o "out-group node" (ponto de dicotomia entre o ancestral do grupo em estudo e o ancestral do grupo irmão); neste caso teríamos que, novamente, tomar como base os Cucujoidea; 3) utilizar o método dos estados predominantes (Maddison et al., 1984), com base em Chrysomelidae, Bruchidae e Cucujoidea.

Entre os Chrysomelidae, Megalopodinae é indicada como um grupo basal ou, até mesmo, o mais basal. Desta subfamília estudamos com detalhe *Agathomerus sellatus*, em função da disponibilidade de material. O estudo revelou poucas características possíveis de serem utilizadas para efeitos de polarização, além de muitos caracteres que ocorrem em diversas subfamílias de Cerambycidae como, por exemplo: artículo apical dos palpos maxilares e labiais aciculado (figs. 58, 82) (Lamiinae); mesoscuto com placa estridulatória e apôdema interno ausente (Cerambycinae, *Encyclops*, *Necydalis*); asas membranosas - M reduzida (Cerambycinae, Lamiinae), duas veias entre Cubital e Empusal + 1.^a Anal (Prioninae, Anoplodermatinae, Parandrinae, Cerambycinae); mandíbulas com franja de pêlos na face interna (fig. 41) (Lepturinae, Cerambycinae); submento com projeção longa e estreita entre a base das maxilas (fig. 27), coxas anteriores e médias cônicas, projetadas e subcontíguas e padrão do metendosternito (Lepturinae). Com relação à lígula, desenvolvida e membranosa e considerada por vários autores como plesiomórfica por ser semelhante à encontrada em Cerambycidae (Lepturinae, Cerambycinae), é bastante distinta: os lobos são estreitos e separados por chanfro anguloso até quase a base; a pilosidade da face interna é curta e uniforme, não formando faixas; a pilosidade dos bordos é curta e simples (figs. 82, 83).

Para utilizar *Oxypeltus* e *Distenia* como grupos irmãos teríamos que assumir "a priori" que, de fato, estes dois grupos estariam excluídos de Cerambycidae e que fossem, efetivamente, os mais relacionados à mesma. Pela análise prévia dos caracteres e considerando a opinião de vários autores (Craig-

head,1923; Böving & Craighead,1931; Villiers,1978,1980; Crowson,1955,1981) o relacionamento desses dois grupos é indefinido em Chrysomeloidea, principalmente no que se refere a *Distenia* com possível relacionamento com Chrysomelidae.

A utilização de um grupo externo qualquer entre tantos possíveis, embora a metodologia permita - ressaltando-se a recomendação que se deva utilizar o maior número possível de grupos externos - pareceu-nos temerária no presente caso. Acreditamos também que utilizar, aleatoriamente, alguns representantes de Cucujoidea ou mesmo de grupos de Chrysomelidae cuja posição não é questionada - ou seja, grupos mais especializados desta família - implicaria em um grande número de caracteres não comparáveis, o que pouco ajudaria na tentativa de elucidar as relações de parentesco entre os Cerambycidae.

Finalmente, a composição de um ancestral hipotético com base nos caracteres de *Distenia*, *Oxypeltus* e *Agathomerus* resultou, igualmente, em poucos caracteres utilizáveis para efeitos de comparação.

Considerando o exposto, optamos por utilizar para efeitos de análise e de polarização dos caracteres dos adultos, um ancestral hipotético erigido com base em: 1) informações obtidas na literatura sobre caracteres considerados primitivos em Coleoptera e em Cucujoidea (Crowson,1955;1981); 2) os caracteres ou estados de caracteres mais comuns em Cucujoidea e nos grupos basais de Chrysomelidae (Crowson,1955) e de Bruchidae (Kingsolver, comunicação pessoal) foram assumidos como os estados ancestrais para Cerambycidae de acordo com o "método dos es

tados predominantes" (Maddison et al., 1984); 3) a análise da venação alar, além do critério de venação alar mais desenvolvida = mais primitiva, teve como apoio o estudo de Saalas (1936); 4) a análise do metendosternito, de acordo com os critérios estabelecidos por Crowson (1938, 1944, 1955); 5) informações sobre larvas (Craighead, 1923; Duffy, 1953, 1960; Svâcha & Danilevsky, 1987, 1988) orientaram na polarização de caracteres que não pode ser definida com base nos itens 1 e 2; 6) em alguns casos utilizamos o método de comparação com o "grupo funcional externo" (Wathrous & Wheeler, 1981); 7) para esclarecer dúvidas quanto à polaridade de alguns caracteres das peças bucais e ovipositor, examinamos alguns representantes de Cucujoidea, Chrysomelidae e Bruchidae (Apêndice 1).

2.4.3 Análises

Foram realizados três conjuntos de análises: 1) utilizando os caracteres dos adultos com base nos exemplares examinados; 2) com caracteres das larvas, levantados através de informações obtidas na literatura; 3) abrangendo os caracteres dos adultos e os das larvas.

2.4.3.1 Adultos

Realizamos quatro conjuntos de análises até chegarmos à seleção dos caracteres que se mostraram mais consistentes para a definição do padrão de relacionamento filogenético entre as subfamílias e da sua monofilia. Nas figuras referentes a

essas análises preliminares, omitem-se os caracteres.

Inicialmente examinamos um conjunto de 115 caracteres para as espécies de Cerambycinae, procurando avaliar a consistência dos mesmos nesta subfamília. Essas observações foram posteriormente estendidas aos representantes das demais subfamílias e, desta forma, foi possível delinear um conjunto de caracteres que nos pareceram relevantes para este estudo. A primeira análise incluiu 84 caracteres e 23 táxons; foram incluídos os representantes das diversas subfamílias, exceto os de Lamiinae (Apêndice 1), os Cerambycinae foram representados por *Methia*, *Obrium*, *Achryson*, *Cerambyx*, *Heterops*, *Purpuricen*, *Trachyderes* e *Rhopalophora*, que, a nosso ver, representavam uma amostragem dos principais agrupamentos desta subfamília. Esta análise foi processada pelo programa Wagner-78, por não dispormos nesse período do programa PAUP; utilizamos, para efeitos de raiz, um "ancestral hipotético" com todos os caracteres no estado plesiomórfico. Neste primeiro estudo muitos caracteres foram polarizados com base no princípio metodológico do "Taxonomical Outgroup" (TIG/TOG, Whatrous & Wheeler, 1981); portanto os estados dos caracteres como apresentados por *Parandra* e *Prininae* foram considerados plesiomórficos; com base em Hennig (1966), caracteres semelhantes foram tratados "a priori" como homólogos. O resultado obtido (fig. 302) mostrou a formação de alguns agrupamentos que se mantiveram constantes até o final das análises; entretanto, o número de homoplasias e de reversões foi muito elevado, com taxa de desvio próxima a 90%; verificamos também que alguns dos grupos foram formados com base em homoplasias e reversões ou ainda em caracteres bastante plásticos.

Devido ao baixo índice de consistência da primeira árvore obtida, voltamos ao estudo dos caracteres e o número destes foi ampliado para 186. Para caracteres em multi-estados adotamos uma codificação binária aditiva; algumas estruturas que haviam sido consideradas no seu conjunto e expressas por um único caráter, foram analisadas através de vários caracteres (p. ex., "padrão de maxilas" foi substituído por vários caracteres relativos ao cardo, estipe, gálea, lacínia, pilosidade, etc.; da mesma forma, "padrão dos olhos", substituído por caracteres como, p.ex., verticais/oblíquos, com/sem chanfro, chanfro pouco/muito manifesto, etc.). Vários caracteres tiveram sua polaridade invertida e foram considerados apomórficos: gálea e lacínia reduzidas; mandíbulas robustas e alongadas; cabeça prognata; labro conato ao clipeo; protórax com carena lateral; metendosternito sem lâminas, proendosternito alongado e córneo. Incluímos os dois representantes de Lamiinae, totalizando 11 das atuais subfamílias reconhecidas em Cerambycidae e, entre os Cerambycinae, incluímos *Torneutes* por ser um dos táxons de posição taxonômica problemática nesta subfamília. A análise, com 26 táxons e 186 caracteres, foi processada pelo programa PAUP, versão 2.4.1., com as opções: addseq=closest; opt=Farris; hold=1, swap=Local, Alt e Global; caracteres ordenados. Para efeitos de raiz utilizamos um ancestral hipotético. Na opção Global obtivemos duas árvores com Índice de Consistência de 38% (fig. 303). Nestes resultados, verificamos que alguns grupos se mantiveram, assim como os caracteres que definiam o seu relacionamento; entretanto, observamos uma relativa instabilidade no relacionamento e na monofilia de alguns agrupamentos; além disso, o número de homoplasias e de reversões e sua influência

sobre os resultados continuou evidente.

A terceira análise teve como principal objetivo testar a monofilia de Cerambycinae; incluímos, então, todas as espécies estudadas desta subfamília. Mantivemos a maioria dos caracteres da análise anterior; muitos foram redefinidos; os que apresentaram baixo índice de consistência foram retirados e outros, novos, introduzidos. Realizamos duas análises, uma com 172 caracteres e outra com 157; o número de táxons foi de 94. Estas análises foram processadas através do programa Wagner-78 devido ao número de OTU's; um representante de Lepturinae (*Encyclops*) e nove de Cerambycinae (*Auxesis*, *Diorus*, *Dorcasomus*, *Eligmoderma*, *Gracilia*, *Nathrius*, *Platyarthron*, *Pseudocephalus*, *Sestyra* e *Tropocalymma*) foram retirados da análise já que a Wagner-78 não permite o uso de caracteres não comparáveis (NC) e não havíamos estudado a fêmea dos táxons citados. Os resultados obtidos (fig. 304) confirmaram em parte os das análises anteriores mas o número de homoplasias e reversões, ainda muito elevado, continuou a afetar o padrão de relacionamento entre as subfamílias.

Devido ao grande número de homoplasias e reversões e à sua influência na reconstrução das relações de parentesco, optamos por realizar análises utilizando apenas aqueles caracteres que se revelaram mais constantes na definição das relações de parentesco entre as subfamílias e da sua monofilia. Selecionamos então, entre todos os anteriormente utilizados, apenas 70 caracteres e confeccionamos duas matrizes. A primeira incluiu todos os representantes de Cerambycinae (exceto *Dorcasomus* e *Hesthesis*) e foi analisada pelo programa Wagner-78; para carac-

teres não comparáveis (NC) utilizamos diferentes valores dentro dos princípios da Distância Manhattan. Para refinar este estudo confeccionamos outra matriz para análise pelo programa PAUP, 2.4.1. Como este comporta apenas 50 OTU's, os Cerambycinae foram inicialmente representados por: 1) um "Cerambycinae hipotético" com os caracteres comuns à grande maioria das espécies estudadas; 2) "Methia", representando *Methia*, *Oeme*, *Auxesis* e *Xystrocera*, que apresentam uma série de características comuns e particulares; 3) "Callidium", representando as espécies com peças bucais (gálea, lígula) pouco desenvolvidas e que não apresentam franja de pêlos no bordo interno das mandíbulas; 4) *Eroschema*, *Uracanthus*, *Phlyctaenodes* e "Rhagiomorpha" (representando ainda *Stenoderus*, *Macrones*, *Pseudocephalus* e *Tropocallymma*), espécies australianas também com uma série de características comuns e particulares; 5) *Opsimus*, por ser um dos táxons de posição taxonômica problemática em Cerambycinae. Obtidos os primeiros resultados, realizamos análises apenas com o "Cerambycinae hipotético" e três caracteres foram deletados por serem particulares aos outros táxons. As análises finais desta etapa foram feitas, portanto, com 18 OTU's e 67 caracteres. Na análise com o programa Wagner, com 100 OTU's e 70 caracteres, obtivemos uma árvore com Índice de Consistência de 63% (fig. 305). As análises com o programa PAUP, 2.4.1., foram processadas com as opções: addseq=closest; opt=Farris;hold=1;swap=Local, Alt e Global; root=ancestor; caracteres ordenados. Na análise com 70 caracteres e 25 OTU's, com swap=Global, obtivemos um Índice de Consistência de 55,9%; com 67 caracteres e 18 OTU's, este índice foi de 68,8% (figs. 306 e 307).

Com apoio nos resultados das análises preliminares, tornamos ao estudo dos caracteres selecionados para esclarecer dúvidas que ainda persistiam quanto à homologia e polaridade; com este procedimento chegamos à seleção dos 66 caracteres utilizados nas análises finais; esses caracteres estão explicitados no Capítulo IV - Resultados e resumidos no Apêndice 2. O "Cerambycinae hipotético" foi substituído por quatro representantes desta subfamília - *Achryson*, *Anoplomerus*, *Rhopalophora* e *Trachyderes* - com características variáveis para peças bucais, venação alar e empódio, com o objetivo de testar o comportamento destes caracteres dentro da subfamília. Entre os Lepturinae, excluimos *Encyclops* por não termos estudado a fêmea; além disso, por termos apenas um exemplar, algumas estruturas foram danificadas durante a dissecação; esses fatores implicariam em um grande número de caracteres não comparáveis, o que poderia influenciar os resultados.

Esse último conjunto de análises foi processado pelo Programa PAUP 2.4.1.; as opções utilizadas estão explicitadas em cada uma das análises realizadas (vide Capítulo IV - Resultados, 1.2 Análises e Comentários) (p. 102).

2.4.3.2 Larvas

Os dados sobre larvas, à nível de subfamília, foram retirados dos trabalhos de Craighead (1923), Duffy (1953, 1957, 1960, 1963, 1968) e Svâcha & Danilevsky (1987). Embora existam inúmeros trabalhos esparsos sobre larvas de Cerambycidae, consideramos que os trabalhos dos autores acima citados são os

mais significativos, apresentando estudos comparativos e abrangentes a nível de subfamília.

Foram confeccionadas três matrizes com os dados fornecidos por cada um dos autores acima citados. A análise em separado dos dados foi necessária considerando: 1) os autores trabalharam com diferentes subfamílias (Craighead, com 6; Duffy, com 8; Svâcha & Danilevsky, com 12); 2) em vários casos a interpretação dada a um mesmo caráter difere conforme o autor; 3) caracteres utilizados por um autor não o foram por outro ; 4) muitas características são definidas pelos autores com diferente terminologia, o que dificulta o estabelecimento de uma correlação entre as mesmas com base apenas na literatura.

Utilizamos apenas as características citadas para todas as subfamílias; quando não foi possível estabelecer uma correlação, a não ser que se tratassem de caracteres exclusivos, não foram considerados.

As análises foram processadas pelo programa PAUP, 2.4.1.; as opções utilizadas estão explicitadas em cada uma das análises realizadas (vide Capítulo IV - Resultados, 2.2- Análises e Comentários)(p. 151).

Considerando que os autores acima citados, na maioria das vezes, não indicam quais os caracteres ou estados de caracteres que julgam derivados, a polarização obedeceu a alguns critérios gerais: 1) caracteres indicados como semelhantes foram considerados homólogos; 2) caracteres exclusivos, com algumas exceções, como autapomorfias; 3) em muitos casos, o critério "mais comum = mais primitivo" foi utilizado; 4) características

como, por exemplo, redução de estruturas ou fusão de escleritos, ou regiões, foram consideradas derivadas.

A interpretação aqui dada aos caracteres pode ser questionável, considerando ser muito difícil interpretar corretamente as idéias dos autores com base apenas na literatura e ainda pelo fato de termos pouco conhecimento sobre morfologia de larvas de Coleoptera. É possível que informações não utilizadas no presente trabalho possam ter uma importância maior, embora não tenham sido expressas pelos autores.

No Capítulo IV - Resultados, ítem 2.1- Caracteres utilizados (p. 129) tratamos especificamente dos que foram formulados com base em Svâcha & Danilevsky (1987,1988). Esta distinção justifica-se: 1) estes autores trabalharam com as larvas de todas as subfamílias atualmente reconhecidas em Cerambycidae (exceto Philinae); 2) apresentam um estudo comparativo minucioso da morfologia das larvas; 3) trazem esclarecimentos importantes sobre caracteres utilizados pelos outros autores e acrescentam outros, novos e significativos para melhor elucidar a definição das subfamílias e o seu relacionamento filogenético. A relação das famílias e subfamílias estudadas por esses autores e o resumo dos caracteres fundamentados nos seus dados encontram-se no Apêndice 5.

As subfamílias estudadas por Craighead e Duffy e o resumo dos caracteres fundamentados nos dados destes autores encontram-se, respectivamente, nos Apêndices 3 e 4.

No ítem 2.2- Análises e Comentários (p. 151), apresentamos e discutimos os resultados obtidos nas análises com os da-

dos dos quatro autores acima mencionados.

2.4.3.3 Adultos e Larvas

O último conjunto de análises abrangeu os caracteres dos adultos e das larvas, com os objetivos de: 1) verificar se a interação dos caracteres dos adultos e das larvas confirmavam os resultados obtidos nas análises em separado dos dois estágios; 2) verificar o suporte dado pelos caracteres das larvas e/ou dos adultos às hipóteses de relacionamento filogenético entre as subfamílias, à monofilia dos diversos agrupamentos e à de Cerambycidae; 3) testar a influência dos caracteres das larvas e/ou dos adultos na formação dos grupos monofiléticos; 4) tentar, com a utilização dos caracteres das larvas, esclarecer questões pendentes no relacionamento entre os adultos.

Foram excluídos das análises: *Philus*, cuja larva é desconhecida; *Anoploderma*, considerando que estudamos o adulto de *Anoploderma breueri*, enquanto a larva descrita por Svãcha & Danilevsky pertence a *Migdolus fryanus*; *Vesperus*, por não termos examinado o adulto. Nestes três casos o elevado número de caracteres não comparáveis provavelmente afetaria os resultados.

Incluimos todos os caracteres dos adultos utilizados nas análises finais; entre os das larvas, selecionamos aqueles que se mostraram mais significativos na indicação das relações de parentesco entre as subfamílias, desconsiderando a quase totalidade das autapomorfias. O número total de caracteres analisados foi de 95: 66 dos adultos e 29 das larvas. Os táxons in

cluídos, em número de 18, são os mesmos das análises finais com os adultos (exceto *Philus* e *Anoploderma*).

O resumo dos caracteres utilizados encontra-se no Apêndice 6.

As análises foram processadas pelo Programa PAUP, 2.4.1; as opções utilizadas estão explicitadas em cada uma das análises realizadas (vide Capítulo IV - Resultados, 3.2- Análises e Comentários) (p. 165).

IV. RESULTADOS

1. ADULTOS

1.1 Caracteres utilizados

Cabeça. Forma (caráter 1)

Cabeça com frente oblíqua ou inclinada é considerada como a condição plesiomórfica (ao contrário da opinião generalizada entre os autores) sendo a mais comum em Chrysomeloidea e Cucujoidea. Consideramos duas situações apomórficas:

A) Cabeça prognata, a frente horizontal (figs. 2,3), condição provavelmente associada a determinados hábitos. Incluimos aqui apenas *Parandra* e *Stenodontes*, já que *Spondylis* e *Anoplo-derma* apresentam características distintas. Naqueles a cabeça é larga e aplanada, com suturas gulares mais aproximadas, (figs. 1,4), não ocorrendo quase inclinação na região da frente; as mandíbulas são horizontais; em *Spondylis* e *Anoplo-derma* (figs. 5-8) a cabeça é abaulada na região posterior, não alargada, com suturas gulares mais afastadas, a frente é oblíqua e as mandíbulas não são horizontais. Os resultados obtidos nas diversas análises realizadas indicaram sempre cabeça prognata como condição apomórfica.

B) Cabeça hipognata com frente vertical (fig. 9); consideramos aqui apenas o padrão de Lamiinae; nas demais subfamí-

lias mesmo quando a frente é subvertical ou até vertical, as mandíbulas não o são e a região do submento e gula não é encurtada como em Lamiinae.

Cabeça. Com forte constrição atrás dos olhos, a região posterior nitidamente estreitada (caráter 2)

A condição usual em Coleoptera é cabeça não constricta ou com constrição pouco acentuada. Em *Diplectrus* (Oedemeridae) (fig. 26) e em *Pachymerus* (Bruchidae) (fig. 28), a cabeça apresenta-se constricta atrás dos olhos e estreitada na região posterior.

Entre os Cerambycidae este caráter tem sido utilizado por todos os autores como um dos definidores de Lepturinae, estando associado aos hábitos diurnos e florípagos dos adultos. Válido para *Leptura* (fig. 10) e *Necydalis. Encyclops* (fig. 12) apresenta um padrão diferente de constrição (semelhante ao de *Pseudocephalus*, Cerambycinae) e em *Desmocerus* a cabeça é alongada na região posterior e não constricta (fig. 13).

Cabeça constricta ocorre em várias espécies de Cerambycinae e também em *Atimia* e *Saphanus* (fig. 11) (Aseminae) embora não se verifique o típico estreitamento da região posterior; da mesma forma, cabeça alongada como em *Desmocerus* ocorre em *Pyrodes* e em alguns Cerambycinae.

Parece-nos que o caráter como considerado acima seria sinapomórfico para parte de Lepturinae, devendo ser redefinido para *Encyclops* e *Desmocerus*.

Cabeça. Suturas gulares (caráter 3)

Suturas gulares distintas e separadas é a condição plesiomórfica em Cucujoidea (Crowson, 1955), sendo também a mais comum entre os Chrysomeloidea.

Nos Cerambycidae estudados as suturas gulares são curtas e afastadas, subparalelas a levemente convergentes (figs. 5, 29, 30). *Distenia* apresenta suturas longas e subcontíguas (fig. 14), considerado aqui como autapomorfia. Entre os Cerambycinae, *Oeme* e *Auxesis* têm suturas semelhantes às de *Distenia*, provavelmente um paralelismo.

Cabeça. Submento (caráter 4)

Nos Cucujoidea examinados o submento projeta-se entre a base das maxilas, mas de forma distinta da que se observa em Cerambycidae. Naqueles a projeção é alongada e estreita, a inserção das maxilas mais aproximada; a região projetada é usualmente delimitada por uma sutura (figs. 24, 25, 26).

Nos Chrysomeloidea a projeção do submento não é delimitada, sendo mais transversa, as maxilas com inserção mais afastada. Em Bruchidae (fig. 28) e em Chrysomelidae a região projetada é evidente; em Megalopodinae (fig. 27), alongada e estreita. Em Cerambycidae, quando o submento projeta-se entre a base das maxilas, a projeção é bastante curta e transversa (fig. 29) não comparável à que ocorre em Cucujoidea.

Com base nas análises preliminares, assumimos que a condição plesiomórfica para Cerambycidae é submento não projetado

entre a base das maxilas (figs. 1, 4, 5, 8); projeção curta e longa, os estados apomórficos (figs. 29,30).

Em Aseminae ocorrem duas situações: em *Asemum* o submento não é projetado; *Saphanus* e *Atimia* têm projeção curta. O mesmo ocorre em Lepturinae: *Desmocerus* tem submento curtamente projetado; em *Leptura* (fig. 30) e *Necydalis* é caracteristicamente alongado e estreitado, as maxilas com inserção mais aproximada. Considerando as informações sobre larvas, assumimos que o alongamento do submento em Lepturinae é independente do que se verifica nos Cucujoidea; é provável que o submento alongado de *Distenia* (fig. 14) também seja uma evolução independente, embora neste trabalho tenha sido considerado como homólogo ao de Lepturinae. Assumindo Aseminae e Lepturinae como grupos monofiléticos temos que admitir que a projeção do submento pode evoluir independentemente dentro das subfamílias e, portanto, também em diferentes famílias.

Cabeça. Olhos (caráter 5)

Em Coleoptera, como regra, os olhos são laterais, não excepcionalmente desenvolvidos e bem afastados entre si nas regiões dorsal e ventral da cabeça (Crowson, 1981). Olhos laterais, não emarginados é a condição predominante em Cucujoidea.

Nos Cerambycidae observa-se uma grande variabilidade na forma dos olhos, tornando bastante difícil estabelecer uma caracterização correta e que abrangesse as variações dentro de certos limites. Nas diversas análises realizadas foram tentadas diferentes codificações na tentativa de estabelecer pa-

drões, ou desdobrando o caráter "olhos" em vários caracteres (p.ex., com/sem chanfro; vertical/oblíquo; lobo superior largo/estrito, etc.); entretanto, com algumas exceções, o desdobramento em vários caracteres induziu a uma série de homoplasias devido à variabilidade de cada uma daquelas características entre e dentro das subfamílias. Optamos, afinal, por estabelecer os seguintes padrões:

-Olhos inteiros e laterais, afastados do alvéolo antenal (figs. 2, 3, 7), condição plesiomórfica. Ocorre em *Parandra*, *Anoploderma* e em Prioninae; em *Pyrodes* (fig. 16), de hábitos diurnos, os olhos já apresentam um pequeno chanfro. Da mesma forma, o padrão de olhos de *Distenia* (fig. 15) e *Phylus* (fig. 17) - volumosos, pouco emarginados, o logo superior pouco diferenciado do inferior - foi considerado como plesiomórfico (estado 0).

-Olhos com chanfro, laterais, afastados do alvéolo antenal. A presença de chanfro indica uma condição apomórfica. Ocorre em *Asemum* (fig. 18) e *Spondylis* (fig. 6) (estado 1).

-Olhos com chanfro, próximos do alvéolo antenal e oblíquos em direção à frente; logo superior diferenciado do inferior, a ligação entre os lobos, larga. Características apomórficas encontradas em Lepturinae (fig. 21) (estado 2).

-Olhos com chanfro manifesto, circundando ou quase o alvéolo antenal; ligação entre os lobos geralmente estreita, o superior bem diferenciado do inferior. Ocorre em Lamiinae (fig.

9) e Cerambycinae (fig. 22), embora nesta verifique-se uma grande variabilidade. Considerada como a condição apomórfica extrema entre os Cerambycidae (estado 3).

As variações que ocorrem em cada padrão deverão ser analisadas dentro de cada subfamília. Em Aseminae, por exemplo, *Atimia* (fig. 20) tem um padrão semelhante ao de Lamiinae, e *Saphanus* (fig. 19), ao de Lepturinae. Em *Oxypeltus* (fig. 23) os olhos têm um padrão apomórfico. É quase certo que a evolução dos olhos ocorre independentemente em cada subfamília. Nesta análise *Oxypeltus*, *Pyrodes*, *Atimia* e *Saphanus* receberam codificação NC para este caráter.

Cabeça. Alvéolo antenal (caráter 6)

Antenas inseridas próximas à base das mandíbulas e à frente dos olhos é a condição plesiomórfica em Coleoptera (Crowson, 1981) e em Cucujoidea (Crowson, 1955), ocorrendo também em *Agathomerus* (Chrysomelidae), *Pachymerus* e *Amblycerus* (Bruchidae). Condição apresentada por *Parandra* (fig. 2), *Stenodontes* (fig. 3), *Anoploderma* (fig. 7), *Philus* (fig. 17), *Spondylis* (fig. 6) e *Distenia* (fig. 15). Em Aseminae, *Asemum* tem alvéolo pouco afastado (fig. 18), enquanto em *Atimia* (fig. 20) e *Saphanus* (fig. 19) é afastado. *Oxypeltus* (fig. 23), Lepturinae (fig. 21), Cerambycinae (fig. 22) e Lamiinae (fig. 9) têm alvéolo afastado da inserção da mandíbula. Consideramos apenas estas três situações; as outras variações graduais entre a distância do alvéolo com relação à mandíbula não foram consideradas.

Antenas. (Caracteres 7-12)

Poucos caracteres foram utilizados nesta análise; as antenas apresentam o mesmo grau de dificuldade (ou até maior) que ocorre com relação aos palpos maxilares e labiais. Há uma variabilidade muito grande entre e dentro das subfamílias em todos os aspectos; a diversidade na forma e comprimento de todos os artículos parece ocorrer independentemente nas diferentes espécies de cada subfamília. Por essa razão, selecionamos para as análises finais apenas os seguintes caracteres:

Comprimento (caracteres 7 e 8)

Antenas alongadas foram sempre apontadas como uma característica de Cerambycidae (Longicórneos). Em Cucujoidea, Chrysomelidae e Bruchidae, a condição mais comum são antenas curtas, com artículos curtos e subiguais, embora possam ocorrer antenas mais alongadas como, por exemplo, em Oedemeridae e em alguns Chrysomelidae (p.ex., *Homalopterus*). Consideramos antenas longas - como consequência do alongamento diferenciado dos artículos, escapo inclusive - como uma sinapomorfia para Cerambycidae (caráter 8, estado 1).

A condição mais comum em Cerambycidae são antenas moderadamente alongadas (atingindo o meio ou o terço apical dos élitros); ocorre na maioria dos Anoplodermatinae e Prioninae, em Aseminae, Lepturinae, *Philus* e *Oxypeltus*. Consideramos esta como a condição plesiomórfica em Cerambycidae, com dois estados apomórficos: antenas curtas, atingindo apenas a base dos élitros (como em *Parandra* e *Spondylis*) e mais longas que o corpo (como

em *Distenia*, Cerambycinae e Lamiinae).

Devido à extrema variabilidade das antenas, consideramos o alongamento em Cerambycinae e em Lamiinae como evoluções independentes (caráter 8, estados 0 e 2 respectivamente) e, devido ao padrão de relacionamento verificado nas diversas análises preliminares, o alongamento das antenas em *Distenia* foi considerado não comparável (NC) ao daquelas subfamílias.

Embora as antenas de *Parandra* e *Spondylis* apresentem algumas semelhanças, assumimos que o encurtamento que se verifica nestes dois grupos ocorre por paralelismo com base nas informações sobre as larvas e em diferenças quanto à pilosidade e pontuação (vide caráter 9) (caráter 7, estados 0 e 2 respectivamente).

Pontuação e Pilosidade (caráter 9)

Nos Cucujoidea, Bruchidae e Chrysomelidae examinados, geralmente os artículos basais são desprovidos ou têm escassa pontuação e pilosidade; a pubescência e/ou pilosidade são mais evidentes nos artículos distais (a partir dos VI-VII).

Em Cerambycidae, *Parandra*, Prioninae e *Oxypeltus* não apresentam pilosidade ou pontuação nas antenas; em *Parandra*, o tegumento é brilhante, nos demais, opaco (mate). *Anoploderma* e *Philus* têm antenas recobertas por micropubescência, sem pêlos longos, dando às antenas um aspecto igualmente opaco. Os exemplares examinados das demais subfamílias apresentam pontuação e pilosidade e/ou pubescência alongada em todos os artículos, inclusive escapo e pedicelo.

Com base nas análises preliminares que indicaram sempre aqueles grupos como ramos basais e ainda as observações em Cucujoidea, consideramos o desenvolvimento de pontuação e pilosidade como a condição apomórfica em Cerambycidae.

Pedicelo (caráter 10)

Pedicelo alongado é considerado autapomórfico para Aseminae. Característica já apontada por Linsley (1962a). O alongamento deste artigo é particularmente evidente em *Asemum* (fig. 36); menos, em *Atimia* e *Saphanus*. Essa condição é distinta da que se observa em *Parandra* (fig. 35), por exemplo, em que o pedicelo tem comprimento igual a um terço do artigo III porque este é curto. Em Aseminae o artigo III é cilíndrico e moderadamente alongado. Pedicelo alongado pode ocorrer também em alguns Cerambycinae, sendo muito evidente em *Opsimus*.

Áreas sensoriais (caracteres 11 e 12)

O desenvolvimento de áreas sensoriais nas antenas - condição apomórfica - ocorre em várias subfamílias. Em *Parandra* (fig. 35) e *Spondylis* verifica-se a presença de fossetas no bordo lateral interno a partir do artigo III (este padrão ocorre também em alguns Cerambycinae como, por exemplo, em *Ancylocera*). Pelas razões expostas acima (caráter 7) assumimos uma evolução paralela de áreas sensoriais em fossetas naqueles dois taxons (caráter 11, estados 0 e 2, respectivamente).

O padrão de sistema porífero em Prioninae é muito elaborado (vide, p.ex., Galileo, 1987 a,b) e único entre os Ceramby-

cidae estudados (caráter 12), condição autapomórfica.

Labro (caracteres 13-15)

Embora seja citado pela maioria dos autores "labro cona to ao clipeo" para Prioninae, as duas espécies estudadas e tam bém *Prionus coriarius*, têm labro articulado. O labro em Prioni nae e em *Anoploderma* é reduzido e fortemente esclerotinado , mas não fusionado ao clipeo; esta condição ocorre apenas em *Pa randra*.

A condição mais comum em Coleoptera (Crowson,1981) e em Cucujoidea (Crowson,1955) é labro desenvolvido e articulado ao clipeo. Por esta razão consideramos labro córneo e reduzido co mo a condição apomórfica em Cerambycidae; ocorre em *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae (caráter 13, estado 2). *Spondylus* (fig. 33) também apresenta labro fortemente esclerotinado; assumi mos com base nos resultados das análises preliminares e no pa rentesco entre as larvas, essa condição como uma evolução inde pendente (caráter 13,estado 0).

Consideramos, ainda, dois estados apomórficos a partir de labro córneo e reduzido: fusionado ao clipeo, ocorre apenas em *Parandra* (fig. 31) (caráter 14); retraído sob o clipeo, ocor re apenas em *Anoploderma* (fig. 32) (caráter 15). Conforme Dias (1981), o labro em Anoplodermatinae é variável, ocorrendo redu ção e retração sob o clipeo apenas em alguns gêneros mais espe cializados (*Sypillus* e *Acanthomigdolus*, além de *Anoploderma*) ; portanto, a redução em *Parandra* não pode ser considerada homó- loga.

Mandíbulas: mola e prosteca (caráter 16)

Lepturinae (figs. 50, 51), *Distenia* (figs. 48, 49) e *Oxypeltus* (figs. 46, 47) apresentam a região molar bem desenvolvida, esclerotizada e estriada. Nas demais espécies estudadas esta região é pouco evidente e, em algumas, apresenta um revestimento com aspecto aveludado (*Spondylis*, *Atimia*, *Saphanus*, alguns Lamiinae e Cerambycinae).

Além da mola desenvolvida, Lepturinae, *Distenia* e *Oxypeltus* apresentam logo à frente da mesma, uma área membranosa e com pilosidade. Fragoso (1985) descreve para Oxypeltinae: "...mandibles (fig.2) with a interomesal mola, which is irregularly striated and preceded by a fleshy pilose area (possibly a "prostheca"). Schjödte (1864) comenta: "All Cerambycines whose mouth is constructed on the model just described have a small nodule at the base of the mandibles, convex in some, in others (*Clytus*) even a little depressed in the middle, and sometimes covered with a thin felt. But quite different from this is the large, prominent basal protuberance, with a rough upper surface to which I give the name of a molar tooth. Besides, wherever such a molar tooth exists, there is always found inserted behind it a membranous lobe, clothed with felt and armed with bristles."

De acordo com Crowson (1955, 1981) a presença de área molar desenvolvida e de prosteca são características plesiomórficas em Coleoptera e também em Cucujoidea: "The primitive type is stout, with a broad base bearing a well-marked sculptured molar area in front of which lies a frequently setose area of the cutting edge (corresponding in position and probably in func

tion to the prostheca of the larval mandible...)". Mann & Crowson (1981) associaram a presença de mola nos Chrysomeloidea à alimentação de grãos de pólen, considerando-a como a condição plesiomórfica neste grupo.

Mola desenvolvida e "prosteca" foram observadas nos exemplares examinados de *Nyctobates* (figs. 37, 38), *Acropteron* (Tenebrionidae), *Diplectrus* (figs. 39, 40) (Oedemeridae), *Sagra* (figs. 44, 45) (Chrysomelidae) e *Pachymerus* (figs. 42, 43) (Bruchidae).

Duffy e Svãcha & Danilevsky não mencionam a ocorrência de prosteca nas larvas de Cerambycidae, embora os dois últimos assinalem presença de mola desenvolvida em *Oxypeltus*.

Consideramos a ausência de mola e de prosteca como a condição apomórfica em Cerambycidae. Entretanto, como estas estruturas estão ausentes nas mandíbulas das larvas, fica em aberto se a presença das mesmas nos adultos é homóloga à dos Cucujoidea e ainda a homologia em Lepturinae, *Distenia* e *Oxypeltus*.

Mandíbulas. Franja de pêlos no bordo interno (caráter 17)

Na quase totalidade dos Cerambycinae ocorre na face ventral da mandíbula, ao longo de uma carena, uma franja de pêlos que acompanha o bordo interno desde a região basal até quase o ápice, apresentando diversos graus de desenvolvimento (figs. 52, 53). Os Lepturinae também apresentam uma franja de pêlos bem desenvolvida e farta (figs. 50, 51), caráter aliás, apontado por vários autores como exclusivo de Lepturinae. Igualmente em *Pyrodes* (figs. 54, 55) observa-se a existência de uma franja se

melhante. Parece-nos que o desenvolvimento desta franja está as sociada aos hábitos alimentares, e é provável que outros Priorninae com hábitos diurnos a apresentem. A franja em Lepturinae provavelmente não é homóloga à de Cerambycinae, considerando ou tras características da mandíbula (caráter 16), ocorrendo apenas na região anterior à "prosteca". Tratando-se, provavelmente, de uma estrutura adaptativa, parece-nos que o desenvolvimento desta franja deva ser considerado como uma evolução independente nas três subfamílias. A presença de franja em *Pyrodes* foi codificada como não comparável (NC) nesta análise; as análises preliminares indicaram tratar-se sempre de uma homoplasia.

Entre os Cucujoidea e Chrysomeloidea examinados, constatamos a presença de franja em *Diplectrus* (figs. 39, 40) (Oedemeridae), *Sagra* (figs. 44, 45), *Agathomerus* (fig. 41), *Megaleptus* (Chrysomelidae) e *Pachymerus* (figs. 42, 43) (Bruchidae). Em *Sagra* e *Pachymerus* a condição é semelhante à de Lepturinae, ou seja, a franja situa-se na região anterior à "prosteca". Em *Diplectrus* a franja localiza-se na região membranosa correspondente à "prosteca".

Mandíbulas. Padrão falciforme (caráter 18)

As mandíbulas são também extremamente variáveis e sujeitas a transformações adaptativas as mais diversas. O padrão mais comum em Cerambycidae é mandíbula pouco robusta e de aspecto mais ou menos triangular, apresentando muitas variações dentro das subfamílias. Esta variabilidade impediu a formulação de caracteres sobre a sua forma a nível de subfamílias.

Consideramos apomórficas as mandíbulas falciformes apre

sentadas pelos machos de *Anoplo~~derma~~* e *Parandra* (figs. 56,57); neste tipo de mandíbulas não se observa o bordo interno cortante. *Spondylis*, *Philus* e *Stenodontes* (assim como outros Prioninae) apresentam mandíbulas robustas e alongadas que diferem entre si e das de *Parandra* e *Anoplo~~derma~~*, constituindo, provavelmente, evoluções independentes.

Maxilas (caracteres 19-24)

Segundo Crowson (1981), o padrão mais comum de maxilas em Coleoptera apresenta: estipe dividido obliquamente em basistipe e dististipe; gálea com dois segmentos; lacínia presente. Muitas variações podem ocorrer principalmente com relação à gálea e à lacínia (vide também Williams, 1938). Os Cucujoidea examinados, assim como *Sagra* e *Megalopodinae* (Chrysomelidae) e *Pachymerus* (Bruchidae) apresentam este padrão. Em todos a gálea e a lacínia são desenvolvidas, apresentando pilosidade na região apical da gálea e nos bordos apical e látero-externo da lacínia, formando uma espécie de franja; observamos, entretanto, que podem ocorrer variações com relação à distribuição e ao tipo de pilosidade e também com relação à forma das diferentes partes da maxila.

Nos Cerambycidae constatamos dois padrões mais ou menos distintos. *Parandra* (figs. 65, 66), *Anoplo~~derma~~* (fig. 71), *Philus* (fig. 70) e *Stenodontes* (fig. 67) (assim como em grande parte dos Prioninae) apresentam: cardo estreito e mais ou menos alongado; estipe reduzido, fracamente esclerotizado, basistipe e dististipe parcial ou totalmente fusionados. Em *Philus* (fig. 70), gálea e lacínia estão presentes, a primeira mo

deradamente desenvolvida e alargada para o ápice; em ambas a pilosidade é uniformemente distribuída. Em *Anoploderma* (fig.71) (assim como em Anoplodermatinae em geral, Dias,1981) ocorre redução da gálea, mas a lacínia é sempre presente; a pilosidade é uniformemente distribuída e muito abundante. Em *Parandra* (figs. 65, 66) a gálea também é reduzida, de aspecto digitiforme, e a lacínia é muito reduzida a ausente. Entre os Prioninae, *Stenodontes*, *Prionus* e também os Anacolini e Meroscelisini (Galileo,1987,a,b) apresentam redução da gálea e lacínia reduzida a ausente. Já em *Pyrodes* (fig. 68) ocorre um desenvolvimento das estruturas: estipe esclerotinado e parcialmente dividido em basistipe e dististipe; gálea com aspecto espatulado e lacínia presente; a pilosidade organizada no ápice da gálea e nos bordos apical e lateral externo da lacínia. Conforme Galileo (l.c.), *Pyrodes* seria uma forma mais derivada entre os Prioninae; neste caso poder-se-ia deduzir uma evolução das estruturas das maxilas em Prioninae, a partir de um padrão como o que ocorre em *Stenodontes*, por exemplo.

As demais subfamílias apresentam maxilas dentro do padrão usual de Coleoptera, com o estipe dividido em basistipe e dististipe (o primeiro mais fortemente esclerotinado); gálea e lacínia presentes; artícuo basal da gálea reduzido a um anel esclerotinado; a pilosidade organizada na região apical da gálea e formando uma escova nos bordos da lacínia. Algumas particularidades devem ser mencionadas:

Spondylis (fig. 69) apresenta gálea reduzida, mais ou menos afilada para o ápice e com uma banda central transversa esclerotinizada, a pilosidade restrita ao ápice e igualmen-

te reduzida; lacínia muito reduzida, praticamente ausente. Considerando o desenvolvimento do estipe, o aspecto da gálea e a topografia da lacínia, as reduções em *Spondylis* não parecem ser homólogas às de *Parandra* e Prionínae.

Aseminae (figs. 74, 75, 76). A gálea é pouco desenvolvida, mas com aspecto característico: ocorre uma dilatação na região apical em direção à lacínia; a pilosidade é reduzida e mais adensada na parte dilatada; lacínia presente não particularmente desenvolvida.

Lamiinae (figs. 78, 79) apresenta várias características próprias: palpífero muito desenvolvido e próximo à lacínia; esta bem desenvolvida e não raro com pilosidade diferenciada (em cerdas ou formando uma coroa em torno do bordo interno; distípe fortemente projetado na região basal junto à lacínia; a gálea pode apresentar variações no desenvolvimento (Marinoni, 1969), mas geralmente apresenta a forma característica que se observa em Aseminae, inclusive com relação à pilosidade.

Lepturinae e a grande maioria dos Cerambycinae apresentam lacínia desenvolvida e gálea alongada. Com relação à gálea constatamos algumas diferenças. Lepturinae (fig. 77) tem gálea alongada, cilíndrica, pouco expandida na região apical e a pilosidade tem disposição mais ou menos uniforme nesta região. Nos Cerambycinae (figs. 80, 81), a gálea é freqüentemente alongada e capitada, mais alargada em direção ao palpo; a pilosidade pode se estender de forma característica no terço apical, usualmente com um adensamento na região apical interna em dire

ção à lacínia; a base da gálea retrai-se entre o palpífero e a lacínia, formando uma espécie de dobra, o que confere à gálea a possibilidade de distender-se. Conforme Schjödte (1864) e Crowson (1981) o alongamento da gálea corresponde a hábitos florífagos. Pelas diferenças observadas nessas duas subfamílias, nos Coleoptera em geral e pelas observações de Crowson (l.c.) é provável que o desenvolvimento da gálea em Lepturinae seja uma evolução independente da que ocorre em Cerambycinae, principalmente porque nesta ocorre desde gálea reduzida (p.ex., *Callidium*, *Olexandrella*) até bem desenvolvida (p.ex., *Cerambyx*, *Hespero-phanes*, *Callichroma*, *Rhinotragini*).

Em *Spondylis*, Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae o estipe é transverso, particularmente o dististipe. Nos Cucujoidea (figs. 60 - 62), Chrysomelidae (fig. 59) e Bruchidae (fig. 64) examinados o dististipe é uma peça menor ou de tamanho subigual ao basistipe; a posição do estipe em relação ao cardo é oblíqua, enquanto naquelas subfamílias de Cerambycidae, é perpendicular, embora em *Leptura* e *Necydalis* (fig. 77) observa-se uma disposição semelhante à dos grupos externos. É provável que o alongamento do estipe no sentido transversal em Cerambycidae esteja associado à projeção curta e transversa do submento entre a inserção das maxilas (vide caráter 4); como em *Leptura* e *Necydalis* a projeção do submento é mais longa e estreita, é possível que a disposição do estipe se torne semelhante à observada nos grupos externos por paralelismo.

Oxypeltus e *Distenia* têm maxilas conforme o padrão usual em Coleoptera. A gálea é desenvolvida em *Oxypeltus* (fig. 72),

mas de forma distinta da que se observa nos Cerambycidae, assemelhando-se mais à de Tenebrionidae. Em *Distenia* (fig. 73), a gálea tem aspecto característico, pouco alongada e arredondada, com a pilosidade formando uma coroa na região apical (aspecto semelhante à observada em *Acropteron* (fig. 61) (Tenebrionidae).

Nas diversas análises preliminares, nas quais utilizamos diferentes codificações para as diferentes partes da maxila, verificamos que as mudanças na polaridade não alteraram o padrão de relacionamento entre as subfamílias. Todos os resultados apontaram *Parandra*, *Anoploderma*, Prioninae e *Philus* como grupos basais. Se as maxilas de *Pyrodes* são derivadas a partir do plano básico de Prioninae, é possível que as de Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae também o sejam. Observa-se um progressivo desenvolvimento do estipe, gálea e lacínia a partir de *Spondylis*, assim como o que ocorre em Prioninae entre *Stenodontes* e *Pyrodes*.

Pelas razões expostas, assumimos neste trabalho que o ancestral dos Cerambycidae apresentava maxilas semelhantes às de *Philus*. A partir deste padrão, estabelecemos como condições apomórficas:

-Estipe esclerotizado, dividido em basistipe e dististipe, este transversal ou oblíquo (caráter 19, estados 2 e 3, respectivamente); o desenvolvimento em *Pyrodes* considerado como evolução paralela (caráter 19, estado 0).

-Gálea reduzida, com aspecto digitiforme (caráter 20, estado 1); a redução em *Spondylis* considerada como independente

da que ocorre em *Parandra*, *Anoploderma* e *Stenodontes* e o desenvolvimento em *Pyrodes*, como evolução paralela (caráter 20, estados 3 e 0, respectivamente).

-gálea: região apical projetada em direção à lacínia; a pilosidade apical reduzida (caráter 21);

-gálea alongada, cilíndrica, com abundante pilosidade no ápice (caráter 22);

-gálea alongada e capitada, a pilosidade no ápice mais concentrada no bordo interno, em direção à lacínia; base retraída entre lacínia e palpífero (caráter 23);

-lacínia reduzida a ausente; a redução em *Spondylis* considerada como independente da que ocorre em *Parandra* e *Prioninae* (caráter 24, estados 2 e 0, respectivamente); *Pyrodes* recebeu codificação NC para este caráter;

-palpífero muito desenvolvido e próximo da lacínia (caráter 25).

A polaridade assumida aqui poderá ou não ser confirmada por um estudo comparativo mais abrangente e refinado das peças bucais de Cucujoidea, Bruchidae e Chrysomelidae.

Maxilas. Palpos (caracteres 26 e 27)

Os palpos maxilares apresentam-se extremamente variáveis entre e dentro dos agrupamentos, inviabilizando a formulação de

caracteres a nível de subfamília. Talvez um dos únicos caracteres constantes seja o artículo apical aciculado de Lamiinae (figs. 78, 79). Quase constante em todas as espécies estudadas é o segundo artículo mais longo que o primeiro ou que o terceiro (bem evidente em Lamiinae). Em *Anoploderma* (fig. 71) e *Philus* (fig. 70), ao contrário, o primeiro artículo é particularmente alongado, ocorrendo o mesmo com relação aos palpos labiais.

Consideramos para esta análise apenas duas condições apomórficas:

- artículo apical do palpo aciculado (caráter 27);
- primeiro artículo do palpo nitidamente mais longo que o segundo ou que o terceiro (caráter 26).

Lábio (caracteres 28 e 29)

Crowson (1981) não fornece muitas informações, mas destaca que a lígula (assim como a gálea e a lacínia nas maxilas) pode desenvolver-se apresentando lobos alongados e pilosos em coleópteros com hábitos florífagos. Williams (1938), ressalta a extrema variabilidade desta estrutura em todos os aspectos; pelas espécies figuradas, esta constatação é evidente. Este fato torna muito limitada a possibilidade de comparação com grupos externos, inclusive com Bruchidae e Chrysomelidae. Entre as espécies examinadas de Chrysomelidae, *Sagra* (fig. 86) tem lígula pouco desenvolvida, não chanfrada; *Agathomerus* (figs. 82, 83) apresenta lígula desenvolvida e bilobada. Em *Pachymerus* (fig. 87) (Bruchidae), a lígula é desenvolvida com lobos laterais bem desenvolvidos e a pilosidade da face interna é organi

zada em faixas. Entre os Cucujoidea, *Nyctobates* (fig. 84) e *Acropteron* (Tenebrionidae) apresentam: glossas individualizadas formando uma placa córnea e sem pilosidade; paraglossas coriáceas a semicoriáceas, pouco desenvolvidas, o bordo apical não bilobado; pilosidade da face interna uniforme; palpos bem afastados na base e palpíferos individualizados; já *Diplectrus* (Oede_{meridae}) apresenta o lábio semelhante ao de Lepturinae, com lígula desenvolvida e bilobada, a área entre os palpos mais esclerotizada e com longos pêlos, e a pilosidade da face interna organizada em duas faixas laterais (fig. 25).

Nos Cerambycidae observamos:

Parandra (fig. 92), *Anoploderma* (figs. 99,100), Prioninae (figs. 93,94) e *Philus* (figs. 97, 98) apresentam o mento fortemente transverso; premento e lígula córneos; esta bastante reduzida, pouco ou não chanfrada e a pilosidade da face interna é uniforme; não há distinção entre glossas e paraglossas e os palpíferos são parcial ou totalmente fusionados ao premento; a inserção dos palpos é bem aproximada (exceto em *Parandra*). Em *Parandra* (fig. 92), a lígula, embora reduzida e córnea é muito alargada e os palpos bem afastados na base. Em *Pyrodes* (figs. 95, 96) a exemplo do que ocorre nas maxilas, observa-se um maior desenvolvimento da lígula.

Nas demais subfamílias o mento é trapezoidal (exceto *Spondylis*), não fortemente transverso, com a região anterior membranosa ("mental membrane", Williams, 1938; esta membrana pode ser observada também em *Pyrodes*); a lígula tem desenvolvimento variável, semicoriácea a membranosa, pelo menos nunca reduzida

e córnea como nos grupos acima citados, e a pilosidade da face ventral tende a se organizar em faixas; os palpos são afastados na base (exceto Lamiinae), embora nunca como em *Parandra*. Algumas particularidades merecem ser mencionadas:

Em Aseminae a lígula, semicoriácea, tem desenvolvimento variável: em *Asemum* (fig.103) e *Atímia* (fig. 105), principalmente no primeiro, é pouco desenvolvida e pouco ou não chanfrada; em *Saphanus* (figs.106,107) é desenvolvida e chanfrada com lobos laterais desenvolvidos. A pilosidade da face interna tende a concentrar-se em faixas ao longo da linha média (figs.104, 107).

Lamiinae (figs.110,111,112) tem lígula também semicoriácea, mas desenvolvida de forma característica ("cordiforme" auct.); a pilosidade da face ventral organiza-se em duas faixas bem evidentes ao longo da linha média (fig.111); outra característica é a proximidade dos palpos na base, uma condição obviamente não homóloga à de *Anoploderma*, *Philus* e *Prininae*.

Lepturinae (figs.108,109) e a grande maioria dos Cerambycinae (figs.113,114) têm lígula desenvolvida, chanfrada, com lobos laterais desenvolvidos e os palpíferos são individualizados. Na face interna, a pilosidade organiza-se em faixas laterais (figs.109,114). Em Cerambycinae a lígula é variável, desde reduzida e semicoriácea até bem desenvolvida, membranosa, com lobos laterais bem desenvolvidos; considerando este progressivo desenvolvimento (assim como o que ocorre com a gálea) assumimos que a lígula em Cerambycinae teve uma evolução independente da que ocorreu em Lepturinae. É provável que o desen

volvimento de todas as peças bucais nestas duas subfamílias esteja associado aos hábitos alimentares do adulto e, conseqüentemente sejam evoluções adaptativas paralelas. Neste sentido, Schjödte (1864) comenta: "... all parts of the mouth are ... harmoniously developed, with the sole view of adapting them for the treatment of pollen ...".

A situação em *Spondylis* (figs. 101, 102) é a mesma que se verifica com relação às maxilas. O premento e a lígula são córneos; entretanto, a lígula é desenvolvida apresentando lobos laterais, sugerindo uma esclerotinização secundária; a pilosidade é bastante reduzida e os palpos são afastados na base.

Em *Oxypeltus* (figs. 88, 89) a lígula, semicoriácea, com lobos laterais pouco desenvolvidos, é reduzida; a pilosidade da face interna é uniforme e os palpíferos são individualizados. *Distenia* (figs. 90, 91) tem o premento fortemente esclerotinizado, palpíferos fusionados ao premento, enquanto a lígula é semicoriácea e amplamente arredondada; na face interna ocorrem duas faixas laterais e divergentes. O tipo de lígula de *Distenia* e de *Oxypeltus* não nos parece comparável aos padrões observados nas demais subfamílias de Cerambycidae.

Considerando a impossibilidade de estabelecer comparações com os grupos externos devido à grande variabilidade que ocorre nestes e em Coleoptera de um modo geral, e com base nos resultados das diversas análises preliminares realizadas, assumimos que a condição plesiomórfica de lábio em Cerambycidae é a que ocorre em *Anoploderma*, *Philus* e Prioninae; tendo em vista a necessidade de um estudo comparativo mais refinado desta

estrutura, estabelecemos, por ora, apenas as seguintes condições apomórficas:

-lígula semicoriácea, pouco a bem desenvolvida, a pilosidade da face interna organizada em faixas (caráter 28, estado 2). A lígula de *Parandra* e de *Spondylis* consideradas como especializações a partir de lígula reduzida e córnea, e desenvolvida e semicoriácea, respectivamente (caráter 28, estados 0 e 3).

-lígula membranosa, com lobos laterais bem desenvolvidos. O desenvolvimento da lígula em Cerambycinae e Lepturinae considerado como evolução paralela (caráter 29, estados 2 e 0, respectivamente) (*Saphanus* recebeu codificação NC para este caráter).

Protórax. Carena lateral (caráter 30)

Crowson (1981) define para Coleoptera: "... the protergum... always extends on the ventral side where it abuts on the pleurum, or on the sternum and the coxal cavities in the more advanced forms. There is commonly a lateral margin or keel, separating the dorsal part (notum) from the inflexed ventral part (hypomeron)". Entre os Cucujoidea a presença de carena lateral ocorre frequentemente nos Heteromera (Tenebrionidae, Alleculidae, Boridae, Trictenotomidae, Pythidae, Pyrochoridae, Tetratomidae, Melandryidae, Lagriidae, etc.). Em Tenebrionidae "... all stages in the weakening and final disappearance of the prothoracic side-borders can be found." (Crowson, 1955).

Em Bruchidae, a carena lateral está presente nas subfamílias basais (Pachymerinae, Rhaebinae e Amblycerinae); segundo Kingsolver (comunicação pessoal) a perda da carena lateral seria a condição derivada nesta família. Já em Chrysomelidae a carena pode estar presente em grupos basais (Aulacoscelinae, Sagrinae) ou em grupos mais derivados (p.ex., Chrysomelinae, Hispinae). Crowson (1955), ao contrário de Kingsolver, considera que a condição primitiva em Chrysomelidae é a ausência da carena lateral: "... the absence of the side borders to the prothorax seems likely to have been the primitive condition, the secondary re-acquisition of these borders having apparently occurred several times in each superfamily..."

Tendo em vista a afirmativa de Crowson (1981) para Coleoptera, a presença freqüente de carena lateral entre os Cucujoidea, assim como nos grupos basais de Chrysomelidae e de Bruchidae, consideramos que a presença de carena lateral no protórax é a condição plesiomórfica em Cerambycidae (figs.116,120), com dois estados apomórficos: presença de expansões ou espinhos laterais (figs.118,119) e ausência de carena lateral (fig. 120) (estados 0 e 2, respectivamente).

Protórax. Sutura esterno-pleural (caráter 31)

Sutura esterno-pleural presente e bem marcada é a condição usual em Coleoptera, sendo a condição predominante em Cucujoidea. Em Chrysomelidae e Bruchidae a sutura está presente em grupos considerados basais (Sagrinae, Megalopodinae, Pachymerinae, Donaciinae, p.ex.).

Em Cerambycidae esta sutura está presente e bem marcada em Prioninae (figs.118,119), Anoploderma, Philus (fig.122), *Oxy peltus* e *Distenia* (fig.115). Nas demais subfamílias, sofre redução ou está ausente. Como em quase todos os caracteres, a ausência da sutura pode ser constante - Cerambycinae (fig.123) e Lamiinae (fig.125)-ou evoluir dentro de cada subfamília. Por exemplo, a sutura ocorre, embora reduzida, em *Asemum*, estando ausente em *Atimia* e *Saphanus*. Igualmente, *Leptura* (figs.120,121) e *Necydalis* apresentam sutura, enquanto em *Desmocerus* e *Encyclops* está ausente; verifica-se que em *Leptura* e *Necydalis* a sutura é inteira mas menos marcada do que nas subfamílias basais. Entre estas, *Parandra* (fig.117) tem sutura reduzida. Mais uma vez, fica em aberto a questão se a ausência da sutura seria uma sinapomorfia relacionando Cerambycinae e Lamiinae, ou resultado de reduções independentes.

No presente estudo consideramos a seguinte seqüência: sutura presente bem marcada (condição plesiomórfica) ---> sutura presente, menos marcada ---> sutura reduzida ---> sutura ausente. A redução em *Parandra* foi considerada como não homóloga à das outras subfamílias; *Atimia*, *Saphanus* e *Desmocerus* receberam codificação NC para este caráter, considerando que a ausência de sutura nestes gêneros deve ocorrer de forma independente dentro das respectivas subfamílias.

Protórax. Proendosternito (caracteres 32 e 33)

Esta estrutura é pouco estudada em Coleoptera. Na literatura consultada, apenas Marinoni (1979) destacou a importância do estudo do proendosternito para a definição de grupos em Lamiinae.

Nos Cerambycidae foi possível distinguir dois padrões . Em *Parandra* (fig.128), *Anoploderma* (fig.132), Prioninae (fig. 129), *Philus* (fig.130), *Oxypeltus* (fig.126) e *Spondylis* (fig. 131) o proendosternito é esclerotinado (córneo) e apresenta, a cada lado, uma projeção alongada e cilíndrica. Nas demais subfamílias, o proendosternito é semicoriáceo a membranoso, não ocorrendo a formação dessas projeções; consideramos este padrão como apomórfico (caráter 32) (figs. 133-135, 137, 138).

Como essa estrutura é bastante variável, não foi possível, no momento, definir outros padrões para caracterizar as subfamílias ou para estabelecer outras relações de parentesco entre as mesmas.

Em Lamiinae (fig.138) a característica distintiva é o posicionamento do proendosternito; é a única subfamília em que esta estrutura está dirigida para o bordo posterior do prosterno (caráter 33). Em todas as demais, o proendosternito está dirigido para o dorso do protórax.

Em Cerambycinae (fig.137) o proendosternito é, usualmente, pouco desenvolvido, mas em algumas espécies (p.ex., *Molochus*) adquire uma forma alongada e mais esclerotizada; isto ocorre também em outras espécies com especializações como élitros encurtados, metasterno globoso, etc. O mesmo se observa em *Necydalis* (fig.136) (Lepturinae). Este desenvolvimento, portanto, não seria homólogo ao proendosternito longo e córneo como o que se observa, por exemplo, em Prioninae (caráter 32, estado 2).

Mesotórax. Mesoscuto: apódema interno (caráter 34)

Com exceção dos Cerambycinae (fig.157) e de *Necydalis* (fig.153) (Lepturinae) todas as demais espécies estudadas das diversas subfamílias apresentam um apódema na face interna do mesoscuto (figs.139-152,154). Crowson (1955) e Linsley (1961) consideraram apódema ausente em Lamiinae. Entretanto, verificamos que o mesmo está presente em todas as espécies de Lamiinae estudadas por Marinoni (1979); difere por estar deslocada da linha média e pela condição de ser mais visível, ou menos, quando se observa apenas a face externa do mesoscuto, podendo ocorrer ou não vestígios de uma cicatriz externa (figs. 155,156).

Consideramos a presença do apódema como plesiomórfica, com dois estados apomórficos: ausência (estado 2) e deslocado da linha média, não formando cicatriz na face externa do mesoscuto (estado 0).

Na literatura consultada não encontramos referências sobre a condição desse apódema em Cucujoidea e nos demais Chrysomeloidea; entre estes, *Agathomerus* não apresenta apódema, condição semelhante à de Cerambycinae e *Necydalis*.

Mesotórax. Mesoscuto: placa estridulatória (caráter 35)

Conforme Crowson (1955), em Cucujoidea não ocorre placa estridulatória no mesoscuto; algumas famílias podem apresentar estruturas estridulatórias ("stridulatory files") no vértice da cabeça (p.ex., Languriidae). Em Bruchidae parece também não existir placa estridulatória no mesoscuto e, entre os Chrysomeli -

dae, está presente apenas em Megalopodinae.

Em Cerambycidae, consideramos a presença de placa estri-
dulatória no mesoscuto como apomórfica. Ocorre em *Distenia*
fig. 141), *Philus* (fig.147), *Aseminae* (figs.148-151), *Lepturi-*
nae (figs.152-154) *Cerambycinae* (fig.157) e *Lamiinae* (fig.155).

Metatórax. Metendosternito (caracteres 36-40)

Crowson (1938,1944,1955) fez uma extensa análise do me-
tendosternito em Coleoptera, estabelecendo o padrão "hylecöetoi-
de" como condição derivada para as superfamílias Cleroidea, Lyme-
xyloidea, Cucujoidea, Chrysomeloidea e Curculionoidea (Series
Cucujiformia Crowson,1955). Desta forma, metendosternito "hy-
lecöetoide" é a condição plesiomórfica em Cerambycidae. Crowson
não descarta a possibilidade de redução secundária das lâminas
e entre os Cucujoidea, Chrysomeloidea e Curculionoidea, cita vâ-
rios exemplos de metendosternito não "hylecöetoide"; presumi-
velmente, já que Crowson não apresentou esclarecimentos, estas
formas não "hylecöetoides" seriam derivadas a partir do padrão
"hylecöetoide" básico, podendo ocorrer várias vezes e de forma
independente em cada superfamília.

Entre os Cerambycidae, *Parandra* (figs.162,163), *Anoplo-*
derma (fig.164) e *Prioninae* (fig.165) apresentam metendosterni-
to sem lâminas. Crowson (1955) comenta sobre *Parandra*: "... in-
less directly adaptative features such as the wing-venation and
met-endosternite, *Parandra* is almost certainly less primitive
than many others Cerambycids (e.g., *Philinae*, *Lepturinae*, *Ase-*
minae)." O metendosternito de *Anoploderma* é semelhante ao de

Parandra; em ambos, os braços estão dirigidos lateralmente, aspecto primitivo conforme Crowson (1944). Em Prioninae os braços são caracteristicamente curvados para a região dorsal, aspecto derivado. Em *Parandra* e Prioninae os tendões anteriores, são aproximados; em *Anoploderma*, mais afastados, aspecto derivado.

Oxypeltus (figs.158,159) apresenta metendosternito diferente do de Prioninae, embora também não apresente lâminas: os braços têm uma posição horizontal, os tendões anteriores são contíguos e inseridos em duas projeções medianas bem desenvolvidas. Infelizmente, *Oxypeltus* não foi estudado por Crowson, o que dificulta interpretar se também neste grupo ocorreu redução secundária das lâminas. Considerando o não relacionamento de *Oxypeltus* com os demais Cerambycidae com base nas larvas (Svâcha & Danilevsky,1987), o fato de metendosternito não "hylecõetõide" poder ocorrer de forma independente em várias famílias de Cucujoidea e de Chrysomeloidea, e o maior número de características plesiomórficas no metendosternito de *Oxypeltus*, assumimos que a ausência de lâminas neste caso não é homóloga à que ocorre em *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae.

Distenia (figs.160,161) também apresenta metendosternito diferenciado dos demais Cerambycidae; Crowson (1955) considera "non-Hylecõetoid met-endosternit", sem entretanto indicar se seria relacionado ao das demais subfamílias; em 1944, comenta: "... and I think there is much to be said for giving *Distenia* Family status". O aspecto geral parece indicar uma fusão entre lâminas e braços, além da fusão parcial com a parede in-

terna do metasterno. Outro aspecto derivado é o maior afastamento dos tendões anteriores. Pelas mesmas razões apontadas para *Oxypeltus*, é provável que o metendosternito de *Distenia* não seja relacionado ao das demais subfamílias de Cerambycidae, embora o afastamento dos tendões anteriores e a fusão com a parede interna do metasterno indiquem um maior grau de especialização, ao contrário do que se observa em *Oxypeltus*. Surpreendentemente, *Rhopalophora* (figs. 185, 186) (Cerambycinae) apresenta metendosternito igual ao de *Distenia*; é evidente tratar-se de um paralelismo (bastante curioso considerando que as mudanças nesta estrutura esquelética estão associadas à musculatura), mas de qualquer forma dificulta uma decisão a respeito de *Distenia*.

As demais subfamílias apresentam metendosternito "hylecötóide". Com base nos trabalhos de Crowson (l.c.) e de acordo com as características arroladas por este autor como derivadas (1944:305), consideramos:

-Lâminas curtas, mais ou menos arredondadas, condição pleiomórfica por serem as que mais se aproximam do tipo básico (*Hylecoetus*); ocorrem em *Philus* (figs. 166, 167), Aseminae (figs. 170-174) e Lepturinae (figs. 175, 176, 179, 180) (exceto *Necydalis* (figs. 177, 178)). Embora Crowson (1938) cite que lâminas alongadas sejam primitivas para algumas espécies, consideramos as lâminas alongadas presentes em Cerambycinae (figs. 183, 184) e Lamiinae (figs. 181, 182) como apomórficas, tendo em vista as características globais do metendosternito em Cerambycidae. *Spondylis* (figs. 168, 169) e *Necydalis* (figs. 177, 178) também apresentam lâminas alongadas e cilíndricas. É provável, portanto, que

o alongamento das lâminas possa ocorrer independentemente.

-Presença de projeções medianas para implante dos tendões anteriores, condição plesiomórfica. Presentes e desenvolvidas em *Atimia* (fig.173) e *Saphanus* (fig.171); mais reduzidas em *Asemum* (fig.170) e *Spondylis* (fig.168); muito reduzidas a ausentes nas demais.

-Tendões anteriores aproximados, condição plesiomórfica. Entre todos os exemplares estudados, tendões anteriores afastados são uma constante nos Cerambycinae (fig.183). Nas demais subfamílias, inclusive em Lamiinae (fig.181), os tendões são aproximados.

-Lâminas afastadas e com chanfro entre as mesmas, condição derivada. Ocorre apenas em Cerambycinae (fig. 183).

-Braços laterais. Braços laterais alongados e direcionados mais verticalmente em direção ântero-dorsal foram considerados plesiomórficos por se aproximarem mais à forma básica descrita por Crowson (*Hylecoetus*); ocorre em *Philus* (figs.166, 167). Teríamos a partir deste padrão as condições apomórficas: a) Lamiinae (figs.182,193): braços laterais longos em posição horizontal, tão ou mais longos que as lâminas; b) Cerambycinae : braços laterais (verticais ou horizontais) sempre mais curtos que as lâminas (figs.183, 194); nas demais subfamílias a proporção é inversa (exceto *Necydalis*). A posição dos braços laterais é variável nas demais subfamílias. Em Aseminae ocorrem duas situações: em *Asemum* (fig.170) os braços laterais são bem verticais, em *Atimia* (fig.174) e *Saphanus* (fig.172), horizontais.

Em Lepturinae, *Desmocerus* (figs.179,180) tem condição semelhante à de Lamiinae (considerado aqui como paralelismo); *Leptura* (fig.175) tem braços laterais longos e em posição oblíqua; em *Necydalis* (figs.177,178) os braços laterais são oblíquos mas mais curtos que as lâminas (condição semelhante à de Cerambycinae). Em *Spondylis* (figs.168,169) os braços laterais são alongados e horizontais.

-Posição dos braços laterais e lâminas em vista anterior. Observando-se o metendosternito em vista anterior, verificam-se duas situações: a) as lâminas inserem-se ou originam-se próximas ao ponto de origem dos braços laterais, formando um ângulo aberto com relação aos mesmos; ocorre em *Philus* (fig. 188) e em Lepturinae (fig.189) (inclusive *Necydalis*, fig.190); esta condição foi observada também em *Agathomerus* (fig. 187) (Chrysomelidae); b) as lâminas originam-se em um ponto bem mais afastado do dos braços laterais e formam um ângulo agudo em relação a estes; ocorre em *Spondylis* (fig.191), Aseminae (fig. 192), Cerambycinae (fig.194) e Lamiinae (fig.193), nesta, de forma mais acentuada. A primeira condição foi considerada como plesiomórfica, tendo em vista que *Philus*, em todas as análises preliminares, foi indicado como um ramo basal.

Com base nos aspectos acima relacionados, teríamos o seguinte quadro:

-*Philus* apresenta metendosternito mais próximo do tipo básico descrito por Crowson; seria o mais plesiomórfico entre os Cerambycidae.

-Aseminae tem metendosternito plesiomórfico, com lâminas curtas, braços laterais alongados, tendões anteriores aproximados e inseridos em projeções medianas; *Atímia* e *Saphanus* têm braços horizontais, entretanto, as projeções medianas para implante dos tendões são bem mais desenvolvidas do que em *Asemum*; braços horizontais seriam uma condição apomórfica de *Atímia* e *Saphanus* com relação a *Asemum* e a redução das projeções medianas um estado apomórfico deste com relação àqueles. Em *Spondylis* as condições apomórficas são: posição mais horizontal dos braços laterais, lâminas alongadas e projeções medianas mais reduzidas.

