

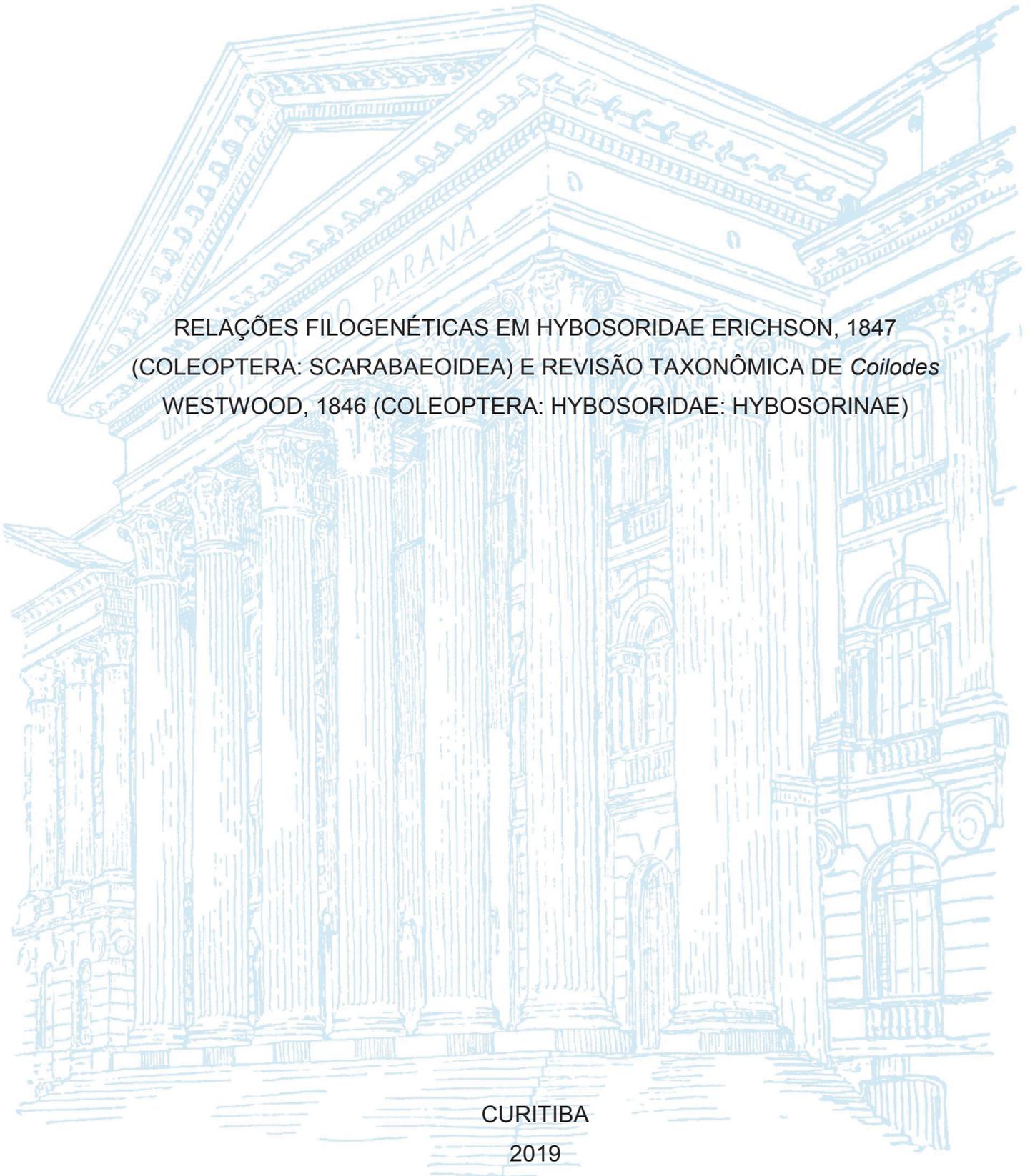
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

DANIEL SILVA BASÍLIO

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS EM HYBOSORIDAE ERICHSON, 1847  
(COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA) E REVISÃO TAXONÔMICA DE *Coilodes*  
WESTWOOD, 1846 (COLEOPTERA: HYBOSORIDAE: HYBOSORINAE)

CURITIBA

2019



DANIEL SILVA BASÍLIO

RELAÇÕES FILOGENÉTICAS EM HYBOSORIDAE ERICHSON, 1847  
(COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA) E REVISÃO TAXONÔMICA DE *Coilodes*  
WESTWOOD, 1846 (COLEOPTERA: HYBOSORIDAE: HYBOSORINAE)

Tese apresentada ao curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientadora: Profa. Dra. Lúcia Massutti de Almeida

Co-orientadores: Prof. Dr. Fernando Zagury Vaz-de-Mello, Dra. Mariana Alejandra Cherman.

CURITIBA

2019

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas. Biblioteca de Ciências Biológicas.

(Giana Mara Seniski Silva – CRB/9 1406)

Basílio, Daniel Silva

Relações filogenéticas em Hybosoridae Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea) e revisão taxonômica de *Coilodes* Westwood, 1846 (Coleoptera: Hybosoridae: Hybosorinae) . / Daniel Silva Basílio. – Curitiba, 2019.

191 p.: il. , color.

Orientador: Lúcia Massutti de Almeida

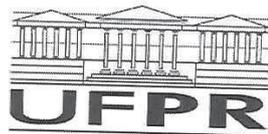
Coorientadores: Fernando Zagury Vaz-de-Mello

Mariana Alejandra Cherman

Tese (doutorado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Entomologia.

1. Coleoptero 2. Besouro 3. Análise cladística 4. Morfologia (Biologia)  
I. Título II. Almeida, Lúcia Massutti de, 1951- III. Vaz-de-Mello, Fernando Zagury IV. Cherman, Mariana Alejandra V. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Entomologia.

CDD (20. ed.) 595.76



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SETOR CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(ENTOMOLOGIA) - 40001016005P5

## TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ENTOMOLOGIA) da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de DANIEL SILVA BASILIO intitulada: **RELAÇÕES FILOGENÉTICAS EM HYBOSORIDAE ERICHSON, 1847 (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA) E REVISÃO TAXONÔMICA DE *Coilodes* WESTWOOD, 1846 (COLEOPTERA: HYBOSORIDAE: HYBOSORINAE)**, após terem inquirido o aluno e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua aprovação no rito de defesa.

A outorga do título de doutor está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

Curitiba, 25 de Fevereiro de 2019.

LUCIA MASSUTTI DE ALMEIDA  
Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

MIRNA MARTINS CASAGRANDE  
Avaliador Interno (UFPR)

FERNANDO ZAGURI VAZ-DE-MELLO  
Avaliador Externo (UFMT)

CARLA DE LIMA BICHO  
Avaliador Externo (UEPB)

Dedico este trabalho às minhas avós (*in memoriam*)  
Severina e Zezé. Não me viram chegar até aqui, mas não  
duvidaram nem por um segundo que eu conseguiria!

## AGRADECIMENTOS

Começo agradecendo ao maior exemplo de luta que tenho na minha vida, minha mãe [Edeilta (Tita)], mulher forte, determinada que me ensinou desde pequeno a nunca desistir de lutar por aquilo que acredito. Não poderia começar de maneira diferente. Por falar em mulheres fortes, preciso agradecer também à minha irmã de sangue e profissão Patrícia; à minha prima, que prefiro chamar de irmã, Judiceli; minha tia Socorro; minhas avós Zezé e Severina (*in memoriam*) e minhas sobrinhas Luna e Maya, que apesar de tão novas, já vislumbro a grande força que terão. A todas vocês, obrigado por me fazerem crescer valorizando e respeitando a mulher como igual.

Ainda no âmbito familiar, quero agradecer a meu pai [Antoneilton (Galego)], meu cunhado (Rafael) e demais tios, tias, primos, primas e agregados. O fato de não terem os nomes citados não torna vocês menos importantes.

À minha orientadora Profa. Dra. Lúcia Massutti de Almeida, por ter acreditado em mim, me acolhido, apoiado, ensinado e me incentivado a descobrir novos caminhos no mundo científico; e aos meus co-orientadores: Dra. Mariana Cherman, por sempre estar pronta a responder qualquer pergunta por mais óbvia que parecesse e Dr. Fernando Vaz-de-Mello, pelas ideias, recepção em Cuiabá (Mato Grosso), empréstimo de material, compartilhamento de conhecimento e tantas outras coisas que permitiram a realização desse trabalho.

Ao programa de pós-graduação em Entomologia da Universidade Federal do Paraná, na figura dos professores e colegas, por dedicarem seu tempo para ensinar pelo menos um pouco daquilo que aprenderam ao longo de suas carreiras. Por falar

em colegas, não poderia deixar de citar o Rodrigo Correa, que abriu meus olhos para os Hybosoridae.

Também não posso deixar de citar os dois maiores presentes que o mestrado e o doutorado me deram: Camila da Costa e Adriana Couto Pereira. Até “brigar” com vocês foi enriquecedor.

Aos Curadores e outros membros das coleções pelos empréstimos e disponibilidade em fazer e enviar fotos de material: James Liebherr (CUIC); Michael e Ditta Balke (ZSM); Darren Mann e Amoret Spooner (UMO); Andrey Frolov (ZIN); Max Barckley (BMNH); Giulio Cuccodoro (MHNG); Hans Huijbregts (RMNW); Antoine Mantilleri (MNHN); Paul Skelley (FSCA); Mario Elgueta (MNNC) e Jorge Artigas (UCCC).

Ao CNPq pela concessão da bolsa que tornou esse trabalho financeiramente viável.

Aos membros da banca: a Profa. Dra. Carla de Lima Bicho e a Profa. Dra. Mirna Martins Casagrande, duas mulheres muito importantes no meu desenvolvimento científico; novamente aos Dres. Fernando Vaz-de-Melo e Bruno Clarkson por disponibilizarem parte do seu tempo para leitura e aperfeiçoamento deste trabalho.

Aos meus amigos que a distância não afastou e o tempo não apagou Rodolfo, Douglas, Débora e Ribamar [Paraíba]; Ana Paula, Carol, Sabrina, Letchi, Cris, Bruna, Geana e Virginia [Rio Grande do Sul].

A todos os que ao longo desses quatro anos passaram pelo Laboratório de Sistemática e Bioecologia de Coleoptera, em especial à Mafer Caneparo e à Camila Fediuk. Ao lado de vocês, até o trabalho mais difícil se torna prazeroso.

Ao John Fiorese, companheiro da vida, amigo, parceiro. E aos amigos que consegui através dessa parceria: Ariane, Mateus, Milena, Andrea, Bia e Lu. Obrigado por me aceitarem de braços abertos.

A toda a família Jiàn Zhōng Fú de Kung Fu, em especial ao Prof. Rodrigo Giovanella e à Profa. Jamila Ithaia por todos os ensinamentos que me fizeram descobrir minha própria força e crescer como pessoa. A meus companheiros de treino, amigos da vida e irmãos de alma Camila da Costa (sim, você de novo), Gabriel Bizzarro e Eduardo Bindewald, pela amizade, paciência e risadas (que nunca faltaram). Também não posso deixar de citar outros membros dessa família que me ajudaram nos momentos em que eu precisava urgentemente de distração: Colodi, Janaína, Karine, Machuca, Kally, Elis e Lucas.

A todos vocês o meu muito obrigado!

“Não existem segredos na vida. Apenas verdades escondidas... que ficam sob a superfície.”

*Dexter Morgan*

“Always use the proper name for things. Fear of a name increases fear of the thing itself.”

*J.K. Rowling*

## RESUMO

Hybosoridae Erichson é uma família com distribuição mundial. Composta atualmente por seis subfamílias, das quais uma constitui uma linhagem extinta (Mimaphodiinae Nikolajev) e cinco com espécies viventes (Anaidinae Nikolajev, Ceratocanthinae Martínez, Hybosorinae Erichson, Liparochrinae Ocampo e Pachyplectrinae Ocampo). Apesar de já ter sido filogeneticamente testados, os relacionamentos entre as subfamílias permanecem incertos, assim como os que ocorrem em Hybosorinae, a segunda maior subfamília e a menos amostrada nas análises anteriores. A pouca atenção dada para essa subfamília também pode ser observada em seus gêneros, como ocorre na região Neotropical com *Coilodes* Westwood. Esse gênero apresenta variação intraespecífica, dificultando sua identificação. O presente trabalho testa a monofilia de Hybosoridae e seus relacionamentos internos, com foco principal em Hybosorinae; e revisa taxonomicamente *Coilodes*, apresentando a redescrição e a redefinição do gênero e das espécies, bem como a descrição de espécies novas. A análise filogenética de uma matriz composta por 61 taxa terminais e 99 caracteres corroborou a monofilia tanto de Hybosoridae como das subfamílias. Ceratocanthinae foi recuperado como grupo irmão dos demais Hybosoridae, enquanto o clado (Anaidinae + Liparochrinae) como grupo irmão de (Pachyplectrinae + Hybosorinae). Os gêneros anteriormente considerados “*incertae sedis*” (*Borrochrus* Allsopp e *Daimothoracodes* Petrovitz) mostraram-se fortemente relacionados com a linhagem de Pachyplectrinae e *Brenskea* Reitter (que pertenciam a Pachyplectrinae) foi incluído em Hybosorinae. O gênero monoespecífico *Hapalonychoides* Martínez se relacionou com as linhagens internas de *Apalonychus* Westwood. Foram testados também os relacionamentos entre *Orubesa* Reitter e *Thinorycter* Semenov-Tian-Shanskii & Reichardt (Dynamopodinae: Scarabaeidae), gêneros até então dúbios quanto à sua posição em relação a Hybosoridae. Na topologia recuperada esses se relacionaram com linhagens externas a Hybosoridae. *Coilodes* (Hybosorinae) foi redefinido com base na análise filogenética e sua revisão taxonômica inclui a redescrição do gênero e das suas sete espécies: *Coilodes castaneus* Westwood, *C. fumipennis* Arrow, *C. humeralis* (Mannerheim), *C. niger* (Mannerheim), *C. ovalis* Robinson, *C. punctipennis* Arrow e *C. parvulus* Westwood. No entanto, *C. parvulus* foi redescrita com base na descrição original e caracteres genéricos, pois o tipo não foi encontrado. Três espécies foram sinonimizadas: *C. gibbus* (Perty) e *C. chilensis* Westwood com *C. humeralis* e *C. nigripennis* Arrow com *C. castaneus*. *Coilodes niger* (Mannerheim) teve seu status restituído e seis espécies novas descritas. São apresentadas chaves de identificação para as subfamílias de Hybosoridae; para os gêneros de Liparochrinae, Pachyplectrinae e Hybosorinae (subfamílias que não apresentavam chaves na literatura); e para machos das espécies de *Coilodes*.

**Palavras-chave:** Chaves de identificação; cladística; descrição; morfologia; sistemática.

## ABSTRACT

Hybosoridae Erichson is a family with worldwide distribution. It is currently divided in six subfamilies. One of them is an extinct lineage (Mimaphodiinae Nikolajev) and five have living specimens (Anaidinae Nikolajev, Ceratocanthinae Martínez, Hybosorinae Erichson, Liparochrinae Ocampo, and Pachyplectrinae Ocampo). Despite being phylogenetically tested, the relationships among subfamilies remain uncertain and as well as those occurring in Hybosorinae, the second largest subfamily and the least sampled in previous analyses. The lack of attention that is given to this subfamily can also be observed in its genera, such as it happens in the Neotropical region with *Coilodes* Westwood. This genus presents a intraspecific variation, making its identification difficult. This study tests the monophyly of Hybosoridae and its internal relationships with special focus on Hybosorinae; it also revises *Coilodes* taxonomically, redescribing and redefining its genus and species, as well as describing new species. The phylogenetic analysis of a matrix of 61 taxa terminals and 99 characters supported the monophyly of both Hybosoridae and subfamilies. Ceratocanthinae was recovered as Hybosoridae's sister group, and the branch (Anaidinae + Liparochrinae) is (Pachyplectrinae + Hybosorinae)'s sister group. The genera previously considered to be "*incertae sedis*" (*Borrochrus* Allsopp and *Daimothoracodes* Petrovitz) appeared to be strongly related to Pachyplectrinae' lineage and *Brenskea* Reitter (that belonged to Pachyplectrinae) was included in Hybosorinae. The monospecific genus *Hapalonychoides* Martínez related to the internal lineages of *Apalonychus* Westwood. Also, the relationships between *Orubesa* Reitter and *Thinorycter* Semenov-Tian-Shanskii & Reichardt (Dynamopodinae: Scarabaeidae) were tested. These genera were hitherto dubious regarding their positions in relation to Hybosoridae. In this topology, they were recovered as related to external lineages to Hybosoridae. *Coilodes* (Hybosorinae) was redefined based on the phylogenetic analysis, and its taxonomic revision includes both the genus and its seven species' redescription: *Coilodes castaneus* Westwood, *C. fumipennis* Arrow, *C. humeralis* (Mannerheim), *C. niger* (Mannerheim), *C. ovalis* Robinson, *C. punctipennis* Arrow and *C. parvulus* Westwood. However, *C. parvulus* was redescribed based on both the original description and generic characters, because the type was not found. Three species were synonymized: *C. gibbus* (Perty) and *C. chilensis* Westwood with *C. humeralis* and *C. nigripennis* Arrow with *C. castaneus*. *Coilodes niger* (Mannerheim) had its status revalidated and six new species described. Identification keys are presented to the subfamilies of Hybosoridae; to the genera of Liparochrinae, Pachyplectrinae and Hybosorinae (subfamilies that did not present keys in the literature); and to males of the species of *Coilodes*.

**Key words:** Identification key; cladistics; description; morphology; systematics.

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	11
REFERÊNCIAS .....	13
<b>CAPÍTULO I: Relações Filogenéticas em Hybosoridae Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea)</b> .....	16
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	16
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	19
<b>RESUMO</b> .....	20
<b>ABSTRACT</b> .....	21
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	22
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	25
<b>Estudo Morfológico</b> .....	25
<b>Procedência e exame do material</b> .....	26
<b>Terminologia</b> .....	28
<b>Escolha dos taxa terminais</b> .....	28
<b>Grupo externo</b> .....	28
<b>Grupo interno</b> .....	33
<b>Construção dos caracteres</b> .....	33
<b>Análise cladística</b> .....	34
<b>RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	37
<b>Delimitação dos caracteres e dos taxa terminais</b> .....	37
<b>Lista dos caracteres utilizados na análise cladística</b> .....	37
<b>Análise cladística</b> .....	49
<b>Chave para as subfamílias de Hybosoridae Erichson, 1847</b> .....	64
<b>Chave para os gêneros de Liparochrinae Ocampo, 2006</b> .....	65
<b>Chave para os gêneros de Pachyplectrinae Ocampo, 2006</b> .....	65
<b>Chave para gêneros de Hybosorinae Erichson, 1845</b> .....	66
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	69
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	71
<b>ILUSTRAÇÕES</b> .....	81
<b>APÊNDICES</b> .....	90
<b>CAPÍTULO II: Revisão taxonômica de <i>Coilodes</i> Westwood, 1846 (Coleoptera: Hybosoridae: Hybosorinae)</b> .....	102
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	102
<b>RESUMO</b> .....	104

ABSTRACT .....	105
INTRODUÇÃO .....	106
MATERIAL E MÉTODOS .....	108
RESULTADOS E DISCUSSÃO .....	111
<i>Coilodes</i> Westwood, 1846 .....	111
Sinônimo .....	111
Espécie tipo .....	111
Histórico de <i>Coilodes</i> Westwood, 1846 .....	112
Redescrição .....	114
Diagnose .....	116
Distribuição geográfica .....	116
Etimologia .....	116
Discussão taxonômica .....	116
Biologia .....	117
Checklist de <i>Coilodes</i> (Hybosoridae: Hybosorinae) .....	117
Chave para machos das espécies de <i>Coilodes</i> (Hybosoridae: Hybosorinae) .....	118
<i>Coilodes castaneus</i> Westwood, 1846 .....	120
<i>Coilodes fumipennis</i> Arrow, 1909 .....	126
<i>Coilodes humeralis</i> (Mannerheim, 1829) .....	130
<i>Coilodes niger</i> (Mannerheim, 1829) Stat. restit. ....	139
<i>Coilodes ovalis</i> Robinson, 1948 .....	142
<i>Coilodes parvulus</i> Westwood 1846 .....	146
<i>Coilodes punctipennis</i> Arrow, 1909 .....	147
<i>Coilodes</i> sp. nov. 1 Basilio e Vaz-de-Mello .....	150
<i>Coilodes</i> sp. nov. 2 Basilio e Vaz-de-Mello .....	153
<i>Coilodes</i> sp. nov. 3 Basilio e Vaz-de-Mello .....	157
<i>Coilodes</i> sp. nov. 4 Basilio e Vaz-de-Mello .....	160
<i>Coilodes</i> sp. nov. 5 Basilio e Vaz-de-Mello .....	162
<i>Coilodes</i> sp. nov. 6 Basilio e Vaz-de-Mello .....	165
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	170
REFERÊNCIAS .....	172
ILUSTRAÇÕES .....	178

## INTRODUÇÃO GERAL

Scarabaeoidea Latreille, 1802 é bastante diversificada dentro de Coleoptera e suas espécies podem ser encontradas em todo o globo (Ratcliffe & Jameson, 2004). Essa superfamília é principalmente caracterizada pela presença de clava antenal lamelada e pelo protórax frequentemente muito modificado para escavar, adaptando-se aos mais variados nichos (Ratcliffe & Jameson, 2004). Em relação aos relacionamentos entre as linhagens que constituem o grupo ainda não existe um consenso (Cherman & Morón, 2014) e o número de famílias que incluídas varia de acordo com o sistema adotado.

Dentre as várias famílias que integram Scarabaeoidea está Hybosoridae Erichson, 1847, também com distribuição cosmopolita. Essa é uma família relativamente pouco estudada e, conseqüentemente, seus aspectos biológicos e comportamentais são pouco conhecidos. Registros de estridulação, associação com cupins e formigas e preferência alimentar por matéria orgânica em decomposição são as únicas informações presentes na literatura (Jameson, 2002; Casari & Ide, 2012; Ocampo, 2006).

Hybosoridae se caracteriza pela presença da antena com clava cupuliforme, sendo que a principal exceção a essa distinção morfológica é observada em Ceratocanthinae Martínez, 1968. Essa subfamília costumava ser classificada como família (Ceratocanthidae), mas após análises filogenéticas baseadas em caracteres moleculares e morfológicas de larva e adulto, passou a compor Hybosoridae (Grebennikov *et al.*, 2004; Ocampo & Hawks, 2006; Bai *et al.*, 2015; Ballerio & Grebennikov, 2016).

A família é composta por seis subfamílias: Anaidinae Nikolajev, 1996; Ceratocanthinae Martínez, 1968; Hybosorinae Erichson, 1847, Liparochrinae Ocampo, 2006; Mimaphodiinae Nikolajev, 2007 (extinta) e Pachyplectrinae Ocampo, 2006, além de quatro gêneros em "*incertae sedis*": dois extintos (*Sinohybosorus* Nie, Bai, Ren & Yang, 2018 e *Sinochaetodus* Lu, Bai, Ren & Yang, 2018) e dois vivos (*Borrochrus* Allsopp, 1979 e *Daimothoracodes* Petrovitz, 1970) (Ocampo, 2006; Nikolajev, 2007; Luet *et al.*, 2018).

Alguns estudos filogenéticos para Hybosoridae já foram realizados. Contudo, os relacionamentos internos continuam incertos, principalmente, no que diz respeito a

Hybosorinae que, apesar de ser a segunda maior subfamília, tem sido pobremente amostrada (Grebennikov *et al.*, 2004; Ocampo & Hawks, 2006; Bai *et al.*, 2015; Ballerio & Grebennikov, 2016).

A pouca atenção dada a Hybosorinae é refletida em nível genérico, como constatado em *Coilodes* Westwood, 1846. Esse gênero neotropical apresenta registros de ocorrência desde a Costa Rica até o Chile e é caracterizado pelo corpo convexo e dimorfismo sexual observado no pronoto e garras tarsais (Westwood, 1846; Ocampo & Ballerio, 2006). De acordo com o último catálogo publicado, *Coilodes* é composto por nove espécies (Ocampo & Ballerio, 2006), que são, geralmente, caracterizadas pelo seu padrão de coloração (Mannerheim, 1829; Westwood, 1846; Arrow, 1903; Arrow, 1909). Contudo, devido à pouca confiabilidade desse caráter e a ausência de uma revisão taxonômica, muitos autores têm citado os representantes do gênero apenas como *Coilodes* sp., dada a dificuldade na identificação em nível específico (Escobar, 1997; Orozco & Pérez, 2008; Rodrigues *et al.*, 2013; Ballerio e Grebennikov, 2016).

Como não há consenso nos relacionamentos internos de Hybosoridae, principalmente, em relação aos gêneros de Hybosorinae, este trabalho testou a monofilia da família; a monofilia e relacionamentos das cinco subfamílias viventes; o posicionamento dos dois gêneros “*incertae sedis*” viventes; e os relacionamentos internos de Hybosorinae Além da proposição de chaves de identificação para as subfamílias de Hybosoridae e para os gêneros das subfamílias que não apresentam chaves na literatura (Hybosorinae, Liparochrinae e Pachyplectrinae). Devido às problemáticas relacionadas à delimitação de espécies, visto que *Coilodes* nunca foi revisado desde a sua proposição em 1846, o gênero é revisado pela primeira vez e redefinido com base nos resultados das análises filogenéticas. Esta revisão inclui a redescrição do gênero e das espécies conhecidas, além de descrição de seis espécies novas e a proposição de uma chave de identificação para os machos das espécies do gênero. Dessa forma o trabalho foi dividido em dois capítulos:

- Capítulo I: Relações Filogenéticas em Hybosoridae Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea);
- Capítulo II: Revisão taxonômica de *Coilodes* Westwood, 1846 (Coleoptera: Hybosoridae: Hybosorinae).

## REFERÊNCIAS

- Arrow, G. J. (1903) On the laparostict lamellicorne Coleoptera of Granada and St. Vicent (W. Indies). *Transactions of the Entomological Society of London*, 2, 509-520.
- Arrow, G. J. (1909) On the characters and relationships of the less know groups of lamellicorn Coleoptera, with description of a new species of Hybosorinae, etc. *Transactions of the Entomological Society of London*, 2, 479-507.
- Bai, M., Zhang, W., Ren, D., Shih, C., & Yang, X. (2015) *Hybosorus ocampo*: the first hybosorid from the Cretaceous Myanmar amber (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Organisms Diversity & Evolution*, 16(1), 233-240.
- Ballerio, A. & Grebennikov, V. V. (2016) Rolling into a ball: phylogeny of the Ceratocanthinae (Coleoptera: Hybosoridae) inferred from adult morphology and origin of a unique body enrollment coaptation in terrestrial arthropods. *Arthropod Systematics e Phylogeny*, 74(1), 23-52.
- Casari, A. S. & Ide S. (2012) Coleoptera Linnaeus 1758. In: Insetos do Brasil. Rafael J. A., Melo G. A. R., de Carvalho C. J. B., Casari S. A., Constantino R. (Eds.). *Holos Editora*. 796p.
- Cherman, M. A., & Morón, M. Á. (2014) Validación de la familia Melolonthidae Leach, 1819 (Coleoptera: scarabaeoidea). *Acta zoológica mexicana*, 30(1), 201-220.
- Escobar, F. (1997) Estudios de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remaente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*, 19(3), 419-430.
- Grebennikov, V. V., Ballerio, A., Ocampo, F. C., & Scholtz, C. H. (2004) Larvae of Ceratocanthidae and Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea): study of

morphology, phylogenetic analysis and evidence of paraphyly of Hybosoridae. *Systematic Entomology*, 29(4), 524-543.

Jameson, M. L. (2002) Hybosoridae. *In*: Arnett RH, Thomas MC. (Eds.). American Beetles. Volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. *CRC Press*: 861 p.

Lu, Y., Nie, R., Shih, C., Ren, D., Yang, X., & Bai, M. (2018) New Scarabaeoidea (Coleoptera) from the Lower Cretaceous Yixian Formation, western Liaoning Province, China: Elucidating the systematics of Mesozoic Hybosoridae. *Cretaceous Research*, 86, 53-59.

Mannerheim, K. G. (1829) Description de quarante nouvelles espèces de scarabéides du Brésil: avec figures. *Mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou*, 7, 29-80.

Nikolajev, G. V. (2007) Novoe podsemeystvo plastinchatousih zhukov semeystva Hybosoridae (Coleoptera, Scaraboidea) iz Mezozoya Azii. *Izvestiya Natsionalnoi Akademii Nauk Respubliki Kazakhstan Seriya Biologicheskaya i Meditsinskaya*, 8(260), 47-48.

Ocampo, F. C. & Ballerio, A. (2006) Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the of the NewWorld subfamily Anaidinae (Coleoptera: Scarabaeoidea). 4. Catalog of the subfamilies Anaidinae, Ceratocanthinae, Hybosorinae, Liparochrinae, and Pachyplectrinae (Hybosoridae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 19, 178–209.

Ocampo, F. C. & Hawks, D. C. (2006) Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae 2. Molecular Phylogenetics and Systematic Placement of the Hybosoridae. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 19, 7-12.

- Ocampo, F. C. (2006) Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae 3. Phylogenetic analysis of the subfamily Anaidinae. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 19,13-177.
- Orozco, M., & Pérez, A. (2008) Escarabajos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) del Parque Nacional Los Estoraques (Norte de Santander, Colombia). *Revista Brasileira de Entomologia*, 52(1): 36-40.
- Ratcliffe, B. C., & Jameson, M. L. (2004) The Revised classification for Scarabaeoidea: What the Hell is going on?. *Papers in Entomology*, 25.
- Rodrigues, M. M., Uchoa, M. A. & Ide, S. (2013) Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in three landscapes in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 73(1), 211-220.
- Westwood, J. O. (1846) XXVI. On the Lamellicorn Beetles which possess exerted Mandibles and Labrum, and 10-jointed Antennae. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 155-180.

## CAPÍTULO I: Relações Filogenéticas em Hybosoridae Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea)

### LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Corpo(A-C), Antena esquerda em vista dorsal (D-K) e Cabeça em vista dorsal (L-S). *Hybosorus illigeri*, vista dorsal (A); *Ceratocanthus basilicus*, vista ventral (B) e vista lateral (C); *Chaetodus exaratus* (D); *Brenskea coronata* (E); *Anoplotrupes stercorosus* (F); *Apalonychus pusillus* (G); *Germarostes aphodioides* (H); *Cryptogenius fryi* (I); *Totoia splendida* (J); *Phaeochrous lobatus* (K); *Ceratocanthus basilicus* (L); *Coilodes humeralis* (N); *Cryptogenius fryi* (M); *Borrochrus mutilus* (O); *Parochodaeus campsognatus* (Q); *Brenskea coronata* (R); *Totoia splendida* (S); *Glaphyrus aulicus* (P). Barra de escala: A-C = 1mm; D-K = 0,2mm e L-S = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem. ....80

**Figura 2.** Peças bucais (A-T). *Hybochaetodus obscurus*, vista frontal(A); *Glaphyrus aulicus*, vista frontal(B); *Phaeochroops seres*, vista dorsal (C); *Chaetodus exaratus*, vista dorsal(D); *Ivieolus brooksi*, vista dorsal(E); *Coilodes humeralis*, vista dorsal(F); *Ceratocanthusaeneus*, vista anterolateral (G); *Taisia cornitermitis*, vista dorsal(H); *Coilodes humeralis*, vista anterolateral (I); *Hybochaetodus obscurus*, vista anterolateral(J); *Phaeochrous lobatus*, vista dorsal(K); *Apalonychus pusillus*, vista dorsal(L); *Microphaeochroops laetus*, vista dorsal(M); *Hybosorusilligeri*, vista dorsal (N); *Apalonychus pusillus*, vista anterolateral (O); *Orubesa* sp., vista ventral (P); *Liparochnus lugubris*, vista ventral(Q); *Totoiasplendida*, vista ventral(R); *Coilodes castaneus*, vista ventral(S); *Chaetodus exaratus*, vista ventral(T). Barra de escala = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem. ....81

**Figura 3.** Tórax em vista dorsal (A-L). *Seleucosorus punctatissimus* (A); *Microphaeochroops laetus* (B); *Ceratocanthusaeneus* (C); *Phaeochrous lobatus* (D); *Brenskea coronata* (E); *Totoiasplendida* (F); *Eulasia arctos* (G); *Borrochrus mutilus* (H); *Coilodes castaneus* (I); *Chaetodus exaratus* (J); *Hybochaetodus obscurus* (K); *Ceratocanthusaeneus* (L). Barra de escala = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem. ....82

**Figura 4.** Élitros (A-R). *Hybosorusilligeri*, élitro esquerdo em vista dorsal (A); *Anaides fossulatus*, élitro esquerdo em vista dorsal(B); *Seleucosorus punctatissimus*, élitro esquerdo em vista dorsal (C); *Chaetodus exaratus*, élitro esquerdo em vista dorsal(D); *Ceratocanthusaeneus*, élitro esquerdo em vista dorsal (E); *Cryptogenius fryi*, élitro esquerdo em vista dorsal (F); *Hybosorusilligeri*, élitro direito em vista dorsolateral (G); *Totoiasplendida*, élitro direito em vista lateral(H); *Ivieolus brooksi*, élitro esquerdo em vista dorsal(I); *Apalonychus pusillus*, élitro esquerdo em vista dorsal (J); *Hybosorusilligeri*, ápices elitrais em vista dorsal (K); *Anaides fossulatus*, ápices elitrais em vista dorsal(L); *Ceratocanthusaeneus*, epipleura (M); *Coilodes humeralis*,

epipleura (N); *Anaides fossulatus*, epipleura(O); *Orubesa* sp., epipleura (P); *Glaphyrus arctos*ápices elitrais em vista dorsal (Q); *Brenskea coronata*ápices elitrais em vista dorsal (R). Barra de escala = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem. ....83

**Figura 5.** Pernas (A-P). *Coilodes humeralis*, properna direita em vista dorsal (A); *Glaphyrus arctos*, properna esquerda em vista ventral (B); *Ceratocanthus basilicus*properna esquerda em vista dorsal (C); *Coilodes humeralis*, properna esquerda em vista dorsal (D); *Liparochrus lugubris*, properna direita em vista dorsal (E); *Cryptogenius fryi*, properna direita em vista dorsal (F); *Chaetodus exaratus*, properna direita em vista dorsal(G); *Cryptogenius fryi*, esporão da properna direita em vista dorsal (H); *Chaetodus exaratus*, esporão da properna direita em vista dorsal(I); *Parochodaeus campsognatus*,protarso direito em vista ventral (J); *Liparochrus lugubris*,mesoperna esquerda em vista dorsal (K); *Hybosorusilligeri*, metaperna direita em vista dorsal (L); *Ceratocanthus basilicus*, mesotíbia esquerda em vista dorsal (M); *Hybosorusilligeri*, metatarso esquerdo em vista dorsal (N); *Orubesa* sp., metatarso esquerdo em vista dorsal (O); *Coilodes castaneus*, metatarso esquerdo em vista dorsal(P). Barra de escala = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem. .... 84

**Figura 6.**Tórax (A-D) e abdome (E-F) em vista ventral e genitália masculina em vista dorsal (G-J) e lateral esquerda (K-L). *Ceratocanthusaeneus*, protórax (A); *Hybosorusilligeri*,prostórax (B); *Ceratocanthus basilicus*, metasterno (C); *Liparochrus lugubris*, metasterno (D); *Coilodes castaneus* (E); *Liparochrus lugubris* (F); *Chaetodus exaratus* (G); *Coilodes humeralis* (H); *Daimothoracodes mirabilis* (I); *Ceratocanthusbasilicus* (J); *Hybosorusilligeri* (K); *Coilodes humeralis* (L). Barra de escala = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem. ....85

**Figura 7.** Cladograma da única árvore mais parcimoniosas resultantes da análise dos 99 caracteres morfológicos de adultos da família Hybosoridae com pesagem implícita (609 passos; K = 4,807; Fit 39,46; IC = 21; IR = 59). O suporte dos clados foram obtidos a partir do cálculo do Bremer relativo (acima dos ramos) e da reamostragem simétrica (abaixo dos ramos). Em destaque os agrupamentos recurados correspondentes às subfamílias. Em vermelho espécies inicialmente posicionadas em outra subfamília. ....86

**Figura 8.** Cladograma da única árvore mais parcimoniosas resultante da análise dos 99 caracteres morfológicos de adultos da família Hybosoridae com pesagem implícita com as transformações comuns (609 passos; K = 4,807; Fit 39,46; IC = 21; IR = 59).Círculos negros são referentes a sinapomorfias e círculos brancos são referentes a homoplásticas. ....87

**Figura 9.** Cladograma da única árvore mais parcimoniosa resultante da análise dos 99 caracteres morfológicos de adultos da família Hybosoridae com pesagem igual (596 passos; IC = 22; IR = 60). O suporte dos clados foram obtidos a partir do cálculo do Bremer absoluto (acima dos ramos). Em destaque os agrupamentos recurados correspondentes às subfamílias. Em vermelho espécies inicialmente posicionadas em outra subfamília. ....88

## LISTA DE TABELAS

**Tabela I.** Lista das espécies incluídas na análise filogenética de Hybosoridae Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea). .....28

**Tabela II.** Subfamílias de Hybosoridae Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea).....32

**Tabela III.** Valores K e parâmetros avaliados para a pesagem da análise filogenética de Hybosoridae Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea). .....35

## RESUMO

### Relações Filogenéticas em Hybosoridae Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea)

Hybosoridae Erichson é uma família de Scarabaeoidea Latreille, composta por seis subfamílias, que apresenta distribuição mundial. Dessas, cinco apresentam indivíduos vivos (Anaidinae Nikolajev, Ceratocanthinae Martínez, Hybosorinae Erichson, Liparochrinae Ocampo e Pachyplectrinae Ocampo). Anaidinae e Ceratocanthinae já foram filogeneticamente testadas, contudo, uma análise baseada em caracteres morfológicos com maior representatividade, principalmente em relação a Hybosorinae não havia sido realizada. O presente trabalho testa a monofilia de Hybosoridae, das suas subfamílias, como elas se relacionam entre si e os relacionamentos internos, com ênfase em Hybosorinae (com 18 dos 22 gêneros vivos amostrados). Testa o posicionamento de *Borrochrus* Allsopp e *Daimothoracodes* Petrovitz (gêneros “*incertae sedis*”) e também de *Orubesa* Reittere *Thinorycter* Semenov-Tian-Shanskii & Reichardt (gêneros de Scarabaeidae Latreille sugeridos como pertencentes a Hybosoridae). Para a análise, foi elaborada uma matriz de 99 caracteres morfológicos de adultos e 61 taxa terminais, desses 53 pertencentes ao grupo interno. As hipóteses obtidas corroboraram a monofilia de Hybosoridae e de três subfamílias (Anaidinae, Ceratocanthinae e Liparochrinae). Os relacionamentos das subfamílias seguem a topologia: Ceratocanthinae + (Anaidinae + Liparochrinae) + (Pachyplectrinae + Hybosorinae). A monofilia de Pachyplectrinae foi recuperada mediante a inclusão dos dois gêneros “*incertae sedis*” *Borrochruse* *Daimothoracodes*, esses relacionados a *Pachyplectrus* LeConte. Hybosorinae se mostrou parafilético, e a sua monofilia foi recuperada mediante a inclusão de *Brenskea* Reitter (gênero que pertencia a Pachyplectrinae). *Apalonychus* Westwood (Hybosorinae) mostrou-se parafilético, incluindo *Hapalonychoides* Martínez. *Orubesa* e *Thinorycter* não pertencem a Hybosoridae, tendo sido recuperado um relacionamento mais próximo de *Orubesa* com Ochodaeidae Mulsant & Rey e de *Thinorycter* com Glaphyridae MacLeay. Foram propostas chaves de identificação para as subfamílias de Hybosoridae e, para os gêneros de Liparochrinae, Pachyplectrinae e Hybosorinae.

**Palavras-chave:** Chaves de identificação; cladística; morfologia; pesagem implícita; sistemática.

## ABSTRACT

### Phylogenetic relationships within Hybosoridae Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea)

Hybosoridae Erichson is a family of Scarabaeoidea Latreille, divided in six subfamilies that presents worldwide distribution. From these, five present living specimens (Anaidinae Nikolajev, Ceratocanthinae Martínez, Hybosorinae Erichson, Liparochrinae Ocampo, and Pachyplectrinae Ocampo). Anaidinae and Ceratocanthinae have already been phylogenetically tested, however, an analysis based on morphological characters with larger representation, especially regarding Hybosorinae, had not been made. This study tests the monophyly of Hybosoridae, its subfamilies, how they relate to each other and the internal relationships, with emphasis in Hybosorinae (with 18 from the 22 sampled living genera). It tests the position of *Borrochrus* Allsopp and *Daimothoracodes* Petrovitz (“*incertae sedis*” genera) and also of *Orubesa* Reitter and *Thinorycter* Semenov-Tian-Shanskii & Reichardt (genera of Scarabaeidae Latreille suggested as belonging to Hybosoridae). In order to make this analysis, a matrix was made by using 99 adult morphological characters and 61 taxa terminals, 53 belonging to the ingroup. The hypotheses obtained supported the monophyly of both Hybosoridae and three subfamilies (Anaidinae, Ceratocanthinae and Liparochrinae). The relationships among subfamilies follow the topology: Ceratocanthinae + (Anaidinae + Liparochrinae) + (Pachyplectrinae + Hybosorinae). The monophyly of Pachyplectrinae was recovered through the inclusion of the two “*incertae sedis*” genera *Borrochrus* and *Daimothoracodes*, both related to *Pachyplectrus* LeConte. Hybosorinae revealed itself paraphyletic, and its monophyly was recovered through the inclusion of *Brenskea* Reitter (genus that belonged to Pachyplectrinae). *Apalonychus* Westwood (Hybosorinae) revealed itself paraphyletic, including *Hapalonychoides* Martínez. *Orubesa* and *Thinorycter* do not belong to Hybosoridae, since closer relationships between *Orubesa* and Ochodaeidae Mulsant & Rey and between *Thinorycter* and Glaphyridae MacLeay were recovered. Identification keys were made for both Hybosoridae subfamilies and the genera of Liparochrinae, Pachyplectrinae and Hybosorinae.

**Key words:** identification key; cladistics; morphology; implied weighting; systematics.

## INTRODUÇÃO

Hybosoridae Erichson, 1847 é uma família de distribuição mundial pertencente a Scarabaeoidea Latreille, 1802 e caracterizada comumente (exceto Ceratocanthinae Martínez, 1968) pela presença de uma clava formada pelos três últimos antenômeros, em que o mais basal é cupuliforme, abrigando os outros dois (Ocampo, 2006a). A sua biologia é pouco conhecida, sabendo-se apenas que os adultos podem ser necrófagos, coprófagos, micófagos, se alimentar de madeira em decomposição ou ainda viverem em associação com cupins ou formigas (Jameson, 2002; Casari & Ide, 2012; Ocampo, 2006a). Geralmente possuem o hábito de se enterrar e, representantes de Ceratocanthinae e Liparochrinae Ocampo, 2006, possuem a capacidade de enrolar o corpo formando uma bola (Ocampo, 2006a; Ballerio & Grebennikov, 2016).

Hybosoridae já foi classificada diversas vezes como subfamília de Scarabaeidae Latreille, 1802 (Allsopp, 1984; Martínez, 1994). Contudo vários autores tratam esse grupo como família, como proposto originalmente por Erichson (1847) (Lawrence & Newton, 1995; Browne & Scholtz, 1999; Nikolajev, 1999; Jameson, 2002; Grebennikov *et al.*, 2004; Ocampo & Hawks, 2006; Ocampo, 2006b; Ballerio & Grebennikov, 2016; Zhang *et al.*, 2018). Essa classificação é suportada por análises baseadas em dados moleculares (Smith *et al.*, 2006) e morfológicos (Lawrence *et al.*, 2011) sendo, portanto, a classificação adotada no presente trabalho.

As divergências filogenéticas relacionadas à classificação de Hybosoridae não se restringem apenas a seu relacionamento com Scarabaeidae. Sua relação com as famílias Ochodaeidae Mulsant & Rey, 1871; Glaphyridae MacLeay, 1819, e Ceratocanthidae Martínez, 1968 (atualmente Ceratocanthinae), além da relação com Dynamopodinae Arrow, 1911a (uma pequena subfamília de Scarabaeidae com classificação incerta, em que estão alocados os gêneros *Orubesa* Reitter, 1895 e *Thinorycter* Semenov-Tian-Shanskii & Reichardt, 1925) também já foi questionada (Nikolajev, 1999).

Estudos baseados em análise morfológica de 57 caracteres larvais de seis táxons representantes de Hybosoridae e 11 de Ceratocanthidae (Grebennikov *et al.*, 2004) e análise molecular dos genes 18s e 28s de 39 taxa, sendo 14 Hybosoridae e sete Ceratocanthidae (Ocampo & Hawks, 2006) corroboraram a hipótese de que Hybosoridae seria um grupo parafilético, incluindo Ceratocanthidae. Dessa maneira,

Ceratocanthidae passou a ser classificado como Ceratocanthinae, subfamília de Hybosoridae.

Ainda com base no trabalho de Ocampo & Hawks(2006), duas novas subfamílias foram propostas, e, posteriormente Nikolajev (2007) descreveu um novo gênero e espécie fóssil propondo uma nova subfamília para abrigá-lo. Dessa maneira Hybosoridae é, atualmente, composta 86 gêneros e 624 espécies, distribuídos em seis subfamílias, uma extinta: Mimaphodiinae Nikolajev, 2007 (um gênero e uma espécie) e cinco viventes: Anaidinae Nikolajev, 1996 (oito gêneros e 59 espécies), Ceratocanthinae (43 gêneros e 366 espécies), Hybosorinae (26 gêneros e 139 espécies), Liparochrinae (dois gêneros e 48 espécies) e Pachyplectrinae Ocampo, 2006 (dois gêneros e três espécies), além de quatro gêneros colocados em “*Incertae sedis*”, dois viventes: *Borrochrus* Allsopp, 1979 (duas espécies) e *Daimothoracodes* Petrovitz, 1970 (quatro espécies); e dois extintos: *Sinohybosorus* Nie, Bai, Ren & Yang, 2018 e *Sinochaetodus* Lu, Bai, Ren & Yang, 2018 (ambos monoespecíficos) (Ocampo & Hawks, 2006; Ocampo, 2006b; Ocampo & Ballerio, 2006; Nikolajev, 2007; Nikolajev, 2010a; Nikolajev, 2010b; Ocampo, 2010a; Masumoto *et al.*, 2013; Král & Hájek, 2014; Ballerio & Grebennikov, 2016; Bai *et al.*, 2016; Frolov *et al.*, 2017; Lu *et al.*, 2018).

Apesar de várias evidências terem dado suporte para a monofilia da família, os relacionamentos internos ainda são incertos. A filogenia com base em caracteres larvais recuperou exclusivamente a monofilia de Hybosorinae, representada apenas por dois taxa terminais, enquanto Ceratocanthinae se relacionou com as linhagens internas de Anaidinae (Grebennikov *et al.*, 2004).

Na filogenia molecular proposta por Ocampo & Hawks (2006) Anaidinae apareceu como grupo irmão de (Ceratocanthinae + Liparochrinae), enquanto Hybosorinae se posicionou como grupo irmão das outras quatro subfamílias. Ainda no mesmo ano, uma filogenia morfológica foi proposta para Anaidinae baseado em 117 caracteres, que corroborou o resultado encontrado na análise molecular. No entanto é importante destacar que essa análise foi enraizada em *Coilodes* Westwood, 1846 (Hybosorinae) (Ocampo, 2006b).

Posteriormente, Bai *et al.* (2015) reutilizou a matriz de Ocampo (2016b) e incluiu dois terminais de Hybosorinae [*Hybosorus orientalis* Westwood, 1845 e *Hybosorus ocampoi* Bai e Zhang, 2015 (fóssil)], um de Anaidinae [*Anaides howdeni* Ocampo,

2006 (fóssil)] e duas espécies como grupo externo a Hybosoridae: *Ochodaeus biarmatus* LeConte, 1868 (Ochodaeidae) e *Copris lunaris* Linnaeus, 1758 (Scarabaeidae). Apesar da semelhança dos dados utilizados, foi observada uma politomia formada por representantes de Hybosorinae e de Pachyplectrinae, evidenciada na árvore de consenso.

