



**ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y REVISIÓN SISTEMÁTICA DE LA
SUBFAMILIA ALLIDIOSTOMATINAE
(COLEOPTERA: SCARABAEIDAE)**

JHON CÉSAR NEITA MORENO

**DIRECTORES: Dr. FEDERICO C. OCAMPO
Y
Dra. PAULA E. POSADAS**



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
DOCTORADO EN CIENCIAS NATURALES**

Índice

	Pág.
Dedicatoria	4
Agradecimientos.	5
Resumen.	7
Abstract.	10
Introducción.	13
Objetivos.	17
Materiales y métodos.	18
Capítulo I. Características generales de la subfamilia Allidiostomatinae.	27
Morfología y características de los adultos.	27
Capítulo II. Revisión sistemática de la subfamilia Allidiostomatinae.	68
Subfamilia Allidiostomatinae Arrow, 1940.	68
Historia nomenclatural.	68
Género <i>Parallidiostoma</i> Ocampo y Colby, 2009.	70
<i>Parallidiostoma tricornis</i> Ocampo y Colby, 2009.	71
Género <i>Allidiostoma</i> Arrow, 1940.	76
<i>Allidiostoma strobili</i> (Steinheil, 1872).	78
<i>Allidiostoma hirtum</i> (Ohaus, 1910).	87
<i>Allidiostoma</i> n. sp1.	93
<i>Allidiostoma ramosae</i> Martínez, 1947.	98
<i>Allidiostoma simplicifrons</i> (Fairmaire, 1885).	104
<i>Allidiostoma</i> n. sp2.	111
<i>Allidiostoma halffteri</i> Martínez, 1956.	117
<i>Allidiostoma monrosmuntanolae</i> Martínez, 1947.	123
<i>Allidiostoma bosqui</i> Gutiérrez, 1946.	130

<i>Allidiostoma landbecki</i> (Philippi, 1873).	135
<i>Allidiostoma</i> n. sp3.	143
<i>Allidiostoma rufum</i> (Arrow, 1904).	151
Clave para la identificación de las especies de la subfamilia <i>Allidiostomatinae</i>	159
Capítulo III. Análisis cladístico y posición sistemática de la subfamilia Allidiostomatinae Arrow.	163
Capítulo IV. Distribución potencial de la subfamilia Allidiostomatinae.	198
Capítulo V. Análisis biogeográfico de la subfamilia Allidiostomatinae Arrow.	207
Bibliografía citada.	222
Apéndices.	242
Apéndice 1. Taxones usados en el análisis de Caracteres.	243
Apéndice 2. Relación de caracteres y estados usados en el análisis cladístico y figuras.	246
Apéndice 3. Matris de datos para el análisis cladístico (Caracteres 101-199).	296
Apéndice 4. Abreviatura de nombres de las estructuras.	300
Apéndice 5. Cladograma en notación parentética.	303
Apéndice 6. Distribución de las especies formato CSV.	303

Dedicatoria

En memoria de las dos personas que me inspiraron siempre a ser lo que soy, sólo me queda decirles, gracias totales padres, Pedro Antonio Neita Rodriguez & Elba Moreno de Neita (QEPD's).

Agradecimientos

Deseo expresar mi gratitud a mis hermanos Yency Cruz y Darzón Emilio Neita Moreno, mis sobrinos Andrés Felipe, Carlos David, Juan Diego, Jean Carlos, Laura Emili y Lukas Eduardo por su apoyo incondicional en todos y cada uno de los momentos durante este proceso.

A mis tía Aura Celina Moreno de Mena, a mi casi hermana Enalba Raquel, a Rudecindo Chaverra.

A mi directora Paula Elena Posadas por su valioso apoyo y ayuda a lo largo de este proceso de formación doctoral, por su paciencia, ayuda y comprensión como persona y profesionalmente hablando....Mil gracias Paula!

Al grupo más grande de Entomología del mundo Laboratorio de Entomología, Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, CCT-CONICET, Mendoza, sin ellos no hubiese sido posible todo esto, no sólo por su apoyo a nivel profesional, si no como persona y su apoyo incondicional y soporte en este proceso a Adriana Marvaldi, Ana María Scollo, Belén Maldonado, Cecilia Dominguez, Erika Schleiber, Fernando Aballay, Florencia Campón, Gustavo Flores, Mariana Chani, Silvia Claver, Susana Lagos y Vanina Pereyra.

Sergio Alberto Roig por su gran asesoría y predisposición en la solución de la dudas en los diversos temas que fundamentan la tesis.

Federico Agraín y Germán San Blas por su apoyo en el manejo del TNT y los fundamentos teóricos de la cladística.

Rodolfo Carrara por su valiosa colaboración en lo relativo a la distribución potencial de la subfamilia Allidiostomatinae.

A Federico Ocampo, por su apoyo en los inicios de este proceso.

A las familias San Blas y Micheluz por su apoyo incondicional y acogimiento como parte de un miembro más de la familia, gracias totales.

Mis más sinceros agradecimientos a José Gerardo Mondaca, por su apoyo en las salidas a campo, por sus debates, datos y prestamos de especímenes, por sus comentarios críticos al trabajo final. A la señora Margarita Escudero por su valiosa colaboración, una madre más en un país diferente.

A mi amigo Alex Mauricio Jiménez un gran amigo y compañero en la lucha por el conocimiento de la biodiversidad del Chocó, gracias por su apoyo incondicional como siempre.

A Miguel Ángel Morón Ríos, Mary Liz Jameson, Brett C. Ratcliffe y Andrew Smith por sus apoyo incondicional siempre.

Agradecer a las instituciones y curadores que gentilmente me colaboraron con préstamo de material para el presente estudio.

A la Organización de Estados Americanos OEA por la beca inicial otorgada en el proceso de formación Doctoral.

Por último a todas las personas que en algún momento de este proceso dedicaron parte de su tiempo a darme consejos, levantar el ánimo frente a momentos difíciles, a mis amigos Argentinos especialmente a todos los llevo en mi corazón, porque como dicen el lema, Argentina un país con buena gente.

Resumen.

La subfamilia Allidiostomatinae Arrow (Coleoptera: Scarabaeidae) comprende dos géneros y 11 especies, distribuidos en las zonas áridas de América del Sur Austral. Hasta el momento, se desconocen las relaciones filogenéticas dentro de la subfamilia Allidiostomatinae y su posición sistemática dentro de Scarabaeidae. En la presente tesis se realizó la revisión sistemática de los géneros y especies de la subfamilia Allidiostomatinae. Además, se realizó un análisis filogenético con el fin de poner a prueba la monofilia de dicha subfamilia y sus géneros; así como la posición sistemática dentro de la familia Scarabaeidae. Por último, la historia biogeográfica es discutida utilizando el análisis de dispersión y vicarianza, como también los aspectos ecológicos que contribuyen a entender la distribución actual de la subfamilia.

La revisión sistemática de la subfamilia Allidiostomatinae se basó sobre caracteres de la morfología externa e interna de las especies y géneros que constituían el grupo. Se proponen algunos cambios nomenclaturales basado en los resultados del análisis filogenético. Tres especies son descritas como nuevas *Allidiostoma* n. sp1, *Allidiostoma* n. sp3 y *Allidiostoma* n. sp2. Nuevas sinonimias son propuestas: *Allidiostoma porteri* (Ruiz) = *A. landbecki* (Philippi); se identificaron las siguientes *Nomina dubia* en las especies *Orphnus fuegiensis* Fry (= *A. rufum* (Arrow)), *Idiostoma* sp. aver. *strobeli* Steinheil (= *A. simplicifrons* (Fairmaire, 1885)) y *Scaraxanthus patagonicus* Fairmaire (= *A. strobeli* (Steinheil)) y *nomen nudum* en la especie *Orphnus paulseni* Fairmaire (= *A. landbecki* (Philippi)). La siguientes enmiendas fueron hechas para *A. hirta* (= *A. hirtum* (Ohaus)), *A. monrosmuntañolae* (*A. monrosmuntanolae* Martínez) y *A. rufa* (= *A. rufum* Arrow). Por último, se designaron lectotipos para las especies: *A. rufum* Arrow, *A. simplicifrons* (Fairmaire) y *A. strobeli* (Steinheil). Se describe por primera vez la hembra de *A. monrosmuntanolae* Martínez. Las hembras de *A. n. sp1* y *P. tricornis* son desconocidas.

El análisis filogenético realizado se basó sobre 59 especies que representan a 13 subfamilias, 30 tribus y 44 géneros de la familia Scarabaeidae, utilizando a *Polinoncus gemmifer* (Blanchard, 1846) (Trogidae) para enraizar el árbol. De los taxones estudiados, 46 correspondían al grupo externo y 13 del grupo interno. Se analizaron 185 caracteres morfológicos del adulto, tanto externos como internos de los machos y hembras, y 14 caracteres del estado larval. La matriz se analizó con el programa TNT, utilizando pesos iguales para todos los caracteres, para ello se realizó un análisis con todos los caracteres y otro sin los caracteres de larvas. El resultado con todos los estados de caracteres fue la obtención de dos árboles igualmente parsimoniosos, por su parte cuando se excluyen los caracteres de larvas se obtienen seis árboles; no obstante, en ambos los análisis, la

subfamilia Allidiostomatinae se recupera como un grupo monofilético, con tres clados internos claramente definidos. En todos los árboles obtenidos se identifican 14 clados principales dentro de la familia Scarabaeidae; no obstante, en los diferentes análisis realizados en el presente trabajo, Allidiostomatinae es el grupo hermano de la subfamilia Orphninae, fuertemente soportado dentro de un gran clado formado por (Allidiostomatinae + Orphninae) + (Aclopiniae + Scarabaeidae “Pleurosticti *sensu stricto*”). De igual manera, se evidencia la monofilía fuertemente soportada de las subfamilias Dynamopodinae, Scarabaeinae + Aphodiinae, Lichninae, Cetoniinae, Rutelinae y Dynastinae, reconociendo a Melolonthinae como un grupo parafilético dentro del gran clado Scarabaeidae “Pleurosticti”. Dentro del gran clado Scarabaeidae “Pleurosticti *sensu lato*” encontramos diferentes clados que tradicionalmente han sido incluidos en este grupo tales como Cetoniinae, (Rutelinae + Dynastinae); sin embargo, dentro de este grupo se anida la subfamilia Aclopiniae, tradicionalmente ubicada dentro del grupo Scarabaeidae “Laparosticti” con un soporte moderado a nivel de subfamilia. Por último, los resultados soportaron la evidencia de que la familia Scarabaeidae, tal como está considerada hoy por la mayoría de los autores, es parafilética, y que el grupo Scarabaeinae + Aphodiinae no corresponden al grupo Scarabaeidae “Pleurosticti”, considerado como un grupo que divergió muy temprano dentro del gran linaje Scarabaeidae.

Se realizó un análisis biogeográfico histórico de la subfamilia Allidiostomatinae basado en las regiones en que actualmente se distribuyen, siete en total. Utilizando la filogenia obtenida y las distribuciones en las diferentes áreas de endemismo, se aplicó el método análisis de Dispersión-Vicarianza con el programa (S-DIVA) y el bayesiano cadena de Markov Monte Carlo análisis binario (MCMC) implementado en Reconstruct Ancestral State in Phylogenies “Reconstrucción del Estado Ancestral en Filogenias” (RASP). Se reconoce como posibles áreas ancestrales la Puna Boliviana (A) y Monte (F) ambos con la misma probabilidad; sin embargo, para el género *Allidiostoma* se reconocen como posible áreas ancestral al Monte. La subfamilia Allidiostomatinae es un elemento autóctono de América del Sur. La edad del ancestro común de los Allidiostomatinae podría ser a principios del Paleógeno (~70-65 Ma). Posteriormente, el surgimiento de los Andes habría permitido la ampliación de la distribución de los Allidiostomatinae a nuevos ambientes. Por lo tanto, la orogénesis andina podría haber funcionado como una barrera que afectó a este grupo, al igual que a otros grupos de organismos distribuidos en ambas vertientes de los Andes.

Por último, se estimó la distribución de la subfamilia Allidiostomatinae en base en los datos de distribución, para ello, se ajustó un modelo de nicho (Ecological Niche Model) aplicando un algoritmo de máxima entropía utilizando el programa MaxEnt. Como resultado del análisis, se obtuvo un área aproximada de 225.022 km² que presenta condiciones de alta idoneidad de hábitat,

distribuidos principalmente en las estribaciones de la cordillera de los Andes desde $-25^{\circ}15'38''S$ a los $-40^{\circ}11'10S''$. En Chile tenemos varias regiones, una muy amplia que va desde de Coquimbo hasta Temuco, y el lado occidental de la región de Atacama en el límite con Argentina; de igual manera, una pequeña franja longitudinal que se extiende desde centro de Tarapacá en Chile hasta Arequipa en el Perú. En Argentina, las áreas de distribución potencial se extienden desde el norte en Jujuy hasta el sur en Santa Cruz, con una discontinuidad en el centro-occidente de Chubut.

Abstract.

The Subfamily Allidiostomatinae Arrow (Coleoptera: Scarabaeidae) comprises two genera and 11 species, distributed in the arid areas from southern of South America. At present, the phylogenetic relationships within the subfamily Allidiostomatinae and its systematic position within Scarabaeidae are not known. In this thesis I present a systematic revision of the genera and species of the subfamily Allidiostomatinae. In addition, I conduct a phylogenetic analysis to test the monophyly of this subfamily and genera and the systematic position among the family Scarabaeidae. Finally, I discuss the biogeographic history of the subfamily using the analysis Dispersion-Vicariance as well as ecological aspects contributing to understand the its current distribution.

The systematic revision of the subfamily Allidiostomatinae was based on characters of external and internal morphology of species and genera comprising the group. Some nomenclatural changes based on the results of the phylogenetic analysis are proposed. Three new species are described: *Allidiostoma* n. sp1, *Allidiostoma* n. sp3 and *Allidiostoma* n. sp2. A new synonym is proposed for *Allidiostoma porteri* (Ruiz) = *A. landbecki* (Philippi); and the following *Nomina dubia* were identified: *Orphnus fueguiensis* Fry (= *A. rufum* (Arrow)), *Idiostoma* sp. av. *strobeli* Steinheil (= *A. simplicifrons* (Fairmaire, 1885)) and *Scaraxanthus patagonicus* Fairmaire (= *A. strobeli* (Steinheil)) and *Nomen nudum* in the species *Orphnus paulseni* Fairmaire (= *A. landbecki* (Philippi)). The following amendments were made to *A. hirta* (= *A. hirtum* Ohaus), *A. monrosmuntañolae* (*A. monrosmuntanolae* Martinez) and *A. rufa* (= *A. rufum* Arrow). Finally, lectotypes were designated for the following species *A. rufum* Arrow, *A. simplicifrons* (Fairmaire) and *A. strobeli* (Steinheil). The female of *A. monrosmuntanolae* is described for the first time. The females of *Allidiostoma* n. sp1 and *P. tricornis* are unknown.

The phylogenetic analysis was based on 59 species representing 13 subfamilies, 30 tribes and 44 genera of the family Scarabaeidae, using *Polinoncus gemmifer* (Trogidae) to root the tree. Among the taxa studied, 46 corresponded to the outgroup and 13 to the inner group. The analysis included 185 adult characters from external and internal morphological of male and female, and 14 larval characters. The matrix was analyzed with the TNT software, under equal weights for all characters. I ran two analyses, one including both larval and adult characters and a second one excluding larval characters. As a result of the first analysis (adult + larval characters) two equally parsimonious trees were obtained. When larval characters were excluded six trees were obtained. In both analyses, the subfamily Allidiostomatinae was recovered as a monophyletic group with three internal clades clearly defined. In all trees, 14 major clades within the family Scarabaeidae were obtained. In the

different analyses performed in this study, Allidiostomatinae is the sister group of the Orphninae subfamily, strongly supported within a large clade consisting of (Allidiostomatinae + Orphninae) + (+ Scarabaeidae Aclopinae "Pleurosticti strict sense"). Similarly, the monophyly of the subfamilies Dynamopodinae, Scarabaeinae + Aphodiinae, Lichninae, Cetoniinae, Rutelinae and Dynastinae is strongly supported, recognizing Melolonthinae as a paraphyletic clade within the large Scarabaeidae "Pleurosticti". Within the large clade Scarabaeidae "*Pleurosticti lato sense*" there are different clades that have traditionally been included in this group such as Cetoniinae (Rutelinae + Dynastinae); nevertheless, within this group the subfamily Aclopinae, traditionally located within the Scarabaeidae group "*Laparosticti*", is nested with a moderate level of support. Finally, the results showed that the family Scarabaeidae, as it is presently considered by most authors, is a paraphyletic group, it's now considered by most authors is a paraphyletic group, and the group Scarabaeinae + Aphodiinae does not correspond to the Scarabaeidae group "*Pleurosticti*", considered as a group that diverged very Early in the great lineage Scarabaeidae.