-Lepturinae tem metendosternito com mais aspectos plesiomórficos do que apomórficos: lâminas curtas, tendões anteriores aproximados e braços laterais alongados e oblíquos, além da posição relativa entre os braços laterais e as lâminas. Considerando o aspecto geral do metendosternito, os braços encurtados de *Necydalis* foram considerados como não homólogos aos de Cerambycinae; da mesma forma, braços horizontais em *Desmocerus* não foram considerados homólogos aos de Lamiinae.

-O metendosternito de Cerambycinae, considerado aqui como apomórfico, é definido por: lâminas alongadas e cilíndricas; braços laterais curtos (sempre mais curtos que as lâminas); tendões anteriores afastados, as projeções para implante dos tendões quase nulas; lâminas afastadas por chanfro mediano.

-Lamiinae apresenta condições apomórficas com relação ao ponto de origem das lâminas, bem afastado dos braços, ao

alongamento das lâminas e à posição horizontal dos braços.

Tendo em vista a variabilidade que o metendosternito apresenta em algumas subfamílias e os resultados obtidos nas análises preliminares em que as características foram analisadas separadamente (o que induziu a um grande número de homoplasias e reversões), optamos por utilizar apenas aquelas que ficaram melhor definidas, estabelecendo as seguintes condições apomórficas:

- Lâminas ausentes (caráter 36);
- Braços laterais encurvados e dirigidos para a região ântero-dorsal (caráter 38);
- Ponto de origem das lâminas afastado do ponto de origem dos braços laterais (caráter 37);
- Braços laterais mais curtos que as lâminas; estas alongadas, cilíndricas e separadas por chanfro mediano; tendões anteriores afastados (caráter 39);
- Lâminas alongadas, cilíndricas com inserção bem afastada do ponto de origem dos braços laterais; estes horizontais (caráter 40).

Metatórax. Asas membranosas (caracteres 41-48)

A venação alar de Cerambycidae pertence ao padrão Cantharoide (Forbes, 1922; Saalas, 1936; Crowson, 1955; Linsley, 1961) apresentando um padrão comum com os demais Phytophaga. Em Cucu

joidea (Crowson,1955) o padrão primitivo de venação alar é do tipo Cantharoide completa, com as células da radial e anal e cinco veias no setor anal. Crowson (1955: 12, fig. 8) apresenta ainda o padrão básico de venação alar de Chrysomeloidea no qual observa-se: presença das células radial e anal; cinco veias no setor anal; M bem desenvolvida; S e MA (=espúria cfe. Crowson,1955) presentes. Com base nestas informações, consideramos:

Célula anal (caráter 41)

Presença de célula anal é a condição plesiomórfica em Coleoptera e também em Cucujoidea (Crowson l.c.). Nesta superfamília parece que a perda de célula anal pode ocorrer independentemente em diversas famílias. Em Chrysomelidae a célula anal está presente tanto em subfamílias consideradas basais (Sagrinae, Clytrinae), como em algumas mais derivadas; nestas, de acordo com Crowson (1960) a célula anal seria uma evolução secundária. Em Bruchidae o padrão plesiomórfico seria semelhante ao de Sagrinae (Kingsolver, comunicação pessoal).

Em Cerambycidae consideramos a ausência de célula anal como a condição apomórfica. Entre os exemplares examinados apenas os de Prioninae (fig.197) e *Philus* (fig.198) apresentam esta célula bem desenvolvida. Como exposto acima, a perda da célula anal parece ocorrer de forma independente em vários grupos. Saalas (1936) aponta uma derivação gradativa da venação alar em Lepturinae, as formas mais primitivas apresentando célula anal e cinco veias no setor anal. Presença de célula anal é indicada também para alguns Aseminae (Saalas,1936; Linsley,

1962a) e Disteniinae (Villiers, 1980). Como nas espécies estudadas destas subfamílias a célula anal está ausente, foram codificadas como tal neste trabalho.

Saalas ressalta que o padrão de redução da venação alar em Prioninae (fig.197) é completamente distinto e não relacionado ao de *Parandra* (fig.195); ao mesmo tempo comenta que a semelhança da venação alar de *Parandra* com outros Cerambycidae (Cerambycinae) seria apenas uma analogia. Considerando: 1) a análise de Saalas; 2) o relacionamento de *Parandra* e Prioninae com base em outros caracteres; 3) a semelhança do padrão da venação alar em *Parandra* e *Anoploderma* (fig.196); 4) o parentesco entre *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae indicado em todas as análises preliminares, assumimos que a perda de célula anal em *Parandra* e *Anoploderma* não é homóloga à que ocorre nas demais subfamílias. Embora a perda da célula anal possa ter ocorrido também de forma independente em *Parandra* e em *Anoploderma*, consideramos esta perda, pelo exposto acima, como homóloga.

Árculo (caráter 42)

O árculo, como definido por Forbes (1922), consiste em um pedaço da veia Media cuja base funde-se à Radial e o ápice à Cubital. Saalas e Crowson não fazem menção ao árculo. Entre os Cucujoidea examinados o árculo é pouco definido, enquanto nos Chrysomelidae e Bruchidae é bem distinto.

Consideramos árculo distinto como a condição apomórfica em Cerambycidae (fig.205); entre estes, árculo mal definido ocorre em *Distenia*, *Oxypeltus* (fig.204) e em Prioninae (fig. 203).

Veia Média (M) (caráter 43)

Entre os Cerambycidae, a Média reduzida a ausente, condição apomórfica, ocorre em *Oxypeltus* (fig.206), Cerambycinae (figs.201,202) e Lamiinae (fig.200). A presente codificação reflete a certeza (com base nas análises preliminares) que a redução da M em *Oxypeltus* é independente da que ocorre em Lamiinae e Cerambycinae (estados 0 e 2, respectivamente). Com relação às duas últimas, não temos segurança quanto à sua condição homóloga ou homoplásica. Com base em Hennig (1966) (caracteres semelhantes devem ser tratados "a priori" como homologias), este caráter foi considerado como homólogo para estas duas subfamílias.

Veia Setor (S) (caráter 44)

Em Coleoptera de um modo geral e em Cúcujoidea esta veia está presente (Crowson,1955,1981). Em Chrysomelidae é bem desenvolvida em *Agathomerus* (vide também Crowson,1955:12,fig.8).

Em Cerambycidae a S pode estar presente ou ausente, com variações entre e dentro das subfamílias. A ausência foi considerada como apomórfica. Entre os exemplares examinados, a S está ausente em *Stenodontes* (fig.197), *Pyrodes* (Prioninae), *Parandra* (fig.195) e em grande parte dos Cerambycinae (fig.201). Pela literatura, pode estar presente ou ausente em Parandrinae e em Prioninae, enquanto em Anoplodermatinae (Dias,1981) a presença é a condição mais comum (fig.196).

A posição peculiar desta veia em *Distenia* (fig. 207) e

Oxypeltus (fig.206) torna difícil a interpretação; estes dois tãxons apresentam um padrão diferente de célula radial e a S tem posição distinta da que se observa nas demais subfamílias; nestas a S dirige-se oblíquamente em direção à Cubital (figs. 199,200,202), enquanto naqueles corre paralela à Radial. A ausência da S em *Distenia* foi considerada não comparável à que ocorre nas demais subfamílias.

Com base em Saalas e nos resultados das análises preliminares a ausência ou redução da S em Cerambycinae foi considerada, neste trabalho, como uma evolução independente da que ocorre em *Parandra* e Prioninae (estados 2 e 0, respectivamente).

Número de veias entre Cubital e Empusal + 1.^a anal (caráter 45)

A condição primitiva em Coleoptera, assim como em Cucujoidea e em Chrysomeloidea (Saalas,1936; Crowson,1955,1981) é a presença de três veias entre a Cubital e a Empusal+1.^a Anal.

Entre os Cerambycidae o maior número de veias ocorre em *Philus* (fig.198), *Oxypeltus*, *Distenia*, *Spondylis*, *Asemidae*, *Lep turinae* (fig.199) e nos grupos considerados basais em Lamiinae. *Parandra* (fig.195), *Anoploderma* (fig.196), Prioninae (fig.197) e Cerambycinae (figs.201,202) apresentam, no máximo, 2 veias entre a Cubital e a Empusal + 1.^a Anal. De acordo com Saalas a redução no número de veias em *Parandra* não é homóloga à que ocorre em Cerambycinae; as análises preliminares confirmam tratar-se de uma homoplasia. Em *Anoploderma* e nos Anoplodermatinae em

geral (Dias, 1981), o padrão é semelhante ao de *Parandra*. Ainda, conforme Saalas (l.c.), o padrão de redução em Prioninae não pode ser comparado ao que ocorre em *Parandra* e em Cerambycinae.

Com base em Saalas, consideramos neste caráter apenas as reduções que ocorrem em *Parandra* e *Anoploderma* e em Cerambycinae; tendo em vista os resultados obtidos em todas as análises preliminares, assumimos que naquelas a redução é homóloga e independente da que ocorre nesta (estados 0 e 2, respectivamente).

Relações de fusão entre Plical, Empusal e 1.^a Anal (caráter 46)

Em Prioninae (fig. 197) a Empusal permanece unida à 1.^a Anal, na base, sem ligar-se à Plical; a Empusal_a, na base, pode estar dissociada da Empusal_b. Este padrão ocorre apenas nesta subfamília, condição autapomórfica.

Base da Plical (caráter 47)

A Plical, na base, é extremamente variável, podendo ligar-se à Cubital e à Empusal por veias transversas completas ou passando por todos os estágios de redução. Em Prioninae (fig. 197) o padrão da Plical na base parece ser constante e característico, formando um ângulo em direção à Cubital, condição autapomórfica.

Padrão de redução das veias Plical, Empusal e Anais (caráter 48)

Conforme Linsley (1961), Marinoni (1979) e Marinoni & Almeida (1983), em Lamiinae pode ocorrer, além da perda isolada de veias, a perda por redução na base das veias (fig. 200). Nas demais subfamílias a redução ocorre apenas por perda isolada de veias.

A perda por redução na base das veias foi considerada apomórfica. Segundo Linsley (l.c.) pode ocorrer também em Chrysomelidae e Bruchidae.

Pernas. Comprimento (caráter 49)

Como regra geral em Coleoptera (Crowson, 1981) há pouca diferença no comprimento das pernas anteriores, médias e posteriores.

Em Cerambycidae observa-se uma grande variabilidade no comprimento das pernas entre e dentro das subfamílias e, usualmente, espécies diurnas e de hábitos floríferos têm as pernas posteriores bem mais longas que as anteriores. Devido à grande variação, utilizamos apenas e na seguinte seqüência: pernas curtas, com comprimentos subiguais (condição plesiomórfica) ---> pernas progressivamente alongadas, as posteriores cerca de um terço mais longas que as anteriores ---> pernas alongadas, as posteriores com cerca do dobro do comprimento das anteriores.

Pernas. Tíbias (caracteres 50-53)

Tíbias com modificações, principalmente no ápice, ocorrem em *Parandra*, *Anoploderma*, Prioninae e *Spondylis*, provavelmente como evoluções independentes e adaptativas aos hábitos destes grupos, considerando que em Prioninae e em Anoplodermatinae ocorrem tíbias simples e com modificações. Tíbias sem modificações são consideradas plesiomórficas. Observamos as seguintes diferenças:

-*Parandra* (fig.208). As três tíbias são deprimidas e expandidas no ápice com a carena externa projetada em forte espinho; presença de dente entre este espinho e o esporão tibial; esporão interno da tíbia I mais desenvolvido que o das tíbias II-III (caráter 50).

-*Anoploderma* (fig.209). Tíbias alargadas para o ápice, mas não deprimidas; carena externa prolongada em forma de projeção larga e curta e na tíbia anterior em forma de lamela; sem dente entre esta projeção e o esporão tibial; esporão interno da tíbia I não modificado (caráter 51).

-*Stenodontes* (fig.211). Tíbias também expandidas para o ápice; tíbia I mais evidentemente, com duas projeções fortes e agudas, a interna mais desenvolvida; estas projeções pouco evidentes nas tíbias II-III; esporão interno da tíbia I não modificado. Em *Pyrodes* as tíbias são cilíndricas e pouco expandidas, mas apresentam uma projeção dentiforme no bordo externo (caráter 52).

-*Spondylis* (fig.210). Tíbias semelhantes às de *Anoplo - derma*; tíbia I com lamela evidente; tíbias II-III pouco modifi cadas (caráter 53).

Pernas. Tíbias: esporões (caracteres 54 e 55)

A presença de dois esporões tibiais nas três pernas é a condição usual em Coleoptera (Crowson,1981). Em Chrysomelidae e Bruchidae ocorre redução dos esporões em várias subfamílias (Crowson,1955).

Entre os Cerambycidae examinados, constatamos redução no número de esporões apenas em *Philus*, *Anoploderma* e em alguns poucos Cerambycinae. Conforme Marinoni (1979) a redução dos es porões é esporádica entre os Lamiinae. Ao contrário, a redução ou ausência de esporões nas tíbias posteriores é sinapomórfica para Anoplodermatinae (Dias,1981), com fórmula 2-2-1 ou 2-2-0. Em *Philus* há redução de um esporão nas tíbias anteriores e au sência nas posteriores (fórmula 1-2-0).

Embora, pelo exposto, a redução possa ocorrer de forma independente, consideramos "a priori" a redução dos esporões nas tíbias posteriores como homóloga em *Anoploderma* e *Philus* (cará ter 54) e a das tíbias anteriores como autapomorfia de *Philus* (caráter 55).

Pernas. Tarsômeros: comprimento (caracteres 56 e 57)

Como no caráter 49 (comprimento das pernas), tarsômeros curtos e subiguais nas três pernas são considerados plesiomór ficos; tarsômeros progressivamente alongados e tarsômeros pos

teriores muito mais longos que os anteriores, os estados apomórficos (caráter 56, estados 1 e 2). As considerações feitas sobre o alongamento das pernas são igualmente válidas para os tarsos; tratados como caráter independente já que o seu alongamento pode ou não acompanhar o das pernas.

Em *Anoploderma*, os tarsômeros são subiguais nas três pernas; entretanto, os tarsos são tão ou mais longos que as tíbias; caso único entre os Cerambycidae examinados e aqui considerado como condição apomórfica (caráter 57).

Pernas. Tarsômeros III-IV (caráter 58)

Assumimos aqui uma posição inversa à da maioria dos autores, considerando tarsômero III bilobado e o IV reduzido e pouco visível (tarsos pseudotetrâmeros) como a condição plesiomórfica; é provável que a redução dos lobos do III possa ocorrer como adaptação a um tipo de hábito.

Em Anoplodermatinae (Dias, 1981) alguns grupos têm o tarsômero III do tipo mais bilobado com o IV reduzido; em *Migdolus* é possível observar que a condição bilobada do tarsômero III do tarso posterior é menos evidente do que no tarso anterior; em *Anoploderma* (fig. 213) esta redução parece atingir o grau máximo; em todos o IV é pouco desenvolvido.

Considerando que uma característica dos Chrysomeloidea são tarsos pseudotetrâmeros, que *Parandra* e *Anoploderma* pertencem à Cerambycidae e ainda os hábitos destas espécies, pode-se admitir que os tarsos "pentâmeros" nestes grupos seja uma evo-

lução secundária, derivada a partir de tarsos pseudotetrâmeros.

Ao contrário do indicado por alguns autores, observamos que em *Spondylis* (figs.214,215) os tarsos têm um padrão pseudo tetrâmero, com o III bilobado (embora não muito expandido) e o IV reduzido, parcialmente oculto entre os lobos do III.

Deve ser observado também que a redução que se verifica em *Parandra* (fig.212) e *Anoploderma* (fig.213) é totalmente distinta da que ocorre em *Leptura*, *Necydalis* e em alguns *Cerambycynae*; nestes a redução dos lobos do III parece estar relacionada ao considerável alongamento dos tarsos posteriores (figs. 216,217,218).

Pernas. Tarsos: empódio (caráter 59)

Um dos caracteres mais difíceis para definir a seqüência de transformações. Com exceção dos Aseminae estudados (figs. 230,231) e dos Lamiinae (figs.235,236) (Marinoni, comunicação pessoal) que apresentam empódio reduzido e sem cerdas, esta estrutura é muito variável nas demais subfamílias. *Parandra* (fig.225) apresenta empódio muito desenvolvido, visível entre as unhas, com cerdas igualmente muito alongadas (situação semelhante à de *Agathomerus*, fig. 219, Chrysomelidae); na espécie examinada as cerdas se dispõem em dois grupos. Nas demais subfamílias a projeção entre as unhas e as cerdas são mais curtas. Nos Prioininae (fig. 227) e em *Oxypeltus* (fig. 223) o empódio não apresenta cerdas. Em Anoplodermatinae (fig.226) ocorre desde empódio desenvolvido com várias cerdas até reduzido e sem cerdas (Dias,1981); como esta condição não foi ilustrada não temos condição de saber se o empódio reduzido nesta subfamília é semelhan

te ao de Aseminae e Lamiinae. *Spondylis* (fig. 229), ao contrário de *Asemum*, tem empódio desenvolvido com 2-3 cerdas. *Philus* (fig.228), *Distenia* (fig.224), *Leptura* (fig.232) e *Necydalis* (fig.233) têm empódio desenvolvido com várias cerdas curtas e com disposição irregular; já *Desmocerus* (fig. 234) (Lepturinae) não apresenta cerdas. Em Cerambycinae ocorrem duas situações:: empódio reduzido (fig.237), semelhante ao de Aseminae e Lamiinae e empódio desenvolvido com duas cerdas ou sem cerdas (figs. 238,239); estas são sempre curtas e com a mesma disposição.

O exame do empódio nas espécies de Cucujoidea, Chrysomelidae e Bruchidae, revelou a mesma variabilidade. Em Tenebrionidae, *Nyctobates* (fig. 220) tem projeção entre as unhas bem desenvolvida, com várias cerdas pré-apicais; em *Acropteron* (fig. 221) a projeção alarga-se para o ápice e apresenta duas cerdas pré-apicais; *Diplectrus* (fig.222) (Oedemeridae) tem empódio semelhante ao de muitos Cerambycinae (desenvolvido e com duas cerdas) mas as cerdas são pré-apicais. Entre os Chrysomelidae, *Agathomerus* (fig.219) e *Megaleptus* têm empódio semelhante ao de *Parandra*; em *Sagra* é reduzido e sem cerdas. *Pachymerus* e *Amblycerus* (Bruchidae) apresentam empódio reduzido e sem cerdas.

Considerando o elevado número de homoplasias e reversões verificadas nas análises preliminares, optamos por utilizar apenas a estrutura do empódio, sem levar em conta as cerdas, considerando como homólogos os de conformação semelhante. A codificação adotada indica a seqüência: empódio desenvolvido, a porção que se projeta entre as unhas tão ou mais longa que a região basal (condição plesiomórfica)---> empódio desenvolvi-

do, a porção projetada entre as unhas mais curta que a região basal ---> empódio reduzido, a porção projetada entre as unhas muito reduzida ou ausente. A redução da parte apical do empódio em *Oxypeltus* foi considerada não comparável à que ocorre em Lepturinae e entre os Cerambycinae.

Empódio desenvolvido e com cerdas tem sido apontado por todos os autores como plesiomórfico. Sobre esse ponto apresentamos algumas considerações. Entre os Cerambycidae, alguns táxons com hábitos particulares (*Parandra*, *Anoploderma*), apresentam várias cerdas no empódio; em Anoplodermatinae (Dias, 1981) alguns dos gêneros mais especializados (*Migdolus*, *Hipocephalus*) são os que apresentam cerdas no empódio. Em *Philus*, *Distenia*, *Leptura* e *Necydalis*, as cerdas são curtas e com disposição irregular. Por sua vez, em Cerambycinae as cerdas, quando presentes, são apenas duas (exceto *Callichroma* e *Purpuricen*, com três) e sempre com a mesma disposição. Levanta-se aqui a hipótese que o empódio possa desenvolver-se secundariamente e que a presença de cerdas possa não ser plesiomórfica, tendo em vista as diferenças na disposição, aspecto e número. Crowson (1955) observou que o empódio em Protocucujidae é semelhante ao de *Parandra* e considerou: "This type of empodium may well function as a tactile receptor in setting off some special responses".

Terminália ♂ (caracteres 60 e 61)

As estruturas da terminália masculina são extremamente variáveis dentro das subfamílias, sendo difícil defini-las a este nível. Consideramos apenas:

-Em Lepturinae e em Aseminae (mais evidentemente em *Atímia* e *Saphanus*), o arco ventral é característico (fig.240). Nas demais espécies examinadas das outras subfamílias, o arco ventral tem a forma de uma forquilha (fig.241). Aquele padrão foi interpretado como apomórfico e homólogo para Aseminae e Lepturinae (caráter 60).

-O lobo médio em *Asemum*, *Saphanus* e *Atímia* tem aspecto cilíndrico, mais ou menos esclerotizado, com as apófises basais caracteristicamente fusionadas até quase o ápice (figs.242, 243,245,246). Apófises fusionadas também ocorrem em *Distenia* (fig.244); entretanto, o lobo médio não tem aspecto cilíndrico e encurvado e os lobos ventral e dorsal são individualizados (fig.247); por esta razão a fusão das apófises em *Distenia* foi considerada não comparável (NC) à de Aseminae (caráter 61).Ehara (1954) comenta que algumas espécies de Lepturinae, também apresentam as apófises do lobo médio fusionadas; nas espécies examinadas desta subfamília não constatamos esta fusão; este autor considera Lepturinae e *Distenia* como relacionadas, não comentando sobre algum relacionamento entre Aseminae e Lepturinae.

Características particulares de algumas subfamílias (p. ex., Oxypeltinae) não foram consideradas nesta última análise; estes aspectos serão abordados no Capítulo V - Discussão e Conclusões.

Terminália ♀ (caracteres 62-66)

Em Coleoptera o ovipositor está sujeito às mais diver-

sas modificações associadas às diferentes formas de oviposição (Crowson, 1981). De acordo com este autor, ovipositor alongado - por alongamento do 9º segmento abdominal - ocorre em grupos em que as larvas se desenvolvem em madeira (p.ex., Cerambycidae, Oedemeridae, Cupedidae, etc.) e ressalta: "...and have clearly been developed independently on more than one line in the order." Lindroth & Palmen (1970) figuram ovipositor alongado também para Tenebrionidae.

Entre os Chrysomeloidea, Chrysomelidae e Bruchidae têm ovipositor curto; em Megalopodinae (*Agathomerus*, fig. 262, e *Megaleptus*) constatamos um alongamento considerável no que parece ser a região apical bífida do hemisternito 9 e não do hemisternito.

Pelo exposto, consideramos ovipositor alongado - por alongamento do 9º segmento - como condição apomórfica para Cerambycidae (fig. 253) (caráter 62, estado 1). Entre os Cerambycinae, vários grupos - exemplificados no presente trabalho por *Trachyderes* (fig. 259) apresentam ovipositor curto, acompanhado por modificações adaptativas à postura no 8º esternito (Fragoso, 1978; Fragoso, Monné & Seabra, 1987), condição claramente apomórfica a partir de ovipositor alongado (caráter 62, estado 2).

Com relação à região distal do hemisternito 9 e aos estilos, constatamos dois padrões em Cerambycidae: 1) "baculli" mais desenvolvidos e esclerotinizados, a região apical bífida totalmente esclerotinizada e não separada por constrição da região anterior, com os estilos inseridos lateralmente (fig. 250); ocorre em *Parandra*, *Anoploderma*, Prioninae e *Spondylis*; 2) "baculli"

reduzidos, as paredes do hemisternito 9 quase totalmente membranosas; região apical bífida separada por constricção nítida da região anterior (aspecto apendiculado), e usualmente com uma área ou placa esclerotizada no lado interno; estilos apicais (fig.252); ocorre em *Philus*, *Distenia*, Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae.

De acordo com Crowson (1981) e Lindroth & Palmen (1970) a condição usual em Coleoptera são estilos inseridos apicalmente. Nos exemplares examinados de Cucujoidea, Chrysomelidae e Bruchidae, constatamos:

Em Tenebrionidae, *Acropteron* (figs.264,265) apresenta ovipositor fortemente esclerotizado, com as partes apicais bífidas afiladas para o ápice, os estilos muito reduzidos e laterais (conforme Crowson,1981, seria uma adaptação "... for cutting into plant tissues, usually with loss or reduction of the styli and development of sharp apical parts of the coxites..."); *Nyctobates* (fig.261) apresenta as regiões bífidas esclerotizadas, com estilos desenvolvidos e laterais; comparando-se com a figura apresentada por Lindroth & Palmen (1970), é possível que nesta família ocorra tanto estilos laterais como apicais. *Diplectrus* (fig.263) (Oedemeridae) tem ovipositor mais semelhante ao de Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae (padrão 2, descrito acima).

Em *Sagra* (fig.266) e Megalopodinae (fig.262) (Chrysomelidae) os estilos são reduzidos e apicais; conforme Buzzi (1975) em *Anacassis cribrum* (Cassidinae) os estilos estão ausentes. Em *Caryobruchus* e também em *Pachymeroides* (Prevet, 1966: 82, fig.

2F) (Bruchidae), os estilos são reduzidos e laterais.

A variabilidade constatada nos grupos externos impede a polarização por este método. As duas condições observadas em Cerambycidae foram analisadas ora como plesiomórficas, ora como apomórficas, e a maioria dos resultados apontou regiões apicais bífidas parcialmente membranosas com estilos apicais como a condição apomórfica. Com base nestes resultados e com apoio no princípio metodológico do "Functional Out-group" ("...if the two basal clades within the ingroup have the same state, this will be the most parsimonious plesiomorphic state for the rest of the in-group"), assumimos que ovipositor pouco esclerotinizado, com estilos apicais é a condição apomórfica em Cerambycidae (caráter 65).

Conforme Crowson (1981) estilos reduzidos e modificações nas regiões apicais bífidas do hemisternito 9 podem ser adaptações a hábitos de postura. Entre os Cerambycidae constatamos estas condições em *Parandra* e *Anoploderma*; ambos apresentam estilos laterais muito reduzidos e as partes apicais bífidas são bem desenvolvidas, fortemente esclerotinizadas e com projeções agudas dentiformes ou sub-espiniformes. Em *Parandra* (figs.255,256) o hemisternito 9 tem forma tubular, alongada, e é fortemente esclerotinado; as partes bífidas apicais são aguçadas para o ápice, com projeções dentiformes na face ventral. Em *Anoploderma* (fig.254) e nos Anoplodermatinae em geral (Dias, 1981), as partes bífidas apicais são truncadas no ápice e as projeções dentiformes são laterais; o hemisternito 9 é semelhante ao de Prioninae, não formando um tubo esclerotinado. Ten

do em vista que as modificações são completamente distintas e únicas entre os Cerambycidae, são aqui consideradas como apomórficas e independentes em *Parandra* e *Anoploderma* (caracteres 63 e 64, respectivamente).

Em praticamente todas as espécies estudadas de Cerambycinae observamos a presença de um par de estruturas esclerotizadas em forma de "hastes", inseridas na base do oviduto comum, próximas à inserção do ducto da espermateca (figs. 259, 260). Estas estruturas não estão, aparentemente, ligadas a nenhum segmento, não tendo sido possível definir se seriam vestígios de algum segmento. Na base a inserção é aproximada, com as extremidades completamente livres. Fragoso (1985) observou essas estruturas em *Cerambyx cerdo*, reportando: "At the sides of the gonopore there are two sclerotized apodemes which, when attached to their respective muscles, apparently control the passage of eggs and their fecundation". A presença dessas estruturas foi considerada apomórfica; fora dos Cerambycinae foram observadas apenas em *Necydalis* (caráter 66).

Lamiinae, *Distenia* e *Oxypeltus* apresentam algumas particularidades não incluídas nesta última análise por representarem autapomorfias e que serão abordadas no Capítulo V - Discussão e Conclusões.

1.2 Análises e Comentários

1.2.1 1ª Análise. 20 táxons e 16 caracteres

Em uma abordagem preliminar utilizamos apenas aqueles caracteres que, com alguma segurança, puderam ser polarizados por comparação com grupos externos; todas as autapomorfias foram deletadas.

Opções utilizadas: addseq=closest; opt=Farris; swap=global; hold=1. As análises foram feitas:

1) com os caracteres ordenados, utilizando-se o ancestral hipotético para efeitos de raiz;

2) com todos os caracteres não ordenados, utilizando-se para efeitos de raiz: o ancestral hipotético (incluindo e excluindo *Distenia* e *Oxypeltus*); *Oxypeltus* e *Distenia* como grupos externos.

Análise com os caracteres ordenados

Obtivemos uma árvore com 49 passos e Índice de Consistência (IC) de 61,2% (fig. 267).

Antenas e ovipositor alongados ($8_1, 62_1$) são os caracteres que sustentam a monofilia de Cerambycidae. Na primeira dicotomia observa-se a formação de dois grupos monofiléticos.

O primeiro grupo inclui *Parandra*, *Anoploderma*, Prioninae e *Philus*, este o ramo basal. A monofilia deste grupo, baseada na ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula e presença de ârculo bem definido ($16_1, 42_1$), caracteres que ocorrem igualmente na maioria dos integrantes do 2º grupo. *Parandra* e *Anoploderma* têm seu parentesco apoiado pelo padrão de redução da venação alar e ausência de célula anal na asa ($45_0, 41_0$). A monofilia de Prioninae, sustentada pela presença de espinhos ou crenulações nas margens laterais do protórax (30_0) e na ausência do ârculo (42_0 , reversão). Labro córneo e reduzido e ausência de lâminas no metendosternito ($13_2, 36_1$) estabelecem o parentesco entre *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae.

Alvéolo antenal afastado da inserção das mandíbulas (6_2), ausência de carena lateral no protórax e de célula anal na asa ($30_2, 41_2$) estabelecem a monofilia do 2º grupo. Neste, *Oxypeltus* é o ramo basal; o padrão da terminália feminina é indicado como autapomórfico para este táxon (62_0 , reversão). *Distenia* fica mais relacionada às demais subfamílias integrantes deste grupo pela presença de pilosidade e pontuação nas antenas (9_1), presença de placa estridulatória no mesoscuto (35_1) e pernas posteriores alongadas (49_2).

Estabelece-se um maior parentesco entre Lepturinae, Aseminae, *Spondylis*, Cerambycinae e Lamiinae pelo padrão dos olhos, chanfrados e próximos ao alvéolo antenal (5_2), redução da sutura esterno-pleural (31_2) e presença de ârculo na asa membranosas (42_1 , homoplásico com *Philus*, *Parandra* e *Anoploderma*) e redução da região apical do empódio (59_1). Lepturinae é indicado

como ramo basal. Estabelece-se uma polifilia em Lepturinae e uma politomia em Aseminae; a reversão do caráter 49 estabelece um maior relacionamento de *Desmocerus* com as demais subfamílias; deve ser observado que esse táxon recebeu codificação NC para o caráter 31.

Aseminae, *Spondylis*, Lamiinae e Cerambycinae têm seu parentesco embasado na ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula (16₁, homoplasia com os integrantes do 1º grupo de subfamílias) e na redução do empódio (59₂). Lamiinae é indicada como grupo irmão de Cerambycinae, o parentesco entre ambas estabelecido pela chanfradura ocular (5₃) e sutura esterno-pleural ausente (31₄). O parentesco entre *Asemum* e *Spondylis* estabelecido por reversões: olhos com pequeno chanfro e afastados do alvéolo antenal (5₁); alvéolo antenal pouco afastado da inserção da mandíbula (6₁) e pernas posteriores curtas, subiguais às anteriores (49₀).

Em resumo, esta primeira abordagem indica: Cerambycidae como um agrupamento monofilético, incluindo *Oxypeltus* e *Distenia*; formação de dois grupos monofiléticos dentro da família; parentesco entre *Anoploclerma*, *Parandra*, Prioninae e *Philus*; *Parandra* + *Anoploclerma* constituem o grupo irmão de Prioninae; parentesco de *Oxypeltus* e *Distenia* com Lepturinae, Aseminae, *Spondylis*, Cerambycinae e Lamiinae; parentesco entre Lepturinae, Aseminae, *Spondylis*, Cerambycinae e Lamiinae; neste grupo, Lepturinae constitui o grupo basal e Lamiinae + Cerambycinae o grupo apical; parentesco entre *Spondylis* e *Asemum*, mas com base em reversões; presença de mola e de "prosteca" na mandíbula (caráter 16) indicada como a condição plesiomórfica, ocorrendo duas perdas independentes; ausência de ârculo na asa membranosa (42)

também como condição plesiomórfica, ocorrendo duas aquisições independentes e ainda uma perda secundária; a presença de placa estridulatória no mesoscuto (35₁) constitui uma sinapomorfia para *Distenia*, Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae, ocorrendo uma perda secundária em *Spondylis* e uma aquisição independente em *Philus*; empódio com a região apical reduzida a ausente (59₂) seria a condição simplesiomórfica para Aseminae, *Spondylis*, Cerambycinae e Lamiinae, ocorrendo reversões independentes em *Spondylis* e em parte dos Cerambycinae.

O número de caracteres implicou em um baixo índice de resolução no padrão de relacionamento entre os integrantes do 2º grupo de subfamílias.

Caracteres não ordenados. Incluindo *Oxypeltus* e *Distenia*

Obtivemos uma árvore mais curta (43 passos) com Índice de Consistência maior (69,8%) (fig.268).

Observam-se algumas mudanças significativas no padrão de relacionamento entre os integrantes do 2º grupo de subfamílias e na polaridade de alguns caracteres.

A monofilia da família é sustentada por: antenas alongadas (8₁), ausência de carena lateral no protórax (30₂) e de célula anal na asa membranosa (41₂). *Oxypeltus* e *Distenia* constituem os ramos basais, não compartilhando do ancestral comum aos integrantes do 2º grupo como na análise anterior. *Distenia* apresenta maior parentesco com as demais subfamílias com base na presença de pilosidade e pontuação nas antenas (9₁), de pla

ca estridulatória no mesoscuto (35_1) e de ovipositor alongado (62_1).

As demais subfamílias teriam um ancestral comum estabelecido pelas sinapomorfias: ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula e presença de ârculo ($16_1, 42_1$).

Ocorre a mesma formação de dois grupos monofiléticos. O padrão de relacionamento entre os integrantes do 1º grupo permanece inalterado. Ocorre, entretanto, uma inversão na polaridade dos caracteres que sustentam sua monofilia; neste resultado, ausência de pontuação e pilosidade nas antenas (9_0), presença de carena lateral no protórax (30_1) e de célula anal na asa (41_1) são indicadas como sinapomorfias; da mesma forma, a ausência de placa estridulatória (35_0) é indicada como sinapomórfica para *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae.

As maiores alterações no padrão de relacionamento ocorrem entre os integrantes do 2º grupo que tem sua monofilia sustentada por olhos com chanfro e redução da sutura esterno-pleural ($5_1, 31_3$). *Spondylis* é indicado como o grupo basal e seu parentesco com *Asemum* não é corroborado. Alvéolo antenal afastado da inserção das mandíbulas e empódio reduzido ($6_2, 59_2$) estabelecem um maior parentesco entre Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae. Aseminae é indicada novamente como polifilética e estabelece-se uma politomia entre *Atimia*, *Saphanus* + Lepturinae, Lamiinae e Cerambycinae. O parentesco de *Saphanus* com Lepturinae é indicado pelo padrão dos olhos (5_2) e presença de sutura esterno-pleural (31_2); entretanto *Saphanus* recebeu codificação NC para estes dois caracteres. Ocorre uma in-

versão no posicionamento de Lepturinae e *Asemum* que, neste resultado, passa à condição de ramo mais basal; essa inversão implica na reversão de um maior número de caracteres que estabelecem a monofilia de Lepturinae.

Por este resultado, os caracteres ou estados de caracteres ancestrais para Cerambycidae seriam: antenas com pontuação e pilosidade; protórax sem carena lateral; mesoscuto com placa estridulatória (ocorrendo duas perdas independentes: em *Spondylis* e no ancestral comum a *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae) e ausência de célula anal na asa.

No 2º grupo de subfamílias, olhos com chanfro acentuado (5₃) e sutura esterno-pleural reduzida (31₃) seriam plesiomorfias, revertendo para estados mais primitivos em Lepturinae. A presença de mola e de "prosteca" na mandíbula em Lepturinae (16₀) não seria homóloga às de *Oxypeltus* e *Distenia*, constituindo uma aquisição independente. Da mesma forma, empódio reduzido (59₂) é indicado como a condição plesiomórfica, ocorrendo reversões independentes em Lepturinae e em Cerambycinae. Finalmente, o parentesco entre esta e Lamiinae não é corroborado.

Caracteres não ordenados. *Distenia* e *Oxypeltus* como grupos externos

Obtivemos um resultado basicamente igual ao anterior, embora a árvore resultante seja mais parcimoniosa, com 40 passos e IC = 75% (fig.269).

Neste resultado ocorrem três perdas independentes da placa estridulatória (caráter 35): em *Oxypeltus*, em *Spondylis* e no ancestral comum a *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae. A ausência de pilosidade e pontuação nas antenas seria uma apomorfia homoplásica em *Oxypeltus* e no ancestral comum do 1º grupo de subfamílias.

Caracteres não ordenados. *Oxypeltus* e *Distenia* excluídos

Obteve-se uma árvore com 37 passos e IC = 81,1% (fig. 270).

A monofilia da família é sustentada por antenas alongadas (8₁), ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula (16₁), ârculo bem definido (42₁) e ovipositor alongado (62₁). O relacionamento de *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae não é alterado. Entretanto, *Philus* passa a integrar o 2º grupo de subfamílias pela presença da placa estridulatória no mesoscuto (35₁). O parentesco entre *Spondylis*, Aeminae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae é corroborado por: olhos com chanfro (5₁), antenas com pontuação e pilosidade (9₁), ausência de carena lateral no protórax e de célula anal na asa (30₂, 41₂) e redução da sutura esternopleural (31₃). O padrão de relacionamento entre estas subfamílias repete os resultados anteriores.

1.2.2 2ª Análise. 20 táxons e 66 caracteres

Incluídos todos os caracteres, com a utilização das seguintes opções: addseq=closest; opt=Farris; swap=global;hold=5,

root=ancestor. Análises feitas com os caracteres ordenados e não ordenados; incluindo e excluindo *Oxypeltus* e *Distenia*.

Caracteres ordenados. Incluindo *Oxypeltus* e *Distenia*

Obtivemos quatro árvores igualmente parcimoniosas com 136 passos e Índice de Consistência de 72,1%.

Na 1.^a árvore (fig.271) a monofilia do grupo é sustentada por: antenas alongadas (8₁), ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula (16₁), ârculo definido (42₁) e ovipositor alongado (62₁).

Neste resultado, ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula constitui uma sinapomorfia para todo o grupo, sofrendo duas reversões: a primeira no ancestral comum ao grupo *Oxypeltus* +, e a segunda no ancestral comum à Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae. A análise indica que a ausência dessas estruturas nestas três subfamílias não seria homóloga à que ocorre em *Spondylis* e em *Philus*, *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae; por outro lado, a presença é indicada como sinapomórfica para *Oxypeltus*, *Distenia* e Lepturinae. A perda do ârculo (caráter 42) ocorre de forma independente em Prioninae e no ancestral comum a *Oxypeltus* e *Distenia*; neste caso, a presença de ârculo em Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae não seria homóloga à de *Philus*, *Parandra* e *Anoploderma*, constituindo uma reaquisição independente.

Philus fica em posição indefinida, não tendo o seu parentesco com o 1º grupo de subfamílias corroborado; a análise

indica duas homoplasias com *Anoploderma* (28₁, 57₁, respectivamente, artigo basal dos palpos maxilares muito alongado e redução dos esporões na tíbia posterior) e duas com os integrantes do 2º grupo de subfamílias (38₁, 62₁, respectivamente, presença de placa estridulatória e padrão do ovipositor).

O padrão de relacionamento entre *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae não é alterado; o parentesco entre estes três grupos sustentado por labro córneo e reduzido (13₂), maxilas com gálea reduzida, digitiforme e lacínia reduzida a ausente (20₁, 24₀), metendosternito sem lâminas (36₁) e redução ou ausência da veia S na asa (44₀). Mandíbulas falciformes no ♂ (18₁), padrão da redução da venação alar (41₀, 45₀) e tarsos pentâmeros (58₁) estabelecem o parentesco entre *Parandra* e *Anoploderma*. Prioninae tem sua monofilia corroborada por: padrão do sistema porífero das antenas (12₁), carena lateral do protórax com espinhos ou crenulações (30₀), padrão do metendosternito (38₁), ârculo ausente (42₀, reversão), padrão da redução da venação alar (46₁) com a veia plical fortemente curvada na base (47₁) e tíbias com modificações no ápice (52₁).

O 2º grupo de subfamílias tem sua monofilia embasada por olhos com chanfro (5₁), antenas com pilosidade e pontuação (9₁, com reversão em *Oxypeltus*), lígula desenvolvida (28₂), ausência de carena lateral no protórax e de célula anal na asa (30₂, 41₂); o padrão do estipe maxilar (19₂) e da inserção das lâminas no metendosternito (37₁) indicados aqui como estados ancestrais, ocorrem apenas em *Spondylis*, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae; *Distenia* e *Oxypeltus* receberam codificação NC para estes caracteres.

O parentesco entre *Spondylis* e *Asemum* não é corroborado. *Spondylis* constitui o ramo basal do 2º grupo. Submento projetado entre a base das maxilas (4_1) e alvéolo antenal afastado da inserção das mandíbulas (6_2), além dos caracteres 16 e 42 (comentados acima) estabelecem um maior parentesco de *Oxypeltus* e *Distenia* com os demais integrantes deste grupo. Como na 1ª análise, *Distenia* teria um maior parentesco com o grupo Lepturinae + pelas sinapomorfias: proendosternito sem projeções laterais esclerotinizadas (32_1), presença de placa estridulatória (35_1), pernas e tarsos alongados ($49_1, 56_1$) e ovipositor com a região apical bífida não esclerotinizada e estilos apicais (65_1).

Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae têm seu parentesco corroborado com base no padrão dos olhos (5_2), redução da sutura esterno-pleural (31_2), presença de ânculo (42_1 , reversão), redução da região apical do empódio (59_1) e padrão do arco ventral do macho (6_1). Lepturinae constitui o grupo basal, com sua monofilia estabelecida pela presença de franja de pêlos na mandíbula (17_0), desenvolvimento da gálea e da língua ($22_1, 29_0$) e padrão da inserção das lâminas no metendosternito (37_0 , reversão); cabeça fortemente constricta e estreitada na região posterior (2_1), submento com projeção longa e estreita entre a base das maxilas (4_2), estipe maxilar oblíquo (19_3) e pernas e tarsômeros posteriores muito alongados ($49_2, 56_2$) estabelecem o parentesco entre *Leptura* e *Necydalis*.

O parentesco entre Aseminae, Lamiinae e Cerambycinae é corroborado e estabelece-se a monofilia de Aseminae. O relacio

namento entre estes três grupos é embasado pela ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula (16_1 , reversão), padrão da gálea (21_1), sutura esterno-pleural reduzida (31_3) e empódio reduzido (59_2); deve ser observado que os caracteres 21 e 59 revertem em Cerambycinae. A monofilia de Aseminae é estabelecida pelo padrão dos olhos (5_1 , reversão), pedicelo alongado (10_1) e apófises basais do lobo médio fusionadas (61_1). Cerambycinae e Lamiinae são confirmadas como grupos irmãos pelo padrão dos olhos (5_3), ausência de sutura esterno-pleural (31_4) e redução ou ausência da veia M (43_2), além da reversão do caráter 60. Antenas mais longas que o corpo (8_0), padrão da gálea (23_1), mesoscuto sem apódema interno (34_2), padrão do metendosternito (39_1) e da redução da venação alar ($44_2, 45_2$) e presença de apódemas na base do oviduto comum (66_1) estabelecem a monofilia de Cerambycinae; nesta análise, o desenvolvimento da lígula e a presença de franja de pêlos na mandíbula ($17_2, 29_2$) estabelecem um maior parentesco entre *Rhopalophora* e *Trachyderes*; a análise indica ainda como condições apomórficas entre os Cerambycinae, o desenvolvimento do empódio (59_1) a presença da veia S (44_1) e pernas curtas (49_0). Lamiinae tem sua monofilia embasada pelo padrão da cabeça (1_2), antenas mais longas que o corpo (8_2), palpífero maxilar bem desenvolvido e artícuo apical do palpo aciculado ($25_1, 27_1$), padrão do proendosternito (33_1) e do apódema interno do mesoscuto (34_0), padrão do metendosternito (40_1) e da redução da venação alar (48_1).

A 2.^a árvore (fig.272) mostra as seguintes alterações no padrão de relacionamento dos táxons e na distribuição de alguns

caracteres:

Ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula (16_1) estabelece o parentesco de *Philus* com o 1º grupo de subfamílias; o estado ancestral deste caráter seria presença de mola e de "prosteca", ocorrendo três perdas independentes: no ancestral comum ao 1º grupo de subfamílias, em *Spondylis* e no ancestral comum ao grupo Aseminae +.

Oxypeltus passa a constituir o ramo basal do 2º grupo; alvéolo antenal afastado da inserção da mandíbula (6_2) é indicado como homoplasia e ovipositor não alongado (62_0) como reversão apomórfica.

Indica-se um maior parentesco de *Spondylis* com o grupo *Distenia* +, estabelecido pela presença de pontuação e de pilosidade nas antenas (9_1) e pela redução da sutura esterno-pleural (31_2); em *Spondylis* ocorre a reversão do caráter 4 (submento não projetado entre a base das maxilas) e duas homoplasias com o ancestral comum de Aseminae, Lamiinae e Cerambycinae (16_1 e 31_3).

Árculo bem definido (42_1) é indicado como o estado ancestral, ocorrendo, a exemplo do caráter 16, três perdas independentes: em Prioninae, em *Distenia* e em *Oxypeltus*.

As árvores 3 e 4 são semelhantes, respectivamente às 1 e 2, apresentando apenas alterações no relacionamento entre as espécies de Cerambycinae (fig.273); nestes resultados, *Rhopalophora* constitui o ramo basal, estabelecendo-se o parentesco en

tre *Achryson*, *Anoplomerus* e *Trachyderes* pela presença dos apôdemas na base do oviduto comum (66₁); empódio desenvolvido (59₁) estabelece o parentesco entre *Trachyderes* e *Anoplomerus* e presença de franja de pêlos na mandíbula e lígula desenvolvida (17₂, 29₂) são indicadas como evoluções independentes em *Rhopalophora* e *Trachyderes*.

Caracteres ordenados. Excluindo *Oxypeltus* e *Distenia*

Obtivemos uma árvore com 122 passos e Índice de Consistência de 78,7% (fig.274).

Observa-se uma alteração substancial no padrão de relacionamento do 2º grupo de subfamílias. Indica-se uma polifilia em Aseminae e estabelece-se o parentesco entre Lepturinae, Lamiinae e Cerambycinae.

Submento projetado entre a base das maxilas (4₁), olhos com chanfro mais manifesto (5₂), alvéolo antenal afastado da inserção das mandíbulas (6₂) e pernas e tarsos alongados (49₁, 56₁) determinam uma origem polifilética para os membros de Aseminae como consequência, caracteres próprios da subfamília (10₁, 21₁, 61₁) são indicados como ancestrais para o grupo Aseminae +.

O parentesco entre Lepturinae, Lamiinae e Cerambycinae, é estabelecido com base em reversões; estas três subfamílias não apresentam os caracteres que são próprios de Aseminae (10₀, 21₀, 61₀). Observa-se um aumento no número de reversões nos caracteres que estabelecem a monofilia de Lepturinae e, ao mesmo tem-

po, nenhuma reversão em *Asemum*. Em Lepturinae são indicados como reversões apomórficas: presença de mola e de "prosteca" na mandíbula (16₀), sutura esterno-pleural não reduzida (31₂), padrão do metendosternito (37₀) e empódio desenvolvido (59₁), que constitui uma evolução independente da que ocorre em Cerambycinae.

Caracteres não ordenados. Incluindo *Oxypeltus* e *Distenia*

Obtivemos quatro árvores igualmente parcimoniosas com 132 passos e Índice de Consistência de 74,2%.

Na 1.^a árvore o padrão de relacionamento e a distribuição dos caracteres é praticamente igual ao da 1.^a árvore com os caracteres ordenados (fig.271). Observam-se alterações apenas nos seguintes caracteres:

28 - lígula semicoriácea a membranosa, não reduzida; o estado 3 é indicado como o ancestral para o 2.^o grupo de subfamílias, sofrendo uma reversão no ancestral comum do grupo *Oxypeltus* +;

31 e 59 - ausência de sutura esterno-pleural (31₄) e empódio reduzido (59₂) são os estados ancestrais para o grupo Lepturinae +; o caráter 31 sofre reversões em Lepturinae (31₂) e em Aseminae (31₃); o caráter 59 sofre reversões independentes em Lepturinae e entre os Cerambycinae (59₁);

5 - padrão dos olhos; o estado 2 é indicado como uma *si*

napomorfia de Lepturinae e não como o estado ancestral para o grupo Lepturinae +.

49 - pernas posteriores bastante alongadas (49_2) é indicado como o estado ancestral; reverte para o estado 1 no ancestral comum de Lepturinae +, com novas reversões para o estado 2 em *Leptura* e *Necydalis* e em Cerambycinae.

A 2.^a árvore repete o resultado obtido na análise com os caracteres ordenados (fig.272) observando-se as mesmas alterações com relação aos caracteres acima mencionados, exceto o 31: neste resultado, sutura esterno-pleural reduzida (31_3) é a condição ancestral para o grupo *Spondylis* + com reversões independentes em *Distenia* (31_1) e em Lepturinae (31_2).

As árvores 3 e 4 repetem os resultados das 1 e 2, respectivamente, mostrando em comum, as seguintes alterações (fig. 275):

No grupo integrado por Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae, estabelece-se o parentesco entre Aseminae e Lamiinae com base no padrão da gálea (21_1). O parentesco entre as três subfamílias é corroborado pela veia M reduzida a ausente (43_2) que, nas análises anteriores corroborava o parentesco entre Lamiinae e Cerambycinae; este caráter, entretanto, sofre reversão em Aseminae (43_1).

Olhos com chanfro manifesto e circundando o alvéolo antenal (5_3) e sutura esterno-pleural ausente (31_4) são indicados como os estados ancestrais para o grupo Lepturinae +, rever

tendo para estados mais primitivos em Lepturinae ($5_2, 31_2$) e em Aseminae ($5_1, 31_3$).

O caráter 60 (arco ventral do ♂) é indicado como homoplásico para Lepturinae e Aseminae.

Caracteres não ordenados. Excluindo *Distenia* e *Oxypeltus*

Obtivemos duas árvores com 119 passos e Índice de Consistência de 80,7%.

Comparando-se este resultado (fig.276) com o obtido com os caracteres ordenados (fig.274) observam-se as seguintes alterações:

Estabelece-se o parentesco de *Philus* com o 2º grupo de subfamílias com base na presença da placa estridulatória (35_1) e padrão do ovipositor (65_1); este táxon constitui o elemento basal deste agrupamento.

Aseminae, Lepturinae, Lamiinae e Cerambycinae formam um grupo monofilético pelo submento projetado entre as maxilas (4_1), alvéolo antenal afastado da inserção das mandíbulas (6_2), padrão da lígula (28_2 , reversão), padrão do proendosternito (32_1), pernas e tarsos alongados ($49_1, 56_1$) e empódio reduzido (59_2).

Formam-se dois grupos monofiléticos. O primeiro inclui Aseminae e Lepturinae com parentesco estabelecido pelo padrão do arco ventral do macho (60_1). O segundo, reunindo Cerambycinae e Lamiinae, com base no padrão dos olhos (5_3), ausência de

sutura esterno-pleural (31₄) e redução da veia M (43₂); são indicados ainda como sinapomorfias para estas duas subfamílias, antenas alongadas (8₂) e ausência de apódema interno no mesoscuto (34₂); antenas alongadas efetivamente ocorrem nas duas subfamílias, embora tenham recebido codificações distintas (8₂ e 8₀); com relação ao apódema do mesoscuto, este resultado indica como sinapomorfia, a ausência, ocorrendo um desenvolvimento secundário em Lamiinae.

Estabelece-se a monofilia de Aseminae pelas sinapomorfias: pedicelo alongado (10₁), padrão da gálea (21₁, homoplásico com Lamiinae) e apófises basais do lobo médio fusionadas (61₁).

Este resultado indica novamente a lígula esclerotizada e desenvolvida como ocorre em *Spondylis* (28₃) como o estado ancestral; da mesma forma, empódio reduzido (59₂) é a condição simplesiomórfica com reversões independentes em Lepturinae e Cerambycinae.

A 2^a árvore resultante é basicamente igual à primeira, ocorrendo alterações apenas no padrão de relacionamento entre os Cerambycinae. Este mesmo resultado foi obtido em duas das quatro árvores com os caracteres ordenados (fig. 273).

1.2.3 3^a Análise. 20 táxons e 66 caracteres

Realizada com swap=Global Mulpars e Hold=1; caracteres ordenados. Obtivemos 85 árvores com 136 passos e Índice de Con

sistência de 72,1%; estes valores são iguais aos obtidos na análise sem Mulpars (2.^a análise). Utilizando o comando "branch swapping" para as primeiras 50 árvores, obtivemos 7 padrões de árvores que apresentam mudanças significativas nos ramos basais; as 43 restantes apontam alterações apenas no padrão de relacionamento entre os Cerambycinae e entre os Aseminae.

Três árvores apresentaram os mesmos resultados obtidos nas análises com todos os caracteres e táxons, Hold=5 e swap=global sem Mulpars (figs.271,272).

A 4.^a árvore (fig.277) indica *Philus* como ramo mais basal de toda a família; o relacionamento dos demais integrantes embasado apenas pelo padrão do metendosternito (37₁); entretanto, este caráter está presente apenas em *Spondylis*, Aseminae, Lamiinae e Cerambycinae; *Parandra*, *Anoploderma*, Prioninae, *Distentia* e *Oxypeltus* receberam codificação NC para o mesmo. Na segunda dicotomia ocorre novamente a formação de dois grupos monofiléticos. O padrão de relacionamento entre os integrantes dos dois grupos, bem como os caracteres que estabelecem o parentesco e a monofilia dos diversos grupos são os mesmos indicados nas árvores 1 e 2. (vide fig.271).

As árvores 5, 6 e 7 (figs.278,279,280) indicam *Oxypeltus* como o ramo mais basal, Na árvore 5 (fig.278) a monofilia da família é sustentada por antenas alongadas (8₁), ausência de carena lateral no protórax (30₂) e de célula anal na asa(41₂). Os demais integrantes formam um grupo monofilético com base na ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula (16₁), ârculo bem

definido (42₁) e ovipositor alongado (62₁). Igualmente formam-se dois grupos monofiléticos. Com a inversão da polaridade dos caracteres 30 e 41, presença de carena lateral no protórax e de célula anal na asa passam a constituir as sinapomorfias que determinam o parentesco de *Philus* com *Parandra*, *Anoplo₁derma* e Prioninae; o padrão de relacionamento e os caracteres que definem o parentesco e a monifilia de *Parandra*, *Anoplo₁derma* e Prioninae não sofrem alterações. O parentesco entre os integrantes do 2º grupo é estabelecido por: olhos com chanfro (5₁), antenas com pontuação e pilosidade (9₁), estipe maxilar desenvolvido (19₂), padrão da lígula (28₂), redução da sutura esterno-pleural (31₂) e padrão da inserção das lâminas no metendosternito (37₁). *Spondylis* constitui o elemento basal e corrobora-se o maior parentesco de *Distenia* com as demais subfamílias pelo submento projetado entre a base das maxilas (4₁), proendosternito sem projeções laterais esclerotinizadas (32₁), presença de placa estridulatória (35₁), pernas e tarsos alongados (49₁, 56₁) e padrão do ovipositor (65₁); este relacionamento de *Distenia* implica na reversão, neste táxon, dos caracteres 5, 31 e 49. O padrão de relacionamento entre Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae não sofre alterações.

Este resultado indica ainda: a ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula de Aseminae, Lamiinae e Cerambycinae (16₁) como perda secundária, não homóloga à que ocorre em *Philus*, *Anoplo₁derma*, *Parandra*, Prioninae e *Spondylis*; a presença dessas estruturas seria homóloga em *Distenia* e Lepturinae e homoplásica em *Oxypeltus*; a perda do ârculo em *Distenia* (42₀) seria secundária e independente da que ocorre em Prioninae.

Na árvore 6 (fig.279) observam-se as seguintes alterações com relação à 5: a monofilia da família é sustentada apenas por antenas alongadas (8_1); parentesco de *Philus* com o 2º grupo de subfamílias pela presença da placa estridulatória (35_1) e padrão do ovipositor (65_1); ausência de carena lateral no protórax e de célula anal na asa ($30_2, 41_2$) constituem sinapomorfias que corroboram a monofilia do grupo *Spondylis* +, ocorrendo homoplasticamente em *Oxypeltus*; em *Spondylis*, ausência de placa estridulatória e ovipositor com a região apical bifida esclerotizada e estilos laterais constituem, respectivamente, perda e reaquisição secundárias ($35_0, 65_0$).

A árvore 7 (fig.280), indica como sinapomorfias para todo o grupo: antenas alongadas (8_1), alvéolo antenal pouco afastado da inserção da mandíbula (6_1), pernas e tarsos curtos e subiguais ($49_0, 56_0$). O parentesco entre os demais integrantes da família estabelecido por ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula (16_1), ârculo distinto (42_1) e ovipositor alongado (62_1). *Philus* constitui o ramo basal com relação às demais subfamílias cujo parentesco é estabelecido novamente pelo padrão de inserção das lâminas no metendosternito (37_1). O padrão de relacionamento e os caracteres que estabelecem o parentesco e a monofilia dos demais grupos é semelhante ao das árvores anteriores.

Para cada uma das árvores acima relacionadas foram indicados três padrões de relacionamento entre os Cerambycinae:

-*Anoplomerus* e *Achryson* em politomia, como ramos basais; parentesco entre *Trachyderes* e *Rhopalophora* com base no desen-

volvimento da franja de pêlos na mandíbula e no desenvolvimento da lígula ($17_2, 29_2$); desenvolvimento secundário e independente do empódio em *Anoplomerus* e *Trachyderes* (fig. 272).

-*Achryson* como ramo basal; empódio desenvolvido (59_1 , reversão) estabelece o parentesco entre *Anoplomerus*, *Rhopalophora* e *Trachyderes*; os dois últimos indicados como grupos irmãos novamente pelos caracteres 17_2 e 29_2 , ocorrendo uma nova reversão do empódio em *Rhopalophora* (59_2) (fig. 291).

-*Rhopalophora* como ramo basal; presença de apódemas na base do ovipositor (66_1) estabelece o parentesco entre *Achryson*, *Anoplomerus* e *Trachyderes*; os dois últimos indicados como grupos irmãos pelo desenvolvimento secundário do empódio (59_1 , reversão); franja de pêlos na mandíbula e desenvolvimento da lígula, neste caso, constituem evoluções independentes em *Trachyderes* e *Rhopalophora* (fig. 273).

Pelos resultados obtidos com a opção Global Mulpars verifica-se que o padrão de relacionamento da maioria dos grupos não é alterado. Corrobora-se o parentesco entre *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae e o entre Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae. Aseminae, em todos os resultados é indicada como monofilética, constituindo o grupo irmão de Cerambycinae + Lamiinae. Mantém-se o relacionamento de *Distenia* com o grupo integrado por Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae e corrobora-se o parentesco de *Spondylis* com os integrantes do segundo grupo de subfamílias, constituindo um ramo basal.

Oxypeltus e *Philus* não têm seu parentesco definido. *Oxypeltus* é indicado em alguns resultados como o ramo mais basal da família, ou com parentesco com o segundo grupo de subfamílias; no primeiro caso podem ocorrer ou não alterações na polaridade de alguns caracteres (9, 30 e 41). A indefinição é maior no caso de *Philus*: indicado como o grupo mais primitivo de *Cerambycidae* (incluindo *Oxypeltus*), relacionado ao primeiro ou ao segundo grupo de subfamílias, ou em politomia, sem parentesco definido.

1.2.4 4^a Análise. 20 táxons e 64 caracteres

Considerando os resultados obtidos na análise com todos os caracteres ordenados excluindo *Oxypeltus* e *Distenia*, nos quais estabelece-se uma polifilia em *Aseminae* com base em caracteres bastante plásticos, realizamos análises excluindo os caracteres 49 e 56 referentes ao alongamento das pernas e tarsos, por apresentarem-se muito variáveis entre e dentro das subfamílias, com baixo Índice de Consistência.

Utilizamos as mesmas opções das análises anteriores (sem *Mulpars*), com *Hold*=5, incluindo e excluindo *Oxypeltus* e *Distenia* e com os caracteres ordenados.

A análise incluindo *Oxypeltus* e *Distenia* resultou em cinco árvores igualmente parcimoniosas, com 127 passos e Índice de Consistência de 74%.

Duas indicaram os mesmos resultados obtidos nas análises incluindo todos os caracteres ordenados (figs.271,272).

As árvores 3 e 4 (figs. 281, 282, respectivamente), mostram alterações no padrão de relacionamento entre os táxons do 2º grupo de subfamílias. Estas duas árvores têm em comum: a) monofilia da família embasada por antenas alongadas (8_1) e ovipositor alongado (62_1); b) formação de dois grupos monofiléticos na primeira dicotomia; c) a monofilia do grupo integrado por *Philus*, *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae estabelecida por mandíbulas sem mola e "prosteca" (16_1) e ârculo bem definido (42_1); d) o padrão de relacionamento entre os integrantes deste agrupamento e os caracteres que o determinam; e) constituição de um grupo monofilético integrado por Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae; f) Cerambycinae e Lamiinae como grupos irmãos.

Na árvore 3 (fig. 281), estabelece-se o parentesco entre *Spondylis* e o grupo formado por Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae, determinado por: olhos com chanfro (5_1), ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula (16_1), redução da sutura esterno-pleural (31_3) e ârculo distinto (41_2); isto implica, entretanto, em várias reversões em *Spondylis*, indicando como evoluções secundárias: submento não projetado entre as maxilas (4_0), proendosternito com projeções laterais esclerotinizadas (32_0), ausência de placa estridulatória (35_0) e ovipositor com as regiões apicais bifidas do hemisternito 9 esclerotinizadas, os estilos laterais (65_0). Este resultado indica, ainda, como reversões apomórficas em Lepturinae, a presença da mola e "prosteca" na mandíbula e da sutura esterno-pleural.

Na árvore 4 (fig. 282) observam-se alterações mais significativas com relação a *Spondylis* que passa a constituir o gru

po irmão de Aseminae + Cerambycinae-Lamiinae; o parentesco estabelecido pela ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula (16_1), redução da sutura esterno-pleural (31_3) e padrão do metendosternito (37_1). Este resultado implica em um número ainda maior de reversões em *Spondylis*. Em contrapartida o número de reversões em Lepturinae diminui e a presença de mola e de "prosteca" na mandíbula e da sutura esterno-pleural são indicadas como simplesiomorfias.

A árvore 5 mostra as mesmas alterações no padrão de relacionamento entre os Cerambycinae, já verificadas em resultados anteriores (fig.273).

Excluindo-se *Oxypeltus* e *Distenia*, obtivemos apenas uma árvore com 115 passos e Índice de Consistência de 80% (fig. 283). Comparando-se este resultado com o obtido na análise com todos os caracteres (fig.274) observa-se que a exclusão dos caracteres 49 e 56 determina um padrão de relacionamento diferente no 2º grupo de subfamílias.

Spondylis permanece como ramo basal e estabelece-se um grupo monofilético incluindo Lepturinae, Aseminae, Lamiinae e Cerambycinae com base em: submento projetado entre a base das maxilas (4_1 , com reversão em *Asemum*), olhos com chanfro mais acentuado e próximos do alvéolo antenal (5_2 , com reversão em *Asemum*), proendosternito sem projeções esclerotinizadas laterais (32_1), presença de placa estridulatória (35_1), redução da região apical do empódio (59_1), padrão do arco ventral do δ (60_1 , com reversão no ancestral de Cerambycinae e Lamiinae) e

ovipositor não esclerotizado, com estilos apicais (65₁). O parentesco entre Lepturinae, Lamiinae e Cerambycinae não é corroborado, e Lepturinae é indicado como grupo basal; nesta subfamília, presença de mola e de "prosteca" na mandíbula, presença de sutura esterno-pleural e o padrão do metendosternito (16₀, 31₂, 37₀) são indicados como reversões apomórficas. Estabelece-se a monofilia de Aseminae e o parentesco desta subfamília com Lamiinae e Cerambycinae. A monofilia de Aseminae embasada, como em análises anteriores, no pedicelo alongado e nas apófises do lobo médio fusionadas (10₁, 61₁). O parentesco entre Cerambycinae e Lamiinae é corroborado pelos mesmos caracteres já apontados nas análises anteriores.

1.2.5 5^a Análise. 18 táxons e 53 caracteres

Nesta análise deletamos caracteres cujas homologias podem ser questionáveis (caracteres 5, 18, 21, 26, 31, 41, 43, 45, 49, 56, 58 e 60) e excluímos *Oxypeltus* e *Distenia*.

As opções utilizadas foram as mesmas das análises anteriores e o caráter 59 (empódio) foi analisado como ordenado e não ordenado. As duas árvores resultantes (figs. 284, 285) apresentam igual número de passos (89) e de consistência (83,1%).

A monofilia de Cerambycidae é sustentada por antenas alongadas (8₁), ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula (16₁), ârculo distinto (42₁) e ovipositor alongado (62₁). A formação de dois grupos monofiléticos é corroborada.

O parentesco entre *Anoploderma*, *Parandra* e Prioninae é corroborado, verificando-se alterações no padrão de relacionamento entre os táxons. *Anoploderma* passa a constituir o ramo basal, estabelecendo-se o parentesco entre *Parandra* e Prioninae pelas sinapomorfias: cabeça prognata (1_0), lacínia reduzida a ausente (24_0) e ausência da veia S na asa membranosa (44_0); a inclinação da fronte é indicada como condição apomórfica em *Pyrodes*.

Presença de placa estridulatória (35_1) e padrão do ovipositor (65_1) estabelecem o parentesco de *Philus* com o segundo grupo de subfamílias, constituindo o ramo basal. *Spondylis* constitui o grupo irmão do grupo Lepturinae +, o parentesco estabelecido pela presença de pontuação e pilosidade nas antenas (9_1) estipe desenvolvido (19_2), lígula mais desenvolvida e não córnea (28_2), ausência de carena lateral no protórax (30_2) e padrão de inserção das lâminas no metendosternito (37_1); a análise indica a ausência de placa estridulatória e o padrão do ovipositor ($35_0, 65_0$) como evoluções secundárias em *Spondylis*.

A monofilia do grupo Lepturinae + é estabelecida pela projeção do submento entre a base das maxilas (4_1 , com reversão em *Asemum*), alvéolo antenal afastado da inserção da mandíbula (6_2 , com reversão em *Asemum*) e redução da sutura esternopleural (32_1).

Com o caráter 59 ordenado, estabelece-se o parentesco entre Aseminae, Lamiinae e Cerambycinae (fig. 284) pelo empódio reduzido (59_2 , com reversão em parte dos Cerambycinae); estas três

subfamílias formam uma politomia. Com o caráter 59 não ordenado, o estado 2 (empódio reduzido) é indicado como simplesiomórfico, estabelecendo-se uma politomia entre Lepturinae, Asemi - nae, Cerambycinae e Lamiinae; neste caso ocorrem três reversões independentes neste caráter.

A comparação dos vários Cladogramas (figs. 267 a 285) evidencia alguns pontos comuns: 1) a formação de dois grupos monofiléticos em Cerambycidae; 2) o parentesco entre *Anoploderma*, *Parandra* e Prioninae; 3) o parentesco de *Spondylis*, Asemi nae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae; neste grupo a maioria dos resultados indica *Spondylis* como ramo basal e o parentesco entre Aseminae, Lamiinae e Cerambycinae, as duas últimas como grupos irmãos; 4) o relacionamento de *Distenia* com o grupo integrado por Lepturinae, Aseminae, Lamiinae e Cerambycinae.

Os pontos mais questionáveis referem-se ao parentesco de *Oxypeltus* e *Philus* e à monofilia de Aseminae.

Verifica-se ainda que conforme seja o relacionamento de *Oxypeltus* (e em alguns casos o de *Distenia*), alguns caracteres têm sua polaridade invertida (9, 30, 41). O relacionamento desses dois táxons parece influir também nos caracteres referentes à presença de mola e "prosteca" na mandíbula e de árculo distinto na asa membranosa (16 e 42), assim como nas relações de parentesco de Lepturinae ou de Aseminae com Cerambycinae e Lamiinae.

2. LARVAS

2.1 Caracteres utilizados

Conforme exposto à página 45, Material e Métodos, item 2.4.3.2 - Larvas, apresentamos e comentamos aqui os caracteres formulados com base em Svâcha & Danilevsky acrescentando, quando possível, as considerações de Craighead e Duffy. Os caracteres foram fundamentados na descrição das famílias como propostas por Svâcha & Danilevsky (1987). É possível que, com as descrições das subfamílias, outros pudessem ser formulados ou os analisados no presente trabalho, melhor interpretados; entretanto não dispomos, no momento, do volume referente a Lamiinae e o referente a Lepturinae (1989) foi recebido quando o presente trabalho estava em fase de conclusão.

Os caracteres não estão ordenados numericamente de acordo com as regiões corporais e sim conforme a ordem de apresentação das famílias no trabalho de Svâcha & Danilevsky.

O resumo dos caracteres discutidos abaixo, encontra-se no Apêndice 5.

Gula (caráter 1)

A presença de gula é considerada sinapomórfica para os Cerambycidae. A gula está ausente em Chrysomelidae, Bruchidae, Curculionidae e na maioria dos Cucujoidea (Crowson, 1960). Svâcha & Danilevsky observam que a gula pode desenvolver-se independentemente muitas vezes nos Coleoptera e, por essa razão, a

evolução paralela dentro dos Cerambycidae não deve ser ignorada.