Por fim, Ballerio e Grebennikov (2016) propuseram uma filogenia para Ceratocanthinae que incluiu 107 caracteres morfológicos e 71 taxa terminais, dos quais apenas cinco eram representantes de Hybosoridae externos a Ceratocanthinae (dois Hybosorinae, dois Anaidinae e um Liparochrinae). Esse trabalho manteve o posicionamento de Hybosorinae como grupo irmão das outras subfamílias, mas sugeriu que Liparochrinae fosse mais aparentada com Anaidinae do que com Ceratocanthinae tornando a capacidade das espécies de se enrolar em uma bola um caráter que haveria surgido duas vezes na família.

Apesar dos trabalhos tentarem entender como se deu o processo evolutivo de Hybosoridae, fica evidente que ainda não se tem um consenso sobre como se relacionam os grupos dentro da família, principalmente, no que diz respeito a Hybosorinae que, em todos eles, foi pouco amostrado. Uma boa amostragem é essencial, tendo em vista que é a segunda subfamília mais diversa de Hybosoridae e que possui representantes no mundo todo.

Diante disso, o presente trabalho objetivou realizar uma análise filogenética baseada em caracteres morfológicos para corroborar a monofilia de Hybosoridae; testar a monofilia de suas subfamílias e como elas se relacionam entre si; testar o posicionamento de *Borrochrus* e *Daimothoracodes* (gêneros de Hybosoridae posicionados em “*incertae sedis*”); testar os relacionamentos internos de Hybosorinae mediante a inclusão de gêneros que permitem representatividade morfológica e geográfica do grupo; testar a hipótese de possível relacionamento entre Dynamopodinae (Scarabaeidae) e Hybosoridae devido a semelhança morfológica; e propor chaves de identificação para as subfamílias de Hybosoridae e para os gêneros das subfamílias que ainda não possuem.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Estudo Morfológico

Todas as análises morfológicas foram realizadas no Laboratório de Sistemática e Bioecologia de Coleoptera, Departamento de Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná a partir de exemplares secos alfinetados. Representantes de *Chaetodus exaratus* Arrow, 1909 (Anaidinae), *Coilodes humeralis* (Mannerheim, 1820) (Hybosorinae) e *Germarostes aphodioides* (Illiger, 1800) (Ceratocanthinae) tiveram todas as estruturas externas dissecadas para obtenção de material de comparação. Para tal, foram acondicionados em câmara úmida entre um e dois dias e foram dissecados com o auxílio de pinças e estiletes entomológicos. O material dissecado foi acondicionado em eppendorfs contendo álcool 70%. A análise dos demais exemplares foi realizada sem a necessidade de dissecação de estruturas externas.

Em relação à morfologia da genitália masculina, os exemplares foram fervidos por aproximadamente cinco minutos em água destilada e tiveram a genitália dissecada com auxílio de pinças e estiletes entomológicos. Posteriormente, a genitália foi submetida à fervura em KOH por cerca de oito minutos para eliminar o tecido mole, permitindo uma análise mais acurada das estruturas. Para montagem, as genitálias menores foram armazenadas em microtubos, contendo glicerina, e as maiores foram coladas em retângulos entomológicos. Após todos os estudos morfológicos, os exemplares foram levados à estufa a uma temperatura de 35°C durante cinco dias.

As dissecações e análises, tanto de estruturas externas como da genitália masculina, foram feitas com o auxílio de estereomicroscópio ZEISS SteREO Discovery.V20. As fotografias foram obtidas em estereomicroscópio Leica M205C com câmera digital Leica DMC 2900 acoplada. A automontagem foi realizada através do software Leica LAS Multifocus.

Para a confecção das pranchas, foram utilizados os programas CorelDRAW® e Corel PHOTO-PAINT® Home & Student 2018, seguindo o padrão das normas de publicação da revista *Systematic Entomology*.

## **Procedência e exame do material**

Para a realização do presente estudo, foram examinados 140 exemplares. Destes, 128 correspondiam à Hybosoridae e 12 aos grupos externos, provenientes das instituições listadas abaixo, com seus respectivos acrônimos e curadores.

CEMT – Seção de Entomologia da Coleção Zoológica do Instituto de Biociências da UFMT, Cuiabá, Mato Grosso, Brasil (Fernando Vaz-de-Mello);

DZUP – Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure, Universidade Federal do Paraná (Lúcia Massutti de Almeida);

FSCA – Florida State Collection of Arthropods (Paul Skelley);

MCZ – Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Massachusetts, Estados Unidos (Brian Farrell);

MHNV – Muséum d'Histoire Naturelle, Geneva, Suíça (Giulio Cucodoro);

MNHN – Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França (Antoine Mantilleri);

MNNC – Museo Nacional de Historia Natural de Chile, Santiago, Chile (Mario Elgueta);

NAMUK – The Natural History Museum, Londres, Inglaterra (Max Barclay);

RMNH – Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Holanda (Hans Huijbregts);

UCCC – Museo de Zoología de la Universidad de Concepción, Concepción, Chile (Jorge Artigas);

UMO – Oxford University Museum of Natural History, Oxford, Inglaterra (Darren J. Mann);

ZIN – Russian Academy of Sciences, Zoological Institute, St. Petersburg, Russia (Andrey Frolov);

ZSM – Zoologische Staatssammlung München, Munique, Alemanha (Michael Balke).

As identificações ou confirmações dos exemplares foram realizadas com o auxílio das descrições originais (Illiger, 1800; Macleay, 1819; Mannerheim, 1829; Castelnau, 1840; Germar, 1843; Westwood, 1846; Erichson, 1847; Westwood, 1852; Reicher, 1853; Klug, 1855; Boheman, 1857; Horn, 1870; Harold, 1871; Sharp, 1873; Harold, 1874; LeConte, 1874; Harold, 1880; Preudhomme de Borre, 1886; Bates,

1887; Reitter, 1891; Reitter, 1895; Fairmaire, 1893; Arrow, 1909; Arrow, 1911b; Benderitter, 1914; Arrow, 1925; Semenov-Tian-Shanskii & Reichardt, 1925; Pic, 1930, Martínez, 1967; Petrovitz, 1967; Petrovitz, 1968; Petrovitz, 1970; Petrovitz, 1973; Kuijten, 1978; Kuijten, 1981a; Paulian, 1981; Kuijten, 1983; Howden & Gill, 2000; Martínez, 1994; Ocampo, 2003; Masumoto *et al.*, 2013; Frolov *et al.*, 2017) e chaves de identificação (Kuijten, 1981a; Kuijten, 1981b; Kuijten, 1983; Kuijten, 1986; Ocampo, 2006b). Quando não foi possível chegar a nível específico, os terminais foram utilizados em nível genérico.

As espécies *Alloblackburneus aegrotus* (Horn, 1870); *Araeotanypus bicolor* Petrovitz 1967; *Araeotanypus zumpti* Petrovitz 1967; *Hybosoroides alluadi* Benderitter, 1914; *Mimocoelodes minutus* Pic, 1930 e *Antiochrus brunneus* Sharp, 1873 foram incluídas na análise através de imagens do material tipo obtidas junto às coleções em que estão depositadas. As espécies *Orubesa* sp.; *Thinorycter* sp.; *Ceratocanthus semipunctatus* (Martínez, 1967); *Germarostes aphodioides* (Illiger, 1800); *Ivieolus brooksi* Howden & Gill; *Hybosorus laportei* Westwood, 1845; *Hybosorus ruficornis* Boheman, 1857; *Phaeochridius derasus* (Harold, 1880); *Phaeochrous emarginatus* Castelnau, 1840; *Seleucosorus punctatissimus* Kuijten, 1983 e *Brenskea coronata* Reitter, 1891 não dispunham de exemplares machos. Para todos os casos, os caracteres que não foram observados nos exemplares ou nas fotos analisadas, principalmente relacionado a genitália masculina, quando possível foram resgatados com base na literatura (Kuijten, 1981b; Kuijten 1983; Kuijten, 1986). Os demais caracteres não observados foram preenchidos na matriz utilizando o símbolo '?' que conferiu a eles o estado de incerto.

Para complementar a chave de identificação dos Hybosorinae com os gêneros que não foram possíveis de serem incluídos na análise filogenética, bem como discutir o possível posicionamento de cada gênero, foram avaliadas fotos em vista dorsal do material tipo de *Phaeocroides mapellii* Petrovitz, 1972, *Pantolasius bandaharae* Kuijten, 1985 e *P. vethi* Lansberge, 1887 e dados da literatura referentes aos gêneros *Celaenochrous* Kuijten, 1984 e *Microphaeolodes* Kuijten, 1985, ambos monoespecíficos (Kuijten, 1984; Kuijten, 1985).

## Terminologia

A terminologia adotada segue Grebennikov *et al.* (2004), Ocampo (2006b), Bai *et al.* (2015) e Ballerio & Grebennikov (2016), para a morfologia do grupo, e Smith *et al.* (2006) e Ahrens *et al.* (2014), para filogenia de Scarabaeoidea.

## Escolha dos taxa terminais

Para corroborar a monofilia de Hybosoridae e testar seus relacionamentos internos, bem como os relacionamentos dentro de Hybosorinae, foram escolhidos taxa terminais, tanto do grupo externo como interno, através de apoio bibliográfico (Nikolajev, 1999; Grebennikov *et al.*, 2004; Ocampo, 2006b; Ocampo & Ballerio, 2006; Ocampo & Hawks, 2006; Smith *et al.*, 2006; Lawrence *et al.*, 2011; Ahrens *et al.*, 2014; Bai *et al.*, 2015; Ballerio & Grebennikov, 2016; Zhang *et al.*, 2018), disponibilidade e acesso ao material. A matriz resultante contou com 61 taxa terminais, dentre os quais oito (13,1%) correspondiam ao grupo externo e 53 (86,9%) ao grupo interno (Tabela I). Dos representantes do grupo interno, 31 (58,5%) pertencem a Hybosorinae (Tabela I).

## Grupo externo

O grupo externo foi composto por representantes de Geotrupidae, Glaphyridae, Ochodaeidae e Scarabaeidae. Três representantes de Glaphyridae [*Glaphyrus aulicus* Chevrolat, 1854; *Pygopleurus psilotrichius* (Faldermann, 1835) e *Eulasia arctos* (Pallas, 1781)] e um de Ochodaeidae [*Parochodaeus campsognatus* (Arrow, 1904)] foram escolhidos por terem sido considerados grupos irmãos de Hybosoridae (Smith *et al.*, 2006). *Alloblackburneus aegrotus* (Scarabaeidae: Aphodiinae), *Orubesa* sp. e *Thinorycter* sp. (Scarabaeidae: Dynamopodinae) foram incluídos para testar a hipótese proposta por Nikolajev (1999) de que *Orubesa* e *Thinorycter* pertenceriam a Hybosoridae. *Alloblackburneus aegrotus* foi a mesma espécie utilizada como grupo externo na análise molecular de Ocampo & Hawks (2006). *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791) (Geotrupidae) foi escolhido para o enraizamento das árvores por ser filogeneticamente mais distantes de Hybosoridae (Smith *et al.*, 2006; Lawrence *et al.*, 2011; Ahrens *et al.*, 2014; Mckenna *et al.*, 2015).

**Tabela I.** Lista das espécies incluídas na análise filogenética de Hybosoridae Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea).

(M.) Material; (P.M.E.) Procedência do material examinado; (N.E.) Número de espécies no gênero; (D.A.) Diversidade amostrada; (I.P.) Intuição procedente; (θ) Espécie tipo do gênero; (\*) Tipo primário analisado.

Terminais	M.	Família	Subfamília	Distribuição do gênero	P.M.E.	N.E.	D.A.	I.P.
<b>GRUPO EXTERNO</b>								
<i>Anoplotrupes stercorosus</i>	θ	Geotrupidae	Geotrupinae	Neártico	Holanda	3	33,3%	DZUP
<i>Parochodaeus campognatus</i>		Ochodaeidae	Ochodaeinae	Neártico; Neotropical	Bolívia	21	4,8%	CEMT
<i>Eulasia arctos</i>	θ	Glaphyridae	Glaphyridinae	Paleártico	Armênia	51	1,9%	CEMT
<i>Glaphyrus aulicus</i>				Paleártico	Israel	31	3,2%	CEMT
<i>Pygopleurus psilotrichius</i>				Paleártico	Iran	60	1,7%	CEMT
<i>Alloblackburneus aegrotus</i>		Scarabaeidae	Aphodiinae	Afrotropical;	-	171	0,6%	MCZ
<i>Orubesa</i> sp.			Dynamopodinae	Afrotropical; Paleártico	Paquistão	9	11,1%	CEMT
<i>Thinorycter</i> sp.				Paleártico	Turcomenistão	6	16,7%	CEMT
<b>GRUPO INTERNO</b>								
<i>Anaides fossulatus</i>	θ	Hybosoridae	Anaidinae	Neotropical	Venezuela	14	7,1%	CEMT
<i>Chaetodus exaratus</i>				Neotropical	Brasil	32	9,3%	DZUP
<i>Chaetodus irregularis</i>					Brasil			DZUP
<i>Chaetodus piceus</i>	θ				Brasil			CEMT
<i>Cryptogenius fryi</i>				Neotropical	Brasil	2	50%	CEMT

Tabela I. (Continuação)

Terminais	M.	Família	Subfamília	Distribuição do gênero	P.M.E.	N.E.	D.A.	Col.
<i>Hybochaetodus obscurus</i>	θ	Hybosoridae	Anaidinae	Neotropical	Peru	2	50%	CEMT
<i>Totoia splendida</i>	θ			Neotropical	Panamá	2	50%	CEMT
<i>Ceratocanthus aeneus</i>	θ		Ceratocanthinae	Neártico; Neotropical	Estados Unidos	53	7,5%	CEMT
<i>Ceratocanthus basilicus</i>					Brasil			CEMT
<i>Ceratocanthus micans</i>					Brasil			DZUP
<i>Ceratocanthus semipunctatus</i>					Brasil			DZUP
<i>Germarostes aphodiodes</i>	θ			Neártico; Neotropical	Brasil	71	2,8%	DZUP
<i>Germarostes rugiceps</i>					Brasil			DZUP
<i>Ivieolus brooksi</i>					G. Francesa	3	33,3%	CEMT
<i>Apalonychus nattereri</i>				Neotropical	Brasil	4	75%	CEMT
<i>Apalonychus pusillus</i>			Hybosorinae	Neotropical	Paraguai			CEMT
<i>Apalonychus waterhousei</i>	θ				-			CEMT
<i>Aporolais fimbriatus</i>	θ			Neotropical	Panamá	1	100%	CEMT
<i>Aræotanypus bicolor</i>	*			Afrotropical	África do Sul	6	33,3%	MHNV
<i>Aræotanypus zumpti</i>	*				África do Sul			MHNV
<i>Coilodes castaneus</i>	*			Neotropical	Colômbia; Costa Rica	13	23,1%	CEMT/ UMO
<i>Coilodes humeralis</i>	* θ				Brasil			ZIN/CE MT/DZU P

Tabela I. (Continuação)

Terminais	M.	Família	Subfamília	Distribuição do gênero	P.M.E.	N.E.	D.A.	Col.
<i>Coilodes niger</i>	*	Hybosoridae	Hybosorinae		Brasil			BMNH/ CEMT
<i>Dicraeodon</i> sp.				Neotropical	Equador	2	50%	CEMT
<i>Hapalonychoides similis</i>	θ			Neotropical	Brasil	1	100%	CEMT
<i>Hybosoroidea alluadi</i>	* θ			Afrotropical	Tanzânia	1	100%	MNHN
<i>Hybosorus crassus</i>				Afrotropical; Madagascar;	África do Sul	5	100%	CEMT
<i>Hybosorus illigeri</i>	θ			Neártico; Neotropical; Oriental; Paleártico	Turquia; Quênia; México; Cuba; Jamaica			CEMT
<i>Hybosorus laportei</i>					Mali			CEMT
<i>Hybosorus orientalis</i>					Paquistão; Índia			CEMT
<i>Hybosorus ruficornis</i>					África do Sul			CEMT
<i>Hypseloderus yupae</i>				Paleártico	Tailândia	2	50%	CEMT
<i>Kuijtenous laeviceps</i>	θ			Madagascar	Madagascar	2	50%	CEMT
<i>Metachaelodus discus</i>	θ			Neotropical	Argentina	2	50%	CEMT
<i>Microphaeochroops laetus</i>				Oriental	Malásia	5	20%	CEMT
<i>Mimocoelodes minutus</i>	* θ			Oriental	Vietnã	1	100%	MNHN
<i>Phaeochridius deraus</i>	θ			Oriental	Malásia	2	100%	CEMT
<i>Phaeochridius uniformis</i>					Bornéu			CEMT

Tabela I. (Continuação)

Terminais	M.	Família	Subfamília	Distribuição do gênero	P.M.E.	N.E.	D.A.	Col.
<i>Phaeochroops seres</i>		Hybosoridae	Hybosorinae	Oriental	Vietnam	27	3,7%	CEMT
<i>Phaeochrous beccarii</i>				Afrotropical; Australiano; Madagascar; Oriental; Paleártico	Bornéu	54	5,5%	CEMT
<i>Phaeochrous emarginatus</i>	θ				Índia			CEMT
<i>Phaeochrous lobatus</i>					Quênia			CEMT
<i>Seleucosorus punctatissimus</i>	θ			Paleártico	Turquia	1	100%	CEMT
<i>Taisia cornitermitis</i>	* θ			Neotropical	Brasil	1	100%	DZUP
Hybosorinae sp.				Neotropical	Brasil	-	-	CEMT
<i>Antiochrus brunneus</i>	* θ		Liparochrinae	Australiana	Austrália	7	28,6%	MNHN
<i>Antiochrus</i> sp.					Austrália			CEMT
<i>Liparochrus geminatus</i>	θ			Australiana	Austrália	43	4,6%	CEMT
<i>Liparochrus lugubris</i>					Austrália			CEMT
<i>Brenskea coronata</i>	θ		Pachyplectrinae	Paleártica	Omã	2	50%	CEMT
<i>Pachyplectrus laevis</i>	* θ			Neártica	Estados Unidos	1	100%	CEMT
<i>Borrochrus mutilus</i>			" <i>Incertae sedis</i> "	Neotropical	Bolívia; Paraguai	2	50%	CEMT
<i>Daimothoracodes mirabilis</i>	θ			Neotropical	Brasil	4	25%	CEMT

## Grupo interno

A representatividade de Hybosoridae foi delimitada em função da disponibilidade de espécies de cada subfamília para o estudo. Quando possível, foram incluídas as espécies tipo dos gêneros, bem como os gêneros que pudessem contemplar diferentes distribuições geográficas. Baseado nisso, a amostragem de gêneros vivos por família seguiu a seguinte proporção: Anaidinae cinco gêneros de seis (83%), Ceratocanthinae três de 43 (7%), Hybosorinae 18 de 22 (82%), Liparochrinae dois de dois (100%) e Pachyplectrinae dois de dois (100%), além de representantes dos dois gêneros “*incertae sedis*” (*Borrochrus* e *Daimothoracodes*) (Tabela II). A decisão pela baixa representatividade de Ceratocanthinae se deu devido à filogenia recentemente publicada com foco nessa subfamília em que foram amostrados os 43 gêneros que a compõem (Ballerio & Grebennikov, 2016). Também foi incluído um terminal ‘Hybosorinae sp.’, que consiste, provavelmente, em um gênero neotropical ainda não descrito.

**Tabela II.** Subfamílias de Hybosoridae Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea).

(N.G.) Número de gêneros; (D.A.) Diversidade de gêneros vivos amostrados na análise.

<b>Subfamílias</b>	<b>Distribuição</b>	<b>N.G. Totais</b>	<b>N.G. Vivos</b>	<b>D.A.</b>
<i>Anaidinae</i> Nikolajev, 1996	Neotropical	8	6	83%
<i>Ceratocanthinae</i> Martínez, 1968	Cosmopolita	43	43	7%
<i>Hybosorinae</i> Erichson, 1847	Cosmopolita	26	22	82%
<i>Liparochrinae</i> Ocampo, 2006	Australiana e Oriental	2	2	100%
<i>Mimaphodiinae</i> Nikolajev, 2007	-	1	-	-
<i>Pachyplectrinae</i> Ocampo, 2006	Neártica e Paleártica	2	2	100%
“ <i>Incertae sedis</i> ”	Neotropical	4	2	100%

## Construção dos caracteres

Os caracteres utilizados são relativos à morfologia interna e externa de indivíduos adultos. A morfologia externa corresponde a machos e fêmeas, enquanto

a interna corresponde apenas à genitália masculina. O levantamento dos caracteres foi realizado com base no próprio estudo dos exemplares e em dados da literatura (Ocampo, 2006b; Lawrence *et al.*, 2011; Ballerio & Grebennikov, 2016).

A maioria dos caracteres foi tratada como binária. Contudo, houve casos em que foi necessária a atribuição de mais de dois estados para o caráter. Nesses casos, foram utilizados caracteres multiestado.

### **Análise cladística**

A matriz de caracteres foi confeccionada no Mesquite, versão 3.2 e exportada no formato TNT. A versão 1.1 do TNT foi utilizada para a realização das análises filogenéticas (Goloboff *et al.*, 2008a) utilizando a parcimônia de Fitch como critério de otimização, com todos os caracteres sendo tratados como não ordenados (Fitch, 1971).

Para a busca pelas árvores mais parcimoniosas, foi utilizado um espaço para 99999 árvores na memória (“hold 99999”). Antes da escolha dos demais parâmetros, foram avaliados vários valores de “random seed” (10, 100, 1000, 10000), já que diferentes valores podem gerar diferentes números de árvores mais parcimoniosas (MPTs). Como todos os valores testados resultaram no mesmo número de MPTs, o valor foi escolhido pelo maior número de rearranjos realizados. Também foram testados diferentes valores para “number of additional sequences” (1000, 2000, 4000, 6000, 8000 e 10000 réplicas), que geraram os mesmos resultados.

Dessa forma, os parâmetros utilizados foram: “random seed” 100; 1000 réplicas; 10 árvores salvas por réplica e “tree bisection reconnection (TBR)” como algoritmo de permuta dos ramos.

### *Pesagem igual de caracteres*

Para a primeira análise, foram feitas buscas heurísticas pelas MPTs utilizando pesos iguais dos caracteres e os parâmetros citados. Em seguida, foi realizada uma nova TBR a partir da árvore subótima armazenada na memória “tree from RAM”.

Os clados tiveram sua estabilidade calculada pelo Suporte de Bremer absoluto (Bremer, 1994), que estima a evidência favorável e é expresso pelo número de passos extra para um ramo colapsar. Para a busca pelo suporte de Bremer absoluto foram

mantidos os mesmos parâmetros e foi assinalada a opção de manter árvores subótimas com até 10 passos (“Retain trees suboptimal by” = 10 steps).

### *Pesagem implícita de caracteres*

Foi realizada, também, uma análise com pesagem implícita dos caracteres. Essa metodologia atribui pesos contra homoplasias aos caracteres (Goloboff, 1993). O peso contra a homologia é calculado em função da constante K. Essa constante é inversamente proporcional ao peso atribuído, ou seja, quanto menor o valor de K, maior a força contra a homoplasia (Goloboff, 1993; Goloboff *et al.*, 2008b).

Para encontrar o valor de K, foi utilizada a metodologia proposta por Mirande (2009) que utiliza árvores obtidas através de uma série de parâmetros, ou seja, calculando vários valores para a constante K. Os valores para K na análise dos caracteres como um todo (IW) atribuem a um caráter um ajuste médio de 50, 54, 58, 62, 66, 70, 74, 78, 82, 86 e 90% de um perfeitamente hierárquico.

Para o emprego dessa metodologia, foram usados os scripts “aaa.run e “aab.run” (referentes à IW) (Mirande, 2009) no programa TNT que geraram 11 valores diferentes para K (Tabela III). Posteriormente, foram feitas buscas pelas MPTs referentes a cada valor de K gerado, utilizando os comandos “using implied weights” (modificando o valor de K para cada análise) e, em seguida, “Traditional search” sob os mesmos parâmetros citados. Todos os 11 grupos de árvores foram salvos e tiveram seus valores de distância SPR (comando ‘sprdiff’) avaliados no TNT. Essa distância avalia a similaridade de cada árvore gerada com todas as outras. O valor de K referente aos grupos de árvores com a maior média de distância SPR foi utilizado para gerar a árvore final (Tabela III).

Para a análise com pesagem implícita, a estabilidade foi testada através do suporte de Bremer relativo, que estima a proporção entre a evidência favorável e contraditória (Goloboff *et al.*, 2003) e é expresso com o mínimo decréscimo do ajuste (fit) total requerido para um ramo colapsar. Além do suporte de Bremer relativo, foi feita a reamostragem simétrica, que expressa os valores de grupos conflitantes (Goloboff *et al.*, 2003). Essa metodologia não é afetada pela pesagem de caracteres ou custo de transformação, como ocorre em Bootstrap e Jackknife (Goloboff & Farris, 2001; Goloboff *et al.*, 2003; Mirande, 2009).

Para a obtenção dos valores de Bremer relativo e de reamostragem simétrica, foi utilizado o script “Aquickie.run” no programa TNT. Os valores de suporte de Bremer relativo e reamostragem simétrica foram colocados no cladograma, respectivamente, acima e abaixo dos ramos.

**Tabela III.** Valores K e parâmetros avaliados para a pesagem da análise filogenética de *Hybosoridae* Erichson, 1847 (Coleoptera: Scarabaeoidea).

**Negrito** corresponde ao valor de K utilizado na análise e seus parâmetros.

	Ajuste médio	Valor de K	Passos	Nº de Árvores	Fit	Média SPR
<i>K0</i>	50	3,481	616	4	45,231	0,861
<i>K1</i>	54	4,087	611	2	42,370	0,876
<b><i>K2</i></b>	<b>58</b>	<b>4,807</b>	<b>609</b>	<b>1</b>	<b>39,464</b>	<b>0,879</b>
<i>K3</i>	62	5,680	609	1	36,493	0,872
<i>K4</i>	66	6,758	606	1	33,433	0,875
<i>K5</i>	70	8,123	603	1	30,267	0,878
<i>K6</i>	74	9,908	601	1	26,958	0,872
<i>K7</i>	78	12,342	601	1	23,502	0,864
<i>K8</i>	82	15,859	601	1	19,869	0,865
<i>K9</i>	86	21,385	601	1	16,020	0,867
<i>K10</i>	90	31,331	596	1	11,885	0,754

#### *Confecção dos Cladogramas*

As árvores obtidas no TNT foram salvas e editadas com o auxílio do WINCLADA versão 1.00.08 (Nixon, 2002), através do qual foi possível resgatar o Índice de Consistência (IC) e o Índice de Retenção (IR), tanto para as árvores, quanto para os caracteres, além de representar as transformações homoplásticas (círculos brancos) e transformações não homoplásticas (círculos pretos) nos cladogramas. Quando necessário, os cladogramas foram reeditados com auxílio dos programas CorelDRAW® Home & Student 2018.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Delimitação dos caracteres e dos taxa terminais

A matriz de caracteres utilizada na análise (Tabela IV) foi composta por 61 taxa terminais (oito referentes ao grupo externo e 53 referentes ao grupo interno) e 99 caracteres qualitativos, dos quais 75 eram binários e 24 multiestado. Dos 61 taxa terminais, 37 (60,7%) nunca haviam sido utilizados em uma análise filogenética envolvendo Hybosoridae. Em relação a Hybosorinae, dos 31 representantes, 24 (77,4%) foram utilizados pela primeira vez, o que mostra ser uma representatividade bastante significativa, visto que apenas nove taxa (pertencentes a cinco gêneros) dessa subfamília haviam sido analisados, em filogenias anteriores que, de alguma forma, tinham Hybosoridae como foco (Grebennikov *et al.*, 2004; Ocampo & Hawks, 2006; Ocampo, 2006b; Ballerio & Grebennikov, 2016).

Os caracteres foram distribuídos nas seguintes proporções: 1% referente ao corpo, 43,4% referentes à cabeça, 36,4% referentes ao tórax, 9,1% referentes às pernas, 4,0% referente ao ventre (tórax e abdome em vista ventral) e 6,1% referente à genitália masculina.

### Lista dos caracteres utilizados na análise cladística

A lista com todos os 99 caracteres e seus estados encontra-se a seguir. Alguns dos caracteres apresentam comentários para explicar a sua delimitação e aplicação. Cada caráter apresenta o seu respectivo IC e IR, calculado em relação à única árvore resultante da análise de pesagem implícita. Os caracteres não informativos para a análise (12, 38, 54 e 56) são indicados com as letras 'NI'. Foram construídos 23 caracteres originais, que são indicados com as letras 'CO'. Os demais foram reutilizados ou adaptados da literatura, que também teve sua origem indicada.

#### Corpo (Caráter 1)

1. Corpo, capacidade de se dobrar formando uma bola (completa ou parcialmente): (0) ausente (Fig. 1A); (1) presente (Figs. 1B e C) (IC=50, IR=88) (Ocampo, 2006b).

## **Cabeça (Caracteres 2 - 44)**

2. Antena, número de artículos: (0) 10 artículos (Fig. 1D); (1) 9 artículos (Fig. 1E); (2) 11 artículos (Fig. 1F) (IC=50, IR=62) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

3. Antena, forma da clava: (0) arredondada (Fig. 1D); (1) alongada (Fig. 1G) (IC=11, IR=46) (CO).

4. Antena, tamanho da clava em relação a soma dos demais artículos do funículo antenal: (0) menor (Fig. 1D); (1) sub-igual (Fig. 1E); (2) maior (Fig. 1G) (IC=16, IR=56) (Ballerio & Grebennikov, 2016).

5. Antena, primeiro artículo da clava, superfície: (0) tomentosa (Fig. 1H); (1) lisa (Fig. 1G) (IC=14, IR=40) (Adaptado de Ballerio & Grebennikov, 2016).

6. Antena, antenômero proximal da clava, pubescência na face proximal: (0) ausente (Fig. 1G); (1) presente, cobrindo toda a face (Fig. 1H); (2) presente, cobrindo apenas a área proximal (Fig. 1I) (IC=40, IR=66) (Adaptado de Ballerio & Grebennikov, 2016).

7. Antena, clava: (0) não cupuliforme (Fig. 1H); (1) cupuliforme (Fig. 1J) (IC=50, IR=92) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

Considerou-se a clava cupuliforme, quando o artículo basal apresenta escavação para abrigar total ou parcialmente os demais artículos da clava.

8. Antena, clava com escavação distal no último artículo: (0) ausente (Fig. 1J); (1) presente (Fig. 1K) (IC=100, IR=100) (CO).

No estado (1), a escavação é observada na região proximal dos artículos da clava.

9. Cabeça, margem anterior com um ângulo distinto delimitando a gena: (0) ausente (Fig. 1L); (1) presente (Fig. 1M) (IC=20, IR=55) (Ballerio & Grebennikov, 2016).

10. Cabeça, junção frontoclipeal formando um ângulo agudo: (0) ausente (Fig. 1N); (1) presente (Fig. 1M) (IC=50, IR=0) (Ocampo, 2006b).

11. Cabeça, duas carenas transversais: (0) ausentes (Fig. 1N); (1) presentes (Fig. 1O) (IC=33, IR=0) (Ocampo, 2006b).

12. Canthus: (0) desenvolvido (Fig. 1P); (1) obsoleto (Fig. 1Q) (NI) (Ocampo, 2006b).

13. Canthus, seção acuminada ou engrossada: (0) ausente (Fig. 1L); (1) presente (Fig. 1N) IC=20, IR=76) (Ocampo, 2006b).

Considerou-se a seção acuminada ou engrossada quando o canthus se expande lateralmente para baixo.

14. Canthus, área com cerdas distintas: (0) ausente (Fig. 1L); (1) presente (Fig. 1N) (IC=12, IR=61) (Ocampo, 2006b).

15. Canthus, carena: (0) ausente (Fig. 1R); (1) presente (Fig. 1L) (IC=25, IR=88) (CO).

A carena se estende, geralmente, do canthus até a metade da fronte.

16. Olhos: (0) visíveis dorsalmente (Fig. 1Q); (1) não visíveis dorsalmente (Fig. 1M) (IC=33, IR=66) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

O estado (1) só foi considerado quando o olho está completamente oculto em vista dorsal. Alguns terminais têm uma região visível do olho bem reduzida, mas ainda assim foi considerado como visível (0).

17. Fronte, chifre ou tubérculo: (0) ausente (Fig. 1M); (1) presente (Fig. 1N) (IC=12, IR=30) (Ocampo, 2006b).

18. Fronte e clipeo, pontuações: (0) ausente (Fig. 1L); (1) presente (Fig. 1S) (IC=25, IR=40) (CO).

19. Fronte e clípeo, depressão: (0) ausente (Fig. 1P); (1) presente (Fig. 1N) (IC=09, IR=23) (CO).

Depressão única se estendendo da fronte até o clípeo.

20. Clípeo, chifre ou tubérculo: (0) ausente (Fig. 1N); (1) presente (Fig. 1S) (IC=14, IR=14) (Ocampo, 2006b).

21. Clípeo, forma em vista dorsal: (0) triangular (Fig. 1L); (1) retangular ou trapezoidal (Fig. 1N); (2) arredondado (Fig. 1S) (IC=22, IR=68) (CO).

22. Clípeo, sutura frontoclipeal: (0) ausente (Fig. 1S); (1) presente (Fig. 1P) (IC=25, IR=75) (Ocampo, 2006b).

23. Clípeo, margem anterior em vista dorsal: (0) arredondada (Fig. 1L); (1) truncada (Fig. 1N); (2) sinuosa (Fig. 1P); (3) ondulada (Fig. 1M) (IC=18, IR=59) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

24. Clípeo, pequeno dente no ápice: (0) ausente (Fig. 1O); (1) presente (Fig. 1R) (IC=50, IR=0) (Ocampo, 2006b).

25. Clípeo, cerdas na superfície vertical da margem anterior: (0) ausentes (Fig. 1M); (1) presentes (Fig. 1O) (IC=10, IR=55) (Ocampo, 2006b).

Foram consideradas presentes (1) quando as cerdas estão inseridas na região da margem externa paralela ao plano do labro, sendo, portanto, consideradas ausentes (0) quando as cerdas ou não existem ou estão inseridas na região dorsal.

26. Mandíbula, número de dentes distais: (0) um (Fig. 2A); (1) três ou mais (Fig. 2B); (IC=100, IR=100) (CO).

O ápice agudo da mandíbula foi considerado como um dente e não foram contadas as projeções médio-dorsais.

27. Mandíbula, forma: (0) angulada (Fig. 2C); (1) arredondada (Fig. 2D); (2) reta (Fig. 2E) (IC=40, IR=50) (CO).

28. Mandíbula, região dorsal escavada: (0) ausente (Fig. 2A); (1) presente (Fig. 2F) (IC=100 IR=100) (Ocampo, 2006b).

29. Mandíbula, projetada além do ápice do labro: (0) ausente (Fig. 2G); (1) presente (Fig. 2F) (IC=33, IR=88) (Ocampo, 2006b).

30. Mandíbula, dente mediodorsal: (0) ausente (Fig. 2C); (1) presente (Fig. 2H) (IC=14, IR=44) (Ocampo, 2006b).

Dente mediodorsal consiste em uma projeção da mandíbula na região dorsal.

31. Mandíbula, dente subapical: (0) ausente (Fig. 2A); (1) presente (Fig. 2I) (IC=16, IR=54) (Ocampo, 2006b).

Dente subapical foi considerado presente quando a região aguda da mandíbula é formada apenas pela metade inferior, formando uma base superior subquadrada ou arredondada.

32. Mandíbula, esculturação externa em vista lateral: (0) ausente (Fig. 2I); (1) presente (Fig. 2G) (IC=11, IR=52) (Ocampo, 2006b).

33. Mandíbula, base externa com cerdas apenas na metade basal: (0) ausente (Fig. 2J); (1) presente (Fig. 2I) (IC=50, IR=75) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

34. Mandíbula, forma na base em vista lateral: (0) tão larga quanto o ápice (Fig. 2I); (1) mais larga que o ápice (Fig. 2J) (IC=11, IR=46) (Ocampo, 2006b).

35. Labro, comprimento: (0) curto, quatro vezes mais largo que longo (Fig. 2K); (1) no máximo duas vezes mais largo que longo (Fig. 2L) (IC=25, IR=62) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

36. Labro, margem apical: (0) lisa e arredondada (Fig. 2L); (1) denteada medialmente (Fig. 2M); (2) arredondada e serrada (Fig. 2N); (3) sinuosa medialmente (Fig. 2K) (IC=16, IR=46) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

37. Labro, elevação na região anterior: (0) ausente (Fig. 2K); (1) presente (Fig. 2O) (IC=33, IR=71) (CO).

38. Labro, dentes no ápice: (0) ausentes (Fig. 2L); (1) presentes (Fig. 2M) (NI) (CO).

39. Labro, cerdas na borda apical: (0) grossas (Fig. 2G) (1) finas (Fig. 2F) (IC=33, IR=71) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

40. Lábio, mento com entalhe medial na margem anterior: (0) ausente (Fig. 2P); (1) presente (Fig. 2Q) (IC=100, IR=100) (Ballerio & Grebennikov, 2016).

Entalhe medial consiste em um sulco fino esculpido próximo a margem anterior do mento. No caso em que todo o mento apresenta esculturação foi analisada a presença do sulco apenas na região homóloga.

41. Lábio, tamanho do palpômero distal em relação aos anteriores: (0) mais longo (Fig. 2R); (1) mais curto (Fig. 2S); (2) mesmo tamanho (Fig. 2P) (IC=18, IR=35) (Adaptado de Ballerio & Grebennikov, 2016).

42. Lábio, ápice do mento: (0) arredondado (Fig. 2R); (1) ligeiramente emarginado (Fig. 2S); (2) fortemente emarginado (Fig. 2T); (3) triangular (Fig. 2P) (IC=17, IR=48) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

Foi considerado ligeiramente emarginado (1) quando as regiões mais externas do mento apresentam um tamanho menor que o primeiro palpômero labial e fortemente emarginado (1) quando essas regiões são maiores que o primeiro palpômero.

43. Lábio, superfície do mento: (0) lisa (Fig. 2S); (1) esculpida (Fig. 2T) (IC=16, IR=81) (Ocampo, 2006b).

44. Lábio, número de palpômeros: (0) quatro (Fig. 2P); (1) três (Fig. 2Q) (IC=11, IR=63) (Ocampo, 2006b).

### **Tórax (Caracteres 45 – 80)**

45. Pronoto, forma em vista dorsal: (0) uniformemente convexa (Fig. 3A); (1) plana (Fig. 3B); (2) convexa, com convexidade acentuada na região próximo as margens laterais (Fig. 3C) (IC=33, IR=77) (Ocampo, 2006b).

46. Pronoto, projeções achatadas na lateral: (0) ausente (Fig. 3A); (1) presente (Fig. 3D) (IC=25, IR=82) (Ocampo, 2006b).

47. Pronoto, margens anterolaterais: (0) arredondadas (Fig. 3E); (1) subagudas (Fig. 3D); (2) agudas (Fig. 3F) (IC=18, IR=50) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

48. Pronoto, margem lateral: (0) lisa (Fig. 3D); (1) denteada ou serreada (Fig. 3E) (IC=14, IR=45) (Ocampo, 2006b).

49. Pronoto, margem lateral, pilosidade: (0) glabro (Fig. 3C); (1) densamente coberta de cerdas (Fig. 3G); (2) com cerdas uniformemente espaçadas entre os dentes (Fig. 3B); (3) com cerdas irregularmente esparsas (Fig. 3H) (IC=15, IR=50) (Ocampo, 2006b).

50. Pronoto, margem posterior: (0) arredondada (Fig. 3H); (1) lobada medialmente (Fig. 3F) (IC=14, IR=70) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

51. Pronoto, pontuações no disco: (0) ausentes (Fig. 3I); (1) pequenas (Fig. 3A); (2) largas (Fig. 3B); (3) aureolares (Fig. 3F) (IC=20, IR=60) (Ocampo, 2006b).

O estado pequenas (1) foi atribuído para as pontuações que mediram até 0,04mm. Pontuações com medidas acima de 0,04mm foram consideradas largas (2).

52. Pronoto, escultura reticular: (0) ausente (Fig. 3I); (1) presente (Fig. 3F) (IC=33, IR=60) (Ocampo, 2006b).

53. Pronoto, projeção triangular na região posterior: (0) ausente (Fig. 3E); (1) presente (Fig. 3J) (IC=33, IR=66) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

54. Pronoto, depressão larga basomedial: (0) ausente (Fig. 3I); (1) presente (Fig. 3K) (NI) (Ocampo, 2006b).

55. Pronoto, carena longitudinal central no disco: (0) ausente (Fig. 3C); (1) presente (Fig. 3F) (IC=50, IR=0) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

56. Pronoto, carena longitudinal marginal: (0) ausente (Fig. 3H); (1) presente (Fig. 3F) (NI) (Ocampo, 2006b).

57. Pronoto, margem posterolaterais: (0) arredondadas (Fig. 3E); (1) formando um ângulo reto (Fig. 3J); (2) formando um ângulo agudo (Fig. 3F) (IC=12, IR=33) (Ocampo, 2006b).

58. Pronoto, cerdas no disco: (0) ausente (Fig. 3I); (1) esparsas (Fig. 3J); (2) densas (Fig. 3G) (IC=18, IR=50) (Ocampo, 2006b).

59. Escudo escutelar, forma: (0) triangular (Fig. 3L); (1) semicircular (Fig. 3G) (IC=50, IR=0) (CO).

60. Escudo escutelar, lados: (0) distintamente convexos, formando um ápice arredondado (Fig. 3G); (1) fracamente convexos, formando um ápice lanceolado (Fig. 3I); (2) fracamente côncavos, formando um ápice agudo (Fig. 3L) (IC=50, IR=75) (Ballerio & Grebennikov, 2016).

61. Escudo escutelar, largura: (0) tão longo quanto largo (Fig. 3L); (1) mais longo que largo (Fig. 3I) (IC=12, IR=53) (Ocampo, 2006b).

62. Élitro, forma do disco: (0) convexo (Fig. 4A); (1) plano (Fig. 4B) (IC=20, IR=42) (Ocampo, 2006b).

63. Élitro, mais de 10 estrias longitudinais bem definidas: (0) ausentes (Fig. 4C); (1) presentes (Fig. 4D) (IC=16, IR=44) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

64. Élitro, estria sutural: (0) ausente (Fig. 4C); (1) presente, incompleta (Fig. 4E); (2) presente, completa (Fig. 4D) (IC=20, IR=11) (Ballerio & Grebennikov, 2016).

65. Élitro, carena na margem externa do disco: (0) ausente (Fig. 4A); (1) presente (Fig. 4F) (IC=50, IR=80) (Ocampo, 2006b).

66. Élitro, duas carenas centrais no disco: (0) ausentes (Fig. 4G); (1) presentes (Fig. 4H) (IC=33, IR=0) (Ocampo, 2006b).

67. Élitro, carena lateral no disco: (0) ausente (Fig. 4G); (1) presente (Fig. 4H) (IC=33, IR=33) (Ocampo, 2006b).

68. Élitro, costa no disco: (0) ausente (Fig. 4G); (1) presente (Fig. 4H) (IC=33, IR=0) (Ocampo, 2006b).

69. Élitro, tubérculo alongado entre o úmero e a sutura elitral: (0) ausente (Fig. 4A); (1) presente (Fig. 4B) (IC=100, IR=100) (Ocampo, 2006b).

70. Élitro, tubérculo entre o úmero e a sutura lateral: (0) ausente (Fig. 4C); (1) presente (Fig. 4F) (IC=100, IR=100) (Ocampo, 2006b).

71. Élitro, superfície: (0) lisa (Fig. 4I); (1) com pontuações esparsas (Fig. 4G); (2) com pontuações densas (Fig. 4J); (3) com estrias (Fig. 4D) (IC=20, IR=64) (CO).

Considerou-se pontuações densas quando a distância entre as pontuações é menor que o diâmetro de uma, em todas as direções das pontuações.

72. Élitro, linhas de pontuações: (0) ausentes (Fig. 4I); (1) presentes (Fig. 4A) (IC=14, IR=64) (CO).

Considerou-se linhas de pontuações quando as pontuações se encontram dispostas alinhadas longitudinalmente. O estado (1) foi considerado mesmo quando entre as linhas haviam pontuações esparsas não alinhadas.

73. Élitro, escultura em cadeia: (0) ausente (Fig. 4C); (1) presente (Fig. 4B) (IC=100, IR=100) (Ocampo, 2006b).

Escultura em cadeia foi considerada quando existe alguma esculturação seriada e interligada ao longo do élitro diferente de pontuações ou estrias. No entanto, a escultura em cadeia pode ocorrer ao redor de pontuações ou entre estrias.

74. Élitro, escultura aureolar: (0) ausente (Fig. 4D); (1) presente (Fig. 4F) (IC=33, IR=0) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

A escultura aureolar pode ser observada entre a escultura em cadeia ou independente.

75. Élitro, cerdas no disco: (0) ausentes (Fig. 4E); (1) presentes (Fig. 4F) (IC=06, IR=50) (Ocampo, 2006b).

76. Élitro, tubérculos na área de declive: (0) ausentes (Fig. 4K); (1) presentes (Fig. 4L) (IC=50, IR=50) (Ocampo, 2006b).

77. Élitro, margem externa: (0) lisa (Fig. 4G); (1) denteada (Fig. 4F) (IC=11, IR=11) (CO).

78. Élitro, cerdas na margem externa: (0) ausentes (Fig. 4M); (1) presentes, pequenas (Fig. 4N); (2) Presentes, grandes (Fig. 4O) (IC=16, IR=58) (CO).

Foram consideradas pequenas (1) quando o tamanho é menor que o espaço entre a inserção de duas cerdas e grandes (2) quando o tamanho é igual ou maior que essa distância.

79. Élitro, epipleura: (0) incompleta (Fig. 4P); (1) completa, afinando em direção ao ápice (Fig. 4N); (2) completa, torcida (Fig. 4M); (3) completa, igual na largura, não torcida (Fig. 4O) (IC=25, IR=43) (Adaptado de Ocampo, 2006).

Foi analisada a região lateralmente expandida da epipleura. Quando essa expansão só ocorre na base, alcançando menos que a metade do élitro, foi considerada incompleta (0); quando a expansão afina gradativamente da base até o ápice do élitro (1); quando em alguma parte da expansão ocorre um estreitamento, foi considerada como uma torção, portanto, o estado (2); e quando a largura da expansão se mantém aproximadamente a mesma em toda a extensão do élitro, afinando abruptamente apenas no ápice, foi atribuído o estado (3).

80. Élitro, cobrindo o pigídio: (0) ausente (Fig. 4Q); (1) presente (Fig. 4R) (IC=100, IR=100) (CO).

### **Pernas (Caracteres 81 – 89)**

81. Pernas protorácicas, tarsos, inserção em relação a protíbia: (0) antes do ápice (Fig. 5A); (1) no ápice (Fig. 5B) (IC=100, IR=100) (CO).

Considerou-se inserção tarsal medialmente na protíbia quando a inserção estava localizada, pelo menos, após o primeiro dente.

82. Protíbia, forma: (0) reta (Fig. 5C); (1) curvada (Fig. 5D) (IC=12, IR=61) (Ocampo, 2006b).

83. Protíbia, dentes: (0) sem dentes bem definidos (Fig. 5C); (1) dois dentes (Fig. 5E); (2) três dentes não unidos na base (Fig. 5D); (3) três dentes unidos na base (Fig. 5F) (IC=28, IR=41) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

84. Protíbia, duas carenas dorsais: (0) ausentes (Fig. 5D); (1) presentes (Fig. 5G) (IC=33, IR=81) (Ocampo, 2006b).

85. Protíbia, esporão no macho: (0) não curvado no ápice (Fig. 5H); (1) curvado no ápice (Fig. 5I) (IC=12, IR=65) (Ocampo, 2006b).

