



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SISTEMÁTICA

**Análisis cladístico de la familia Megalopodidae (Coleoptera:
Chrysomeloidea) y su revisión taxonómica en México**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

GEOVANNI MIGUEL RODRÍGUEZ MIRÓN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO
Instituto de Biología

COMITÉ TUTOR: Dr. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Facultad de Ciencias

COMITÉ TUTOR: Dr. FERNANDO ÁLVAREZ PADILLA
Facultad de Ciencias

Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

Enero, 2018.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de octubre de 2017, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno RODRÍGUEZ MIRÓN GEOVANNI MIGUEL con número de cuenta 404033970 con la tesis titulada: "ANÁLISIS CLADÍSTICO DE LA FAMILIA MEGALOPODIDAE (COLEOPTERA: CHRYSOMELOIDEA) Y SU REVISIÓN TAXONÓMICA EN MÉXICO", realizada bajo la dirección del DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO:

Presidente:	DR. HARRY BRAILOVSKY ALPEROWITZ
Vocal:	DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS
Secretario:	DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Suplente:	DR. ALFONSO NERI GARCÍA ALDRETE
Suplente	DR. FERNANDO ÁLVAREZ PADILLA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 10 de enero de 2018.

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada durante mis estudios de doctorado.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo recibido a través del Programa de Apoyo a Estudios de Posgrado (PAEP)

Al Dr. Fernando Alvarez Padilla y Dr. Juan José Morrone Lupi por ser parte del Comité Tutoral, al Dr. Santiago Zaragoza Caballero mi director de tesis.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco a la UNAM por permitirme ser parte de sus estudiantes.

A los miembros del jurado por las valiosas aportaciones a este trabajo, Dr. Harry Urad Brailovsky Alperowitz, Dr. José Guadalupe Palacios Vargas, Dr. Juan José Morrone Lupi, Dr. Alfonso Neri García Aldrete y Dr. Fernando Alvarez Padilla.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, por el apoyo en el seguimiento de los trámites necesarios: Dra. María del Coro Arizmendi coordinadora del posgrado, Lilia Espinosa, Lilia Jiménez. A Rocío González Acosta del Instituto de Biología por el apoyo durante todo el proceso.

A todos los curadores de los diferentes museos y colecciones que facilitaron el material necesario para la realización de este proyecto, así como por el apoyo durante las estancias en cada museo visitado.

Al Dr. Santiago Zaragoza por su confianza y permitirme formar parte de su equipo de trabajo, así como por compartir sus conocimientos de una manera peculiar.

A mis colegas, compañeros, amigos del Lab. Zaragoza (cada uno sabe su lugar en mi corazón) por cada uno de esos momentos especiales y no tan especiales, incluyendo a Carlos Balboa.

A la Dra. Paulina Cifuentes, cDra. Sara López y al Dr. Martín Zurita por esas pláticas que culminaron en respuestas a mis inquietudes, ayudando a concluir con éxito diversos proyectos.

A Sara por su compañía incondicional y permitirme compartir tantas historias juntos XX
XXX.

Índice

Resumen general.....	2
Abstract.....	4
Introducción general.....	6
Capítulo 1. Checklist of the family Megalopodidae Latreille (Coleoptera: Chrysomeloidea); a synthesis of its diversity and distribution	11
Capítulo 2. Comparative morphology of the spermatheca in Megalopodidae (Coleoptera, Chrysomeloidea).....	58
Capítulo 3. Análisis filogenético de la familia Megalopodidae (Coleoptera: Chrysomeloidea)	78
Capítulo 4. Revisión taxonómica del género <i>Mastostethus</i> (Coleoptera: Megalopodidae) en México y descripción de dos especies nuevas	120
Conclusiones generales.....	145
Bibliografía	147

Resumen general

Megalopodidae es una pequeña familia de escarabajos fitófagos, ubicada dentro de la superfamilia Chrysomeloidea. Actualmente se divide en tres subfamilias, Megalopodinae, Palaophaginae y Zeugophorinae.

Anteriormente no se tenía un número aproximado de taxones, ni conocimiento de la distribución de Megalopodidae. En el capítulo 1 se presenta una revisión bibliográfica, a partir de la cual se reconocieron 581 nombres válidos de especies, 29 géneros y 11 subgéneros en tres subfamilias. Las Megalopodidae se encuentran ampliamente distribuidas, no obstante la mayor diversidad se concentra en la zona intertropical. A pesar de no existir ningún trabajo sobre la biogeografía de la familia es posible reconocer una tendencia geográfica para cada subfamilia.

En el Capítulo 2, se realizó un estudio de morfología comparada de la espermateca de Megalopodidae. Se encontró un patrón en la morfología de la espermateca en la familia, pero con una tendencia de cambio en cada subfamilia. El estudio permitió reconocer que la espermateca tiene un alto valor taxonómico para diagnosticar especies y grupos de especies. Se encontró congruencia entre la espermateca y la distribución de un grupo de especies al cual se denominó “grupo americano”. Los estudios de morfología comparada ofrecen información de los caracteres que deben ponerse a prueba como hipótesis de homología en un análisis filogenético, lo que ayudaría a conocer la historia evolutiva de las estructuras analizadas y del grupo en cuestión.

Actualmente no existen trabajos que aborden explícitamente la sistemática de Megalopodidae y por tanto existe la incertidumbre de su posición dentro de Chrysomeloidea. A pesar de que la monofilia de Megalopodidae ha sido recuperada a través de caracteres morfológicos, moleculares y combinados, el número de taxones utilizados ha sido reducido. En el capítulo 3 se presenta un análisis filogenético con el objetivo de poner a prueba la monofilia de la familia Megalopodidae y conocer las relaciones filogenéticas de los géneros de Megalopodidae. Se realizaron análisis cladísticos con pesos iguales y pesos implicados, utilizando 146 caracteres morfológicos de adultos y uno de larvas. Se incluyeron 77 especies de 24 géneros y 10 subgéneros de Megalopodidae, el grupo externo estuvo conformado por representantes de cada familia de Chrysomeloidea. La familia Megalopodidae se recuperó como monofilética, igual que las subfamilias Palaophaginae y Zeugophorinae, caso contrario para Megalopodinae. Atelederinae se propone como una nueva subfamilia de Megalopodidae. Las relaciones internas de la familia quedaron definidas (Palaophaginae (Atelederinae nov. sub. + (Megalopodinae + Zeugophorinae))).

Dentro de la subfamilia Megalopodinae se reconocieron tres subgrupos: Leucastea, Sphondylia y Megalopus. Dentro del grupo Megalopus se reconocieron dos subgrupos denominados Americano y Paleotropical. Los géneros *Macrolopha*, *Kwilua*, *Poecillomorpha*, *Temnaspis*, *Antonaria*, *Agathomerus*, *Megalopus* y *Bothromegalopus* se recuperaron como no monofiléticos. Los resultados de este análisis filogenético ayudarán a dirigir esfuerzos hacia los grupos que necesitan trabajo taxonómico para definir sus límites diagnósticos.

Por otro lado, el capítulo 4 consiste de una revisión taxonómica de las especies del género *Mastostethus* registradas en México. Se describen dos especies nuevas, se establecen 6 nuevos sinónimos y se designaron 4 lectotipos y 5 paralectotipos. A partir de este trabajo el número de especies de *Mastostethus* registradas en México es de 19 especies.

Abstract

Megalopodidae is a small family of leaf beetles within the superfamily Chrysomeloidea. It is currently divided into three subfamilies, Megalopodinae, Palaophaginae and Zeugophorinae. Before of this work, neither the approximate number of taxa nor the knowledge of the distribution of Megalopodidae was unknown. In chapter 1 a bibliographic review is presented, 581 valid names of species, 29 genera and 11 subgenera in three subfamilies were recognized. Megalopodidae are widely distributed; however the high diversity is concentrated in the intertropical zone. Although there is not a work on the biogeography of the family, it is possible to recognize a geographic tendency for each subfamily.

In Chapter 2, a comparative morphology study of the spermatheca of Megalopodidae was performed. A pattern was found in the morphology of the spermatheca within the family, but it is variable in each subfamily. This study allowed recognize that the spermatheca has a high taxonomic value to diagnose species and groups of species. There is congruence between the spermatheca and the distribution of a group of species that was named "American group". Comparative morphology studies offer information on the characters that should be tested as a hypothesis of homology in a phylogenetic analysis, which would help to know the evolutionary history of the structures analyzed.

There are no works that explicitly address the Megalopodidae systematics and therefore there is uncertainty of its position within Chrysomeloidea. Although the monophyly of Megalopodidae has been recovered with morphological, molecular and combined characters, the number of taxa used has been reduced. In Chapter 3 a phylogenetic analysis is presented with the objective of testing the monophyly of the family Megalopodidae and knowing the phylogenetic relationships among Megalopodidae genera. Cladistic analyzes were performed with equal and implied weights, using 146 morphological characters of adults and one of larvae. We included 77 species of 24 genera and 10 subgenera of Megalopodidae, the out group comprised species of each family of Chrysomeloidea. Megalopodidae was recovered as monophyletic, as did the subfamilies Palaophaginae and Zeugophorinae; Megalopodinae was recovered as non-monophyletic group. Atelederinae is proposed as new subfamily of Megalopodidae. The internal relations of the family were defined (Palaophaginae (Atelederinae nov. Sub. + (Megalopodinae + Zeugophorinae))).

Within the subfamily Megalopodinae s. nov. three subgroups were recognized: Leucestea, Sphondylia, and Megalopus. Within the Megalopus group, the subgroups "American" and "Paleotropical" were recognized. The genera Macrolopha, Kwilua, Poecillomorpha, Temnaspis, Antonaria, Agathomerus, Megalopus, and Bothromegalopus resulted as non-

monophyletic. The results of this phylogenetic analysis will direct efforts towards groups that need further taxonomic work.

On the other hand, chapter 4 is a taxonomic revision of the species of the genus *Mastostethus* in Mexico. Two new species were described, 6 new synonyms were established and 4 lectotypes and 5 paralectotypes were designated. From this work, the number of *Mastostethus* species recorded in Mexico is 19 species.

Introducción general

Phytophaga constituye el linaje más diverso dentro del orden Coleoptera (350, 000 spp.), representando el 40 % de las especies de dicho orden (Ślipiński *et al.*, 2011; Marvaldi *et al.*, 2009). El gran número de especies de Phytophaga se ha explicado por una diversificación conjunta con las angiospermas que inició durante el Cretácico (Farrell, 1998; Farrell y Sequeira, 2004; Hunt *et al.*, 2007); sin embargo, esta hipótesis ha sido puesta en duda (Gómez-Zurita, 2007). El clado Phytophaga se constituye por las superfamilias Curculionoidea y Chrysomeloidea, grupos con alta especialización trófica, el 99 % de cuyas especies se alimentan de plantas con flores (Grimaldi y Engel, 2005; Marvaldi *et al.*, 2009).

Chrysomeloidea la conforman las familias Cerambycidae Latreille, Vesperidae Mulsant, Oxypeltidae Lacordaire, Disteniidae Thomson, Chrysomelidae Latreille, Orsodacnidae Thomson y Megalopodidae Latreille (Lawrence y Newton, 1995; Bouchard, 2011; Bezark y Monné, 2013). Gran parte de las especies de esta superfamilia son consideradas monófagas u oligófagas (Crowson, 1981; Vives, 2000). Las larvas pueden ser endófitas o exófitas, dependiendo de su tipo de alimentación. Algunas especies son xilófagas (Cerambycidae, Megalopodidae), filófagas o espermófagas (Chrysomelidae) y otras se alimentan de polen de gimnospermas (Orsodacnidae y Megalopodidae (Palophaginae)) (Crowson, 1981; Yus-Ramos *et al.*, 2007).

Megalopodidae es un grupo pequeño dentro de Chrysomeloidea comparado con Cerambycidae (30 079 ssp.) y Chrysomelidae (32 500 ssp.) (Ślipiński *et al.*, 2011). Dentro de la familia Megalopodidae se han reconocido 581 especies y 29 géneros (Rodríguez-Mirón, 2016). Actualmente está integrada por tres subfamilias: Megalopodinae Latreille, Zeugophorinae Böving y Craighead y Palophaginae Kuschel (Kuschel y May, 1990; Reid, 1995; Bouchard *et al.*, 2011).

Generalmente las Megalopodidae (Figura 1) tienen un cuerpo robusto y alargado, su longitud varía entre 3 mm (*Zeugophora* spp.) y 20 mm (*Megalopus buckleyi* Jacoby). Presentan coloraciones opacas, tonalidades rojas a amarillas y negras, algunas especies son iridiscentes, especies del género *Kuilua* Jacoby han desarrollado patrones miméticos con escarabajos de la familia Lycidae para evitar la depredación (Figura 1B). Su cuerpo está cubierto por sedas erectas, otros son completamente pubescentes; la cabeza es hipognata y se estrecha por detrás de los ojos; tienen ojos prominentes y emarginados; las antenas son de longitud variable y aserradas a partir del quinto antenómero; el mesonoto posee un órgano estridulatorio; los élitros son poco convexos, irregularmente punteados; las patas aumentan de tamaño del primer al último par (Monrós, 1947, 1959; Clark y Riley, 2002; Lawrence y Ślipiński, 2014).

Históricamente no se tenía un consenso de la categoría taxonómica que se le debe dar a los megalopódidos. Latreille (1802) fue el primero en asignarle el estatus de familia, denominándolas “Megalopides”. Lacordaire (1845) le da la categoría de tribu, llamándola

Megalopidae, incluidas en la sección de los Camptosoma de la “Legión de fitófagos”. El sistema de clasificación de Lacordaire fue retomado por Chapuis (1874), donde incluyó algunas especies de zeugoforinos (Zeugophorinae).

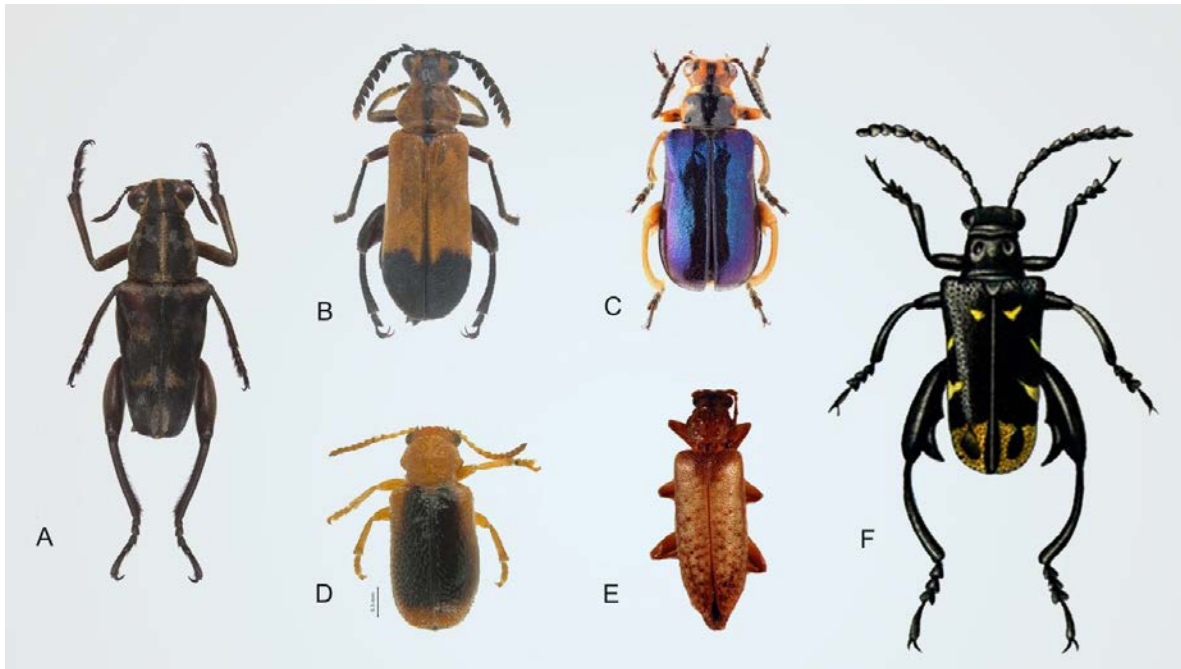


Figura 1. Apariencia general de Megalopidae: A, *Antonaria modesta* (Jacoby); B, *Kuilua africana* Jacoby; C, *Poecilomorpha cyanipennis* (Kraatz); D, *Zeugophora varians* Crothc; E, *Palophagoides vargasorum* Kuschel; F, *Megalopus buckleyi* Jacoby tomado de Jacoby y Clavareau, 1905.

Jacoby y Clavaraeau (1905) consideran como grupos separados a zeugoforinos y megalopodinos asignándoles la categoría de familia a los megalopodinos (Megalopidae), y los zeugofórinos son considerados como una subfamilia (*Zegophorinae*) de Chrysomelidae. Jacoby en 1908 trata tanto zeugoforinos y megalopodinos como subfamilias de Chrysomelidae. Monrós (1947) retoma lo planteado por Lacordaire y Chapuis sólo con ligeras diferencias en el rango que se le da (familia). Crowson (1955) es el primero en considerar a los zeugoforinos y megalopodinos como parte de un mismo grupo asignándoles el estatus de tribu en Megalopodinae, dentro de Chrysomelidae. Monrós (1959) y Seeno y Wilcox (1982) retoman el sistema donde los zeugoforinos y megalopodinos son considerados como grupos distintos (Megalopodinae, Zeugophorinae) dentro de Chrysomelidae. En la última década del siglo XX, Kuschel y May (1990) descubren un nuevo taxón (Palophaginae) que comparte características larvales tanto con los zeugoforinos y megalopodinos, y conjuntamente los denominan como Megalopodidae (Megalopodinae + Palophaginae + Zeugophorinae).

Biología de la familia Megalopodidae

Estados inmaduros

Los huevos de Megalopodidae son amarillentos y de forma elíptica alargada. El tamaño varía entre subfamilias, en Megalopodinae es de 1.3 a 2.3 mm de largo y 0.4 a 0.75 mm de ancho, en Zeugophorinae miden 0.6 mm de largo y 0.4 mm de ancho (Monrós, 1947, 1954; Yu y Xingke, 1994; Schulze, 1996; Li *et al.*, 2013). Los huevos de Palophaginae se desconocen (Kuschel y May 1996b). Las larvas de las Megalopodidae (Fig. 2) son de cuerpo alargado con tonalidades amarillentas y márgenes laterales casi paralelos. Son ligeramente aplanadas dorsal y ventralmente. Antenas con tres antenómeros, patas reducidas y anchas, las larvas de Zeugophorinae son ápodas. Abdomen con diez segmentos, con ampollas ambulatorias dorsales y ventrales (Kuschel y May, 1990; Monrós, 1959; Lawrence y Ślipiński, 2014)

Dimorfismo sexual

Dentro de Chrysomeloidea es frecuente el dimorfismo sexual. En las Megalopodinae el tamaño puede ser evidente para diferenciar el sexo en algunas especies de los géneros *Megalopus* Fabricius, *Agathomerus* Lacordaire y *Poecilomorpha* Hope. Una diferencia constante dentro de la familia, excepto en Palophaginae, es la presencia de una foseta en el quinto ventrito de las hembras. Los machos de algunos géneros se diferencian por poseer los metafémures dilatados, en su mayoría con una o más de una espina. Para la diferenciación de los sexos en Palophaginae es necesario recurrir a la revisión de los genitales (Kuschel y May, 1996b).

Alimentación

Las Megalopodidae se caracterizan por tener larvas endofíticas. En cada subfamilia se presenta una especialización trófica y una asociación con distintas familias de plantas (Yu y Liang, 2002; Lawrence y Ślipiński, 2014). El conocimiento de las especies que sirven como plantas hésped a las Megalopodinae es poco conocido, pero se sabe que se relaciona con poco más de 20 familias de plantas (Rodríguez-Mirón datos no publicados)

Las larvas de Megalopodinae se alimentan de los tejidos internos de tallos o ramas jóvenes (Yu y Xingke, 1994; Li *et al.*, 2013), atacan principalmente el floema como ocurre con las larvas de Cerambycidae (Linsley, 1961). Las larvas de Zeugophorinae son minadoras de hojas; se alimentan del tejido foliar ubicado entre las capas epidérmicas de las hojas (Clark y Riley, 2002; Santiago-Blay, 2004). Las Palophaginae tienen una antigua relación con las gimnospermas, particularmente con el género *Araucaria* Juss (Araucariaceae), las larvas se

alimentan de los granos de polen que producen los conos masculinos (Kuschel y May 1990, 1996a, 1996b).

Los hábitos alimenticios de los adultos de Megalopodidae se relacionan con la de los estadios larvales. Las especies de Megalopodinae se alimentan de brotes jóvenes, así como de la parte medular de los tallos o de la salvia que brota (Eberhard y Marin, 1996; Yu y Xingke, 1994). La dieta de Palophaginae es desconocida, pero la morfología de sus mandíbulas sugiere que se alimentan de polen. El polen en las araucarias no está disponible cuando los adultos de esta subfamilia emergen, por lo que posiblemente no se alimentan del polen de la planta huésped de la larva (Kuschel y May 1996a, 1996b). En Zeugophorinae los adultos se nutren de la parte externa de las hojas de las mismas plantas de las que se alimentan las larvas (Jolivet, 1988; Jolivet y Verma, 2002).

Ciclo de vida y reproducción

El ciclo de vida de la familia Megalopodidae se puede considerar generalizado de acuerdo con las observaciones que se han documentado. Las Megalopodidae son univoltinos (Yu y Xingke, 1994; Schulze, 1996). Los imagos recién emergidos comienzan a alimentarse y pocos días después se puede dar la cópula. Las hembras de Megalopodinae preparan el sitio donde se llevará a cabo la cópula y la ovoposición (Fig. 2). Mordisquean alrededor de la parte superior de los tallos o ramas jóvenes, para terminar trozando ese pedazo de rama (Monrós, 1954; Schulze, 1996; Yu y Xingke, 1994; Li *et al.*, 2013). Las Megalopodinae no presentan selección sexual por el tamaño del macho, además los metafémures no juega ningún papel precopulatorio (Eberhard y Marin, 1996). En Zeugophorinae la cópula se lleva a cabo sobre las hojas de la planta huésped (Grave, 1917; Weiss y Nicolay, 1919). Se desconoce el comportamiento sexual de Palophaginae.

En Megalopodidae el proceso de ovoposición dura unos cuantos segundos y se desconoce la cantidad de huevos que una hembra puede llegar a ovopositar. Las hembras de Megalopodinae hacen un pequeño orificio cerca del ápice de la rama truncada donde coloca un sólo huevo por rama (Fig. 2B, C) (Monrós, 1954; Yu y Xingke, 1994, Schulze, 1996). Las hembras de Zeugophorinae también ovipositan un huevo a la vez sobre las hojas (Grave, 1917; Weiss y Nicolay, 1919). La oviposición de Palophaginae no ha sido observada, pero se piensa que ocurre en la parte externa de los conos masculinos de *Araucaria* spp. poco antes de que abran y se disperse el polen. Se asume que los huevos se fijan a la superficie por una sustancia secretada por la hembra (Kuschel y May, 1990, 1996a, 1996b).

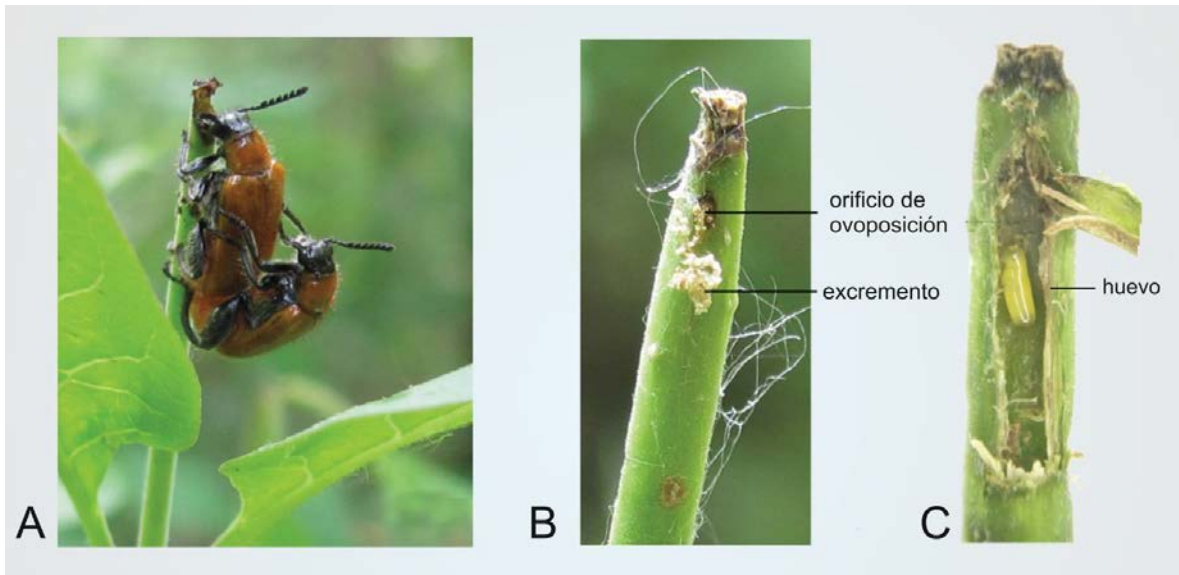


Figura 2. Cópula y sitio de ovoposición de Megalopodinae (*Temnaspis syringa* Li y Liang): A, proceso de cópula; B, orificio de ovoposición; C, huevo en el interior del huésped. Tomado de Li et al., 2013.

Los huevos de Megalopodinae tienen un periodo de incubación de 10 a 15 días. Después de este tiempo la larva se abre camino al interior del tallo o rama. La primera actividad notoria de la larva es al observar excremento saliendo por el orificio construido por la hembra (Fig. 2B) (Yu y Xingke, 1994; Schulze, 1996). Las larvas de *Temnaspis nankinea* (Pic) y *T. syringa* Li y Liang presentan cuatro estadios larvales y completan su madurez en un periodo de 30 a 40 días (Yu y Xingke, 1994; Li et al., 2013). Las larvas de *Zeugophora* recién eclosionadas realizan una hendidura en la epidermis para llegar a los tejidos internos. Se llegan a encontrar una o dos larvas por hoja. No se sabe si la larva pasa todo su desarrollo en una misma hoja o puede migrar a otra, como sucede en algunas especies de Cassidinae Gyllenhal, (Chrysomelidae), quienes también son minadoras de hojas (Lee, 1990; Santiago-Blay et al., 2004). Las larvas de Palophaginae se desarrollan al interior de los conos masculinos, particularmente en el interior de los sacos polínicos. Dentro de un cono de *Araucaria* spp. se han encontrado en promedio 11 larvas de palofáginos (Kuschel y May, 1996b).

Después de completar gran parte de su desarrollo al interior de su huésped, las larvas de los Megalopodidae se dirigen hacia el suelo (Grave, 1917; Kuschel y May, 1996b; Yu y Xingke, 1994). Las larvas construyen una cámara debajo de la superficie del suelo donde se completa la última fase del desarrollo. En la cámara las larvas tienen un proceso de inactividad (prepupa). La etapa de pupa tiene una duración de 30 a 50 días. Después los imagos pasan uno o dos días en el suelo antes de emerger (Grave, 1917; Weiss y Nicolay, 1919; Yu y Xingke, 1994; Schulze, 1996; Kuschel y May, 1996b).

CAPÍTULO 1

ARTÍCULO ENVIADO (Zootaxa)

Checklist of the family Megalopodidae Latreille (Coleoptera: Chrysomeloidea); a synthesis of its diversity and distribution

Este capítulo está en formato de manuscrito para la revisión en la revista Zootaxa

Checklist of the family Megalopodidae Latreille (Coleoptera: Chrysomeloidea): a synthesis of its diversity and distribution

GEOVANNI M. RODRÍGUEZ-MIRÓN

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70–153, C.P. 04510, Ciudad de México, México.

Colección Coleopterológica, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Guelatao 66, Ejército de Oriente, Iztapalapa, 09230 Ciudad de México, México.

geo20araa@yahoo.com.mx

Abstract

A checklist of the Megalopodidae of the world is presented. A total of 581 species in 29 genera and 11 subgenera are recognized belonging to the three subfamilies. The subfamilies, genera, and species are listed in alphabetical order. For each species, synonymous names and the geographical distribution by country is provided. The most diversified subfamily is Megalopodinae with 480 species and 24 genera. The Neotropical biogeographic region has the highest diversity of Megalopodidae, followed by the Ethiopian region. The knowledge of Megalopodidae is limited, and is remarkably biased by country. A significant increase in geographic and taxonomic information is needed in order to fill these knowledge gaps. The following taxonomic and nomenclatural changes are proposed: **1)** type species are designated for the genera *Macrolopha* Weise and *Falsomegalopus* Pic. **2)** *Zeugophora novobicolor* Rodríguez-Mirón is proposed as new replacement name of *Zeugophora bicolor*. **3)** The following taxa are reinstated in the genera *Temnaspis*: *T. speciosus* Baly, *T. arida* Westwood, and *T. nigriceps* Baly. **4)** *Falsotemnaspis luteimenbris* Pic is proposed as new synonym (= *F. lacordaire* (Westwood)). **5)** The next new combinations are proposed: *Macrolopha bicolor*

(Jacoby), *M. carinata* (Bryant), *M. centromaculata* (Jacoby), *M. costatipennis* (Pic), *M. dollmani* (Bryant), *M. hargreavesi* (Bryan), *M. mashuana* (Jacoby), *M. murrayi* (Baly), *M. neavei* (Bryant), *M. nyssae* (Bryant), *M. suturalis* (Clavareau), *M. variabilis* (Westwood), *M. aeneipennis* (Weise), *M. notaticollis* (Pic), *M. parvula* (Westwood), *M. theresae* (Pic), *M. tricoloripennis* (Pic), and *Falsotemnaspis lacordairei* (Westwood).

Key words: Palophaginae, Zeugophorinae, Megalopodinae, Gondwanan distribution, Biogeography.

Resumen

Se presenta una lista de especies de Megalopodidae, donde se reconoce un total de 581 especies en 29 géneros y 11 subgéneros para las tres subfamilias. Las subfamilias, géneros y especies se enlistan en orden alfabético. Para cada especie se proporcionan el nombre válido, sinónimo y la distribución geográfica. La subfamilia con mayor número de especies es Megalopodinae con 480 especies y 24 géneros. La región Neotropical tiene la mayor diversidad de Megalopodidae, seguida de la región Etiópica. El conocimiento de Megalopodidae es limitado y está sesgado hacia ciertas áreas, por lo que es necesario un incremento en la información geográfica y taxonómica para llenar los vacíos del conocimiento de Megalopodidae. Los siguientes cambios taxonómicos y nomenclaturales son propuestos en este trabajo: **1)** Se designaron las especies tipo de los géneros *Macrolopha* Weise y *Falsomegalopus* Pic. **2)** *Zeugophora novobicolor* Rodríguez-Mirón es propuesto como nuevo nombre de remplazo para *Zeugophora bicolor*. **3)** Los siguientes taxones son restablecidos en el género *Temnaspis*: *T. speciosus* Baly, *T. arida* Westwood, y *T. nigriceps* Baly. **4)** *Falsotemnaspis luteimenbris* Pic es propuesto como nuevo sinónimo (= *F. lacordairei*).

(Westwood)). 5) Se establecen las siguientes combinaciones: *Macrolopha bicolor* (Jacoby), *M. carinata* (Bryant), *M. centromaculata* (Jacoby), *M. costatipennis* (Pic), *M. dollmani* (Bryant), *M. hargreavesi* (Bryan), *M. mashuana* (Jacoby), *M. murrayi* (Baly), *M. neavei* (Bryant), *M. nyssae* (Bryant), *M. suturalis* (Clavareau), *M. variabilis* (Westwood), *M. aeneipennis* (Weise), *M. notaticollis* (Pic), *M. parvula* (Weswood), *M. theresae* (Pic), *M. tricoloripennis* (Pic) y *Falsotemnaspis lacordairei* (Westwood).

Introduction

The superfamily Chrysomeloidea is the second largest lineage of plant-feeding beetles after Curculionoidea (Grimaldi & Engel 2005). Chrysomeloidea is comprised of nearly 63 000 species grouped in seven families: Cerambycidae Latreille, Vesperidae Mulsant, Oxypeltidae Lacordaire, Disteniidae Thomson, Chrysomelidae Latreille, Orsodacnidae Thomson and Megalopodidae Latreille (Ślipiński *et al.* 2011; Bouchard *et al.* 2011). Megalopodidae are divided in three subfamilies: Megalopodinae Latreille, Palophaginae Kuschel & Mayand and Zeugophorinae Böving & Craighead (Reid 1995; Bouchard *et al.* 2011).

Megalopodidae subfamilies present trophic specialization and are associated with particular plant families (Yu & Liang 2002; Lawrence & Ślipiński 2014). Host-plants are only known for a small number of Megalopodidae species. Table 1 summarizes the information published to date.

Adult and larval feeding habits are correlated to each other, perhaps due to the fact that Megalopodidae larvae are usually endophytic. Larvae from Megalopodinae feed upon inner stem tissue or young shoots (Yu & Xingke 1994; Li *et al.* 2013) primarily targeting the phloem, similar to the habits of Cerambycidae larvae (Linsley 1961). Adults feed upon young

buds as well as stem medullary tissue or by sucking plant sap (Yu & Xingke 1994; Eberhard & Marin 1996). Zeugophorinae larvae are leaf miners where they feed upon the foliar tissue between epidermal layers of the leaf (Clark & Riley 2002; Santiago-Blay *et al.* 2004), while adults feed externally on the leaves of the same plant (Jolivet 1988; Jolivet & Verma 2002). Palophaginae have an ancient relationship with gymnosperms, specifically with the genus *Araucaria* Juss (Araucariaceae). Larvae are known to feed upon the pollen grains of male strobili (Kuschel & May 1990, 1996a, 1996b). While the diet of adults is unknown, mandible morphology suggests that they ingest pollen as well; however, it is known that araucarias do not shed pollen at the same time that Palophaginae adults emerge, so it is hypothesized that they do not feed upon the same plant species that their larvae do (Kuschel & May 1996a, 1996b).

The adults of Megalopodidae (Fig. 1) are dull, black to brownish; head hypognathous, occipital region usually constricted; eyes large, interior margin of each eye emarginate; antenna with eleven antennomeres; front grooved; elytral base narrower than prothorax; irregularly punctate; forelegs shorter than mesolegs, both being shorter than metalegs; metafemora distinctly inflated (Monrós 1947; Clark & Riley 2002). (More information on Lawrence & Ślipiński 2014).

Taxonomic background of Megalopodidae

The first described species of Megalopodidae was *Zeugophora subspinosa* (Fabricius), originally placed in genus *Crioceris* Muller (Criocerinae). Fabricius (1801) first proposed *Megalopus* for two South-American species, giving the name to the family Megalopodidae Latreille.

Until now, 74 entomologists have described Megalopodidae species. Five authors stand out for their contributions to the taxonomy of the group, having described nearly 55% of the known species (Fig. 2). Klug (1824, 1834) was the first author with a substantial impact in terms of number of species (Fig. 2, 3). In two monographic works he described 42 species, 39 of which were Neotropical. Lacordaire (1845) compiled all species known at the time and added 38 new descriptions of mostly Neotropical species. He also subdivided *Megalopus* into three genera, bringing the family to a total of six genera, which have remained constant until today. Between 1855 and 1879, Baly described 35 species of Megalopodidae from both the Old and New World (Fig. 2). Between 1873 and 1908, Jacoby described 61 species. (Fig. 2) The *Biologia Centrali-Americana* (1880–1892 a, b); (Phytophaga volumes) was one of the most remarkable works of Jacoby, in which he compiled information about all the known Mexican and Meso-American species in addition to adding descriptions of new taxa. In *Genera Insectorum* (1905), Jacoby and Clavaraeau summarized 15 genera and kept the Megalopodidae family traits given by Lacordaire in 1845. Maurice Pic might be considered the most prolific author for Megalopodidae (Fig. 2), having proposed six genera and described 135 species. The most iconic work of Pic (1951) synthesized information from the Democratic Republic of Congo, but most of his contributions were presented between 1896 and 1955, in *Mélanges exotico-entomologiques* and *L'Échange, Revue Linnéenne*. Due to these works of Pic and several contemporary authors, the period is characterized by a substantial increase in the number of described megalopodid-beetles (Fig. 3). In spite of the fact that Pic is the last author to make a remarkable contribution to the total number of described species, over the last 70 years many authors have added new species to the family (Fig. 3). The curve has not reached its asymptote (Fig. 3), likely indicating that there is still a great number of undescribed species for this family of beetles.

Materials and method

Taxonomic and distributional data of Megalopodidae were obtained from original species descriptions as well as the following checklists and catalogues: Klug 1824, 1834; Lacordaire 1845; Clark 1866; Jacoby 1880–1892 a, b; Jacoby & Clavaraeau 1905; Clavaraeau; 1913; Blakwelder 1945; Pic 1951; Monrós 1947, 1959; Chen & Pu 1962; Kimoto & Gressitt 1979; Seeno & Wilcox 1982; Petitpierre 1983; Medvedev 1985, 1995, 2007, 2010; Reid 1989; Mohamedsaid 1989, 1999; Kuschel and May 1990, 1996a; Thapa 2000; Yu & Liang 2002; An & Kwon 2002; Riley *et al.* 2002; An 2005; Maican; 2005; Kimoto 2005; Özdikmen & Turgute 2008; Bukejes & Alekseek 2009; Bukejes 2009; Silfverberg 2010; Tamutis *et al.* 2011; Hallan 2013; Sekerka & Vives 2013; Alekseeva & Bukejisc 2014.

The checklist is structured in alphabetical order and presented as follows: taxon name, original reference (author, year and page number) and species synonyms. In addition, species distribution by country was included if information was available. Finally, biogeographical regions are given following the Morrone (2015). Type species were designated for some genera according to International Code of Zoological Nomenclature (ICZN 1999: article 69).

Results and discussion

Checklist

A total of 581 species, 11 subgenera, 29 genera and 3 subfamilies of Megalopodidae are listed in the present work (Table 2).

Type species are designated herein for the genus group names *Macrolopha* Weise and *Falsomegalopus* Pic. The subgenus group names *Africanotemnaspis* Pic 1951, *Microcolobaspis* Pic 1951, and *Mimosphondylia* Pic 1951 are considerate unavailable names because no type species were designated (ICZN 1999: article 13.3). *Zeugophora bicolor*

Archard is a junior homonym of *Z. bicolor* Kraatz, *Z. novobicolor* Rodríguez-Mirón is proposed as new replacement name. *Falsotemnaspis lacordairei* (Westwood) (= *Colobaspis lacordaire* (Westwood)) is a new combination and *Falsotemnaspis luteimenbris* Pic is proposed as new synonym of *F. lacordaire* (Westwood).

Macrolopha was synonymized with *Colobaspis* Fairmaire for Jacoby & Clavareu (1905) and resurrected by Pic (1951). After that, *Colobaspis* was synonymized with *Temnaspis* Lacordaire (Gressitt & Kimoto 1961), but others considered *Colobaspis* as a valid genus (Kimoto & Gressitt 1979). Chen & Pu (1962) and Yu & Liang (2002) accepted the synonymy of *Colobaspis* with *Temnaspis*. Yu & Liang (2002) transferred six species to *Temnaspis*, including *Colobaspis flavonigra* Fairmaire (type species of *Colobaspis*), but the remaining species of *Colobaspis* were not assigned to the former. After the revision of the type specimens of *Colobaspis bicolor* (Jacoby), *C. carinata* Bryant, *C. centromaculata* (Jacoby), *C. costatipennis* Pic, *C. dollmani* Bryant, *C. hargreavesi* Bryan, *C. mashuana* (Jacoby), *C. murrayi* (Baly), *C. neavei* Bryant, *C. nyssae* Bryant, *C. suturalis* Clavareu and *C. variabilis* (Westwood), and compared with *Macrolopha rustica* Weis (type species of *Macrolopha*), these species are transferred to *Macrolopha*, based on the absence of a ventral tooth in the hind femora of males and females, and the absence of a conical tubercle on the metasternum (Jacoby & Clavareu 1905, Chûjô 1951). The species *C. aeneipennis* Weise, *C. notaticollis* Pic, *C. parvula* (Westwood), *C. theresae* Pic, and *C. tricoloripennis* Pic were not studied, however, they are also transferred to *Macrolopha*. Since the genus *Macrolopha* is very variable in shape and structure, it is necessary to undertake a comprehensive taxonomic study to clarify the diagnostic limits.

On the other hand, the species *Colobaspis speciosus* (Baly), *C. arida* (Westwood), *C. nigriceps* (Baly) are placed back in *Temnaspis* because they have a conical tubercle on the

metasternum and have a pair of conical tubercles on the metasternum, the diagnostic character for *Temnaspis* (Lacordaire 1845, Jacoby & Clavareau 1905, Pic 1951, Yu & Liang 2002).

Diversity and distribution

There is a pronounced variation in species richness among countries; 10 of which hold nearly 65% of megalopodid beetles. Brazil has the largest number of recorded species (137), followed by China (58), Democratic Republic of Congo (51), Mexico (31), Argentina (26) and French Guiana (25) (Table 3). Many countries have less than five recorded species; however, this is often likely due to the lack of research on Megalopodidae. For instance, low richness in countries like Venezuela and Colombia, with two and eight species respectively, can be compared with French Guiana with 25 species. It should be considered that the geographic extension of French Guiana represents less than 10% of Venezuela or Colombia, both of which share a similar latitude and possess greater ecosystem diversity. Moreover, nearly 80% of species are distributed in a single territory or country.

The family Megalopodidae has a worldwide distribution, except for Antarctica. About 80% of its species occur throughout the intertropical zone (Fig.4), the most common spacial pattern for the planet's species richness (Gaston & Spicer 2004). Megalopodid beetles can be found from sea level to 3900 meters in elevation (Sekerka 2007, Sekerka & Vives 2013). Neotropical Megalopodidae lead species richness with 258 species and 11 genera, followed by Ethiopian region, with 169 species and 14 genera (Fig. 4; Table 4). Species diversity declines considerably in the rest of the biogeographical regions; the Oriental region possesses four genera and 67 species while 71 species in three genera occur in Palearctic region.

Nearctic and Austral Kingdom are the least diverse, with only nine species in one genus, and 23 species in five genera respectively (Fig. 4, Table 4).

Geographic trends of each subfamily seem to be unique from each other. Megalopodinae are the most diverse with 480 species and 24 genera (Table 4); they show a tropical Gondwanan distribution, probably dated from Cretaceous period (130–140 Mya) (Morrone 2002; Jolivet & Verma 2010). The following genera occur in the Neotropical region: *Agathomerus* (54 spp.), *Bartocaria* Jacoby & Clavareau (1 sp.), *Bothromegalopus* Monrós (2 spp.), *Homalopterus* (2 spp.), *Mastosthetus* (145 spp.), *Megalopus* (46 spp.), *Nickimerus* Guérin (1 sp.), *Plesioagathomerus* Monrós (4 spp.), *Pseudohomalopterus* Pic (1 sp.) and *Pseudomegalopus* Pic (1 sp.). *Mastosthetus*, *Agathomerus* and *Megalopus* are widely distributed from Argentina to Mexico. The formation of the Isthmus of Panama in Pliocene period (2.6–3 Mya) (O’Dea 2016) might explain the Meso-American and Mexican distribution of the last three mentioned genera, which follow the modern Neotropical distribution pattern in the Mexican transition zone (Halffter 1968, 2003; Halffter & Morrone 2017).

The Ethiopian region comprises 14 genera and 169 species (Table 4), including *Antonaria* Jacoby & Clavareau (18 spp.), *Kuilua* Jacoby (6 spp.), *Leucastea* Stål (29 spp.) and *Sphondylia* Weise (23 spp.), which have a widely scattered distribution without any recognizable pattern within the region. Information is limited for the monospecific genera *Bryantonaria* Pic, *Macroantonaria* Pic, *Mimocolobaspis* Pic and *Piomelopus* Jacoby & Clavareau where only the type locality is known. On the other hand, *Temnaspis* Lacordaire (53 spp.), *Poecilomorpha* (47 spp.) and *Macrolopha* Weise (35 spp.) present a wide distribution because they are found in both the Ethiopian and the Oriental regions. Finally, *Temnaspis* and *Poecilomorpha* are widely dispersed in the subtropical areas of the Palearctic

region, though mainly in China. The presence of one species of *Macrolopha* in the Oriental region is doubtful. A revision of *Macrolopha* is needed in order to confirm if its distribution is restricted to the Ethiopian region.

Palophaginae distribution is restricted to the southern hemisphere with only four known species and three genera. *Cucujopsis* Crowson (1 sp.) and *Palophagus* Kuschel (2 spp.) are found in Eastern Australia, while *Palophagoides* Kuschel (1 sp.) is known from Chile and Argentina (Andian region). As mentioned before, Palophaginae are associated to *Araucaria strobili* (Kuschel & May 1990, 1996a, 1996b) which share a disjunct and relictual distribution in South America and some Australian temperate areas (Sequeira & Farrel 2001). The relationship between Palophaginae and *Araucaria* might be traced from the Jurassic period (200 Mya) (Farrell 1998; Farrell & Sequeira 2004) before Gondwanan fragmentation (Jolivet & Verma 2010), since they share vicariant processes and Austral and Septentrional zone extinction events (Sequeira & Farrel 2001).

Zeugophorinae are comprised of 97 species and two genera (*Zeugophora* and *Zeugophorella* Sekerka). They present a broad distribution except for the Neotropical region (Table 4); where this subfamily has a remarkable Holarctic diversity, where 45 species of *Zeugophora* can be found: the Palearctic region containing 35 species and the remaining nine corresponding to the Nearctic region. *Zeugophora scutellaris* Suffrian is an Old World species that has been successfully established in North America (Riley *et al.* 2002). In the New World, Zeugophorinae find this meridional distribution limit in northern Mexico.

Twenty-eight species of *Zeugophora* are distributed in the Oriental region and nine species are found in the Ethiopian region (two in Madagascar). Nineteen Zeugophorine species have been recorded from the Austral kingdom *sensu* Morrone (2005). Six species of *Zeugophora* and six of *Zeugophorella* (endemic genera) are found in New Guinea. Three species of

Zeugophora are known to occur in Eastern Australia. Finally, New Caledonia and Cape Pregon possess two species each.

Zeugophorinae species usually inhabit temperate environments. Accordingly, tropical species are generally restricted to mountain systems. For instance, *Zeugophora enduwakombugoensis* Sekerka has been found at 3900 meter in elevation in Papua New Guinea (Sekerka 2007; Sekerka & Vives 2013).

Acknowledgements

I would like to thank Max Barclay for his generous assistance while I was visiting the BMMH. I extend my sincere thanks to Andrew Johnston (School of Life Sciences, Arizona State University) and Ishwari Gutierrez for improve the English and their comments, as well as to Juan J. Morrone (F. Ciencias, UNAM) for his support in the nomenclature problems. Also, I thank Vicente Hernández Ortiz (INECOL), Santiago Zaragoza Caballero (IBUNAM), and Sara López-Pérez (IBUNAM) for comments on manuscript. Finally, I thank the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, to Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for fellowship support, and to the Institute of Biology (UNAM) for the infrastructure provided. My stays in the BMMH was supported by Programa de Apoyo a Estudios del Posgrado, UNAM (PAEP).

References

- Alekseeva V.I. & Bukejs, A. (2014) An annotated catalogue of leaf beetles (Coleoptera: Megalopodidae, Orsodacnidae, and Chrysomelidae) of the Kaliningrad Region (Russia). *Zoology and Ecology*, 24 (3), 219–238.
- An S.L. (2005) Classification of leaf beetles from Korea. Part V. Subfamily Megalopodinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*. 8, 314–317

- An, S.L. & Kwon Y.J. (2002) Classification of the Leafbeetles from Korea Part IV. Subfamily Zeugophorinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Insecta Koreana*, 19 (3, 4), 271–276.
- Blackwelder, R.E. (1946) Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. Part 4. *Bulletin of the United States National Museum*, 185, 551–763.
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A.E., Alonso-Zarazaga, M.A., Lawrence, J.F., Lyal, C.H.C., Newton, A.F., Reid, C.A.M., Schmitt, M., Slipinski S.A., & Smith, A.B.T. (2011) Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88, 1–972.
- Bukejs, A. (2009) Data on species of Megalopodidae and Orsodacnidae (Coleoptera: Chrysomeloidea) in Latvian fauna. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*, 9(1), 73–78.
- Bukejs, A. & Alekseev V.I. (2009) Eight new and little-known leaf-beetles species (Coleoptera: Megalopodidae & Chrysomelidae) for the Kaliningrad region. *Baltic Journal of Coleopterology*, 9(1), 45–50.
- Carvalho, E.B. & Monné, M.L. (2006) *Agathomerus (Agathomeroides) flavomaculatus* (Coleoptera, Megalopodidae, Megalopodinae): morfologia da larva e do adulto. *Iheringia. Série Zoologia*, 96(3), 329–334.
- Chen, S.X. & Pu, F.J. (1962) Notes on Chinese Megalopodinae. *Acta Entomologica Sinica*, 11 (Supplement), 114–118.
- Chûjô, M. (1951) A taxonomic study on the Chrysomelidae (Insecta-Coleoptera) from Formosana, Part III, Subfamily Megalopodinae. *Technical bulletin of the Faculty of Agriculture, Kagawa University*, 3, 57–71.
- Clark, H. (1866) *A catalogue of Phytophaga (Coleoptera, Pseudotetramera) Part. I.* Williams and Norgate, London, 88 pp.
- Clark, S.M. & Riley, E.G. (2002) Megalopodidae Latreille 1802. In: Arnett R.H. Jr. & M.C. Thomas (Eds.), *American Beetles: Polyphaga: Scarabeoidea through Curculionoidea. Vol. 2.* CRC Press. Boca Raton, pp. 609–612.
- Clavareau, H. (1913) 6. Megalopinae. In: Junk & Schenkling, *Coleopterorum Catalogus Pars 53.* Berlin, Junk, pp. 7–19.
- Eberhard, W.G., & Marin, M.C. (1996) Sexual behavior and the enlarged hind legs of male *Megalopus armatus* (Coleoptera, Chrysomelidae, Megalopodinae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 69, 1–8.
- Fabricius, J.C. (1801) *Systema eleutheratorvm, secundvm ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, observationibvs descriptionibvs Tomus II.* Impensis Bibliopolii academici novi,

- Farrell, B.D. (1998) "Inordinate fondness" explained: why are there so many beetles?. *Science*, 281, 555–559.
- Farrell, B.D. & Sequeira, A.S. (2004) Evolutionary rates in the adaptive radiation of beetles on plants. *Evolution*, 58, 1984–2001.
- Gaston, K.J., & Spicer, J.I. (2004) *Biodiversidad: Introducción*. Acribia Editorial, Zaragoza, España, 218 pp.
- Gressitt JL & Kimoto S. 1961. *The Chrysomelidae (Coleoptera) of China and Korea Part 1. Pacific Insects Monograph*, 1A: 1–299..
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. (2005) *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, 733 pp.
- Halffter, G. (1968) La distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. *Folia Entomológica Mexicana*, 18–19, 107–110.
- Halffter, G. (2003) Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. In: Morrone, J.J. & Llorente-Bousquets, J. (Eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. pp. 87–97.
- Halffter, G. & Morrone, J.J. (2017) An analytical review of Halffter's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa*, 4226 (1), 1–46.
- Hallan, J. (2014) Biology Catalog. Available from: <http://bug.tamu.edu/research/collection/hallan/test/Arthropoda/Insects/Coleoptera/Family/Megalopodidae.txt>. Texas A&M University (Accessed December 2015).
- ICZN (1986) Opinion 1382 *Zeugophora* Kunze, 1818 (Insecta, Chrysomelidae) conserved. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 43, 44–45.
- ICZN (1999) *International Code of Zoological Nomenclature. Fourth edition*. International Trust for Zoological Nomenclature, London, 306 pp.
- Jacoby, M. (1880–1892a) *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Phytophaga (part). Volume VI, Part I*. R. H. Porter, London. 1–625.
- Jacoby, M. (1880–1892b) *Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Phytophaga (part). Volume VI, Part I (Supp.)*. R.H. Porter, London. 1–348.
- Jacoby, M., & Clavareau, H. (1905) Fascicules 33: Coleoptera Phytophaga, Fam. Megalopidae, In: Wytzman, P.A. (Ed.), *Genera Insectorum*. V. Verteneuil & L. Desmet, Bruxelles, pp. 1–20.

- Jolivet, P. (1988) Food habits and food selection of Chrysomelidae. Bionomic and evolutionary perspectives. *In: Jolivet, P.H.A. Petitpierre, E. & Hsiao, T.H. (Eds.), Biology of Chrysomelidae*. Springer Netherlands, pp. 1–24.
- Jolivet, P. & Verma, K.K. (2002) *Biology of leaf beetles*. Intercept limited, Andover, Hampshire, 332 pp.
- Jolivet, P. & Verma, K.K. (2010) Good morning Gondwana. *Annales de la Société entomologique de France*, 46 (1–2), 53–61.
- Kimoto S. (2005) Systematic catalog of the Chrysomelidae (Coleoptera) from Nepal and Bhutan. *Bulletin Kitakyushu Museum of Natural History & Human History*. 3, 13–114.
- Kimoto, S. & Gressitt, J.L. (1979) Chrysomelidae (Coleoptera) of Thailand, Cambodia, Laos and Vietnam. 1. Sagrinae, Donaciinae, Zeugophorinae, Megalopodinae and Criocerinae. *Pacific Insects*, 20 (2–3), 191–256.
- Klug, F.R. (1824) *Entomologische monographien*. Die Arten der Gattung, G. Reimer, Berlin, 242 pp.
- Klug, F.R. (1834) *Jahrbücher Insectenkunde*. Erster Band, Berlin 292 pp.
- Kuschel, G. & May, B.M. (1990) Palophaginae, a new subfamily for leaf-beetles, feeding as adult and larva on araucarian pollen in Australia (Coleoptera: Megalopodidae). *Invertebrate Taxonomy* 3, 697–719.
- Kuschel, G. & May, B.M. (1996a) Discovery of Palophaginae (Coleoptera: Megalopodidae) on *Araucaria araucana* in Chile and Argentina. *New Zealand Entomologist*, 19, 1–13.
- Kuschel, G., & May, B. M. (1996b) Palophaginae, their systematic position and biology. *In: Jolivet, P.H.H. & Cox, M.L. (Eds.), Chrysomelidae Biology Vol.3: General Studies*, pp. 173–185.
- Lacordaire, T. (1845). *Monographie des Coleopteres Subpentameres de la famille des Phytophages Tome 1*. Muquardt, Bruxelles, 808 pp.
- Lawrence, J.F. & Ślipiński A. (2014) 2.5 Megalopodidae Latreille 1802. *In: Leschen, R.A.B. & Beutel, R. (Eds.), Coleoptera, Beetles. Morphology and Systematics. Vol. 3, Handbook of Zoology*. Berlin/Boston, De Gruyter GmbH, pp. 178–183.
- Lee, J.E. (1990) Larva of *Zeugophora annulata* (Baly) from Japan, with notes on the systematic position of Zeugophorinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Esakia*, 29, 73–76.
- Lee, J.E. (1998) Leaf Beetle Larvae of Zeugophorinae from North America and Europe (Coleoptera: Chrysomelidae). *The Coleopterists' Bulletin*, 53, 118–125.
- Li, K., Liang, Z. & Liang, H. (2013) Two new species of the genus *Temnaspis* Lacordaire, 1845, (Coleoptera: Chrysomeloidea: Megalopodidae) from China and Myanmar, with notes on the biology of the genus. *Zootaxa*, 3737(4), 379–398.

- Linsley, E.G. (1961) *The Cerambycidae of North America. Part I. Introduction*. University of California Press, 135 pp.
- Maican, S. (2005) Checklist of Chrysomelidae (Coleoptera) of Romania. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»*, 48, 119–136.
- Medvedev, L.N. (1985) Zeugophorinae and Megalopodinae (Coleoptera, Chrysomelidae) of Vietnam. In: Nauka, M. (Ed), "*Insects of Vietnam*", pp. 59–64.
- Medvedev, L.N. (1995) Zeugophorinae (Coleoptera Chrysomelidae) of New Guinea. *Russian Entomological Journal*, 4, 67–68.
- Medvedev, L.N. (2007) New and poorly known Oriental Chrysomelidae (Coleoptera) of the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A (Biologie)*, 702, 1–19.
- Medvedev, L.N. (2010) Family Megalopodidae Latreille, 1802, subfamily Megalopodinae Latreille, 1802. In: Löbl, I. & Smetana, A. (Eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 6*. Apollo Books, Stenstrup, pp. 336–337.
- Mohamedsaid, M.S. (1989) Megalopodinae, a new record of leaf beetles subfamily for penin. Sular mal-aysia (Coleoptera: Chrysomelidae). *Buletin Fakulti Sains Hayat*, 2, 19–20.
- Mohamedsaid, M.S. (1999) A note on Megalopodine Beetles from Peninsular Malaysia, with a description of a new species (Coleoptera: Chrysomelidae: Megalopodinae). *Malayan Nature Journal*, 532 (3), 249–252.
- Monrós, F. (1947) Revisión de los Megalopidae Argentinos (Col., Chrysomeloidea). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 13, 150–217.
- Monrós, F. (1954) *Megalopus jacobyi*, nueva plaga de Solanaceas en el noroeste Argentino, con notas sobre biología y taxonomía de Megalopinae (Col., Chrysomelidae). *Revista Agronómica Noroeste Argentino*, 1, 167–179.
- Monrós, F. (1959) Notas sobre Chrysomelidae (Coleoptera). *Acta Zoologica Lilloana*, 17, 16–24.
- Morrone, J.J. (2002) Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography*, 29, 149–152.
- Morrone, J.J. (2015) Biogeographical regionalisation of the world: a reappraisal. *Australian Systematic Botany*, 28 (3), 81–90.
- O'Dea, H.A., Lessios, A.G., Coates, R.I., Eytan, S.A., Restrepo-Moreno, A.L., Cione, L.S., Collins, A., de Queiroz, D.W., Farris, R.D., Norris, R.F., Stallard, M.O., Woodburne, O., Aguilera, M.P., Aubry, W.A., Berggren, A.F., Budd, M.A., Cozzuol, S.E., Coppard, H., Duque-Caro, S., Finnegan, G.M., Gasparini, E.L., Grossman, K.G., Johnson, L.D., Keigwin, N., Knowlton, E.G., Leigh, J.S., Leonard-Pingel, P.B., Marko, N.D., Pyenson, P.G., Rachello-Dolmen, E., Soibelzon, L., Soibelzon, J.A., Todd, G.J.,

- Vermeij, J.B. & Jackson, C. (2016) Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, 2(8), e1600883.
- Özdikmen, H. & Turgut, S. (2008) The Megalopodidae and Orsodacnidae of Turkey (Coleoptera: Chrysomeloidea) with zoogeographical remarks and a new record, *Zeugophora scutellaris* suffrian, 1840. *Munis Entomology & Zoology Journal*, 3 (1), 285–290.
- Petitpierre, E. (1983) Catalog dels coleopters crisomelids de Catalunya, ii. Zeugophorinae, Donaciinae, Criocerinae, Clytrinae, Lamprosomatinae i Eumolpinae. *Butlletí de la Institució Catalana d'Historia Natural*, 49(5) 87–96.
- Pic, M. (1951) Etude abrégée sur les Mégalopides du Congo. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*, XLV (1,2), 24–48.
- Reid, C.A.M. (1989) The Australian species of the tribe Zeugophorini (Coleoptera: Chrysomelidae: Megalopodinae). *General and Applied Entomology*, 21, 39–47.
- Reid, C.A.M. (1995) A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lata (Chrysomeloidea). In: Pakaluk, J. & Ślipiński S.A. (Eds.), *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeumii Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 559–631.
- Riley E.G., Clark S. M. y Seeno T.N. (2002) *Catalog of the leaf beetles of America north of Mexico (Coleoptera: (Coleoptera: Megalopodidae, Orsodacnidae and Chrysomelidae, excluding Bruchinae)*. Coleopterists Society, Special publication No. 1, Sacramento, 290 pp.
- Santiago-Blay, J.A. (2004) Leaf-mining chrysomelids. In: Jolivet, P., Santiago-Blay J.A. & Schmitt, M. (Eds.), *New developments in the biology of Chrysomelidae*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp.1–83.
- Seeno, T.N. & Wilcox. J.A. (1982) Leaf beetle genera (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomography*, 1, 1–221.
- Sekerka, L. (2007) *Zeugophora enduwakombugoensis*, a new species from Papua New Guinea (Coleoptera: Chrysomelidae: Zeugophorinae). *Annales Zoologici (Warszawa)*, 57 (4), 759–761.
- Sekerka, L. & Vives, E. (2013) Review of Zeugophorinae of New Guinea, with description of *Zeugophorella* gen. nov.a and new synonyms of *Zeugophora* (Coleoptera: Megalopodidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 53(2), 747–762.
- Sequeira, A.S. & Farrell, B.D. (2001) Evolutionary origins of Gondwanan interactions: How old are Araucaria beetle herbivores?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74(4), 459–474.
- Schulze, L. (1996) Life-history and descriptions of early stages of *Sphondylia tomentosa* (Lacordaire). (Coleoptera: Chrysomelidae: Megalopodinae). In: Jolivet, P.H.A. & Cox,

- M.L. (Eds.). *Chrysomelidae Biology. Vol. 3. General Studies*. SPB Academic. Amsterdam, pp. 187–199.
- Silfverberg H. (2010) Family Megalopodidae Latreille, 1802, subfamily Zeugophorinae Böving & Craighead, 1931. *In: Löbl, I. & Smetana, A. (Eds.), Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 6*. Apollo Books, Stenstrup, pp. 334–335.
- Ślipiński, S.A., Leschen, R.A.B. & Lawrence, J.F. (2011) Orden Coleoptera Linnaeus, 1758. *In: Zhang Z.Q. (Ed.), Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Magnolia press, pp. 203–208.
- Tamutis, V., Tamutė, B. & Ferenca, R. (2011) A catalogue of Lithuanian beetles (Insecta, Coleoptera). *ZooKeys*, 121, 1–494.
- Thapa, V.K. (2000) *An Inventory of Nepal's Insects: Volume III (Hemiptera, Hymenoptera, Coleoptera & Diptera)*. IUCN Nepal, Kathmandu, Nepal, pp. 475.
- Yu, P.Y. & Xingke, Y. (1994) Biological studies on *Temnaspis nankinea* (Pic) (Chrysomelidae: Megalopodidae). *In: Jolivet, P.H.A. & Cox, M.L. (Eds.), Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic. The Netherlands pp. 527–531.
- Yu, P.Y. & Liang, H.B. (2002) A check-list of the Chinese Megalopodinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oriental Insects*, 36, 117–128.