Craighead já havia apontado a ausência de gula em *Distenia* sugerindo que esta subfamília deveria constituir uma família distinta. Duffy não estudou larvas de *Distenia*, interpretando a ausência da gula apenas como "membrana protorácica ligada diretamente ao submento"; cita esta mesma característica para as larvas de *Cheloderus* e *Oxypeltus* (Oxypeltinae), sugerindo o relacionamento com *Distenia* com base neste caráter.

Ponte metatentorial (caráter 2)

Svâcha & Danilevsky comentam que a ponte metatentorial larga como ocorre em *Vesperus*, *Oxypeltus*, *Distenia* e *Migdolus*, poderia ser uma sinapomorfia reunindo estes grupos. Entretanto, ressaltam que o desenvolvimento dessa estrutura pode ser uma resposta independente à necessidade de uma maior rigidez do crânio e que este caráter ocorre também em outros grupos minadores de madeira como em Bostrichoidea e Curculionoidea.

Craighead também apontou o desenvolvimento do tentório em *Distenia*, talvez relacionado à ausência da gula. Não considerado por Duffy.

Pelas considerações de Svâcha & Danilevsky, ponte metatentorial estreita é a condição apomórfica.

Esclerito ventral (caráter 3)

O esclerito ventral como definido por Svâcha & Danilevsky

ky é formado pela quase fusão da gula e hipóstoma com o desaparecimento das linhas (suturas) gulares. Condição apomórfica presente em todos os Cerambycidae e particularmente evidente em Aseminae, Lepturinae, Necydalinae e Lamiinae.

A fusão da gula e do hipóstoma nos Cerambycidae (exceto *Distenia*) já havia sido apontada por Craighead, o qual ressaltava que na maioria das larvas de Coleoptera estas regiões são separadas.

Parede do crânio (caráter 4)

Caráter verificado por Svàcha & Danilevsky apenas nos grupos que, segundo estes autores, constituem a família Cerambycidae: "... the internal portion of the cranium behind the attachment of the dorsal retractors must be (and is) double-walled". Indicam este como um dos caracteres diagnósticos da família e ressaltam que a duplicação da cutícula do crânio ocorre muito raramente em Coleoptera.

Não referido por Craighead e Duffy.

Dobra esternelar (caráter 5)

A dobra esternelar no sentido de Svàcha & Danilevsky apresenta o mediobasisternum fundido ao esternelo; estas duas regiões foram denominadas de "sternellum" por Craighead e Duffy.

Caráter distinto do 50 referente à "dobra posnotal" de-

finida como: "... an anterior portion of mesonotum (...) separated from mesothorax and very closely associated with prothorax as a transverse fold behind posterior margin of pronotum."

A presença de dobra esternelar é considerada apomórfica, estando ausente em *Vesperus*, *Oxypeltus*, *Distenia* e *Migdolus*.

Abdômen: ampolas ambulacrais (caráter 6)

A presença de ampolas abdominais é apontada por todos os autores como um caráter apomórfico. Em *Migdolus* e *Oxypeltus*, as ampolas são pouco desenvolvidas e em *Vesperus* estão ausentes; não descartamos a possibilidade de que em *Migdolus* e *Vesperus* possa ter ocorrido, respectivamente, redução e perda secundária considerando os hábitos subterrâneos das larvas.

Cabeça: retração no interior do protórax (caráter 7)

Apenas *Vesperus* tem a cabeça totalmente exposta com os músculos retratores inseridos na região posterior do crânio, deixando a sutura coronária exposta. Nos demais táxons, os músculos inserem-se na base da fronte e a sutura coronária é ausente. Em *Oxypeltus* e *Migdolus* a cabeça é mais fortemente retraída e, no último, grande parte da região posterior da cabeça é cimentada à superfície interna do protórax. Essa condição, conforme Svâcha & Danilevsky, ocorre também em alguns Laminae.

Consideramos cabeça não retraída no interior do protórax como a condição plesiomórfica; retraída e fortemente retraída, os estados apomórficos.

Antenas retráteis (caráter 8)

Apenas em *Vesperus* as antenas não são retráteis. Craighead considera que em Prioninae e Cerambycinae as antenas são menos ou parcialmente retráteis. Duffy e Svâcha & Danilevsky (1987,1988) não fazem menção sobre antenas mais ou menos retráteis.

Antenas retráteis, com desenvolvimento da membrana basal, são consideradas como apomórficas.

Pernas: comprimento (caráter 9)

Pernas torácicas alongadas e com função locomotora estão presentes em *Vesperus*, *Migdolus* e em alguns Lepturinae, segundo Svâcha & Danilevsky. Craighead e Duffy apontam Lepturinae e Oxypeltinae como tendo as pernas mais desenvolvidas entre os Cerambycidae, sem comentar sobre sua função locomotora ou não.

Pernas reduzidas e sem função locomotora foram interpretadas como apomórficas.

Abdômen; regiões intersegmentares (caráter 10)

Segundo Svâcha & Danilevsky as regiões intersegmentares do abdômen podem ser: simples, a dorsal correspondendo à ventral (ocorre em *Vesperus*); complexas e mais ou menos desencontradas (ocorre em *Oxypeltus* e *Migdolus*); complexas, a dorsal si

tuada bem à frente da ventral (ocorre em *Distenia* e nos demais Cerambycidae). Segundo estes autores, a região intersegmentar dorsal situada à frente da ventral propiciaria uma maior habilidade para movimentos de retração e distensão do abdômen ("telescoping movements" - shortening and lengthening) e também de "encurvamento" do corpo, possibilitando o movimento da larva em galerias estreitas. É possível que em *Vesperus* esta situação não ocorra devido aos hábitos subterrâneos da larva.

Conforme interpretação de Svàcha & Danilevsky a condição apresentada por *Distenia* e Cerambycidae é o estado apomórfico extremo e a de *Vesperus*, o plesiomórfico.

Cabeça: pleurostoma e genas distintos do epicrânio (caráter 11)

Situação mais evidente nos Cerambycidae e interpretada aqui como apomórfica.

Pronoto: presença de sulcos laterais (caráter 12)

O pronoto é delimitado lateralmente por sulcos em Cerambycidae (exceto Lepturinae) e em *Distenia*. Condição aqui considerada como apomórfica.

Abdômen: presença de tubérculos ou discos pleurais (caráter 13)

Tubérculos ou discos pleurais ocorrem em Cerambycidae e

em *Distenia*; a presença foi considerada apomórfica.

Antenas: comprimento (caráter 14)

Antenas reduzidas foram consideradas apomórficas. Antenas mais alongadas ocorrem em *Vesperus*, *Migdolus* e *Oxypeltus*.

Mandíbulas: padrões (caráter 15)

Svâcha & Danilevsky definem três padrões de mandíbulas para os Cerambycidae (vide caracteres 44 e 45), não encontrados em *Vesperus*, *Oxypeltus* e *Migdolus*. Craighead e Duffy também consideraram estes três padrões.

A ocorrência de padrões diferenciados de mandíbulas nos Cerambycidae é considerada apomórfica.

Pernas: trocanter (caráter 16)

Oxypeltus e *Distenia* são os únicos que apresentam trocanter extremamente reduzido, condição interpretada como sinapomórfica.

Antenas: presença de anel esclerotinado na base (caráter 17)

A presença deste anel foi aqui interpretada como apomórfica; ausente apenas em *Vesperus* e *Oxypeltus*.

Clípeo: parcialmente unido à frente (caráter 18)

Caráter apomórfico, ocorre apenas em *Vesperus* que, pela descrição de Svâcha & Danilevsky, não apresenta também o epístoma: "Frons passing smoothly into clypeus, no epistoma, strengthened epistomal margin or even a distinct border line present."

Complexo lábio-maxilar conetado ao bordo anterior do presterno (caráter 19)

Condição interpretada como apomórfica e apresentada apenas por *Vesperus*. Svâcha & Danilevsky não esclarecem se esta situação é semelhante à dos demais táxons em que a gula está ausente.

Abdômen: segmentos 7-10 reduzidos e telescopados (caráter 20)

Caráter apomórfico, presente apenas em *Vesperus*.

Lígula reduzida (caráter 21)

Idem ao caráter anterior.

Cabeça: região posterior cimentada à superfície interna do protórax (caráter 22)

Condição apomórfica, presente em *Migdolus* podendo ocorrer em alguns Lamiinae. Segundo Svâcha & Danilevsky essa situa

ção estaria associada provavelmente à maior retração da cabeça no protórax.

Cabeça: forâmen occipital (caráter 23)

Svâcha & Danilevsky descrevem para *Migdolus*: "Hind part of occipital foramen (behind metatentorial bridge) pushed entirely on dorsal cranial face". Condição interpretada como apomórfica e que ocorre apenas em *Migdolus*.

Cabeça: metatentório hipertrofiado (caráter 24)

Condição apomórfica presente apenas em *Migdolus*.

Estomodéio: presença de um ramo ventral cego (caráter 25)

Idem ao caráter anterior. Conforme Svâcha & Danilevsky, o estomodéio de *Migdolus* tem aspecto muito característico "with a short blind ventral branch before leaving cranial cavity".

Pronoto: expandido para trás, com redução do mesonoto (caráter 26)

Condição apomórfica presente apenas em *Migdolus*.

Pernas anteriores: notavelmente desenvolvidas e deslocadas para frente (caráter 27)

Idem ao caráter anterior.

Abdômen: presença de pseudópodos nos segmentos 2-5 (caráter 28)

Idem ao caráter anterior. De acordo com Svâcha & Danilevsky os pseudópodos em *Migdolus* são constituídos na maior parte pela epipleura e também por parte da pleura e do lobo coxal. Os autores ressaltam: "Each pseudopod at its extremity (!) with rounded area of very fine cuticle with central pit - perhaps some structure homologous with Cerambycid pleural discs."

Protórax: regiões do prosterno ± inteiramente fusionadas (caráter 29)

A fusão de quase todas as regiões da parte ventral do protórax, condição apomórfica, ocorre em *Migdolus* e em *Oxypeltus* (caráter 30). Provavelmente estas fusões ocorrem de forma independente nestes dois táxons. Svâcha e Danilevsky citam para *Migdolus*: "Venter strongly modified, all parts ± fused..."; e para *Oxypeltus*: "... all sternal parts fused into one large anterior ± sclerotized plate (exact homologies unclear)."

Protórax: regiões do prosterno fusionadas em forma de placa esclerotizada (caráter 30)

Condição apomórfica, ocorre apenas em *Oxypeltus*. Vide comentários no caráter anterior.

Clípeo: fundido à frente e ao labro formando um "nasale"
(caráter 31)

Condição apomórfica, presente apenas em *Oxypeltus*. O clipeo e o labro são fortemente esclerotinizados, fusionados um ao outro e à frente. Característica assinalada também por Duffy.

Abdômen: região anterior com presença de intersegmentos
(caráter 32)

Distenia apresenta intersegmentos mais ou menos completos nos cinco primeiros segmentos abdominais. Condição interpretada como apomórfica.

Abdômen: 9º segmento muito alongado (caráter 33)

Condição apomórfica apresentada por *Distenia*. Duffy e Craighead consideraram o 9º segmento telescopado no 8º como a condição apomórfica e indicam o alongamento do 9º segmento em *Distenia*, *Parandra* e Prioninae como semelhantes. Svâcha & Danilevsky destacam apenas o alongamento que ocorre em *Distenia* (2x mais longo que largo); com relação à *Parandra* e Prioninae descrevem esse segmento apenas como mais longo que o 8º sem fazer distinção com relação às demais subfamílias.

Cabeça: forâmen occipital pôstero-dorsal (caráter 34)

Ocorre em *Distenia* e *Oxypeltus*. Duffy assinala forâmen

ventral para o último táxon. Consideramos a posição deslocada do forâmen como sinapomórfica para esses dois táxons.

Cabeça: forâmen occipital póstero-ventral (caráter 35)

Condição apomórfica, presente em *Vesperus*.

Cabeça: forâmen occipital dorsal (caráter 36)

Condição apomórfica, presente em *Migdolus*. Svàcha & Danilevsky não comentam se o deslocamento do forâmen occipital seria homólogo em *Oxypeltus*, *Distenia*, *Vesperus* e *Migdolus*. Por essa razão foram considerados como condições independentes (exceto para *Distenia* e *Oxypeltus*; vide caráter 34).

Abdômen: sexto esternito alargado e modificado (caráter 37)

Condição apomórfica presente em *Vesperus*. Svàcha & Danilevsky fazem apenas a seguinte observação: "Sixth sternum enlarged and modified (fig. 1B)."

Abdômen: segmentos 1-6 com espinhos (caráter 38)

Os segmentos abdominais 1-6 em *Vesperus* apresentam placas dorsais e ventrais com numerosas cerdas, algumas das quais modificadas em espinhos que, conforme Svàcha & Danilevsky, são basicamente diferentes dos de Cerambycidae; nestes os espinhos não teriam origem em cerdas, além de serem microscópicos.

Consideramos os espinhos como em *Vesperus*, como a condição apomórfica.

Cabeça: gula (caráter 39)

Gula longa, exposta e visível externamente é a condição apomórfica em Cerambycidae; ocorre em Cerambycinae, Apathophyseinae, Lepturinae, Necydalinae, Aseminae (incluindo *Spondylis*) e Lamiinae.

Através de um estudo minucioso e refinado, Svächa & Danilevsky estabeleceram novos conceitos para "forâmen occipital dividido e não dividido", redefinindo estruturas como a gula, o metatentório e outras e indicando Parandrinae e Prioninae como os mais primitivos nesses aspectos; Svächa *in* Svächa & Danilevsky assim se manifesta: "... I consider the Prioninae cranial type as the most primitive among the Cerambycidae (as presently defined) and the type with + internal metatentorial arms and distinct metatentorial pits as the derived one." Pelo estudo do metatentório e da gula este autor relaciona Cerambycinae ao grupo Aseminae-Lepturinae-Lamiinae, separando-a de Prioninae: "All transitional tentorial types can be found between the typical Cerambycine type and the Lepturine type with arms fully internal ... On the other hand not a single transition is known to me between the Prionine and Cerambycine types." Para maiores detalhes, vide Svächa & Danilevsky (1987: 12-14, 46-47).

Este caráter, assim como os dois seguintes, foi considerado apenas para Cerambycidae, na qual a gula está presente. *Vesperus*, *Oxypeltus*, *Distenia* e *Migdolus* receberam codificação NC.

Cabeça: metatentório (caráter 40)

Svâcha & Danilevsky consideram metatentório estreito e ligamentoso como a condição apomórfica em Cerambycidae. Em Parandrinae e Prioninae o metatentório é largo, rígido e esclerotinado.

Cabeça: posição do metatentório (caráter 41)

O metatentório pode ser largo e rígido situando-se no mesmo plano do hipóstoma, ou estreito e ligamentoso com duas condições: parcialmente oblíquo em relação ao hipóstoma e oblíquo, com os braços internos (neste caso, o forâmen occipital não é dividido pelos braços do metatentório). Conforme expresso por Svâcha (vide caráter 39), o metatentório como em *Parandra* e Prioninae seria o tipo plesiomórfico, as demais condições, apomórficas. Em Lepturinae, Necydalinae, Aseminae (incluindo *Spondylis*) e Lamiinae os braços do metatentório são internos e, como consequência, ocorre a presença de "metatentorial pits". Segundo Svâcha, os "metatentorial pits" podem ser bastante indistintos em alguns Aseminae e mais ou menos desenvolvidos em alguns Cerambycinae; assinala ainda que *Apatophysis* "... tends to develop metatentorial pits." Danilevsky *in* Svâcha & Danilevsky (1988) limita-se a descrever para Cerambycinae: "Gula always distinct ... Metatentorium medially narrow, ligamentous; lies in the plane of hipostoma (medial portion slightly sunken inside cranium), dividing occipital foramen in two portions. Metatentorines (=metatentorial pits) indistinct."

Conforme as considerações de Svâcha & Danilevsky, consideramos na seguinte seqüência: metatentório no mesmo plano do hipóstoma, condição plesiomórfica ---> metatentório parcialmente oblíquo ---> oblíquo, "metatentorial pits" presentes.

Antenas: padrão da sensila do 2º artigo (caráter 42)

Svâcha & Danilevsky citam a sensila principal do segundo artigo da antena achatada e elíptica ("main sensilla" flat, elliptical) como sinapomórfico para Parandrinae e Prioninae. Em 1988, à página 124, observam: "... the main antennal sensillum was regarded as distinctive between Prioninae and Parandrinae versus other Cerambycidae. The sensillum has now been found entirely flat in the Cerambycine genus *Icosium*". No momento, consideramos que possa ser uma homoplasia, assim como ocorre, provavelmente em *Vesperus*; Svâcha & Danilevsky não comentam se o tipo de sensila deste táxon seria homólogo ao de Prioninae e Parandrinae.

Mandíbulas: padrões (caráter 43)

Svâcha & Danilevsky definem três padrões de mandíbulas para os Cerambycidae. O padrão I característico de Lamiinae, ocorre também em *Distenia* e *Apatophysis*; o padrão II, apresentado por Parandrinae e Prioninae; e mandíbula "spoon like" ("gouge-like" de Craighead e Duffy), exclusiva de Cerambycinae e considerada como altamente especializada. Segundo aqueles autores, Lepturinae, Necydalinae e Aseminae podem apresen-

tar os padrões I e II com todas as formas de transição.

O padrão I, conforme Svãcha & Danilevsky é apomórfico em relação ao II; como Lepturinae, Necydalinae e Aseminae podem apresentar os dois padrões, com todas as formas de transição entre ambos, estabelecemos a seguinte codificação: padrão II, condição plesiomórfica (estado 1; ocorre em Parandrinae e Prioninae); padrões intermediários entre I e II (estado 2; presente em Aseminae, Necydalinae e Lepturinae); padrão I (estado 3; apresentado por Lamiinae e *Apatophysis*. Cerambycinae e *Distenia* receberam codificação NC.

Craighead e Duffy também reconheceram esses três padrões considerando que Aseminae e Lepturinae (incluindo *Necydalis*) apresentam mandíbulas semelhantes às de Prioninae e Parandrinae.

Mandíbulas: padrão "spoon-like" (=gouge-like) (caráter 44)

Autapomorfia de Cerambycinae. Nesta subfamília a mandíbula apresenta o bordo cortante na extremidade, arredondado como goiva. Todas as demais subfamílias apresentam mandíbula cuneiforme, com o ápice em ponte e a face cortante localizada no bordo interno.

Cabeça: metades epicraniais (caráter 45)

Entre os Cerambycidae, Lepturinae e Necydalinae apresentam as metades epicraniais fusionadas por curta extensão, condição plesiomórfica; em Parandrinae, Prioninae, Apatophyseinae,

Cerambycinae e Aseminae as metades epicraniais são fusionadas até além da fronte (estado apomórfico intermediário); em Lamiinae a fusão ocorre ao longo de todo o epicrânio, esta a condição apomórfica extrema.

Caráter considerado apenas para os Cerambycidae devido à diferença na constituição da parede do crânio (vide caráter 4).

Cabeça: forma (caráter 46)

Cabeça alongada com os lados subparalelos é exclusiva de Lamiinae, condição apomórfica. A semelhança entre o padrão de cabeça de Lamiinae e *Oxypeltus* como apontada por Duffy não foi considerada tendo em vista a natureza diversa da parede do crânio (vide caráter 4). Nas demais subfamílias a cabeça é mais larga que longa, os bordos laterais divergentes para a região posterior.

Epístoma: margem anterior denteada ou carenada e projetada sobre o clipeo (caráter 47)

Caráter exclusivo e apomórfico de Prioninae, já assinalado por Craighead e Duffy. Além disso, também a margem anterior da fronte projeta-se sobre o epístoma.

Epístoma: número de cerdas (caráter 48)

Cerambycinae é a única que apresenta apenas quatro cerdas no epístoma, condição apomórfica. De acordo com Duffy, Parandrinae e Prioninae apresentam seis cerdas; Aseminae, Leptu-

rinae e Lamiinae, mais de seis; Craighead assinala seis cerdas para Prioninae (incluindo *Parandra*) e Lamiinae, e seis ou mais para Aseminae e Lepturinae. Svãcha & Danilevsky citam apenas "six or more in the other subfamilies."; ressaltam, entretanto, que o par mediano de cerdas em Cerambycinae não teria sido per dido mas se deslocado para a região da frente.

Clípeo: estreito, não preenchendo o espaço entre a inserção das mandíbulas (caráter 49)

Clípeo estreito ocorre apenas em Cerambycinae, condição apomórfica, já assinalada por Craighead e Duffy.

Protórax: dobra posnotal (caráter 50)

A dobra posnotal, de acordo com Svãcha & Danilevsky, Duffy e Craighead, é formada por uma parte anterior do mesonoto que se associa intimamente ao protórax, estando presente em Prioninae, Cerambycinae e Apatophyseinae. Svãcha & Danilevsky esclarecem sobre Prioninae: "Mesonotum may be unmodified (...) or the posnotal fold may be developed (...) but never as distinct and as closely adjacent to prothorax as in Apatophyseinae and Cerambycinae."

Pelas considerações de Svãcha & Danilevsky, estabelecemos a ausência de dobra posnotal como condição plesiomórfica, com dois estados apomórficos: pouco desenvolvida e bem distinta.

Protórax: limites anterior e laterais do mediopresterno desenvolvidos secundariamente (caráter 51)

Condição apomórfica e exclusiva de Parandrinae.

Pernas torácicas: comprimento (caráter 52)

Pernas ausentes têm sido apontadas como característica das larvas de Lamiinae. Svâcha & Danilevsky (1988) descrevem para Cerambycinae: "Legs rather small ... originally 4-segmented (counted from trochanter), but all stages of reduction occur... Trochanter often indistinct, sometimes only tibiotarsus and praetarsus slightly visible, or legs vestigial, in form of an unsegmented papilla (*Xylotrechus*), or legs totally absent (*Molorchus*, *Nathrius*, most species of *Clytus*)." Craighead e Duffy também registraram pernas reduzidas a ausentes em Cerambycinae. Svâcha & Danilevsky assinalam que também em Prioninae pode ocorrer redução do trocânter e as pernas são curtas a muito curtas.

Neste trabalho consideramos pernas não reduzidas como a condição plesiomórfica com dois estados apomórficos: reduzidas e ausentes. É provável que ocorra redução independente das pernas nas diversas subfamílias e apenas Lamiinae possa ser caracterizada "in totum" por pernas ausentes.

Abdômen: tubérculos pleurais presentes (caráter 53)

Tubérculos pleurais estão presentes apenas em Lamiinae, condição apomórfica e registrada também por Craighead e Duffy.

Abdômen: discos pleurais presentes (caráter 54)

Ocorrem apenas em Prioninae e na maioria dos Cerambycinae. Não há indicação dos autores sobre a homologia destas estruturas. Neste trabalho consideramos a presença de discos pleurais como condição apomórfica e homóloga para as duas subfamílias.

Pernas: pretarso com cerdas (caráter 55)

Sinapomorfia de Lepturinae e Necydalinae; Duffy assinalou pela primeira vez a presença de cerdas no pretarso de Lepturinae.

Cabeça: carena poscondilar e processo subfossal (caráter 56)

Ocorrem em Prioninae e sua presença foi aqui considerada como apomórfica. Craighead e Duffy também assinalaram essas características.

Lábio e maxila: base fusionada e firmemente aderida à margem anterior do crânio (caráter 57)

Autapomorfia de Lamiinae. Craighead e Duffy também mencionam este caráter. Em Lamiinae as regiões basais do lábio e da maxila são quase totalmente fusionadas e firmemente aderidas à margem anterior do crânio (conforme Duffy, maxilas rígidas "only movable from stipes"). Nas demais subfamílias as peças basais são distintas e articuladas livremente à margem an

terior do crânio. Svâcha & Danilevsky assinalam para Aseminae: "... cardo very much reduced making the situation close to that of Lamiinae", não possibilitando, entretanto, saber se há uma relação entre o cardo fixo de Lamiinae e o reduzido de Asemi-nae; na descrição desta subfamília acrescentam: "Cardo moderately large to very small, yet the situation of Lamiinae (i.e. cardo completely reduced and the labio-maxillary base firmly attached by whole its width to the anterior cranial margin) never achieved."

Protórax: desenvolvimento secundário do limite entre epi-
pleura e lateropresterno (caráter 58)

Sinapomorfia de Parandrinae e Prioninae.

Protórax: fusões das regiões (caráter 59)

Este caráter e os quatro seguintes (60-63) referem-se às diversas fusões que ocorrem entre as regiões do protórax em Cerambycidae. De acordo com Svâcha & Danilevsky, em Lepturinae e Necydalinae não ocorrem fusões; em Apatophyseinae ocorre apenas a fusão do lateropresterno com a epipleura; esta mesma situação é encontrada em Parandrinae e Prioninae nas quais, entre tanto, desenvolve-se um limite secundário entre essas regiões (vide caráter 58); em Aseminae, alguns grupos não apresentam fusões, em outros a situação é semelhante à de Apatophyseinae e apenas nos Asemini verifica-se um maior número de fusões ("... laterobasisternum, sternellar fold and epimeron tend to fuse into one transverse fold, and there is also a distinct tenden-

cy of a posterior portion of epipleurum to fuse with this fold, which is the case in most Cerambycinae."). O maior número de fusões ocorre em Cerambycinae e particularmente em Lamiinae. Verifica-se que em alguns casos as fusões são semelhantes entre Aseminae-Cerambycinae, Aseminae-Lamiinae ou Cerambycinae-Lamiinae. Fica em aberto se essas fusões são homólogas ou ocorrem independentemente nas diversas subfamílias.

A codificação deste caráter obedece à seqüência correspondente ao número de regiões fusionadas: sem ou com poucas regiões fusionadas, condição plesiomórfica (0) ---> com algumas regiões fusionadas (1) ---> com várias regiões fusionadas (2) ---> com muitas fusões (3).

Protórax: epipleura e lateropresterno fusionados (caráter 60)

Condição apomórfica; ocorre em Aseminae, Apatophyseinae, Cerambycinae e Lamiinae.

Protórax: fusão da coxa, laterobasisterno, "sternellar fold" e epimero (caráter 61)

Estas regiões podem estar parcialmente fusionadas em alguns Aseminae (estado 1) e totalmente em Lamiinae (estado 2).

Protórax: fusão da coxa, laterobasisterno, "sternellar fold", epimero e região posterior da epipleura (caráter 62)

Ocorre fusão parcial em alguns Aseminae (estado 1); em Cerambycinae são totalmente fusionadas (estado 2).

Protórax: fusão da epipleura, laterobasisterno e episterno (caráter 63)

A fusão parcial ocorre em Cerambycinae (estado 1); a total, em Lamiinae (estado 2).

Protórax: desenvolvimento secundário do limite entre médio e lateropresterno (caráter 64)

Autapomorfia de Lamiinae.

Abdômen: sulcos laterais das ampolas dorsais (caráter 65)

Em Aseminae, Necydalinae e Lamiinae os sulcos laterais das ampolas dorsais do abdômen apresentam-se subdivididos. Sem indicação dos autores, esta condição é aqui considerada como apomórfica.

Labro: alongado e cordiforme (caráter 66)

Autapomorfia de Parandrinae.

2.2 Análises e Comentários

2.2.1 Análise com os dados de Craighead (1923)

A análise incluiu seis táxons e 26 caracteres (Apêndice 3) e foi processada com as opções: swap=Global, hold=1,opt=Far

ris; root=ancestor. Obtivemos uma árvore com 43 passos e Índice de Consistência de 74,4% (fig.286).

A monofilia da família é sustentada por: tentório estreito (1_1), metades epicraniais parcialmente fusionadas (5_1), antenas parcialmente retráteis (20_1) e pernas moderadamente alongadas (24_1).

Ocorre a formação de dois grupos monofiléticos. O primeiro, integrado por Prioninae e Cerambycinae com parentesco estabelecido pela presença da dobra posnotal (17_1) e de discos pleurais no abdômen (22_1).

Mandíbulas padrão "C" (11_1), maxilas e lábio conetados ao hipóstoma por toda a sua largura (13_1), forâmen occipital não dividido (18_1) e antenas totalmente retráteis (20_2) estabelecem a monofilia do segundo grupo integrado por *Distenia*, Asemi-nae, Lepturinae e Lamiinae. Entre os caracteres deve ser observado que: o 11 reverte no ancestral comum de Asemi-nae e Lepturinae (que apresentam o mesmo padrão de mandíbulas de Prioninae) e o 18 está ausente em *Distenia*. Tentório desenvolvido (1_0) e metades epicraniais fusionadas por curta extensão (5_0) são indicados como condições apomórficas para *Distenia*; a reversão do caráter 5 ocorre de forma independente neste táxon e em Lepturinae.

As sinapomorfias que estabelecem o parentesco entre Asemi-nae, Lepturinae e Lamiinae referem-se ao palpífero maxilar desenvolvido (14_1) e ao 9º segmento abdominal telescopado no 8º (23_1 , homoplasia com Cerambycinae). O relacionamento de Asemi-

nae e Lepturinae, estabelecido pelo padrão da mandíbula (9_1 , homoplasia com Prioninae), pela presença de espinhos caudais (25_1) e pela reversão do caráter 11 (vide comentários acima). Os dois caracteres que definem Lepturinae implicam em reversões: pernas desenvolvidas (24_0) e metades epicraniais fusionadas por curta extensão (5_0 , homoplasia com *Distenia*).

Cerambycinae e Lamiinae são os ramos com maior número de especializações (autapomorfias). A primeira é definida por clipeo estreito, presença de apenas quatro cerdas epistomais, padrão da mandíbula e do lobo maxilar, palpífero da maxila com processo suplementar, fusão do presterno e epipleura (homoplasia com Aseminae), 9º segmento abdominal telescopado (homoplasia com Aseminae, Lepturinae e Lamiinae) e pernas reduzidas. Lamiinae é definida pelo padrão da cabeça, metades epicraniais totalmente fusionadas, cardo e esclerito maxilar fusionados e fixos, pernas ausentes e presença de tubérculos pleurais.

2.2.2 Análise com os dados de Duffy (1953,1960)

A análise incluiu 8 táxons e 33 caracteres (Apêndice 4); as opções utilizadas foram as mesmas da análise anterior. Obtemos uma árvore com 52 passos e Índice de Consistência de 71,2% (fig.287).

O padrão de relacionamento das subfamílias é semelhante ao obtido com os dados de Craighead.

A monofilia de Cerambycidae é estabelecida por: pernas

curtas (20₁), ausência de urogonfos (24₁), coxas anteriores não fortemente transversas e contíguas (30₁) e antenas parcialmente retráteis (32₁).

Parandrinae, Prioninae e Cerambycinae constituem um grupo monofilético estabelecido pelas sinapomorfias: metades epicraniais parcialmente fusionadas (9₁, homoplasia com o ancestral comum de Aseminae e Lamiinae), presença de dobra posnotal (19₁) e palpífero da maxila com a margem externa arredondada e proeminente (26₁). Corroborar-se o parentesco entre Prioninae e Cerambycinae com base na presença de discos pleurais no abdômen (22₁).

O parentesco entre as demais subfamílias é estabelecido basicamente pelo caráter 25₁ (peças bucais aderidas ao hipóstoma por toda a sua largura), considerando que os demais não ocorrem em todas elas: hipóstoma encoberto (1₁) ocorre apenas em *Distenia Oxypeltus*; forâmen occipital não dividido (8₁) e antenas totalmente retráteis estão ausentes nesses dois táxons; tubérculos pleurais no abdômen (22₁) estão presentes apenas em Lepturinae e Lamiinae.

O parentesco entre Aseminae e Lepturinae não é corroborado nesta análise. Lepturinae constitui um ramo basal, refletindo a opinião de Duffy. O parentesco de Lepturinae, Aseminae e Lamiinae implica em várias reversões: presença de urogonfos (24₀) é indicado como sinapomórfico, ocorrendo uma nova reversão em Lamiinae; pernas alongadas (20₀) são indicadas como sinapomórficas para o grupo *Oxypeltus* +, revertendo novamente no ancestral comum a Aseminae-Lamiinae. Basicamente, o parentesco

entre Aseminae, Lepturinae e Lamiinae é sustentado apenas pelo palpífero maxilar desenvolvido (27₁) e antenas com redução do artigo III (16₁, em homoplasia com Prioninae). O parentesco de Aseminae e Lamiinae está baseado em caracteres que ocorrem em quase todas as subfamílias (exceto Disteniinae e Lepturinae): metades epicraniais parcialmente fusionadas e pernas curtas (9₁, 20₁).

Dois caracteres apontados por Duffy definem Lepturinae: presença de cerdas no unguículo e lígula desenvolvida, mais longa que o palpo labial (29₁, 31₁). Por este resultado, coxas anteriores fortemente transversas e contíguas (como ocorre também em Prioninae) são indicadas como apomórficas para esta subfamília (30₀).

Cerambycinae e Lamiinae são novamente apontadas como os ramos com maior número de especializações. A primeira é definida por: presença de quatro cerdas epistomais, clipeo estreito, mandíbula "gouge-like", lobo maxilar alargado e desenvolvido, pernas reduzidas, 9º segmento abdominal telescopado no 8º (homoplasia com Oxypeltinae, Aseminae, Lepturinae e Lamiinae) e área de articulação da maxila retraída (homoplasia com Aseminae). Lamiinae, por: metades epicraniais totalmente fusionadas, padrão da mandíbula (homoplasia com *Disteniinae*), cabeça alongada com os lados subparalelos (homoplasia com *Oxypeltus*), cardo e esclerito maxilar fusionados e fixos e pernas ausentes. Estes caracteres já indicados na análise anterior.

2.2.3 Análises com os dados de Svācha & Danilevsky (1987,1988)

As análises incluíram um total de 12 tãxons e 66 caracteres (Apêndice 5); as opções utilizadas foram as mesmas das análises com os dados de Craighead e Duffy, exceto Hold=5.

Realizamos análises incluindo e excluindo *Apatophysis* cujo adulto não estudamos.

Os resultados obtidos refletem em parte a hipótese de parentesco filogenético proposta por Svācha & Danilevsky (1987) (fig.298) para os Cerambycidae.

Na análise incluindo *Apatophysis* obtivemos duas árvores com 97 passos e Índice de Consistência de 84,5% (fig.288).

A monofilia de Cerambycidae *sensu* Svācha & Danilevsky é estabelecida pelas sinapomorfias: gula presente (1₁), ponte metentorial estreita (2₁), gula e hipóstoma parcialmente fusionados formando o esclerito ventral (3₁), duplicação da parede do crânio (4₁), dobra esternelar presente (5₁), pleurostoma e genas distintos do epicrânio (11₁) e metades epicraniais parcialmente fusionadas (45₁).

Ocorre a formação de dois grupos monofiléticos em Cerambycidae.

O primeiro agrupamento integrado por Parandrinae e Prioninae com parentesco estabelecido pelo padrão da sensila do segundo artigo antenal (42₁) e pelo desenvolvimento secundário do limite entre a epipleura e o lateropresterno no protórax (58₁).

O parentesco entre as demais subfamílias é estabelecido pela constituição da gula e do metatentório ($39_1, 40_1, 41_1$) como redefinidos por Svãcha & Danilevsky, e ainda pela fusão das regiões do protórax (60_1 , com reversão em Lepturinae); o padrão de mandíbula intermediário entre II e I (43_2 , codificação adotada para Aseminae, Lepturinae e Necydalinae) também indicado como sinapomórfico para todo o agrupamento.

Svãcha & Danilevsky sugerem um estreito relacionamento entre Cerambycinae + Apatophyseinae e entre Lepturinae + Necydalinae + Aseminae + Lamiinae, opinião confirmada pela análise. O parentesco entre as duas primeiras é estabelecido pela presença de dobra posnotal bem evidente (50_2 , vide comentários no caráter 50); o caráter 43_3 - mandíbulas padrão I - está ausente em Cerambycinae. O parentesco entre as outras quatro subfamílias é indicado pelo metatentório interno, oblíquo com relação ao hipóstoma e com presença de "metatentorial pits" (41_2), pelo esclerito ventral mais evidente (3_2) e pelos sulcos laterais das ampolas abdominais subdivididos (65_1 , com reversão em Lepturinae).

Craighead, Duffy e Svãcha & Danilevsky indicaram Necydalini como um grupo problemático e de "transição" entre Aseminae e Lepturinae; pela análise, entretanto, Necydalinae tem parentesco filogenético com Lepturinae, embora com base em reversões; a única sinapomorfia é a presença de cerdas no unguículo. Observa-se que Lepturinae é caracterizada por reversões (frequentes também nas análises com os adultos), o que justifica a opinião dos autores de considerarem esta subfamília como um ramo basal entre os Cerambycidae.

Svâcha & Danilevsky expressaram claramente suas dúvidas quanto ao padrão de relacionamento entre Lepturinae, Necydaliinae, Aseminae e Lamiinae (fig.298), com tendência a considerar Lamiinae mais relacionada a Aseminae. Nesta análise o parentesco entre estas subfamílias é estabelecido pelas fusões das regiões do protórax ($59_1, 61_1$); como comentado anteriormente, essas fusões podem ser independentes.

Este resultado confirma a exclusão de *Vesperus*, *Oxypeltus*, *Distenia* e *Migdolus* de Cerambycidae e *Distenia* como grupo irmão desta família. *Vesperus* não compartilha o ancestral comum aos demais grupos; como já observado, a ausência de muitas características na larva de *Vesperus* pode ser resultante de adaptações, considerando os hábitos subterrâneos das larvas. O mesmo aplica-se a *Migdolus*, forma das mais especializadas entre os Anoplodermatinae (Dias, 1981); as inúmeras especializações da larva confirmam a especialização do adulto; características como pernas desenvolvidas e com função locomotora, ampolas abdominais pouco desenvolvidas com desenvolvimento de pseudópodos podem ser resultado de adaptações secundárias aos hábitos subterrâneos; fica em aberto se a ausência de gula seria também uma perda secundária e teríamos a considerar a constituição da parede do crânio (vide caráter 4).

A segunda árvore apresenta apenas a seguinte alteração com relação à primeira: parentesco de *Migdolus* e *Oxypeltus* estabelecido pela cabeça fortemente retraída no interior do protórax (7_2); o mais provável, entretanto, é que a cabeça fortemente retraída no interior do protórax ocorra por paralelismo (vide caracteres 7 e 22).

Excluindo-se *Apatophysis* da análise (fig.289), observa-se: 1) o padrão de relacionamento entre *Vesperus*, *Oxypeltus*, *Migdolus*, *Distenia* e Cerambycidae permanece inalterado, assim como os caracteres ou estados dos caracteres que o determinam; 2) permanece a formação de dois grupos monofiléticos em Cerambycidae, corroborando-se o parentesco entre Parandrinae e Pri_oninae e entre Lepturinae, Necydalinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae; 3) ocorre uma alteração no padrão de relacionamento entre estas últimas subfamílias.

Estabelece-se o parentesco entre Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae com base nas fusões das regiões do protórax (59₁, 60₁, 61₁ e 62₁). Redução das pernas torácicas (52₁), maior número de fusões no protórax (59₂) e fusão da epipleura, laterobasisterno e episterno (63₁) determinam o parentesco de Cerambycinae e Lamiinae. Em Cerambycinae ocorre reversão nos caracteres referentes ao esclerito ventral (3₁), à posição do metatentório em relação ao hipóstoma (41₁); às fusões de regiões do protórax que ocorrem em Lamiinae e Aseminae (61₀) e aos sulcos laterais das ampolas abdominais não divididos (65₀). O parentesco entre Lepturinae e Necydalinae é estabelecido pela presença de cerdas no unguículo (55₁) e por metades epicraniais fusionadas por curta extensão (45₀, reversão); ausência de sulcos laterais delimitando o pronoto e sulcos laterais das ampolas abdominais não divididos são indicados novamente como condições apomórficas para Lepturinae (12₀, 65₀).

Este padrão de relacionamento está de acordo com a maioria dos resultados obtidos nas análises com os adultos.

Comparando-se os resultados obtidos nas análises com os dados de Craighead, Duffy e Svãcha e Danilevsky, observam-se co

mo pontos comuns, o parentesco entre Parandrinae e Prioninae (Craighead inclui *Parandra* nesta subfamília) e entre Aseminae, Lepturinae (incluindo Necydalini) e Lamiinae.

O relacionamento entre Aseminae, Lepturinae e Lamiinae entretanto, não fica estabelecido claramente. Na análise com os dados de Craighead o parentesco entre Aseminae e Lepturinae é sustentado por simplesiomorfias; nos resultados com os dados de Duffy o parentesco daquelas três subfamílias também é estabelecido por reversões e homoplasias. Os resultados com os dados de Svàcha & Danilevsky confirmam o parentesco entre Lepturinae, Necydalinae, Aseminae e Lamiinae devendo ser observado: 1) o número de reversões em Lepturinae; 2) o parentesco entre Aseminae e Lamiinae é estabelecido por fusões de regiões proto-rácicas que podem ocorrer de forma independente (vide caracteres 59 a 63); 3) o relacionamento de Apatophyseinae e Cerambycinae é sustentado apenas pela presença de dobra posnotal que pode ocorrer também em Prioninae; 4) excluindo-se *Apatophysis*, Cerambycinae passa a constituir o grupo irmão de Lamiinae, e Lepturinae o grupo irmão de Aseminae +. Apenas pela literatura não foi possível detetar caracteres que pudessem definir melhor o parentesco entre essas subfamílias ou para confirmar as afinidades apontadas pelos autores entre Aseminae-Lepturinae, Aseminae-Necydalinae-Lepturinae-Lamiinae e Aseminae-Lamiinae.

Svàcha & Danilevsky reconheceram caracteres consistentes para definir a monofilia de Cerambycidae e eliminaram a possibilidade de parentesco entre Cerambycinae e Prioninae; os caracteres que estabeleciam este parentesco (presença de dobra

posnotal e de discos pleurais no abdômen) são indicados como homoplasias, confirmando o comentário de Svâcha *in* Svâcha & Danilevsky (1987): "The occurrence of certain Prionine characters... in some Cerambycinae ... if homologous at all, may involve plesiomorphic characters."

Alguns caracteres utilizados por Craighead e/ou Duffy para definir as subfamílias ou o seu relacionamento não foram considerados ou foram redefinidos por Svâcha & Danilevsky. Julgamos oportuno mencionar:

Lábio e maxila articulados à margem anterior do hipóstoma por quase toda a sua largura

Craighead e Duffy citam este caráter para Aseminae, Lepturinae e Lamiinae. Svâcha & Danilevsky não utilizaram-no como distintivo entre as subfamílias. Para Prioninae descrevem: "Attachment of the labiomaxillary complex ... much wider than gula."; não há referência para Necydalinae; Apatophyseinae, Aseminae, Lepturinae e Lamiinae apresentam a condição descrita acima, enquanto em Cerambycinae e Parandrinae a área de articulação seria igual ou pouco mais larga que a gula.

Maxilas. Palpífero desenvolvido, dando a impressão que o lobo maxilar tem sua origem no mesmo

Característica assinalada por Craighead e Duffy para Aseminae, Lepturinae e Lamiinae; para Cerambycinae, Prioninae e Parandrinae mencionam palpífero reduzido, o lobo maxilar origi

nando-se no estipe. Svàcha & Danilevsky esclarecem: "When narrow and finger-like, the mala in ventral view makes the impression that it grows out exclusively from palpiger (all Lamiinae and Aseminae, most Lepturinae, certain groups of other subfamilies), but in dorsal view the line separating mala and palpiger always remains visible."

Maxilas. Palpífero com a margem externa arredondada e proeminente

Duffy utiliza este caráter para Parandrinae, Prioninae e Cerambycinae. Svàcha & Danilevsky não fazem menção ao mesmo.

Maxilas. Lobo maxilar aplanado e alargado para o ápice

Caráter apontado por Craighead e Duffy como exclusivo de Cerambycinae. Duffy salienta também que o lobo maxilar é esparsamente piloso e "curved upward apically" em direção à face ventral da mandíbula. Na descrição geral dos Cerambycidae, Svàcha & Danilevsky citam apenas: "Mala of various shapes from large triangular to slender and finger-like." Pelas descrições das subfamílias (sem considerar Lamiinae e Lepturinae pelas razões expostas anteriormente) é possível que este caráter seja realmente próprio de Cerambycinae. Em Parandrinae o lobo maxilar é descrito como estreito e subcilíndrico; em Prioninae, curto e triangular, mais raramente estreito e cilíndrico; em Necydaliinae, desenvolvido a relativamente estreito e densamente piloso; em Aseminae, cilíndrico; descrevem para Apatophyseinae, "mala" desenvolvida, a margem anterior oblíqua, com cerdas reco-

brindo as superfícies anterior e interna; caracterizam para Cerambycinae: "mala" subquadrada, frequentemente alargada na região anterior, a margem reta a arredondada e com pilosidade mais ou menos adensada.

Maxilas. Palpífero e primeiro artículo do palpo maxilar com processo suplementar

Também uma característica de Cerambycinae segundo Craig head. De acordo com Svàcha & Danilevsky, o processo do palpífero ocorre também em Apatophyseinae, alguns Aseminae e Prioninae e o processo do primeiro artículo do palpo não seria comum a todos os Cerambycinae.

Urogonfos

Craighead e Duffy indicam presença de urogonfos em Aseminae e Lepturinae (exceto Necydalini). De acordo com Svàcha & Danilevsky, essas estruturas não seriam homólogas; além disso, urogonfos constituem uma simplesiomorfia não indicando parentesco filogenético entre estas subfamílias. Estes autores descrevem: "Hind margin of ninth tergum occasionally with sclerotized structures collectively called the caudal armature. The latter may be paired or unpaired. Paired caudal armature (...) apparently homologous with the urogomphi of other Coleoptera larvae. The unpaired armature (mostly a single medial spine) may be either homologous with urogomphi (apparently in Lamiinae where fusing of the urogomphal spines may be demonstrated in some Parmena-larvae), or may represent a newly developed structure,

perhaps several times independently (probably the unpaired caudal spines of Lepturinae). Urogomphi may be either present or absent in the first instar larvae (present e.g. in *Saphanus*, Aseminae), the caudal spines of Lepturinae always absent from the first instars." Pelo exposto pode-se deduzir que os espinhos caudais se desenvolvem secundariamente em Lepturinae.

Epipleura protuberante em todos os segmentos abdominais

Esta condição é apontada por Duffy e Craighead para Lepturinae e Lamiinae. Segundo Svãcha & Danilevsky, ocorre na maioria dos Lepturinae, em alguns Necydalinae e apenas em alguns Lamiinae.

3. ADULTOS E LARVAS

3.1 Caracteres utilizados

Os caracteres dos adultos são os mesmos utilizados nas Análises dos Adultos (Apêndice 2). Entre os das larvas utilizamos os que foram formulados com base em Svãcha & Danilevsky (Apêndice 5) entre os quais selecionamos 29, desconsiderando as autapomorfias e aqueles cujas homologias não ficaram esclarecidas.

O caráter 86 (padrão das mandíbulas das larvas) teve sua codificação alterada nesta análise. Na Análise das Larvas utilizamos uma codificação intermediária para as mandíbulas das

larvas de Aseminae e Lepturinae (vide pág.143, caráter 43). Na descrição dos táxons de cada subfamília, Svâcha & Danilevsky citam mandíbulas padrão II para *Asemum*, *Spondylis*, *Necydalis* e *Leptura* e padrão I para *Atimia* e *Saphanus*; por essa razão, na presente análise, estes táxons receberam a codificação correspondente ao seu padrão de mandíbula.

O resumo dos caracteres utilizados encontra-se no Apêndice 6.

3.2 Análises e Comentários

3.2.1 1.^a Análise. 18 táxons e 45 caracteres

À exemplo do procedimento adotado nas análises dos adultos, nesta primeira análise incluímos, com referência a estes, apenas os caracteres que tiveram sua polaridade definida com alguma segurança por comparação com os grupos externos; excluímos também as autapomorfias. Trabalhamos com 45 caracteres, sendo 16 dos adultos e 29 das larvas.

As opções utilizadas foram: addseq=closest; swap= global; hold=1; opt=Farris; root=ancestor; caracteres ordenados . Obtivemos uma árvore com 96 passos e Índice de Consistência de 72,9% (fig.290).

A maioria dos caracteres que sustentam a monofilia do grupo são os das larvas: presença de ampolas abdominais (72₁), cabeça retraída no interior do protórax (73₁), antenas retra -

teis (74₁), pernas sem função locomotora (75₁) e regiões intersegmentares do abdômen complexas e mais ou menos desencontradas. São indicados como estados primitivos: forâmen occipital pósterodorsal (81₁) e trocânter muito reduzido (91₁) que ocorrem apenas em *Oxypeltus* e *Distenia*; metades epicraniais parcialmente fusionadas (88₁), caráter considerado apenas para os Cerambycidae *sensu* Svâcha & Danilevsky (*Distenia* e *Oxypeltus* receberam codificação NC para este caráter). Entre os caracteres dos adultos, antenas alongadas (8₁), protórax sem carena lateral (30₂) e ausência de célula anal na asa (41₂) corroboram a monofilia do grupo; nos dois últimos ocorre inversão da polaridade.

Oxypeltus constitui o grupo basal. Antenas com pilosidade e pontuação (9₁), ovipositor alongado (62₁), ampolas abdominais bem desenvolvidas (72₂), regiões intersegmentares do abdômen complexas e desencontradas (76₂), presença de sulcos laterais delimitando o pronoto (78₁) e antenas reduzidas com anel esclerotizado na base (79₁, 80₁) estabelecem o parentesco de *Distenia* com os demais grupos.

Cerambycidae sensu Svâcha & Danilevsky tem sua monofilia estabelecida por: caracteres dos adultos - ausência de mola e de prosteca na mandíbula e presença de ârculo distinto na asa (16₁, 42₁); caracteres das larvas - presença de gula (67₁), ponte metatentorial estreita (68₁), presença de esclerito ventral (69₁), de dobra esternelar (70₁), parede do crânio dupla (71₁) e genas e pleuróstoma distintos do epicrânio (77₁); forâmen occipital ventral e trocânter não reduzido (81₀, 91₀, reversões) são indicados como sinapomórficos para o grupo.

À exemplo dos resultados obtidos com os adultos, formam-se dois grupos monofiléticos em Cerambycidae. O parentesco entre Prioninae e *Parandra* é corroborado por caracteres dos adultos e das larvas. Neste resultado, antenas sem pilosidade (9_0), presença de carena lateral no protórax e de célula anal na asa ($30_1, 40_1$) constituem sinapomorfias para esses grupos, ocorrendo uma perda secundária da célula anal em *Parandra*.

O segundo grupo tem sua monofilia corroborada por caracteres dos adultos e das larvas; adultos - olhos com chandro (5_1) e redução da sutura esterno-pleural (31_3); larvas - gula alongada e exposta, esclerito ventral bem definido, metatentório estreito e ligamentoso e em posição oblíqua, e pronoto com fúscos ($69_2, 82_1, 83_1, 84_2, 94_1$). A análise indica como estados pleiomórficos: sutura esterno-pleural reduzida (31_3), esclerito ventral bem definido (69_2) e metatentório bem oblíquo (84_2); estes caracteres sofrem reversões em Lepturinae ($31_2, 94_0$) e em Cerambycinae ($69_1, 84_1$).

Spondylis constitui o ramo basal no segundo grupo; em que pese as características da larva serem iguais às da larva de *Asemum*, o parentesco entre ambos não é corroborado; caracteres dos adultos (alvéolo antenal afastado da inserção da mandíbula, 6_1 ; presença de placa estridulatória 35_1 e empódio reduzido, 59_2) parecem ter maior influência nas relações de parentesco entre estes dois táxons. Da mesma forma, caracteres dos adultos determinam uma polifilia em Aseminae e estabelecem o parentesco de *Atimia* e *Saphanus* com o grupo formado por Lamiinae e Cerambycinae; deve ser observado, entretanto, que aque

les dois tãxons receberam codificação NC para os caracteres 5 (padrão dos olhos) e 31 (sutura esterno-pleural); neste caso, a influência maior seria dos caracteres 6 (alvéolo antenal afastado da inserção das mandíbulas), 49 (pernas alongadas) e 86 (padrão da mandíbula da larva). Estes caracteres também determinam Lepturinae como um grupo mais apical, o que implica em um elevado número de reversões nos caracteres que sustentam a monofilia desta subfamília.

Cerambycinae constitui, como na análise dos adultos, o grupo irmão de Lamiinae; o parentesco corroborado por caracteres das larvas: pernas torácicas reduzidas (90₁) e maior número de fusões entre as regiões do protórax (94₂).

Observa-se por este resultado que alguns dos caracteres que determinam o parentesco de *Oxypeltus* e *Distenia* com o segundo grupo de subfamílias de Cerambycidae nas análises com os adultos, são aqui indicados como evoluções independentes (homoplasias): alvéolo antenal afastado da inserção da mandíbula (6₂), presença de placa estridulatória (35₁) e pernas posteriores bem alongadas (49₂). A mola e "prosteca" da mandíbula do adulto de Lepturinae (caráter 16) é indicada como não homóloga às de *Oxypeltus* e de *Distenia*. O posicionamento destes dois tãxons como ramos basais implicam na inversão da polaridade de alguns caracteres: ausência de pilosidade e pontuação nas antenas, presença de carena lateral no protórax e de célula anal na asa são, por este resultado, os estados apomórficos em Cerambycidae.

3.2.2 2ª Análise. 18 táxons e 95 caracteres

Incluídos todos os caracteres. As opções utilizadas foram as mesmas da análise anterior, com valores 1 e 5 para Hold.

Com Hold=1 obtivemos uma árvore com 176 passos e Índice de Consistência de 74,4% (fig.291).

Oxypeltus e *Distenia* constituem, como na primeira análise, os grupos basais e o maior parentesco de *Distenia* com as demais subfamílias é confirmado.

São indicados como ancestrais os seguintes caracteres : adultos - submento projetado entre a base das maxilas (4_1), antenas alongadas (8_1), ausência de carena lateral no protórax (30_2) e de célula anal na asa (41_2); o caráter 37_1 (padrão da inserção das lâminas no metendosternito) é indicado como simplesiomórfico, entretanto, vale lembrar que este caráter foi codificado como NC para *Oxypeltus*, *Distenia*, *Parandra* e *Prioninae* que constituem os ramos basais da árvore; larvas - ampolas abdominais pouco desenvolvidas (72_1), cabeça parcialmente retraída no protórax (73_1), antenas retráteis (74_1), pernas torácicas sem função locomotora (75_1), regiões intersegmentares do abdômen complexas e mais ou menos desencontradas (76_1); como na primeira análise, forâmen pósterodorsal, trocânter muito reduzido e metades epicraniais parcialmente fusionadas são indicados como primitivos. O parentesco de *Distenia* com as demais subfamílias é embasado pelos mesmos caracteres citados na análise anterior.

Os Cerambycidae *sensu* Svãcha & Danilevsky tem sua monofilia corroborada por: adultos - submento não projetado entre a base das maxilas (4₀; por este resultado teria ocorrido uma reversão no ancestral comum aos Cerambycidae, confirmando a decisão adotada quanto à polaridade deste caráter); ausência de mola e "prosteca" na mandíbula (16₁) e ârculo bem definido (42₁); larvas - presença de gula (67₁); ponte metatentorial estreita (68₁), esclerito ventral definido (69₁), crânio com parede dupla (70₁), dobra esternelar presente (71₁) e pleuróstoma e genas distintos do epicrânio (77₁); são indicados como sinapomorfias para Cerambycidae o forâmen occipital ventral e trocanter não reduzido (81₀, 91₀, reversões).

Na primeira dicotomia confirma-se a formação de dois grupos monofiléticos em Cerambycidae. O padrão de relacionamento no primeiro grupo não é alterado, ocorrendo, como na análise anterior, inversões na polaridade de alguns caracteres; ausência de pontuação e de pilosidade nas antenas (9₀), presença de carena lateral no protórax (30₁) e de célula anal na asa (41₁) constituem sinapomorfias que corroboram o parentesco entre *Parandha* e Prioninae.

O segundo grupo tem sua monofilia estabelecida por: adultos - olhos com chanfro (5₁), estipe maxilar desenvolvido (19₂), lígula não reduzida e córnea (28₂), sutura esterno-pleural reduzida (31₃); larvas - esclerito ventral bem definido (69₂), gula longa, exposta (82₁), metatentório estreito e ligamentoso (83₁) e em posição bem oblíqua (84₂) e ocorrência de algumas fusões nas regiões do protórax (94₁).

Como na análise anterior, caracteres dos adultos ($4_1, 5_2, 6_2, 49_1, 56_1$) acrescidos ao padrão da mandíbula das larvas (86_2) determinam uma origem polifilética para os Aseminae e o parentesco de *Atimia* e *Saphanus* com o grupo integrado por Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae; caracteres exclusivos dos adultos de Aseminae ($10_1, 61_1$) são indicados como simplesiomorfias. Este resultado indica empódio reduzido como o estado simplesiomórfico (59_2), ocorrendo reversões independentes em Lepturinae e em Cerambycinae.

O parentesco entre Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae é estabelecido apenas por reversões ($10_0, 21_0, 61_0$). Este padrão de relacionamento determina um elevado número de reversões em Lepturinae, como já indicado na análise anterior. O parentesco entre Cerambycinae e Lamiinae é corroborado e o padrão de relacionamento entre os Cerambycinae é o mesmo da análise anterior.

Confirma-se nesta análise que os caracteres que determinam o parentesco de *Oxypeltus* e *Distenia* com o segundo grupo de subfamílias de Cerambycidae nas análises com os adultos, constituem evoluções independentes ($4_2, 6_2, 32_1, 35_1, 49_2, 56_1, 65_1$).

Na análise com hold=5 observa-se uma alteração substancial no padrão de relacionamento. A árvore obtida (fig.292) tem maior número de passos (182) e o Índice de Consistência é menor (72%) do que a obtida com Hold=1.

As principais alterações ocorrem no segundo grupo de subfamílias. *Distenia* passa a constituir o ramo basal deste grupo; *Spondylis*, Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae

constituem um grupo monofilético com base quase que exclusivamente em caracteres dos adultos (5₂, 6₂, 31₂, 42₁, 59₁, 60₁); apenas um caráter da larva (69₂, esclerito ventral bem definido) corrobora a monofilia do grupo. Lepturinae constitui o grupo basal e estabelece-se o parentesco entre *Spondylis*, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae; nesta análise a redução da sutura esterno-pleural (31₃), o padrão de inserção das lâminas no metendoternito (37₁) e, entre os caracteres das larvas, a ocorrência de fusões no protórax (94₁) constituem sinapomorfias que, entre outras, estabelecem o parentesco entre essas quatro subfamílias. Estabelece-se o parentesco entre *Asemum* e *Spondylis*, devendo ser ressaltado que o mesmo está baseado unicamente em reversões. Aseminae constitui novamente um grupo polifilético; mantem-se o parentesco entre *Atimia*, *Saphanus*, Cerambycinae e Lamiinae e o parentesco entre as duas últimas é corroborado.

Embora este resultado concorde com a opinião de vários autores sobre a exclusão de *Oxypeltus* de Cerambycidae e sobre o parentesco de *Spondylis* e *Asemum*, observa-se que: 1) o parentesco entre estes dois táxons é estabelecido por caracteres em estados plesiomórficos: submento não projetado entre a base das maxilas (4₀), olhos com chanfro pouco manifesto e afastados do alvéolo antenal (5₁), este pouco afastado da inserção da mandíbula (6₁), pernas e tarsos curtos (49₀, 56₀); ainda, em *Spondylis*, teríamos que admitir inúmeras reversões, entre outras, ausência de placa estridulatória (35₀) e regiões apicais do hemisternito 9 esclerotinizadas, com estilos laterais (65₀); 2) *Distenia* estaria incluída entre os Cerambycidae sensu Svâ & Danilevsky, tendo-se que admitir, neste caso, a per-

da secundária das características larvais que sustentam a monofilia dessa subfamília (presença de gula e duplicação da parede do crânio, entre outras); 3) este resultado é menos parcimonioso que o obtido com hold=1.

3.2.3 3.^a Análise. 18 táxons e 93 caracteres

Deletados os caracteres 49 e 56, referentes ao alongamento das pernas e tarsos que apresentaram baixos índices de consistência e que, pelas inúmeras análises realizadas, podem ocorrer independentemente em diversas subfamílias.

As opções utilizadas foram as mesmas da 1.^a e 2.^a Análises, com Hold=1. Obtivemos uma árvore com 166 passos e Índice de Consistência de 76,5% (fig.293).

O padrão de relacionamento entre os ramos basais, assim como a distribuição dos caracteres que estabelecem o parentesco e a monofilia dos agrupamentos é semelhante ao obtido na 2.^a análise (fig.291).

Algumas alterações significativas ocorrem no segundo grupo de subfamílias. A monofilia deste grupo é corroborada pelos mesmos caracteres da 2.^a Análise e *Spondylis* é indicado, novamente, como o ramo basal. Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae e Laminae constituem um grupo monofilético definido por caracteres dos adultos: submento com projeção entre a base das maxilas (4_1 , com reversão em *Asemum*), olhos com chanfro mais acen

tuado e próximos do alvéolo antenal (5_2 , com reversão em *Aseminae*), alvéolo antenal afastado da inserção da mandíbula (6_2 , com reversão em *Asemum*), proendosternito sem projeções esclerotinizadas laterais (32_1), mesoscuto com placa estridulatória (35_1), redução da região apical do empódio (59_1), padrão do arco ventral do macho (60_1 , com reversão no ancestral de *Cerambycinae-Lamiinae*) e regiões apicais do hemisternito 9 não esclerotinizadas, os estilos apicais (65_1). Nesta parte do Cladograma ocorre uma alteração significativa no padrão de relacionamento: 1) *Lepturinae* constitui o grupo basal; 2) estabelece-se a monofilia de *Aseminae*, definida por pedicelo alongado (10_1), apófises basais do lobo médio fusionadas (61_1) e padrão dos olhos (5_1 , reversão); 3) estabelece-se o parentesco entre *Aseminae*, *Cerambycinae* e *Lamiinae*, as duas últimas confirmadas como grupos irmãos. Deve ser observado que aumenta o número de reversões em *Asemum* e os caracteres que definem o parentesco entre *Aseminae*, *Lamiinae* e *Cerambycinae*, sofrem reversões nesta última ($21_0, 59_1, 86_0$).

Este padrão de relacionamento confirma a hipótese formulada por Saalas (1936) (fig.299), exceto com relação a *Spondylis*. Da mesma forma, o padrão de relacionamento entre *Oxypeltus*, *Distenia* e *Cerambycidae*, confirma os resultados obtidos nas análises com as larvas e, em parte, a hipótese formulada por Svâcha & Danilevsky (1987) para esta família. Observa-se também que o posicionamento de *Oxypeltus* e *Distenia* como possíveis grupos irmãos de *Cerambycidae*, afeta a polaridade de alguns caracteres sem alterar o padrão de relacionamento entre os grupos.

3.2.4 4.^a Análise. 16 táxons e 88 caracteres

Excluídos *Distenia* e *Oxypeltus* e alguns dos caracteres dos adultos cuja homologia pode ser questionável ou aqueles em que os estados apomórficos podem ocorrer independentemente em integrantes de diferentes subfamílias: padrão dos olhos (5); padrão da gálea (21); redução da sutura esterno-pleural (31), redução da veia M (43), alongamento das pernas e tarsos (49, 56) e padrão do arco ventral do macho (60).

As opções utilizadas foram as mesmas da 3.^a Análise. Obtivemos uma árvore com 134 passos e Índice de Consistência de 83.6% (fig.294).

O padrão de relacionamento entre os Cerambycidae repete o obtido na 3.^a Análise, com alterações em alguns caracteres.

Neste resultado a monofilia da família é estabelecida por: caracteres dos adultos - antenas alongadas, ausência de mola e "prosteca" na mandíbula, ârculo distinto e ovipositor alongado ($8_1, 16_1, 42_1, 62_1$; o caráter 37_1 ocorre apenas em *Spondylis*, *Aseminae*, *Cerambycinae* e *Lamiinae*; *Parandra* e *Prioninae* receberam codificação NC para o mesmo); larvas - todos os incluídos na análise, exceto os que são próprios de *Oxypeltus* e *Distenia*, os que constituem sinapomorfias para agrupamentos dentro da família e as autapomorfias.

Antenas com pontuação e pilosidade (9_1), ausência de carena lateral no protórax (30_2) e de célula anal na asa (41_2), passam a constituir sinapomorfias que corroboram o parentesco

entre as subfamílias do segundo agrupamento. O padrão de relacionamento entre essas não é alterado. Corrobora-se o parentesco entre Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae com base na redução do empódio (59₂) e padrão das mandíbulas das larvas (86₂) e o relacionamento entre as duas últimas é embasado por caracteres larvais (90₁, pernas torácicas reduzidas; 94₂, maior número de fusões no protórax). Como já salientado nas análises anteriores, o empódio reverte em parte dos Cerambycinae e o padrão de mandíbulas definido através do caráter 86 não ocorre nesta subfamília, cujos integrantes receberam codificação NC para o mesmo.

Os resultados obtidos em todas as análises confirmam a exclusão de *Oxypeltus* e *Distenia* de Cerambycidae, a monofilia desta família (principalmente por caracteres das larvas) e a formação de dois grupos monofiléticos em Cerambycidae. Corrobora-se o parentesco entre *Parandra* e Prioninae e o entre *Spondylus*, Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae.

Os pontos controversos, como na análise com os caracteres dos adultos, referem-se à monofilia de Aseminae e ao relacionamento dos integrantes desta subfamília ou de Lepturinae com Cerambycinae e Lamiinae.

V. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

1. ADULTOS - Cladogramas 1 a 18 (figs. 267 a 285)

Os resultados obtidos nas análises dos adultos (finais e em quase todas as preliminares) evidenciam a formação de dois grupos monofiléticos em Cerambycidae: um constituído por *Parandra*, *Anoploderma*, *Stenodontes* e *Pyrodes*; o segundo integrado por *Spondylis*, Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae. Com relacionamento indefinido, *Oxypeltus*, *Distenia* e *Philus*, os dois primeiros, na maioria dos resultados, mais relacionados ao segundo grupo.

Nas diversas análises preliminares observamos que a inversão da polaridade de diversos caracteres que ora foram tratados como plesiomórficos, ora como apomórficos, não influenciou o padrão de relacionamento entre as subfamílias. Por exemplo, quando consideramos como condições apomórficas peças bucais (maxilas e lábio) desenvolvidas, protórax sem carena lateral, ovipositor não esclerotinado e com estilos apicais e metendosternito com lâminas, reforça-se o parentesco entre Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae; quando tratadas como plesiomorfias, corrobora-se o parentesco entre *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae. O acréscimo no número de caracteres, igualmente, não afetou a formação daqueles dois grupos de subfamílias e, até certo ponto, não auxiliou a elucidar o relacionamento entre as in-

tegrantes de cada agrupamento, aumentando, por outro lado, o número de homoplasias e reversões. Da mesma forma, o desdobramento de um caráter em vários, em muitos casos, contribuiu para reforçar ou estabelecer relações de parentesco com base em homoplasias; por exemplo, a utilização de vários caracteres para traduzir um padrão de maxilas, reforçou o relacionamento entre *Spondylis*, *Anoploderma* e *Parandra*; em algumas das análises preliminares estes táxons ficaram relacionados por caracteres que, na maioria, expressavam um padrão de mandíbulas. Verificamos que, em vários casos, esse tipo de desdobramento, elevando o número de caracteres relativos à uma mesma estrutura, pode influir no cômputo geral dos demais caracteres. Em outras palavras, dá-se indiretamente um peso maior a uma estrutura em detrimento de outras que, ao final, revelaram ser mais válidas para estabelecer o parentesco filogenético entre os grupos (Wiley, 1981; Pimentel e Riggins, 1987).

Através das diversas análises preliminares verificamos que apesar do acréscimo no número de caracteres utilizados e das diversas formas como foram analisados, os que se revelaram mais constantes na indicação do relacionamento filogenético e na definição das subfamílias foram relativamente poucos e repetiram-se a cada análise feita.

Entretanto, apesar de poucos, esbarramos em muitas dificuldades para o reconhecimento das homologias: 1) os caracteres, em grande parte, são bastante plásticos, variando entre e dentro das subfamílias; por exemplo, a sutura esterno-pleural pode estar presente ou ausente em Aseminae e Lepturinae indicando que

a ausência pode ocorrer independentemente dentro de cada subfamília; a ausência, portanto, pode não constituir uma sinapomorfia para Cerambycinae e Lamiinae; 2) outros caracteres, ao contrário, por serem invariáveis, não oferecem muitas informações para esclarecer o relacionamento entre as subfamílias integrantes de cada um dos agrupamentos ou dos táxons com posicionamento indefinido; por exemplo, presença de lâminas no metendosternito ou de placa estridulatória no mesoscuto ou ainda o padrão de ovipositor; 3) algumas estruturas são tão modificadas em um táxon, ou mesmo em uma subfamília, que inviabilizam estabelecer uma possível série de transformações; por exemplo, a terminália feminina de *Oxypeltus* e de Lamiinae, o metendosternito de *Distenia*, etc.

A formação de dois grupos monofiléticos está em concordância com a visão de vários autores (vide Revisão Bibliográfica) e particularmente com as opiniões de Crowson (1955) ao considerar "Prionids versus Cerambycids", incluindo entre os primeiros, Anoplodermatinae, Parandrinae e Prioninae, as quais, segundo este autor, formariam um grupo natural. Uma das maiores dificuldades encontradas durante o desenvolvimento deste trabalho foi a de tentar estabelecer uma série de transformações para os caracteres entre os dois agrupamentos; parece clara a lacuna existente entre ambos e as condições são, usualmente, presença e ausência (p.ex., ausência/presença de lâminas no metendosternito, de placa estridulatória no mesoscuto, de carena lateral no protórax) ou a ocorrência de padrões distintos (p.ex., padrão de ovipositor, padrão de maxilas e de lábio, padrão do proendosternito).