86. Protarsômeros 2 e 4: (0) subglobosos, tão longos quanto largos (Fig. 5B); (1) alongados, duas vezes mais longos que largos (Fig. 5A); (2) finos, mais que duas vezes mais longos que largos (Fig. 5J) (IC=12, IR=41) (Ocampo, 2006b).

87. Meso- e metatíbia, ápice: (0) não expandido (Fig. 5K); (1) abruptamente expandido (Fig. 5L); (2) uniformemente expandido (Fig. 5M) (IC=11, IR=54) (Ocampo, 2006b).

Foi considerado não expandido quando a largura da base das meso- e metatíbia são sub-iguais a largura de seus ápices. Quando a largura da base é menor que a do ápice, e o alargamento ocorre apenas no quarto distal, foi atribuído o estado (1). Porém, quando essa expansão é gradativa e uniforme foi atribuído o estado (2).

88. Meso- e metatíbia, esporão, ápice: (0) agudo (Fig. 5N); (1) achatado (Fig. 5O) (IC=50, IR=0) (CO).

89. Metatarsômero 1, em relação ao segundo: (0) longo, mais longo que o segundo (Fig. 5P); (1) curto, tão longo quanto o segundo (Fig. 5N) (IC=14, IR=57) (Ocampo, 2006b).

### **Ventre (Caracteres 90 - 93)**

90. Protórax, elevação longitudinal na linha média: (0) ausente (Fig. 6A); (1) presente (Fig. 6B) (IC=16, IR=68) (CO).

91. Metasterno, região medial: (0) longa (Fig. 6C); (1) curta (Fig. 6D) (IC=16, IR=54) (Adaptado de Ocampo, 2006b).

Considerou-se curta quando a região medial é aproximadamente tão longa quanto a parte mais estreita do metasterno e longa quando a região medial é mais longa que a parte mais estreita do metasterno.

92. Abdome, esculturação: (0) ausente (Fig. 6E); (1) presente (Fig. 6F) (IC=09, IR=56) (CO).

93. Abdome, segmentos imbricados: (0) ausente (Fig. 6E); (1) presente (Fig. 6F) (IC=50, IR=75) (CO).

### **Genitália Masculina (Caracteres 94 – 99)**

94. Parâmeros direito e esquerdo: (0) simétricos (Fig. 6G); (1) assimétricos (Fig. 6H) (IC=50, IR=95) (Ocampo, 2006b).

95. Tégmen, projeções na região latero-superior: (0) ausentes (Fig. 6H); (1) presentes, bem desenvolvida (Fig. 6I); (2) presentes, pouco desenvolvida (Fig. 6G) (IC=50, IR=60) (Ocampo, 2006b).

96. Tégmen retorcido: (0) ausente (Fig. 6I); (1) presente (Fig. 6J) (IC=33, IR=60) (CO).

97. Tégmen, lobo dorsal: (0) ausente (Fig. 6K); (1) presente (Fig. 6L) (IC=100, IR=100) (CO).

O lobo do tégmen consiste em uma extensão na falobase.

98. Parâmeros, processos apicolaterais: (0) ausentes (Fig. 6L); (1) presentes (Fig. 6K) (IC=33, IR=71) (Ocampo, 2006b).

99. Parâmeros, reduzidos a duas placas planas menores: (0) ausentes (Fig. 6J); (1) presentes (Fig. 6G) (IC=100, IR=100) (Ocampo, 2006b).

### **Análise cladística**

Tanto a análise de pesagem igual de caracteres quanto a análise de pesagem implícita geraram apenas uma árvore mais parcimoniosa. A árvore gerada na análise de pesagem implícita (Figs. 7 e 8) utilizou um valor de  $K = 4,807$ , obtido através da maior média de distância SPR (Tabela III). Apresentou comprimento de 609 passos;  $fit = 39,46$ ;  $IC = 21$  e  $IR = 59$  e teve seu suporte calculado através de Bremer relativo e reamostragem simétrica. Já a árvore gerada na análise de pesagem igual (Fig. 9)

apresentou um comprimento de 596 passos, IC = 22 e IR = 60 e teve seus clados suportados por Bremer absoluto.

As duas metodologias mostraram índices semelhantes. Contudo, devido à grande quantidade de homoplasias, optou-se por discutir a análise de pesagem implícita que atribui peso contra as homoplasias. Visto que esse método leva em consideração a congruência entre os caracteres (Mirande, 2009). Além disso, a pesagem implícita é uma análise que se mostra mais estável para a adição de novas informações (Goloboff et al., 2008b).

### **Grupo externo**

#### **Clado A: Posicionamento de *Orubesa***

Ambas as hipóteses (com pesagem implícita e igual de caracteres) trouxeram *Orubesa* sp. como grupo irmão de *Parochodaeus campsognatus* (Ochodaeidae) (Figs. 7 e 9), apoiada por nove homoplasias (Fig. 8), dentre elas a forma alongada da clava antenal (3:1), o lábio com três palpômeros (44:1), e o pronoto com pontuações largas (51:2) e cerdas esparsas (58:1).

O posicionamento de *Orubesa* dentro de Scarabaeoidea é bastante controverso. Esse gênero geralmente é posicionado em Dynamopodinae, subfamília de Scarabaeidae. No entanto, alguns autores o incluem em Hybosoridae (Allsop, 1984; Nikolajev, 1999), mas nenhum deles apresentou uma análise filogenética que corroborasse a hipótese. Apenas o trabalho de Ballerio & Grebennikov (2016) incluiu *Orubesa athleta* (Semenov, 1895) na análise para Ceratocanthinae. Assim como a presente hipótese, *Orubesa* é uma linhagem mais relacionada a Ochodaeidae do que a Hybosoridae ou a Scarabaeidae (representado em ambas as análises pelo gênero *Alloblackburneus*). A hipótese de Ballerio & Grebennikov (2016) diferencia-se da apresentada apenas pelo posicionamento de *Orubesa* como grupo irmão de Glaphyridae + Ochodaeidae.

#### **Clado B: Posicionamento de *Thinorycter***

O relacionamento de *Thinorycter* como grupo irmão de Glaphyridae foi observado na análise com pesagem implícita (Fig. 7), com um suporte baixo, apoiado por uma sinapomorfia: élitro não cobrindo o pigídio (80:0); e duas homoplasias (Fig. 8). Esse relacionamento, contudo, permanece incerto, pois muitos caracteres foram

preenchidos com dados faltantes, por não poderem ser observados no único exemplar analisado.

Assim como *Orubesa*, o posicionamento de *Thinorycter* também é divergente. Além de ter sido sugerido por Nikolajev (1999) como pertencente a Hybosoridae, esse gênero já foi incluído em duas subfamílias de Scarabaeidae (Dynamopodinae e Aphodiinae). Recentemente, Li *et al.* (2018) apresentou uma hipótese baseada em caracteres morfológicos na qual *Thinorycter* também aparece como grupo irmão de Glaphyridae (representados por *Glaphyrus* e *Pygopleurus*) e distante de *Orubesa*, sugerindo que esse gênero não pertença nem a Scarabaeidae, como ele vem sendo classificado, nem a Hybosoridae como sugerido por Nikolajev (1999).

### **Clado C: Grupo irmão de Hybosoridae**

A análise recuperou o relacionamento de Hybosoridae como grupo irmão de (Glaphyridae + *Thinorycter*) com um suporte baixo e apoiado por três transformações não ambíguas (Figs. 7 e 8), sendo sinapomórfica a ausência de mais de 10 estrias bem definidas no élitro (63:0). Esse caráter apresentou, contudo, uma reversão em *Antiochrus brunneus*, *Brenskea coronata*, *Daimothoracodes mirabilis* e nas três espécies de *Chaetodus*. Além de duas homoplasias: ápice do mento arredondado (42:0) e ápice da meso- e metatíbia não expandidos (87:0).

Esse relacionamento, no entanto, não foi recuperado na análise de pesagem igual de caracteres, na qual Hybosoridae aparece como grupo irmão de (Ochodaeidae + *Orubesa*) (Fig. 9). A falta de congruência entre os resultados em relação ao grupo irmão de Hybosoridae não difere do observado na literatura. Muitas hipóteses filogenéticas, tanto com caracteres morfológicos quanto moleculares, apresentaram resultados diferentes, principalmente sobre os relacionamentos de Hybosoridae, Glaphyridae e Ochodaeidae.

Na hipótese filogenética baseada em 134 caracteres morfológicos de adultos e larvas proposta por Browne & Scholtz (1999), Hybosoridae aparece como grupo irmão de Ochodaeidae. O mesmo pode ser observado na análise molecular proposta para Hybosoridae por Ocampo & Hawks (2006). Já no trabalho de Smith *et al.* (2006), também baseada em caracteres moleculares, foi observada uma politomia formada por essas três famílias de Scarabaeoidea.

Em análises mais abrangentes, o grupo irmão de Hybosoridae fica ainda mais incerto, como ocorre na hipótese morfológica proposta por Lawrence *et al.* (2011) para Coleoptera baseada em 516 caracteres de adultos e larvas, na qual Hybosoridae aparece como grupo irmão do clado [Glaresidae + (Glaphyridae + Melolonthidae)] e na análise baseada em dados moleculares proposta por Zhang *et al.* (2018), na qual Hybosoridae é apresentado como grupo irmão de Scarabaeidae e ambas linhagens formando um clado irmão de Glaphyridae.

A única análise para Coleoptera que mostra um relacionamento mais próximo entre Hybosoridae, Ochodaeidae e Glaphyridae é a hipótese proposta por Mckenna *et al.* (2015), baseada em sequências de DNA de oito genes nucleares. Nesse trabalho os autores apresentam Hybosoridae como grupo irmão do agrupamento (Ochodaeidae + Glaphyridae).

### **Monofilia de Hybosoridae**

A monofilia de Hybosoridae foi recuperada em ambas as análises (Figs. 7 e 9) com um bom suporte e apoiada por quatro sinapomorfias e uma homoplasia (Fig. 8). A ausência da sutura frontoclipeal (21:1), o lábio com entalhe medial na margem anterior do mento (40:1), a inserção tarsal em regiões internas da protíbia (não no ápice) (81:0) e os protarsômeros 2 e 4 duas vezes mais longos que largos (86:1) foram os caracteres compartilhados apenas por Hybosoridae. Desses, o primeiro apresentou reversão no clado que compõe a subfamília Pachyplectrinae e o último apresentou reversão em vários clados. Já a homoplasia foi observada no labro longo (35:1).

Muitas classificações consideravam Hybosoridae e Ceratocanthidae como famílias distintas. Contudo, trabalhos mais recentes baseados em vários tipos de dados demonstraram que Hybosoridae seria parafilética, incluindo, portanto, Ceratocanthidae como uma linhagem interna (Grebennikov *et al.*, 2004; Ocampo & Hawks, 2006; Ocampo, 2006b; Ballerio & Grebennikov, 2016), passando, então a ser classificado como Ceratocanthinae.

Contudo, apesar das presentes hipóteses terem posicionado Ceratocanthinae como grupo irmão dos demais Hybosoridae, optou-se por mantê-lo como subfamília de Hybosoridae pelo baixo suporte que sustenta o clado que agrupa as demais subfamílias (Clado D) (Fig. 7).

## **Relações Filogenéticas entre as subfamílias de Hybosoridae**

As duas análises recuperaram as cinco subfamílias viventes de Hybosoridae (Ceratocanthinae, Liparochrinae, Anaidinae, Pachyplectrinae e Hybosorinae) com bons suportes, divergindo entre si apenas no posicionamento de Pachyplectrinae (Figs. 7 e 9).

### **Clado D**

Formado por Liparochrinae, Anaidinae, Pachyplectrinae e Hybosorinae, apresenta um Bremer relativo baixo (Fig. 7), mas é apoiado por uma sinapomorfia observada na clava antenal cupuliforme (7:1), revertido em *Cryptogenius fryi*, e três homoplasias (Fig. 8): seção acuminada ou engrossada no canthus(13:1), protíbia com três dentes não unidos na base (83:2) e elevação longitudinal na região central do protórax.

O baixo suporte pode explicar o porquê desse clado não ter sido recuperado em nenhuma outra análise focada em Hybosoridae (Grebennikov *et al.*, 2004; Ocampo & Hawks, 2006; Ocampo, 2006b; Ballerio & Grebennikov, 2016).

### **Clado E**

Formado por Liparochrinae e Anaidinae, apresenta baixo suporte tanto de Bremer relativo (15) quanto de reamostragem simétrica (14) e foi apoiado por cinco homoplasias (Figs. 7 e 8): margem posterior do pronoto lobada medialmente (50:1), superfície do élitro com estrias (71: 3) e sem linhas de pontuações (72:0), presença de duas carenas dorsais na protíbia (84:1) e abdome esculpado (92:1). Esse clado já havia sido recuperado pela filogenia morfológica proposta por Ballerio & Grebennikov (2016) para Ceratocanthinae utilizando apenas um terminal de Liparochrinae (*Liparochrus septemdecimlineatus* Petrovitz, 1968) e dois de Anaidinae (*Anaides* sp. e *Cryptogenius fryi*).

### **Clado F**

Formado por Pachyplectrinae e Hybosorinae, foi o único clado dos relacionamentos entre as subfamílias que divergiu da gerada pela análise de pesos iguais (Figs. 7 e 9). Esse clado apresentou um valor de Bremer relativo de 29 e foi apoiado por uma sinapomorfia observada na presença de carena no canthus (15:1),

ausente em vários terminais de Hybosorinae (*Araeotanypus bicolor*, *Hybosoroides alluadi*, *Mimocoelodes minutus* e todos os representantes de *Hybosorus*), além de quatro homoplasias (Fig. 8): mandíbula, prolongada além do ápice do labro (29:0), ápice do mento ligeiramente recuado (42:1), superfície do mento lisa (43:0) e pronoto com cerdas densas na margem lateral.

Nenhuma outra hipótese proposta para Hybosoridae recuperou diretamente esse agrupamento. No entanto, Bai *et al.* (2015) reutilizou a matriz de caracteres da análise de Ocampo (2006b) proposta para Anaidinae e enraizada em *Coilodes* (Hybosorinae). Nesse trabalho, os autores incluíram dois taxa terminais como grupo externo a Hybosoridae e pode ser observada, na árvore de consenso, uma politomia formada por Hybosorinae e Pachyplectrinae tendo *Borrochrus* como grupo irmão. Na hipótese atual, *Borrochrus mutilus* aparece como pertencente a Pachyplectrinae e *Brenskea coronata* como pertencente a Hybosorinae o que, provavelmente, explica a politomia encontrada por Bai *et al.* (2015).

### **Monofilia de Ceratocanthinae**

Para representar Ceratocanthinae, foram incluídos sete terminais dentro de três gêneros, todos do Novo Mundo (Tabela I). A análise mostrou a monofilia da subfamília corroborando a maioria das hipóteses propostas para Hybosoridae (Ocampo & Hawks, 2006; Ocampo, 2006b; Ballerio & Grebennikov, 2016). Apesar de ter apresentado um Bremer relativo baixo (15), o clado teve um valor considerável no suporte de reamostragem simétrica (65) (Fig. 7), além de apresentar um forte apoio composto por duas sinapomorfias e oito homoplasias (Fig. 8), sendo o principal caráter sinapomórfico o escudo escutelar fracamente côncavo formando um ápice agudo (60:2).

Assim como na hipótese de Ballerio & Grebennikov (2016), *Ivieolus brooksi* apareceu como grupo irmão da tribo Ceratocanthini. A hipótese de Ballerio & Grebennikov (2016), no entanto, não recuperou a tribo Ivieolini, incluindo *Ivieolus* em Scarabatermitini, contudo esse resultado não pode ser testado, visto que não foi possível incluir outros representantes de Scarabatermitini.

### **Clado G: Tribo Ceratocanthini**

Clado bem suportado e apoiado por duas sinapomorfias (Figs. 7 e 8): pronoto com convexidade acentuada na região próximo as margens laterais (45:2) e protúbia sem dentes bem definidos (83:0) (com a aquisição de três dentes não unidos na base (83:2) em *Germarostes*), além de 12 homoplasias (Fig. 8), dentre elas a capacidade de se dobrar formando uma bola (1:1).

Apesar da monofilia de Ceratocanthini, a análise mostrou que os gêneros que a compõem não são monofiléticos. *Germarostes* apareceu como um gênero derivado de *Ceratocanthus* e resultado semelhante foi observado na análise molecular de Ocampo & Hawks (2006). Já na hipótese de Ballerio & Grebennikov (2016), *Ceratocanthus* foi considerado monofilético com dois terminais testados, contudo *Germarostes* teve oito terminais testados e apareceu em cinco clados distintos.

### **Monofilia de Liparochrinae**

Subfamília formada por dois gêneros australianos (*Liparochrus* e *Antiochrus*) (Tabela I), foi recuperada na análise com um alto suporte apoiado por três homoplasias (Figs. 7 e 8): a capacidade de se dobrar formando uma bola (1:1), o pronoto com projeções achatadas nas laterais (46:1) e segmentos abdominais imbricados (93:1).

Tanto a monofilia da subfamília quanto a de seus gêneros foram recuperadas em ambas as análises (com pesagem implícita e igual) (figs. 7 e 9), corroborando os trabalhos de Ocampo & Hawks (2006), Ocampo (2006b) e Bai et. al. (2015).

### **Monofilia de Anaidinae**

Anaidinae é uma subfamília neotropical (Tabela I), teve sua monofilia recuperada com um bom suporte e apoio de nove homoplasias (Figs. 7 e 8), dentre elas mandíbula projetada além do ápice do labro (29:0), lábio com três palpômeros (44:1) e ângulo anterior do pronoto agudo (47:2).

Existe um consenso sobre a monofilia de Anaidinae, exceto no trabalho de Grebennikov *et al.*(2004) baseado apenas em caracteres de larvas. Todos os trabalhos que utilizaram mais de um terminal para representar Anaidinae demonstraram sua monofilia (Ocampo & Hawks, 2006; Ocampo, 2006b; Bai, *et al.*, 2015; Ballerio & Grebennikov, 2016).

Anaidinae foi representada por sete terminais. Desses, três pertenciam ao gênero *Chaetodus* que também teve sua monofilia recuperada, corroborando a análise de Ocampo (2006b). Contudo, diferente do estudo citado que trouxe *Hybochaetodus* como grupo irmão dos demais Anaidinae, a hipótese apresentada aqui atribuiu a *Chaetodus* essa posição no relacionamento da subfamília.

### **Clado H**

O clado de Anaidinae formado pelo agrupamento *Hybochaetodus* + (*Totoia* + (*Anaides* + *Cryptogenius*)) apresentou um bom suporte (Fig. 7) e teve seu apoio baseado em oito homoplasias (Fig. 8): ausência de seção acuminada ou engrossada no canthus (13:0), olho não visível dorsalmente (16:1), mandíbula com esculturação externa (32:1) e sem cerdas concentradas apenas na metade basal (33:0), pronoto com escultura em forma de rede (52:1) e ângulo posterior reto (57:1) (ângulo agudo em *Totoia splendida*, 57:2) e élitro com carena (65:1) e cerdas pequenas na margem (78:1). Nas duas análises, com pesagem implícita e igual, o posicionamento de *Hybochaetodus* como gênero mais relacionado com o clado formado por *Totoia*, *Anaides* e *Cryptogenius* diferiu do proposto por Ocampo (2006b) (Figs. 7 e 9).

### **Clado I**

A linhagem formada por *Totoia* + (*Anaides* + *Cryptogenius*) apresentou um alto suporte apoiado por três sinapomorfias (Figs. 7 e 8): élitro com tubérculo entre o úmero e a sutura lateral (70:1), comum aos três terminais, e clípeo com pequeno dente no ápice (24:1) e pronoto com carena central longitudinal (55:1), ambos não ocorrendo em *Cryptogenius fryi* (24:0; 55:0), além de sete homoplasias (Fig. 8). A mesma topologia foi proposta por Ocampo (2006b), diferindo apenas pela inclusão de *Callosides* Howden, 1971, que não foi testado nessa análise.

### **Monofilia de Pachyplectrinae**

Pachyplectrinae foi proposta inicialmente para abrigar dois gêneros: *Pachyplectrus*, gênero neártico monotípico e *Brenskea*, gênero paleártico composto por duas espécies (Tabela I). Tanto a análise com pesagem implícita (Fig. 7), quanto a análise com pesagem igual (Fig. 9) mostraram *Pachyplectrus laevis* formando um

clado com os dois gêneros de Hybosorinae posicionados em “*incertae sedis*” *Borrochrus* e *Daimothoracodes*, ambos neotropicais (Tabela I).

Esse clado apresentou um bom suporte e foi apoiado por quatro homoplasias (Fig. 8): fronte e clipeo sem pontuações (18:0), presença de sutura frontoclipeal (22:0), margem apical do labro sinuosa medialmente (36:3) e meso- e metatíbia com ápices distintamente expandidos (87:2) (esse último não ocorrendo em *Daimothoracodes mirabilis*).

Ocampo (2006b) em uma das duas análises que foram usadas para propor Pachyplectrinae e sua composição, trazia *Pachyplectrus* + *Brenskea* como um clado monofilético distinto das demais subfamílias de Hybosoridae. Contudo, na análise de Bai *et al.* (2015), reutilizando a matriz de caracteres de Ocampo (2006b) e incluindo dois taxa para compor o grupo externo a Hybosoridae, mesmo tendo recuperado o clado *Pachyplectrus* + *Brenskea*, não o separou dos demais Hybosoridae. Nessa hipótese foi observada uma politomia formada por *Hybosorus*, *Coilodes* (ambos Hybosorinae) e o clado *Pachyplectrus* + *Brenskea*. Além disso, na mesma análise *Borrochrus* apareceu como grupo irmão de Hybosorinae + Pachyplectrinae, enquanto que na hipótese atual é grupo irmão de *Pachyplectrus* + *Daimothoracodes*.

Os resultados apresentados por Bai *et al.* (2015), apesar de não serem exatamente idênticos aos apresentados nesta análise, ajudam a fortalecer as hipóteses aqui apresentadas, obtidas com um número mais amplo de Hybosorinae e com a inclusão de *Daimothoracodes*, gênero até o momento não incluído em nenhuma outra análise filogenética proposta para Hybosoridae.

Pachyplectrinae foi recuperado tanto na análise de pesagem implícita quanto na análise de pesagem igual (Fig. 7 e 9), diferindo entre si apenas pelos relacionamentos internos. Na análise de pesagem implícita, *Borrochrus mutilus* aparece como grupo irmão de *Daimothoracodes mirabilis* + *Pachyplectrus laevis*, enquanto que na pesagem igual, *Daimothoracodes* aparece como grupo irmão dos outros dois terminais.

Dessa maneira, Pachyplectrinae passa a ser composta por três gêneros (*Borrochrus*, *Daimothoracodes* e *Pachyplectrus*) e sete espécies, todas com distribuição restrita ao Novo Mundo (Tabela I).

### **Monofilia de Hybosorinae**

As duas análises demonstraram que a subfamília é parafilética pela inclusão de *Brenskea* (gênero incluído em Pachyplectrinae) (Figs. 7 e 9). Dessa forma, a monofilia da família é recuperada sendo constituída por 20 gêneros: 18 previamente incluídos em Hybosorinae, um gênero possivelmente novo e *Brenskea*. O clado apresentou um suporte de Bremer relativo de 29 e reamostragem simétrica de 11 apoiado por cinco homoplasias (Fig. 8): ápice do clipeo truncado (23:1), ângulo posterior do pronoto reto (57:1), ausência de cerdas no élitro (75:1), esporão da protíbia do macho curvado no ápice (85:1) e genitália masculina assimétrica (94:1). Dessas, apenas a genitália assimétrica é compartilhada por todos os Hybosorinae.

A subfamília era composta por 22 gêneros viventes e quatro extintos, sendo a segunda subfamília mais diversa de Hybosoridae (com 139 espécies descritas até o momento). Apesar disso, quatro das cinco filogenias propostas com foco na família representaram Hybosorinae apenas com dois gêneros (Grebennikov *et al.*, 2004; Ocampo, 2006b; Bai *et al.*, 2015; Ballerio & Grebennikov, 2016). A única exceção foi a análise molecular de Ocampo & Hawks (2006) que representou Hybosorinae com cinco gêneros.

Na maioria desses estudos, Hybosorinae apareceu como grupo monofilético irmão dos demais Hybosoridae, exceto pela politomia entre Hybosorinae e Pachyplectrinae observada na árvore de consenso de Bai *et al.* (2015). Um dos terminais que fizeram parte dessa politomia foi *Brenskea coronata*, a mesma espécie que na presente hipótese foi recuperada como pertencente a Hybosorinae. Dessa forma, *Brenskea* passa a compor a subfamília, redefinindo Hybosorinae.

Essa subfamília apresenta representantes distribuídos em todo o mundo (Tabela I). Contudo, a análise mostrou que os gêneros, em sua maioria, não se agruparam de acordo com as regiões biogeográficas (Tabela I; Figura 7), semelhante ao que foi observado na análise de Ocampo & Hawks (2006), na qual o gênero Neotropical *Metachaetodus* apareceu mais relacionado com *Hybosorus* (gênero Afrotropical e Paleártico), enquanto que *Coilodes* (Neotropical) apareceu como grupo irmão do gênero oriental *Phaeochroops*.

### Clado J

Composto por quatro gêneros, três Neotropicais (*Aporolaus*, *Apalonychus* e *Hapalonychoides*) e um Afrotropical (*Araeotanypus*) (Tabela I), apresenta um Bremer relativo de 25 e sustentado por duas homoplasias (Figs. 7 e 8): pronoto plano (45:1) (uniformemente convexa em *Hapalonychoides*, caráter 45:0) e com pontuações pequenas (51:1). Esse clado difere da análise de pesagem igual apenas pela inclusão de *Phaeochroops* como grupo irmão de *Araeotanypus* (Figs. 7 e 9).

O gênero monoespecífico *Aporolaus* foi sinonimizado a *Dicraeodon* por Arrow (1911b), baseado em caracteres de fêmeas, mas teve seu status revalidado por Ocampo (2010b). A presente análise corrobora a revalidação do gênero, visto que *Aporolaus* e *Dicraeodon* não apareceram relacionados na análise (Fig. 7).

### Clado K

Fazendo parte da constituição do clado J, esse grupo também apresenta um Bremer relativo de 30 e é definido por duas homoplasias observadas na clava antenal alongada (3:1) e com o tamanho maior que a soma dos demais artículos do funículo antenal (4:2) (Figs. 7 e 8). O clado *Araeotanypus* (*Apalonychus* + *Hapalonychoides*), assim como o clado J, não foi recuperado na pesagem igual pela inclusão de *Phaeochroops* (Fig. 9), porém com um baixo suporte (Bremer absoluto = 1).

Com base em fotos de vista dorsal do material tipo de *Phaeocroides mapellii* Petrovitz, 1972, e, considerando as homoplasias desse clado e as que sustentam o gênero *Araeotanypus*, cinco das nove podendo ser observadas nas imagens (36:3; 46:1; 49:9; 75:0; 82:0) (Fig. 8), acredita-se que *Phaeocroides*, provavelmente seria grupo irmão de *Araeotanypus*. Entretanto, essa afirmação não foi testada, visto que a ausência de imagens em vista ventral não permitiu a inclusão do gênero na análise.

### Clado L

Também constitui o Clado J, esse ramo agrupa dois gêneros neotropicais e demonstra que *Apalonychus* é parafilético pela inclusão de *Hapalonychoides*, monotípico (Fig. 7). O clado é bem suportado e apoiado por três homoplasias (Fig. 8), duas delas não compartilhadas por *Apalonychus waterhousei*: mandíbula fina na base em vista lateral (34:0), grossa em *A. waterhousei* (34:1) e palpo labial com três palpômeros (44:1), com quatro palpômeros em *A. waterhousei* (44:0) e uma

compartilhada por todos os terminais: protíbia com dois dentes (83:1). Ambas as análises sustentam a decisão de sinonimizar *Hapalonychoides* a *Apalonychus* (Fig. 7 e 9).

### **Clado M**

O clado M, pobremente suportado, reúne outros dois clados (N e O) e é apoiado por três homoplasias (Figs. 7 e 8), todas com alguns terminais que não as compartilham: antena com 9 artículos (2:1), ausência de cerdas na superfície vertical da margem do clipeo (25:0) e ausência de cerdas na margem lateral pronoto (49:0).

### **Clado N**

Formado por dois gêneros neotropicais, *Dicraeodon* + *Metachaetodus* (Tabela I), esse ramo apresenta um bom suporte apoiado por duas sinapomorfias (Figs. 7 e 8): ausência de área com cerdas distintas no canthus (14:0) e pronoto com pontuações largas (51:2). Diferentemente do que foi proposto por Arrow (1911b) *Dicraeodon* (nas duas análises) aparece mais relacionado com *Metachaetodus* do que com *Aporolaus*.

### **Clado O**

Clado composto pela relação entre os clados P e R, está pobremente suportado e apoiado por duas homoplasias (Figs. 7 e 8), ambas não compartilhadas por todos os terminais: ápice do mento arredondado (42:0) e margem lateral do pronoto com cerdas elevadas entre dentes (49:2).

### **Clado P**

Formado por dois terminais neotropicais (*Taisia* e um gênero novo) e dois gêneros orientais (*Microphaeochroops* e *Mimocoelodes*) (Tabela I). Esse clado bem suportado é formado por Hybosorinae de tamanho reduzido e apoiado por quatro homoplasias (Figs. 7 e 8): mandíbula com dente mediodorsal (30:1) (exceto em *Mimocoelodes*, mandíbula sem dente mediodorsal, 30:0), labro com elevação na região anterior (37:1) (compartilhado por todos os terminais), escudo escutelar tão longo quanto largo (61:0) (exceto em *Mimocoelodes*, escudo escutelar mais longo que largo, 61:1) e metatarsômero 1 tão longo quanto o segundo (89:1) (exceto em *Microphaeochroops*, metatarsômero 1 mais longo quanto o segundo 89:0). Esse clado

se diferencia da análise com pesagem igual de caracteres apenas pela inclusão de *Brenskea coronata* como grupo irmão de *Microphaeochroops laetus* + *Mimocoelodes minutos*.

### **Clado Q**

Derivado do clado P, esse grupo é bem suportado e apoiado por seis homoplasias: palpômero labial distal mais longo que os anteriores (41:0), pontuações largas (51:2) e cerdas esparsas no pronoto (58:1), cerdas no disco elitral (75:0), margem externa do élitro denteada (77:1) e protíbia reta (82:0).

Esse clado agrupa apenas dois gêneros orientais: *Microphaeochroops* e *Mimocoelodes*. Baseado nas sinapomorfias do grupo e na revisão de gêneros de Hybosorinae da Indo-China, feita por Kuijten (1985), possivelmente os gêneros *Microphaeolodes* e *Pantolasius*, também seriam inclusos nesse clado. No entanto essa suposição necessitaria de testes para ser validada.

### **Clado R**

Ramo formado pela união dos cladogramas S e T (Fig. 7), apresentou um suporte 29 de Bremer relativo e foi apoiado por uma sinapomorfia (Fig. 8), observada na presença de mandíbula dorsalmente escavada (28:1) e uma homoplasia (Fig. 8) na meso- e metatíbia com ápice levemente expandido (87:1), não compartilhada por *Brenskea coronata*, *Phaeochridius uniformis*, *Phaeochrous emarginatus* e *Seleucosorus punctatissimus*.

### **Clado S**

Formado pela união de um gênero de Madagascar (*Kuijtenous*) e um Paleártico (*Brenskea*) (Tabela I), apresenta um bom suporte e é apoiado por uma homoplasia (Figs. 7 e 8) observada na presença de palpos labiais com três artículos (44:1).

Nikolajev (2010a) sugeriu que *Brenskea* pertenceria a Dynamopodinae (Scarabaeidae) por apresentar a mandíbula encoberta pelo clipeo. Contudo, a presente hipótese não corrobora o que foi dito por Nikolajev (2010a), visto que *Brenskea* está distante de *Orubesa* e *Thinorycter*, nem recupera o clado *Brenskea* + *Pachyplectrus* como havia sido observado na análise de Ocampo (2006b) e na reanálise ampliada de Bai *et al.*, 2015. Essa última, contudo, mostrou o clado

*Brenskea* + *Pachyplectrus* formando uma politomia com Hybosorinae. Dessa forma, o gênero *Brenskea* deixa de fazer parte de Pachyplectrinae e passa a pertencer a Hybosorinae.

### **Clado T**

Apresenta um baixo suporte de reamostragem simétrica (08) (Fig. 7), composto pelos clados U e V e apoiado apenas por uma homoplasia observada na antena com 10 artículos (2:0) (Fig. 8).

Com exceção de *Metachaetodus*, todos os outros gêneros terminais da análise molecular de Ocampo & Hawks estão agrupados nesse clado. Considerando apenas os quatro gêneros analisados pelos autores, a topologia atual difere dela apenas pelo posicionamento de *Phaeochrous*, que na análise de Ocampo & Hawks (2006) apareceu como grupo irmão de *Hybosorus* + (*Coilodes* + *Phaeochroops*). No presente trabalho, *Phaeochrous* aparece mais relacionado a *Phaeochroops* do que a *Coilodes*, enquanto *Hybosorus* aparece mais distante dos três.

### **Clado U**

Clado composto por *Hybosoroides* e *Hybosorus*, apresenta um alto suporte e é sustentado por cinco homoplasias (Figs. 7 e 8): ausência de carena no canthus (15:0), clípeo arredondado (21:2) com ápice liso (23:0), margem do labro arredondada e serreada (36:2) e parâmeros com processos apicolaterais (98:1).

Apesar do bom suporte nas duas análises, os agrupamentos internos não se mantiveram iguais (Figs. 7 e 9). Na análise com pesagem implícita, *Hybosoroides* apareceu como grupo irmão de *Hybosorus*, e na análise de pesagem igual, *Hybosorus* seria parafilético incluindo *Hybosoroides*. A grande semelhança entre esses gêneros já havia sido citada por Kuijten (1983) em uma revisão do gênero *Hybosorus*, na qual incluiu também *Hybosoroides*. Nesse trabalho, o autor afirmou estar inclinado a incluir *Hybosoroides* em *Hybosorus*, ainda que como um subgênero.

### **Clado V**

Formado pelos clados W e Y, é pobremente suportado e apoiado apenas por duas homoplasias não compartilhadas por todos os terminais (Figs. 7 e 8): superfície do mento esculpida (43:1) (não ocorre em *Phaeochrous*) e ausência de cerdas na

margem lateral do pronoto (49:0) (não ocorre em *Phaeochridius* nem em *Phaeochroops*).

### **Clado W**

Composto pelo clado *Coilodes* + (*Seleucosorus* + *Hypseloderus*), apresenta um bom suporte de ramo e é apoiado por cinco homoplasias. Dessas, três são compartilhadas por todos os terminais (Figs 7 e 8): mandíbula fina na base, em vista lateral (34:0), superfície do élitro com pontuações esparsas (71:1) e protíbia do macho com esporão não curvado no ápice (85:0).

O gênero *Coilodes* foi representado por três espécies e teve sua monofilia comprovada com um alto suporte de ramo e cinco homoplasias compartilhadas pelas três espécies do gênero (Figs. 7 e 8). A monofilia desse gênero, ainda que com apenas dois terminais, também foi recuperada na análise de Ocampo (2006b) e na reanálise de Bai *et al.* (2015).

### **Clado X**

Clado que agrupa dois gêneros paleárticos, *Hypseloderus* e *Seleucosorus* (Tabela I), apresenta um bom suporte e tem apoio de duas homoplasias (Figs. 7 e 8): borda do clípeo com cerdas na superfície vertical da margem (25:1) e esculturação externa na mandíbula (32:1).

Arrow (1909) incluiu *Hypseloderus*, até então monotípico, em Troginae (Trogidae), e Schmidt (1913) o realocou em Hybosorinae. Masumoto *et al.* (2013), na descrição da segunda espécie do gênero (*Hypseloderus yupae*), afirma que a genitália assimétrica e clava antenal cupuliforme seriam caracteres suficientes para incluir a espécie dentro de Hybosorinae. Essa afirmação foi corroborada pela hipótese filogenética apresentada, primeira a incluir esse gênero.

### **Clado Y**

Formado pelo agrupamento *Phaeochroops* + (*Phaeochridius* + *Phaeochrous*), apresenta um suporte de ramo baixo e é apoiado por quatro homoplasias (Figs. 7 e 8): pronoto plano (45:1), projeções achatadas na lateral do pronoto (46:1), margem posterior do pronoto produzida medialmente (50:1) e presença de cerdas no disco

elital (75:0). Dessas, apenas a última não foi compartilhada por todos os terminais, não ocorrendo em *Phaeochrous lobatus* e nas duas espécies de *Phaeochridius*.

O último dos quatro gêneros que não foi incluído na análise, o gênero oriental *Celaenochrous* Kuijten, 1984 foi considerado, pelo autor, como mais relacionado a *Phaeochrous*. Entretanto, o formato do labro mais arredondado e da mandíbula angulada, observados nas imagens da descrição original, se assemelha ao gênero *Phaeochroops*. Diante disso, acredita-se que seu posicionamento filogenético seria provavelmente no clado Y. Porém, testes seriam necessários para comprovar essa teoria, bem como para saber com qual gênero *Celaenochrous* estaria mais relacionado.

### **Clado Z**

Esse último clado é composto por *Phaeochridius* + *Phaeochrous*. O primeiro é um gênero oriental e o segundo ocorre nas regiões paleártica, afrotropical, oriental, australiana e em Madagascar, sendo o gênero mais diverso de Hybosorinae (Tabela I). Esse agrupamento foi recuperado nas duas análises e, em ambas, apareceram bem suportados (Figs. 7 e 9). Como apoio, o ramo apresentou três homoplasias (Fig. 8), todas compartilhadas por todos os terminais: tamanho da clava antenal sub-igual aos demais artículos do funículo (4:1), presença de dente subapical na mandíbula (31:1) e ângulo posterior do pronoto arredondado (57:0). Esse relacionamento foi recuperado pela primeira vez, já que *Phaeochridius* não foi testado em nenhuma das análises anteriores propostas para Hybosoridae ou para suas subfamílias (Grebennikov *et al.*, 2004; Ocampo & Hawks, 2006; Ocampo, 2006b; Ballerio & Grebennikov, 2016).

### **Chave para as subfamílias de Hybosoridae Erichson, 1847**

1. Pronoto com ou sem projeções paralelas achatadas nas laterais; quando presentes, os segmentos abdominais são coplanares.....2
- 1'. Pronoto com projeções paralelas achatadas nas laterais; abdome com segmentos em diferentes planos, em nível decrescente do primeiro ao último segmento abdominal.....**LIPAROCHRINAE Ocampo, 2006**

2(1). Cabeça com ou sem pontuações; quando ausentes, a sutura frontoclipeal não é evidente. ....3

2'. Cabeça sem pontuações; sutura frontoclipeal evidente.....

.....**PACHYPLECTRINAE Ocampo, 2006**

3(2). Clava antenal geralmente cupuliforme; margem anterior da cabeça com ângulo delimitando a gena; pronoto plano ou uniformemente convexo.....4

3'. Clava antenal não cupuliformes; margem anterior da cabeça uniformemente arredondada, sem ângulo delimitando a gena; quando o ângulo está presente, o pronoto apresenta uma convexidade acentuada na região próximo a margem lateral.....**CERATOCANTHINAE Martínez, 1968**

4(3). Élitro com estrias completas bem definidas ou com linhas formadas por esculturação em cadeia.....**ANAIDINAE Nikolajev, 1996**

4'. Élitro sem estrias definidas ou com estrias formadas por linhas de pontuações.....**HYBOSORINAE Erichson, 1847**

#### **Chave para os gêneros de Liparochrinae Ocampo, 2006**

1. Cabeça com ângulo delimitando a gena; clipeo não expandido. Indonésia, Papua Nova Guiné, Austrália e Nova Caledônia. ....**Liparochrus Erichson, 1848**

1'. Cabeça sem ângulo delimitando a gena; clipeo projetado para a frente com margem anterior sinuosa. Austrália. ....**Antiochrus Sharp, 1873**

#### **Chave para os gêneros de Pachyplectrinae Ocampo, 2006**

1. Cabeça sem carenas transversais; olho não visível dorsalmente.....2

1'. Cabeça com carenas transversais; olho distintamente visível dorsalmente. Brasil, Paraguai e Argentina. ....**Borrochrus Allsopp 1979**

2(1). Pronoto com esculturação, disco elitral com cerdas. Brasil, Bolívia e Argentina.....**Daimothoracodes Petrovitz, 1970**

2'. Pronoto sem esculturação, disco elitral glabro. Estados Unidos. ....**Pachyplectrus LeConte, 1874**

## Chave para gêneros de Hybosorinae Erichson, 1845

1. Mandíbula com margem externa angulada. ....2
- 1'. Mandíbula com margem externa arredondada. ....3
- 2(1). Margem do labro inteiramente lisa. China, Índia, Myanmar, Laos, Tailândia, Vietnã, Filipinas, Malásia e Indonésia. ....***Phaeochroops Candèze, 1876***
- 2'. Margem do labro serreada na metade proximal. China. ....  
.....***Celaenochrous Kuijten, 1984***
- 3(1). Clava antenal alongada, maior que o funículo antenal. ....4
- 3'. Clava antenal arredondada, menor ou igual ao funículo antenal. ....6
- 4(3). Élitro com cerdas pequenas na margem, menos que duas vezes maiores que a distância entre as inserções das cerdas, pronoto com regiões laterais achatadas. ....5
- 4' Élitro com cerdas grandes na margem, mais que duas vezes maiores que a distância entre as inserções das cerdas, pronoto uniformemente convexo. República Dominicana, Cuba, Brasil, Paraguai e Argentina. ....***Apalonychus Westwood, 1845***
- 5(4). Élitro com estria sutural e marginal inteiramente evidentes. Tanzânia, Botsuana e África do Sul. ....***Araeotanypus Waterhause, 1875***
- 5' Élitro com estria sutural e marginal presentes, mas evidente apenas no quarto distal. Paquistão, Índia, Bangladesh, Namíbia e Botsuana....***Phaeocroides Péringuey, 1908***
- 6(3). Labro com margem externa fortemente denteada. ....7
- 6'. Labro com margem externa lisa. ....8
- 7(6). Pronoto com margem lateralserreada e com pontuações densas na superfície dorsal.. Quênia e Tanzânia. ....***Hybosoroides Benderitter, 1914***
- 7'. Pronoto com margem laterallisa e com pontuações esparsas na superfície dorsal. Cosmopolita.....***Hybosorus MacLeay, 1819***
- 8(6). Pronoto com margem lateral serreada. ....9
- 8'. Pronoto com margem lateral lisa. ....15

9(8). Pronoto e élitro com superfície dorsal sem cerdas. ....	10
9' Pronoto e élitro com superfície dorsal com cerdas grandes e eretas. ....	12
10(9). Clípeo não encobrindo o labro nem a mandíbula. ....	11
10'. Clípeo encobrindo o labro e a mandíbula. Rússia, Azerbaijão, Iran, Marrocos, Argélia, Tunísia, Líbia, Egito e Israel. ....	<b>Brenskea Reitter, 1891</b>
11(10). Mandíbula sem dente mediodorsal. Malásia e Indonésia.....	.....
.....	<b>Phaeochridius Lansberge, 1887</b>
11'. Mandíbula com dente mediodorsal. Brasil. ....	.....
.....	<b>Taisia Frolov, Ocampo, Akhmetova et Vaz-de-Mello, 2017</b>
12(9). Olho visível dorsalmente. ....	13
12'. Olho não visível dorsalmente. Vietnã. ....	<b>Mimocoelodes Pic, 1930</b>
13(12). Sutura entre o clípeo e labro claramente ou dificilmente visível; quando dificilmente visível, a mandíbula apresenta dente mediodorsal, canthus estendendo-se no máximo até a metade do olho em vista dorsal. ....	14
13'. Sutura entre o clípeo e labro dificilmente ou não visível, mandíbula sem dente médio dorsal, canthus estendendo-se para além do final do olho em vista dorsal. Malásia. ....	<b>Microphaeolodes Kuijten, 1985</b>
14(13). Primeiro artícolo do protarso sem dentículo ventro-apical. Indonésia.....	.....
.....	<b>Pantolasius Lansberge, 1887</b>
14'. Primeiro artícolo do protarso com dentículo ventro-apical. Vietnã e Malásia.....	.....
.....	<b>Microphaeochroops Pic, 1930</b>
15(8). Élitro com cerdas evidentes na margem externa. ....	16
15'. Élitro com cerdas ausentes ou curtas na margem externa; quando presentes são, geralmente, restritas à metade basal. ....	21
16(15). Lateral do pronoto sem projeções achatadas. ....	17

16'. Lateral do pronoto com projeções achatadas. Cosmopolita. ....	
.....	<b><i>Phaeochorus</i> Castelnau, 1840</b>
17(16). Mandíbula com dente mediodorsal .....	18
17'. Mandíbula sem dente mediodorsal .....	20
18(17). Pronoto sub-retangular, com margens laterais e ângulos posteriores retos.....	19
18'. Pronoto subtrapezoidal, com margens laterais e ângulos posteriores arredodados. Panamá. ....	<b><i>Aporolais</i> Bates, 1887</b>
19(18). Élitro com margem externa denteada. Guatemala, Colômbia, Equador e Guiana Francesa. ....	<b><i>Dicraeodon</i> Erichson, 1847</b>
19'. Élitro com Margem externa suave. Brasil. ....	<b><i>Hybosorinae</i> gen. nov.</b>
20(17). Mandíbula com região dorsal escavada. Madagascar.....	
.....	<b><i>Kuijtenous</i> Paulian, 1881</b>
20'. Mandíbula com região dorsal não escavada. Argentina e Uruguai. ....	
.....	<b><i>Metachaetodus</i> Preudhomme de Borre, 1886</b>
21(15). Fronte não encobrimdo o labro nem a mandíbula. ....	22
21'. Fronte encobrimdo o labro e a mandíbula. Tailândia e Vietnã. ....	
.....	<b><i>Hypseloderus</i> Fairmaire, 1893</b>
22(21). Pronoto com pontuações evidentes, clípeo quatro vezes mais largo que longo. Turquia e Síria. ....	<b><i>Seleucosorus</i> Kuijten, 1983</b>
22'. Pronoto sem pontuações ou quase imperceptíveis, clípeo tão largo quanto longo ou no máximo duas vezes mais largo que longo. Nicarágua, Costa Rica, Panamá, São Vicente e Granadinas, Trinidad e Tobago, Colômbia, Venezuela, Guiana Francesa, Brasil, Equador, Peru, Bolívia, Paraguai e Argentina. ....	<b><i>Coilodes</i> Westwood, 1846</b>

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Hybosoridae era composta por 86 gêneros pertencentes a seis subfamílias e quatro alocados em “*incertae sedis*”. Entre os 77 gêneros vivos, 75 pertencem a cinco subfamílias e dois estavam alocados em “*incertae sedis*” (*Borrochrus* e *Daimothoracodes*). Alguns estudos focados em Anaidinae e Ceratocanthinae já apresentaram hipóteses de relacionamentos para a família, contudo, até o momento, não havia sido proposta nenhuma hipótese de relacionamento baseado em caracteres morfológicos que amostrasse satisfatoriamente toda a família, incluindo os dois gêneros “*incertae sedis*” (agora em Pachyplectrinae), principalmente, no que diz respeito a Hybosorinae, segunda maior subfamília de Hybosoridae.

Foi realizada, portanto, uma análise filogenética baseada em 99 caracteres morfológicos (95 informativos) com 61 taxa terminais, aumentando significativamente a amostragem de Hybosorinae (31 terminais) e incluindo *Borrochrus* e *Daimothoracodes*, além de *Orubesa* e *Thinorycter* (gêneros de Scarabaeidae sugeridos como pertencentes a Hybosoridae) para testar de maneira mais completa os relacionamentos da família.

As hipóteses do presente trabalho corroboram a monofilia de Hybosoridae e recuperam uma topologia atualizada para as subfamílias. Na análise com pesagem implícita aqui discutida, Ceratocanthinae aparece como grupo irmão dos demais Hybosoridae, Anaidinae como grupo irmão de Liparochrinae e Pachyplectrinae como grupo irmão de Hybosorinae, configurando a seguinte topologia: Ceratocanthinae + (Anaidinae + Liparochrinae) + (Pachyplectrinae + Hybosorinae).