A biogeography analysis of the subfamily Allidiostomatinae was yielded based on the seven ecoregions in which it is currently distributed. Using the phylogeny obtained and distributions in different areas of endemism, biogeographical inferences were obtained by applying statistical dispersal-vicariance analysis (S-DIVA) and Bayesian binary Markov chain Monte Carlo analysis implemented in RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies). Possible ancestral areas recognized in the analysis are Bolivian Puna (A) and Monte (F), both with similar probabilities. however, for the genus *Allidiostoma* Monte (F) is recognized as possible ancestral area. The subfamily Allidiostomatinae is an element of South America. The age of the common ancestor of Allidiostomatinae could be the early Paleogene (~ 70-65 Ma). Later on, the rise of the Andes would have allowed the extension of the distribution of Allidiostomatinae to new environments. Therefore, the Andean orogeny could have acted as a barrier that affected this group, similar to other groups distributed on both slope of the Andes.

Finally, the distribution of subfamily Allidiostomatinae based on the distribution data was estimated. An Ecological Niche Model applying a maximum entropy algorithm using the MaxEnt program was adjusted. As a result of the analysis, an area of 225 022 km² with conditions presenting high habitat suitability was obtained, distributed mainly along the foothills of the Andes from -25°15'38"S to -40°11'10S". There were several regions located in Chile, one very broad area ranging from Coquimbo to Temuco and the western side of the Atacama region on the border with Argentina; there was also a small longitudinal strip extending from the center of Tarapacá in Chile

to Arequipa in Peru. In Argentina, the potential distribution areas extend from Jujuy to Santa Cruz, with a discontinuity in the west-center of Chubut.

INTRODUCCIÓN

Scarabaeoidea Latreille, 1802 es una de las superfamilias mejor estudiadas dentro del orden Coleoptera en lo relativo a su biología, morfología de adultos y sus formas inmaduras, taxonomía y filogenia (Scholtz *et al.* 1987, 1994; Browne y Scholtz, 1999; Philips *et al.* 2004; Scholtz y Grevennikov, 2005; Ocampo y Hawks, 2006; Smith, 2006; Nikolajev, 2007; Cunha *et al.* 2011; Lawrence *et al.* 2011; Sole *et al.* 2011). Esta superfamilia comprende 12 familias actuales y tres fósiles, 2500 géneros y más de 35000 especies de amplia distribución a nivel mundial (Scholtz y Grevennikov, 2005, Bouchard *et al.* 2011; Ming *et al.* 2012).

Dentro de la superfamilia Scarabaeoidea encontramos la familia Scarabaeidae Latreille, 1802 considerada como una de las ocho familias más diversas dentro del orden Coleoptera, con aproximadamente 1.600 géneros y 27.000 especies formalmente descritas, aunque el número de ellas puede aumentar ya que algunos grupos son poco conocidos, entre ellos la subfamilia Melolonthinae considerada la más diversa dentro del grupo. En Scarabaeidae aproximadamente 76% de las especies son edafícolas, otras se encuentran en troncos descompuestos o asociadas a insectos sociales. De igual manera, presentan un amplio rango de alimentación, los cuales incluyendo estiércol, carroña, materia en descomposición, tejido vegetal vivo, hongos e incluso algunas especies son depredadoras de estados inmaduros y adultos de otros escarabaeoideos.

A pesar del amplio conocimiento que se tiene de la superfamilia, diversas propuestas han surgido para la organización del grupo desde mediados del siglo XVIII, así Erichson (1848) propone uno de los cambios más trascendentales en el grupo, él propone el uso de aspectos de la biología, caracteres de adultos, como también larvarios y pupales para la clasificación dentro de la superfamilia. Erichson al combinar estos caracteres, propone dividir el grupo en Scarabaeoideos “Pleurosticti” y “Laparosticti”, en base a la posición de los estigmas respiratorios abdominales, separando así las diferentes familias, subfamilias y tribus en general dentro de Scarabaeoidea. De esta manera, Erichson incluye en Scarabaeoideos con la condición *Pleurosticti* a “Dynastidae, Cetoniidae, Rutelidae, Melolonthidae y condición *Laparosticti* a Glaphyridae, Hybosoridae, Getrupini, “Coprídes”, Aphodiidae, Orphnidae, Trogidae, Passalidae y Lucanini”. Actualmente dichas propuesta es considerada adecuada para la organización de la subfamilia, con cambios interesantes en el estatus de muchos grupos, lo cuales han sido tratado como subfamilias y hoy en día son considerados familia, mientras otros que eran son considerados tribus hoy subfamilias.

Posteriormente, Lacordaire (1856) adopta la propuesta de Erichson con la inclusión de Pectinicornes (“Lucanides y Passalides”) y “Lamellicornes” que a su vez la dividió en Pleurostictiques y Laparostictis. Bates (1887-1889) no emplea los términos Laparosticti y Pleurosticti para referirse a los dos grandes subconjuntos de Lamellicornia, ya que objeta la validez de la posición de los estigmas respiratorios abdominales, como un buen carácter para separar los subconjuntos; de esta manera, propone utilizar el estado de fusión entre la lígula y el mentón como el carácter principal para separar los dos grandes grupos simplemente como “subtribus I y II”. Bates obtiene de este análisis que, aquellas especies con la lígula no consolidada al mentón (“subtribu I”) corresponden con Laparosticti y aquellas con la lígula consolidada al mentón (“subtribu II”) son equivalentes a los Pleurosticti de Lacordaire.

Arrow (1925) reconoce tres familias de Lamellicornia, que se distinguen por la estructura antenal: Passalidae, Lucanidae y Scarabaeidae. A Scarabaeidae, Arrow la subdivide sobre la base de la posición de los estigmas respiratorios abdominales en Pleurosticti y Laparosticti, retomando así la propuesta de Erichson (1848), y para realizar a esta división incluye otros caracteres. De esta manera, en Pleurosticti incluye a las subfamilias Cetoniinae, Dynastinae, Melolonthinae, Rutelinae y en Laparosticti incluyen a Aphodiinae, Coprinae, Chironinae, Geotrupinae, Hybosorinae, Ochodaeinae, Orphninae y Troginae.

Posteriormente, Jansses (1949) y Crowson (1955) mantienen la propuesta de Erichson (1848) dentro de la familia Scarabaeidae, en la cual incluyen más subfamilias que anteriormente no habían sido incluidas, así estos autores proponen que, Scarabaeidae se divida en Scarabaeidae “Pleurosticti” incluyendo aquí a las subfamilias Glaphyrinae, Systellopodinae, Sericinae, Melolonthinae, Phenomerinae, Eucherinae, Rutelinae, Hoplinae, Dynastinae, Trichiinae, Valginae, Cetoniinae, Pachypodinae (incluida por Crowson, 1955) y Scarabaeidae “Laparosticti” incluyendo aquí a las subfamilias Allidiostominae, Aclopiniae, Orphninae, Dynamoponinae, Chironinae, Aegialinae, Aulonocneminae, Aphodiinae y Scarabaeinae. No obstante, Crowson propone como grupo intermedio a Glaphyrinae entre ambas condiciones. Basado en esto y un nuevo estudio detallado de los estigmas respiratorios abdominales, Ritcher (1969b, c) considera que las condiciones “Pleurosticti” y “Laparosticti” propuestas por Erichson en 1848 carecen de validez para la clasificación de la familia Scarabaeidae.

La propuesta de Erichson ha sido considerada por muchos investigadores, los cuales la han asumido de varias formas, pero todas basadas sobre el mismo fundamento original de la condición de

“*Laparosticti*” y “*Pleurosticti*”, entre ellos Lacordaire (1856), Paulian (1945), Janssens (1949), Crowson (1955), Britton (1957), Balthasar (1963), Medvedev (1976), Iablokoff-Khnzorian (1977), Howden (1982) y Morón (2004) .

No obstante, pese al buen conocimiento que existe de la familia Scarabaeidae (sensu Lawrence y Newton, 1995; Ratcliffe *et al.* 2002; Bouchard *et al.* 2011) su monofilia aún es controversial, ya que la familia tal como es reconocida hoy en día constituye un grupo parafilético (Grebennikov y Scholtz, 2004; Smith *et al.* 2006; Hunt *et al.* 2007; Arhens *et al.* 2011, 2014; Duane *et al.* 2014). Hay que hacer notar que muchas de las subfamilias que poseen pocas especies, con distribuciones restringidas y cuyas relaciones filogenéticas no han sido claramente establecidas han sido un faltante en las propuestas filogenéticas, y que su inclusión de las mismas permitirán ayudar a resolver las relaciones dentro de Scarabaeidae. Una de estas subfamilias es Allidiostomatinae Arrow, su ubicación sistemática hoy en día está basada en las relaciones establecidas por Arrow (1904), quien la consideró un grupo cercano a Orphninae (Ocampo y Hawks, 2006). Recientemente se ha propuesto que las Allidiostomatinae podrían estar relacionadas con Orphninae, Melolonthinae, Dynastinae e Hybosoridae (Ocampo y Hawks, 2006; Duane *et al.* 2014). Sin embargo, las relaciones filogenéticas de Allidiostomatinae con el resto de la Scarabaeidae nunca han sido puestas a prueba utilizando modernos análisis filogenéticos. Datos moleculares preliminares indican que Allidiostomatinae constituiría el grupo hermano de Orphninae (Ocampo y Hawks 2006) y estas dos estarían incluidas en un clado mayor de los Melolonthinae. Sobre la base de esta última hipótesis sería necesario redefinir Allidiostomatinae y establecer su relación con las otras subfamilias dentro de Scarabaeidae. Para ello es necesario en primera medida realizar la revisión sistemática de los géneros que constituyen la subfamilia Allidiostomatinae: *Allidiostoma* y *Parallidiostoma*, y poner prueba la monofilia de ambos géneros. El género *Allidiostoma* es Neotropical y su distribución se extiende en forma continua desde Perú hasta el extremo sur del continente, ocupando en este último las provincias biogeográficas del Monte, Patagonia, Chile Central y Bosque Subantártico, estando su mayor diversidad en Argentina, en donde se registran ocho de las 10 especies conocidas (Fig. 42). Recientemente (Ocampo y Colby 2009) describen un nuevo género monotípico *Parallidiostoma* para la especie *P. tricornum* Ocampo & Colby, 2009 y cuya distribución se conoce para las zonas semiáridas del sur del Perú.

Nada se sabe sobre la biología o la ecología de Allidiostomatinae con excepción de que una especie, *A. hirta*, que es considerada plaga de algunos cultivos en Argentina y de que algunas especies son

atraídas a la luz. No se conocen las larvas de ninguna especie de Allidiostomatinae, aún la de *A. hirta* a pesar de ser considerada plaga.

OBJETIVOS

- ❖ Realizar una revisión sistemática y monográfica de la subfamilia Allidiostomatinae Arrow incluyendo la descripción de todas las especies, tanto las ya descritas como las nuevas, proveer una clave ilustrada para la identificación de los géneros y especies, mapas de distribución e ilustraciones de caracteres.
- ❖ Realizar un análisis filogenético de las Allidiostomatinae mediante el uso de caracteres morfológicos de larvas y adultos.
- ❖ Establecer la posición sistemática del grupo dentro de la familia Scarabaeidae.
- ❖ Realizar un análisis biogeográfico histórico y establecer la posible área de distribución de la subfamilia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material examinado de colecciones:

Los especímenes estudiados fueron tanto solicitados en préstamo y devueltos o colectados posteriormente depositados en alguna de 21 colecciones institucionales y privadas. Un total de 792 especímenes fueron revisados y etiquetados con su respectivo nombre científico. Para identificar el material tipo se utilizaron etiquetas de diferentes colores. Las colecciones revisadas son listadas, incluyendo sus respectivos acrónimos, ubicaciones y curadores a cargo en caso de colecciones institucionales:

BCRC	Brett C. Ratcliffe Collection, Lincoln, Nebraska, U.S.A.
BMNH	The Natural History Museum, London, England (Malcolm Kerly).
CAS	California Academy of Science, San Francisco, CA, U.S.A. (Norman Penny).
CJD	Colección J. Daguerre, Argentina.
CJEB	Colección J. E. Barriga, Curicó, Chile.
CJME	Colección José Mondaca E., Peñaflor, Chile.
CUNM	Colección de Entomología, Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú (Alfredo Giraldo).
CVMD	Colección V. Manuel Diéguez, Santiago, Chile.
EMEC	Essig Museum of Entomology, University of California, Berkeley, CA, U.S.A. (Cheryl Barr).
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago, IL (Al Newton, Margaret Thayer, Philip Parrillo).
FSCA	Florida State Collections of Arthropods, Gainesville, FL, U.S.A. (Mike Thomas, Brenda Beck).
HAHC	Henry and Anne Howden Collection, Ottawa, ON, Canadá. Donada al CMNC [Canadian Museum of Nature, Ottawa, ON, Canadá (François Génier)]

IADIZA	Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Mendoza, Argentina (Sergio Roig-Juñent).
IMLA	Fundación e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina (Susana Aranda).
LEMQ	Lyman Entomological Museum, McGill University, Ste. Anne de Bellevue, PQ, Canada (Terry Wheeler, Stéphanie Boucher).
MACN	Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina (Arturo Roig-Alsina).
MLPA	Departamento de Entomología, Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina (Analía Lanteri).
MNHN	Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, France (Jean Menier).
MNNC	Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile (Mario Elgueta).
UCCC	Museo de Zoología, Universidad de Concepción, Concepción, Chile (Viviane Jerez).
USNM	University of Nebraska State Museum, Lincoln, Nebraska, U.S.A. (Brett Ratcliffe).

Material tipo

Para la identificación de los especímenes se contó con el material tipo descrito por Steinheil, 1872; Philippi, 1873; Fairmaire, 1885; Arrow, 1904; Ohaus, 1910; Gutiérrez, 1946; Martínez, 1947, 1956; Ocampo y Colby, 2009, el cual se encuentra depositado en las colecciones entomológicas de The Natural History Museum (BMNH), Muséum National d’Histoire Naturelle (MNHN), Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN), Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA), Fundación e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán (IMLA) y Museo de Zoología, Universidad de Concepción (UCCC), University of Nebraska State Museum (UNSM) (Figs.1-4).

Cada uno de los especímenes tipos se revisaron, con el fin de establecer caracteres diagnósticos sobre los cuales posteriormente fueron identificados el resto del material estudiado.



Figura 1a. Etiquetas portada por los materiales tipos de diferentes colecciones.

Especímenes tipo

Los especímenes tipo designados en esta tesis fueron rotulados con etiquetas de dos colores diferentes con el fin de separar el material que conforma toda la serie, así tenemos, que, el Holotipo y Alotipo llevan etiquetas de color rojo; por su parte, los Paratipos llevan etiquetas de color amarillo. Esto último facilitará la ubicación del material en las colecciones en donde han sido depositados, contribuyendo a estabilizar todo lo relativo a la nomenclatura de la especie (Figs. 1a).

Designación de Lectotipos

Basado en el artículo 74.7 “Designaciones de Lectotipos después de 1999”. Se requiere la designación de lectotipo después de 1999 cuando en la descripción original no se asignó un “Holotipo” o “Alotipo” que fuera el portador del nombre de la especie, por ello el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (CINZ) regula la designación del Lectotipo con fin de estabilizar el nombre de la especie. Este material designado como Lectotipo debe presentar algunas características tales como el proporcionar información suficiente para el reconocimiento del ejemplar designado (Art. 74.7.2) y contener una declaración expresa del propósito taxonómico de la

designación (Art. 74.7.3). Basado en estos artículos del CINZ, se designaron Lectotipos para las siguientes especies: *Idiostoma hirtum* Ohaus, *Idiostoma rufum* Arrow, *Phyllognathus simplicifrons* Fairmaire y *Orphnus strobili* Steinheil (Fig. 1b).



Figura 1b. Etiquetas para lectotipos e identificación de las especies de las colecciones.