Figure 1. Habitus of Megalopodidae: **A** *Cucujopsis setife* Crowson; **B** *Zeugophora annulata* Baly; **C** *Z. varians* Crothc; **D** *Bartocaria cyaneus* (Clark); **E** *Mastostethus hieroglyphicus* (Klug); **F** *Macroantonaria robustipe* Pic; **G** *Temnaspis speciosus* Baly; **H** *Antonaria modesta* (Jacoby); **I** *Macrolpha rustica* Weise; **J** *Megalopus (Mucromegalopus) buckleyi* Jacoby; **K** *Kuilua africana* Jacoby; **L** *Poecilomorpha cyanipennis* (Kraatz).

Figure 2. Number of species described by author.

Figure 3. Species-accumulation, curve of species described by five years.

Figure 4. Richness of genera and species by biogeographic regions

Table 1. Associated plants of Megalopodidae

Taxon	Distribution	Host plant	Associated plants of Megalopodidae	References
Megalopodinae				
<i>Agathomerus</i> spp.	South America		Solanaceae and Asteraceae	Jolivet 1988 Jolivet & Verma 2002
<i>A. bichito</i> Monrós	Argentina	<i>Solanum</i> spp.	Solanaceae	Monrós 1954
<i>A. flavomaculatus</i> (Klug)	Brazil	<i>Capsicum baccatum</i> L. <i>Solanum gilo</i> Raddi	Solanaceae	Monrós 1954 Carvalho1 & Monné 2006
<i>A. sellatus</i> (Germar)	Brazil	<i>Solanum lycopersicum</i> L.	Solanaceae	Monrós 1954
<i>Mastostethus</i> spp.	South America		Bignoniaceae, Verbenaceae, Euphorbiaceae and Amaranthaceae	Jolivet 1988 Jolivet & Verma 2002
<i>Megalopus</i>	South America		Solanaceae and Asteraceae	
<i>M. vespa</i> Monrós	Argentina	<i>Solanum</i> spp.	Solanaceae	Monrós 1954
<i>M. jacobyi</i> Bruch	Argentina	<i>Solanum</i> spp. <i>Solanum lycopersicum</i> L. <i>Solanum tuberosum</i> L.	Solanaceae	Monrós 1954
<i>Poecilomopha cyanipennis</i> Kraatz	China, North Korea, Russia	<i>Sophora flavescens</i> Solander ex Aitton. <i>Sophora flavescens</i> Aitton.	Fabaceae	Yu y Xingke 1994 An 2005
<i>Poecilomorpha</i> spp.	Asia		Fabaceae, Oleaceae, Rosaceae	Jolivet 1988 Jolivet & Verma 2002
<i>Shondylia tomentosa</i> (Lacordaire)		<i>Rhus zeyheri</i> Sond	Anacardiaceae	Schulze 1996
<i>Temnaspis</i> spp.			Cucurbitaceae, Fabaceae, Oleaceae and Rosaceae	Jolivet 1988 Jolivet & Verma 2002
<i>T. syringas</i> Li y Liang	China	<i>Syringa pubescens</i> Turcz	Oleaceae	Li <i>et al.</i> 2013
<i>T. puae</i> Li y Liang	China	<i>Rubus alceifolius</i> Poir	Rosaceae	Li <i>et al.</i> 2013
<i>T. nankinea</i> (Pic)	China	<i>Fraxinus chinensis</i> Roxb, <i>Fraxinus rhynchophylla</i> Hance	Oleaceae	Yu y Xingke 1994
<i>T. pulcher</i> (Baly)	China		Rosaceae, Fabaceae	Yu y Xingke 1994
Palophaginae				
<i>Cucujopsis setifer</i> Crowson	Australia	<i>Agathis</i> spp. ?	Araucariaceae	Kuschel & May 1990
<i>Palophagoides vargasorum</i> Kuschel	Chile and Argentina	<i>Araucaria araucana</i> (Molina) K. Koch	Araucariaceae	Kuschel & May 1996a
<i>Palophagus bunyae</i> Kuschel	Australia	<i>Araucaria bidwillii</i> Hook	Araucariaceae	Kuschel & May 1996a
<i>P. australiensis</i> Kuschel	Australia	<i>Araucaria cunninghamii</i> Aiton ex D. Don	Araucariaceae	Kuschel & May 1996a
Zeugophorinae				
<i>Zeugophora</i> spp.			Asteraceae, Betulaceae, Caprifoliaceae, Celastraceae, Euphorbiaceae, Juglandaceae, Salicaceae, Santalaceae Sapindaceae, Symplocaceae and Valerianaceae	Lee 1998 Santiago-Blay <i>et al.</i> 2004 Jolivet 1988 Jolivet & Verma 2002 Reid 1989 Sekeka y Vives 2013
<i>Z. flavicollis</i> (Marshall)	Europe and Asia	<i>Populus deltoides</i> Marshall, <i>P. nigra</i> L., <i>P. Populus</i> L., <i>P.</i> <i>virginiana</i> L., <i>P. laurifolia</i> Ledeb, <i>P. tremula</i> L, <i>Salix</i> spp	Salicaceae	Lee 1998 Santiago-Blay <i>et al.</i> 2004 Bukejs 2009
<i>Z. subspinoso</i> Fabricius	Europe and Asia	<i>Corylus avellana</i> L., <i>Populus</i> <i>alba</i> L., <i>P. nigra</i> L., <i>P.</i> <i>tremula</i> L., <i>P. trichocarpa</i> Torr y Gray, <i>Salix</i> sp.	Betulaceae and Salicaceae	Lee 1998 Santiago-Blay <i>et al.</i> 2004 Bukejs 2009
<i>Z. scutellaris</i> Suffrian	Europe, Asia and North américa	<i>Populus acuminata</i> Rydberg, <i>P. alba</i> L., <i>P. deltoides</i> Marshall, <i>P. grandidentata</i> Michaux, <i>P. nigra</i> L., <i>P.</i> <i>tremula</i> L., <i>Salix</i> sp.	Salicaceae	Lee 1998 Santiago-Blay <i>et al.</i> 2004 Bukejs 2009
<i>Z. annulata</i> Baly	Asia	<i>Euonymus sieboldianus</i> Blume, <i>Celsdtrus orbiculatus</i> Thunbberg, <i>Euonymus alatus</i> (Thunbberg) Sieb., <i>Euonymus sachalinensis</i> (Fr. Schm) Max., <i>Phellodendron</i> <i>amurense</i> Rupr.	Celastraceae and Rutaceae,	Lee 1990 An & Kwon 2002

<i>Z. abnormis</i> LeConte		<i>Salix</i> sp.	Salicaceae	Lee 1990
<i>Z. turneri</i> Power	Europe and Asia	<i>Populus</i> sp.	Salicaceae	Alekseeva & Bukejs 2014 Bukejs 2009
<i>Z. bicolor</i> Kraatz	Asia	<i>Euonymus sieboldianus</i> Blume, <i>Euonymus sachalinensis</i> (Fr. Schm) Max.		An & Kwon 2002
<i>Z. enduwakombukoensis</i> <i>Sekerka</i>	Papua New Guinea		Asteraceae	Sekerka 2007

Table 2. Checklist of the Megalopodidae

Family Megalopodidae	
Latreille, 1802	
Subfamily Megalopodinae	
Latreille, 1802	
Agathomerus Lacordaire, 1845:673	
Type species: <i>Agathomerus pulcher</i> Lacordaire, 1845, designated by Jacoby & Clavareu 1905.	
(Agathomeroides) Monrós, 1947:185	
Type species: <i>Megalopus flavomaculatus</i> , Klug, 1824, by original designation.	
flavomaculatus (Klug, 1824: 57)	Argentina: Misiones, San Ignacio, Bonpland,
<i>Megalopus flavomaculatus</i> , Klug, 1824: 57	Departamento Concepción: Sta. María. Brazil: Rio de Janeiro, San paulo, Paraná. Paraguay: Puerto Cantera, Sierra de Ambay, Cerro Mirón
(Agathomerus) Lacordaire, 1845:673	
Type species: <i>Agathomerus pulcher</i> Lacordaire, 1845, designated by Jacoby & Clavareu 1905.	
affinis Jacoby, 1880: 25	Mexico
atripennis Jacoby, 1880: 25	Mexico
atripes Pic, 1947: 13	
azureipennis Lacordaire, 1845: 680	French Guiana: Cayenne
basalis Pic, 1916: 20	Brazil
batesi Baly, 1859: 199	Brazil: Ega
bichito Monrós, 1945: 144	Argentina: Salta (Oran: Urundel)
bifasciatus (Klug, 1824: 53)	Brazil: Brazilia
<i>Megalopus bifasciatus</i> Klug, 1824: 53	
bivittatus Lacordaire, 1845: 692	Brazil
coeruleus Bates, 1866: 81	Brazil: Tapajós
cyaneus Clark, 1845: 84	Brazil: Rio grande
cyanopterus Lacordaire, 1845: 677	Brazil
discoideus (Klug, 1824: 49)	Argentina. Brazil: Rio de Janeiro, Brazilia
<i>Megalopus discoideus</i> Klug, 1824: 49	
<i>Megalopus cinctus</i> Serville, 1825:319	
dubiosus Jacoby, 1876: 808	Mexico
egregius (Germar, 1823: 525)	Brazil
<i>Megalopus egregius</i> Germar, 1824: 525	
ephippium Lacordaire, 1845: 693	Brazil
fasciatus (Dalman, 1823: 72)	Brazil
<i>Megalopus fasciatus</i> Dalman, 1823: 72	
freudi Guerin-Meneville, 1852: 437	Mexico
hahneli Pic, 1955: 234	"Amazonas"
inapicalis Pic, 1955: 15	
incomparabilis Clark, 1866: 81	Brazil: Espírito Santo
interrupta Pic, 1947: 13	Brazil
lautus Bates, 1866: 83	Brazil: Para
lemoulti Pic, 1916: 19	Guayana
lineatus Guerin-Meneville, 1852: 439	Mexico
luteoreductus Pic, 1955: 15	

Monrósi Pic, 1947: 15	
nicki Guérin, 1948: 70	Brazil: Sao Paulo, Taipas
nigricollis Clark, 1866: 82	Brazil
nobilis (Klug, 1834: 210)	Brazil
<i>Megalopus nobilis</i> Klug, 1834: 210	
notaticollis Clark, 1866: 82	Brazil: Bahía
obliterata Pic, 1947: 13	Brazil
pauper Bates, 1866: 80	Brazil: San Paulo
pictus Lacordaeri, 1845: 691	Brazil
postmaculatus Pic, 1955: 15	
pulcher Lacordaeri, 1845: 675	Mexico
rubrinotatus Clark, 1866: 83	Mexico
rufus (Klug, 1834: 213)	Mexico
<i>Megalopus rufus</i> Klug, 1834: 153	
sallei Baly, 1859: 153	Mexico
sexmaculatus (Kirby, 1818: 444)	Brazil
<i>Megalopus sexmaculatus</i> Kirby, 1818: 444	
<i>Megalopus maculatus</i> Klug, 1834: 210	
signatus (Klug, 1824: 54)	Brazil
<i>Megalopus signatus</i> Klug, 1824: 54	
<i>Megalopus lineatus</i> Serville, 1825: 320	
<i>Megalopus henningi</i> Mannerh, 1826: 302	
simplicipennis Jacoby, 1880: 590	Ecuador
succinctus Klug, 1834: 212	Brazil
<i>Megalopus succinctus</i> Klug, 1834: 212	
superbus Pic, 1916: 20	Peru
<i>Megalopus injunctus</i> Pic, 1938: 16	
testaceus (Klug, 1824: 56)	Brazil
<i>Megalopus testaceus</i> Klug, 1824:56	
viduus Clark, 1866: 84	Brazil: Rio de Janeiro
zikani Guérin, 1951: 576	Brazil: Sao Paulo

(Euagathomerus) Monrós, 1947: 190

Type species: *Megalopus sellatus* Germar, 1824, by original designation.

elegans (Klug, 1834: 210)	Brazil
<i>Megalopus elegans</i> Klug, 1834: 210	
marginatus (Klug, 1824: 51)	Argentina. Brazil. Paraguay
<i>Megalopus marginatus</i> Klug, 1824: 51	
sellatus (Germar, 1824: 524)	Argentina. Brazil
<i>Megalopus sellatus</i> Germar, 1824: 524	
<i>Megalopus limbatus</i> Mannerheim, 1826:303	

(Longathomerus) Pic, 1947:15

Type species: *Megalopus humeralis* Serville, 1825, by monotypy.

humeralis Serville, 1825: 320	Brazil
<i>Megalopus humeralis</i> Serville, 1825: 320	
<i>Megalopus axillaris</i> Klug 1834:212	

(Mesagathomerus) Monrós,1947:182

Type species: *Agathomerus quadrimaculatus* Guérin, 1945, by monotypy.

quadrimaculatus (Guérin, 1945: 259) Argentina. Brazil. Paraguay
Agathomerus quadrimaculatus Guérin, 1945: 259
Agathomerus varians Monrós, 1945: 146
Agathomerus quadrimaculatus Monrós, 1945: 155

(Trichagathomerus) Monrós, 1947: 196
 Type species: *Megalopus subfasciatus* Germar, 1823, by monotypy.

subfasciatus (Germar, 1823: 525) Argentina. Brazil. Paraguay
Megalopus subfasciatus Germar, 1823: 525

Antonaria Jacoby & Clavareau, 1905: 8
 Type species: *Poecilomorpha murina* Westwood, 1864, by original designation.

albonotata Pic, 1912: 11 Sierra Leone
burgeoni Pic, 1951: 29 Democratic Republic of the Congo
dentata Erber & Medvedev, 2002: 105 Equatorial Guinea
favareli Pic, 1946:
femorata Clavareau, 1905: 111 Democratic Republic of the Congo
fulvicornis (Jacoby, 1901: 213) "East Africa"
Poecilomorpha fulvicornis Jacoby, 1901: 213
ghesquierei Pic, 1951: 39 Democratic Republic of the Congo
hirsuta (Jacoby, 1898: 216) Zimbabwe: Mashonaland (Umfuli river)
Poecilomorpha hirsuta Jacoby, 1898: 216
humeralis Weise, 1912: 79 Tanzania: Kigonsera
leroyi Pic, 1951: 40 Democratic Republic of the Congo: Ituri
modesta (Jacoby, 1894: 185) Gabon
Poecilomorpha modesta Jacoby, 1894: 185
murina (Westwood, 1864: 274) Nigeria: Old Calabar
Poecilomorpha murina Westwood, 1864: 274
pallidipennis Pic, 1951: 40 Democratic Republic of the Congo: Kivu
quadrinotata Pic, 1951: 39 Democratic Republic of the Congo
suturella Weise, 1915: 157 Democratic Republic of the Congo
testaceipes Pic, 1930: 1 Democratic Republic of the Congo
tibialis Erber & Medvedev, 2002: 107 Equatorial Guinea
varicolor (Jacoby, 1894: 185) Gabon
Poecilomorpha varicolor Jacoby, 1894: 185

Ateledera Lacordaeri, 1845: 607
 Type species: *Ateledera cygnoides* Lacordaeri, 1845, by monotypy.

cygnoides Lacordaeri, 1845: 608 Brazil

Bartocaria Jacoby & Clavareau, 1905: 13
 Type species: *Megalopus coerulea* Jacoby, 1903, by monotypy.

cyaneus (Clark, 1866: 84) Brazil. Guyana
Agathomerus cyaneus Clark, 1866: 84
Megalopus coerulea Jacoby, 1903: 170

Bothromegalopus Monrós, 1947:204

Type species: *Megalopus pilipes* Lacordaire, 1845, by original designation.

<i>gibbosus</i> (Pic, 1916: 20) <i>Megalopus gibbosus</i> Pic, 1916: 20	Brazil
<i>pilipes</i> (Lacordaire, 1845: 698) <i>Megalopus pilipes</i> Lacordaire, 1845: 698	Argentina. Brazil. Paraguay

Bryantonaria Pic, 1951:30

Type species: *Poecilomorpha crampeli* Pic, 1913, by monotypy.

<i>crampeli</i> (Pic, 1913: 192) <i>Poecilomorpha crampeli</i> Pic, 1913: 192 <i>Antonari nigropunctata</i> Bryant, 1930: 639	Gabon. Democratic Republic of the Congo
--	---

Falsocolobaspis Pic, 1942:15

Type species: *Falsocolobaspis pilosus* Pic, 1942, by monotypy.

<i>elongatus</i> Pic, 1951: 37	Democratic Republic of the Congo: Bambesa, Barumbu
<i>maximus</i> Pic, 1951: 36	Democratic Republic of the Congo: Lulua
<i>pilosus</i> Pic, 1942: 15	Democratic Republic of the Congo

Falsotemnaspis Pic, 1951:31

Falsotemnaspis nigripennis Pic, 1951, by original designation..

<i>atrofasciatus</i> Pic, 1951: 41	Democratic Republic of the Congo
<i>benoiti</i> Pic, 1953: 12	
<i>lacordairei</i> (Westwood, 1864: 273) nov. comb. <i>Poecilomorpha lacordairei</i> Westwod, 1864 <i>Falsotemnaspis luteimembris</i> Pic, 1951: 41 nov. syn. <i>Colobaspis lacordairei</i> (Westwod, 1864: 273)	Democratic Republic of the Congo. Nigeria: Old Calabar
<i>nigripennis</i> Pic, 1951: 40	Democratic Republic of the Congo

Homalopterus Perty, 1832:88

Type species: *Homalopterus tristis* Perty, 1832, by monotypy.

<i>heteroproctus</i> Lacordaire, 1845: 672	Brazil
<i>tristis</i> Perty, 1832: 89 <i>Megalopus tristis</i> (Perty, 1832: 89)	Argentina. Brazil

Kuilua Jacoby, 1894: 511

Type species: *Kuilua africana* Jacoby, 1894, by monotypy.

<i>africana</i> Jacoby, 1894: 511 <i>Euplacocerus apicalis</i> Kuntzen, 1925: 77	Republic of the Congo: Kuilum
<i>apicicornis</i> Pic, 1930: 1	Gabon
<i>brevior</i> Pic, 1917: 8	Republic of the Congo: Sangha
<i>ertli</i> Weise, 1919: 177	Angola
<i>loveni</i> Weise, 1926: 15	Kenya: Nairobi

reducta Pic, 1949: 7

Democratic Republic of the Congo

Leucastea Stål, 1855: 344

Type species: *Leucastea dohrni* Stål, 1855, designated by Jacoby & Clavareu 1905.

alluaudi Pic, 1944: 81

Tanzania: Kilimandjaro

antennata Weise, 1909: 162

Tanzania: Kilimandjaro

antica Westwood, 1864: 279

South Africa: Natal

atrimembris Pic, 1933: 81

Eritrea

atripenniss Westwood, 1864: 278

Nigeria: Old Calabar

biformis Weise, 1919: 179

Tanzania: Tosamaganga, Bihawana

bimaculata Jacoby, 1900: 207

South Africa: Natal (Malvern). Zimbabwe:

Mashonaland (Salisbury)

concolor Westwood, 1864: 278

South Africa: Natal

dahomeyensis Jacoby, 1901: 215

Benin: Porto Novo

dimidiata Westwood, 1864: 279

South Africa: Natal

dohrni Stål, 1855: 345

South Africa: Natal

donckieri Pic, 1913: 15

Costas africanas orientales "Zanguebar"

ephippiata Westwood, 1864: 280

Equatorial Guinea

fairmairei (Stål, 1855: 343)

South Africa: Natal

Poecilomorpha fairmairei Stål, 1855: 343

femoralis Weise, 1919: 180

Angola: Bailundo

fenestrata Weise, 1919: 179

Angola: Bailundo

fulvipennis (Baly, 1855: 209)

South Africa: Natal

Poecilomorpha fulvipennis Baly, 1859: 209

letestui Pic, 1944: 15

Gabon

lugens Stål, 1855: 344

South Africa: Natal

maculatipes Pic, 1913: 15

Kenya

nana Stål, 1855: 345

South Africa: Natal

nigroapicalis Pic, 1940: 152

Republica democrática del congo

occipitalis Weise, 1902: 122

Tanzania: Mrogoro

plagiata (Klug, 1834: 216)

South Africa: Cape of Good Hope

Megalopus plagiata Klug 1834: 216

Poecilomorpha plagiata (Klug, 1834: 216)

rubidipennis Westwood, 1864: 277

South Africa: Natal

senegalensis (Lacordaeri, 1845: 724)

Senegal. Sierra Leone

Poecilomorpha senegalensis Lacordaeri, 1845: 724

Poecilomorpha lutcipennis Westwood, 1864: 273

sjöstedtii Weise, 1909: 161

Tanzania: Kilimandjaro

stibapicalis Pic, 1944: 15

Benin

westermanni Westwood, 1864: 279

Equatorial Guinea

Macroantonaria Pic, 1951:27

Type species: *Macroantonaria robustipes* Pic, 1951, by monotypy.

robustipes Pic, 1951: 37

Democratic Republic of the Congo: Katanga

Macrolopha Weise, 1902:119

Type species: *Macrolopha rustica* Weise, 1902, present designation.

(Incisolopha) Pic, 1951:32

Type species: *Macrolopha (Incisolopha) transversicollis* Pic, 1951, by monotypy.

transversicollis Pic, 1951: 42

Democratic Republic of the Congo: Lulua

(Macrolopha) Weise, 1902:119

Type species: *Macrolopha rustica* Weise, 1902: 120, present designation.

apicata Fairmaire, 1887: 348

Poecilomorpha apicata Fairmaire, 1887: 348

Colobaspis apicata (Fairmaire, 1887: 348)

Poecilomorpha adusta Quedenfeld, 1891:171

aeneipennis (Weise, 1915: 159) *nov. comb.*

Colobaspis aeneipennis Weise, 1915: 159

atricornis Pic, 1951: 43

bicolor (Jacoby, 1901: 214) *nov. comb.*

Poecilomorpha bicolor jacoby, 1901: 214

Colobaspis bicolor (Jacoby, 1901: 21)

bicoloripennis Pic, 1951: 43

biflavomaculata Pic, 1953: 12

brunneonotata Pic, 1951: 42

carinata (Bryant, 1930: 627) *nov. comb.*

Colobaspis carinata Bryant, 1930: 627

centromaculata (Jacoby, 1894: 510) *nov. comb.*

Poecilomorpha centromaculatus Jacoby, 1894: 510

Colobaspisa centromaculatus (Jacoby, 1894: 510)

costatipennis (Pic, 1937: 108) *nov. comb.*

Colobaspis costatipennis Pic, 1937: 108

cribricollis Pic, 1951: 41

dentipes Weise, 1902: 121

Colobaspis dentipes (Weise, 1902: 121)

dollmani (Bryant, 1930: 630) *nov. comb.*

Colobaspis dollmani Bryant, 1930: 630

flavofasciata (Pic, 1945: 13)

Poecilomorpha flavofasciata Pic, 1945: 13

hargreavesi (Bryant, 1930: 628) *nov. comb.*

Colobaspis hargreavesi Bryant, 1930: 628

insignata Pic, 1951: 43

interrupta (Pic, 1947:31)

Colobaspis interrupta Pic, 1947:31

Jacobyi Weise, 1902: 120

Colobaspis jacobyi (Weise, 1902: 120)

luteofasciata Pic, 1951: 33

Macrolopha overlaeti Pic, 1952:26

mashuana (Jacoby, 1895: 164) *nov. comb.*

Poecilomorpha mashuana Jacoby, 1895: 164

Colobaspis mashuana (Jacoby, 1895: 164)

major Pic, 1955: 15

minuta Pic, 1951: 32

murrayi (Baly, 1859: 208) *nov. comb.*

Poecilomorpha murrayi Baly, 1859: 208

Colobaspis murrayi (Baly, 1859: 208)

neavei (Bryant, 1930: 629) *nov. comb.*

Colobaspis neavei Bryant, 1930: 629

Somalia

Democratic Republic of the Congo

Democratic Republic of the Congo: Lulua
Niger: Benue

Democratic Republic of the Congo

Republic of the Congo. Cameroon
Zimbabwe

Republic of the Congo: Kuilum

Angola

Democratic Republic of the Congo
Ghana: Ashanti

Zimbabwe

“East Africa”

Kenya

Democratic Republic of the Congo
Democratic Republic of the Congo

Tanzania: Usambara occid, Kwai

Democratic Republic of the Congo

Zimbabwe: Mashonaland (Salisbury)

Sierra Leone

Democratic Republic of the Congo
Nigeria: Old Calabar

Uganda

notaticollis (Pic, 1952: 25) <i>nov. comb.</i> <i>Colobaspis notaticollis</i> Pic, 1952: 25	Democratic Republic of the Congo
nyassae (Bryant, 1930: 625) <i>nov. comb.</i> <i>Colobaspis nyassae</i> Bryant, 1930: 625	Malawi
parvula (Westwood, 1864: 274) <i>nov. comb.</i> <i>Poecilomorpha parvula</i> Westwood, 1864: 274 <i>Colobaspis parvula</i> Westwood, 1864: 274	Nigeria: Old Calabar
quadrifasciata Gahan, 1909: 216	Uganda: Ruwenzori
rustica Weise, 1902: 120 <i>Colobaspis rustica</i> (Weise, 1902: 120)	Cameroon: Kraatz
subfasciata Pic, 1951: 44	Democratic Republic of the Congo
suturalis (Clavareau, 1909: 377) <i>nov. comb.</i> <i>Colobaspis suturalis</i> Clavareau, 1909: 377	Mozambique
theresae (Pic, 1947: 15) <i>nov. comb.</i> <i>Colobaspis theresae</i> Pic, 1947: 15	Republic of the Congo
tricoloripes (Pic, 1927: 22) <i>nov. comb.</i> <i>Colobaspis tricoloripes</i> Pic, 1927: 22	Vietnam
variabilis (Westwood, 1864: 275) <i>nov. comb.</i> <i>Poecilomorpha variabilis</i> Westwood, 1864: 275 <i>Colobaspis variabilis</i> (Westwood, 1864: 275)	Nigeria: Old Calabar

Mastostethus Lacordaire, 1845:614

Type species: *Megalopus balteatus* Klug, 1834 (= *Megalopus nigrocinctus* Chevrolat, 1834), designated by Jacoby & Clavareu 1905.

abbreviatus (Klug, 1834: 218) <i>Megalopus abbreviatus</i> Klug, 1834:218	Brazil
abdominalis (Klug, 1824: 78) <i>Megalopus abdominalis</i> Klug, 1824: 78	Brazil
albomaculatus Pic, 1917: 78	French Guiana
alternans (Klug, 1834: 217) <i>Megalopus alternans</i> Klug, 1834: 217	Brazil
angustalisi Pic, 1916: 20	Brazil
angustovittatus Jacoby, 1892: 343 <i>Mastostethus modestus</i> Jacoby, 1888: 61 (<i>non</i> Jacoby, 1880) <i>Mastostethus mexicanus</i> Clavareau, 1905: 5	Mexico: Estado de México, Guerrero
argentinensis Jacoby, 1904: 65	Argentina: Tucuman
atrofasciatus (Blanchard, 1843: 210) <i>Megalopus atrofasciatus</i> Blanchard, 1843: 210	Bolivia
aulicus Lacordaire, 1845: 640	Brazil
aurantiacus (Blanchard, 1843: 210) <i>Megalopus aurantiacus</i> Blanchard, 1843: 210	Bolivia
balyi Jacoby, 1904: 127	Brazil
basalis Baly, 1879: 127	Brazil: Minaes Geraes
batesi Baly, 1859: 201	Brazil. Peru
bicolor (Klug, 1824: 76) <i>Megalopus bicolor</i> Klug, 1824: 76 <i>Megalopus frontalis</i> Serville, 1825: 320	Brazil
binotatus (Klug, 1824: 74) <i>Megalopus binotatus</i> Klug, 1824: 74	Brazil
bipunctatus Klug, 1824: 78	Brazil

<i>bivittatus</i> Pic, 1919: 19	Brazil
<i>bizonatus</i> Clark, 1865: 77	Brazil
<i>bolivianus</i> Jacoby, 1904: 67	Bolivia
<i>braziliensis</i> Papp, 1949:	Brazil
<i>buckleyi</i> Baly, 1879: 124	Ecuador
<i>cardinalis</i> (Klug, 1834: 219)	Brazil: Rio de Janeiro
<i>Megalopus cardinalis</i> Klug, 1834	
<i>chontalensis</i> Jacoby, 1880: 166	Nicaragua: Chontales. Panama
<i>cordovens</i> Jacoby, 1888: 58	Mexico: Puebla, Veracruz
<i>costaricensis</i> Guérin, 1948: 69	Costa Rica
<i>curvatus</i> (Fabricius, 1801: 29)	French Guiana: Cayenne
<i>Clythra curvatus</i> Fabricius, 1801: 29	
<i>Megalopus curvatus</i> (Fabricius, 1801: 29)	
<i>curvipes</i> (Fabricius, 1801: 29)	“Sudamerica”
<i>Clythra curvipes</i> Fabricius, 1801: 29	
<i>Megalopus curvipes</i> (Fabricius, 1801: 29)	
<i>cyclostigma</i> Bates, 1866: 79	Brazil: Ega
<i>decoratus</i> Guérin, 1944: 547	Brazil
<i>dentatus</i> (Klug, 1824: 73)	Brazil
<i>Megalopus dentatus</i> Klug, 1824:73	
<i>Megalopus exclamationis</i> Serville, 1825:320	
<i>depressus</i> (Klug, 1824: 71)	Brazil
<i>Megalopus depressus</i> Klug, 1824: 71	
<i>diadema</i> Klug 1834: 219	Argentina. Brazil
<i>dimidiatus</i> (Klug, 1824: 77)	Brazil: Bahia
<i>Megalopus dimidiatus</i> Klug: 1824: 77	
<i>discoidalis</i> Pic, 1917: 7	Brazil
<i>disjunctus</i> Pic, 1916:20	Guayana. French Guiana
<i>distinctus</i> Lacordaeri, 1845: 632	Guayana. French Guiana
<i>donckieri</i> Pic, 1916: 186	Peru
<i>duplocinctus</i> Clark, 1866: 71	Mexico: Veracruz
<i>elongatus</i> Guérin, 1944: 548	Brazil
<i>ephippiger</i> (Mannerheim, 1826: 301)	Brazil. Guayana
<i>Megalopus ephippiger</i> Mannerheim, 1826: 301	
<i>erichsoni</i> Jacoby, 1904: 64	Peru
<i>erythrosoma</i> (Blanchard, 1843: 210)	Bolivia
<i>Megalopus erythrosoma</i> Blanchard, 1843: 210	
<i>Megalopus trifasciatus</i> Guérin, 1844: 256	
<i>fecialis</i> Bates, 1866: 78	Brazil
<i>femoralis</i> Pic, 1948: 14	Brazil
<i>femoratus</i> Jacoby, 1888: 60	Guatemala
<i>ferrugineus</i> (Olivier, 1791: 198)	French Guiana
<i>Bruchus ferrugineus</i> Olivier, 1791: 198	
<i>Megalopus dorsalis</i> Olivier, 1808: 920	
<i>flavovittatus</i> Jacoby, 1903: 169	Peru: Marcapata
<i>flavus</i> Pic, 1946: 151	
<i>fraternus</i> Baly, 1876: 128	Brazil. Nicaragua
<i>frontalinotatus</i> Clark, 1866: 76	French Guiana: Cayenne
<i>frontalis</i> (Klug, 1824: 75)	Brazil: Cameta
<i>Megalopus frontalis</i> Klug, 1824:70	
<i>funereus</i> Jacoby, 1904: 63	Peru
<i>germari</i> Lacordaeri, 1845: 652	Brazil

- gounellei*** Pic, 1916: 186
- gozoi*** Rodríguez-Mirón, 2017: 10
- gracilentus*** Jacoby, 1888: 59
- gracilis*** Rodríguez-Mirón, 2017: 11
- haematomelas*** Lacordaeri, 1845: 646
- hieroglyphicus*** (Klug, 1834: 222)
Megalopus hieroglyphicus Klug, 1834
- histrion*** Lacordaeri, 1845: 661
- humeralis*** Pic, 1916: 19
- humeronotatus*** Jacoby, 1888: 62
- imitans*** Jacoby, 1888: 62
- inornatus*** Bates, 1866: 73
- jabaquarensis*** Guérin, 1944: 546
- jacobyi*** Clavareau, 1905: 4
Mastostethus femoratus Jacoby, 1904: 64 (*non* Jacoby, 1888)
- Jansoni*** Baly, 1876: 126
- javeti*** Baly, 1859: 203
- jekeli*** Baly, 1859: 202
- lacordairei*** Jacoby, 1904: 65
- lateritius*** (Klug, 1834: 220)
Megalopus lateritius Klug, 1834: 220
- lavatus*** Baly, 1861: 281
- lineatus*** Pic, 1916: 20
- maculicollis*** Lacordaeri, 1845: 637
- martinezi*** Monrós, 1947: 178
- melanopterus*** Guérin, 1944: 545
- minutus*** Monrós, 1947: 172
- modestus*** Jacoby, 1880: 589
- monostigma*** Bates, 1866: 73
- multinotatus*** Pic, 1917: 8
- multipunctatus*** Lacordaeri, 1845: 644
- nigricollis*** Jacoby, 1904: 66
- nigrifrons*** Lacordaeri, 1845: 655
- nigripennis*** Lacordaeri, 1845: 621
- nigrocinctus*** (Chevrolat, 1834: 22)
Megalopus nigrocinctus Chevrolat, 1834: 22
Megalopus balteatus Klug, 1834: 219
Mastostethus balteatus (Klug, 1834: 219)
Mastostethus cingulatus Lacordaire, 1845: 618
Mastostethus bilobus Lacordaire, 1845: 619
Mastostethus leprieuri Lacordaire, 1845: 620,
- nigrofasciatus*** Jacoby, 1890: 24
- nigroscutus*** Pic, 1916: 20
- nigrovarius*** Jacoby, 1904: 63
- notaticollis*** Clark, 1866: 75
- novemmaculatus*** (Klug, 1834: 211)
Megalopus novemmaculatus Klug, 1834: 211
Mastostethus sexnotatus Clark, 1866: 80
- obliquus*** (Fabricius, 1801: 29)
Clythra obliquus Fabricius, 1801: 29
- Brazil
Mexico: Oaxaca
Panama
Mexico: Veracruz
Brazil: Rio de Janeiro
Mexico: Ciudad de México, Estado de México, Guanajuato, Michoacan, Oaxaca, Puebla, Veracruz
French Guiana: Cayenne
Brazil
Panama
Panama
Brazil: Obidos
Brazil
Brazil: Bahia
- Brazil
Brazil: Ega
Brazil: Ega
Peru
Brazil
- Mexico: Oaxaca
French Guiana
French Guiana
Argentina
Peru
Argentina
Ecuador
Brazil: Tapajos
"Sudamerica"
Brazil
Brazil: Goyaz
French Guiana
French Guiana
Belize. Colombia: Bogotá, Cundinamarca. Costa Rica: Alajuela, Guanacaste, Heredia, Limón, San José. Guatemala: Guatemala, Verapaz. French Guiana: Cayenne. Honduras: Comayagua, Francisco Morazán. Mexico: Chiapas, Ciudad de México, Colima, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Jalisco, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Sinaloa, Tabasco. Nicaragua: Chiriquí, Matagalpa. Panama
Guatemala
Brazil
Brazil: Goyaz
Brazil: Espírito Santo
Costa Rica: Guanacaste. Mexico: Chiapas, Guerrero, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Veracruz
- French Guiana

<i>Megalopus obliquus</i> (Fabricius, 1801: 29)	
octomaculatus Jacoby, 1888: 63	Panama
pallidofasciatus Pic, 1917: 9	Peru
panamensis Jacoby, 1888: 61	Panama
pantherinus Lacordaeri, 1845: 649	Argentina. Brazil. Paraguay
pascoei Baly, 1859: 202	Brazil: Ega
perroudi Pic, 1946: 150	Mexico
peruensis Jacoby, 1903: 169	Peru
phaleratus (Klug, 1834: 221)	Costa Rica: Heredia, San José. Guatemala: Baja
<i>Megalopus phalerathus</i> Klug, 1834: 221	Verapaz. Mexico: Michoacán, Oaxaca, Veracruz
<i>Mastostethus dohrni</i> Baly, 1862: 281	
philemon Baly, 1863: 616	Brazil
picticollis Baly, 1876: 123	Colombia
pictus Baly, 1876: 125	Colombia
placidus Baly, 1876: 127	Mexico
plato Bates, 1866: 72	Brazil: Ega
pullatus Bates, 1866: 76	Brazil: San Paulo
punctiger Kirsch, 1875: 297	Peru
quadrilineatus Guerin-Meneville, 1852: 436	Mexico
quadrinotatus Erichson, 1847: 150	Brazil. Peru
quadriplagiatus Jacoby, 1904: 67	Brazil
quadripunctatus (Klug, 1834: 220)	Brazil: Cassapava
<i>Megalopus quadripunctatus</i> Klug, 1834: 220	
quinquemaculatus Lacordaeri, 1845: 628	French Guiana
robustus Clark, 1866: 74	Brazil
rogersi Jacoby, 1880: 166	Costa Rica. Mexico
rubricollis (Chevrolat, 1834: 84)	Guatemala: Jalapa. Mexico: Chiapas, Oaxaca,
<i>Megalopus rubricollis</i> Chevrolat, 1834: 84	Puebla, San Luis Potosí, Veracruz.
<i>Mastostethus sexplagiatus</i> Lacordaeri, 1845: 658	
fuficauda (Forsberg, 1821: 274)	South America
rufipennis (Mannerheim, 1826: 302)	Argentina. Brazil. Paraguay
<i>Megalopus rufipennis</i> Mannerheim, 1826: 302	
salvini Jacoby, 1878: 983	Costa Rica: Alajuela, Guanacaste, San José. Mexico:
	Veracruz. Panama: Buganda.
sanguineus Lacordaeri, 1845: 636	Brazil
sejunctus Bates, 1866: 79	Brazil: San Paulo
sexguttatus Lacordaeri, 1845: 651	French Guiana
sexpunctatus (Klug, 1834: 221)	Brazil
<i>Megalopus sexpunctatus</i> Klug, 1834: 221	
sigma Bates, 1866: 78	Brazil: Tapajos
signatipennis Pic, 1917: 8	Brazil
sobrinus Lacordaeri, 1845: 641	Brazil
speciosus Baly, 1876: 124	Ecuador
stalii Baly, 1861: 282	Hondura. Mexico: Veracruz
stramineus Baly, 1866: 73	Brazil: Rio de Janeiro
suavis Bates, 1866: 76	Brazil: Ega. Ecuador
tarsatus Lacordaeri, 1845: 637	French Guiana
terminalis Blanchard, 1843: 210	Bolivia
thoracicus Baly, 1859: 200	Brazil: Ega. Ecuador
tibialis (Fabricius, 1801: 29)	French Guiana
<i>Clythra tibialis</i> Fabricius, 1801: 29	
<i>Megalopus tibialis</i> (Fabricius, 1801: 29)	

<i>Megalopus unifasciatus</i> Gory, 1844	
transversalis Lacordaeri, 1845: 629	Guayana. French Guiana: Cayenne
triangulifer Pic, 1916: 20	Panama
tricinctus Lacordaeri, 1845: 626	Colombia. Guatemala: Jalapa. Mexico. Panama
tricolor Kirsch, 1865: 94	Colombia: Bogotá. Peru
trigeminus Lacordaeri, 1845: 657	Bolivia
unifasciatus Pic, 1916: 20	Argentina
uniplagiatus Lucas, 1857: 194	Brazil
variegatus (Klug, 1824: 69)	Brazil: Rio de Janeiro
<i>Megalopus variegatus</i> Klug, 1824: 69	
<i>Megalopus histrio</i> Mannerh, 1826:301	
verticalis (Klug, 1834: 221)	Brazil
<i>Megalopus verticalis</i> Klug, 1834: 221	
vexillarius Bates, 1866: 72	Brazil
vicinus Lacordaeri, 1845: 660	Guatemala: Baja VeraPaz. Mexico: Veracruz
<i>Mastostethus versicolor</i> Lacordaeri, 1845: 662	
<i>Mastostethus championi</i> Jacoby, 1880: 21	
vittatus (Klug, 1824: 70)	Brazil: Rio de Janeiro
<i>Megalopus vittus</i> Klug, 1824: 70	
zonatus (Klug, 1834: 219)	Brazil
<i>Megalopus zonatus</i> Klug, 1834: 219	

Megalopus Fabricius, 1801:367

Type species: *Megalopus ruficornis* Fabricius, 1801, designated by Jacoby & Clavareu 1905.

(Falsomegalopus) Pic, 1916:4

Type species: *Megalopus (Falsomegalopus) apicalis* Pic, 1916, present designation.

apicalis Pic, 1916: 4	Brazil
diformipes Pic, 1916: 19	Brazil
guyanensis Pic, 1916: 4	Guayana
incisus Pic, 1916: 19	Brazil
parallelus Lacordaeri, 1845: 714	Brazil. French Guiana: Cayenne

(Megalopus) Fabricius, 1801: 367

Type species: *Megalopus ruficornis* Fabricius, 1801, designated by Jacoby & Clavareu 1905.

analis Klug, 1824: 59	Brazil
<i>Megalopus spinosus</i> Serville, 1825: 320	
angustatus Lacordaeri, 1845: 712	French Guiana: Cayenne
annulipes Pic, 1916: 19	Venezuela: Caracas
basalis Jacoby, 1892: 343	Mexico
brasiliensis Jacoby, 1903: 183	Brazil: S. Catarina
brevipennis Jacoby, 1903: 183	Brazil: Goyaz
calcaratus Lacordaeri, 1845: 708	French Guiana: Cayenne
cruralis Klug, 1824: 64	Brazil
dentipes Bates, 1866: 86	Brazil
elongatus Baly, 1876: 128	Colombia: Bogota
femoratus Serville, 1825: 320	Brazil
flavofasciatus Clark, 1866: 87	Guayana
foveifrons Pic, 1948: 65	Argentina
hirtipes Klug, 1824: 65	Brazil: Para

<i>impictus</i> Bates, 1866: 86	Brazil: Tapajos
<i>inscriptus</i> Klug, 1824: 61	French Guiana. Mexico
<i>lituratus</i> Klug, 1834: 214	Brazil
<i>luteosignatus</i> Pic, 1940: 314	Brazil
<i>melipona</i> Clark, 1866: 84	Brazil: Rio de Janeiro
<i>nigricornis</i> Fabricius, 1801: 368	French Guiana: Cayenne
<i>nigrovittatus</i> Jacoby, 1873: 272	Bolivia: Santos Marcos
<i>poecilosomus</i> Lacordaei, 1845: 704	Brazil. Guayana
<i>ruficornis</i> Fabricius, 1801: 367	French Guiana
<i>seriatus</i> Lacordaei, 1845: 705	Brazil
<i>sexvittatus</i> Bates, 1866: 85	Brazil: Tapajós
<i>szantoi</i> Papp, 1951: 204	Colombia
<i>tabidus</i> Klug, 1834: 215	Brazil
<i>thoracicus</i> Jacoby, 1903: 182	Brazil: Goyaz
<i>tuberculatus</i> Klug, 1834: 213	Brazil: Cassapava
<i>unifasciatus</i> Pic, 1916: 19	Brazil
<i>violaceofasciatus</i> Jacoby, 1888: 64	Brazil. Panama
<i>vittaticollis</i> Baly, 1876: 129	Brazil: Nauta
<i>waterhousei</i> Baly, 1859: 203	Brazil: Ega, San Paulo

(Mucromegalopus) Pic, 1916:4

Type species: *Megalopus jacobyi* Bruch, 1908, designated by Monrós 1947.

<i>armatus</i> Lacordaei, 1845: 700	Colombia. Panama. Venezuela
<i>atripennis</i> Pic, 1916: 4	Peru
<i>boliviensis</i> Pic, 1954	Bolivia
<i>buckleyi</i> Jacoby, 1889: 203	Ecuador
<i>jacobyi</i> Bruch, 1908: 716	Argentina: JuJuy, Salta, Catamarca. Bolivia: Tarajira
<i>monstrosicornis</i> Pic, 1916: 5	Argentina
<i>schaeferi</i> Monrós, 1947: 211	Argentina: Catamarca, Tucumán
<i>vespa</i> Monrós, 1947: 208	Argentina: Salta, Tucuman

Mimocolobaspis Pic, 1951:31

Type species: *Mimocolobaspis delagoana* Pic, 1951, by monotypy.

<i>delagoana</i> Pic, 1951:31	Democratic Republic of the Congo
-------------------------------	----------------------------------

Nickimerus Guérin, 1948:71

Type species: *Nickimerus setosus* Guérin, 1948, by monotypy.

<i>setosus</i> Guérin, 1948: 71	Brazil: Sao Paulo (Sto. Amaro)
---------------------------------	--------------------------------

Piomelopus Jacoby & Clavareau, 1905:186

Type species: *Poecilomorpha flabellicornis* Jacoby, 1895, by monotypy.

<i>flabellicornis</i> (Jacoby, 1895: 186)	Madagascar
<i>Poecilomorpha flabellicornis</i> Jacoby, 1895: 186	

Plesioagathomerus Monrós, 1945:149

Type species: *Plesioagathomerus vittatus* Monrós, 1945, by original designation.

atrodiscalis Pic, 1947: 16 Argentina
bilineatus Pic, 1947: 16 Argentina
canus Monrós, 1945: 152 Argentina
vittatus Monrós, 1945: 150 Argentina
Agathomerus vittatus Guérin, 1945:258

Poecilomorpha Hope, 1840:178

Type species: *Poecilomorpha passerini* Hope, 1840, by original designation.

Clythraxeloma Kraatz, 1879: 143

Type species: *Clythraxeloma cyanipennis* Kraatz, 1879: 143, by monotypy.

abyssiniea Pic, 1951: 2 Ethiopia
apicalis Pic, 1951: 45 Democratic Republic of the Congo: Lulua
assamensis (Jacoby, 1908: 91) China: Hainan, Li Suofu, Yunnan
Temnaspis assamensis Jacoby, 1908: 91
atricolor Pic, 1951: 45 Democratic Republic of the Congo
atricornis Pic, 1951: 46 Democratic Republic of the Congo: Lulua
atripes Lacordaeri, 1845: 727 South Africa: Natal
aureovillosa Jacoby, 1894: 511 Republic of the Congo: Kuilum
bicoloripes Pic, 1951: 47 Democratic Republic of the Congo: Lulua
binotata Peringuey, 1892: 83 Namibia: Ovamdoland
bipartita Lacordaeri, 1845: 718 Indonesia: Java
calabarica Westwood, 1864: 274 Nigeria: Old Calabar
chariensis Pic, 1912: 20 "West Africa"
curta Pic, 1951: 47 Democratic Republic of the Congo
cyanipennis (Kraatz, 1879: 143) China: Heilongjiang, Liaoning, Manchuria, Inner
Clythraxeloma cyanipennis Kraatz, 1879: 143 Mongolia, Gansu, Shaanxi, Hebei, Jiangsu, Fujian,
Temnaspis cyanipennis (Kraatz, 1879: 143) Jiangxi, Beijing, Zhejiang. North Korea. South
 Korea. Russia: Siberia
 Mozambique: Bahía de Maputo
 China: Yunnan, Xishuangbanna. Laos. Thailand
delagoensis Pic, 1913: 16 Democratic Republic of the Congo: Lulua
discolineata (Pic, 1938: 356) Mozambique: Bahía de Maputo
Temnaspis discolineata Pic, 1938: 356 Zimbabwe
diversipes Pic, 1951: 45 China: Hubei, Yunnan, Sichuan, Guizhou. India.
divisa Jacoby, 1895: 163 Laos. Nepal
dollmani Bryant, 1931: 555
downesii (Baly, 1859: 205)
Colobaspis downesii Baly, 1859: 205
Temnaspis downesii (Baly, 1859: 205)
Temnaspis inilineata Pic, 1922: 7
Poecilomorpha penae Gressitt, 1942:285
fasciiceps Pic, 1951: 46 Democratic Republic of the Congo
freyi Pic, 1951: 2 Tanzania: Lindi
gerstaeckeri Westwood, 1864: 273 Indonesia: Java
immaculatipes Pic, 1951: 48 Tanzania: Lindi
impressipennis Pic, 1951: 45 Democratic Republic of the Congo
lacordairii Westwood, 1864: 273 Nigeria: Old Calabar
laosensis (Pic, 1922: 7) China: Yunnan (Xishuangbanna). Laos. Vietnam
Temnaspis laosensis Pic, 1922: 7
laticornis Pic, 1951: 46 Democratic Republic of the Congo
luteipennis Westwood, 1864: 273 Sierra Leone
maculata (Pic, 1926: 9) China: Guangxi. Vietnam
Temnaspis maculata Pic, 1926: 9

<i>maynei</i> Pic, 1951: 47	Democratic Republic of the Congo
<i>mouhoti</i> (Baly, 1864: 435)	Cambodia. China: Yunnan (Xishuangbanna). Laos.
<i>Temnaspis mouhoti</i> Baly, 1864: 435	Myanmar: Burma. Thailand
<i>Temnaspis oberthuri</i> Jacoby, 1895:253	
<i>Leucastea oberthuri</i> (Jacoby, 1895: 253)	
<i>nigroapicalis</i> Pic, 1951: 48	Democratic Republic of the Congo: Lulua
<i>nigrocyanea</i> Motschulsky, 1866: 406	Sri Lanka
<i>nigromaculata</i> Pic, 1951: 35	Democratic Republic of the Congo: Katanga
<i>overlaeti</i> Pic, 1951: 46	Democratic Republic of the Congo: Lulua
<i>passerini</i> Hope, 1840: 179	Sierra Leone
<i>preapicalis</i> Pic, 1955: 234	Togo
<i>pretiosa</i> (Reineck, 1923: 609)	China: Zhejiang, Hubei, Hunan, Jiangxi, Fujian,
<i>Poecilomorpha pretiosa</i> Reineck, 1923: 609	Taiwan, Guangdong, Hainan, Guangxi
<i>Poecilomorpha elegantula</i> Gressitt, 1942: 248	
<i>tarsata</i> Bryant, 1941: 209	Sierra Leone
<i>testaceipennis</i> Pic, 1917: 8	Ivory Coast
<i>trilineata</i> Erber & Medvedev, 2002: 112	Tanzania
<i>trimaculata</i> Pic, 1951: 48	Democratic Republic of the Congo
<i>usambarica</i> Weise, 1902: 121	Tanzania: Kwai
<i>variabilis</i> Perroud, 1853: 522	South Africa: Natal
<i>viridipennis</i> Pic, 1951: 44	Democratic Republic of the Congo
<i>westermanni</i> Westwood, 1864: 272	Equatorial Guinea

Pseudohomalopterus Pic, 1920:20

Type species: *Pseudohomalopterus carinatus* Pic, 1920, by monotypy.

<i>carinatus</i> rufus	Brazil
------------------------	--------

Pseudomegalopus Pic, 1916:5

Type species: *Pseudomegalopus tibialis* Pic, 1916, by monotypy.

<i>tibialis</i> Pic, 1916: 5	Brazil
------------------------------	--------

Sphondylia Weise, 1902: 120

Type species: *Sphondylia magnicollis* Weise, 1902, designated by Jacoby & Clavareu 1905.

<i>ofer</i> (Klug, 1824: 67)	South Africa: Cape of Good Hope, Uitenhagen
<i>Megalopus ofer</i> Klug, 1824: 67	
<i>angolensis</i> Weise, 1919: 181	Angola: Bailundo
<i>atricornis</i> Pic, 1951: 38	Democratic Republic of the Congo: Mongala
<i>balyana</i> (Westwood, 1864: 272)	South Africa
<i>Poecilomorpha balyana</i> Westwood, 1864: 272	
<i>barbipes</i> Weise, 1915: 80	Democratic Republic of the Congo
<i>basalis</i> Clavareau, 1909: 377	Tanzania: Usambara
<i>bicoloriventris</i> Pic, 1937	
<i>fasciaticollis</i> (Jacoby, 1901: 215)	Zimbabwe: Mashonaland (Mtoko's)
<i>Poecilomorpha fasciaticollis</i> , 1901: 215	
<i>henrardi</i> Pic, 1951: 38	Democratic Republic of the Congo
<i>inlineata</i> Pic, 1939: 115	Angola
<i>jacobyi</i> Clavareau, 1905: 110	Gabon: Lambarem
<i>lineatithorax</i> Pic, 1953: 12	
<i>magnicollis</i> Weise, 1902: 122	Tanzania: Dar-es-Salaam

mutillaria (Clark, 1865: 87) <i>Poecilomorpha mutillaria</i> Clark, 1866:87 <i>Mutiloides albofasciatus</i> Fairmaire, 1887:197	South Africa: Natal
pubimaculata Erber & Medvedev, 2002: 119	Cameroon
schulzi Weise, 1902: 123	Tanzania: Norte de Usambara (Hohenfriedeberg)
sobrina (Harold, 1880: 267) <i>Poecilomorpha sobrina</i> Harold, 1880:267	South Africa
testacea Pic, 1912: 11	Angola: Cabinda
thoreyi (Baly, 1864: 436) <i>Poecilomorpha thoreyi</i> Baly, 1864: 436	Nigeria: Old Calabar
tomentosa (Lacordaire, 1845: 724) <i>Poecilomorpha tomentosa</i> Lacordaire, 1845: 724	South Africa: Natal
vaneyeni Pic, 1951: 38	Gabon: Lambarem
varians Weise, 1919: 182	Angola: Bailundo
ventralis Weise, 1902: 124	Tanzania: Norte de Usambara (Hohenfriedeberg)

Temnaspis Lacordaire, 1845:716

Type species: *Megalopus javanus* Guerin-Meneville 1844, designated by Jacoby & Clavareu 1905.

Colobaspis Fairmaire, 1894:225

Type species: *Colobaspis flavonigra* Fairmaire, 1894, by monotypy.

amabilis (Baly, 1878: 177) <i>Poecilomorpha amabilis</i> Baly, 1878: 177	Mozambique: Nyassa
arida Westwood, 1864: 275 <i>stat. res.</i> <i>Colobaspis arida</i> (Westwood, 1864: 275)	Malaysia: Borneo
ashlocki Kimoto & Gressitt, 1979: 208	India. Laos: Vientiane, .Thailand: Chiang Mai. Nepal
atrithorax (Pic, 1934: 87) <i>Colobaspis atrithorax</i> Pic, 1934: 87	China: Kiulung
bengalensis Westwood, 1864: 276	India: Bengala, Sikkim. Nepal
bicoloripennis Pic, 1950: 14	Thailand
bidentatus Pic, 1922: 27	China: Sichuan, Yuannan. India: Assam
bifasciata Mohamedsaid, 1999: 250	Malaysia: Perak, Cameron Highlands
bonneuili Pic, 1947: 15	China. South Korea. Russia: Siberia
brunneipennis Pic, 1926: 9	Vietnam: Annam
centromaculata Medvedev & Sprecher-Uebersax, 1997:206	Nepal: Kathmandu Valley, Godavari
chrysopyga Westwood, 1864: 276	Nigeria: Old Calabar
cumingii Westwood, 1864: 276	Philippines: Manila
dohrni Jacoby, 1899: 262	Indonesia: Sumatra (Soekaranda)
elegans Chujo, 1951: 64 <i>Colobaspis elegans</i> (Chujo, 1951: 64)	China: Taiwan, Formosa
femorata (Gressitt, 1942: 287) <i>Colobaspis femorata</i> Gressitt, 1942: 287	China: Sichuan
flavicornis Jacoby, 1892: 875 <i>Temnaspis bidentata</i> Pic, 1922: 27	China: Guangxi, Sichuan, Yunnan. India: Assam.
flavonigra (Fairmaire, 1894: 225) <i>Colobaspis flavonigra</i> Fairmaire, 1894: 225	Myanmar: Carin Cheba China: Tibet, Sichuan
formosana (Reineck, 1923: 606) <i>Colobaspis formosana</i> Reineck, 1923:606	China: Taiwan
fraxini (Komiya, 1986: 6) <i>Colobaspis fraxini</i> Komiya, 1986: 6	China: Taiwan
humeralis Jacoby, 1890: 86	China: Hebei

<i>Colobaspis humeralis</i> (Jacoby, 1890: 86)	China: Yunnan, Hainan. Cambodia. India. Laos: Sayaboury. Malaysia. Thailand. Vietnam
<i>insignis</i> Baly, 1859: 208	
<i>Colobaspis Insignis</i> (Baly 1859: 208)	
<i>Temnaspis brunneipennis</i> Pic, 1926: 9	
<i>Japanica</i> Baly, 1873: 78	China: Shaanxi, Huanglung, Yunnan, Lijiang. Japan: Nagasaki
<i>javanus</i> (Guerin-Meneville, 1844: 256)	Indonesia: Java
<i>Megalopus javanus</i> Guerin-Meneville, 1844:256	
<i>kuntzeni</i> Reineck, 1913: 610	Indonesia: Sumatra
<i>kuangtungensis</i> (Gressitt, 1942: 289)	China: Guangdong, Guangxi
<i>Colobaspis kuangtungensis</i> Gressitt, 1942: 289	
<i>lugubris</i> Westwood, 1864: 277	Madagascar
<i>lunduensis</i> Mohamedsaid, 2005: 68	Malaysia: Sarawak
<i>nankinea</i> (Pic, 1914: 20)	China: Jiangsi, Zhejiang, Taiwan, Hen, Shadong, Shanxi. South Korea
<i>Colobaspis nankinea</i> Pic, 1914: 20	
<i>Temnaspis coreana</i> Chujo, 1934:34	
<i>nigriceps</i> Baly, 1859: 207 <i>stat. res.</i>	India: Sikkim, Darjeeling District. Laos: Vientiane, Sedone, Wapikhamthong, Sithandone, Borikhane. Malaysia: Pahang. Nepal
<i>Colobaspis nigriceps</i> (Baly, 1859: 207)	
<i>Temnaspis nigripennis</i> Jacoby, 1899: 115	
<i>Colobaspis bicoloriceps</i> Pic, 1922: 8	
<i>nigricollis</i> Jacoby, 1899: 263	Indonesia: Sumatra (Soekaranda, Liangagas)
<i>nigroplagiata</i> Jacoby, 1892: 876	China: Yunnan. Myanmar: Carin Cheba
<i>nigropunctata</i> (Pic, 1896: 36)	Syria: Akbes. Turkey
<i>Clythraxeloma nigropunctata</i> Pic, 1896:36	
<i>Poecilomorpha quadrimaculata</i> Reitter, 1908:135	
<i>omeiensis</i> (Gressitt, 1942: 290)	China: Sichuan
<i>Colobaspis omeiensis</i> Gressitt, 1942:290	
<i>pallida</i> (Gressitt, 1942: 290)	China: Zhejiang, Jiangxi, Fujian
<i>Colobaspis pallida</i> Gressitt, 1942: 290	
<i>pua</i> Li & Liang, 2013: 380	China: Yunnan. Myanmar: Kayin
<i>pulcher</i> Baly, 1859: 206	China: Zhejiang, Jiangxi, Fujian. India
<i>Colobaspis pulcher</i> (Baly, 1859: 206)	
<i>Temnaspis diversesignatus</i> Pic, 1955:22	
<i>purpureotinctus</i> Medvedev, 2002: 245	India: Megalaya
<i>quadriplagiata</i> Bryant, 1934: 225	India: Uttarakhand. Nepal
<i>regalis</i> (Achard, 1920: 48)	China: Guizhou, Zhejiang, Sichuan, Yunnan, Tibet
<i>Colobaspis regalis</i> Achard, 1920:48	
<i>rubens</i> (Klug, 1834: 216)	Indonesia: Java
<i>Megalopus rubens</i> Klug 1834: 216	
<i>Temnaspis fervidus</i> Lacordaire, 1845:719	
<i>sanguinicollis</i> Chen & Pu, 1962: 115	China: Yunnan
<i>sauteri</i> (Reineck, 1923: 607)	China: Taiwan
<i>Colobaspis sauteri</i> Reineck, 1923: 607	
<i>Colobaspis rubi</i> Chujo, 1932: 313	
<i>septemmaculata</i> (Hope, 1831: 28)	China: Taiwan, Sichuan, Yunnan, Xizang. India: Himachal Pradesh, Sikkim. Myanmar: Burma. Nepal: Taplejung-Ila Danda
<i>Megolopus septemmaculatus</i> Hope, 1831: 28	
<i>Colobaspis septempunctata</i> (Hope, 1831: 28)	
<i>uinquemaculatus</i> Baly, 1859: 206	
<i>shirakii</i> (Chujo, 1932: 315)	China: Taiwan
<i>Colobaspis shirakii</i> Chujo, 1932: 315	
<i>speciosus</i> Baly, 1859: 204 <i>stat. res.</i>	India: Sikkim, Darjeeling District. Nepal
<i>Colobaspis speciosus</i> (Baly, 1859: 204)	
<i>squalida</i> Allard, 1892: 232	India

<i>syringa</i> Li & Liang, 2013: 389	China: Beijing, Shaanxi, Ningxia
<i>testacea</i> (Gressitt & Kimoto, 1961: 8)	China: Yunnan
<i>Poecilomorpha testacea</i> Gressitt & Kimoto, 1961: 8	
<i>Colobaspis testacea</i> (Gressitt & Kimoto, 1961: 8)	
<i>testaceoapicalis</i> Pic, 1955: 233	Indonesia: Java
<i>vietnamensis</i> Medvedev, 1985: 62	Vietnam
<i>vitalisi</i> (Pic, 1922: 8)	China: Yunnan, Xizang. Japan: Tokio. Laos. Vietnam
<i>Colobaspis vitalisi</i> Pic, 1922: 8	
<i>Colobaspis pulcherima</i> Reineck, 1923	
<i>westwoodii</i> Baly, 1865: 41	Philippines: Manilla

Subfamilia Palophaginae

Kuschel & May, 1990

Cucujopsis Crowson, 1946:91

Type species: *Cucujopsis setife* Crowson, 1946, by original designation.

setife Crowson, 1946: 91

Australia: Queensland (Kuranda)

Palophagoides Kuschel in Kuschel & May, 1996:2

Type species: *Palophagoides vargasorum* Kuschel in Kuschel & May, 1996, by original designation.

vargasorum Kuschel in Kuschel & May, 1996: 5

Argentina. Chile

Palophagus Kuschel in Kuschel & May, 1990:704

Type species: *Palophagus bunyae* Kuschel in Kuschel & May, 1990, by original designation.

australiensis Kuschel in Kuschel & May, 1990: 709

Australia: Queensland (Parque Nacional Lamington)

bunyae Kuschel in Kuschel & May, 1990: 709

Australia: Queensland (Bunya)

Subfamilia Zeugophorinae

Böving & Craighead, 1931

Zeugophora Kunze, 1818:71

Type species: *Crioceris subspinosa* Fabricius, 1781, designated by Chevrolat 1849.