Pachyplectrinae, menor subfamília de Hybosoridae, era composta apenas por dois gêneros (*Brenskea* e *Pachyplectrus*) e três espécies. A hipótese atual alocou os dois gêneros “*incertae sedis*” nessa subfamília e recuperou o relacionamento de *Brenskea* mais próximo de Hybosorinae do que de *Pachyplectrus*. Dessa maneira, Pachyplectrinae passa a ser composta por três gêneros (*Borrochrus*, *Daimothoracodes* e *Pachyplectrus*) e sete espécies.

Hybosorinae teve 18 de seus 22 gêneros vivos testados. É monofilético com inclusão de *Brenskea coronata*, que apareceu como grupo irmão de *Kuijtenous*. Nos relacionamentos internos, observou-se que os agrupamentos não seguiram as divisões biogeográficas atuais.

*Hapalonychoides* (gênero monoespecífico) é sinonimizado com *Apalonychus*, visto que ambas as análises o posicionaram como gênero apical dentro do clado, tornando, portanto, *Apalonychus* parafilético. Algo semelhante ocorreu na análise de pesagem igual no relacionamento de *Hybosorus* e *Hybosoroides*, no qual *Hybosoroides* (gênero monoespecífico) apareceu como um grupo apical de *Hybosorus*. No entanto, na análise de pesagem implícita, os dois gêneros apareceram como grupos irmãos.

Em relação aos outros quatro gêneros vivos (*Celaenochrous*, *Microphaeolodes*, *Pantolasius* e *Phaeocroides*), um posicionamento foi sugerido baseado em imagens e descrições desses gêneros em comparação com os caracteres que sustentam os clados, mas a confirmação desse posicionamento necessita ainda ser testada filogeneticamente.

A monofilia das subfamílias Anaidinae, Ceratocanthinae e Liparochrinae também foi corroborada, com pequenas mudanças nos agrupamentos internos. Os gêneros *Thinorycter* e *Orubesa* como não pertencentes a Hybosoridae, estando *Orubesa* mais relacionada a Ochodaeidae e *Thinorycter* mais relacionada a Glaphyridae.

Por fim, foram confeccionadas chaves de identificação para as subfamílias de Hybosoridae e para os gêneros das subfamílias que não possuíam chave (Liparochrinae, Pachyplectrinae e Hybosorinae).

## REFERÊNCIAS

- Ahrens, D., Schwarzer, J., & Vogler, A. P. (2014) The evolution of scarab beetles tracks the sequential rise of angiosperms and mammals. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281, 1-10.
- Allsopp, P. G. (1984) Checklist of the Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 38 (2), 105-117.
- Arrow, G. J. (1909) On the characters and relationships of the less know groups of lamellicorn Coleoptera, with description of a new species of Hybosorinae, etc. *Transactions of the Entomological Society of London*, 2, 479-507.
- Arrow, G. J. (1911a) LXXII.—Upon the Dynamopinæ, a new subfamily of Lamellicorn beetles. *Journal of Natural History*, 7(42), 610-612.
- Arrow, G. J. (1911b) XLVIII.—On lamellicorn beetles belonging to the subfamilies Ochodaeinae, Orphninae, Hybosorinae, and Troginae. *Journal of Natural History*, 7(40), 390-397.
- Arrow, G. J. (1925) XXXV.—Notes on the Coleopterous families Hybosoridae and Trogidae. *Journal of Natural History*, 15(86), 328-331.
- Bai, M., Zhang, W., Ren, D., Shih, C., & Yang, X. (2015) *Hybosorus ocampoi*: the first hybosorid from the Cretaceous Myanmar amber (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Organisms Diversity & Evolution*, 16(1), 233-240.
- Ballerio, A. & Grebennikov, V. V. (2016) Rolling into a ball: phylogeny of the Ceratocanthinae (Coleoptera: Hybosoridae) inferred from adult morphology and origin of a unique body enrollment coaptation in terrestrial arthropods. *Arthropod Systematics e Phylogeny*, 74(1), 23-52.
- Bates, H. W. (1887) Insecta. Coleoptera. Vol. II. part 2. Pectinicornia and Lamellicornia. *Biologia Centrali Americana*, 432p.

- Benderitter, E. (1914) Scarabaeidae Ochodaeinae, Orphninae et Hybosorinae. *Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale, Insectes Coléoptères*, 5, 197-206.
- Boheman, K. H. (1857) *Insecta Caffaria Annis 1838-1845 a JA Walberg Collecta Parte II. ex officina norstedtiana*, 395p.
- Bremer, K. R. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10(3), 295-304.
- Browne, J., & Scholtz, C. H. (1999) A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 24(1), 51-84.
- Casari, A. S. & Ide S. (2012) Coleoptera Linnaeus 1758. In: *Insetos do Brasil*. Rafael J. A., Melo G. A. R., de Carvalho C. J. B., Casari S. A., Constantino R. (Eds.). *Holos Editora*. 796p.
- Erichson, W. F. (1847) *Conspectus insectorum coleopterorum quae in Republica Peruana observata sunt. Archiv für Natugeschichte*, 13, 67-185.
- Fairmaire, L. (1893) Coléoptère du Haut Tonkin. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 37, 303-325.
- Fitch, W. M. (1971) Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Biology*, 20(4), 406-416.
- Frolov, A. V., Ocampo, F. C., Akhmetova, L. A., & Vaz-de-Mello, F. (2017) A new genus and species of the termitophilous Neotropical Hybosorinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Hybosoridae) associated with *Cornitermes* (Isoptera: Termitidae) in the Cerrado ecoregion in Brazil. *Journal of Natural History*, 51(29-30), 1759-1765.

- Germar, E. F. (1843) Ueber die Gruppe der kugelförmigen Trogiden. *Zeitschrift für die Entomologie*, 4, 109-148.
- Goloboff, P. A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9(1), 83-91.
- Goloboff, P. A., & Farris, J. S. (2001) Methods for quick consensus estimation. *Cladistics*, 17(1), S26-S34.
- Goloboff, P. A., Carpenter, J. M., Arias, J. S., & Esquivel, D. R. M. (2008b) Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, 24(5), 758-773.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008a) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774-786.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M. N. J., & Szumik, C. A. (2003) Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics*, 19(4), 324-332.
- Grebennikov, V. V., Ballerio, A., Ocampo, F. C., & Scholtz, C. H. (2004) Larvae of Ceratocanthidae and Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea): study of morphology, phylogenetic analysis and evidence of paraphyly of Hybosoridae. *Systematic Entomology*, 29(4), 524-543.
- Harold, E. (1880) Descriptions of three new species of Coprophagous Lamellicorn Coleoptera from Sumatra. *Notes from the Leyden Museum*, 2(3), 193-196.
- Harold, E. F. (1874) Zur Kenntnis der kugelförmigen Trogiden *Coleopterologischen Hefte*, 12, 26-51.
- Harold, E. V. (1871) Verzeichniss der von Dr. Beccari in Bogos gesammelten coprophagen Lamellicornien. *Col. Hefte*, 8, 1-28.

- Horn, G. H. (1870) Description of the species of *Aphodius* and *Dialytes* of the United States. *Transactions of the American Entomological Society (1867-1877)*, 3, 110-297.
- Howden, H. F., & Gill, B. D. (2000) Tribes of New World *Ceratocanthinae*, with keys to genera and descriptions of new species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Sociobiology*, 35, 281-329.
- Illiger, J. C. W. (1800) Olivier's Entomologie oder Naturgeschichte der Insekten mit ihren Gattungs-und ArtMerkmalen, ihrer Beschreibung und Synonymie. Käfer. Uebersetzt und mit Zusätzen und Anmerkungen durchgängig begleitet. Erster Theil. K. Reichard, Braunschweig, 1, 309.
- Jameson, M. L. (2002) Hybosoridae. In: Arnett RH, Thomas MC. (Eds.). American Beetles. Volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea. CRC Press: 861 p.
- Klug, J. C. F. (1855) Diagnosen neuer Coleoptera aus Mossambique. *Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königlichen Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 643-660.
- Král, D., & Hájek, J. (2014) A new *Callosides* species from Ecuador with uniquely built membranous mandibles (Coleoptera: Hybosoridae: Anaidinae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 54(1), 237-242.
- Kuijten, P. J. (1978) Revision of the Indo-Australian species of the genus *Phaeochrous* Castelnau, 1840 (Coleoptera: Scarabaeidae, Hybosorinae), with notes on the African species. *Zoologische Verhandelingen*, 165, 1-42
- Kuijten, P. J. (1981a) Revision of the genus *Phaeochroops* Candèze (Coleoptera: Scarabaeidae, Hybosorinae). *Zoologische Verhandelingen*, 183(1), 3-76.

- Kuijten, P. J. (1981b) The species of *Phaeochrous* (Coleoptera, Scarabaeidae) of Sri Lanka. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series c-biological and medical sciences*, 84(1), 45-48.
- Kuijten, P. J. (1983). *Revision of the genus Hybosorus MacLeay (Coleoptera: Scarabaeidae, Hybosorinae)*. Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, 1-50.
- Kuijten, P. J. (1984) Some new taxa of Asian Hybosorinae and notes on further studies (Coleoptera, Scarabaeidae). *Proceedings-Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Series C: Biological and medical sciences*. 87(1), 43-49.
- Kuijten, P. J. (1985) Revision of some Hybosorine genera from the Indo-Malayan subregion: *Microphaeochroops*, *Microphaeolodes*, *Mimocoelodes*, *Pantolasius* and *Phaeochridius* (Coleoptera: Scarabaeidae: Hybosorinae). *Rijksmuseum van Natuurlijke Historie*, 222, 1-39
- Kuijten, P. J. (1986). Revision of the African and Madagascan species of *Phaeochrous* Castelnau, 1840 (Coleoptera, Scarabaeidae, Hybosorinae). *Koninklijk Museum Midden Afrika Tervuren*, 249, 1-50.
- Castelnau [Laporte, F. D.] (1840). Histoire naturelle des animaux articulés. Volume 2. *Dumenil, Paris*, 38, 363p.
- Lawrence, J. F. & Newton, A. F. (1995) Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family group names) [pp. 779–1006]. In: *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. J. Pakaluk and S. A. Slipinski (eds.). Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, Poland.
- Lawrence, J. F., Ślipinski, A., Seago, A. E., Thayer, M. K., Newton, A. F., & Marvaldi, A. E. (2011) Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. In *Annales Zoologici Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences*, 61(1), 1-217.

- LeConte, J. L. (1874) Descriptions of new Coleoptera chiefly from the Pacific slope of North America. *Transactions of the American Entomological Society (1867-1877)*, 5, 43-72.
- Li, S., Lu, Y., Wang, B., Li, J., Yang, X., & Bai, M. (2018) † Electrorubresopsinae, a new subfamily from Cretaceous Burmese amber, as the possible sister group of Dynamopodinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Systematic Palaeontology*, 1-9.
- Lu, Y., Nie, R., Shih, C., Ren, D., Yang, X., & Bai, M. (2018) New Scarabaeoidea (Coleoptera) from the Lower Cretaceous Yixian Formation, western Liaoning Province, China: Elucidating the systematics of Mesozoic Hybosoridae. *Cretaceous Research*, 86, 53-59.
- Macleay, W. S. (1819) *Horae entomologicae: or, Essays on the annulose animals*. S. Bagster. 1(1), 524p.
- Mannerheim, K. G. (1829) Description de quarante nouvelles espèces de scarabéides du Brésil: avec figures. *Mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou*, 7, 29-80.
- Martínez, A (1967) Scarabaeoidea neotropica xii. algunos acanthocerinae nuevos o poco conocidos III (Coleopt.). *neotropical*, 13, 4-6.
- Martínez, A (1997) Notas sobre Hybosorinae sudamericana(Coleoptera: Scarabaeidae). *II. Elytron*, 8, 223-239.
- Masumoto, K., Kon, M. & Ochi, T. (2013) A second new species of the genus *Hypseloderus* (Coleoptera, Hybosoridae) from northwestern Thailand. *Kogane, Tokyo*, 14, 123-127.

- Mckenna, D. D., Wild, A. L., Kanda, K., Bellamy, C. L., Beutel, R. G., Caterino, M. S., Farnum, C. W., Hawks, D. C., Ivie, M., Jameson, M. L., Leschen, R. A. B., Marvaldi, A. E., Mchugh, J. V., Newton, A. F., Robertson, J. A., Thayer, M. K., Whiting, M. F. Lawrence, J. F., Slipinski, A. Maddison, D. R. & Farrell, B. D. (2015) The beetle tree of life reveals that Coleoptera survived end-Permian mass extinction to diversify during the Cretaceous terrestrial revolution. *Systematic Entomology*, 40(4), 835-880.
- Mirande, M. J. (2009) Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, 25(6), 574-613.
- Nikolajev, G. V. (1999) New data on the systematics of the scarab beetles of the subfamily Hybosorinae (Coleoptera, Scarabaeidae): the establishment of the new tribe comprising four monotypic South American genera, and description of some new taxa from the Lower Cretaceous of Transbaikalia. *Tethys Entomological Research*, 173-182.
- Nikolajev, G. V. (2007) Novoe podsemeystvo plastinchatousih zhukov semeystva Hybosoridae (Coleoptera, Scarabaeoidea) iz Mezozoya Azii. *Izvestiya Natsionalnoi Akademii Nauk Respubliki Kazakhstan Seriya Biologicheskaya i Meditsinskaya*, 8(260), 47-48.
- Nikolajev, G. V. (2010a) A new genus of the subfamily Anaidinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Hybosoridae) from the Mesozoic of Transbaikalia. *Paleontological Journal*, 44(2), 192-194.
- Nikolajev, G. V. (2010b) On the Mesozoic taxa of scarabaeoid beetles of the Family Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Paleontological Journal*, 44(6), 649-653.
- Nixon, K. C. (2002) WinClada ver. 1.00. 08. *Published by the author, Ithaca, NY*.
- Ocampo, F. C. & Ballerio, A. (2006) Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the of the NewWorld subfamily

Anaidinae (Coleoptera: Scarabaeoidea). 4. Catalog of the subfamilies Anaidinae, Ceratocanthinae, Hybosorinae, Liparochrinae, and Pachyplectrinae (Hybosoridae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 19, 178–209.

Ocampo, F. C. & Hawks, D. C. (2006) Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae 2. Molecular Phylogenetics and Systematic Placement of the Hybosoridae. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 19, 13-177.

Ocampo, F. C. (2003) A new genus and two new species of Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea) from Costa Rica, Panama, and Colombia. *The Canadian Entomologist*, 135(1), 41-52.

Ocampo, F. C. (2006a) Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae 1. Introduction to the Scarab Family Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 19, 13-177.

Ocampo, F. C. (2006b) Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae 3. Phylogenetic analysis of the subfamily Anaidinae. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 19,13-177.

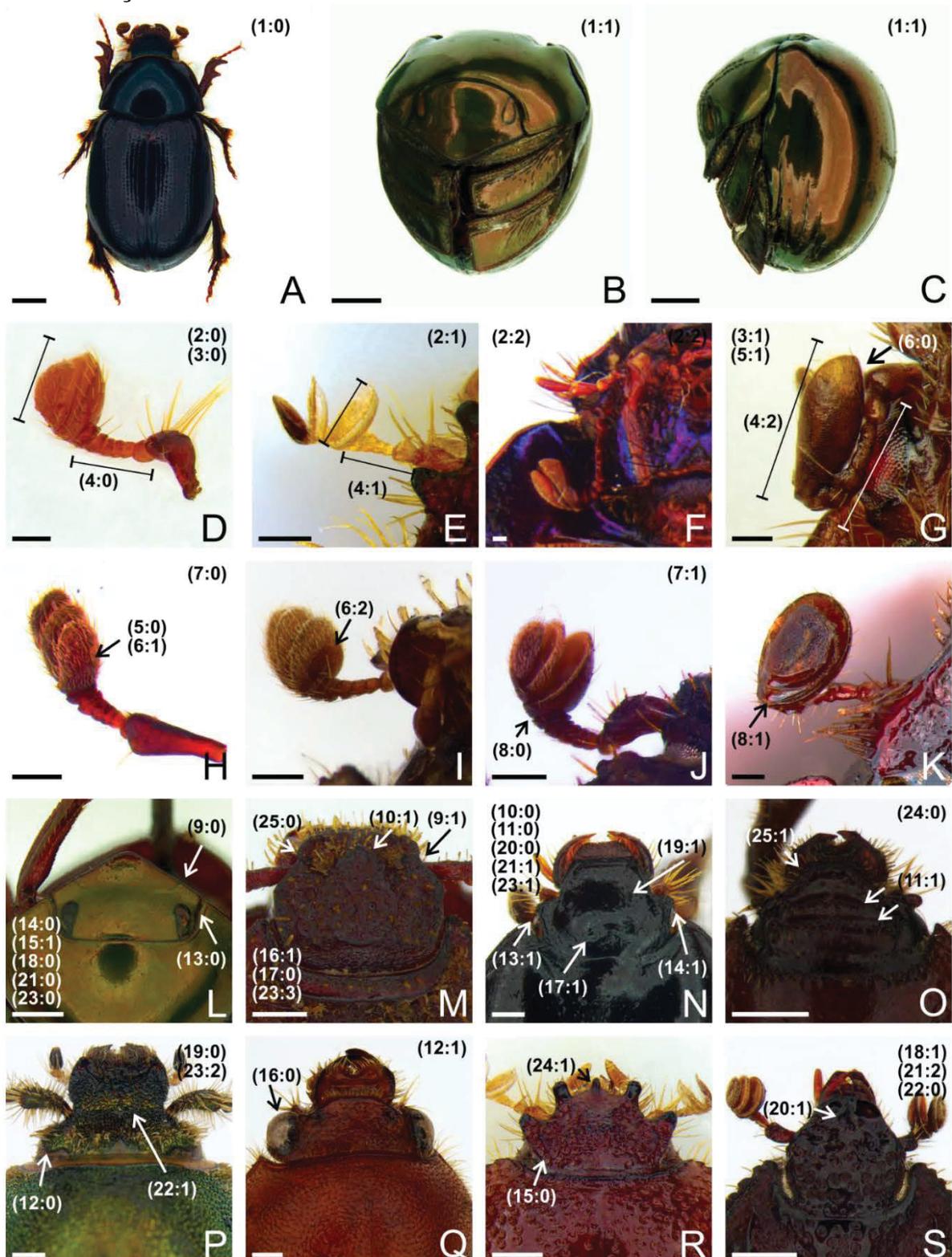
Ocampo, F. C. (2010) A new species of the South American genus *Metachaetodus* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Hybosoridae: Hybosorinae). *Revista de la Sociedad Entomológica*, 69, 201-207.

Ocampo, F. C. (2010) The Central American genus *Aporolaus*, new status and taxonomic revision (Coleoptera: Scarabaeoidea: Hybosoridae: Hybosorinae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(3), 701-704.

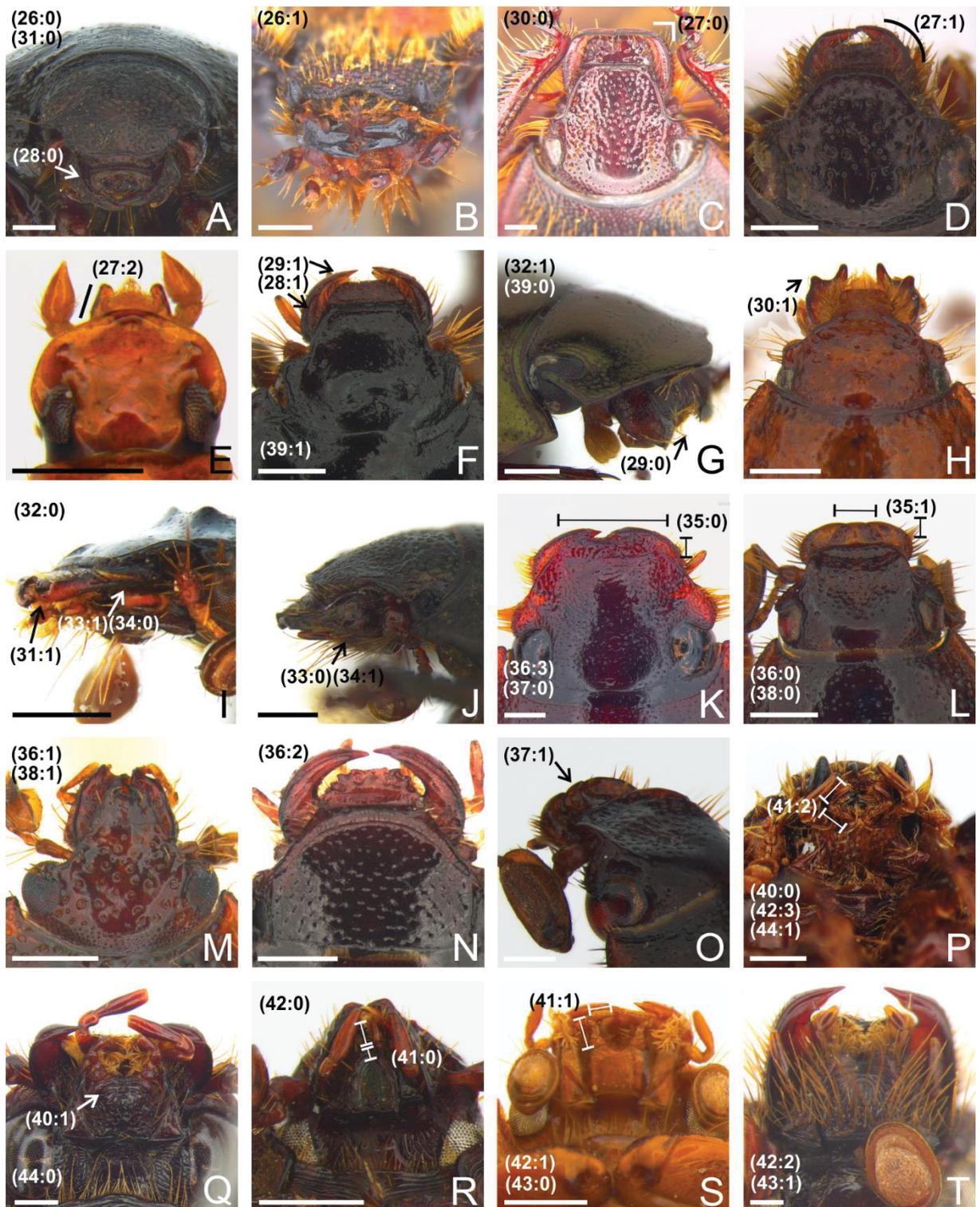
- Paulian, R. (1981) Insectes Coléoptères Trogidae et Hybosoridae. *Faune de Madagascar*, 56, 1-29.
- Petrovitz, R. (1967) Neue Acanthocerinae, hybosorinae und ochodaeinae (scarab., Col.). *Ibid.*, 18, 425-431.
- Petrovitz, R. (1968) Bekannte und unbekannte Scarabaeidae (Hybosorinae, Troginae, Orphninae, Dynamopinae, Geotrulinae, Aegialiinae). *Munich Mus G Frey Entomol Arb.*, 179-187.
- Petrovitz, R. (1970) Neue neotropische Aphodiinae und Hybosorinae. *Entomologische Arbeiten aus dem Museum Georg Frey*, 21, 225-243.
- Petrovitz, R. (1973) Neue Aphodiinae, Hybosorinae und Acanthocerinae aus der Neotropischen Region. *Studia entomologica*, 16, 141-202.
- Pic, M. (1930) Coléoptères nouveaux de la République Argentine. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 55, 175-179.
- Preudhomme De Borre, A. P. (1886) Liste des lamellicornes laparostictiques recueillis par Feu Camille van Volxem pendant son voyage au Brésil et à la Plata en 1872, suivie de la description de dix huit espèces nouvelles et un genre nouveau. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 30, 103-120.
- Reiche, L. J. (1853) Note sur l'Hybosorus arator Auctorum, et sur le Trox granulatus, F., et description d'une nouvelle espèce. *Annales de la Société entomologique de France*, 3, 87-90.
- Reitter, E. (1891) Ueber die mit Mendidius Er. verwandten Gattungen. *Wien. Entomol. Ztg.*, 10, 253-255.
- Reitter, E. (1895) Zwölfter Beitrag zur Coleopteren-Fauna des russischen Reiches. *Wien. Entomol. Ztg.*, 14, 149-162.

- Schmidt, A. (1913) Coleoptera Lamellicornia Fam. Scarabaeidae Subfam. Aegialiinae, Chironinae, Dlnamopinae, Hybosorinae, Idiostominae, Ochodaeinae, Orphninae. *Genera Insectorum*, 150,1-87.
- Semenov-Tian-Shanskij, A., & Reichardt, A. (1925) De novo peculiari Aphodiinorum genere, tribum propriam formante (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revue Russe d'Entomologie*, 19, 83-88.
- Sharp, D. (1873) Description de nouveaux genres et de nouvelle espèces de Coléoptères Lamellicornes. *Revue et Magazine de Zoologie. Paris*, 3(1), 262-273.
- Smith, A. B., Hawks, D. C., & Heraty, J. M. (2006) An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analyses. *The Coleopterists Bulletin*, 60, 35-46.
- Westwood, J. O. (1846). XXVI. On the Lamellicorn Beetles which possess exerted Mandibles and Labrum, and 10-jointed Antennae. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 155-180.
- Westwood, J. O. (1852) On the lamellicorn beetles which possess exerted mandibles and labrum, and 10-jointed antennae. Being a supplement to a memoir published in the fourth volume of the Transactions of the Entomological Society. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 2, 59-74.
- Zhang, S. Q., Che, L. H., Li, Y., Pang, H., Ślipiński, A., & Zhang, P. (2018) Evolutionary history of Coleoptera revealed by extensive sampling of genes and species. *Nature communications*, 9(1), 205.

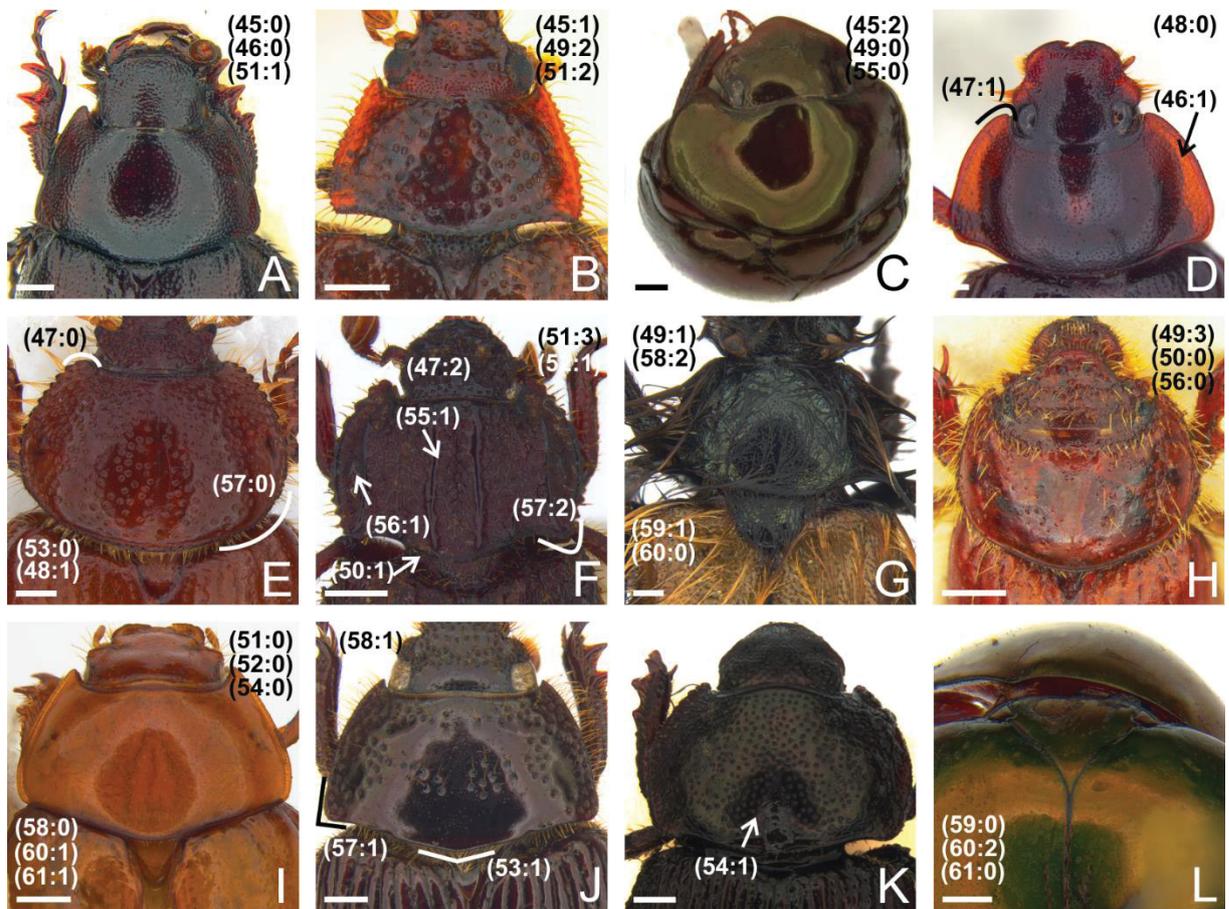
## ILUSTRAÇÕES



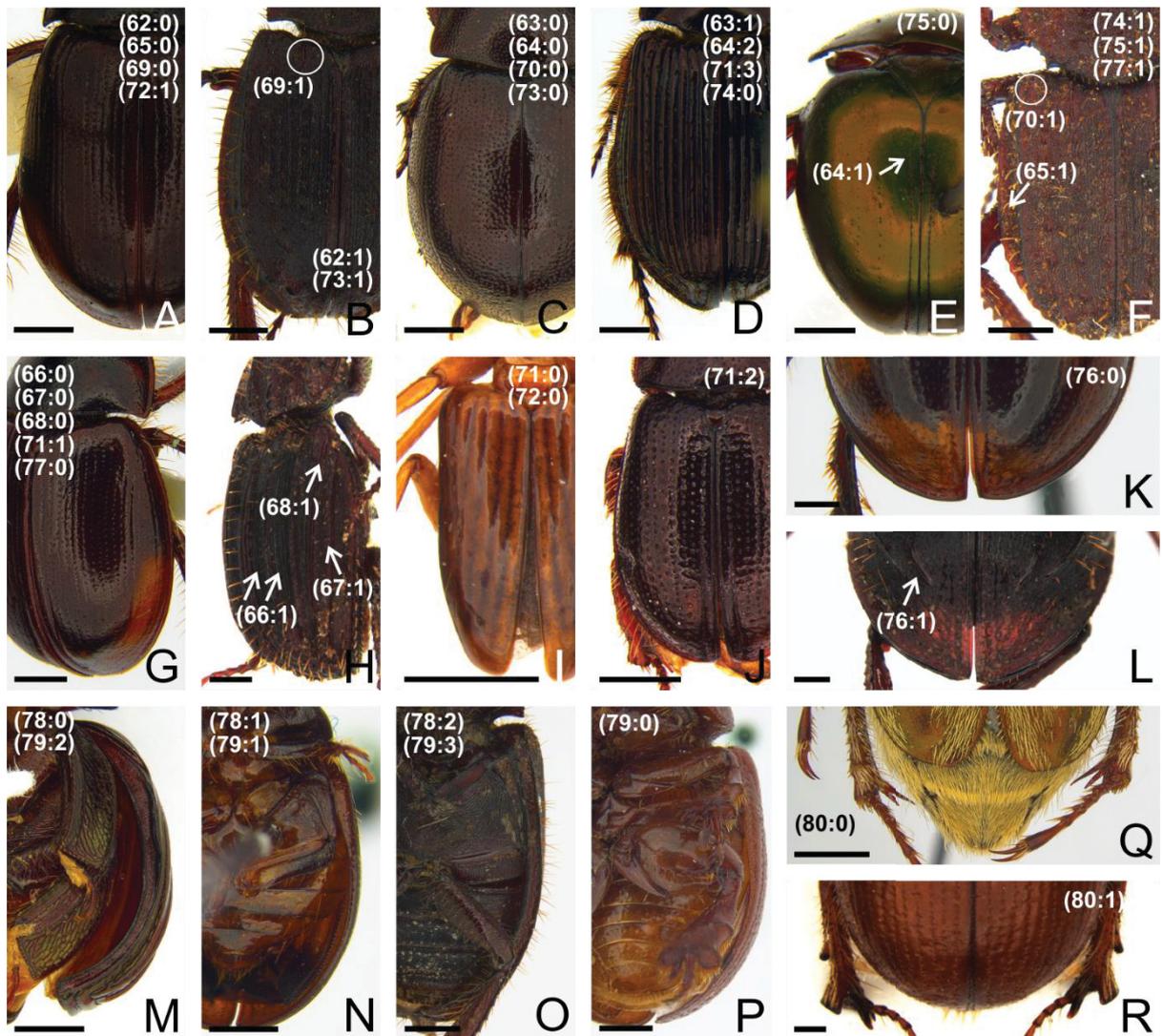
**Figura 1.** Corpo (A-C), Antena esquerda em vista dorsal (D-K) e Cabeça em vista dorsal (L-S). *Hybosorus illigeri*, vista dorsal (A); *Ceratocanthus basilicus*, vista ventral (B) e vista lateral (C); *Chaetodus exaratus* (D); *Brenskea coronata* (E); *Anoplotrupes stercorosus* (F); *Apalonychus pusillus* (G); *Germarostes aphodioides* (H); *Cryptogenius fryi* (I); *Totoia splendida* (J); *Phaeochrous lobatus* (K); *Ceratocanthus basilicus* (L); *Coilodes humeralis* (N); *Cryptogenius fryi* (M); *Borrochrous mutilus* (O); *Parochodaeus campsoagnatus* (Q); *Brenskea coronata* (R); *Totoia splendida* (S); *Glaphyrus aulicus* (P). Barra de escala: A-C = 1mm; D-K = 0,2mm e L-S = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem.



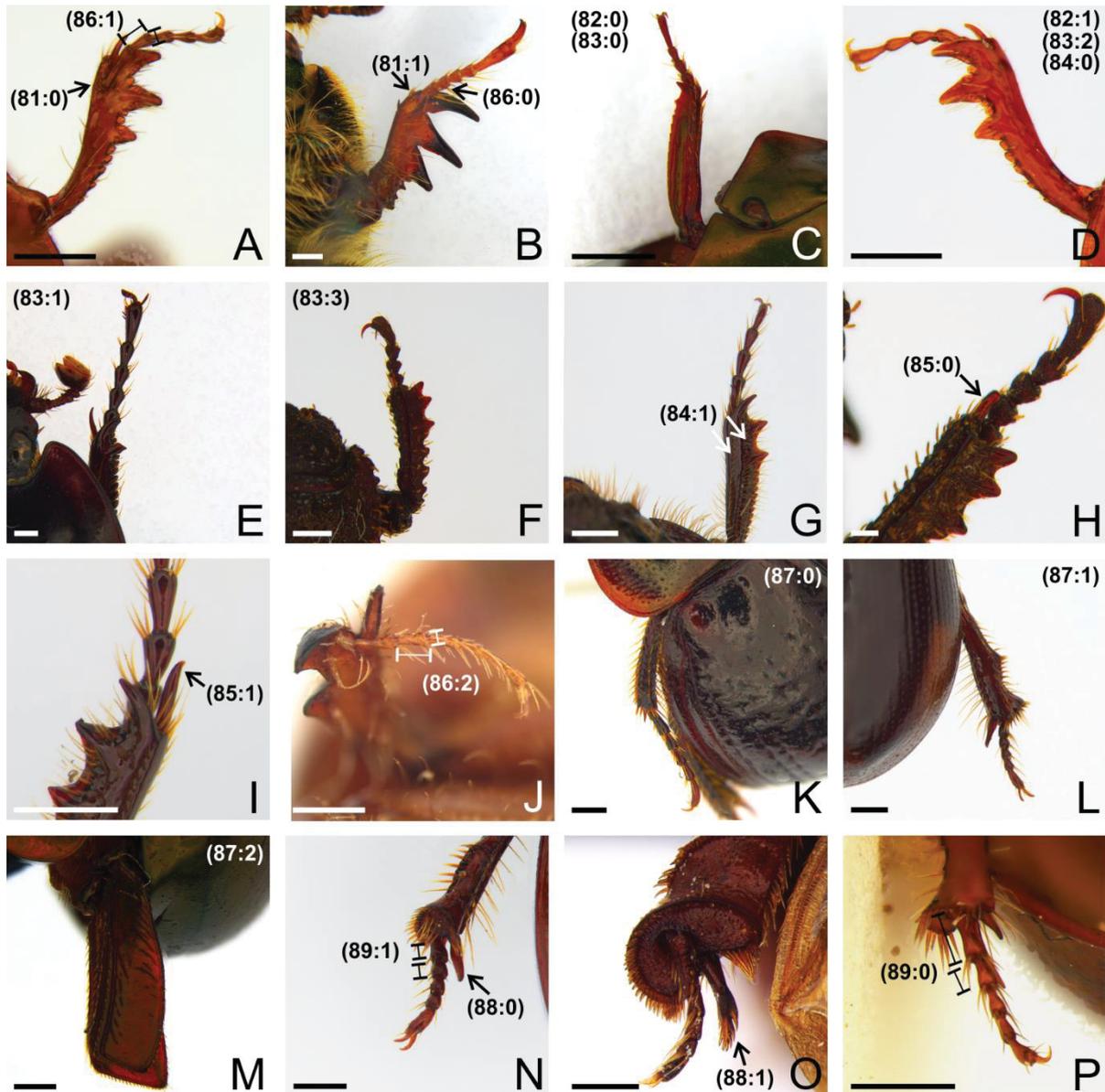
**Figura 2.** Peças bucais (A-T). *Hybochaetodus obscurus*, vista frontal (A); *Glaphyrus aulicus*, vista frontal (B); *Phaeochroops seres*, vista dorsal (C); *Chaetodus exaratus*, vista dorsal (D); *Ivieolus brooksi*, vista dorsal (E); *Coilodes humeralis*, vista dorsal (F); *Ceratocanthus aeneus*, vista anterolateral (G); *Taisia cornitermitis*, vista dorsal (H); *Coilodes humeralis*, vista anterolateral (I); *Hybochaetodus obscurus*, vista anterolateral (J); *Phaeochrous lobatos*, vista dorsal (K); *Apalonychus pusillus*, vista dorsal (L); *Microphaeochroops laetus*, vista dorsal (M); *Hybosorus illigeri*, vista dorsal (N); *Apalonychus pusillus*, vista anterolateral (O); *Orubesa* sp., vista ventral (P); *Liparochrus lugubris*, vista ventral (Q); *Totoia splendida*, vista ventral (R); *Coilodes castaneus*, vista ventral (S); *Chaetodus exaratus*, vista ventral (T). Barra de escala = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem.



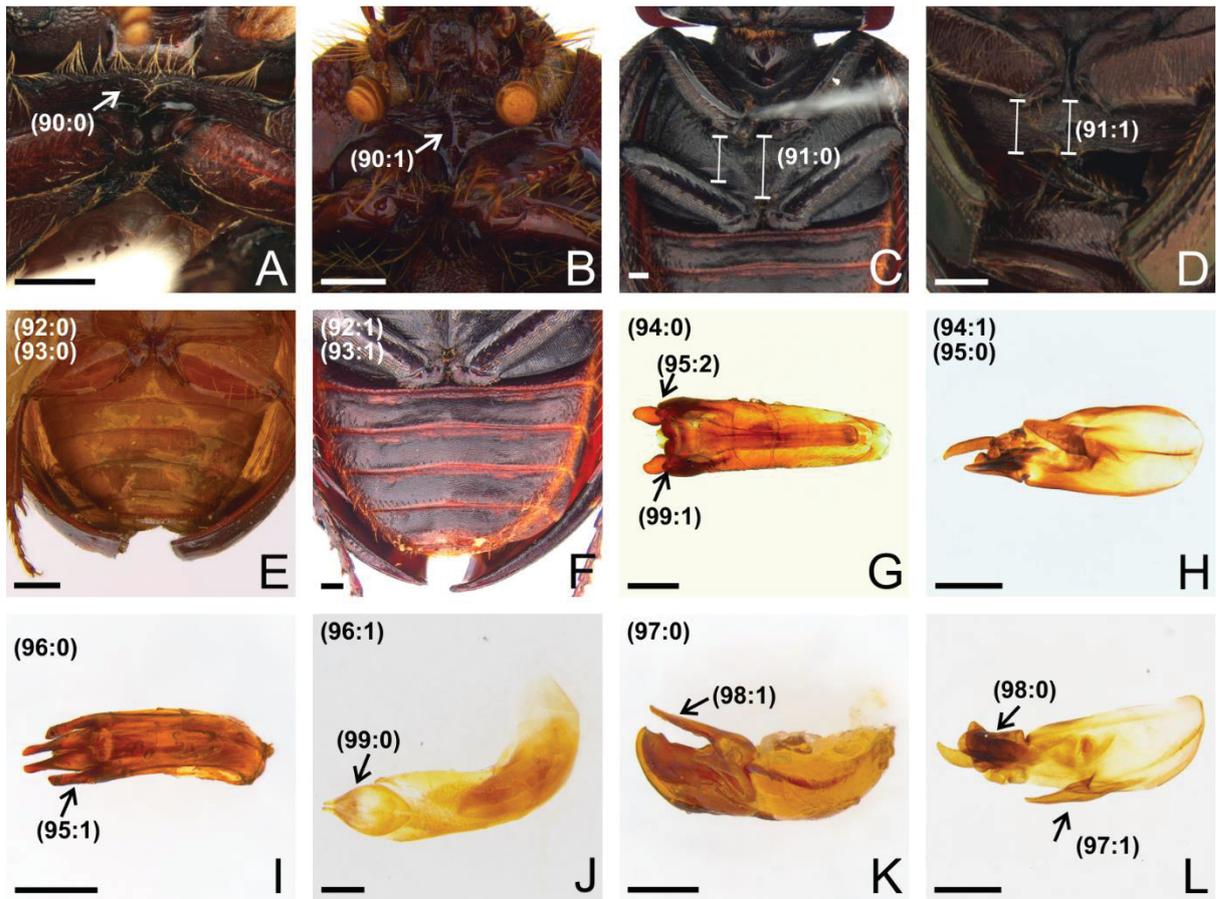
**Figura 3.** Tórax em vista dorsal (A-L). *Seleucosorus punctatissimus* (A); *Microphaeochroops laetus* (B); *Ceratocanthus aeneus* (C); *Phaeochrous lobatos* (D); *Brenskea coronata* (E); *Totoia splendida* (F); *Eulasia arctos* (G); *Borrochrus mutilus* (H); *Coilodes castaneus* (I); *Chaetodus exaratus* (J); *Hybochaetodus obscurus* (K); *Ceratocanthus aeneus* (L). Barra de escala = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem.



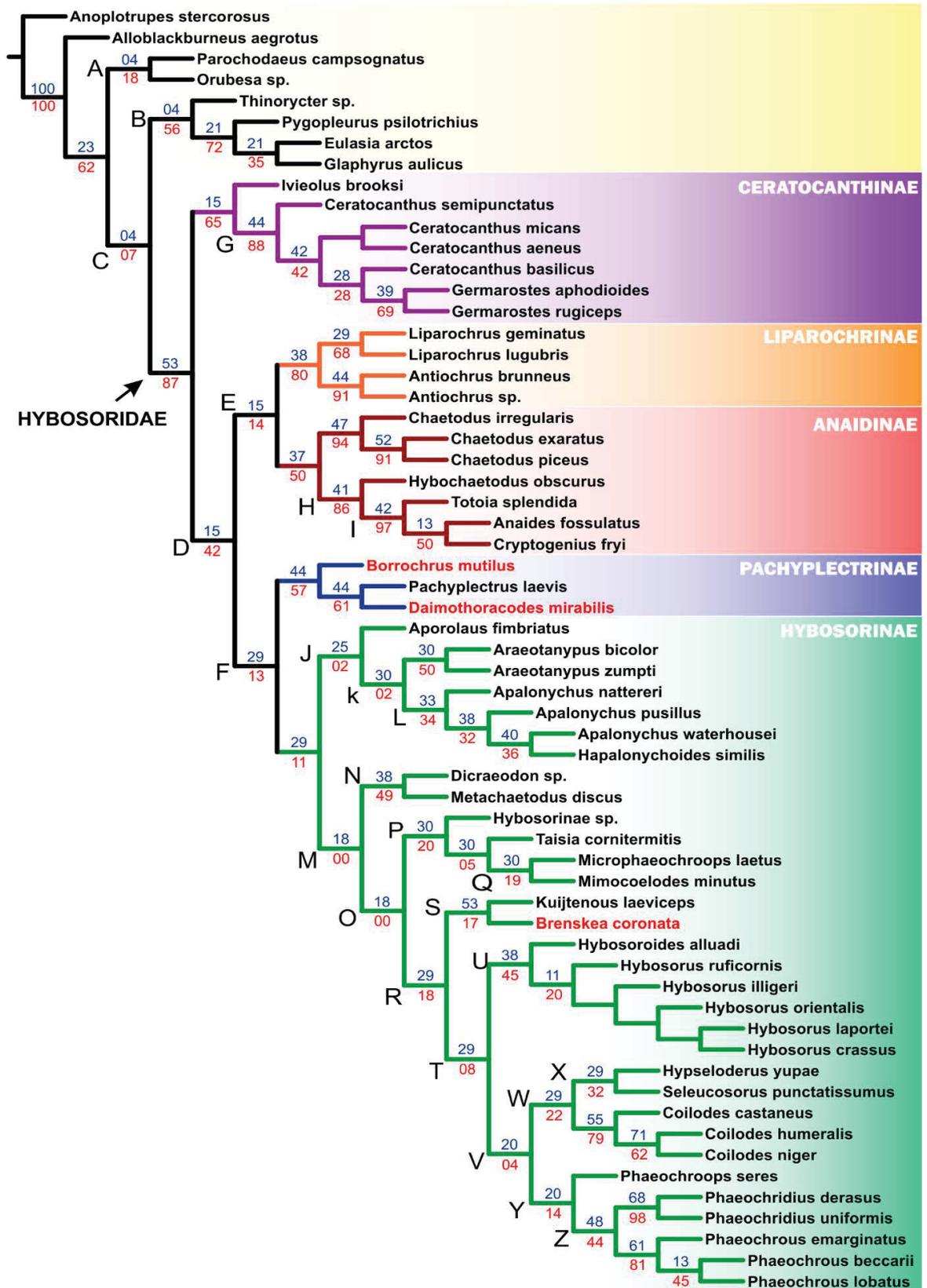
**Figura 4.** Élitros (A-R). *Hybosorus illigeri*, élitro esquerdo em vista dorsal (A); *Anaides fossulatus*, élitro esquerdo em vista dorsal (B); *Seleucosorus punctatissimus*, élitro esquerdo em vista dorsal (C); *Chaetodus exaratus*, élitro esquerdo em vista dorsal (D); *Ceratocanthus aeneus*, élitro esquerdo em vista dorsal (E); *Cryptogenius fryi*, élitro esquerdo em vista dorsal (F); *Hybosorus illigeri*, élitro direito em vista dorsolateral (G); *Totoia splendida*, élitro direito em vista lateral (H); *Ivieolus brooksi*, élitro esquerdo em vista dorsal (I); *Apalonychus pusillus*, élitro esquerdo em vista dorsal (J); *Hybosorus illigeri*, ápices elitrais em vista dorsal (K); *Anaides fossulatus*, ápices elitrais em vista dorsal (L); *Ceratocanthus aeneus*, epipleura (M); *Coilodes humeralis*, epipleura (N); *Anaides fossulatus*, epipleura (O); *Orubesa* sp., epipleura (P); *Glaphyrus arctos* ápices elitrais em vista dorsal (Q); *Brenskea coronata* ápices elitrais em vista dorsal (R). Barra de escala = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem.