Concepto de especie

En el marco del análisis filogenético de un grupo de organismos es fundamental la selección de un concepto de especie el cual nos permita la formulación de un mecanismo a utilizar y la eventual delimitación de las especies. El concepto de especie puede ser interpretado de tres diferentes maneras (Lanteri y Cigliano, 2006): *rango de especies*, asignado al nivel básico de la clasificación Linneana; *taxón especies*, organismos agrupados sobre la base de determinados caracteres taxonómicos y *especie biológica*, entes de la naturaleza con capacidad de evolucionar.

Hasta el momento se han definido más de 20 formas distintas el concepto de especie, enfocándose en diferentes aspectos (Lanteri y Cigliano, 2005). El concepto ampliamente aceptado por los sistemáticos es el **Concepto biológico de especie** (Mayr, 1970), este define especie como un grupo de poblaciones naturales, interfértiles y aisladas genéticamente de otros grupos similares. El

problema de este concepto radica en la dificultad para demostrar el aislamiento reproductivo entre diferentes especies; además, es inaplicable para especies agámicas y paleoespecies. También resulta inaplicable para la mayoría de los estudios sistemáticos, ya que muchas especies son conocidas únicamente de colecciones y en el mejor de los casos, son raramente capturadas, por lo que resultaría casi imposible estudiar la interfertilidad entre ellas.

Desde la perspectiva filogenética también se han propuesto diversas definiciones de especies. Las diferencias entre estos conceptos radican en la significancia de las autapomorfías y el uso de agrupamientos cladístico (mono-, para- y polifiléticos).

El concepto de especie aquí utilizado, es el concepto *filogenético de especie* propuesto por Wheeler y Platnick (2000): Las especies son conjuntos de pequeñas agregaciones de poblaciones diagnosticables por una única combinación de estados de caracteres.

El número de especímenes examinados en esta tesis (dado en cada una de las especies descritas) correspondería al número de réplicas estudiadas. Así, los estados de caracteres son usados para soportar la hipótesis de que todos los individuos examinados corresponden a la misma especie. Estos estados únicos de caracteres obedecen principalmente a un aislamiento genético que han tenido las especies, en el caso de aquellos organismos cuya reproducción es sexual como el caso de las especies de *Allidiostoma*.

Estudio morfológico

Para el estudio del material, se utilizó una Lupa Leika MS5 y un microscopio Leika LITZ LABORLUX-S. Los especímenes se disectaron, separando cada uno de los tagmas y en cada uno de ellos sus diferentes apéndices (Fig. 3). Para el estudio de la morfología interna fue necesario aclarar las estructuras en KOH al 10%, pasándolas por diferentes grados de concentraciones de alcohol, previa limpieza con agua destilada, y finalmente guardadas en glicerina. La cabeza y piezas bucales fueron conservadas en glicerina. Por último, para un mejor estudio de las alas membranosas, estas fueron extendidas sobre papel cartulina bristol blanca. El material sobre el cual se realizó el análisis se encuentra depositado en la colección del Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas [IADIZA], CCT-CONICET, Mendoza, Argentina. Las abreviaturas para los nombres de las estructuras morfológicas se encuentran en el apéndice No. 4.

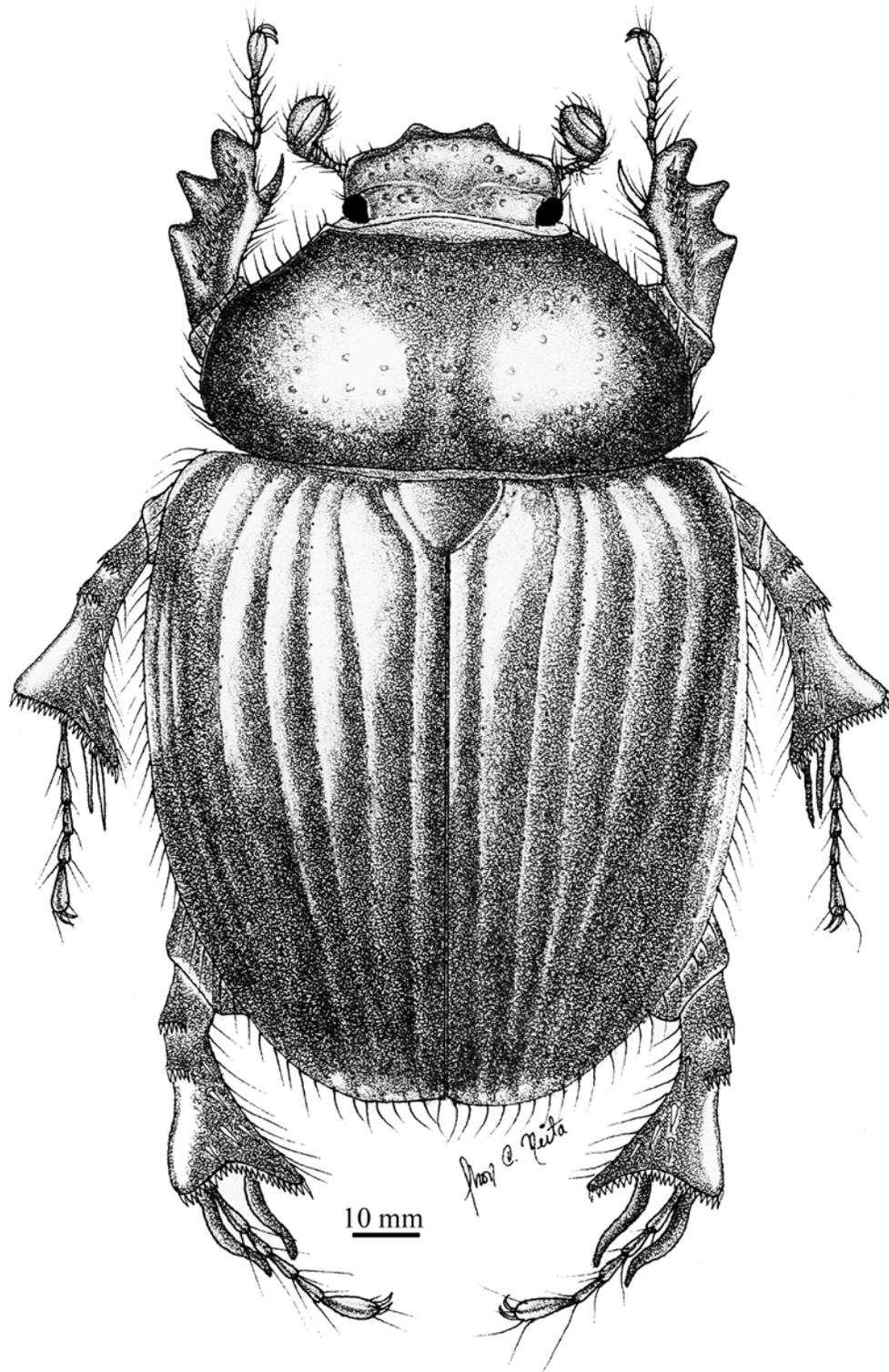


Figura. 2. Adulto hembra de *Allidiostoma landbecki* (Philipi).

En general, la terminología usada para describir la morfología en este trabajo se basó en los trabajos realizados por Edmonds (1972), Morón (1986), Neita y Gailg (2008), lo relativo a la piezas bucales (Nel y Scholtz, 1990), protórax Hlavac (1975); coxas (Ritcher, 1969c); meso y metaendosternito Crowson (1944, 1955 y 1981); Larse'n (1966) y Iablokoff-Khnozorian (1977), la venación alar Kukalova-Peck y Lawrence (2004), espiráculos (Ritcher, 1969a,b), genitalia del macho (d'Hotman y Scholtz, 1990a,b), Sanmartín y Martín-Piera (2003); genitalia de la hembra Tanner (1927), Holoway, (1972), Lawrence y Newton, (1982), Carrillo *et al.* (2008). Los datos sobre la morfología de las larvas se tomaron de Ritcher (1966), Edmonds y Halffter (1978), Paulian y Lumaret (1982), McQuillan (1985), Morón (1991), Lumaret y Tausin (1992), Klausnitzer y Krell (1996), Grebennikov y Scholtz (2004), Orozco y Pardo (2004), Neita y Orozco (2009), Šípek *et al.* (2011) y Neita *et al.* (2012).

Medidas tomadas

Diámetro de los puntos en la cabeza, pronoto y élitros.

Fóvea pronotal, profundidad.

Relación de los proceso pronotales con respecto a la superficie pronotal.

Proporción de la primera vs. segunda estría elitral.

Proporción de la longitud del primer protarsómero con respecto a los demás protarsómeros.

Proporción de la longitud del primer metatarsómero con respecto a los demás metatarsómeros.

Mesoepímero, proporción ancho de la base vs. ancho del ápice.

Metafémur, proporción ancho de la base vs. ancho del ápice.

Genitalia masculina porción esclerosada, relación parámetros vs. falobase.

Espiculum gastrale, proporción ancho de la base vs. ancho del ápice.

Bursa copulatrix, proporción ancho de la base vs. ancho del ápice.

Fotografías

Las imágenes de las estructuras fueron tomadas con una cámara digital Panasonic LZ8. Las imágenes finales se obtuvieron a partir de varias imágenes tomadas a diferentes profundidades, las

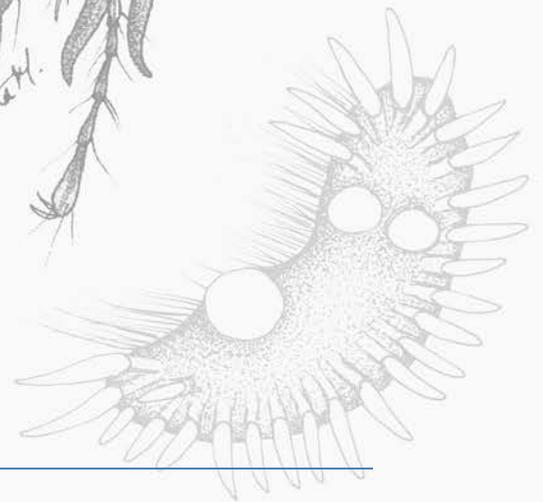
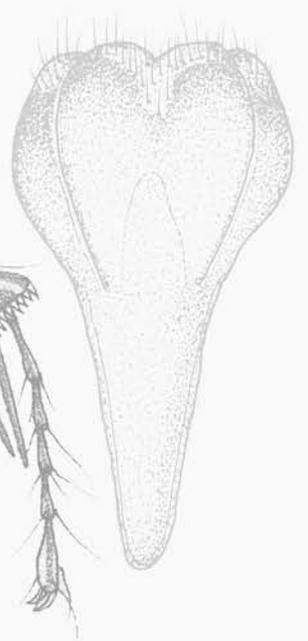
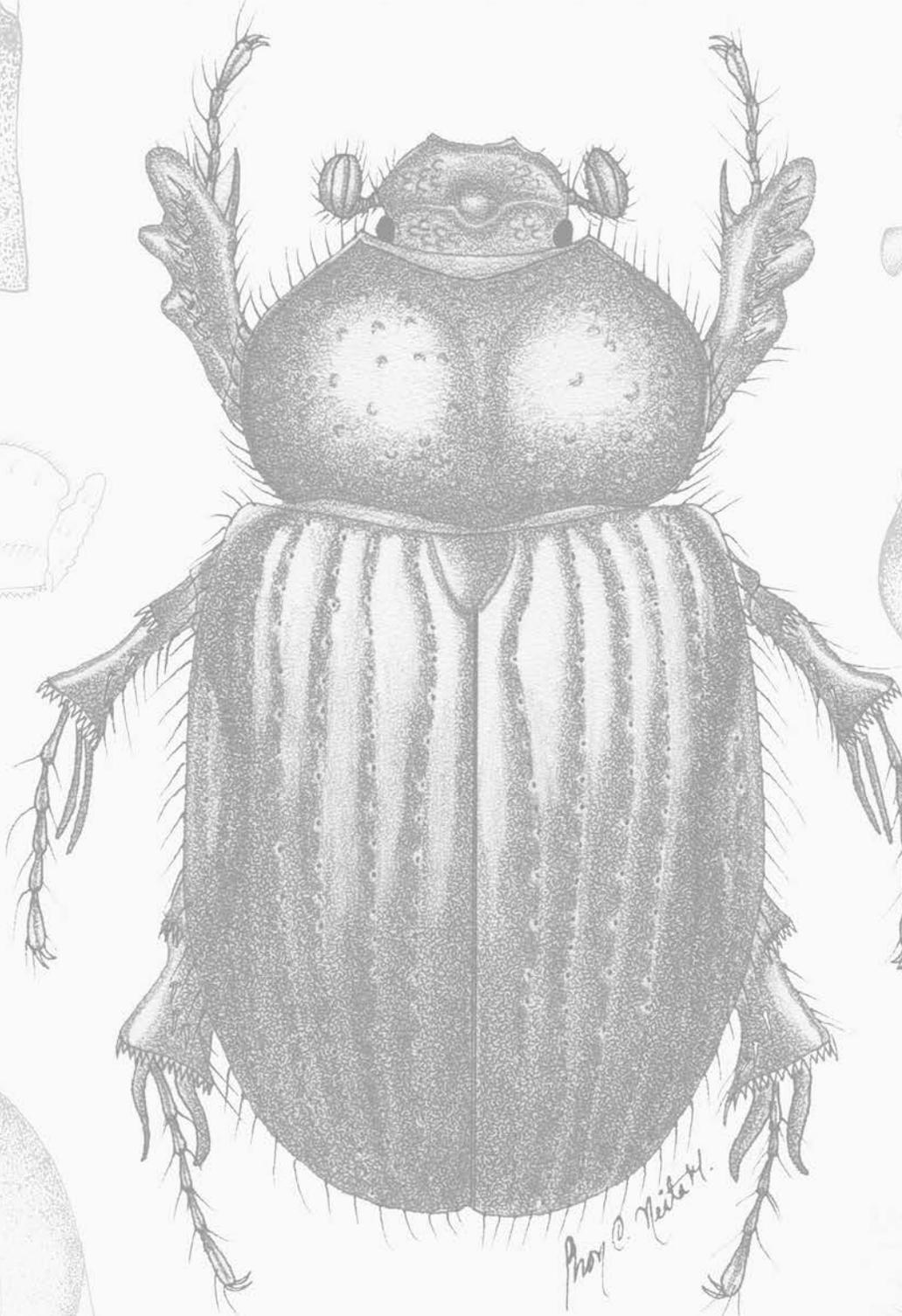
cuales posteriormente fueron acopladas usando el programa CombineZP (Hardley, 2008). Otras estructuras, las cuales requerían un mayor detalle, fueron tomadas con microscopio electrónico de barrido Joel 6610LV (recubrimiento con Au).

Distribuciones

Las distribuciones sobre las cuales se realizaron los mapas y el análisis de distribución potencial se obtuvieron a partir de los datos de localidad de los especímenes depositados en las diferentes colecciones. Los datos de las localidades se extrajeron de las etiquetas de los especímenes y fueron georeferenciados usando el BioGeomancer workbench application (<http://www.biogeomancer.org/index.html>) y Google Earth. Los datos obtenidos de los puntos se incorporaron a la base de datos Mantis 2.0. Más de 800 registros fueron cargados, incluyendo colector, fecha, notas, referencias y datos taxonómicos. Los datos de distribución fueron homólogos y corregidos. Cada localidad fue georeferenciada para posteriormente ser usada en la construcción de un mapa digital de distribución en GIS mediante los ambientes QGis v.2.0.1 (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2013)

CAPÍTULO I

CARACTERÍSTICAS GENERALES



Capítulo I CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LA SUBFAMILIA ALLIDIOSTOMATINAE

Morfología y caracteres de los adultos

Coloración. La coloración de las especies de la subfamilia Allidiostomatinae varían desde rojizo a pardo oscuro casi negros, no obstante, estos colores pueden variar desde muy claro hasta totalmente oscuro dentro de uno de los tres patrones expresados como colores más comunes. Por ejemplo los adultos de la *A. n. sp2.* presenta especímenes de color pardo claro y otros de color pardo oscuro. Por su parte, *A. n. sp3.* puede llegar a presentar color pardo a negro completamente, con algunas variaciones lustrosas en la cutícula de los individuos.

La coloración dorsal y ventral de en cada ejemplar en las especies es la misma, siendo un poco más lustrosa en el área ventral.