Auchenia Thunberg, 1792: 95

Type species: *Crioceris subspinosa* Fabricius, 1781, designated by Duponchel & Chevrolat in D'Orbigny 1842; objective older synonym suppressed under ICZN Opinion No. 1382 (ICZN 1986).

Taraxis LeConte, 1850: 237

Type species: *Taraxis abnormis* LeConte, 1850, by monotypy.

Pedrillia Westwood, 1864: 280

Type species: *Pedrillia longicornis* Westwood, 1864, by monotypy.

Macrozeugophora Achard, 1914: 288

Type species: *Macrozeugophora ornata* Achard, 1914 by monotypy.

Bruchomima Achard, 1916: 47

Type species: *Bruchomima chloropelta* Achard, 1916 by monotypy.

Pedrilliomorpha Pic, 1917: 9

Type species: *Pedrilliomorpha atosuturalis* Pic, 1917 by monotypy.

Austrolema Oke, 1932: 164

Type species: *Austrolema vitinea* Oke, 1932 by monotypy.

Pedrillimorpha Papp, 1946: 25 (unavailable name, no type species designated).

Pedrinella Papp, 1946: 26 (unavailable name, no type species designated).

Pedrilonga Papp, 1946: 26 (unavailable name, no type species designated).

Papuleptura Gressitt, 1959: 81

Type species: *Papuleptura alticola* Gressitt, 1959, by original designation.

abnormis (LeConte, 1850: 237) <i>Taraxis abnormis</i> LeConte 1850: 237 <i>Auchenia abnormis</i> (LeConte, 1850: 237) <i>Zeugophora kirbyi</i> Baly, 1864: 183 <i>Zeugophora reineckeii</i> Grote, 1879:5	Canada. USA
aethiops Medvedev, 1995: 67	Indonesia: Papua(Jayawijaya)
africana (Bryant, 1943: 248) <i>Pedrillia africana</i> Bryant, 1943: 248 <i>Auchenia africana</i> (Bryant, 1943: 248)	South Africa
albiseta Reid, 1989: 42	Australia: Queensland
alticola (Gressitt, 1959: 81) <i>Papuleptura alticola</i> Gressitt, 1959: 81	Papua New Guinea: Simbu province
ancora Reitter, 1900: 164 <i>Auchenia ancora</i> (Reitter, 1900: 164) <i>Zeugophora pseudancora</i> Reitter, 1900: 165	China: Gansu, Ningxia, Qinghai
annulata Baly, 1873: 79 <i>Auchenia annulata</i> (Baly, 1873: 79) <i>Pedrillia biguttata</i> Kraatz, 1879: 119 <i>Auchenia biguttata</i> (Kraatz, 1879: 119) <i>Pedrillia disconotata</i> Pic, 1906: 27 <i>Pedrillia theresae</i> Pic, 1945:13 <i>Zeugophora inannulata</i> Chujo, 1959:1 <i>Zeugophora melanaria</i> Chujo, 1959:1	China: Heilongjiang, Jilin, Jiangxi, Liaoning. North Korea. South Korea. Japan. Russia
apicata Medvedev, 2007: 2	Indonesia: Java
atra Fall, 1926: 203 <i>Auchenia atra</i> (Fall, 1926: 203)	Canada. USA
atrosuturalis (Pic, 1917: 9) <i>Pedrillimorpha atrosuturalis</i> Pic, 1917: 9 <i>Auchenia atrosuturalis</i> (Pic, 1917: 9)	India: Sikkim
belokobylskii Lopatin, 1995: 97	Vietnam
bicolor (Kraatz, 1879: 120) <i>Pedrillia bicolor</i> Kraatz, 1879: 120 <i>Auchenia bicolor</i> (Kraatz, 1879: 120) <i>Pedrillia nigricollis</i> Jacoby, 1885: 195 <i>Auchenia nigricollis</i> Jacoby, 1885: 195	China: Liaoning. North Korea. South Korea. Japan. Russia
bicoloripes Pic, 1939: 31 <i>Auchenia (bicoloripes</i> Pic, 1939: 31)	“Indo-china”
bifasciata Gressitt & Kimoto, 1961: 25	China: Fujian
bimaculata Kraatz, 1879: 129 <i>Auchenia bimaculata</i> (Kraatz, 1879: 129)	Russia
bistriolata Schöller, 2009: 195	New Caledonia
brancucii Medvedev, 1993: 360	Nepal
buonloicus Medvedev, 1985: 60	Vietnam
califórnica Crothc, 1874: 78 <i>Auchenia califórnica</i> (Crothc, 1874: 78)	USA

cameroonica Medvedev, 1998: 69	Cameroon
capensis (Bryant, 1943: 247)	South Africa
<i>Pedrillia capensis</i> Bryant, 1943: 247	
<i>Auchenia capensis</i> (Bryant, 1943: 247)	
carolae Gressitt, 1965: 133	Indonesia: Papua (Paniai)
chinensis Medvedev, 1998: 65	China: Sichuan
chloropelta (Achard, 1916:48)	Madagascar
<i>Buchomina chloropelta</i> Achard, 1916:48	
<i>Pedrillia chloropelta</i> (Achard, 1916: 48)	
<i>Auchenia chloropelta</i> (Achard, 1916: 48)	
<i>Pedrillia viridipes</i> Pic, 1930:36	
chujoi Ohno, 1961: 36	Japan
consanguinea Crothc, 1873: 23	Canada. USA
<i>Auchenia consanguinea</i> Crothc, 1873: 23	
crassicornis Medvedev, 1998: 59	Vietnam
cribrata Chen, 1974: 43	China: Qinghai
cyanea Chen, 1974: 44	China: Qinghai, Sichuan, Yunnan
daccordii Schöller, 2009: 197	New Caledonia
decorata (Chujo, 1937: 146)	China: Taiwan
<i>Pedrillia decorata</i> Chujo, 1937:146	
<i>Auchenia decorata</i> (Chujo, 1937: 146)	
dimorpha (Gressitt, 1945: 138)	China: Guandong, Taiwan, Jiangsu
<i>Pedrillia dimorpha</i> Gressitt, 1945: 138	
<i>Auchenia dimorpha</i> (Gressitt, 1945: 138)	
enduwakombukoensis Sekerka, 2007: 759	Papua New Guinea: Simbu
fasciata Medvedev, 1998: 68	Indonesia: Sumatra, Sikulikap, Tanah Karo
flavicollis (Marsha, 1802: 217)	Germany. Austria. Belgium. Belarus. Slovakia.
<i>Aucheni flavicollis</i> Marsha, 1802:217	Spain: Catalunya. France. Hungary. Italy.
<i>Zeugophora australis</i> Weise, 1881:58	Netherlands. Poland. United Kingdom. Czech
<i>Zeugophora notatipes</i> , Pic 1925:9	Republic. Romania. Russia: Chernyakhovsky.
	Switzerland. Ukraine
flavitaris Medvedev, 1998: 68	India: Sikkin
flavonotata (Chujo, 1935: 69)	Japan: Ryukyus
<i>Pedrillia flavonotata</i> Chujo, 1935: 69	
<i>Auchenia flavonotata</i> (Chujo, 1935: 69)	
formosana (Gressitt, 1954: 140)	China: Taiwan
<i>Pedrillia formosana</i> Gressitt, 1954: 140	
<i>Auchenia formosana</i> (Gressitt, 1954: 140)	
<i>Pedrillia ornata</i> Chujo, 1937: 148	
gede Reid, 1998: 9	Indonesia: West Java
gracilis (Chujo, 1937: 149)	China:Taiwan
<i>Pedrillia gracilis</i> Chujo, 1937:149	
<i>Auchenia gracilis</i> (Chujo, 1937: 149)	
hanungus Medvedev, 1985: 61	Vietnam
himalayana Medvedev, 1998: 67	India: Uttarakhand
hozumii Chujo, 1953: 1	Japan. Russia
humeralis (Achard, 1914:43)	“Africa”
<i>Pedrillia humerallis</i> Achard, 1914: 43	
<i>Auchenia humeralis</i> (Achard, 1914:43)	
impressa Chen & Pu, 1962: 116	China: Yunnan
indica Jacoby, 1903: 81	India: Kashmir. Thailand: Chiang Mai
<i>Auchenia indica</i> (Jacoby, 1903: 81)	

<i>Pedrillia flavipes</i> Jacoby, 1908:14	
Japanica (Chujo, 1951: 119)	Japan
<i>Pedrillia Japanica</i> Chujo, 1951: 119	
<i>Auchenia Japanica</i> (Chujo, 1951: 119)	
javana Reid, 1992: 405	Indonesia: West Java
kwaiensis (Weise, 1900: 446)	Tanzania: Usambara
<i>Pedrillia kwaiensis</i> Weise, 1900: 446	
<i>Auchenia kwaiensis</i> (Weise, 1900: 446)	
longicornis (Westwood, 1864: 280)	India: Bombay, Sikkim, Uttarakhand. Nepal: Dolkha.
<i>Pedrillia longicornis</i> Westwood, 1864:280	Thailand
<i>Auchenia longicornis</i> (Westwood, 1864:280)	
<i>Zegophora andrewesi</i> Jacoby, 1908: 82	
luzonica Weise, 1922: 429	Philippines
<i>Auchenia luzonica</i> (Weise, 1922: 429)	
<i>Pedrillia luzonica</i> Weise, 1922: 429	
maai Kimoto & Gressitt, 1979: 206	Laos. Nepal. Thailand: Chiang Mai, Doi Suthep
maculata (Chujo, 1941: 463)	China: Taiwan
<i>Pedrillia maculata</i> Chujo, 1941: 463	
<i>Auchenia maculata</i> (Chujo, 1941: 463)	
madagascariensis (Jacoby, 1897: 244)	Madagascar
<i>Pedrillia madagascariensis</i> Jacoby, 1897: 244	
<i>Auchenia madagascariensis</i> (Jacoby, 1897: 244)	
medvedevi Lopatin, 2002: 83	Vietnam
multisignata (Pic, 1944: 7)	China
<i>Pedrillia multisignata</i> Pic, 1944: 7	
<i>Auchenia multisignata</i> (Pic, 1944: 7)	
<i>Pedrillia interrupta</i> Pic, 1944: 8	
multnomah Hatch, 1971: 161	Canada. USA
murrayi (Clark, 1865: 87)	Sri Lanka
<i>Pedrillia murrayi</i> Clark, 1865: 87	
<i>Auchenia murrayi</i> (Clark, 1865: 87)	
novobicolor Rodríguez-Mirón <i>nom. nov.</i>	Kenya
<i>Pedrillia bicolor</i> Achard, 1914: 42 (<i>non</i> Kraatz, 1879)	
<i>Zeugophora bicolor</i> (Achard, 1914: 42)	
<i>Auchenia bicolor</i> (Achard, 1914: 42)	
neomexicana Schaeffer, 1919: 319	USA
<i>Auchenia neomexicana</i> (Schaeffer, 1919: 319)	
nepalica Medvedev, 1988: 67	Nepal
nigroaerea Lopatin, 2008: 831	China: Gansu
nigrocincta (Pic, 1924: 7)	Vietnam
<i>Pedrilliomorpha nigrocincta</i> Pic, 1924:7	
<i>Auchenia nigrocincta</i> (Pic, 1924: 7)	
nitida (Chujo, 1932: 340)	China: Taiwan
<i>Pedrillia nitida</i> Chujo, 1932: 340	
<i>Auchenia nitida</i> (Chujo, 1932: 340)	
ornata (Achard, 1914: 289)	China: Jiangxi, Jiangxi, Yunnan
<i>Macrozeugophora ornata</i> Achard, 1914: 289	
<i>Auchenia ornata</i> (Achard, 1914: 289)	
pallidicincta Gressitt, 1945: 139	India: Sikkim. Nepal
<i>Pedrillia unifasciata</i> Pic, 1917 : 9 (<i>non</i> Jacoby, 1885)	
<i>Auchenia pallidicincta</i> (Gressitt, 1945: 139)	
papuana Medvedev, 2009: 372	Papua New Guinea: Morobe

- parva** Crowson, 1946: 96
- puberula** Crothc, 1873: 23
Auchenia puberula (Crothc, 1873: 23)
- riedeli**, 2007: 4
- ruficollis** (Chujo, 1932: 342)
Pedrillia ruficollis Chujo, 1932: 342
Auchenia ruficollis (Chujo, 1932: 342)
Pedrillia grandis Chujo, 1937: 147
- scutellaris** Suffrian, 1840: 99
Auchenia scutellaris (Suffrian, 1840: 99)
Zeugophora frontalis Suffrian, 1840: 100
- setsukoae** Gressitt, 1965: 135
- subspinosa** (Fabricius, 1781: 155)
Crioceris subspinosa Fabricius, 1781: 155
Auchenia subspinosa (Fabricius, 1781: 155)
- sumatrana** (Jacoby, 1896: 380)
Pedrillia sumatrana Jacoby, 1896: 380
Auchenia sumatrana (Jacoby, 1896: 380)
Zeugophora toroja Reid, 1998: 10
- suturalis** (Achard, 1914: 44)
Pedrillia suturalis Achard, 1914: 44
Auchenia suturalis (Achard, 1914: 44)
- testaceipes** (Pic, 1939: 30)
Pedrillia testaceipes Pic, 1939: 30
Auchenia testaceipes (Pic, 1939: 30)
- tetraspilota** Medvedev, 1998: 66
- tricolor** Chen & Pu, 1962: 116
- trisignata** An & Kwon, 2002: 273
- turneri** Power, 1863: 8735
Auchenia turneri (Power, 1863: 8735)
Zeugophorarufotestacea Kraatz, 1871: 162
- unifaciata** (Jacoby, 1885: 197)
Pedrillia unifasciata Jacoby, 1885: 197 (non Pic,
1917)
Auchenia unifaciata (Jacoby, 1885: 197)
- variabilis** (Achard, 1914: 46)
Pedrillia variabilis Achard, 1914: 46
Auchenia variabilis (Achard, 1914: 46)
- varians** Crothc, 1873: 23
Auchenia varians (Crothc, 1873: 23)
- India: Uttarakhand. Nepal
Canada. USA
- Indonesia: Maluku
China: Taiwan
- Austria. Belgium. Belarus. Canada (Immigration).
China: Gansu, Hebei, Heilongjiang, Jilin, Liaoning,
Nei Mongol, Xinjiang. Denmark. Slovakia. Finland.
France. Georgia. Hungary. Iran. Italy. Kazakhstan.
Kyrgyzstan. Latvia. Lithuania. Norway. Netherlands.
Poland. Czech Republic. Romania. Russia:
Bagrationovsky, Gur'evsky. Syria. Switzerland.
Tajikistan. Turkey. USA (Immigration)
Indonesia: Papua: Jayawijaya: West Papua:
Manokwari. Papua New Guinea: Southern
Highlands
Germany. Austria. Belgium. Belarus. Bulgaria,
Denmark. Slovakia. Finland. France. Hungary. Italy.
Kazakhstan. Latvia. Lithuania. Mongolia Norway.
Netherlands. Poland. United Kingdom. Czech
Republic. Romania. Russia: "Kaliningrad Region",
Serbia & Montenegro. Sweden. Switzerland.
Turkey. Ukraine
Indonesia: Sumatra
- "Africa"
- "Africa"
- China: Yunnan
China: Yunnan, Kansu
South Korea
Germany. Belarus. Denmark. Estonia. Finland.
Latvia. Lithuania. Mongolia. Norway. Poland.
Romania. Russia: Bagrationovsky, Gur'evsky,
Zelenogradsky. United Kingdom. Czech Republic.
Sweden
Japan
- "Africa"
- Canada. USA

varipes (Jacoby, 1885: 196) <i>Pedrillia varipes</i> Jacoby, 1885: 196 <i>Auchenia varipes</i> (Jacoby, 1885: 196)	Japan
vitinea (Oke, 1932: 164) <i>Austrolema vitinea</i> Oke, 1932:164 <i>Auchenia vitinea</i> (Oke, 1932: 164)	Australia: Queensland, New South Wales
weisei Reitter, 1889: 43 <i>Auchenia weisei</i> (Reitter, 1889: 43)	Armenia. Iran
williamsi Reid, 1989: 46	Australia: Queensland, New South Wales
wittmeri Medvedev, 1993: 359	India: Kashmir
xanthopoda Bezdek & Silfverberg, 2010: 61 <i>Pedrillia flavipes</i> Yu, 1997: 838	China:Sichuan
yunnanica Chen & Pu, 1962: 116	China: Yuan, Xizang.India. Nepal

Zeugophorella Sekerka, 2013: 753

Type species: *Pedrilliomorpha riedeli* Medvedev, 1995, by original designation.

bicolora (Medvedev, 1995: 68) <i>Pedrilliomorpha bicolora</i> Medvedev, 1995: 68	Indonesia: Papua: Jayawijaya
clypealis (Medvedev, 1995: 68) <i>Pedrilliomorpha clypealis</i> Medvedev, 1995: 68	Indonesia: West Papua (Manokwari: Sorong)
elongata (Gressitt, 1959: 81) <i>Papuleptura elongata</i> Gressitt, 1959: 81	Papua New Guinea: Simbu
gracilicornis (Medvedev, 1995: 68) <i>Pedrilliomorpha gracilicornis</i> Medvedev, 1995: 68	Indonesia: Papua: Jayawijaya
pallescens Sekerka in Sekerka & Vives, 2013: 754	Indonesia: West Papua: Manokwari
riedeli (Medvedev, 1995: 67) <i>Pedrilliomorpha riedeli</i> Medvedev, 1995: 67	Indonesia: Papua: Jayawijaya

Table 3. Country most species richness of Megalopodidae

Country	Number of species
Brazil	137
China	58
Democratic Republic of the Congo	51
Mexico	31
Argentina	26
French Guiana	25
India	22
Indonesia	22
South Africa	19
Tanzania	15
Nepal	15
Peru	14
Vietnam	13
Panama	12
Japan	10
Nigeria	10
Russia	10

Table 4. Genera and number of subgenera and species of Megalopodidae by biogeographic regions

Genera	No. subgenera	No. species	Distribution by biogeographical region
Megalopodinae			
<i>Agathomerus</i> Lacordaire	6	54	Neotropical
<i>Antonaria</i> Jacoby y Clavareau		18	Ethiopian
<i>Ateledera</i> Lacordaire		1	Neotropical
<i>Bartocaria</i> Jacoby y Clavareau		1	Neotropical
<i>Bothromegalopus</i> Monrós		2	Neotropical
<i>Bryantonaria</i> Pic		1	Ethiopian
<i>Falsocolobaspis</i> Pic		3	Ethiopian
<i>Falsotemnaspis</i> Pic		4	Ethiopian
<i>Homalopterus</i> Perty		2	Neotropical
<i>Kuilua</i> Jacoby		6	Ethiopian
<i>Leucastea</i> Stål		29	Etiopica
<i>Macroantonaria</i> Pic		1	Ethiopian
<i>Macrolopha</i> Weise	2	35	Ethiopian, Oriental
<i>Mastostethus</i> Lacordaire		145	Neotropical
<i>Megalopus</i> Fabricius,	3	46	Neotropical
<i>Mimocolobaspis</i> Pic		1	Ethiopian
<i>Nickimerus</i> Guarín		1	Neotropical
<i>Piomelopus</i> Jacoby y Clavareau		1	Etiopica
<i>Plesioagathomerus</i> Monrós		4	Neotropical
<i>Poecilomorpha</i> Hope		47	Ethiopian, Oriental, Palearctic
<i>Pseudohomalopterus</i> Pic		1	Neotropical
<i>Pseudomegalopus</i> Pic		1	Neotropical
<i>Sphondylia</i> Weise		23	Ethiopian
<i>Temnaspis</i> Lacordaire		53	Ethiopian, Oriental, Palearctic
Palophaginae			
<i>Cucujopsis</i> Crowson		1	Austral kingdom
<i>Palophagoides</i> Kuschel		1	Austral kingdom
<i>Palophagus</i> Kuschel		2	Austral kingdom
Zeugophorinae			
<i>Zeugophora</i> Kunze		91	Austral kingdom, Ethiopian, Nearctica, Oriental, Palearctic
<i>Zeugophorella</i> Sekerka		6	Austral kingdom
Total	11	581	

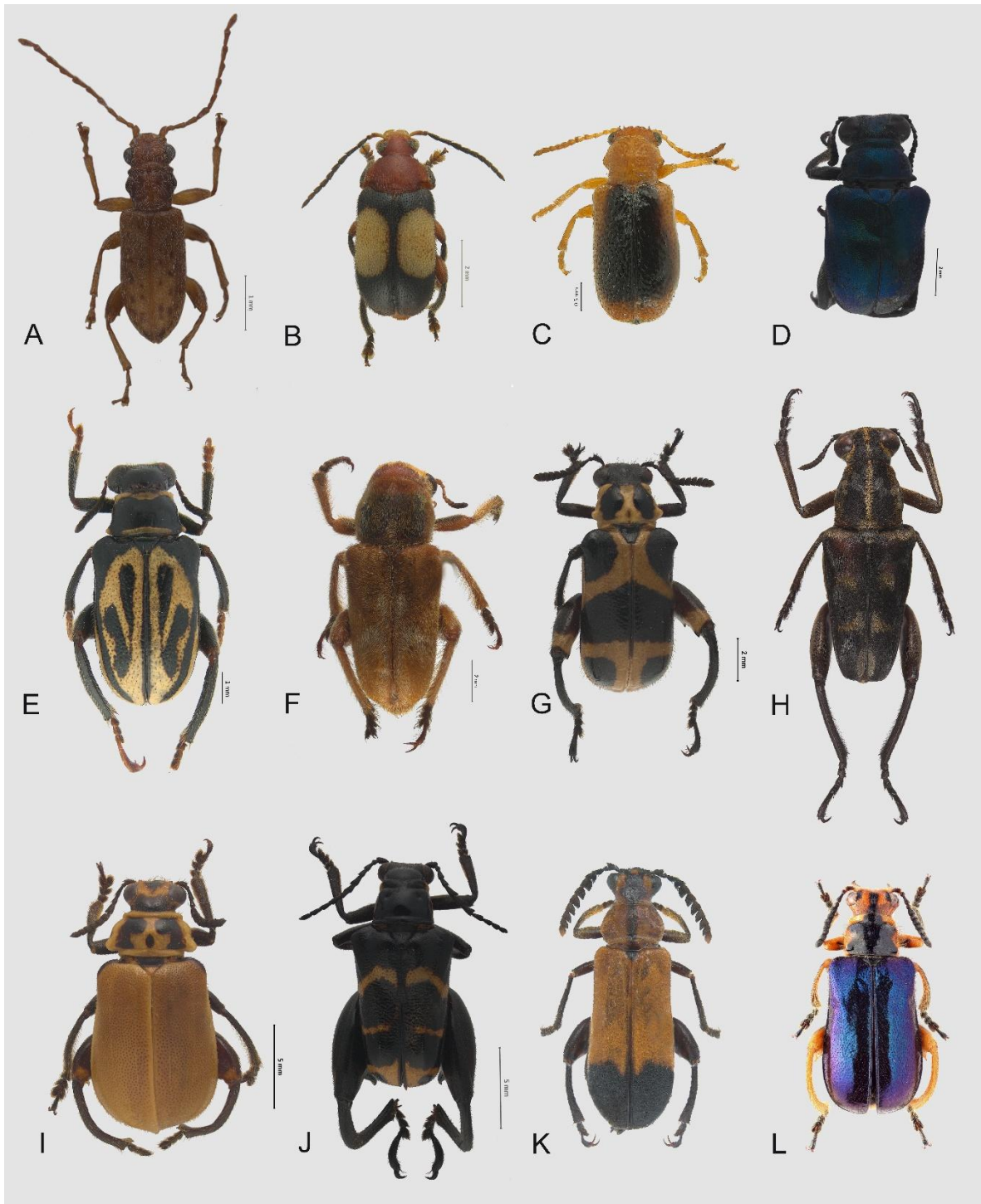


Figure 1. Habitus of Megalopodidae: **A** *Cucujopsis setife* Crowson; **B** *Zeugophora annulata* Baly; **C** *Z. varians* Crothc; **D** *Barticaria cyaneus* (Clark); **E** *Mastostethus hieroglyphicus* (Klug); **F** *Macroantonaria robustipe* Pic; **G** *Temnaspis speciosus* Baly; **H** *Antonaria modesta* (Jacoby); **I** *Macrolpha rustica* Weise; **J** *Megalopus* (*Mucromegalopus*) *buckleyi* Jacoby; **K** *Kuilua africana* Jacoby; **L** *Poecilomorpha cyanipennis* (Kraatz).

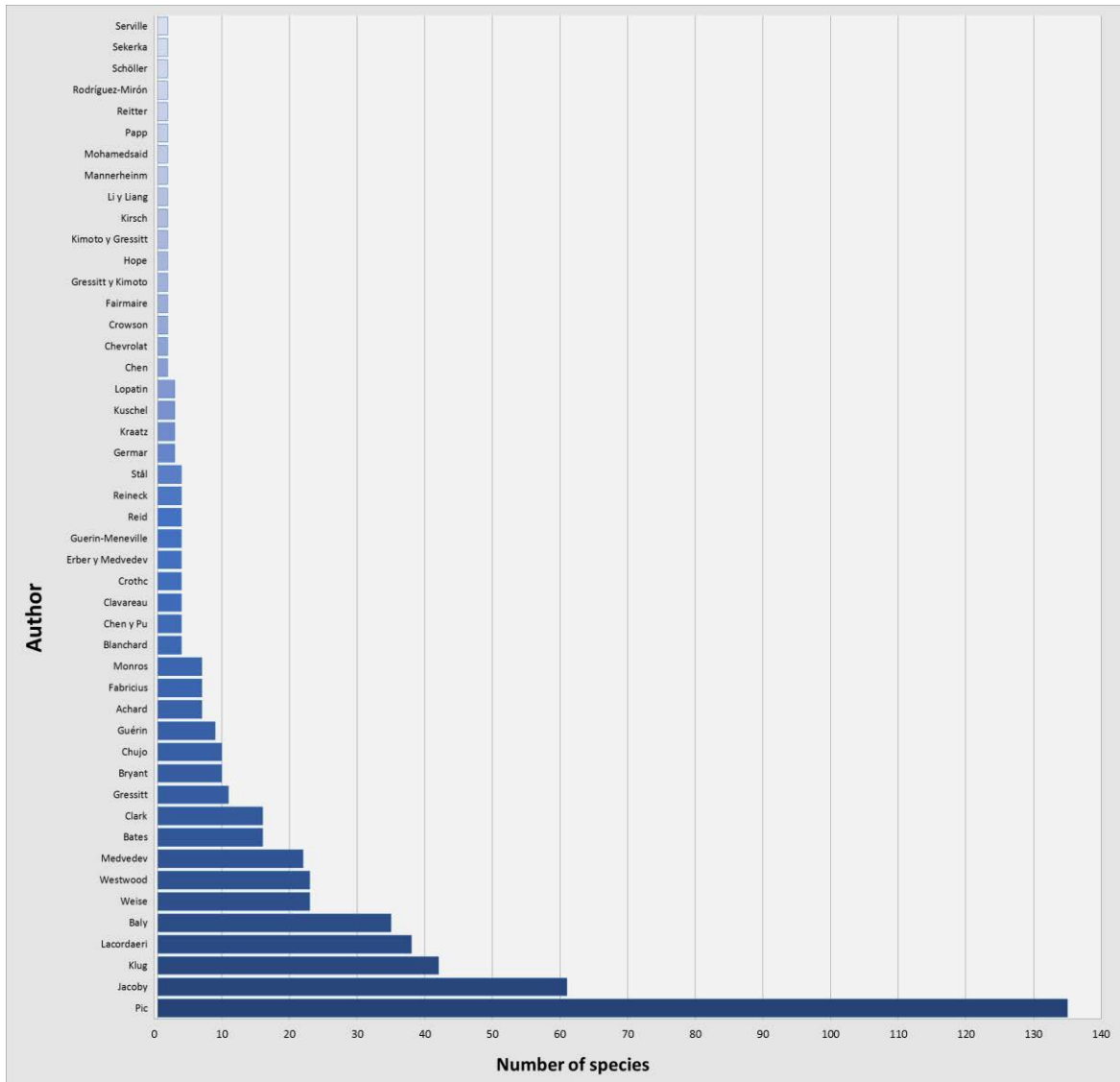


Figure 2. Number of species described by author.

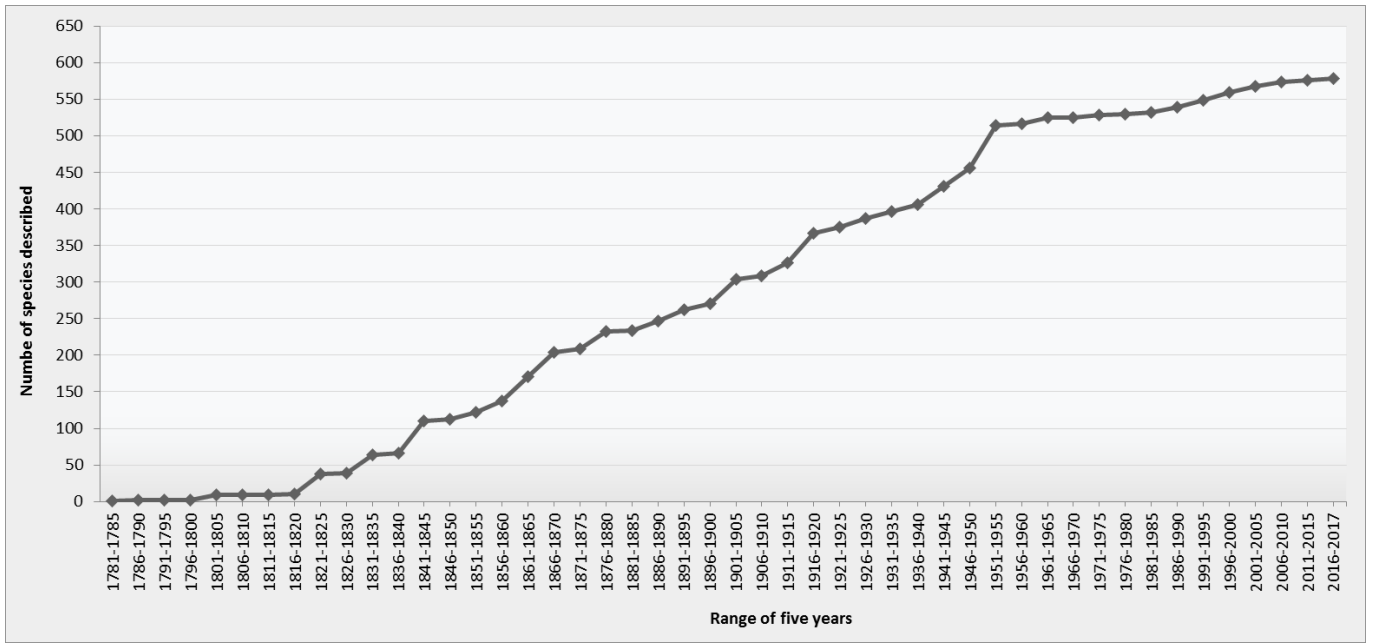


Figure 3. Species-accumulation, curve of species described by five years.

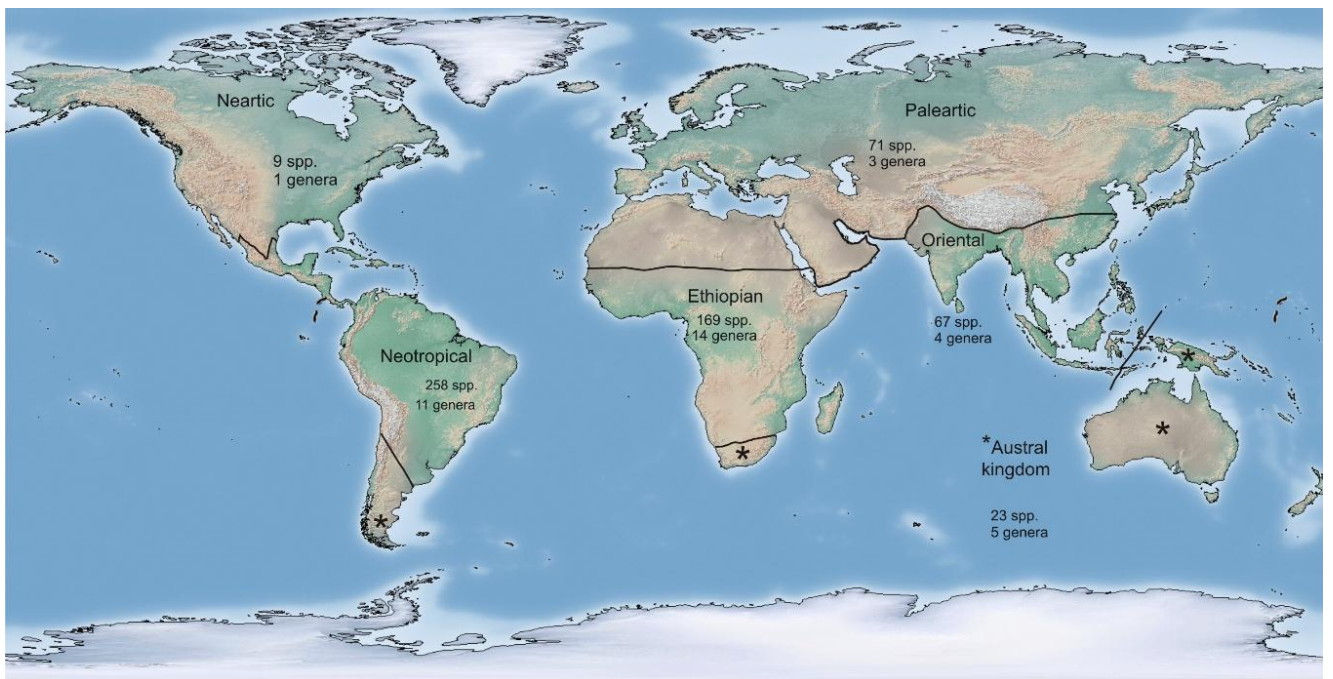


Figure 4. Richness of genera and species by biogeographic regions

CAPÍTULO 2

ARTÍCULO ACEPTADO (ZooKeys)

Comparative morphology of the spermatheca in Megalopodidae (Coleoptera, Chrysomeloidea)

Rodríguez-Mirón, G.M., Zaragoza-Caballero, S. y López-Pérez, S. (En prensa) Comparative morphology of the spermatheca in Megalopodidae (Coleoptera, Chrysomeloidea). ZooKeys

Comparative morphology of the spermatheca in Megalopodidae (Coleoptera, Chrysomeloidea)¹

Geovanni M. Rodríguez-Mirón¹, Santiago Zaragoza-Caballero¹,
Sara López-Pérez¹

¹ *Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-153, 04510 Mexico City, Mexico*

Corresponding author: *Geovanni M. Rodríguez-Mirón* (geo20araa@yahoo.com.mx)

Academic editor: *M. Schmitt* | Received 11 June 2017 | Accepted 19 July 2017 | Published 11 December 2017

<http://zoobank.org/32D2B818-F5D4-4C14-B15C-4AFC35AB874B>

Citation: Rodríguez-Mirón GM, Zaragoza-Caballero S, López-Pérez S (2017) Comparative morphology of the spermatheca in Megalopodidae (Coleoptera, Chrysomeloidea). In: Chaboo CS, Schmitt M (Eds) *Research on Chrysomelidae 7*. ZooKeys 720: 47–64. <https://doi.org/10.3897/zookeys.720.14088>

Abstract

The spermatheca is an organ that stores and maintains viability of sperm until fertilization. It has an important role in copulation and oviposition, and it is highly informative in species delimitation. Here, we present a comparative study of the spermathecal morphology in the coleopteran family Megalopodidae. The spermathecae of 34 species, representing 13 genera and all three subfamilies, were studied. Illustrations are newly provided for all species, except in 14 cases in which illustrations were reproduced from previously published literature. Our results show that each subfamily of Megalopodidae can be effectively differentiated based on the particular spermathecal anatomy. In addition, the spermathecal anatomy presents a range of variation within each subfamily, useful for diagnosing species and, in some cases, identifying groups of genera. For instance, the “American group” is thus recognized in this study.

Keywords

Female genitalia, Zeugophorinae, Megalopodinae, Palophaginae, flagellum, taxonomic significance

Introduction

The female internal reproductive organs in insects consist of several organs: a pair of ovaries with their respective oviducts, a median ectodermal tube, a vagina, a bursa cop-

¹ Contribution to the 9th International Symposium on the Chrysomelidae, Orlando, FL, USA, September 28, 2016

ulatrix and the spermatheca (Snodgrass 1935, Suzuki 1988, Triplehorn et al. 2005). The spermatheca (multiple spermathecae in some instances) is an invagination of the eighth abdominal segment (Snodgrass 1935); and its shape and number depend on the group of insects (Harterreiten-Souza and Pujol-Luz 2012, Pascini and Martins 2017). The spermatheca is an important organ that stores and maintains viability of sperm until fertilization, and it has an important role in copulation and oviposition (e.g. Gschwentner and Tadler 2000, De Marzo 2008, Harterreiten-Souza and Pujol-Luz 2012, Pascini and Martins 2017).

The order Coleoptera exhibits five patterns of spermathecal morphology (De Marzo 2008). These patterns are distinguished by the presence, absence or variations of the following structures: spermathecal capsule, spermathecal duct, and spermathecal gland (De Marzo 2008). The most widespread pattern is to have only one spermathecal capsule that stores sperm, and this capsule is connected with the bursa copulatrix by one spermathecal duct that allows the sperm to be transported to the spermathecal capsule after copulation (Gack and Peschke 1994, De Marzo 2008). In addition, there is only one spermathecal gland that secretes glycoproteins responsible for the migration of sperm from the bursa copulatrix to the spermathecal capsule (Fig. 1a) (Aslam 1961, Grodner and Steffens 1978, Suzuki 1988, De Marzo 2008, Matsumura and Suzuki 2008). Finally, the distal and proximal portions of the spermatheca are connected by a muscle (Fig. 1b), the contraction of which causes the sperm to be transferred to the bursa copulatrix (Rodríguez 1994).

Classification systems have mainly utilized characters of the external morphology, such as wing venation; however, most of these classifications change constantly because of symplesiomorphy and homoplasy within these character sets. Therefore, taxonomists have studied internal morphology and genital features, which, in combination with the features mentioned above, will contribute to a more stable classification (Aslam 1961, Kasap and Crowson 1979, Mann and Crowson 1983, Suzuki 1988, Wanat 2007, Santos and Rosado-Neto 2010). Male genitalia have been widely used to differentiate species, even between closely related taxa, because of their rapid divergence due to sexual selection (Arnqvist 1997, Flowers and Eberhard 2006, Zunino 2012).

The female internal reproductive organs have been used less frequently; however, they have also been found useful in diagnosing certain groups (Hernández and Ortuño 1992, Hernández 1993, Ferronato 2000, Gaiger and Vanin 2008). Histological differences and shape variations are useful in distinguishing species, species groups and even genera (Suzuki 1988, Candan et al. 2010). These variations render the spermatheca as a character complex with high taxonomic value. For example, spermathecal features have been used to separate and diagnose the tribes of Scarabaeinae (López-Guerrero and Halffter 2000); in Curculionidae and Carabidae, the spermathecae also allow the recognition of species and genera (Aslam 1961, Schuler 1963).

The spermatheca in Chrysomeloidea has been useful to define subfamilies, genera, species, and groups of species (Reid 1989, Hernández 1993, Biondi 2001, Borowiec and Świętojańska 2001, Borowiec and Skuza 2004, Borowiec and Opalinska 2007,

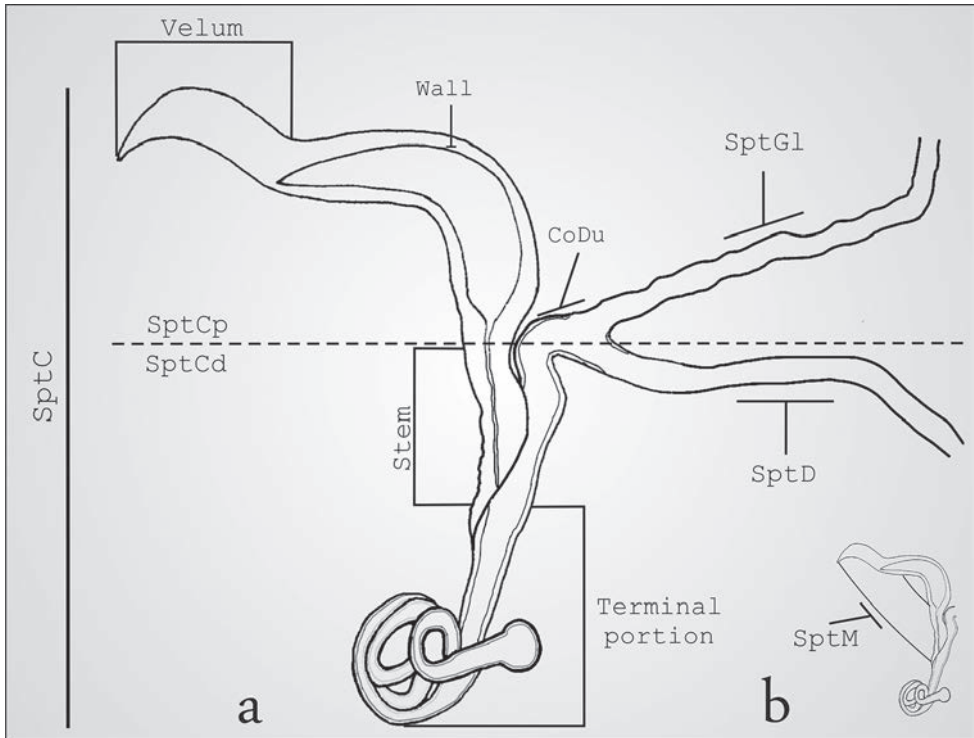


Figure 1. Structure of the spermatheca in Megalopodidae (*Mastostethus novemaculatus*). **a** general view, **b** spermathecal muscle.

Yus-Ramos 2008, Borowiec and Pomorska 2009, Bi and Lin 2013, López-Pérez et al. 2016, Rodríguez-Mirón and Zaragoza-Caballero 2017). Suzuki (1988) presented the first comprehensive study of the male and female genitalia of Chrysomelidae, and he described the spermathecae of two species of Megalopodidae, *Zeugophora annulata* (Baly, 1873), and *Temnaspis japonica* Baly, 1873. This author included these genitalic features in a phylogenetic analysis, proposing Megalopodinae and Zeugophorinae as sister taxa, and placing both subfamilies within Chrysomelidae. In a later study, Megalopodidae was ranked as a separate family based on larval anatomy, and the spermathecae of some species of Palophaginae were illustrated and described (Kuschel and May 1990, 1996).

Other megalopodid taxa that have had their spermathecae described and illustrated are: *Mastostethus* Lacordaire, 1845, *Agathomerus* Lacordaire, 1845, and *Megalopus* Fabricius, 1801 (Suzuki 2003). Additionally, Reid (1989, 1992, 1998) illustrated the spermathecae of *Zeugophora vitinea* (Oke, 1932), *Zeugophora williamsi* Reid, 1989, *Zeugophora javana* Reid, 1992, and *Zeugophora toroja* Reid, 1998. Finally, Sekerka and Vives (2013) described and illustrated the spermatheca of *Zeugophorella riedeli* (Medvedev 1996).

Megalopodidae currently consists of 552 described species, which are classified into three subfamilies (Megalopodinae, Zeugophorinae, and Palophaginae) (Rod-

riíguez-Mirón 2016). However, the spermathecae of only 5% of these species have been described. Herein, we describe and compare 34 species, representing 13 genera and two subgenera for one of these genera. This work presents a panorama of the diversity and complexity of the spermathecal capsule in Megalopodidae, with the objective of shedding light in future taxonomic and phylogenetic studies.

Methods

The spermathecae of 34 species of Megalopodidae were examined. These species represent three subfamilies, 13 genera and two subgenera for one genus. Approximately 100 specimens were examined, distributed between the 34 species studied (Table 1). Illustrations from Suzuki (1988, 2003), Kuschel and May (1990, 1996), Reid (1989, 1992, 1998) and Sekerka and Vives (2013) were reproduced in the present study and were used to establish putative homologies among these structures.

For microscopic examination, the dried specimens were placed in hot water for 10 minutes to soften the tissues. Each abdomen was dissected along the abdominal pleura and boiled in a 10% KOH solution for five minutes. The spermatheca was dissected from the KOH preparation, washed with water, and mounted with glycerin in a glass slide for observation. Dissection and analysis were done using a Zeiss V–8 stereoscopic microscope. Photographs were made using a Zeiss Axio Zoom V–16 stereoscopic microscope equipped with an AxioCam MRC5 camera. After examination the spermatheca of each specimen was transferred to a microtube with glycerin, which was pinned underneath the specimen. The abdomen was attached to a white card using a drop of glue, also pinned underneath the specimen.

Specimens were borrowed from the following national and international museums and Institutions: BMNH–The Natural History Museum, London, U.K. (M. Geiser); MNHN–National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA (A. Konstantinov); MZLU–Museum of Zoology Lund University, Lund, Sweden (Ch. Fägerström); NHMB–Naturhistorisches Museum Basel (M. Borner); CCFES–Z–Colección Coleopterológica de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, México (M. Ordóñez); CNIN–Colección Nacional de Insectos IBUNAM, UNAM, México (S. Zaragoza). Names in parentheses following each institution indicate the responsible curatorial person.

Spermathecal terminology follows Suzuki (1988) and Matsumura and Suzuki (2008) (Fig. 1). The following abbreviations are used in the descriptions and figures. SptC: spermathecal capsule; SptCp: proximal part of spermathecal capsule; SptCd: distal part of spermathecal capsule; CoDu: common duct; SptGl: spermathecal gland; SptD: spermathecal duct; SptM: spermathecal muscle.

Table I. Species studied.

Species	Geographic information in label	No. specimens
Megalopodinae		
<i>Agathomerus (Agathomeroides) flavomaculatus</i> (Klug, 1824)	Brazil	4
<i>Agathomerus (Eugathomerus) sellatus</i> (Germar, 1823)	Brazil	6
<i>Agathomerus rufus</i> (Klug, 1834)	Mexico	30
<i>Agathomerus signatus</i> (Klug, 1824)	Brazil	3
<i>Agathomerus</i> sp. * ¹	Panama	–
<i>Homalopterus tristis</i> Perty, 1832	Brazil	2
<i>Mastostethus hieroglyphicus</i> (Klug, 1834)	Mexico	9
<i>Mastostethus nigrocinctus</i> (Chevrolat, 1834)	Honduras, Costa Rica, Mexico	25
<i>Mastostethus novemaculatus</i> (Klug, 1834)	Mexico, Costa Rica	6
<i>Mastostethus variegatus</i> (Klug, 1824)	Brazil	1
<i>Megalopus inscriptus</i> Klug, 1824	Peru	3
<i>Megalopus</i> sp. 1	Costa Rica	2
<i>Megalopus</i> sp. 2 * ¹	Panama	–
<i>Poecilomorpha atripes</i> Lacordaire, 1845	South Africa	1
<i>Poecilomorpha cyanipennis</i> (Kraatz, 1879)	South Korea, Russia	4
<i>Pseudohomalopterus carinatus</i> Pic, 1920	Brazil	7
<i>Sphondylia</i> sp.	Africa	1
<i>Temnaspis septemmaculata</i> (Hope, 1831)	Laos	1
<i>Temnaspis japonica</i> Baly, 1873 * ²	Japan	–
<i>Temnaspis</i> sp. * ¹	–	–
<i>Temnaspis speciosus</i> Baly, 1859	Bhutan, Nepal	4
Zeugophorinae		
<i>Zeugophora annulata</i> (Baly, 1873) * ²	–	–
<i>Zeugophora californica</i> Crotch, 1874	USA	6
<i>Zeugophora indica</i> Jacoby, 1903	Kashmir, India	3
<i>Zeugophora javana</i> Reid, 1992 * ³	Indonesia: West Java	–
<i>Zeugophora toroja</i> Reid, 1998 * ⁴	Indonesia: West Java	–
<i>Zeugophora varians</i> Crotch, 1873	Canada, USA	4
<i>Zeugophora vitinea</i> (Oke, 1932) * ⁵	Australia	–
<i>Zeugophora williamsi</i> Reid, 1989 * ⁵	Australia	–
<i>Zeugophorella riedeli</i> (Medvedev, 1996) * ⁶	New Guinea	–
Palophaginae		
<i>Cucujopsis setifer</i> Crowson, 1946 * ⁷	Australia	–
<i>Palophagoides vargasorum</i> Kuschel, 1996 * ⁸	Chile	–
<i>Palophagus australiensis</i> Kuschel, 1990 * ⁷	Australia	–
<i>Palophagus bunyae</i> Kuschel, 1990 * ⁷	Australia	–

*Information previously published; 1: Suzuki (2003); 2: Suzuki (1988); 3: Reid (1992); 4: Reid (1998); 5: Reid (1989); 6: Sekerka and Vives (2013); 7: Kuschel and May (1990); 8: Kuschel and May (1996).

Results

Our results showed that the three subfamilies of Megalopodidae can be effectively differentiated by their particular spermathecal anatomy (Table 2). We did not find intraspecific variation in the spermatheca. All subfamilies exhibit a spermathecal capsule (SptC), a spermathecal gland (SptGl) and a spermathecal duct (SptD); variations of these structures provide the diagnostic characters for these subfamilies (Fig. 1–6, Table 2). The SptD diameter and length are variable, and the length is always longer than the SptC (Figs 2i, 3a, b, i, 5b, 7a). The SptGl is wide and also longer than SptC (Figs 5a–d, 7b), except in Palophaginae where it is either shorter or the same size as the SptC (Figs 6g–j, Table 2). The SptC has wide walls and it is well sclerotized as in other coleopteran families (Figs 1–4). The shape of the SptC varies among the species of Megalopodidae (Figs 1–6).

In this study the SptC was divided in two portions, the proximal part of spermathecal capsule (SptCp) and the distal spermathecal part (SptCd) (Fig. 1a), following the homologies proposed by Suzuki (1988). The SptCp has a particular shape in each subfamily. Megalopodinae has a boomerang-shaped SptCp (Figs 1–3, 5a–c, 6a); in Zeugophorinae it is crane's neck-shaped (Figs 4, 5d, 6b–f); and in Palophaginae it is C-shaped (Fig. 6g–j, Table 2). In some species, the SptCp exhibits a prolongation of the apical wall called the velum (Figs 1, 2, 3a, b, 4a–c, 5a, b, 6a–f, h); it is less sclerotized than the rest of the SptC wall. The first part of the SptCd (=stem) (Fig. 1) is variable in length and sometimes is elongate (Figs 1–6). The SptCd has duct-shaped, the terminal portion in its last portion is globose (Figs 1, 2b, f–i). The SptCd is bifurcate (Figs 1, 2, 3a, i, 4a–b, 5a, d), ending the stem; this bifurcation could be a common duct (CoDu) between the SptGl and the SptD (Figs 2g, 3c, 4a, 6h).

In Megalopodinae, the differences among genera are especially evident in the shapes of the SptCp and SptCd. The genera *Agathomerus*, *Homalopterus* Perty, 1832, *Mastostethus*, and *Megalopus* (Figs 1, 2, 3a, b, 5a, 6a) have similar spermathecae; thus, they are proposed in this study as the “American group.” This group has a boomerang-shaped SptCp, with a velum. The SptCd is elongate, wide, and variable in length. The stem in the SptCd is long, and the apex of the SptC holds the spermathecal muscle (SptM) (Figs 1b, 5a). Some species have a stem with ornaments (Figs 2f, g, i). The terminal portion of the SptC in *A. flavomaculatus* (Klug, 1824) and *A. signatus* (Klug, 1824) is coiled and notably long (Figs 2d and 2e respectively); in *Megalopus inscriptus* Klug, 1824 (Fig. 3a) and *Megalopus* sp. 1 (Fig. 3b) it is shorter. The SptD can be wider and short as in *Megalopus* (Figs 3a, b), narrow and long as in *Mastostethus nigrocinctus* (Chevrolat, 1832) (Fig. 2g), or coiled as in *Homalopterus tristis* Perty, 1832 (Fig. 7a).

The apex of the SptCp in *Temnaspis* Lacordaire, 1845 (Figs 3c, d) does not have velum, and the internal part is abruptly narrowed towards the apex. The SptCd has a long stem that can have either two or three ramified ducts, as in *T. speciosus* Baly, 1859 and *T. septemmaculata* (Hope, 1831). These ducts are bifurcate and are connected between each other, forming a complex mass of ducts covering the stem. The CoDu



Figure 2. Structure of the spermatheca in Megalopodinae: *Agathomerus*, *Pseudohomalopterus*, *Homalopterus*, and *Mastostethus*. **a** *Agathomerus rufus* **b** *P. carinatus* **c** *A. (Eugathomerus) sellatus* **d** *A. (Agathomeroides) flavomaculatus* **e** *A. signatus* **f** *H. tristis* **g** *M. nigrocinctus* **h** *M. hieroglyphicus* **i** *M. variegatus*.

Table 2. Differences between the subfamilies of Megalopodidae.

	SptC morphology	SptCp	SptGl	SptD	Hold the SptM
Megalopodidae	complex	boomerang-shaped	not branched and longer	very long	apex and the stem
Zeugophorinae	complex	crane's neck-shaped	branched and longer	very long	apex and the terminal portion
Palophaginae	simple	C-shaped	not branched and short	short	–

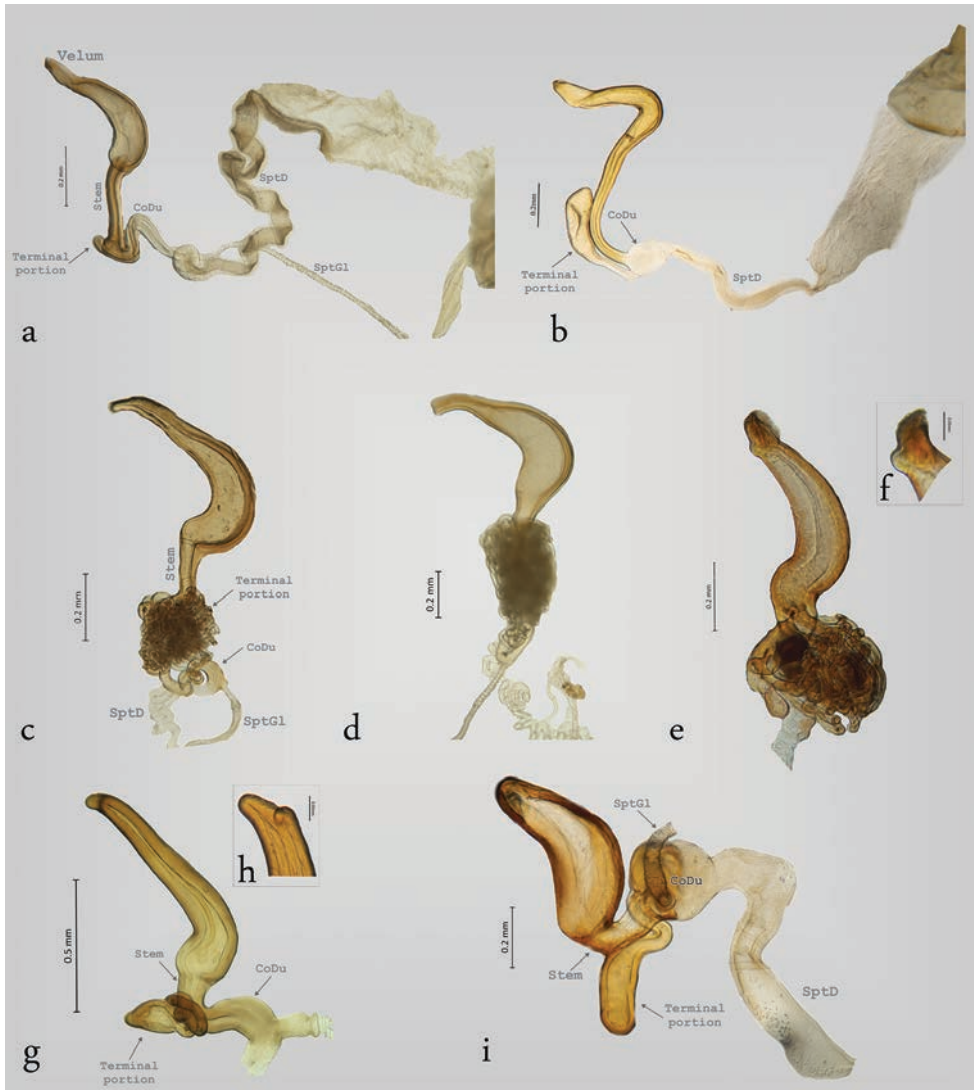


Figure 3. Structure of the spermatheca in Megalopodinae: *Megalopus*, *Temnaspis*, *Poecilomorpha*, *Sphondylia*. **a** *Megalopus inscriptus* **b** *Megalopus* sp. **c** *T. septemmaculata* **d** *T. speciosa* **e** *P. cyanipennis* **f** apex of the spermatheca in *P. cyanipennis* **g** *P. atripes*, **h** apex of the spermatheca in *P. atripes*, **i** *Sphondylia* sp.

is long and somewhat coiled, and it originates in the terminal portion of the SptC. Finally, the SptD is very variable in length and coils.