**Figura 5.** Pernas (A-P). *Coilodes humeralis*, properna direita em vista dorsal (A); *Glaphyrus arctos*, properna esquerda em vista ventral (B); *Ceratocanthus basilicus* properna esquerda em vista dorsal (C); *Coilodes humeralis*, properna esquerda em vista dorsal (D); *Liparochrus lugubris*, properna direita em vista dorsal (E); *Cryptogenius fryi*, properna direita em vista dorsal (F); *Chaetodus exaratus*, properna direita em vista dorsal (G); *Cryptogenius fryi*, esporão da properna direita em vista dorsal (H); *Chaetodus exaratus*, esporão da properna direita em vista dorsal (I); *Parochodaeus campsognatus*, protarso direito em vista ventral (J); *Liparochrus lugubris*, mesoperna esquerda em vista dorsal (K); *Hybosorus illigeri*, metaperna direita em vista dorsal (L); *Ceratocanthus basilicus*, mesotíbia esquerda em vista dorsal (M); *Hybosorus illigeri*, metatarso esquerdo em vista dorsal (N); *Orubesa* sp., metatarso esquerdo em vista dorsal (O); *Coilodes castaneus*, metatarso esquerdo em vista dorsal (P). Barra de escala = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem.

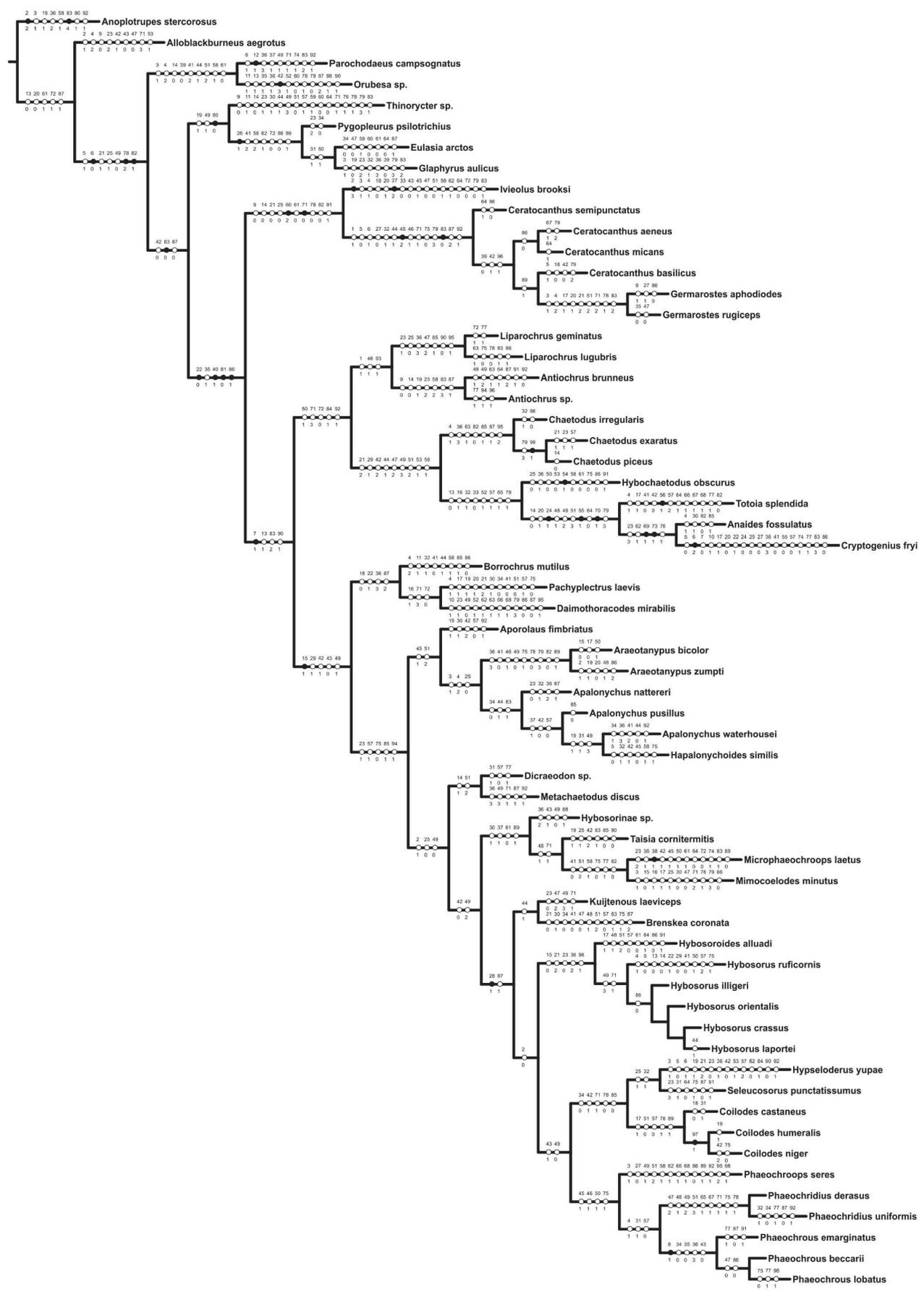


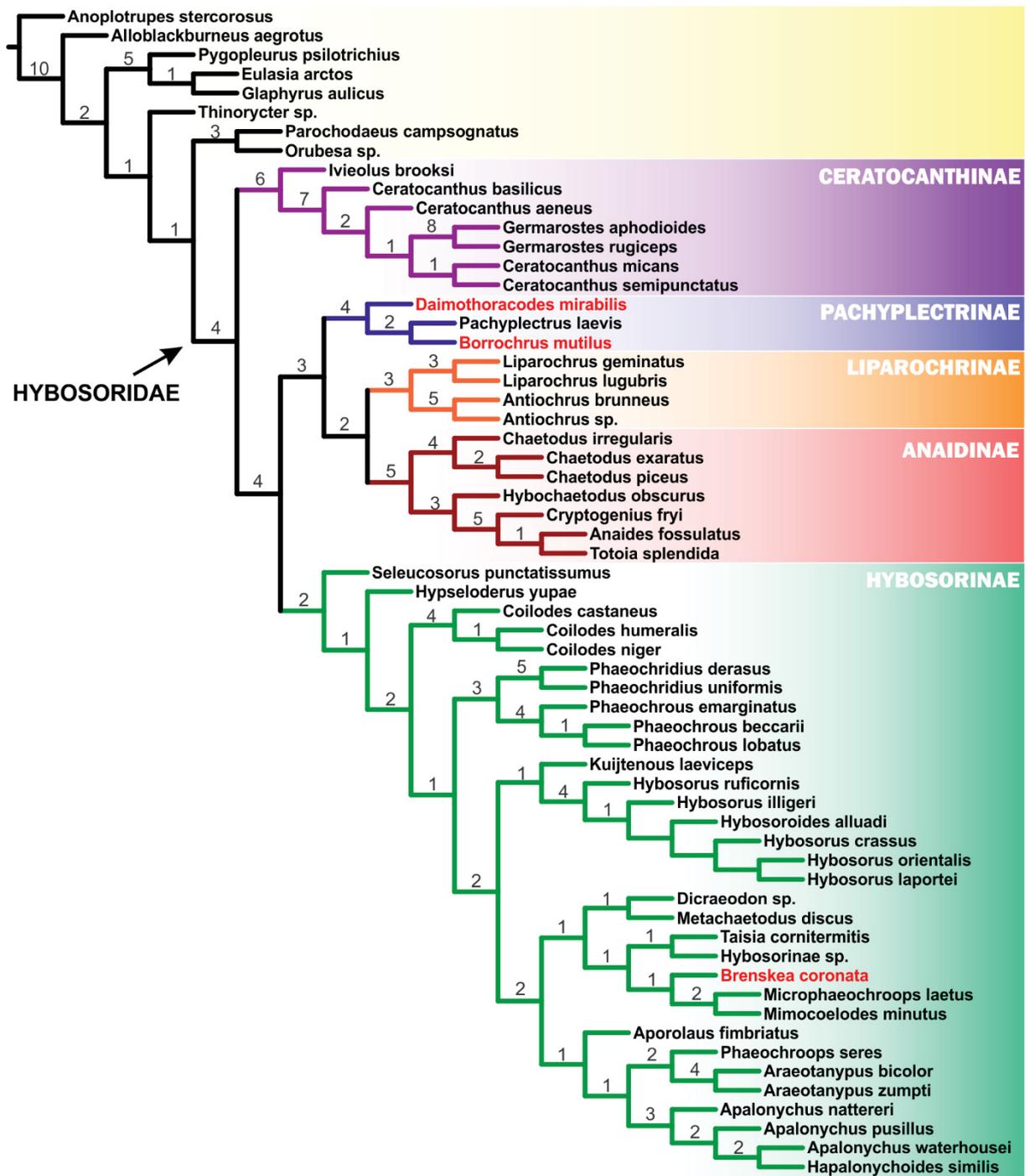
**Figura 6.** Tórax (A-D) e abdome (E-F) em vista ventral e genitália masculina em vista dorsal (G-J) e lateral esquerda (K-L). *Ceratocanthus aeneus*, protórax (A); *Hybosorus illigeri*, prostórax (B); *Ceratocanthus basilicus*, metasterno (C); *Liparochrus lugubris*, metasterno (D); *Coilodes castaneus* (E); *Liparochrus lugubris* (F); *Chaetodus exaratus* (G); *Coilodes humeralis* (H); *Daimothoracodes mirabilis* (I); *Ceratocanthus basilicus* (J); *Hybosorus illigeri* (K); *Coilodes humeralis* (L). Barra de escala = 0,5 mm. Caracteres e seus estados destacados em cada imagem.



**Figura 7.** Cladograma da única árvore mais parcimoniosas resultantes da análise dos 99 caracteres morfológicos de adultos da família Hybosoridae com pesagem implícita (609 passos;  $K = 4,807$ ; Fit 39,46; IC = 21; IR = 59). O suporte dos clados foram obtidos a partir do cálculo do Bremer relativo (acima dos ramos) e da reamostragem simétrica (abaixo dos ramos). Em destaque os agrupamentos recurados correspondentes às subfamílias. Em vermelho espécies inicialmente posicionadas em outra subfamília.

Figura 8. Cladograma da única árvore mais parcimoniosa resultante da análise dos 99 caracteres morfológicos de adultos da família Hybosoridae com pesagem implícita com as transformações comuns (609 passos; K = 4,807; Flt 39,46; IC = 21; IR = 59). Círculos negros são referentes a sinapomorfias e círculos brancos são referentes a homoplasias.





**Figura 9.** Cladograma da única árvore mais parcimoniosa resultante da análise dos 99 caracteres morfológicos de adultos da família Hybosoridae com pesagem igual (596 passos; IC = 22; IR = 60). O suporte dos clados foram obtidos a partir do cálculo do Bremer absoluto (acima dos ramos). Em destaque os agrupamentos recurados correspondentes às subfamílias. Em vermelho espécies inicialmente posicionadas em outra subfamília.























Apêndice 1. (Continuação)

Terminais	6	6	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	7	8	8	8	8	8	8	8	8	8	9	9	9	9	9	9	9							
<i>Seleucosorus punctatissimus</i>	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0	1	?	?	?	?	0	0		
<i>Taisia cornitermitis</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Hybosorinae sp.</i>	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	2	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Antiochrus brunneus</i>	0	0	0	3	0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	1	3	?	0	1	2	0	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?		
<i>Antiochrus sp.</i>	0	0	0	3	0	0	0	1	0	1	2	?	1	0	1	3	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Liparochnrus geminatus</i>	0	0	0	3	1	0	0	1	0	1	2	1	1	0	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	
<i>Liparochnrus lugubris</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	
<i>Brenskea coronata</i>	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	2	1	1	0	1	2	0	?	1	2	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Pachyplectrus laevis</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	2	0	0	1	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Borrochnrus mutilus</i>	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	2	1	1	0	1	2	0	1	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Daimothoracodes mirabilis</i>	0	1	0	0	3	0	0	0	1	0	0	2	3	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

## CAPÍTULO II: Revisão taxonômica de *Coilodes* Westwood, 1846 (Coleoptera: Hybosoridae: Hybosorinae)

### LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. *Coilodes castaneus* Westwood, 1846: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G)..... 176
- Figura 2. *Coilodes fumipennis* Arrow, 1909: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G). ..... 177
- Figura 3. *Coilodes humeralis* (Mannerheim, 1929): Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Escalas 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G)..... 178
- Figura 4. *Coilodes niger* (Mannerheim, 1929): Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G)..... 179
- Figura 5. *Coilodes ovalis* Robinson, 1948: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G)..... 180
- Figura 6. *Coilodes punctipennis* Arrow, 1909: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G)..... 181
- Figura 7. *Coilodes* sp nov. 1 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G)..... 182
- Figura 8. *Coilodes* sp nov. 2 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G)..... 183
- Figura 9. *Coilodes* sp nov. 3 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália

masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).....184

Figura 10. *Coilodes* sp nov. 4 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).....185

Figura 11. *Coilodes* sp nov. 5 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).....186

Figura 12. *Coilodes* sp nov. 6 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).....187

Figura 13. Mapa de distribuição de *Coilodes castaneus* Westwood, 1846, *Coilodes fumipennis* Arrow, 1909, *Coilodes humeralis* (Mannerheim, 1929), *Coilodes niger* (Mannerheim, 1929), *Coilodes ovalis* Robinson, 1948 e *Coilodes punctipennis* Arrow, 1909. ....188

Figura 14. Mapa de distribuição de *Coilodes* sp nov. 1 Basilio e Vaz-de-Mello, *Coilodes* sp nov. 2 Basilio e Vaz-de-Mello, *Coilodes* sp nov. 3 Basilio e Vaz-de-Mello, *Coilodes* sp nov. 4 Basilio e Vaz-de-Mello, *Coilodes* sp nov. 5 Basilio e Vaz-de-Mello e *Coilodes* sp nov. 6 Basilio e Vaz-de-Mello. ....189

## RESUMO

### Revisão taxonômica de *Coilodes* Westwood, 1846 (Coleoptera: Hybosoridae: Hybosorinae)

*Coilodes* Westwood é um gênero Neotropical de Hybosorinae que apresenta hábito copronecrófago, o que lhe confere um importante papel na ciclagem de nutrientes. Apesar de ser um gênero morfologicamente homogêneo, apresenta muita variação intraespecífica, principalmente, em relação a sua coloração. Tal fato dificulta ainda mais a identificação de suas espécies, visto que a maioria das descrições originais apresentam a cor como principal caráter diagnóstico. Com a intenção de solucionar esse problema, foi realizada, pela primeira vez, uma revisão taxonômica, com a redescrição e a redefinição de *Coilodes*. O gênero possui, atualmente, 13 espécies, e se caracteriza por apresentar um corpo fortemente convexo e pela presença de dimorfismo sexual no pronoto e nas garras tarsais. *Coilodes castaneus* Westwood, *C. fumipennis* Arrow, *C. humeralis* (Mannerheim), *C. niger* (Mannerheim), *C. ovalis* Robinson e *C. punctipennis* Arrow foram redescritas através de análise do material tipo e de material adicional. *Coilodes parvulus* Westwood foi redescrita através da combinação da sua descrição original com a do gênero, pois o material tipo não foi localizado. *Coilodes niger* (Mannerheim) teve seu status restituído e três sinônimos novos foram propostos: *C. gibbus* (Perty) e *C. chilensis* Westwood com *C. humeralis* e *C. nigripennis* Arrow com *C. castaneus*. Cinco das sete espécies redescritas tiveram sua distribuição ampliada e acréscimo de dados sobre sua biologia. *Coilodes humeralis* e *C. niger* tiveram seus lectótipos designados. Foram descritas seis espécies novas e é apresentada chave de identificação para os machos das espécies do gênero.

**Palavras-chave:** Descrição; espécies novas; Scarabaeoidea; morfologia; Neotropical.

## ABSTRACT

### Taxonomic revision of *Coilodes* Westwood, 1846 (Coleoptera: Hybosoridae: Hybosorinae)

*Coilodes* Westwood is a Neotropical genus of Hybosorinae that presents copronecrophagous habits, which gives it an important role in nutrient cycling. Despite being a morphologically homogeneous genus, it presents a great deal of intraspecific variation, especially regarding its color. This fact makes the identification of its species even more difficult, since the majority of original descriptions present the color as the main diagnostic character. Aiming at solving this problem, a taxonomic revision, with the redescription and the redefinition of *Coilodes* was made for the first time. The genus, currently, has 13 species, and it is characterized by having a highly convex body and by the presence of sexual dimorphism in its pronotum and its tarsal claws. *Coilodes castaneus* Westwood, *C. fumipennis* Arrow, *C. humeralis* (Mannerheim), *C. niger* (Mannerheim), *C. ovalis* Robinson, and *C. punctipennis* Arrow were redescribed through the analysis of both the type material and additional material. *Coilodes parvulus* Westwood, was redescribed through the combination of its original description and the genus's, because the type material was not found. *Coilodes niger* (Mannerheim) had its status revalidated and three new synonyms were proposed: *C. gibbus* (Perty) and *C. chilensis* Westwood with *C. humeralis* and *C. nigripennis* Arrow with *C. castaneus*. Five from the seven redescribed species had their distributions expanded and data increase about their biologies. *Coilodes humeralis* and *C. niger* had their lectotypes designated. Six new species were described and an identification key for the males of the genus species is presented.

**Key words:** Description; new species; Scarabaeoidea; morphology; Neotropical.

## INTRODUÇÃO

*Coilodes* Westwood, 1846 (Scarabaeoidea: Hybosoridae: Hybosorinae) foi proposto para agrupar algumas espécies neotropicais [*C. humeralis* (Mannerheim, 1829), *C. niger* (Mannerheim, 1829) e *C. gibbus* (Perty, 1830)] que inicialmente haviam sido incluídas em *Hybosorus* MacLeay, 1819. Além disso, mais três espécies (*C. castaneus* Westwood, 1846; *C. chilensis* Westwood, 1846 e *C. parvulus* Westwood, 1846) foram descritas na mesma obra. Posteriormente, mais quatro espécies foram incluídas (*C. nigripennis* Arrow, 1903; *C. punctipennis* Arrow, 1909; *C. fumipennis* Arrow, 1909 e *C. ovalis* Robinson, 1948) e *C. niger* foi sinonimizada com *C. humeralis*. Dessa forma, *Coilodes* passou a ser composto por nove espécies (Ocampo & Ballerio, 2006).

*Coilodes* distingue-se dos demais Hybosorinae pela presença de dimorfismo sexual, machos com pronoto escavado e garras tarsais denteadas e fêmeas com pronoto convexo e garras tarsais simples (Westwood, 1846). O gênero encontra-se filogeneticamente mais relacionado com gêneros orientais ou paleárticos do que com os demais Hybosorinae neotropicais (Ocampo & Hawks, 2006; Capítulo 1).

Em relação a seus aspectos biológicos e comportamentais, *Coilodes* é bastante carente de informações. Sabe-se apenas que possui hábito coprófago e necrófago (Cornaby, 1974; Orozco & Pérez, 2008; Rodrigues *et al.*, 2013), podendo ser coletado em associação direta com carcaça de vertebrados em decomposição (observação pessoal). Costumam ser encontrados em ambiente de solo mais arenoso (Lacordaire, 1856), provavelmente devido à habilidade de se enterrar, comum em muitos Scarabaeoidea, além de serem considerados bons voadores, facilmente encontrados durante o dia (Lacordaire, 1856).

*Coilodes* ocorre da Costa Rica até o Chile (apesar do registro de sua ocorrência no Chile ser duvidoso) (Ocampo & Ballerio, 2006). No Brasil, foi coletado em quase todo território, tendo registro na literatura para o Pará (Arrow, 1909), Mato Grosso (Rodrigues *et al.*, 2013), Minas Gerais (Perty, 1830) e Rio Grande do Sul, (Santos *et al.*, 2017). Apesar da ampla distribuição na região Neotropical, muitos estudos têm demonstrado dificuldade na identificação do material, chegando, geralmente apenas a nível genérico (Escobar, 1997; Orozco & Pérez, 2008; Rodrigues *et al.*, 20013; Ballerio & Grebennikov, 2016).

Essa dificuldade em identificar as espécies de *Coilodes* ocorre pois, como o nome das espécies indicam, muitas delas são diferenciadas pela coloração (Mannerheim, 1829; Westwood, 1846; Arrow, 1909). Contudo, esse tem se mostrado um carácter muito plástico e, portanto, pouco confiável. A grande variação, não só na coloração, como também na morfologia intraespecífica observada nos indivíduos depositados em museus, somada à pouca informação sobre as espécies, sugeriu a existência de espécies ainda não descritas, pertencentes a *Coilodes*. Isso demonstrou a grande necessidade de revisão que o gênero possuía.

Com base nisso, foi realizada a primeira revisão de *Coilodes* Westwood, 1846 com redescrição e caracterização do gênero, redescrição das espécies conhecidas e descrição das novas, todas com ilustrações para auxiliar sua caracterização. Foi apresentada, também, uma chave de identificação para as espécies do gênero.

## MATERIAL E MÉTODOS

Para a realização do presente estudo, foram examinados 426 exemplares adultos, provenientes das instituições listadas abaixo com seus respectivos acrônimos e curadores:

CEMT – Seção de Entomologia da coleção zoológica UFMT, Cuiabá, Mato Grosso, Brasil (Fernando Vaz-de-Mello);

CUIC – Cornell University Insect Collection (James Liebherr);

DZUP – Coleção Entomológica Pe. Jesus Santiago Moure, Universidade Federal do Paraná (Lúcia Massutti de Almeida);

FSCA – Florida State Collection of Arthropods (Paul Skelley);

MNNC – Museo Nacional de Historia Natural de Chile, Santiago, Chile (Mario Elgueta);

NAMUK – The Natural History Museum, Londres, Inglaterra (Max Barclay);

UCCC – Museo de Zoología de la Universidad de Concepción, Concepción, Chile (Jorge Artigas);

UMO – Oxford University Museum of Natural History, Oxford, Inglaterra (Darren J. Mann);

ZIN – Russian Academy of Sciences, Zoological Institute, St. Petersburg, Russia (Andrey Frolov);

ZSM – Zoologische Staatssammlung München, Munique, Alemanha (Michael Balke).

As análises morfológicas foram realizadas no Laboratório de Sistemática e Bioecologia de Coleoptera, Departamento de Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, a partir de exemplares secos alfinetados.

Em relação à morfologia da genitália masculina, os exemplares foram fervidos em água destilada, por aproximadamente cinco minutos, e tiveram a genitália dissecada com auxílio de pinças e estiletos entomológicos. Posteriormente, a genitália foi submetida à fervura em KOH, por cerca de oito minutos, para eliminar o tecido mole, permitindo uma análise mais acurada das estruturas. Terminada a dissecação e análise, as peças da genitália foram armazenadas em microtubos com glicerina. Os quais foram alfinetados junto ao seu respectivo exemplar. Após todos os estudos

morfológicos, os exemplares foram levados à estufa a uma temperatura de 35°C durante cinco dias.

As medidas de comprimento do corpo foram obtidas através da soma das medidas da cabeça (da base da fronte até o ápice do clípeo), do pronoto e do élitro, para diminuir o possível erro causado pela forma convexa do gênero e as medidas de largura foram obtidas na maior distância entre as duas extremidades do élitro.

As dissecações e análises, tanto de estruturas externas como da genitália masculina, foram feitas com o auxílio de estereomicroscópio ZEISS SteREO Discovery.V20. As fotografias foram obtidas em estereomicroscópio Leica M205C com câmera digital Leica DMC 2900 acoplada. A automontagem foi realizada através do software Leica LAS Multifocus.

Para a confecção das pranchas, foram utilizados os programas CorelDRAW® e Corel PHOTO-PAINT® Home & Student 2018.

A terminologia utilizada é a mesma adotada por Grebennikov *et al.* (2004), Ocampo (2006), Bai *et al.* (2015) e Ballerio & Grebennikov (2016).

As identificações a nível específico foram realizadas com auxílio das descrições originais (Mannerheim, 1829; Perty, 1830; Westwood, 1846, Arrow, 1903 e 1909; Robinson, 1948) e de comparação com o material tipo.

As informações das etiquetas do material examinado foram organizadas de cima para baixo e da esquerda para a direita. Os dados de cada etiqueta estão delimitados por aspas duplas (“ ”) e cada linha está separada por uma barra invertida (\). Detalhes adicionais aparecem entre colchetes ([ ]). O número e sexo de exemplares com etiquetas iguais, quando essas não forem etiquetas de material tipo, são apresentados entre parênteses ao final da respectiva etiqueta. Quando havia mais de uma etiqueta por exemplar, essas foram separadas por barra vertical (|).

As notas biológicas, os dados temporais e a distribuição geográficas das espécies foram citadas com base nas etiquetas e na literatura, sendo que primeiros registros de distribuição foram sublinhados. A chave de identificação foi confeccionada com base em novos caracteres taxonomicamente informativos, principalmente de genitália masculina.

Para a confecção dos mapas, as coordenadas das etiquetas foram plotadas e salvas no Google Earth. Quando as etiquetas não possuíam coordenadas, foram supridas com a utilização do marco zero da região. As pastas geradas com os dados

de cada espécie foram salvas em 'kml' e convertidas em 'txt' com o auxílio do programa GPSTrackerMacker® Versão 13.9.596. Em seguida, os dados foram inseridos no site simplemappr.net (menu: Point Data; uma espécie por um layer). No menu preview, foram selecionadas as opções de layer 'Countries' e 'relief (alternate)' e feito o download da imagem (formato 'tif'; marcada as opções 'embed legend' e 'embed scalebar' selecionadas) (Shorthouse, 2010). Os nomes dos países e outras edições foram realizadas com o auxílio do programa CorelDRAW® Home & Student 2018.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### ***Coilodes* Westwood, 1846**

Figuras 1-12

*Coilodes*: Westwood, 1846: 163 (descrição original); Erichson, 1847: 717 (taxonomia); Lacordaire 1856: 135 (redescrição); Scudder 1882: 73 (catálogo); Lucas, 1920: 195 (catálogo); Blackwelder, 1944: 217 (checklist); Allsopp, 1984: 106 (checklist); Escobar, 1997: 422 (ecologia); Ratcliffe & Ocampo, 2001: 352 (taxonomia); Ocampo, 2002: 125 (taxonomia); Ratcliffe, 2002: 7 (checklist); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (checklist); Ocampo & Hawks, 2006: 8 (filogenia molecular); Orozco & Pérez, 2008: 38 (ecologia); Ocampo, 2010: 201 (taxonomia); Otavo *et al.*, 2013: 741 (ecologia); Rodrigues *et al.*, 2013: 213 (ecologia); Ballerio & Grebennikov, 2016: 49 (filogenia).

*Coelodes*: Erichson, 1847: 717 (*lapsus*: taxonomia); Lacordaire, 1856: 135 (redescrição); Harold, 1869: 1075 (catálogo); Arrow, 1912: 37 (catálogo); Paulian 1938: 230 (chave); Howden & Gill, 1987: 2074 (taxonomia); Feer, 2000: 33 (ecologia).

*Gnombolbus*: Prokofiev, 2013a: 1 (descrição original); Prokofiev, 2013b: 1 (sinonímia).

### **Sinônimo**

*Gnombolbus* Prokofiev, 2013

Espécie tipo: *Gnombolbus orosi* Prokofiev, 2013.

### **Espécie tipo**

*Hybosorus gibbus* Perty, 1830 (Sinônimo de *Coilodes humeralis*).

## Histórico de *Coilodes* Westwood, 1846

No trabalho *Description de quarante nouvelles espèces de Scarabéides du Brésil* publicado na revista *Mémoires de la société Imperiale de naturalistes de Moscou*, de 1829, Mannerheim descreveu duas espécies de *Hybosorus*: *H. humeralis* e *H. niger*. Apesar de afirmar não ter certeza do relacionamento dessas duas espécies com suas congêneras, ele optou por incluí-las em *Hybosorus*.

Em 1830, Perty descreveu *Hybosorus gibbus*, também tratando a sua posição nesse gênero como duvidosa. Em 1840, Laporte (como Castelnau) descreveu sucintamente mais quatro espécies de *Hybosorus*, dentre elas *H. brasiliensis*. Tanto *H. gibbus* quanto *H. brasiliensis* (como o nome sugere) também haviam sido coletadas no Brasil.

Foi apenas em 1846 que o nome *Coilodes* surgiu, proposto por Westwood, para juntar um pequeno grupo de espécies da América do Sul até então descritas em *Hybosorus*. Segundo Westwood, além da distribuição, esses dois gêneros diferiam entre si pela forma da mandíbula e presença de dimorfismo sexual em *Coilodes*. Tal dimorfismo foi observado no pronoto escavado e nas garras tarsais denteadas nos machos e pronoto convexo e garras tarsais simples nas fêmeas. O autor designou *Coilodes gibbus* como espécie tipo, apresentando desenhos de peças bucais, protíbia e garra tarsal do macho. Descreveu, ainda, mais três espécies: *C. parvulus*, coletado também no Brasil, *C. castaneus*, na Colômbia e *C. chilensis*, no Chile.

Na mesma obra, Westwood sinonimizou *Hybosorus brasiliensis* e *H. geminatus* (espécie apenas citada nos catálogos de Dejean, em 1833 e 1837, mas não descrita) a *C. gibbus*. Também, baseando-se na distribuição (América Central e América do Sul), sugere que várias outras espécies de *Hybosorus*, possam ser transferidas para *Coilodes*. Dentre elas, as duas espécies descritas por Mannerheim em 1829, *H. humeralis* e *H. niger* (escrito erroneamente por ele como *H. auger*), *H. rufulus* (Castelnau, 1840), além de várias espécies não descritas até a época, mas citadas nos catálogos de Dejean (1833 e 1837): *H. discus*, *H. granarius*, *H. testaceus* e *H. minutus*.

Em 1847, Erichson propôs a família Hybosoridae com base no número de antenômeros (10) e na presença de ventritos abdominais fortemente fundidos. Ele incluiu nessa família os gêneros *Hybosorus*, *Phaeochrous*, *Coilodes*, *Chaetodus*,

*Dicraeodon* e *Apalonychus*, sugerindo mudanças nos nomes de *Coilodes* para *Coelodes* e *Apalonychus* para *Hapalonychus*. Lacordaire, em 1856, utilizou a mesma nomenclatura proposta por Erichson e redescreveu Hybosoridae e os seus seis gêneros.

Uma espécie australiana de Port Denison (*C. bimaculatus*) foi descrita por MacLeay em 1864 em "*Coelodes*". Além da distribuição discrepante, o autor ainda afirmou ter dúvida quanto ao posicionamento da espécie, pois ela não apresentou o dimorfismo sexual no pronoto e nas garras tarsais observados por Westwood.

Em 1869, Harold elaborou um catálogo de Coleoptera e apresentou *Coilodes* composto por oito espécies: *C. bimaculatus* MacLeay, 1864; *C. castaneus* Westwood, 1846; *C. chilensis* Westwood 1846; *C. gibbus* (Perty, 1830); *C. humeralis* (Mannerheim, 1829); *C. niger* (Mannerheim 1829); *C. parvulus* Westwood, 1846 e *C. rufulus* (Castelnau, 1840) (incluído em *Coilodes* nesse trabalho, após a sugestão de Westwood em 1846). Cinco anos depois, Harold (1874) transferiu *C. bimaculatus* para *Liparochrus*. Posteriormente, Preudhomme de Borre (1886) transferiu *C. rufulus* para *Apalonychus*, que anos depois foi sinonimizado por Arrow (1909) com *A. waterhousei*.

Ainda em 1887, em trabalho sobre a fauna da América Central, Bates citou novas localidades para *C. castaneus* (Nicarágua e Costa Rica) e citou, também, um único e pequeno exemplar indeterminado para a Guatemala, mas sem nenhuma outra informação sobre o mesmo.

Arrow, em 1903, descreveu mais três espécies para *Coilodes* (ainda usando a grafia *Coelodes*): *C. nigripennis* (São Vicente, Pequenas Antilhas), *C. punctipennis* (Equador) e *C. fumipennis* (Amazonas, Brasil). Em 1912, o mesmo autor publicou um catálogo para Coleoptera atualizando a composição de *Coilodes*, com nove espécies: *C. castaneus*; *C. chilensis*; *C. gibbus*; *C. humeralis*; *C. niger*; *C. parvulus*; *C. fumipennis*; *C. punctipennis* e *C. nigripennis*.

Em 1920, Lucas retomou a grafia "*Coilodes*" em um catálogo para os gêneros de Coleoptera. Mas já em 1928, Pic indicou a existência da variedade "*testaceus*" de *C. gibbus*, e retomou a grafia "*Coelodes*", que foi reproduzida por Paulian em 1938.

Blackwelder (1944) utilizou a grafia mais antiga em seu Checklist e apresentou *Coilodes* com as mesmas nove espécies citadas por Arrow, e atribuiu uma terminação aos nomes específicos referente ao feminino (*C. gibba*, *C. parvula*). Contudo o nome "*Coilodes*" é masculino por sido tratado assim na sua descrição original. Quatro anos

depois, Robinson (1948) descreveu *C. ovalis* da Venezuela, baseado apenas em exemplares fêmeas e utilizando a mesma grafia de gênero sugerida por Erichson (*Coelodes*).

Só em 1984 foi publicado por Allsop o primeiro checklist para Hybosoridae (no trabalho, o autor utilizou a classificação de Hybosorinae subfamília de Scarabaeidae). Já amparado pelo código de nomenclatura zoológica (que entrou em vigor em 1958), Allsop retomou grafia original *Coilodes* e listou dez espécies para o gênero (as nove citadas por Arrow e Blackwelder, mais *C. ovalis* Robinson 1948).

Em 2006, Ocampo e Hawks realizaram uma filogenia molecular que apresentou *Coilodes* mais relacionado ao gênero oriental *Phaeochroops* do que com *Hybosorus* ou com o gênero neotropical *Metachaetodus*. No mesmo ano, Ocampo e Ballerio (2006) sinonimizaram *C. niger* com *C. humeralis* na publicação de um catálogo de Hybosoridae que, em relação à composição de *Coilodes*, diferia do trabalho de Allsop, apenas por esse sinônimo.

Em 2013, Prokofiev descreve um novo gênero e espécie *Gnombolbus orosi* para Bolboceratinae (Geotrupidae), mas no mesmo ano publicou outro artigo sinonimizando essa espécie a *Coilodes castaneus*.

## Redescrição

**Macho.** Comprimento 4,4 - 8,7mm. Largura 2,6 - 5,1mm. Corpo convexo, ovalado e brilhante. **Cabeça** (Fig. B e C): Superfície lisa ou esculturada. Fronte, em vista dorsal, subretangular com duas pequenas protuberâncias no centro ou uma protuberância longa formada da união das duas, borda proximal arredondada, margem lateral variável. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subtrapezoidal ou subretangular, com margens laterais levemente arredondadas, ápice geralmente reto, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações. Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral lisa, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subquadrado ou subretangular, palpo labial com quatro

artículos, artículo basal duas vezes mais largo que longo, artículos dois e três subglobosos, último artículo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artículo um curvado, artículos dois e três mais longos que largos, último artículo em forma de barril, com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artículos, pubescente na região distal dos três artículos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artículo da clava. *Pronoto*: Superfície convexa, escavada na região central, geralmente subtrapezoidal com margem posterior podendo ser mais larga que a anterior ou do mesmo tamanho, com distância medial maior que as margens, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central, ângulo posterior arredondado, margens laterais convexas, cerdas e pontuações geralmente ausentes. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo do que largo, superfície lisa e ápice pontudo, pontuações ausentes. *Élitro*: Pontuações longitudinais formando linhas em toda a extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural geralmente completa, disco elitral glabro, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre*: Superfície do hipômero esculpida e com cerdas, prosterno com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior variável, superfície do meso- e metaventrito geralmente lisa. *Pernas*: Procoxa esculpida e cônica. Protrocâter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa e carena na margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia, curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, um esporão, três dentes intercalados por séries de dentículos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e metatrocâter subtriangular com ápice bifurcado. Meso- e metafêmur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia, com cerdas eretas e ápice levemente expandido, com dois esporões com ápice aguçado, primeiro esporão do tamanho do esporão protibial e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos do que largos, garras tarsais curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis

ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina*: Parâmeros assimétricos. Tégmen podendo ou não apresentar um lobo dorsal.

**Fêmea.** Comprimento 5,1 - 8,3mm. Largura 3,0 - 4,7mm. Pronoto convexo liso, sem escavação. Garras tarsais simples.

## **Diagnose**

Difere dos demais gêneros de Hybosorinae neotropicais pelo formato do corpo fortemente convexo, élitros com linhas de pontuações duplas e esparsas e mandíbula dorsalmente escavada. Além disso, difere dos demais Hybosoridae pela presença de dimorfismo sexual no pronoto (convexo nas fêmeas e escavado nos machos) e nas garras tarsais (simples nas fêmeas e com um dente nos machos).

## **Distribuição geográfica**

O gênero ocorre na Região Neotropical, podendo ser encontrado na América Central (Nicarágua, Costa Rica, Panamá e Antilhas) e na América do Sul (Guiana Francesa, Venezuela, Colômbia, Equador, Chile, Peru, Bolívia, Brasil, Argentina e Paraguai). Contudo, o registro do Chile é duvidoso. Não há registro até o momento para Guiana, Suriname e Uruguai (Fig. 1 e 2).

## **Etimologia**

O nome *Coilodes* é uma palavra de gênero masculino, por ter sido assim tratada na descrição original (Westwood, 1846). Essa palavra tem origem no grego κοιλότης (koílotēs) derivada da palavra κοίλος (koílos) que, apesar de ter sido citado pelo Westwood (1846) ao lado da palavra “*convexitas*”, significa côncavo.

## **Discussão taxonômica**

*Coilodes* se distingue dos demais gêneros das Américas Central e do Sul pela presença de mandíbula dorsalmente escavada, que também pode ser observada em gêneros africanos e asiáticos como *Hybosorus* MacLey, 1819; *Phaeochridios*

Lansberge, 1887; *Phaeochroops* Candèze, 1876; *Phaeochrous* Castelnau, 1840 e *Seleucosorus* Kuijten, 1983. Na análise baseada em dados morfológicos apresentada no capítulo 1, *Coilodes* aparece como grupo irmão de *Seleucosorus* + *Hypseloderus* (gêneros paleárticos) e esses em um grande clado formado por gêneros afrotropicais e orientais distante de todos os Hybosorinae neotropicais. A divergência com outros gêneros neotropicais também foi observada na análise realizada com dados moleculares proposta por Ocampo & Hawks (2006), que apresenta *Coilodes* mais relacionado a *Phaeochroops* do que com *Metachaetodus* Preudhomme de Borre, 1886 (outro gênero Neotropical usado na análise).

## **Biologia**

*Coilodes* geralmente apresenta hábito copronecrófago, sendo comumente coletado com o uso de isca de fezes e carne de diversas espécies de vertebrados. A associação de adultos do gênero com carcaça de mamíferos (macaco, preguiça, porco, porco-espinho, gambá, coelho e rato), aves (frango), répteis (lagarto), anfíbios (sapo) e peixes já foi registrada (Cornaby, 1974; Wenncke & Dalling, 2005; Young, 1983; dados de etiquetas; observação pessoal). Essa associação, na maioria das vezes, está relacionada às primeiras fases de decomposição. Também foram coletados em carcaça de outros invertebrados (formiga, camarão, lula e minhoca), em fungos e, em menor escala, foram observados em fruta em decomposição (Young, 1983; dados de etiquetas). São considerados bons voadores (Lacordaire, 1856), de distribuição difusa e hábito diurno (Young, 1983), possuindo registros de coleta em armadilhas luminosas, o que sugere atratividade por luz (dados de etiquetas), apesar de apresentarem o hábito de se enterrar rapidamente quando se sentem ameaçados (observação pessoal). Além disso, foi observado comportamento de estridulação em adultos de *C. humeralis* (observação pessoal).

## **Checklist de *Coilodes* (Hybosoridae: Hybosorinae)**

*Coilodes* Westwood, 1846

Espécie tipo: *Hybosorus gibbus* Perty, 1830 (sinônimo de *C. humeralis*).

*Coilodes castaneus* Westwood, 1846; Colômbia, Costa Rica, Equador, Nicaragua, Panamá e São Vicente e Granadinas.

*Coilodes nigripennis*, Arrow, 1903 (**syn. nov.**).

*Gnombolbus orosi* Prokofiev, 2013 (syn.).

*Coilodes fumipennis* Arrow, 1909; Brasil, Colômbia e Guiana Francesa.

*Coilodes humeralis* (Mannerheim, 1829) (*Hybosorus*); Argentina, Brasil Chile? e Paraguai.

*Hybosorus gibbus* Perty, 1830 (*Hybosorus*) (**syn. nov.**).

*Coilodes chilensis* Westwood, 1846 (**syn. nov.**).

*Hybosorus brasiliensis* Castelnau, 1840 (syn.).

*Coilodes niger* (Mannerheim, 1829) **stat. restit.**; Brasil.

*Coilodes ovalis* Robinson, 1948; Trinidad e Tobago e Venezuela.

*Coilodes parvulus* Westwood, 1846; Brasil.

*Coilodes punctipennis*, Arrow, 1909; Bolívia; Equador e Peru.

*Coilodes sp. nov.* 1 Basilio e Vaz-de-Mello; Brasil.

*Coilodes sp. nov.* 2 Basilio e Vaz-de-Mello; Brasil e Peru.

*Coilodes sp. nov.* 3 Basilio e Vaz-de-Mello; Equador.

*Coilodes sp. nov.* 4 Basilio e Vaz-de-Mello; Colômbia.

*Coilodes sp. nov.* 5 Basilio e Vaz-de-Mello; Brasil.

*Coilodes sp. nov.* 6 Basilio e Vaz-de-Mello; Brasil.

### **Chave para machos das espécies de *Coilodes* (Hybosoridae: Hybosorinae)**

(Exceto *Coilodes parvulus* Westwood, 1846)

- 1. Edeago com lobo dorsal do tégmen (Figs. 3 F e G). .....2
- 1'. Edeago sem lobo dorsal do tégmen (Figs. 2 F e G). .....7
  
- 2(1). Edeago com base do lobo dorsal no centro do tégmen (Fig. 3 F). .....3
- 2'. Edeago com base do lobo dorsal na lateral direita do tégmen (Fig. 9 F). .....5
  
- 3(2). Clípeo subtrapezoidal com extremidades anguladas (Fig. 3 C); lobo do tégmen longo, alcançando a base dos parâmeros (Fig. 3F). .....4

- 3'. Clípeo subretangular com extremidades arredondadas (Fig. 4 C); lobo do tégmen curto, menor que a metade da distância entre a base do lobo e a base dos parâmeros (Fig. 4 F). Brasil. .... ***Coilodes niger* (Mannerheim, 1929)**
- 4(3). Pronoto com margens laterais fortemente arredondadas e margem posterior tão larga quanto a anterior (Fig. 3 E); coloração variando de castanho escuro a preto (Fig. 3 A). Brasil, Paraguai e Argentina. .... ***Coilodes humeralis* (Mannerheim, 1929)**
- 4'. Pronoto subtrapezoidal com margens laterais retas, margem posterior mais larga que a anterior (Fig. 8 E); coloração castanho claro (Fig. 8 A). Brasil.....  
..... ***Coilodes* sp. nov. 1 Basilio e Vaz-de-Mello**
- 5(2). Lobo do tégmen com ápice aguçado (Fig. 10 F). .....6
- 5'. Lobo do tégmen com ápice arredondado (Fig. 9 F). Peru e Brasil. ....  
..... ***Coilodes* sp. nov. 2 Basilio e Vaz-de-Mello**
- 6(5). Lobo do tégmen grande alcançando a base dos parâmeros (Fig. 10 F). Equador..... ***Coilodes* sp. nov. 3 Basilio e Vaz-de-Mello**
- 6'. Lobo do tégmen pequeno menor que a metade da distância entre a base do lobo e a base dos parâmeros (Fig. 1 F). Colômbia. ....  
..... ***Coilodes* sp. nov. 4 Basilio e Vaz-de-Mello**
- 7(1). Parâmero direito com ápice arredondado (Fig. 2 F). .....8
- 7'. Parâmero direito com ápice reto (Fig. 11 F). .....10
- 8(7). Parâmero esquerdo deslocado para a margem ventral, com ápice em forma de colher (Fig. 7 G). .....9
- 8'. Parâmero esquerdo totalmente localizado na lateral esquerda, com formato subtriangular (Fig. 6 G). Trinidad e Tobago e Venezuela.....  
..... ***Coilodes ovalis* Robinson, 1948**
- 9(8). Tégmen com pequena projeção aguçada próxima a base do parâmero direito (Fig. 2 F). Brasil, Colômbia e Guiana Francesa. .... ***Coilodes fumipennis* Arrow, 1909**

9'. Tégmen sem projeção aguçada e com região mais esclerotizada próxima a base parâmero direito (Fig. 7 F). Equador Peru e Bolívia.....

..... ***Coilodes punctipennis* Arrow, 1909**

10(7). Parâmero direito subretangular com pelo menos uma das margens laterais arqueada (Fig. 11 F). .....11

10'. Parâmero direito subretangular com margens laterais retas (Fig. 5 F). Nicarágua, Costa Rica, Panamá, São Vicente e Granadinas, Colômbia e Equador.....

..... ***Coilodes castaneus* Westwood, 1846**

11(10). Clípeo subretangular mais largo que longo (Fig. 11C); parâmero direito com região transparente na metade superior (Figura 11 F). Brasil. ....

..... ***Coilodes* sp. nov. 5 Basilio e Vaz-de-Mello**

11'. Clípeo subtrapezoidal (Figura 12 C); parâmero direito sem região transparente (Figura 12 F). Brasil. .... ***Coilodes* sp. nov. 6 Basilio e Vaz-de-Mello**

### ***Coilodes castaneus* Westwood, 1846**

#### Figuras 1 A-G

*Coilodes castaneus* Westwood, 1846: 165 (descrição original); Allsopp, 1984: 107 (checklist); Ocampo 2002: 3 (taxonomia); Ocampo, 2006: 17 (filogenia); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (checklist); Ocampo & Hawks, 2006: 8 (filogenia); Otavo *et al.*, 2013: 742 (ecologia).

*Coelodes castaneus*: Harold, 1869: 1075 (*lapsus*: catálogo); Harold, 1880: 43 (taxonomia); Bates, 1887: 108 (taxonomia); Arrow, 1912: 37 (catálogo); Raticliffe, 2002: 7 (checklist); Wenncke & Dalling, 2005: 80 (ecologia);

*Coelodes nigripennis*: Arrow, 1903: 516 (descrição original); Arrow, 1912: 37 (catálogo) **Syn. nov.**

*Coilodes castanea*: Blackwelder, 1944: 217 (*error*; checklist); Young, 1983: 247 (ecologia); Cornaby, 1974: 60 (ecologia).

*Coilodes nigripennis*: Blackwelder, 1944: 217 (checklist); Allsopp, 1984: 107 (checklist); Ocampo, 2002: 123 (taxonomia); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (checklist).

*Coeloides nigripennis*: Perk, 2010: 25 (*lapsus*: checklist).

*Gnombolbus orosi*: Prokofiev, 2013a: 1 (descrição original); Prokofiev, 2013b: 1 (syn.).