Neste aspecto concordamos com o expresso por Saalas (1936) para Prioninae e estendemos suas considerações para *Parandra* e *Anoploderma*: os dois grupos de subfamílias, embora originadas de um ancestral comum, parecem ter se desenvolvido em diferentes direções mantendo, num e noutro, características distintas. Este fato implicou, inclusive, em um razoável grau de dificuldade para estabelecer a polaridade dos caracteres. Svãcha & Danilevsky (1987) manifestaram ter encontrado a mesma dificuldade com relação às larvas. Também entre as subfamílias integrantes de cada um dos grupos parece que, a partir de um determinado padrão estrutural comum, ocorreram modificações independentes associadas ou não às necessidades adaptativas de cada ramo evolutivo.

O presente trabalho confirma o parentesco entre *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae, como já indicado ou sugerido por vários autores. Confirma também estes grupos como linhagens basais mas que desenvolveram inúmeras especializações, particularmente *Parandra* e *Anoploderma*.

Prioninae, como já destacado por todos os autores, constitui um grupo natural, com características bem definidas. Indicamos como sinapomorfias: padrão do sistema porífero das antenas; presença de espinhos ou crenulações nas margens laterais do protórax (figs. 118,119); braços laterais do metendosternito caracteristicamente curvados para a região ântero-dorsal do metatórax (fig.165); padrão de redução da venação alar com a Empusal

unida à la. Anal na base, sem ligar-se à Plical, esta com angulosidade manifesta na base (fig. 197); tíbias com modificações no ápice (particularmente em *Stenodontes*, fig. 211). Ainda questionável, a ausência de ârculo pode ser uma redução secundária em Prioninae, embora ocorra também em *Oxypeltus* e *Distenia*; a ausência da veia S pode ser uma condição apomórfica em *Stenodontes* e *Pyrodes*, não sendo, porém, sinapomórfica para a subfamília. Neste trabalho consideramos metendosternito sem lâminas como condição apomórfica e presença de célula anal como plesiomórfica, ao contrário de Galileo (1987a).

Contrariamente à opinião de Saalas (1936) que considerou *Parandra* não relacionada aos Prioninae pela venação alar, e da opinião de muitos autores que apontam Parandrinae como o grupo mais basal em Cerambycidae, a análise morfológica dos adultos confirma o seu parentesco com Prioninae, corroborando, em parte os resultados de trabalhos recentes sobre o cordão nervoso (Penteado-Dias, 1981, 1984) e sobre o tubo digestivo das larvas (Fonseca-Gessner, 1990). Embora alguns autores (p.ex., Crowson, 1955, Duffy, 1960, Svâcha & Danilevsky, 1987) postulem que *Parandra* possa ser um Prioninae derivado, os resultados obtidos neste trabalho não confirmam essa visão. As dificuldades para estabelecer o parentesco real de *Parandra* consistem na existência de um elevado número de autapomorfias (que não são úteis para estabelecer parentesco filogenético) ao lado de caracteres que ora apontam para um relacionamento com Prioninae, ora com Anoploderma. As modificações observadas em grande parte dos caracteres de *Parandra* são de tal sorte que impossibilitam interpretar se seriam estados derivados a partir dos observados em Prioninae: labro fu

sionado ao clípeo, redução da sutura esterno-pleural, tíbias modificadas no ápice e o ovipositor poderiam até ser assim interpretados. Em contrapartida, Saalas (1936) descarta a possibilidade da venação alar de *Parandra* ser derivada da de Prioninae e vice-versa, opinião que confirmamos neste trabalho; o metenosternito de *Parandra* (fig. 162) não nos parece ser derivado em relação ao de Prioninae, ao contrário, consideramos o desta subfamília como apomórfico; ainda, teríamos que considerar a carena lateral do protórax sem crenulações ou espinhos como uma perda secundária em *Parandra*. Em resumo, o adulto de *Parandra* não compartilha as sinapomorfias assinaladas acima para os adultos de Prioninae. Pela análise morfológica dos adultos, *Parandra* seria o grupo irmão de *Anoploderma*; este resultado não é corroborado pela análise morfológica das larvas (Svâcha & Danilevsky, 1987), pelo estudo do cordão nervoso (Penteado-Dias, 1981) e pelo estudo do tubo digestivo das larvas (Fonseca-Gessner, 1990), que indicam *Parandra* como mais relacionada a Prioninae. No presente trabalho, o parentesco entre *Parandra* e *Anoploderma* fundamenta-se no padrão das mandíbulas dos machos (figs. 56, 57), no padrão de redução da venação alar (figs. 195, 196) e nos tarsos não pseudotetrâmeros (figs. 212, 213). Deve ser observado, entretanto que: 1) esses caracteres, por serem adaptativos, podem ser resultado de paralelismo; alguns desses caracteres não estão presentes em todos os Anoplodermatinae (Dias, 1981) e a redução de veias, como observado em inúmeros grupos de Coleoptera, pode ocorrer de forma independente; de qualquer forma, a venação alar de *Parandra* é mais semelhante à de *Anoploderma* do que à de Prioninae; 2) *Parandra* e *Anoploderma* são formas muito modificadas o que dificultou o reconhecimento de uma seqüência de transfor-

mações de caracteres que possibilitasse a indicação de uma outra relação de parentesco; 3) Svãcha & Danilevsky (1987), Penteado-Dias (1981) e Fonseca-Gessner (1990) trabalharam com larvas de *Migdolus* (Penteado-Dias também com *Hipocephalus*) que apresenta um elevado número de especializações, assim como o adulto. É possível, portanto, que o estudo de outros Anoplodermatinae menos especializados (com caracteres pouco modificados) possa alterar o relacionamento aqui proposto. Na análise em que os caracteres acima mencionados foram deletados, mantém-se o parentesco de *Anoploderma* com Prioninae e *Parandra*, mas esta é indicada como grupo-irmão da segunda (fig. 284). No momento, podemos concluir que: *Parandra* e Prioninae são relacionados filogeneticamente; Parandrinae deve ser mantida como subfamília distinta de Prioninae; *Parandra* constitui um grupo basal, observando-se que enquanto os estudos do cordão nervoso (adultos e larvas) e do tubo digestivo das larvas indicam uma maior primitividade, a morfologia externa dos adultos indica um maior número de especializações que o observado em Prioninae; o parentesco entre *Anoploderma* e *Parandra* necessita ser melhor estudado. Indicamos como condições apomórficas para *Parandra*: cabeça prognata, antenas curtas atingindo apenas a base dos élitros e com sistema porífero em fossetas (fig. 35), labro fusionado ao clipeo (fig. 31), lábio com lígula muito alargada com a inserção dos palpos muito afastada (fig. 92), sutura esterno-pleural reduzida (fig. 117), tíbias com modificações no ápice (fig. 208) e ovipositor fortemente esclerotizado com as regiões apicais bifidas do hemisternito 9 aguçadas, providas de projeções dentiformes dorsais, os estilos muito reduzidos (figs. 255, 256).

A posição de *Anoplooderma* entre os Cerambycidae torna-se mais problemática após o estudo de Svâcha e Danilevsky (1987). Pelo estudo do adulto, *Anoplooderma* fica incluído em Cerambycidae, constituindo uma linhagem basal e, assim como *Parandra*, com um elevado número de especializações. Crowson (1955) relacionou Anoplodermatinae com Prioninae (via *Cantharocnemis*), com *Parandra* (via *Migdolus*) e com Philinae (via *Pathocerus*). Não encontramos sinapomorfias para justificar o parentesco entre *Anoplooderma* e Prioninae além daquelas que são comuns ao primeiro grupo de subfamílias. O relacionamento com *Parandra* já foi comentado acima, podendo ser acrescentado que em Parandrinae (Arigony, 1982) e em Anoplodermatinae (Dias, 1981) a célula anal está sempre ausente e o ârculo presente, ao contrário do que ocorre em Prioninae. Alguns caracteres podem indicar um relacionamento entre *Anoplooderma* e *Philus*: 1) redução dos esporões tibiais posteriores; 2) artículos basais dos palpos maxilares e labiais muito alongados (figs. 70, 71, 97, 99), caráter esporádico entre as espécies examinadas das demais subfamílias e que parece ser uma constante em Anoplodermatinae (Dias, 1981); 3) antenas sem pilosidade longa e recobertas por micropubescência, não observada em *Parandra* e em Prioninae. Talvez o estudo de espécies menos especializadas de Anoplodermatinae possam fornecer maiores informações sobre um possível parentesco com *Philus* como aventado por Crowson (l.c.). No presente trabalho indicamos como condições apomórficas para *Anoplooderma*: labro retraído sob o clipeo (fig. 32), tíbias modificadas no ápice (fig. 209), tarsos tão ou mais longos que as tíbias e regiões apicais bífidas do hemisternito 9 munidas com projeções dentiformes laterais, os estilos muito reduzidos (fig. 254).

Embora não tenha sido possível definir com exatidão o parentesco entre *Anoploderma*, *Parandra* e Prioninae, parece claro que estas subfamílias são mais relacionadas entre si do que com qualquer uma das demais. A questão principal nesse relacionamento reside na correta interpretação de quais caracteres são apomórficos e suas homologias. Os caracteres que, ao longo de todo o estudo, se mantiveram constantes na indicação do parentesco dessas quatro subfamílias referem-se à redução da gálea, ao labro córneo e pouco desenvolvido, à ausência de lâminas no metenosternito e à redução ou ausência da veia S. Observa-se portanto, que quase todos os caracteres dizem respeito a reduções e estas podem ter sido independentes.

O estudo de *Philus* revelou ser este táxon um dos menos especializados entre os Cerambycidae examinados. Como exposto na revisão bibliográfica, Philinae é considerada como basal e freqüentemente relacionada à Prioninae ou a Anoplodermatinae ; Crowson (1960) sugere a derivação dos dois grupos de subfamílias de um ancestral tipo *Philus*, o relacionamento com o segundo grupo, provavelmente, via Lepturinae. Os resultados das análises refletem essas controvérsias indicando *Philus* relacionado ora ao primeiro grupo de subfamílias, ora ao segundo, ou (mais freqüentemente) em politomia ou, ainda, como o ramo mais basal da família. Observa-se que o parentesco de *Philus* com o primeiro grupo de subfamílias é influenciado, em muitos casos, pela posição de *Oxypeltus* ou deste e de *Distenia*; nos resultados em que estes táxons são indicados como os ramos basais, implicando

na inversão da polaridade de alguns caracteres, estabelece-se o parentesco de *Philus* com o primeiro grupo de subfamílias pela ausência de pilosidade nas antenas e presença da carena lateral do protórax e de célula anal na asa (figs. 268, 269, 278); em outros, nos quais *Oxypeltus* e *Distenia* são indicados como mais relacionados ao grupo Lepturinae +, o parentesco de *Philus* com o primeiro grupo de subfamílias é determinado pela ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula e presença de ârculo na asa membranosa, implicando na admissão de uma evolução independente desses caracteres para os dois grupos de subfamílias (figs. 267, 272, 281, 282); nos demais resultados *Philus* fica em politomia ou tem seu parentesco com o segundo grupo de subfamílias determinado pela presença de placa estridulatória e padrão do ovipositor (figs. 270, 276, 279, 284). Em nenhum resultado foi indicado o parentesco de *Philus* e *Anoploderma*. Se a polaridade dos caracteres como assumida neste trabalho for correta, julgamos que *Philus* tenha maior parentesco filogenético com o segundo grupo de subfamílias: 1) por não compartilhar de nenhuma das sinapomorfias que estabelecem o parentesco entre *Anoploderma*, *Parandra* e Prioninae; *Philus* apresenta labro desenvolvido, articulado e não esclerotizado, gálea e lacínia não reduzidas (fig. 70), metendosternito com lâminas (figs. 166, 167) e a venação alar pode ser indicada como a mais plesiomórfica entre os Cerambycidae estudados (fig. 198); o relacionamento com Prioninae, como postulado por alguns autores, não é justificado por sinapomorfias; 2) por compartilhar duas sinapomorfias com o segundo grupo, a saber, presença de placa estribulatória no mesoscuto (fig. 147) e padrão de ovipositor. No nosso entender estes dois caracteres são estruturalmente mais complexos do que os que *Phi*

lus tem em comum com *Anoploderma* (redução dos esporões tibiais posteriores e alongamento dos artículos basais dos palpos maxilares e labiais). Aceita esta hipótese, *Philus* seria o ramo basal do segundo grupo de subfamílias, embora com afinidades incertas; o padrão do empódio e da posição das lâminas do metendosternito com relação aos braços laterais sugerem uma afinidade com Lepturinae (figs. 188, 189, 228, 232, 233); entretanto o possível relacionamento de *Philus* com esta subfamília necessita ser melhor estudado.

O relacionamento filogenético de *Spondylis* ainda é problemático. Seu parentesco com o segundo grupo de subfamílias parece-nos bem estabelecido, embora com afinidades incertas, pelo menos a nível do adulto. As dificuldades para definir as relações de parentesco de *Spondylis* são as mesmas já apontadas para *Parandra* e *Anoploderma*: caracteres em estados plesiomórficos ao lado de um grande número de autapomorfias. Os resultados obtidos nas análises com os caracteres dos adultos não corroboram o parentesco entre *Spondylis* e *Aseum*, como postulado pelos autores que trabalharam as larvas e que incluíram *Spondylis* em *Aseminae* (Duffy, 1953; Svãcha & Danilevsky, 1987). A nível do adulto, os caracteres que *Spondylis* apresenta em comum com *Aseum* são simplesiomórficos: olhos verticais com pequeno chanfro e afastados do alvéolo antenal (figs. 6, 18); submento não projetado entre a base das maxilas (fig. 5); venação alar desenvolvida; pernas e tarsos curtos. Além disso, *Spondylis* não compartilha as sinapomorfias definidas no presente trabalho para

Aseminae. Caracteres como a lígula esclerotizada mas com lobos laterais (figs. 101,102), ausência de lacínia e redução da gálea (fig. 69) e o encurtamento das antenas podem até ser interpretados como estados derivados a partir dos observados em *Asemum*. Aceitando-se esta hipótese e assumindo-se o parentesco entre *Spondylis* e *Asemum* com base nas larvas, teríamos ainda que admitir reversões e/ou paralelismos com relação à ausência de placa estridulatória (fig. 146), padrão do ovipositor (fig. 251), desenvolvimento do empódio (fig. 229), desenvolvimento e esclerotização do proendosternito (fig. 131) e ao alvéolo antenal situado próximo à inserção da mandíbula (fig. 6). A grande maioria dos resultados indica *Spondylis* como o ramo basal do segundo grupo de subfamílias (figs. 268,269,271,275,277,278, 280, 283, 284) ou constituindo o grupo irmão de Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae (figs.276,281). Nos resultados em que *Spondylis* é indicado como grupo-irmão de *Asemum* ou de Aseminae + Cerambycinae-Lamiinae, constata-se um grande número de reversões (figs. 267,282). Deve ser observado, entretanto, que nos Cladogramas 14 e 15 (figs. 281,282), que apresentam igual parcimônia, *Spondylis* constitui ou o ramo basal ao grupo integrado por Lepturinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae ou o grupo irmão de Aseminae + Cerambycinae-Lamiinae. Acreditamos que a hipótese de parentesco entre *Spondylis* e *Asemum* não deve ser descartada, merecendo novos estudos considerando, além da semelhança morfológica das larvas: 1) a distribuição geográfica de *Asemum* e *Spondylis*, restrita à Região Holártica; 2) o desenvolvimento das larvas de ambos em Coníferas; 3) os estudos sobre o tubo digestivo das larvas que apontam algumas semelhanças entre estes dois táxons (Schmetschek,1929; Schoman,1937; Buchner,1953; Riba

e Chararas, 1976). Acreditamos que a aparente semelhança de *Spondylis* e *Anoploclerema* seja resultado de paralelismo, considerando que o primeiro não compartilha as sinapomorfias que definem o parentesco entre Prioninae, *Parandra* e *Anoploclerema*, bem como as definidas para este último. Com relação às características apontadas por Linsley (1962), para Spondylinae, alguns esclarecimentos se fazem necessários. Nos exemplares por nós estudados, a veia $2A_2$ está presente, em situação similar à de *Asemum*; Saalas (1936) chamou a atenção para a grande variabilidade que pode ocorrer neste setor da asa em *Spondylis*, em alguns casos com redução da $2A_2$; este autor figura as asas de *S. buprestoides* e de *S. upiformis*, respectivamente com e sem a veia $2A_2$. Com referência aos tarsos, parece-nos que *Spondylis* tem uma condição mais próxima à dos pseudotetrâmeros; o tarsômero III é bilobado (embora não tão evidentemente como em Prioninae, Cerambycinae ou Lamiinae) e o IV, apesar de parcialmente visível, é reduzido e em parte oculto entre os lobos do III (figs. 214, 215); além disso os tarsômeros são munidos de escovas, que podem ser reduzidas no I, mas evidentes nos II-III e com nítida faixa glabra. O tarsômero III em *Asemum* também não é profundamente bilobado e os lobos são pouco expandidos. De qualquer forma, a condição dos tarsos em *Spondylis* é totalmente diversa da observada em *Parandra* e *Anoploclerema* com o III inteiro e o IV totalmente exposto (figs. 212, 213).

Aseminae constitui um grupo de difícil definição e sua monofilia é questionável. A condição de grupo pouco especializado é corroborada pelo presente estudo, pelo menos com relação a *Asemum*. As únicas sinapomorfias que foram possíveis reconhe-

cer no presente estudo referem-se ao pedicelo alongado (fig. 36) e ao lobo médio com as apófises basais fusionadas (fig. 242); estes caracteres necessitam ser confirmados por um estudo mais abrangente da subfamília. Pedicelo alongado ocorre em alguns Cerambycinae (p.ex., *Opsimus*, *Callidium*, *Eumichtus*) e não é muito evidente em *Atimia* e *Saphanus*; lobo médio com apófises fusionadas foi observado também em *Distenia* (fig.244) e assinalado para alguns Lepturinae por Ehara (1954). Na literatura (p. ex., Linsley,1939,1962a; Crowson,1955) observa-se que Aseminae é definida por simplesiomorfias ou pela ausência de caracteres que ocorrem em outras subfamílias; a inclusão de espécies em Aseminae com base em caracteres plesiomórficos dos adultos, assim como pela presença de urogonfos nas larvas pode ter resultado na formação de um agrupamento artificial. *Atimia* e *Saphanus* apresentam vários caracteres em estados mais apomórficos (e que ocorrem também em outras subfamílias) como, por exemplo, submento projetado entre a base das maxilas, fronte mais alongada com o alvéolo antenal afastado da inserção da mandíbula (figs. 19, 20), olhos chanfrados e próximos ao alvéolo antenal, sutura esterno-pleural ausente, pernas e tarsos alongados, os quais determinam, ao nível deste estudo, uma polifilia em Aseminae. Além disso, ambos apresentam a cabeça constrita na região posterior (fig. 11), antenas mais alongadas e artícuo basal dos palpos maxilares reduzidos (figs. 75, 76); *Saphanus* tem lígula desenvolvida e bilobada (fig. 107) e em *Atimia* os olhos têm condição semelhante à de Lamiinae (fig. 20); em contrapartida, *Saphanus* (Saalas,1936) e também alguns Atimiini (Linsley,1939) podem apresentar célula anal na asa o que não ocorre em *Asemum*, e o padrão

do metendosternito (figs. 171,173) parece-nos mais primitivo que o deste táxon; com relação às larvas, enquanto *Asemum* (e também *Spondylis*) apresenta padrão de mandíbula semelhante ao de Prioninae e *Parandra*, *Atímia* e *Saphanus* têm o mesmo padrão de Lamiinae (Svâcha & Danilevsky, 1987). Abstemo-nos, no momento, de confirmar Aseminae como polifilética, porque: 1) alguns dos caracteres que determinam este fato, podem evoluir independentemente em outras subfamílias como, por exemplo, chanfradura ocular, antenas mais ou menos alongadas, pernas e tarsos alongados; deve ser observado que nas análises em que apenas os caracteres referentes ao alongamento das pernas e tarsos foram deletados, estabelece-se a monofilia de Aseminae (figs. 281,282,283), assim como nas análises com a opção Global Mulpars (figs. 277,278, 279, 280); 2) julgamos prematura esta decisão por termos estudado apenas três representantes desta subfamília; 3) a condição de grupo polifilético ou monofilético parece ser influenciada pelo posicionamento de *Oxypeltus* e *Distenia*; nas análises em que estes táxons foram excluídos ou indicados como não relacionados ao segundo grupo de subfamílias, estabelece-se a polifilia em Aseminae (figs. 268,269,274); 4) é possível que um estudo mais detalhado e abrangendo toda a subfamília revele sinapomorfias que possibilitem comprovar a monofilia de Aseminae a exemplo do que foi possível obter para Cerambycinae.

Ao contrário de Aseminae, as espécies estudadas de Lepturinae constituem um grupo monofilético, resultado obtido em todas as análises, exceto o do Cladograma 1 (fig. 267) (vide comentários em Resultados-Análises e Comentários). Os caracteres que sustentam a monofilia de Lepturinae referem-se a especializa-

ções nas peças bucais: mandíbula com franja de pêlos no bordo interno (figs.50,51) (ao contrário do citado por Linsley & Chemsak,1972, *Desmocerus* também apresenta franja de pêlos embora menos desenvolvida do que em *Leptura* e *Necydalis*); gálea alongada e com abundante pilosidade apical (fig.77); lígula desenvolvida, bilobada, com a pilosidade da face interna organizada em faixas laterais (figs.108,109). Ainda questionáveis, presença de mola desenvolvida e de "prosteca" na mandíbula (figs.50,51), o padrão do empódio (figs.232,233), do metendosternito (figs.189,190) e do arco ventral do macho (fig.240), podem vir a ser confirmados como sinapomórficos para esta subfamília. Os resultados obtidos neste trabalho confirmam a tendência mais ou menos generalizada entre os autores recentes de considerar Lepturinae como um grupo basal com especializações adaptativas aos hábitos diurnos e à coleta de pólen. Essa condição é mais evidente em *Leptura* e *Necydalis* que apresentam gálea, lígula e a franja de pêlos da mandíbula mais desenvolvidas que em *Desmocerus*, aliadas à outras especializações como: fronte alongada (fig.21); cabeça mais ou menos rostrada, fortemente constricta e estreitada na região posterior (fig. 10) o que, segundo vários autores, confere maior mobilidade à mesma; pernas e tarsos posteriores muito alongados, com quase o dobro do comprimento dos anteriores; desenvolvimento dos esporões tibiais posteriores; alongamento notável do primeiro metatarsômero com conseqüente redução da escova tarsal e metatarsômero III com lobos reduzidos e entalhado ou chanfrado no bordo apical (não tipicamente bilobado) (figs. 216,217,218), condições observadas também em *Encyclops*. Ao lado dessas especializações a venação alar em Lepturinae é bem desenvolvida (fig.199) (conforme Saalas,1936, os grupos basais ainda apresentam célula anal), os olhos têm padrão pouco especiali

zado (fig. 21), a sutura esterno-pleural está presente em *Leptura* (fig. 120) e *Necydalis* e o empódio é desenvolvido e, nestes dois táxons, com várias cerdas (figs. 232,233) (ao contrário do citado por Linsley & Chemsak, 1972). Embora os resultados obtidos neste trabalho confirmem Lepturinae como um grupo monofilético, julgamos que a definição dos grupos dentro da subfamília deva ser melhor estudada. *Necydalis*, apontada aqui como grupo irmão de *Leptura*, diverge em três caracteres básicos e que constituem sinapomorfias para Cerambycinae: mesoscuto sem apódema interno (fig. 153), presença de apódemas na base do oviduto e braços laterais do metendosternito mais curtos que as lâminas (figs. 260,190).

Cerambycinae que constituiu de início o foco principal do presente trabalho e a mais ampla e minuciosamente estudada, também é indicada como monofilética, em que pese a enorme variabilidade dos caracteres avaliados. A monofilia de Cerambycinae é indicada em todos os resultados, inclusive nas análises preliminares, exceto na análise preliminar com 186 caracteres e 26 táxons (fig. 303) na qual *Torneutes* fica excluído. As sinapomorfias reconhecidas no presente trabalho e que estabelecem a monofilia de Cerambycinae, a nível do adulto, são: gálea capitada, mais expandida na região apical em direção ao palpo maxilar (fig. 80); mesoscuto sem apódema interno (fig. 157); padrão do metendosternito com lâminas alongadas, cilíndricas e afastadas por chanfro mediano, braços laterais mais curtos que as lâminas e tendões anteriores afastados (figs. 183,184,194); presença de, no máximo, duas veias entre Cubital e Empusal + 1.^a Anal (figs. 201,202) e presença de um par de apódemas na base do oviduto co

mum (figs. 259, 260). Além destas, um outro conjunto de caracteres constituem sinapomorfias para a grande maioria dos Cerambycinae: mandíbula com franja de pêlos ao longo do bordo interno (figs. 52, 53); gálea, na base, retraída entre o palpífero e a lacínia, tendo possibilidade de protrair-se (fig. 81); lígula desenvolvida, bilobada, com a pilosidade da face interna organizada em duas faixas laterais (figs. 113, 114). Linsley (1962b) assinala ausência de franja na mandíbula, "paroníquio" ausente e submento às vezes projetado entre a base das maxilas. Neste estudo verificamos que: em alguns casos o submento não é projetado entre as maxilas (p.ex., Methiini, Oemini, Auxesini); na grande maioria das espécies estudadas ocorre a presença de franja no bordo interno da mandíbula embora, em muitos casos, não tão farta como em Lepturinae; o empódio (=paroníquio de Linsley) é variável, desde reduzido até desenvolvido com duas a três cerdas (figs. 237, 238, 239). Observa-se que os caracteres referentes ao empódio, presença de franja de pêlos na mandíbula, lígula desenvolvida e presença de apódemas na base do oviduto determinam diferentes relações de parentesco entre os Cerambycinae nas análises finais em resultados com igual parcimônia (figs. 271, 273) (vide também resultados das análises com a opção Global Mulpars). Estes caracteres são também os que determinam a formação dos grandes agrupamentos na análise preliminar com 70 caracteres e 100 táxons (fig. 305). Julgamos oportuno ressaltar, com relação às análises preliminares, que as relações de parentesco dos agrupamentos em Cerambycinae podem ser alteradas conforme seja o arranjo entre os grupos externos ou conforme seja o grupo irmão desta subfamília (vide Maddison et al., 1984; Donaghue & Cantino, 1984).

A condição de Lamiinae como subfamília bem definida, diferenciada e mais especializada é corroborada pelos resultados de todas as análises (adultos, larvas e adultos+larvas). A monofilia de Lamiinae é sustentada por inúmeras sinapomorfias; entre as já assinaladas por vários autores desde longa data (forma da cabeça; artículos apicais dos palpos aciculados; tíbias anteriores e médias com sulco; ovipositor do tipo invaginado; padrão de redução da venação alar) acrescentamos: 1) palpífero muito desenvolvido e próximo à lacínia (fig. 79); 2) proendosternito dirigido para o bordo posterior do protórax; 3) apódema interno do mesoscuto deslocado da linha média, com vestígios ou sem cicatriz na face externa do mesoscuto (figs. 155,156); metendosternito com os braços laterais perpendiculares às lâminas; estas originadas em um ponto bem afastado do ponto de origem dos braços (figs. 181,182,193). Outras sinapomorfias de Lamiinae e não utilizadas nas análises finais, são: palpos labiais muito aproximados na base (fig. 110); padrão da lígula (fig.111); gálea com mesostipe fortemente projetado na base junto à lacínia (figs. 78, 79), esta, não raro com pilosidade diferenciada; oitavo esternito da fêmea com apódemas bem desenvolvidos para inserção de musculatura, localização da espermateca e da glândula da espermateca (Dzienciol,1978). Embora Lamiinae constitua um grupo com diferenças marcantes em relação às demais subfamílias, autapomorfias não constituem justificativas válidas para considerá-la como família independente, conforme argumentado por alguns autores.

Embora definidas como monofiléticas (Aseminae ainda de forma precária) e claramente mais relacionadas entre si do que

com os demais grupos de Cerambycidae (vide, entretanto, comentários sobre *Spondylis*), as relações de parentesco entre Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae não ficam satisfatoriamente esclarecidas.

O estudo dos adultos de Aseminae e Lepturinae não corrobora a opinião mais ou menos generalizada entre os autores sobre o seu parentesco. As semelhanças que apresentam são simplesiomórficas: labro livre, metendosternito com lâminas, mesoscuto com apódema interno, venação alar desenvolvida, etc. (Conforme Linsley, 1962a: "The Aseminae longicorns appear to be more closely related to the Lepturinae. The adults agree in the primitive type of wing venation, with the maximum number of veins for the family and, frequently, a closed cell in the anal section, and in the possession of a divided mesonotal stridulatory plate.") . Não encontramos sinapomorfias que justifiquem o parentesco filogenético entre essas duas subfamílias; o único caráter apomórfico que poderia indicar um possível relacionamento seria o arco ventral do macho (fig. 276); entretanto, seria necessário confirmá-lo pelo estudo de mais espécies. Ehara (1954), no estudo da genitália masculina de Cerambycidae, não comenta sobre o relacionamento de Aseminae e Lepturinae.

Nos resultados das várias análises realizadas observa-se uma instabilidade na posição que essas duas subfamílias ocupam nos diversos Cladogramas. Em alguns, Aseminae ou *Asemum* são indicados como grupos mais basais que Lepturinae (figs. 268, 269, 270, 274); ocorre quando: 1) Aseminae é indicada como polifilética; 2) *Oxypeltus* e *Distenia* são ou os ramos mais basais, ou

indicados como grupos externos ou não constam das análises; portanto, a presença e a posição destes táxons parece influir no padrão de relacionamento entre Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae; nestes casos estabelece-se o parentesco entre Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae com base em reversões e o número de reversões em Lepturinae aumenta sensivelmente (fig. 274). Os demais resultados apontam Lepturinae como o grupo basal e um maior parentesco entre Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae. Nestes resultados observa-se que Aseminae constitui um grupo monofilético, ocorrendo um maior número de reversões em *Asemum*.

Os caracteres que estabelecem o parentesco entre Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae referem-se a: ausência de mola e de "prosteca" na mandíbula (neste caso teríamos que admitir uma perda independente da que ocorre em outras subfamílias); gálea, no ápice, expandida em direção à lacínia (este padrão não ocorre em Cerambycinae); empódio reduzido e sem cerdas (presente apenas em parte dos Cerambycinae); sutura esterno-pleural reduzida (como já comentado, parece que a redução desta sutura pode ocorrer independentemente nos vários grupos). Portanto, embora a grande maioria dos resultados aponte um maior parentesco filogenético entre essas três subfamílias, este ponto deve ser melhor estudado visando corroborar ou não esta hipótese.

Na quase totalidade dos resultados, Cerambycinae constitui o grupo irmão de Lamiinae, ao contrário da tendência mais ou menos generalizada de considerar Lamiinae mais relacionada a Aseminae. Novamente deve ser observado que os caracteres que es

tabelecem o parentesco entre Cerambycinae e Lamiinae são bastante plásticos não permitindo, no momento, afirmar com segurança a sua validade como sinapomorfias: olhos com chanfro manifesto podem ocorrer em outros grupos (p.ex., *Oxypeltus* e *Atimia*) e em alguns Cerambycinae ocorrem variações no padrão aqui estabelecido; ausência de sutura esterno-pleural ocorre também em *Desmocerus* (Lepturinae) e em *Atimia* e *Saphanus* (Aseminae); a veia M reduzida foi observada apenas em Cerambycinae e Lamiinae (além de *Oxypeltus*), entretanto sabe-se que redução de veias pode ocorrer independentemente.

Com relação a um possível parentesco entre Aseminae e Lamiinae, constatamos alguns caracteres que, quando melhor estudados, podem auxiliar a resolver esta questão. Nos exemplares estudados de Aseminae e nos Lamiinae (Marinoni, comunicação pessoal) ocorre: lábio com palpíferos pouco ou não individualizados (figs. 103,105,106,110,111), a pilosidade da face interna da lígula adensada ao longo da linha média (figs. 104,111); gálea, embora não desenvolvida, com expansão apical característica em direção à lacínia e com redução na pilosidade (figs. 74 , 75 , 76 , 78, 79); empódio reduzido e sem cerdas (figs. 230,231,235, 236). Deve ser observado que na análise com todos os caracteres dos adultos em que utilizamos o comando "não ordenado", em árvores com igual parcimônia, Lamiinae é indicado ou como grupo irmão de Aseminae ou de Cerambycinae (fig. 275); no primeiro caso ocorre um maior número de reversões nos caracteres que estabelecem a monofilia de Aseminae.

Em que pesem as considerações acima e a fragilidade dos

resultados obtidos com os dados que foram possíveis de trabalhar no momento, julgamos que, a nível do adulto, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae são mais relacionadas filogeneticamente entre si do que com Lepturinae; o parentesco de Lamiinae com Aseminae ou Cerambycinae deve ser melhor investigado. Consideramos ainda que a hipótese de relacionamento filogenético entre Lepturinae, Spondylinae, Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae como ilustrada no Cladograma 15 (fig. 282) deve ser considerada em futuros estudos.

A controvérsia sobre o parentesco de *Oxypeltus* e *Distenia* reflete-se nos resultados obtidos. A grande maioria das análises dos adultos indica o parentesco destes táxons, particularmente de *Distenia*, com o segundo grupo de subfamílias.

Vários autores (Saalas, 1936; Duffy, 1960; Crowson, 1955) situaram *Oxypeltus* próximo a Lepturinae, baseados às vezes em simplesiomorfias ou por considerarem *Oxypeltus* relacionado à *Distenia* e este, a Lepturinae. Entretanto, pelo que pudemos constatar, os caracteres que estabelecem o relacionamento de *Oxypeltus* com o segundo grupo de subfamílias são comuns a todos os seus integrantes, não indicando maior parentesco com Lepturinae. Paralelamente, os caracteres que apresenta em comum com o primeiro grupo de subfamílias são simplesiomórficos: mesoscuto com apódema interno e sem placa estridulatória (figs. 139, 140); pro-endosternito alongado e córneo (fig. 126); sutura externo-pleu

ral presente; antenas sem pilosidade e pontuação; ârculo indistinto (fig. 204) e empódio desenvolvido e sem cerdas (fig. 223) (os dois últimos como em Prioninae). O metendosternito (figs. 158, 159) e a terminália (macho e fêmea) são peculiares. Admitindo-se *Oxypeltus* entre os Chrysomeloidea teríamos que considerar a redução secundária das lâminas do metendosternito, como ocorre em *Parandra*, *Anoploderma* e Prioninae; entretanto o metendosternito de *Oxypeltus* não nos parece relacionado aos destes táxons (vide Resultados-Characteres 36-40). A terminália masculina apresenta várias particularidades: ausência de parâmeros, o tégmen (fig. 248) formando um anel ao redor do lobo médio; este em forma de um tubo contínuo com os lobos dorsal e ventral não individualizados e com as apófises basais muito estreitas e em posição dorsal ao saco interno (fig. 249) (nas espécies estudadas das demais subfamílias, as apófises são dorso-laterais e não particularmente estreitadas). A fêmea parece ter o hemisternito 9 ausente e estilos não individualizados; em contrapartida o oitavo esternito é modificado para a oviposição (vide ilustrações em Fragoso, 1985). Este autor descreve: "Male terminalia ... DSC B with the lobes reduced (*Oxypeltus*) or fused (*Cheloderus*) GPH C subcylindrical with the distal apodemas distinctly thinner than GPH C body..." "Female terminalia. M 7-8 ventrally forming a debris pocket, ST 8 distomedially with a semisclerotized broadly hooklike, pilose egg exit; GPH A, B and C not individualized, membranous."

Distenia apresenta quase o mesmo quadro que *Oxypeltus*, embora tenha um maior número de caracteres em comum com o segundo grupo de subfamílias: presença de placa estridulatória no me

soscuto (fig. 141), padrão do ovipositor (fig. 258), antenas com pilosidade e pontuação e proendosternito sem projeções esclerotinizadas laterais (fig. 127). As características apontadas por alguns autores para excluir *Distenia*, a nível do adulto, de Cerambycidae são autapomórficas ou podem ocorrer independentemente em outros grupos: padrão do ápice da mandíbula (figs. 48, 49), ausência da veia MA (fig. 207) e padrão do metendosternito (figs. 160, 161). Além destas, constatamos: redução da gula, as suturas gulares subcontíguas e alongadas (fig. 14) (ocorre também em *Auxesis* e *Oeme*, Cerambycinae); presença de sulco nas tíbias médias (presente também em *Auxesis* e Lamiinae); lobo médio com as apófises basais fusionadas (fig. 244) (ocorre também em Aseminae); implantação da veia s-m fora da célula da Radial (fig. 207) (ocorre também em *Oxypeltus*, fig. 206, e em *Tragoceurus* e *Calliprason*, Cerambycinae); duto da espermateca ausente e inserção da glândula da espermateca característica (figs. 257, 258); não observado nas demais espécies estudadas de Cerambycidae, ocorrendo em alguns Chrysomelidae (Suzuki, 1988); presença de mola e de "prosteca" na mandíbula (fig. 49), como em *Oxypeltus* (figs. 46, 47), Lepturinae, alguns Chrysomelidae (figs. 51, 45) e também em Cucujoidea (figs. 38, 40); padrão da célula Radial, com aspecto mais ou menos retangular, a veia S paralela à Radial (fig. 207), característica observada também em *Oxypeltus* (fig. 206), enquanto nos demais Cerambycidae esta veia, quando presente, é oblíqua em direção à área central da asa (figs. 199, 200, 202). Todos estes caracteres, portanto, parecem constituir especializações (autapomorfias ou evoluções independentes) que não são úteis para esclarecer o parentesco de *Distenia*.

O parentesco de *Distenia* e *Oxypeltus* com o segundo grupo de subfamílias, quando considerados apenas os adultos, não é corroborado pelas análises das larvas (figs. 288,289) e naquelas em que utilizamos caracteres dos adultos e larvas (figs. 290 a 294). Nestas, os resultados indicam que os caracteres que sustentam o parentesco entre os adultos constituem evoluções independentes (apomorfias homoplásticas, Books, 1989). Considerando : 1) as peculiaridades de *Distenia* e *Oxypeltus* relacionadas acima e não observadas nos demais Cerambycidae; 2) caracteres das larvas, principalmente ausência de gula e crânio com parede simples (como ressaltado por Craighead, Böving & Craighead, Crowson e Svâcha & Danilevsky, a presença de gula é um caráter derivado e a parede dupla do crânio uma ocorrência rara em Coleoptera); 3) os resultados obtidos nas análises com os caracteres das larvas e adultos; julgamos que *Oxypeltus* e *Distenia* devam ser excluídos de Cerambycidae corroborando a opinião de Svâcha & Danilevsky (1987) e, em parte, a de Crowson (1981) (apenas no que se refere à exclusão destes táxons de Cerambycidae). É nosso parecer entretanto, que o parentesco de *Oxypeltus* e *Distenia* deverá ser esclarecido através de um estudo que envolva Chrysomeloidea e, talvez, Tenebrionoidea. Embora julgemos que *Oxypeltus* e *Distenia* devam ser excluídos de Cerambycidae, não assumimos aqui que estes táxons sejam filogeneticamente mais relacionados a esta família do que à alguma outra de Chrysomeloidea.

2. LARVAS Cladogramas 21, 22 (figs. 288, 289).

A análise cladística dos adultos é corroborada pela hipótese de relacionamento filogenético esboçada por Svâcha & Dani-

levsky (1987) (fig. 298) para as larvas, nos seguintes pontos : 1) formação de dois grupos monofiléticos em Cerambycidae; 2) parentesco entre *Parandra* e Prioninae; 3) parentesco entre Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae; 4) definição das subfamílias como grupos monofiléticos mas com relações de parentesco não estabelecidas claramente, pelo menos entre as que integram o segundo grupo.

O parentesco entre Aseminae, Lepturinae e Lamiinae não é corroborado pela análise dos adultos; as semelhanças entre os adultos destas subfamílias são simplesiomórficas. Da mesma forma, embora Craighead, Duffy e Svàcha & Danilevsky sugeriram o relacionamento entre as larvas de Aseminae e Lepturinae, as semelhanças entre os adultos constituem simplesiomorfias. O mesmo se observa com relação a *Necydalis* cuja larva foi apontada por esses autores como relacionada tanto a Aseminae como a Lepturinae, comprometendo a definição destas subfamílias, o que levou Svàcha & Danilevsky a estabelecerem a subfamília Necydalinae; o adulto, ao contrário, parece claramente relacionado a *Leptura*.

O parentesco de *Spondylis* já foi discutido anteriormente (p. 187).

A tendência de um possível relacionamento entre as larvas de Aseminae e Lamiinae é indicada também na análise dos adultos (fig. 275). Observa-se, por outro lado, que as larvas de Lamiinae apresentam, assim como os adultos, caracteres já bem diferenciados e particulares, dificultando estabelecer o real parentesco desta subfamília. É interessante observar que algumas

características que apontam para o relacionamento das larvas de Aseminae e Lamiinae referem-se às peças bucais, assim como entre os adultos.

A hipótese de Svàcha & Danilevsky que Cerambycinae constitua uma linhagem que tenha divergido do grupo formado por Aseminae, Lepturinae e Lamiinae não deve, ainda, ser descartada. Essa possibilidade fica em aberto considerando que os caracteres que estabelecem o parentesco dos adultos de Cerambycinae e Lamiinae podem ser evoluções independentes. No momento, entretanto, os resultados das análises dos adultos apontam em direção oposta, indicando um maior parentesco entre Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae, confirmando o comentário de Svàcha *in* Svàcha & Danilevsky (1987): "... as it cannot be excluded that some Aseminae might be closer to the Lamiinae, or to the Cerambycinae stock, than to any Lepturinae." Entre as larvas de Cerambycinae, observamos que algumas autapomorfias referem-se às peças bucais, assim como entre os adultos.

Svàcha & Danilevsky (1987) expressaram claramente a dificuldade de estabelecer as relações de parentesco entre as larvas de Lepturinae, Necydalinae, Aseminae (incluindo *Spondylis*) e Lamiinae. Esta mesma dificuldade reflete-se na análise dos adultos, incluindo ainda Cerambycinae. As maiores divergências entre os adultos e larvas referem-se ao parentesco de *Spondylis* e *Asemum* e entre o grupo formado pelas larvas de Lepturinae, Aseminae e Lamiinae e o formado pelos adultos de Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae.

Em Coleoptera, as divergências entre as classificações baseadas em larvas e as estabelecidas com base nos adultos são bastante frequentes. Crowson (1955) cita vários exemplos entre os Cucujoidea. Concordamos com o exposto por Marinoni (1979): "Basear a sistemática em características larvais apenas, deve levar a erros, como também o deve uma classificação baseada apenas em adultos. Os tipos de pressão de seleção não são diferentes apenas entre adultos e estágios imaturos pelos nichos diferentes que ocupam, mas também estágios larvais de espécies distintas sofrem pressões diferentes, como ocorre com adultos de espécies diferentes. Assim é lógico admitir que espécies próximas podem ter sofrido nos seus estágios larvais pressões adaptativas que as levaram a uma diversidade morfológica não necessariamente acompanhada por modificações da forma adulta e vice-versa. Resumindo, podemos considerar devam existir espécies afins em que os estágios imaturos são muito semelhantes com adultos diferentes e outros em que estágios imaturos dessemelhantes apresentem formas adultas muito parecidas."

3. ADULTOS E LARVAS Cladogramas 23 a 27 (figs. 290 a 294)

Os resultados das análises em que utilizamos caracteres dos adultos e das larvas corroboram em parte a hipótese fornecida pela análise das larvas e, em parte, a formulada pelas dos adultos: 1) a exclusão de *Oxypeltus* e *Distenia* de Cerambycidae é corroborada; 2) confirma-se a formação de dois grupos monofiléticos nesta família; 3) corrobora-se o parentesco entre *Parandra* e Prioninae e o entre Aseminae, Lepturinae, Cerambycinae e Lamiinae.

Os caracteres dos adultos estabelecem: 1) *Spondylis* e *Asemum* não relacionados filogeneticamente; em apenas um dos resultados (fig. 292) estabelece-se o parentesco entre estes tãxons, mas com base em reversões e implicando em um elevado n^um^ero de reversões em *Spondylis*; 2) a origem polifilética de Aseminae, resultado corroborado em parte pelo padrão de mandíbulas das larvas (figs. 291,292); a monofilia de Aseminae é estabelecida quando são excluídos das análises dois caracteres dos adultos, referentes ao alongamento das pernas e tarsos (fig. 293); 3) o parentesco de *Atimia* e *Saphanus* ou de Aseminae com Lamiinae e Cerambycinae (figs. 292-294); 4) o parentesco entre estas duas subfamílias (figs. 291-294).

O parentesco entre Lepturinae, Aseminae e Lamiinae, estabelecido pelos caracteres das larvas, não é corroborado por nenhum dos resultados que incluem os caracteres dos dois estágios; ao contrário, corrobora-se o parentesco entre Aseminae, Cerambycinae e Lamiinae, as duas últimas como grupos irmãos. Neste aspecto deve ser ressaltado que; o parentesco entre essas três subfamílias implica na reversão, em Cerambycinae, dos caracteres larvais referentes à posição do metatentório (forâmen occipital dividido) e ao esclerito ventral formado pela fusão da gula e hipóstoma; embora presente em Cerambycinae, não é tão evidente como em Aseminae (incluindo *Spondylis*), Lepturinae e Lamiinae; os caracteres larvais que corroboram o parentesco entre Cerambycinae e Lamiinae (maior número de fusões no protórax e redução das pernas) podem constituir evoluções paralelas, como ocorre com os caracteres dos adultos.

Com os dados que nos foi possível trabalhar, observa-se que os caracteres larvais parecem ser mais efetivos na formação dos grandes grupos, não tendo influência no padrão de relacionamento entre as subfamílias que integram o segundo grupo; as relações de parentesco entre estas repetem o padrão obtido nas análises com os adultos. É possível que um levantamento minucioso dos caracteres das larvas com base na descrição de cada uma das subfamílias pudesse revelar outros não utilizados no presente trabalho e, obviamente, apenas os autores que trabalharam as larvas podem avaliar esses resultados.

Por outro lado, a monofilia de Cerambycidae (excluindo *Oxy peltus* e *Distenia*) é embasada principalmente por caracteres das larvas. As sinapomorfias aqui estabelecidas para os adultos necessitam ser confirmadas considerando, como evidenciado nas diversas análises dos adultos, não serem muito consistentes.

4. CLASSIFICAÇÃO

Embora os resultados obtidos sejam ainda provisórios, apresentamos uma proposta de classificação para a família Cerambycidae com base nos Cladogramas 26 e 27 (figs. 293,294), incluindo caracteres dos adultos e larvas, e no Cladograma 16 (fig. 283), com caracteres dos adultos. Adotamos a convenção de seqüenciamento (Nelson,1972;1974), incorporando as propostas de Wiley (1979;1981), que permite considerar todos os grupos monofiléticos na mesma categoria e evita criar novos nomes ou categorias para os pontos de dicotomia dos cladogramas.

Cerambycidae Latreille

Cerambycidae *incertae sedis* Philinae Gahan

Anoplodermatinae Guérin-Méneville

Parandrinae Blanchard

Prioninae Latreille

Spondylinae A.-Serville

Lepturinae Latreille

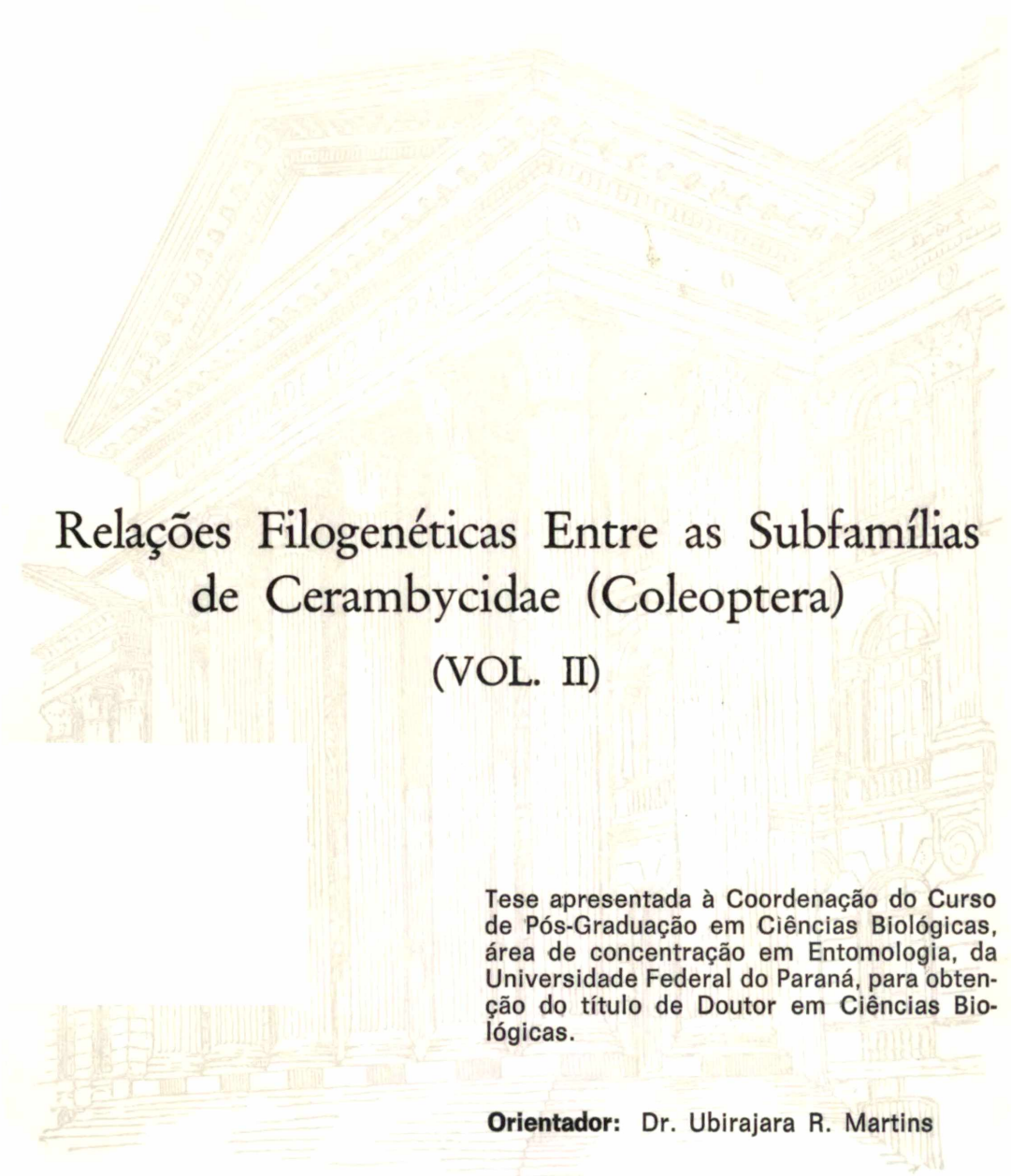
Aseminae Thomson

Cerambycinae Latreille

Lamiinae Latreille

Acreditamos que as relações de parentesco entre as subfamílias de Cerambycidae só poderão ser melhor esclarecidas quando de um estudo filogenético de Chrysomeloidea. A resposta aos inúmeros problemas aqui levantados possivelmente estejam na dependência da resolução de questões maiores e que fogem ao âmbito deste trabalho, ou seja, da reconstrução das relações de parentesco entre os diversos grupos que ora compõem Chrysomeloidea com a conseqüente formulação de uma hipótese de relacionamento filogenético para essa superfamília. Essas considerações são igualmente válidas para a proposta de Svâcha & Danilevsky (1987) que revalidaram Cerambycoidea, incluindo Vesperidae, Anoplodermatidae, Oxypeltidae, Disteniidae e Cerambycidae.

DILMA SOLANGE NAPP



Relações Filogenéticas Entre as Subfamílias
de Cerambycidae (Coleoptera)

(VOL. II)

Tese apresentada à Coordenação do Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Ubirajara R. Martins

CURITIBA

1990

DILMA SOLANGE NAPP

Relações Filogenéticas Entre as Subfamílias
de Cerambycidae (Coleoptera)
(VOL. II)

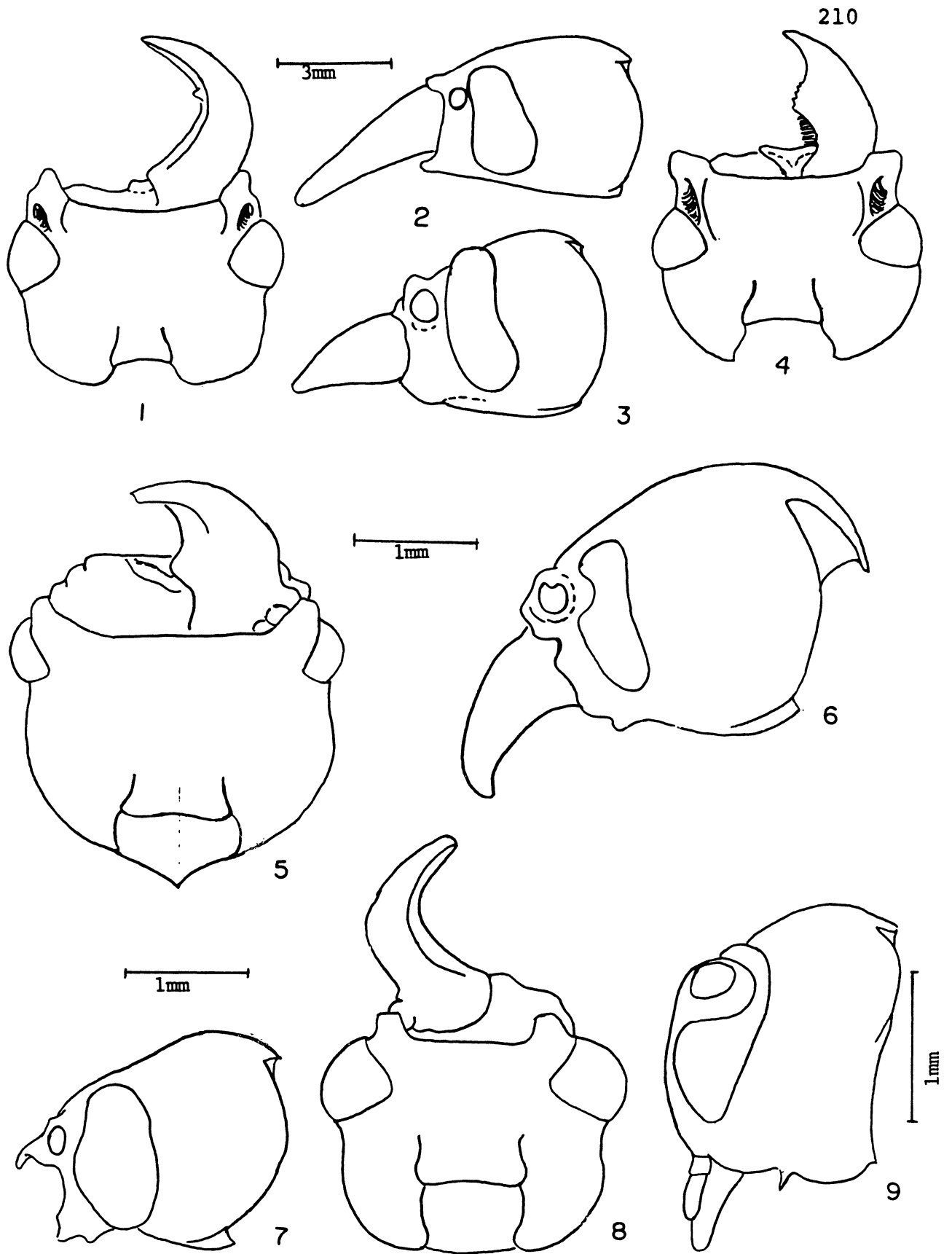
Tese apresentada à Coordenação do Curso
de Pós-Graduação em Ciências Biológicas,
área de concentração em Entomologia, da
Universidade Federal do Paraná, para obten-
ção do título de Doutor em Ciências Bio-
lógicas.

Orientador: Dr. Ubirajara R. Martins

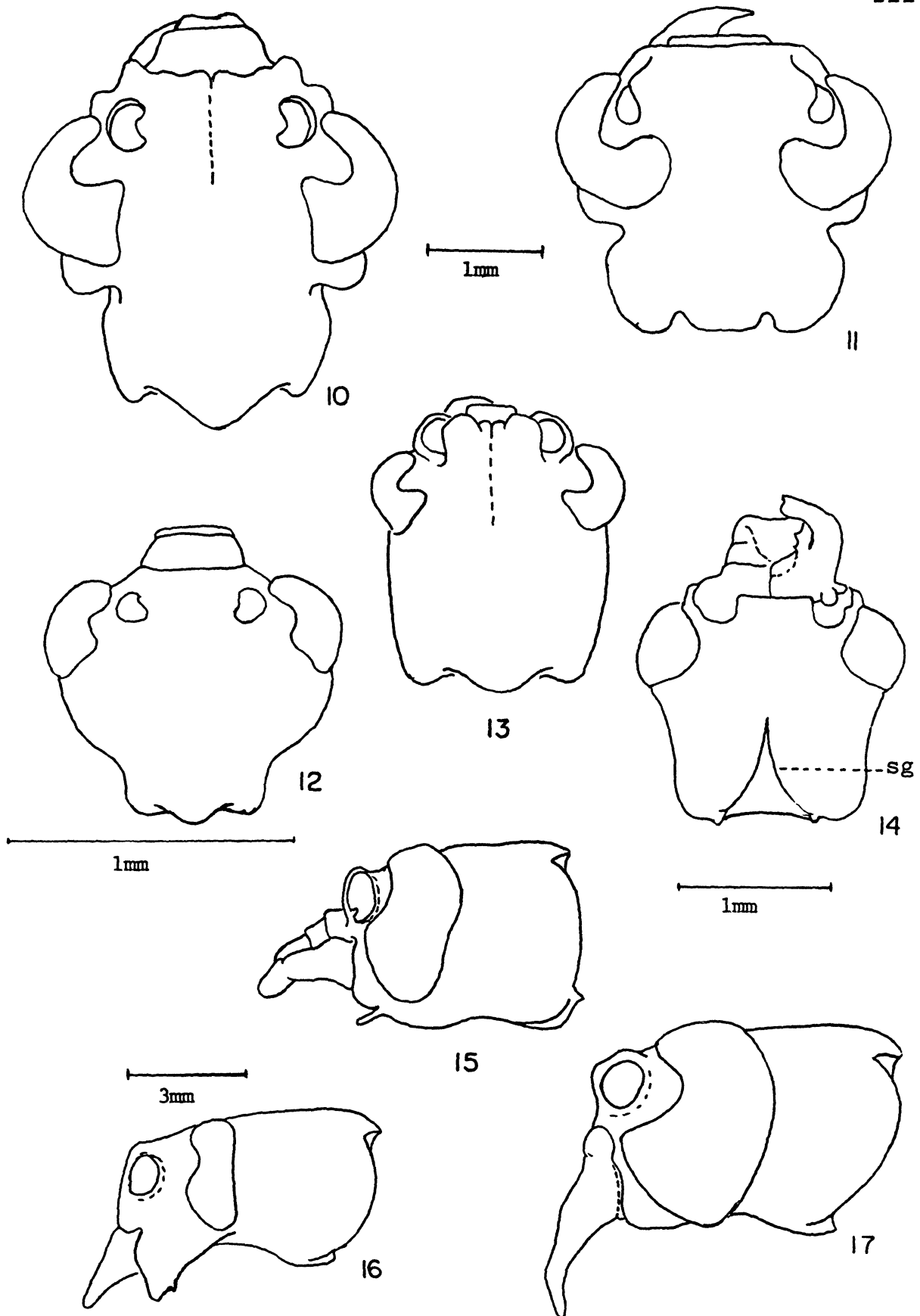


CURITIBA
1990

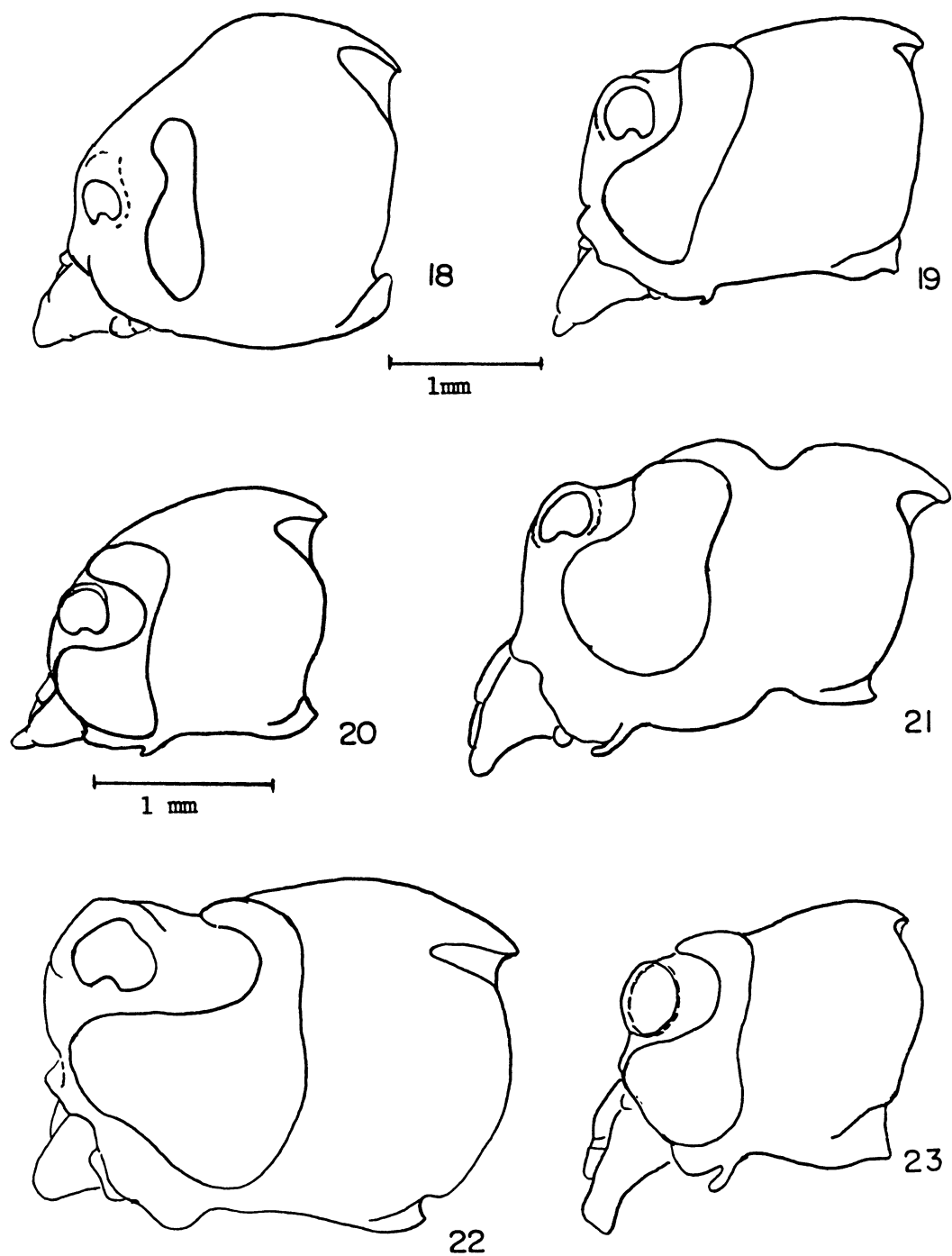
VI. ILUSTRAÇÕES



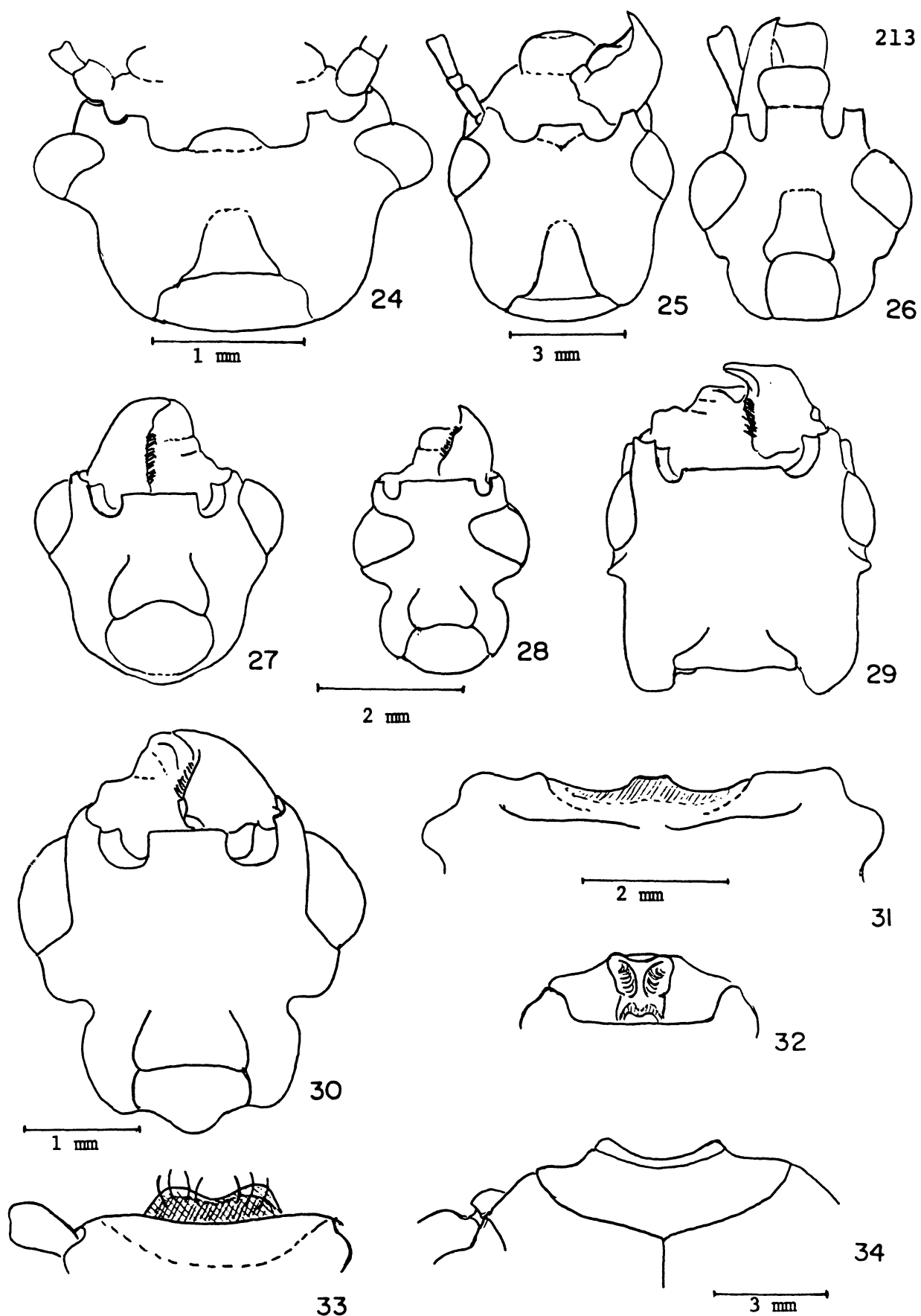
Cabeça: 1-2, *Parandra*, ventral e lateral; 3-4, *Stenodontes*, idem; 5-6, *Spondylis*, idem; 7-8, *Anoploderma*, idem; 9, *Estola*, lateral.



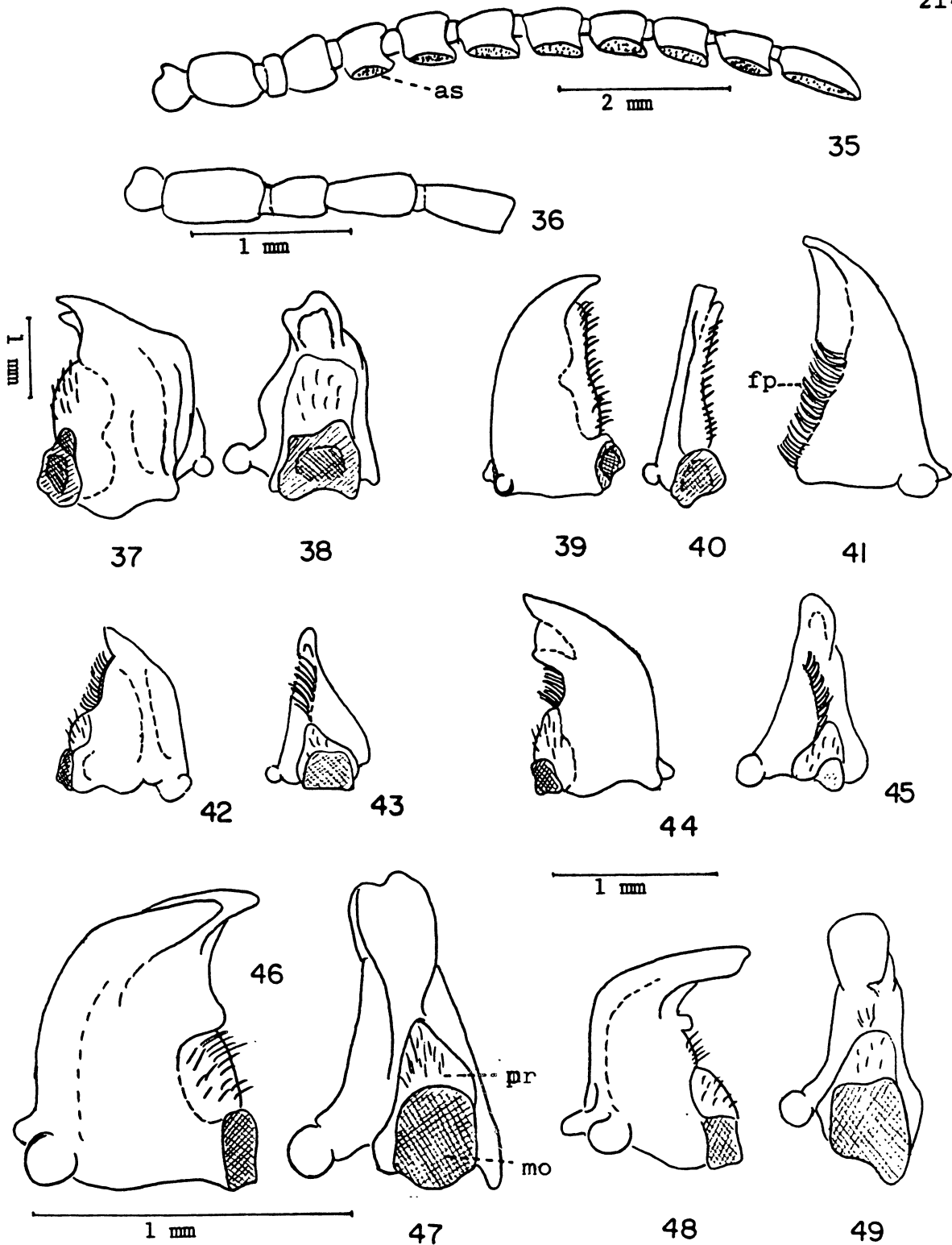
Cabeça: 10, *Leptura*, dorsal; 11, *Saphanus*, idem; 12, *Encyclops*, idem; 13, *Desmocerus*, idem; 14-15, *Distenia*, ventral e lateral; 16, *Pyrodes*, lateral; 17, *Philus*, idem; sg = suturas gulares.