Vestidura y puntuación. La cutícula de Allidiostomatinae presenta dos patrones en su textura (Figs. 3a-b), un primer patrón de textura rugo-punteado (Fig. 3b) que está presente en la gran mayoría de la especies (*A. bosqui*, *A. halfferi*, *A. landbecki*, *A. n. sp1.*, *A. morosmontanolae*, *A. n. sp3.*, *A. ramosae*, *A. rufum*, *A. simplicifrons*, *A. n. sp2.*) y un segundo patrón (Fig. 3a) punteado fuerte (punteaduras oceladas sobre toda la superficie dorsal de los individuos por ejemplo cabeza, pronoto y élitros) presentes en las especies (*A. hirtum*, *A. strobeli* y *P. tricornis*) (Fig. 3a).

En los algunos ejemplares de la especie *A. n. sp3.* es notable la textura aterciopelada, en el resto de las especies hay un ligero lustre en la cutícula, la cual puede ser más o menos opaco en algunas especies, pero carente de la textura aterciopelada.

Las especies carecen de sedas dorsales en cabeza y pronoto. Los bordes laterales del clípeo, borde externo de las mandíbulas, bordes laterales pronoto presentan sedas delgadas de color pardo, hipomerón, rebordes de los élitros, y patas presentan sedas ligeramente gruesa, largas y de color pardo. Las mandíbulas en vista dorsal, área ventral, abdomen y pigidio sedas delgadas, moderadamente cortas, densas y de color pardo.

Los élitros son glabros en su tercio medio distal en las especies: *A. bosqui*, *A. halfferi*, *A. landbecki*, *A. n. sp1.*, *A. n. sp2.*, *A. n. sp3.*, *A. morosmontanolae*, *A. ramosae*, *A. rufum*, *A. simplicifrons*. No obstante, hay la presencia de sedas cortas espiniformes en las especies: *A. hirta*, *A. strobeli* y *P. tricornis* presentan sedas cortas espiniformes.



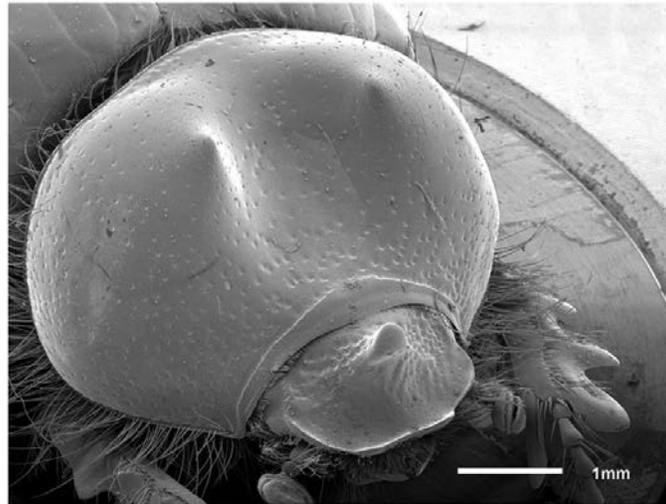
Figura 3. Cabezas y pronotos. a) *Allidiostoma hirtum* (Ohaus); b) *A. landbecki* (Philippi).

En general las especies de la subfamilia Allidiostomatinae carecen de estructuras cuticulares complejas, o patrones de coloración y desarrollo de sedas de amplia variación morfológica como lo expresado en otros grupos de Scarabaeoidea.

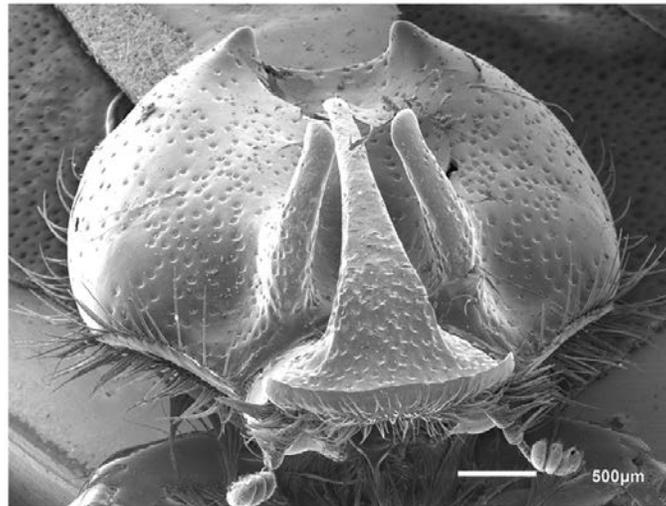
Cabeza. El tipo de cabeza corresponde al tipo prognato, aunque funcionalmente y de acuerdo a la forma en que la lígula se proyecta adquiere la condición hipognata (Figs. 4a-b). La cabeza es más ancha que larga y dorso-ventralmente ligeramente aplanada, con una leve depresión en la parte media del clipeo. La amplitud inter-ocular es en todas las especies constante, aproximadamente la mitad de la amplitud con respecto al diámetro ocular. La sutura fronto-clipeal está ligeramente marcada hacia las áreas laterales cerca al área ocular, pero no unidas. Su punteadura varía, desde fuerte a ligeramente impresas.

Los machos mayores (aquellos machos de mayor tamaño y con los procesos frontales y pronotales más desarrollados) presentan un cuerno medio entre la amplitud inter-ocular que constituyen una proyección antero-posterior, con el ápice redondeado, no agudo; su longitud es menor a la amplitud interocular para todas las especies de *Allidiostoma* (Fig. 4a); excepto en los machos de *P. tricornis* en los que este cuerno es dos veces mayor que la amplitud inter-ocular (Fig. 4b). En el caso de los machos menores (aquellos machos de menor tamaño y con los procesos frontales y pronotales no desarrollados, muchas veces son confundidos con las hembras), este cuerno se encuentra ligeramente desarrollado, y en las hembras está ausente. Cabe aclarar que las hembras del *P. tricornis* son desconocidas.

El área del vértex se encuentra generalmente retraída dentro del área media anterior del pronoto, en su área mesial los bordes están interrumpidos por una muesca. En vista dorsal se puede apreciar los extremos de los palpos labiales, ápice de las mandíbulas y labro expuesto.



a



b

Figura 4. Vista frontal a) *Allidiostoma landbecki*, b) *P. tricornis* (Ocampo y Colby).

Clípeo. El clípeo es más ancho que largo, en general es tres veces más ancho que largo, con ligera depresión o no en su borde anterior al ápice; los bordes laterales pueden variar de enteros a escotados (Figs. 5a-b), con dientes o sin dientes en su ápice (Figs. 5a-c). Los dientes en el clípeo pueden variar en número, amplitud y forma. Hay especies que presentan dos dientes (*A. bosqui*, *A. halffteri*, *A. landbecki*, *A. n. sp2*, *A. n. sp3*, *A. rufa* y *A. simplicifrons*) (Fig. 5a), tres dientes (*A.*

morosmontanolae) (Fig. 5b) y no presentan dientes (*A. hirta*, *A. n. sp1*, *A. ramosae*, *A. strobili* y *P. tricornis*) (Fig. 5c).

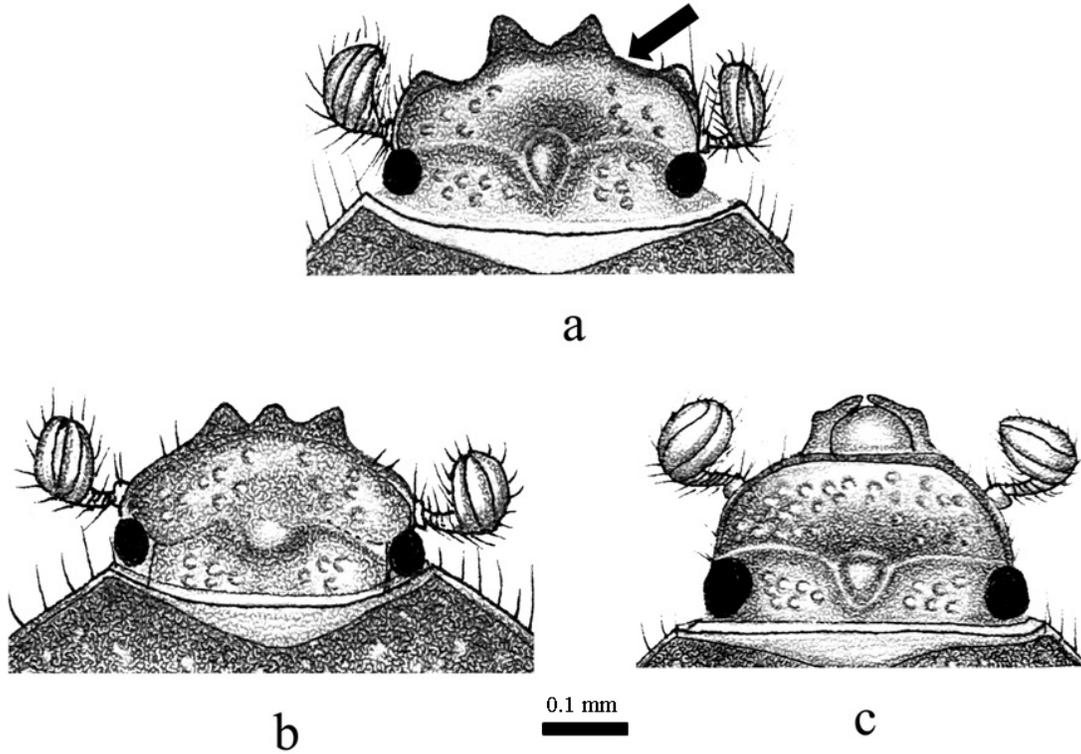


Figura 5. Forma del clípeo en las especies de Allidiostomatinae. a). *A. simplicifrons* (Fairmaire); b) *A. morosmuntanolae* Martínez y c) *A. strobili* (Steinheil).

Canto ocular. Es una proyección del área paraocular del parietal (de acuerdo Edmonds, 1972) que penetra en la porción anterior del ojo (Fig. 6). De acuerdo a la proyección de la cutícula, esta estructura da la apariencia de estar relacionada con el clípeo, pero de acuerdo a algunos trabajos hechos con antelación, constituye una sutura que delimita el área paraocular del ángulo anterior de la frente y del ángulo posterior del clípeo (Morón, 1986).

Por debajo del canto ocular se encuentra la inserción antenal (Fig. 7). Este esclerito se prolonga hacia abajo constituyendo el pleurostoma o espacio ocular-malar, delimitado posteriormente por la sutura pleurostomal, inmediata a la articulación mandibular y anterior a la postgena (Fig. 7).

En las especies de Allidiostomatinae esta estructura es homogénea, extendiéndose hasta la mitad del diámetro ocular dorsal, a manera de una placa amplia que soporta sedas robustas, largas y de color pardo, con una ligera declinación ventral de borde redondeado.

Sutura fronto-clipeal. Presente en todas las especies a manera de un surco estrecho y fino, en el margen anterior interno del reborde ocular, esta sutura se encuentra interrumpida hacia el meson. Se dificulta un poco su observación ya que se encuentra rodeada por las fuerte y densas punteaduras presente en la cabeza (Fig. 8).

Frente. Más ancha que larga, más estrecha que el clípeo, se extiende desde la base del proceso medio cefálico hasta los bordes laterales de la sutura fronto-clipeal. La frente presenta una declinación que es muy apreciable en vista antero-posterior en ambos sexos; las punteaduras son escasas a densas y ligeras a fuertemente impresas.

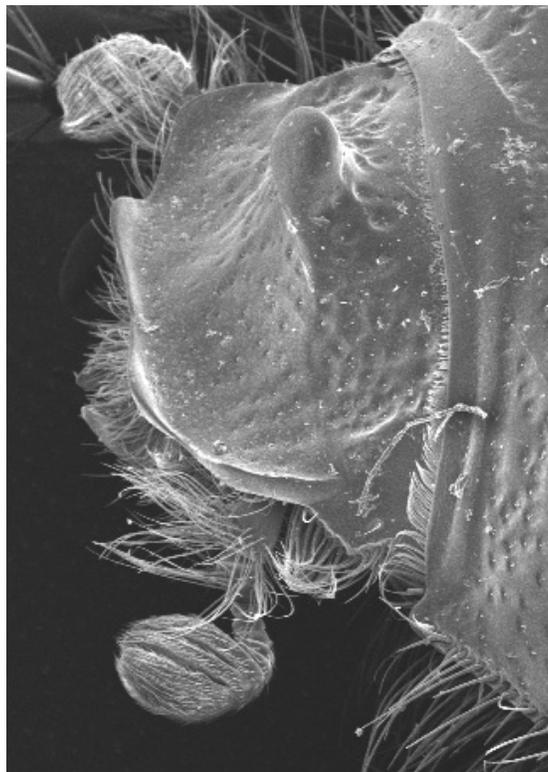


Figura 6. Vista lateral de la cabeza, canthum ocular de *A. landbecki*.

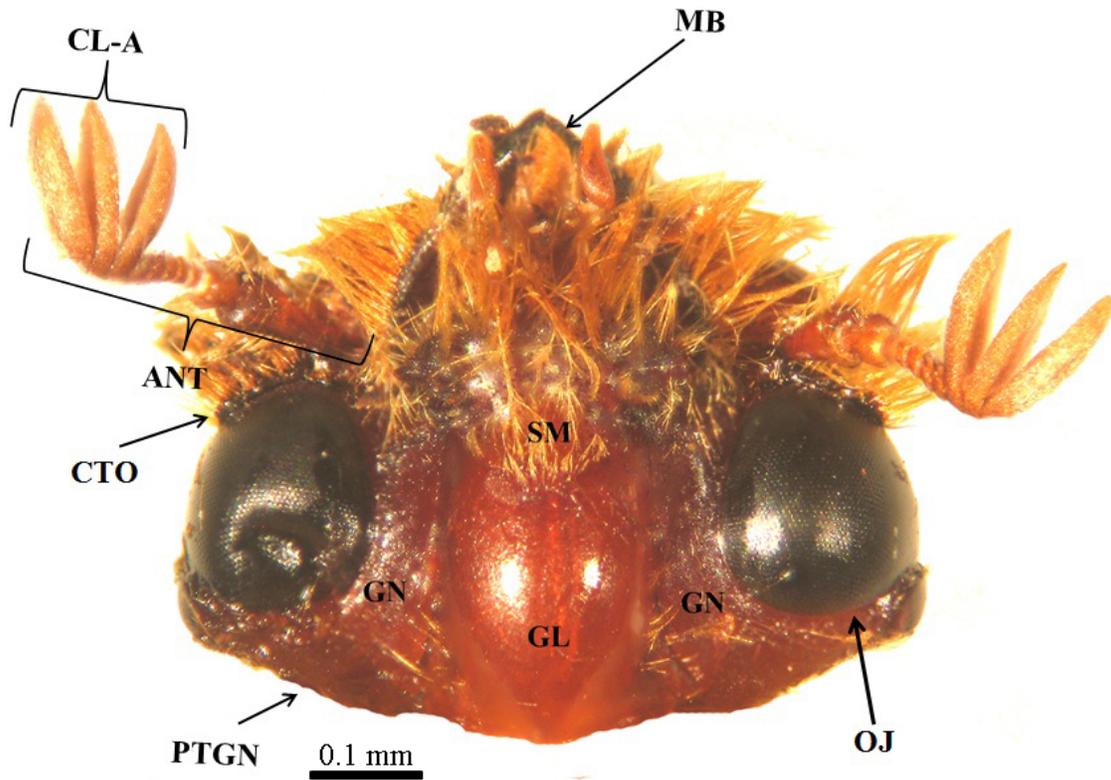


Figura 7. Vista ventral de la cabeza de *Allidiostoma rufum*. Antena (ANT), clava antenal (CL-A), cantum ocular (Cto), gula (GL), gena (GN), ojo (OJ), postgena (PTGN), submentón (SM).