### **Sinônimos**

*Coilodes nigripennis* Arrow, 1903 **Syn. nov.**

*Gnombolbus orosi* Prokofiev, 2013

### **Redescrição**

**Macho.** Comprimento 5,6 - 6,9mm. Largura 3,4 - 4,0mm. Corpo (Figs. 1 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor.* Cabeça, e escudo escutelar castanho escuros com manchas pretas, pronoto, pernas e ventre castanho claros, élitros castanho escuro com base preta. Corpo podendo ser uniformemente castanho claro, geralmente conservando regiões mais escuras na base dos élitros. *Cabeça* (Figs. 1 C e D): Superfície esculpurada. Fronte, em vista dorsal, subretangular com uma protuberância alongada ou com duas protuberâncias definidas no centro, borda proximal arredondada, margem posterior mais estreita que a anterior, margem lateral com leve entrada arqueada ou reta sem entradas, pontuações esparsas. Olho pouco visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subtrapezoidal, com margens laterais levemente arredondadas, bordas anteriores arredondadas, ápice reto, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal, pontuações esparsas. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular com uma leve projeção medial, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações. Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral lisa, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subtrapezoidal, margem inferior arqueada mais larga que a margem anterior, margens

laterais levemente arredondadas e anterior fortemente recurvada no centro, superfície esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artículo basal duas vezes mais largo que longo, artículos dois e três subglobosos, último artículo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artículo um curvado, artículos dois e três mais longos que largos, último artículo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artículos, pubescente na região distal dos três artículos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artículo. *Pronoto* (Fig. 1 E): Superfície convexa com escavação na região central, subtrapezoidal com margem posterior mais larga que a anterior, margem anterior reta, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central, ângulo posterior arredondado, margens laterais convexas, cerdas ausentes, pontuações muito finas e esparsas. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas e pontuações ausentes. *Élito*: Pontuações longitudinais fortes formando linhas em toda extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural completa formada por pontuações grossas, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Fig. 1 B): Superfície do hipômero esculpida com cerdas, prosterno (Figs. 1 B e D) com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior arredondada e lisa, superfície do meso- e metaventrito lisa. *Pernas*: Procoxa esculpida e cônica. Protrocânter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa carena na margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia, curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão levemente curvado no ápice, três dentes intercalados por séries de denticulos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e metatrocânter subtriangular com ápice bifurcado. Meso- e metafêmur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia, com cerdas eretas e ápice levemente expandido, com dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais

longos que largos, garras tarsais curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 1 F e G): Tégmen sem lobo, região mais esclerotizada próxima a base do parâmero direito. Parâmeros assimétricos, parâmero direito subretangular com vértices arredondados, parâmero esquerdo com base larga e ápice fortemente curvado para fora.

**Fêmea.** Comprimento 5,2 - 6,4mm. Largura 3,0 - 4,0mm. Pronoto convexo sem escavação. Garras tarsais simples.

### Diagnose

*C. castaneus* apresenta um padrão de coloração bastante variável que pode se assemelhar a *C. fumipennis*, *Coilodes* sp. nov. 2. e *Coilodes* sp. nov. 4. Pode ser distinguido de *Coilodes fumipennis* por não apresentar uma pequena projeção pontiaguda do lado direito do tégmen próximo à base do parâmero e pelo formato subretangular do parâmero direito. Se diferencia de *Coilodes* sp. nov. 2. e *Coilodes* sp. nov. 4 pela presença do mento mais longo que largo com margem superior fortemente recurvada e pela ausência do lobo do tégmen.

### Material tipo

#### *C. castaneus*

Lectótipo fêmea depositado no UMO: "LECTOTYPE [etiqueta vermelha] | *Coilodes* \ *castaneus* Westw. \ Det. F. Chalumeau /84 \ *castaneus* \ Buqr. Colombia \ CO TYPE \ WESTWOOD \ Trans. Ent. Soc. \ 4. 1846. P. 165. \ Coll. Hope Oxon. | Maybe Type [etiqueta verde rasgada na parte superior] | *Coelodes* \ *castaneus*, Westw \ co-Type | MSS. By G. J. Arrow. \ In Brit. Mus. 1906. | Type Col: 494 \ *Coelodes* \ *castaneus* \ Westw. \ HOPE DEPT. OXFORD." (1♀).

#### *C. nigripennis*

Lectotipo macho depositado no BMNH "Lecto - \ type [etiqueta redonda pequena] | Leeward side \ St. Vincent, W. I. \ H. H. Smith \ /96. | W. I\*dies. 1903.336. [\* representando letra não visível, devido ao furo do alfinete] | *Coelodes* \ *nigripennis*, \ type Arrow | *Coelodes* ♂ \ *punctipennis* Arr \ M. E. Bacchus det 1975. \ LECTOTYPE | *Coilodes* \ *nigripennis* (Arrow) \ Det. F. Chalumeau /84.]" (1♂).

### *Gnombolbus orosi*

Tipo examinado a partir de imagem presente na descrição original de Prokofiev (2013a).

### **Material adicional**

Além do material tipo, foram analisados 45 exemplares (19♂ e 26♀): “COSTA RICA: Putarenas. \ Est Biol Las Cruces 8°47’N; 82° \ 57’W FIT 18-20-VI-2005. \ M Forro.” (1♂ e 2♀); “CR2B/ COSTA RICA, PROV. \ GUANACASTES, RINCON DE LA \ VIEJA NP, 29.06.2004, 778M \ N10°46’05,5” W085°16’46,4” \ LG. DOSTAL & UHLER | Coll. A. Dostal \ Austria \ Vienna” (1♂); “PANAMA: Panama. Cerro \ Campana. 700m \ V-2007 D. Curoe” (1♂); “PANAMA: Canal zone \ Skunk Hollow, 6mi \ NW Gatun Locks \ V-17-31-1980 \ B. C. Ratcliffe” (1♂ e 1♀); “PANAMA: Canal zone \ Skunk Hollow, 6mi \ NW Gatun Locks \ V-17-31-1980 \ B. C. Ratcliffe | *Coilodes* \ castaneus \ West. \ Det. F.C. Ocampo 2003” (1♂); “PANAMÁ: Chiriqui. 2Km \ S Bosque. 1400m. 24-VII- \ 1998. MHardy.” (1♂ e 1♀); “PANAMA: Colón. San Lorenzo \ Forest. 9°17’N, 79°58’W FIT \ V-2004 A. Tisheckin” (1♂ e 1♀); “P.N.N. Enseada do Utria \ Chocó, Col. \ Junio 10 - Julio 3 1997 \ Llanos- Jurado Leg. | Junio 30,1997 \ Muestra 21,selva-noche \ P.t. all.camarón podri. \ Morfosp 31 | 69” (1♀); “PANAMA: Colón Prov., \ San Lorenzo Forest, STRI \ Carne site. 9°17’N 79°58’W \ *Eciton burchelli* colony EP-24 \ Total sampling of nomadic | bivouac next to tree trunk \ 20 May 2004 \ A. K. Tisheckin. AT – 520” (1♀); “PANAMA: Panamá Porvince, PN \ Altos de Campana, Cerro \ Campana, 08°41.1’N, 79°56.0’W, \ 800-900 m; 1-13.ix.2017 \ Fikácek, Seidel & Sekerka lgt. \ PAN37 | Flight intercept trap on ridge in a \ lower tropical montain forest” (3♂ e 1♀); “PANAMA: Panamá Porvince, PN \ Altos de Campana, Cerro \ Campana, 08°41.1’N, 79°56.0’W, \ 800-900 m; 21-24.vii.2017 \ Seidel & Sekerka lgt. \ PAN2b | Flight intercept trap on ridge in a \ lower tropical montain forest” (2♂ e 1♀); “PANAMA: Chiriqui Porvince, \ Santa Clara vill. Env., Finca \ Hartmann, ojo de Agua, \ 08°51.7’N, 82°44.6’W, 1430 m, \ 8-11.ix.2017, Fikácek, Hajek \ Seidel & Sekerka lgt. \ PAN30 | Pitfall traps (rotten squid) in a \ lower tropical montain forest” (1♂ e 3♀); “PANAMA: Panamá Porvince \ PN Altos de Campana, Cerro \ Campana, 08°41.1’N, 79°56.0’W, \ 800-900 m; 17-21.vii.2017 \ Seidel & Sekerka lgt. \ PAN2a | Flight intercept trap on ridge in a \ lower tropical montain forest” (3♂); “PANAMA: Chiriqui Prov. \ Hartman’s Fince \ 4-7-VII-1997 \ Morris & Wappes” (2♂ e 2♀); “PANAMA: Pnm. Prov. \ Pipeline

Rd.K 1-12 \ 30-VI-1997 \ Morris & Wappes” (2♀); “Panama: Canal zone \ Berro Colorado Is. \ VII-19-1978 \ dung trap: A. Forsyth” (2♀); “NICARAGUA: Mantagelpa \ Dpt., Selva Negra \ 13-VI-2002 \ F. W. Skillmen Jr.” (3♀); “COSTA RICA: Alajuela \ Monteverde \ 6-VI-1990 \ L. A. Stange” (1♀); “Costa Rica: Provincia \ Guanacaste: Parque \ Nacional, Santa Rosa \ A. Forsyth IX-1-1977” (1♀); “Costa Rica: Prov. \ Putarenas, Monte \ Verde V-28-1977 \ A. Forsyth”(1♂); “COLOMBIA: Tolima. Ibaguè. \ Quebrada La Honda. 4 19 38 \ N, 75 05 39 W. 790m, X-2005. \ bosque, pitfall, J. Noriega” (1♀); “COSTA RICA: Puntarenas, \ Monteverde. 24.V.1979 \ Coprotrampa A. Fotsytá, \ leg. | *Coilodes \ castanea \ W. B. Warner, det. '94*”(1♀).

#### **Localidade tipo de *C. castaneus***

Colômbia.

#### **Localidade tipo de *C. nigripennis***

São Vicente e Granadinas (São Vicente: Leeward side).

#### **Localidade tipo de *G. orosi***

Costa Rica (Orosi).

#### **Distribuição Geográfica**

Nicarágua (Metagalpa); Costa Rica (Guanacastes, Alajuela, Heredia, Limón, Putarenas, San José Cartago); Panamá (Chiriquí, Colón, Coclé, Panamá); São Vicente e Granadinas (São Vicente: Leeward side); Colômbia (La Guajira, Magdalena, Norte de Santander, Chocó, Tolima); Equador (Napo, Tungurahua) (Fig. 13) (Westwood, 1846; Bates, 1887; Arrow, 1903; Cornaby, 1974; Raticliffe, 2002; Wenncke & Dalling, 2005; Perk, 2010; Otavo *et al.*, 2013; Prokofiev, 2013a; dados de etiquetas).

#### **Biologia**

Espécie coletada em carcaça de vertebrados (preguiça, porco espinho, rato, lagarto, sapo e peixe) e invertebrados (camarão, lula e minhoca), em fezes de humano, macaco, quati e anta, em fruta podre e fungos (Cornaby, 1974; Wenncke e Dalling, 2005; Young, 1983; dados de etiquetas). Foi observada, também, em associação com colônia de *Eciton burchelli* (Hymenoptera: Formicidae) e há registro de coletas em armadilha interceptadora de voo (dados de etiquetas).

### **Dados temporais**

Espécie coletada nos períodos de maio a julho e setembro a outubro (dados de etiquetas).

### ***Coilodes fumipennis* Arrow, 1909**

Figuras 2 A-G

*Coelodes fumipennis* Arrow, 1909: 491 (descrição original); Arrow, 1912: 37 (catálogo).

*Coilodes fumipennis*: Blackwelder, 1944: 217 (checklist); Allsopp, 1984: 107 (checklist); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (checklist).

### **Redescrição**

**Macho.** Comprimento 5,3 - 6,4mm. Largura 3,2 - 3,9mm. Corpo (Figs. 2 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor.* Cabeça variando de castanho clara a castanho escura, pronoto, escudo escutelar, pernas e ventre castanho claros, élitro castanho escuro com região esfumada preta na base e nas extremidades externas. *Cabeça* (Figs. 2C e D): Superfície esculpada. Fronte, em vista dorsal, subretangular com duas pequenas protuberâncias unidas no centro, borda proximal arredondada, margem posterior tão larga quanto a anterior, margem lateral com leve entrada arqueada de coloração mais escura, pontuações esparsas e pouco definidas ou ausentes. Olho pouco visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subtrapezoidal, com margens laterais levemente arredondadas, bordas anteriores anguladas, ápice reto, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal, pontuações esparsas e pouco definidas ou ausentes. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular com uma leve projeção medial, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações. Mandíbula dorsalmente escavada,

estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral suave, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subquadrado, margens laterais levemente arredondada, anterior recurvada e inferior arqueada, superfície esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artícuo basal duas vezes mais largos que longos, artícuos dois e três subglobosos, último artícuo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artícuo um curvado, artícuos dois e três mais longo que largo, último artícuo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artícuos, pubescente na região distal dos três artícuos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artícuo. *Pronoto* (Fig. 2 E): Superfície convexa, com escavação na região central, podendo ser muito leve ou mais profunda, subtrapezoidal com margem posterior mais larga que a anterior, margem anterior reta, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central, ângulo posterior arredondado, margens laterais convexas, cerdas ausentes, pontuações ausentes ou muito finas e esparsas. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas e pontuações ausentes. *Élitro*: Pontuações longitudinais fortes formando linhas em toda extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural completa formada por pontuações grossas, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Figs. 2 B): Superfície do hipômero esculpida com cerdas, prosterno (Figs. 2B e D) com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior reta e lisa, superfície do meso- e metaventríto suave. *Pernas*: Procoxa esculpida e cônica. Protrocânter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa, carena na margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia, curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão levemente curvado no ápice, três dentes intercalados por séries de dentículos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e metatrocânter subtriangulares com ápice bifurcado. Meso- e metafêmur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia, com cerdas eretas e ápice levemente

expandido, com dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos que largos, garras curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 2 F e G): Tégmen sem lobo, com uma pequena projeção aguçada, próximo a base do parâmero direito. Parâmeros assimétricos, parâmero direito mais longo que largo com ápice arredondado, parâmero esquerdo deslocado para a região ventral com base larga e ápice em forma de colher.

**Fêmea.** Comprimento 5,4 - 7,1mm. Largura 3,2 - 4,4mm. Pronoto convexo sem escavação. Garras tarsais simples.

### **Diagnose**

Diferencia-se de *C. castaneus* pela margem inferior do mento fortemente arqueada e pela presença de uma pequena projeção ponteaguda no tégmen próxima à base do parâmero direito.

### **Material tipo**

Lectótipo macho depositado no BMNH: “♂ | Lecto- \ type [etiqueta redonda pequena] | 57 \ 125 [etiqueta redonda pequena azul claro] Coelodes \ fumipennis \ Type Arrow | Coelodes ♂ \ fumipennis arr \ M. E. Bacchus det 1975. \ LECTOTYPE” (1♂).

### **Material adicional**

Além do material tipo, foram analisados 41 exemplares (20♂ e 21♀): “GUYANE FR: St. Laurent \ du Maroni, Bélvédère de \ Saül, 3°37'22"N; \ 53°12'57"W. 326m. 13-V- \ 2011. SEAG. Lg. | CEMT \ Cuiabá \ 0052646” (1 ♀); “GUYANE FR: St. Laurent \ du Maroni, Bélvédère de \ Saül, 3°37'22"N; \ 53°12'57"W. 326m. 13-V- \ 2011. SEAG. Lg. | CEMT \ Cuiabá \ 0052648” (1♀); “GUYANE FR: St. Laurent \ du Maroni, Bélvédère de \ Saül, 3°37'22"N; \ 53°12'57"W. 326m. 13-V- \ 2011. SEAG. Lg. | CEMT \ Cuiabá \ 0052645” (1♀); “GUYANE FR: St. Laurent \ du Maroni, Bélvédère de \ Saül, 3°37'22"N; \ 53°12'57"W. 326m. 13-V- \ 2011. SEAG. Lg. | CEMT \ Cuiabá \ 0052643”(1♀); “GUYANE FR: St. Cayenne. \ Nouragues, inselberg. \ 4°05'N; \

52°41'W. 411m. 9- \ IX-2010. FIT. SEAG. Lg. | CEMT \ Cuiabá \ 0052661”(1♂); “GUYANA FR: \ Nouragues. Xii-1995. \ Forêt primaire. F.Feer.”(1♀); “COLOMBIA. Boyacá \ Cusiana Coijoque \ 5°26'05”N; 72°41'30”W \ 2100m. Potrero Ex H \ F. Escobar. Junio/97”(1♀ e 1♂); “Colombia. 1920 \ Dept. Magdalena \ Hacienda Cincinnati \ Alt. 3500 ft. | VI. 11 1920 \ F. M. Galge \ 34 | Colección: \ G. HALFFTER | *Coilodes* | *Coilodes* \ Hybosorinae”(1♀); “Guyane française, \ Bélédère de Saül, \ 07/IV/2011, vitre 5, \ Stéphane Brûlé leg.”(1♀); “Guyane française, Point \ Bélédère deveu du Saül, \ 07/III/2011, piège \ vitre, \ Stéphane Brûlé leg.”(1♂ e 2♀); “Guyane française, Point \ Bélédère deveu du Saül, \ 06/V/2011, piège \ vitre, \ Stéphane Brûlé leg.”(1♀); “Guyane française, Point \ Bélédère deveu du Saül, \ 13/V/2011, piège \ vitre, \ Stéphane Brûlé leg.”(1♂); “EQUADOR: Prov. Napo \ vic. Puerto Misahuali \ 1650-1900 fit 6-19-IX- \ 1998 J. E. Eger, coll. \ 1°2'4.2”S lat, \ 77°39'49.2”W log \ Fish carron baited \ pitfall trap | *Coilodes* \ *Castaneus* \ Westw. \ det. Ocampo [P.E. Skelley riscado]” (1♂); “BRASIL: AC \ Rio Branco \ Faz. Catuaba \ II-1997 \ FZ Vaz-de-Mello”(1♀); “BRASIL. Mato Grosso, Alta Floresta, \ CEPLAC. Fezes hum. 05.III.2010. \ V. Gonçalves.” (3♂); “BRASIL: Rondônia, Parq. \ Estadual, Guajará-Mirim, \ 10°19.208’S, 64°33,477W, \ 25.xi.2016, Pitfall 5, \ Human dung, Silveira, \ M.A.P.A. Leg.” (3♀ e 2♂); “BRASIL: Rondônia, Parq. \ Estadual, Guajará-Mirim, \ 10°18.807’S, 64°32,630W, \ 23.xi.2016, Pitfall 12, \ Human dung, Silveira, \ M.A.P.A. Leg.”(1♂); “BRASIL: Rondônia, Parq. \ Estadual, Guajará-Mirim, \ 10°19.194’S, 64°33,456W, \ 25.xi.2016, Pitfall 4, \ Human dung, Silveira, \ M.A.P.A. Leg.”(1♀ e 3♂); “BRASIL: Rodônia 62 \ km SW Ariquemes, nr \ Fzda. Rancho Grande \ 3-15-XII-1996 JE Eger \ Fish Carrion Pitfall” (4♂); “BRASIL: Mato Grosso. Santo \ Antônio do Leverger. São \ Vicente da Serra. Campus \ IFMT. 15°49'42”S 55°25'11”W. \ 3-5-XII-2011. bov dung. forest. \ AS Tissiani & F Vaz de Mello | MATA 1 \ BOV 5” (1♂); “BRASIL: Mato Grosso, \ Cotriguaçu. Faz São \ Nicolau. Matinha \ 09°50'19”S; 58°15'03”W. Pitfall \ c/ hum faec. 08-X-2009. Vaz- \ de-Mello | CZMT-CEMT \ 0000007525” (1♀); “BRASIL: Mato Grosso, \ Cotriguaçu. Faz São Nicolau. Matinha \ 09°48'49”S; 58°18'24”W. \ Hum Faec. 16-XII-2010. \ A. F Oliveira e J. P Silva.” (1♀); “BRASIL: Mato Grosso. Cotriguaçu, \ Faz São Nicolau, flor.prim. 250m \ 09°50'24”S, 58°19'10”W. Fezes \ hum. 05-X-2009. Vaz-de-Mello” (2♀) “Óbidos – Pará \ Brasil I-1962 F.M. Oliveira.” (1♀).

### **Localidade tipo**

Brasil (Pará, Ega).

### **Distribuição geográfica**

Colômbia (Magdalena, Boyacá); Guiana Francesa (Saül, Régina); Brasil (Acre, Mato Grosso, Pará, Rondônia) (Fig. 13) (Arrow, 1909; dados de etiquetas).

### **Biologia**

Coletado em isca de peixe e fezes humanas(dados de etiquetas).

### **Dados temporais**

Espécie coletada no período de novembro a fevereiro e nos meses de abril, maio e setembro (dados de etiquetas).

## ***Coilodes humeralis* (Mannerheim, 1829)**

Figuras 3 A-G

*Hybosorus humeralis* Mannerheim, 1829: 45 (descrição original).

*Hybosorus gibbus* Perty, 1830:43 (descrição original); **Syn. nov.**

*Hybosorus geminatus*: Dejean, 1833: 149 (catálogo); Dejean 1837: 165 (catálogo) Westwood, 1846: 164 (taxonomia).

*Coilodes gibbus*: Westwood, 1846: 164 (checklist); Allsopp, 1984: 107 (checklist); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (checklist); Ocampo, 2006:17 (filogenia); Santos *et al.*, 2017: 43 (biologia).

*Coilodes chilensis* Westwood, 1846: 164 (descrição original); Blackwelder, 1944: 217 (checklist); Allsopp, 1984: 107 (checklist); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (checklist). **Syn. nov.**

*Coelodes humeralis*: Harold 1869: 1075 (*lapsus*: catálogo); Arrow, 1912: 37 (catálogo).

*Coelodes gibbus*: Harold 1869: 1075 (*lapsus*: catálogo); Arrow, 1912: 37 (catálogo).

*Coelodes chilensis*: Harold 1869: 1075 (*lapsus*: catálogo); Arrow, 1912: 37 (catálogo).

*Hybosorus brasiliensis* Castelnau, 1940: 108 (descrição original); Westwood, 1846: 164 (syn.).

*Coilodes humeralis*: Blackwelder, 1944: 217 (checklist); Allsopp, 1984: 107 (checklist); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (checklist); Rodrigues *et al.*, 2013: 213 (ecologia).

*Coilodes gibba*: Blackwelder, 1944: 217 (*error*; checklist).

*Coilodes gibba v. testacea*: Blackwelder, 1944: 217 (*error*; checklist).

*Coelodes gibbus v. testaceus*: Pic, 1928: 5 (variação).

*Coilodes testaceus*: Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (checklist)

### **Sinônimos**

*Coilodes chilensis* Westwood, 1846 **Syn. nov.**

*Hybosorus gibbus* Perty, 1830 **Syn. nov.**

*Hybosorus brasiliensis* Castelnau, 1840.

### **Redescrição**

**Macho.** Comprimento 5,5 - 8,7mm. Largura 3,0 - 5,1mm. Corpo (Figs. 3 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor:* Varia de preta a castanho escura, élitro variando

de preto a castanho médio, podendo apresentar algumas machas castanho claras em todo o disco ou manchas castanho média no húmero. *Cabeça* (Figs. 3C e D): Superfície levemente esculpura. Fronte, em vista dorsal, subretangular com duas protuberâncias, podendo ser bem definidas ou unidas no centro, borda proximal arredondada, margem posterior mais estreita que a anterior, margem lateral reta, pontuações esparsas. Olho visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subtrapezoidal, com margens laterais levemente arredondadas, bordas anteriores anguladas, ápice reto, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal, pontuações esparsas e pouco definidas. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações. Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral suave, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subquadrado, margens laterais levemente arredondadas, anterior e inferior retas, superfície muito esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artículo basal duas vezes mais largo que longo, artículos dois e três subglobosos, último artículo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artículo um curvado, artículos dois e três mais longos que largos, último artículo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artículos, pubescente na região distal dos três artículos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artículo. *Pronoto* (Fig. 3 E): Superfície convexa, com escavação na região central, margens laterais fortemente arredondadas, margem posterior tão larga quanto a anterior, distância na linha média maior que a distâncias das margens anterior e posterior, margem anterior fortemente arqueada, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com projeção na região central, ângulo posterior arredondado, margens laterais convexas, cerdas ausentes, pontuações muito finas e esparsas. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas e pontuações ausentes. *Élito*: Pontuações longitudinais formando linhas em toda extensão do disco elital, dispostas

em pares, estria sutural completa formada por pontuações grossas, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Fig 3 B): Superfície do hipômero esculpida com cerdas, prosterno (Figs. 3 B e D) com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior arredondada e denteada, superfície do meso- e metaventrito suave. *Pernas*: Procoxa esculpida e cônica. Protrocânter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa, carena na margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia, curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão levemente curvado no ápice, três dentes intercalados por séries de dentículos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfícies lisas. Meso- e metatrocânter subtriangular com ápice bifurcado. Meso- e metafemur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia, com cerdas eretas e ápice levemente expandido, dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos que largos, garras curvas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com muitas cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 3 F e G): Tégmen com lobo alcançando a base dos parâmeros levemente curvado para a esquerda. Parâmeros assimétricos, parâmero direito com extremidade arredondada com base tão larga quanto o ápice, parâmero esquerdo com base larga e ápice falciforme.

**Fêmea.** Comprimento 5,7 - 8,3mm. Largura 3,2 - 4,6mm. Pronoto convexo sem escavação. Garras tarsais simples.

### **Diagnose**

*Coilodes humeralis* se assemelha a *C. niger* e *Coilodes* sp. nov. 5, diferenciando-se desses por apresentar clipeo subtrapezoidal com margens anteriores anguladas, pronoto com margens laterais arredondadas e base tão larga quanto o ápice, além da presença de lobo no tégmen alcançando a base dos parâmeros.

### **Material tipo**

*C. humeralis*

Lectótipo macho depositado no ZIN: “Brasilia \ 5163 1. [etiqueta verde] | Zoological Institute \ Russian Academy \ of Sciences \ St. Petersburg [etiqueta amarela] | Coelodes \ humeralis” | LECTOTYPE \ *Coilodes humeralis* \ (Mannerheim, 1829) \ Basilio, D. S. det.”. (1♂). Léctótipo designado neste trabalho.

*C. gibbus*

Holótipo fêmea depositado no ZSM: “Type von \ Hybosorus \ gibbus \ Perty. [etiqueta vermelha] | 2. | Brasilia. \ Hybosorus \ gibbus. \ Perty” (1♀);

*C. chilensis*

Holótipo Fêmea depositado no BMNH: “Type [etiqueta redonda pequena] | 76. [etiqueta azul, pequena] | 67.45 | Chili | type \ *Coilodes chilensis* \ Westw. | Archived by \ Reinhe from \ Coll. Ent. Soc.” (1♂);

**Material adicional**

Além do material tipo, foram analisados 218 exemplares (125♂ e 92♀): “Brazil [etiqueta azul redonda pequena] | *Coilodes gibbus* (Party) \ Westw. Trans \ Ent. Soc. IV \ 164 | Hybosorus \ geminatus DJ \ Brasil” (1♀); “Brasil [etiqueta redonda pequena] | *Coilodes* Westw. \ an. gibbus. \ Trans. Ent. Soc. IV. 162” (1♂); “Rep Rio Grande \ GB Brasil 5 X 60 \ F. M. Oliveira” (1♂ e 1♀); “Nova Teutônia – SC \ 7.XII.1983 \ Exc Dep Zoo-UFPR | DPT°.ZOOLOG \ UF-PARANÁ” (1♂ e 1♀); “SC \ 178 ♀. \ 10.61. [última linha escrita na vertical]” (1♀); “SC \ 178 ♂. \ 10.65. [última linha escrita na vertical]” (1♂); “SC \ 178 ♂. \ 10.61. [última linha escrita na vertical] | N° 178” (1♂); “Coleção \ M. Alvarenga | REPRESA RIO GRANDE \ Guanabara BRASIL \ x.1967 \ F. M. Oliveira | *Coelodes gibbus* \ westw. \ P. Pereira det. 968 \ *Coelodes gibbus* \ Westw.” (1♀); “Coleção \ M. Alvarenga | CURITIBA \ Paraná BRASIL \ XI. 1958. MOURE \ LANGEC e MIGHENER | *Coelodes gibbus* \ Westw. \ P. Pereira det. 968” (1♀); “Coleção \ M. Alvarenga | CORUPÁ \ S. Catarina BRASIL \ XI. 1953 \ A. Maller | *Coelodes gibbus* \ Westw. \ P. Pereira det. 968” (1♀); “Nova Teutônia \ Santa Catarina \ Brazil XII.1980 | Collector \ F. plaumann \ *Coelodes gibbus* \ Perty \ DET. \ R.E. WOODRUFF 192” (1♀); “JUL: 934 \ BRASIL \ R.G. do Sul \ Porto Alegre \ Röhmer. log. \ Coll. Martinez. | *Coeloides gibbus* \ Perty \ det. Martinez 69.” (1♀); “Derrubadas \ (Pq. Est Turvo) \ 31.X.2003 \ Pitfall trap | Col. MCN \ 223462 | *Coilodes* sp. \ Vaz-de-Mello det. 2012” (1♀); “Derrubadas \ (Pq. Est Turvo) \ 31.X.2003 \ Pitfall trap | Col. MCN \ 223458 | *Coilodes* sp. \ Vaz-de-Mello det. 2012” (1♂); “Dourados \ Col Alunos” (1♀); “55 | M4 \

22.12.98 | BRASIL: PR \ Londrina \ XI-XII-1998 \ I M Medri" (1♀); "56 | P2 \ 11.12.98 | BRASIL: PR \ Londrina \ XI-XII-1998 \ I M Medri" (1♂); "BRASIL, RS, Capão do \ Leão. Horto Botânico \ (Mata de Restinga) \ 20.XII. 2011 \ Col.: GARCIA L. | 31°48'58" S e 52°25'55 W" \ Det.: GARCIA L. \ Hybosoridae (B4)" (1♂ e 1♀); "BRASIL: Espírito Santo \ Castelo XII 1996 \ JNC Louzada" (1♂); "BRASIL: ES 1500m \ P.E. Pedra Azul \ I-200 Lopes-Andrade \ & Vaz-de-Mello legs." (1♂); "BRASIL, PR, Palotina \ UFPR \ Mata anexa ao Campus \ (Pitfal 03) 20-XI-2012 \ R. J. Simioni, S. B. Silva & \ E. Caron, col. | Scarabaeidae sp.8" (1♀); "Curitiba-PR (BR \ Centro Politécnico \ Bandeja \ 25/XII/2005 \ Mise, K. M." (1♂); "Curitiba- PR- Brasil \ Centro Politécnico \ 25°26'45"S 49°13'58"W \ 919 meters \ 22/VII/2006 \ Mise, K. M. col." (1♀); "Curitiba- PR- Brasil \ Centro Politécnico \ 25°26'45"S 49°13'58"W \ 919 meters \ 22/VII/2006 \ Mise, K. M. col. | 22/XI/07 GAMBÁ" (1♂ e 1♀); "Curitiba- PR- Brasil \ Centro Politécnico \ 25°26'S 49°14'W - 919 m \ 2012 – R. C. Correa leg. | Criação" (4♂ e 1♀); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 13.XI.2015, Isca de frango, D.S.Basilio col." (3♂ e 4♀); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 12.XI.2015, Isca de frango, D.S.Basilio col." (1♂); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 20.X.2016, Isca de peixe, D.S.Basilio col." (6♂ e 2♀); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 20.XII.2015, Isca de frango, D.S.Basilio col." (2♂ e 2♀); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 27.X.2015, Isca de frango, D.S.Basilio col." (2♂ e 1♀); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 28.I.2016, Isca de frango, D.S.Basilio col. (3♂ e 1♀); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 09.IX.2015, Isca de frango, D.S.Basilio col." (2♂); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 30.X.2015, Isca de frango, D.S.Basilio col." (1♂ e 1♀); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 15/X/2015, Isca de frango, D.S.Basilio col." (3♂ e 1♀); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 16/X/2015, Isca de frango, D.S.Basilio col." (12♂ e 2♀); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 23.X.2015, Isca de frango, D.S.Basilio col." (14♂ e 3♀); "Curitiba-PR (BR) \ Centro Politécnico \ Bandeja \ 23/XI/2005 \ Mise, K. M." (1♀); "Curitiba-PR (BR \ Centro Politécnico \ Bandeja \ 18/XI/2005 \ Mise, K. M. | *Coilodes* sp." (1♀); "Curitiba-PR (BR \ Centro Politécnico \ Bandeja \ 22/XI/2005 \ Mise, K. M." (2♀); "Curitiba-PR (BR \ Centro Politécnico \ Bandeja \ 06/XI/2005 \ Mise, K. M." (1♀); "Curitiba-PR (BR \ Centro Politécnico \ Bandeja \ 01/I/2006 \ Mise, K. M." (1♂); "BRASIL, PR, Palotina \ UFPR \ Mata anexa ao campus \ (Manual) 03-I-2012 \ R. J. Simioni, S. B. Silva & \ E. Caron, col. |

Scarabaeidae sp.8" (1♀); "BRASIL, PR, Palotina \ UFPR \ Mata anexa ao campus \ (Manual) 22-XII-2011 \ R. J. Simioni, S. B. Silva & \ E. Caron, col. | Scarabaeidae sp.8" (1♀); "BRASIL, PR, Palotina \ UFPR \ Mata anexa ao campus \ (Manual) 01-I-2012 \ R. J. Simioni, S. B. Silva & \ E. Caron, col. | Scarabaeidae sp.8"(1♂ e 1♀); "BRASIL, PR, Palotina \ UFPR \ Mata anexa ao campus \ (Manual) 18-XII-2011 \ R. J. Simioni, S. B. Silva & \ E. Caron, col. | Scarabaeidae sp.8" (1♀); "BRASIL, PR, Palotina \ UFPR \ Mata anexa ao campus \ (Pitfal 04) 09-I-2012 \ R. J. Simioni, S. B. Silva & \ E. Caron, col. | Scarabaeidae sp.8" (1♂); "BRASIL, PR, Palotina \ UFPR \ Mata anexa ao campus \ (Pitfal 04) 05-I-2012 \ R. J. Simioni, S. B. Silva & \ E. Caron, col. | Scarabaeidae sp.8" (1♀); "BRASIL, PR, Palotina \ UFPR \ Mata anexa ao campus \ (Pitfal 04) 24-XII-2011 \ R. J. Simioni, S. B. Silva & \ E. Caron, col. | Scarabaeidae sp.8" (2♀); "BRASIL, PR, Palotina \ UFPR \ Mata anexa ao campus \ (Pitfal 01) 17-I-2012 \ R. J. Simioni, S. B. Silva & \ E. Caron, col. | Scarabaeidae sp.8" (3♀); "BRASIL, PR, Palotina \ UFPR \ Mata anexa ao campus \ (Pitfal 02) 17-I-2012 \ R. J. Simioni, S. B. Silva & \ E. Caron, col. | Scarabaeidae sp.8" (1♂ e 5♀); "Brasil: Paraná, Adrianópolis \ 702565m E / 7270570 m E \ 07 a 11 XII. 2017 \ Pitfall Starube 59 \ SAD 69 \ Souza e Inista col." (13♂ e 7♀); "BAIXO GANDU-E. STO. \ BRASIL 23-30/IX/70 \ C. & C. T. Elias leg. | DPT° ZOOL. \ UF – PARANÁ | HYBOSORIDAE \ V.L.C. Lascombe det. 1996" (3♂ e 1♀); "B.Guandú-ES Brasil \ 15-21.X.1970 \ Tadeu & C. Elias col | DPT° ZOOL. \ UF – PARANÁ" (7♂ e 9♀); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 23.XI.2016, Isca de frango, D.S.Basilio col." (1♀); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 20.XI.2016, Isca de frango, D.S.Basilio col." (1♂); "Brasil, PR, Curitiba, \ 25°26'44"S 49°13'56"W \ 20.XII.2016, Isca de frango, D.S.Basilio col." (5♂ e 1♀); "BRAZIL: Paraná \ Londrina. Mata Godoy \ XI-13-1984 \ J. Lopes |*Coilodes \ gibbus* (Perty) \ Det. F. C. Ocampo 2003" (1♀); "BRAZIL: Paraná \ Londrina. Mata Godoy \ XII-19-1984 \ J. Lopes" (1♂); "Viçosa, MG \ Brasil 21/11/91 \ LOPES & LOUZADA" (11♂ e 8♀); "Viçosa, MG \ Brasil 30/I/95 \ J.N.C. Louzada Leg." (1♀); "BRASIL- MG \ Parq. Rio Doce \ 8-1992. \ J. Louzada" (1♂ e 1♀); "BRASIL- MG \ Parq. Rio Doce \ 8-1992. \ J. Louzada | V de M \ 10/00 [etiqueta azul]" (1♀); "BRASIL: Minas Gerais, \ Viçosa. Mata do Paraíso. \ 20°47'S; 42°51'W. XII- \ 1998. FZ Vaz-de-Melo" (1♂ e 1♀); "BRASIL: ES. 1500 m \ Domingos Martins \ Pq. E. Pedra Azul \ I-2000 Lopes-Andrade \ & Vaz-de-Melo legs." (1♀); "BRASIL: Minas Gerais \ Viçosa \ Mata Paraíso \ I-1996 Vaz-de-Mello" (1♂); "BRASIL: Minas Gerais, \ Nova Lima PE Serra Rola \ Moça, 2005,

GSchiffler | CEMT \ CUIABÁ \ 00052663” (1♂); “BRASIL: Minas Gerais, Rio \ Novo. Mata1. 7-1-2013 \ HMLAdvincola” (1♀); “BRASIL: São Paulo , Mogi \ das Cruzes, Parque das \ Neblinas, 23°45’49”S, 46° \ 12’05”. 1035m. pitfall \ fezes humanas. IX-2015. \ RV Nunes” (1♀); “BRASIL, Rio Grande \ do Sul Riozinho rip.for \ 29°28’59”S; 56°9’16”W \ hum faec 20-23.X.2010 \ G Viegas (leg.)” (1♂); “Porto Alegre, RS \ LAMI – Ponta do Cego \ 21.X a XI.2005 \ R.Moraes col. P.fall 6 | *Coilodes* sp. \ Vaz-de-Mello det. 2012” (1♂); “BRASIL: Mato Grosso do \ Sul. Bonito Faz. Remanso \ 20°47.309’S;56°43.737’W \ XI.2009 FORoque” (1♀); “BRASIL: Mato Grosso do \ Sul.Dourados M Coqueiro \ 22°12’38”S;54°55’06”W \ XII.2011 hum.faec \ LOBavutti” (1♂); “BRASIL, MATO GROS- \ SO DO SUL, Dourados, \ 19/X/2007, M. Milo ca col | *Coilodes humeralis* \ (Mannerheim, 1829) \ Ide, Fuhrmann & Milo \ ca det. 2007 | 62” (1♂); “Brasil – SC – Campos Novos \ 27°23’S; 51°12’O Fev 2011 \ Armadilha pitfall isca \ Col: R. C. Campos” (2♂); “ARGENTINA: Misiones \ Dos de Mayo \ XI-2007 E. Ahadie” (1♂); “BRASIL: Paraná, Rancho \ Alegre, Fazenda Congonhas. \ 22°47’45”S; 51°00’12”W. \ 580m. pitfall fish. \ 27-IX-2012. P. M. Félix.”(1♂ e 1♀); “BRASIL: Paraná, Cornélio \ Procópio. P.E. Mata São Francisco. 23°9’20.6”S; \ 50°34’20.04”W. Pitfall. \ 13-XI-14-XII-2009. NG Cipola” (1♀); “BRASIL. Paraná. Balsa Nova. \ São Luiz do Purunã, Faz \ Manjolo. I-2007; 1116 m. \ 49.70°W; 25.45S. Pitfall. \ P. Lowenberg Neto Leg.” (1♂ e 1♀); “BRASIL: Paraná, Cornélio \ Procópio. Parque Estadual \ Mata São Francisco. 23°10’ \ 11”S; 50°33’51”W. 14-XII- \ 2009. Trap attractive. N Cipola.” (1♂ e 1♀); “BRASIL: PR \ Londrina \ XI-XII-1998 \ I M Medri | 54 | M3 \ 24.11.98” (1♀); “ARGENTINA \ Leandro Alem. \ Misiones \ X.50 \ Saitopel [duas últimas linhas escritas na vertical]” (1♂); “Gaviuna (Rolândia) \ Estado: Paraná \ Roosen. Ruge col. \ Dr. Nick. 9.1946” (1♂); “Rolândia \ Estado: Paraná \ Roosen. Ruge col. \ Dr. Nick. 25.10.43” (1♂); “Aniai \ Rio de Janeiro \ Dr. Nick. Jan.45.” (1♂); “Paraguay \ Villa Florida \ Misiones \ 21.XII.49 \ pedtiag [duas últimas linhas escritas na vertical]” (1♂ e 1♀); “Gaviuna (Rolândia) \ Estado: Paraná \ Roosen. Ruge col. \ Dr. Nick. 9.1946 | *Coilodes \ gibba* (Perty) \ ♂ R. Gutiérrez- Det.49” (1♂).

**Localidade tipo de *C. humeralis***

Brasil.

**Localidade tipo de *C. chilensis***

Chile.

### **Localidade tipo de *H. gibbus***

Brasil.

### **Localidade tipo de *H. brasiliensis***

Brasil.

### **Distribuição geográfica**

Brasil (Espírito Santo, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Rio de Janeiro, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, São Paulo); Chile? [distribuição duvidosa]; Paraguai (Misiones); Argentina (Misiones) (Fig.13) (Mannerheim, 1829; Perty, 1830, Westwood, 1846; Ocampo & Ballerio, 2006; Rodrigues *et al.*, 2013; Santos *et al.*, 2017; dados de etiquetas).

### **Biologia**

Espécie coletada em fezes humanas e de bovinos e em associação direta com carne em decomposição de porco, frango e peixe (Rodrigues *et al.*, 2013; dados de etiquetas). Coletado durante o dia. Muitos indivíduos foram coletados em armadilhas suspensas com isca de peixe, e em armadilha para oviposição de mosquitos, demonstrando uma boa capacidade de voo (Santos *et al.*, 2017; dados de etiquetas; observação pessoal). Foi observado comportamento estridulatório, além de hábito de se enterrar (provavelmente mecanismos de defesa) (observação pessoal).

### **Dados temporais**

A espécie pode ser observada no período de julho a janeiro (dados de etiquetas).

### **Informações adicionais**

O status de espécie tipo pertence a *Coilodes gibbus* (Perty, 1830) conforme foi designado por Westwood (1846), mesmo após a sinonimização de *C. gibbus* com *C. humeralis* (Mannerheim, 1829).

*C. chilensis* Westwood, 1846 foi descrito a partir de um único exemplar com distribuição atribuída ao Chile. Após isso, nenhum outro *Coilodes* foi coletado nessa localidade. Em função da falta de material e das características ecológicas chilenas serem particularmente diferentes do restante da região Neotropical, atribui-se a esta distribuição o caráter duvidoso. Existe a possibilidade do exemplar ter sido coletado

em outro país sulamericano durante alguma expedição e ter sido considerado erroneamente como originário do Chile.

*C. testaceus* Pic, 1928 não se trata de uma espécie descrita, mas sim de uma variação citada para *C. gibbus*.

Foi designado o Lectótipo de *C. humeralis*, pois a descrição original (Mannerheim, 1829) não especifica a quantidade de exemplares analisados nem designa um Holótipo.

### ***Coilodes niger* (Mannerheim, 1829) Stat. restit.**

Figuras 4 A-G

*Hybosorus niger* Mannerheim, 1829: 46 (descrição original).

*Coilodes niger*: Blackwelder, 1944: 217 (checklist); Allsopp, 1984: 107 (checklist); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (catálogo; sinonímia com *Coilodes humeralis*).

*Hybosorus auger*: Westwood, 1846: 165 (*lapsus*: taxonomia); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (syn. com *C. humeralis*).

*Coelodes niger*: Harold, 1869: 1075 (*lapsus*: catálogo); Arrow, 1912: 37 (catálogo).

#### **Redescrição**

**Macho.** Comprimento 5,9 - 7,6mm. Largura 3,7 - 4,7mm. Corpo (Figs. 4 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor:* Cabeça e élitro pretos, pronoto e escudo escutelar variando de preto a vermelho, ventre e pernas castanho escuros. *Cabeça* (Figs. 4 C e D): Superfície levemente esculpurada. Fronte, em vista dorsal, subretangular com uma protuberância alongada no centro, borda proximal arredondada, margem posterior tão larga quanto a anterior, margem lateral com entrada arqueada, pontuações pequenas e esparsas ou ausentes. Olho pouco visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se

até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo semicircular, com margens laterais e anterior arredondadas, bordas anteriores arredondadas, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal, pontuações pequenas e esparsas ou ausentes. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações. Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral suave, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subretangular, margens laterais levemente arredondadas, anterior reta e inferior recurvada, superfície esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artícuo basal duas vezes mais largo que longo, artículos dois e três subglobosos, último artícuo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artícuo um curvado, artículos dois e três mais longos que largos, último artícuo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artículos, pubescente na região distal dos três artículos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artícuo. *Pronoto* (Fig. 4 E): Superfície convexa, com escavação leve ou acentuada na região central, subtrapezoidal com margem posterior mais larga que a anterior, margem anterior reta, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central, ângulo posterior arredondado, margens laterais convexas, cerdas ausentes, sem pontuações. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas e pontuações ausentes. *Élitro*: Pontuações longitudinais fortes formando linhas em toda extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural completa formada por pontuações grossas, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Fig. 4 B): Superfície do hipômero esculpida e com cerdas, prosterno (Figs. 4 B e D) com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior subtrapezoidal, com ápice reto e denteada projetado para frente, superfície do meso- e metaventrito suave. *Pernas*: Procoxa esculpida e cônica. Protrocânter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa, carena na margem inferior com cerdas esparsas.

Protíbia, curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão levemente curvado no ápice, três dentes intercalados por séries de denticulos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e metatrocâter subtriangulares com ápice bifurcado. Meso- e metafêmur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia, com cerdas eretas e ápice levemente expandido, com dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos que largos, garras curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 4 F e G): Tégmen com lobo curto, menor que a metade da distância entre a base do lobo e a base dos parâmeros. Parâmeros assimétricos, parâmero direito com extremidade arredondada, com base tão larga quanto o ápice, parâmero esquerdo com base larga e ápice estreito, arredondado e levemente curvado.

**Fêmea.** Comprimento 7,0mm. Largura 4,3mm. Pronoto convexo sem escavação. Garras tarsais simples.

### **Diagnose**

Semelhante a *C. humeralis*, diferencia-se desse pela forma subtrapezoidal do pronoto, clípeo com bordas anteriores arredondadas e genitália masculina com lobo dorsal do tégmen curto, menor que a metade da distância entre a base do lobo e a base dos parâmeros.

### **Material tipo**

Lectótipo fêmea depositada no ZIN: "N. T. reil [etiqueta verde] | Zoological Institute \ Russian Academy \ of Sciences \ St. Petersburg [etiqueta amarela] | ?niger | LECTOTYPE \ *Coilodes niger* \ (Mannerheim, 1829) \ Basilio, D.S. det.". Lectótipo designado neste trabalho.

### **Material adicional**

Além do material tipo, foram analisados 13 exemplares (12♂ e 1♀): "BRASIL: RJ \ Nova Friburgo \ III-1998 FIT \ P. & E. Grossi." (3♂); "Nova Friburgo \ RJ – BRASIL \ X – 1998 \ Col: P. Grossi." (2♂); "Macaé de Cima \ Nova Friburgo \ RJ. BRASIL \ I -

2006 \ Leg: B. Miller.” (2♂ e 1♀); “BRASIL: RJ\ Nova Friburgo\ Macaé de Cima \ I-2000 FIT E. & P. Grossi.” (1♂); “Brasil: Rio de Janeiro, \ Nova Friburgo, Macaé de \ Cima II 2006. \ E. J. GROSSI” (4♂).

### **Localidade tipo**

Brasil.

### **Distribuição geográfica**

Brasil (Rio de Janeiro) (Fig. 13) (Mannerheim, 1829; dados de etiquetas).

### **Biologia**

Não foram obtidos dados sobre a biologia da espécie.

### **Dados temporais**

Espécie coletada no período de janeiro a março e no mês de outubro (dados de etiquetas).

### **Informações adicionais**

A espécie foi sinonimizada com *C. humeralis* no catálogo de Ocampo & Ballerio (2006) e está sendo revalidada no presente trabalho após a comparação entre os tipos primários de ambas as espécies.

*Coilodes auger* Westwood, 1846 corresponde à grafia errada de *C. niger*. Por não ser uma espécie válida não foi considerado um sinônimo.

Foi designado o Lectótipo de *C. niger*, pois a descrição original (Mannerheim, 1829) não especifica a quantidade de exemplares analisados nem designa um Holótipo.

## ***Coilodes ovalis* Robinson, 1948**

Figuras 5 A-G

*Coelodes ovalis* Robinson, 1948: 32 (descrição original).

*Coilodes ovalis*: Allsopp, 1984: 107 (checklist); Perk, 2002: 14 (checklist); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (checklist).