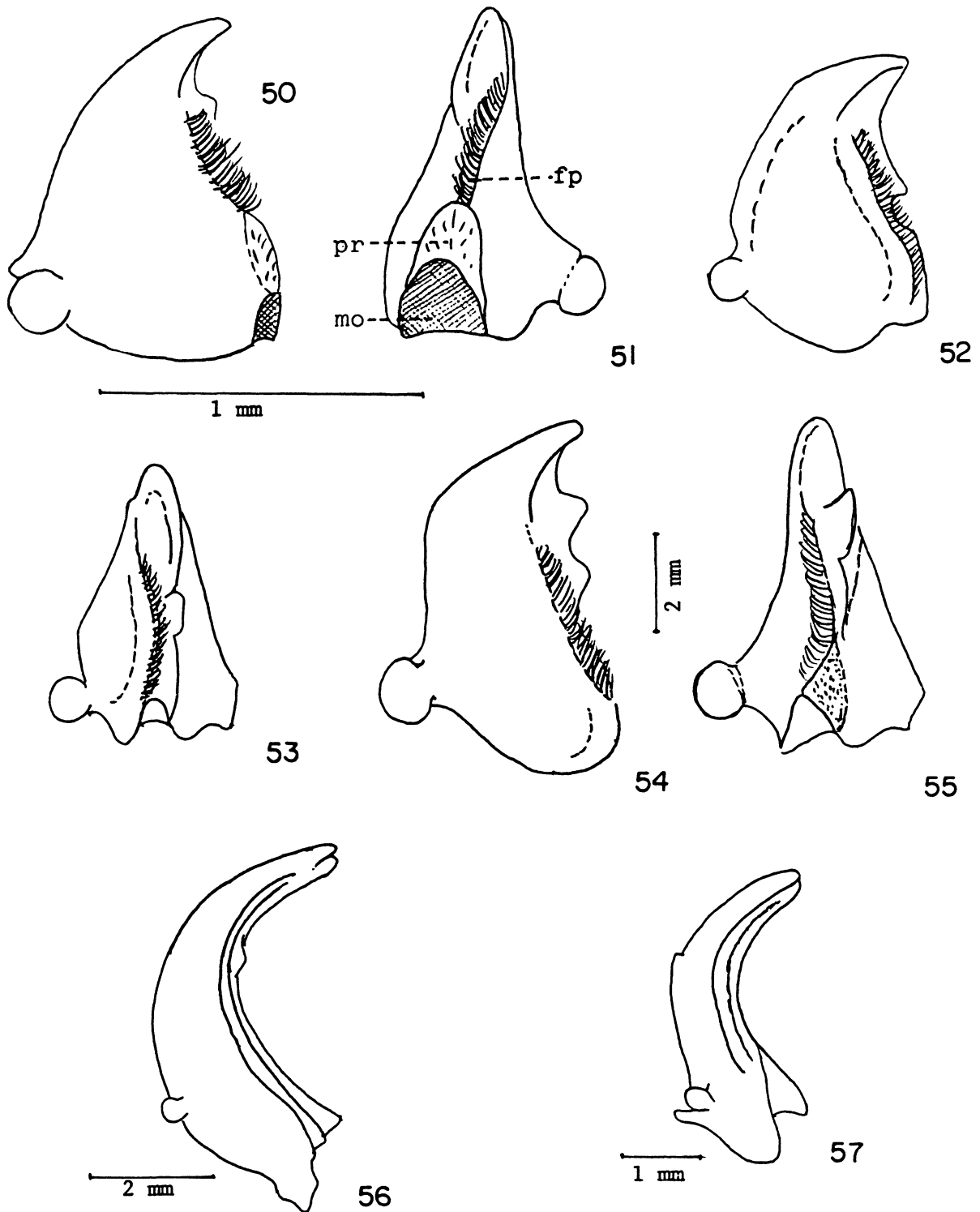
Cabeça, lateral: 18, *Asemum*; 19, *Saphanus*; 20, *Atimia*; 21, *Lep-
tura*; 22, *Achryson*; 23, *Oxypeltus*.



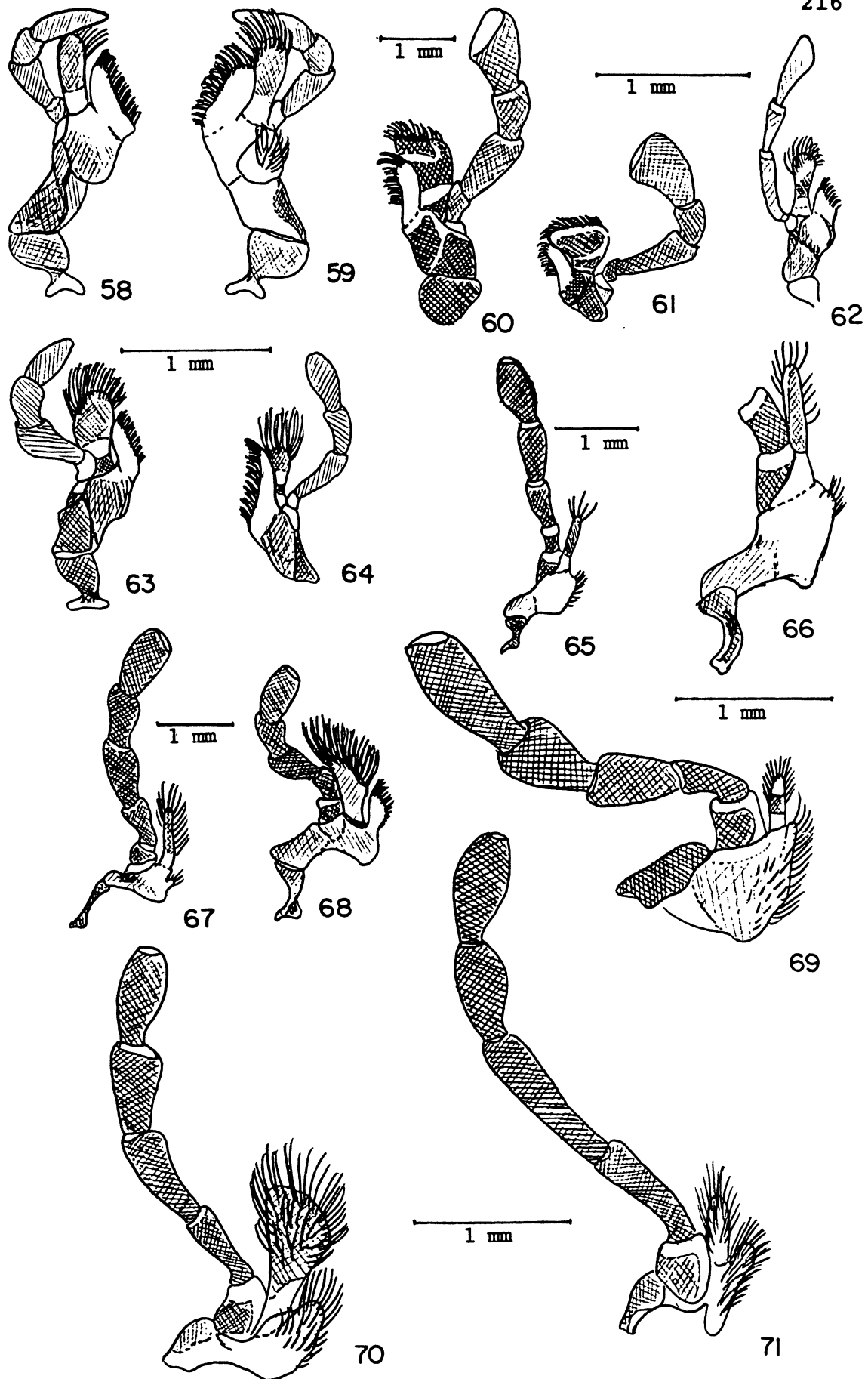
Cabeça, ventral: 24, *Acropteron*; 25, *Nyctobates*; 26, *Diplectrus*; 27, *Agathomerus*; 28, *Pachymerus*; 29, *Trachyderes*; 30, *Leptura*.
 Labro e clipeo: 31, *Parandria*, dorsal; 32, *Anoploderma*, ventral; 33, *Spondylis*, dorsal; 34, *Stenodontes*, idem.



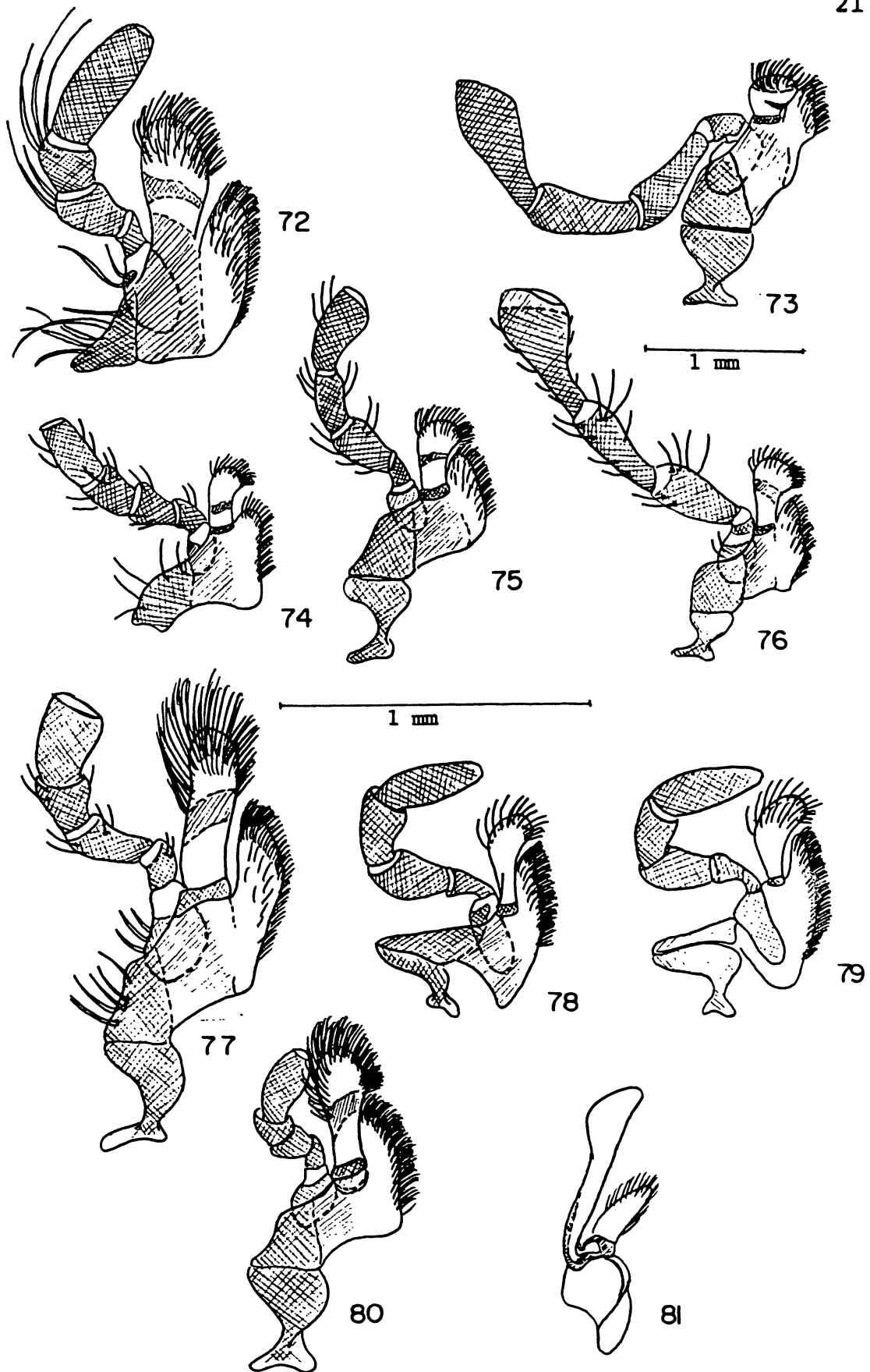
Antenas, dorsal: 35, *Parandra*; 36, *Asemum*, artículos I-IV; Mandíbulas: 37-38, *Nyctobates*, dorsal e interna; 39-40, *Diplectrus*, ventral e interna; 41, *Agathomerus*, ventral; 42-43, *Pachymerus*, dorsal e interna; 44-45, *Sagra*, idem; 46-47, *Oxypeltus*, ventral e interna; 48-49, *Distenia*, idem; as = áreas sensíveis; mo = mola; pr = prosteca; fp = franja de pêlos.



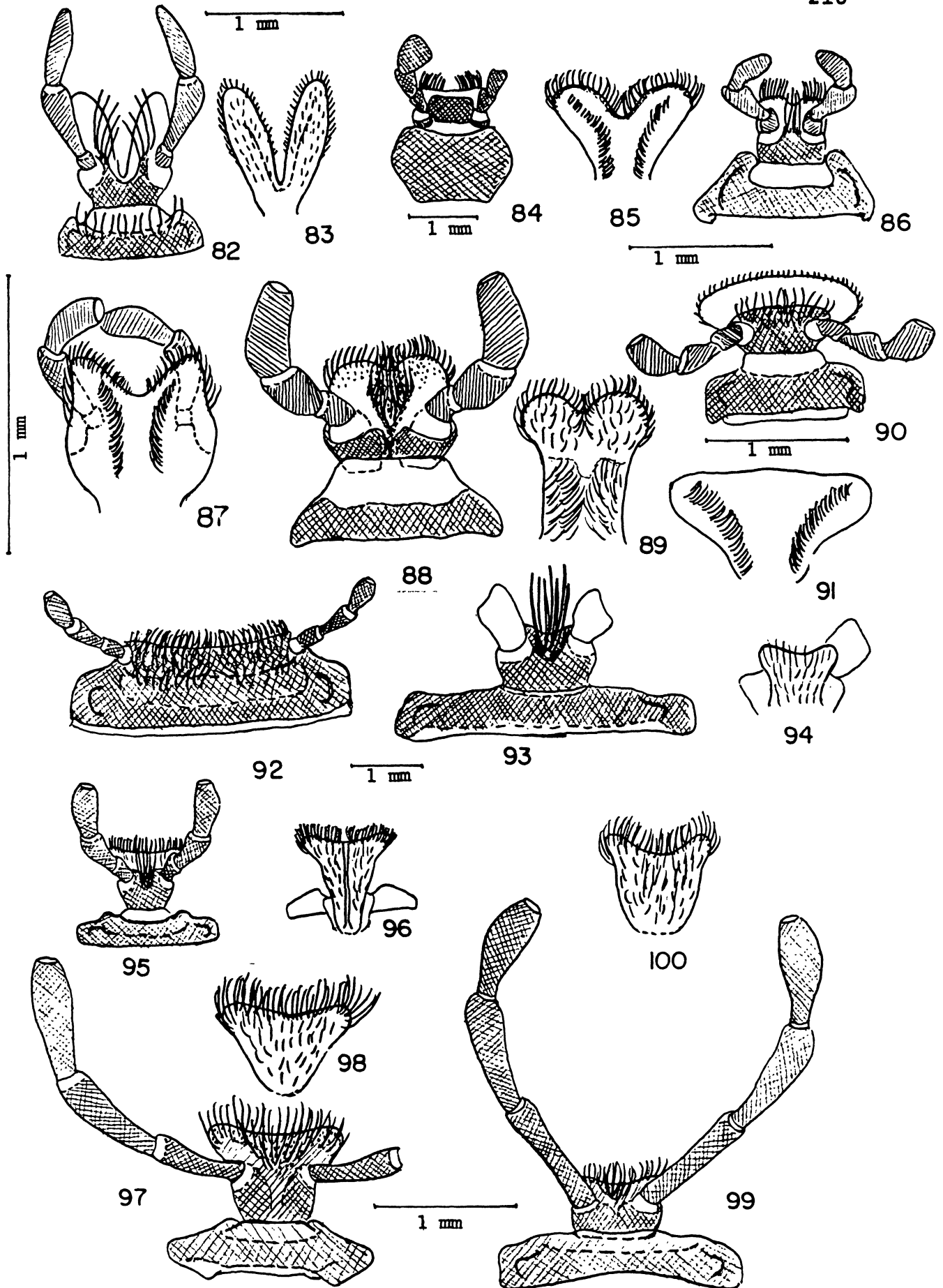
Mandíbulas: 50-51, *Necydalis*, ventral e interna; 52-53, *Rhopalophora*, idem; 54-55, *Pyrodes*, idem; 56, *Parandra*, ventral; 57, *Anoploderma*, idem; mo = mola; pr = prosteca; fp = franja de pêlos.



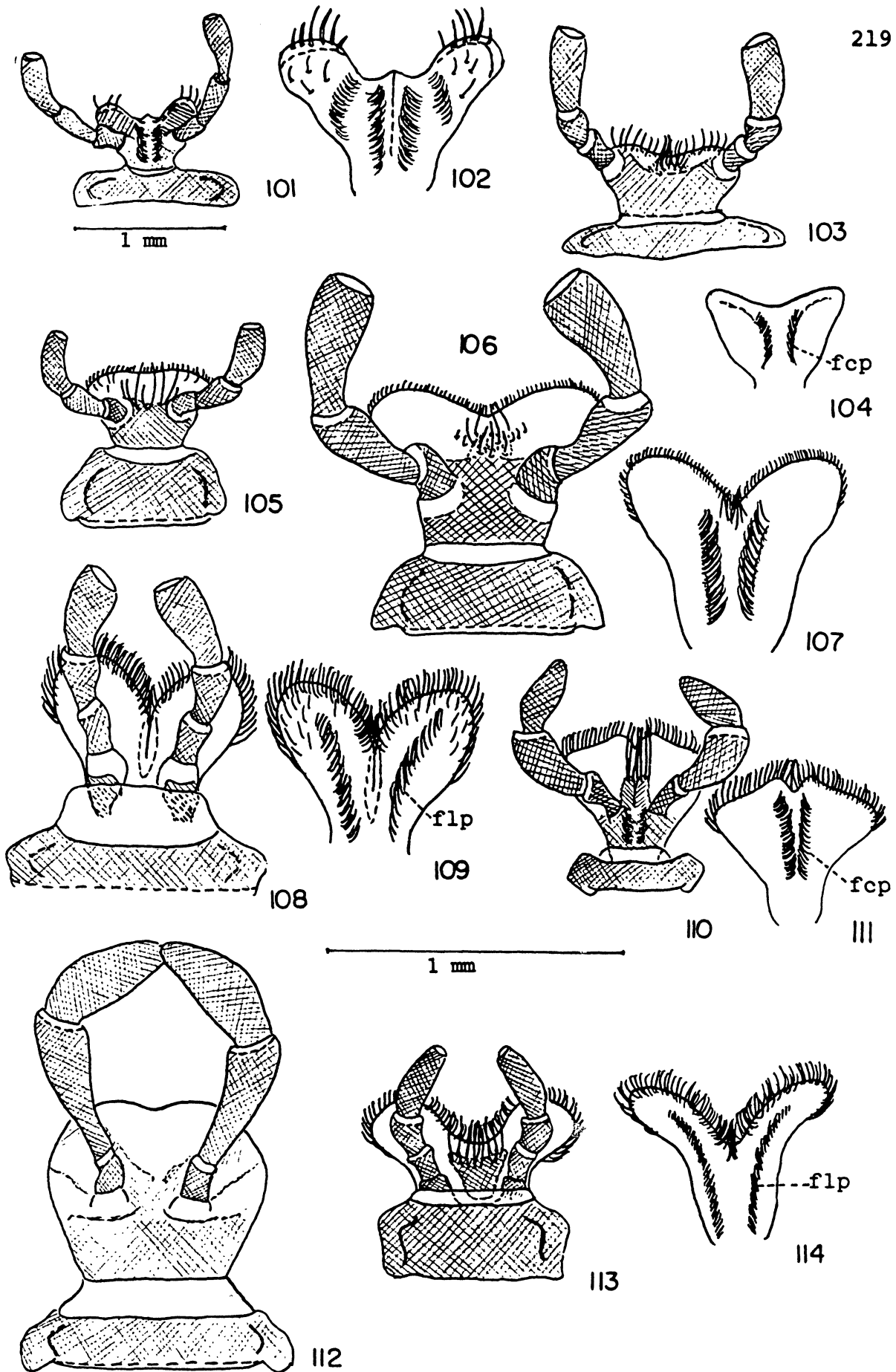
Maxilas: 58-59, *Agathomerus*; 60, *Nyctobates*; 61, *Acropteron*; 62, *Diplectrus*; 63, *Sagra*; 64, *Pachymerus*; 65-66, *Parandra*; 67, *Stenodontes*; 68, *Pyrodes*; 69, *Spondylis*; 70, *Philus*; 71, *Anoploder*



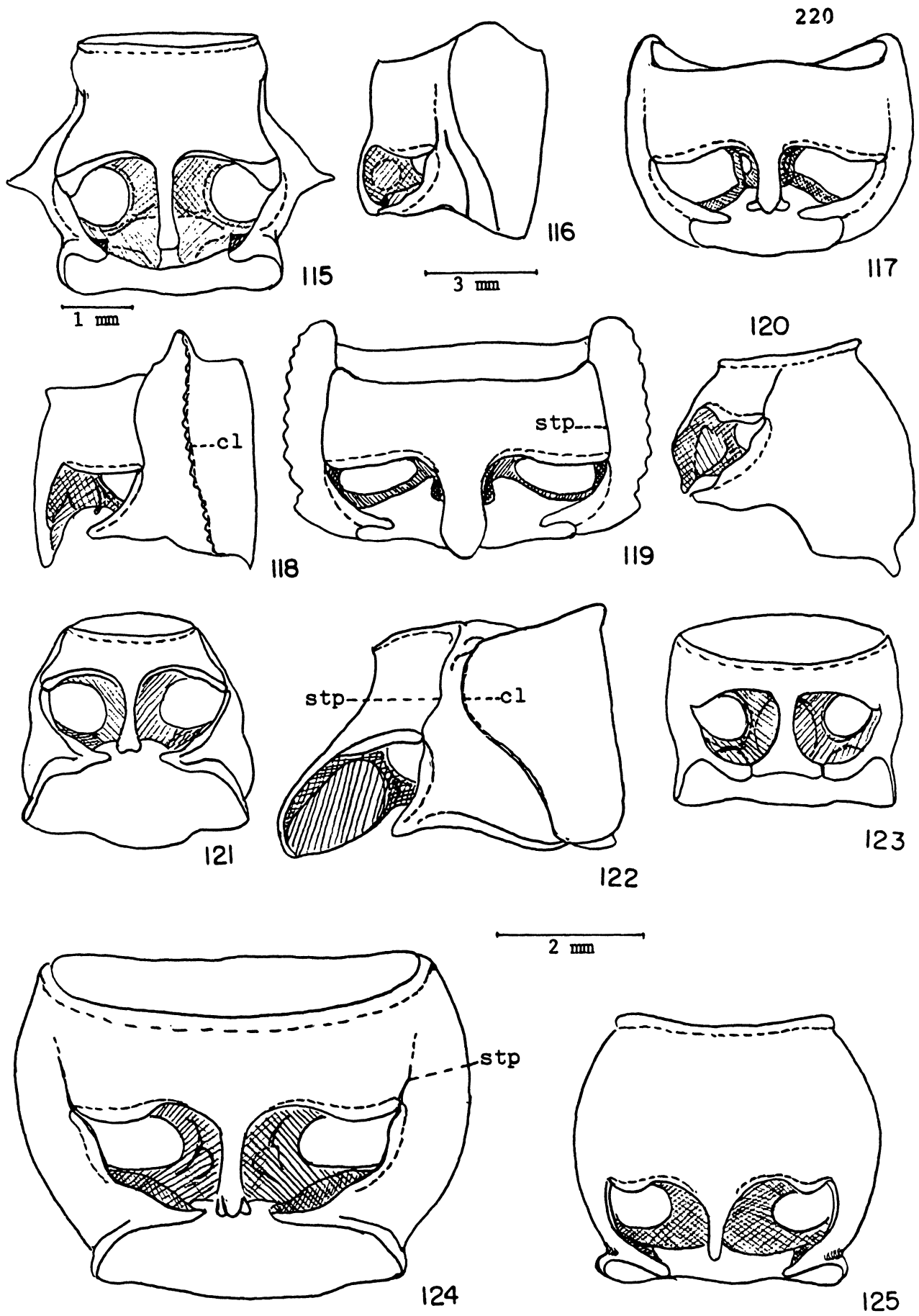
Maxilas: 72, *Oxypeltus*; 73, *Distenia*; 74, *Aseum*; 75, *Atimia* ;
 76, *Saphanus*; 77, *Necydalis*; 78-79, *Estola*; 80, *Trachyderes*; 81,
Rhopalophora.



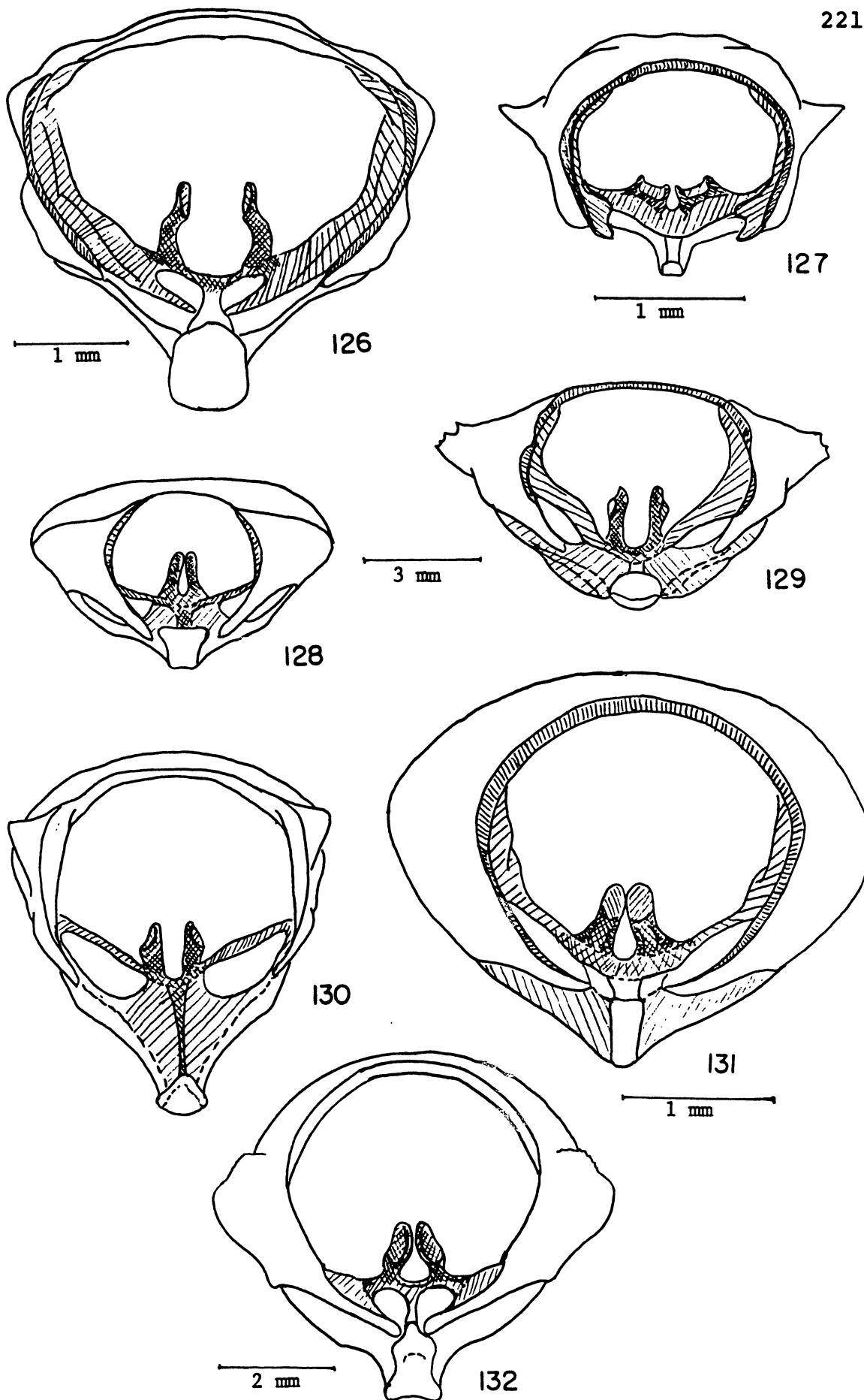
Lábio: 82-83, *Agathomerus*, lábio e face interna da lígula; 84, *Nyctobates*; 85, *Diplectrus*, face interna da lígula; 86, *Sagra*; 87, *Pachymerus*, face interna da lígula; 88-89, *Oxypeltus*, lábio e face interna da lígula; 90-91, *Distenia*, idem; 92, *Parandra*; 93-94, *Stenodontes*, lábio e face interna da lígula; 95-96, *Pyrodes*, idem; 97-98, *Philus*, idem; 99-100, *Anoploderma*, idem.



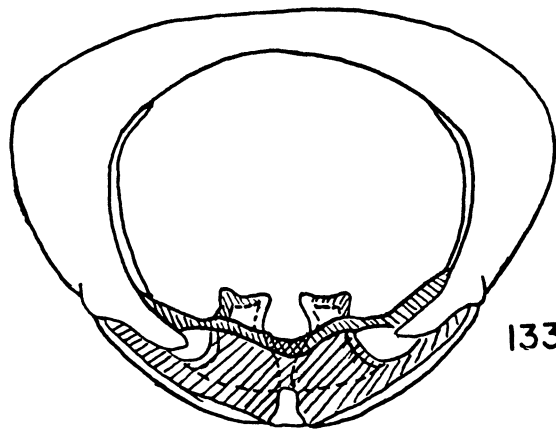
Lábio: 101-102, *Spondylis*, lábio e face interna da lígula; 103-104, *Asemum*, idem; 105, *Atimia*; 106-107, *Saphanus*, lábio e face interna da lígula; 108-109, *Necydalis*, idem; 110-111, *Estola*, idem; 112, *Adesmus*; 113-114, *Rhopalophora*, lábio e face interna da lígula; fcp=faixas centrais de pilosidade; flp=faixas laterais de pilosidade.



Protórax: 115, *Distenia*, ventral; 116-117, *Parandra*, lateral e ventral; 118-119, *Stenodontes*, idem; 120-121, *Leptura*, idem ; 122, *Philus*, lateral; 123, *Adesmus*, ventral; 124, *Spondylis*, idem; 125, *Anoplomerus*, idem; cl=carena lateral; stp=sutura esterno-pleural.

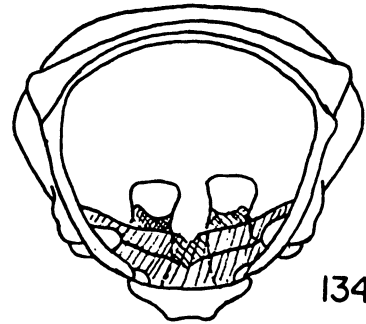


Protórax, proendosternito: 126, *Oxypeltus*; 127, *Distenia*; 128, *Parandra*; 129, *Stenodontes*; 130, *Philus*; 131, *Spondylis*; 132, *Anoploderma*.

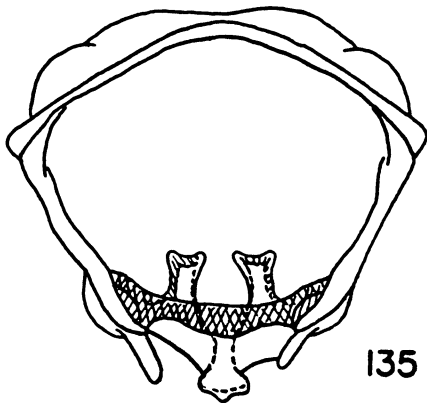


133

1 mm

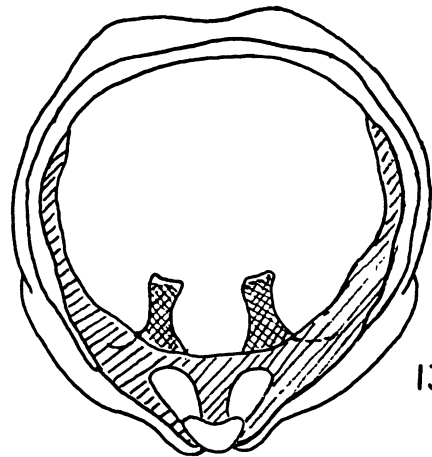


134

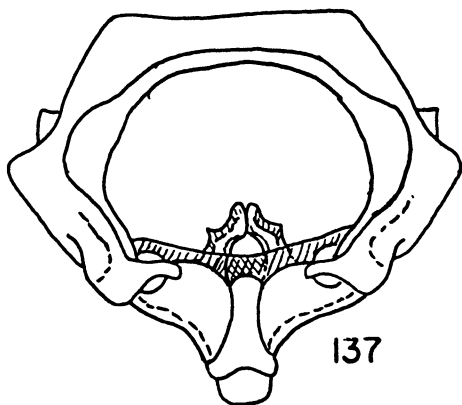


135

1 mm

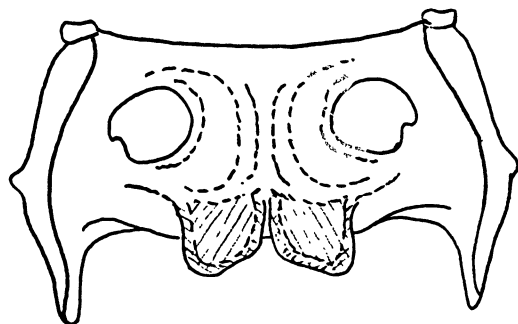


136



137

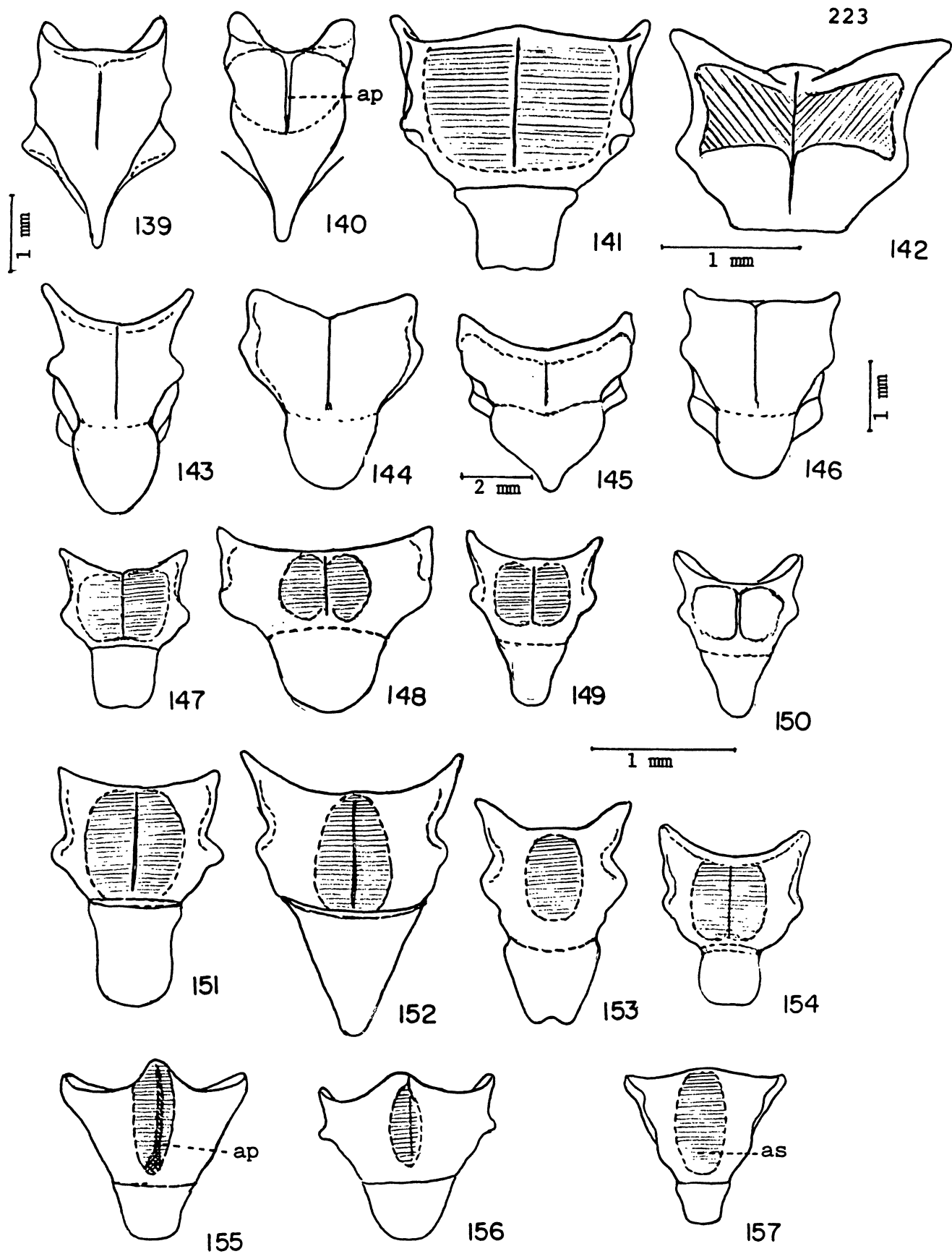
2 mm



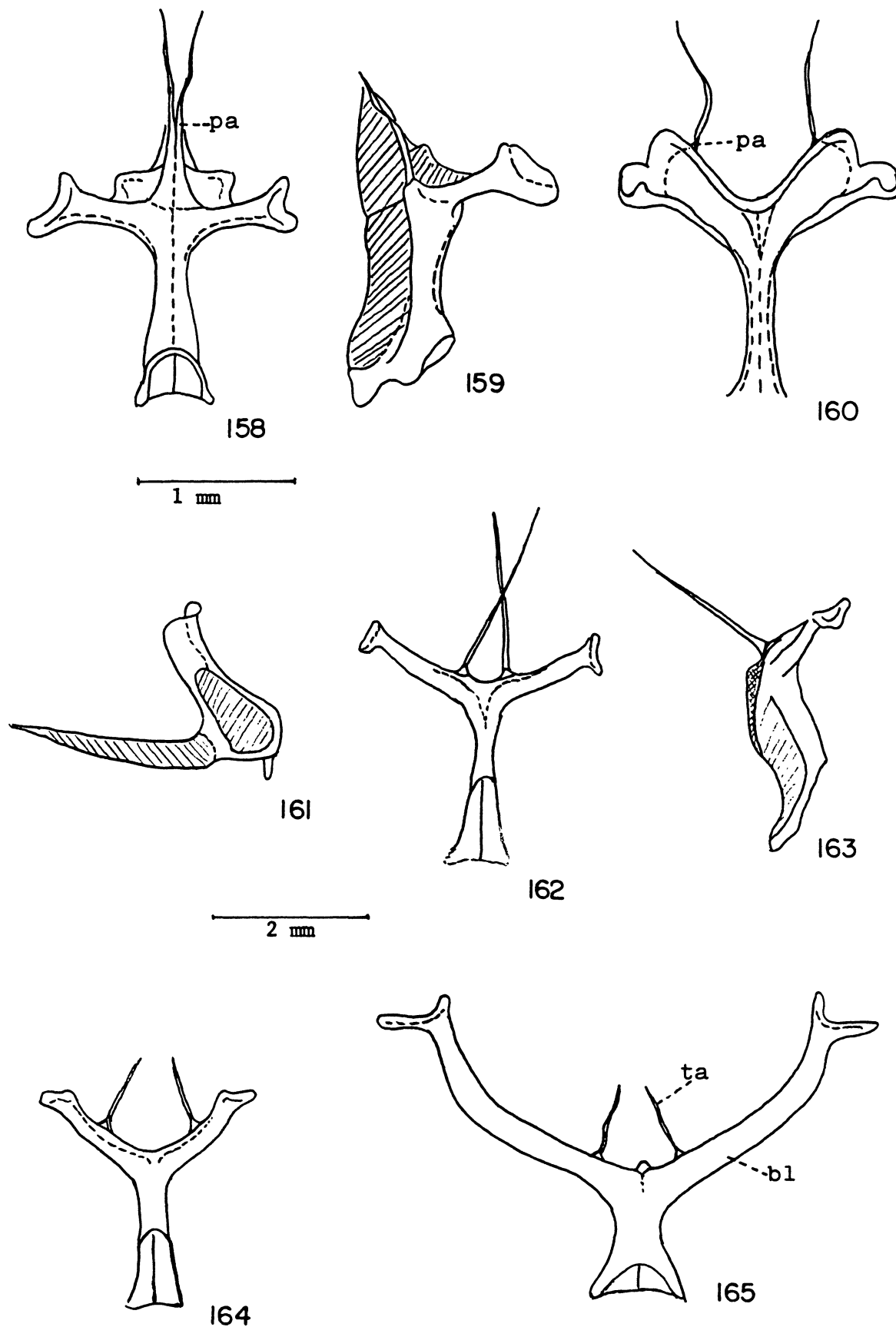
138

1 mm

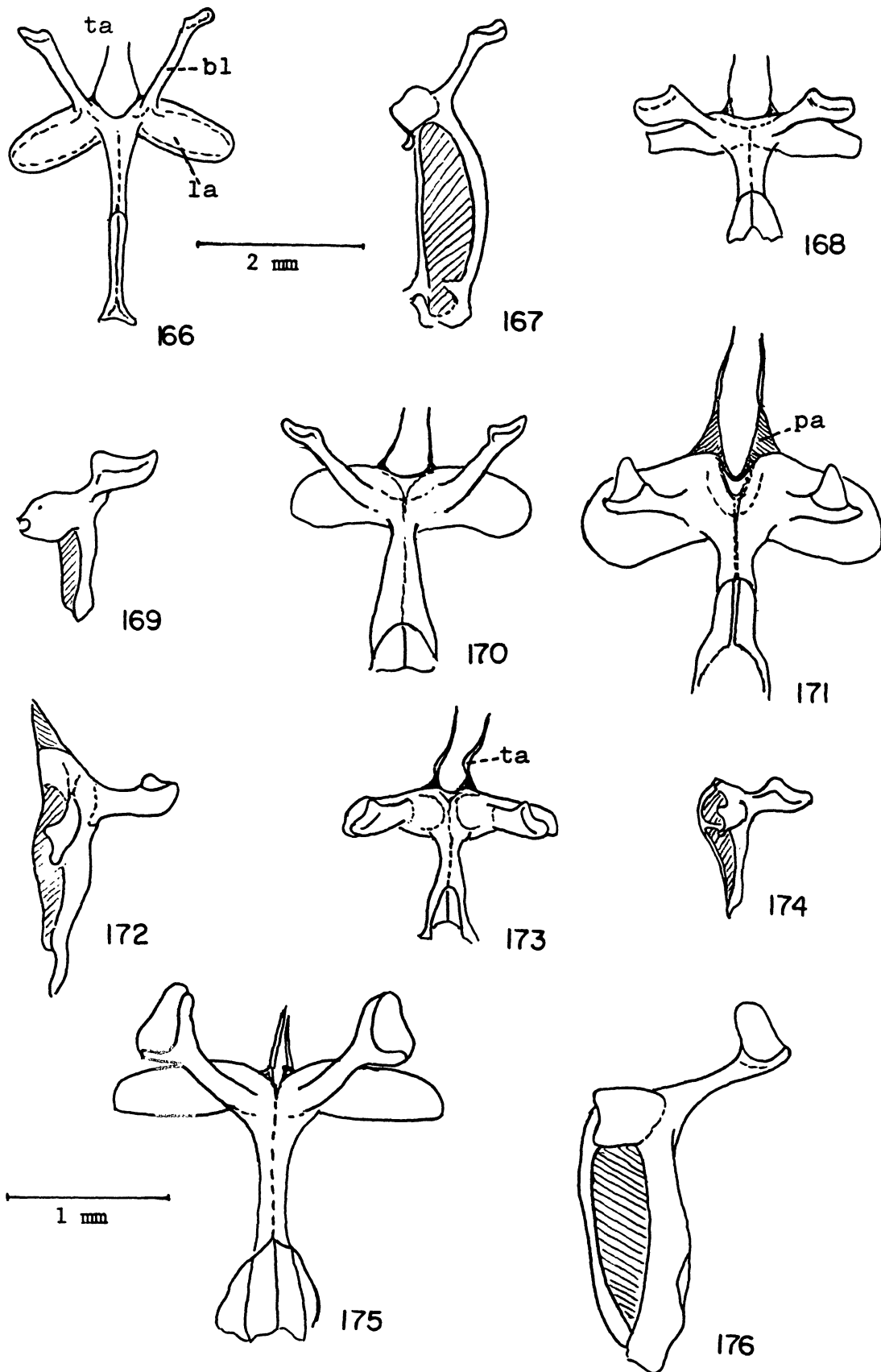
Protórax, proendosternito; 133, *Asemum*; 134, *Atimia*; 135, *Leptura*; 136, *Necydalis*; 137, *Trachyderes*; 138, *Estola*.



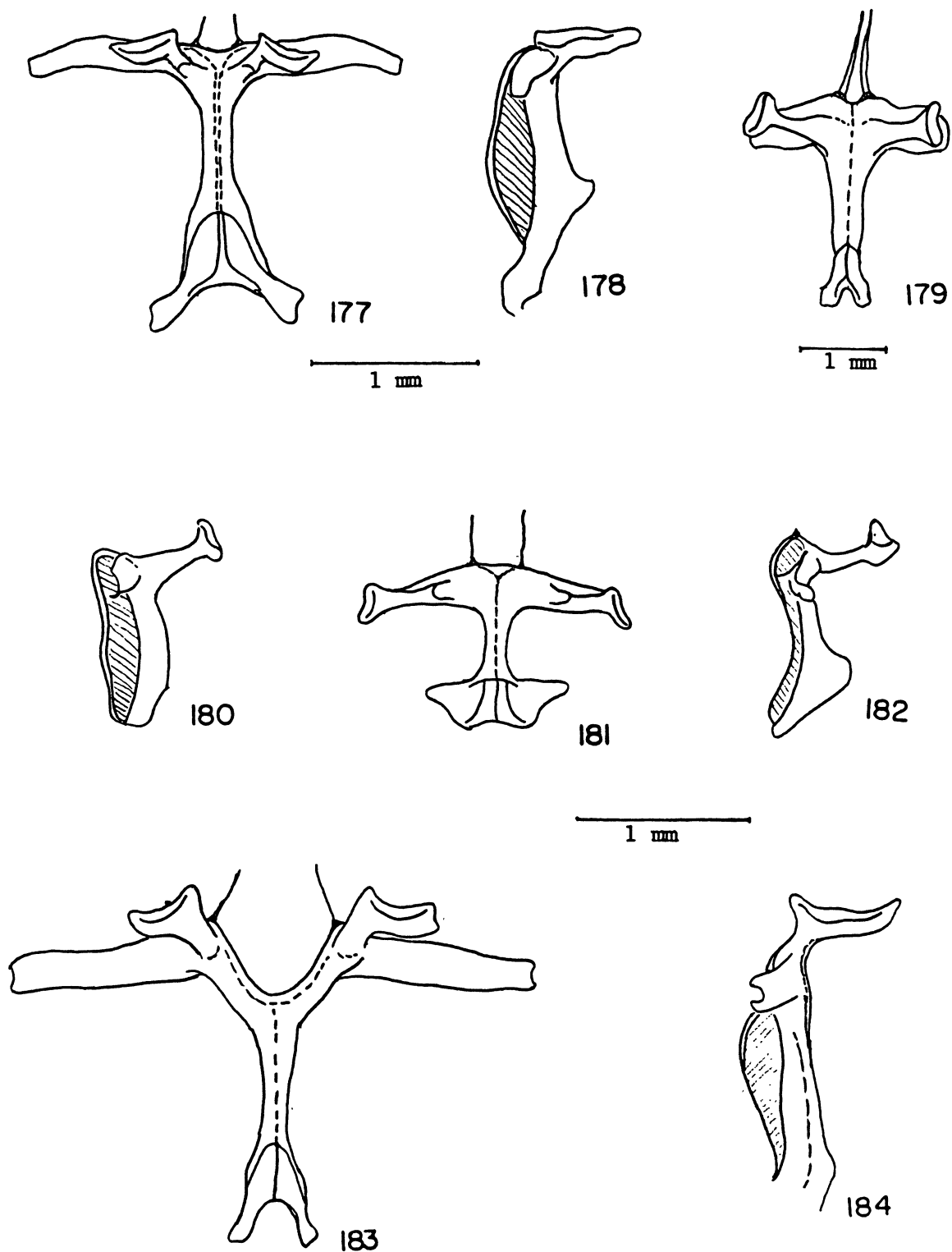
Mesoscuto e escutelo: 139-140, *Oxypeltus*, dorsal e ventral; 141-142, *Distenia*, idem; 143, *Parandra*, dorsal; 144, *Anoploderma*, idem; 145, *Pyrodes*, idem; 146, *Spondylis*, idem; 147, *Philus*, idem; 148, *Asemum*, idem; 149-150, *Atimia*, dorsal e ventral; 151, *Saphanus*, dorsal; 152, *Leptura*, idem; 153, *Necydalis*, idem; 154, *Desmocerus*, idem; 155, *Estola*, idem; 156, *Adesmus*, idem; 157, *Rhopalophora*, idem; ap=apódema interno; as=área estridulatória.



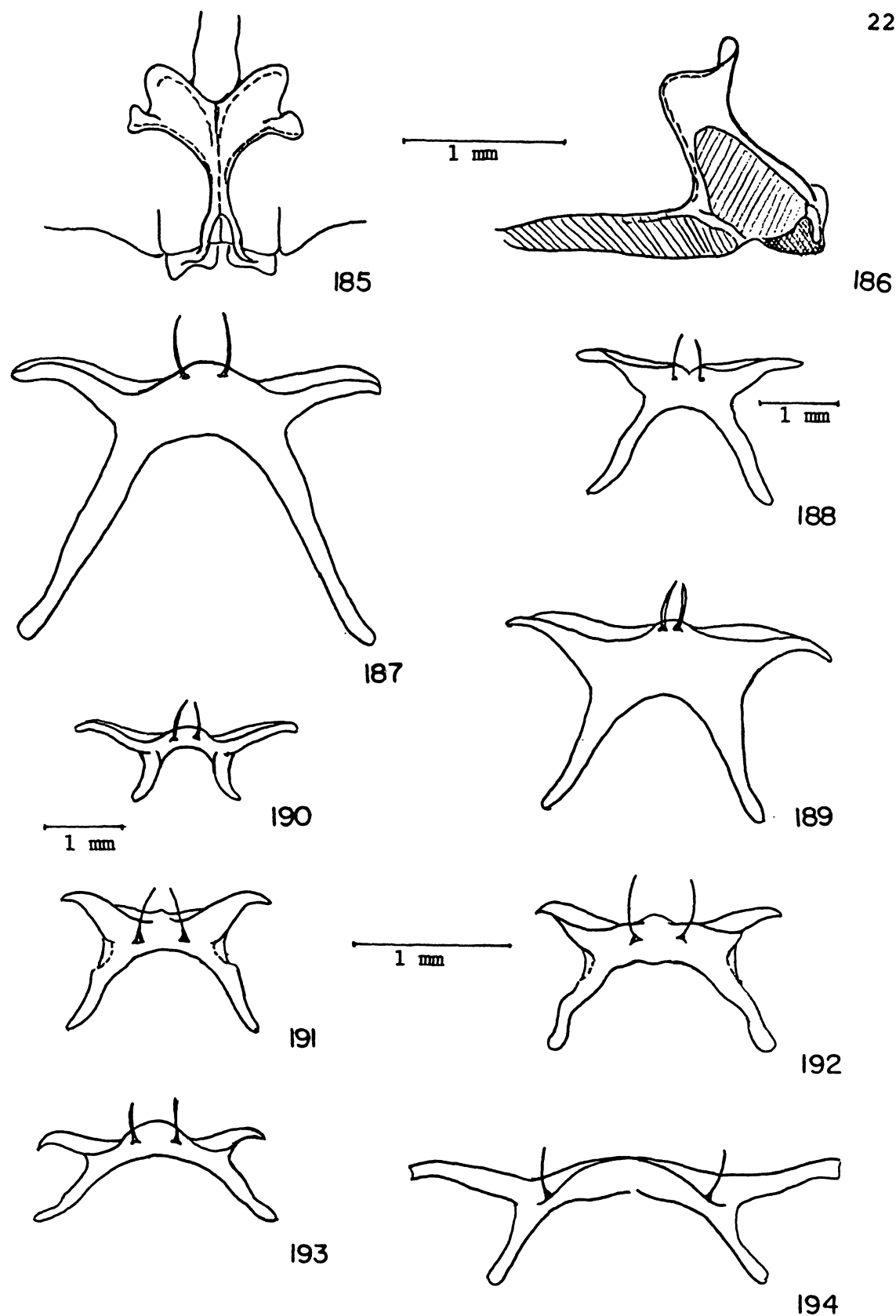
Metendosternito; 158-159, *Oxypeltus*, dorsal e lateral; 160-161, *Distenia*, idem; 162-163, *Parandra*, idem; 164, *Anoploderma*, dorsal; 165, *Pyrodes*, idem; bl=braços laterais; pa=projeções para implante dos tendões anteriores; ta=tensões anteriores.



Metendosternito: 166-167, *Philus*, dorsal e lateral; 168-169, *Spondylis*, idem; 170, *Asemum*, dorsal; 171-172, *Saphanus*, dorsal e lateral; 173-174, *Atimia*, idem; 175-176, *Leptura*, idem; bl=braços laterais; la=lâminas; pa=projeções para implante dos tendões anteriores; ta=tendões anteriores.

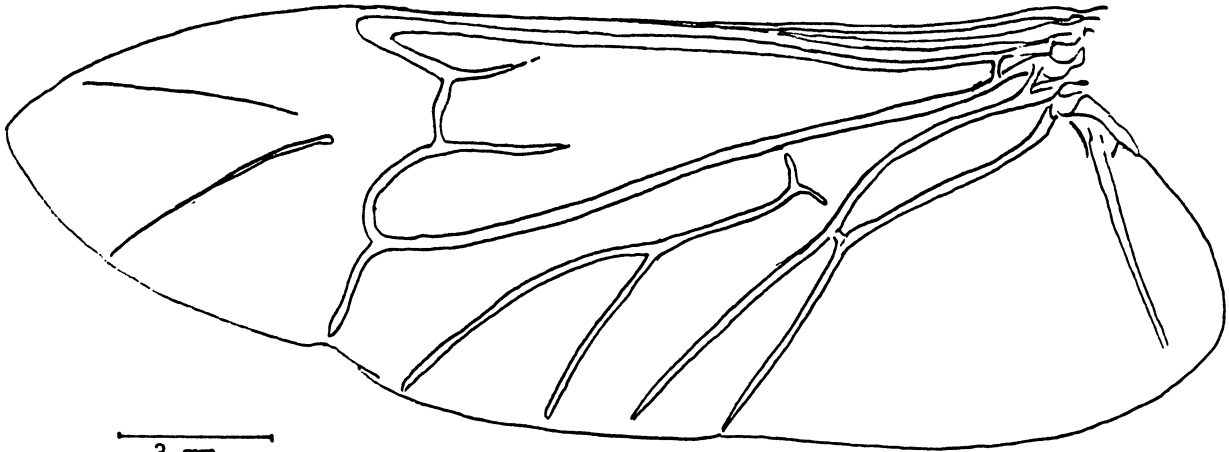


Metendosternito, dorsal e lateral: 177-178, *Necydalis*; 179-180, *Desmocerus*; 181-182, *Estola*; 182-183, *Achryson*.



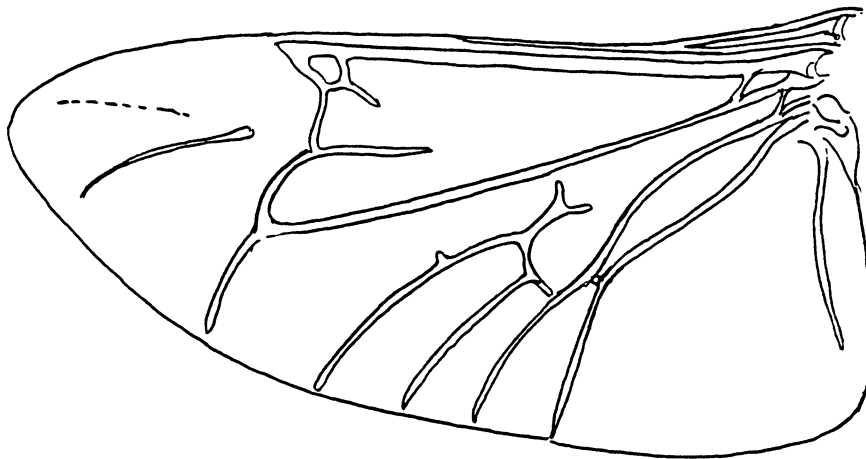
Metendosternito: 185-186, *Rhopalophora*, dorsal e lateral; 187, *Agathomerus*, vista anterior; 188, *Philus*, idem; 189, *Leptura*, idem; 190, *Necydalis*, idem; 191, *Spondylis*, idem; 192, *Asemum*, idem; 193, *Estola*, idem; 194, *Achryson*, idem.

228

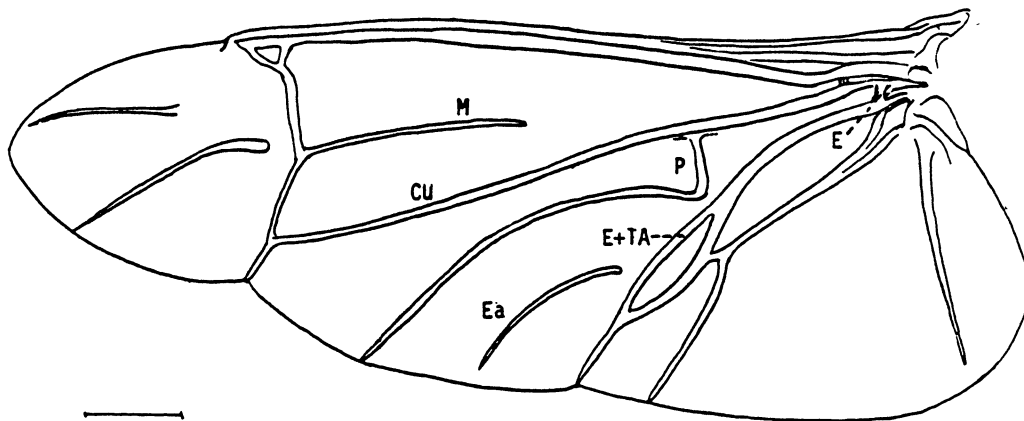


3 mm

195



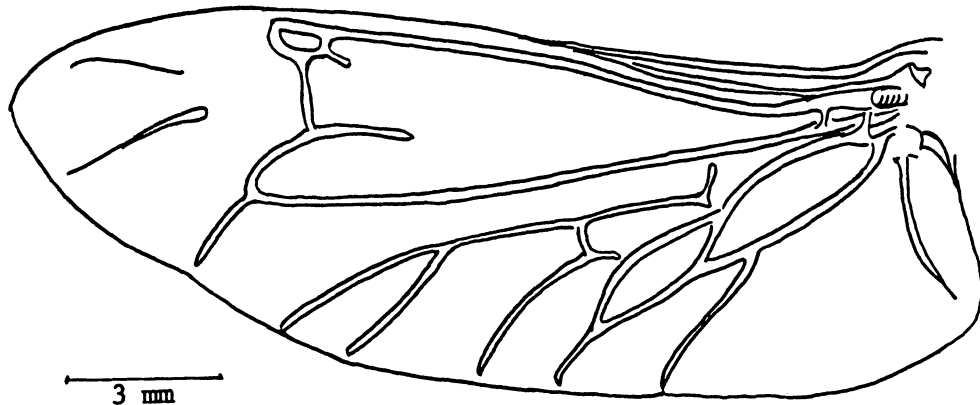
196



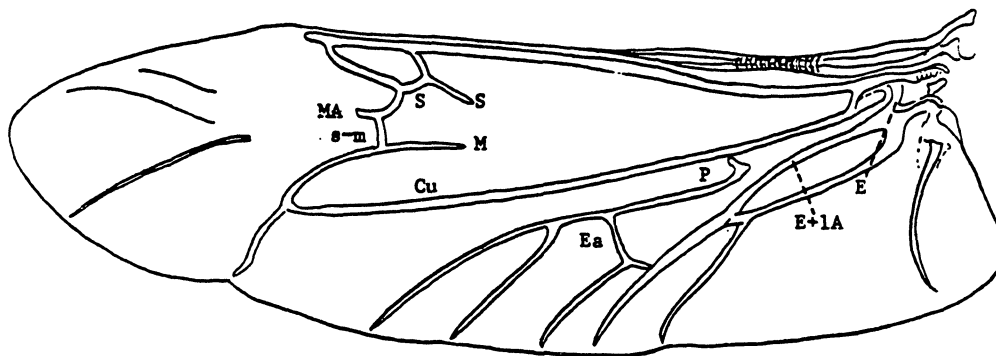
1 mm

197

Asa membranosa: 195, *Parandra*; 196, *Anoploderma*; 197, *Stenodontes*; Cu=Cubital; E=Empusal; Ea=ramo da Empusal; M=Média; P=Plical; 1A=1a. Anal.



198

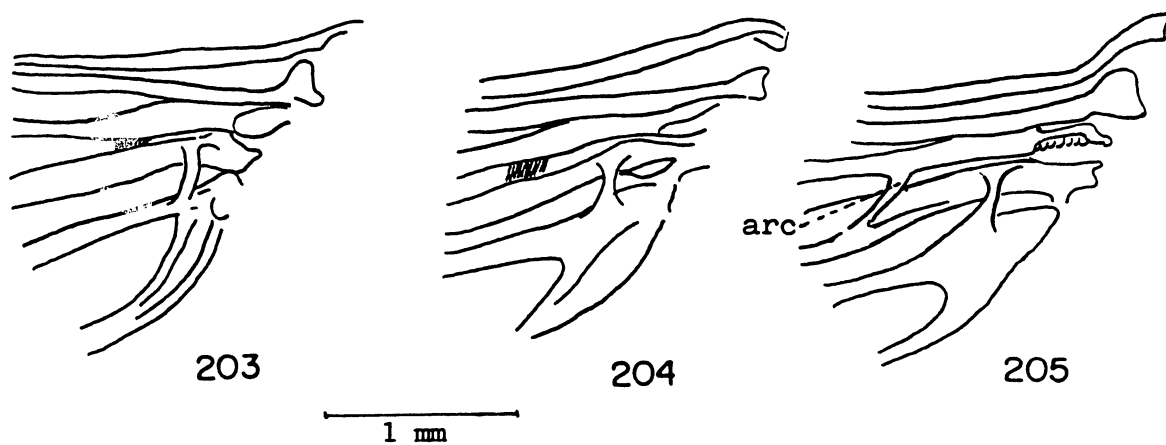
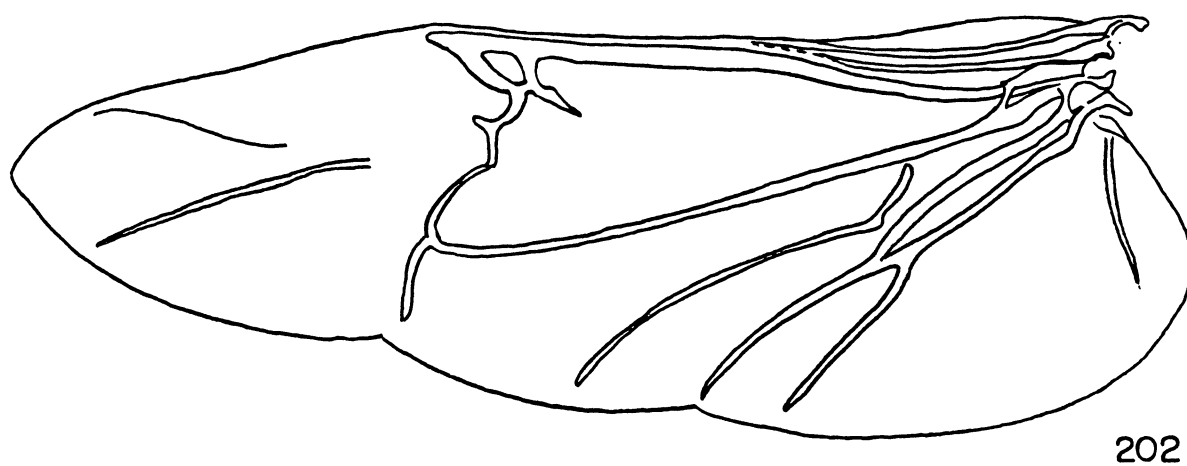
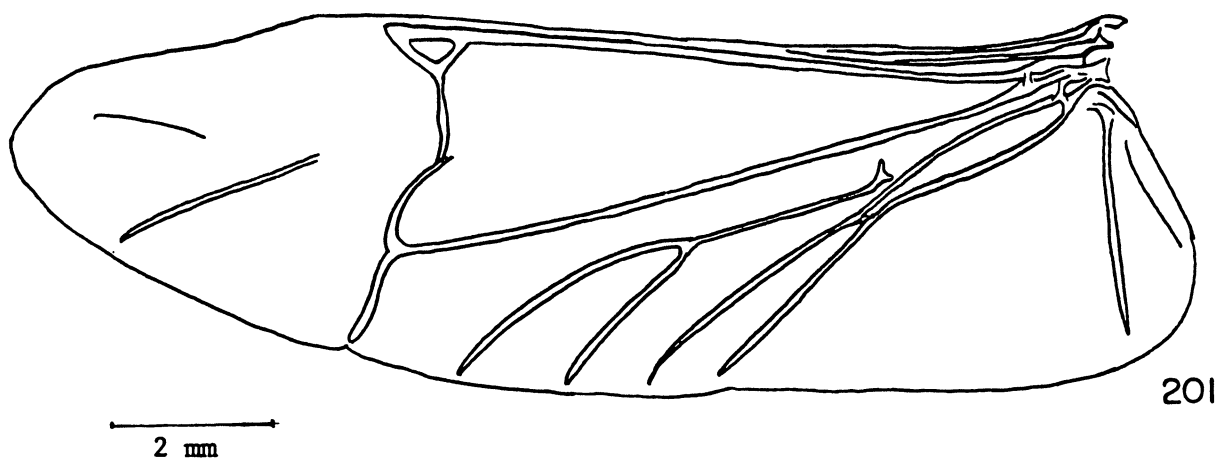


199

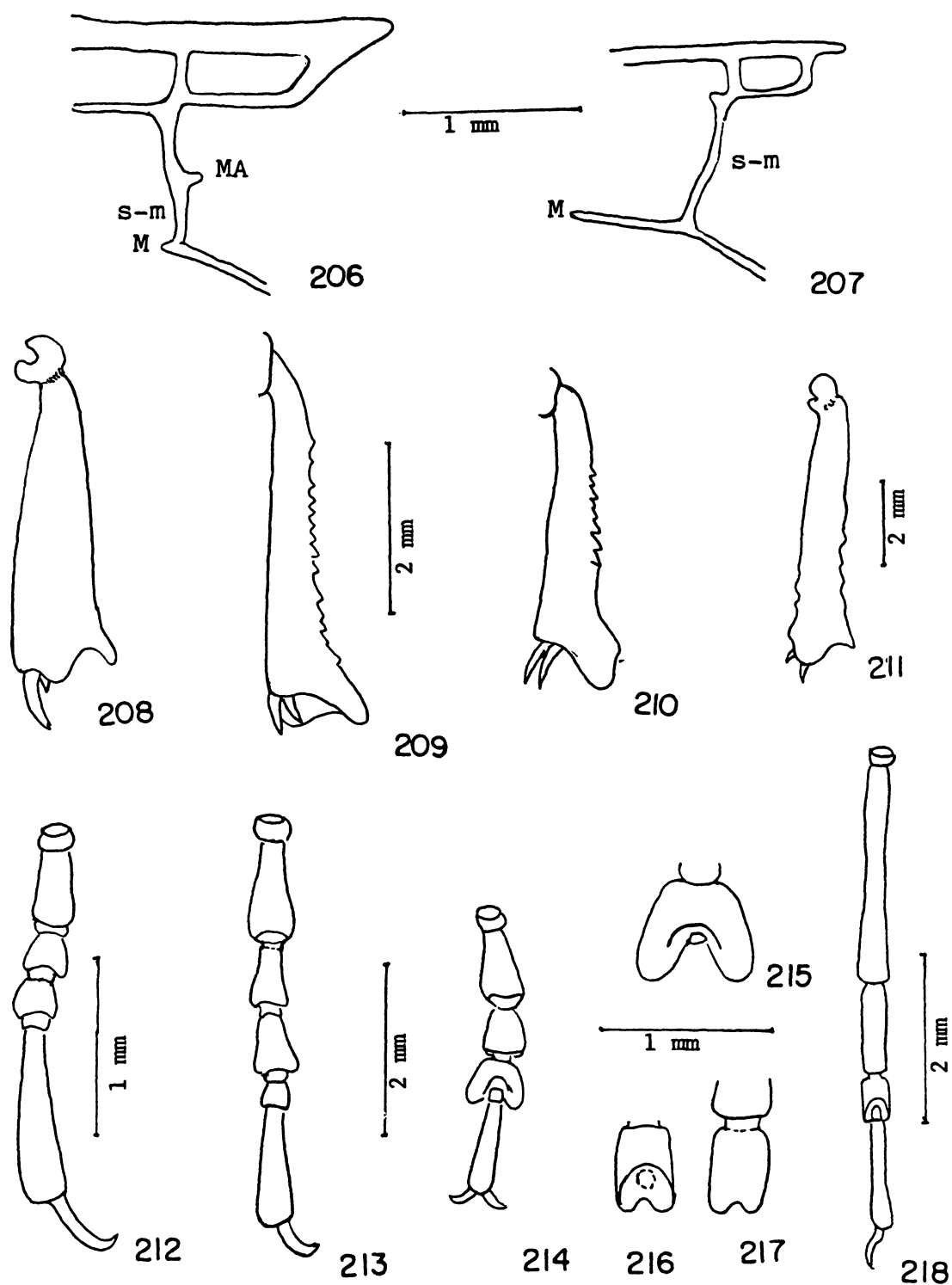


200

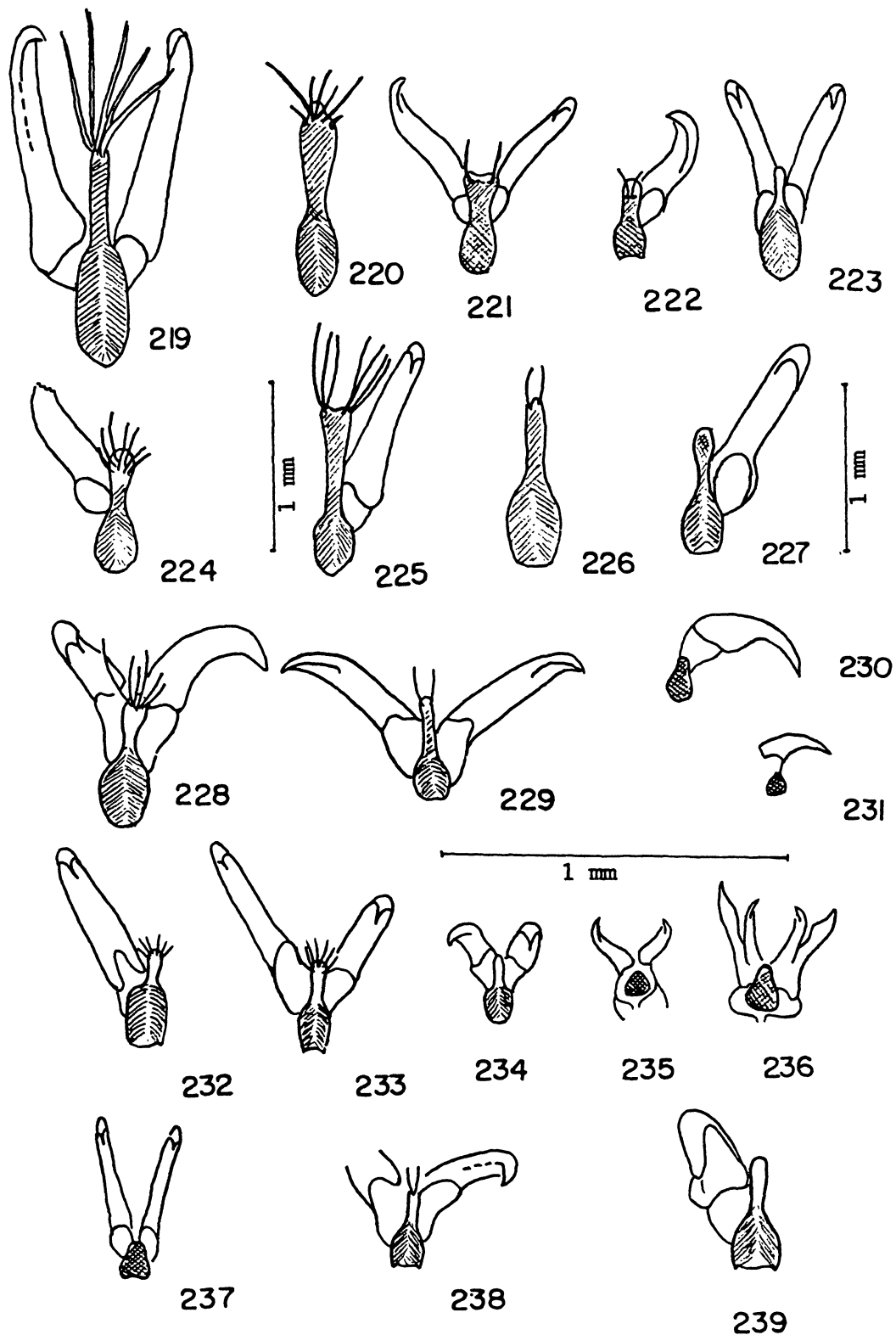
Asa membranosa: 198, *Philus*; 199, *Leptura*; 200, *Adesmus*; Cu=Cubital; E=Empusal; Ea=ramo a da E, pusal; M=Média; MA=Média anterior; P=Plical; S=Setor; s-m=veia transversa setor-média; 1A=la. Anal.