The genus *Poecilomorpha* Hope, 1840 has coarse walls in the SptCp, the apex is emarginate and without a velum (Fig. 3f, h), and its internal part is acuminate (Fig. 3e, g). The SptCd in *P. cyanipennis* (Kraatz, 1879) is divided in three branches connected between the SptCd and SptCp (Fig. 3e). The main connection is the stem, and the other two branches attach laterally and are interconnected with the stem; these branches lack rami-

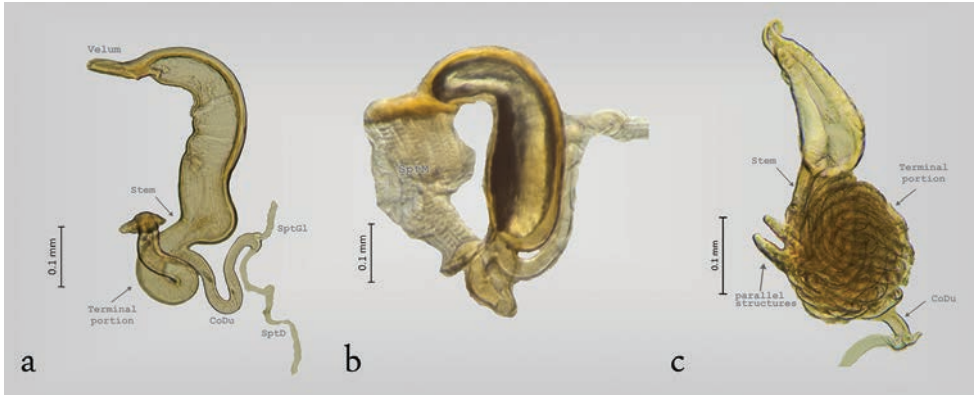


Figure 4. Structure of the spermatheca in Zeugophorinae **a** *Zeugophora californica* **b** *Z. varians* **c** *Z. indica*.

fications. All the lateral branches of the SptCd are coiled and form a mass. The CoDu has a diameter greater than that of the lateral ducts, and it is attached in the basal portion of SptCd. The SptCd in *P. atripes* Lacordaire, 1845 is globose and short (Fig. 3g), and the CoDu is thicker. The SptC in *Sphondylia* Weise, 1902 is different because of the tetrahedral form of the SptCp. The stem is short and is joined laterally to the terminal portion. The stem and the terminal portion are connected by the CoDu (Fig. 3i) that is globose, thick, and short. Finally, there is no connection with the SptCd.

The structure of the spermatheca in Zeugophorinae is notably different from Megalopodinae. The ventral wall of SptCp is narrow in *Zeugophora californica* Crothc (Fig. 4a), 1874 and *Zeugophora varians* Crothc, 1873 (Fig. 4b). The SptCd is elongate and twisted towards the apex, the stem is short, and the terminal portion in its last portion is fusiform (Fig. 4a, b). The apex and the terminal portion hold the SptM (Fig. 4b). The SptCd in *Zeugophora indica* Jacoby, 1903 (Fig. 4c), *Z. annulata* (Fig. 5d), and *Z. javana* (Fig. 6c) is an elongate and complex structure that is branched into three ramifications coiled in a subspherical mass (Suzuki 1988, Reid 1992). The terminal portion in its last portion presents two parallel structures that hold the SptM (Figs 4c, 5d). The SptGl is branched (Fig. 5d). The SptCd in *Z. toroja* (Fig. 6b), *Z. vitinea* (Fig. 6d), and *Z. williamsi* (Fig. 6e) is somewhat elongate, and it forms two terminal branches and do not form any type of mass. The last portion of SptCd is mound-shaped. Sekerka and Vives (2013) mentioned that *Z. riedeli* (Fig. 6f) has a characteristic velum and a long well coiled duct that is connected many times with the vasculum (= SptCp).

The subfamily Palophaginae (Figs 6g–j) has a simple spermatheca. The SptGl is short and narrow, and the SptCp is variable among the species. *Palophagus bunyae* Kuschel, 1990 (Fig. 6g), *P. australiensis* Kuschel, 1990 (Fig. 6h), and *Palophagoides vargasorum* Kuschel, 1996 (Fig. 6j) have an elongate SptCd. The SptGl and SptD are connected in the terminal portion. *Cucujopsis setifer* Crowson, 1946 (Fig. 6i) has the SptD reduced, and it is connected laterally with the SptCd. *Palophagus bunyae* (Fig. 6g) and *C. setifer* (Fig. 6i) have the SptD very long and coiled (Kuschel and May 1990, 1996).

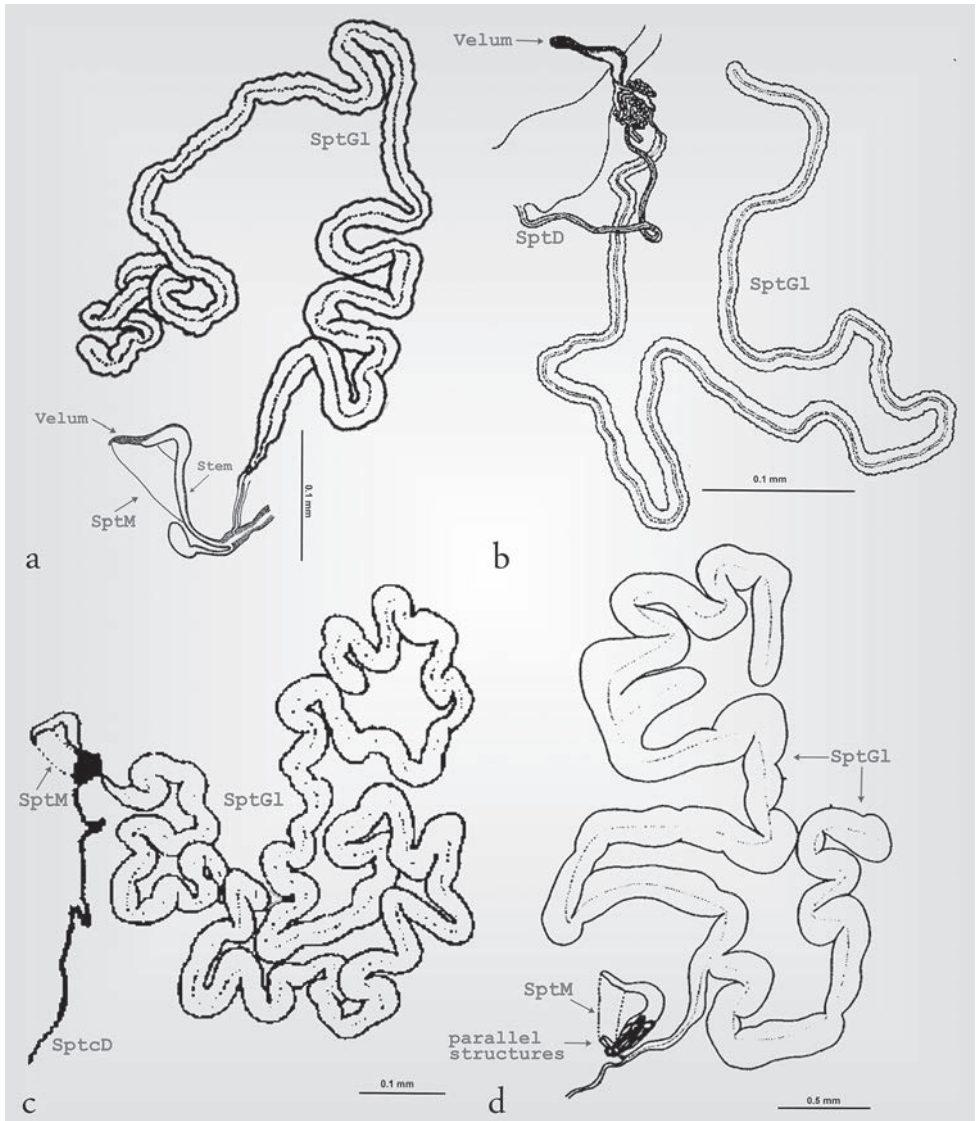


Figure 5. Spermatheca and spermathecal gland in Megalopodinae (a–c) and Zeugophorinae (d). **a** *Agathomerus* sp. **b** *Temnaspis* sp. **c** *T. japonica* **d** *Zeugophora annulata*. Images from Suzuki (1988, 2003).

Discussion

The structure of the spermatheca in Megalopodidae (Palophaginae + Zeugophorinae + Megalopodinae) is complex, and it is associated with a high diversity in forms. This variability affords characters with great taxonomic and phylogenetic value at various taxonomic levels. The structure of the spermatheca has been used to delimited species, that is the case of the genus *Mastostethus* (Rodríguez-Mirón and Zaragoza-Caballero 2017).

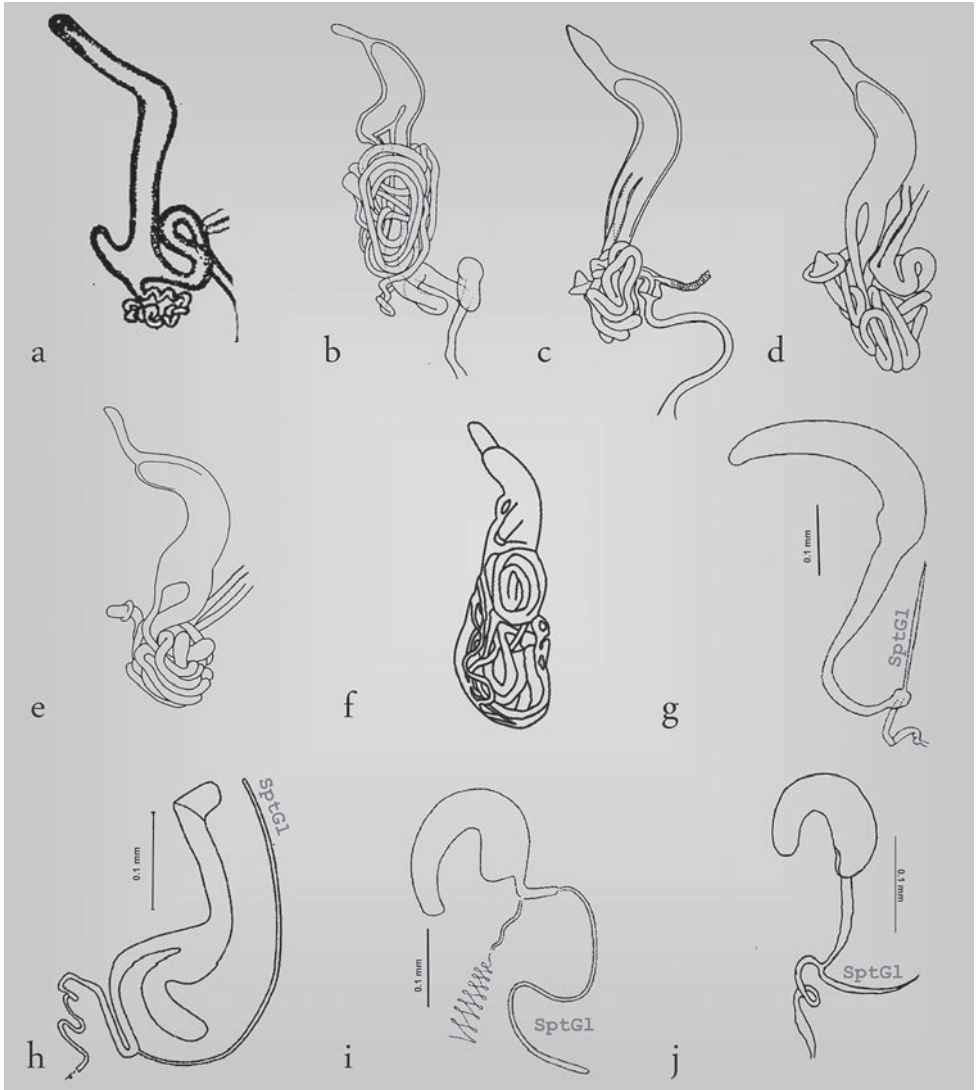


Figure 6. Structure of the spermatheca in Megalopodinae (a), Zeugophorinae (d–f) and Palophaginae (g–j). a *Megalopus* sp. 2 b *Zeugophora toroja* c *Z. javana* d *Z. vitinea* e *Z. williamsi* f *Zeugophorella riedeli* g *Palophagus bunyae* h *P. australiensis* i *Cucujopsis setifer* j *Palophagoides vargasorum*.

The spermatheca in Megalopodidae consists of a SptC, SptD, and SptG1, which is the arrangement that is the commonest in Coleoptera, including Chrysomeloidea, except in *Vesperus luridus* (Rossi, 1794) (Vesperiidae), which does not have an SptD or an SptG1 (De Marzo 2008). The SptC of Coleoptera is usually well sclerotized, as in Megalopodidae (Figs 2–4), and this condition that helps with sperm storage (Suzuki 1988, Candan et al. 2010). However, the families Orsodacnidae and Vesperiidae have a membranous SptC (Suzuki 1988, Saito 1993).

The SptC has a particular structure in the three subfamilies of Megalopodidae. The morphology of the SptCp and SptCd in Zeugophorinae and Megalopodinae is complex (Suzuki 1988, 2003), similar to that of Disteniidae where the SptC has a complex arrangement in the SptCd, the stem being globose, the SptCp being C-shaped, and the SptC being “?-shaped” (Lin and Murzin 2012, Bi and Lin 2013). In Chrysomelidae, Orsodacnidae and Cerambycidae the SptC is simple, C-shaped or hook-shaped, and the SptCd is wide (Suzuki 1988, Hernández 1993, Hernández and Ortuño 1992, Mergen 2004, Chamorro-Lacayo et al. 2006, Yus-Ramos 2008, Gui-Yi and Li 2012).

The C-shaped SptC is present in Palophaginae (Fig. 6i, j), the sister group of the remaining two subfamilies of Megalopodidae (Reid 1995, Marvaldi et al. 2009). Lamiinae (Cerambycidae) has a narrow SptCd and a wide SptCp (Hernández and Ortuño 1992, Hernández 2000, Lin et al. 2009). The SptCp in Vesperidae is like an elongate sack, and this character is considered a plesiomorphic state (Saito 1993, De Marzo 2008). Considering the last idea, the C-shaped SptC in Megalopodidae (Fig. 6i, j) could be considered as a plesiomorphic state present in a common ancestor of Orsodacnidae, Cerambycidae, Chrysomelidae, and Megalopodidae. Moreover, the complex arrangement of the SptC in Megalopodidae (Figs 2–5, 6a–f) could be considered as an apomorphic state. These changes, from simple to complex structure in the SptC, have been mentioned as an evolutionary change in Cerambycidae (Saito 1993) and Criocerinae (Matsumura et al. 2014).

The shape and length of the SptGl and SptD are not taxonomically or phylogenetically diagnostic among families. These structures should be considered as homoplastic, in view of the heterogeneity in Cerambycidae and Chrysomelidae (see Suzuki 1988, Saito 1993). Even so, the SptGl of Megalopodidae transitions from simple to complex. Palophaginae has a short SptGl (Fig. 6g, j) (Kuschel and May 1990, 1996), in contrast with Zeugophorinae and Megalopodinae (Figs 5a–d, 7b), where it is longer and thicker in comparison to the SptC. The SptGl in Zeugophorinae is branched (Fig. 5d) (Suzuki 1988, 2003).

The SptD in Megalopodidae is characterized by being longer than the SptC (Figs 2i; 3a, b; 5b; 7a). The SptD length has a close relationship with the flagellum length in males. That is the case of *Megalopus armatus* Lacordaire, 1845, where the flagellum goes until the spermatheca and leaves the spermatophore (Flowers and Eberhard 2006). This relationship has been found in some species of leaf beetles (Chrysomelidae), such as in *Chelymorpha alternans* Boheman, 1884 (Cassidinae) (Rodríguez et al. 2004) and in some species of *Lema* (subgenus *Lema*) Fabricius, 1798 (Criocerinae) where it is considered as a plesiomorphic state (Matsumura and Suzuki 2008). Also, a relationship between the SptD and the flagellum has been found in Staphylinidae (Gack and Peschke 1994).

The correlation of the lengths of the reproductive organs in Megalopodinae is characteristic of the genus *Megalopus*. However, in the genera *Homalopterus*, *Temnaspis*, and *Agathomerus*, this correlation is obscured because the SptD is very long and coiled (Figs 3c, d, 7a). Moreover, *A. flavomaculatus* (Fig. 2d) and *A. signatus* (Fig. 2e) have a very long SptCd, in contrast to *Megalopus*, where the SptD is shorter and not coiled, and the SptCd is short (Figs 3a, b, 6a). The length of the flagellum has been pointed

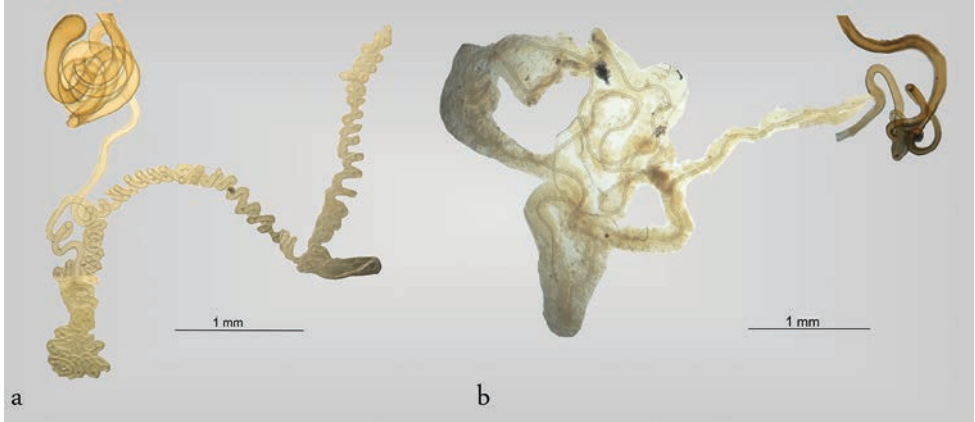


Figure 7. Spermathecal duct and gland in Megalopodidae (Megalopodinae). **a** spermathecal duct of *Homalopterus tristis* **b** spermathecal gland of *Agathomerus (Eugathomerus) sellatus*.

out as the main factor for fitness, where the selective pressure favors a longer flagellum as a result of sexual selection (e.g. Rodriguez et al. 2004, Matsumura and Suzuki 2008).

The SptM has an important function in reproduction. The SptC in Coleoptera is adapted in many ways to give two places of insertion of the muscle fibers, which form the SptM (De Marzo 2008). The surface of the SptC in Megalopodidae has two forms for connecting the muscle fibers. The first one is present in Megalopodinae, where the fibers connect the apex of the SptC with the stem (Figs 1b, 5a). The second way is where the apex is connected with the terminal portion; it is present in Zeugophorinae (Figs 4b, 5d). The SptM in Palophaginae has not been described.

Some characters in the spermathecae possibly diagnose genera or groups of genera. For example, the arrangement of the SptC is similar within the American group (*Agathomerus*, *Homalopterus*, *Megalopus*, and *Mastostethus*), but is different from that found in *Poecilomorpha*, *Temnaspis*, and *Sphondylia*, because of the presence of a velum in the American group. *Sphondylia* differs from the rest of the genera of Megalopodinae, due to the tetrahedral arrangement of the SptCp (Fig. 3i).

The walls thickness of SptC have differences among Megalopodinae. The apical portion in *Poecilomorpha* and *Temnaspis* is acuminate (Fig. 3c–e, g). These walls are gradually reduced in the American group (Figs 1, 2, 3a, b).

Within the subfamily Zeugophorinae, there are differences in the SptC. The genus *Zeugophorella* Sekerka, 2013 (Fig. 6f) has multiple connections between the SptCd and the SptCp. Such connections are not present in *Zeugophora* Kunze, 1818. Between the Nearctic species and the Asian species that were sampled in this study, there are differences in the arrangement of the SptC. The North American species (*Z. californica* and *Z. varians*) have a curved and elongate SptCp (Fig. 4a, b). Among the Old World species, *Z. indica*, *Z. annulata*, and *Z. javana* have an SptCd with a complex mass of ducts forming three branches (Figs 4c, 5d, 6c) (Suzuki 1988, Reid 1992). In addition, the structure that holds the SptM is different. In the Nearctic species, it is fusiform (Fig. 4a, b); in *Z. indica* and *Z. annulata* (Figs 4c, 5d), this structure is like two paral-

lel bars, and in *Z. javana* (Fig. 6c), *Z. vitinea* (Fig. 6d), and *Z. williamsi* (Fig. 6e), it is mound-shaped. *Zeugophora annulata* has been treated as part of the subgenus *Pedrillia* Westwood, 1864, but this subgenus was just synonymized with *Zeugophora* (Sekerka and Vives 2013). This taxonomic change was made because of the lack of diagnostic characters that validate the subgenus *Pedrillia*. The spermatheca provides characters to diagnose genera and subgenera. Particularly useful is the SptCd of the SptC, which is different between the North American species and the Asiatic species of *Zeugophora*.

Conclusions

The present study compares the spermathecae of Megalopodidae, and it considers species from all three subfamilies (Megalopodinae, Zeugophorinae and Palophaginae). It describes for the first time this structure for 20 taxa.

We conclude that the SptCp variations are informative and useful in diagnosing these three subfamilies. In addition, the variations observed in the distal portion of the SptCd are diagnostic of several genera, and, in some cases, groups of genera, such as the American group.

Finally, we believe that the spermatheca has a high taxonomic value for diagnosing taxa at various ranks within Megalopodidae. However, further testing of this hypothesis, to be provided by phylogenetic analyses, will establish the phylogenetic signal and corroborate the homology hypothesis of this character complex.

Acknowledgements

We thank to Michael Schmitt and Caroline Chaboo for the invitation to the volume 7 of Research on Chrysomelidae. We also thank to all the curators and collections that provided specimens. We also extend thanks to Fernando Alvarez Padilla and Shawn Clark for his valuable comments and improvements to the English, as well as to Juan J. Morrone, Yoko Matsumura, and anonymous reviewer for his valuable comments. The first author thanks the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. He also thanks the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for fellowship support, and to the Institute of Biology (UNAM) for the infrastructure provided.

References

- Arnqvist G (1997) The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypotheses by single species studies. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 365–379. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01501.x>

- Aslam NA (1961) An assessment of some internal characters in the higher classification of the Curculionidae *s.l.* (Coleoptera). Transactions Royal Entomological Society of London 113: 417–480. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1961.tb00799.x>
- Bi WX, Lin MY (2013) Description of a new species of *Distenia* (Coleoptera, Disteniidae, Disteniini) from southeastern China, with records and diagnoses of similar species. ZooKeys 275: 77–89. <https://doi.org/10.3897/zookeys.275.4700>
- Biondi M (2001) Revision of the species of *Chaetocnema* from Madagascar (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae). European Journal of Entomology 98: 233–248. <https://doi.org/10.14411/eje.2001.040>
- Borowiec L, Opalinska S (2007) The structure of spermathecae of selected genera of Stolaini and Eugenysini (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) and its taxonomic significance. Annales Zoologici 57: 463–479.
- Borowiec L, Pomorska J (2009) The structure of the spermathecae of the genus *Stolas* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Mesomphaliini) and its taxonomic significance. Annales Zoologici 59: 201–221. <https://doi.org/10.3161/000345409X464038>
- Borowiec L, Skuza M (2004) The structure of spermatheca in the genus *Chelymophra* Chevrolat, 1837 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) and its taxonomic significance. Annales Zoologici 54: 439–451.
- Borowiec L, Świętojańska J (2001) Revision of *Cassida litigiosa* group from southern Africa (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). Annales Zoologici 51: 153–184.
- Candan S, Mahmut E, Sümeyye F (2010) Surface Morphology of the spermatheca of *Dolycoris baccarum* (Linnaeus, 1758) (Heteroptera: Pentatomidae). Entomological News 121: 334–341. <https://doi.org/10.3157/021.121.0406>
- Chamorro-Lacayo ML, Konstantinov AS, Moseyko AG (2006) Comparative morphology of the female genitalia and abdominal structures of Neotropical Cryptocephalini (Coleoptera: Chrysomelidae: Cryptocephalinae). Coleopterists Bulletin 60: 113–134. <https://doi.org/10.1649/873.1>
- De Marzo L (2008) Biodiversita della spermateca nei coleotteri. Atti Accademia Nazionale Italiana di Entomologia Anno LVI: 69–96.
- Ferronato EMO (2000) A cápsula da espermateca dos Eumolpinae (Coleoptera: Chrysomelidae) associados a *Theobroma cacao* L. (Sterculiaceae) do Sul da Bahia. 29: 57–63. <https://doi.org/10.1590/S0301-80592000000100007>
- Flowers RW, Eberhard WG (2006) Fitting together: copulatory linking in some Neotropical Chrysomeloidea. Revista de Biología Tropical 54: 829–842. <https://doi.org/10.15517/rbt.v54i3.12798>
- Gack C, Peschke K (1994) Spermathecal morphology, sperm transfer and a novel mechanism of sperm displacement in the rove beetle, *Aleochara curtula* (Coleoptera, Staphylinidae). Zoomorphologie 114: 227–237. <https://doi.org/10.1007/BF00416861>
- Gaiger F, Vanin SA (2008) On the utility of female genitalia in the systematics of Curculionidae: examples from Entimini and Hylobiina (Coleoptera: Curculionidae). Annales de la Société Entomologique de France 44: 47–57. <https://doi.org/10.1080/00379271.2008.10697543>

- Grodner ML, Steffens W (1978) Evidence of a chemotactic substance in the spermathecal gland of the boll weevil. *Transactions of the American Microscopical Society* 97: 116–120. <https://doi.org/10.2307/3225691>
- Gschwentner R, Tadler A (2000) Functional anatomy of the spermatheca and its duct in the seed bug *Lygaeus simulans* (Heteroptera: Lygaeidae). *European Journal of Entomology* 97: 305–312. <https://doi.org/10.14411/eje.2000.047>
- Gui-Yi W, Li C (2012) Comparative morphological study on the female genitalia of species in the subfamily Prioninae (Coleoptera, Cerambycidae). *Acta Zootaxonomica Sinica* 37: 44–53.
- Harterreiten-Souza ES, Pujol-Luz JR (2012) Comparative morphology of the spermathecae of some species of *Chrysomya* Robineau-Desvoidy and *Cochliomyia* Townsend (Diptera, Calliphoridae). *Revista Brasileira de Entomologia* 56: 54–58. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262012005000002>
- Hernández JM (1993) La genitalia femenina en el género *Corymbia* Des Gozis, 1886 (Coleoptera, Cerambycidae). *Elytron* 7: 99–104.
- Hernández JM (2000) Estudio multivariante de la genitalia masculina y femenina en seis especies de *Iberodorcadion* Breuning, 1943 (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae) de la comunidad de Madrid (España) y propuesta de nuevas sinonimias para el grupo. *Boletín de la sociedad española de entomología* 24: 97–129.
- Hernández JM, Ortuño VM (1992) Estudio de la genitalia femenina en *Iberodorcadion* Breuning, 1943 y comentarios sobre su valor taxonómico (Coleoptera: Cerambycidae). *Graellsia* 48: 91–97.
- Kasap H, Crowson RA (1979) The male reproductive organs of Bruchidae and Chrysomelidae (Coleoptera). *Turkish Journal of Entomology* 3: 199–216.
- Kuschel G, May BM (1990) Palophaginae, a new subfamily for leaf-beetles, feeding as adult and larva on araucarian pollen in Australia (Coleoptera: Megalopodidae). *Invertebrate Taxonomy* 3: 697–719. <https://doi.org/10.1071/IT9890697>
- Kuschel G, May BM (1996) Discovery of Palophaginae (Coleoptera: Megalopodidae) on *Araucaria araucana* in Chile and Argentina. *New Zealand Entomologist* 19: 1–13. <https://doi.org/10.1080/00779962.1996.9722015>
- Lin MG, Tavakillin A, Montreuil O, Yang X (2009) A study on the *indiana* & *galathea* species-group of the genus *Glenea*, with descriptions of four new species (Coleoptera: Cerambycidae: Lamiinae: Saperdini). *Annales de la société entomologique de France* 45: 157–176. <https://doi.org/10.1080/00379271.2009.10697599>
- Lin MY, Murzin SV (2012) A study on the apterous genus *Clytomelegena* Pic, 1928 (Coleoptera, Disteniidae). *ZooKeys* 216: 13–21. <https://doi.org/10.3897/zookeys.216.3769>
- López-Guerrero Y, Halffter G (2000) Evolution of the spermatheca in the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Fragmenta Entomologica* 32: 225–285.
- López-Pérez S, Zaragoza-Caballero S, Chaboo CS (2016) Revision of *Ogdoecosta* Spaeth 1909 with description of *Ogdoecosta paraflavomaculata* López-Pérez, sp. nov. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Mesomphaliini). *Zootaxa* 4179: 410–440. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4179.3.4>
- Mann JS, Crowson RA (1983) On the Internal Male Reproductive Organs and their Taxonomic Significance in the Leaf Beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomologia Generalis* 9: 75–99. <https://doi.org/10.1127/entom.gen/9/1983/75>

- Marvaldi AE, Duckett CN, Kjer KM, Gillespie JJ (2009) Structural alignment of 18S and 28S rDNA sequences provides insights into phylogeny of Phytophaga (Coleoptera: Curculionoidea and Chrysomeloidea). *Zoologica Scripta* 38: 63–77. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00360.x>
- Matsumura Y, Suzuki K (2008) Comparative morphology of internal reproductive systems in leaf beetles of the Donaciinae and Criocerinae (Coleoptera: Chrysomelidae) and its implication for the phylogeny. *Zootaxa* 1845: 1–32.
- Matsumura Y, Yao I, Beutel R, Yoshizawa K (2014) Molecular phylogeny of the leaf beetle subfamily Criocerinae (Insecta: Coleoptera: Chrysomelidae) and the correlated evolution of reproductive organs. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 72: 95–110.
- Mergen O (2004) The female genital structure of some *Bruchidius* (Coleoptera, Bruchidae) species and their systematic importance. *Italian Journal of Zoology* 71: 101–106. <https://doi.org/10.1080/11250000409356559>
- Pascini TV, Martins GF (2017) The insect spermatheca: an overview. *Zoology* 121: 56–71. <http://dx.doi.org/10.1016/j.zool.2016.12.001>
- Reid CAM (1989) The Australian species of the tribe Zeugophorini (Coleoptera: Chrysomelidae: Megalopodinae). *General and Applied Entomology* 21: 39–47.
- Reid CAM (1992) A new species of *Zeugophora* Kunze from Java (Coleoptera: Chrysomelidae: Megalopodinae). *Treubia* 30: 403–408.
- Reid CAM (1995) A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae *sensu lato* (Chrysomeloidea). In: Pakaluk J, Ślipiński SA (Eds) *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, 559–631.
- Reid CAM (1998) Two new species of *Zeugophora* Kunze in Indonesia (Coleoptera: Megalopodidae: Zeugophorinae). *Serangga* 3: 7–14.
- Rodríguez V (1994) Function of the spermathecal muscle in *Chelymorpha alternans* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Physiological Entomology* 19: 198–202. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1994.tb01043.x>
- Rodríguez VD, Windsor DM, Eberhard WG (2004) Tortoise beetle genitalia and demonstration of a selected advantage for flagellum length in *Chelymorpha alternans* (Chrysomelidae, Cassidini, Stolaini). In: Jolivet P, Santiago-Blay JA, Schmitt M (Eds) *New Developments in the Biology of Chrysomelidae*. SBP Academic Publisher, The Hague, 739–748.
- Rodríguez-Mirón GM (2016) Diversity and distribution in the world of Megalopodidae 1152 Latreille (Coleoptera: Chrysomeloidea). In: *Memoirs of the XXV International Congress 1153 of Entomology (Orlando), September 2016*. The Entomological Society of America D3161.
- Rodríguez-Mirón GM, Zaragoza-Caballero S (2017) Revisión taxonómica del género *Mastostethus* (Coleoptera: Megalopodidae) en México y descripción de dos especies nuevas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 312–334. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.027>
- Saito A (1993) Female reproductive organs of cerambycid beetles from Japan and the neighboring areas: V. General consideration. *Elytra* 21: 199–216.

- Santos GBD, Rosado-Neto GH (2010) Morphological aspects of the genitalia of seven species of *Heilus* Kuschel (Coleoptera, Curculionidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 54: 157–164. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262010000200001>
- Schuler L (1963) La spermatheque chez les Harpalidae et les Pterostichidae de France. *Revue française d'entomologie* 30: 81–103.
- Sekerka L, Vives E (2013) Review of Zeugophorinae of New Guinea, with description of *Zeugophorella* gen. nov. and new synonyms of *Zeugophora* (Coleoptera: Megalopodidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 53: 747–762.
- Snodgrass RE (1935) *Principles of Insect Morphology*. McGraw-Hill Book Co., New York and London, 667 pp.
- Suzuki K (1988) Comparative morphology of the internal reproductive system of Chrysomelidae (Coleoptera). In: Jolivet P, Petitpierre E, Hsiao TH (Eds) *Biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston and London, 317–355. https://doi.org/10.1007/978-94-009-3105-3_19
- Suzuki K (2003) Systematic position of the subfamilies Megalopodinae and Megascelinae (Chrysomelidae) based on the comparative morphology of internal reproductive system. In: Furth D (Ed.) *Special topics in leaf beetle biology*. Pensoft, Bulgaria, 105–116.
- Triplehorn CAJ, Borror NF, Triplehorn DJCA, Johnson NF (2005) *Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects*. Peter Marshall, United States of America, 864 pp.
- Wanat M (2007) Alignment and homology of male terminalia in Curculionoidea and other Coleoptera. *Invertebrate Systematics* 21: 147–171. <https://doi.org/10.1071/IS05055>
- Yus-Ramos R (2008) Descripción del aparato genital femenino de catorce especies de brúquidos de la fauna canaria (Coleoptera: Bruchidae). *Boletín de la sociedad española de entomología* 32: 39–54.
- Zunino M (2012) Cuarenta años de anatomía de las piezas genitales en la taxonomía de los escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea): el estado del arte. *Dugesiana* 18: 197–206.

CAPÍTULO 3

MANUSCRITO EN PREPARACIÓN

(Para ser sometido a la revista Cladistics)

Análisis filogenético de la familia Megalopodidae (Coleoptera: Chrysomeloidea)

Análisis filogenético de la familia Megalopodidae (Coleoptera: Chrysomeloidea)

Geovanni M. Rodríguez-Mirón, Santiago Zaragoza-Caballero, Juan J. Morrone, Fernando Álvarez-Padilla

Resumen

La sistemática de la familia Megalopodidae es poco conocida a pesar de ser un grupo pequeño de escarabajos fitófagos. Con la finalidad de poner a prueba la monofilia de Megalopodidae y esclarecer las relaciones filogenéticas de la familia, se implementó un análisis filogenético con evidencia morfológica. Se incluyeron 146 caracteres morfológicos de adultos y uno de larvas, 77 especies de 24 géneros y 13 subgéneros de Megalopodidae. Como grupo externo se consideraron 11 taxones que representan a cada una de las familias de Chrysomeloidea. Se realizaron análisis de parsimonia con pesos iguales y pesos implicados. La familia Megalopodidae y las subfamilias Palophaginae y Zeugophorinae fueron recobradas como monofiléticas, caso contrario para Megalopodinae. Atelerinae se propone como nueva subfamilia de Megalopodidae. De acuerdo con la topología del árbol para Megalopodinae se reconocen tres grupos: Leucatea, Sphondylia y Megalopus. Los géneros *Macrolopha*, *Colobaspis*, *Kwilua*, *Poecillomorpha*, *Temnaspis*, *Antonaria*, *Agathomerus*, *Megalopus* y *Bothromegalopus* resultaron como grupos no monofiléticos. A partir de los resultados obtenidos del análisis cladístico, se realizaron cambios taxonómicos y nomenclaturales. Los resultados de este análisis muestran evidencia de los grupos que presentan problemas taxonómicos, por lo que es necesario dirigir futuros estudios tanto taxonómicos como filogenéticos.

Introducción

Phytophaga constituyen el linaje más diverso dentro de Coleoptera (350, 000 spp.) y representan el 40 % de las especies (Ślipiński *et al.*, 2011; Marvaldi *et al.*, 2009). El clado Phytophaga se constituye por las superfamilias Curculionoidea Latreille y Chrysomeloidea Latreille, grupos con alta especialización trófica, el 99% de sus especies se alimentan de plantas con flores (Grimaldi y Engel, 2005; Marvaldi *et al.*, 2009).

A lo largo de la historia de Chrysomeloidea, la estructura de las familias no ha sido estable debido al constante cambio en la asignación de categorías y de la inconsistencia que existe en los criterios para delimitar grupos (Reid, 1995, 2014; Suzuki, 1996). El arreglo de categorías superiores en Chrysomeloidea con mayor aceptación durante gran parte del siglo XX fue la división en tres familias: Cerambycidae Latreille, Bruchidae Latreille y Chrysomelidae Latreille, en esta última familia se incluían a los megalopódidos (Reid, 1995, 2014).

Los cambios en el arreglo de familias de Chrysomeloidea surgen principalmente a partir de estudios realizados en las décadas de los ochenta y los noventa del siglo pasado. Svacha y Danilevsky (1987) y Svacha *et al.* (1997) realizaron trabajos basados en morfología de adultos y larvas de Cerambycidae *sensu* Crowson (1955), donde se identificaron características suficientes para dividir a Cerambycidae *sensu* Crowson en cuatro familias Cerambycidae, Vesperidae Mulsant, Oxypeltidae Lacordaire y Disteniidae Thomson conjuntamente llamado “cerambiciformes”. En un análisis con el fin de conocer las relaciones filogenéticas de Chrysomelidae *sensu* Crowson, basado en 71 caracteres morfológicos de adultos y larvas de 29 taxones, y donde los taxones correspondían a un representante de cada subfamilia de Chrysomeloidea exceptuando algunos “cerambiciformes”, dio como resultado la división de Chrysomelidae *sensu* Crowson en tres familias: Chrysomelidae (incluyendo Bruchidae), Orsodacnidae Thomson y Megalopodidae Latreille (Reid, 1995). Estas tres familias se denominaron como el linaje de los “crisomeliformes” (Reid, 1995). Con los resultados de los estudios mencionados se elaboró el sistema de clasificación de la superfamilia Chrysomeloidea, actualmente el más aceptado y que consta de siete familias: Cerambycidae, Vesperidae, Oxypeltidae, Disteniidae, Chrysomelidae, Orsodacnidae y Megalopodidae (Lawrence y Newton, 1995; Bouchard, 2011; Bezark y Monné, 2013).

Megalopodidae es una familia pequeña dentro de Chrysomeloidea, en comparación con Cerambycidae (30 079 ssp.) y Chrysomelidae (32 500 ssp.) (Ślipiński *et al.*, 2011). Dentro de la familia Megalopodidae se reconocen 581 especies y 29 géneros (Rodríguez-Mirón, 2016), en tres subfamilias: Megalopodinae Latreille, Zeugophorinae Böving y Craighead y Palophaginae Kuschel (Kuschel y May, 1990; Reid, 1995; Bouchard *et al.*, 2011).

La sistemática de Megalopodidae a nivel de subfamilia no ha sido abordada explícitamente, y a nivel genérico las relaciones son completamente desconocidas. El conocimiento que se tiene sobre las relaciones internas de Megalopodidae es el resultado de trabajos desarrollados con otros objetivos y el número de taxones de Megalopodidae empleados como terminales ha sido reducido, sólo se han incluido uno o dos taxones de cada subfamilia (Reid, 1995; Reid, 2000; Farrell y Sequeira, 2004; Marvaldi *et al.*, 2009). Monrós (1947) ha señalado que dentro de Megalopodinae se podría reconocer un arreglo de tribus definido por la presencia o ausencia de la lígula bilobulada; carácter que serviría para separar a las especies del Nuevo y Viejo Mundo; sin embargo esta hipótesis no se ha puesto a prueba.

La mayor parte de la literatura relacionada con Megalopodidae son descripciones originales de las especies. Los trabajos enfocados en resolver problemas taxonómicos en Megalopodidae son prácticamente nulos, solo se conoce la revisión de las especies argentinas de Megalopodinae (Monrós, 1947), la revisión de las especies mexicanas del género *Mastostethus* Lacordaire (Rodríguez-Mirón y Zaragoza-Caballero, 2017), la revisión de Zeugophorinae en Australia y Nueva Guinea (Reid, 1989; Sekerka, y Vives, 2013) y la

reorganización del estatus taxonómico de los géneros de Megalopodinae en China (Yu y Liang, 2002).

Debido al desconocimiento de las relaciones filogenéticas de Megalopodidae, en este estudio el objetivo fue esclarecer las relaciones filogenéticas de la familia Megalopodidae mediante un análisis cladístico, además de poner a prueba la monofilia de Megalopodinae.

Materiales y métodos

Muestreo taxonómico

Se incluyeron taxones de cada una de las subfamilias de Megalopodidae (Megalopodinae, Palophaginae y Zeugophorinae). El grupo interno incluyó por 77 especies, 24 géneros y 10 subgéneros de la familia Megalopodidae. Para la selección de los taxones se tomó en cuenta la representación geográfica, así como la riqueza de los grupos (Tabla 1). Los ejemplares examinados son procedentes de distintas colecciones (Tabla 2). La codificación de caracteres de *Palophagus buyae* Kuschel se realizó con información proveniente de la descripción original (Kuschel y May 1990). Representantes de los géneros *Mimocolobaspis* Pic, *Nickimerus* Guerin, *Palophagoides* Kuschel y *Zeugophorella* Sekerka no se incluyeron en el análisis ya que no fue posible obtener ejemplares.

Tabla 1. Lista de taxones terminales, distribución por país y región biogeográfica.

*Corresponde a la especie tipo del género; + Corresponde a la especie tipo del subgénero; R. B.: Región biogeográfica; ETI: Etiópica; NEO: Neotropical; NEA: Neártica; PAL: Paleártica; ORI: Oriental.

Taxón	Familia o Subfamilia	Distribución (R. B.)
Grupo externo		
<i>Ptychoderes</i> sp.	Anthribidae	
<i>Tetraopes varicornis</i> Laporte	Cerambycidae	
<i>Trichoderes pini</i> Chevrolat	Cerambycidae	
<i>Distena</i> sp.	Distenidae	
<i>Vesperoctenus flohri</i> Bates	Vesperidae	
<i>Philus antennatus</i> (Gyllenhal)	Vesperidae	
<i>Oxypeltus quadrispinosus</i> Blanchard	Oxypeltidae	
<i>Aulacoscelis</i> sp.	Orsodacnidae	
<i>Orsodacne cerasi</i> (Linnaeus)	Orsodacnidae	
<i>Calligrapha serpentina</i> Rogers	Chrysomelidae	
<i>Metaposeris gemans</i> (Guérin)	Chrysomelidae	
<i>Sagra femorata</i> (Drury)	Chrysomelidae	
Grupo interno		

<i>Agathomerus (Agathomeroides) flavomaculatus</i> (Klug) ⁺	Megalopodinae	Argentina, Paraguay , Brasil (NEO)
<i>Agathomerus (Agathomerus) bivittatus</i> Lacordaeri	Megalopodinae	Brasil (NEO)
<i>Agathomerus (Agathomerus) fasciatus</i> (Dalman)	Megalopodinae	Brasil (NEO)
<i>Agathomerus (Agathomerus) pulche</i> Lacordaeri**	Megalopodinae	México (NEO)
<i>Agathomerus (Agathomerus) rufus</i> (Klug, 1834)	Megalopodinae	México (NEO)
<i>Agathomerus (Agathomerus) signatus</i> (Klug)	Megalopodinae	Brasil (NEO)
<i>Agathomerus (Agathomerus) sp.1</i>	Megalopodinae	México (NEO)
<i>Agathomerus (Agathomerus) sp.2</i>	Megalopodinae	México (NEO)
<i>Agathomerus (Eugathomerus) sellatus</i> (Germar) ⁺	Megalopodinae	Argentina Brasil (NEO)
<i>Agathomerus (Longathomerus) humeralis</i> Serville) ⁺	Megalopodinae	Brasil (NEO)
<i>Agathomerus (Mesagathomerus) quadrimaculatus</i> (Guérin) ⁺	Megalopodinae	Argentina, Brasil, Paraguay (NEO)
<i>Agathomerus (Trichagathomerus) subfasciatus</i> (Germar) ⁺	Megalopodinae	Argentina, Brasil, Paraguay (NEO)
<i>Antonaria (Antonaria) hirsuta</i> (Jacoby)	Megalopodinae	Zimbabue (ETI)
<i>Antonaria (Antonaria) murina</i> (Westwood)*	Megalopodinae	Nigeria (ETI)
<i>Antonaria (Antonaria) varicolor</i> (Jacoby)	Megalopodinae	Gabón (ETI)
<i>Ateledera cygnoides</i> Lacordaeri	Megalopodinae	Brasil, Guayana (NEO)
<i>Bartocaria cyaneus</i> (Clark)*	Megalopodinae	Brasil, Guyana (NEO)
<i>Bothromegalopus pilipes</i> (Lacordaeri)*	Megalopodinae	Argentina, Brasil, Paraguay (NEO)
<i>Bryantonaria crampeli</i> (Pic)*	Megalopodinae	Gabón, República Democrática del Congo (ETI)
<i>Falsocolobapsis elongatus</i> Pic	Megalopodinae	República Democrática del Congo (ETI)
<i>Falsocolobapsis pilosus</i> Pic*	Megalopodinae	República Democrática del Congo (ETI)
<i>Falsotemnaspis luteimembris</i> Pic	Megalopodinae	República Democrática del Congo (ETI)
<i>Falsotemnaspis nigripennis</i> Pic, 1951 *	Megalopodinae	República Democrática del Congo (ETI)
<i>Homalopterus heteroproctus</i> Lacordaeri	Megalopodinae	Brasil (NEO)
<i>Homalopterus tristis</i> Perty*	Megalopodinae	Argentina, Brasil (NEO)
<i>Kwilua africana</i> Jacoby*	Megalopodinae	República Democrática del Congo (ETI)
<i>Leucastea concolor</i> Westwood	Megalopodinae	Sudáfrica
<i>Leucastea dohrni</i> Stål, 1855*	Megalopodinae	Sudáfrica (ETI)
<i>Macroantonaria robustipes</i> Pic *	Megalopodinae	República Democrática del Congo (ETI)
<i>Macrolopha apicata</i> Fairmaire ⁺	Megalopodinae	Somalia (ETI)
<i>Macrolopha brunneonotata</i> Pic	Megalopodinae	República Democrática del Congo (ETI)
<i>Macrolopha luteofasciata</i> Pic	Megalopodinae	República Democrática del Congo (ETI)

<i>Macrolopha rustica</i> Weise*	Megalopodinae	Camerún (ETI)
<i>Macrolopha cribricollis</i> Pic	Megalopodinae	República Democrática del Congo (ETI)
<i>Macrolopha minuta</i> Pic*	Megalopodinae	República Democrática del Congo (ETI)
<i>Macrolopha mashuana</i> (Jacoby)	Megalopodinae	Zimbabue (ETI)
<i>Macrolopha murrayi</i> (Baly)	Megalopodinae	Nigeria (ETI)
<i>Macrolopha nyassae</i> Bryant	Megalopodinae	Malawi (ETI)
<i>Mastostethus hieroglyphicus</i> (Klug)	Megalopodinae	México (NEO)
<i>Mastostethus nigrocinctus</i> Chevrolat*	Megalopodinae	México-Guyana Francesa (NEO)
<i>Mastostethus</i> sp.	Megalopodinae	Sudamérica (NEO)
<i>Mastostethus tibialis</i> (Fabricius)	Megalopodinae	Guyana francesa (NEO)
<i>Mastostethus variegatus</i> (Klug)	Megalopodinae	Brasil (NEO)
<i>Megalopus (Megalopus) hirtipes</i> Klug	Megalopodinae	Brasil (NEO)
<i>Megalopus (Megalopus) inscriptus</i> Klug	Megalopodinae	México, Guyana Francesa (NEO)
<i>Megalopus (Megalopus)</i> sp.	Megalopodinae	Costa Rica (NEO)
<i>Megalopus (Falsomegalopus) apicalis</i> Pic ⁺	Megalopodinae	Brasil (NEO)
<i>Megalopus (Mucromegalopus) armatus</i> Lacordaeri	Megalopodinae	Colombia, Panamá, Venezuela (NEO)
<i>Megalopus (Mucromegalopus) buckleyi</i> Jacoby	Megalopodinae	Ecuador (NEO)
<i>Megalopus (Mucromegalopus) jacobyi</i> Bruch*	Megalopodinae	Argentina, Bolivia (NEO)
<i>Piomelopus flabellicornis</i> (Jacoby)*	Megalopodinae	Madagascar (ETI)
<i>Plesioagathomerus vittatus</i> Monrós*	Megalopodinae	Argentina (NEO)
<i>Poecilomorpha atripes</i> Lacordaeri	Megalopodinae	Sudáfrica (ETI)
<i>Poecilomorpha cyanipennis</i> (Kraatz)	Megalopodinae	China, Mongolia, Corea del Norte, Corea del Sur, Rusia (PAL)
<i>Poecilomorpha dollmani</i> Bryant	Megalopodinae	Zimbabue (ETI)
<i>Poecilomorpha laosensis</i> (Pic)	Megalopodinae	China, Laos, Vietnam (ORI)
<i>Poecilomorpha passerinii</i> Hope*	Megalopodinae	Sierra Leona (ETI)
<i>Pseudohomalopterus carinatus</i> Pic*	Megalopodinae	Brasil (NEO)
<i>Sphondylia afra</i> (Klug)	Megalopodinae	Sudáfrica (ETI)
<i>Sphondylia</i> sp.	Megalopodinae	África (ETI)
<i>Sphondylia tomentosa</i> (Lacordaeri)	Megalopodinae	Sudáfrica (ETI)
<i>Temnaspis amabilis</i> (Baly)	Megalopodinae	Mozambique (ETI)
<i>Temnaspis bengalensis</i> Westwood	Megalopodinae	India, Nepal (ORI)
<i>Temnaspis cumingi</i> Westwood	Megalopodinae	Filipinas (ORI)
<i>Temnaspis japonica</i> Baly	Megalopodinae	China, Japón (PAL)
<i>Temnaspis javanus</i> (Guerin-Meneville)*	Megalopodinae	Indonesia (ORI)
<i>Temnaspis septemmaculata</i> (Hope)	Megalopodinae	China, India, Myanmar, Nepal (ORI)

<i>Temnaspis speciosus</i> Baly, 1859	Megalopodinae	India, Nepal (ORI)
<i>Cucujopsis setife</i> Crowson*	Palophaginae	Australia Reino austral
<i>Palophagus bunyae</i> Kuschel*	Palophaginae	Australia Reino austral
<i>Zeugophora annulata</i> Baly, 1873	Zeugophorinae	China, Corea del Norte, Corea del Sur , Japón, Rusia (PAL)
<i>Zeugophora californica</i> Crothc	Zeugophorinae	USA (NEA)
<i>Zeugophora capensis</i> (Bryant)	Zeugophorinae	Sudáfrica (Del cabo)
<i>Zeugophora flavonotata</i> Chujo	Zeugophorinae	Japón (PAL)
<i>Zeugophora indica</i> Jacoby	Zeugophorinae	India, Tailandia (ORI)
<i>Zeugophora sp.</i>	Zeugophorinae	África (ETI)
<i>Zeugophora varians</i> Crothc	Zeugophorinae	Canadá, USA (NEA)

Como grupo externo se incluyeron 12 taxones. Para poner a prueba la monofilia de Megalopodinae, se incluyeron taxones de cada una de las familias de Chrysomeloidea (Tabla 1). Para enraizar el árbol se utilizó un especie de la familia Anthribidae Billberg, grupo plesimórfico de Curculionoidea (Tabla 1) (Marvaldi y Morrone, 2000; Marvaldi *et al.*, 2009).

Caracteres

Todos los ejemplares fueron examinados con un microscopio estereoscópico Zeiss Discovery V8, equipado con un ocular micrométrico usado para obtener las medidas utilizadas en caracteres continuos. La nomenclatura para la interpretación de homología de los genitales masculinos se hizo de acuerdo con Ehara (1954) y los femeninos de acuerdo con Suzuki (1988), Matsumura y Suzuki (2008) y Rodríguez-Mirón *et al.* (en prensa). Para la venación de las alas se utilizó la nomenclatura seguida por (Suzuki, 1994). Los genitales fueron disecados, el tejido excedente fue macerado con KOH al 10% (por 10 minutos). Los caracteres usados en este estudio se listan en el apéndice 1. La matriz de caracteres y sus estados fue compilada en WinClada (Nixon, 2002) (Apéndice 2).

Análisis cladístico

Se realizaron análisis de parsimonia con estados de carácter no ordenados, tanto con pesos iguales como con pesos implicados utilizando el software TNT 1.5 (Goloboff *et al.*, 2008). Para el análisis de pesos iguales se realizó una búsqueda heurística con el algoritmo “traditional search”, empleando 1000 réplicas y “tree-bisection-reconnection branch-swapping” (TBR), guardando 1000 árboles durante cada búsqueda, los nodos ambiguos fueron colapsados, los arboles duplicados y subóptimos fueron eliminados y después se realizó un consenso estricto de los arboles más parsimoniosos.

El análisis de pesos implicados se utilizó para explorar el efecto de la homoplasia. Se examinaron distintas topologías obtenidas con distintos valores de la constante de concavidad ($K=1$ a $K=17$). Los valores de K más bajos indican que los caracteres con mayor homoplasia son penalizados con mayor rigor, dándoles menos peso durante el análisis disminuyendo el efecto de la homoplasia sobre la señal filogenética (Goloboff, 1993). Las distintas topologías de los análisis con pesos implicados se obtuvieron mediante el algoritmo "New Technology Search algorithms". El consenso fue estabilizado 10 veces con un factor de 100, empleando "Sectorial search", "Ratchet", "Tree drift" y "Tree fusing".

Tabla 2. Colecciones (con acrónimo) y nombre de los curadores que proporcionaron ejemplares para este estudio

BMNH	The Natural History Museum, London, U. K. (Michael Geiser).
BYU	M. L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University, Provo, Utah, USA (Shawn M. Clark).
CCFES-Z	Colección Coleopterológica de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, México City, México (Ma. Magdalena Ordóñez Reséndiz).
CNIN	Colección Nacional de Insectos Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, México (Santiago Zaragoza Caballero).
EMEC	ESSIG Museum of Entomology, University of California, Berkeley, CA, USA (Peter T. Oboyski).
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, MA, USA (Philip D. Perkins).
MZFC	Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, México (Juan J. Morrone)).
NMNH	National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. USA (Alexander Konstantinov).
IRSNB	Royal Belgian Institute of Natural Sciences (Pol Limbourg).
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France (Antoine Mantilleri).
MFN	Museum Für Naturkunde Berlin (Johannes Frisch).
EBCC	Unidad de occidente IBUNAM, Estación de Biología Chamela (Enrique Ramírez)
NHMB	Naturhistorisches Museum Basel (Matthias Borer)

Resultados

La matriz se conforma de 89 taxones terminales, 12 del grupo externo y 77 del grupo interno. Se incluyeron las especies tipo de 23 géneros y 9 subgéneros de Megalopodidae (Tabla 1). Se codificaron 146 caracteres para cada taxón, 39 corresponden a la cabeza, 75 a las estructuras que conforman el tórax, 31 al abdomen y un carácter corresponde a la morfología de larvas (Apéndice 1).

En el análisis de pesos iguales resultaron 1 740 árboles igualmente parsimoniosos de 1 156 pasos (CI= 0.20, RI= 0. 69). El consenso estricto (Fig. 1) tiene una longitud de 1 208 pasos (CI= 0.19, RI= 0.67). Para el análisis de pesos implicados se retuvieron los árboles con una concavidad K=7 a K= 17, que mantienen una misma topología y una longitud nueve pasos más largo que los árboles obtenidos con pesos iguales (Fig. 2).

Las topologías obtenidas mediante los análisis de pesos iguales y pesos implicados son similares. En ambos análisis la familia Megalopodidae se recobró como monofilética (clado A; Figs. 1, 2). La subfamilia Palophaginae se recuperó como grupo natural, y resultó como grupo hermano del resto de los megalopódidos. También la subfamilia Zeugophorinae fue soportada como monofilética (Fig. 1, 2).

La monofilia de Megalopodinae no fue corroborada. El género *Ateledera* Lacordaeri fue recuperado como grupo hermano de Zeugophorinae y del resto de las Megalopodinae (Fig. 1, 2). El clado E (Figs. 1, 2) corresponde al resto de los Megalopodinae el cual se denominara como Megalopodinae s. nov.

En ambos análisis (pesos iguales y pesos implicados) los géneros *Macrolopha* Weise, *Kwilua* Jacoby, *Poecillomorpha* Hope, *Temnaspis* Lacordaire, *Antonaria* Jacoby y Clavareau, *Bartocaria* Jacoby y Clavareau, *Agathomerus* Lacordaire, *Megalopus* Fabricius y *Bothromegalopus* Monrós se recuperaron como no monofiléticos (Figs. 1, 2).

La topología obtenida mediante pesos iguales (Fig. 1) señala a *Macrolopha luteofasciata* Pic como el grupo del resto de los Megalopodinae s. nov., y a *Macrolopha mashuana* (Jacoby) como grupo hermano de *Poecillomorpha atripes* Lacordaeri y de los clados E-I, II. La posición de *P. atripes* no es definida junto a los clados E-I, II. Las relaciones internas del clado E-II no son claras, y el género *Sphondylia* Weise resulta no monofilético. Las especies *Macrolopha murrayi* (Baly), *M. bruneotata* Pic y *M. rustica* forman un grupo monofilético dentro del clado E-III (Fig. 1).

A diferencia de la topología del análisis bajo pesos iguales en la topología obtenida con pesos implicados (Fig. 2) *P. atripes* y *M. mashuana* se relacionan entre sí dentro del clado E-I y *M. luteofasciata* es el grupo hermano de los clados E-II, III. Las relaciones internas del clado E-

II son definidas y se recobra la monofilia del género *Sphondylia*. El clado formado por *M. murrayi*, *M. bruneotata* y *M. rustica*, obtenido mediante pesos iguales, no se corrobora con el análisis de pesos implicados (Fig. 2).