### **Redescrição**

**Macho.** Comprimento 5,5 - 6,7mm. Largura 2,9 - 3,8mm. Corpo(Figs. 5 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor.* Coloração variando de castanho clara a castanho escuro, élitro podendo apresentar manchas mais escuras.*Cabeça* (Figs. 5C e D): Superfície levemente esculpura. Fronte, em vista dorsal, subretangular com uma protuberância alongada no centro, borda proximal arredondada, margem posterior tão larga quanto a anterior, margem lateral com leve entrada retangular, superfície esculpida. Olho pouco visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subtrapezoidal, com margens laterais levemente arredondadas, bordas anteriores anguladas, ápice reto, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal, superfície esculpida. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular recurvado medialmente, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa. Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral suave, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subquadrado, margens laterais levemente arredondadas, superior recurvada medialmente e inferior arqueada, superfície esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artícuo basal duas vezes mais largo que longo, artículos dois e três subglobosos, último artícuo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artícuo um curvado, artículos dois e três mais longos que largos, último artícuo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artículos, pubescente na região distal dos três artículos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artículos. *Pronoto* (Fig. 5 E): Superfície convexa, com escavação na região central, subtrapezoidal com margem posterior mais larga que a anterior, margem anterior reta ou arqueada, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central,

ângulo posterior arredondado, margens laterais fortemente convexas, cerdas ausentes, pontuações muito finas e esparsas. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas e pontuações ausentes. *Élitro*: Pontuações longitudinais fortes formando linhas em toda extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural completa formada por pontuações grossas, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Fig. 5 B): Superfície do hipômero esculpida e com cerdas, prosterno (Figs. 5 B e D) com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior arredondada e denteada mais projetada para frente no centro, superfície do meso- e metaventrito suave. *Pernas*: Procoxa esculpida e cônica. Protrocâter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa, carena na margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão levemente curvado no ápice, três dentes intercalados por séries de dentículos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente da protíbia. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e metatrocâter subtriangulares com ápice bifurcado. Meso- e metafemur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia, com cerdas eretas e ápice levemente expandido, com dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos que largos, garras curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 5 F e G): Tégmen sem lobo, região mais esclerotizada próxima a base do parâmero direito. Parâmeros assimétricos voltados para a região ventral, parâmero direito com extremidade arredondada, com base mais larga que o ápice, parâmero esquerdo mais longo que o direito, com base larga e ápice arredondado.

**Fêmea.** Comprimento 5,2 - 7,1mm. Largura 3,0 - 4,0mm. Pronoto convexo sem escavação. Garras tarsais simples.

## Diagnose

Diferencia-se de *Coilodes castaneus* por apresentar parâmeros grandes, maiores que a metade do tamanho do tégmen e ápice do parâmero esquerdo não curvado.

## Material tipo

Holótipo fêmea depositado no CUIC: “El valle, D. F. \ Venezuela \ G. Vivas-Berthier | HOLOTYPE \ *Coelodes* \ *ovalis* \ Mark Robinson [etiqueta vermelha] | HOLOTYPE \ Cornell U. \ No. 2404 [etiqueta vermelha]”

## Material adicional

Além do material tipo, foram analisados 25 exemplares (9♂ e 16♀): “VENEZUELA. Yaracuy Bolivar Aroa. 10° \ 0'0"N; 68°0'0"W. 459m. 19/VII/2009. \ Haces Humanas. M. Asmussen; P. \ Colmenares; H. Martinez.” (1♀); “Venezuela Merida Sucre. Jaji. 8°33' \ 29.87"N; 76°22'5.59"W. 1876m. \ 8/VII/2009. Cebo Pollo, D. Mora, P. \ Colmenares, M. Cordova, M. Nuñez.” (5♂ e 5♀); “VENEZUELA: Mérida \ Hacienda El Alto \ Manzano Alto \ 1600m (Cloud Forest) \ 4-VII-1991 \ C. Porter & L. Stange” (1♀); “CARACAS \ S. 1550 \ Marcuzzi leg” | “Venezuela Merida Sucre. Jaji. 8°35' \ 18.31"N; 71°20'47.18"W. 2037m. \ 8/VII/2009. Cebo Carne molidas, D. \ Mora, P. Colmenares, M. Cordova, M. Nuñez.” (2♂ e 3♀); “VENEZUELA Merida, \ Libertador, meseta de zumba, \ Hacienda Los Arcos, 8°33' \ 14"N, 71°13'20"W, 1181m. \ pitfall human feces, 06.V.2016, \ RAconncia & JGámez” (1♂ e 2♀); “VENEZUELA: Yaracuy. \ Bolívar. Aroa. 10.3867°N \ 68.6471°W. 1380m. VII- \ 2009. Asmüssen, \ Colmenares, Martínez” (1♀); “Venezuela Yaracuy Bolívar Aroa 10° \ 0' 0" N 68° 0' 0" W. 710m. \ 19/VII/2009. Cabo Haces humanas. \ M. Asmüssen, P. Colmenares, H. \ Martínez” (1♀); “Venezuela Yaracuy Bolívar Aroa 10° \ 23' 11.9" N 68° 50' 0" W. 710m. \ 19/VII/2009. Cabo Haces humanas. \ M. Asmüssen, P. Colmenares, H. \ Martínez” (1♀); “Venezuela Yaracuy Bolívar Aroa 10° \ 23' 6.1" N 68° 50' 45.45" W. \ 19/VII/2009. 1415m. Haces humanas. \ M. Asmüssen, P. Colmenares, H. \ Martínez” (1♂).

## Localidade tipo

Venezuela (El Valle).

### **Distribuição geográfica**

Trinidad e Tobago; Venezuela (Yaracuy, Miranda, Mérida) (Fig. 13) (Robinson, 1948; Perk, 2002; dados de etiquetas).

### **Biologia**

Coletada em fezes humanas, carne de frango e bovina(dados de etiquetas).

### **Dados temporais**

Espécie coletada nos meses de maio e julho(dados de etiquetas).

## ***Coilodes parvulus* Westwood 1846**

*Coilodes parvulus* Westwood, 1846: 165 (descrição original); Allsopp, 1984: 107 (checklist); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (checklist).

*Coelodes parvulus*: Harold 1869: 1075 (*lapsus*: catálogo); Arrow, 1912: 37 (catálogo).

*Coilodes parvula*: Blackwelder, 1944: 217 (*lapsus*: checklist).

### **Redescrição**

Comprimento aproximadamente 5,4mm. Corpo convexo e brilhante. *Cor*: Castanho amarelado. *Cabeça*: Labro estendido horizontalmente, transverso com ângulo anterior arredondado, cerdas na margem anterior. Lábio com mento subquadrado, margens laterais arredondadas, palpos labiais curtos. Mandíbula triangular alongada, ápice pontudo, margem interna com cerdas. Antena com 10 antenômeros, clava arredondada e cupuliforme. *Élitro*: pontuações longitudinais alinhadas em pares. *Pernas*: Protíbia, com três dentes intercalados por séries de denticulos.

**Fêmea.** Pronoto convexo sem escavação. Garras tarsais simples.

### **Material tipo**

Holótipo (♀) não localizado. A coleção do UMO, na qual também se encontra o tipo de *C. castaneus*. foi consultada, mas o exemplar não foi localizado.

### **Localidade tipo**

Brasil.

### **Distribuição geográfica**

Brasil (Westwood, 1846).

### **Informações adicionais**

O material tipo de *C. parvulus* não foi localizado, portanto a redescrição foi baseada na descrição original da espécie associada com a descrição original do gênero, ambas feitas por Westwood (1846) na mesma obra. A medida foi convertida ao sistema métrico, porém, a metodologia utilizada por Westwood para medir provavelmente é diferente da utilizada para as demais espécies redescritas.

## ***Coilodes punctipennis* Arrow, 1909**

Figuras 6 A-G

*Coelodes punctipennis* Arrow, 1909: 491 (descrição original); Arrow, 1912: 37 (catálogo).

*Coilodes punctipennis*: Blackwelder, 1944: 217 (checklist); Allsopp, 1984: 107 (checklist); Ocampo & Ballerio, 2006: 191 (catálogo).

### **Redescrição**

**Macho.** Comprimento 5,8 - 6,9mm. Largura 3,7 - 4,0mm. Corpo (Figs. 6 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor.* Castanho média, élitro com manchas castanho escuras. *Cabeça* (Figs. 6C e D): Superfície esculpada. Fronte, em vista dorsal, subretangular com duas pequenas protuberâncias unidas no centro, borda proximal arredondada, margem posterior tão larga quanto a anterior, margem lateral com leve

entrada arqueada de coloração mais escura. Olho pouco visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subtrapezoidal, com margens laterais levemente arredondadas, bordas anteriores arredondadas, ápice reto, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular com uma leve projeção medial, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações. Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral suave, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula, invaginação na região de encontro da área superior com o dente. Lábio com mento subretangular, margens laterais e anterior levemente retas e inferior levemente arqueada, superfície esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artículo basal duas vezes mais largo que longo, artículos dois e três subglobosos, último artículo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artículo um curvado, artículos dois e três mais longo que largo, último artículo em forma de barril com o comprimento equivalente o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artículos, pubescente na região distal dos três artículos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artículo. *Pronoto* (Fig. 6 E): Superfície convexa, com escavação muito leve na região central, subtrapezoidal com margem posterior mais larga que a anterior, margem anterior reta, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central, ângulo posterior obtuso, margens laterais convexas, cerdas ausentes, sem pontuações. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas e pontuações ausentes. *Élitro*: Pontuações longitudinais fortes formando linhas em toda extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural completa formada por pontuações grossas, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Fig. 6 B): Superfície do hipômero esculpida com cerdas, prosterno (Figs. 6 B e D) com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior arredondada e lisa. *Pernas*: Procoxa esculpida e cônica.

Protrocânter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa carena na margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão levemente curvado no ápice, três dentes intercalados por séries de denticulos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e metatrocânter subtriangular com ápice bifurcado. Meso- e metafêmur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia, com cerdas eretas e ápice levemente expandido, com dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos que largos, garras curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 6 F e G): Tégmen sem lobo, com região mais esclerotizada próxima à base do parâmero direito. Parâmeros assimétricos, parâmero direito mais longo que largo com ápice arredondado, parâmero esquerdo deslocado para a região ventral com base larga e ápice em forma de colher fortemente recurvado para fora.

**Fêmea.** Comprimento 6,6 - 7,0mm. Largura 3,8 - 4,0mm. Pronoto convexo sem escavação. Garras tarsais simples.

### **Diagnose**

Diferencia-se de *Coilodes* sp nov. 1 por apresentar a margem inferior do clipeo arqueada e pela genitália masculina sem lobo no tégmen.

### **Material tipo**

Lectótipo macho depositado no BMNH: "LECTO- \ TYPE [etiqueta redonda pequena] | Fry Coll. \ 1905-100. \ Equador \ Mirador | *Coelodes \ punctipennis \ type* ♂ Arrow | *Coelodes* ♂ \ *punctipennis* Arr \ M. E. Bacchus det 1975. \ LECTOTYPE".

### **Material adicional**

Além do material tipo, foram analisados cinco exemplares (2♂ e 3♀): "Bolivia Tropica \ Region Chapare 400 \ ms lischka \ 25.VII.49 [última linha escrita na vertical] | *Coilodes \ punctipennis*. Ar \ ♀R. Gutiérrez-Det. 49" (1♂); "EQUADOR: Tugurahua. \ Baños "El Topo" 1°22'40"N; \ 78°22'52"W. 1590m. 23-I- \ 2011. Human faeces. \

GMaldonado.” (1♂ e 1♀); “EQUADOR Napo \ Cotococha 860m \ 15Apr1995 XCisneros | *Coilodes* \ sp. \ DT. Vaz-de-Mello 98” (1♀); “EQUADOR: Pastaza \ Villano \ 3JUL1996 JNaranjo. | *Coilodes? puncti- \ pennis* Arrow \ DT. Vaz-de-Mello 98” (1♀).

### **Localidade tipo**

Equador (Canelos, Mirador) Peru (Nauta).

### **Distribuição Geográfica**

Equador (Napo, Tungurahua, Pastaza); Peru (Loreto); Bolívia (Chapare) (Fig. 13) (Arrow, 1909; dados de etiquetas).

### **Biologia**

Espécie coletada em fezes humanas.

### **Dados temporais**

Espécie coletada nos meses de maio e julho (dados de etiquetas).

## ***Coilodes* sp. nov. 1 Basilio e Vaz-de-Mello**

Figuras 7 A-G

### **Descrição**

**Holótipo macho.** Comprimento 4,9mm; Largura 3,0mm. Corpo (Figs. 7 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor.* Castanho clara. *Cabeça* (Figs. 7C e D): Superfície levemente esculpura. Fronte, em vista dorsal, subretangular com uma protuberância alongada no centro, borda proximal arredondada, margem posterior tão larga quanto a anterior, margem lateral com leve entrada arqueada de coloração mais escura, pontuações esparsas e pouco definidas. Olho pouco visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subtrapezoidal, com margens laterais levemente arredondadas, bordas anteriores arredondadas, ápice reto, cerdas finas e esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal, pontuações esparsas e pouco definidas. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro

semicircular com uma leve projeção medial, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações. Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral suave, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subquadrado, margens laterais e anterior levemente arredondadas e inferior recurvada, superfície esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artícuo basal duas vezes mais largos que longos, artícuos dois e três subglobosos, último artícuo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artícuo um curvado, artícuos dois e três mais longo que largo, último artícuo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artícuos, pubescente na região distal dos três artícuos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artícuo. *Pronoto* (Fig. 7 E): Superfície convexa, com escavação muito leve na região central, subtrapezoidal com margem posterior mais larga que a anterior, margem anterior reta, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central, ângulo posterior arredondado, margens laterais convexas, cerdas ausentes, pontuações muito finas e esparsas. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas e pontuações ausentes. *Élitro*: Pontuações longitudinais fortes formando linhas em toda extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural completa formada por pontuações grossas, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Fig. 7 B): Superfície do hipômero esculpida com cerdas, prosterno (Figs. 7 B e D) com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior arredondada e denteada com uma leve invaginação no centro, superfície do meso- e metaventrito esculpida. *Pernas*: Procoxa esculpida e cônica. Protrocânter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa, carena na margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia, curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão levemente curvado no ápice, três dentes intercalados por séries de dentículos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e

metatrocânter subtriangulares com ápice bifurcado. Meso- e metafêmur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia com cerdas eretas e ápice levemente expandido, com dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos que largos, garras curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 7 F e G): Tégmen com lobo alcançando a base dos parâmeros levemente curvado para a esquerda. Parâmeros assimétricos, parâmero direito com extremidade arredondada com base mais larga que o ápice, parâmero esquerdo com base larga e ápice falciforme.

**Fêmea.** Comprimento 5,2; Largura 3,0mm. Difere do macho pela ausência de escavação no pronoto e presença de garras tarsais simples.

**Variação.** Comprimento varia entre 4,4 e 5,5mm; Largura varia entre 2,7 e 3,1mm. Coloração variando de castanho clara a castanho escura. Pronoto sem pontuações e escavação mais evidente nos machos.

### Diagnose

Assemelha-se a *Coilodes punctipennis* e a alguns indivíduos de *Coilodes* sp. nov. 6. Diferencia-se de ambos pela presença de um lobo dorsal no tégmen, além de se diferenciar de *Coilodes* sp. nov. 6 por apresentar pontuações fortes no élitro.

### Material tipo

Holótipo (♂): “BRASIL: Paraná, Rancho \ Alegre. Fazenda Congonhas, \ 22°47’45”S; 51°00’12”W \ 580m. pitfall fish. \ 27-ix-2012. P. M. Félix. | HOLOTYPE \ *Coilodes* sp.1 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]”.

Parátipos (9♂ e 1♀): “BRASIL: Paraná, Rancho \ Alegre. Fazenda Congonhas, \ 22°47’45”S; 51°00’12”W \ 580m. pitfall fish. \ 27-ix-2012. P. M. Félix. . | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 1 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositados no CEMT]” (5♂). “BRASIL: RJ \ Nova Friburgo \ III-1998. FIT \ P. & E. Grossi.. | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 1 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositados no CEMT]” (3♂); “BRASIL. MG. Lavras \ próx. Poço Bonito \ XII-2001 Vaz-de-Mello.. | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 1 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositados no CEMT]” (1♂); “BRASIL. MG. Lavras \ próx. Poço Bonito \ X-2001 P. Grossi \ & FZ Vaz-de-

Mello.. | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 1 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositados no CEMT]" (1♀).

### **Localidade tipo**

Brasil (Paraná: Rancho Alegre).

### **Distribuição geográfica**

Brasil (Paraná, Rio de Janeiro e Minas Gerais) (Fig. 14).

### **Biologia**

Espécie coletada em carcaça de peixe.

### **Dados temporais**

Espécie coletada nos meses de março, setembro, outubro e dezembro.

## ***Coilodes* sp. nov. 2 Basilio e Vaz-de-Mello**

Figuras 8 A-G

### **Descrição**

**Holótipo macho.** Comprimento 5,6mm; Largura 3,2mm. Corpo (Figs. 8 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor.* Cabeça, escudo escutelar, élitro e pernas castanho escuros, pronoto e ventre castanho claro. *Cabeça* (Figs. 8 C e D): Superfície levemente esculpura. Fronte, em vista dorsal, subretangular com uma protuberância alongada no centro, borda proximal arredondada, margem posterior mais estreita que a anterior, margem lateral com leve entrada arqueada, superfície levemente esculpura. Olho visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subtrapezoidal, com margens laterais levemente arredondadas, bordas anteriores arredondadas, ápice reto, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal, superfície esculpura. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular com uma leve projeção medial, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações.

Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral suave, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subquadrado, margens laterais retas, anterior levemente recurvada e inferior arqueada, superfície esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artículo basal duas vezes mais largo que longo, artículos dois e três subglobosos, último artículo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artículo um curvado, artículos dois e três mais longos que largos, último artículo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artículos, pubescente na região distal dos três artículos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artículo. *Pronoto* (Fig. 8 E): Superfície convexa, com escavação muito leve na região central, com margem posterior tão larga quanto a anterior, margens laterais arredondadas, margem anterior arqueada, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central, ângulo posterior arredondado, cerdas ausentes, pontuações muito finas e esparsas. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas e pontuações ausentes. *Élitro*: Pontuações longitudinais fortes formando linhas em toda extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural completa formada por pontuações grossas, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Fig. 8 B): Superfície do hipômero esculpida com cerdas. Prosterno (Figs. 8 B e D) com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior subtrapezoidal lisa, projetada para frente superfície do meso- e metaventritosuave. *Pernas*: Procoxa cônica com superfície suave. Protrocânter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa carena na margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia, curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão levemente curvado no ápice, três dentes intercalados por séries de dentículos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e metatrocânter subtriangulares com ápice bifurcado. Meso- e metafêmur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia, com cerdas eretas e ápice levemente

expandido, com dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos que largos, garras curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 8 F e G): Tégmen com lobo na lateral direita, com ápice arredondado medindo 2/3 da distância entre a base do lobo e a base dos parâmeros, região mais esclerotizada próxima à base do parâmero direito. Parâmeros assimétricos, parâmero direito subretangular, mais longo que largo com ápice levemente recurvado, parâmero esquerdo em formato de colher, deslocado para a região dorsal.

**Fêmea.** Comprimento 5,2 e 6,7mm; Largura 3,1 e 4,2mm. Difere do macho pela ausência de escavação no pronoto e presença de garras tarsais simples.

**Variação.** Comprimento varia entre 5,2 e 6,7mm; Largura varia entre 3,1 e 4,2mm. Corpo pode apresentar coloração uniforme em vista dorsal, variando de castanho clara a castanho escura. Lateral da frente com entrada mais evidente e retangular.

### Diagnose

Diferencia-se de *Coilodes castaneus* pela presença de lobo compacto na lateral direita do tégmen e pelo ápice sinuoso do parâmero direito.

### Material tipo

Holótipo (♂): “PERU: Loreto; 80 km \ NE Iquitos, Explorama \ Lodge, Rio Ynamono \ 1 km from Amazon R. \ 1-5-IX-1992; P.E. \ Skelley, human dung | HOLOTYPE \ *Coilodes* sp. 2 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det..[depositado no FSCA]”.

Parátipos(4♂ e 14♀): “PERU: Loreto; 80 km \ NE Iquitos, Explorama \ Lodge, Rio Ynamono \ 1 km from Amazon R. \ 1-5-IX-1992; P.E. \ Skelley, human dung | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 2 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det. [depositado no FSCA]” (2♂ e 8♀);“PERU: Loreto; 80 km \ NE Iquitos, Explorama \ Lodge, Rio Ynamono \ 1 km from Amazon R. \ 1-5-IX-1992; P.E. \ Skelley, human dung | *Coilodes* \ sp. \ Det F.C. Ocampo 2005 | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 2 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det. [depositado no FSCA]” (1♀);“Benjamin Constant – AM \ Guanabara

II \ Brasil. 10/III/2004 \ Silva, P. H. leg. | N°: 20 \ Janela n°: 01 \ Manta 5/C \ Capoeira | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 2 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det. [depositado no CEMT]” (1♀); “Benjamin Constant – AM \ Guanabara II \ Brasil. 10/III/2004 \ Silva, P. H. leg. | N°: 133 \ Janela n°: 01 \ Manta 16/C \ Floresta | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 2 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det. [depositado no CEMT]” (1♂); “Benjamin Constant – AM \ Guanabara II \ Brasil. 10/III/2004 \ Silva, P. H. leg. | N°: 127 \ Janela n°: 01 \ Manta 15/A \ Floresta | 61 | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 2 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det. [depositado no CEMT]” (1♀); “BRASIL: AMAZONAS \ PICO da NEBLINA \ 0°40’N / 66°0’O \ 5 - 12 – XI – 1977 \ ROBIN, BEST| PARATYPE \ *Coilodes* sp. 2 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♂); “Benjamin Constant – AM \ Guanabara II \ Brasil. 10/III/2004 \ Silva, P. H. leg. | N°: 70 \ Janela n°: 01 \ Manta 08/C \ Floresta | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 2 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♀); “Benjamin Constant – AM \ Guanabara II \ Brasil. 10/III/2004 \ Silva, P. H. leg. | N°: 13 \ Janela n°: 01 \ Manta 03/A \ Floresta | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 2 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♀); “Benjamin Constant – AM \ Guanabara II \ Brasil. 10/III/2004 \ Silva, P. H. leg. | N°:28 \ Janela n°: 01 \ Manta 04/B \ Floresta | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 2 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♀).

### **Localidade tipo**

Peru (Loreto).

### **Distribuição geográfica**

Peru (Loreto); Brasil (Amazonas) (Fig. 14).

### **Biologia.**

Espécie coletada em fezes humanas.

### **Dados temporais**

Espécie coletada nos meses de março, setembro e novembro.

### ***Coilodes* sp. nov. 3 Basilio e Vaz-de-Mello**

Figuras 9 A-G

#### **Descrição**

**Holótipo macho.** Comprimento 6,4 mm; Largura 3,7 mm. Corpo (Figs. 9 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor.* Castanho clara, élitro com margens externas pretas. *Cabeça* (Figs. 9 C e D): Superfície levemente esculpura. Fronte, em vista dorsal, subretangular com duas protuberâncias unidas no centro, borda proximal arredondada, margem posterior tão larga quanto a anterior, margem lateral com reta de coloração mais escura, pontuações ausentes. Olho pouco visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subtretangular, com margens laterais levemente arredondadas, bordas anteriores arredondadas, ápice reto, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal, pontuações ausentes. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações. Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral suave, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subquadrado, margens laterais e posterior retas e anterior levemente recurvada, superfície esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artícuo basal mais largo que longo, artículos dois e três subglobosos, último artícuo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artícuo um curvado, artículos dois e três mais longos que largos, último artícuo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artículos, pubescente na região distal dos três artículos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artícuo. *Pronoto* (Fig. 9 E): Superfície convexa, com forte escavação na região central, subtrapezoidal com margem posterior mais larga que a anterior, margem anterior reta, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central, ângulo posterior arredondado, margens laterais convexas, cerdas e pontuações ausentes. *Escudo escutelar:* Subtriangular, duas

vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas e pontuações ausentes. *Élitro*: Pontuações longitudinais fortes formando linhas em toda extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural completa formada por pontuações grossas, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Fig. 9 B): Superfície do hipômero esculpida com cerdas, prosterno (Figs. 9 B e D) com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior reta e lisa, superfície do meso- e metaventrito suave. *Pernas*: Procoxa esculpida e cônica. Protrocâter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa, carena margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia, curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão levemente curvado no ápice, três dentes intercalados por séries de dentículos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e metatrocâter subtriangulares com ápice bifurcado. Meso- e metafêmur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia, com cerdas eretas e ápice levemente expandido, com dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos que largos, garras curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 9 F e G): Tégmen com lobo triangular localizado a direita, alcançando a base dos parâmeros, região mais esclerotizada abaixo dos parâmeros. Parâmeros assimétricos, parâmero direito mais longo que largo com ápice arredondado e base reta, parâmero deslocado para a região ventral com ápice reto fortemente curvado para fora.

**Fêmea.** Comprimento 5,8; Largura 3,6. Difere do macho pela ausência de escavação no pronoto e presença de garras tarsais simples.

**Varição.** Comprimento varia entre 5,8 e 6,4mm; Largura varia entre 3,5 e 3,7mm. Coloração da cabeça e do pronoto variando de castanho clara a castanha escuro. Pronoto com escavação menos evidente nos machos.

## Diagnose

Semelhante a *C. punctipennis*, diferencia-se desta por apresentar pontuações menos evidentes nos élitros e pela presença de lobo do tégmen ponteagudo na lateral direita, alcançando a base dos parâmeros.

## Material tipo

Holótipo (♂): "EQUADOR: Prov. Napo \ vic. Puerto Misahuali, \ 1650-1900 ft, 6-19-IX- \ 1998 J. E. Eger, coll. | 1°2'4.2"S lat, \ 77°39'49.2"W lon \ Fish carrion baited \ pitfall trap | HOLOTYPE \ *Coilodes* sp. 3 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]".

Parátipos (2♂ e 5♀): "EQUADOR: Prov. Napo \ vic. Puerto Misahuali, \ 1650-1900 ft, 6-19-IX- \ 1998 J. E. Eger, coll. | 1°2'4.2"S lat, \ 77°39'49.2"W lon \ Fish carrion baited \ pitfall trap . | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 3 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]" (2♂ e 2♀); "ECUADOR: Prov. Napo. \ Tena. Puerto Izuallí. \ 17-22-III-2004 J. Jensen| PARATYPE \ *Coilodes* sp. 3 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]" (2♀); "ECUADOR Napo \ Cotococha 860m \ 15Apr1995 XCisneros | *Coilodes* \ sp. \ DT. Vaz-de-Mello 98 | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 3 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]" (1♀).

## Localidade tipo

Equador (Napo).

## Distribuição geográfica

Equador (Napo) (Fig. 14).

## Biologia

Espécie coletada em carcaça de peixe.

## Dados temporais

Espécie coletada nos meses de janeiro, março, abril, junho e julho.

## ***Coilodes* sp. nov. 4 Basilio e Vaz-de-Mello**

### Figura 10 A-G

#### **Descrição**

**Holótipo macho.** Comprimento 5,8mm. Largura 4,2mm. Corpo (Figs. 10 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor.* castanho clara. *Cabeça* (Figs. 10 C e D): Superfície levemente esculpida. Fronte, em vista dorsal, subretangular com duas protuberâncias bem definidas no centro, borda proximal arredondada, margem posterior mais estreita que a anterior, margem lateral reta de coloração mais escura, pontuações esparsas e pouco definidas. Olho pouco visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subtrapezoidal com margens laterais levemente arredondadas, bordas anteriores arredondadas, ápice reto, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal, pontuações esparsas bem definidas. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular com uma leve projeção medial, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações. Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral suave, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subquadrado, margens laterais e posterior retas e anterior recurvada, superfície esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artigo basal duas vezes mais largo que longo, artículos dois e três subglobosos, último artigo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, duas vezes mais longa que larga, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artigo um curvado, artículos dois e três mais longos que largos, último artigo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artículos, pubescente na região distal dos três artículos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artigo. *Pronoto* (Fig. 10 E): Superfície convexa, com forte escavação na região central, subtrapezoidal com margem posterior mais larga que a anterior, margem anterior reta, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central, ângulo posterior arredondado, margens laterais

convexas, cerdas e pontuações ausentes. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas muito finas e pontuações ausentes. *Élitro*: Pontuações longitudinais fortes formando linhas em toda extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural completa, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Fig. 10 B): Superfície do hipômero esculpida com cerdas, prosterno (Figs. 10 B e D) com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior reta e denteada, superfície do meso- e metaventrito esculpida. *Pernas*: Procoxa esculpida e cônica. Protrocânter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa, carena na margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão levemente curvado no ápice, três dentes intercalados por séries de denticulos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e metatrocânter subtriangulares com ápice bifurcado. Meso- e metafêmur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia, com cerdas eretas e ápice levemente expandido, com dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos que largos, garras curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 10 F e G): Tégmen com lobo curto, menor que a metade da distância entre a base do lobo e a base dos parâmeros. Parâmeros assimétricos, parâmero direito com extremidade arredondada, 2/3 do tamanho do parâmero esquerdo, parâmero esquerdo com ápice falciforme, levemente aguçado e recurvado para o centro.

**Fêmea.** Comprimento 6,3mm. Largura 3,8mm. Pronoto convexo sem escavação. Garras tarsais simples.

**Variação.** Comprimento 5,8 - 6,4mm. Largura 3,8 - 4,2mm.

### **Diagnose**

Semelhante a *C. castaneus*, diferenciando desse por apresentar o corpo mais côncavo, lábio com mento subquadrado e lobo do tégmen.

### Material tipo

Holótipo (♂): “COLOMBIA. Santander \ Serrania de las quinchas \ Reserva El paujil \ November/2006 \ Trampa de calda \ Cebo heces de *A. Hybridus* \ Santos-Zarate | M 61 \ *Coilodes* Sp fam \ Hybosoridae \ hembra | HOLOTYPE \ *Coilodes* sp. 4 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]”

Parátipos (1♂ e 1♀): “COLOMBIA. Santander \ Serrania de las quinchas \ Reserva El paujil \ November/2006 \ Trampa de calda \ Cebo heces de *A. Hybridus* \ Santos-Zarate | M 61 \ *Coilodes* Sp fam \ Hybosoridae \ hembra | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 4 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♂); “COLOMBIA. Santander \ Serrania de las quinchas \ Reserva El paujil \ November/2006 \ Trampa de calda \ Cebo heces de *A. seniculus* \ Santos-Zarate | M 61 \ *Coilodes* Sp fam \ Hybosoridae \ hembra | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 4 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♀).

### Localidade tipo

Colômbia (Santander).

### Distribuição geográfica

Colômbia (Santander) (Fig. 14).

### Biologia

Coletado em fezes de *Alouatta seniculus* (Mammalia: Primata).

### Dados temporais

Espécie coletada no mês de novembro.

## ***Coilodes* sp. nov. 5 Basilio e Vaz-de-Mello**

Figuras 11 A-G

### Descrição

**Holótipo macho.** Comprimento 6,3mm; Largura 3,5mm. Corpo (Figs. 11 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor.* Cabeça e pronoto pretos, escudo escutelar e élitro

castanho escuros com manchas aleatórias castanho médias, ventre e pernas castanho escuros. *Cabeça* (Figs. 11C e D): Superfície levemente esculpura. Fronte, em vista dorsal, subretangular com duas protuberâncias distintas, borda proximal arredondada, margem posterior tão larga quanto a anterior, margem lateral com leve retangular, pontuações esparsas. Olho visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subretangular, quatro vezes mais largo que longo, com margens laterais arredondadas, bordas anteriores arredondadas, ápice reto, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal, pontuações esparsas e pouco definidas. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular com uma leve projeção medial, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações. Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral suave, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subquadrado, margens laterais levemente arredondada, anterior reta e inferior arqueada, superfície esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artículo basal duas vezes mais largo que longo, artículos dois e três subglobosos, último artículo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artículo um curvado, artículos dois e três mais longos que largos, último artículo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artículos, pubescente na região distal dos três artículos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artículo. *Pronoto* (Fig. 11 E): Superfície convexa, com escavação na região central, subtrapezoidal com margem posterior mais larga que a anterior, margem anterior reta, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central, ângulo posterior arredondado, margens laterais convexas, cerdas ausentes, pontuações muito finas e esparsas. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas e pontuações ausentes. *Élitro*: Pontuações longitudinais fortes formando linhas em toda extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural completa formada por pontuações grossas, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura

completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Fig. 11 B): Superfície do hipômero esculpida com cerdas. Prosterno (Figs. 11 B e D) com elevação longitudinal no centro e sulco transversal, margem anterior arredondada e denteada, superfície do meso- e metaventrito suave. *Pernas*: Procoxa lisa e cônica. Protrocânter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa, carena na margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia, curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão levemente curvado no ápice, três dentes intercalados por séries de dentículos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e metatrocânter subtriangulares com ápice bifurcado. Meso- e metafêmur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia, com cerdas eretas e ápice levemente expandido, com dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos que largos, garras curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 11 F e G): Tégmen sem lobo, região mais esclerotizada próximo a base do parâmero direito. Parâmeros assimétricos, parâmero direito subretangular mais longo que largo com ápice tão largo quanto a base, com região média mais estreita que as extremidades, área transparente dentro da metade superior, parâmero esquerdo com base larga e ápice estreito aguçado e fortemente curvado para fora.

**Fêmea.** Comprimento 6,0; Largura 3,5mm. Difere do macho pela ausência de escavação no pronoto e presença de garras tarsais simples.

**Varição.** Comprimento varia entre 5,6 e 6,3mm; Largura varia entre 3,3 e 3,6mm. Coloração variando de castanho escura a preta.

### **Diagnose**

Semelhante a *C. humeralis* e a *Coilodes* sp. nov. 6. Diferencia-se das duas por apresentar clípeo subretangular, quatro vezes mais largo que longo com bordas anteriores fortemente arredondadas. Assim como em *Coilodes* sp. nov. 6, sua genitália masculina não apresenta lobo do tégmen. Contudo é caracterizada pela presença de uma região transparente na metade superior do parâmero direito.

### Material tipo

Holótipo (♂): “BRASIL: Rio de Janeiro \ Itatiaia. PARNA. Itatiaia. \ 1100m. 22°25'46.1”S; \ 44°37'3”W. Pitfall \ 23-26.xii.2011. \ C. Araujo & R Andrade. | HOLOTYPE \ *Coilodes* sp. 5 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]”.

Parátipos (2♂ e 1♀): “BRASIL: Rio de Janeiro \ Itatiaia. PARNA. Itatiaia. \ 1100m. 22°25'46.1”S; \ 44°37'3”W. Pitfall \ 23-26.xii.2011. \ C. Araujo & R Andrade. | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 5 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det..[depositado no CEMT]” (1♂ e 1♀); “BRASIL: Bahia, Itabuna, \ CEPLAC, Cabruca, \ 7.i.2003 leg. M. Santos | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 5 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♂).

### Localidade tipo

Brasil (Rio de Janeiro).

### Distribuição geográfica

Brasil (Bahia, Rio de Janeiro) (Fig. 14).

### Biologia

Não há dados sobre a biologia da espécie.

### Dados temporais

Espécie coletada nos meses de dezembro e janeiro.

## ***Coilodes* sp. nov. 6 Basilio e Vaz-de-Mello**

Figuras 12 A-G

### Descrição

**Holótipo macho.** Comprimento 5,3mm; Largura 3,4 mm. Corpo (Figs. 12 A e B) convexo, ovalado e brilhante. *Cor.* Castanho clara, élitro com margens internas e externas pretas. *Cabeça* (Figs. 12 C e D): Superfície levemente esculpura. Fronte, em vista dorsal, subretangular com uma protuberância alongada no centro, borda

proximal arredondada, margem posterior tão larga quanto a anterior, margem lateral reta com coloração mais escura, pontuações esparsas, concentradas próximo ao clípeo. Olho pouco visível dorsalmente. Canthus desenvolvido com uma área distinta expandida para baixo com cerdas eretas, leve sulco estendendo-se até a metade da margem lateral da fronte. Clípeo subtrapezoidal, com margens laterais levemente arredondadas, bordas anteriores anguladas, ápice reto, cerdas finas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda clipeal, pontuações esparsas. Sutura fronto-clipeal ausente. Labro semicircular com uma leve projeção medial, cerdas esparsas distribuindo-se ao longo de toda a borda dorsal, superfície lisa sem pontuações. Mandíbula dorsalmente escavada, estendendo-se além do ápice do labro, borda lateral suave, com cerdas na metade basal, um dente na parte inferior da mandíbula. Lábio com mento subquadrado, margens laterais levemente arredondadas, e inferior arqueada e anterior levemente recurvada, superfície esculpida com cerdas grandes nas margens, palpo labial com quatro artículos, artícuo basal duas vezes mais largo que longo, artículos dois e três subglobosos, último artícuo em forma de barril achatado com o comprimento equivalente a soma dos dois anteriores. Maxila subtriangular, com cerdas grandes, palpo maxilar com quatro artículos, artícuo um curvado, artículos dois e três mais longos que largos, último artícuo em forma de barril com o comprimento equivalente a soma dos outros três. Antena clavada com 10 antenômeros, antenômero um com cerdas grandes e eretas, clava cupuliforme formada pelos três últimos artículos, pubescente na região distal dos três artículos e com cerdas pequenas esparsas na região proximal do primeiro artícuo. *Pronoto* (Fig. 12 E): Superfície convexa, com escavação muito leve na região central, subtrapezoidal com margem posterior mais larga que a anterior, margem anterior reta, ângulo anterior subagudo, margem posterior arredondada, com uma leve projeção na região central, ângulo posterior arredondado, margens laterais convexas, cerdas e pontuações ausentes. *Escudo escutelar*: Subtriangular, duas vezes mais longo que largo, superfície lisa e ápice pontudo, cerdas e pontuações ausentes. *Élitro*: Pontuações longitudinais fortes formando linhas em toda extensão do disco elitral, dispostas em pares, estria sutural completa formada por pontuações grossas, disco elitral sem cerdas, borda externa com cerdas pequenas, epipleura completa afinando em direção ao ápice, élitro cobrindo o pigídio. *Ventre* (Fig. 12 B): Superfície do hipômero esculpida com cerdas, prosterno (Figs. 12 B e D) com elevação longitudinal

no centro e sulco transversal, margem anterior reta e lisa, superfície do meso- e metaventrito suave. *Pernas*: Procoxa esculpida e cônica. Protrocânter com área arredondada na articulação com a coxa e angulada na região distal. Profêmur, superfície lisa, carena na margem inferior com cerdas esparsas. Protíbia, curvada com cerdas longas, carena na superfície dorsal, esporão com ápice reto, três dentes intercalados por séries de denticulos. Protarsos com inserção tarsal abaixo do segundo dente. Pernas meso- e metatorácicas com superfície lisa. Meso- e metatrocânter subtriangulares com ápice bifurcado. Meso- e metafêmur com carena na margem inferior. Meso- e metatíbia com cerdas eretas e ápice levemente expandido, com dois esporões com ápice pontudo, primeiro esporão do tamanho do esporão protorácico e segundo 1/3 maior que os demais. Tarsos com cinco tarsômeros, último tarsômero duas vezes mais comprido que o anterior, tarsômeros duas vezes mais longos que largos, garras curvadas com dente medial. *Abdome*: Seis ventritos com cerdas decubentes. *Genitália Masculina* (Figs. 12 F e G): Tégmen sem lobo. Parâmeros assimétricos, parâmero direito subtrapezoidal, mais longo que largo, com ápice mais largo que a base, parâmero esquerdo com base larga e ápice estreito aguçado e fortemente curvado para fora.

**Fêmea.** Comprimento 5,3 a 6,9mm; Largura 3,0 a 3,9mm. Difere do macho pela ausência de escavação no pronoto e presença de garras tarsais simples.

**Varição.** Comprimento varia entre 4,8 e 6,9mm; Largura varia entre 2,6 e 3,9mm. Coloração variando de castanho clara a castanho escura. Fronte com duas protuberâncias distintas. Pronoto com pontuações esparsas.

### **Diagnose**

Alguns indivíduos pequenos com coloração castanho clara se assemelham a *Coilodes* sp. nov. 1, diferenciando-se dessa por apresentarem o élitro com pontuações mais suaves e margens pretas, além da genitália masculina sem lobo no tégmen. Indivíduos maiores e de coloração escura se assemelham a *Coilodes* sp. nov. 5, diferenciando-se pela presença do clipeo subtrapezoidal e ausência da região transparente na metade superior do parâmero direito.

### Material tipo

Holótipo (♂): “BRASIL, Ceará. Ubajara. PN \ Ubajara. Gruta Ubajara \ 3°49’55”S; 40°54’5”W. 480m. \ 16.II.2013. pitfall hum dung. \ Vaz-de-Melo & Grossi. | HOLOTYPE \ *Coilodes* sp. 6 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]”.

Parátipos (7♂ e 6♀): “BRASIL, Ceará. Ubajara. PN \ Ubajara. Gruta Ubajara \ 3°49’55”S; 40°54’5”W. 480m. \ 16.II.2013. pitfall hum dung. \ Vaz-de-Melo & Grossi. | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 6 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det. [depositado no CEMT]” (1♀); “BRASIL, Ceará. Ubajara. PN \ Ubajara. Gruta Ubajara \ 3°49’59”S; 40°54’10”W. 520m. \ 19.II.2013. pitfall hum dung. \ Vaz-de-Melo & Grossi. | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 6 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det. [depositado no CEMT]” (2♂ e 1♀); “BRASIL, Bahia. Ubaíra. \ 13°07’06”S; 39°41’24”W. \ 416mosl. Parc 32. XI.2011. \ Pitfall CMP Leite. | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 6 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♀); “BRASIL: MG. Cordisburgo. I-1998. Vaz-de Melo. | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 6 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♂ e 1♀); “MZUEFS \ Brasil, B.A. Ituberá, \ Panca de Grande \ Mata Maduras \ 09.XII.2009 C#2 \ Lopes, P. Campos, \ M. & Oliveira, L. leg [primeira linha escrito na vertical] | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 6 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♀); “MZUEFS \ Brasil, B.A. Ituberá, \ Panca de Grande \ Mata Maduras \ 09.XII.2009 C#3 \ Lopes, P. Campos, \ M. & Oliveira, L. leg [primeira linha escrito na vertical] | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 6 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♀); “BRASIL, Bahia. \ Igrapiuna. Vila 5. \ 13°48’08”S; 39°10’03”W. \ 12.IV.2010. Carvalho R | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 6 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (3♂); “BRASIL, Bahia. Igrapiuna, \ 15°16’27”S, 39°54’50”W, \ pitfall, xii.2011, CMP Leite | CEMT \ CUIABÁ \ 00052642 | *Coilodes* | Hybosoridae | PARATYPE \ *Coilodes* sp. 6 \ Basilio & Vaz-de-Mello \ Basilio, D.S. det.. [depositado no CEMT]” (1♂).

### Localidade tipo

Brasil (Ceará).

### Distribuição Geográfica

Brasil (Ceará, Bahia, Minas Gerais) (Fig. 14).

**Biologia**

Espécie coletada em fezes humanas.

**Dados temporais**

Espécie coletada no período de novembro a fevereiro e no mês de abril.

**Informações adicionais**

*Coilodes* sp. nov. 6 apresenta, de maneira geral, um tamanho reduzido em relação as demais espécies do gênero, o que sugere que esta poderia ser *C. parvulus*, no entanto a variação de tamanho se sobrepõe a outras espécies. Isso associado com a ausência do material tipo de *C. parvulus* impossibilita a afirmação de que ambas são a mesma espécie.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

*Coilodes* Westwood, 1846 é um gênero morfológicamente homogêneo e taxonomicamente pouco estudado. Possuía apenas breves descrições originais de suas espécies e citações em catálogos e checklists. Devido a sua homogeneidade, a identificação das espécies tem sido dificultada e isso se reflete em trabalhos com identificações errôneas, imprecisas e/ou restritas ao nível genérico,. Com a finalidade de melhorar esse panorama, foi realizada a primeira revisão taxonômica do gênero.

*Coilodes* foi redescrito e se caracteriza pelo formato do corpo fortemente convexo, linhas de pontuações duplas, mandíbula dorsalmente escavada e, principalmente, pela presença de dimorfismo sexual no pronoto e nas garras tarsais.

O gênero era composto por nove espécies e cinco sinônimos, totalizando 14 nomes. Hoje *Coilodes* está composto por 13 espécies, das quais seis foram redescritas com base no material tipo e em material adicional [*C. castaneus* Westwood, 1846; *C. fumipennis* Arrow, 1909; *C. humeralis* (Mannerheim, 1829) (que teve seu lectótipo designado); *C. ovalis* Robinson, 1948; *C. punctipennis*, Arrow, 1909 e *C. niger* (Mannerheim, 1829) (que além de ter seu lectótipo designado, teve seu status revalidado)] e uma espécie redescrita com base nas descrições originais do gênero e da espécie (*C. parvulus* Westwood, 1846), visto que o tipo não foi localizado.

Foram propostas seis espécies novas que, assim como as outras espécies dos gêneros, se diferenciam principalmente pela forma dos parâmeros e pela forma, presença ou ausência do lobo do tégmen.

Foram propostos ainda três novos sinônimos: *Coilodes nigripennis* Arrow, 1903 como sinônimo junior de *C. castaneus*, e *H. gibbus* Perty, 1830 e *C. chilensis* Westwood, 1846 como sinônimo junior de *C. humeralis*. Assim, *Hybosorus brasiliensis* Castelnau, 1840 sinonimizado anteriormente com *C. gibbus* por Westwood (1846) passa a ser sinônimo junior de *C. humeralis*.

*Gnombolbus orosi* Prokofiev, 2013 permanece como sinônimo de *C. castaneus* e em relação *Coilodes auger* e a *C. testaceus*, foi constatado que esses nomes não pertencem a espécies descritas. *Coilodes auger* trata-se de uma grafia errada de *C. niger* e *C. testaceus*, foi citada por Pic (1928) como uma variação para *H. gibbus* (atualmente *C. humeralis*).

A distribuição geográfica foi expandida para cinco espécies (*C. castaneus*, *C. fumipennis*, *C. humeralis*, *C. ovalis*, *C. punctipennis*), das sete redescritas, além disso, novos dados sobre sua biologia foram apresentados, principalmente em relação a seu hábito alimentar.

## REFERÊNCIAS

- Allsopp, P. G. (1984) Checklist of the Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 38 (2), 105-117.
- Arrow, G. J. (1903) On the laparostict lamellicorne Coleoptera of Granada and St. Vicent (W. Indies). *Transactions of the Entomological Society of London*, 2, 509-520.
- Arrow, G. J. (1909) On the characters and relationships of the less know groups of lamellicorn Coleoptera, with description of a new species of Hybosorinae, etc. *Transactions of the Entomological Society of London*, 2, 479-507.
- Arrow, G. J. (1912). Scarabaeidae: Pachypodinae, Pleocominae, Aclopinae, Glaphyrinae, Ochodaeinae, Orphnnae, Idiostominae, Hybosorinae, Dynamopinae, Acanthocerinae, Troginae. *Coleopterorum Catalogus*, 1-65.
- Bai, M., Zhang, W., Ren, D., Shih, C., & Yang, X. (2015) *Hybosorus ocampo*: the first hybosorid from the Cretaceous Myanmar amber (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Organisms Diversity & Evolution*, 16(1), 233-240.
- Ballerio, A. & Grebennikov, V. V. (2016) Rolling into a ball: phylogeny of the Ceratocanthinae (Coleoptera: Hybosoridae) inferred from adult morphology and origin of a unique body enrollment coaptation in terrestrial arthropods. *Arthropod Systematics e Phylogeny*, 74(1), 23-52.
- Bates, H. W. (1887) Insecta. Coleoptera. Vol. II. part 2. Pectinicornia and Lamellicornia. *Biologia Centrali Americana*, 432p.
- Blackwelder, R. E. (1944) Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. Parts 1 and 2. *Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America*, 1492p.