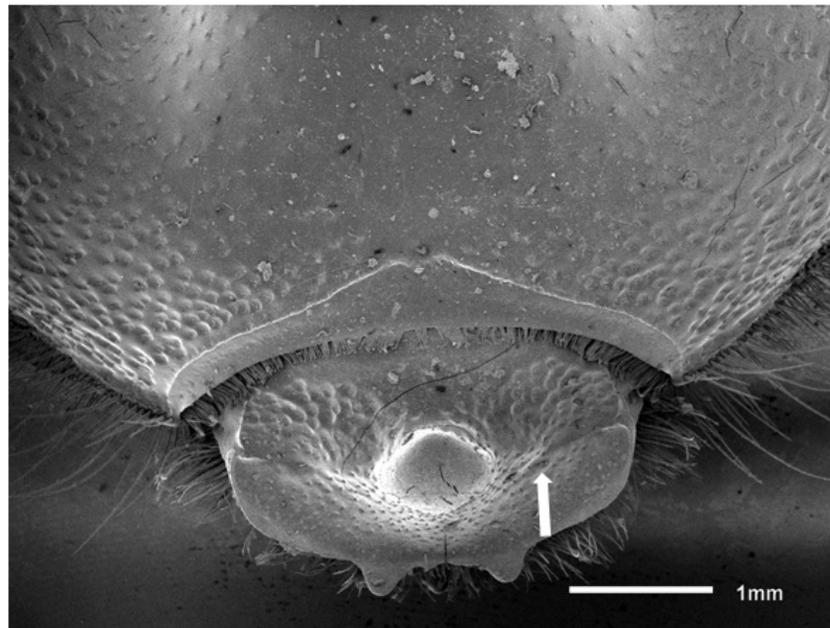


Figura 8. Vista dorsal de la cabeza, sutura fronto-clipeal (SF-C) de *A. rufum*.

Área occipital. De acuerdo con Reyes-Castillo (1970) en Passalidae (Scarabaeoidea) el área occipital se considera aquella zona posterior a los ojos, de mayor amplitud que la frente y la mayor parte de ella se encuentra retraída en el borde anterior del pronoto. En su área media apical se encuentra una interrupción del borde posterior continuo del occipucio. La textura en su área anterior es punteada, pero en su parte media de su superficie es lisa.

Ojos. Presentan la forma globular redondeada y tamaño mediano, el canto ocular se extiende hasta un poco menos de la mitad del diámetro del ojo. El ojo en su gran mayoría está cubierto por los bordes del occipucio y de la gena (Fig. 7).

Las omatidias son pequeña, semi-hexagonales, de 27-36 omatidios a través del diámetro del ojo a la altura de canto. Las omatidias miden aproximadamente 0,0080-0,010 mm (Fig. 9).

Postgena. Se desarrollan ampliamente por detrás de los ojos, delimitando a éstos, la sutura gular y la sutura peristomal (Fig. 7). La superficie ligeramente lisa, punteaduras escasa y poco marcadas y se encuentra retraído en el margen anterior del protórax.

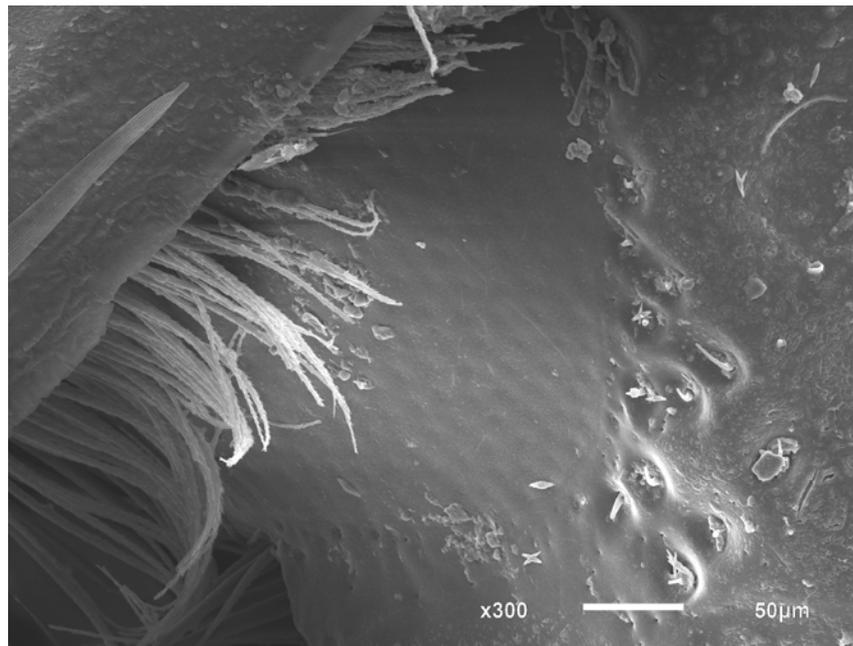


Figura 9. Vista dorsal del ojo de *A. strobili* mostrando las forma de las omatidias.

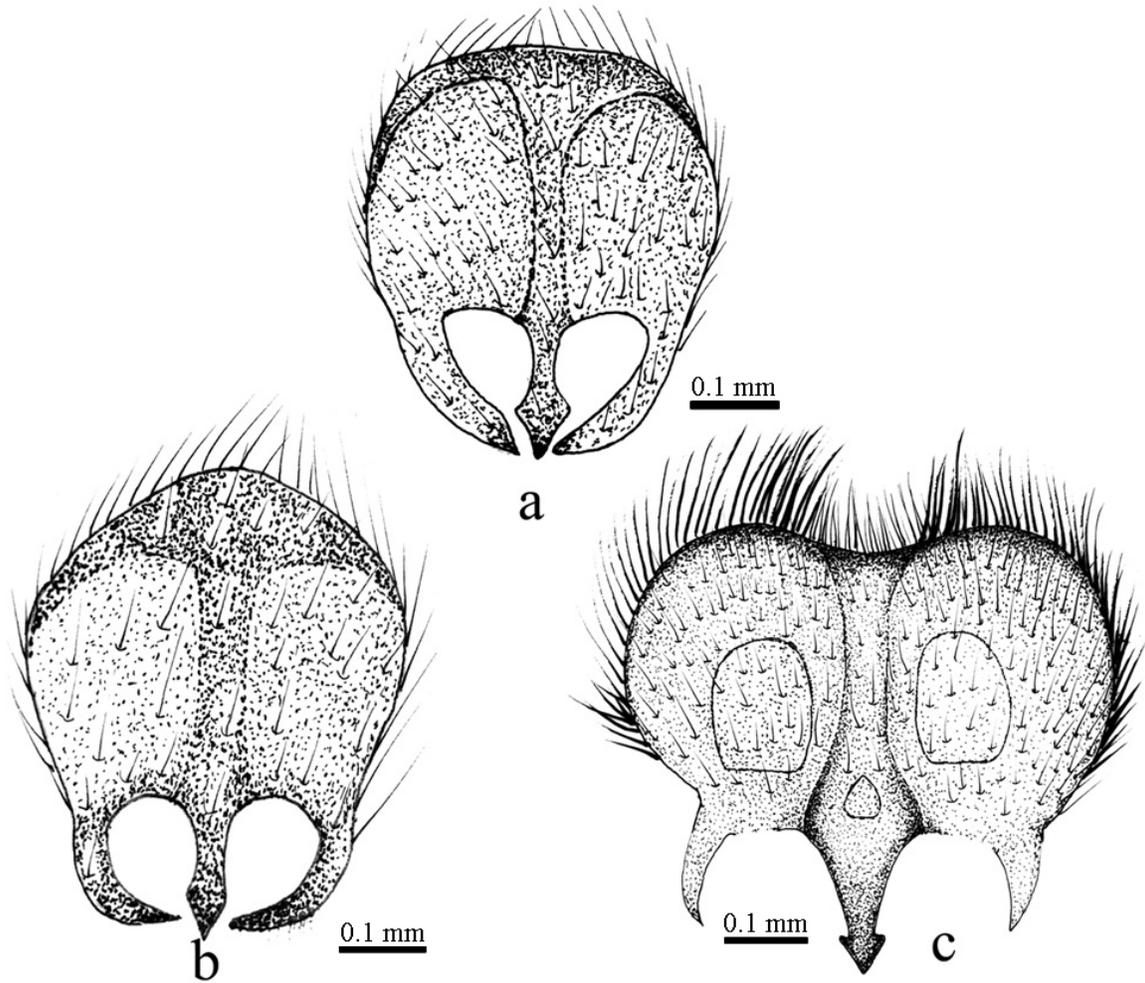
Gula. Con un grupo de sedas en su área medio-apical, sin sedas en el resto de la superficie, con puntuaciones conspicuas, forma semitrapezoideal, con dos brazos anteriores que consolidan su unión con el submentón, representada por la sutura labio-gular (Fig. 7).

Submentón. El submentón más amplio que largo, con sedas delgadas y largas. La sutura de la unión gula-submentón es completa en la base del submentón y ápice de la gula (Fig. 7).

Mentón. Mentón con los bordes redondeados (*A. bosqui*, *A. halffteri*, *A. landbecki*, *A. n. sp1*, *A. n. sp2*, *A. n. sp3*, *A. morosmontanola*, *A. rufa* y *A. simplicifrons*.) o subparalelos (*A. hirta*, *A. strobili* y *P. tricornis*).

Piezas bucales. Son suaves, con muchas áreas membranosas, en vista dorsal es posible ver sus extremos de labro-epifaríngeo, ápice de las mandíbulas y ápice de los palpos labiales.

Labro-epifaringe. Ubicado por debajo del clípeo, con un 50% sobresaliendo por encima del borde anterior del clípeo. Superficie rugo-puntada, con sedas delgadas y cortas de color pardo, más ancho que largo, con los bordes mesiales anteriores rectos (Fig. 10), parabólicos (Fig. 10b) o escotados (Fig. 10c). La epifaringe es muy reducida, presentando un área mesial con densa cobertura de sedas, por su parte el área lateral que la rodea es membranosa cubierta de sedas delgadas, cortas y esparcidas. Las tormae son proporcionalmente largas, curvadas y estrechas en el ápice (Fig. 10a-c).



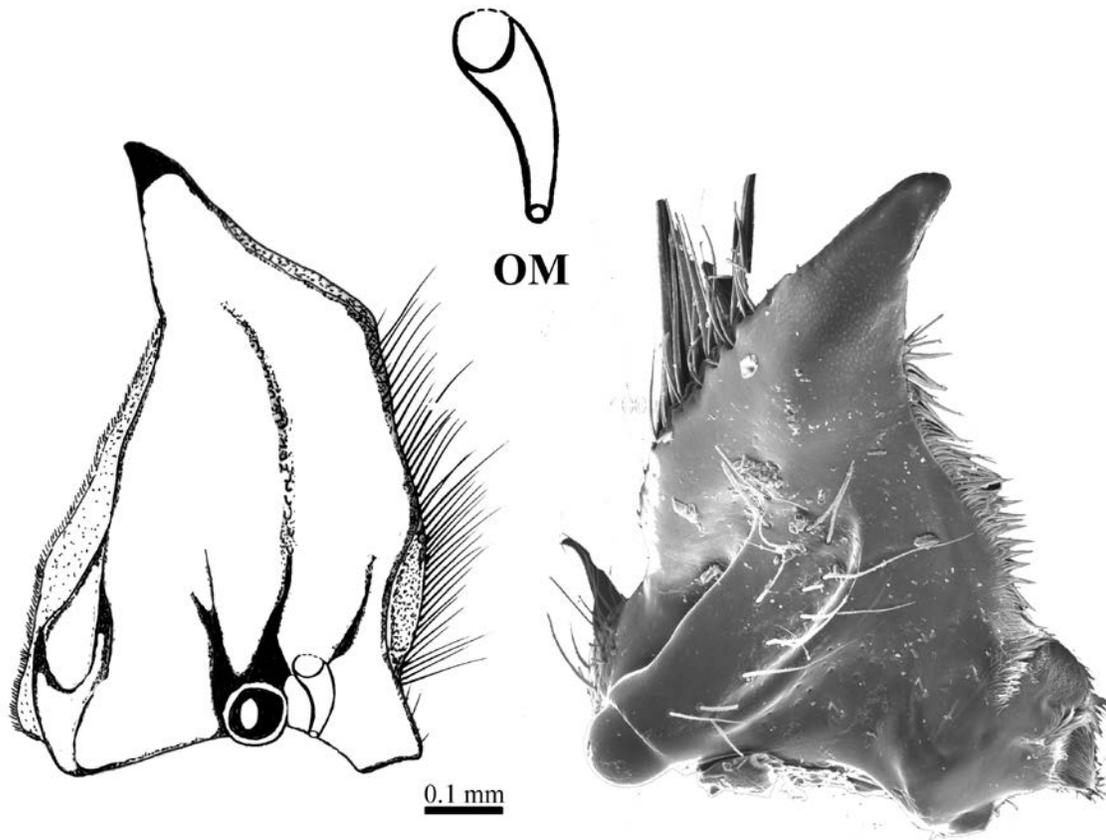
Figuras 10a-c. Labro-epifaringe de Allidiostomatinae. a). *A. n. sp2*; b) *A. strobeli*; c) *A. bosqui* Gutiérrez.

Mandíbulas. Piezas ligeramente desarrolladas, asimétricas, con micro orificios en el área medio apical interna. De acuerdo a la terminología de Nel y Scholtz (1990) presenta una pieza basal ligeramente amplia y esclerosada cuyas estructuras principales corresponden al acetábulo mandibular y el cóndilo mandibular ventral (Figs. 11a-c); latero-basal a este cóndilo se encuentra la inserción del apodema del músculo mandibular, mientras que el opuesto aductor se localiza cerca del lóbulo molar.

El lóbulo molar izquierdo carece de laminillas longitudinales internas, su superficie es ligeramente lisa, el borde superior interno membranoso con proyección basal de la brustia mesial. La prosteca está presente. Las mandíbulas presentan un orificio mandibular en el borde externo de ambas mandíbulas, el cual está rodeado por el borde externo y la quilla interna que se desprende desde el

área basal al cóndilo mandibular, el número de quillas es variable en las especies, ya que pueden ser una o dos; las mandíbulas presentan un grupo de sedas en el borde lateral (sedas base laterales), la superficie dorsal es simple (Figs. 11a-c).

Las especies presentan estructura mandibular hacia el área incisora variable, desde el ápice agudo a obtuso, con o sin diente apical externo.



Figuras 11a-c. Mandíbulas, vista ventral. a) *A. monrosmuntanolae*; b) *A. n. sp2*; c) orificio mandibular (OM).

Maxilas. Esta estructura fundamental de las piezas bucales está constituida por seis escleritos (Edmonds, 1972), los cuales podemos apreciar en vista dorsal y ventral. Así, en vista dorsal podemos apreciar tres escleritos, basiestipe, esclerito lateral y esclerito ventro estipe (Fig. 12a). En vista ventral, se aprecian el basestipe y el paraestipe que es amplio (Fig. 12b); de igual manera podemos observar el cardo con forma cónica en su tercio basal medio, la lacinia muy reducida,

membranosa, claramente separada de la galea, prolongándose hasta la base de la misma, con sedas apicales delgadas y moderadamente largas.

La galea membranosa, ligeramente esclerosada en la base con proyección en el borde externo. Sedas delgadas y largas distribuidas irregularmente en su parte interna, externa y ápice. La longitud de la galea varía dentro de las especies, de corta a larga en comparación con el esclerito del ventro estipe (Fig. 12a-b).

Los palpos maxilares están constituidos por cuatro palpómeros, el primero de menor tamaño, el segundo dos veces la longitud del primero, el tercero de menor longitud que el segundo, pero más largo que el primero, el cuarto artejo tan largo como el primero y segundo en combinación. Bordes externos con sedas delgadas, cortas y pardas (Fig. 12a-b).

Labio-hipofaringe. Está constituido por una sola placa, correspondiente al mentón, más amplio en su base, estrechándose hacia el ápice, teniendo una forma subtriangular, con el área mesial glabra, rodeada de sedas gruesas, largas, de color pardo. Lóbulos ligulares fusionados, los palpígeres y el prementón se encuentran ampliamente separados por una membrana, los palpígeres y los lóbulos ligulares separados, los palpígeres no están encerrados por el prementón y los lóbulos ligulares. En vista ventral los palpígeres son apreciables, los lóbulos ligulares y el prementón están fusionados (Fig. 13a). Es posible apreciar un grupo de sedas en las fosas, con una prolongación de las aletas glosales, las cuales se extienden hasta la parte media basal de la gula (Fig. 13b).

Antenas. Compuesta por 10 artejos antenales, escapo casi ligeramente tan largo como los tres primeros artejos. Maza antenal compuesta por tres artejos antenales, el último artejo antenal redondeado y aplanado. Cobertura setífera simple, sedas ligeramente largas, gruesas, de color pardo, distribuidas irregularmente sobre la cutícula de la antena (Fig. 14a-b).