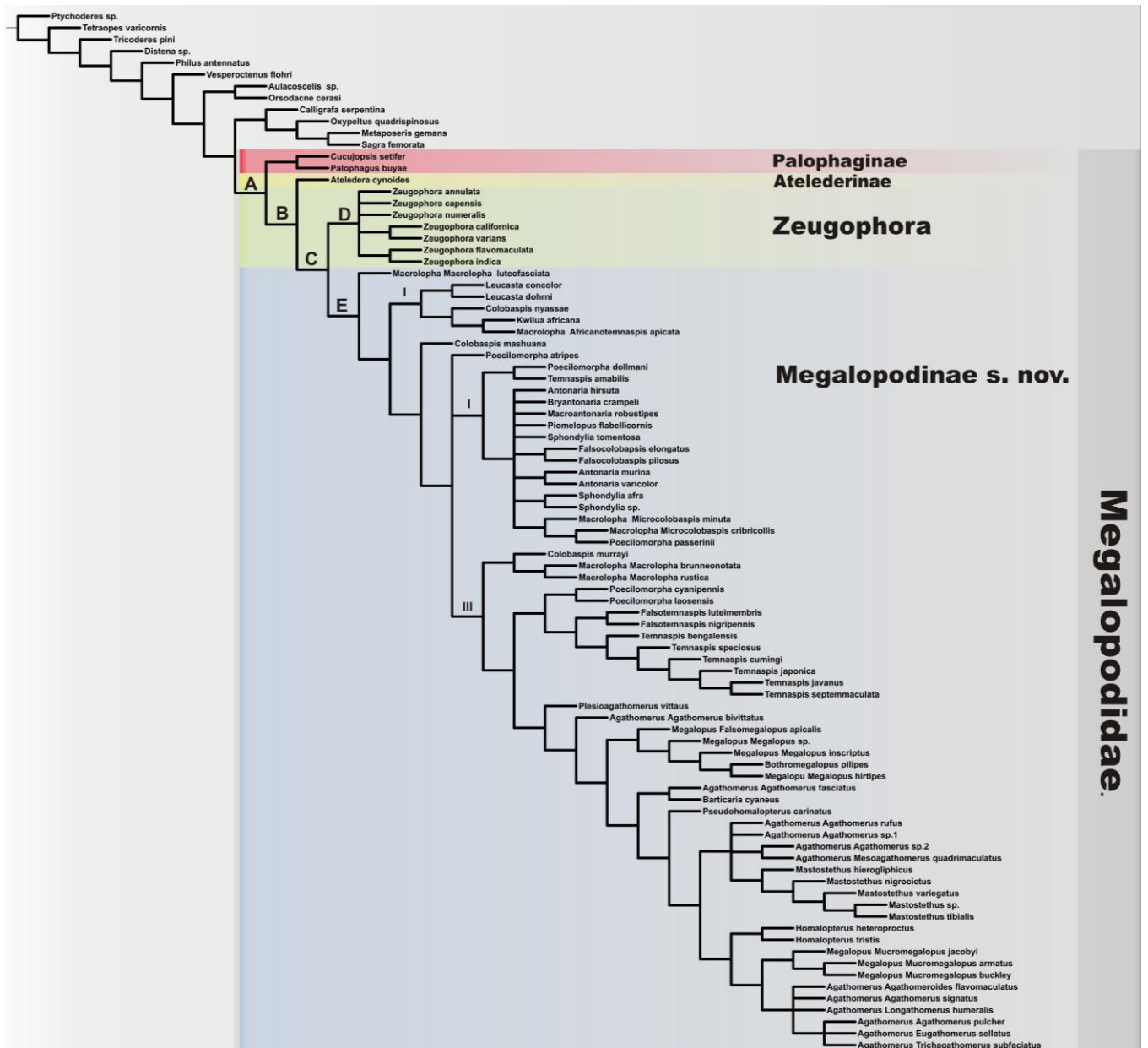


Figura 1. Cladograma de consenso estricto de los árboles más parsimoniosos obtenidos mediante el análisis de pesos iguales L=1 208, CI= 0.19, RI= 0.67.

Discusión

Las relaciones filogenéticas de Megalopodidae en Chrysomeloidea

Las relaciones de Megalopodidae con otras familias de Chrysomeloidea aún no son claras, a pesar de existir una serie de trabajos que han tratado de resolver esta pregunta. Los diferentes análisis filogenéticos se han realizado con información morfológica (Reid, 1995, 2000; Lawrence *et al.*, 2011), molecular (Hunt *et al.*, 2007, .Gómez-Zurita *et al.*, 2007; Gómez-Zurita *et al.*, 2008; McKenna y Farrell, 2009; Marvaldi *et al.*, 2009; Bocak *et al.*, 2014; McKenna *et al.*, 2015; Haddad *et al.*, 2017) y con análisis combinados (Duckett, 2004; Farrell, 1998; Gómez-Zurita *et al.*, 2008; Farrell y Sequeira, 2004).

El muestreo de taxones y caracteres en este análisis no es suficiente para conocer la posición de Megalopodidae dentro de Chrysomeloidea. Sin embargo, las topologías de los análisis bajo pesos iguales e implicados indican que el grupo hermano de Megalopodidae es Oxypeltidae + Chrysomelidae (Fig. 1, 2).

La hipótesis anterior difiere de las obtenidas en trabajos previos. En el análisis cladístico, basado en morfología de larvas y adultos incluyendo información de cada subfamilia de Megalopodidae realizado por Reid (1995), se planteó la hipótesis de que Megalopodidae es grupo hermano de Orsodacnidae + Chrysomelidae. Más tarde, los mismos caracteres fueron reanalizados en un análisis combinado con caracteres moleculares (Farrell 1998; Farrell y Sequeira, 2004), donde se ratificó la hipótesis planteada por Reid (1995). En otros análisis se ha señalado a Megalopodidae como grupo hermano del resto de Chrysomeloidea (Bocak *et al.*, 2014; Marvaldi *et al.*, 2009; Farrell y Sequeira, 2004).

En repetidas ocasiones, mediante análisis moleculares se ha señalado una estrecha relación de Megalopodidae con los cerambiciformes, particularmente con la familia Cerambycidae (Gómez-Zurita *et al.*, 2007; Gómez-Zurita *et al.*, 2008; Bocak *et al.*, 2014; Marvaldi *et al.*, 2009; Farrell y Sequeira, 2004; McKenna y Farrell, 2009; MacKenna *et al.*, 2015; Haddad *et al.*, 2017), sin embargo, las hipótesis no son consistentes entre sí. Además, al analizar el mismo conjunto de datos con diferentes métodos las hipótesis cambian (ver Marvaldi *et al.*, 2009, Farrell y Sequeira, 2004; Haddad *et al.*, 2017). El estudio realizado por Marvaldi *et al.* (2009) es uno de los trabajos con mejor representatividad de megalopódidos (3 subfamilias y 5 especies), y en uno de sus resultados se recobra el clado (Megalopodidae (Prioninae + Parandrinae)) el cual no presenta relaciones definidas con el resto de los Chrysomeloidea.

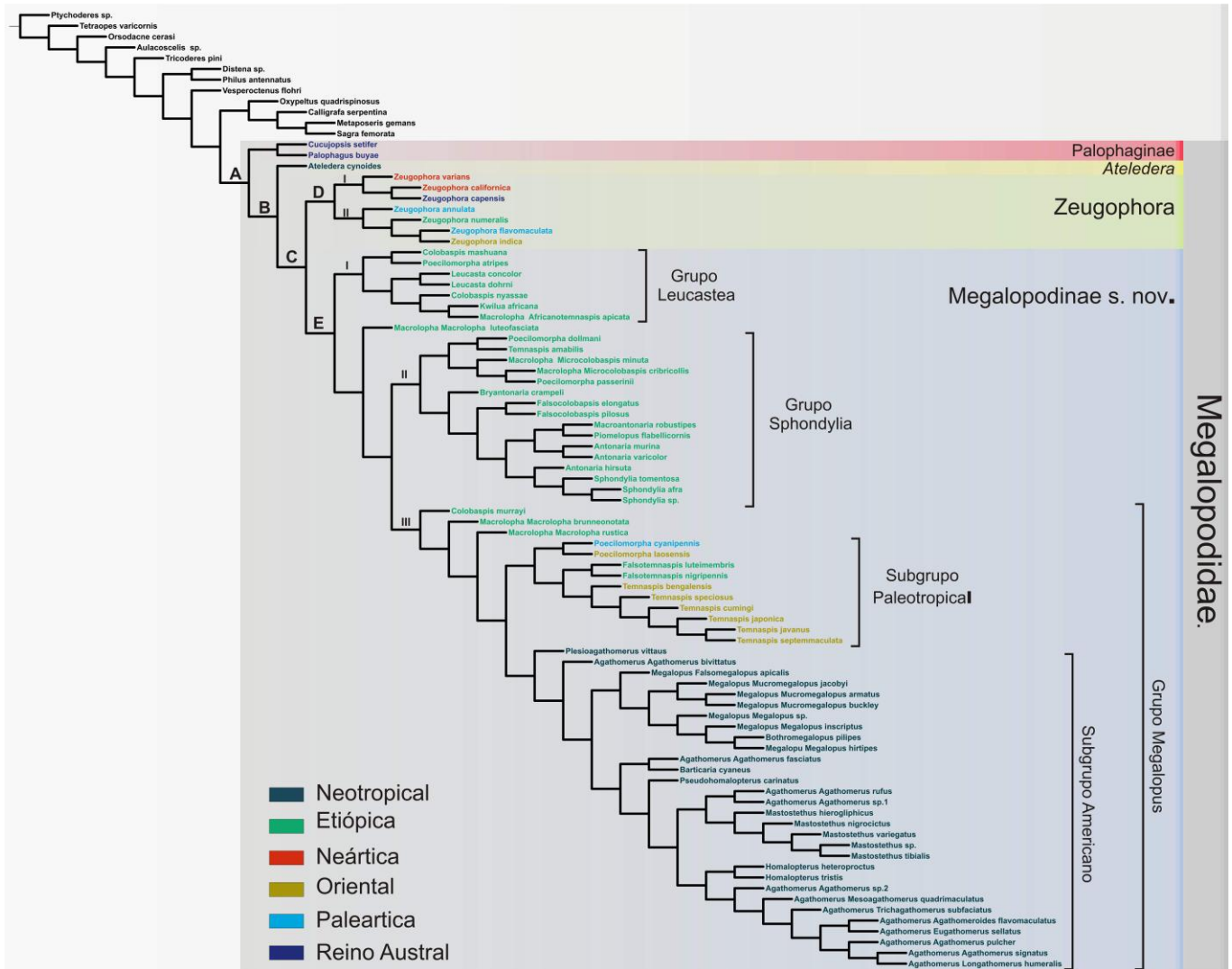


Figura 2. Cladograma común obtenido con K=7-17 (mediante el análisis de pesos implicados).

Recientemente Haddad *et al.* (2017) realizaron un análisis a partir de 552 copias de genes nucleares simples con el objetivo de reconocer las relaciones de familias y subfamilias del linaje de los Cerambiciformes y conocer la posición sistemática de Megalopodidae y Orsodacnidae dentro de Chrysomeloidea. De este análisis se concluye que Megalopodidae es un grupo parafilético y se obtienen dos hipótesis distintas de la posición de Megalopodidae dentro de Chrysomeloidea: ((Palophaginae + Oxypeltidae) Megalopodidae) Vesperidae)) y ((Palophaginae + Oxypeltidae) Megalopodidae) (Orsodacnidae + Cerambiciformes)).

La relación de Megalopodidae con los cerambiciformes también ha sido propuesta a partir del estudio individual de estructuras morfológicas, como las sensilias en los palpos maxilares, el sistema reproductor interno, la venación alar, las ampollas ambulatorias en las larvas y las líneas estridulatorias en el mesoescuto (Schmitt, 1994a, b; Suzuki, 1988, 1994; Kuschel y May, 1990; Svacha *et al.* 1997). Las líneas estridulatorias en el mesonoto de los adultos y las ampollas ambulatorias en larvas se han señalado como sinapomorfías de Cerambycidae, por lo que la presencia de dichas estructuras en Megalopodidae, ha dado pie a sugerir un origen común de éstas en Megalopodidae y cerambiciformes (Kuschel y May, 1990, Schmitt, 1994 a, Svacha *et al.*, 1997).

Las líneas estridulatorias en el mesoescuto en Megalopodidae y Cerambiciformes parecen ser homólogas con las que poseen la mayoría de los Rhinorhynchinae Voss (Nemonychidae Bedel), parte del grupo plesiomórfico de Curculionoidea. Si se considera el clado Phytophaga, este carácter podría ser un estado plesiomórfico que sufrió una serie de pérdidas. Schmitt (1994a) considera que la distribución de este carácter en Curculionoidea y Chrysomeloidea fue dado por una convergencia. En este análisis, la presencia de líneas estridulatorias resultó en distintos clados (Fig. 3). Por lo tanto, en Chrysomeloidea las líneas estridulatorias podrían haber tenido orígenes independientes. La hipótesis sobre un origen común de las ampollas ambulatorias en Megalopodidae y los cerambiciformes no ha sido puesta a prueba en un análisis filogenético. Mediante un estudio de la evolución de caracteres se podría esclarecer el origen de estas estructuras.

Las distintas hipótesis que se han presentado destacan la necesidad de un muestreo más amplio de taxones y caracteres (moleculares y morfológicos) para conocer la posición sistemática de Megalopodidae en Chrysomeloidea. Las hipótesis existentes sobre las relaciones de Chrysomeloidea están claramente influenciadas por caracteres morfológicos y se ha reconocido que los caracteres morfológicos presentan un gran impacto en análisis filogenéticos cuando se combinan con datos moleculares (Gómez-Zurita *et al.*, 2008, 2007).

Monofilia de Megalopodidae

Estudios previos realizados con diferentes conjuntos de datos han soportado el origen monofilético de Megalopodidae (Reid, 1995, 2000; Farrell, 1998; Farrell y Sequeira, 2004; Marvaldi *et al.*, 2009). En este trabajo la monofilia de Megalopodidae fue soportada por cuatro estados de carácter (Fig. 4), algunos de ellos previamente mencionados en la literatura. El mentón bilobado (38: 1) se señala por primera vez como un estado de carácter informativo, este estado de carácter se encuentra ampliamente representado en el orden Coleoptera, tanto en el suborden Adephaga como en Polyphaga (Roig-Juñent, 2004; Jiménez-Ferbans *et al.*, 2014), pero en este análisis resultó con señal filogenética. Otro estado de carácter señalado por primera vez para agrupar a Megalopodidae es la concavidad que se presenta en la región anterior del metaepisterno (87: 1), el cual no ha sido explorado en otros grupos.

Las líneas estridulatorias en el mesoescuto (63: 1) y la foseta en el vetrito apical en hembras (123: 1) son estados de carácter utilizados para diagnosticar a Megalopodidae (Kuschel y May 1990, Lawrence y Ślipiński, 2014; Clark y Riley, 2002). Reid (1995, 2000) en un análisis con caracteres morfológicos de larvas y adultos se puso a prueba la homología de ambos estados de carácter en Chrysomeloidea, resultando como sinapomorfias de Megalopodidae, junto con la libre articulación del apodema del octavo esternito de las hembras, estado de carácter que no fue codificado en el presente trabajo.

A partir de los resultados de un análisis molecular, Haddad *et al.* (2017) señalan a la familia Megalopodidae como un grupo parafilético ((Oxypeltidae + Palophaginae) Zeugophorinae), en dicho trabajo no se incluyen representantes de Megalopodinae. La relación Oxypeltidae + Palophaginae también fue recobrada en otros trabajos con información molecular sin incluir zeugoforinos y megalopodinos (Prado *et al.* 2012, McKenna 2015). Haddad *et al.* (2017) sugieren incluir a Oxypeltinae (Oxypeltidae) como una subfamilia de Megalopodidae; sin embargo, en el presente trabajo no se reconoce una estrecha relación entre Oxypeltidae y Megalopodidae (Palophaginae) (Figs. 1, 2), esto también ocurre en otros análisis con evidencia molecular y morfológica (ver Napp 1994, Lawrence *et al.* 2011, Gómez-Zurita *et al.* 2007, 2008) donde se incluyen representantes de las dos familias.

Morfológicamente se ha propuesto la fusión del labro y el clipeo en las larvas como sinapomorfia de Oxypeltidae + Palophaginae (Svacha y Lawrence 2014, Haddad *et al.* 2017). En el presente trabajo el estado de carácter fusión del labro y el clipeo en larvas (145: 1) sugiere un origen independiente (Fig. 3). La fusión del labro y el clipeo también ocurre en Chrysomelidae (Camptosomamata) y en Nemonychidae (Curculionoidea) (Kuschel y May 1990). Kuschel y May (1990) sugieren que en Palophaginae y Nemonychidae la fusión del labro y el clipeo sucedió por convergencia debido al mismo tipo de alimentación. Actualmente no existe otra evidencia morfológica para señalar a Oxypeltidae como grupo hermano de Palophaginae.

Relaciones filogenéticas en Megalopodidae

En el presente análisis cladístico, por primera vez se incluyen representantes de 26 géneros de Megalopodidae, entre ellos *Ateledera*. A partir de los resultados obtenidos en este trabajo, la familia Megalopodidae se encuentra integrada por (Palophaginae (*Ateledera* (Zeugophorinae + Megalopodinae s. nov.))) (Fig. 4). En otros análisis filogenéticos con datos y objetivos diferentes, se han obtenido resultados congruentes con la hipótesis de este estudio (ver Reid, 1995, 2000; Farrell, 1998; Farrell y Sequeira, 2004; Marvaldi *et al.*, 2009).

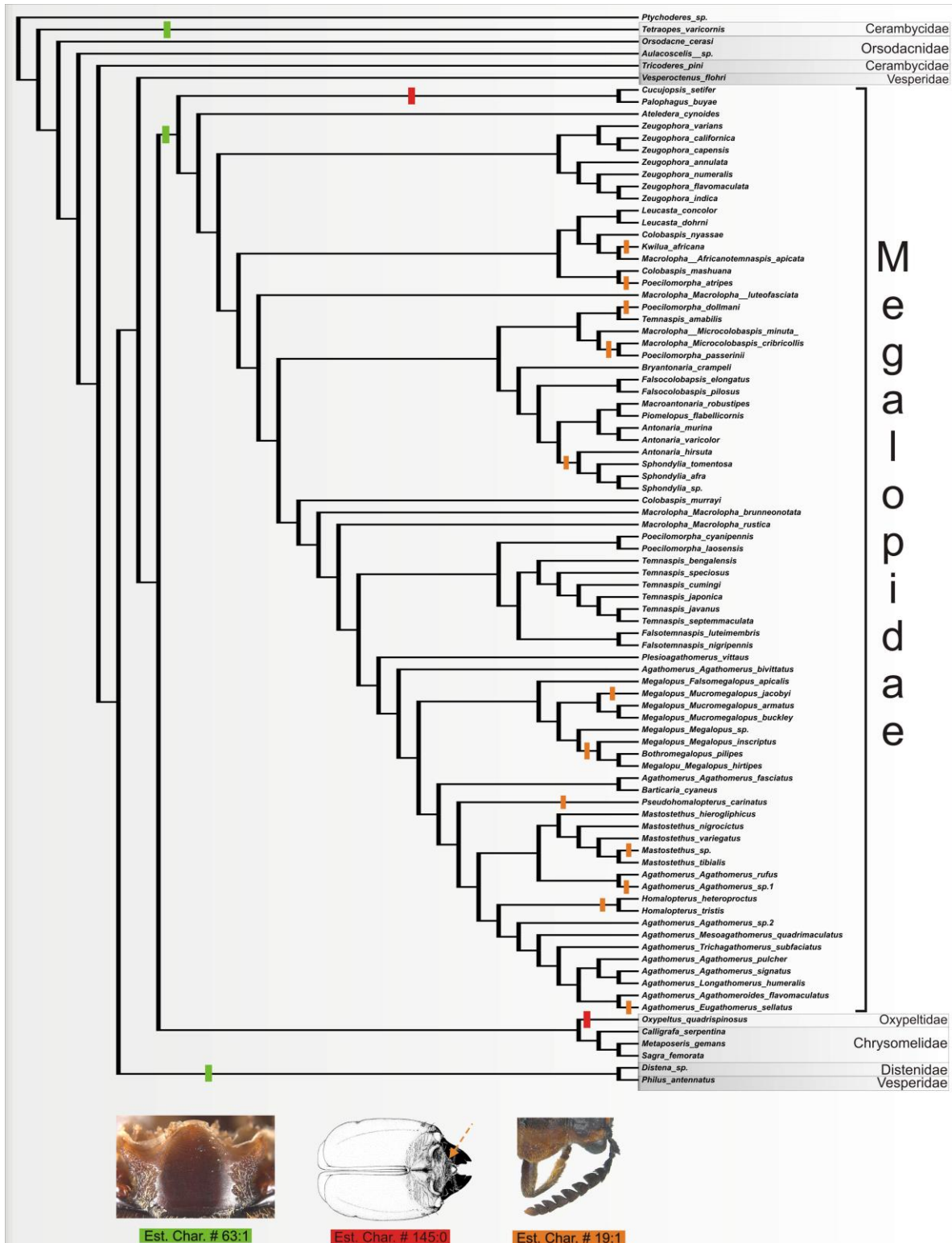


Figura 3. Cladograma común obtenido con K=7 a K=17 (mediante el análisis de pesos implicados). Se indican los estados de carácter: 63:1, líneas estridulatorias (verde); 19:1, antenómero cuatro aserrado (naranja); 145: 0 larvas con clipeo y labro fusionados (rojo).

La hipótesis de Palophaginae (3 géneros y 4 spp) como el grupo hermano del resto de Megalopodidae puede ser consistente por los numerosos rasgos morfológicos y hábitos primitivos que conservan (Kuschel y May, 1990) (Fig. 4), como la asociación con las gimnospermas, particularmente con *Araucaria* Juss (Araucariaceae) (Kuchel y May, 1990, 1996a, 1996b). Palophaginae junto con *Araucaria* comparten un antiguo patrón de distribución disyunto y relictual en el sur de América y las zonas templadas de Australia (Kuschel y May, 1990, 1996a, b). La asociación entre los Palophaginae y *Araucaria* pudo iniciar durante el Jurásico (200 Ma) (Farrell, 1998; Farrell y Sequeira, 2004) antes de la fragmentación de Gondwana (Morrone, 2002, 2015), pasando conjuntamente por procesos vicariantes y de extinciones en las zonas australes y septentrional (Sequeira y Farrell, 2001).

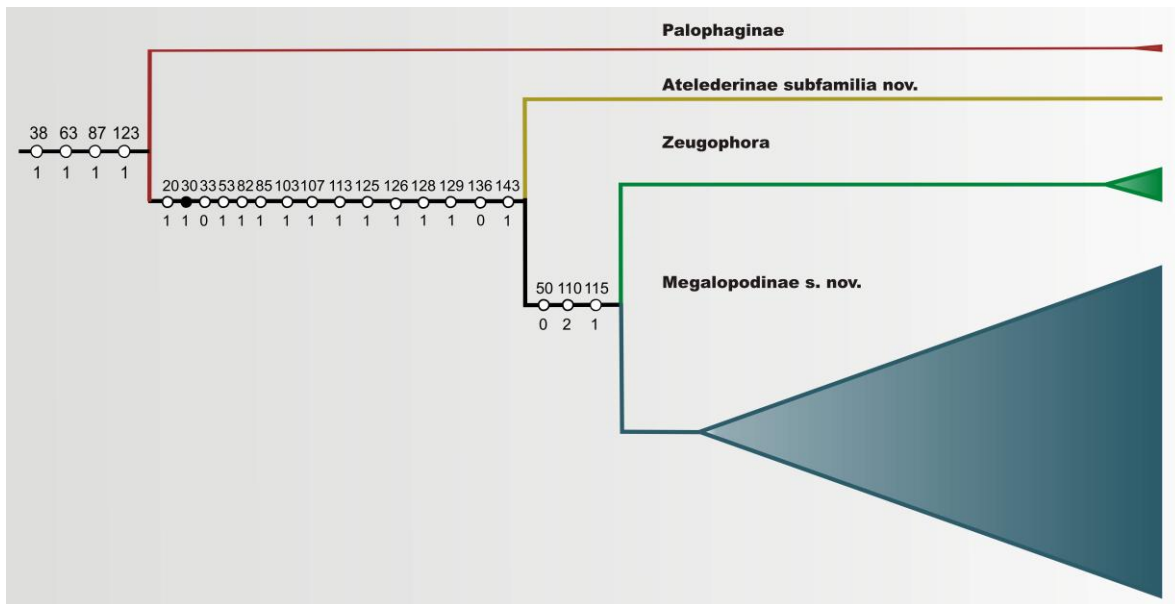


Figura 4. Relaciones filogenéticas internas de Megalopodidae y representación grafica de la riqueza de cada subfamilia (Topología común obtenido con K=7 a K=17, mediante pesos implicados)

Se ha señalado que los “grupos basales” de Phytophaga presentan una relación con las gimnospermas (cicadas y coníferas), tal como sucede en Palophaginae, Rhinorhynchinae Voss (Nemonychidae), Oxycoryninae Schönherr (Belidae Schönherr), Orsodacnidae y Spondylidinae Audinet-Serville (Cerambycidae); dicha asociación es considerada como un estado plesiomórfico de Phytophaga (Farrell, 1998). La diversidad de los grupos de Phytophaga que se encuentran asociados con coníferas generalmente es reducida, comparado con los grupos asociados con angiospermas, como ocurre en Palophaginae (Hadda *et al.*, 2017).

Reid (1995) mencionó que sería necesario poner a prueba la monofilia de Megalopodinae con respecto a Zeugophorinae. En este análisis, Megalopodinae se recuperó como un grupo

no monofilético, en un clado formado por el género mono-específico *Ateledera* (Megalopodinae) como grupo hermano de (Megalopodinae s. nov. + Zeugophorinae) (Figs. 4). De acuerdo con el sistema de clasificación filogenético *Ateledera* representaría una nueva Subfamilia dentro de Megalopodidae, soportada por la autopomorfia, margen medio posterior de la cabeza elongado (0: 2) y la siguiente combinación de estados de carácter únicos (Fig. 5): cabeza no constreñida (1: 0), menos de 1.5 veces más ancho que largo (2:3), espacio interocular trasverso (3: 0), lígula bifida (36: 0), pronoto más largo que ancho (40:1) con proyecciones posterolaterales angostas (42: 1), ápice del mesoescuto subtruncado (59: 0), articulación elitral con forma de “T” (65: 0), metafémur fusiforme (92: 0) y modificado para la recepción de la tibia (94: 1), quinto metatarso tan largo como el primero (108: 4) y octavo esternito en hembras recto (135: 1).

En un inicio *Ateledera* se consideró un taxón distinto de Megalopodinae, destacando la diferencia de la longitud del pronoto, pero con una cercanía relativa por compartir la presencia de una foseta en el último segmento abdominal de las hembras (Lacordaire, 1845; Chapuis 1874). El conocimiento de *Ateledera* es escaso, se desconoce la morfología de los machos, la información de la historia natural es nula y solo existe un registro para Brasil y la Guyana Francesa sin especificar la localidad.

Megalopodinae s. nov y Zeugophorinae se consideran como grupos hermanos (Fig. 4), soportados por los estados de carácter homoplásticos: pronoto constreñido (50: 1), esclerito intermedio de la tibia y el fémur obcordado (110: 2) y primer tergo abdominal con dos áreas esclerosadas (115: 1). Esta relación tan estrecha ha sido sugerida en repetidas ocasiones (ver Reid, 1995, 2000; Farrell, 1998; Farrell y Sequeira; 2004; Marvaldi *et al.*, 2009). Además, Megalopodinae y Zeugophorinae difieren con la condición ancestral de los Palophaginae al estar relacionados con las angiospermas, estado considerado como derivado para Phytophaga (Farrell, 1998; Farrell y Sequeira, 2004).

En el análisis realizado por Reid (1995), el clado Megalopodinae + Zeugophorinae es soportado por una serie de estados no codificados en el presente estudio, como son larvas con estemas reducidos, reducción de la venación alar, lóbulo del hipomeron sobrelapado con el proceso proesternal, presencia de empodio y antenas aserradas a partir del cuarto antenómero. Sin embargo, el carácter relacionado con las antenas, presenta un error ya que dentro de Megalopodidae son pocas las especies que poseen una prolongación en el cuarto antenómero y se presenta como un estado homoplástico (Fig. 3). Posiblemente el autor quiso referirse a la prolongación a partir del quinto antenómero. En el presente estudio este estado (20: 1) resulta como un estado de carácter que sustenta el clado formado por (*Ateledera* (Megalopodinae s. nov. + Zeugophorinae)) (Fig. 4). Por lo que sería necesario reevaluar los caracteres utilizados por Reid (1995) en el conjunto de megalopódidos incluyendo al género *Ateledera*.

A partir de la topología obtenida, Megalopodinae s. nov. y Zeugophorinae se encuentran bien definidos (Fig. 5). Megalopodinae st. nov. es reorganizada por los estados de carácter homoplásticos que incluyen margen posterior de la cabeza redondeada (0: 0), antenómeros 5-11 cubierto por sencillas cortas y comprimidas (21: 1), pronoto con un surco anterior (45:1), mesocoxas no sobresalientes (79: 0), mesotibias curvadas (81: 1), vena Cu1 formada por una rama (83: 5), región basal del metaepisterno con un surco (87: 2), ausencia de línea metatorácica (89: 1), metatibias curvadas (102: 1), metatibias ventralmente llanas (104: 1), quinto ventrito abdominal con una larga proyección interna (124: 1) y márgenes laterales del lóbulo medio no esclerosados (137: 0) (Fig. 5).

La subfamilia Zeugophorinae es soportada por una sinapomorfia: reducción de la vena M1 (86:1) y la combinación de los estados de carácter homoplásticos: ausencia de puntos ocelados en el margen del ojo (9:0), ausencia de tubérculos antenales (10: 0), mandíbulas dentadas (32: 1), último palpo maxilar ovoide (33: 2), ausencia de la vena Pf (84: 1), tercer metatarso retuso (107: 2), uñas apendiculadas (109: 2), margen dorsal del quinto tarso moticulado (111: 1), apófisis y lóbulo medio no fusionados (139: 1) y tegmen lanceolado (141: 0) (Fig.5).

La diferencia entre larvas de zeugoforinos y melopodinos coincide con los resultados obtenidos a partir de caracteres morfológicos en adultos. Las larvas de Zeugophorinae carecen de patas, palpos labiales y de la sutura coronal, el cuerpo es dorso-ventralmente aplanado, el vertex está completamente dividido, presenta dos estemas a cada lado y posee espinas protorácicas de eclosión. En Megalopodinae las larvas son subcilíndricas o ligeramente aplanadas y presenta de tres a cuatro estemas a cada lado (Cox, 1994; Reid, 1995; Lawrence y Ślipiński, 2014).

Además, Megalopodinae difiere de Zeugophorinae en el uso de los tejidos vegetales que sus larvas usan como huéspedes, así como de la familia de plantas de las que se alimentan (Yu y Xingke, 1994; Li *et al.* 2013; Clark y Riley 2002; Santiago-Blay *et al.* 2004). Las larvas de Megalopodinae s. nov. se alimentan de los tejidos internos de tallos o ramas jóvenes de las familias Solanaceae, Fabaceae, Anacardiaceae, Oleaceae y Rosaceae (Yu y Xingke 1994, Li *et al.* 2013) y en Zeugophorinae las larvas son minadoras de hojas y se alimentan de plantas de las familias Salicaceae, Celastraceae, Rutaceae y Betulaceae (Clark y Riley, 2002; Santiago-Blay *et al.*, 2004).

Principales grupos en Megalopodidae y las relaciones filogenéticas de los géneros

Zeugophorinae se encuentra ampliamente distribuida en el mundo, excepto en la región neotropical. Actualmente se divide en dos géneros con poco menos de 100 especies (Monrós, 1959; Sekerka y Vives, 2013; Rodríguez-Mirón, datos no publicados). En el presente análisis solo fue incluido el género *Zeugophora* Kunze (clado D) (Figs. 1, 2), el cual representa más del 90% de la riqueza de la subfamilia (Rodríguez-Mirón, datos no publicados).

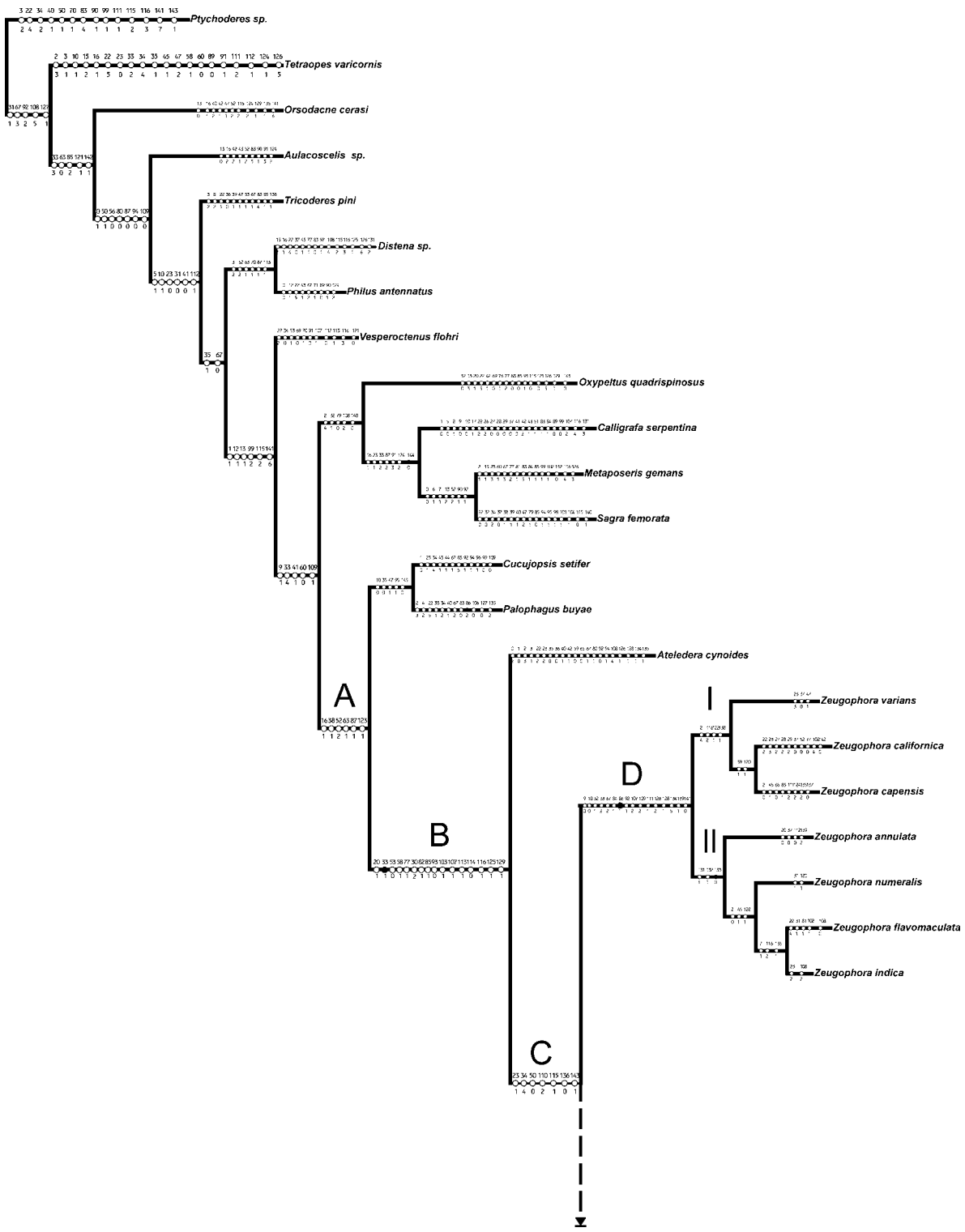


Figura 5. Cladograma común obtenido con K=7 a K=17 (mediante pesos implicados). Se indican los cambios de estados.



Figura 5. Continua

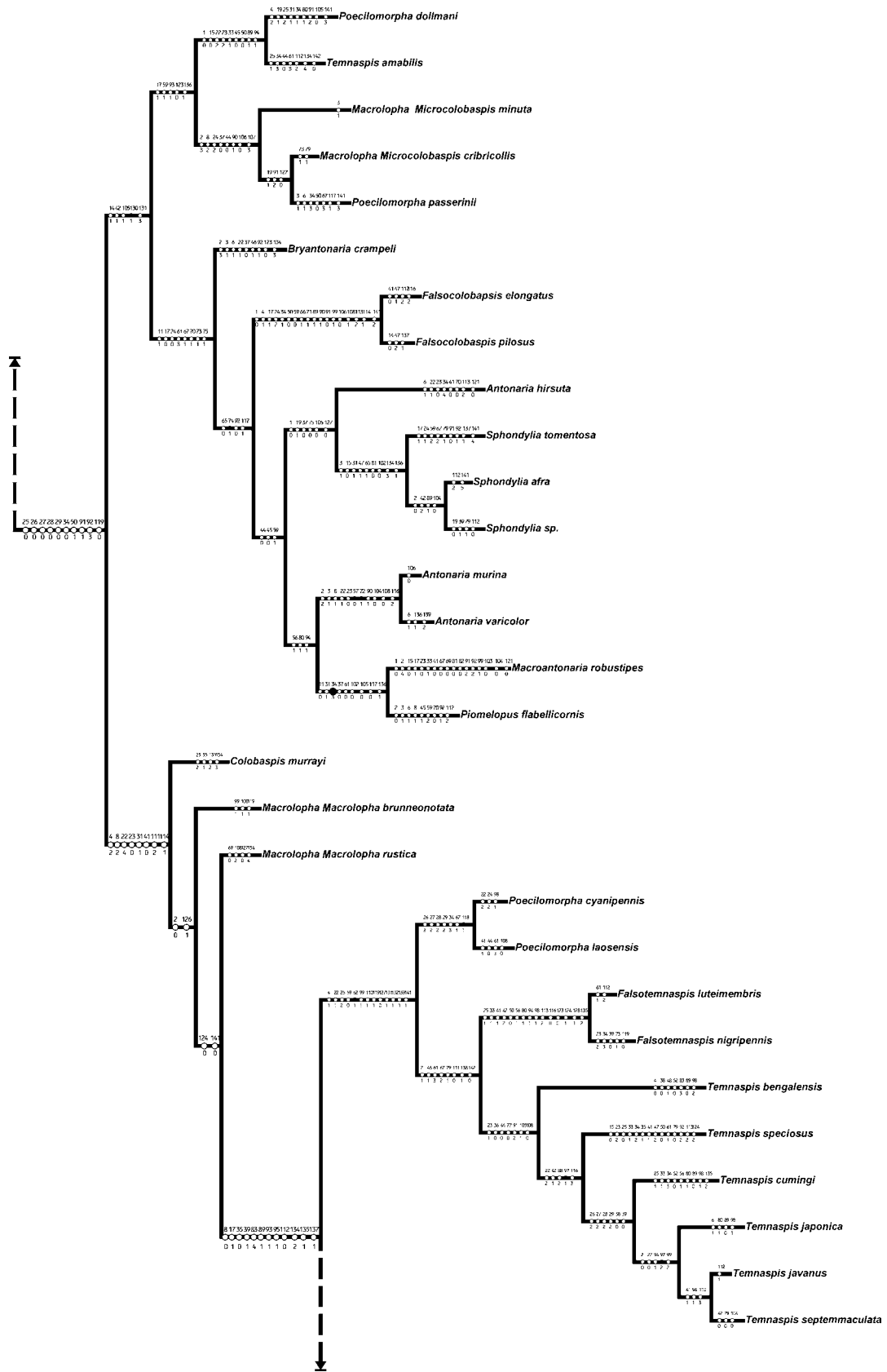


Figura 5. Continua

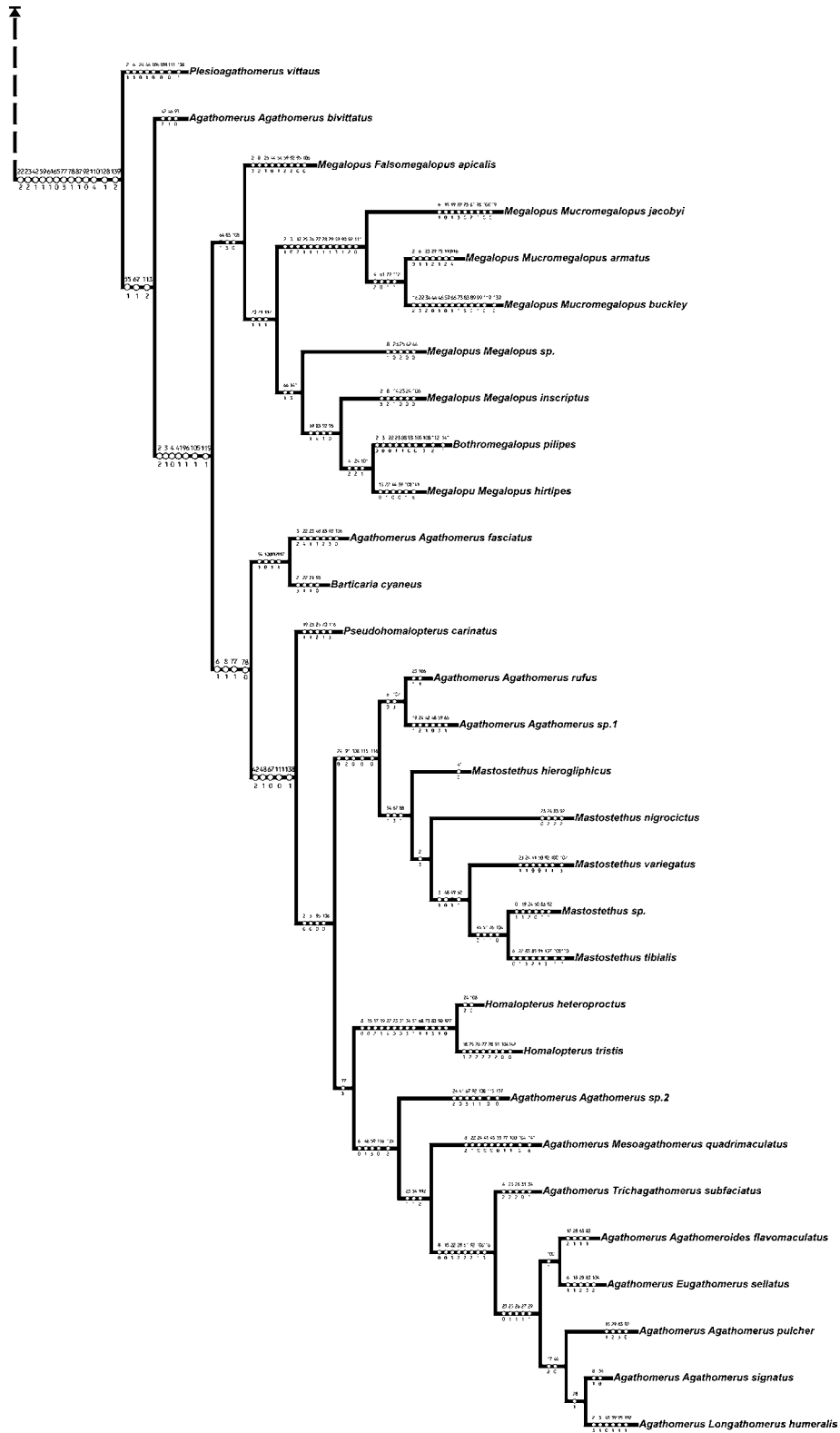


Figura 5. Finaliza

En la topología obtenida mediante pesos implicados *Zeugophora* se encuentra en dos subclados (D-I, II) (Fig. 2). El subclado D-I está formado por dos especies neárticas y una etiópica, el subclado D-II está formado por especies paleárticas, una oriental y una etiópica.

A partir de las topologías (Figs. 1, 2) no se reconoció una tendencia geográfica relacionada con la morfología de *Zeugophora*. El subclado D-II esta soportado por una sinapomorfía (133:0 espermateca con dos ciegos) y dos estados de carácter homoplásticos derivados de la espermateca 131: 1 (parte distal de la espermateca formado por una masa subesférica), 132: 1 (parte distal de la espermateca con múltiples conexiones). Rodríguez-Mirón *et al.* (en prensa) encontraron diferencias notables entre las espermatecas de las especies neárticas y del resto del mundo, además señalaron que caracteres relacionados con la espermateca pueden diagnosticar grupos supraespecíficos en *Zeugophora*. En el análisis de pesos implicados (Fig. 2) las especies neárticas no se recobraron como grupo monofilético, a diferencia del análisis de pesos iguales (Fig. 1). Los resultados de ambos (pesos iguales y pesos implicados) puede estar influenciado por la omisión de caracteres de la hembra de *Zeugophora capensis* (Bryant), ya que no fue posible obtener hembras de esta especie.

Recientemente, Sekerka y Vives (2013) sinonimizaron al género *Pedrilliomorpha* Pic y el subgénero *Pedrillia* Westwood bajo el género *Zeugophora*. Los autores consideraron que esas divisiones eran artificiales, debido a que los caracteres utilizados para diferenciar estos grupos son muy variables, corroborando lo mencionado previamente por distintos autores (Bryant, 1943; Chûjô, 1952; Schöller, 2009). Las divisiones que existían de *Zeugophora*, originalmente fueron establecidas considerando solo la morfología externa, aunado a la alta diversidad y su amplia distribución es necesario un estudio filogenético que considere la morfología externa e interna como los genitales masculinos y femeninos para conocer la historia evolutiva y establecer las relaciones filogenéticas de *Zeugophora*.

Megalopodinae s. nov. es la subfamilia más rica en Megalopodidae con 481 especies agrupadas en 24 géneros, presentan una distribución principalmente gondwánica tropical (Fig. 6) originada posiblemente durante el Cretácico (130 a 140 Ma) (Morrone 2002, Jolivet y Verma 2010). En el resultado obtenido mediante el análisis de pesos implicados se reconocieron tres principales grupos de especies anidadas en Megalopodinae s. nov; el grupo Leucastea (clado E-I), el grupo Sphondylia (clado E- II) y el grupo Megalopus (clado III), y una especie aislada (*M. luteofasciata*).

El grupo Leucastea se distribuye en la región etiópica (Fig. 6), este grupo es soportado por presentar el último palpo labial con forma de ojiva (34: 3), ápice del mesoescuto redondeado (59: 1), quinto metatarso tan largo como los dos primeros (108: 2), región apical de la espermateca acuminada (127: 0) y tegmen trapezoidal (141: 1) (Fig. 5). En el grupo Leucastea se recupera como grupo monofilético al género *Leucasta* (dos especies) y *Macrolopha*, *Poecilomorpha* y *Kwilua* como grupos no monofiléticos (Fig. 2).

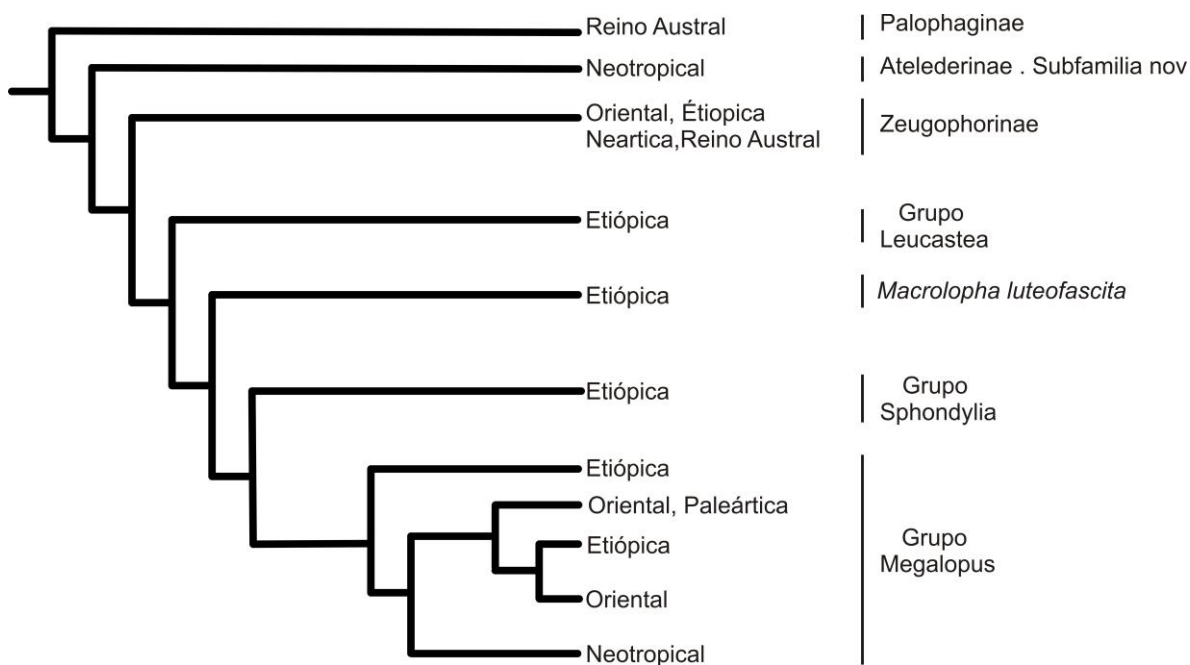


Figura 6. Cladograma taxonómico de áreas de la familia Megalopodidae, con distribución por región biogeográfica de los principales grupos.

El grupo Sphondylia fue recuperado en los análisis de pesos iguales y pesos implicados (Fig. 1, 2), incluye especies de los géneros *Temnaspis*, *Poecillomorpha*, *Antonaria*, *Sphondylia*, *Falsocolobaspis* Pic, *Macrolopha* y los géneros monotípicos *Bryantonaria* Pic, *Maroantonaria* Pic y *Piomelopus* Jacoby.

La distribución del grupo Sphondylia se limita a la región Etiópica (Fig. 6) y se define por una apomorfía: parte distal y proximal de la espermateca comunicadas mediante el ducto común (130: 1) y la combinación de estados de carácter homoplásticos: presencia de carenas en la parte posterior del escapo (14: 1), pronoto con márgenes postero-laterales angostos (42: 1), metatarsos I-III de forma diferente a la de los pro y mesotarsos (105: 1) y parte distal de la espermateca corta y robusta (131: 3) (Fig. 5). En ambos análisis (pesos iguales e implicados) *Falsocolobaspis* es recuperado como monofilético y *Antonaria* resulta polifilético. En la topología obtenida mediante pesos implicados se reconoce a *Sphondylia* como género monofilético.

La monofilia del grupo Megalopus es soportada por los estados de carácter homoplásticos (Fig. 2, 5) : espacio inter-ocular plano (4:2), márgenes del lóbulo superior de los ojos paralelos entre sí (8:2), antenómero II la mitad del largo del IV (22:4), antenómero III dos veces más largo que el antenómero II (23:0), mandíbulas con un surco lateral (31:1),

cavidades procoxales abiertas (41:0), margen superior del quito tarso truncado (111:2), más de tres sedas en el empodio (114: 4). Las especies del grupo *Megalopus* se encuentran ampliamente distribuidas en las regiones Oriental, Etiópica, Neotropical y en menor medida en la región Paleártica (Fig. 6).

El grupo *Megalopus* incluye especies del género *Macrolopha* y dos clados denominados como subgrupo Americano y Paleotropical los que resultan como grupos hermanos. El subgrupo Americano presenta un distribución meramente Neotropical (Fig. 6), fue reconocido previamente por Rodríguez-Mirón *et al.* (en prensa), con base en la morfología comparada de la espermateca de Megalopodidae, denominado “grupo Americano“. El subgrupo Americano (Fig. 2), incluye a los géneros *Plesioagathomerus* Monrós, *Agathomerus*, *Megalopus*, *Bothromegalopus*, *Mastostethus*, *Homalopterus* Perty y los géneros monoespecíficos *Pseudohomalopterus* Pic y *Barticaria*. Los géneros *Mastostethus* y *Homalopterus* fueron recobrados como monofiléticos y *Megalaopus* parafilético con respecto a *Bothromegalopus*. El género *Agathomerus* resultó no monofilético y estuvo representado ampliamente en distintos subclados. Sin embargo, se recupera un clado con un número considerable de especies de *Agathomerus*.

El subgrupo Paleotropical (Fig. 2) está formado por algunas especies de los géneros *Poecilomorpha* y *Temnaspis*, distribuidos principalmente en las región Oriental y *Falsotemnaspis* distribuido en la región Etiópica (Fig. 6). Dentro de este subgrupo, el género *Falsotemnaspis* Pic fue recuperado monofilético.

La monofilia de *Macrolopha* no se recupera en el resultado obtenido mediante pesos implicados. En el análisis el género *Macrolopha* se recobra como monofilético dentro del grupo *Megalopus* soportado de pesos iguales por los estados de carácter homoplásticos: márgenes del lóbulo superior de los ojos paralelos entre sí (8:2), antenas largas, sobrepasando las metacoxas (17:2), segundo antenómero hasta la mitad de la longitud del cuarto (22: 4), margen del ápice del mesoescuto subtriangular (59:2), metatrocánter emarginado (93: 0) y margen dorsal del quinto tarso truncado (11:2).

Implicaciones taxonómicas

Los resultados filogenéticos obtenidos en este trabajo representan implicaciones taxonómicas. Algunos géneros no son recobrados como grupos monofiléticos, por lo que es necesario dirigir esfuerzos para definir los límites genéricos y establecer grupos naturales. La especie tipo de *Kwilua africana* Jacoby, presenta una estrecha relación con *Macrolopha nyassae* (Bryant) y *M. apicata* Fairmaire (Fig. 2, 5), por lo tanto ambas especies deben ser transferidas al género *Kwilua* Jacoby. El género *Poecilomorpha* Hope se encuentra representado ampliamente en distintos clados en las topologías obtenidas (Fig.1, 2). *Poecilomorpha passerinii* Hope (especie tipo) es recuperada dentro del grupo Sphondylia

(Fig. 2, 5), *P. passerinii* está emparentada con dos especies del género *Macrolopha* (*M. cribricollis* Pic y *M. minuta* Pic), ambas especies deben ser transferidas al género *Poecilomorpha*. De acuerdo con los resultados de este análisis *Poecilomorpha* incluye solo especies presentes en la región Etiópica, las especies de *Poecilomorpha* distribuidas en las regiones Paleártica y Oriental incluidas en este estudio (*P. cyanipennis* Kraatz, *P. laosensi* Pic) fueron recuperadas en otro clado (grupo Megalopus) (Fig. 2, 6). Es necesario realizar un trabajo taxonómico para definir las especies que comprenden el género, actualmente 47 especies son incluidas en *Poecilomorpha*, distribuidas en las regiones Oriental, Paleártica y Etiópica.

El género *Temnaspis* resultó polifilético representado en dos clados E-II y E-II (Fig. 2). *Temnaspis amabilis* (Baly) presenta una relación estrecha con *Poecilomorpha dollmani* Bryant (en el grupo Sphondylia, Fig. 2) es necesario establecer un nuevo género para incluir a éstas especie. La especie tipo de *Temnaspis* (*T. javanus* (Guerin-Meneville)) se anida en el subgrupo Paleotropical (Fig. 2), formando un grupo monofilético con el resto de las especies de *Temnaspis* incluidas en este estudio. De acuerdo con los resultados obtenidos, la presencia de 3 especies de *Temnaspis* (incluida *T. amabilis*) en la región Etiópica (Rodríguez-Mirón, datos no publicados) es puesta en duda, por lo que es probable que los límites de distribución se encuentran en la región Oriental y una penetración secundaria en la región Paleártica (China, Japón) (Fig. 6).

El género *Clythraxeloma* Kraatz (*C. cyanipennis* Kraatz especie tipo) fue considerado sinónimo de *Poecilomorpha* por Yu y Liang (2002), este acto nomenclatural no es soportado por nuestros resultados, por lo tanto se restablece el género *Clythraxeloma* Kraatz, para contener a *P. cyanipennis*, *P. laosensis* y aquellas especies relacionadas con este grupo. *Antonaria* (especie tipo *A. murina* (Westwood)) es un género polifilético, *A. hirsuta* (Jacoby) resulto grupo hermano de *Sphondylia* (grupo Sphondylia), sin embargo es necesario realizar estudios más detallados para tomar la decisión sobre la posición de *A. hirsuta*, es decir, si forma parte de *Sphondylia* o pertenece a un grupo independiente.

El género *Macrolopha* estuvo ampliamente representado en el grupo interno (9 especies), su monofila no fue recuperada. *Macrolopha rustica* Weiss (especie tipo) fue recuperada dentro del grupo Megalopus, con una estrecha relación (pesos iguales, Fig. 1) con *M. murrayi* (Baly) y *M. brunneonotata* Pic pero este resultado no fue congruente con el análisis de pesos implicados. Por lo tanto es necesario realizar un estudio más amplio sobre el género *Macrolopha* para establecer los límites diagnósticos del género.

Dentro de Megalopodidae *Agathomerus* (54 especies) es uno de los géneros más diversos y se encuentra dividido en 6 subgéneros (Rodríguez-Mirón, datos no publicados). En este trabajo el género fue recobrado parafilético dentro del subgrupo Americano (Fig. 2). *Agathomerus* (*Agathomerus*) *bivittatus* Lacordaire, dentro de las hipótesis filogenéticas no

fue definido dentro de un grupo genérico, sin embargo, al examinar los ejemplares se encontró afinidad con el género *Plesioagathomerus* Monrós. *Agathomerus* (*A.*) *faciatus* (Dalman) resulto congénere de *Barticara cyaneus* Jacoby. Dos especies de *Agathomerus* (*A.*) (*A.*) *rufus* (Klug) y *A.* (*A.*) sp.1) distribuidas en México se encuentran relacionadas con el género *Mastostethus*, pero pueden ser reconocidas como entidades distintas, es necesario establecer un nuevo género para contener estas dos especies.

Los subgéneros de *Agathomerus* no fueron recuperados monofiléticos, *A. pulcher* Lacordaire (especie tipo) se anido dentro de un clado formado por especies de los diferentes subgéneros (Fig. 2), por lo que es indispensable establecer los límites del género *Agathomerus* y desechar la subdivisión de subgéneros.

El género *Megalopus* resulto parafilético con respecto a *Bothromegalopus*, estos géneros tienen una historia taxonómica cercana. Monrós (1947) establece el género *Bothromegalopus* apartir *M. pilipes* Lacordaire. En este trabajo *B. pilipes* (Lacordaire) se relaciona con las especies de *Megalopus* str., sin embargo, la especie tipo de *Megalopus* (*M. ruficornis* Fabricius) no fue incluida en este estudio, por lo que es necesario revisar *M. ruficornis* Fabricius para decidir si *Bothromegalopus* es sinónimo o no de *Megalopus*. Los subgéneros *Mucromegalopus* y *falsomegalopus* fueron recobrados como grupos individuales dentro de *Megalopus*.

Cambios nomenclaturales

Kwilua nyassae (Jacoby) Comb. nov.
Kwilua apicata (Fairmaire) Comb. nov.
Poecilomopha cribricollis (Pic) Comb. nov.
Poecilomopha minuta (Pic) Comb. nov.
Clythraeloma Kraatz estatus restaurado
Clythraeloma cyanipennis Kraatz estatus restaurado
Clythraeloma laosensis (Pic) Comb. nov.
Plesioagathomerus bivittatus (Lacordaeri) Comb. nov.
Barticara faciatus (Dalman) Comb. nov.

Literatura citada

- Bezark, L.G., y Monné, M.A. (2013) Checklist of the Oxypeltidae, Vesperidae, Disteniidae and Cerambycidae (Coleoptera) of the Western Hemisphere. *Rancho Dominguez, BioQuip Publications*.
- Bocak, L., Barton, C., Crampton-Platt, A.L.E.X., Chesters, D., Ahrens, D., y Vogler, A.P. (2014) Building the Coleoptera tree-of-life for > 8000 species: composition of public DNA data and fit with Linnaean classification. *Systematic Entomology*, 39, 97-110.
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A.E., Alonso-Zarazaga, M.A., Lawrence, J.F., Lyal, C.H., Newton, A.F., Reid, C.A., Schmitt, M., Slipiński, S.A. y Smith, A.B. (2011) Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88, 1-972.
- Bryant, E. (1943) New species of African Zeugophora (Orsodacninae, Col.) and synonymy. *Annals and Magazine of Natural History, Series*, 11(10), 245–248.
- Chapuis, F. (1874). Famille des Phytophages. In 'Histoire nature lie des Insectes. Genera des Coleopteres.' Vol. II. (Eds T. Lacordaire and F. Chapuis.) (Libraire Encyclopedique de Roret: Paris.)
- Chûjô, M. (1952) A taxonomic study on the Chrysomelidae (Insecta–Coleoptera) from Formosa. Part IV subfamily. *香川県立農科大学学術報告*, 3 (3), 166-183.
- Clark, S.M. y Riley, E.G. (2002) Megalopodidae Latreille 1802. En: R.H. Arnett Jr. y M.C. Thomas (Eds.), *American Beetles: Polyphaga: Scarabeoidea through Curculionoidea. Vol. 2*. CRC Press. Boca Raton. pp. 609–612.
- Cox, M. L. (1994). Egg bursters in the Chrysomelidae, with a review of their occurrence. En: Jolivet, P., Cox, M.L. y Petitpierre, E. (Eds.), *The Chrysomeloidea (Coleoptera). In 'Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae'*. Kluwer: Dordrecht. pp. 75-110.
- Crowson, R. A. (1955) *The Natural Classification of the Families of Coleoptera*. Nathaniel Lloyd, London, 187 pp.
- Duckett, C.N., Gillespie, J.J. y Kjer, K.M. (2004) Relationships among the subfamilies of Chrysomelidae inferred from small subunit ribosomal DNA and morphology, with special emphasis on the relationship among the flea beetles and the Galerucinae. En: Jolivet, P., Santiago-Blay, J.A. y Schmitt, M. (Eds.), *New Developments in the Biology of Chrysomelidae*, SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 3–18.
- Ehara, S. (1954) Comparative anatomy of male genitalia in some cerambycids. *Journal of the Faculty of Sciences Hokkaido University Series VI. Zoology*, 12, 61–115.
- Farrell, B.D. (1998) “Inordinate fondness” explained: why are there so many beetles? *Science*, 281, 555–559.