- Cornaby, B. W. (1974) Carrion Reduction by Animals in Contrasting Tropical Habitats. *Biotropica*, 6(1), 51-63.
- De Borre, A. P. (1886) Liste des lamellicornes laparostictiques recueillis par Feu Camille van Volxem pendant son voyage au Brésil et à la Plata en 1872, suivie de la description de dix huit espèces nouvelles et un genre nouveau. *Annales de la Société Entomologique de Belgique*, 30, 103-120.
- Dejean, P. F. (1833) Catalogue des Coléoptères de la collection de M. le Comte Dejean. *Méquignon-marvis père et fils*, 13, 443p.
- Dejean, P. F. (1837) Catalogue des Coléoptères de la collection de M. le Comte Dejean. *Méquignon-marvis père et fils*, 13, 25p.
- Erichson, W. F. (1847) Conspectus insectorum coleopterorum quae in Republica Peruana observata sunt. *Archiv für Natugeschichte*, 13, 67-185.
- Escobar, F. (1997) Estudios de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remaente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*, 19(3), 419-430.
- Feer, F. (2000) Les Coléoptères coprophages et nécrophages (Scarabaeidae s. str. et Aphodiidae) de la forêt de Guyane française: composition spécifique et structure des peuplements. *Annales de la Société entomologique de France*, 36, 29-43.
- Gemminger, M. & Harold, E. (1869) Scarabaeidae. *Catalogus Coleopterorum hucusque descriptorum synonymicus et systematicus*, 4, 979-1846.
- Grebennikov, V. V., Ballerio, A., Ocampo, F. C., & Scholtz, C. H. (2004) Larvae of Ceratocanthidae and Hybosoridae (Coleoptera: Scarabaeoidea): study of morphology, phylogenetic analysis and evidence of paraphyly of Hybosoridae. *Systematic Entomology*, 29(4), 524-543.

- Harold, E. F. (1874) Zur Kenntnis der kugelförmigen Trogiden *Coleopterologischen Hefte*, 12, 26-51.
- Howden, H. F. & Gill, B. D. (1987) New species and new records of Panamanian and Costa Rican Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 201-224.
- Lacordaire, J. T. (1856). Histoire naturelle des insectes: Genera des Coléoptères ou Exposé Méthodique et Critique de Tous les Genres Proposés Jusqu'ici dans cet Ordre d'Insectes. Contenant les Familles des Pectinicornes et Lamellicornes (Vol. 4). *Librairie encyclopédique de Roret*, 4, 594p.
- Castelnau [Laporte, F. D.] (1840). Histoire naturelle des animaux articulés. Volume 2. *Dumenil, Paris*, 38, 363p.
- Lucas, R. (1920) Catalogus alphabeticus generum et subgenerum Coleopterorum orbis terrarum totius (famil., trib., subtr., sect. incl.): (famil., trib., subtr., sect. incl.). *Nicolaische Verlags-Buchhandlung R. Stricker*, 696p.
- Macleay, W. J. (1864) Descriptions of new genera and species of Coleoptera from Port Denison. *Transactions of the Entomological Society of New South Wales*, 1, 106-130.
- Mannerheim, K. G. (1829) Description de quarante nouvelles espèces de scarabéides du Brésil: avec figures. *Mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou*, 7, 29-80.
- Ocampo, F. C. & Ballerio, A. (2006) Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the of the NewWorld subfamily Anaidinae (Coleoptera: Scarabaeoidea). 4. Catalog of the subfamilies Anaidinae, Ceratocanthinae, Hybosorinae, Liparochrinae, and Pachyplectrinae (Hybosoridae). *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 19, 178–209.

- Ocampo, F. C. & Hawks, D. C. (2006) Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae 2. Molecular Phylogenetics and Systematic Placement of the Hybosoridae. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 19, 13-177.
- Ocampo, F. C. (2002) Hybosorids of the United States and expanding distribution of the introduced species *Hybosorus illigeri* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Hybosoridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 95(3), 316-322.
- Ocampo, F. C. (2010) A new species of the South American genus *Metachaetodus* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Hybosoridae: Hybosorinae). *Revista de la Sociedad Entomológica*, 69, 201-207.
- Orozco, M., & Pérez, A. (2008) Escarabajos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) del Parque Nacional Los Estoraques (Norte de Santander, Colombia). *Revista Brasileira de Entomologia*, 52(1): 36-40.
- Otavo, S. F., Parrado-Rosselli, Á. & Noriega, J. A. (2013) Superfamilia Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) como elemento bioindicador de perturbación antropogénica en un parque nacional amazónico. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), 735-752.
- Paulian, R. (1938) Contribution a l'étude des Canthonides Américains. *Annales de la Société entomologique de France*, 107, 213-296.
- Perk, S. B. (2010) The beetles of the island of St. Vincent, Lesser Antilles (Insecta: Coleoptera); diversity and distributions. 144, 1-77.
- Perk, S. B., Cook, J. & Hardy Jr, J. D. (2002) Beetle fauna of the island of Tobago, Trinidad and Tobago, West Indies. *Insecta Mundi*, 16, 9-23.

- Perty, J. A. M. (1830) Delectus animalium articulorum quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I Bavariae regis augustissimi peracto. Martius, 44p.
- Pic, M. (1928) Notes et descriptions. *Melanges Exotico-Entomologiques*, 51, 1-36.
- Prokofiev, A. M. (2013a) A new bolboceratine beetle from Mesoamerica (Coleoptera: Geotrupidae: Bolboceratinae). *Calodema*, 244, 1-2.
- Prokofiev, A. M. (2013b) *Gnombolbus*, a synonym of *Coilodes* (Coleoptera: Scarabaeoidea: Hybosoridae). *Calodema*, 252, 1.
- Ratcliffe, B. C. (2002) A checklist of the Scarabaeoidea (Coleoptera) of Panama. *Zootaxa*, 32(1), 1-48.
- Ratcliffe, B. C., & Ocampo, F. C. (2001) *Tyrannasorus rex* Ratcliffe and Ocampo, a new genus and species of Miocene Hybosorid in amber from the Dominican Republic (Coleoptera: Scarabaeoidea: Hybosoridae). *The Coleopterists Bulletin*, 55(3), 351-355.
- Ride, W. D. J. L., Cogger, H. G., Dupuis, C., Kraus, O., Minelli, A., Thompson, F. C. & Tubbs, P. K. ed. (1999) International code of zoological nomenclature. *International Trust for Zoological Nomenclature*.
- Robinson, M. (1948) Studies in the Scarabaeidae. IV (Coleoptera). *Transactions of the American Entomological Society*, 74, 141-159.
- Rodrigues, M. M., Uchoa, M. A. & Ide, S. (2013) Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in three landscapes in Mato Grosso do Sul, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 73(1), 211-220.

- Santos, E. B., da Silva, P. G., Favretto, M. A. & Müller, G. A. (2017) Occurrence of beetles (Insecta: Coleoptera) in mosquito ovitraps (Diptera: Culicidae, Culicinae) in an Atlantic Forest fragment. *Revista Brasileira de Zootecias*, 18(1), 41-46.
- Scudder, S. H. (1882) Nomenclator Zoologicus: An Alphabetical List of All Generic Names that Have Been Employed by Naturalists for Recent and Fossil Animals from the Earliest Times to the Close of the Year 1879, *US Government Printing Office*, 19, 840p.
- Shorthouse, D. P. (2010) SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. [Retrieved from <http://www.simplemappr.net>. Accessed December 20, 2018].
- Wehncke, E. V. & Dalling, J. W. (2005) Post-Dispersal Seed Removal and Germination Selected Tree Species Dispersed by *Cebus capucinus* on Barro Colorado Island, Panama 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(1), 73-80.
- Westwood, J. O. (1846). XXVI. On the Lamellicorn Beetles which possess exerted Mandibles and Labrum, and 10-jointed Antennae. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 155-180.
- Young, O. P. (1983) The distribution and ecology of *Coilodestaneae* (Coleoptera: Scarabaeidae: Hybosorinae). *The Coleopterists Bulletin*, 247-253.

## ILUSTRAÇÕES

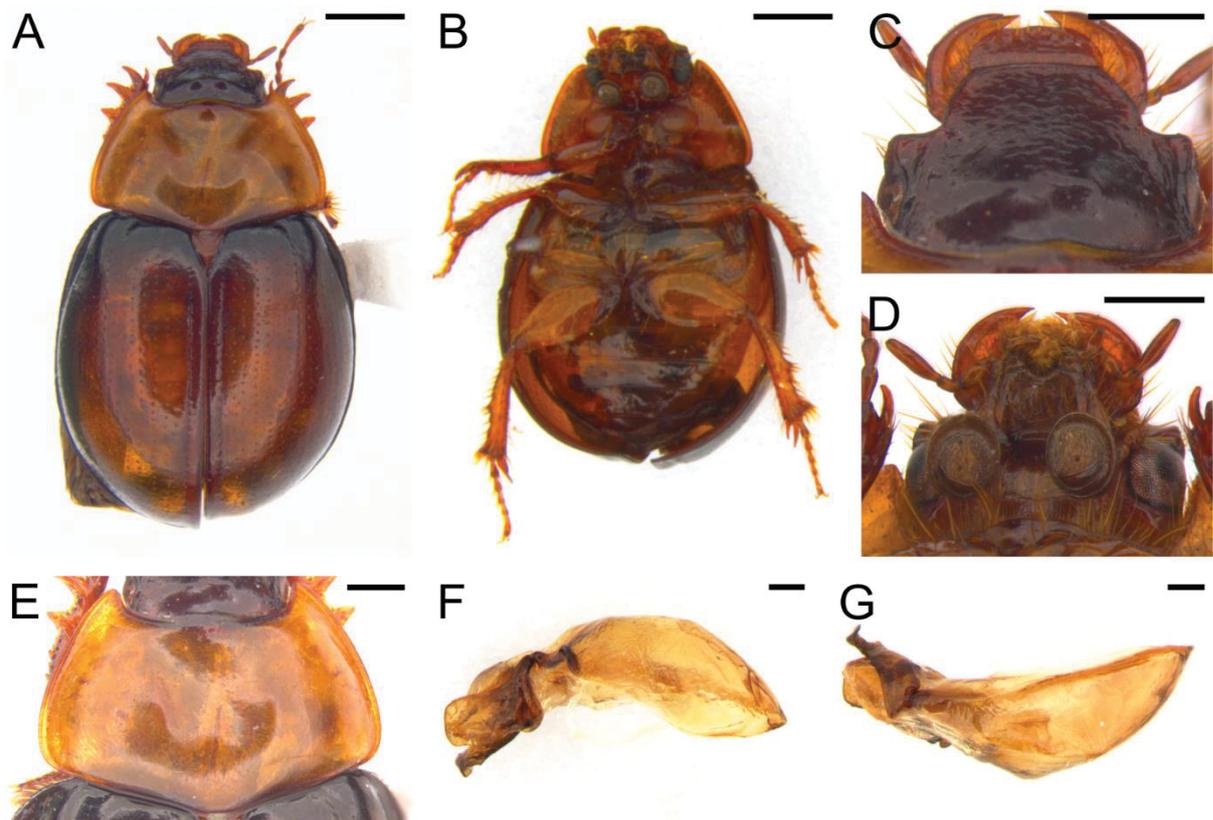


Figura 1. *Coilodes castaneus* Westwood, 1846: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).

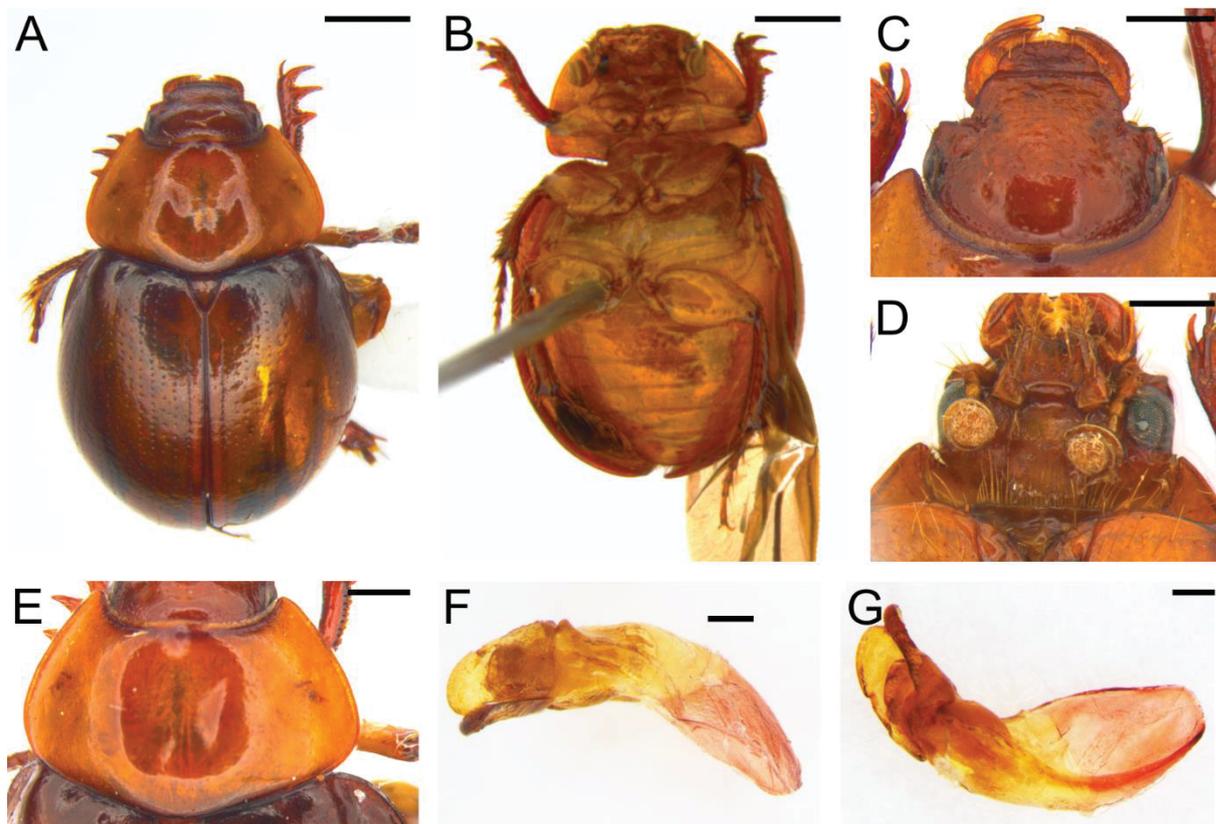


Figura 2. *Coilodes fumipennis* Arrow, 1909: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).

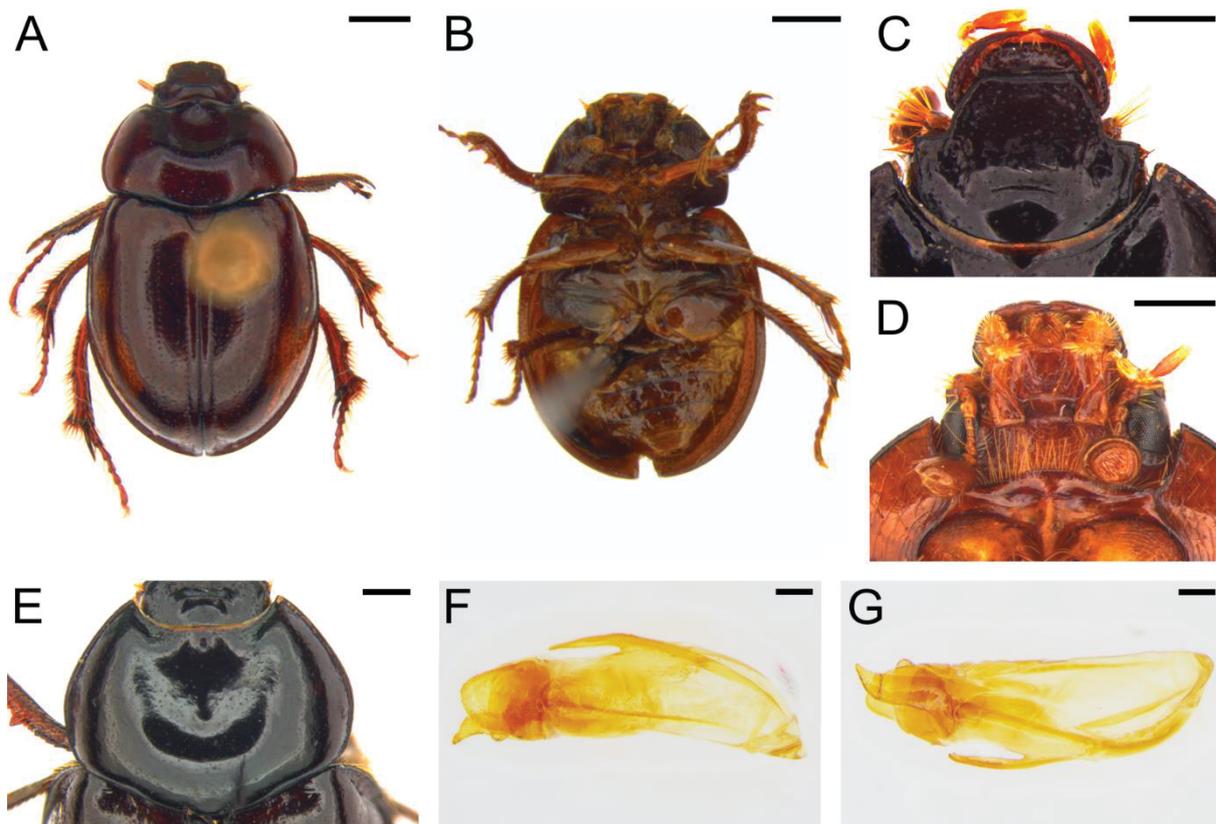


Figura 3. *Coilodes humeralis* (Mannerheim, 1929): Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).

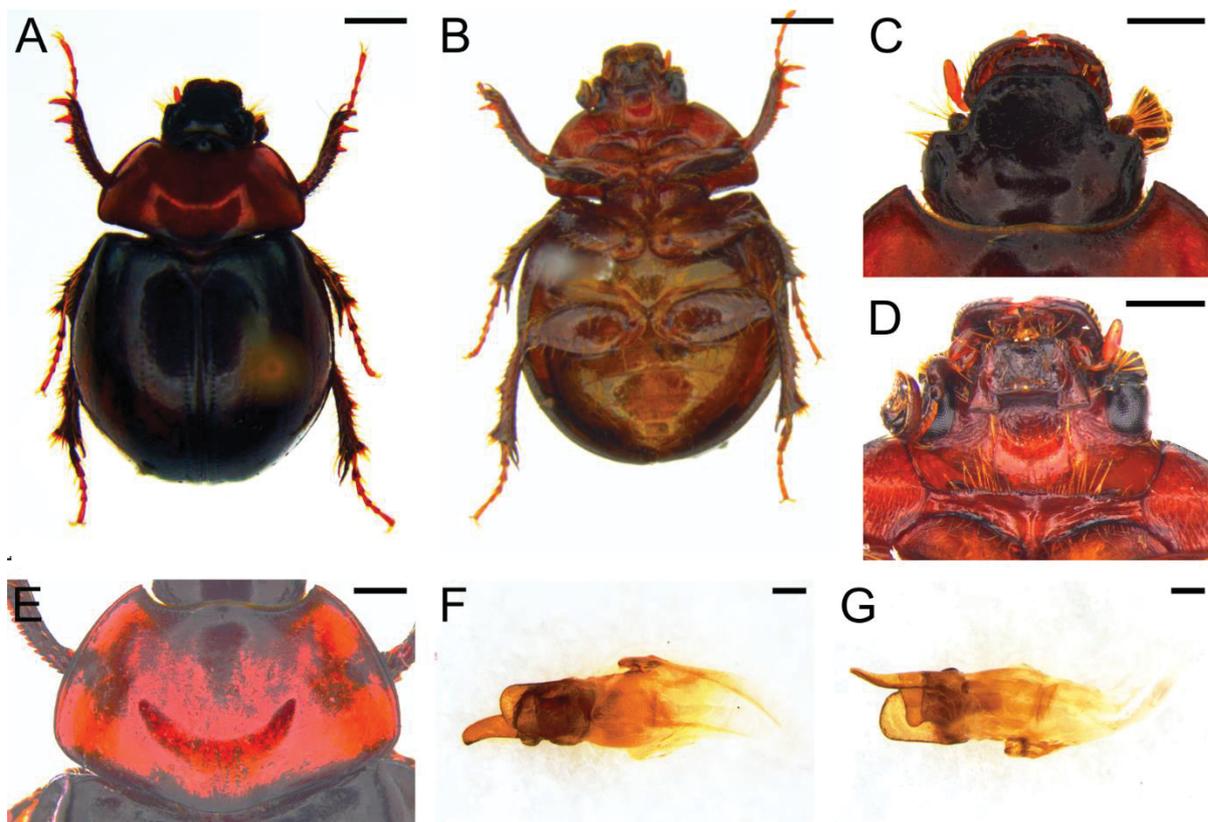


Figura 4. *Coilodes niger* (Mannerheim, 1929): Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escalas 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).

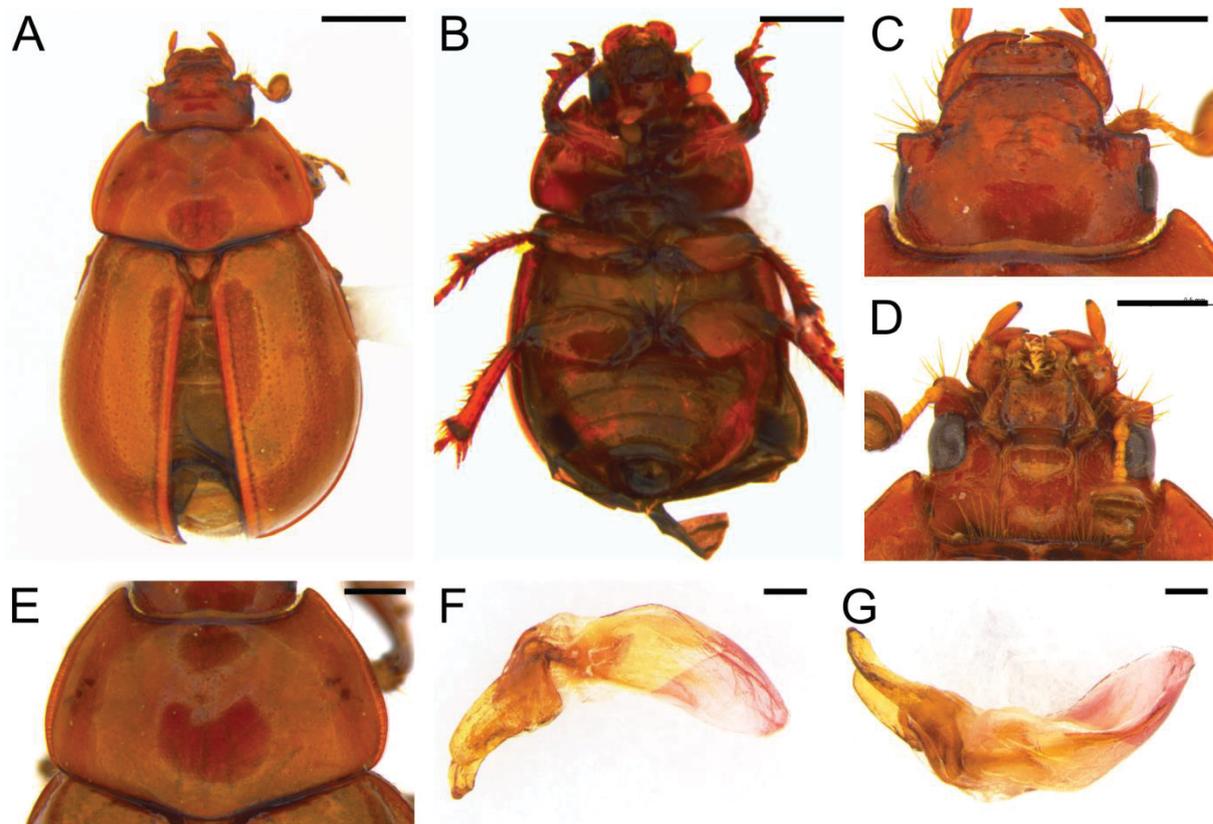


Figura 5. *Coilodes ovalis* Robinson, 1948: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).

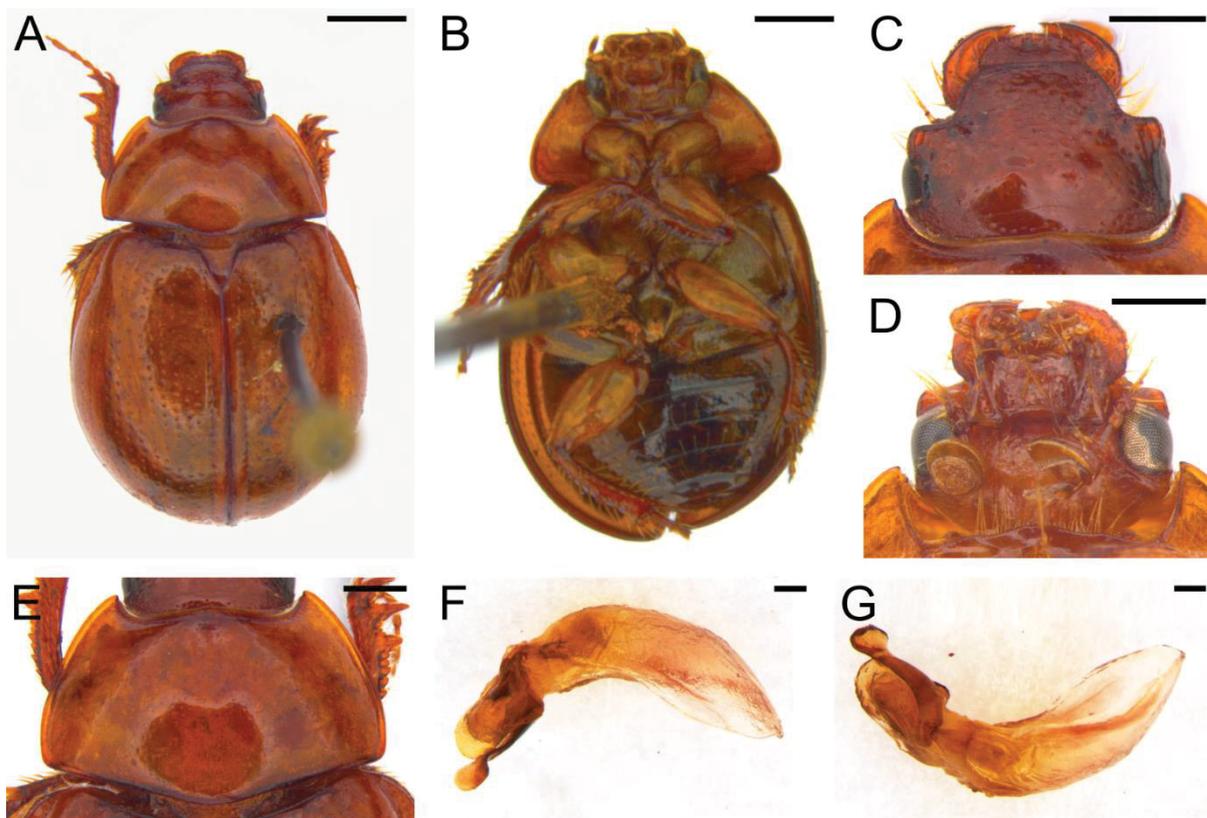


Figura 6. *Coilodes punctipennis* Arrow, 1909: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).

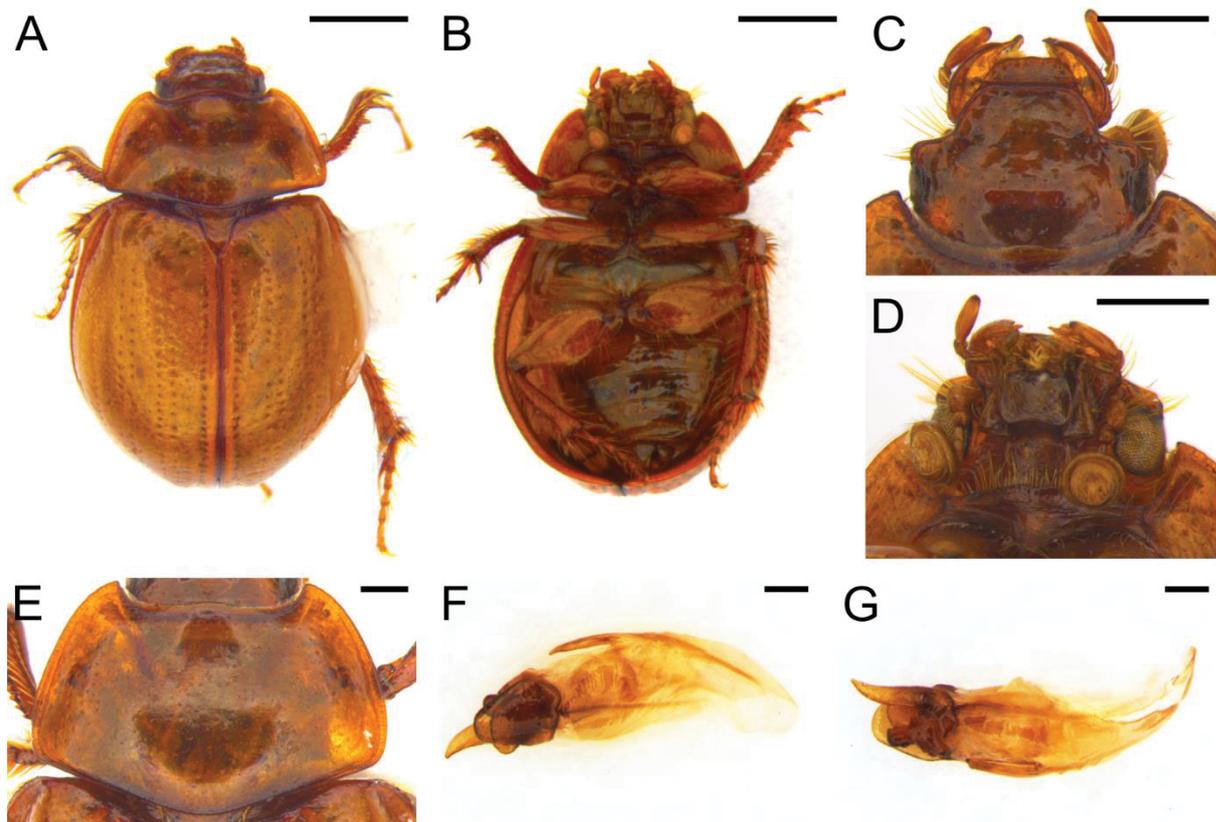


Figura 7. *Coilodes* sp nov. 1 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).

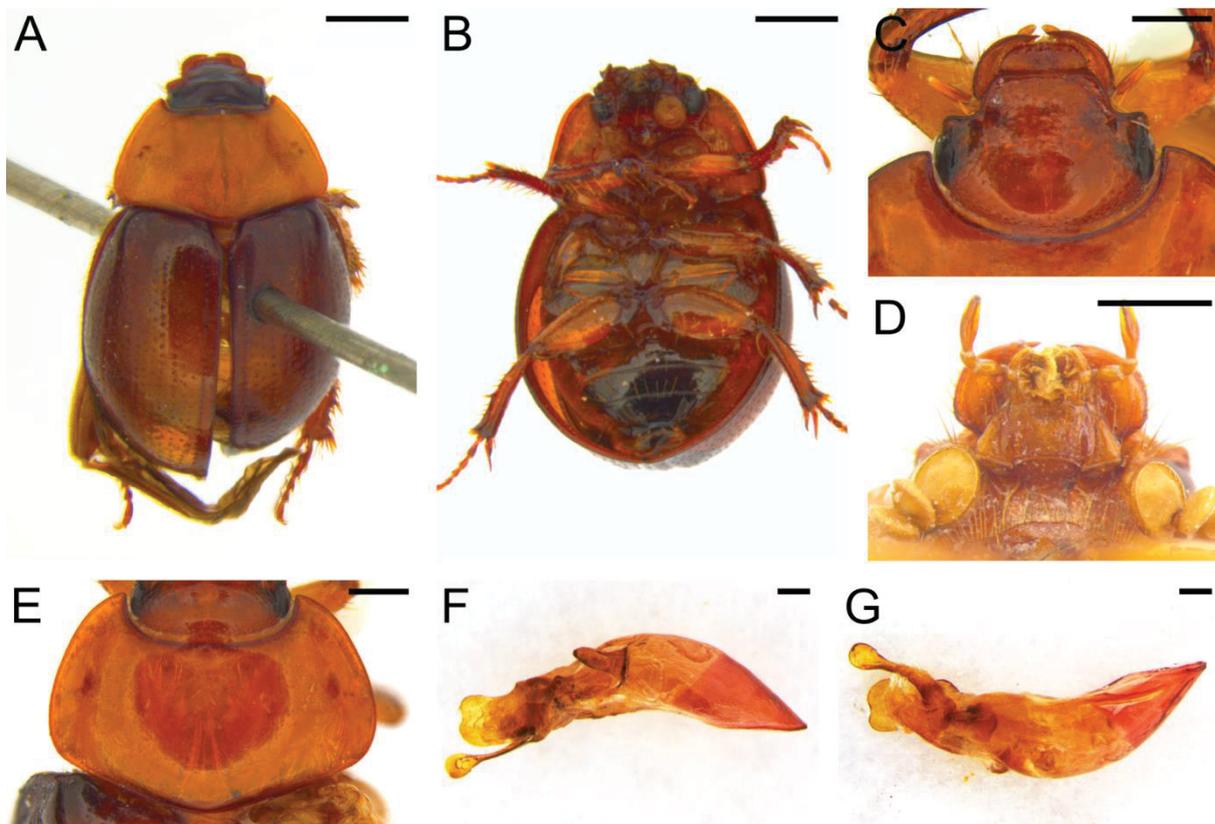


Figura 8. *Coilodes* sp nov. 2 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).

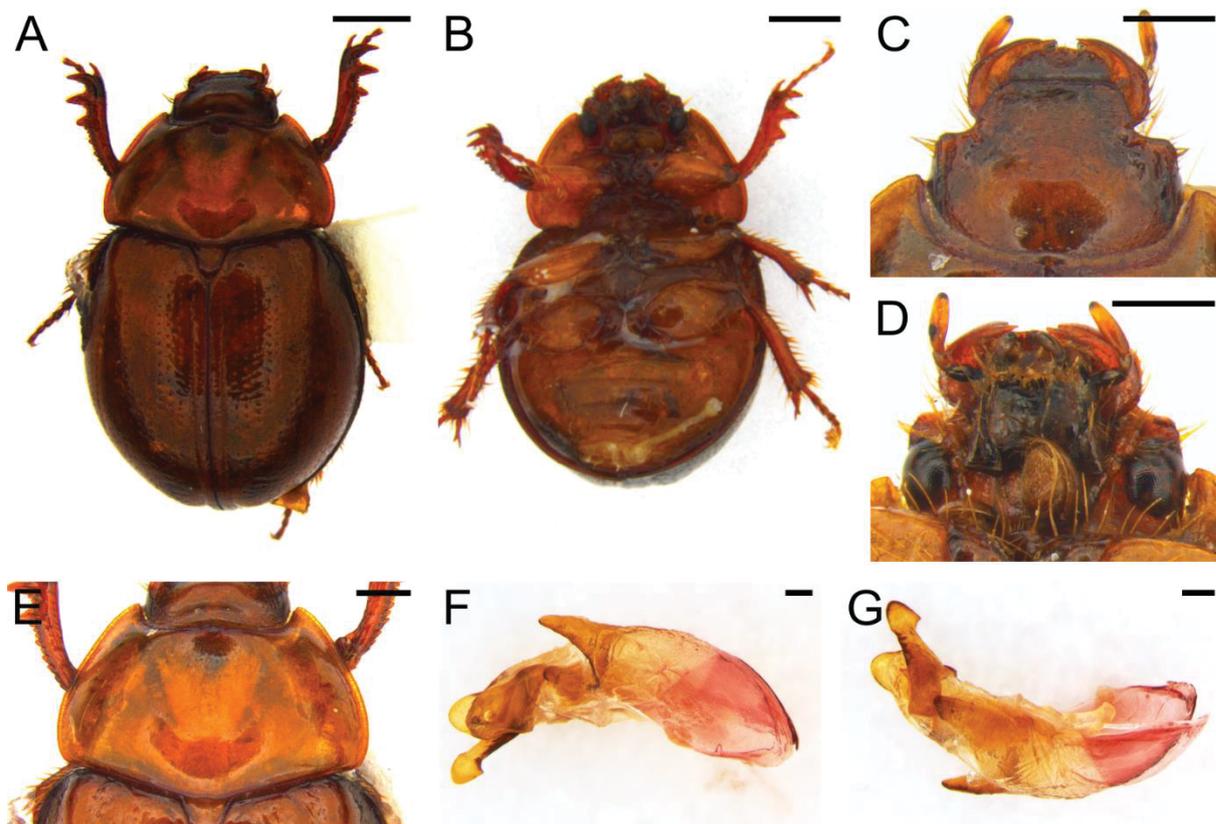


Figura 9. *Coilodes* sp nov. 3 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).

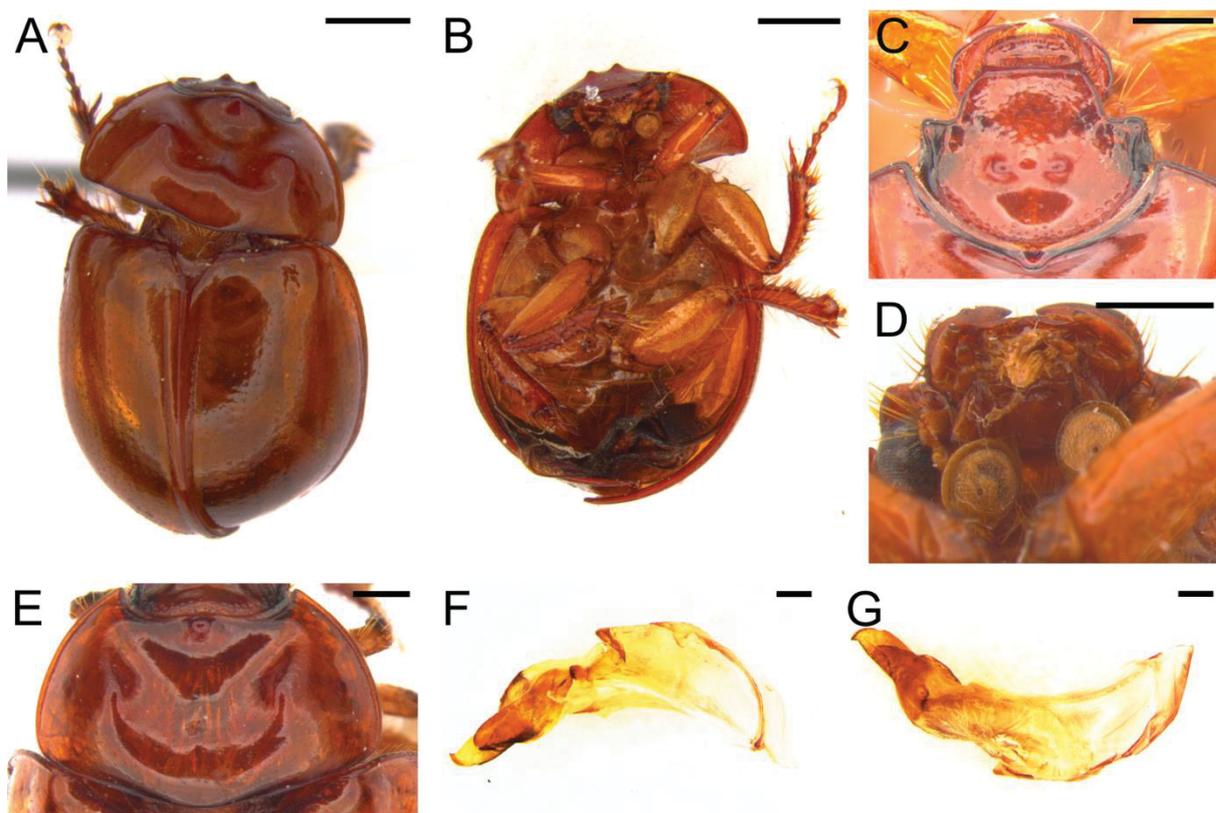


Figura 10. *Coilodes* sp nov. 4 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).

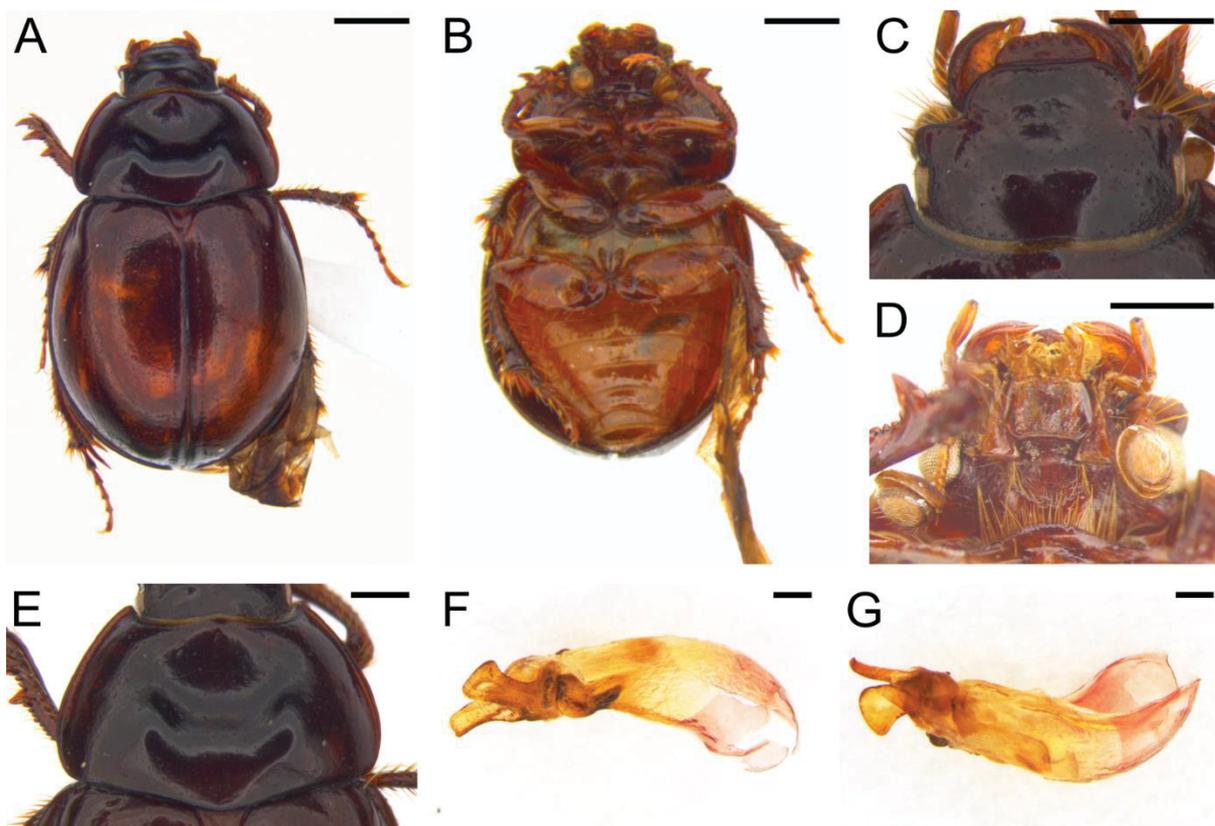


Figura 11. *Coilodes* sp nov. 5 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) e ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) e ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de escala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).

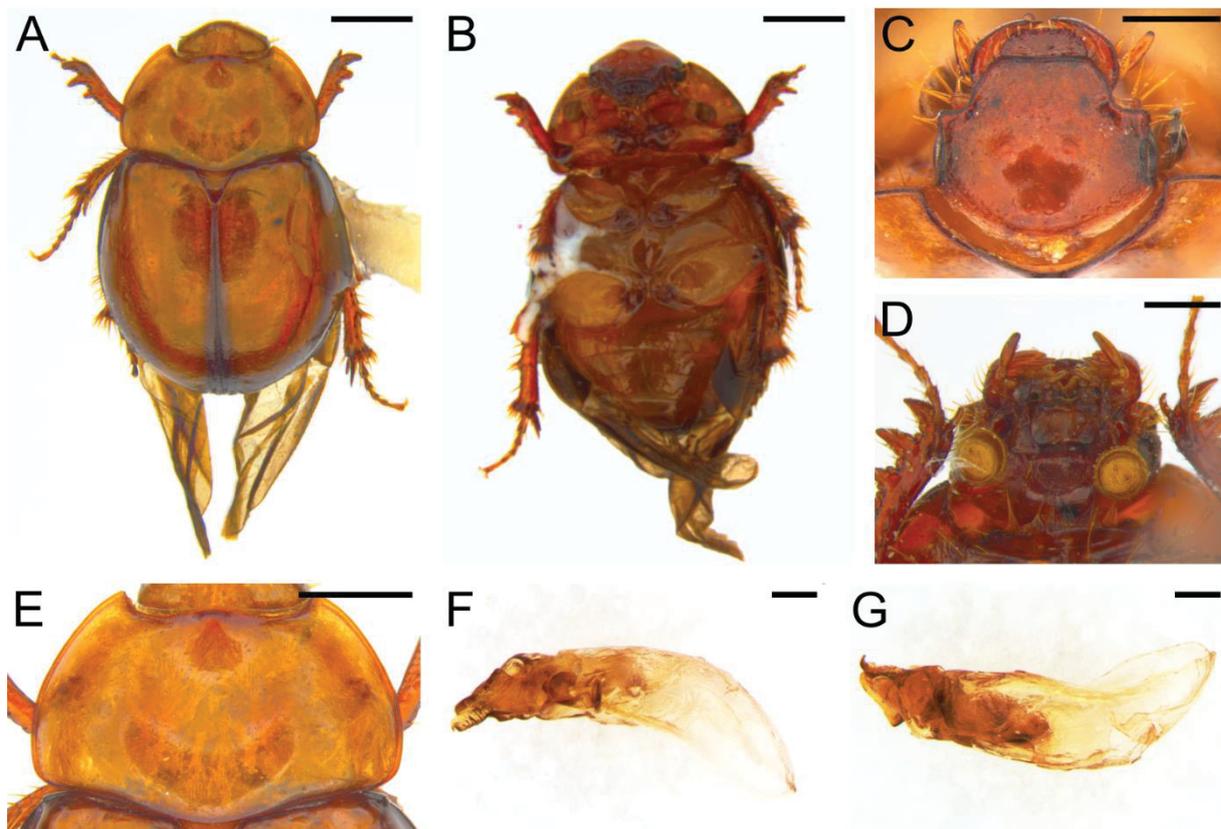


Figura 12. *Coilodes* sp nov. 6 Basilio e Vaz-de-Mello: Corpo em vista dorsal (A) ventral (B); Cabeça em vista dorsal (C) ventral (D); Pronoto em vista dorsal (E); Genitália masculina lateral direita (F) e esquerda (G). Barra de scala 1mm (A-B); 0,5mm (C-E); 0,2mm (F-G).



Figura 13. Mapa de distribuição de *Coilodes castaneus* Westwood, 1846, *Coilodes fumipennis* Arrow, 1909, *Coilodes humeralis* (Mannerheim, 1929), *Coilodes niger* (Mannerheim, 1929), *Coilodes ovalis* Robinson, 1948 e *Coilodes punctipennis* Arrow, 1909.



Figura 14. Mapa de distribuição de *Coilodes* sp. nov. 1 Basilio e Vaz-de-Mello, *Coilodes* sp. nov. 2 Basilio e Vaz-de-Mello, *Coilodes* sp. nov. 3 Basilio e Vaz-de-Mello, *Coilodes* sp. nov. 4 Basilio e Vaz-de-Mello, *Coilodes* sp. nov. 5 Basilio e Vaz-de-Mello, e *Coilodes* sp. nov. 6 Basilio e Vaz-de-Mello.