Cuello. Algunos autores han observado varios escleritos cervicales en los escarabeoideos. Por ejemplo, Hayes (1922) identificó seis escleritos cervicales en *L. crassissima* (Melolonthinae) pero sin precisar su homología. En la subfamilia Allidiostomatinae se pueden apreciar

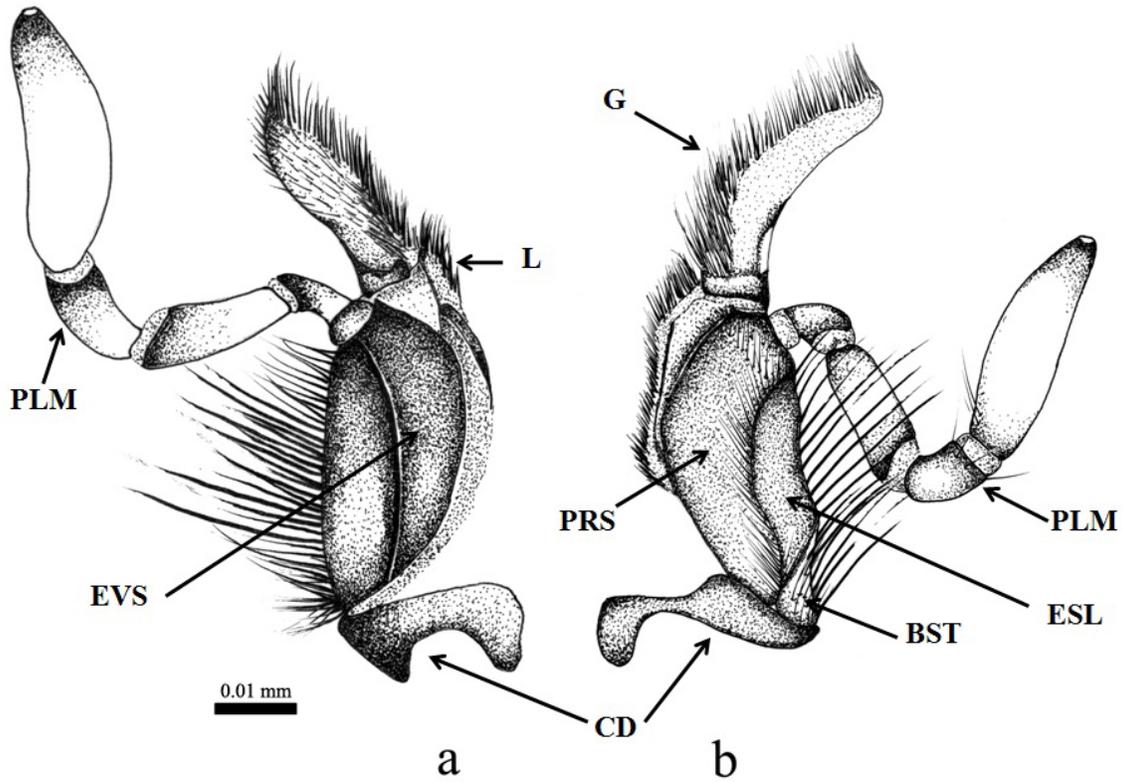


Figura 12. Vista dorsal y ventral de la maxila de Allidiostomatinae. a) *A. monrosmuntanolae* (vista ventral de la maxila izquierda); b) *A. bosqui* (vista dorsal de la maxila izquierda). Basiestipe (BST), cardo (CD), esclerito lateral (ESL), esclerito del ventroestipe (EVS), galea (G), lacinia (L), palpo maxilar (PLM), paraestipe (PRS).

cinco escleritos, dos superiores dorso-laterales, estrechos, alargados, con los bordes laterales ligeramente dilatados, con un grupo de sedas basales delgadas, moderadamente largas y delgadas; dos placas centro laterales en cada lado, una anterior mayor, alargada, con la superficie exterior un poco cóncava y con abundantes sedas (Fig. 15a-c), seguida por una menor ligeramente subexpuesta, carente de sedas que convergen hacia la gula.

Existen discrepancias en la interpretación, homología y nomenclatura de las placas cervicales dorso-laterales de los Coleoptera: Lamilicornia; Halffter (1961) y Reyes-Castillo (1970) las denominan como escleritos cervicales anteriores y superiores, respectivamente en *Canthon* y en *Passalidae*; por su parte. Por su parte, Edmonds (1972) considera que en los *Phanaeini* estas placas

representan solamente engrosamientos cuticulares ya que siguiendo a Snodgrass (1935), no se observa musculatura asociada a ellos.

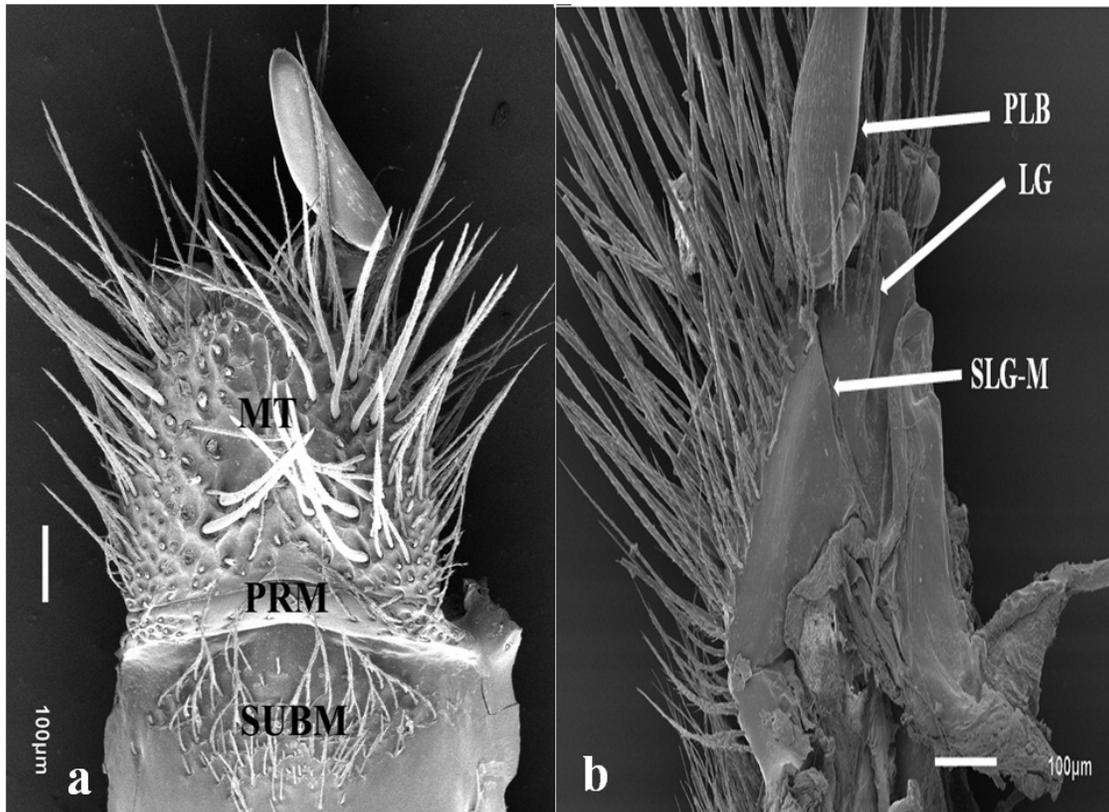


Figura 13. Labio hipofaríngeo de *Allidiostoma strobili*. a) vista dorsal; b) vista lateral. Ligula (LG), metón (MT), palpo labial (PLB), prementón (PRM), sutura lígula-mentón (SLG-M), submentón (SUBM).

Por otro lado, de acuerdo a Matsuda (1970) estas placas dorsales sirven de apoyo a los músculos cervico-dorsales-tergales (cv (d) –t1) de algunas especies de Pterygota; por lo cual funcionalmente estas placas pueden ser equiparables a los escleritos ventro-laterales que apoyan hasta 11 juegos de músculos cervicales (occipito-cervicales; cervico-coxales; tergo-cervicales y cervico-externales).

Tórax. El tórax representa cerca de la mitad del volumen corporal de las especies en la subfamilia Allidiostomatinae, siendo ligeramente más notorio por su tamaño en el género *Parallidiostoma*.

Protórax. De forma ovoide, más ancho que largo en *Allidiostoma* y ligeramente tan largo como ancho en *Parallidiostoma* (Fig. 4a-b). El pronoto es convexo, con los bordes anteriores angulado y bordes posteriores redondeados, el borde anterior ligeramente cóncavo, con una membrana claramente definida, con sedas delgadas y cortas por debajo y un reborde que se amplía ligeramente

hacia el área mesial; los bordes laterales están bien definidos, soportando sedas delgadas y largas de color pardo, con un reborde lateral que se proyecta hasta los bordes posteriores (Fig. 8).

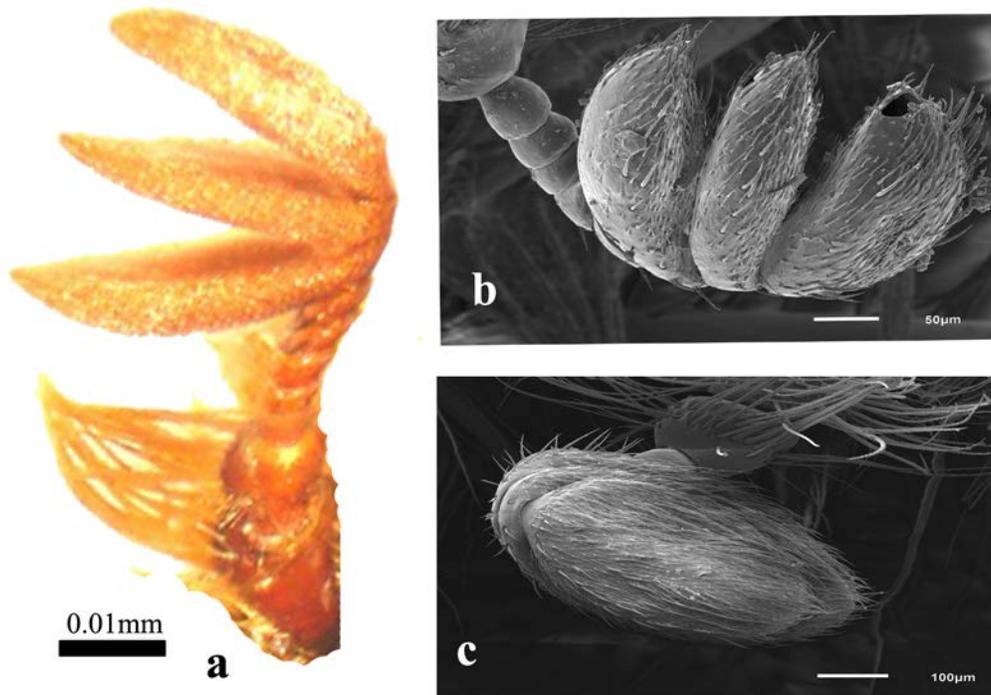


Figura 14. Antena de Allidiostomatinae. a) Vista ventral de la antena de *A. rufum*; b) vista lateral de *P. tricornis*; c) vista dorsal del último artejo antenal de *A. landbecki*.

En el pronoto de los Allidiostomatinos encontramos caracteres muy importantes para separar las especies, expresando igualmente un fuerte dimorfismo sexual. En las hembras, el pronoto es ligeramente cóncavo en el área mesial, siendo más acentuado en la parte apical cerca al borde posterior de la línea postnotal, carente de algún proceso o fóvea. Por su parte, en los machos se presenta en el disco medio una fóvea que varía en profundidad y amplitud, con o sin procesos fuertemente desarrollado y la presencia de un surco pronotal que se extiende o no hasta el borde posterior del pronoto, algunas veces llegando a la línea postnotal. En la especie *P. tricornis* el área anterior del pronoto, presenta tres fóveas, dos laterales y una amplia mesial; igualmente, se presentan dos pares de procesos, un par anterior fuertemente desarrollado con una proyección antero-posterior y dos procesos cerca al borde posterior del pronoto; por su parte en las otras especies se presenta una sola fóvea mesial y un par de proceso medio-posteriores que pueden claramente estar separados o ligeramente fusionados (Fig. 4a-b).

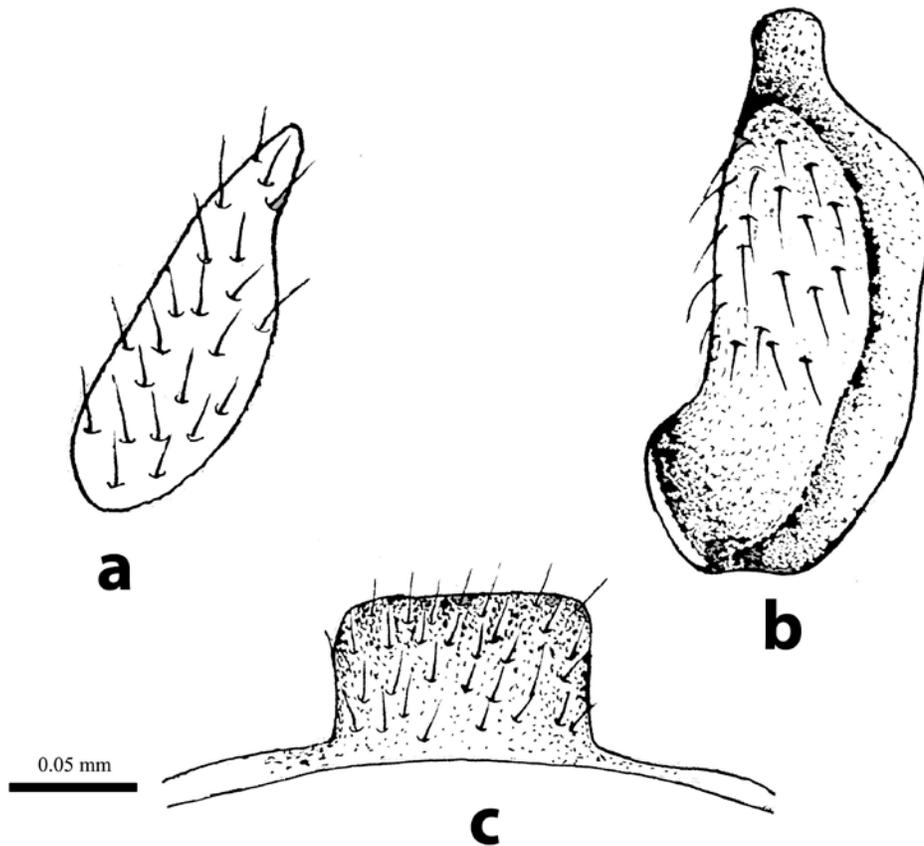


Figura 15. Escleritos cervicales de *Allidiostoma rufum* a) Esclerito cervical dorsal derecho; b) esclerito cervical ventral derecho; c) esclerito intersegmental pro-mesotorácico.

La superficie del pronoto presenta una variación en los puntos, ocelados y grandes en *P. tricornis*, *A. hirtum* y *A. strobili* y puntos pequeños y simples (no ocelados) en el resto de las especies. Los bordes de los ángulos posteriores pueden o no estar cubiertos por sedas (Fig. 3a-b).

La morfología de las propleuras de Allidiostomatinae es muy uniforme, sin variaciones a nivel específico. Hypomerón con una carena longitudinal que soporta sedas delgadas y largas, de color pardo (Fig. 16). Superficie con puntos pequeños y pocos densos, con sedas delgadas y cortas.