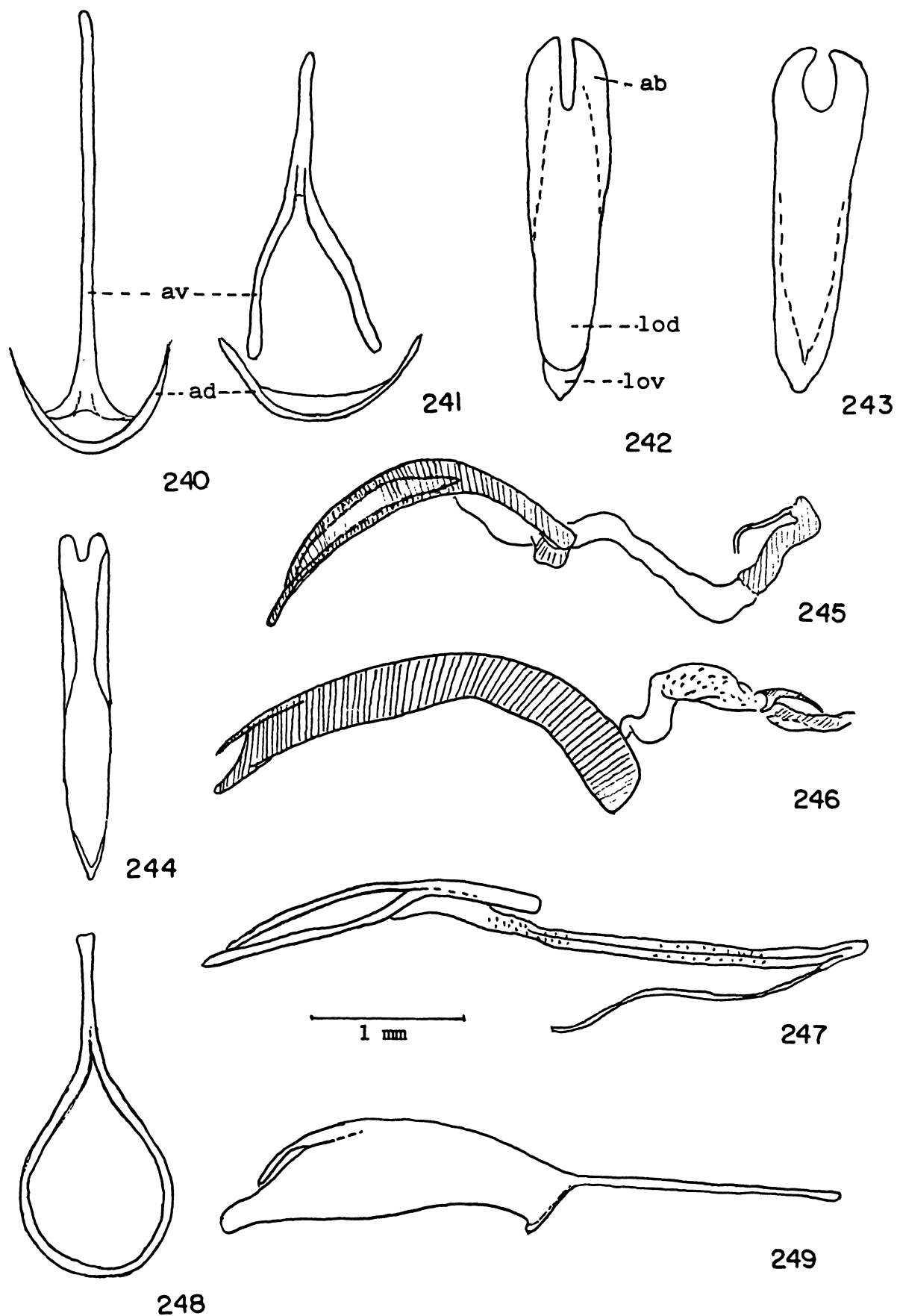
Asa membranosa: 201, *Achryson*; 202, *Trachyderes*; 203, *Pyrodes*, região basal; 204, *Oxypeltus*, idem; 205, *Leptura*, idem; ar=ârculo.



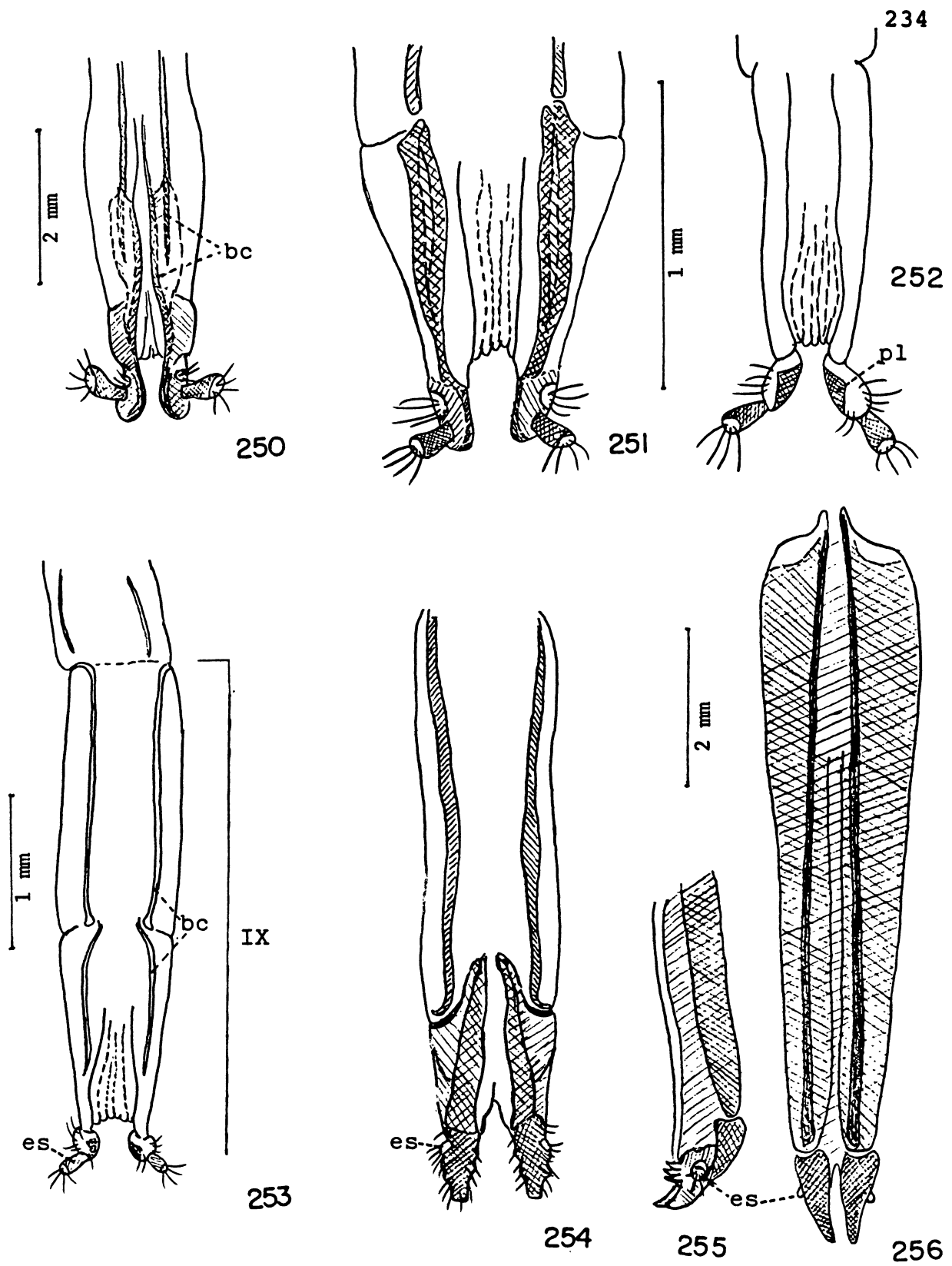
Asa membranosa, célula da Radial: 206, *Oxypeltus*; 207, *Distenia*.
 Tíbias anteriores; 208, *Parandra*; 209, *Anoploderma*; 210, *Spondylis*;
 211, *Stenodontes*. Metatarsos: 212, *Parandra*; 213, *Anoploderma*;
 214-215, *Spondylis*, metatarso e 3^o metatarsômero; 216-
 218, *Leptura*, 3^o metatarsômero, dorsal e ventral, e metatarso.



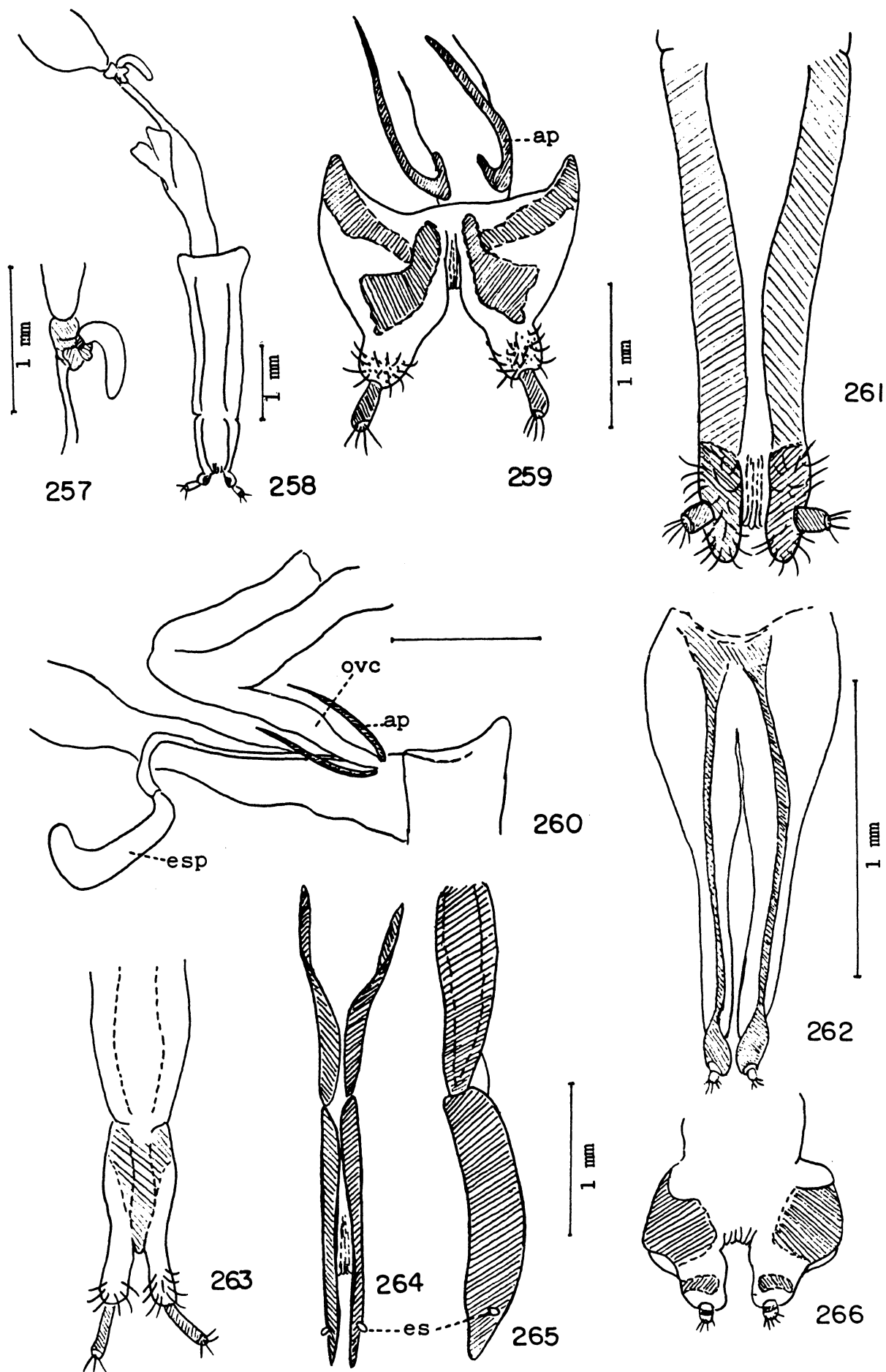
Empódio: 219, *Agathomerus*; 220, *Nyctobates*; 221, *Acropteron*; 222, *Diplectrus*; 223, *Oxypeltus*; 224, *Distenia*; 225, *Parandra*; 226, *Anoploderma*; 227, *Pyrodes*; 228, *Philus*; 229, *Spondylis*; 230, *Aseum*; 231, *Atimia*; 232, *Leptura*; 233, *Necydalis*; 234, *Desmocerus*; 235, *Estola*; 236, *Adesmus*; 237, *Rhopalophora*; 238, *Anoplomerus*; 239, *Trachyderes*.



Arco ventral e dorsal: 240, *Leptura*; 241, *Trachyderes*. Lobo médio: 242, 245, *Asemum*; 243, *Atimia*; 244, 247, *Distenia*; 246, *Saphanus*; 249, *Oxypeltus*. Tegmen: 248, *Oxypeltus*; ab=apófises basais; ad=arco dorsal; av=arco ventral; lod=lobo dorsal; lov=lobo ventral.



Terminália ♀: 250, *Stenodontes*; 251, *Spondylis*; 252, *Leptura*; 253, *Anoplomerus*; 254, *Anoploderma*; 255-256, *Parandra*; bc=baculi; es=estilos; pl=placa esclerotizada; IX=9º segmento abdominal (hemisternito 9).



Terminália ♀: 257-258, *Distenia*, glândula da espermateca e ovi-
 positor; 259, *Trachyderes*; 260, *Anoplomerus*; 261, *Nyctobates* ;
 262, *Agathomerus*; 263, *Diplectrus*; 264-265, *Acropteron*, ventral
 e lateral; 266, *Sagra*; ap=apôdemas; es=estilos; esp=espermateca;
 ovc=oviduto comum.

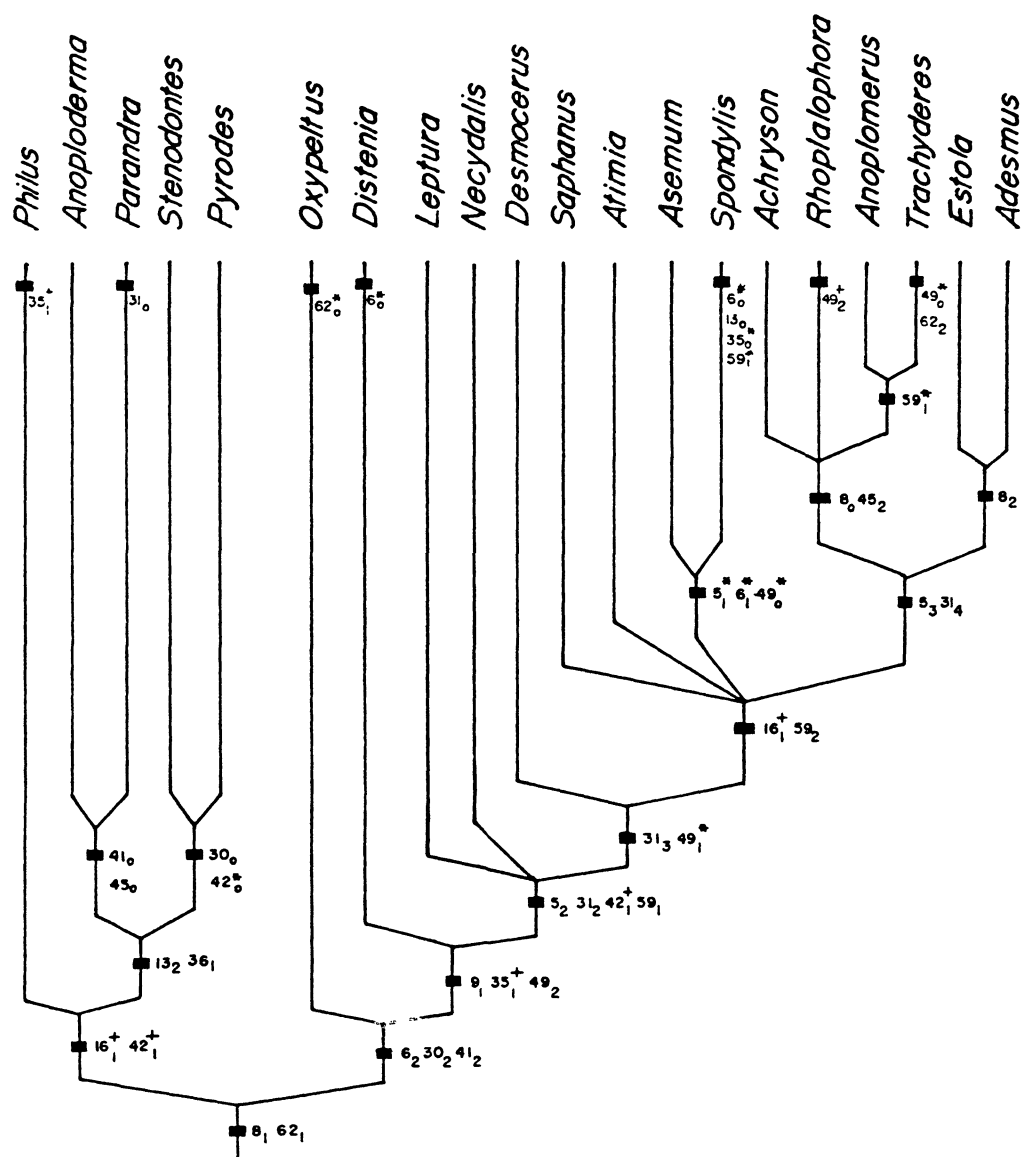


Fig. 267. Cladograma 1. Adultos: 16 caracteres ordenados; swap=Global; hold=1; 49 passos; IC=61,2%; += homoplasias; * = reversões.

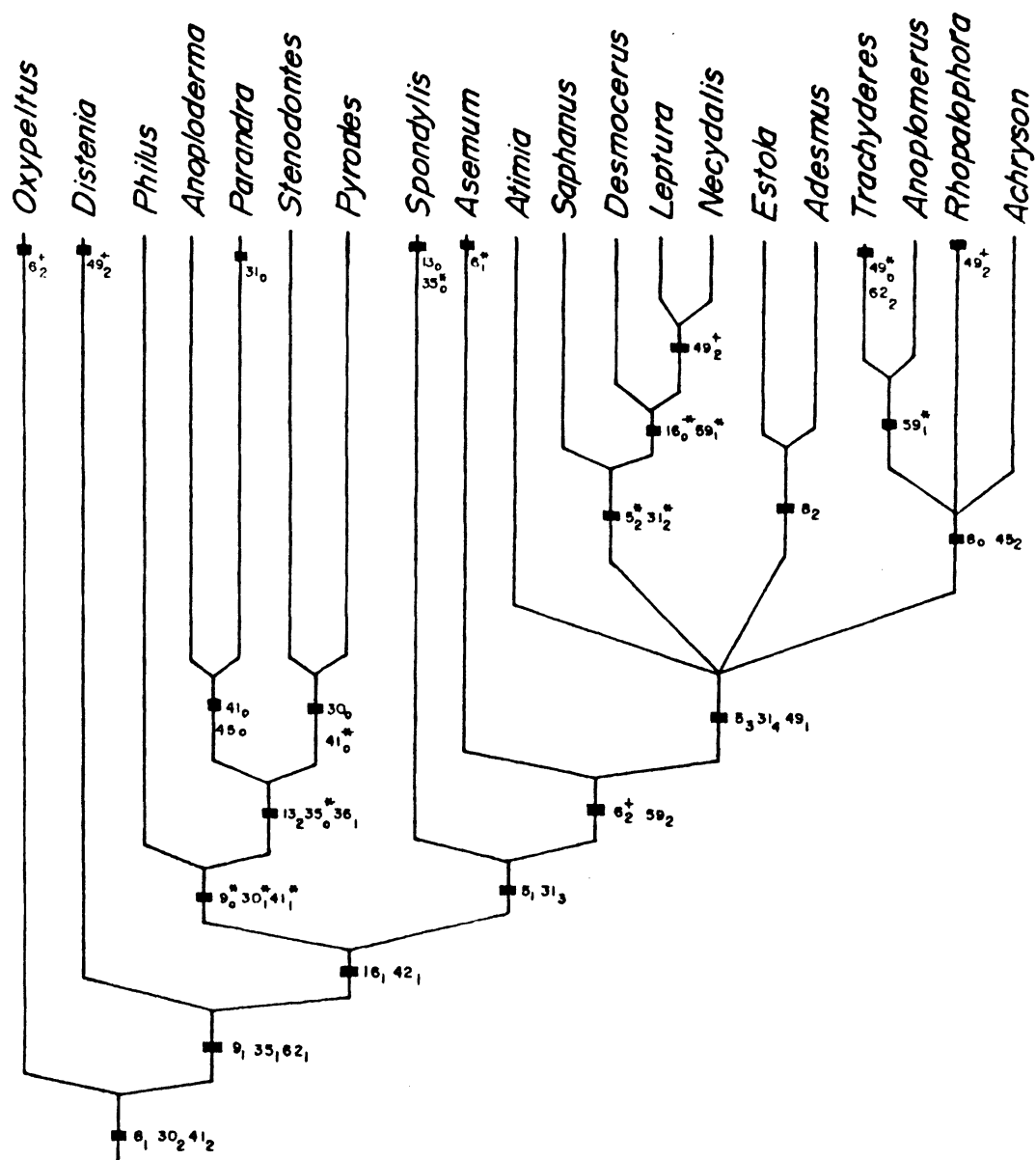


Fig. 268. Cladograma 2. Adultos: 16 caracteres não ordenados ; swap=Global; hold=1; 43 passos; IC=69,8%; += homoplasias; * = reversões.

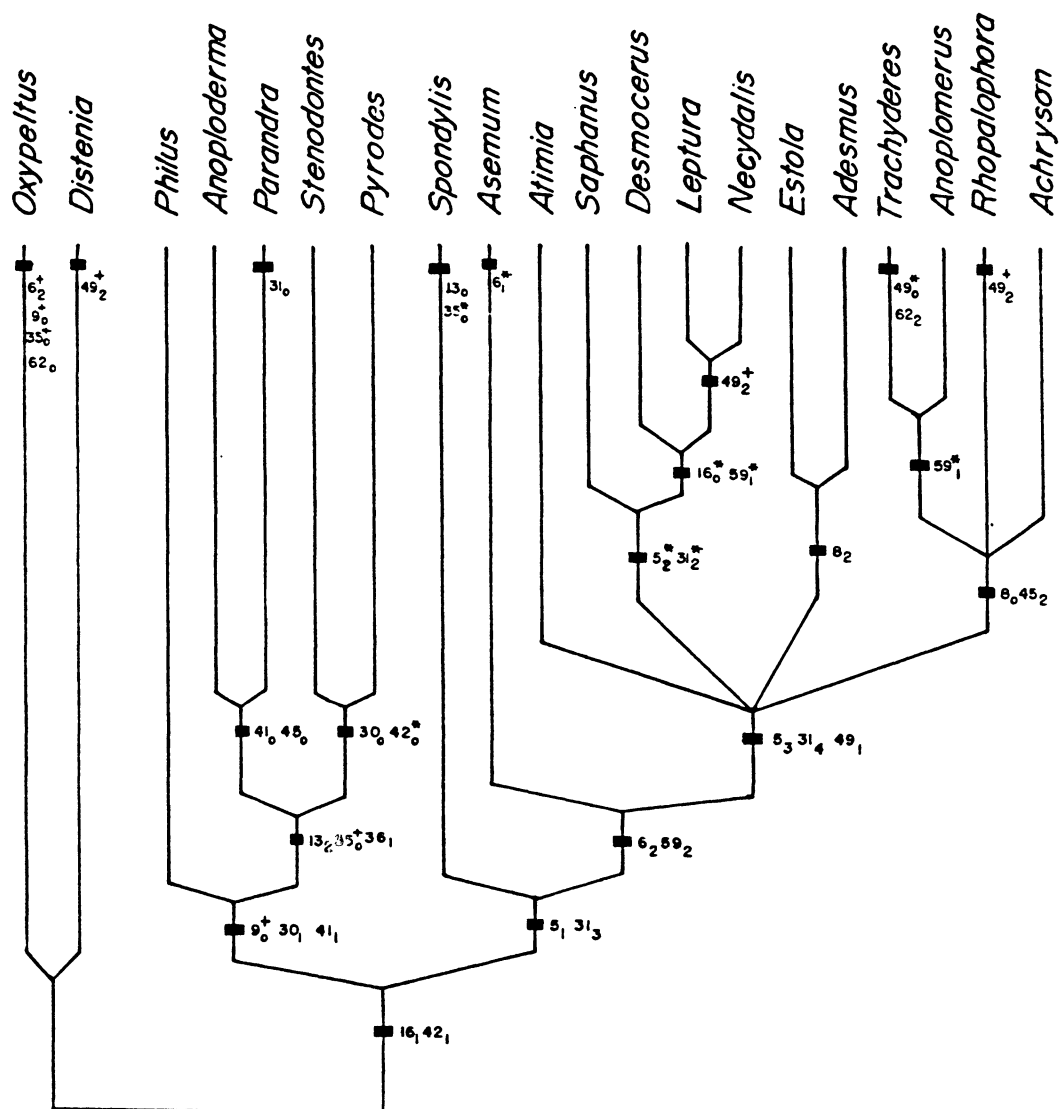


Fig. 269. Cladograma 3. Adultos: 16 caracteres não ordenados ; *Distenia* e *Oxypeltus* como grupos externos; swap=Global; hold=1; 40 passos; IC=75%; += homoplasias; * = reversões.

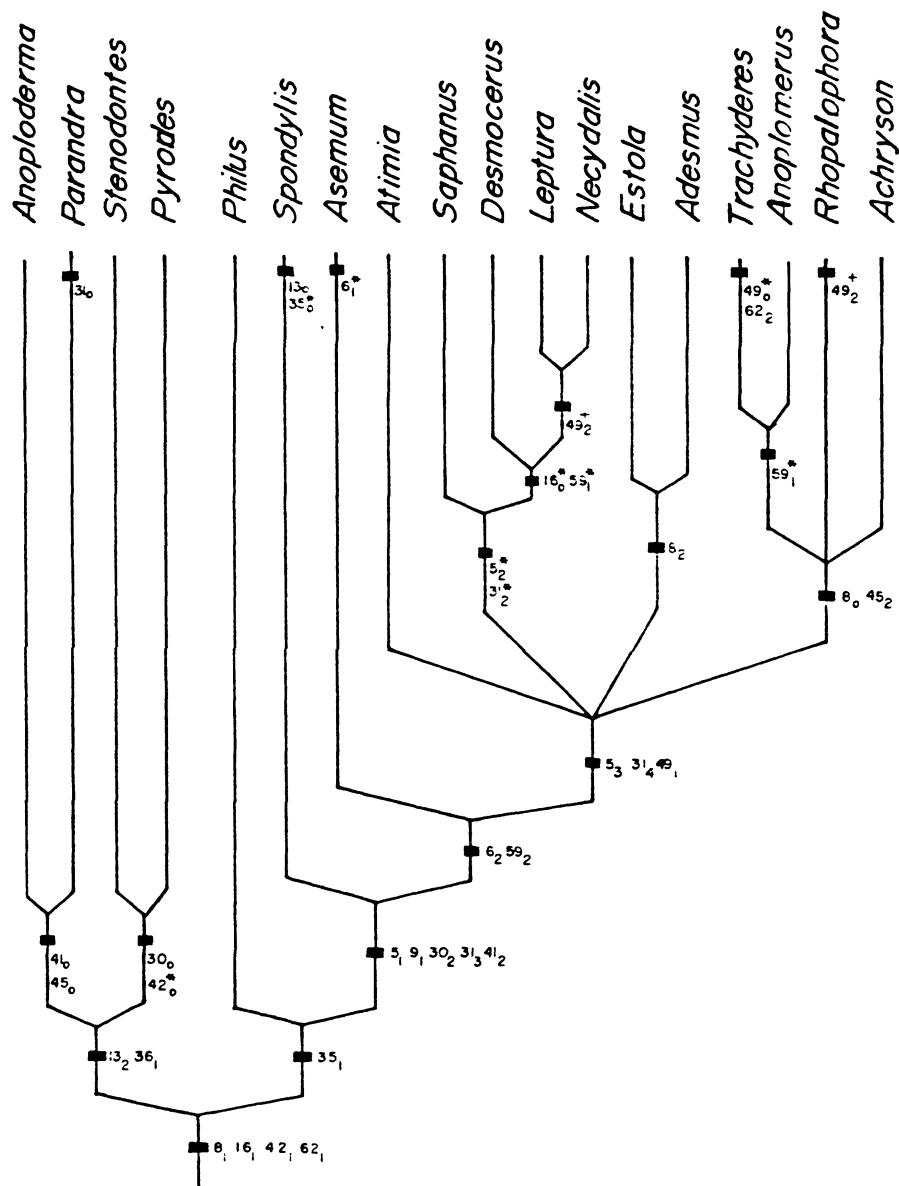


Fig. 270. Cladograma 4. Adultos: 16 caracteres não ordenados; *Distenia* e *Oxypeltus* excluídos; swap=Global; hold=1; 37 passos; IC=81,1%; † = homoplasias; * = reversões.

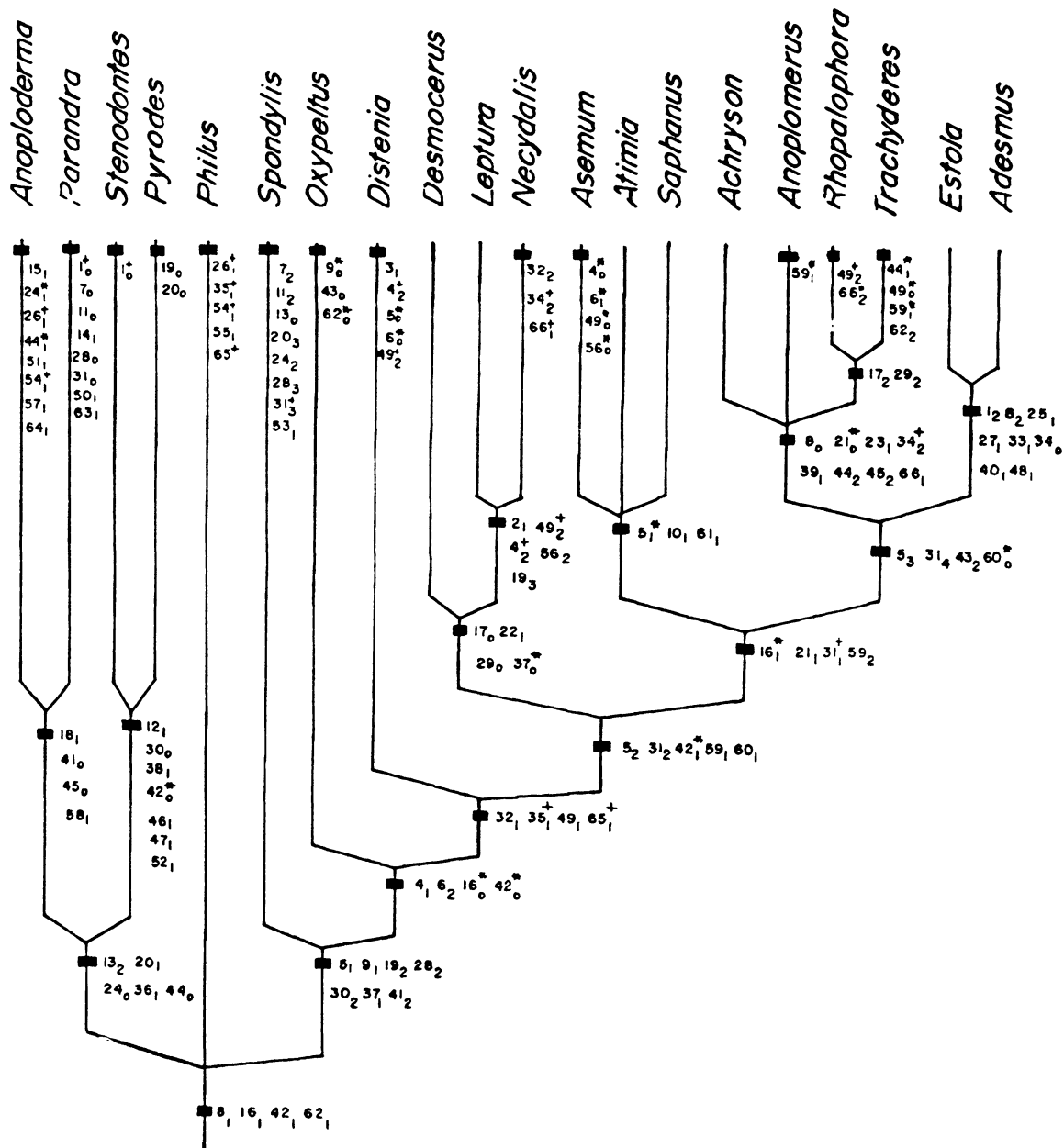


Fig. 271. Cladograma 5. Adultos: 66 caracteres ordenados; swap=Global; hold=5; 136 passos; IC=72,1%; + = homoplasias; * = reversões.

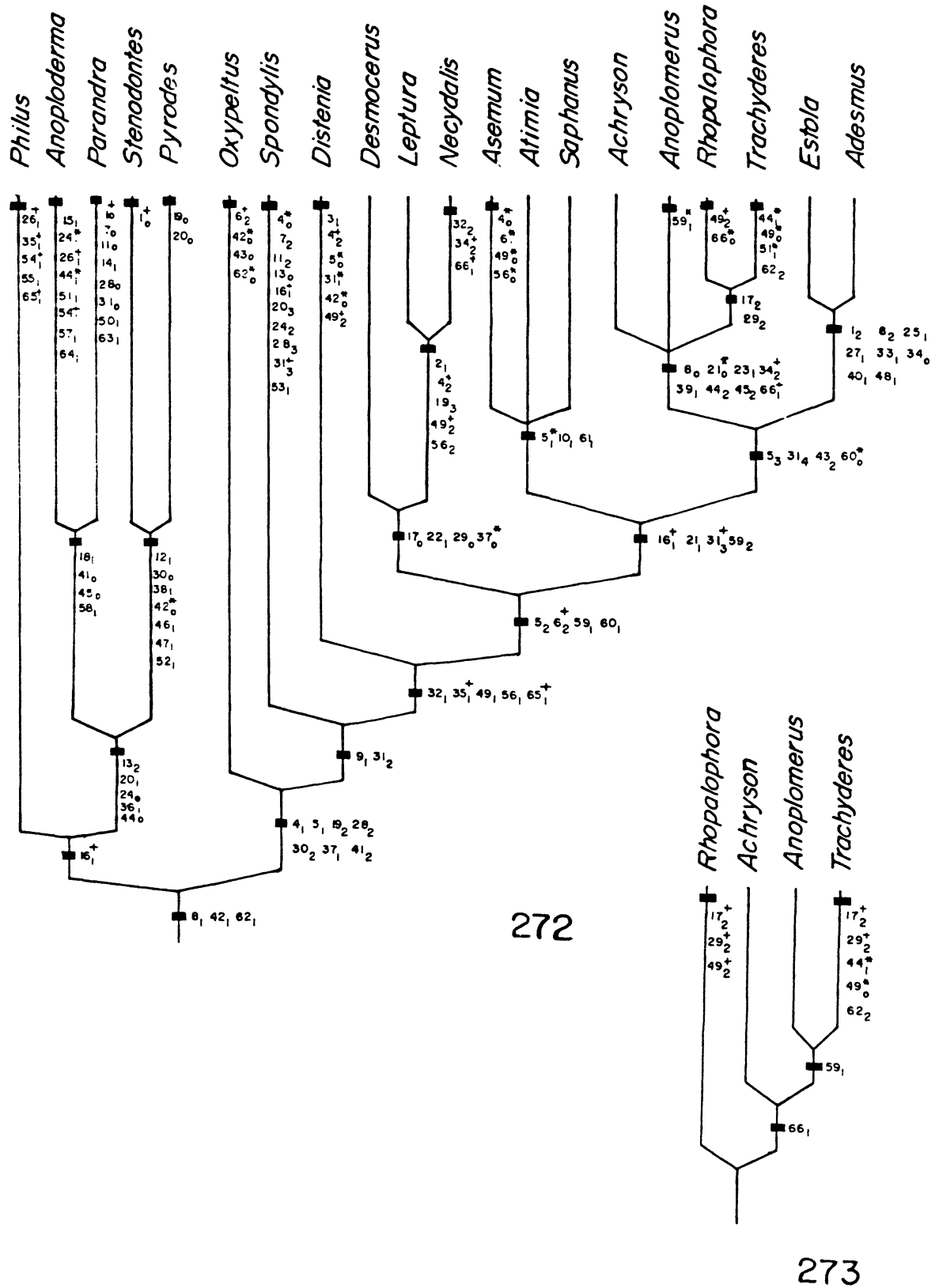


Fig. 272. Cladograma 6. Adultos: 66 caracteres ordenados; swap=Global; hold=5; 136 passos; IC=72,1%; +=homoplasias; *=reversões. Fig. 273: relações filogenéticas entre os Cerambycinae; resultado obtido com as mesmas opções e igual parcimônia do Cladograma 6.

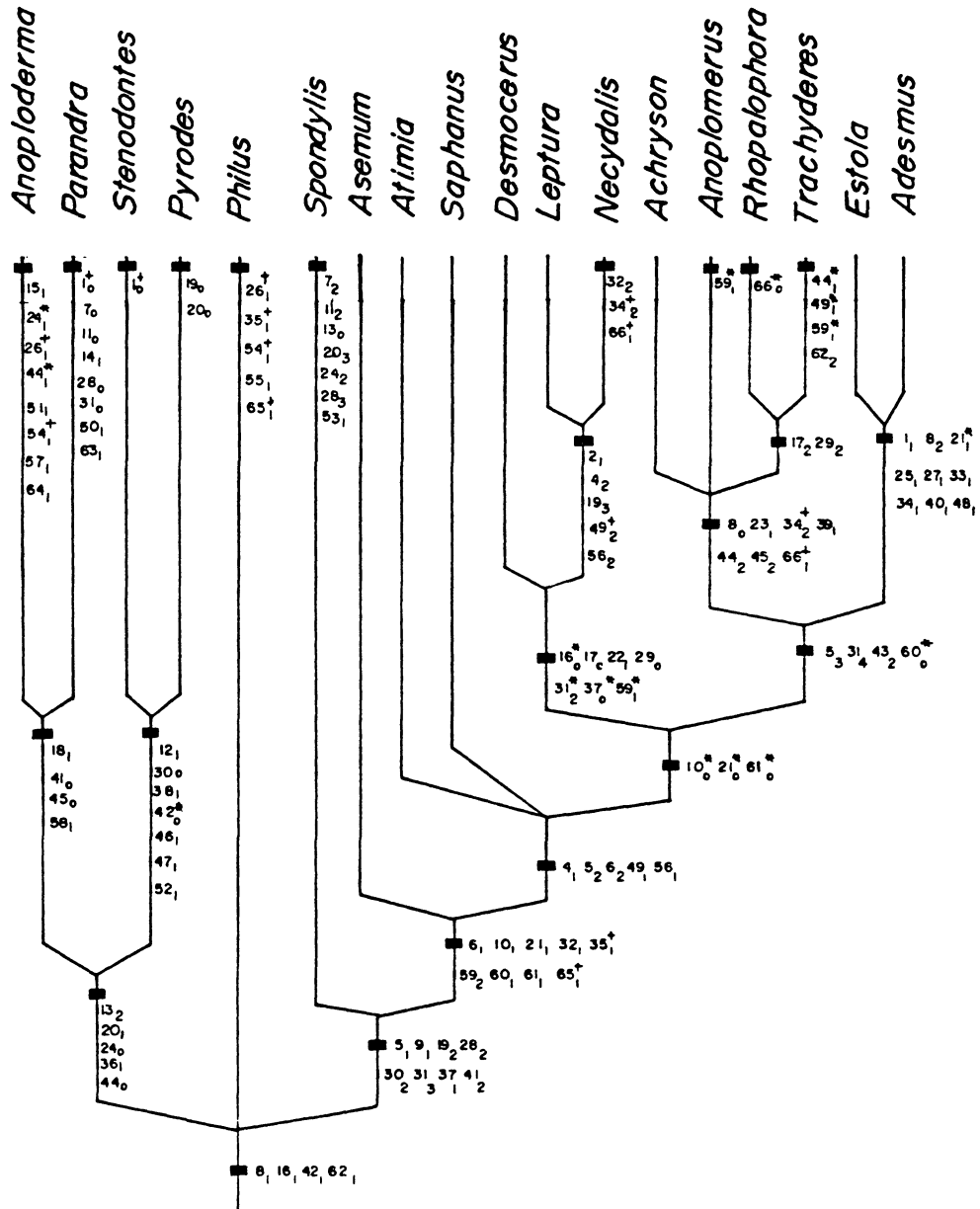


Fig. 274. Cladograma 7. Adultos: 66 caracteres ordenados; *Distenia* e *Oxypeltus* excluídos; swap=Global; hold=5; 122 passos; IC=78,7%; += homoplasias; *=reversões.

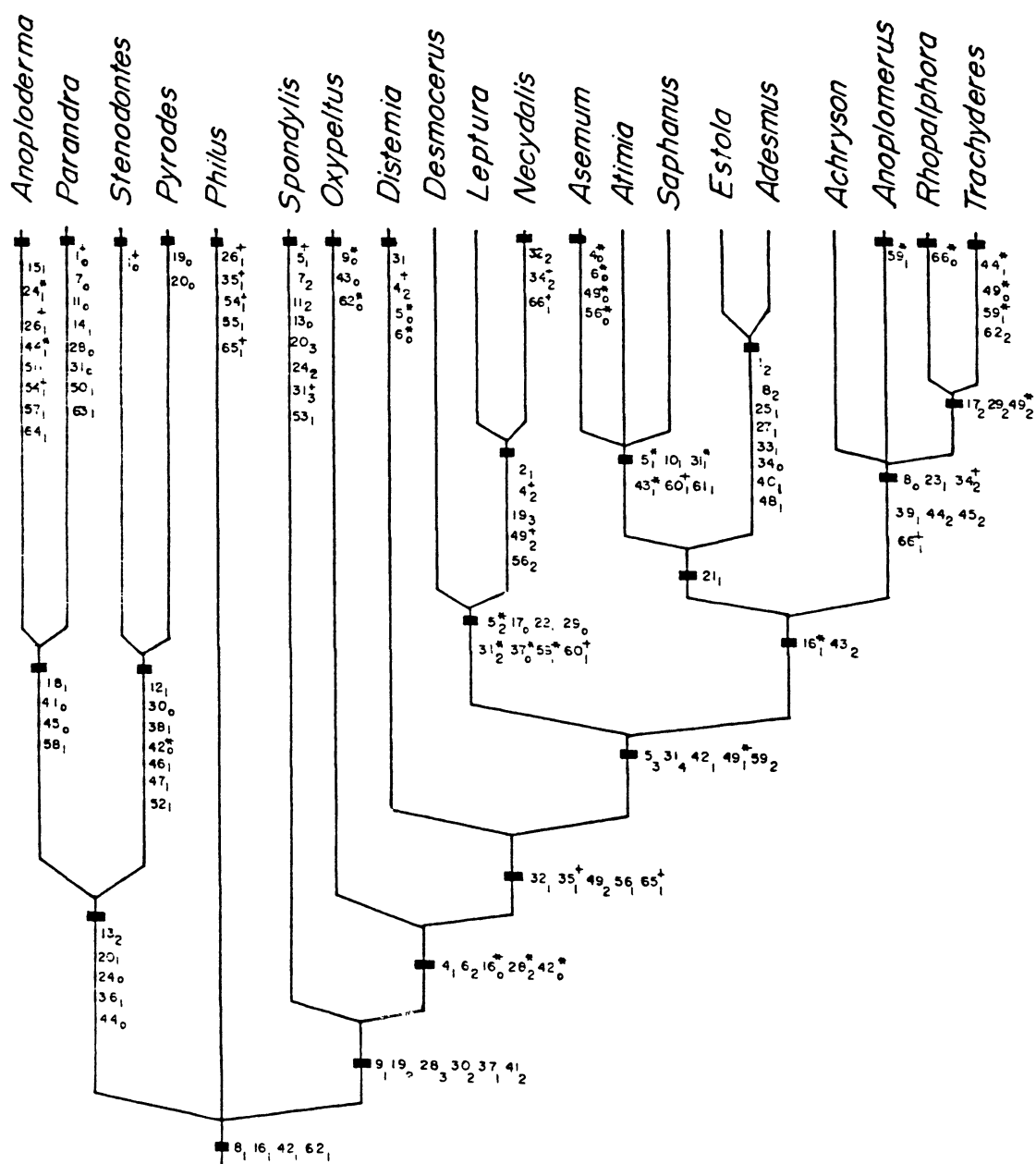


Fig. 275. Cladograma 8. Adultos: 66 caracteres não ordenados; swap=Global; hold=5; 132 passos; IC=74,2%; += homoplasias; *= re_{versões}.

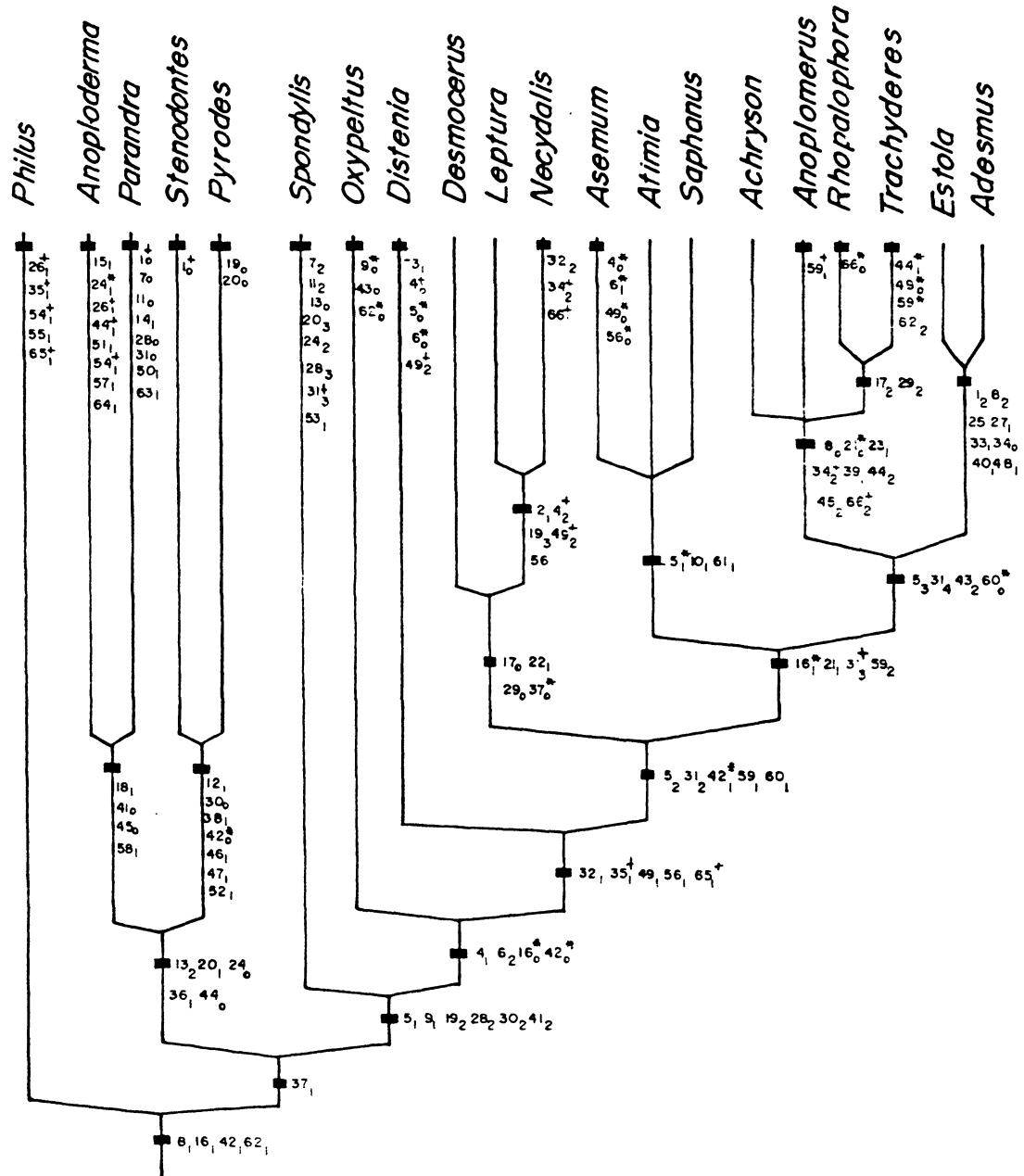


Fig. 277. Cladograma 10. Adultos: 66 caracteres ordenados; swap= Global Mulpars; hold=5; 136 passos; IC=72,1%; + = homoplasias ; * = reversões.

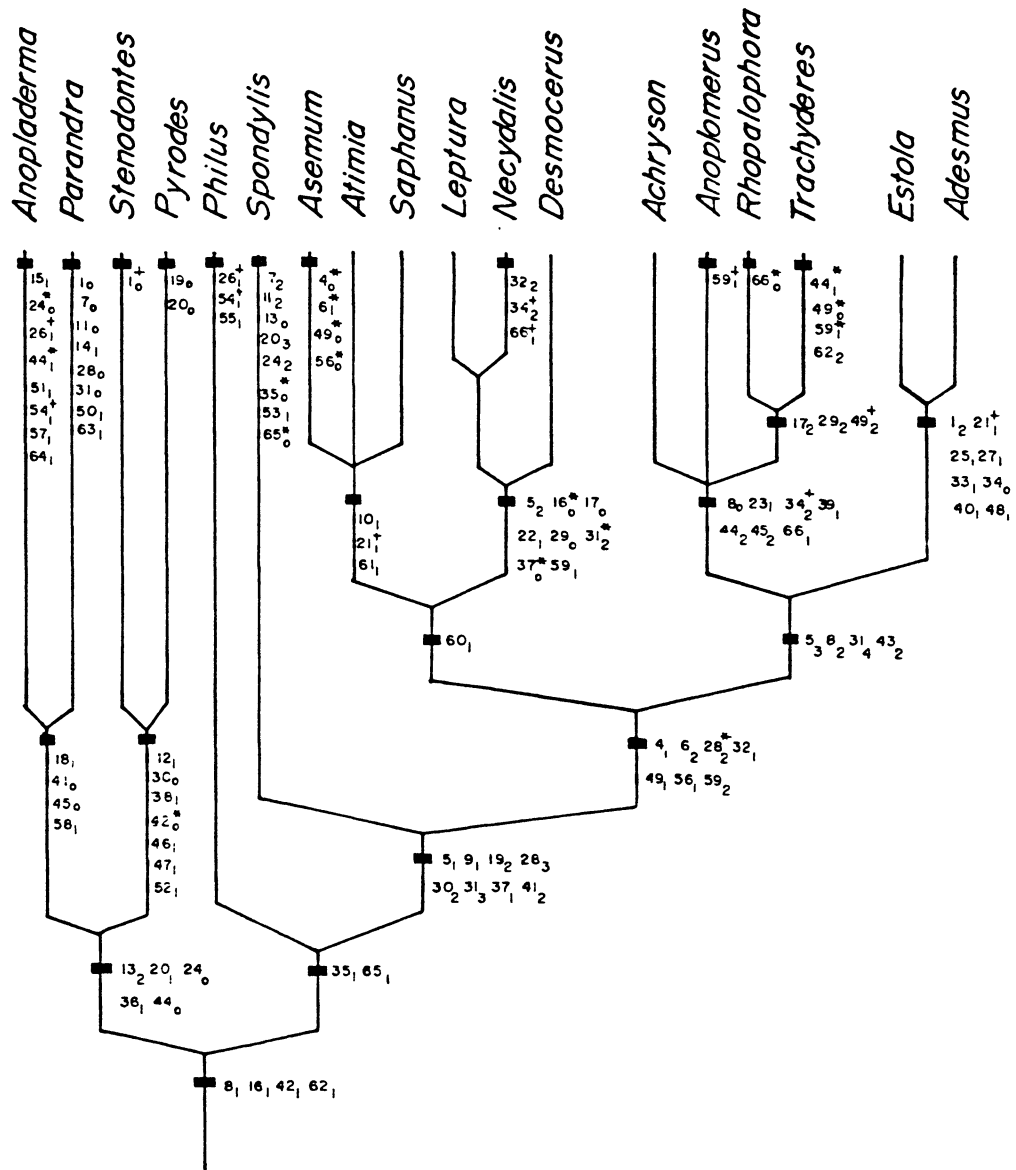


Fig. 276. Cladograma 9. Adultos: 66 caracteres ão ordenados; *Distenia* e *Oxypeltus* excluĩdos; swap=Global; hold=5; 119 passos; IC=80,7%; + = homoplasias; * = reversões.

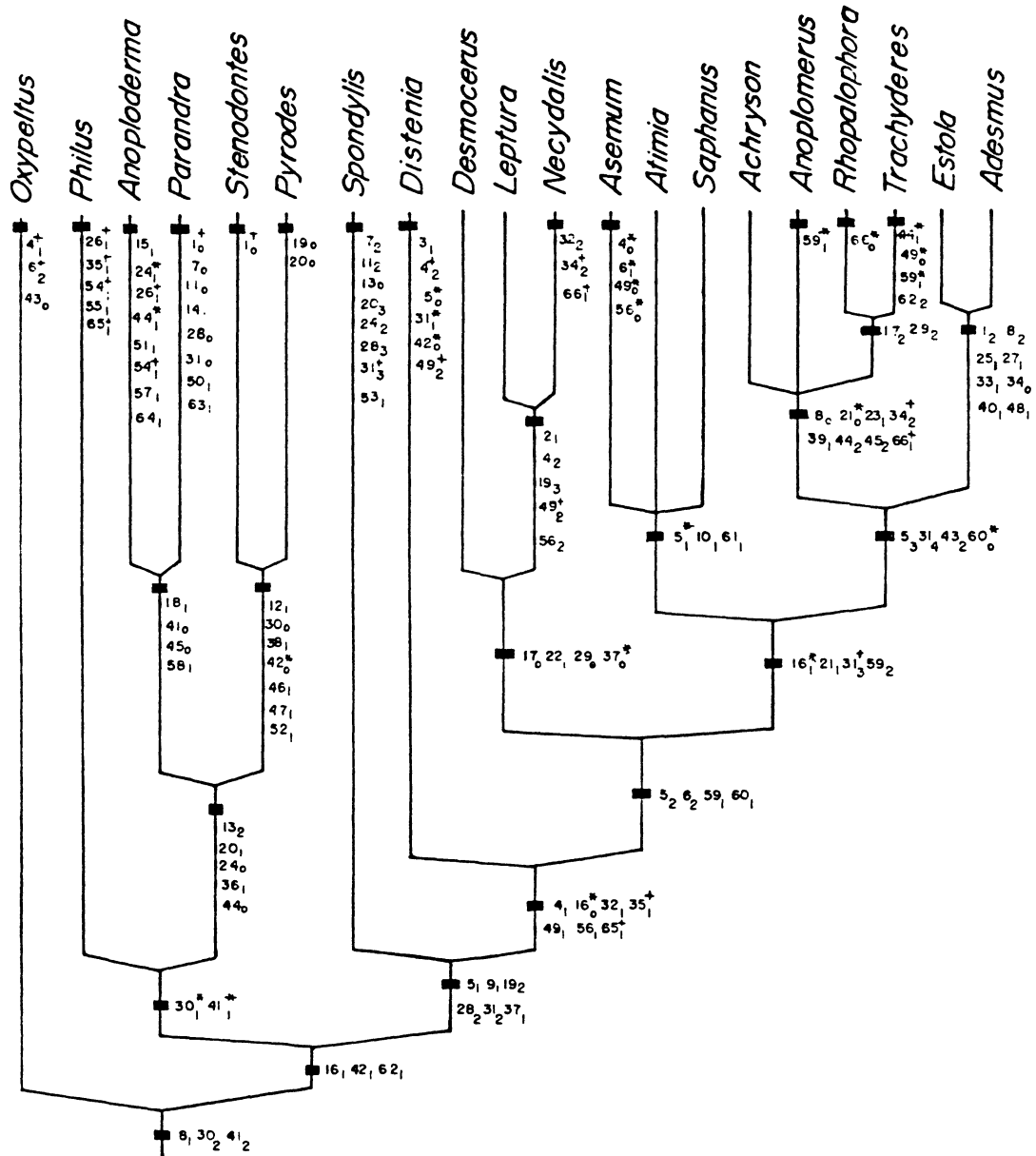


Fig. 278. Cladograma 11. Adultos: 66 caracteres ordenados; swap= Global Mulpars; hold=1; 136 passos; IC=72,1%; + = homoplasias ; * = reversões.

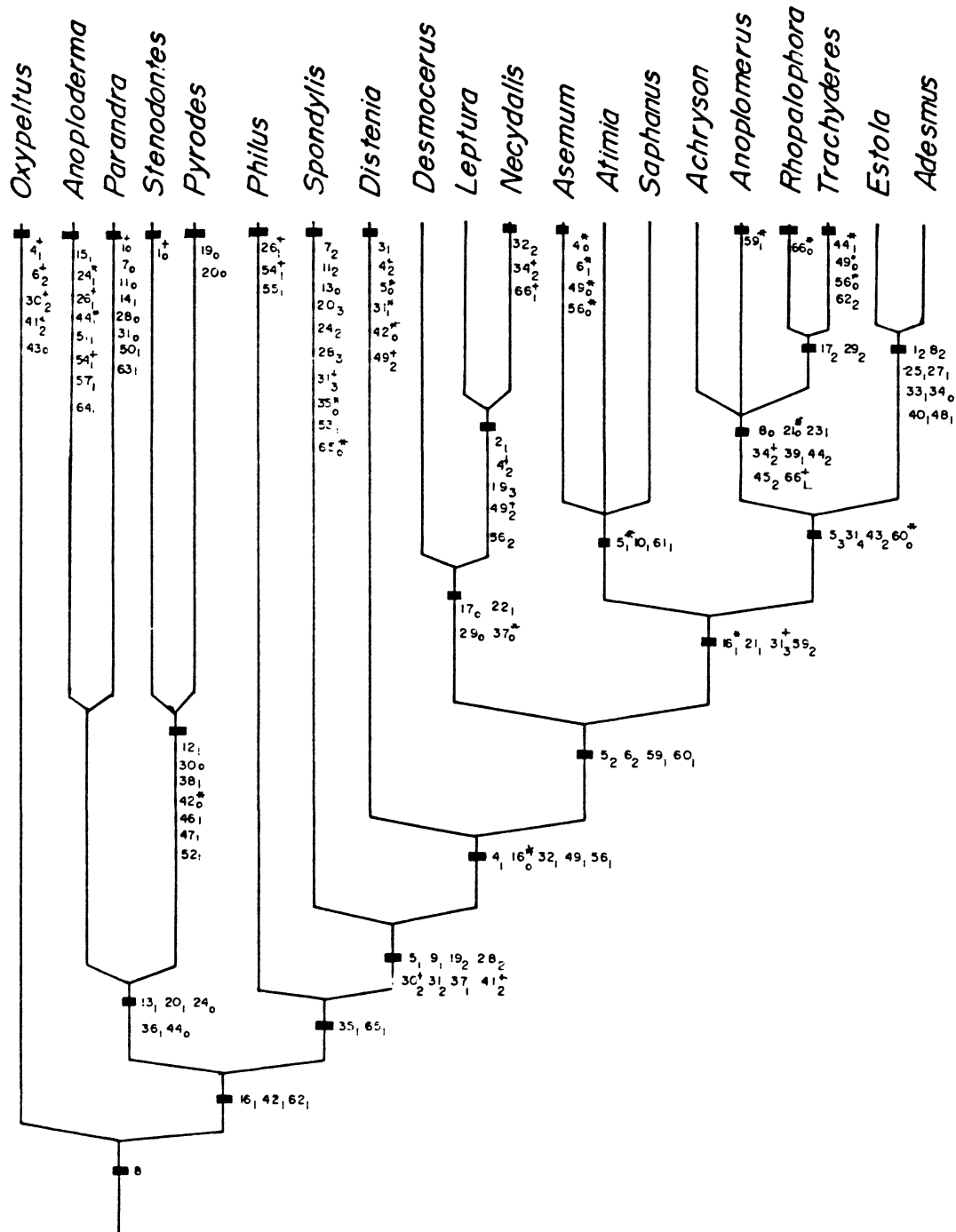


Fig. 279. Cladograma 12. Adultos: 66 caracteres ordenados; swap= Global Mulpars; hold=1; 136 passos; IC= 72,1%; + = homoplasias; * = reversões.

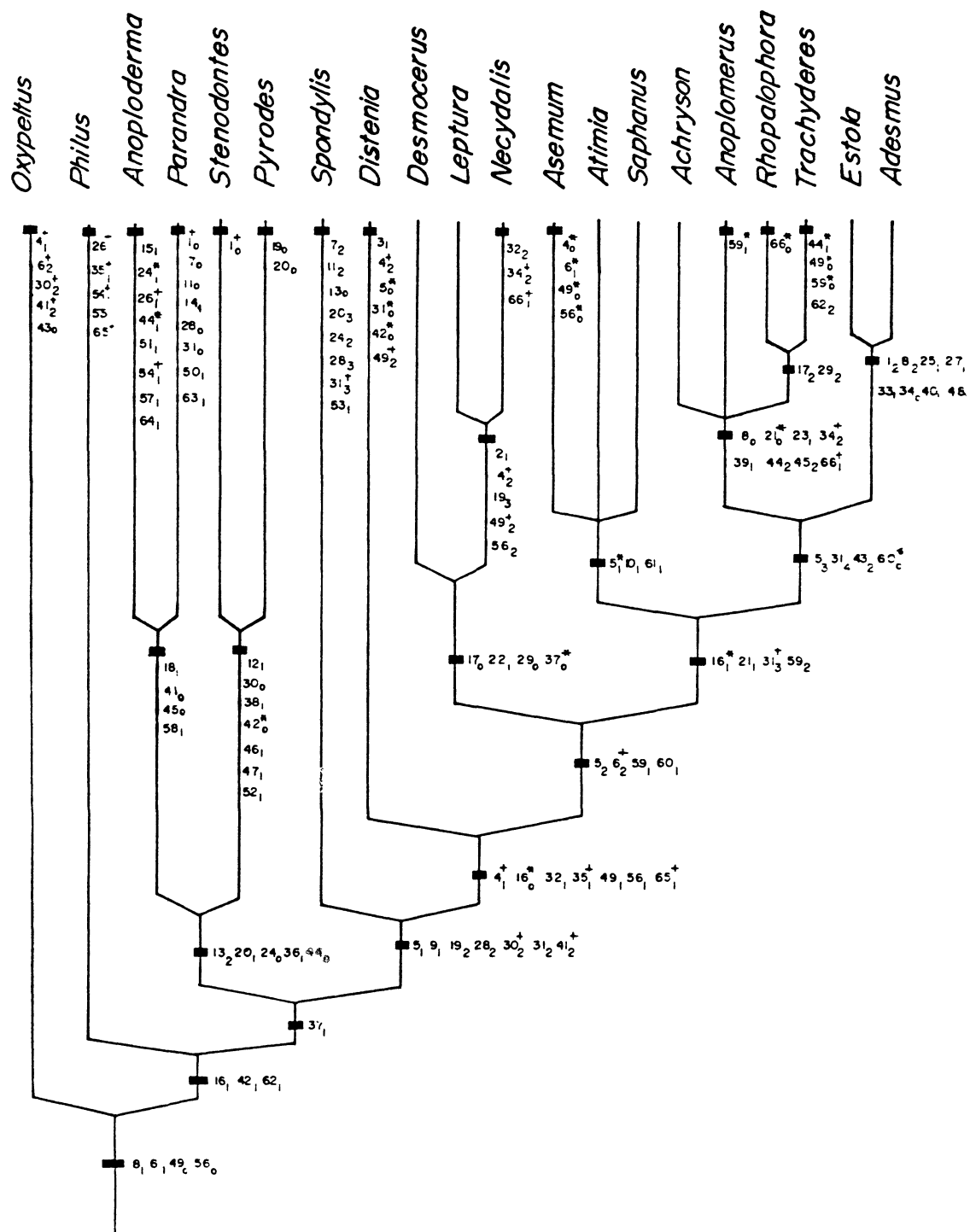


Fig. 280. Cladograma 13. Adultos: 66 caracteres ordenados; swap= Global Mulpars; hold=1; 136 passos; IC=72,1%; + = homoplasias; * = reversões.