- Farrell, B.D. y Sequeira, A.S. (2004) Evolutionary rates in the adaptive radiation of beetles on plants. *Evolution*, 58, 1984-2001.
- Goloboff, P. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9, 83-91.
- Goloboff, P., Farris, J. y Nixon, K. (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774-786.
- Gómez-Zurita, J., Hunt, T., Kopliku, F. y Vogler, A.P. (2007) Recalibrated tree of leaf beetles (Chrysomelidae) indicates independent diversification of angiosperms and their insect herbivores. *PLOS ONE*, 2(4), 1-8.
- Gómez-Zurita, J., Hunt, T., y Vogler, A.P. (2008) Multilocus ribosomal RNA phylogeny of the leaf beetles (Chrysomelidae). *Cladistics*, 24(1), 34-50.
- Grimaldi, D. y Engel, M.S. (2005) Evolution of the Insects. Cambridge University Press, 733 pp.
- Haddad, S., Shin, S., Lemmon, A.R., Lemmon, E.M., Svacha, P., Farrell, B., Ślipiński, A., Windsor, D. Y Mckenna, D.D. (2017) Anchored hybrid enrichment provides new insights into the phylogeny and evolution of longhorned beetles (Cerambycidae). *Systematic Entomology*, doi:10.1111/syen.12257, 1-22
- Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., John, O. S., Wild, R., Hammond, P., Ahrens D., Balke, M., Caterino, M., Gómez-Zurita, J., Ribera, I., Barraclough, T., Bocakova, M., Bocak, L., Alfried, P. y Vogler L.P. (2007) A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science*, 318, 1913-1916.
- Jiménez-Ferbans, L., Reyes-Castillo, P. y Amat-García, G. (2014) Tres especies colombianas nuevas de Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(1), 31-37.
- Jolivet, P. y Verma, K.K. (2010) Good morning Gondwana. *Annales de la Société entomologique de France*, 46 (1-2), 53-61.
- Kuschel, G. y May, B.M. (1990) Palophaginae, a new subfamily for leaf-beetles, feeding as adult and larva on araucarian pollen in Australia (Coleoptera: Megalopodidae). *Invertebrate Taxonomy* 3, 697-719.
- Kuschel, G. y May, B.M. (1996a) Discovery of Palophaginae (Coleoptera: Megalopodidae) on *Araucaria araucana* in Chile and Argentina. *New Zealand Entomologist*, 19, 1-13.
- Kuschel, G. y May, B.M. (1996b) Palophaginae, their systematic position and biology. Chrysomelidae. *Biology*, 3, 173-185.
- Lacordaire, T. (1845). Monographie des coleopteres subpentameres de la famille des Phytophages. *Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège*, 1, 609-721.
- Lawrence J.F. y Newton, A.F. (1995) Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family group names). En: Pakaluk J. y Ślipiński

- A. (Eds), Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson. Muzeum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 779-1006.
- Lawrence, J.F. y Ślipiński, A. (2014) Megalopodidae Latreille 1802. En: *Handbook of Zoology*. R.A.B. Leschen, y R. Beutel (Eds.). Vol. 3. Berlin/Boston, De Gruyter GmbH. Pp. 178–183.
- Lawrence J.F., Ślipiński, A., Seago, A.E., Thayer, M.K., Newton, A.F. y Marvaldi, A.E. (2011) Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. *Annales Zoologici (Warszawa)*, 61(1), 1-21.
- Li, K., Liang, Z. y Liang, H. (2013) Two new species of the genus *Temnaspis* Lacordaire, 1845, (Coleoptera: Chrysomeloidea: Megalopodidae) from China and Myanmar, with notes on the biology of the genus. *Zootaxa*, 3737(4), 379-398.
- Marvaldi, A.E., Duckett, C.N., Kjer, K.M., y Gillespie, J.J. (2009) Structural alignment of 18S and 28S rDNA sequences provides insights into phylogeny of Phytophaga (Coleoptera: Curculionoidea and Chrysomeloidea). *Zoologica Scripta*, 38, 63-77.
- Marvaldi A.E. y Morrone, J.J. (2000) Phylogenetic systematics of weevils (Coleoptera: Curculionoidea): A reappraisal based on larval and adult morphology. *Insect Systematics & Evolution*. 31, 43-58.
- Matsumura, Y. y Suzuki, K. (2008) Comparative morphology of internal reproductive systems in leaf beetles of the Donaciinae and Criocerinae (Coleoptera: Chrysomelidae) and its implication for the phylogeny. *Zootaxa*, 1845, 1845, 1–32.
- Mckenna, D.D, Wild, A.L, Kanda, K., Bellamy, C.L., Beutel, R.G., Caterino, M.S., Farnum, C.W., Hawks, D.C., Ivie, M.A., Jameson, M.L., Leschen, R.A.B., Marvaldi, A.E., Mchugh, J.V., Newton, A.F., Robertson, J.A., Thayer, M.K., Whiting, M.F., Lawrence, J.F., Slipiski, A., Maddison, y D.R, Farrell, B.D., 2015 (2015) The beetle tree of life reveals Coleoptera survived end Permian mass extinction to diversify during the Cretaceous terrestrial revolution. *Systematic Entomology*, 40(4), 835–880.
- McKenna, D.D. y Farrell, B.D. (2009) Beetles (Coleoptera). En: Hedges S.B. y Kumar S. (Eds), *The Timetree of Life*. Oxford University Press, Oxford. pp. 278–289.
- Monrós, F. (1947) Revisión de los Megalopidae Argentinos (Col., Chrysomeloidea). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 13, 150-217.
- Monrós, F. (1959) Notas sobre Chrysomelidae (Coleoptera). *Acta Zoologica Lilloana*, 17, 16–24.
- Morrone, J.J. (2002) Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography*, 29, 149-152.

- Morrone, J.J. (2015) Biogeographical regionalisation of the world: a reappraisal. *Australian Systematic Botany*, 28(3), 81-90.
- Napp, D.S. (1994) Phylogenetic relationships among the subfamilies of Cerambycidae (Coleoptera-Chrysomeloidea). *Revista Brasileira de Entomologia*, 38, 265–419.
- Nixon, K.C. (2002) Winclada Ver. 1.00.08. Programa distribuido por el autor, Ithaca, New York, USA.
- Prado, A., McKenna, D.D. y Windsor, D. (2012) Molecular evidence of cycad seed predation by an immature aulacosceline beetle (Coleoptera: Orsodacnidae). *Systematic Entomology*, 37(4), 747–757.
- Reid, C.A.M. (1989) The Australian species of the tribe Zeugophorini (Coleoptera: Chrysomelidae: Megalopodinae). *General and Applied Entomology*, 21, 39-47.
- Reid, C.A.M. (1995) A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae sensu lato (Chrysomeloidea). En: Pakaluk J. y Ślipiński A. (Eds), *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 559-631.
- Reid, C.A.M. (2000) Spilopyrinae Chapuis: a new subfamily in the Chrysomelidae and its Systematic placement (Coleoptera). *Invertebrate Taxonomy* 14, 837-862.
- Reid, C.A.M. (2014) Chrysomeloidea Latreille, 1802. En: En: Leschen, R.A.B., y Beutel R.G. (Eds), *Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta; Coleoptera, Beetles, Volume 3: Morphology and systematics (Phytophaga)*. Walter de Gruyter, Berlin/Boston, pp.11-15.
- Rodríguez-Mirón, G. M. (2016) Diversity and distribution in the world of Mega-lopodidae Latreille (Coleoptera: Chrysomeloidea). En: *Memoirs of the XXV International Congress of Entomology (ICE 2016)*. Orlando: The Entomological Society of America, pp. D3161
- Rodríguez–Mirón GM, Zaragoza–Caballero S (2017) Revisión taxonómica del género Mastostethus (Coleoptera: Megalopodidae) en México y descripción de dos especies nuevas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 312–334.
- Rodríguez-Mirón, G.M., Zaragoza-Caballero, S. y López-Pérez, S. (En prensa) Comparative morphology of the spermatheca in Megalopodidae (Coleoptera, Chrysomelidea). *Zookeys*.
- Roig-Juñent, S. (2004) Los Migadopini (Coleoptera: Carabidae) de América del Sur: Descripción de las estructuras genitales Masculinas y femeninas y consideraciones filogenéticas y biogeográficas. *Acta Entomológica Chilena*, 28(2), 7-29.
- Santiago-Blay, J.A. (2004) Leaf-mining chrysomelids. En: Jolivet, P., Santiago-Blay J.A. y Schmitt, M. (Eds.), *New developments in the biology of Chrysomelidae*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp.1-83.

- Schmitt, M. (1994a) Stridulation in leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*, pp. 319-325.
- Schmitt, M. (1994b) The position of the Megalopodinae and Zeugophorinae in a Phylogenetic System of the Chrysomeloidea (Insecta: Coleoptera). En: Furth, D.G (Ed), *Proceedings of the Third International Symposium on the Chrysomelidae, Beijing, 1992*. Backhuys Publishers, Leiden. pp. 38-44
- Schöller, M. (2009) First records of Zeugophorinae from New Caledonia with description of two new species (Coleoptera: Megalopodidae, Zeugophorinae). *Entomologische Zeitschrift*, 119, 195–198.
- Sekerka, L. y Vives, E. (2013) Review of Zeugophorinae of New Guinea, with description of *Zeugophorella* gen. nov. and new synonyms of *Zeugophora* (Coleoptera: Megalopodidae). *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 53, 747-762.
- Ślipiński, S.A., Leschen, R.A.B. y Lawrence, J.F. (2011) Orden Coleoptera Linnaeus, 1758. En: Zhang Z.Q. (Ed.), *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Magnolia press, pp. 203–208.
- Sequeira, A.S. y Farrell, B.D. (2001) Evolutionary origins of Gondwanan interactions: How old are Araucaria beetle herbivores?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74, 459-474.
- Suzuki, K. (1988). Comparative morphology of the internal reproductive system of Chrysomelidae (Coleoptera). En: Jolivet, P., Petitpierre, E. y Hsiao, T.H. (Eds.), *Biology of Chrysomelidae*. Dordrecht, Boston and London: Kluwer Academic Publishers, pp. 317–355.
- Suzuki, K., (1994) Comparative morphology of the hindwing venation of the Chrysomelidae (Coleoptera). En: Jolivet, P.H., Cox, M.L., Petitpierre, E. (Eds.), *Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic Publishing, Dordrecht, pp. 337–354.
- Suzuki, K., (1996) Higher classification of the family Chrysomelidae (Coleoptera). En: Jolivet, P.H.A., Cox, M.L. (Eds.), *Chrysomelidae Biology, Vol. 1: the Classification, Phylogeny and Genetics*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 3–54.
- Svacha, P. y Danilevsky, M.L. (1987) Cerambycoid larvae of Europe and Soviet Union. Part 1. *Acta Universitatis Carolinae. Biologica*, 30, 1-186.
- Svacha, P. y Lawrence, J.F. (2014) 2.2 Oxypeltidae Lacordaire, 1868. En: Leschen, R.A.B., y Beutel R.G. (Eds), *Handbook of Zoology, Arthropoda: Insecta; Coleoptera, Beetles, Volume 3: Morphology and systematics (Phytophaga)*. Walter de Gruyter, Berlin/Boston, pp. 49-60.
- Svacha, P., Wang, J.J. y Chen, S.C. (1997) Larval morphology and biology of *Philus antennatus* and *Heterophilus punctulatus*, and systematic position of the Philinae

(Coleoptera: Cerambycidae and Vesperidae). *Annales de la Société entomologique de France*, 33, 323-369.

Yu, P. y Xingke, Y. (1994) Biological studies on *Temnaspis nankinea* (Pic) (Chrysomelidae: Megalopodidae). En: Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae. P.H.A. Jolivet y M.L. Cox (Eds.). Kluwer Academic. The Netherlands, pp. 527-531.

Yu, P.Y. y Liang, H.B. (2002) A check-list of the Chinese Megalopodinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oriental Insects*, 36, 117-128.

Apéndice 1. Lista de caracteres y sus estados de carácter

0. Margen medio posterior de la cabeza: (0) redondeado; (1) triangular; (2) elongado.
1. Constricción de la cabeza: (0) ausente; (1) presente.
2. Relación ancho largo del espacio inter-ocular: (0) 1.5 veces más ancho que largo; (1) 2 veces más ancho que largo; (3) igual o menos de 1.5 más ancho que largo; (4) 2.5 veces más ancho que largo.
3. Forma del espacio inter-ocular: (0) más ancho que largo; (1) tan ancho como largo; (2) más largo que ancho.
4. Espacio inter-ocular: (0) plano; (1) con una foseta; (2) cóncavo.
5. Ojos: (0) enteros; (1) emarginados.
6. Superficie del canto ocular: (0) plano; (1) cóncavo.
7. Líneas a un costado de los ojos: (0) ausentes; (1) presentes.
8. Bordes internos del lóbulo superior de los ojos: (0) divergentes; (1) convergentes; (2) paralelos.
9. Márgenes externos de la frente con puntos ocelados: (0) ausentes; (1) presentes.
10. Tubérculos antenales: (0) ausentes; (1) presentes.
11. Margen del tubérculo antenal: (0) cortó, no se prolonga al interior del canto del ojo; (1) alargó, alcanzando el interior del canto del ojo; (2) ausente.
12. Ubicación de la Inserción antenal: (0) dentro del canto del ojo; (1) fuera del canto del ojo.
13. Espacio interantenal: (0) con una depresión subcuadrada; (1) continuo; (2) con un surco en forma de X; (3) con un surco longitudinal.
14. Carenas en la parte posterior del escapo: (0) ausentes; (1) presentes.
15. Longitud del escapo en relación al ojo: (0) sobrepasando el canto; (1) sin sobrepasar el canto; (2) sobrepasando el margen anterior del ojo.
16. Relación de longitud del tercer antenómero con respecto al escapo: (0) tercer antenómero más largo que el escapo; (1) tercer antenómero más corto que el escapo; (2) tercer antenómero tan largo como el escapo.
17. Longitud de las antenas: (0) cortas, sin sobrepasar las procoxas; (1) de longitud media, sobrepasando las procoxas; (2) largas, sobrepasando las mesocoxas.
18. Antenómero III: (0) no aserrado; (1) aserrado.
19. Antenómero IV: (0) no aserrado; (1) aserrado.
20. Antenómeros del 5-10: (0) no aserrados; (1) aserrados.
21. Antenómeros del 5-11 cubiertos de sensilios cortos y comprimidos: (0) ausentes; (1) presentes.
22. Largo del antenómero II con respecto al IV: (0) II más largo que el IV; (1) II igual que el IV; (2) II más de 3/4 el largo del IV; (3) II hasta 3/4 el largo del IV; (4) II hasta la mitad de largo del IV; (5) II menos de 1/4 la longitud del IV.
23. Largo del antenómero III con respecto al II: (0) más de dos veces el largo del II; (1) menos de dos veces el largo del II; (2) dos veces el largo del II; (3) más corto o igual que el II.
24. Relación ancho y largo del antenómero V: (0) más ancho que largo; (1) más largo que ancho; (2) tan ancho como largo.
25. Relación ancho y largo del antenómero VI: (0) más ancho que largo; (1) más largo que ancho; (2) tan ancho como largo.

26. 25 Relación ancho y largo del antenómero VII: (0) más ancho que largo; (1) más largo que ancho; (2) tan ancho como largo.
27. Relación ancho y largo del antenómero VIII: (0) más ancho que largo; (1) más largo que ancho; (2) tan ancho como largo.
28. Relación ancho y largo del antenómero IX: (0) más ancho que largo; (1) más largo que ancho; (2) tan ancho como largo.
29. Relación ancho y largo del antenómero X: (0) más ancho que largo; (1) más largo que ancho; (2) tan ancho como largo.
30. Surco fronto-clipeal: (0) ausente; (1) presente.
31. Surco lateral de la mandíbula: (0) ausente; (1) presente.
32. Ápice de las mandíbulas: (0) no dentado; (1) dentado.
33. Forma del último palpomero maxilar: (0) subcónico; (1) ojival; (2) ovoide; (3) clavado cilíndrico.
34. Forma del último palpomero labial: (0) ahusado; (1) cilíndrico; (2) clavado; (3) naviculado; (4) subcónico.
35. Lígula: (0) dividida; (1) completa.
36. División de la lígula: (0) bífida; (1) bilobulada.
37. Margen apical de la lígula: (0) redondeado; (1) emarginado.
38. Bilobación del mentum: (0) ausente; (1) presente.
39. Membrana retráctil en el prementum: (0) ausente; (1) presente.
40. Relación ancho y largo del pronoto: (0) más ancho que largo; (1) más largo que ancho; (2) tan ancho como largo.
41. Cavidades procoxales: (0) abiertas; (1) cerradas.
42. Proyecciones postero-laterales en el margen del pronoto: (0) ausente; (1) angosto; (2) amplio.
43. Pronoto con carenas laterales: (0) ausentes; (1) presentes.
44. Proyecciones antero-laterales del pronoto: (0) ausentes; (1) presentes.
45. Surco anterior del pronoto: (0) ausente; (1) presente.
46. Conformación del surco anterior del pronoto: (0) continuo; (1) interrumpido en la parte media.
47. Relación de la anchura del borde posterior del pronoto con respecto al borde anterior: (0) más ancho; (1) mismo ancho; (2) más angosto.
48. Concavidades dorso-posterolateral del pronoto: (0) ausentes; (1) presentes.
49. Borde posterior del pronoto: (0) no sinuado; (1) sinuado.
50. Parte posterior del pronoto: (1) constreñida; (0) no constreñida.
51. Relación de la base del pronoto con la base de los elitros: (0) pronoto más ancho; (1) del mismo ancho.
52. Reborde en la base del pronoto: (0) ausente; (1) solo en la parte media; (2) completo.
53. Longitud del proceso procoxal: (0) largo, sobrepasando las procoxas; (1) corto, sin sobrepasar las procoxas.
54. Forma de las protibias en machos: (0) rectas; (1) fuertemente curvadas.
55. Hilera de denticulos en la parte dorsal de las protibias: (0) ausente; (1) presente.
56. Profémur modificado para la recepción de las protibias: (0) ausente; (1) presente.

57. Relación de la longitud entre las pro y mesopatas: (0) propatas más largas; (1) propatas más cortas.
58. Parte media mesoescuto: (0) emarginada; (1) lobulada.
59. Forma del ápice del mesoescuto: (0) subtruncado; (1) redondeado; (2) subtriangular; (3) emarginado.
60. Línea media en el mesoescuto: (0) ausente; (1) presente.
61. Margen lateral del mesoescuto: (0) continuo; (1) con una muesca; (2) con una pequeña depresión; (3) con un surco.
62. Un par de muescas en el borde basal del mesoescuto: (0) ausentes; (1) presente.
63. Líneas estridulatorias en el mesoescuto: (0) ausentes; (1) presentes.
64. Élitros elevados por detrás del escutelo: (0) ausente; (1) presente.
65. Forma de la articulación del élitro: (0) de "T"; (1) de gancho.
66. Depresión de la sutura elital: (0) ausente; (1) presente.
67. Reborde en la sutura elital: (0) ausente; (1) solo en los dos tercios apicales; (2) completo; (3) solo en el tercio apical.
68. Costilla en los élitros: (0) ausente; (1) presente.
69. Epipleura: (0) ausente; (0) presente.
70. Márgenes laterales de los élitros: (0) subparalelos; (0) estrechándose hacia el ápice.
71. Ápices de los élitros: (0) cerrados; (1) deicentes.
72. Borde del ápice de los élitros: (0) simple; (1) crenulado.
73. Región apical del mesenepisterno: (0) plano; (1) con una concavidad.
74. Margen anterior del mesenepisterno: (0) redondeado; (1) crenado.
75. Excavación en la parte anterior del mesoventrito: (0) ausente; (1) presente.
76. Proyección del proceso mesoventral: (0) ausente; (1) presente.
77. Unión del proceso mesoventral y metaventral (en vista lateral): (0) unidos completamente; (1) unidos pero con un pequeño orificio entre la unión de los procesos; (2) unidos en la parte exterior pero internamente permite la comunicación; (3) no unidos.
78. Proceso mesoventral en forma de gancho: (0) ausente, (1) presente.
79. Mesocoxas sobresaliendo del metaesternon (vista lateral): (0) no sobresaliendo; (1) sobresaliendo.
80. Mesofémur modificado para la recepción de las mesotibias: (0) ausente; (1) presente.
81. Forma de las mesotibias en machos: (0) rectas; (1) curvadas.
82. Hilera de dentículos en la parte dorsal de las mesotibias: (0) ausente; (1) presente.
83. Conformación de la vena Cu1a en su parte posterior: (0) con tres ramas unidas entre sí; (1) con tres ramas Cu1a 2 y 3 unidas; (2) con tres ramas, Cu1a 2 muy reducida; (3) con dos ramas unidas entre sí o casi unidas; (4) con dos ramas; (5) con una rama.
84. Vena Pf: (0) presente; (1) ausente.
85. Vena cv: (0) reminiscente; (1) ausente; (2) presente.
86. Vena M1: (0) larga; (1) reducida; (2) ausente.
87. Región anterior del metaepisterno: (0) continuo; (1) cóncavo; (2) con un surco.
88. Forma del metaventrilo: (0) plano; (1) con una proyección subcónica; (2) con dos proyecciones subcónicas.
89. Línea metatorácica: (0) ausente; (1) presente.
90. Metacoxas cubiertas por el abdomen: (0) presentes; (1) ausentes.

91. Distancia entre las metacoxas: (0) contigua; (1) estrecha; (2) amplia; (3) muy amplia.
92. Forma del metafémur: (0) fusiforme; (1) piriforme; (2) elongado; (3) dilatado.
93. Metatrocanter: (0) emarginado; (1) no emarginado.
94. Metafémur modificado para la recepción de las protibias: (0) ausente; (1) presente.
95. Proyecciones ventrales en el metafémur de machos: (0) ausente; (1) presente.
96. Posición de las proyecciones del metafémur en los machos: (0) en la cara externa; (1) en la cara interna.
97. Número de proyecciones subapicales en el metafémur de las hembras: (0) cero; (1) una; (2) dos.
98. Número de proyecciones ventrales en el metafémur de las hembras: (0) cero; (1) una, (2) dos.
99. Apófisis de la base de las tibias: (0) no prolongadas; (1) prolongadas, con ápices agudos; (2) prolongadas, con ápices obtusos.
100. Surco en la cara dorsal de las metatibias de los machos: (0) ausente; (1) presente.
101. Complejión de las metatibias: (0) esbeltas; (1) robustas.
102. Forma de las metatibias en machos: (0) rectas; (1) curvadas.
103. Hilera de denticulos en la parte dorsal de las metatibias: (0) ausente; (1) presente.
104. Metatibias de los machos ventralmente: (0) subcilíndricas; (1) llanas; (2) surcadas.
105. Similitud de los metatarsos I-III con respecto a los pro y mesotarsos: (0) iguales que los pro y mesotarsos; (1) diferentes que los pro y mesotarsos.
106. Forma de los metatarsos I-III: (0) Subcilíndrica; (1) subcónica.
107. Tercer metatarso: (0) bilobado; (1) emarginado; (2) retuso; (3) continuo.
108. Longitud del quinto metatarso: (0) tan largo como los 3 primeros metatarsos; (1) más largo que los 3 primeros metatarsos; (2) tan largo como los 2 primeros metatarsos; (3) 1.2 veces la longitud de los 3 primeros metatarsos; (4) tan largo como el primer metatarso; (5) más corto que el primer metatarso.
109. Tipo de uñas: (0) divaricadas; (1) divergentes; (2) apendiculadas.
110. Esclerito de la tibia y fémur: (0) subcuadrado; (1) elongado; (2) obcordado; (3) en forma de "Y"; (4) trilobulado.
111. Margen dorsal del quinto tarso: (0) mucronado; (1) montículado; (2) truncado.
112. Ápice ventral del quinto tarso: (0) escotado; (1) recto; (2) emarginado.
113. Empodio: (0) ausente; (1) corto; (2) largo.
114. Número de setas en el empodio: (0) dos; (1) más de tres.
115. Tergo abdominal I: (0) esclerosado; (1) dos áreas esclerosadas; (2) no esclerosado.
116. Tergo abdominal II: (0) esclerosado; (1) dos áreas esclerosadas; (2) esclerosado con una línea media membranosa; (3) tres áreas esclerosadas y el resto membranoso; (4) no esclerosado.
117. Parte posterior del abdomen: (0) horizontal; (1) inclinado.
118. Proyección en la parte dorsal del proceso abdominal: (0) ausente; (1) presente.
119. Proceso abdominal: (0) no proyectado; (1) proyectado entre las metacoxas.
120. Collar de puntos en el margen anterior del abdomen: (0) ausente; (1) presente.
121. Reborde en el abdomen: (0) ausente; (1) presente.
122. Setas en la cavidad de las metacoxas: (0) ausentes; (1) presentes.
123. Foseta en la parte terminal del quinto ventrito en hembras: (0) ausente; (1) presente.

124. Ventrito cinco en hembras proyectado internamente: (0) con una proyección corta; (1) con una proyección larga; (2) sin proyección.
125. Arreglo de la espermateca: (0) simple; (0) complejo.
126. Forma de la parte proximal de la espermateca: (0) "C" (1)"bumerán"; (2) "grulla"; (3) arriñonada; (4) hipocampo; (5) globosa; (6) "?".
127. Región apical de la espermateca: (0) acuminada; (1) no acuminada.
128. Velum en la espermateca: (0) ausente; (1) presente.
129. Espermateca con un ducto común (conecta a la glándula y ducto espermático): (0) ausente; (1) presente.
130. Porción distal y proximal de la espermateca comunicadas por medio del ducto común: (0) ausente; (1) presente.
131. Conformación de la parte distal de la espermateca: (0) elongada; (1) formando una masa subesférica; (2) corta y robusta.
132. Región distal de la espermateca: (0) sin múltiples conexiones; (1) con múltiples conexiones.
133. Número de ciegos en la parte terminal de la espermateca: (0) con dos ciegos; (1) con un ciego.
134. Forma del esclerito del ovopositor: (0) trilobado; (1) cometa; (2) ápice bifurcado base trilobada; (3) ápice acuminado, base trilobada; (4) cocol; (5) subtriangular inverso.
135. Forma del ápice del octavo esternito de la hembra: (0) orquetado; (1) recto; (2) espatulado.
136. Porción dorsal del lóbulo medio: (0) membranoso; (1) esclerosado.
137. Margen del lóbulo medio: (0) no esclerosado; (1) muy esclerosado.
138. Longitud del ducto espermático: (0) corto (menos de 4 veces el largo del lóbulo medio); (1) largo (más de 4 veces el largo del lóbulo medio).
139. Relación apófisis y márgenes del lóbulo medio: (0) apófisis unido con el margen del lóbulo medio; (1) apófisis y lóbulo medio libres entre sí; apófisis unido con la parte media de la base del lóbulo medio.
140. Parameros; (0) ausentes; (1) presentes.
141. Forma del tegmen: (0) lanceolado; (1) trapezoidal; (2) romboidal; (3) pica; (4) paralelo; (5) blasón; (6) ovoide; (7) cónico.
142. Longitud de los parameros: (0) cortos; (1) largos.
143. Relación de los parameros: (0) libres entre sí; (1) fusionados.
144. Apófisis del lóbulo medio: (0) fusionados; (1) separados.
145. Larvas con clipeo y labro fusionado: (0) ausente; (1) presente

Taxón	0-10	11-20	21-30	31-40	41-50
Ptychoderes sp.	00-200-0000	--3--02000	0411111110	00120-1001	10000-0001
Tetraopes varicornis	003100-0001	0030212000	0501111110	10241-1000	1000102000
Tricoderes pini	10-20100201	0030002000	0501111110	00--00-010	00000-1001
Distena sp.	10-20100001	0030212000	0401111110	003-1-0000	0000100001
Vesperoctenus flohri	11-00100001	0110002000	0201111110	003011-000	00000-0001
Philus antennatus	00-20100001	0130002000	0501111110	003111-000	00100-2001
Oxypeltus quadrispinosus	11400100011	0030002001	0501111110	01411-1000	11000-0001
Aulacoscelis sp.	101000-0000	--00-22000	0311111110	103101-000	12100-0001
Orsodacne cerasi	001000-0000	--00-12000	0311111110	103101-002	11000-1000
Calligrafa serpentina	104000-0100	-110-11000	0211120000	01211-0000	02100-0001
Metaposeris gemans	0110-111011	0120112000	0331111110	01211-1000	10000-0001
Sagra femorata	01400111011	0120012000	0011111110	00221-0111	10000-2001
Agathomerus Agathomeroides flavomaculatus	01000100011	0110012001	1301111111	100001-110	1201110101
Agathomerus Agathomerus bivittatus	01002100011	0110111001	1221000001	100001-110	0201110001
Agathomerus Agathomerus fasciatus	01220110111	0110111001	1411000001	100001-110	1101100101
Agathomerus Agathomerus pulcher	01000100011	0110112001	1301111221	100001-110	1201100101
Agathomerus Agathomerus rufus	01000100111	0110111001	1210000001	100001-110	1201100101
Agathomerus Agathomerus signatus	01000100111	0110012001	1301111111	100001-110	1201100101
Agathomerus Agathomerus sp.1	01000100111	0110111011	1222000001	100001-110	1101100001
Agathomerus Agathomerus sp.2	01000100111	0110111001	1222000001	100001-110	0201110101
Agathomerus Eugathomerus sellatus	01000110011	0110011011	1301111221	100001-110	1201110101
Agathomerus Longathomerus humeralis	01310100011	0110012001	1301111111	100001-110	12010-0101
Agathomerus Mesoagathomerus	01000100211	0110111001	1110000001	100001-110	02010-0101
Agathomerus Trichagathomerus subfaciatus	01002100011	0110011001	1311220201	000101-110	1201110101
Antonaria hirsuta	00100110011	1111110011	1100000001	00041-0100	01000-0001
Antonaria murina	01210100111	1111110001	1100000001	00001-1100	11000-0001
Antonaria varicolor	01210110111	1111110001	1100000001	00001-1100	11000-0001
Ateledera cynoides	20310100011	011????2001	?22???????	000100-101	11000-0001
Bartocaria cyaneus	?1310110111	0110111001	1121000001	100001-110	1101100001
Bothromegalopus pilipes	01002100011	0110111011	1012000001	100001-110	1101100001
Bryantonaria crampeli	01310110011	1111110001	1110000001	00001-0100	1101110001
Macrolopha mashuana	00402100011	0110012001	1311111111	10031-1100	00001-2000
Macrolopha murrayi	01102100211	0110112001	1401200001	10?01-1100	0001100001
Macrolopha nyssae	01400110011	0110112001	1311122221	10031-1100	1000100000
Falsocolobopsis elongatus	00101100011	1111111001	1012000001	00011-1100	0101101000
FalsoMacrolopha pilosus	00101100011	1110111001	1012000001	00011-1100	1101102000
Falsotemnaspis luteimembris	01101100011	0110111001	1101100001	101001-110	1201110000
Falsotemnaspis nigripennis	01101100011	0110111001	1121100001	101301-100	1201110000
Homalopterus heteroproctus	01000110011	0110012011	1402000001	000301-110	1201100101
Homalopterus tristis	01000110011	0110012111	1401222201	000301-110	1201100101
Kwilua africana	01100110011	0110112111	1410000021	10031-1100	1100100000
Leucasta concolor	00400100011	0111012001	1211111221	00001-1100	1000102000
Leucasta dohmi	00400100011	0111012001	1211111221	10101-1100	1000100000
Macroantonia robustipes	00400100011	0111011001	1000000001	10131-0100	01000-0001
Macrolopha apicata	01100110011	0110012001	1311122221	10031-1100	1100100000
Macrolopha minuta	?1310100211	0111111001	1012000001	00001-0100	1100100001
Macrolopha luteofasciata	01300110011	0111112001	1011111111	00041-1100	0001100000
Macrolopha brunneonotata	01002100211	011??12001	1401?????1	10001-1100	0001100001
Macrolopha rustica	01002100211	0110112001	1401000001	10001-1100	0001100001
Macrolopha cribricollis	01300100211	0111111011	1012000001	00001-0100	1100100001
Mastostethus hieroglyphicus	01000110111	0110111001	1220000001	100001-110	0201100101
Mastostethus nigrocictus	01300110111	0110111001	1202000001	100001-110	1201100101
Mastostethus sp.	11310110111	0110111011	1222000001	100001-110	12010-0010
Mastostethus tibialis	01310100111	0110111001	1120000001	100001-110	12010-0011
Mastostethus variegatus	?1310110111	0110111001	1211000001	100001-110	0201100010
Megalopu Megalopus hirtipes	01212100011	0110011011	1122000001	100001-110	1100100001
Megalopus Falsomegalopus apicalis	01310100211	0110111001	1221100001	100001-110	1100100001
Megalopus Megalopus inscriptus	?1310100211	0111111011	1200000001	100001-110	1101100001
Megalopus Megalopus sp.	01210100111	0110111001	1201200001	100001-110	1000100001
Megalopus Mucromegalopus armatus	01002110011	0110112001	1211111121	100001-110	1101100001
Megalopus Mucromegalopus buckley	01102100011	0110122001	1321111111	100201-110	1100110001
Megalopus Mucromegalopus jacobyi	01100110011	0110012011	1301111111	100001-110	1101100001
Piomelopus flabellicornis	01010110111	0111110001	1010000001	10031-0100	1100100001
Plesioagathomerus vittatus	01102110011	0110111001	1220000001	100001-110	0101110001
Poecilomorpha atripes	00100100011	0110011011	1211120001	00131-0100	1001100000
Poecilomorpha cyanipennis	01001100011	0110111001	1202222221	100301-110	0001100001
Poecilomorpha dollmani	00102100011	0110110111	1221200001	10111-1100	11010-0000
Poecilomorpha laosensis	01001100011	0110111001	1101222221	100301-110	10001-0001
Poecilomorpha passerinii	01310110211	0111111011	1012000001	00031-0100	1100100000
Pseudomalopterus carinatus	01210110111	0110111011	1211200001	100001-110	12011-0101
Sphondylia afra	00010100011	1111010011	1010000001	10001-0100	12000-1001
Sphondylia sp.	00010100011	1111010001	1010000001	10001-0110	12000-1001
Sphondylia tomentosa	00110100011	1111011011	1011000001	10001-0100	11000-1001
Temnaspis amabilis	00100100011	0111011001	1221100001	00131-1100	11000-0000
Temnaspis bengalensis	01100100011	0110111001	1111200001	100000-010	00001-0101
Temnaspis cumingi	01101100011	0110111001	1211122221	101300-000	0100110001
Temnaspis japonica	01001110011	0110111001	1011222221	100000-000	01001-0001
Temnaspis javanus	01001100011	0110111001	1011222221	100000-000	11001-0001
Temnaspis septemmaculata	01001100011	0110111001	1011222221	100000-000	10001-0001
Temnaspis speciosus	01101100011	0110011001	1221000001	101210-110	1100112000

Taxón	0-10	11-20	21-30	31-40	41-50
Cucujopsis setifer	?0100100010	-110012000	03111111110	004401-??0	10110-1001
Palophagus buyae	?13021?00?0	-11?0?2000	05011111110	001201-1?1	1?0??1?01
Zeugophora annulata	11100100000	-110012000	03111111111	01241-0100	10000-0000
Zeugophora californica	11400100000	-110012001	0231112221	01241-0100	10000-0000
Zeugophora capensis	11000100000	-110012001	03111111111	01241-1100	10001-0000
Zeugophora flavomaculata	11000101000	-110012001	04111111111	11241-1100	10001-0000
Zeugophora indica	11000101000	-110012001	03211111111	01241-1100	10001-0000
Zeugophora numeralis	11000100000	-110012001	03111111111	11241-?100	10001-0000
Zeugophora varians	11400100000	-110012001	03311111111	01241-0100	10000-1000

Taxón	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100
Ptychoderes sp.	00-00110-1	0010100011	0000000011	0040101011	21110-0010
Tetraopes varicornis	0000011120	0010103010	0000000011	0030101000	12110-0000
Tricoderes pini	00100010-1	0000101010	0000000010	0040100010	22100-0000
Distena sp.	02000010-1	0010100011	0000001010	0000201010	21100-0000
Vesperoctenus flohri	00100010-1	0000100001	0000000010	003020001?	02100-0020
Philus antennatus	02000010-1	0010100011	1000000010	0030201001	22100-0000
Oxypeltus quadrispinosus	00000010-0	0000100000	0000012000	0000000010	12100-0020
Aulacoscelis sp.	02000010-1	0000103010	0000000010	0050200011	32100-0000
Orsodacne cerasi	02000110-1	0000103010	0000000011	0030201010	22110-0000
Calligrafa serpentina	10000010-0	0000100010	0000000000	0011202000	32100-0000
Metaposeris gemans	02000010-1	0000103010	0000002000	1051102011	31100-0010
Sagra femorata	02000010-0	0000100010	0000000010	0030002011	3111100120
Agathomerus Agathomeroides flavomaculatus	0211101130	2010100010	0000003000	1110101010	12100-0021
Agathomerus Agathomerus bivittatus	0210101110	1010001010	0000003100	1140101010	1000100020
Agathomerus Agathomerus fasciatus	0211101110	1010001010	0000001000	1120101010	1310110020
Agathomerus Agathomerus pulcher	0211101130	2010000010	0000003000	1130101010	10100-0020
Agathomerus Agathomerus rufus	0210101110	1010000010	0000001000	1140101010	20100-0020
Agathomerus Agathomerus signatus	0210101130	2010000010	0000003000	1140101010	12100-0020
Agathomerus Agathomerus sp.1	0210101130	1010100010	0000001000	1140101010	20100-0020
Agathomerus Agathomerus sp.2	0210101130	1010003010	0000003000	1140101010	11100-0020
Agathomerus Eugathomerus sellatus	0211101130	2010000010	0000003000	1130101010	12100-0021
Agathomerus Longathomerus humeralis	0211101110	2010000010	0000003000	1140101010	1210110020
Agathomerus Mesoagathomerus quadrimaculatus	0211001130	1010000010	0000001000	1140101010	10100-0021
Agathomerus Trichagathomerus subfasciatus	0211101130	2010000010	0000003000	1140101010	12100-0020
Antonaria hirsuta	0210001110	3010001010	0011002000	1150102000	10000-0020
Antonaria murina	0210010110	3010001011	0111102001	1150102001	10010-??20
Antonaria varicolor	0210010110	3010001011	0111102001	1150102001	10010-??20
Ateledera cynoides	021?001100	0010001010	0000002011	?130101010	2001?002?
Bartocaria cyaneus	0211101?00	?010?01010	10?000?000	11?000?010	1000?002?
Bothromegalopus pilipes	0210101110	1011011011	1000003100	1140101110	11000-0020
Bryantonaria crampeli	0210001120	3010101011	0010102000	1150102000	11000-0020
Macrolopha mashuana	0210001110	0010100010	0000002000	1051101001	13100-0020
Macrolopha murrayi	0210101120	0010100010	0000002000	1150102000	13000-0020
Macrolopha nyassae	0210001110	0010101010	0000002000	1150102011	22000-0020
Falsocolobopsis elongatus	0210001100	3010011011	1011102000	1150102011	00000-??10
FalsoMacrolopha pilosus	0210001100	3010011011	101?10?000	11?000?011	00000-??10
Falsotemnaspis luteimembris	0210011100	1110102010	0000002011	1140102010	1311100110
Falsotemnaspis nigripennis	0210011100	3110102010	0010002011	1140102010	1311100110
Homalopterus heteroproctus	121?101110	1010000110	0010003000	?130101011	10100-0020
Homalopterus tristis	1210101110	1010000110	0010003000	1130101011	20100-0020
Kwilua africana	0211001110	0010102010	0000002000	1150102001	22000-0020
Leucasta concolor	0210001120	0010101010	0000001000	1150002001	22000-0020
Leucasta dohrni	0210001110	0010101010	0000001000	1150102001	22000-0020
Macroantonia robustipes	0210011110	0010000001	0011102001	0050102000	22010-0010
Macrolopha apicata	0211001110	0010102010	0000002000	1150102001	22000-0020
Macrolopha minuta	02100011?0	0010?00010	00?0002000	11?000?001	13100-0020
Macrolopha luteofasciata	0211001120	0010100000	0000003100	1150102000	2200?002?
Macrolopha brunneonotata	0210001120	0010100010	0000002000	115010200?	13000-0011
Macrolopha rustica	0210001120	0010100000	0000002000	1150102000	13000-0020
Macrolopha cribricollis	0210001110	0010100010	0010002010	115010200?	23100-002?
Mastostethus hieroglyphicus	0211101110	1010003010	0000001000	1140101110	20100-0020
Mastostethus nigrocictus	0211101110	1010003010	0000001000	1120101110	22100-0020
Mastostethus sp.	1111101110	1010003010	0000011000	1110101110	21100-0020
Mastostethus tibialis	1111101110	1010003010	0000011000	1150201110	10100-0020
Mastostethus variegatus	0111101110	1010003010	0000001000	1140101110	21100-0021
Megalopu Megalopus hirtipes	0210101100	1011011011	1000003100	114010101?	11100-0020
Megalopus Falsomegalopus apicalis	0211101120	1011001010	0000003100	1130101010	12100-002?
Megalopus Megalopus inscriptus	0210101110	1011011011	1000003100	1140101010	11100-0020
Megalopus Megalopus sp.	0210101110	1011011011	1000003100	1130101010	1010110020
Megalopus Mucromegalopus armatus	0210101130	0011001011	1000103110	1130101011	121011??20
Megalopus Mucromegalopus buckley	0210101100	0011011011	1010003110	1150101001	1210110010
Megalopus Mucromegalopus jacobyi	0210101130	2011001011	1000003100	1130101011	1210110120
Piomelopus flabellicornis	0210011120	0010001010	0011102001	1150102000	11010-0020
Plesioagathomerus vittatus	0210001110	1010000010	0000003100	1140101010	1010100020
Poecilomorpha atripes	0010001110	0010100000	0000003001	1050102000	33110-0020
Poecilomorpha cyanipennis	0210001100	0110101010	0000002000	1140102010	1310100110
Poecilomorpha dollmani	0210001110	0010100010	0000002001	1150102010	23110-??20

Taxón	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100
Poecilomorpha laosensis	0210001100	3110101010	0000002000	1140102010	1310100010
Poecilomorpha passerinii	0210001110	0010103010	0000002000	1150102001	23100-0020
Pseudomalopterus carinatus	0210101110	-010000011	0000001000	1140101010	1010110020
Sphondylia afra	0210001110	3010101011	0011002000	0150102010	10000-0020
Sphondylia sp.	0210001110	3010101011	0011002010	0150102010	10000-??20
Sphondylia tomentosa	0210001120	3010102011	0011002010	0150102000	01000-0020
Temnaspis amabilis	0210001110	3010100010	0000002000	1150102010	13110-0020
Temnaspis bengalensis	0010001100	3110102010	0000000010	1130102000	2310100210
Temnaspis cumingi	0010011100	3110102010	0000000011	1140102200	2310101110
Temnaspis japonica	0210001100	3110102010	0000000011	1140102200	2311102120
Temnaspis javanus	0210001100	3110102010	0000000010	1140102210	231111??20
Temnaspis septemmaculata	0210001100	3110102010	0000000000	1140102210	2311112020
Temnaspis speciosus	0210001100	1110102010	0000000000	1140102210	2210101010
Cucujopsis setifer	02000?1???	? ? ? ? 0101010	00?? ? 0??10	00502?10??	?1?111??00
Palophagus buyae	0?000?1???	?010? ? 2010	?0?? ? ? ? ? ? ?	000022?0??	?? ? ? ? 1?00??
Zeugophora annulata	0210001120	0010102010	0000002010	0131111010	21000-0020
Zeugophora californica	0010001110	0010102010	0000000010	0131111010	21000-0020
Zeugophora capensis	0210001110	0010002010	0000002010	0111111010	21000-0020
Zeugophora flavomaculata	0210001120	0010102010	0000002010	1131111010	21000-0020
Zeugophora indica	0210001120	0010102010	0000002010	0131111010	21000-0020
Zeugophora numeralis	0210001120	0010102010	0000002010	0131111010	21000-0020
Zeugophora varians	0210001120	0010102010	0000002010	0131111010	21000-0020

Taxón	101-110	111-120	121-130	131-140	141-145
Ptychoderes sp.	0000010420	100-230010	0000000000	-01-?11001	70111
Tetraopes varicornis	000001052?	210-000010	0001051000	001?011001	00011
Tricoderes pini	0000010?0?	010-000010	1000?? ? ? ? ? ?	?? ? ? ? 11101	01011
Distena sp.	000001040?	0111230010	1000161000	201??11001	01011
Vesproctenus flohri	000001150?	0011230010	00?? ? ? ? ? ? ?	? ? - ? ? 11001	6??11
Philus antennatus	0000010?0?	-?11000010	10020?-0??	?? ? -011?01	?1011
Oxypeltus quadrispinosus	000001021?	?10-000010	000?051010	001??11000	6--10
Aulacoscelis sp.	000001050?	?00-000010	1002001000	-01?011001	01011
Orsodacne cerasi	000001052?	?00-200010	1002001010	-01?111?01	61011
Calligrafa serpentina	000001221?	?10-240010	1002001000	301??11000	-- -01
Metaposeris gemans	0100010?10	000-240010	1002031000	001??11?00	-- -01
Sagra femorata	100101021?	?0?-000010	100??01???	-0-??110-	61001
Agathomerus Agathomeroides flavomaculatus	0111111314	0221130010	1010111110	0012201121	01111
Agathomerus Agathomerus bivittatus	011101131?	2021110000	101?11?1?1?	0?? ? ? 01021	01111
Agathomerus Agathomerus fasciatus	0111101014	2121111010	1010111110	0012101021	01111
Agathomerus Agathomerus pulcher	0111111314	0221130010	1010111110	0012?01121	01111
Agathomerus Agathomerus rufus	0111113014	0021000010	1010111110	0012101121	01111
Agathomerus Agathomerus signatus	0111111314	0221130010	1010111110	0012101121	01111
Agathomerus Agathomerus sp.1	0111103014	0021000010	1010111110	0012101121	01111
Agathomerus Agathomerus sp.2	0111101114	0021000010	1010111110	0012200121	01111
Agathomerus Eugathomerus sellatus	0112111314	0221130010	1010111110	0012201121	01111
Agathomerus Longathomerus humeralis	0111111314	0121130010	101?111?10	00?? ? 01?21	01111
Agathomerus Mesoagathomerus quadrimaculatus	011010-314	0221100010	1010111110	0012201121	61111
Agathomerus Trichagathomerus subfaciatus	0111111314	0221130010	1010111110	0012?01121	01111
Antonaria hirsuta	0111011312	0120111000	0011130011	3010000001	61111
Antonaria murina	0110101012	0110121000	10?? ? ? ? ? ? ?	?? ? ? ? 00001	61111
Antonaria varicolor	0110111012	0110121000	10?? ? ? ? ? ? ?	?? ? ? ? 10021	61111
Ateledera cynoides	0?1?011410	0110210010	1010111110	00111? ? ? ? 1	?? ? ? 1
Bartocaria cyaneus	011?11101?	2121? ? 1?10	101?? ? ? ? ? ?	?? ? ? ? ? ? ? ? 1	?? ? ? 11
Bothromegalopus pilipes	1111011314	2221111010	1010111110	0012101021	11111
Bryantonaria crampeli	0111111312	0110110000	1001131011	3013?00001	61111
Macrolopha mashuana	010101121?	2210240000	001113?010	?01?0?? ? ? 1	?? ? ? 11
Macrolopha murrayi	0111011312	2111110000	1011131010	2013000001	61111
Macrolopha nyassae	0111011212	0110110010	1011140010	2014000001	00111
Falsocolobopsis elongatus	0111101112	0221121000	101?? ? ? ? ? ?	?? ? ? ? 00001	21111
FalsoMacrolopha pilosus	011110111?	0121? ? 1000	10?? ? ? ? ? ? ?	?? ? ? ? 01001	21111
Falsotemnaspis luteimembris	0111011311	0221100010	1001110110	1112201111	10111
Falsotemnaspis nigripennis	0111011311	0021100000	1001110110	1112201111	10111
Homalopterus heteroproctus	0?1?101014	0021110010	1010110110	00121?1??1	?? ? ? 11
Homalopterus tristis	0110101314	0021110010	1010110110	0012101121	00111
Kwilua africana	011?011212	0110110010	10111400??	?0122?? ? ? ? 1	?? ? ? 11
Leucasta concolor	0111011212	0110110010	1011140010	2010000001	10111
Leucasta dohmi	011?011212	2110110010	1011140010	20100?? ? ? 01	?? ? ? 11
Macroantonia robustipes	0000011312	0110110000	0011131011	3010010001	61111
Macrolopha apicata	0111011212	0110110010	1011140010	2012000?01	00111
Macrolopha minuta	011110331?	0110110000	100?? ? ? ? ? ?	?? ? ? ? ? ? ? ? 1	?? ? ? 11
Macrolopha luteofasciata	011?011312	0110110010	0001131010	1?120?? ? ? ? 1	?? ? ? 11
Macrolopha brunneonotata	011?? ? ? ? 12	? ? 11110010	101111?0??	? ? 10?? ? ? ? 1	?? ? ? 11
Macrolopha rustica	0111011212	2111110000	1010110010	0014000001	01111
Macrolopha cribricollis	011?10331?	0110110000	1001130011	301?0?? ? ? 1	?? ? ? 11
Mastostethus hieroglyphicus	0111101014	0021000010	1010111110	0012101121	01111
Mastostethus nigrocictus	0111101014	0021000010	1010111110	0012101121	01111
Mastostethus sp.	0110101014	0021000010	1010111110	0012101121	01111
Mastostethus tibialis	0110103111	0021000010	1010111110	0012101?21	01111

Taxón	101-110	111-120	121-130	131-140	141-145
Mastostethus variegatus	01111103014	0021000010	10101111110	0012101121	01111
Megalopu Megalopus hirtipes	1111111114	2021111010	10101111110	0012101021	61111
Megalopus Falsomegalopus apicalis	011?10?014	??21110010	10101111110	0012?????1	????11
Megalopus Megalopus inscriptus	0111101014	2021111010	10101111110	0012101021	31111
Megalopus Megalopus sp.	0111111014	2021111010	10101111110	0012101021	31111
Megalopus Mucromegalopus armatus	0111111014	0121241010	101????????	??1??01-21	01111
Megalopus Mucromegalopus buckley	0111111014	0121111000	10101111110	0012101?01	01111
Megalopus Mucromegalopus jacobyi	0111101014	0021111000	10101111110	0012101-21	01111
Piomelopus flabellicornis	0011011312	0210110000	10?????????	??1??10001	61111
Plesioagathomerus vittaus	0111001014	0011110000	10101111110	0012101121	01111
Poecilomorpha atripes	010101121?	0110110000	0011110010	3015200001	11111
Poecilomorpha cyanipennis	0111011311	2011110110	1010110010	1112101011	11111
Poecilomorpha dollmani	0111011312	0110110000	10?????????	??1??10001	31111
Poecilomorpha laosensis	0111011011	2011110110	1010110010	1112101?11	11111
Poecilomorpha passerinii	0111103312	0110?11000	1001130011	3010010001	31111
Pseudohomalopterus carinatus	0111111314	0021130010	10101111110	0012101121	01111
Sphondylia afra	0010011312	0210111000	1011130011	3013010001	51111
Sphondylia sp.	0010011312	0010111000	10?????????	??1??0?01	??111
Sphondylia tomentosa	0011011312	0110111000	1011130011	3013011001	41111
Temnaspis amabilis	0111111312	0210110000	1001131011	3014010001	60111
Temnaspis bengalensis	0111111011	0011110010	1010110010	1112101?11	10111
Temnaspis cumingi	0111111011	0011130010	1010110010	1112201111	10111
Temnaspis japonica	0111111011	0011130010	1010110010	1112101111	10111
Temnaspis javanus	0111111013	0111130010	10?????????	??1??01111	10111
Temnaspis septemmaculata	0110111013	0011130010	1010110010	1112101111	10111
Temnaspis speciosus	0111111011	0021130010	1012110010	1112101?11	10111
Cucujopsis setifer	000001050?	010-??0010	10??001000	001??11?01	61010
Palophagus buyae	000?00051?	??0??0010	??1?000000	001?2?1?01	61010
Zeugophora annulata	0010012???	1010110010	1010121110	1105001021	01111
Zeugophora californica	001001242?	1?10120011	111?121110	0015001?11	00111
Zeugophora capensis	001001252?	2110120011	1112121110	??25200111	01111
Zeugophora flavomaculata	0110012022	1110120010	1110121110	1105101011	01111
Zeugophora indica	001001222?	1110120010	1110121110	11051????1	???11
Zeugophora numeralis	0010012522	1110110011	1110121110	110??01011	01111
Zeugophora varians	001001252?	1?10120010	1110121110	001??01111	01111

CAPÍTULO 4

ARTÍCULO PUBLICADO

(Revista Mexicana de Biodiversidad)

Revisión taxonómica del género *Mastostethus* (Coleoptera: Megalopodidae) en México y descripción de dos especies nuevas

(Corresponde al artículo de requisito)

Rodríguez–Mirón, G.M. y Zaragoza–Caballero, S. (2017). Revisión taxonómica del género *Mastostethus* (Coleoptera: Megalopodidae) en México y descripción de dos nuevas especies. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88: 312–334.



Taxonomía y sistemática

Revisión taxonómica del género *Mastostethus* (Coleoptera: Megalopodidae) en México y descripción de dos especies nuevas

Taxonomic review of the genus Mastostethus (Coleoptera: Megalopodidae) from Mexico and description of two new species

Geovanni M. Rodríguez-Mirón y Santiago Zaragoza-Caballero*

Colección Nacional de Insectos, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-153, 04510 Ciudad de México, México

Recibido el 6 de octubre de 2016; aceptado el 25 de enero de 2017
Disponible en Internet el 13 de mayo de 2017

Resumen

Se presenta la revisión taxonómica de las especies del género *Mastostethus* Lacordaire registradas para México. No se consideraron a *M. perroudi* Pic y *M. quadrilineatus* Guérin-Meneville debido a que no se dispuso de material. *Mastostethus gracilis* Rodríguez-Mirón y *M. gozoi* Rodríguez-Mirón se describen como especies nuevas. Se establecieron 6 nuevas sinonimias y se designaron 4 lectotipos y 5 paralectotipos. Antes del presente trabajo se registraban 22 especies para el país; sin embargo, al establecer las sinonimias y describir nuevos taxones el número actual corresponde a 19 especies. Además, se actualizaron los datos de distribución y se ilustra por primera vez el edeago para 14 especies y la espermateca para 11 especies.

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Palabras clave: Lóbulo medio; Tegmen; Taxonomía; Nueva especie; Espermateca; Chrysomeloidea

Abstract

A taxonomic revision of the Mexican species of the genus *Mastostethus* Lacordaire is presented. *Mastostethus perroudi* Pic and *M. quadrilineatus* Guérin-Meneville were not included because of the lack of specimens. *Mastostethus gracilis* Rodríguez-Mirón and *M. gozoi* Rodríguez-Mirón are described as new species. We established 6 new synonyms and designated 4 lectotypes and 5 paralectotypes. Before this study, 22 species were recorded for Mexico; however, after the establishment of new synonymies and the description of new taxa, the current number of species recorded for Mexico is 19. Moreover, we updated data of geographic distribution and we illustrated for the first time the aedeagus for 14 species and the spermatheca for 11 species.

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Keywords: Median lobe; Tegmen; Taxonomy; New species; Spermatheca; Chrysomeloidea

Introducción

La familia Megalopodidae es un pequeño grupo de escarabajos fitófagos con cerca de 552 especies descritas en 28 géneros

(Rodríguez-Mirón, 2016). El género *Mastostethus* Lacordaire es el más representativo de la familia, con 145 especies descritas. Dicho género presenta una distribución neotropical (Blackwelder, 1946; Jacoby y Clavareau, 1905), y en México se ha documentado la presencia de 22 especies (Ordóñez-Reséndiz, 2014; Wilcox, 1983). *Mastostethus* fue descrito por Lacordaire (1845) y se conformó en su mayoría por especies previamente descritas en el género *Megalopus* Fabricius, 1801. Lacordaire (1845) agrupó en *Mastostethus* aquellas especies que presentan

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: zaragoza@ib.unam.mx (S. Zaragoza-Caballero).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

una proyección cónica en el metaesterno. Originalmente se incluyeron 57, luego distintos autores, principalmente Jacoby (27 ssp.), Pic (18 ssp.) y Baly (17 ssp.), agregaron nuevos taxones. Jacoby y Clavareau (1905) designaron a *Megalopus balteatus* Klug, 1834 (sinónimo junior de *Megalopus nigrocinctus* Chevrolat, 1834) como especie tipo de *Mastostethus*.

Las especies de *Mastostethus* que se distribuyen en México fueron descritas en su mayoría durante el siglo XIX y no existe un trabajo que sintetice la información taxonómica, morfológica y de distribución sobre este grupo. Considerando lo incompleto de las descripciones originales, en este trabajo se realiza la redescipción del género y de 15 especies. Además, se describen 2 especies nuevas.

Materiales y métodos

Se revisaron 299 ejemplares procedentes de distintas colecciones (tabla 1), en las cuales no se pudieron ubicar ejemplares de *M. perroudi* Pic y *M. quadrilineatus* Guérin-Meneville. Después de revisar las colecciones de Pic y Guérin-Meneville que se encuentran en el MNHN (Cambefort, 2007), tampoco se encontraron los ejemplares tipo de dichas especies.

Para la descripción de la morfología externa se siguió la nomenclatura utilizada por Lawrence, Beutel, Leschen y Ślipiński (2010) y Monrós (1947). De los órganos genitales solo el edeago (machos) y la espermateca (hembras) fueron utilizadas para distinguir entre especies. Para describir la espermateca se utilizó la nomenclatura de Matsumura y Suzuki (2008) y Suzuki (1988). El edeago se describió de acuerdo con Sharp y Muir (1912) y Ehara (1954). Para el estudio de las espermatecas y el edeago los ejemplares fueron reblandecidos en agua caliente por 10 min. Posteriormente se separó el abdomen del resto del cuerpo y se realizó un corte en la pleura. El abdomen se colocó en KOH al 10% en baño maría durante 10 min, posteriormente fue lavado en agua. Los genitales masculinos y femeninos se separaron del abdomen para su estudio y se colocaron en un microvial con glicerina para su conservación.

Las observaciones se realizaron en un microscopio Zeiss V-8. Cada especie se ilustró en diferentes vistas, así como el edeago

y la espermateca de las especies cuya extracción fue posible. La toma de fotografías se realizó con una cámara AxioCam MRC5 montada en equipo Zeiss modelo Axio zoom V.16. Las espermatecas se las colocaron sobre un portaobjetos embebidas en glicerina para fotografiarlas. Las medidas se expresaron en milímetros; n indica el número de ejemplares observados.

Resultados

Mastostethus Lacordaire, 1845

Mastostethus Lacordaire, 1845: 614.

Especie tipo. *Megalopus balteatus* Klug, 1834 (= *Megalopus nigrocinctus* Chevrolat, 1834), designación subsiguiente por Jacoby y Clavareau, 1905: 3.

Diagnosis. Especies generalmente robustas, con patrones de coloración variables en tonos negros, amarillos y rojos. Antenas cortas, alcanzan el margen posterior del pronoto. Élitros con márgenes laterales paralelos; los procesos mesoventral y metaventral se encuentran unidos entre las mesocoxas, con un pequeño orificio en la parte basal. Metaesterno con una proyección cónica. Tibias dorsalmente con una hilera de dentículos. Metatibias ventralmente llanas en los machos.

Mastostethus es cercano a otros géneros neotropicales como *Agathomerus* Lacordaire, *Megalopus* Fabricius y *Pseudohomolopterus* Pic, los cuales se diferencian de *Mastostethus* por no presentar una proyección cónica en el metaesterno y habitualmente las especies son menos robustas. En las especies de *Megalopus* los márgenes laterales de los élitros se estrechan gradualmente en la parte posterior, y los procesos mesoventral y metaventral se encuentran completamente separados.

Redescipción. **Cabeza.** Ancha, constreñida por detrás de los ojos; espacio interocular con puntos ocelados gruesos en el margen interno de los ojos; margen superior de la inserción antenal elevada. Antenas casi clavadas, cortas, no sobrepasando el margen posterior del pronoto, de 11 antenómeros, primer antenómero más corto que el tercero, primer antenómero al cuarto subcónicos, del quinto al décimo más anchos que largos, articulados en la parte externa, el undécimo ovoide, revestimiento del primero al cuarto antenómeros con setas esparcidas, del quinto al

Tabla 1

Colecciones (con acrónimo) y nombre de los curadores que proporcionaron ejemplares para este estudio.