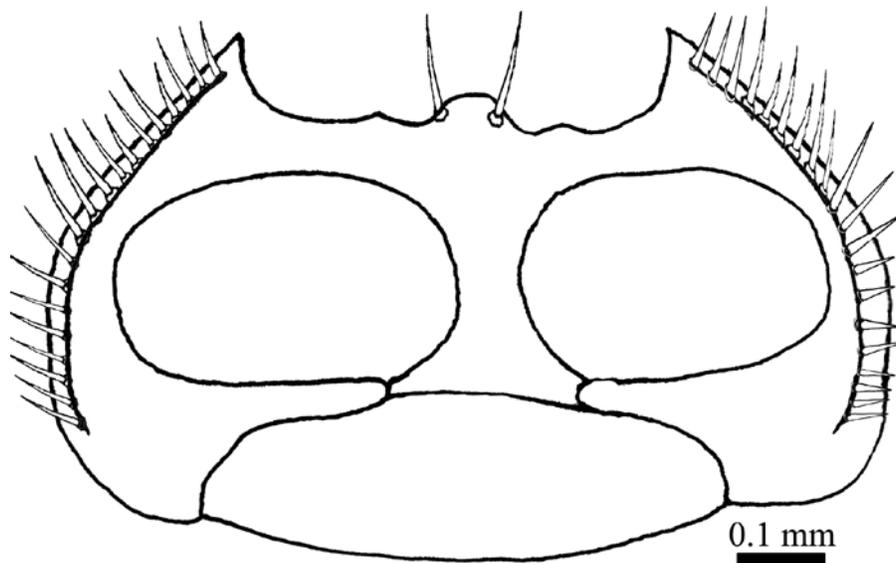


Figura 16. Vista ventral del protórax de *Allidiostoma rufum*.

El área anterior a las procoxas está constituida por un basiesternón amplio y cóncavo, puentes procoxales amplios, formando una cresta basiesternal ligeramente desarrollada, poco notaria en vista lateral.

El esternelo es estrecho y se encuentra firmemente unido con la parte posterior del basiesternón. Puente procoxal tan largo como la cavidad procoxal. Esta articulación postcoxal varía ligeramente dentro de los grupos de Scarabaeoidea, aunque son uniones débiles, si cierran completamente la cavidad coxal Ritcher (1969c) (Fig. 16).

En la membrana intersegmental pro-mesotorácica se encuentran los estigmas mesotorácicos, en posición lateroventral; considerablemente esclerosados, ovalado-alargados, con una forma fina que es constante dentro de la subfamilia. La abertura atrial en las especies estudiadas sigue el contorno aproximado del peritrema (Fig. 18a y d); la cavidad atrial es amplia e internamente está delimitada por los dos labios del aparato filtrador constituidos por trabéculas dendriformes, las cuales bordean la hendidura subatrial que comunica, a través del subatrio con el tronco traqueal lateral (Fig. 18c). Esta hendidura subatrial puede encontrarse aparentemente cerrada por el contorno distal de las trabéculas (Fig. 18b y a) lo cual puede corresponder con el aparato tipo filtrador, de acuerdo a la clasificación hecha por Ritcher (1969a).

Los escleritos intersegmentales sólo están representados por una placa impar, ventro-mesial, moderadamente esclerosada, con muchas sedas, con forma alargada o semitrapezoidal (Fig. 17) situada entre los estigmas mesotorácicos.

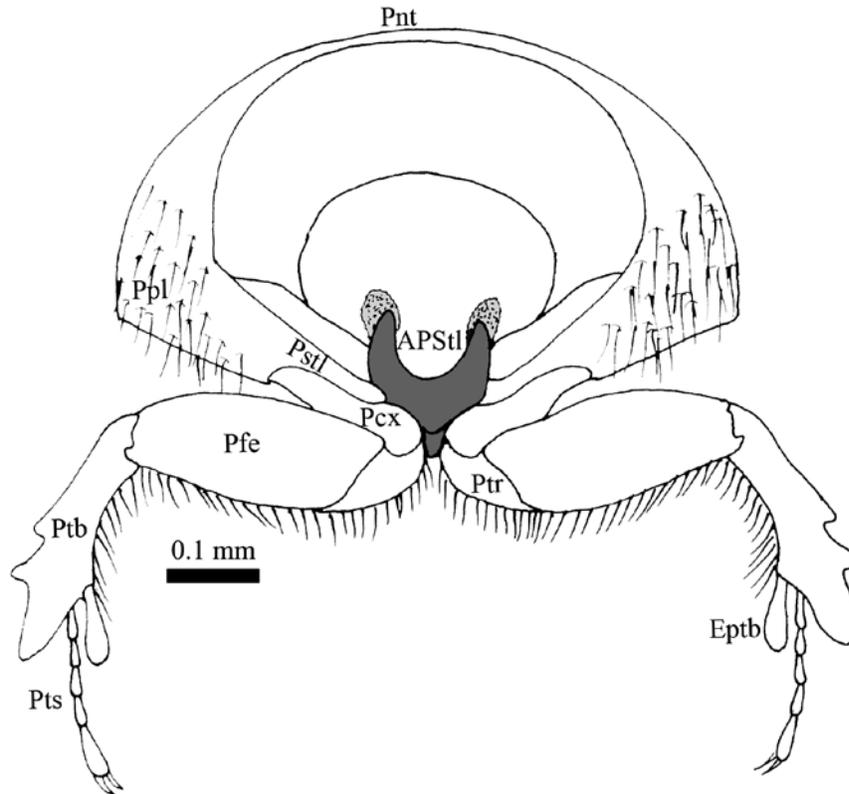


Figura 17. Vista posterior de la cavidad pronotal de *A. strobili*. Apófisis proesternal (ApsT), espina protibial (Eptb), procoxa (Pcx), profémur (Pfe), proesternelo (Pstl), propleuron (Ppl), protibia (Ptb), protrocánter (Ptc), protarsómeros (Pts).

Pterotórax. En la subfamilia sólo un tercio de este está constituido por el mesotórax, como es común para todos los Scarabaeidae tanto “Laparosticti” como “Pleurosticti”; no obstante, en aquellas especies braquípteras o ápteras en ambos grupos, el meso y el metatórax tienen volúmenes equivalentes.

El mesotórax presenta un mesonoto corto, donde destaca principalmente el mesoescutelo, cuya parte posterior, con forma subtriangular redondeada, está expuesta mesialmente entre la base de los élitros; el mesoescuto queda limitado a los lados del escutelo, cubierto por la base de los élitros (Fig. 21).

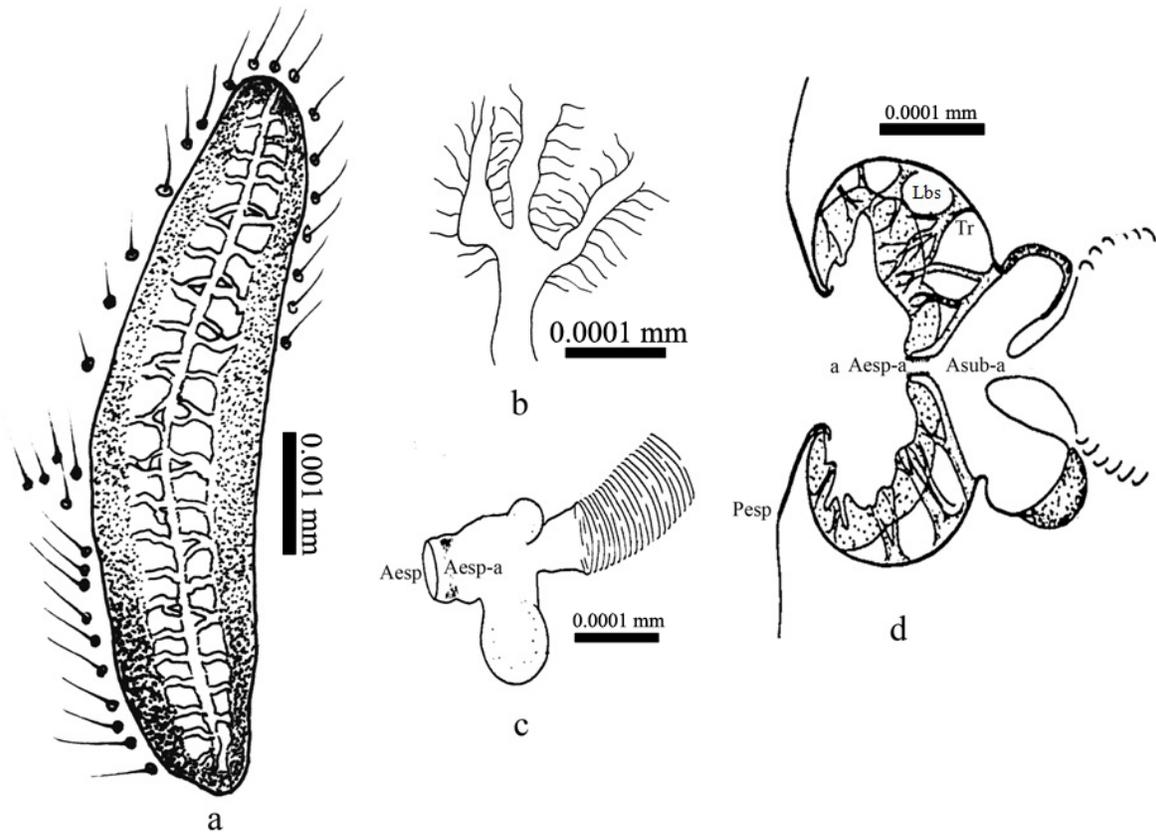


Figura 18a-d. Estigmas respiratorios de *A. rufum*. a). Mesotorácicos. vista ventral; b) trabéculas; c) tráquea; d) espiráculo abdominal II (vista lateral interna). Abertura atrail (Aesp-a), abertura subatrial (Asub-a), labios (Lbs), pre-espíráculo (Pesp), trabécula (Tr).

Tanto el meso episternón como el mesoepímero correspondiente presentan la mayor parte de la superficie expuesta cuando los élitros están plegados (Fig. 19).

El mesoesternón es dos veces más ancho que largo, convexo y con forma de heptágono irregular en vista lateral (Fig. 20). Las cavidades mesocoxales, en posición ligeramente perpendiculares (Fig. 20); el espacio intercoxal respectivo es muy estrecho y la sutura de unión con el metaesternón es poco notoria.

El metatórax presenta un metaescutelo estrecho y alargado. De acuerdo a la terminología de Edmonds (1972) el metaescudo y el escutelo están claramente separados por la sutura en “v” (llamada por Hayes (1922), “surco notal”).

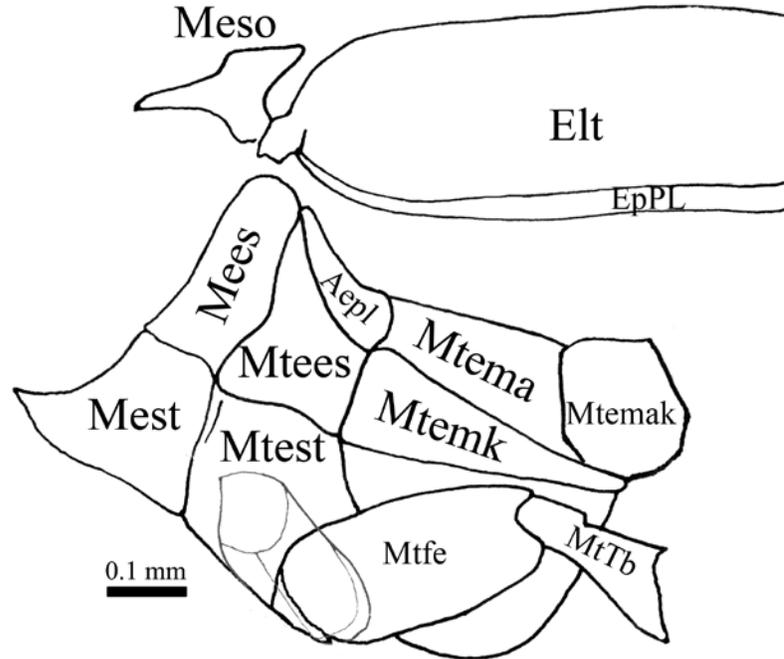


Figura 19. Vista lateral del tórax de *A. tricornis*. Anaepísternón (Aepl), éltro (Elt), Epiopleura (EpPL), mesoepísterno (Mees), mesoescutelo (Meso), mesoesterno (Mest), mesoepímero (Mtees), metakatepísternon (Mtemk), metaesternón (Mtest), metafémero (Mtfe), metatibia (MtTb).

A los lados del escudo se aprecian los procesos alares anteronotales y posteronotal, que delimitan el área dorsal de la inserción alar. La pared anterior del metanoto se forma con el metaprescudo. Por otro lado la pared posterior está constituida por el metapostnoto, angosto y corto, replegado ventralmente y oculto en vista dorsal, asociado con el metafragma, llamado por Hayes (1922) “postescutelo” (Fig. 21).

Metaepísterno grande, más largo que ancho, con forma irregular y claramente dividido en un anaepísterno subtriangular y un catepísterno, que presenta una quilla longitudinal suave a la altura de la epiopleura elitral. El mesoepímero tan amplio en la base como en el ápice (Fig. 19).

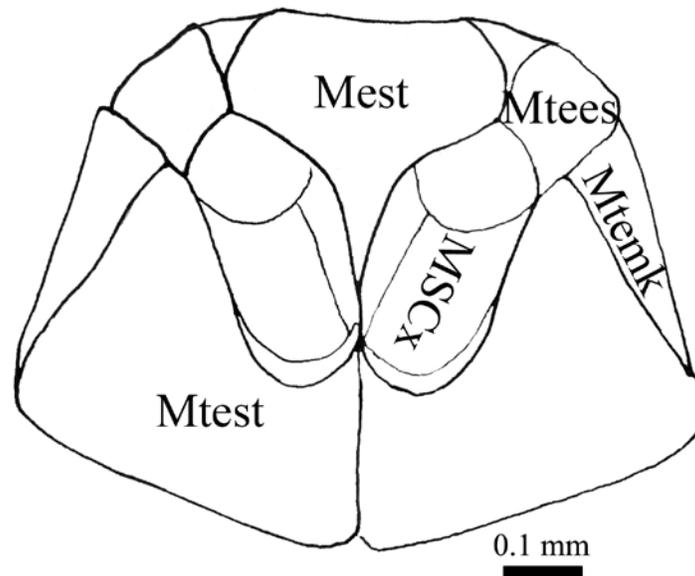


Figura 20. Vista ventral de *A. strobili*. Mesoesternon (Mest), mesocoxa (MSCx), metaesternon mesoapímero (Mtees), metaesternón (Mtest), metakatepistena (Mtemk).

Metaesternón dos a tres veces más largo que ancho que el mesoesternón, de forma convexa, con un surco mesial. La superficie presenta una cobertura setífera que varía en las especies, un grupo de sedas que se extienden hasta el disco medio (*A. bosqui*, *A. landbecki*, *A. monrosmuntanolae*, *A. n. sp3* y *A. rufum*) (Fig. 22a) y disco medio sin sedas (*A. tricornis*, *A. halffteri*, *A. hirtum*, *A. n. sp1*, *A. n. sp2*, *A. ramosae*, *A. simplicifrons* y *A. strobili*) (Fig. 22b). La textura hacia los bordes laterales varía también entre las especies, de rugo-punteado a punteado.

Patas

Patas protorácicas. Presenta un trocánter oculto, con forma casi triangular equilátera y la superficie caudal excavada, que están articulados con el borde antero-lateral de la coxa y cuyo ancho máximo representa cerca de un tercio de la longitud total de ésta.

Las coxas son alargadas, forma cónica, gruesas, con posición transversal y su extremo mesial sobresaliente. En la cara frontal presenta una quilla fuerte (proceso procoxal), oblicua cerca del borde articular del trocánter, el cual es alargado, con una longitud igual a la base del fémur (Fig. 17).