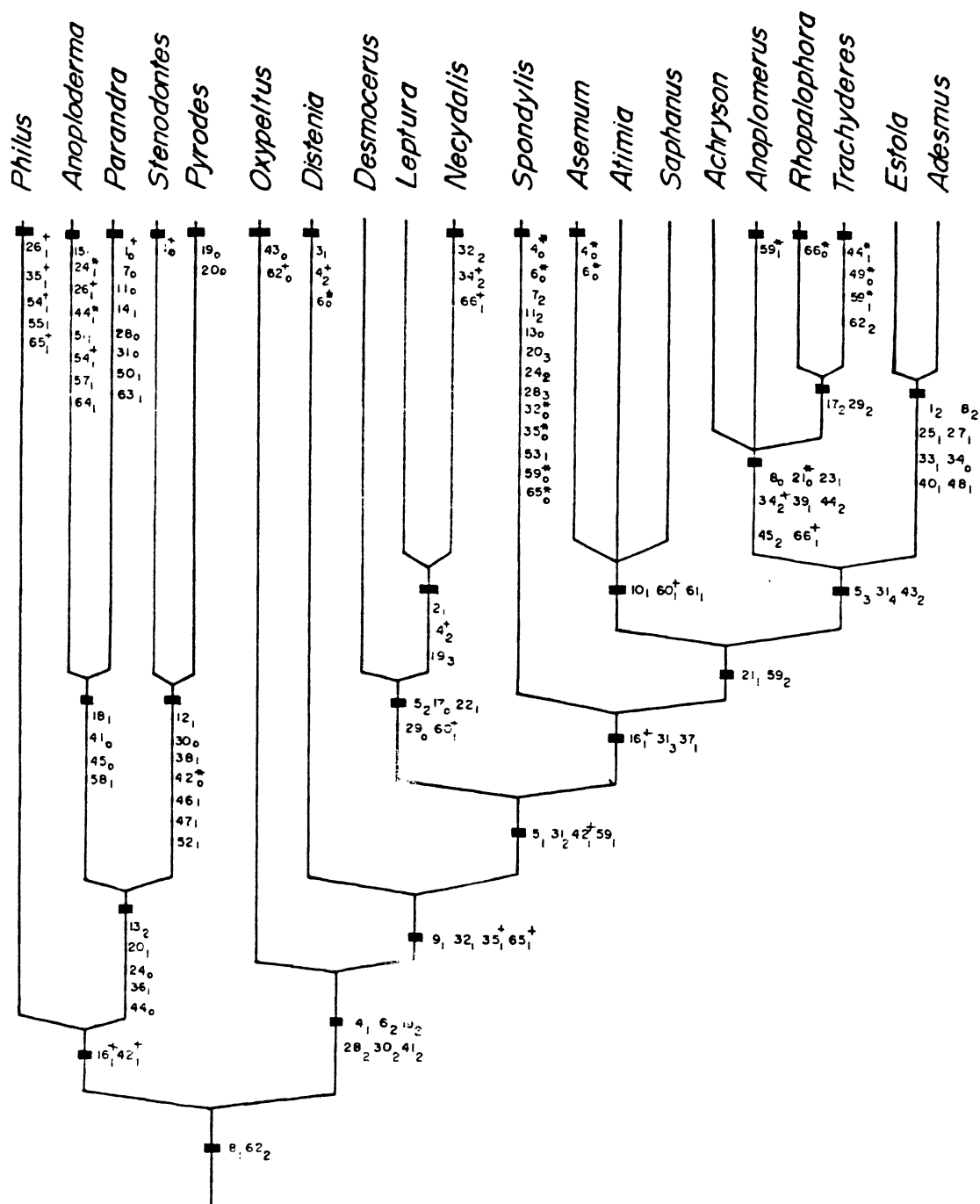


Fig. 282. Cladograma 15. Adultos: 64 caracteres ordenados (deletados os caracteres 49 e 56); swap=Global; hold=5; 127 passos ; IC=74%; + =homoplasias; * =reversões.

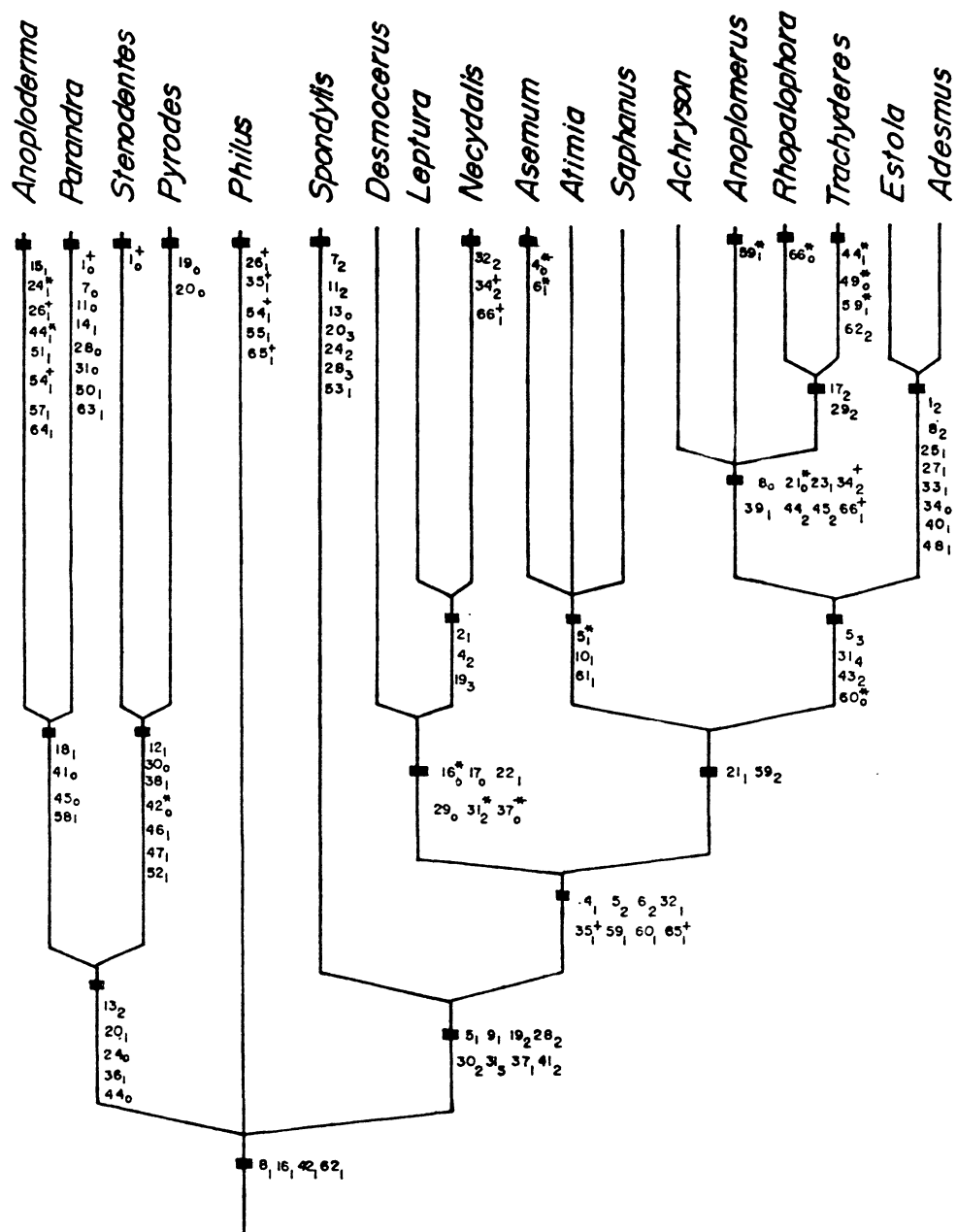


Fig. 283. Cladograma 16. Adultos: 64 caracteres ordenados (deletados os caracteres 49 e 56); *Oxypteltus* e *Distenia* excluídos; swap=Global; hold=5; 115 passos; IC=80%; + = homoplasias; * = reversões.

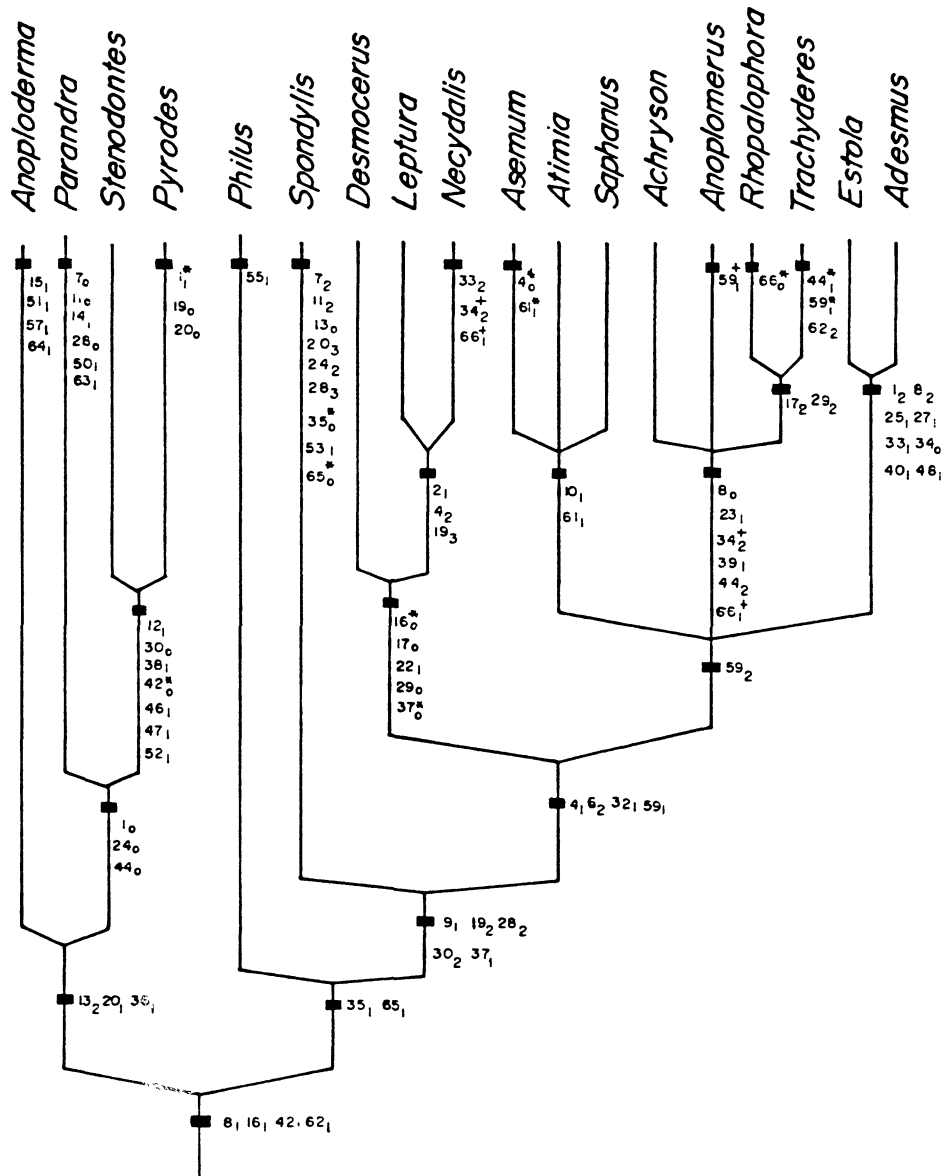


Fig. 284. Cladograma 17. Adultos: 53 caracteres ordenados (caracteres deletados: 5, 18, 21, 26, 31, 41, 43, 45, 49, 54, 56, 58, 60); *Distenia* e *Oxypeltus* excluídos; swap=Global; hold=5 ; 89 passos; IC=83,1%; + = homoplasias; * = reversões.

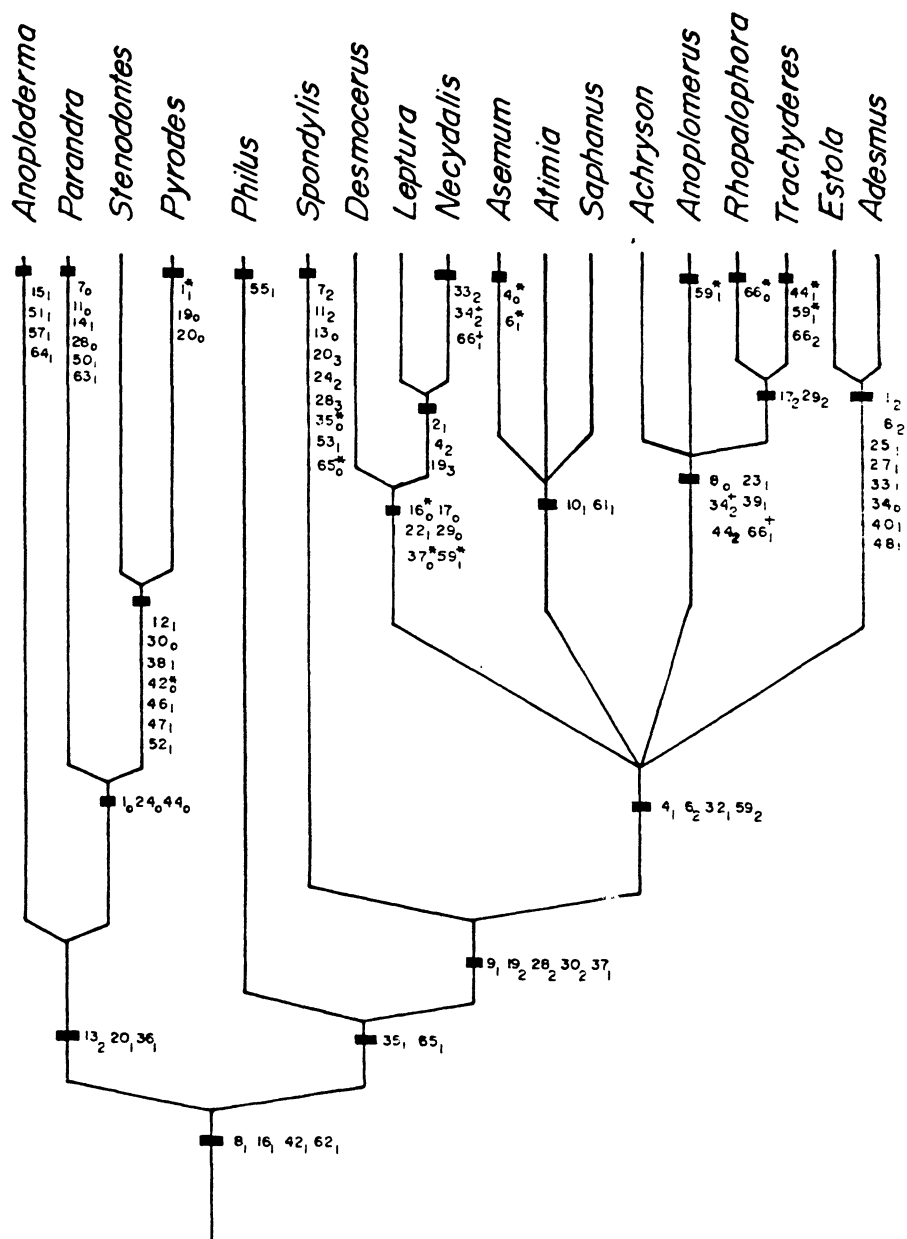


Fig. 285. Cladograma 18. Adultos: 53 caracteres; caráter 59 não ordenado; *Distenia* e *Oxypeltus* excluídos; swap=Global; hold=5; 89 passos; IX=83,1%; + = homoplasias; * = reversões.

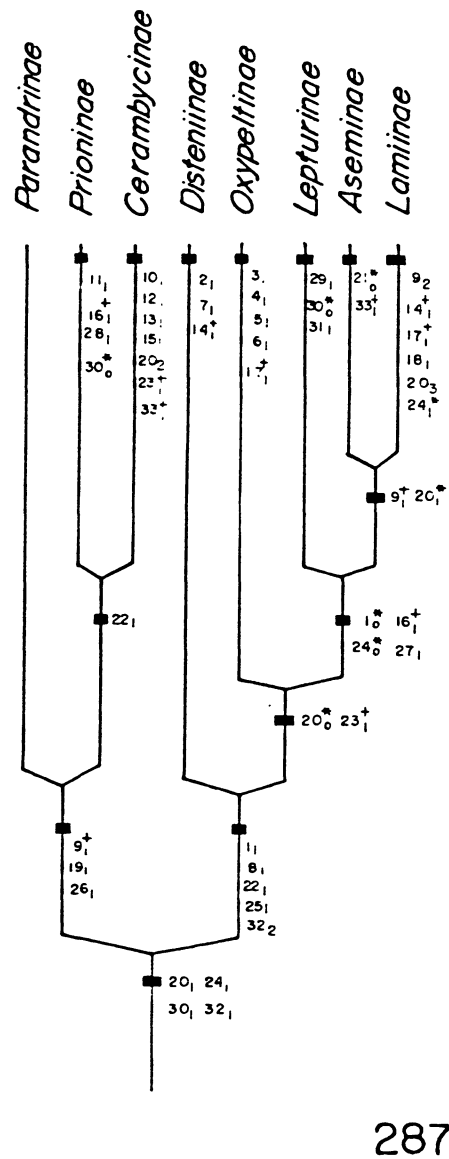
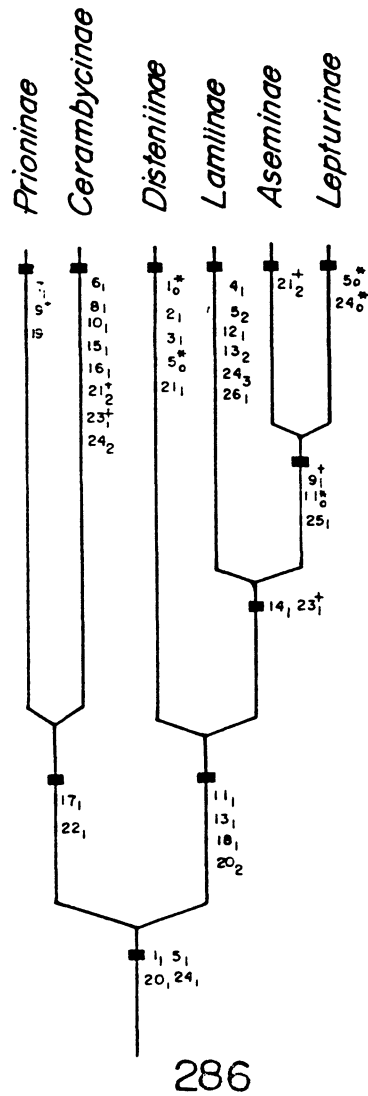
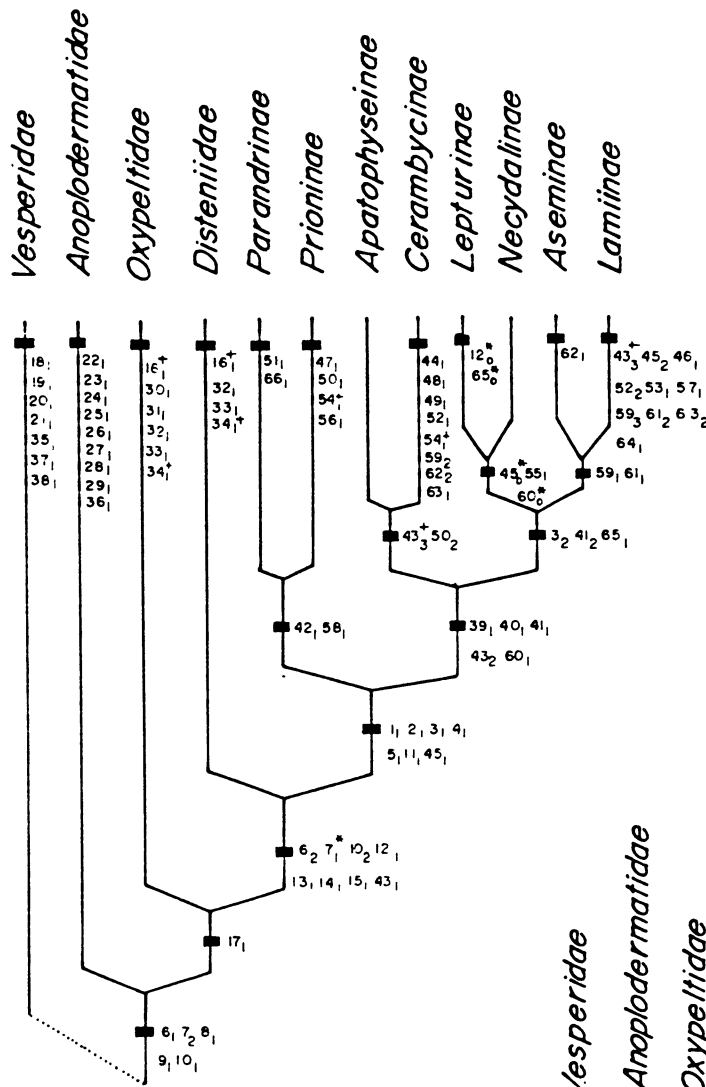
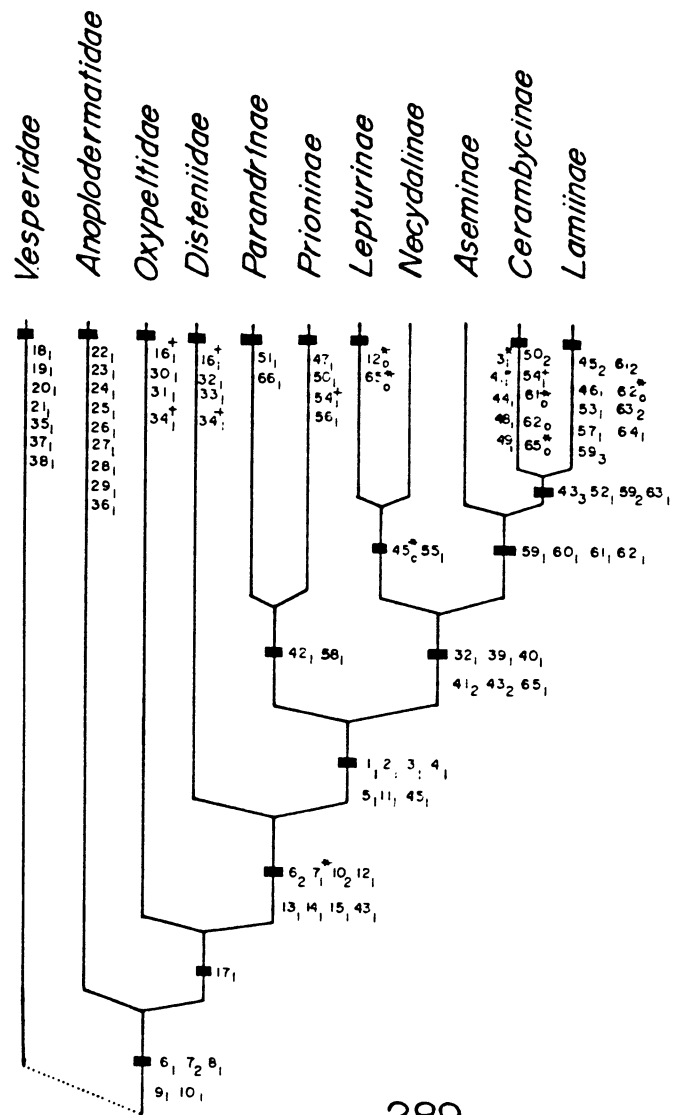


Fig. 286. Cladograma 19. Larvas: 26 caracteres fundamentados em Craighead (1923); swap=Global; hold=1; 43 passos; IC= 74,4% ; + = homoplasias; * = reversões.

Fig. 287. Cladograma 20. Larvas: 33 caracteres fundamentados em Duffy (1953,1957,1960,1963,1968); swap=Global; hold=1; 52 passos; IC=71,2%; + = homoplasias; * = reversões.



288



289

Fig. 288. Cladograma 21. Larvas: 66 caracteres fundamentados em Svacha & Danilevsky (1987,1988); swap=Global; hold=5; 97 passos; IC=84,5%. Fig. 289. Cladograma 22. Larvas: Apatophyseinae excluída; + = homoplasias; * = reversões.

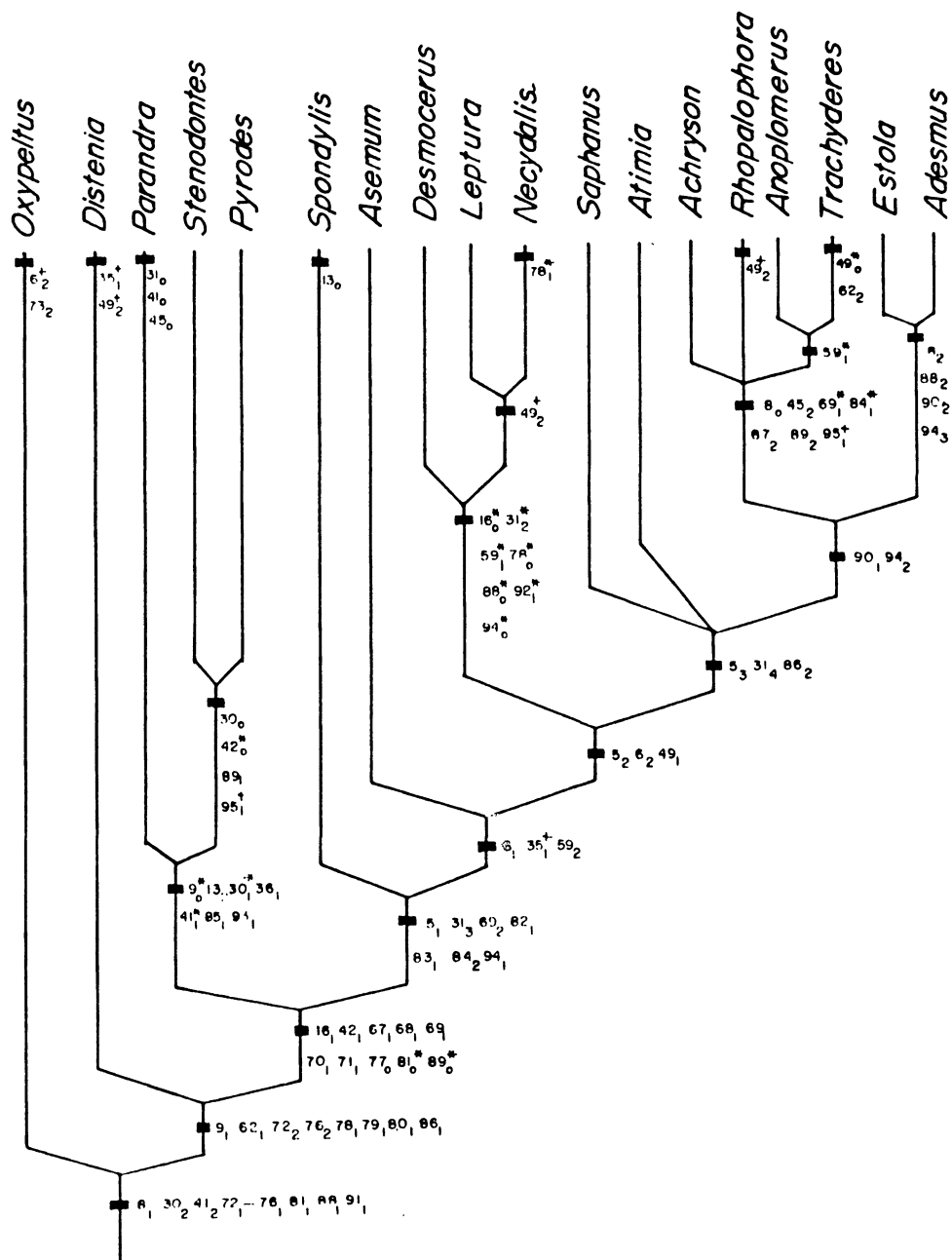


Fig. 290. Cladograma 23. Adultos e Larvas: 45 caracteres ordenados; *Philus* e *Anoploderma* excluídos; swap=Global; hold=1; 96 passos; IC=72,9%; + = homoplasias; * = reversões.

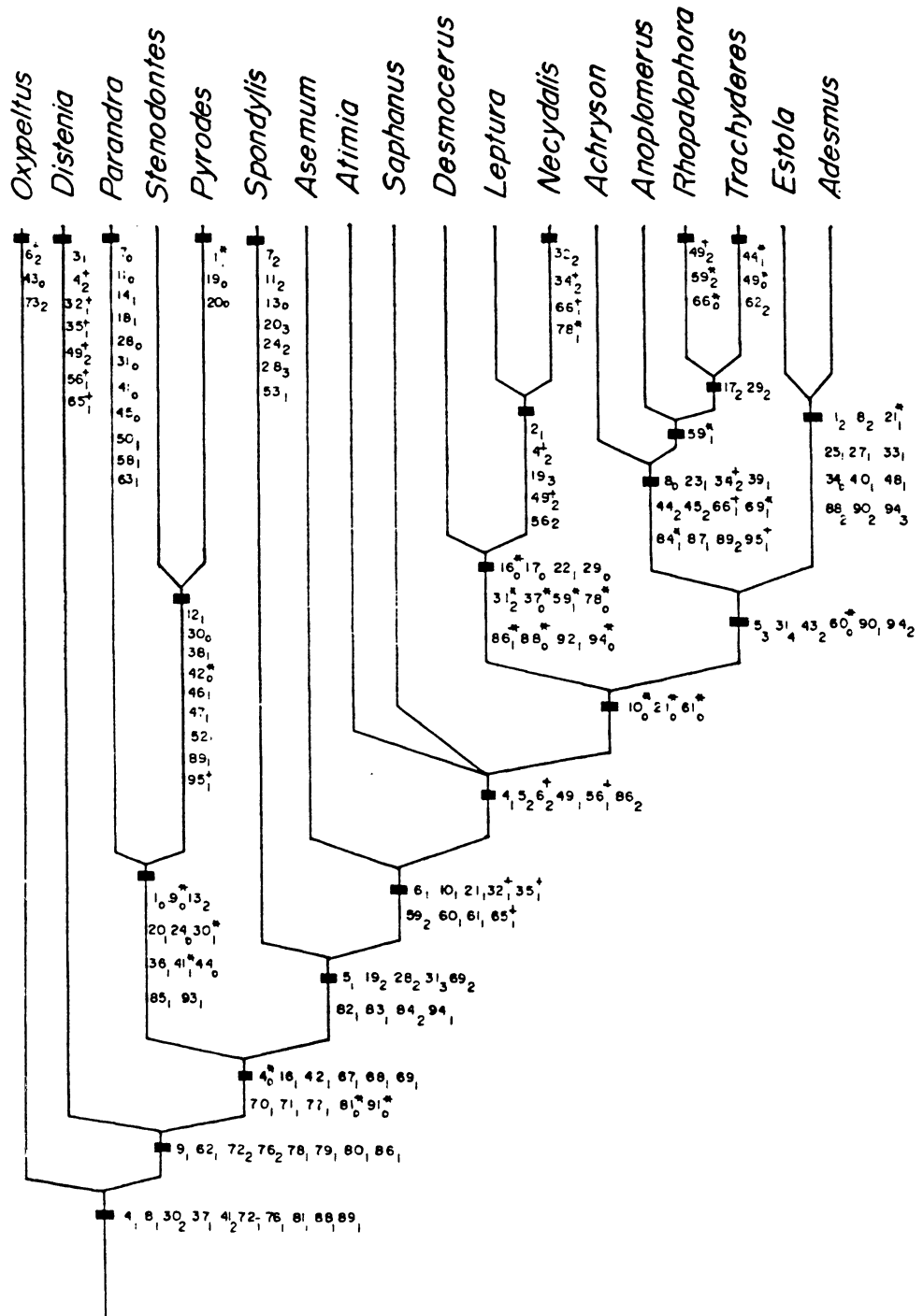


Fig. 291. Cladograma 24. Adultos e Larvas: 95 caracteres ordenados: *Philus* e *Anoploderma* excluídos; swap=Global; hold=1; 176 passos; IC=74,4%; + = homoplasias; * = reversões.

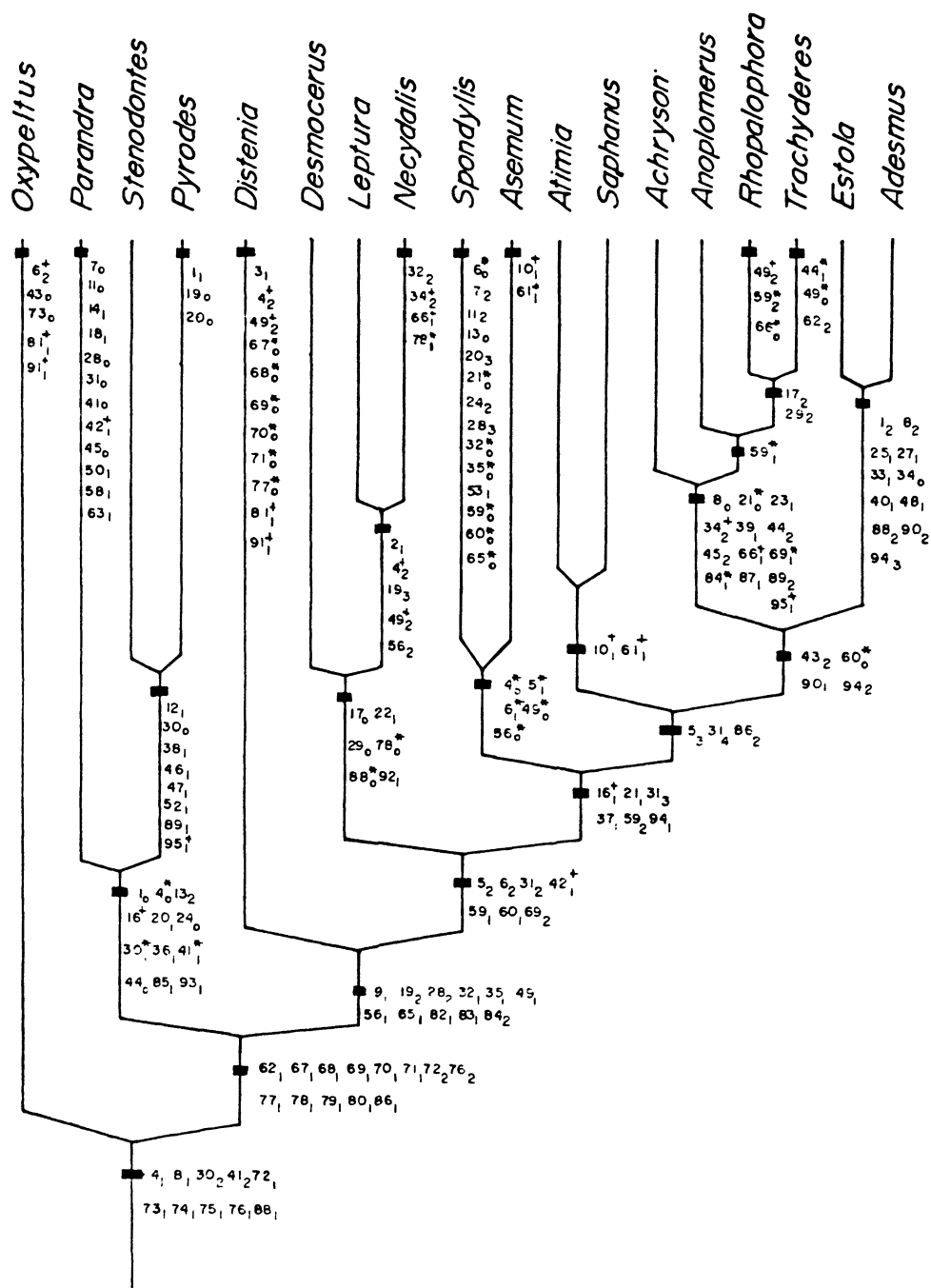


Fig. 292. Cladograma 25. Adultos e Larvas: 95 caracteres ordenados; *Philus* e *Anoploderma* excluídos; swap=Global; hold=5; 182 passos; IC=72%; + = homoplasias; * = reversões.

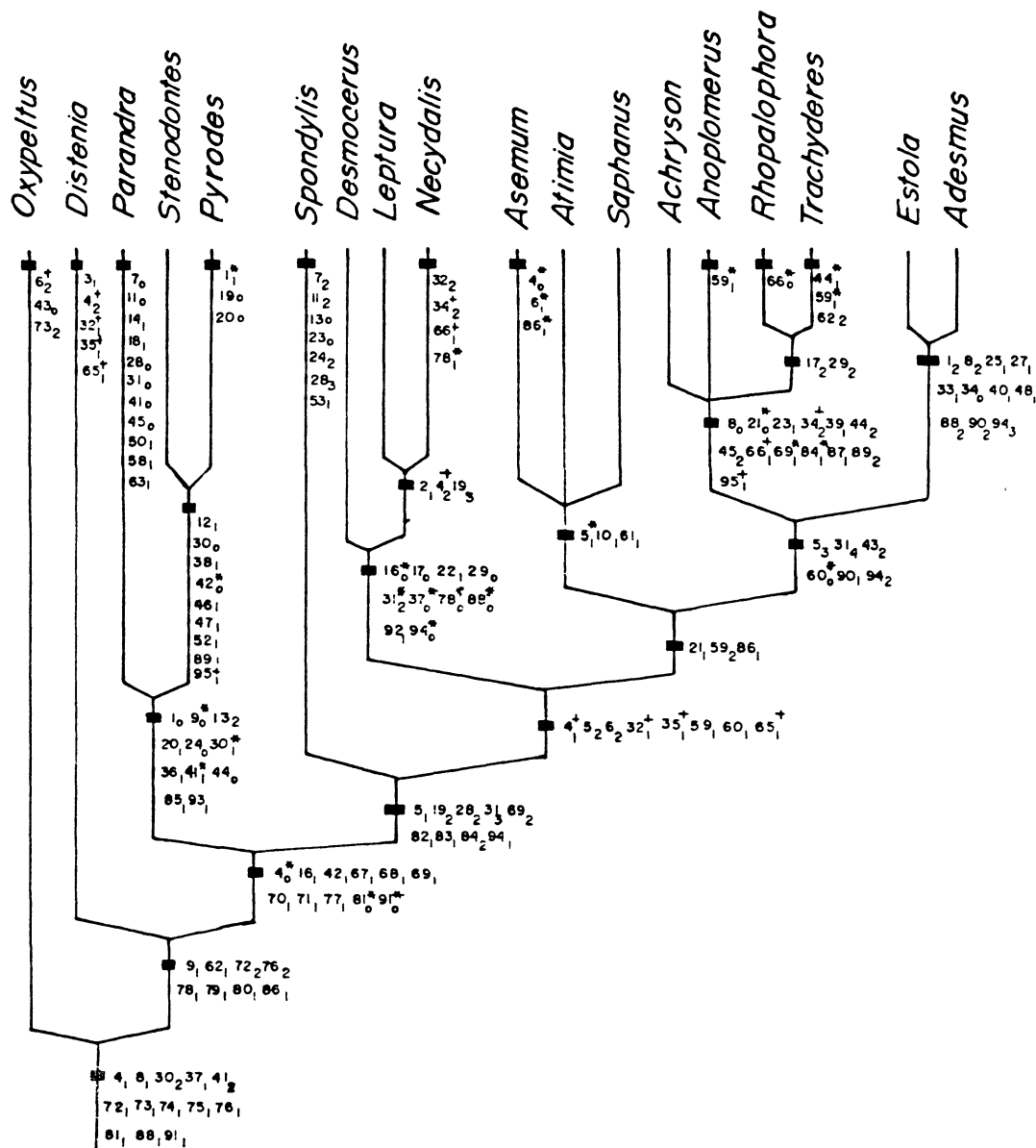


Fig. 293. Cladograma 26. Adultos e Larvas: 93 caracteres ordenados (deletados os caracteres 49 e 56); *Philus* e *Anoploderma* excluídos; swap=Global; hold=1; 166 passos; IC=76,5%; + = homoplasias; * = reversões.

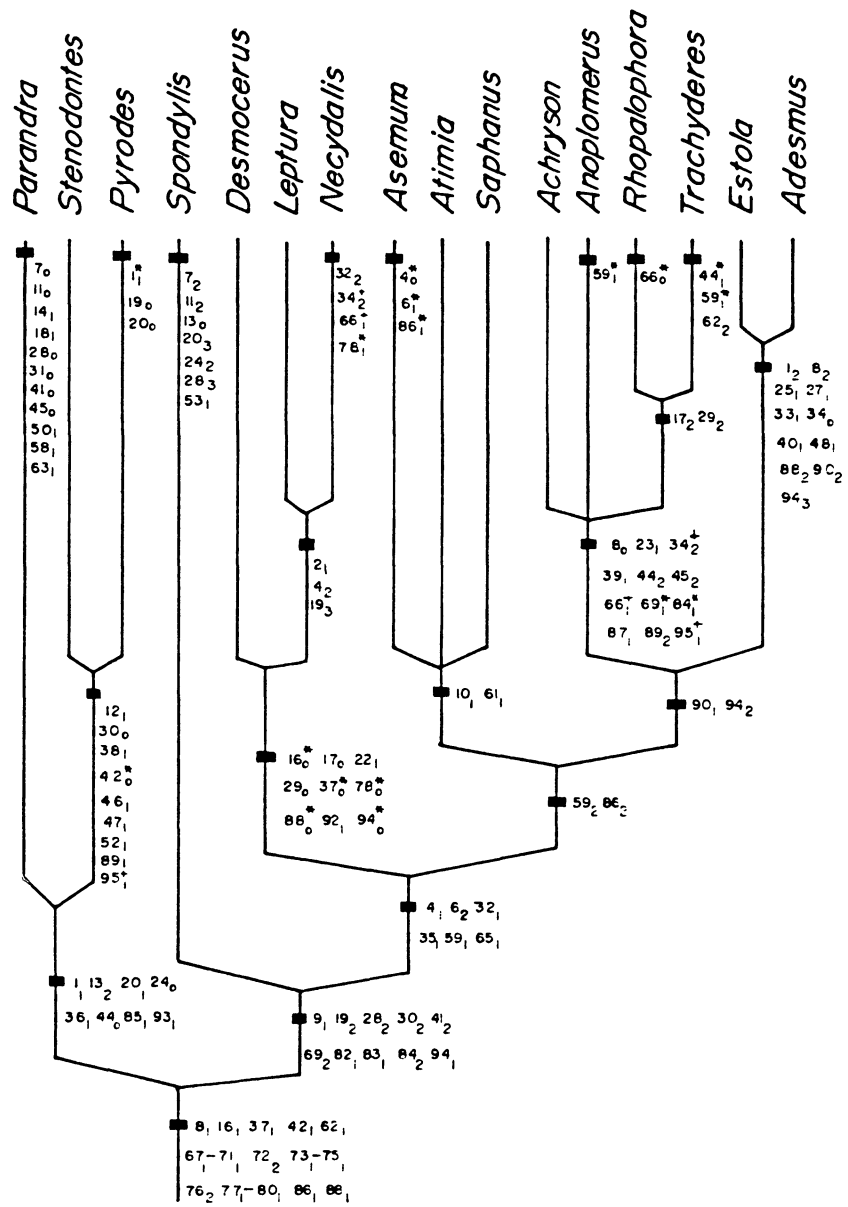
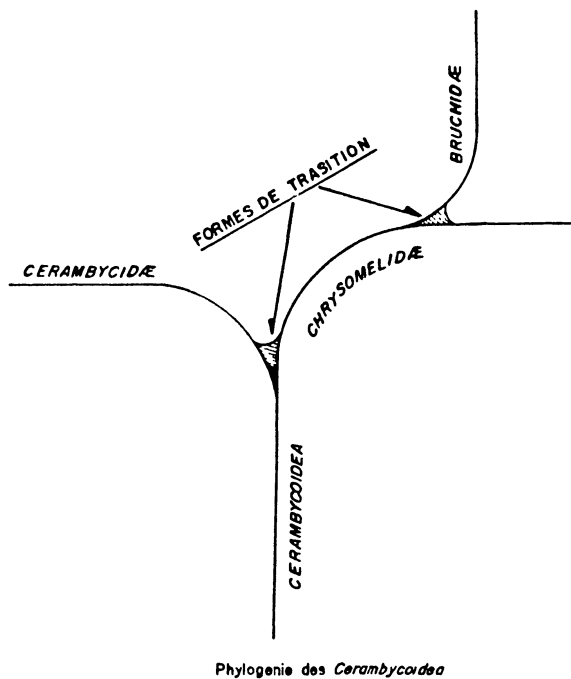
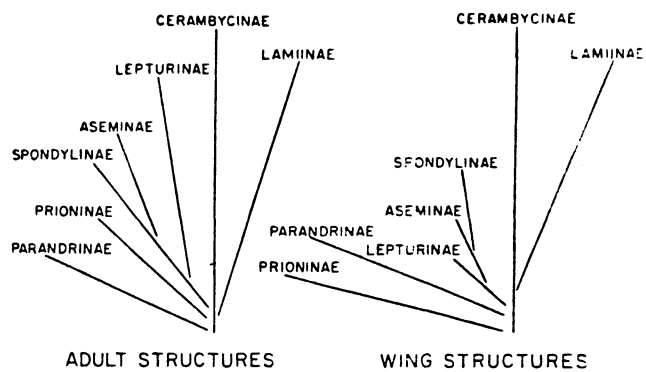


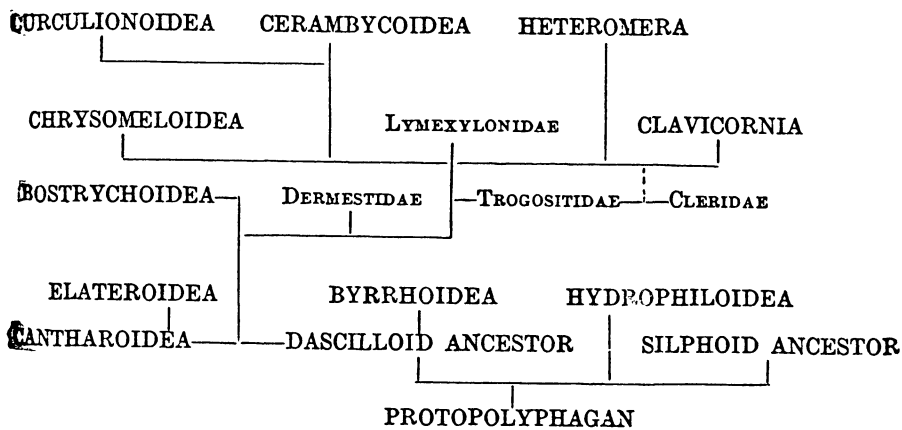
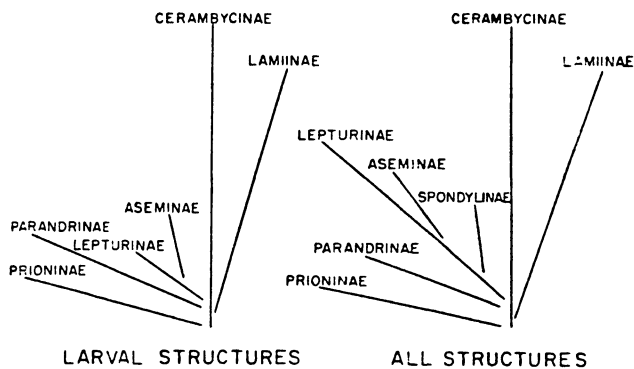
Fig. 294. Cladograma 27. Adultos e Larvas: 88 caracteres ordenados (deletados os caracteres 5, 21, 31, 43, 49, 56, 60); *Philus*, *Anoploderma*, *Oxypeltus* e *Distenia* excluídos; swap=Global; hold=1; 134 passos; IC=83,6%; + = homoplasias; * = reversões.



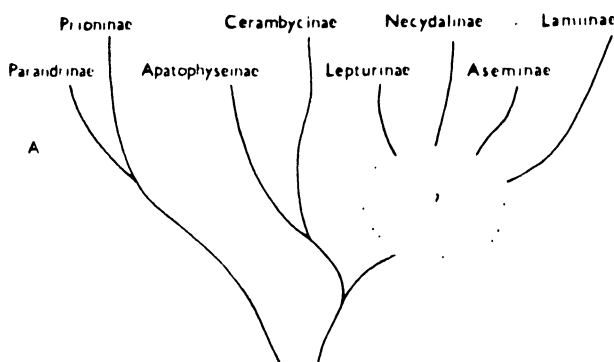
295



296

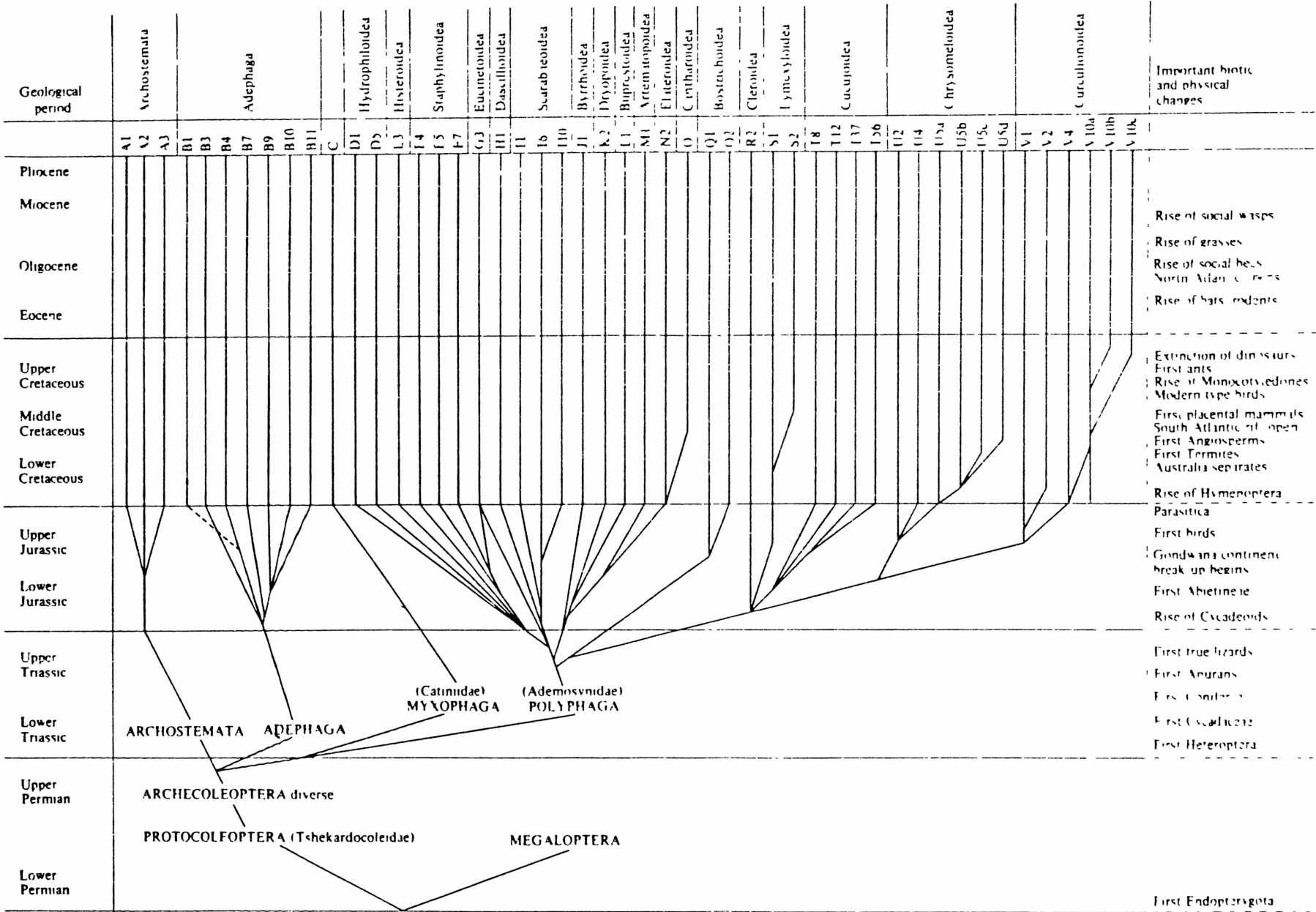


297



298

Fig. 295. Filogenia de Cerambycoidea (Monrõs, 1955); 296 relações filogenéticas entre as subfamílias de Cerambycidae (Linsley, 1961); 297, relações filogenéticas entre as superfamílias de Polyphaga (Crowson, 1938); 298, relações filogenéticas entre as subfamílias de Cerambycidae, com base nas larvas (Svãcha & Danilevsky, 1987).



307

301

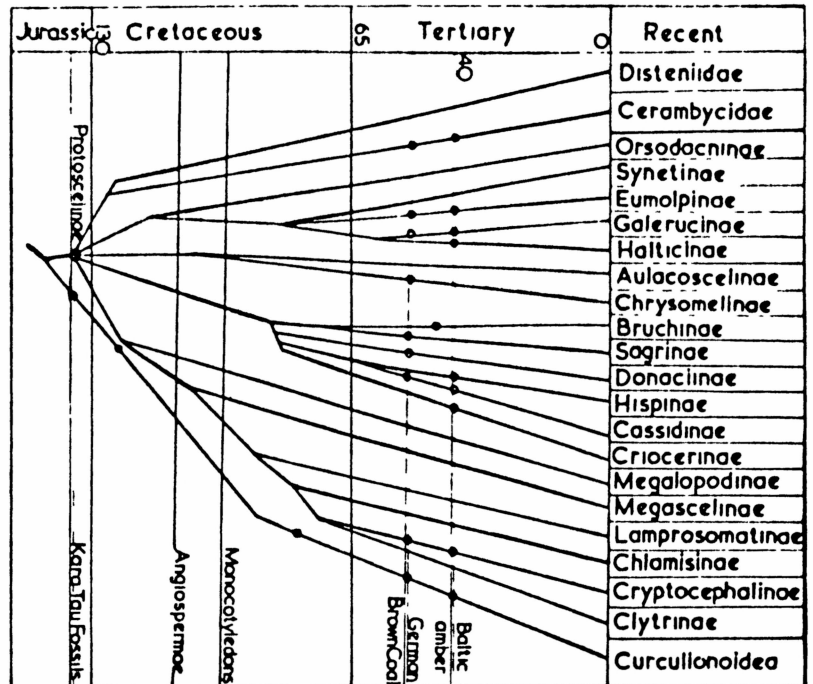
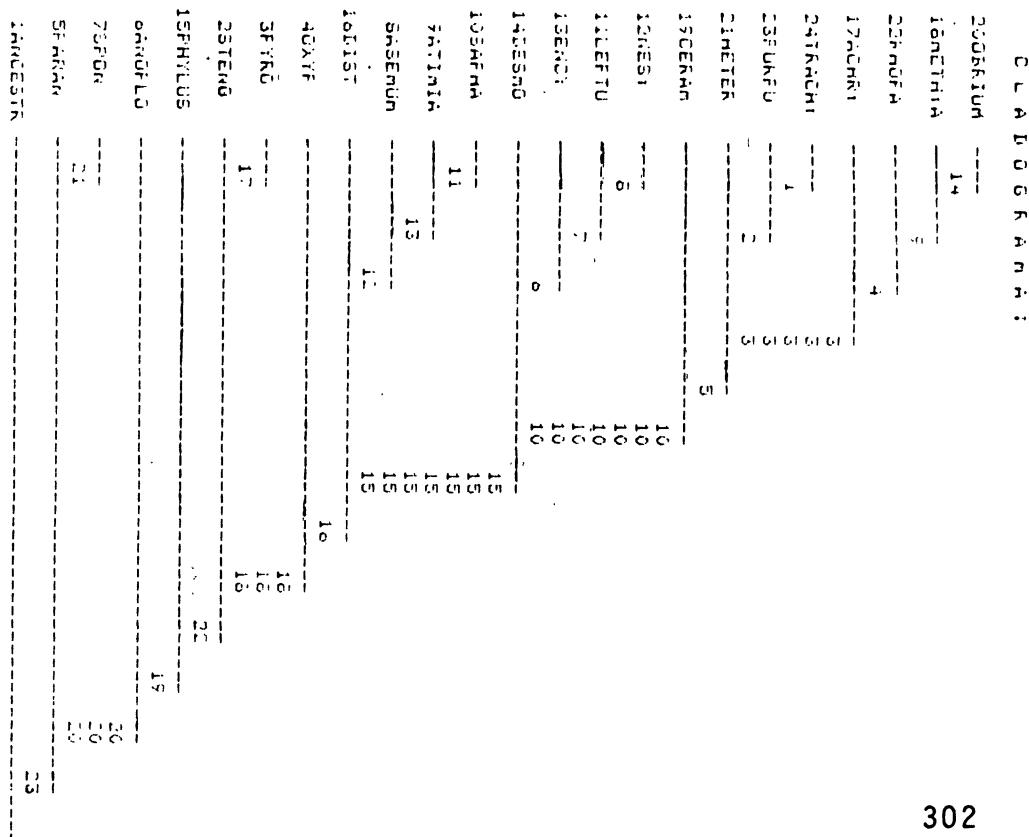
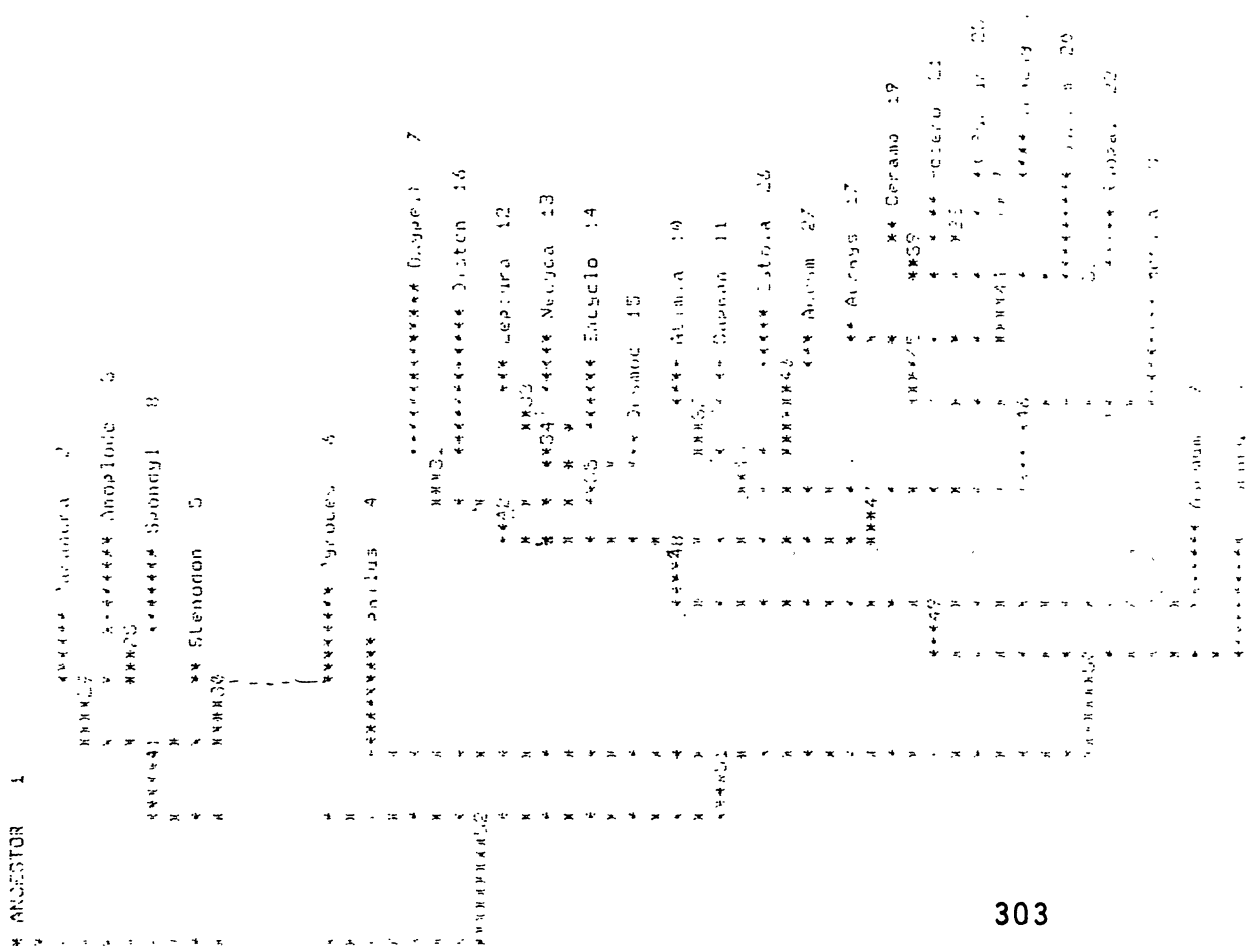


Fig. 300. Filogenia de Coleoptera (Crowson, 1981); 301, relações filogenéticas entre os principais grupos de Chrysomeloidea (Mann & Crowson, 1981).



302



303

Fig. 302. Cladograma resultante da análise de 84 caracteres para 23 táxons de Cerambycidae (Wagner-78) (1ª análise preliminar); 303, Cladograma resultante da análise de 186 caracteres para 24 táxons de Cerambycidae (PAUP, 2.4.1) (2ª análise preliminar).

CLADOGRAMA 1

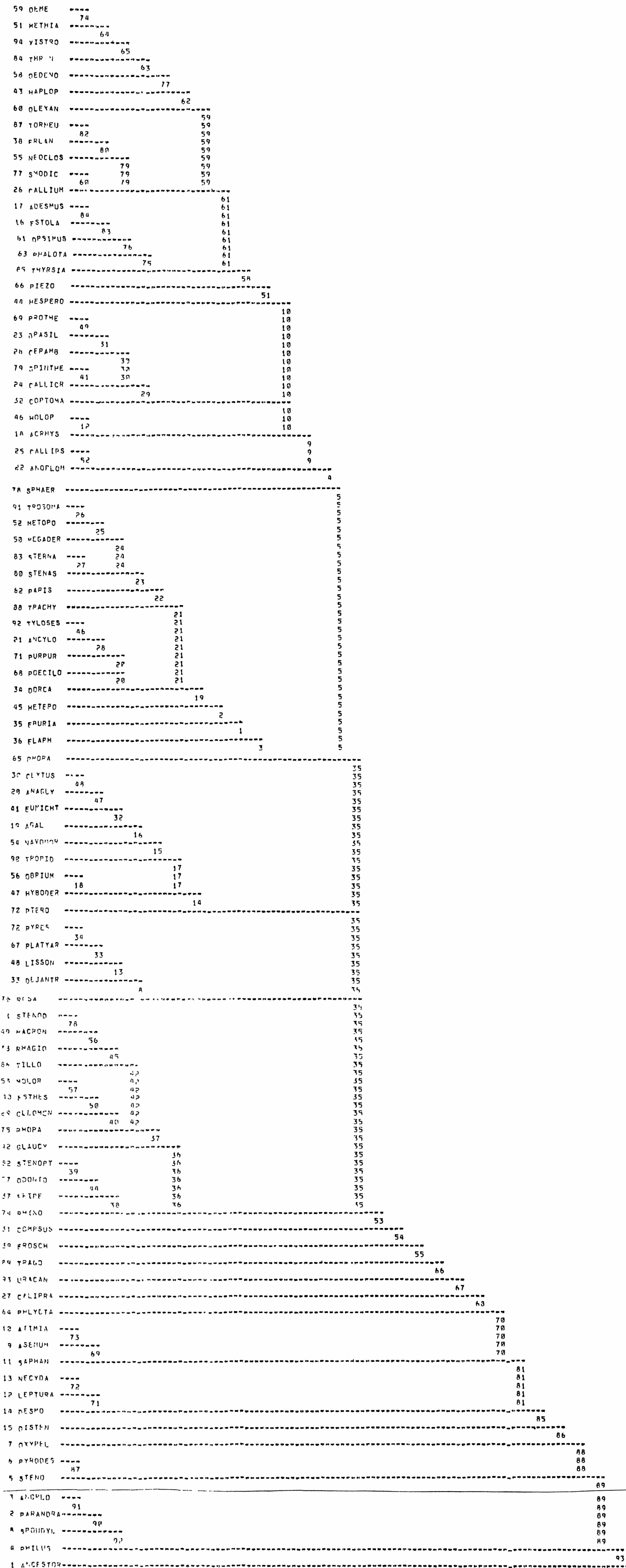


Fig. 304. Cladograma resultante da análise de 157 caracteres para 94 táxons de Cerambycidae (Wagner-78) (3ª análise preliminar).

CLADOGRAMA

15	PURPURIC	10	
44	FUCILIN	10	
46	THYLUSIS	10	
47	STEMSEI	10	
48	STEMNACA	10	
49	TRACHIDE	10	
50	TRUPIEUS	10	
54	LYSSONOT	10	
63	ELAPHIDI	10	
<hr/>			
66	MESFEROP	10	
93	PTEROPLA	10	
40	ESTHESTS	75	10
42	MEGADERU	10	
41	ORCASTE	10	
72	AMAGLYPT	10	
57	ESURIA	38	10
58	HETEROPS	38	10
<hr/>			
52	PYRESTES	24	
55	NEIDPOCO	24	
57	BRASILIA	24	
60	CERAMBYX	24	
61	SFINHER	24	
62	CALLIDIO	24	
64	PHORACAN	24	
65	SPHAERIO	24	
67	PLATYART	24	
69	DEJANIPA	24	
71	ROSALIA	24	
92	COMPSOCE	24	
97	HAUOHORP	24	
43	PARISTEN	24	
39	MOLORCUS	24	
96	COPTOMA	24	
90	ELIGNODE	43	24
82	EPIFEDOC	24	
73	CLYTUS	24	
36	CALLICHR	30	24
56	FROTHENA		31
70	DIDRUS		31
74	DUONTOCE		31
75	KHINDTRA		31
77	AGALISSU		31
87	TROFIDIU		31
91	GLAUCITE		31
19	METHIA		31
18	ALXESIS	74	31
20	GENE	73	31
21	ZYSTROCE	63	31
22	THIRANIUS	63	31
79	DIDYMUS	56	31
40	PHALOTA	79	31
75	ULCZYNSKI	50	31
75	EMCI OST	56	31
75	ULCZYNSKI	61	31
68	CALLIDIO	56	31
36	CALLICHR	58	31
57	MURICUM	56	31
65	PIEZUCER	55	31
74	THYRSIA	37	31
73	ERLAPDIA	54	31
53	GOFNEUTE	57	31
81	ANDFLOME	54	31
30	ACHRYSON	57	31
79	KHOFALOP		31
51	AREILOSC		31
86	TILLONOR		31
34	SESTHYRA	47	31
38	HYBODERA		41
83	EUMICHTU		41
84	HOLOPLEU		41
70	CLEOMENE		41
27	CERIUA		41
76	STENOPE		64
100	TRAGOLER		65
28	TRIFOAL		70
27	STENODER	69	70
26	RHAGIONO	68	70
24	CALLIPRA	67	70
29	FSEUDOCE	66	70
25	MACRONIS	77	66
31	PHYCTENO	66	70
32	URACANTH		71
33	EROCHEHA		80
13	NECYDALI		82
12	LEPIURA	85	82
14	BESHOCER	81	82
17	ADESMUS		97
16	ESTOLA	98	97
11	SAPHANUS		83
10	ATIMIA		84
9	AZEMUH		68
4	PHILUS		89
<hr/>			
15	DISTENIA		25
7	OXYPELT	96	95
3	ANDPLODE		90
2	FARANDRA	94	90
6	PHYODES	93	90
5	STEMODON	92	93
8	SPONDYL	91	90
1	ANCESTOR		99

Fig. 305. Cladograma resultante da análise de 70 caracteres para 100 táxons de Cerambycidae (Wagner-78) (4ª análise preliminar).

VII. REFERÊNCIAS

VII REFERÊNCIAS

- Arigony, T.H.A. 1982. O subgênero *Parandra* Latr., 1804 (Coleoptera, Cerambycidae, Parandrinae): estudo fenético e cladístico de 12 espécies, Instituto de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, 118 p. (Tese de Mestrado).
- Arnold, E.N. 1981. Estimating phylogenies at low taxonomic levels. Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch, 19:1-35.
- Audinet-Serville, J.G.A. 1832. Nouvelle classification de la famille des Longicornes. Annls. Soc. ent. France, 1:118-201 ; 528-573.
- Audinet-Serville, J.G.A. 1834. Idem, Ibidem, 3:5-110.
- Audinet-Serville, J.G.A. 1835. Idem. Ibidem, 4:5-100; 197-228.
- Bates, H.W. 1861. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Coleoptera: Longicornia. Ann. Mag. nat. Hist. (3)8: 40-52.
- Bates, H.W. 1869. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. (Coleoptera, Prionides). Trans. R. ent. Soc. Lond. 1869: 37-58.
- Bates, H.W. 1870. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley (Coleoptera, Cerambycidae). Trans. R. ent. Soc. Lond. 1870:243-335; 391-444.
- Blanchard, C.E. 1845. Histoire des Insects traitant ..., Paris, Libraire de Firmin Didot Frères, IV + 524 p.
- Böving, A.G. & F.C. Craighead, 1931. An illustrated synopsis of the principal larval form of Coleoptera. Entomologica am. (S. N.) 11:1-351.
- Brooks, D.R. et al., 1984. Principles and methods of Phylogenetics Systematics: a cladistic workbook, Lawrence, Univ. Kansas Publ., 92 p.
- Brooks, D.R. 1989. Manual de Metodologia Cladística, Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências, 109 p.
- Buchner, P. 1953. Endosymbiose der Tiere mit Pflanzlichen Mikroorganismen, Basell Stuttgart, Birkhäuser, 771 p.