BMNH	The Natural History Museum, London, U. K. (Michael Geiser)
BYU	M.L. Bean Life Science Museum, Brigham Young University, Provo, Utah, USA (Shawn M. Clark)
CCFES-Z	Colección Coleopterológica de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM, México City, México (María Magdalena Ordóñez Reséndiz)
CNIN	Colección Nacional de Insectos Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, México (Santiago Zaragoza Caballero)
EBCC	Unidad de occidente IBUNAM, Estación de Biología Chamela (Enrique Ramírez)
EMEC	ESSIG Museum of Entomology, University of California, Berkeley, CA, USA (Peter T. Oboyski)
IRSNB	Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Pol Limbourg)
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, MA, USA (Philip D. Perkins)
MFN	Museum Für Naturkunde Berlin (Johannes Frisch)
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France (Antoine Mantilleri)
MZFC	Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, México (Roxana Gutiérrez)
NHMB	Naturhistorisches Museum Basel (Matthias Borer)
NMNH	National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C. USA (Alexander Konstantinov)



Figura 1. a-h: *Mastostethus nigrocinctus*; a: antena; b: lígula; c: vista frontal del pronoto; d: vista posterior del pronoto; e: mesoscuto; f: metaesterno; g: metatibia; h: ventrito V ♀. Vista dorsal del pronoto (i-k): i: *M. duplocinctus*; j: *M. nigrocinctus*; k: *M. novemmaculatus*. Escutelo (l-o): l: *M. novemmaculatus*; m: *M. salvini*; n: *M. hieroglyphicus*; o: *M. stalii*; p: ápice de la metatibia de *M. salvini*.

onceavo opacos con setas decumbentes (fig. 1a). Ojos prominentes, margen interno emarginado, sin impresiones y glabro. Surco frontoclipeal amplio y profundo. Clipeo trapezoidal, ápice translúcido. Labro semicircular, convexo, con márgenes fuertemente pubescentes, ápice achatado. Mandíbulas triangulares, con un surco lateral punteado. Palpos maxilares con 4 palpómeros, el primero subcónico y más largo que el resto, el segundo más corto que el tercero, el último subcónico, con el ápice agudo; lígula bilobada (fig. 1b). Palpos labiales con 3 palpómeros, primero más corto que el resto, el segundo en forma de clava y muy largo, el tercero fusiforme. Gula punteada. *Tórax*. Pronoto más ancho que largo, porción posterior más ancha que la anterior; ángulos anteriores (fig. 1c) y posteriores proyectados (fig. 1d), borde posterior con un reborde. Cavidades procoxales cerradas; procoxas contiguas, cónicas y sobresalientes; mesocoxas ovadas ligeramente sobresalientes; metacoxas subcuadradas, poco separadas. Mesonoto con órgano estridulatorio (fig. 1e). Escutelo triangular. Élitros subparalelos lateralmente, dorsalmente convexos y

punteados irregularmente, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Proceso mesoventral y metaventral unidos entre las mesocoxas, con un pequeño orificio en la parte basal (fig. 1f). Metaesterno con una proyección cónica media (fig. 1f), línea metatorácica presente. Metaepisterno excavado en la región basal. Patas aumentando de tamaño del primer al último par; metafémur más robusto que el profémur y el mesofémur; tibias dorsalmente con una hilera de denticulos (fig. 1g), ápice con 2 espolones; mesotibias y metatibias curvadas, metatibias ventralmente llanas y glabras en los machos, hembras con las metatibias subcilíndricas con setas erectas; los 3 primeros tarsómeros de las patas anteriores y medias subcónicos, en las patas posteriores son subcilíndricos, en cada pata el cuarto es reducido y el quinto alargado y curvo; empodio presente con más de 3 setas, uñas simples en forma de hoz. *Abdomen*. Pigidio punteado y con setas. Ventritos punteados con setas, hembras con una foseta en la región apical del ventrito V (fig. 1h).

Clave para las especies del género *Mastostethus* que se distribuyen en México.

1. Reborde solo en la parte media del margen posterior del pronoto (fig. 1i)	2
– Reborde a lo largo del margen posterior del pronoto (fig. 1j)	5
2. Margen posterior del pronoto no sinuado (fig. 1j, k), lateralmente angulado	3
– Margen posterior del pronoto sinuado (fig. 1i)	4
3. Margen lateral del pronoto con setas y puntos conspicuos, metaepisterno completamente cubierto de puntos y setas	<i>M. gracilis</i> sp. nov.
– Margen lateral del pronoto con puntos esparcidos, metaepisterno en la parte posterior con setas y puntos escasos a nulos	<i>M. placidus</i>
4. Metatibias de machos con forma subcilíndricas, sin carena dorsal	<i>M. tricinctus</i>
– Metatibias de machos diferente, con una carena dorsal (fig. 1g)	<i>M. duplocinctus</i>
5. Región basal del pronoto sin depresiones laterales (fig. 1k)	6
– Región basal del pronoto con depresiones laterales (fig. 1j)	7
6. Región anterior del pronoto sin surcos, ápice del escutelo emarginado (fig. 1l), parte media del espacio interocular con puntos gruesos	<i>M. novemmaculatus</i>
– Región anterior del pronoto con un par de surcos (fig. 1f) diagonales, ápice del escutelo obtuso (fig. 1m), parte media del espacio interocular con escasa o nula presencia de puntos	<i>M. phalerathus</i>
7. Élitros completamente convexos	8
– Élitros con una depresión transversal por delante de la mitad anterior (en vista lateral)	<i>M. nigrocinctus</i>
8. Ápice del escutelo redondeado (fig. 1n)	9
– Ápice del escutelo obtuso o ligeramente emarginado (fig. 1m,o)	10
9. Espacio interocular con una fóvea, metaepisterno completamente cubierto de puntos y setas	<i>M. angustovittatus</i>
– Espacio interocular sin fóvea, metaepisterno con escasos puntos y setas	<i>M. hieroglyphicus</i>
10. Frente con una fóvea	11
– Frente sin fóvea	15
11. Ápice del escutelo obtuso (fig. 1m)	12
– Ápice del escutelo ligeramente emarginado (fig. 1o)	14
12. Metaepisterno completamente cubierto de puntos y setas	<i>M. lavatus</i>
– Metaepisterno con la región posterior sin impresiones y glabra	13
13. Margen anterior del pronoto con una emarginación, metatibias de los machos sin carena dorsal	<i>M. gozoi</i> sp. nov.
– Margen anterior del pronoto no emarginada, metatibias de los machos con una carena dorsal	<i>M. cordovencis</i>
14. Metatibias de los machos dorsalmente convexas y sin carena, ventralmente con una carena	<i>M. rogersi</i>
– Metatibias de los machos dorsalmente planas y con una carena (fig. 1g), ventralmente con 2 carenas	<i>M. vicinus</i>
15. Ápice del escutelo ligeramente emarginado (fig. 1o), metaepisterno con la región posterior sin impresiones y glabra, machos sin diente ventral en el metafémur	<i>M. stalii</i>
– Ápice del escutelo obtuso (fig. 1m), metaepisterno con la región posterior con puntos y setas dispersas, machos con un diente ventral en el metafémur	16
16. Metatibias de los machos con 2 carenas ventrales, región apical sin una proyección	<i>M. rubricollis</i>
– Metatibias de los machos sin carenas ventrales, región apical con una proyección (fig. 1p)	<i>M. salvini</i>

Redescripción y descripción de las especies del género *Mastostethus*

Mastostethus angustovittatus Jacoby (fig. 2a,b, fig. 3a, fig. 4a, fig. 5a, fig. 6a, fig. 7a)

Mastostethus modestus Jacoby, 1888: 61 (non Jacoby, 1880)

Mastostethus angustovittatus Jacoby, 1892: 343

Mastostethus mexicanus Clavareau, 1905: 5, syn. nov.

Diagnosis. *Mastostethus angustovittatus* es cercana a *M. hieroglyphicus*, de la cual se distingue porque el espacio interocular presenta puntos esparcidos y una fóvea en la parte media. El pronoto es subtrapezoidal y el metaepisterno está completamente punteado. Además, las dos especies mencionadas son claramente distinguibles por el patrón de coloración.

Redescripción. Macho. Longitud 8.5-10.5 mm, ancho 4.1-4.5 mm (n=7). Color: cabeza anaranjada o negra; antenas y mandíbulas negras; palpos maxilares y labiales pardos; pronoto anaranjado o negro; escutelo negro, élitros amarillos, con una mácula en la base y una línea negra que se originan en los húmeros, sutura negra; porción ventral anaranjada o negra; fémures anaranjados o negros; tibias y tarsos negros. **Cabeza.** Occipucio con puntos dispersos; gena punteada escasamente y con setas erectas; vértex con puntos escasos; espacio interocular con

puntos esparcidos y una fóvea media; frente prominente con una pequeña fóvea en la parte media. Clípeo punteado y pubescente en la base. Labro con setas esparcidas. **Tórax.** Pronoto subtrapezoidal, disco con puntos y setas esparcidas, porción anterior con un surco que se atenúa en la parte central, base con un reborde y depresiones laterales. Escutelo triangular, punteado con setas, ápice redondeado. Élitros paralelos, convexos y con setas y puntos dispersos. Metaepisterno con setas esparcidas. Metaepisterno punteado y cubierto de setas decumbentes, excavado en la región basal. Patas con setas erectas, metafémur no armado; tibias dorsalmente con una hilera de dentículos y una carena, metatibias ventralmente llanas, glabras y micropunteadas. **Abdomen.** Pigídio punteado con setas, ápice redondeado. Ventritos punteados y con setas decumbentes, ventrito V con una surco transversal en la parte terminal, ápice truncado. Edeago: lóbulo medio esclerosado, curvado en vista lateral, ápice mucronado, apófisis ampliándose en la base, ligeramente curvadas hacia el interior; tegmen esclerosado, pieza basal corta, lóbulos laterales fusionados, ápice sinuado, con setas gruesas y largas.

Hembra. Similar al macho. Longitud 9-10.4 mm, ancho 4-4.6 mm (n=5). Tibias sin carena dorsal, metatibias subcilíndricas. Pigídio con el ápice emarginado. Ventrito V con

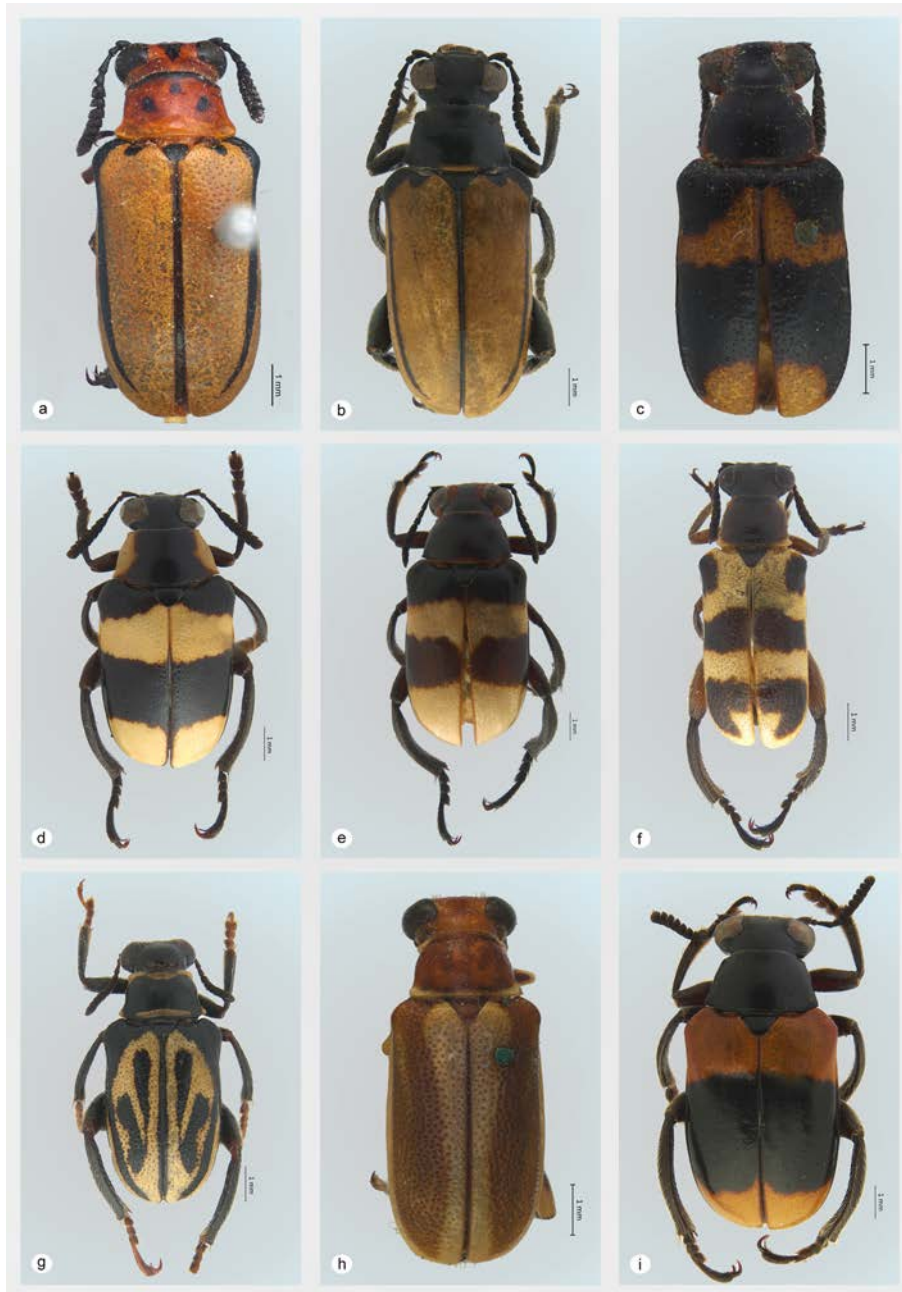


Figura 2. Hábitos en vista dorsal: a,b) *Mastostethus angustovittatus* (a: lectotipo); c) *M. cordovensis* (lectotipo); d) *M. duplocinctus*; e) *M. gozoi* sp. nov. (holotipo); f) *M. gracilis* sp. nov. (holotipo); g) *M. hieroglyphicus*; h) *M. lavatus* (holotipo); i) *M. nigrocinctus*.

una foseta, ápice sinuado. Espermateca con región proximal arriñonada; velum desarrollado con el ápice acuminado; tallo tan largo como la región proximal, con un borde en la parte media; ducto común tan largo como el tallo, porción terminal corta y enroscada, extremo terminal redondeado.

Resumen taxonómico

Material revisado. Tipo. Lectotipo (aquí designado) ♀: **México.** Guerrero: Type, 8589 [etiqueta roja cuadrada] / Omilteme, Guerrero, 8000 ft, Aug. H.H. Smith [etiqueta rectangular] / Jacoby 2nd Coll. [etiqueta rectangular] (MCZ). Paralectotipo (aquí designado) ♂. México: Guerrero: Type H. T. [etiqueta circular con margen rojo] / Syntype [etiqueta circular con

margen azul] / Omilteme, Guerrero, 8,000 ft, July. H.H. Smith [etiqueta rectangular] / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. [etiqueta rectangular] (BMNH); Holotipo *Mastostethus modestus* Jacoby ♀. México: Type H. P. [etiqueta circular con margen rojo] / México. Salle Coll. [etiqueta rectangular] / 129 [etiqueta cuadrada] / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. [etiqueta rectangular] (BMNH). **Otros materiales.** México: Estado de México: Real de Arriba, Temascaltepec, Mex. / 6-7,000 ft., 1932, B.M. 1959-100 / H. E. Hinton, R.L. Usinger, Collectors (1♀, 1♂, BMNH). Guerrero: Omilteme, Guerrero, 8,000 ft, July. H.H. Smith / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl (1♀, 4♂, BMNH); Xucumanatlan, Guerrero, 7000 ft, July. H.H. Smith / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♀, 1♂, BMNH).



Figura 3. Hábitos en vista lateral: a: *Mastostethus angustovittatus* (lectotipo); b: *M. cordovensis* (lectotipo); c: *M. duplocinctus*; d: *M. gozio* sp. nov. (holotipo); e: *M. gracilis* sp. nov. (holotipo); f: *M. hieroglyphicus*; g: *M. lavatus* (holotipo); h: *M. nigrocinctus*.

Distribución. México: Estado de México y Guerrero.

Comentario taxonómico

Mastostethus modestus fue descrita por Jacoby (1888), la cual resultó ser un homónimo de otra especie descrita por el mismo autor en 1880. Clavareau, en Jacoby y Clavareau (1905), utilizó como nombre de reemplazo el de *M. mexicanus*, por lo que los 2 nombres son sinónimos objetivos. El ejemplar tipo de *Mastostethus modestus* Jacoby (= *M. mexicanus* Jacoby) solo difiere en el color de la cabeza y el pronoto con respecto a *M. angustovittatus*; por lo tanto, estas especies son sinonimizadas bajo *M. angustovittatus*.

Mastostethus cordovensis Jacoby (figs. 2c, 3b, 4b, 5b, 6b, 7b)
Mastostethus cordovensis Jacoby, 1888: 58

Diagnosis. Se asemeja a *M. vicinus*, de la cual se distingue por presentar el ápice del escutelo obtuso. Los machos carecen de carenas ventrales en las metatibias, y el ápice del pigidio y

el ventrito son truncados. En las hembras el ápice del pigidio y el ventrito V son emarginados, las mesotibias y metatibias son subcuadradas en la parte dorsal.

Redescripción. Macho. Longitud 9.5-9.9 mm, ancho 4-4.4 mm (n = 4). Color. Cabeza rojiza con una franja negra que se inicia en la región occipital; antenas y mandíbulas marrón; palpos maxilares y labiales amarillos; pronoto rojizo, con una área negra en el disco de tamaño variable; escutelo negro; élitros amarillo rojizos con una área triangular negra en la base de cada élitro y una franja transversal de color negro que cubre el segundo tercio; porción ventral negra o marrón; metaesterno pardo; patas negras o marrón; abdomen pálido con máculas negras. **Cabeza.** Occipucio con puntos dispersos; gena punteada con setas erectas; vértex punteado; espacio interocular con una franja de puntos en la parte superior; frente ligeramente prominente sin puntos, con una fóvea media tenue, en algunos individuos imperceptible. Clípeo con puntos y setas en la base. Labro con la base punteada y setas. **Tórax.** Pronoto subrectangular, disco ligeramente convexo, con puntos más finos que los



Figura 4. Hábitos en vista frontal: a: *Mastostethus angustovittatus* (lectotipo); b: *M. cordovensis*; c: *M. duplocinctus*; d: *M. gozio* sp. nov. (holotipo); e: *M. gracilis* sp. nov. (holotipo); f: *M. hieroglyphicus*; g: *M. lavatus* (holotipo); h: *M. nigrocinctus*; i: *M. novemmaculatus*; j: *M. phaleratus*; k: *M. placidus* (lectotipo); l: *M. rogersi* (holotipo).

del vértex, porción posterior con depresiones laterales, un surco transversal y un reborde que se proyecta fuera del pronoto. Escutelo triangular, punteado y lustroso, ápice obtuso. Élitros paralelos, ligeramente convexos, punteados profundamente, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesternon con setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia erecta conspicua, región posterior sin impresiones y glabra, excepto los márgenes. Patas con setas erectas; metafémur no armado, tibias dorsalmente con una hilera de dentículos, mesotibias y metatibias con una carena dorsal, metatibias ventralmente llanas, glabras y micropunteadas. *Abdomen*. Pigidio, punteado con setas, ápice truncado; ventritos con puntos y setas esparcidas, ventrito V con una ligera depresión en la región terminal, ápice truncado, con un reborde. Edeago:

lóbulo medio esclerosado, márgenes laterales ligeramente más anchos en la parte anterior, curvado en vista lateral, ápice agudo, apófisis poco esclerosadas, delgadas, más amplias en la parte terminal; tegmen esclerosado, pieza basal corta, anillo lanceolado, lóbulos laterales fusionados, ápice redondeado con el margen cubierto de puntos y setas, exceptuando la parte media.

Hembra. Similar al macho. Longitud 9.3-10 mm, ancho 3.8-4.6 mm (n = 6). Tibias sin carena dorsal, mesotibias y metatibias subcuadradas en la parte dorsal. Pigidio con el ápice emarginado. Ventrito V con una foseta en la parte terminal, ápice emarginado con un reborde. Espermateca con región proximal arriñonada; velum con forma semicircular emarginado; tallo corto; ducto común más largo que el tallo, porción terminal alargada, extremo terminal globoso.

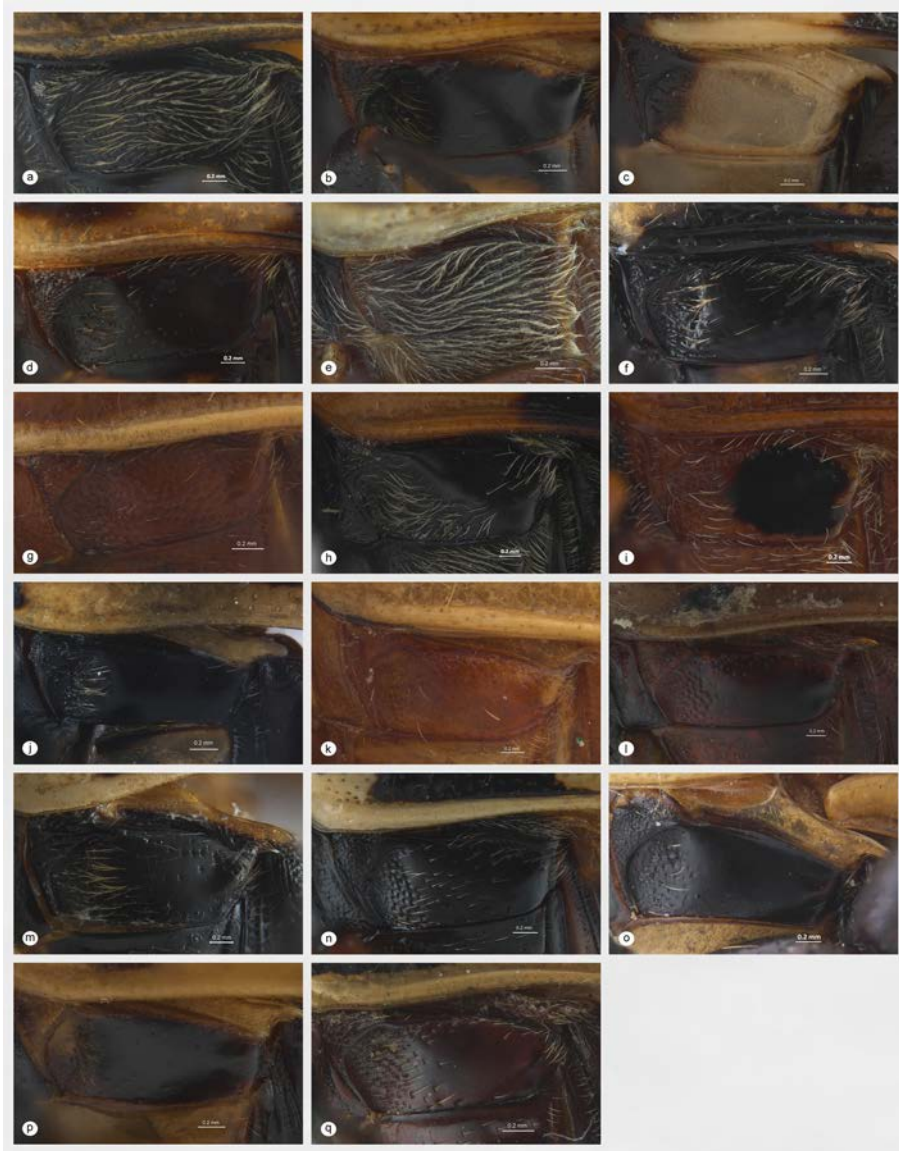


Figura 5. Metaepisterno: a: *Mastostethus angustovittatus*; b: *M. cordovens*; c: *M. duplocinctus*; d: *M. gozio* sp. nov. (holotipo); e: *M. gracilis* sp. nov. (holotipo); f: *M. hieroglyphicus*; g: *M. lavatus* (holotipo); h: *M. nigrocinctus*; i: *M. novemmaculatus*; j: *M. phaleratus*; k: *M. placidus* (lectotipo); l: *M. rogersi* (holotipo); m: *M. rubricollis*; n: *M. salvini*; o: *M. stalii*; p: *M. tricinctus*; q: *M. vicinus*.

Resumen taxonómico

Material revisado. *Tipo.* Lectotipo (aquí designado) ♀. **México.** Type 8587 [etiqueta cuadrada roja] / *M. cordovens* Jac. [etiqueta rectangular azul] / 1st Jacoby Coll. [etiqueta rectangular] / Cordova, México, Salle, Coll. [etiqueta rectangular] (MCZ); Paralectotipo (aquí designado) ♀. México: Type H. P. [etiqueta circular con margen rojo] / *Mastostethus cordovens* Jac. [etiqueta azul rectangular] / Cordova, México. Salle Coll. [etiqueta rectangular] / 123 [rectangular] / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. [etiqueta rectangular] / Sp. figured. [etiqueta rectangular] (BMNH); Paralectotipo (aquí designado) ♂. México: Syntype [etiqueta circular con margen azul] / *Mastostethus cordovens* [etiqueta rectangular azul] / Cordova, México. Salle Coll. [etiqueta rectangular] / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. [etiqueta rectangular] (BMNH). **Otros materiales.** México. México (1♂, MNHN). Puebla: México: Puebla, Km. 3 Carr. Entronque

Xicotepec, Barranca de Patla, 12-VII-1994, N 20°13'529', W 97°57'042, 1,130 m snm, E. Barrera y C. Mayorga (1♂, 1♀, CNIN); Teziutlán 6 mi. NE VII-2-1967, 4,800 ft., SL Wood (1♀, BYU). Veracruz: Jalapa, 19-VII-1981, C. Gold (1♂, EMEC); Jalapa, 8-VI-1983, C. W. & L. B. O'Brien & G. B. Marshall, at night (1♀, BYU); 1274, Coatepec (1♀, CNIN).

Distribución. México: Puebla, Veracruz.

Mastostethus duplocinctus Clark (figs. 2d, 3c, 4c, 5c, 6c, 7c)
Mastostethus duplocinctus Clark 1866: 71.

Diagnosis. *Mastostethus duplocinctus* es similar a *M. tricinctus*, de la cual se distingue porque los machos presentan una carena dorsal en las metatibias y una depresión en la parte terminal del ventrito V. Además, la forma del lóbulo medio y la del tegmen son claramente distintas.



Figura 6. Edeago de *Mastostethus* spp., vista lateral del lóbulo medio, ápice del lóbulo medio y tegmen. a: *M. angustovittatus*; b: *M. cordovensis*; c: *M. duplocinctus*; d: *M. gozio* sp. nov. (holotipo); e: *M. gracilis* sp. nov. (holotipo); f: *M. hieroglyphicus*; g: *M. nigrocinctus*; h: *M. novemmaculatus*.

Redescripción. Macho. Longitud 10.5 mm, ancho 5 mm (n = 2). Color. Cabeza, antenas y mandíbulas marrón; ápice del labro, palpos maxilares y labiales amarillos; pronoto amarillo con una mácula marrón, escutelo marrón; élitros amarillos, con 2 bandas transversales de color marrón, una en la base otra que cubre el segundo tercio, sutura elitral marrón; porción ventral marrón, metaesterno y metaepisterno amarillo; abdomen amarillo, ventrito IV y V marrón. **Cabeza.** Occipucio con puntos finos dispersos; gena punteada con setas erectas; espacio interocular punteado escasamente en la parte media; frente ligeramente prominente. Clípeo escasamente punteado. Labro con setas esparcidas. **Tórax.** Pronoto más ancho que largo, trapezoidal, base más ancha que la porción anterior, disco ligeramente convexo, con puntos finos dispersos, ángulos posteriores

ligeramente agudos, margen de la base sinuado con un reborde en la parte media y depresiones laterales. Escutelo triangular, punteado finamente, ápice obtuso. Élitros paralelos, con puntuaciones más gruesas que las del pronoto, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesterno con setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia conspicua, región posterior sin impresiones y glabra. Patas con setas erectas; metafémur no armado; tibias dorsalmente con una hilera de dentículos, metatibias con una carena dorsal. **Abdomen.** Pigidio punteado con setas, ápice redondeado. Ventritos con setas esparcidas, ventrito V deprimido en la región terminal, ápice truncado. Edeago: lóbulo medio esclerosado, curvado en vista lateral, márgenes laterales emarginados por delante de la mitad, ápice emarginado,



Figura 7. Espermateca. a: *Mastostethus angustovittatus*; b: *M. cordovensis*; c: *M. duplocinctus*; d: *M. gracilis* sp. nov. (alotipo); e: *M. hieroglyphicus*; f: *M. nigrocinctus*; g: *M. novemmaculatus*; h: *M. phaleratus*; i: *M. rubricollis*; j: *M. salvini*; k: *M. stalii*; l: *M. vicinus*.

apófisis robustas ampliándose en la base, ligeramente curvadas hacia el interior; tegmen esclerosado, pieza basal corta, anillo lanceolado, lóbulos laterales fusionados, ápice redondeado, con setas gruesas y largas.

Hembra. Similar al macho. Longitud 10.7 mm, ancho 5.5 mm (n = 2). Tibias sin carenas, metatibias subcilíndricas. Pigidio con una prominencia en el ápice. Ventrito V con una foseta en la región terminal, ápice sinuado. Espermateca con región proximal arriñonada, porción apical muy alargada; no presenta velum; tallo torcido y con un reborde; ducto común robusto y corto; porción terminal corta y enrollada, extremo terminal redondeado.

Resumen taxonómico

Material revisado. Tipo. Holotipo ♀. **México.** México, Salle, Ex. Coll, Che. [etiqueta rectangular] (BMNH). **Otros materiales.** México. México / Ex. Museo Mniszech / Museum París, Coll. M. Pic (1♂, MNHN). Veracruz: Córdoba, Salle Coll. / 119 / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl (1♂, 1♀, BMNH).

Distribución. México: Veracruz.

Mastostethus gozoi sp. nov. Rodríguez-Mirón (figs. 2e; 3d; 4d; 5d; 6d)

Diagnosis. *Mastostethus gozoi* se asemeja a *M. nigrocinctus*. Se distingue de dicha especie por ser menos robusta y tener el

pronoto subrectangular. Los machos carecen de carenas en las tibias, las metatibias poseen una línea de puntos setígeros distintiva, el ápice del ventrito V es truncado. El ápice del lóbulo medio tiene un mucrón redondo y los ápices de los lóbulos laterales son emarginados.

Descripción. Macho. Longitud 10 mm; ancho 5 mm (n = 1): Color. Cabeza amarilla rojiza con el vértex y espacio interocular marrón; antenas negras; labro, mandíbulas, palpos maxilares labiales, pronoto y escutelo marrón; élitros amarillos con una franja marrón en la base y otra en la parte media; porción ventral marrón con el metaesternito y abdomen amarillo en parte. **Cabeza.** Occipucio escasamente punteado; vértex no punteado; espacio interocular, con escasos puntos en la parte media; frente ligeramente prominente, sin puntos con una fovea en la parte media. Clípeo punteado y con setas en la base. Labro con setas esparcidas. **Tórax.** Pronoto más ancho que largo, subrectangular, base más ancha que la porción anterior, margen anterior emarginado, disco con puntuaciones finas esparcidas, base con un surco, reborde y depresiones laterales. Escutelo triangular, punteado, ápice obtuso. Élitros paralelos, convexos, con pequeños puntos, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesternito ligeramente rugoso, con setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia, región posterior sin puntuaciones y setas. Patas con setas erectas; metafémur no armado, tibias dorsalmente con una hilera de dentículos, metatibias con una línea distintiva de puntos setígeros en la cara externa, ventralmente glabras y micropunteadas. **Abdomen.** Pigídio punteado y setoso, ápice ligeramente redondo. Ventritos punteados con setas decumbentes, ventrito V surcado en la región terminal, ápice truncado. Edeago: lóbulo medio esclerosado, curvado en vista lateral, los márgenes se estrechan ligeramente hacia la región apical, ápice con un pequeño mucrón redondo, apófisis paralelas entre sí; tegmen esclerosado, pieza basal corta y robusta, anillo lanceolado, márgenes laterales paralelos entre sí, lóbulos laterales fusionados, ápice emarginado, con setas laterales.

Hembra. Desconocida.

Resumen taxonómico

Material revisado. Tipo. Holotipo ♂. **México.** Oaxaca, Portillo del Rayo, 3-VII- 87, L. Cervantes [etiqueta rectangular] (CNIN).

Distribución. México: Oaxaca.

Etimología. El epíteto específico se basa en el nombre del dios del rayo y del agua de la cultura zapoteca, principal grupo humano que habita en la zona que fue colectado el holotipo.

Mastostethus gracilis sp. nov. Rodríguez-Mirón (figs. 2f, 3e, 4e, 5e, 6e, 7d)

Diagnosis. *Mastostethus gracilis* se asemeja a *Agathomerus viduus* Clark por la forma del cuerpo y el patrón de coloración, y se diferencia de esta por la presencia de una saliente cónica del metaesternito, carácter que define a *Mastostethus*. *M. gracilis* sp. nov. se distingue del resto de las especies de *Mastostethus* por la combinación de los siguientes caracteres: presencia de una fovea

en la frente, los márgenes laterales del pronoto son fuertemente punteados, el ápice del escutelo es emarginado, el metaepisterno es completamente punteado y pubescente, las tibias de los machos sin carenas y las metatibias ventralmente con puntos granulados setígeros. Hembras con el ápice del pigídio fuertemente emarginado.

Descripción. Macho. Longitud: 8 mm, ancho: 3 mm (n = 1). Color. Cabeza marrón; antenas negras; pronoto con la parte dorsal marrón y la ventral amarilla; escutelo marrón; élitros amarillos, con máculas marrón, 2 humerales, una transversal en la parte media y una con forma de «n» en la parte terminal; porción ventral marrón con tonos amarillos. **Cabeza.** Occipucio punteado; vértex sin puntos; con la parte superior del espacio interocular cóncava con puntos dispersos; frente prominente, con una fovea en la parte media y puntos laterales. Clípeo punteado con setas. Labro punteado con setas erectas. **Tórax.** Pronoto subrectangular, más ancho que largo, márgenes fuertemente punteados y pubescentes, base más ancha que la porción anterior, disco convexo, con puntos dispersos y un surco anterior transversal tenue que desaparece en la parte central, margen de la base con un reborde y depresiones laterales. Escutelo triangular, con puntos y setas decumbentes, ápice emarginado. Élitros paralelos, convexos, con puntos y setas erectas, húmeros proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesternito con la parte lateral fuertemente punteada y pubescente, parte media con puntos y setas distantes entre sí. Metaepisterno fuertemente punteado y pubescente, excavado en la región basal. Patas con setas conspicuas; metafémur no armado, tibias dorsalmente con una hilera de dentículos, metatibias ventralmente micropunteadas y con puntos granulados setígeros. **Abdomen.** Pigídio punteado con setas, ápice truncado. Ventritos punteados con setas decumbentes, margen del ventrito V truncado. Lóbulo medio esclerosado, curvado en vista lateral, ápice obtuso, apófisis delgadas ampliándose en la base, ligeramente curvadas hacia el interior; tegmen esclerosado, pieza basal un poco más corta que los lóbulos laterales, anillo lanceolado, lóbulos laterales fusionados, ápice emarginado con setas.

Hembra. Similar al macho. Longitud: 8 mm, ancho: 3 mm (n = 1). Tibias subcilíndricas. Pigídio con el ápice fuertemente emarginado. Ventrito V con una foseta en la parte terminal, ápice sinuado. Espermateca con región proximal arriñonada; velum reducido con el ápice acuminado; tallo tan largo como la región proximal, con un borde en la parte media; ducto común tan largo como el tallo, porción terminal larga y enroscada, extremo terminal redondeado.

Resumen taxonómico

Material revisado. Tipo. Holotipo ♂. **México.** Veracruz, Puerto del Aire, 9 km S Acultzingo, VII-10-1974, J. Powell, Elev. 2,380 m [etiqueta rectangular] (EMEC). Alotipo ♀. México. Veracruz, Huatusco, Finca las Cañadas. Acahual bosque mesófilo. 19-VI-2002, trampa fruta. A. C. Deloya Col. (CCFES-Z)

Distribución. México: Veracruz.

Etimología. El epíteto específico viene del latín «gracilis», que hace referencia a la apariencia esbelta de la especie.

Mastostethus hieroglyphicus (Klug) (figs. 2g, 3f, 4f, 5f, 6f, 7e)

Megalopus hieroglyphicus Klug, 1834: 222

Mastostethus hieroglyphicus (comb. nov. por Lacordaire, 1845: 665)

Diagnosis. *Mastostethus hieroglyphicus* es cercana a *M. angustovittatus* y a *M. phalerathus*, de las cuales se distingue por presentar puntos gruesos en la parte superior del espacio interocular, la forma del pronoto es campaniforme y presenta un surco anterior bien definido. La parte ventral de las metatibias de los machos posee 2 carenas crenadas. Además, las especies mencionadas son claramente distinguibles entre sí por el patrón de coloración.

Redescripción. Macho. Longitud 8.7-9.5 mm, ancho 4-4.5 mm (n = 30). Color. Cabeza negra; antenas negras o rojizas; labro, mandíbulas, palpos maxilares y labiales marrón; pronoto negro, con los márgenes amarillos; escutelo negro; élitros amarillo pálidos con 2 franjas longitudinales, húmeros cubiertos con una mácula triangular negra, que se prolonga hacia el ápice como una línea, sutura elitral negra; porción ventral negra; metaesternon con 2 máculas amarillas; fémur y tibiae negras o rojizas, tarsos rojizos; abdomen marrón oscuro con tonos pálidos. **Cabeza.** Occipucio con puntos finos y esparcidos; gena punteada y setas dirigidas hacia el frente; vértex punteado; espacio interocular con la parte media ligeramente prominente, con puntos escasos, parte superior con puntos gruesos, frente con patrones de puntos variables. Clípeo punteado y setas en la base formando mechones en los ángulos. Labro convexo con setas largas cerca de la base. **Tórax.** Pronoto más ancho que largo, campaniforme, base más ancha que la porción anterior, disco convexo, con puntos finos y esparcidos, con un surco anterior transversal bien definido que se atenúa en la parte central, base con un reborde y depresiones laterales. Escutelo triangular, punteado con setas, ápice redondeado. Élitros paralelos, convexos, punteados con setas erectas, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesternon con puntuaciones y setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia conspicua, región posterior con puntos y setas dispersas. Patas con setas erectas; metafémur fuertemente punteado, no armado; tibiae dorsalmente con una hilera de dentículos y una carena, metatibiae ventralmente glabras, llanas, micropunteadas y con 2 carenas crenadas. **Abdomen.** Pigidio con setas, ápice redondeado. Ventrítos punteados con setas, ventrito V con un surco posterior transversal, ápice truncado. Edeago: lóbulo medio esclerosado, curvado en vista lateral, ápice obtuso, apófisis poco esclerosadas, delgadas; tegmen esclerosado, pieza basal corta, anillo lanceolado, lóbulos laterales fusionados, ápice obtuso con setas erectas.

Hembra. Similar al macho. Longitud 9.3-10 mm, ancho 4.3-4.5 mm (n = 17). Tibias sin carena dorsal, metatibiae subcilíndricas y sin carena ventral. Pigidio pubescente, ápice emarginado. Ventrító V con una foseta en la parte terminal, ápice emarginado con una prominencia media. Espermateca con región proximal arriñonada; velum poco desarrollado; tallo más largo que la región proximal; ducto común la mitad de la longitud del tallo, porción terminal corta, extremo terminal redondeado.

Resumen taxonómico

Material revisado. Otro material. México. Ex. Museo Thoyey / México (2♀, MNHN); México (2♀, 2♂ MNHN); Coll. Chapuis / Mexique (1♂, IRSNB); Restit. 1885 / Mexique (1♂, RSNB); México (1♂, NMNH); México, Baly Coll (1♂, BMNH); México (3♀, 2♂, MFN); México, VII-08-65 (1♂, BYU). Ciudad de México: D.F. (1♂, CNIN); San Gerónimo, D.F. 8-VIII-1943, M. Cárdenas (1♂, CNIN); Mixcoac, D.F., 21-Junio-53, Strauch J. Hendrichs / Ex. Col. J. Hendrichs (1♂, CNIN); Tepepan, D. F., 15-Junio-53, Strauch J. Hendrichs / Ex. Col. J. Hendrichs (1♀, 1♂, CNIN); C. C. Hoffmann, D. F., VI-1912 (1♀, CNIN). Estado de México: Real de Arriba, Temascaltepec, 1934, H. E. Hinton (1♂, BMNH); Temascaltepec, 1931, Mex., Hinton Coll, B.M. 1937-173 (1♂, BMNH); 11 mi. W. Texcoco, Edo. De Mex., VI-20-1962 (2♀, 3♂, EMEC). Guanajuato: E. Duges, Guanajuato (1♀, 1♂, MNHN). Michoacán: 5 km. W. de Zacapu, Mich., Mex. 13-July-1951 (1♂, EMEC); Colección E. Duges, Morelia, 1525, D-2759 (1♂, CNIN); Morelia, Michoacán, Höge / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♂, BMNH); México, Michoacán, Municipio de Erongaricuaro, Tocuaro, 10-VII-2003, L.T. & D.Z. Miller (1♂, BYU); Morelos: Tepoztlán, Mor., 9-July-50, «Lengua de Vaca», J. Hendrichs / Ex. Col. J. Hendrichs (1♀, CNIN). Oaxaca: Salle col., Oaxaca, México (1♂, BMNH); Etla / México / Salle col. (1♂, BMNH); Oaxaca / 58. 135 / México. (1♀, 1♂, BMNH). Puebla: Atlixco, 8 mi. NW, VII-3-52 / E.E. Gilbert, C.D. Mac Neil Collectors (3♀, 3♂, EMEC). Veracruz: Cordova, Mex, Veracruz, VII-13-1966 / J.S. Buckett, M.R. & R.C. Gardner Coll. (1♂, EMEC).

Distribución. México: Ciudad de México, Estado de México, Guanajuato, Michoacán, Oaxaca, Puebla y Veracruz.

Mastostethus lavatus Baly (figs. 2h, 3g, 4g, 5g)

Mastostethus lavatus Baly, 1861: 281

Diagnosis. *Mastostethus lavatus* es semejante a *M. hieroglyphicus*, de la cual se distingue porque la frente presenta una fovea y el ápice del escutelo es obtuso. Los élitros son fuertemente punteados, el metaepisterno está completamente cubierto de setas y puntos. Las hembras presentan el ápice del pigidio y ventrito V emarginados. Además las especies mencionadas son claramente distinguibles entre sí por el patrón de coloración.

Redescripción. Hembra. Longitud 8 mm, ancho 3.2 mm (n = 1). Color. Cabeza rojiza; antenas bicolor; mandíbulas marrón, palpos maxilares y labiales amarillos; pronoto rojizo, con los ángulos amarillos; escutelo rojizo; élitros amarillos, cada uno con una franja parda, que inicia en los húmeros y se prolonga cerca del ápice; parte ventral rojiza; fémur amarillo, tibiae y tarsos marrón; abdomen marrón con franjas amarillas. **Cabeza.** Occipucio con puntos esparcidos; gena punteada con setas; vértex escasamente punteado; espacio interocular con puntos escasos en la parte media y puntos dispersos en la parte superior; frente punteada, con una fovea media. Clípeo con puntos y setas largas en la base. Labro con setas esparcidas. **Tórax.** Pronoto más ancho que largo, subrectangular, base más ancha que la porción anterior, disco con puntos dispersos, con un pequeño surco anterior transversal que se atenúa en la parte central, base con un reborde y depresiones laterales. Escutelo

triangular, lustroso, punteado, ápice obtuso. Élitros paralelos, convexos, fuertemente punteados, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesternon con puntos finos y setas. Metaepisterno cubierto de setas y completamente punteado, excavado en la región basal. Patas con setas erectas, tibias subcilíndricas, dorsalmente con una hilera de dentículos. *Abdomen*. Pigidio punteado con setas, ápice emarginado. Ventritos con puntos y setas esparcidas decumbentes, ventrito V con una foseta en la parte terminal, ápice emarginado.

Macho. Desconocido.

Resumen taxonómico

Material revisado. *Tipo*. Holotipo ♀. **México**. Type [etiqueta rectangular] / Type H.T. [etiqueta circular con margen rojo] / Baly Coll. [etiqueta rectangular] / *Mastostethus lavatus*, México Type [etiqueta rectangular azul] (BMNH).

Distribución. México: Oaxaca.

Mastostethus nigrocinctus (Chevrolat) (figs. 2i, 3h, 4h, 5h, 6g, 7f, 8a,b)

Megalopus nigrocinctus Chevrolat, 1834: 22

Megalopus balteatus Klug, 1834: 219

Mastostethus balteatus (Klug, 1834) (comb. nov. por Lacordaire, 1845: 616)

Mastostethus nigrocinctus (comb. nov. por Lacordaire, 1845: 617)

Mastostethus cingulatus Lacordaire, 1845: 618

Mastostethus bilobus Lacordaire, 1845: 619

Mastostethus leprieuri Lacordaire, 1845: 620, syn. nov

Diagnosis. *Mastostethus nigrocinctus* es similar a *M. duplocinctus* y a *M. tricinctus*, de las cuales se distingue porque el reborde posterior del pronoto es completo y los élitros delante de la mitad presentan una depresión transversal. Los machos en la parte ventral de las metatibias poseen 2 carenas, y el ventrito V tiene una concavidad. El ápice del lóbulo medio es emarginado. Las hembras presentan una foseta pronunciada en la parte terminal del ventrito V.

Redescripción. *Macho*. Longitud 10–13.2 mm, ancho 5.5–6.9 mm (n = 63). Color. Cabeza y antenas negras o rojizas; base del labro, mandíbulas, palpos maxilares y labiales marrón; pronoto y escutelo negros o rojizos; élitros con tonalidades amarillo pálido a rojo sangre con presencia o ausencia de un franja oscura transversa de ancho variable; porción ventral negra o rojiza; patas con coloración variable. *Cabeza*. Occipucio escasamente punteado; gena punteada con setas erectas; espacio interocular con puntos esparcidos; frente ligeramente prominente, ocasionalmente con una fovea media. Clípeo con la superficie punteada con setas en la base. Labro con setas esparcidas uniformemente. *Tórax*. Pronoto más ancho que largo, trapezoidal, base más ancha que la porción anterior, disco convexo con puntuaciones finas esparcidas, base con un reborde y depresiones laterales. Escutelo triangular, con escasas puntuaciones, ápice obtuso. Élitros paralelos, convexos y puntos dispersos, con una depresión transversal por delante de la mitad, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesternon con setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con pun-

tos y setas conspicuas, el resto con puntos y setas escasas. Patas con setas erectas, tibias dorsalmente con una hilera de dentículos y una carena, metatibias ventralmente bicarenadas, llanas, glabras y micropunteadas, enmarcadas por setas erectas. *Abdomen*. Pigidio con puntos y setas, ápice redondeado. Ventritos con setas decumbentes, ventrito V con una concavidad, superficie estriada, ápice emarginado. Edeago: lóbulo medio fuertemente esclerosado, curvado en vista lateral, márgenes laterales emarginados por arriba de la mitad, ápice emarginado, apófisis robustas ampliándose en la base, ligeramente curvadas hacia el interior; tegmen fuertemente esclerosado, pieza basal corta, anillo lanceolado, emarginado lateralmente, lóbulos laterales fusionados, con forma flabelada; ápice con una prominencia media, densamente pubescente, costados con escasas setas.

Hembra. Similar al macho. Longitud 10–13 mm, ancho 5–7 mm (n = 34). Tibias subcilíndricas, sin carena dorsal ni ventral. Pigidio con el ápice ligeramente emarginado. Ventrito V con una foseta pronunciada en la parte terminal, ápice emarginado. Espermateca con región proximal arriñonada; velum muy desarrollado, representando poco menos de la mitad de la región proximal; tallo ornamentado, más corto que el ducto común; porción terminal alargada y enrollada, extremo terminal globoso.

Resumen taxonómico

Material revisado. «Sin datos» (1♂, BMNH); Restit 1885 (3♂, IRSNB); Baly coll. (1♀, 1♂, BMNH). **Colombia**. Cundinamarca: Nouvelle Grenade, Etat Cundinamarca, Cananche, M. de Mathan, 1er sem 1900 (1♀, 1♂, MNHN); Fry Coll, 1905–100 / Nouvelle Grenade (1♂, NMNH). Bogotá: Sharp Coll. 1905–313 / Bogotá (1♂, NMNH). **GUATEMALA**. **Guatemala**. Guatemala city, VIII-24-55 / B. Malkin Collector (1♂, EMEC). Verapaz: Vera Paz, Champion / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♂, BMNH); Cobán, Guatemala, Salle Coll. / Suppl. B.C. A. Col. VI. 1, (1♂, BMNH). **Costa Rica**. Guanacaste: Guan. 3 km SE R. Naranjo, 1-15 Jun-1992, F.D. Parker (2♀, 6♂, BYU); Volcán Cacao Sector, Rio Gongera and Vic, Guan., July-15 to 31-2000 (1♂, BYU). Alajuela: 20 km S Upala, 20-26-Mar-1991, F.D. Parker (3♀, 1♂, BYU); Costa Rica, Ala, 2 km S Pital, 5-28-Sep-1988, F.D. Parker (1♀, BYU). Heredia: Estación de Biología la Selva, 5-IV-2003, S.M. Clark & E.G. Rilley (1♂, BYU). Limón: Costa Rica, Lim. 7 mi N. Guacimo, 22 Feb-3 Mar 88, F.D. Parker (1♀, BYU). San José: Escazu, 1-13 May-1998, F.D. Parker (1♀, BYU). **Guyana Francesa**. Cayenne: Cayenne / Fry Coll., 1905–100 / 37077 (1♂, BMNH); Cayenne / 61 56(2♀; 1♂, BMNH); Cayene, 67. 56 (1♀, MNHN). **Honduras**. Comayagua: Siguatepeque, VI-16-1979 (1♀, BYU); 16 km N Siguatepeque, VI-14-1979 (1♂, EMEC). Francisco Morazán: Fran Mor, 50 km NW, Tegucigalpa, 1-31 Jul-1995, B.J. Hull (1♀, BYU); Coll. Chapuis (2♀, 5♂, IRSNB). **México**. México / Baly Coll. (1♀, BMNH); México (1♀, BMNH); México (1♀, 5♂, NHMB); Mexique / Coll. Ogier de Baulny (2♂, IRSNB); Colección E. Dugues, 1524, D-1196 (2♀, 1♂, CNIN). Chiapas: Suchiapa, Chiapas, Mex, VII-18-57 / J.A. Chemsak, B.J. Rannella Collectors (1♀, EMEC); Ocosingo Chis., 1,200 m, zona montañosa, bosque primitivo, México, Chis, Ocosingo, Rua. Montes Azules, 30-Jul-86, F. Arias (1♀, CNIN); Esperanza, Chis. IX-39 (1♀, 5♂, CNIN). Ciudad de México: L. Vázquez, Chapultepec, D.F., 24-VII-37 (1♀, CNIN).



Figura 8. Hábitos en vista dorsal: a,b: *Mastostethus nigrocinctus*; c: *M. novemmaculatus*; d: *M. phaleratus*; e: *M. placidus* (lectotipo); f: *M. rogersi* (holotipo); g,h: *M. rubricollis*; i: *M. salvini* (holotipo).

Colima: 1134, Colima, Col. (1♀ CNIN). Estado de México: Ixtapan del Oro, Mex. 7-VII-1941, C. Bolívar, B. Osorio (1♀, 1♂, CNIN). Guanajuato: Roveglia, «Agua del Obispo» Gto. Agosto-1937 Colección E. Dugues (1♂, CNIN). Guerrero: Hoajotutla, 1,698 m snm, 18°34'20" N, 99°34'49" W, 5-VII-2005, H. Brailovsky y B. Barrera (1♂, CNIN); Nejapa, Acahizotla, Guerrero, Col. S. Zaragoza, 23-05-2009 (1♂, CNIN); Ocotito Cajeles Microondas, el Fresno, 925 m snm, 23-IX-2005, L. Cervantes, R. Carranza (1♀, CNIN); JFTH7261 México; Guerrero, Zozoquilla, Ixcateopan de C.M.A., 1,842 m, 08-VIII-2013, 16:02, S. / vuelo, Y. Martínez, Col. (1♂, CCFES-Z). Jalisco: México: Jalisco, Arroyo Los Yesos,

6.6 km SO, Sn. Buenaventura, N 19°45'722", O 104°02'876", 30-IX-1997, 740 m snm, S. Zaragoza (1♂, CNIN). Morelia: Michoacán, Zitácuaro, presa el Bosque, 23-VI-86, E. Mariño (1♀, CNIN). Morelos: Cuernavaca, June H.H.S / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♀, BMNH); Cuernavaca, Mor., 9-VII-1973 (1♀, CNIN). Nayarit: Mexique, Sierra du Nayarit, L. Dignet 1898 (1♂, MNHN); Mex. Nay., Tepic, VII-1-62(1♀, EMEC). Oaxaca: Juquila, Mixes, Dist. de Yautepec, VI-1971, W.S. Miller (1♀, 1♂, BYU); Istmo (1♂, CNIN); Oaxaca, 18°10'23" N, 96° 50'44" O, Carr. Puente de Fierro, Santa María, Chichotla, 29-06-2010, A. Ibarra, H. García (1♂, CNIN). Puebla: km 1 Tecamachalco-Tehuacán, 12-V-1932, H. Brailovsky, E. Barrera (1♂, CNIN).

Sinaloa: México Sinaloa, Concordia, 8-IX-1970, K.J. Capelle (1♂, BYU). Veracruz: Mex.: Jalapa, Veracruz, 19-VII-1981, C. Gold (1♀, 1♂, EMEC); Huatusco, Ver, V-21 (1♀, CNIN); Jalapa, 3-VIII-85, Col. J. Peña (1♀, CNIN); F. Islas, Presidio. Ver., X-1940 (1♀, CNIN), Colección E. Dugues, Veracruz, 1524, D-1196 (1♀, 1♂, CNIN); Salto de Eyipantla, Ver., 1°-VI-64 (1♂, CNIN); Banderilla, Ver., 4-VII-84, S. Zaragoza (1♂, CNIN); Veracruz, Est. Biol. Los Tuxtlas, Col. F. Arias y C. Mayorga (1♂, CNIN); Banderillas, México, (1♀, NMNH); México Veracruz, Catemaco, 6-X-1974, G. Bohart W. Hanson (1♂, BYU) Jalap, Veracruz, Hoge (1♂, IRSNB); Almolonga, México. Hoege / Biol. C. Amer. Don Godman et Salvin (1♀, IRSNB). **Nicaragua.** Matagalpa: Fuente Pura, 6-VII-94, Maes Johnson (1♂, NMNH). **Panamá.** Boucard / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♂, NMNH). Chiriquí: San Lorenzo, Panamá, Champion / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♂, NMNH). Panamá: 2 mi S Cerro Campana, 11-V-1972 (1♂, BYU).

Distribución. Belice (Jacoby, 1888). Colombia: Cundinamarca, Bogotá. Costa Rica: Alajuela, Guanacaste, Heredia, Limón, San José. Guatemala: Guatemala, Verapaz. Guyana Francesa: Cayenne. Honduras: Comayagua, Francisco Morazán. México: Chiapas, Ciudad de México, Colima, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Jalisco, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Sinaloa, Tabasco (Jacoby, 1888). Nicaragua: Matagalpa, Chiriquí. Panamá.

Comentarios taxonómicos

Esta especie presenta alto polimorfismo en el patrón de coloración, lo que ha provocado el establecimiento de diferentes nombres que han sido sinonimizados. En la redescipción se mencionan solo los patrones de coloración más comunes. Un número mínimo de los ejemplares revisados se encuentra totalmente cubierto ventralmente por setas blancas y presenta variación en las impresiones del metaepisterno, el cual se encuentra completamente cubierto de puntos. El resto de los caracteres, incluyendo el edeago y la espermateca, son constantes, por lo que no es suficiente para ser considerados como una especie distinta. Después de la revisión de ejemplares de *M. lepriuri* Lacordaire que dorsalmente son completamente rojizos y solo se distribuye en la Guyana Francesa (fig. 8a), no se encontraron diferencias morfológicas que validaran mantenerla como un taxón diferente de *M. nigrocinctus*, por lo tanto estas especies son sinonimizadas en la presente revisión.

Mastostethus novemmaculatus (Klug) (figs. 4i, 5i, 6h, 7g, 8c, 9a)

Megalopus novemmaculatus Klug, 1834: 211

Mastostethus novemmaculatus (comb. nov. por Lacordaire, 1845: 668)

Mastostethus sexnotatus Clark, 1866: 80, syn. nov.

Diagnosis. *Mastostethus novemmaculatus* es cercano a *M. lavatus*, de la cual se distingue porque es más robusta; la cabeza, el pronoto y los élitros se encuentran fuertemente punteados. El ápice del escutelo es emarginado y el metaepisterno presenta una zona glabra y sin impresiones bien definida. El ápice del pigidio de las hembras es redondeado.

Redescipción. Macho. Longitud 8.2-10 mm, ancho 3.5-4.5 mm (n = 13). Color. Cabeza anaranjada, con una mácula negra en la frente y región occipital; antenas anaranjadas; mandíbulas marrón; palpos maxilares y labiales amarillos; pronoto anaranjado, con 2 máculas en forma de riñón; escutelo negro o anaranjado; élitros anaranjados, cada uno con 3 máculas, una cerca de la base, otra en la parte media y cerca del ápice; porción ventral anaranjada, con una mácula negra en ambos lados del proesterno, mesaepisterno y mesaepimeron, metaepisterno con una mácula negra; patas anaranjadas, con máculas negras en la base del mesofemur y metafémur. **Cabeza.** Occipucio con puntos gruesos; gena punteada con setas erectas; espacio interocular con puntos gruesos y setas erectas dirigidas hacia delante; frente ligeramente prominente, escasamente punteada, con o sin una fovea media. Clípeo trapezoidal, punteado y algunas setas en la base. Labro con setas erectas cerca de la base. **Tórax.** Pronoto más ancho que largo, subrectangular, base más ancha que la porción anterior, márgenes laterales redondeados, disco convexo fuertemente punteado, con setas erectas, con un pequeño surco anterior transversal que se atenúa en la parte central, base con un reborde. Escutelo triangular, punteado con setas, ápice emarginado. Élitros paralelos, convexos, fuertemente punteados, con setas dirigidas hacia la parte posterior, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesterno con setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia conspicua, región posterior con una zona claramente definida sin impresiones y setas. Patas con setas erectas; metafémur no armado; tibias dorsalmente con una hilera de dentículos, mesotibias y metatibias con una carena dorsal, metatibias ventralmente glabras y micropunteadas. **Abdomen.** Pigidio punteado con setas, ápice truncado. Ventritos con setas decumbentes, ventrito V punteado, región terminal con un surco transversal, ápice truncado. Edeago: lóbulo medio esclerosado, curvado en vista lateral, márgenes laterales curvados por delante de la mitad, ápice redondeado, apófisis paralelas entre sí ampliándose en la base; tegmen esclerosado, pieza basal corta, anillo lanceolado, márgenes laterales ligeramente emarginados, lóbulos laterales fusionados, ápice emarginado, con setas a los costados.

Hembra. Ligeramente más robustas que los machos. Longitud 9-11.4 mm, ancho 4-5 mm (n = 19). Tibias sin carena dorsal. Pigidio con el ápice redondeado. Ventrito V con una foseta en la región terminal, ápice emarginado. Espermateca con región proximal arriñonada; velum desarrollado en forma de gancho; tallo con ornamentaciones; ducto común ligeramente más largo que el tallo; porción terminal alargada y enrollada, extremo terminal globoso.

Resumen taxonómico

Material revisado. «Sin datos» (1♀, BMNH); R. Boué R., en Hierba, ♀ / Ex. Colección Rafael Jorge Boué Peña (1♀, CNIN). **Costa Rica.** Guanacaste: Gua. 14 km S Cañas 1-2 Aug. 1990, F.D. Parker (1♂, BYU). **México.** México (4♀, 5♂, MNHN); México / Collection de Banvoulair (1♀, MNHN); Mexique / Restit. 188 5/ Mexique (1♂, IRSNB); México (4♂, 3♀, MFN). Chiapas: Tapachula, XI-42, M. Kuri (1♀, CNIN).

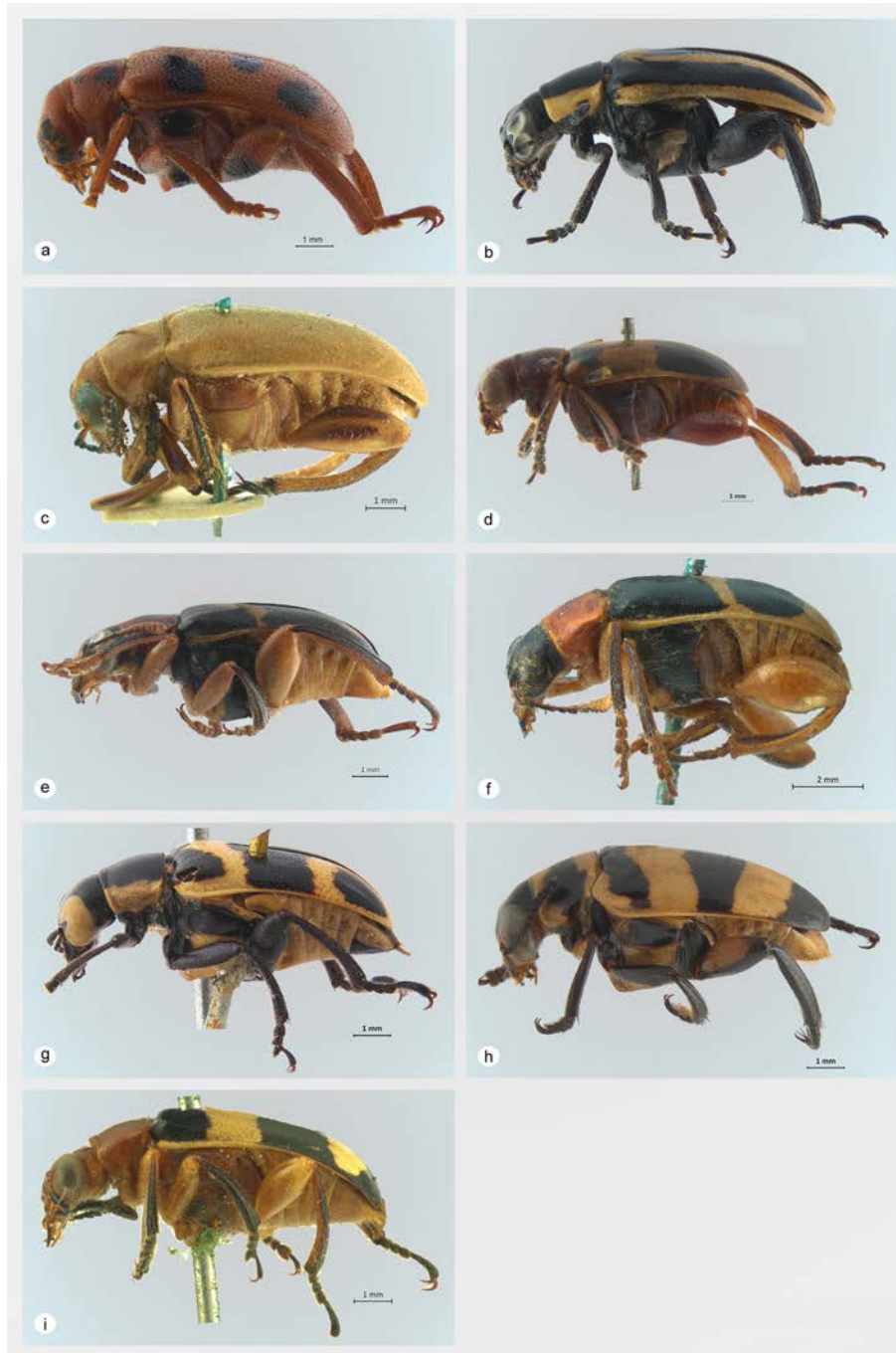


Figura 9. Hábitos en vista lateral: a: *Mastostethus novemmaculatus*; b: *M. phaleratus*; c: *M. placidus* (lectotipo); d: *M. rogersi* (holotipo); e: *M. rubricollis*; f: *M. salvini* (holotipo); g: *M. stalii* (holotipo); h: *M. tricinctus*; i: *M. championi* (lectotipo).

Guerrero: STHE 1542, México: Guerrero, Santa Fe, Buenavista de C., SBC, 18°33'21.3", 99°26'17.3", 26-VI-2008, 09:45, herbácea, M. Ordóñez, N. Acevedo, cols. (1♀, CCFES-Z); STHE 1557, México: Guerrero, Santa Fe, Buenavista de C., SBC, 18°33'21.3", 99°26'17.3", 26-VI-2008, 15:08, herbácea, S. López, N. Acevedo, cols. (1♀, CCFES-Z); STHE 1518, México: Guerrero, Santa Fe, Buenavista de C., SBC, 18°33'21.3", 99°26'17.3", 26-VI-2008, 10:10, enredadera, S. López, col. (1♀, CCFES-Z). Jalisco: Estación de Biología de

Chamela, 15-VIII-85, F.A. Noguera M. (1♂, EBCC); México: Jalisco, Estación de Biología de Chamela, 20-VIII-85, R.A. Usela. (1♂, EBCC). Morelos: México, Morelos / Cuernavaca, VIII-1-44, NLH Krauss (1♀, NMNH). Oaxaca: Panixtlahuca, México, Salle Coll. / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♀, BMNH); Tehuantepec, México, Salle Coll. / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♀, BMNH). Veracruz: Cotaxtla, Exp. Sta. Cotaxtla, Ver. Mex. VIII-11-1962 (1♀, EMEC); 16.2 mi N Puente Nacional. Ver. Mex. VI-21-1962 / D. H. Jazen, Collector (1♀, EMEC).

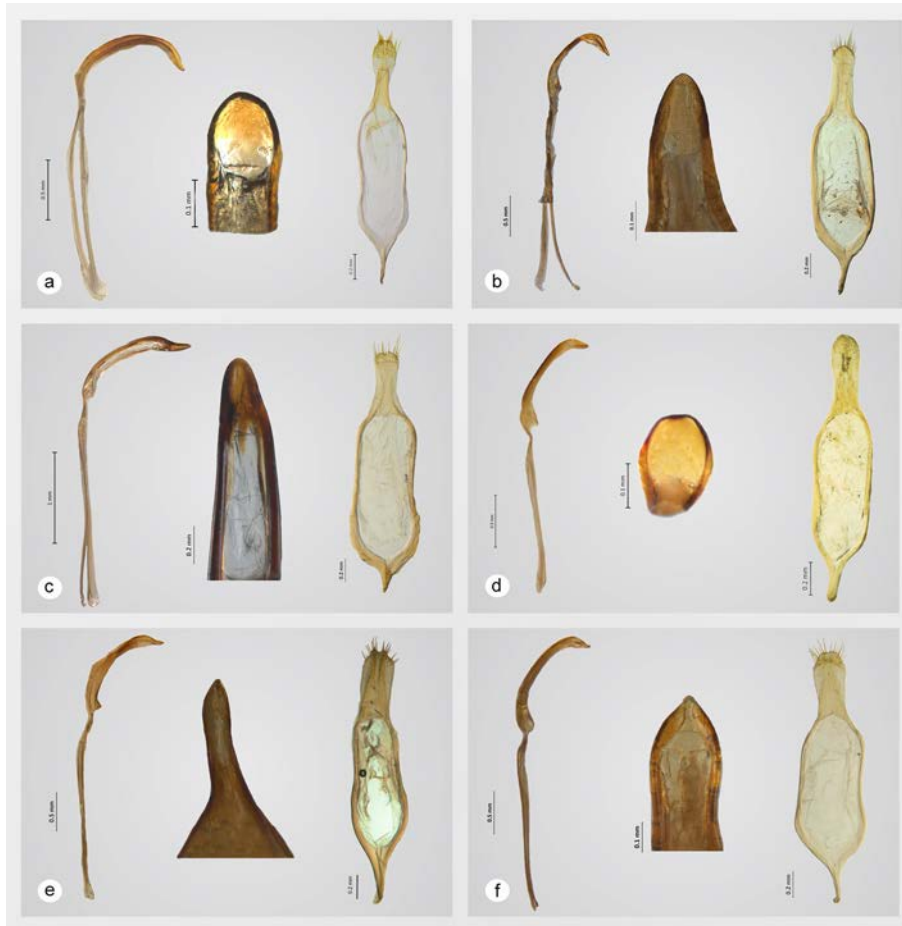


Figura 10. Edeago de *Mastostethus* spp., vista lateral del lóbulo medio, ápice del lóbulo medio y tegmen. a: *M. phaleratus*; b: *M. rubricollis*; c: *M. salvini*; d: *M. stanlii*; e: *M. tricinctus*; f: *M. vicinus*.

Distribución. Costa Rica: Guanacaste. México: Chiapas, Guerrero, Jalisco, Morelos, Oaxaca y Veracruz.

Comentarios taxonómicos

En la descripción original de *M. sexnotatus* Clark (1888) se menciona que el patrón de coloración que presenta es muy parecido al de *M. novemmaculatus*, pero que varía en el color del pronoto que es casi completamente negro y es un insecto más robusto. Dentro de los ejemplares revisados se observó que existe una gran variación en el tamaño de las máculas del pronoto, encontrando individuos en donde gran parte del pronoto es negro. Las especies de *M. novemmaculatus* presentan dimorfismo sexual en la talla, las hembras son más robustas, por lo que la descripción de *M. sexnotatus* se pudo basar en una hembra. Por lo tanto *M. sexnotatus* se sinonimiza con *M. novemmaculatus* en la presente revisión.

Mastostethus phaleratus (Klug) (figs. 4j, 5j, 7h, 8d, 9b, 10a)
Megalopus phaleratus Klug, 1834: 221.

Mastostethus phaleratus (comb. nov. por Lacordaire, 1845: 663).

Mastostethus dohrnii Baly, 1862: 281.

Diagnosis. *Mastostethus phaleratus* se asemeja a *M. stanlii*, especie de la cual se diferencia porque los machos presentan

2 carenas en la parte ventral de las metatibias y el ápice del pigidio es truncado. Además, la forma del lóbulo medio, tegmen y espermateca son distintos en las 2 especies.

Redescripción. Macho. Longitud 8.2-9.8 mm, ancho 3.2-4 mm (n=8). Color. Cabeza y antenas negras; base del labro, mandíbulas, palpos maxilares y labiales marrón; pronoto amarillo, disco con una mácula negra, ocasionalmente con forma de «M»; escutelo negro; élitros amarillos, con una banda humeral negra que cubre la base de los élitros y se prolonga hasta cerca del ápice, y otra banda negra longitudinal en la parte media, que se inicia al final del primer cuarto, sin tocar el margen apical; porción ventral negra, con el abdomen amarillo, ventrito V marrón. **Cabeza.** Occipucio con puntos finos y esparcidas; gena punteada con setas; vértex pobremente punteado; espacio interocular sin puntos en la parte media; frente ligeramente prominente. Clípeo punteado y con setas esparcidas en la base. Labro con puntos y setas cerca de la base. **Tórax.** Pronoto más ancho que largo, subrectangular, base más ancha que la porción anterior, disco convexo, con puntos finos esparcidos, con 2 surcos diagonales anteriores, base con un reborde. Escutelo triangular, con puntos escasos y setas erectas, ápice ligeramente emarginado. Élitros paralelos, convexos, con puntos profundos, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesterno con puntos y

setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia conspicua, región posterior sin impresiones y glabro. Patas con setas erectas; metafémur con o sin una proyección ventral; tibia dorsalmente con una hilera de denticulos, metatibias ventralmente llanas, glabras, micro-punteadas y con 2 carenas. *Abdomen*. Pigidio punteado con setas, ápice truncado. Ventritos con puntuaciones y setas dispersas, ventrito V deprimido en la parte terminal, ápice truncado. Edeago: lóbulo medio esclerosado, márgenes laterales emarginados, curvado en vista lateral, ápice redondeado, apófisis poco esclerotizadas, delgadas, más amplias en la parte terminal; tegmen esclerosado, pieza basal corta, anillo lanceolado, emarginado lateralmente, lóbulos laterales fusionados en forma espatulada con setas.

Hembra. Similar al macho. Longitud 9-9.4 mm, ancho 3.3-3.6 mm (n = 11). Metatibias subcilíndricas. Pigidio con el ápice emarginado. Ventrito V con una foseta en la parte terminal, ápice sinuado. Espermateca con región proximal arriñonada; velum poco desarrollado, ápice en forma de gancho; tallo más corto que la región proximal; ducto común más corto que el tallo, porción terminal alargada y enrollada, extremo terminal globoso.

Resumen taxonómico

Material revisado. Tipo. Holotipo *Mastostethus dohrnii* Baly ♂. **México**. Type [etiqueta rectangular azul] / Baly Coll [etiqueta rectangular] / Type H.P. [etiqueta circular con margen rojo] / *Mastostethus dohrnii*, México. type [etiqueta rectangular azul]. *Otros materiales*. «Sin datos» (1♂, CNIN); «sin datos» (1♂, 1♀, BMNH). **Guatemala**. Puerta Parada, 21-June-1985, W.E. Clark (1♀, BYU) Baja Verapaz: S. Gerónimo, Guatemala, Champion / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl (1♂, BMNH). **Costa Rica**. Heredia: Santo Domingo, 27-June-2001, C.L. & S.L. Staines (2♀, NMNH); San José: S.J., San José, 25-Dic-1987, F.D. Parker (1♂, EMEC). **México**. México (3♀, MNHN); Restit. 1885 / Mexique (1♂ IRSNB); México (2♀, MFN). Michoacán: Morelia, 6 mi E Michoacán, Mex. VI-25-57 / *Acacia farnesiana* / J. A. Chemsak, B.J. Rannells Colls. (1♂, EMEC). Oaxaca: México, Oaxaca (1♀, CNIN). Veracruz: México, Veracruz (1♀, BMNH); Córdoba, México, Hoega / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl, (1♂, BMNH).

Distribución. Costa Rica: Heredia y San José. Guatemala: Baja Verapaz. México: Michoacán, Oaxaca y Veracruz.

Mastostethus placidus Baly (figs. 4k, 5k, 8e, 9c)

Mastostethus placidus Baly 1876: 127

Diagnosis. *Mastostethus placidus* es cercana a *M. duplocinctus* y a *M. tricinctus*, de las cuales se distingue porque el pronoto tiene los márgenes laterales redondeados, y el margen posterior no es sinuado. El ápice del escutelo es redondeado. Las hembras presentan el ápice del pigidio emarginado con un lóbulo en la parte media. Además, las especies mencionadas son distinguibles entre sí por el patrón de coloración.

Redescripción. Hembra. Longitud. 10.5 mm, ancho 5.5 mm (n = 2). Color. Cabeza amarilla rojiza; antenas, labro y mandíbulas marrón; pronoto y escutelo rojizo; élitros amarillo pálido; porción ventral rojiza con tonalidades amarillas; fémur y tibia con una franja dorsal marrón; tarsos marrón. *Cabeza*.

Occipucio punteado; gena con puntos y setas; vértex con un grupo de puntos; espacio interocular con la parte media con puntos escasos; frente escasamente punteada. Clípeo punteado con setas en la base. Labro con setas largas cerca de la base. *Tórax*. Pronoto más ancho que largo, subrectangular, base más ancha que la porción anterior, disco convexo, con puntos dispersos, márgenes laterales redondeados, ángulos anteriores y posteriores proyectados, base con un reborde en la parte central que se extiende 3 cuartos. Escutelo con puntos escasos, ápice redondeado. Élitros paralelos, convexos, con pequeñas puntas y setas, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesterno con pequeños puntos y setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntos y setas conspicuas, región posterior con puntos y setas escasas, excepto los márgenes. Patas con setas erectas; tibia subcilíndricas, dorsalmente con una hilera de denticulos. *Abdomen*. Pigidio punteado con setas, ápice emarginado con un lóbulo en la parte media. Ventritos con pequeños puntos y setas esparcidas, ventrito V con una foseta apical, ápice emarginado.

Macho. Desconocido.

Resumen taxonómico

Material revisado. Tipo. Lectotipo (aquí designado) ♀. **México**: Type [rectangular azul] / Type H.T. [etiqueta circular con margen rojo] / Baly Coll. [etiqueta rectangular] / *Mastostethus placidus*, México [etiqueta rectangular azul] (BMNH); Paralectotipo (aquí designado) ♀: Type [etiqueta rectangular] / Sp. figured [etiqueta rectangular] / Baly Coll. [etiqueta rectangular] (BMNH).

Distribución. México.

Mastostethus rogersi Jacoby (figs. 4i; 5l, 8f, 9d)

Mastostethus rogersi Jacoby, 1880: 166

Diagnosis. *Mastostethus rogersi* es similar a *M. vicinus*. Se distingue de dicha especie por la forma del pronoto que es campaniforme, las metatibias dorsalmente son convexas y tienen una carena ventral; el ápice del pigidio de los machos es ligeramente emarginado.

Redescripción. Macho. Longitud 10 mm, ancho 4.5 mm (n = 1). Color. Cabeza marrón; antenas rojizas con negro; mandíbulas marrón; palpos maxilares y labiales amarillos; pronoto y escutelo marrón; élitros amarillos, con una mancha negra subrectangular en la base de cada élitro y una franja transversal por debajo de la mitad; porción ventral marrón con el mesoventrito negro; patas amarillas rojizas, protibia y mesotibia con la cara externa negra; tarsos y abdomen marrón. *Cabeza*. Occipucio con puntos dispersos; gena punteada con setas erectas; vértex punteado; espacio interocular con puntos escasos en la parte media; frente con puntos dispersos y una fovea en la parte media. Clípeo trapezoidal, punteado y cede en la base. Labro base con puntos y setas. *Tórax*. Pronoto más ancho que largo, campaniforme, base más ancha que la porción anterior, disco ligeramente convexo, con puntos dispersos, similares en tamaño y en la densidad que los del vértex, ángulos anteriores y posteriores proyectados, con un surco anterior transversal que se atenúa en la parte central, base con un reborde y depresiones laterales. Escutelo triangular, punteado con setas, ápice ligeramente emarginado.

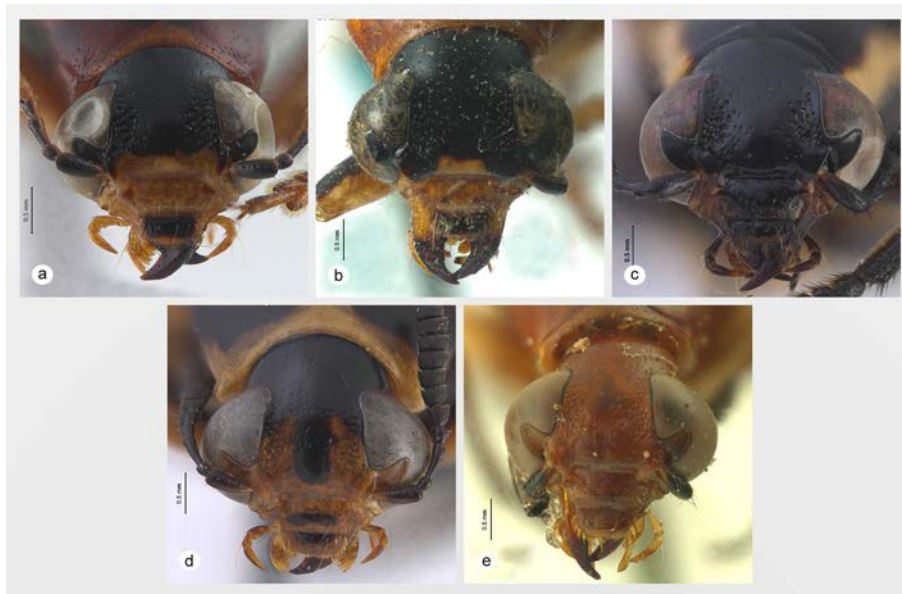


Figura 11. Hábitos en vista frontal: a: *Mastostethus rubricollis*; b: *M. salvini* (holotipo); c: *M. stalii* (holotipo); d: *M. tricinctus*; e: *M. championi* (lectotipo).

Élitros paralelos, ligeramente convexos, con puntos profundos, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesternon con setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia conspicua, región posterior sin impresiones, con setas en el margen superior. Patas con setas erectas; metafémur con un diente ventral; tibias dorsalmente convexas y con una hilera de dentículos, metatibias ventralmente llanas, glabras, micropunteadas y con una carena. *Abdomen*. Pigidio con puntos y setas, ápice ligeramente emarginado. Ventritos punteados con setas esparcidas, ventrito V deprimido en la parte terminal, ápice truncado.

Hembra. Desconocida.

Resumen taxonómico

Material revisado. Tipo. Holotipo ♂. **Costa Rica**. Type H.T. [etiqueta circular con margen rojo] / Cache, Costa Rica, H. Rogers [etiqueta rectangular] / Type figured [etiqueta rectangular] / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. [etiqueta rectangular] (BMNH).

Distribución. Costa Rica y México.

Mastostethus rubricollis (Chevrolat) (figs. 5m, 7i, 8g,h, 9e, 10b, 11a)

Megalopus rubricollis Chevrolat, 1834: 84

Mastostethus rubricollis (comb. nov. por Lacordaire, 1845: 659)

Mastostethus sexplagiatus Lacordaire, 1845: 658, syn. nov.

Diagnosis. *Mastostethus rubricollis* es semejante a *M. vicinini* y a *M. salvini*, ya que presentan un patrón de coloración semejante. *Mastostethus rubricollis* se distingue de las 2 especies antes mencionadas por tener el ápice del escutelo obtuso, las metatibias de los machos con una carena interrumpida en la parte dorsal y 2 carenas ventrales; la forma del lóbulo medio y el tegmen son claramente distintos en las 3 especies.

Redescripción. Macho. Longitud: 8.8-10.3 mm, ancho: 3.5-4.5 mm (n = 14). Color. Cabeza negra; antenas amarillas con

negro; frente y clípeo amarillo; labro y mandíbulas marrón, palpos maxilares y labiales amarillos; pronoto amarillo rojizo con o sin una mácula negra; escutelo variable; élitros amarillos, con una mácula triangular negra en cada húmero la cual se prolonga antes del segundo tercio, una franja transversal cubriendo el segundo tercio y región apical negra; porción ventral negra, con algunas máculas amarillas; patas amarillas rojizas, profémur, mesofémur y tibias con una franja dorsal negra, tarsos de color variable; abdomen amarillo pálido. *Cabeza*. Occipucio con puntos finos y dispersos; gena punteada con setas; vértex punteado; espacio interocular lustroso, parte media con puntos dispersos; frente sin puntos. Clípeo punteado con setas largas esparcidas. Labro con setas esparcidas. *Tórax*. Pronoto más ancho que largo, subtrapezoidal, base más ancha que la porción anterior, disco con puntos dispersos, base con un reborde y depresiones laterales. Escutelo triangular, punteado, ápice obtuso. Élitros paralelos, convexos, punteados, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesternon con setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia conspicua, región posterior con puntuaciones y setas escasas. Patas con setas erectas; metafémur con un diente ventral; tibias dorsalmente con una hilera de dentículos y una carena interrumpida, metatibias ventralmente glabras, llanas, micropunteadas y con 2 carenas. *Abdomen*. Pigidio punteado con setas, ápice redondeado. Ventritos con setas esparcidas y decumbentes, ventrito V con puntos confluyentes, con un surco en la región terminal, ápice truncado. Edeago: lóbulo medio esclerosado, márgenes laterales constreñidos hacia el ápice, curvado en vista lateral, región apical con forma de cuchara, ápice obtuso, apófisis delgadas poco esclerotizadas más amplias en la parte terminal; tegmen esclerosado, pieza basal más larga que la mitad de la longitud de los lóbulos laterales, anillo lanceolado, lóbulos laterales fusionados, ápice redondeado con puntos y setas erectas.

Hembra. Longitud 9.3-10.9 mm, ancho 3.8-4.7 mm (n = 13). Similar al macho. Tibias sin carenas. Metatibias subcilíndricas. Pigidio con el ápice ligeramente emarginado. Ventríto V con una foseta en la parte terminal, margen sinuado. Espermateca con región proximal arriñonada; velum desarrollado en forma de gancho; tallo más corto que la región proximal, con una región sinuada; ducto común ligeramente más largo que el tallo; porción terminal alargada y enrollada, extremo terminal globoso.

Resumen taxonómico

Material revisado. Tipo. Holotipo de *Mastostethus sexplagiatus* var. *gutemalensis* ♂. **Guatemala.** Guatemala [etiqueta rectangular] / type [etiqueta rectangular] / Museum París, Coll. M. Pic [etiqueta rectangular azul] / TYPE [etiqueta roja] (MNHN). **Otros materiales.** «Sin datos» (1♂, BMNH): 19 43 [etiqueta circular verde] (1♂, MNHN); 13 43 [etiqueta circular verde] (1♂, MNHN). **GUATEMALA.** Guatemala / Museum París, Coll. M. Pic (1♀, MNHN). Jalapa: Zapote, Guatemala, G.C. Champion / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♀, BMNH). **México.** México / Collection de Banvoulair (2♀, MNHN); México (1♀, 1♂, NHMB); México/Ex. Museo Thorey / Museum París, Coll. M. Pic (1♀, MNHN); México, Baly Coll (1♂, 2♀, BMNH). Chiapas: Esperanza, Chis, IX-39 (1♀, CNIN); 9 km E Pichualco, Chiapas, Mex. VIII-15-62 / Ray F. Smith Coll. (1♂, EMEC). Oaxaca: 58 135, México, Oaxaca (1♂, BMNH). Puebla: Gilberto Camacho, Puebla, Mex. VI-18-51 / P.D. Hurd, Coll. (1♂, EMEC). San Luis Potosí: México, S.L.P., Tamazunchale, 19-sep-1974, G. Bohart W. Hamsom (1♂, BYU). Veracruz: Toxpan, México, Salle Coll. / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♂, BMNH); Fortín de las Flores, Ver., Mex. VII-06-63 / J. Doyen Coll. (1♂, EMEC); Mex. Ver., 1 mi W Fortín de las Flores, VII-2-62 / D. H. Janzen Coll. (1♂, EMEC); Mex. Ver., Fortín de las Flores, VII-7 to 12-74, Elev. 1010 m / J.A. Chemsack, E. & J. Linsley & J. Powell Coll. (1♀, EMEC); Mex. Ver, Córdoba, VII-23-56 / H. Janzen Coll. (1♂, EMEC); Jalapa, II-85, Col. J. Peña (1♀, CNIN); Teocelo, Finca Buenavista, 19°22'53", 99°59'18", 09-IV-2005, A. C. Deloya, col. (1♀, CCFES-Z).

Distribución. Guatemala: Jalapa. México: Chiapas, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí y Veracruz.

Comentarios taxonómicos

La principal razón que se ha considerado para mantener como especies distintas a *M. sexplagiata* Lacordaire y *M. rubricollis* es el patrón de coloración de los élitros. En *M. sexplagiata* las máculas de los élitros no se interconectan entre sí (fig. 3h), lo que sí ocurre en *M. rubricollis* (fig. 3g). Sin embargo, después de la revisión de ejemplares de *M. sexplagiata* no se encontraron diferencias morfológicas que validaran mantenerla como un taxón diferente de *M. rubricollis*. Por lo tanto, estas especies son sinonimizadas en la presente revisión.

Mastostethus salvini Jacoby (figs. 5n, 7j, 8i, 9f, 10c, 11b)

Mastostethus salvini Jacoby, 1878: 983

Diagnosis. *Mastostethus salvini* es similar a *M. rubricollis*; se distingue de esta porque los machos no presentan carenas en las metatibias y el ápice de las metatibias tiene una

proyección. Además difieren en la forma del lóbulo medio, tegmen y espermateca.

Redescripción. Macho. Longitud 8.6-10.9 mm, ancho 3.6-4.5 mm (n = 9). Color. Cabeza negra; antenas amarillas con negro; frente y clípeo amarillos; labro y mandíbulas marrón; palpos maxilares y labiales amarillos; pronoto rojizo; escutelo negro; élitros amarillos, con una mácula triangular en cada húmero que se prolonga hasta el segundo tercio, una franja transversal por debajo de la mitad sin tocar los márgenes; porción ventral negra con algunas máculas amarillas; patas amarillas rojizas, profémur, mesofémur y tibia con una franja dorsal negra, tarsos de color variable. **Cabeza.** Occipucio con puntos finos esparcidos; gena punteada con setas; vértex con puntos escasos, espacio interocular lustroso, parte media con puntos finos escasos a nulos; frente sin puntos. Clípeo punteado y con setas largas esparcidas. Labro con setas esparcidas. **Tórax.** Pronoto más ancho que largo, campaniforme, base más ancha que la porción anterior, disco con puntuaciones finas esparcidas, con un pequeño surco anterior tenue y transversal que desaparece en la parte central, base con un reborde y deprimido lateralmente. Escutelo triangular, lustroso, punteado, ápice obtuso. Élitros paralelos, convexos, punteados, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesternito con setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia conspicua, región posterior con puntos y setas esparcidas. Patas con setas erectas; metafémur con un diente ventral; tibia dorsalmente con una hilera de dentículos, metatibia ventralmente llanas, glabras y micropunteadas, ápice con una pequeña proyección. **Abdomen.** Pigidio punteado con setas, ápice redondeado. Ventríto V con setas decumbentes esparcidas, ventríto V con puntuaciones confluyentes, parte terminal con un surco, ápice truncado. Edeago: lóbulo medio esclerosado, márgenes laterales curvados en vista lateral y constreñidos hacia el ápice, región apical con forma de cuchara, con el ápice obtuso, apófisis poco esclerotizadas, delgadas, más amplias en la parte terminal; tegmen esclerosado, pieza basal corta, menos de la mitad la longitud de los lóbulos laterales, anillo con el margen externo constreñido, lóbulos laterales fusionados, ápice redondeado con puntos y setas erectas.

Hembra. Longitud 8.2-10.2 mm, ancho 3.4-4.5 mm (n = 10). Similar al macho. Metatibias subcilíndricas. Pigidio con el ápice ligeramente emarginado; ventríto V con una foseta en la región terminal, ápice sinuado. Espermateca con región proximal arriñonada; velum desarrollado en forma de gancho; tallo más corto que la región proximal, con una emarginación; ducto común ligeramente más largo que el tallo; porción terminal alargada y enrollada, extremo terminal globoso.

Resumen taxonómico

Material revisado. Tipo. Holotipo ♂. **Costa Rica.** Type H.P. [etiqueta circular margen rojo] / *salvini* Jacoby, type [etiqueta rectangular azul] / Cache, Costa Rica. H. Rogers [etiqueta rectangular] / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. [etiqueta rectangular] / Sp. figured [etiqueta rectangular] (BMNH). **Otros materiales.** COSTA RICA. Alajuela: Costa Rica, Ala, 20 km S Upala, F.D. Parker: 10-21-V-1991 (1♀, BYU); 11-21-VI-1991 (1♀, BYU).

Guanacaste: Guan. 3 km SE R. Naranjo, F.D. Parker: 24-31-X-1991 (1♂, BYU); 4- XI- 1991 (1♀, BYU); 28-XI al 5-XII-1991 (1♂, BYU); 16-31-V-1992, (1♀, 2♂, BYU); 1-15-VI-1992 (1♀, BYU); 16-30-VI-1992 (1♂, BYU); 1-14-V- 1993 (2♀, BYU); 20-23-V- 1993 (1♀, BYU); 16-31-VIII-1993 (1♂, BYU). San José: S.J. Escazu, F.D. Parker: 2-13-V-1988, (2♀, BYU); 28-31-V- 1988 (1♂, BYU). **Panamá.** Buganda: Bugaba, Panamá, Champion / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♂, BMNH).

Distribución. Costa Rica: Alajuela, Guanacaste y San José. México: Veracruz. Panamá: Buganda.

Mastostethus stalii Baly (figs. 5o, 7j, 9g, 10d, 11c, 12a)

Mastostethus stalii Baly, 1861: 282

Diagnosis. *Mastostethus stalii* presenta el mismo patrón de coloración que *M. femoratus*, pero se distingue por la forma del ápice del escutelo, que es ligeramente emarginado, y el metaepisterno no presenta impresiones en la parte posterior. Los machos presentan 2 carenas ventrales en las metatibias. El ventrito V del macho tiene un surco terminal y el ápice es truncado.

Redescripción. Macho. Longitud 7.2-8.9 mm, ancho 2.7-3.6 mm (n = 3). Color. Cabeza y antenas negras; ápice del labro, mandíbulas, palpos maxilares y labiales marrón; pronoto negro, márgenes laterales amarillos; escutelo negro; élitros amarillos con una mácula negra en la región humeral que cubre la base de los élitros, una banda negra transversal a la mitad, que no toca los márgenes, y otra mácula al final de cada élitro; porción ventral marrón, parte del metaesterno y abdomen amarillo, ventrito V marrón. *Cabeza.* Occipucio con puntos dispersos; gena punteada con setas; vértex escasamente punteado; espacio interocular con escasas o nulas puntuaciones en la parte media; frente ligeramente prominente. Clípeo punteado y con setas esparcidas en la base. Labro con puntos y setas cerca de la base. *Tórax.* Pronoto más ancho que largo, subrectangular, base más ancha que la porción anterior, disco convexo, con puntos esparcidos y con 2 surcos diagonales anteriores tenues, base con un reborde. Escutelo triangular, con escasas puntuaciones y setas erectas, ápice ligeramente emarginado. Élitros paralelos, convexos, punteados profundamente, húmeros prominentes proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesterno con puntos finos y setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia conspicua, región posterior sin impresiones y glabra. Patas con setas; metafémur no armado; tibias dorsalmente con una hilera de dentículos, metatibias ventralmente llanas, glabras, micro-punteadas y con 2 carenas. *Abdomen.* Pigidio punteado con setas, ápice redondeado. Ventritos con puntos y setas dispersas, ventrito V con un surco en la parte terminal, ápice truncado. Edeago: lóbulo medio esclerosado, márgenes laterales estrechándose por delante de la parte media, ligeramente curvado en vista lateral, ápice truncado, apófisis poco esclerosadas delgadas, más amplias en la parte terminal; tegmen esclerosado, pieza basal corta y robusta, anillo lanceolado, lóbulos laterales fusionados, ápice redondeado con setas.

Hembra. Longitud 10 mm, ancho 4.5 mm (n = 1). Similar al macho. Metatibias subcilíndricas. Pigidio con puntuaciones y setas esparcidas, ápice emarginado. Ventrito V con una foseta en la parte terminal, ápice sinuado. Espermateca con región

proximal arriñonada; velum con forma semicircular, emarginado en el ápice; tallo más corto que la región proximal; ducto común tan largo como el tallo, porción terminal alargada y fuertemente enrollado.

Resumen taxonómico

Material revisado. Tipo. Holotipo ♀. **México.** Type [etiqueta rectangular azul] / Type H.T. [etiqueta circular con margen rojo] / *Mastostethus stalii*, México (type) [etiqueta rectangular azul] / Baly Coll. [etiqueta rectangular] (BMNH). *Otros materiales.* **Honduras.** Lago Yojoa, Honduras, 6-X-1977 / J.V. Mankina Coll. (1♀, CNIN). **México.** Mexique / Museum Paris, Coll. H. Clavareau, 1932 (1♀, MNHN). Veracruz: Córdova, México, Salle Coll. / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl (1♂, BMNH).

Distribución. Honduras. México: Veracruz.

Mastostethus tricinctus Lacordaire (figs. 5p, 9h, 10e, 11d, 12b)

Mastostethus tricinctus Lacordaire, 1845: 626

Diagnosis. *Mastostethus tricinctus* es similar a *M. duplocinctus*; se distingue de esta porque los machos presentan metatibias subcilíndricas, un surco en la parte terminal del ventrito V y la forma del lóbulo medio y del tegmen son diferentes.

Redescripción. Macho. Longitud 9.7-10.2 mm, ancho 5-5.4 mm (n = 2). Color. Cabeza anaranjada, con una banda negra que cubre gran parte de la región occipital; antenas marrón; base del clípeo, labro, mandíbulas marrón; palpos maxilares y labiales amarillos; pronoto anaranjado con una mácula marrón; escutelo marrón o anaranjado; élitros amarillos, márgenes y sutura elitoral marrón, con 3 bandas transversales marrón, una en la base, otra en el segundo tercio y la última en la región apical; porción ventral anaranjada, con máculas marrón; patas marrón. *Cabeza.* Occipucio punteado; gena sin puntos y glabra; vértex con puntuación esparcida; espacio interocular convexo, escasamente punteado en la parte media, frente ligeramente prominente. Clípeo con puntos y setas esparcidas. Labro con setas esparcidas. *Tórax.* Pronoto más ancho que largo, trapezoidal, base más ancha que la porción anterior, disco ligeramente convexo, con puntos finos esparcidos, ángulos anteriores ligeramente agudos, margen basal sinuado, con un reborde en la parte media y depresiones laterales. Escutelo triangular, con escasas puntuaciones, ápice obtuso. Élitros paralelos, convexos, punteados, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesterno con setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia conspicua, región posterior con el margen superior con setas el resto sin impresiones y glabro. Patas con setas erectas; metafémur no armado; tibias dorsalmente con una hilera de dentículos, metatibias subcilíndricas. *Abdomen.* Pigidio punteado con setas, ápice redondeado. Ventritos con setas esparcidas decumbentes; ventrito V deprimido en la parte terminal, ápice truncado. Edeago: lóbulo medio esclerosado, curvado en vista lateral, región apical acuminada, apófisis delgadas, ampliándose en la base, ligeramente curvadas hacia el interior; tegmen esclerosado, pieza basal corta, anillo lanceolado, márgenes paralelos, lóbulos laterales fusionados, ápice emarginado, con setas.

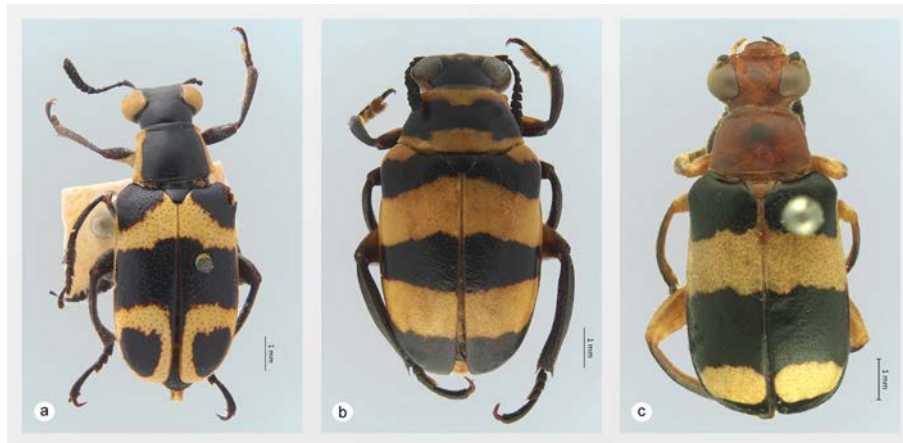


Figura 12. Hábitos en vista dorsal: a: *Mastostethus stalii* (holotipo); b: *M. tricinctus*; c: *M. championi* (lectotipo).

Hembra. Desconocida.

Resumen taxonómico

Material revisado. **México.** México (1♂ NMNH). **Guatemala.** Jalapa: Guatemala, Zapote, C. Champion / B.C.A., Col. VI. 1 (1♂, BMNH).

Distribución. Colombia. Guatemala: Jalapa. México. Panamá.

Mastostethus vicinus Lacordaire (figs. 5q, 7l, 9i, 10f, 11e, 12c)

Mastostethus vicinus Lacordaire, 1845: 660

Mastostethus versicolor Lacordaire, 1845: 662, syn. nov.

Mastostethus championi Jacoby, 1880: 21, syn. nov.

Diagnosis. *Mastostethus vicinus* es similar a *M. rogersi* y a *M. rubricollis* por presentar un patrón de coloración semejante. *Mastostethus vicinus* se distingue de las 2 especies antes mencionadas por presentar una fovea en la frente y el ápice del escutelo ligeramente emarginado. Las tibias de los machos tienen una carena dorsal y las metatibias 2 carenas ventrales, el ápice del pigidio de las hembras es truncado.

Redescripción. Macho. Longitud 9.5-10.5 mm, ancho 4.3-4.5 mm (n=12). Color. Cabeza castaño, con o sin una franja longitudinal negra que inicia en la región occipital; antenas completamente negras o con la parte lateral amarilla; mandíbulas marrón; palpos maxilares y labiales amarillos; pronoto castaño con o sin una mácula negra en el disco; escutelo castaño; élitros amarillos, con una mácula subrectangular en la base de cada élitro, una franja transversal que cubre el segundo tercio y otra mácula transversal en el ápice; porción ventral castaño con el mesoventrito negro; patas amarillas, fémur y tibias dorsalmente negras; tarsos de color variable; abdomen castaño. *Cabeza.* Occipucio con puntos dispersos; gena punteada con setas erectas; vértex punteado; espacio interocular con puntos escasos en la parte media; frente sin puntos y con una fovea en la parte media. Clípeo punteado y setas en la base. Labro con puntos y setas en la base. *Tórax.* Pronoto más ancho que largo, trapezoidal, base más ancha que la porción anterior, disco ligeramente convexo, con puntos dispersos, similares en tamaño y densidad que los del vértex, con

un surco anterior transversal que se atenúa en la parte central, base con un reborde y depresiones laterales. Escutelo triangular, punteado con setas, ápice ligeramente emarginado. Élitros paralelos, ligeramente convexos, con puntos profundos, húmeros prominentes, proyectados anterolateralmente, ápices redondeados. Metaesternon con setas esparcidas. Metaepisterno excavado en la región basal con puntuaciones y pubescencia conspicua, región posterior sin impresiones. Patas con setas erectas; metafémur con un diente ventral; tibias dorsalmente con una hilera de denticulos y una carena, con un desnivel plano en la parte media, más pronunciado en las protibias, metatibias ventralmente llanas, glabras, micropunteadas y con 2 carenas. *Abdomen.* Pigidio con puntos y setas, ápice redondeado. Ventritos punteados con setas esparcidas, ventrito V deprimido en la parte terminal, ápice truncado. Edeago: lóbulo medio esclerosado, márgenes laterales estrechándose hacia el ápice, curvado en vista lateral, ápice obtuso con una prominencia media, apófisis esclerosadas, más amplias en la parte terminal; tegmen esclerosado, pieza basal corta, anillo lanceolado, márgenes laterales paralelos, lóbulos laterales fusionados, ápice emarginado con setas.

Hembra. Longitud 9.5 mm, ancho 4.3 mm (n=8). Similar al macho. Tibias sin carena dorsal, metatibias subcilíndricas. Pigidio con el ápice truncado; ventrito V con una foseta en la parte terminal, ápice sinuado. Espermateca con región proximal arriñonada; velum desarrollado, ápice en forma de gancho; tallo más corto que región proximal, emarginado en la pared externa, con una masa globular en la parte media donde se tuerce en dirección del ducto común; ducto común de tamaño similar al del tallo, porción terminal alargada y enrollada, extremo terminal redondeado.

Resumen taxonómico

Material revisado. Tipo. Holotipo de *Mastostethus versicolor* Lacordaire, ♂. **México.** Type [etiqueta rectangular roja] / *versicolor* [etiqueta rectangular] / 18 42 [etiqueta circular verde] (MNHN); Lectotipo (aquí designado) *Mastostethus championi* Jacoby, ♀. **Guatemala.** Type H. T. [etiqueta circular con margen rojo] / *Mastostethus championi*, Jacoby [etiqueta rectangular azul] / Purula, Guatemala, Champion [etiqueta rectangular] / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. [etiqueta rectangular]

(BMNH). Paralectotipo (aquí designado) *Mastostethus championi* Jacoby, ♂. GUATEMALA: Sabo, Vera Paz, Guatemala, Champion [etiqueta rectangular] / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. [etiqueta rectangular] / Type, Sp. figured [etiqueta rectangular] (BMNH). *Otros materiales*. E. Coll. Thomson / 67. 53 (1♀, 1♂, BMNH). GUATEMALA. Baja Verapaz: S. Gerónimo, Guatemala, Champion / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♂, BMNH). **México**. México (1♀, MNHN); México / Baly Coll (2♂, BMNH); México, 660 Hg / 67. 56 / E. Coll., Che t (1♂, BMNH); México / Ex. Museo Thorey / Museum París, Coll. M. Pic (2♀, MNHN); México / F. Monros, Collection, 1959 (1♀, MNHN). Oaxaca: Mex. (Oaxaca) 58. 135 (2♂, BMNH). Veracruz: México, Toxpan, Salle Coll. / B.C.A., Col. VI. 1, Suppl. (1♂, BMNH); México: Veracruz, Xico, Cascada de Teoxelo, 14-16-07-2003, O 97°00' / N 19°24', B. Mesófilo, Col. R. Mariño (1♂, MZFC); México, Veracruz, Río la Perla, at la Perla, 26-VIII-1994, R.W. Baumann & B.C. Kondratieff (1♂, BYU); Veracruz, Coatepec (1♀, CNIN); México: Veracruz, Río Metlec, Fortín de las Flores, 18-IX-1977, J. Chemsak, A. & M. Michelbacher (1♀, EMEC).

Distribución. Guatemala: Baja Verapaz. México: Veracruz.

Comentarios taxonómicos

Al revisar ejemplares tipo de *M. versicolor* Lacordaire (holotipo) y de *M. championi* Jacoby (lectotipo y paralectotipo) no se encontraron diferencias morfológicas que validaran mantener a las 2 especies como un taxón diferente de *M. vicinus*. Por lo tanto, estas especies son sinonimizadas en la presente revisión.

Agradecimientos

A todos los curadores de los diferentes museos que amablemente nos facilitaron los ejemplares de las especies utilizadas en este estudio. Así también, a Sara López Pérez y a dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios. El primer autor agradece al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, por la formación recibida durante sus estudios de doctorado. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico otorgado y al Programa de Apoyo a Estudios del Posgrado de la UNAM por financiar la estancia realizada en The Natural History Museum, U.K., y en el Muséum National d'Histoire Naturelle, Francia. Este trabajo constituye un requisito para la obtención del grado de Doctor en Ciencias del Posgrado en Ciencias Biológicas.

Referencias

- Baly, J. S. (1861). Descriptions of new genera and species of *Phytophaga*. *Journal of Entomology*, 4, 275–301.
- Blackwelder, R. E. (1946). Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. Part 4. *Bulletin of the United States National Museum*, 185, 633–636.
- Cambefort, Y. (2007). *Des coléoptères, des collections et des hommes*. Paris: Publications Scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Ehara, S. (1954). Comparative anatomy of male genitalia in some cerambycids. *Journal of the Faculty of Sciences Hokkaido University Series VI. Zoology*, 12, 61–115.
- Fabricius, J. C. (1801). *Systema eleutheratorvm, secvndvm ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, observationibus descriptionibus*. Kiliae: Bibliopoli Academicis.
- Jacoby, M. (1888). *Insecta Coleoptera*. Phytophaga (part). Volumen VI, Part 1 (Suplem.). Electronic Biología Centrali-Americana [consultado 18 May 2016]. Disponible en: http://www.sil.si.edu/DigitalCollections/bca/navigation/bca_12.06.01/bca_12.06.01.cfm?start=7.
- Jacoby, M. y Clavareau, H. (1905). Fascicule 33: Coleoptera, Megalopidae. En P. Wytsman (Ed.), *Genera Insectorum* (pp. 1–20). Bruxelles: V. Verteneuil & L. Desmet.
- Lacordaire, T. (1845). Monographie des coleopteres subpentameres de la famille des Phytophages. *Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège*, 1, 609–721.
- Lawrence, J. F., Beutel, R. G., Leschen, R. A. y Ślipiński, A. (2010). 2. Glossary of morphological terms. En R. A. B. Leschen, R. G. Beutel, y J. F. Lawrence (Eds.), *Handbook of Zoology, Coleoptera, beetles, Vol. 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)* (pp. 9–20). Berlin: Walter de Gruyter.
- Matsumura, Y. y Suzuki, K. (2008). Comparative morphology of internal reproductive systems in leaf beetles of the Donaciinae and Criocerinae (Coleoptera: Chrysomelidae) and its implication for the phylogeny. *Zootaxa* 1845, 1845, 1–32.
- Monrós, F. (1947). Revisión de los Megalopidae argentinos (Col. Chrysomeloidea). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 13, 150–217.
- Ordóñez-Reséndiz, M. M. (2014). *Catálogo de autoridades taxonómicas y base de datos curatorial de la familia Chrysomelidae en México*. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Informe final, SNIB-Conabio. Proyecto No. HS003.
- Rodríguez-Mirón, G. M. (2016). Diversity and distribution in the world of Megalopidae Latreille (Coleoptera: Chrysomeloidea). En: *Memoirs of the XXV International Congress of Entomology (ICE 2016)* (pp. D3161). Orlando: The Entomological Society of America.
- Sharp, D. y Muir, F. (1912). XI. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 60, 477–642.
- Suzuki, K. (1988). Comparative morphology of the internal reproductive system of Chrysomelidae (Coleoptera). En P. Jolivet, E. Petitpierre, y T. H. Hsiao (Eds.), *Biology of Chrysomelidae* (pp. 317–355). Dordrecht, Boston and London: Kluwer Academic Publishers.
- Wilcox, J. A. (1983). The leaf beetles and the bean weevils. En R. H. Arnett (Ed.), *Checklist of the beetles of North and Central America and the West Indies, Vol. 8* (pp. 1–166). Gainesville: Flora and Fauna Publications.

Conclusiones generales

- La síntesis de la información geográfica y taxonómica de Megalopodidae permitirá iniciar estudios de patrones biogeográficos de especies y/o géneros. A partir de la información recopilada se pueden reconocer tendencias geográficas en cada subfamilia (Megalopodinae, Palophaginae y Zeugophorinae).
- Los estudios de morfología comparada, ayudan a establecer hipótesis de homología sobre una estructura particular, las que pueden ser puestas a prueba en conjunto con otro tipo de información, tanto morfológica como molecular, bajo un marco filogenético.
- La estructura de la espermoteca en Megalopodidae es compleja y está asociada con una gran diversidad de formas. Esta variabilidad ofrece caracteres con gran valor taxonómico y filogenético en varios niveles taxonómicos.
- La posición sistemática de Megalopodidae dentro de Chrysomeloidea aún no está claramente definida. El muestreo de taxones y caracteres en el análisis filogenético que se presentó no fue suficiente para definir su posición dentro de la superfamilia.
- La existencia de hipótesis tan distintas relacionadas con la posición de Megalopodidae dentro de Chrysomeloidea destacan la necesidad de un muestreo más amplio de taxones y caracteres moleculares y morfológicos tanto de adultos como de estados inmaduros.
- Las hipótesis existentes sobre las relaciones de Chrysomeloidea están claramente influenciadas por caracteres morfológicos y se ha reconocido que los caracteres morfológicos presentan un gran impacto en análisis filogenéticos cuando se combinan con datos moleculares.
- Por primera vez se realizó un análisis filogenético enfocado a la familia Megalopodidae, el cual se recobró como un grupo monofilético, del mismo modo la subfamilia Palophaginae y Zeugophorinae resultaron monofiléticas. Sin embargo, la monofilia de la subfamilia Megalopodinae no fue recobrada.
- A partir de los resultados obtenidos en el análisis filogenético, se propone erigir a Atelederinae como una nueva subfamilia dentro de Megalopodidae, estableciendo como género tipo *Ateledera* Lacordaire.

- Las relaciones internas de Megalopodinae quedaron definidas de la siguiente manera; Palophaginae + (Atelederinae nov. sub. + (Zeugophorinae + Megalopodinae)).
- Después del análisis filogenético se encontró que los géneros *Macrolopha*, *Kwilua*, *Poecillomorpha*, *Temnaspis*, *Antonaria*, *Agathomerus*, *Megalopus* y *Bothromegalopus* no son grupos monofiléticos. Se considera prioritario realizar una revisión taxonómica de estos géneros para poder definir sus límites.
- Las revisiones taxonómicas o monográficas son indispensables para actualizar información como diversidad y distribución del grupo en cuestión. Después de la revisión taxonómica de las especies del género *Mastostethus* registradas en México el número de especies presentes en el país es de 19 dos de ellas se describieron como nuevas para la ciencia.

Bibliografía

- Bezark, L.G. y Monné, M.A. (2013) Checklist of the Oxypeltidae, Disteniidae and Cerambycidae, (Coleoptera) of the Western Hemisphere, Vesperidae (2013) <http://plant.cdfa.ca.gov/byciddb/checklists/WestHemiCerambycidae2013.pdf>; última consulta: 23.IX.2017
- Bouchard, P., Bousquet, Y., Davies, A.E., Alonso-Zarazaga, M.A., Lawrence, J.F., Lyal, C.H., Newton, A.F., Reid, C.A., Schmitt, M., Słipiński, S.A. y Smith, A.B. (2011) Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys*, 88, 1-972.
- Chapuis, F. (1874). Famille des Phytophages. En: Lacordaire T. y Chapuis F. '(Eds), *Histoire nature lie des Insectes. Genera des Coleopteres.*' Vol. II. Libraire Encyclopedique de Roret: Paris, pp. 1-476.
- Clark, S.M. y Riley, E.G. (2002) Megalopodidae Latreille 1802. En: R.H. Arnett Jr. y M.C. Thomas (Eds.), *American Beetles: Polyphaga: Scarabeoidea through Curculionoidea. Vol. 2.* CRC Press. Boca Raton. pp. 609–612.
- Crowson, R. A. (1955) *The Natural Classification of the Families of Coleoptera*. Nathaniel Lloyd, London, 187 pp.
- Crowson, R.A. (1981) *The biology of the Coleoptera*. Academic Press, 802 pp.
- Eberhard, W.G. y Marin, M.C. (1996) Sexual behavior and the enlarged hind legs of male *Megalopus armatus* (Coleoptera, Chrysomelidae, Megalopodinae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 69, 1-8.
- Farrell, B.D. (1998) “Inordinate fondness” explained: why are there so many beetles? *Science*, 281, 555–559.
- Farrell, B.D. y Sequeira, A.S. (2004) Evolutionary rates in the adaptive radiation of beetles on plants. *Evolution*, 58, 1984-2001.
- Gómez-Zurita, J., Hunt, T., Koplíku, F. y Vogler, A.P. (2007) Recalibrated tree of leaf beetles (Chrysomelidae) indicates independent diversification of angiosperms and their insect herbivores. *PLOS ONE*, 2(4), 1–8.
- Grave, B.H. (1917) *Zeugophora scutellaris* (Suffr.). *Journal of Morphology*, 30, 245-259.
- Grimaldi, D. y Engel, M.S. (2005) *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, 733 pp.
- Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., John, O. S., Wild, R., Hammond, P., Ahrens D., Balke, M., Caterino, M., Gómez-Zurita, J., Ribera, I., Barraclough, T., Bocakova, M., Bocak, L., Alfried, P. y Vogler L.P. (2007) A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science*, 318, 1913-1916.
- Jacoby, M. (1908) Coleoptera, Chrysomelidae. Vol. I. En: Bingham C.T., Ed. *The fauna of British India, including Ceylon and Burma*. Taylor and Francis, London, xx + 534 pp.

- Jacoby, M., & Clavareau, H. (1905) Fascicules 33: Coleoptera Phytophaga, Fam. Megalopodidae, *In*: Wytsman, P.A. (Ed.), *Genera Insectorum*. V. Verteneuil & L. Desmet, Bruxelles, pp. 1-20.
- Jolivet, P. (1988) Food habits and food selection of Chrysomelidae. Bionomic and evolutionary perspectives. *En*: Jolivet, P.H.A., Petitpierre, E. y Hsiao, T.H. (Eds.), *Biology of Chrysomelidae*. Springer Netherlands. pp. 1-24.
- Jolivet, P. y Verma, K.K. (2002) *Biology of leaf beetles*. Intercept limited, Andover, Hampshire, 332 pp.
- Kuschel, G. y May, B.M. (1990) Palophaginae, a new subfamily for leaf-beetles, feeding as adult and larva on araucarian pollen in Australia (Coleoptera: Megalopodidae). *Invertebrate Taxonomy* 3, 697–719.
- Kuschel, G. y May, B.M. (1996a) Discovery of Palophaginae (Coleoptera: Megalopodidae) on *Araucaria araucana* in Chile and Argentina. *New Zealand Entomologist*, 19, 1-13.
- Kuschel, G. y May, B.M. (1996b) Palophaginae, their systematic position and biology. Chrysomelidae. *Biology*, 3, 173-185.
- Lacordaire, T. (1845) *Monographie des Coleopteres Subpentameres de la famille des Phytophages Tome I*. Muquardt, Bruxelles, 808 pp.
- Latreille, P.A. (1802) *Histoire naturelle, générale et particulie redes crustacés et des insectes. Ouvrage faisant suiteal Histoire Naturelle générale et particulière, composée par Leclerc de Buffon*. C. S.Sonnini, membre de plusieurs Sociétés savantes, Dufart, Paris, 227 pp.
- Lawrence J.F. y Newton, A.F. (1995) Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family group names). *En*: Pakaluk J. y Slipinski A. (Eds), *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 779-1006.
- Lawrence, J.F. y Ślipiński, A. (2014) Megalopodidae Latreille 1802. *En*: *Handbook of Zoology*. R.A.B. Leschen, y R. Beutel (Eds.). Vol. 3. Berlin/Boston, De Gruyter GmbH. pp. 178–183.
- Lee, J.E. (1990) Larva of *Zeugophora annulata* (Baly) from Japan, with notes on the systematic position of Zeugophorinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Esakia*, 29, 73-76.
- Li, K., Liang, Z. y Liang, H. (2013) Two new species of the genus *Temnaspis* Lacordaire, 1845, (Coleoptera: Chrysomeloidea: Megalopodidae) from China and Myanmar, with notes on the biology of the genus. *Zootaxa*, 3737(4), 379-398.
- Linsley, E. G. (1961) *The Cerambycidae of North America. Part I. Introduction*. University of California Press, 135 pp.

- Marvaldi, A.E., Duckett, C.N., Kjer, K.M., y Gillespie, J.J. (2009) Structural alignment of 18S and 28S rDNA sequences provides insights into phylogeny of Phytophaga (Coleoptera: Curculionoidea and Chrysomeloidea). *Zoologica Scripta*, 38, 63-77.
- Monrós, F. (1947) Revisión de los Megalopidae Argentinos (Col., Chrysomeloidea). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina*, 13, 150-217.
- Monrós, F. (1954) *Megalopus jacobyi*, nueva plaga de Solanaceas en el noroeste Argentino, con notas sobre biología y taxonomía de Megalopinae (Col., Chrysomelidae). *Revista Agronómica Noroeste Argentino*, 1, 167-179.
- Monrós, F. (1959) Notas sobre Chrysomelidae (Coleoptera). *Acta Zoologica Lilloana*, 17, 16-24.
- Reid, C.A.M. (1995) A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae *sensu lato* (Chrysomeloidea). En: Pakaluk J. y Slipinski A. (Eds), *Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. Muzeum I Instytut Zoologii PAN, Warszawa, pp. 559-631.
- Rodríguez-Mirón, G.M. (2016) Diversity and distribution in the world of Mega-lopodidae Latreille (Coleoptera: Chrysomeloidea). En: *Memoirs of the XXV International Congress of Entomology (ICE 2016)*. Orlando: The Entomological Society of America, pp. D3161
- Santiago-Blay, J.A. (2004) Leaf-mining chrysomelids. En: Jolivet, P., Santiago-Blay J.A. y Schmitt, M. (Eds.), *New developments in the biology of Chrysomelidae*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, pp.1-83.
- Schulze, L. (1996) Life-history and descriptions of early stages of *Sphondylia tomentosa* (Lacordaire). (Coleoptera: Chrysomelidae: Megalopodinae). En: Jolivet, H.A. y Cox, M.L. (Eds.). *Chrysomelidae Biology. Vol. 3. General Studies*. SPB Academic. Amsterdam, pp. 187-199.
- Seeno, T. y Wilcox, J.A. (1982) Leaf beetle genera (Coleoptera: Chrysomelidae). *Entomography*, 1, 1-221.
- Ślipiński, S.A., Leschen, R.A.B. y Lawrence, J.F. (2011) Orden Coleoptera Linnaeus, 1758. En: Zhang, Z.Q. (Ed.). *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*, 3148, 203-208.
- Vives, E. (2000) Coleoptera, Cerambycidae. En: Ramos-Sánchez, A. (Ed), *Fauna Ibérica. Vol. 12*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid, 715 pp.
- Weiss, H.B. y Nicolay, A.S. (1919) Notes on *Zeugophora scutellaris* Suffr., European poplar leaf-miner, in New Jersey (Col.). *Entomological News*, 30, 124-127.
- Yu, P. y Xingke, Y. (1994) Biological studies on *Temnaspis nankinea* (Pic) (Chrysomelidae: Megalopodidae). En: *Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae*. P.H.A. Jolivet y M.L. Cox (Eds.). Kluwer Academic. The Netherlands, pp. 527-531.

Yu, P.Y. y Liang, H.B. (2002) A check-list of the Chinese Megalopodinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oriental Insects*, 36, 117–128.

Yus-Ramos, R., Kingsolver, J.M. y Romero-Nápoles, J (2007) Sobre el estatus taxonómico actual de los brúquidos (Coleoptera: Bruchidae) en los Chrysomeloidea. *Dugesiana* 14, 1-21.