- Buzzi, Z.J. 1975. Redescrção e bionomia de *Anacassis cribrum* (Klug, 1829) (Coleoptera, Chrysomelidae). Acta Biol. Par., Curitiba, 4(1/2):59-89.
- Carpenter, J.N.M. 1986. Robust cladistification: report on the fifth annual meeting of the Willi Hennig Society. Cladistics 2:187-194.
- Craighead, F.C. 1923. North American Cerambycid larvae. Bull. Dept. Agric. Canada (n.s.) 27:1-238, 44 pls.
- Crisci, J.V. & T.F. Stuessy 1980. Determining primitive characters states for phylogenetic reconstruction. Syst. Bot. 5: 112-135.
- Crowson, R.A. 1938. The metendosternite in Coleoptera: a comparative study. Trans. R. ent. Soc. Lond., 87(17):397-416.
- Crowson, R.A. 1944. Further studies on the metendosternite in Coleoptera. Trans. R. ent. Soc. Lond., 94(2):273-310, 10 pls.
- Crowson, R.A. 1946. A revision of the genera of the Chrysomelid group Sagrinae. Trans. R. ent. Soc. Lond., 97:75-115.
- Crowson, R.A. 1955. The natural classification of the families of Coleoptera. London, Nathaniel Lloid & Co. Ltd., 187 p.
- Crowson, R.A. 1960. The phylogeny of Coleoptera. Ann. Rev. Entomol., 5:111-134.
- Crowson, R.A. 1981. The biology of the Coleoptera. London, Academic Press, 745 p.
- Dias, M.M. 1981. Análise cladística e classificação de Anoplo - dermatinae (Coleoptera, Cerambycidae), Instituto de Biociências, USP, São Paulo, V+144 pp., 398 figs., (Tese de Doutorado).
- Donaghue, M.J. & P.D. Cantino, 1984. The logic and limitations of the out-group substitution approach to cladistic analysis. Syst. Bot., 9:192-202.
- Duffy, E.A.J. 1953. A monograph of the immature stages of British and imported timber beetles (Cerambycidae). London, British Museum (Natural History), 350 p., 8 est.
- Duffy, E.A.J. 1957. A monograph of the immature stages of African timber beetles (Cerambycidae). London. British Museum (Natural History), 338 p.
- Duffy, E.A.J. 1960. A monograph of the immature stages of Neotropical timber beetles (Cerambycidae). London, British Museum (Natural History), 327 p. 13 pls.
- Duffy, E.A.J. 1963. A monograph of the immature stages of Australasian timber beetles (Cerambycidae). London, British Museum (Natural History),

- Duffy, E.A.J. 1968. A monograph of the immature stages of Oriental timber beetles (Cerambycidae). London, British Museum (Natural History), 434 p., 18 pls.
- Dzienciol, M.T.A. 1978. Anatomia e histologia do aparelho reprodutor feminino de *Polyrhaphis spinipennis* Laborde, 1840 (Coleoptera, Cerambycidae). Universidade Federal do Paraná (Tese de Mestrado), 80 p.
- Ehara, D. 1954. Comparative anatomy of male genitalia in some Cerambycid beetles. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ., (6) Zool., 12:61-114.
- Eldredge, N. & J. Cracraft 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. New York, Columbia University Press, 349 p.
- Fairmaire, L. 1868. In Jacquelin Du Val, Genera des Coléoptères d'Europe ... Paris, 4:1-292.
- Farris, J.S. 1970. Methods for computing Wagner trees. Syst. Zool., 19:83-92.
- Farris, J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis, p. 7-39. In Platnick, N.I. & V.A. Funk (eds.) Advances in Cladistics, vol. 2. New York, Columbia University Press, X+218 p.
- Farris, J.S.; A.G. Kluge; M.J. Eckardt 1970. A numerical approach to phylogenetic systematics. Syst. Zool., 19:172-191.
- Felsenstein, J. 1982. Numerical methods for inferring evolutionary trees. Q. Rev. Biol. 57:379-404.
- Fonseca-Gessner, A.A. 1990. Estudo comparativo da morfologia e da histologia do tubo digestivo das larvas de Cerambycidae (Coleoptera) e sua importância na classificação. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista "Júlio Mesquita Filho", 115 p. (Tese de Doutorado).
- Forbes, W.T.M. 1922. The wing venation of the Coleoptera. Ann. ent. Soc. America, 15:328-352.
- Fragoso, S.A. 1978. Male and female terminalia as a basis for tribal classification of the subfamily Cerambycinae of America North of Mexico (Cerambycidae, Coleoptera), Florida University, 92 pp. (PhD Thesis).
- Fragoso, S.A. 1985. The terminalia as a basis for the classification of Cerambycidae (Coleoptera). Part I. Terminology and genital morphology of *Cerambyx cerdo* L. Revta. bras. Ent. São Paulo, 29(1):125-134.
- Fragoso, S.A. 1985. The terminalia as a basis for the classification of Cerambycidae (Coleoptera) subfamilies. Part II, Oxypeltinae. Revta. bras. Ent., 29(2):165-168.

- Fragoso, S.A.; M.A. Monné & C.A. Campos Seabra 1987. Preliminary considerations on the higher classification of Cerambycinae (Coleoptera, Cerambycidae) with nomenclatural alterations Rev. bras. Biol., Rio de Janeiro, 47(1-2):189-202.
- Gahan, C.J. 1906. Fauna of British India including Ceylon and Burma. London, Taylor & Francis, XVIII+329 p.
- Galileo, M.H.M. 1987a. Sistemática das tribos Meroscelisini e Anacolini (Coleoptera, Cerambycidae, Prioninae) nas Américas. I Meroscelisini. Revta. bras. Ent., São Paulo, 31(2):141-367.
- Galileo, M.H.M. 1987b. Sistemática das tribos Meroscelisini e Anacolini (Coleoptera, Cerambycidae, Prioninae) nas Américas. II. Anacolini. Revta. bras. Ent., São Paulo, 31(4):481-705.
- Gressitt, J.L. 1951. Longicorn beetles of China. Longicornia. Paris, 2:1-667, 22 pls.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics. Urbana, Univ. Illinois, 263 p.
- Iuga, V.G. & A. Rosca, 1962. La morphologie de l'apex abdominal chez les Cerambycidae (Coleoptera), comparé à celui des Hymenoptères. Trav. Mus. Hist. "Gr. Antipa" 3:101-156.
- Kluge, A.G. & J.S. Farris, 1969. Quantitative phyletics and the evolution of annurans. Syst. Zool. 18:1-32.
- Lacordaire, J.T. 1869/1872. Genera des Coléoptères ou exposé méthodique et critique de tous les genres proposés jusqu'ici dans cet ordre d'insectes. 8:1-552 (1869); 9(1):1-409 (1869); 9(2):410-930 (1872). Paris Libraire Encyclopédique du Roret.
- Lawrence, J.F. & A.F. Newton, 1982. Evolution and classification of beetles. Ann. Rev. Ecol. Syst., 13:261-290
- LeConte, J.L. 1850. An attempt to classify the longicorn Coleoptera of the part of America North of Mexico. J. Acad. nat. Sci. Philadelphia (2)1:311-340.
- LeConte, J.L. 1851. An attempt to classify the longicorn Coleoptera of the part of America North of Mexico. J. Acad. nat. Sci. Philadelphia, (2)2:99-112.
- LeConte, J.L. 1852. An attempt to classify the longicorn Coleoptera of the part of America North of Mexico. J. Acad. nat. Sci. Philadelphia, (2)2:139-178.
- LeConte, J.L. (1873). Classification of the Coleoptera of North America. II. Smithson. misc. Collnes., Washington, 265:279 - 348.
- Lindroth, C.H. 1957. The principal terms used for male and female genitalia in Coleoptera. Opuscula Ent., 22:241-256.

- Lindroth, C.H. & E. Palmén, 1970. Coleoptera, in: S.L.Tuxen(ed.) Taxonomist's glossary of genitalia in insects. Copenhagen, Munksgaard, 359 p.
- Linsley, E.G., 1939. The longicorn tribe Atimiini (Coleoptera, Cerambycidae). Bull. Southern Calif. Acad. Sci., 38(2):63-80.
- Linsley, E.G. 1961. The Cerambycidae of North America, Part I. Introduction. Univ. Calif. Pubs. Ent., Berkeley, 18:1-97, 35 pls.
- Linsley, E.G. 1962a. Idem. Part II. Taxonomy and classification of the Parandrinae, Prioninae, Spondylinae and Aseminae. Ibidem, 19:1-102, 1 pl.
- Linsley, E.G. 1962b. Idem. Part III. Taxonomy and classification of the subfamily Cerambycinae. Tribes Opsimini through Megaderini. Ibidem, 20:1-188.
- Linsley, E.G. & J.A. Chemsak, 1972. Idem. Part VI. n. 1. Taxonomy and classification of the subfamily Lepturinae. Ibidem, 69:1-138, 2 pls.
- Maddison, W.P. et al. 1984. Outgroups analysis and parsimony. Syst. Zool. 33:83-103.
- Mann, J.S. & R.A. Crowson, 1981. The systematic position of *Orsodacne* Latr. and *Syneta* Lac. (Coleoptera, Chrysomelidae), in relation to characters of larvae, internal anatomy and tarsal vestiture. J. Nat. Hist., 15:727-749.
- Marinoni, R.C. 1979. Contribuição à sistemática de Lamiinae (Cerambycidae, Coleoptera), Universidade Federal do Paraná (Tese de Doutorado), 147 p.
- Marinoni, R.C. & L.M. Almeida, 1983. Sobre a venação alar em Coccinellidae e Cerambycidae (Coleoptera). Revta. bras. Ent., São Paulo, 27(3/4):267-275.
- Monrós, F. 1955. Remarques sur les affinités des familles de Cerambycoidea (Coleoptera). Bull. I.R. Sc. nat. Belg., 31:1-7.
- Mulsant, E. 1839. Histoire naturelle des coléoptères de France. Longicornes. Paris, Maisson, 304 p.
- Mulsant, E. 1862-1863. Histoire naturelle des coléoptères de France. Longicornes, Paris, Magnin, Blanchard, 590 p.
- Nelson, G.J. 1972. Phylogenetic relationships and classification. Syst. Zool., 21(2):227-231.
- Nelson, G.J. 1974. Classification as an expression of phylogenetic relationships. Sys. Zool., 22:344-359.
- Nelson, G.J. & N.I. Platnick, 1981. Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance. New York, Columbia University Press, 567 p.
- Pascoe, F.P. 1864/1869. Longicornia Malayana. Trans. R. ent. Soc. London, (3)3:1-712, 24 pls.

- Penteado-Dias, A.M. 1981. Considerações sobre a sistemática de Cerambycidae (Coleoptera) baseadas no estudo anatômico comparado do cordão nervoso. Universidade de São Paulo (Tese de Doutorado), 113 p.
- Penteado-Dias, A.M. 1984. Estudo comparativo do cordão nervoso nos Cerambycidae (Coleoptera). Revta. bras. Ent., São Paulo, 28(3):223-243.
- Pimentel, R.A. & R. Riggins, 1987. The nature of cladistic data. Cladistics, 3(3):201-209.
- Platnick, N.I. 1987. An empirical comparison of microcomputer parsimony programs. Cladistics. 3(2):121-144.
- Prevett, P.F. 1966. The identity of the palm kernel borer in Nigeria, with systematic notes on the genus *Pachymerus* Thunberg (Coleoptera, Bruchidae). Bull. Ent. Res., 57(1):181-192.
- Riba, G. & G. Chararas, 1976. Étude anatomo-histologique et ultrastructurale des cryptes a symbiontes des larves de *Crioccephalus rusticus* (Coléoptère, Cerambycidae). Bull. Soc. zool. Fr., Paris, 101(4):597-602.
- Saalas, U. 1936. Über das Flügelgeäder der Cerambyciden. Ann. Zool. Soc. Zool.-bot. fenn. Vanamo 4(1):1-198, 19 pls.
- Schjödte, J. 1865. On the classification of Cerambyces with particular regard to the Danish fauna. Ann. Mag. nat. Hist., London, 15(3):182-209.
- Schmetschek, E. 1929. *Tetropium gabrieli* Weise und *Tetropium fuscum* F. Ein Beitrag zu ihrer Lebensgeschichte und Lebensgemeinschaft. Zeitschr, angew. Ent., 15:229-330.
- Schoman, H. 1937. Die Symbiose der Bokkafer. Z. Morph. Okol., Berlin, 32:542-612.
- Stevens, P.F. 1980. Evolutionary polarity of characters states. Ann. rev. Ecol. Syst., 11:333-358.
- Suzukki, K. 1988. Comparative morphology of the internal reproductive system of the Chrysomelidae (Coleoptera) in Juliet, P., E. Petitpierre & T.H. Hsiao, Biology of Chrysomelidae, Dordrecht, Kluwer Academic Publ., 615 p.
- Svâcha, P. & M.L. Danilevsky, 1987. Cerambycoid larvae of Europe and Soviet Union (Coleoptera, Cerambycoidea). Part I. Acta Univ. Carol. (Biol.), Prague, 30(1-2):1-176.
- Svâcha, P. & M.L. Danilevsky, 1988. Cerambycoid larvae of Europe and Soviet Union (Coleoptera, Cerambycoidea). Part II. Acta Univ. Carol. (Biol.), Prague, 31(3-4):121-284.
- Svâcha, P. & M.L. Danilevsky, 1989. Cerambycoid larvae of Europe and Soviet Union (Coleoptera, Cerambycoidea). Part III. Acta Univ. Carol. (Biol.), Prague, 32(1-2):1-205.

- Swofford, D.L. 1985. PAUP User's Manual (v. 2.4.1). Illinois , Illinois Natural History Survey.
- Thomson, J. 1860. Essai d'une classification de la famille des Cérambycides et matériaux pour servir à une monographie de cette famille. Paris, 404 p., 3 pls.
- Thomson, J. 1864. Systema Cerambycidarum ou exposé de tous les genres compris dans la famille des Cérambycides et familles limitrophes. Mém. Soc. r. Liège, Bruxelles, 19:1-540.
- Villiers, A. 1978. Faune des Coléoptères de France I. Cerambycidae. Paris, P. Lechevalier, XXVIII+611 p.
- Villiers, A. 1980. Insectes Coléoptères. Cerambycidae. Disteniinae. Faune Madagascar, 52:1-133.
- Wagner Jr., W.H. 1961. Problems in the classification of ferns, p. 841-844. In: Recent Advances in Botany. Toronto, University of Toronto Press.
- Wathrous, L.E. & Q.D. Wheeler, 1981. The out-group comparison method of character analysis. Syst.Zool., 30:1-11.
- Westwood, J.O. 1838-1840. An introduction to the modern classification of insects ..., 1:1-462; 2:1-587, London.
- Wiley, E.O. 1979. An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. Syst. Zool., 28(3):308-337.
- Wiley, E.O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of Phylogenetics Systematics, New York, Wiley, 439 p.
- Williams, I.W. 1938. The comparative morphology of the mouth-parts of the Coleoptera. Jl. N. Y. ent. Soc., 46:245-289.

VIII. APÊNDICES

APÊNDICE 1

RELAÇÃO DAS ESPÉCIES EXAMINADAS E REGIÃO
ZOOGEOGRÁFICA DE OCORRÊNCIA

CHRYSOMELOIDEA

CERAMBYCIDAE

-Parandrinae

Parandra glabra De Geer, 1774 Neotropical

-Anoplodermatinae

Anoploderma breueri, Lameere, 1912 Neotropical

-Prioninae

Pyrodes leucaspis Guérin-Méneville, 1844 Neotropical

Stenodontes spinibarbis (Linn., 1758) Neotropical

-Philinae

Philus antennatus (Gyll., 1817) Oriental

-Oxypeltinae

Oxypeltus quadrispinosus Blanchard, 1851 Neotropical

-Disteniinae

Distenia columbina A.-Serville, 1825 Neotropical

-Spondylinae

Spondylis buprestoides (Linn., 1758) Paleártica

-Aseminae

<i>Asemum striatum</i> (Linn., 1758)	Paleártica
<i>Atimia dorsalis</i> LeConte, 1869	Neártica
<i>Saphanus piceus</i> (Laich., 1784)	Paleártica

-Lepturinae

<i>Desmocerus palliatus</i> Forst., 1771	Neártica
<i>Encyclops olivaceus</i> Bates, 1884	Oriental
<i>Leptura rubra</i> Linn., 1758	Paleártica
<i>Necydalis major</i> Linn., 1758	Paleártica

-Lamiinae

<i>Adesmus hemispilus</i> Germar, 1821	Neotropical
<i>Estola obscura</i> Thomson, 1868	Neotropical

-Cerambycinae

<i>Achryson surinamum</i> (Linn., 1767)	Neotropical
<i>Agalissus melanioides</i> Dalman, 1823	Neártica
<i>Ancylocera cardinalis</i> (Dalman, 1823)	Neotropical
<i>Anaglyptus mysticus</i> (Linn., 1758)	Paleártica
<i>Anoplomerus rotundicollis</i> Guérin-Méneville, 1843	Neotropical
<i>Auxesis gabonica</i> Thomson, 1858	Etiópica
<i>Brasilianus plicatus</i> (Ol., 1790)	Neotropical
<i>Callichroma auricomum</i> (Linn., 1767)	Neotropical
<i>Callidiops scutellaris</i> (Fabr., 1801)	Australiana
<i>Callidium violaceum</i> (Linn., 1758)	Paleártica
<i>Calliprason sinclairei</i> White, 1843	Australiana
<i>Cerambyx cerdo</i> Linn., 1758	Paleártica
<i>Cleomenes dihamphoroides</i> Thomson, 1864	Oriental
<i>Clytus arietis</i> (Linn., 1758)	Paleártica
<i>Compsocerus violaceus</i> (White, 1853)	Neotropical
<i>Coptomma variegatum</i> (Fabr., 1775)	Australiana
<i>Dejanira quadripunctata</i> Thomson, 1864	Oriental
<i>Diorus biapiculatus</i> White, 1853	Neotropical
<i>Dorcacerus barbatus</i> (Ol., 1790)	Neotropical
<i>Dorcasomus ebulinus</i> (Fabr., 1787)	Etiópica
<i>Eburia quadrimaculata</i> (Linn., 1767)	Neotropical

<i>Elaphidion spinicornis</i> (Drury, 1773)	Neotropical
<i>Eligmoderma ibidionoides</i> Thomson, 1864	Neotropical.
<i>Epipedocera zona</i> Chevrolat, 1863	Oriental
<i>Erlandia inopinata</i> Aurivillius, 1904	Neotropical
<i>Eroschema poweri</i> Pascoe, 1859	Australiana
<i>Eumichtus oedipus</i> LeConte, 1873	Neártica
<i>Glaucytes scripta</i> (Fabr., 1758)	Etiópica
<i>Gracilia minuta</i> (Fabr., 1781)	Paleártica
<i>Haploposebium nigricorne</i> Aurivillius, 1891	Etiópica
<i>Hesperophanes sericeus</i> (Fabr., 1787)	Paleártica
<i>Hesthesis variegata</i> (Fabr., 1775)	Australiana
<i>Heterops lanieri</i> (Chevr., 1838)	Neotropical
<i>Holopleura marginata</i> LeConte, 1873	Neártica
<i>Hybodera tuberculata</i> LeConte, 1873	Neártica
<i>Lissonotus biguttatus</i> Dalman, 1817	Neotropical
<i>Macrones exilis</i> Newmann, 1841	Australiana
<i>Megaderus stigma</i> (Linn., 1758)	Neotropical
<i>Methia aestiva</i> Fall. 1907	Neártica
<i>Metopocoilus brasiliensis</i> Gray, 1831	Neotropical
<i>Molorchus minor</i> Linn., 1778	Paleártica
<i>Nathrius brevipennis</i> (Mulsant, 1839)	Paleártica
<i>Navomorpha lineata</i> (Fabr., 1775)	Australiana
<i>Neoclosterus lujae</i> Boppe, 1912	Etiópica
<i>Obrium cantharinum</i> (Linn., 1767)	Paleártica
<i>Odontocera furcifera</i> Bates, 1870	Neotropical
<i>Oedenoderus pupa</i> Chevr., 1858	Etiópica
<i>Orme rigida</i> (Say, 1827)	Neártica
<i>Olexandrella serotina</i> Zajciw, 1959	Neotropical
<i>Opsimus quadrilineatus</i> Westw., 1842	Neártica
<i>Paristemia platyptera</i> Westw., 1842	Etiópica
<i>Phalota tenella</i> Pascoe, 1863	Australiana
<i>Phlyctaenodes pustulosus</i> Newmann, 1840	Australiana
<i>Phoracantha synonyma</i> Newmann, 1840	Australiana
<i>Piezocera bivittata</i> A.-Serville, 1834	Neotropical
<i>Platyarthron bilineatum</i> Guérin-Méneville, 1843	Neotropical
<i>Poecilopeplus corallifer</i> (Sturm., 1826)	Neotropical
<i>Prothema ochraceosignata</i> Pic, 1917	Oriental
<i>Pseudocephalus mirus</i> Pascoe, 1865	Australiana

<i>Pteroplatus variabilis</i> Sallé, 1849	Neotropical
<i>Purpuricenus kaehleri</i> (Linn., 1758)	Paleártica
<i>Pyrestes haemmatica</i> Pascoe, 1857	Oriental
<i>Rhagiomorpha sordida</i> Newmann, 1840	Australiana
<i>Rhinotragus dorsiger</i> Germar, 1824	Neotropical
<i>Rhopalophora collaris</i> (Germar, 1824)	Neotropical
<i>Rosalia alpina</i> (Linn., 1758)	Paleártica
<i>Sestyra cephalotes</i> Pascoe, 1866	Oriental
<i>Smodicum cucujiforme</i> (Say, 1826)	Neártica
<i>Sphaerion cyanipenne</i> Serville, 1834	Neotropical
<i>Spintheria gratiosa</i> (Pascoe, 1857)	Australiana
<i>Stenaspis verticalis</i> Serville, 1834	Neártica
<i>Stenoderus suturalis</i> (Ol., 1795)	Australiana
<i>Sptenopterus rufus</i> (Linn., 1767)	Paleártica
<i>Sternacanthus undatus</i> (Ol., 1795)	Neotropical
<i>Thranus gibbosus</i> Pascoe, 1859	Oriental
<i>Thyrsia lateralis</i> Dalman, 1819	Neotropical
<i>Tillomorpha lineoligera</i> Blanchard, 1851	Neotropical
<i>Torneutes pallidipennis</i> Reiche, 1837	Neotropical
<i>Trachyderes succinctus</i> (Linn., 1758)	Neotropical
<i>Tragocerus fasciatus</i> (Donovan, 1805)	Australiana
<i>Tropidion bituberculatum</i> (A. Serville, 1834)	Neotropical
<i>Tropidosoma spencei</i> (Kirby, 1818)	Neotropical
<i>Tropocalymma dimidiata</i> (Newmann, 1841)	Australiana
<i>Tylosis puncticollis</i> Bates, 1885	Neártica
<i>Uracanthus triangularis</i> Hope, 1833	Australiana
<i>Xystrocera globosa</i> (Ol., 1795)	Oriental

CHRYSOMELIDAE

-Megalopodinae

<i>Agathomerus sellatus</i> Germar, 1824	Neotropical
<i>Megalopus</i> sp.	Neotropical

-Sagrinae

<i>Sagra femorata</i> Drury, 1773	Oriental
-----------------------------------	----------

BRUCHIDAE**-Amblycerinae**

Amblycerus hoffmanseggi (Gyll., 1833) Neotropical

-Pachymerinae

Pachymerus nucleorum (Fabr., 1792) Neotropical

CUCUJOIDEA**TENEBRIONIDAE**

Acropteron rufipes Perty, 1830 Neotropical

Acropteron spp. Neotropical

Nyctobates maxima (Germar, 1824) Neotropical

OEDEMERIDAE

Diplectrus vicinus Pic, 1923 Neotropical

APÊNDICE 2

RESUMO DOS CARACTERES DOS ADULTOS UTILIZADOS NAS
ANÁLISES FINAIS. (P) INDICA O ESTADO PLESIOMÓRFICO

1. Cabeça:

- fronte e mandíbulas oblíquas - 1 (P)
- fronte e mandíbulas horizontais - 0
- fronte e mandíbulas verticais - 2

2. Cabeça:

- com constrição pouco acentuada ou não constri-
ta atrás dos olhos; região posterior não es-
treitada - 0 (P)
- com constrição acentuada atrás dos olhos, a re-
gião posterior nitidamente estreitada - 1

3. Suturas gulares:

- curtas, afastadas e subparalelas - 0 (P)
- alongadas e subcontíguas - 1

4. Submento:

- não projetado entre as bases das maxilas - 0 (P)
- com projeção curta e larga - 1
- com projeção longa e estreita - 2

5. Olhos, padrões:

- inteiros e laterais, afastados do alvéolo an-
tenal - 0 (P)
- com pequeno chanfro; laterais; afastados do al-
véolo antenal - 1
- chanfrados; próximos do alvéolo antenal; lobo
superior pouco diferenciado do inferior; liga-
ção entre os lobos larga - 2

-com chanfro manifesto, circundando ou quase o alvéolo antenal; ligação entre os lobos estreita; lobo superior diferenciado do inferior - 3

6. Alvéolo antenal:

-próximo à inserção da mandíbula - 0 (P)
 -pouco afastado - 1
 -afastado - 2

7. Antenas, comprimento:

-moderadamente alongadas, atingem pelo menos o meio do élitro - 1 (P)
 -curtas, atingem no máximo a base do élitro (*Parandra*) - 0
 -curtas, atingem no máximo a base do élitro (*Spondylis*) - 2

8. Antenas, comprimento:

-moderadamente alongadas, atingem a metade ou o terço apical do élitro - 1 (P)
 -mais longas que o corpo (*Cerambycinae*) - 0
 -mais longas que o corpo (*Lamiinae*) - 2

9. Antenas, pontuação e pilosidade:

-ausentes - 0 (P)
 -presentes em todos os artículos, escapo inclusive - 1

10. Antenas, pedicelo:

-curto - 0 (P)
 -com ca. de 2/3 do comprimento do III, este cilíndrico, alongado - 1

11. Antenas, áreas sensoriais:

-ausentes - 1 (P)
 -presentes, em fossetas (*Parandra*) - 0
 -presentes, em fossetas (*Spondylis*) - 2

12. Antenas, áreas sensoriais:

- ausentes - 0 (P)
- presentes, padrão Prioninae - 1

13. Labro:

- desenvolvido, parcialmente esclerotinado e articulado ao clipeo - 1 (P)
- pouco desenvolvido, córneo - 0
- reduzido e córneo - 2

14. Labro:

- córneo, reduzido, articulado ao clipeo - 0 (P)
- córneo, reduzido e fusionado ao clipeo - 1

15. Labro:

- córneo, reduzido, não retraído sob o clipeo - 0 (P)
- córneo, reduzido e retraído sob o clipeo - 1

16. Mandíbulas, mola e "prosteca":

- presentes - 0 (P)
- ausentes - 1

17. Mandíbulas, franja de pêlos na face interna:

- ausente - 1 (P)
- presente, à frente da "prosteca" - 0
- presente ao longo de 2/3 do comprimento da mandíbula - 2

18. Mandíbulas, ♂:

- não falciformes - 0 (P)
- falciformes - 1

19. Maxilas, estipe:

- reduzido, não esclerotinado, basistipe e dististipe não individualizados - 1 (P)
- desenvolvido, esclerotinado, basistipe e dististipe individualizados, estipe transverso (*Pyrodes*) - 0

- desenvolvido, esclerotinado, basistipe e dististipe individualizados, estipe transverso - 2
- desenvolvido, esclerotinado, basistipe e dististipe individualizados, estipe oblíquo - 3

20. Maxilas, gálea:

- não digitiforme - 2 (P)
- digitiforme, não afilada para o ápice, pilosidade uniforme - 1
- digitiforme, afilada para o ápice, pilosidade reduzida - 3
- desenvolvida, esclerotinizada, espatuliforme - 0

21. Maxilas, gálea:

- região apical não projetada em direção à lacínia - 0 (P)
- região apical com projeção em direção à lacínia - 1

22. Maxilas, gálea:

- não alongada - 0 (P)
- alongada, cilíndrica, com abundante pilosidade apical - 1

23. Maxilas, gálea:

- não capitada; base não retraída entre lacínia e palpífero - 0 (P)
- capitada, base retraída entre lacínia e palpífero - 1

24. Maxilas, lacínia:

- não reduzida - 1 (P)
- reduzida a ausente (*Parandra*, *Stenodontes*) - 0
- muito reduzida, quase ausente (*Spondylis*) - 2

25. Maxilas, palpífero:

- não particularmente desenvolvido - 0 (P)
- nítidamente desenvolvido e próximo à lacínia - 1

26. Maxilas, palpo:

- 1ª articulo mais curto que o 2ª - 0 (P)
- 1ª articulo nitidamente mais longo que o 2ª - 1

27. Maxilas, palpo:

- articulo apical não aciculado - 0 (P)
- articulo apical aciculado - 1

28. Lábio, lígula:

- córnea, reduzida, pilosidade da face interna uniforme - 1 (P)
- córnea, muito alargada, pilosidade abundante e uniforme - 0
- semicoriácea a membranosa, pouco a bem desenvolvida, pilosidade da face interna organizada em faixas - 2
- córnea, lobos laterais desenvolvidos, pilosidade da face interna reduzida a ausente - 3

29. Lábio, lígula:

- semicoriácea, pouco desenvolvida, face interna sem faixas laterais de pilosidade - 1 (P)
- membranosa, desenvolvida, face interna com faixas laterais de pilosidade (Lepturinae) - 0
- membranosa, desenvolvida, face interna com faixas laterais de pilosidade (Cerambycinae) - 2

30. Protórax, carena lateral:

- presente e lisa - 1 (P)
- presente, com espinhos ou crenulações - 0
- ausente - 2

31. Protórax, sutura esterno-pleural:

- presente, inteira, bem evidente - 1 (P)
- reduzida (*Parandra*) - 0
- presente, inteira, menos marcada - 2
- reduzida - 3
- ausente - 4

32. Proendostenito:

- a cada lado com projeção alongada e córnea - 0 (P)

- sem projeções cornoas - 1
- a cada lado com projeção alongada e cornoa
(*Necydalis*) - 2

33. Proendosternito:

- dirigido para o dorso do protórax - 0 (P)
- dirigido para o bordo posterior do protórax - 1

34. Mesoscuto, apódema interno:

- presente, visível na face externa do mesoscuto - 1 (P)
- presente, deslocado da linha média e não visível na face externa do mesoscuto - 0
- ausente - 2

35. Mesoscuto, placa estridulatória:

- ausente - 0 (P)
- presente - 1

36. Metendosternito:

- lâminas presentes - 0 (P)
- lâminas ausentes - 1

37. Metendosternito, lâminas:

- originam-se próximo do ponto de origem dos braços laterais - 0 (P)
- originam-se afastadas do ponto de origem dos braços laterais - 1

38. Metendosternito, braços laterais:

- dirigidos para os lados do metatórax - 0 (P)
- curvados para a região ântero-dorsal do metatórax - 1

39. Metendosternito:

- braços laterais mais longos que as lâminas, estas subcontíguas; tendões anteriores aproximados - 0 (P)
- braços laterais mais curtos que as lâminas, estas separadas por chanfro mediano; tendões anteriores afastados - 1

40. Metendosternito, lâminas:
- alargadas e mais ou menos curtas, originam-se próximo do ponto de origem dos braços, estes verticais ou oblíquos - 0 (P)
 - cilíndricas e alongadas, originam-se bem afastadas do ponto de origem dos braços, estes horizontais - 1
41. Asa membranosa, célula anal:
- presente - 0 (P)
 - ausente - 1
42. Asa membranosa, ârculo:
- indistinto ou ausente - 0 (P)
 - presente e distinto - 1
43. Asa membranosa, veia M:
- presente e bem desenvolvida - 1 (P)
 - reduzida (*Oxypeltus*) - 0
 - reduzida a ausente (*Cerambycinae*, *Lamiinae*) - 2
44. Asa membranosa, veia S:
- presente e desenvolvida - 1 (P)
 - ausente (*Parandra*, *Stenodontes*, *Pyrodes*) - 0
 - reduzida a ausente (*Cerambycinae*) - 2
45. Asa membranosa, número de veias entre Cubital e E+IA:
- mais de 2 veias - 1 (P)
 - 2 veias (*Parandra*, *Anoploderma*) - 0
 - 1 a 2 veias (*Cerambycinae*) - 2
46. Asa membranosa, relações de fusão da Empusal:
- Empusal, na base, une-se à Plical - 0 (P)
 - Empusal, na base, une-se à 1A - 1
47. Asa membranosa, base da Plical:
- não angulosa - 0 (P)
 - com evidente angulosidade - 1

48. Asa membranosa, padrão de redução das veias E, P e Anais:
- por perda de ramos isolados - 0 (P)
 - por redução na base dos ramos - 1
49. Pernas, comprimento:
- curtas, as posteriores subiguais às anteriores - 0 (P)
 - alongadas, as posteriores ca. de 1/3 mais longas que as anteriores - 1
 - alongadas, as posteriores com ca. do dobro do comprimento das anteriores - 2
50. Tíbias:
- sem modificações - 0 (P)
 - modificadas tipo *Parandra* - 1
51. Tíbias:
- sem nodificações - 0 (P)
 - modificadas tipo *Anoploderma* - 1
52. Tíbias:
- sem modificações - 0 (P)
 - modificadas tipo *Prioninae* - 1
53. Tíbias:
- sem modificações - 0 (P)
 - modificadas tipo *Spondylis* - 1
54. Tíbias, número de esporões:
- tíbias posteriores com 2 esporões - 0 (P)
 - tíbias posteriores com 1 ou sem esporões - 1
55. Tíbias, número de esporões:
- tíbias anteriores com 2 esporões - 0 (P)
 - tíbias anteriores com 1 esporão - 1
56. Tarsômeros, comprimento:
- curtos e subiguais nas três pernas - 0 (P)

- posteriores ca. de 1/3 mais longos que os ante - 1
riores
- posteriores ca. de 2x mais longos que os ante- - 2
riores

57. Tarsos, comprimento:

- mais curtos que as tíbias - 0 (P)
- tão ou mais longos que as tíbias - 1

58. Tarsos:

- pseudotetrâmeros - 0 (P)
- pentâmeros - 1

59. Empódio:

- desenvolvido; região projetada entre as unhas - 0 (P)
tão ou mais longa que a região basal
- desenvolvido; região projetada entre as unhas - 1
com redução, mais curta que a região basal
- reduzido; região projetada entre as unhas re- - 2
duzida a ausente

60. Abdômen, ♂:

- arco ventral em "forquilha" - 0 (P)
- arco ventral tipo Lepturinae - 1

61. Terminália ♂:

- apófises basais do lobo médio não fusionadas - 0 (P)
- apófises basais do lobo médio fusionadas - 1

62. Ovipositor:

- curto, hemisternito 9 não alongado - 0 (P)
- alongado (por alongamento do hemisternito 9) - 1
- curto, tipo *Trachyderes* - 2

63. Ovipositor: regiões apicais bifidas do hemisternito 9 e estilos:

- sem modificações; estilos desenvolvidos - 0 (P)
- aguçadas para o ápice, com projeções dentifor - 1
mes ventrais; estilos laterais muito reduzidos

64. Ovipositor: regiões apicais bífidas do hemisternito 9 e estilos:

-sem modificações; estilos desenvolvidos - 0 (P)

-truncadas nos ápices, com projeções espiniformes laterais; estilos laterais muito reduzidos - 1

65. Ovipositor: regiões apicais bífidas do hemisternito 9 e estilos:

-esclerotinizadas, não separadas por constricção da região anterior; estilos laterais - 0 (P)

-parcial a totalmente membranosas, com aspecto apendiculado; estilos apicais - 1

66. Apódemas na base do oviduto comum:

-ausentes - 0 (P)

-presentes - 1

APÊNDICE 3

SUBFAMÍLIAS CONSIDERADAS POR CRAIGHEAD, 1923 E RESUMO DOS CARACTERES FUNDAMENTADOS NOS DADOS DESTE AUTOR

-SUBFAMÍLIAS

1. Prioninae (incluindo *Parandra*)
2. Aseminae
3. Lepturinae
4. Disteniinae
5. Cerambycinae
6. Lamiinae

-RESUMO DOS CARACTERES

A codificação indica: 0=Primitivo; estados derivados na seqüência 1-2 ...

1. Tentório:

- largo - 0
- estreito - 1

2. Submento:

- não conetado ao bordo anterior do prosterno - 0
- conetado ao bordo anterior do prosterno - 1

3. Forâmen occipital:

- ventral - 0
- dorsal - 1

4. Cabeça:

- mais larga que longa, bordos laterais divergentes - 0
- mais longa que larga, bordos laterais subparalelos - 1

5. Metades epicraniais:

- fusionadas por curta extensão - 0
- fusionadas até além da fronte - 1
- fusionadas por toda a extensão - 2

6. Clípeo:

- largo, ocupa o espaço entre as inserções das mandíbulas - 0
- estreito, não ocupa o espaço entre as mandíbulas - 1

7. Cabeça:

- carena pós-condilar ausente - 0
- carena pós-condilar presente - 1

8. Epístoma:

- com mais de 4 cerdas - 0
- com 4 cerdas - 1

9. Mandíbulas:

- sem o padrão A - 0
- com o padrão A - 1

10. Mandíbulas:

- sem o padrão B - 0
- com o padrão B - 1

11. Mandíbulas:

- sem o padrão C - 0
- com o padrão C - 1

12. Maxilas:

- cardo e esclerito maxilar livres - 0
- cardo e esclerito maxilar fusionados - 1

13. Complexo lábio-maxilar:

- articulado ao hipóstoma por pouco mais que a largura da gula - 0
- articulado ao hipóstoma por toda a extensão - 1
- fusionado ao hipóstoma por toda a extensão - 2

14. Maxilas:

- estipe reduzido - 0
- estipe desenvolvido - 1

15. Maxilas:

- mala pouco desenvolvida, não alargada para o ápice - 0
- mala desenvolvida, alargada para o ápice - 1

16. Maxilas:

- palpífero sem processo suplementar - 0
- palpífero com processo suplementar - 1

17. Protórax:

- dobra posnotal ausente - 0
- dobra posnotal presente - 1

18. Forâmen occipital:

- dividido pelo metatentório - 0
- não dividido pelo metatentório - 1

19. Fronte:

- margem anterior lisa, não projetada sobre o clipeo - 0
- margem anterior carenada ou denteada, projetada sobre o clipeo - 1

20. Antenas:

- não retráteis - 0
- parcialmente retráteis - 1
- totalmente retráteis - 2

21. Protórax:

- presterno e epipleura não fusionados - 0
- parcialmente fusionados - 1
- totalmente fusionados - 2

22. Abdômen:

- discos pleurais ausentes - 0
- discos pleurais presentes - 1

23. Abdômen:

- 9º segmento não telescopado no interior do 8º - 0
- 9º segmento telescopado no interior do 8º - 1

24. Pernas torácicas:

- alongadas - 0
- moderadamente alongadas - 1
- reduzidas - 2
- ausentes - 3

25. Abdômen:

- 9º segmento sem espinhos caudais - 0
- 9º segmento com espinhos caudais - 1

26. Abdômen:

- tubérculos pleurais ausentes - 0
- tubérculos pleurais presentes - 1

APÊNDICE 4

SUBFAMÍLIAS CONSIDERADAS POR DUFFY (1953,1957,1960,1963,1968) E
RESUMO DOS CARACTERES FUNDAMENTADOS NOS DADOS DESTE AUTOR

-SUBFAMÍLIAS

1. Parandrinae
2. Prioninae
3. Disteniinae
4. Oxypeltinae
5. Lepturinae
6. Aeminae
7. Cerambycinae
8. Lamiinae

-RESUMO DOS CARACTERES

A codificação indica 0=Primitivo; estados derivados na seqüência 1-2 ...

1. Hipóstoma:

- não encoberto pela membrana anterior do prosterno - 0
- encoberto pela membrana anterior do prosterno - 1

2. Forâmen occipital:

- ventral - 0
- pôstero-dorsal - 1

3. Labro:

-não fusionado ao clipeo - 0

-fusionado ao clipeo - 1

4. Mandíbulas:

-sem fôvea sedosa na região dorsal da base - 0

-com fôvea sedosa na região dorsal da base - 1

5. Pernas torácicas:

-unguículo longo - 0

-unguículo curto - 1

6. Cabeça:

-mento não fusionado ao submento - 0

-mento fusionado ao submento - 1

7. Abdômen:

-ampolas do 7º segmento presentes - 0

-ampolas do 7º segmento ausentes - 1

8. Forâmen occipital:

-dividido pelos braços do metatentório - 0

-não dividido pelos braços do metatentório - 1

9. Metades epicraniais:

-fusionadas por curta extensão - 0

-fusionadas até além da fronte - 1

-fusionadas por toda extensão - 2

10. Epístoma:

-com 6 ou mais cerdas - 0

-com 4 cerdas - 1

11. Cabeça:

-processo subfossal e carena pós-condilar
ausente - 0

-processo subfossal e carena pós-condilar
presentes - 1

12. Clípeo:

-largo, ocupa o espaço entre as inserções
das mandíbulas - 0

-estreito, não ocupa o espaço entre as man
díbulas - 1

13. Mandíbulas:

-bordo apical aguçado - 0

-padrão "gouge-like" - 1

14. Mandíbulas:

-padrão Prioninae - 0

-padrão Lamiinae - 1

15. Maxilas:

-lobo maxilar pouco desenvolvido, não alargado
para o ápice - 0

-lobo maxilar desenvolvido, alargado para o
ápice - 1

16. Antenas:

-artículo III não reduzido - 0

-artículo III reduzido - 1

17. Cabeça:

-mais larga que longa, os bordos laterais di-
vergentes - 0

-mais longa que larga, os bordos laterais sub
paralelos - 1

18. Cardo e esclerito maxilar:

-não fusionados e articulados com o hipóstoma - 0

-fusionados e fixos - 1

19. Protórax:

-dobra posnotal ausente - 0

-dobra posnotal presente - 1

20. Pernas torácicas:

- alongadas - 0
- curtas - 1
- reduzidas - 2
- ausentes - 3

21. Abdômen:

- tubérculos pleurais ausentes - 0
- tubérculos pleurais presentes - 1

22. Abdômen:

- discos pleurais ausentes - 0
- discos pleurais presentes - 1

23. Abdômen:

- 9º segmento alongado e distendido - 0
- 9º segmento telescopado no interior do 8º - 1

24. Abdômen:

- 9º segmento com urogonfos - 0
- 9º segmento sem urogonfos - 1

25. Complexo lábio-maxilar:

- área de articulação com o hipóstoma estreita - 0
- articulado ao hipóstoma por toda a sua largura - 1

26. Maxilas:

- palpífero com a margem externa normal - 0
- palpífero com a margem externa arredondada e proeminente - 1

27. Maxilas:

- palpífero não evidentemente desenvolvido - 0
- palpífero evidentemente desenvolvido - 1

28. Fronte:

- margem anterior lisa, não projetada sobre o clípeo - 0
- margem anterior denteada ou carenada, projetada sobre o clípeo - 1

29. Pernas torácicas:

- unguículo sem cerdas - 0
- unguículo com uma cerda alongada - 1

30. Pernas torácicas:

- coxas anteriores fortemente transversas e contíguas - 0
- coxas anteriores não transversas e separadas - 1

31. Lábio:

- lígula reduzida - 0
- lígula mais longa que o palpo labial - 1

32. Antenas:

- não retráteis - 0
- parcialmente retráteis - 1
- totalmente retráteis - 2

33. Maxilas:

- área de articulação com o hipóstoma não retraída - 0
- área de articulação com o hipóstoma retraída - 1

APÊNDICE 5

FAMÍLIAS E SUBFAMÍLIAS CONSIDERADAS POR SVÄCHA &
DANILEVSKY (1987, 1988) E RESUMO DOS CARACTERES
FUNDAMENTADOS NOS DADOS DESTES AUTORES

-FAMÍLIAS E SUBFAMÍLIAS

1. Vesperidae
2. Anoplodermatidae
3. Oxypeltidae
4. Disteniidae
5. Cerambycidae
 - 5.1 Parandrinae
 - 5.2 Prioninae
 - 5.3 Aseminae (incluindo *Spondylis*)
 - 5.4 Lepturinae
 - 5.5 Necydalinae
 - 5.6 Apatophyseinae
 - 5.7 Cerambycinae
 - 5.8 Lamiinae

-RESUMO DOS CARACTERES

A codificação indica: 0=Primitivo; estados derivados na seqüência 1-2 ...

1. Gula:

- ausente - 0
- presente - 1

2. Ponte metatentorial:

- larga, desenvolvida - 0
- estreita - 1

3. Cabeça:

- esclerito ventral ausente - 0
- presente - 1
- bem evidente - 2

4. Crânio:

- parede simples - 0
- parede duplicada - 1

5. Protórax:

- dobra esternelar ausente - 0
- dobra esternelar presente - 1

6. Abdômen:

- ampolas ambulacrais ausentes - 0
- ampolas ambulacrais presentes, pouco desen
volvidas - 1
- ampolas ambulacrais presentes, bem desen -
volvidas - 2

7. Cabeça:

- não retraída no interior do protórax - 0
- parcialmente retraída - 1
- fortemente retraída - 2

8. Antenas:

- não retráteis - 0
- retráteis - 1

9. Pernas torácicas:

- alongadas, com função locomotora - 0
- reduzidas, sem função locomotora - 1

10. Abdômen, regiões intersegmentares:

- simples, a dorsal no mesmo nível da ventral - 0
- complexas, mais ou menos desencontradas - 1
- complexas, a dorsal bem à frente da ventral - 2

11. Cabeça:

- pleuróstoma e genas não distintos do epicrânio - 0
- pleuróstoma e genas distintos do epicrânio - 1

12. Protórax:

- sulcos laterais que delimitam o pronoto ausentes - 0
- sulcos laterais que delimitam o pronoto presentes - 1

13. Abdômen:

- discos ou tubérculos pleurais ausentes - 0
- discos ou tubérculos pleurais presentes - 1

14. Antenas:

- alongadas - 0
- reduzidas - 1

15. Mandíbulas:

- sem os padrões I, II ou "spoon-like" - 0
- com os padrões I, II ou "spoon-like" - 1

16. Pernas torácicas:

- trocânter não reduzido - 0
- trocânter muito reduzido - 1

17. Antenas:

- anel basal esclerotizado ausente - 0
- anel basal esclerotizado presente - 1

18. Clípeo :

- não fusionado à frente - 0
- parcialmente fusionado à frente - 1

19. Complexo lábio-maxilar:

- afastado do bordo anterior do prosterno - 0
- conetado ao bordo anterior do prosterno - 1

20. Abdômen:

- segmentos 7-10 não reduzidos - 0
- segmentos 7-10 reduzidos e telescopados - 1

21. Lábio:

- lígula não reduzida - 0
- lígula reduzida - 1

22. Cabeça, região posterior:

- não cimentada à superfície interna do protórax - 0
- cimentada à superfície interna do protórax - 1

23. Forâmen occipital:

- região posterior não deslocada - 0
- região posterior deslocada para a região dorsal do crânio - 1

24. Cabeça:

- metatentório não hipertrofiado - 0
- metatentório hipertrofiado - 1

25. Estomodéio:

- ramo cego ventral ausente - 0
- ramo cego ventral presente - 1

26. Pronoto:

- não expandido para trás - 0
- expandido para trás com redução do mesonoto - 1

27. Pernas torácicas anteriores:

- pouco desenvolvidas e não deslocadas - 0

-notavelmente desenvolvidas e deslocadas para frente - 1

28. Abdômen:

-pseudópodos ausentes - 0

-pseudópodos presentes nos segmentos 2-5 - 1

29. Prosterno:

-sem ou com algumas fusões - 0

-regiões mais ou menos inteiramente fusionadas - 1

30. Prosterno:

-sem ou com algumas fusões - 0

-regiões totalmente fusionadas em placa mais ou menos esclerotizada - 1

31. Clípeo:

-articulado ao labro e à frente - 0

-fusionado ao labro e à frente formando um "nasale" - 1

32. Abdômen:

-região anterior sem intersegmentos - 0

-com intersegmentos mais ou menos completos nos 5 primeiros segmentos - 1

33. Abdômen:

-9º segmento não alongado - 0

-9º segmento 2,5x mais longo que largo - 1

34. Forâmen occipital:

-ventral - 0

-póstero-dorsal - 1

35. Forâmen occipital:

-ventral - 0

-póstero-ventral - 1

36. Forâmen occipital:

- ventral - 0
- dorsal - 1

37. Abdômen:

- 6º esternito não modificado - 0
- 6º esternito modificado e alargado - 1

38. Abdômen:

- segmentos 1-6 desprovidos de espinhos - 0
- segmentos 1-6 com espinhos - 1

39. Gula:

- estreita, pouco visível - 0
- larga, exposta e bem visível - 1

40. Cabeça:

- metatentório largo, rígido, esclerotinado - 0
- metatentório estreito e ligamentoso - 1

41. Cabeça:

- braços do metatentório no mesmo plano do hipóstoma - 0
- braços do metatentório parcialmente internos - 1
- braços do metatentório internos, "metatentorines" presentes - 2

42. Antenas:

- sensila do 2º artículo cônica - 0
- sensila do 2º artículo achatada e elíptica - 1

43. Mandíbulas:

- sem os padrões I ou II - 0
- com o padrão II - 1
- com padrão intermediário entre II e I - 2
- com o padrão I - 3

44. Mandíbulas:

- bordo interno cortante aguçado para o ápice - 0
- padrão "spoon-like" - 1

45. Metades epicraniais:

- fusionadas por curta extensão - 0
- fusionadas até além da frente - 1
- fusionadas por toda a extensão - 2

46. Cabeça:

- mais larga que longa, bordos laterais divergentes para trás - 0
- mais longa que larga, bordos laterais subparalelos - 1

47. Epístoma:

- margem anterior lisa, não projetada sobre o clípeo - 0
- margem anterior denteada ou carenada, projetada sobre o clípeo - 1

48. Epístoma

- com 6 ou mais cerdas - 0
- com 4 cerdas - 1

49. Clípeo:

- largo, ocupa o espaço entre as inserções das mandíbulas - 0
- estreito, não ocupa o espaço entre as mandíbulas - 1

50. Protórax:

- dobra posnotal ausente - 0
- dobra posnotal presente, pouco desenvolvida - 1
- dobra posnotal presente, bem desenvolvida - 2

51. Protórax:

- limites anterior e laterais do mediopres
terno originais - 0
- limites desenvolvidos secundariamente - 1

52. Pernas torácicas:

- não reduzidas - 0
- reduzidas - 1
- ausentes - 2

53. Abdômen:

- tubérculos pleurais ausentes - 0
- tubérculos pleurais presentes - 1

54. Abdômen:

- discos pleurais ausentes - 0
- discos pleurais presentes - 1

55. Pernas torácicas:

- pretarso sem cerdas - 0
- pretarso com cerdas - 1

56. Cabeça:

- carena pós-condilar e processo subfossal ausentes - 0
- carena pós-condilar e processo subfossal presentes - 1

57. Lábio e maxila, escleritos basais:

- livres e articulados à margem anterior do crânio - 0
- fusionados e aderidos à margem anterior do crânio - 1

58. Protórax:

- limites entre epipleura e lateropresterno original - 0
- limites desenvolvidos secundariamente - 1

59. Protórax:

- regiões não fusionadas ou com poucas fusões - 0

- com algumas regiões fusionadas - 1
- com várias regiões fusionadas - 2
- com muitas regiões fusionadas - 3

60. Protórax:

- epipleura e lateropresterno não fusionados - 0
- epipleura e lateropresterno fusionados - 1

61. Protórax: coxa, laterobasisterno, dobra esternelar e epimero:

- não fusionados - 0
- parcialmente fusionados - 1
- totalmente fusionados - 2

62. Protórax: coxa, laterobasisterno, dobra esternelar, epimero e região posterior da epipleura:

- não fusionados - 0
- parcialmente fusionados - 1
- totalmente fusionados - 2

63. Protórax: epipleura, laterobasisterno e episterno:

- não fusionados - 0
- parcialmente fusionados - 1
- totalmente fusionados - 2

64. Protórax:

- limite entre médio e lateropresterno original - 0
- limite desenvolvido secundariamente - 1

65. Abdômen:

- sulcos laterais das ampolas não subdivididos - 0
- sulcos laterais das ampolas subdivididos - 1

66. Labro:

- não alongado - 0
- alongado e cordiforme - 1

APÊNDICE 6

RESUMO DOS CARACTERES UTILIZADOS NAS ANÁLISES DOS ADULTOS E LARVAS

Os caracteres dos adultos são os de número 1 a 66; (P) indica o estado plesiomórfico. Os caracteres das larvas são os de número 67 a 95; o número entre parêntesis é o que corresponde ao caráter na Análise das Larvas (Apêndice 5).

1. Cabeça:

- fronte e mandíbulas oblíquas ou inclinadas - 1 (P)
- fronte e mandíbulas horizontais - 0
- fronte e mandíbulas verticais - 2

2. Cabeça:

- com constrição pouco acentuada ou não constricta atrás dos olhos; região posterior não estreitada - 0 (P)
- com constrição acentuada atrás dos olhos; região posterior nitidamente estreitada - 1

3. Suturas gulares:

- curtas, afastadas e subparalelas - 0 (P)
- alongadas e subcontíguas - 1

4. Submento:

- não projetado entre as bases das maxilas - 0 (P)
- com projeção curta e larga - 1
- com projeção longa e estreita - 2

5. Olhos, padrões:

- inteiros e laterais, afastados do alvéolo antenal - 0 (P)
- com pequeno chanfro; laterais; afastados do alvéolo antenal - 1
- chanfrados; próximos do alvéolo antenal ; lobo superior pouco diferenciado do inferior; ligação entre os lobos larga - 2
- com chanfro manifesto; circundam ou quase o alvéolo antenal; ligação entre os lobos estreita; lobo superior diferenciado do inferior - 3

6. Alvéolo antenal:

- próximo à inserção da mandíbula - 0 (P)
- pouco afastado - 1
- afastado - 2

7. Antenas, comprimento:

- moderadamente alongadas, atingem pelo menos o meio do élitro - 1 (P)
- curtas, atingem no máximo a base do élitro (*Parandra*) - 0
- curtas, atingem no máximo a base do élitro (*Spondylis*) - 2

8. Antenas, comprimento:

- moderadamente alongadas, atingem a metade ou o terço apical do élitro - 1 (P)
- mais longas que o corpo (*Cerambycinae*) - 0
- mais longas que o corpo (*Lamiinae*) - 2

9. Antenas, pontuação e pilosidade:

- ausentes - 0 (P)
- presentes em todos os artículos, escapo inclusive - 1

10. Antenas, pedicelo:

- curto - 0 (P)
- com ca. de 2/3 do comprimento do III, este cilíndrico, alongado - 1

11. Antenas, áreas sensoriais:

- ausentes - 1 (P)
- presentes, em fossetas (*Parandra*) - 0
- presentes, em fossetas (*Spondylis*) - 2

12. Antenas, áreas sensoriais:

- ausentes - 0 (P)
- presentes, padrão Prioninae - 1

13. Labro:

- desenvolvido, parcialmente esclerotizado e articulado ao clipeo - 1 (P)
- pouco desenvolvido, córneo - 0
- reduzido e córneo - 2

14. Labro:

- córneo, reduzido, articulado ao clipeo - 0 (P)
- córneo, reduzido e fusionado ao clipeo - 1

15. Labro:

- córneo, reduzido, não retraído sob o clipeo - 0 (P)
- córneo, reduzido e retraído sob o clipeo - 1

16. Mandíbulas: mola e "prosteca":

- presentes - 0 (P)
- ausentes - 1

17. Mandíbulas: franja de pêlos na face interna:

- ausente - 1 (P)
- presente, à frente da "prosteca" - 0
- presente em 2/3 do comprimento da mandíbula - 2

18. Mandíbulas ♂

- não falciformes - 0 (P)
- falciformes - 1

19. Maxilas, estipe:

- reduzido, não esclerotinado, basistipe e dististipe não individualizados - 1 (P)
- desenvolvido, esclerotinado, basistipe e dististipe individualizados, estipe transverso (*Pyrodes*) - 0
- desenvolvido, esclerotinado, basistipe e dististipe individualizados, estipe transverso - 2
- desenvolvido, esclerotinado, basistipe e dististipe individualizados, estipe oblíquo - 3

20. Maxilas, gálea:

- não digitiforme - 2 (P)
- digitiforme, não afilada para o ápice, pilosidade uniforme - 1
- digitiforme, afilada para o ápice, pilosidade reduzida - 3
- desenvolvida, esclerotinizada, espatuliforme - 0

21. Maxilas, gálea:

- região apical não projetada em direção à lacínia - 0 (P)
- região apical com projeção em direção à lacínia - 1

22. Maxilas, gálea:

- não alongada - 0 (P)
- alongada, cilíndrica, com abundante pilosidade apical - 1

23. Maxilas, gálea:

- não capitada; base não retraída entre lacínia e palpífero - 0 (P)
- capitada; base retraída entre lacínia e palpífero - 1

24. Maxilas, lacínia:

- não reduzida - 1 (P)
- reduzida a ausente (*Parandra*, *Stenodontes*) - 0
- muito reduzida, quase ausente (*Spondylis*) . 2

25. Maxilas, palpífero:

- não particularmente desenvolvido - 0 (P)
- nitidamente desenvolvido e próximo à lacínia - 1

26. Maxilas, palpo:

- 1º artigo mais curto que o 2º - 0 (P)
- 1º artigo nitidamente mais longo que o 2º - 1

27. Maxilas, palpo:

- artículo apical não aciculado - 0 (P)
- artículo apical aciculado - 1

28. Lábio, lígula:

- córnea, reduzida, pilosidade da face interna uniforme - 1 (P)
- córnea, muito alargada, pilosidade abundante e uniforme - 0
- semicoriácea a membranosa, pouco a bem desenvolvida, pilosidade da face interna organizada em faixas - 2
- córnea, lobos laterais desenvolvidos, pilosidade da face interna reduzida a ausente - 3

29. Lábio, lígula:

- semicoriácea, pouco desenvolvida, face interna sem faixas laterais de pilosidade - 1 (P)
- membranosa, desenvolvida, face interna com faixas laterais de pilosidade (Lepturinae) - 0
- membranosa, desenvolvida, face interna com faixas laterais de pilosidade (Cerambycinae) - 2

30. Protórax, carena lateral:

- presente e lisa - 1 (P)
- presente com espinhos ou crenulações - 0
- ausente - 2

31. Protórax, sutura esterno-pleural:

- presente, inteira, bem evidente - 1 (P)
- reduzida (*Parandra*) - 0
- presente, inteira, menos marcada - 2

- reduzida - 3
- ausente - 4

32. Proendosternito:

- a cada lado com projeção alongada e córnea - 0 (P)
- sem projeções córneas - 1
- a cada lado com projeção alongada e córnea
(*Necydalis*) - 2

33. Proendosternito:

- dirigido para o dorso do protórax - 0 (P)
- dirigido para o bordo posterior do protórax - 1

34. Mesoscuto, apódema interno:

- presente, visível na face externa do mesoscuto - 1 (P)
- presente, deslocado da linha média e não visível na face externa do mesoscuto - 0
- ausente - 2

35. Mesoscuto, placa estridulatória:

- ausente - 0 (P)
- presente - 1

36. Metendosternito:

- lâminas presentes - 0 (P)
- lâminas ausentes - 1

37. Metendosternito, lâminas:

- originam-se próximo do ponto de origem dos braços laterais - 0 (P)
- originam-se afastadas do ponto de origem dos braços laterais - 1

38. Metendosternito, braços laterais:

- dirigidos para os lados do metatórax - 0 (P)
- curvados para a região ântero-dorsal do metatórax - 1

39. Metendosternito:

- braços laterais mais longos que as lâminas, estas subcontíguas; tendões anteriores aproximados - 0 (P)
- braços laterais mais curtos que as lâminas, estas separadas por chanfro mediano; tendões anteriores afastados - 1

40. Metendosternito, lâminas:

- alargadas e mais ou menos curtas, originam-se próximo do ponto de origem dos braços, estes verticais ou oblíquos - 0 (P)
- cilíndricas e alongadas, originam-se bem afastadas do ponto de origem dos braços, estes horizontais - 1

41. Asa membranosa, célula anal:

- presente - 0 (P)
- ausente - 1

42. Asa membranosa, ârculo:

- indistinto ou ausente - 0 (P)
- presente e distinto - 1

43. Asa membranosa, veia M:

- presente e bem desenvolvida - 1 (P)
- reduzida (*Oxypeltus*) - 0
- reduzida a ausente (*Cerambycinae*, *Lamiinae*) - 2

44. Asa membranosa, veia S:

- presente, desenvolvida - 1 (P)
- ausente (*Parandra*, *Stenodontes*, *Pyrodes*) - 0
- reduzida a ausente (*Cerambycinae*) - 2

45. Asa membranosa, número de veias entre Cubital e E+1A:

- mais de 2 veias - 1 (P)
- 2 veias (*Parandra*, *Anoplóderma*) - 0
- 1 a 2 veias (*Cerambycinae*) - 2

46. Asa membranosa, relações de fusão da Empusal:

-Empusal, na base, une-se à Plical - 0

-Empusal, na base, une-se à 1A - 1

47. Asa membranosa, base da Plical:

-não angulosa - 0 (P)

-com evidente angulosidade - 1

48. Asa membranosa, padrão de redução das veias E,P e Anais:

-por perda de ramos isolados - 0 (P)

-por redução na base dos ramos - 1

49. Pernas, comprimento:

-curtas, com comprimentos subiguais - 0 (P)

-posteriores ca. de 1/3 mais longas que as anteriores - 1-posteriores ca. de 2x mais longas que as anteriores - 2

50. Tíbias:

-sem modificações - 0 (P)

-modificadas tipo *Parandra* - 1

51. Tíbias:

-sem modificações - 0 (P)

-modificadas tipo *Anoploderma* - 1

52. Tíbias:

-sem modificações - 0 (P)

-modificadas tipo *Prioninae* - 1

53. Tíbias:

-sem modificações - 0 (P)

-modificadas tipo *Spondylis* - 1

54. Tíbias, número de esporões:

- tíbias posteriores com 2 esporões - 0 (P)
- tíbias posteriores com 1 ou sem esporões - 1

55. Tíbias, número de esporões:

- tíbias anteriores com 2 esporões - 0 (P)
- tíbias anteriores com 1 esporão - 1

56. Tarsômeros, comprimento:

- curtos e subiguais nas três pernas - 0 (P)
- posteriores ca. de 1/3 mais longos que os anteriores - 1
- posteriores ca. de 2x mais longos que os anteriores - 2

57. Tarsos, comprimento:

- mais curtos que as tíbias - 0 (P)
- tão ou mais longos que as tíbias - 1

58. Tarsos:

- pseudotetrâmeros - 0 (P)
- pentâmeros - 1

59. Empódio:

- desenvolvido; região projetada entre as unhas tão ou mais longa que a região basal - 0 (P)
- desenvolvido; região projetada entre as unhas com redução, mais curta que a região basal - 1
- reduzido; região projetada entre as unhas muito reduzida a ausente - 2

60. Abdômen ♂:

- arco ventral em "forquilha" - 0 (P)
- arco ventral tipo Lepturinae - 1

61. Terminália ♂:

- apófises basais do lobo médio não fusionadas - 0 (P)
- apófises basais do lobo médio fusionadas - 1

62. Ovipositor:

- curto, hemisternito 9 não alongado - 0 (P)
- alongado (por alongamento do hemisternito 9) - 1
- curto, tipo *Trachyderes* - 2

63. Ovipositor: regiões apicais bífidas do hemisternito 9 e estilos:

- sem modificações, estilos desenvolvidos - 0 (P)
- aguçadas para o ápice, com projeções dentiformes ventrais; estilos laterais muito reduzidos - 1

64. Ovipositor: regiões apicais bífidas do hemisternito 9 e estilos:

- sem modificações, estilos desenvolvidos - 0 (P)
- truncadas nos ápices, com projeções espiniformes laterais; estilos laterais muito reduzidos - 1

65. Ovipositor: regiões apicais bífidas do hemisternito 9 e estilos:

- esclerotinizadas, não separadas por constrição da região anterior; estilos laterais - 0 (P)
- parcial e totalmente membranosas, com aspecto apendiculado; estilos apicais - 1

66. Apódemas na base do oviduto comum:

- ausentes - 0 (P)
- presentes - 1

67(1). Guľa:

- ausente - 0
- presente - 1

68(2). Ponte metatentorial:

- larga, desenvolvida - 0
- estreita - 1

69(3). Cabeça, esclerito ventral:

- ausente - 0
- presente - 1
- bem evidente - 2

70(4). Crânio:

- parede simples - 0
- parede duplicada - 1

71(5). Protórax:

- dobra esternelar ausente - 0
- dobra esternelar presente - 1

72(6). Abdômen:

- ampolas ambulacrais ausentes - 0
- ampolas ambulacrais presentes, pouco desenvolvidas - 1
- ampolas ambulacrais presentes, bem desenvolvidas - 2

73(7). Cabeça:

- não retraída no interior do protórax - 0
- parcialmente retraída - 1
- fortemente retraída - 2

74(8). Antenas:

- não retráteis - 0
- retráteis - 1

75(9). Pernas torácicas:

- alongadas, com função locomotora - 0
- reduzidas, sem função locomotora - 1

76(10). Abdômen, regiões intersegmentares:

- simples, a dorsal no mesmo nível da ventral - 0
- complexas, mais ou menos desencontradas - 1
- complexas, a dorsal bem à frente da ventral - 2

77(11). Cabeça:

- pleuróstoma e genas não distintos do epicrânio - 0
- pleuróstoma e genas distintos do epicrânio - 1

78(12). Protórax:

- sulcos laterais que delimitam o pronoto ausentes - 0
- sulcos laterais que delimitam o pronoto presentes - 1

79(14). Antenas:

- alongadas - 0
- reduzidas - 1

80(17). Antenas:

- anel basal esclerotizado ausente - 0
- anel basal esclerotizado presente - 1

81(34). Forâmen occipital:

- ventral - 0
- póstero-dorsal - 1

82(39). Gula:

- estreita, pouco visível - 0
- larga, exposta e bem visível - 1

83(40). Cabeça:

- metatentório largo, rígido, esclerotizado - 0
- metatentório estreito e ligamentoso - 1

84(41). Cabeça:

- braços do metatentório no mesmo plano do hipóstoma - 0
- braços do metatentório parcialmente internos - 1
- braços do metatentório internos, "metatentorines" presentes - 2

85(42). Antenas:

- sensila do 2º artículo cônica - 0
- sensila do 2º artículo achatada e elíptica - 1

86(43). Mandíbulas:

- sem os padrões I ou II - 0
- com o padrão II - 1
- com o padrão I - 2

87(44): Mandíbulas:

- bordo interno cortante aguçado para o ápice - 0
- padrão "spoon-like" - 1

88(46). Metades epicraniais:

- fusionadas por curta extensão - 0
- fusionadas até além da fronte - 1
- fusionadas por toda a extensão - 2

89(50). Protórax:

- dobra posnotal ausente - 0
- dobra posnotal presente, pouco desenvolvida - 1
- dobra posnotal presente, bem desenvolvida - 2

90(52). Pernas torácicas:

- não reduzidas - 0
- reduzidas - 1
- ausentes - 2

91(16). Pernas torácicas:

- trocânter não reduzido - 0
- trocânter muito reduzido - 1

92(57). Pernas torácicas:

- pretarso sem cerdas - 0
- pretarso com cerdas - 1

93 (58). Protórax:

- limite entre epipleura e lateropraesternum original - 0
- limite desenvolvido secundariamente - 1

94 (59). Protórax:

- regiões não fusionadas ou com poucas fusões - 0
- com algumas regiões fusionadas - 1
- com várias regiões fusionadas - 2
- com muitas regiões fusionadas - 3

95 (54). Abdômen:

- discos pleurais ausentes - 0
- discos pleurais presentes - 1

APÊNDICE 9

MATRIZ DE DADOS. CARACTERES DOS ADULTOS E LARVAS. CARACTERES BI
NÁRIOS: ELESIMÓRFICO (0) E APOMÓRFICO (1). NOS CARACTERES DE
MULTI-ESTADOS, A CONDIÇÃO PLESIOMÓRFICA ENCONTRA-SE NO ANCES-
TRAL. (9) INDICA CARACTERES NÃO COMPARÁVEIS. CARACTERES LIS
TADOS NO APÊNDICE 6.

ANCESTOR	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0		
	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
OXYFEL	1	0	0	1	9	2	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	9	2	0	0	0	1	0	0	0	9	1	2	1	0	0	1	0			
	9	9	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	9	9	9	0	0	0	9	0	0	1	0	0	9	0													
DISTENIA	1	0	1	2	0	0	1	9	1	0	1	0	1	0	0	1	0	9	2	0	0	0	1	0	0	0	9	1	2	1	1	0	1	1				
	9	9	0	0	0	2	0	1	9	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	9	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0			
	0	2	1	1	1	2	0	1	1	1	1	9	9	9	0	9	0	9	0	0	1	0	0	9	0													
PARANDRA	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0				
	1	9	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1			
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0												
ANOFLODA	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0				
	1	9	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0			
	0	1	2	1	2	1	0	0	0	1	0	9	9	0	0	9	0	0	0	0	0	0	9	0														
STENODON	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0			
	1	9	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1		
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1													
PYRODES	1	0	0	0	9	0	1	1	0	0	1	1	2	0	0	1	9	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0			
	1	9	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1		
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1													
PHILUS	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1				
	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	9	9	9	9			
	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9													
SPONDYLI	1	0	0	0	1	0	2	1	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	2	3	0	0	0	2	0	0	3	1	2	3	0	0	1	0				
	0	1	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1			
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0													
ASEMUM	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	2	2	1	0	0	1	0	0	0	2	1	2	3	1	0	1	1			
	0	1	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0	0	1	0	1	1	2	1
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0											
ATIMIA	1	0	0	1	9	2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	2	2	1	0	0	1	0	0	0	2	1	2	9	1	0	1	1			
	0	1	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0											
SAPHANUS	1	0	0	1	9	2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	2	2	1	0	0	1	0	0	0	2	9	2	9	1	0	1	1			
	0	1	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	0	1	0	1	1	2	1
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	2	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0											
LEPTURA	1	1	0	2	2	2	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	1	0	1	0	0	0	2	0	2	2	1	0	1	1
	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	2	1	
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0												
NECYDAYS	1	1	0	2	2	2	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	1	0	1	0	0	0	2	0	2	2	2	0	2	1
	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0												
DESMOCUS	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	2	0	1	0	1	0	0	0	2	0	2	9	1	0	1	1		
	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	2	1	1	
	1	2	1	1	1	2	1	0	1	1	0	1	1	2	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0												
ESTOLA	2	0	0	1	3	2	1	2	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	2	2	1	0	0	1	1	0	1	2	1	2	4	1	1	0	1			
	0	1	0	0	1	2	1	2	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	2	1	1	
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	2	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3												
ADESMUS	2	0	0	1	3	2	1	2	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	2	2	1	0	0	1	1	0	1	2	1	2	4	1	1	0	1			
	0	1	0	0	1	2	1	2	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	1	0	1	1	2	1	1	
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	2	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3												
TRACHYES	1	0	0	1	3	2	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	2	0	2	2	0	0	1	1	0	0	0	2	2	2	4	1	0	0	1			
	0	1	0	1	0	2	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2	0	0	9	1	1	1	1	
	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	0	9	1	1	2	1	0	0	0	2	1													
ROPALORA	1	0	0	1	3	2	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	2	0	2	2	0	0	1	1	0	0	0	2	2	2	4	1	0	2	1			
	0	1	0	1	0	2</																																