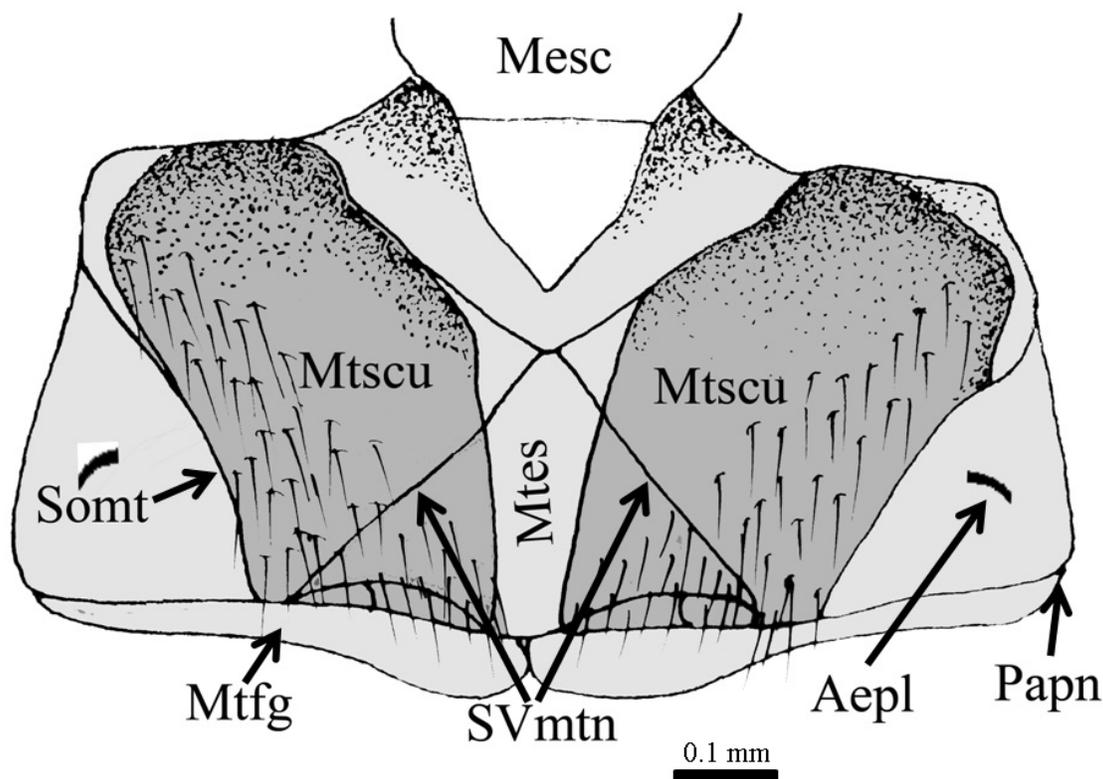
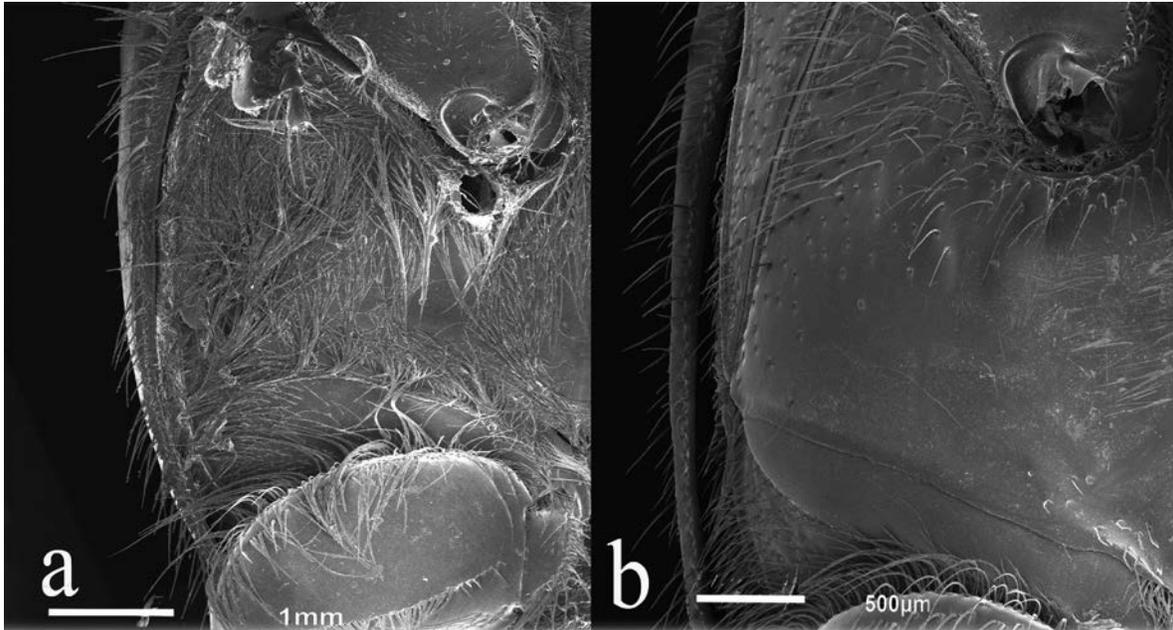


Figura 21. Vista dorsal del noto de *A. strobili*. Área escutelar posterolateral (Aepl), mesoescutelo mesoescutelo (Mesc), metaesternon (Mtes), metafragma (Mfg), mesoescudo (Mtsu), proceso alar posteronotal (Papn), sutura oblicua metanotal (Somt), sutura en "V" metanotal (SVmtn).

Los fémures son robustos, deprimidos, tan largos como las coxas. Las tibias son aplanadas, ligeramente más largas que el fémur (Fig. 17) y su relación largo-ancho es de aproximadamente dos veces más largo que ancho (o 2x). En el borde externo presenta tres procesos dentiformes, los dos primeros ligeramente contiguos, el primero claramente separado del segundo; un espina apical en la tibia que puede ser espatulada (*A. rufum*) o cónica en el resto de las especies de Allidiostomatinae. En la superficie dorsal las tibias presentan un grupo de sedas que se distribuyen mesialmente desde la base al ápice, distribuyéndose hacia los procesos dentiformes (Fig. 2). Protarsómeros apicalmente dilatados, los cuatro primeros de igual longitud, el quinto ligeramente más alargado, casi 1,5x más largo que los anteriores, con 3 a 5 sedas delgadas y largas en el dorso distal (Fig. 23a).

Patás mesotorácicas. Presentan trocántines no definidos, mesocoxas cónicas, subcilíndricas, basalmente inclinadas, no transversas totalmente como en el grupo "Pleurosticti", mesialmente lisas, sin sedas, bordes laterales con textura rugopunteada, con sedas delgadas y densas (Fig. 17).



Figuras 22a-b. Vista ventral del mestaesternon. a) *A. landbecki*; b) *A. strobeli*.

Los mesofémures subcilíndricos, tan largos como la mesotibias, con una carena transversal media ventral, próxima al margen posterior con sedas delgadas y largas (Fig. 23a). Mesotibias basalmente estrechas ampliándose hacia el ápice; dos carenas transversales una en la base y otra en la parte media, soportando sedas delgadas y largas; borde apical con sedas cortas, gruesas espiniformes, sedas delgadas y cortas en la superficie, irregularmente distribuidas; dos espinas tibiales apicales contiguas, una interna y una externa tan largas como el primer mesotarsómero. Mesotarsómeros, el primero 1,5 veces más largo que el segundo, segundo, tercero y cuarto mesotarsómeros de igual longitud, último mesotarsómero tan largo como el primero, todos los tarsómeros son dilatados apicalmente, con sedas delgadas y largas en su área dorsal (Fig. 23a).

Patas metatorácicas. Presenta un trocántin no definido, metacoxas basalmente amplias con el margen posterior desarrollado, posterior a la base, alargadas, subrectangulares, fuertemente deprimidas, con la cara exterior casi plana, en posición transversal, basalmente convergentes (Fig. 23b). Ápice de las metacoxas, apófisis medial posteriormente desarrollada, ostium secundario desarrollado por la apófisis media y el margen posterior posteriormente abierto.

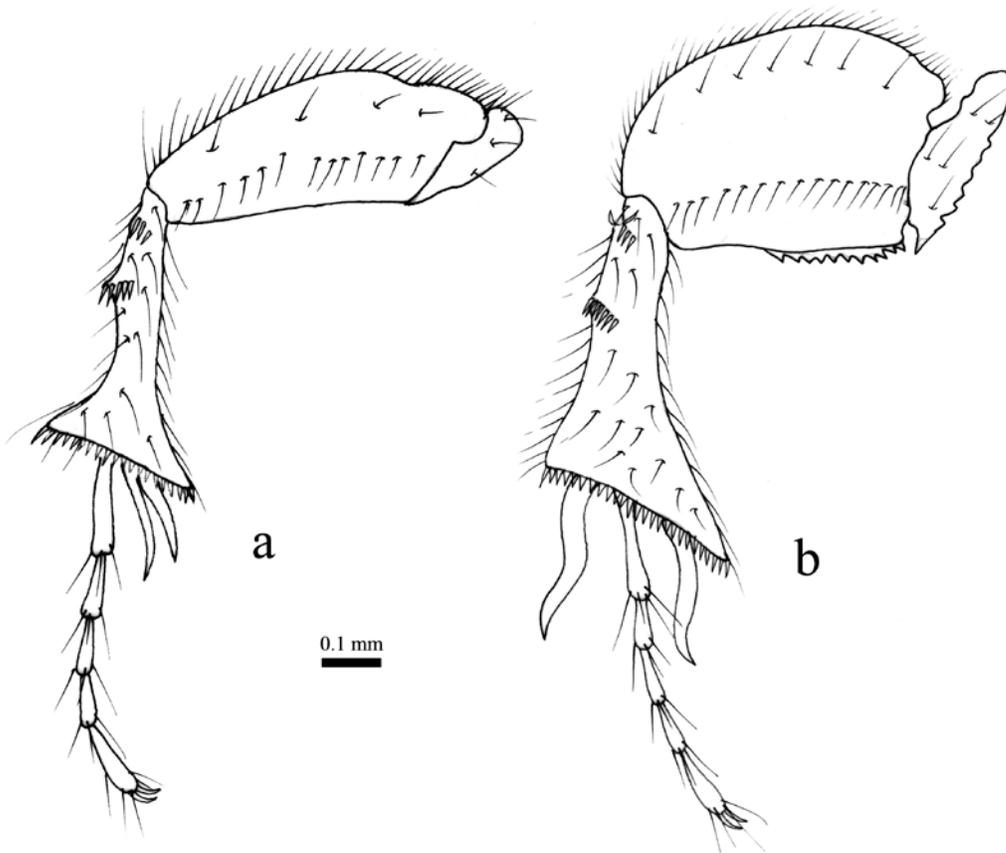


Figura 23. Vista ventral de las patas de *A. hirtum* (vista ventral). a) pata mesotorácica; b) pata metatorácica.

Metacoxas con líneas marginal del margen posterior, lateral y submarginal del margen anterior; apófisis externa de la cavidad metacoxal desarrollada (más larga que la apófisis medial de la metacoxa); metatrocánter con borde interno aserrado (Fig. 24a-b). Metafémures más largos que anchos, engrosados, borde anterior con sedas delgadas y cortas, borde posterior con una línea de sedas, proceso aserrado que se extiende desde la parte basal a la mitad, línea de sedas posterior en los metafémures que se proyectan hasta la mitad de la muesca externa de inserción del metafémur y la metatibia (*P. tricornis*, *A. halffteri*, *A. hirtum*, *A. n. sp1*, *A. n. sp2*, *A. ramosae*, *A. simplicifrons* y *A. strobili*) (Fig. 24a) o proyectadas hasta la base de la muesca externa de inserción del metafémur y la metatibia (*A. bosqui*, *A. landbecki*, *A. monrosmuntanolae*, *A. n. sp3*, y *A. rufum*) (Fig. 24b), estas líneas puede proyectarse hasta la unión con el trocánter (*P. tricornis*, *A. halffteri*, *A. hirtum*, *A. n. sp1*, *A. n. sp2* y *A. strobili*) o no (*A. bosqui*, *A. landbecki*, *A. monrosmuntanolae*, *A. n. sp3*, *A. ramosae*, *A. rufum* y *A. simplicifrons*).

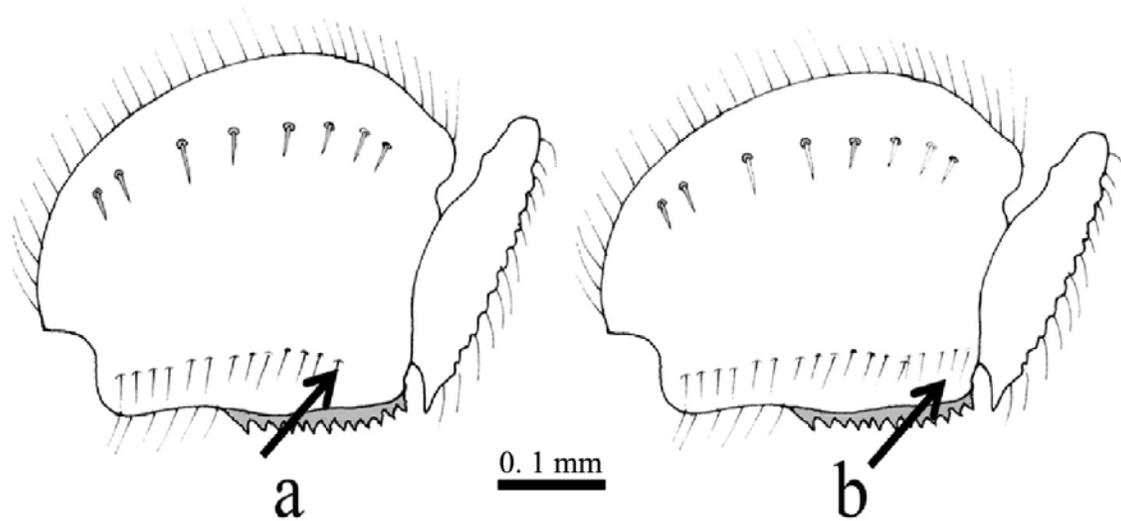


Figura 24. Vista ventral del metafémur. a) *A. hirtum*; b) *A. halffteri*. La fecha indica la proyección de la sedas posteriore.

Metatibias basalmente estrechas, ampliándose hacia el ápice (tres veces más anchas en el ápice); con dos carenas transversales en la cara lateral, carenas completas (desde el margen dorsal al margen ventral), una en la base y otra en la parte media, soportando sedas delgadas y largas, ápice de las metatibias truncado (*P. tricornis*, *A. hirtum*, *A. ramosae*, *A. simplicifrons* y *A. strobili*) o desarrollado (*A. bosqui*, *A. halffteri*, *A. landbecki*, *A. n. sp1*, *A. n. sp2*, *A. n. sp3*, *A. monrosmuntanolae* y *A. rufum*), borde mesial entero en los machos, superficie de la metatibias con sedas delgadas y cortas irregularmente distribuidas; borde apical con sedas cortas, gruesas espiniformes, borde externo de las metatibias con sedas, las cuales se pueden extender o no al borde apical, éstas sedas pueden estar dispuestas en una sola línea o no sin un arreglo determinado (*A. bosqui* y *A. landbecki*); dos espinas tibiales apicales una interna y una externa tan largas como el primer mesotarsómero (Fig. 25); área entre las dos espinas apicales de la metatibia con un proceso (soportando dos sedas delgadas y largas) (*A. hirtum* y *A. strobili*) o proceso ausente en el resto de las especies (Fig. 26). Metatarsómeros delgados, basalmente estrechos y apicalmente dilatados, subcilíndricos; el primer metatarsómero, de igual longitud que el resto de los tarsómeros, placa unguitactora presente por debajo de la base de las uñas, soportando dos sedas, borde externo del 5^{to} metatarsómero con una muesca ligeramente profunda (Fig. 27).

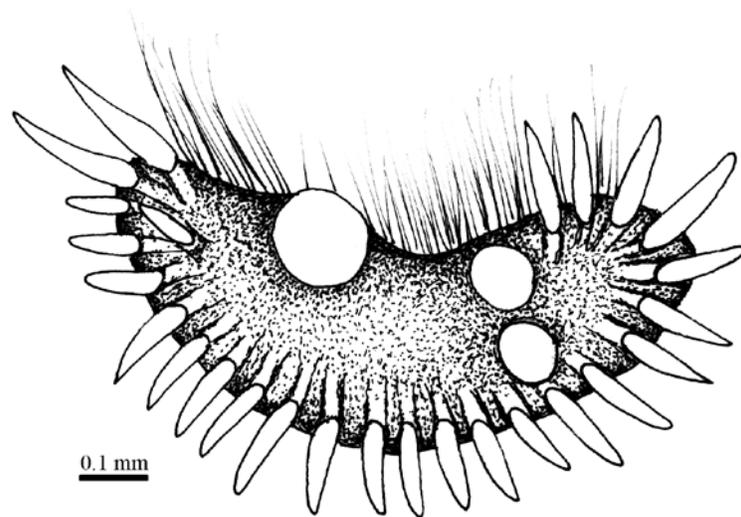


Figura 25. Vista interna del ápice de la metatibia de *A. bosqui*. Las zonas blancas corresponden, la mayor a la inserción del primer metatarsómero, las otras dos pequeñas a las inserciones de las espinas apicales tibiales.

Uñas. Las uñas son simples, de igual longitud en todas las patas, con el ápice agudo y fuertemente curvadas, carente de proceso basales y/o denticiones (Fig.27).

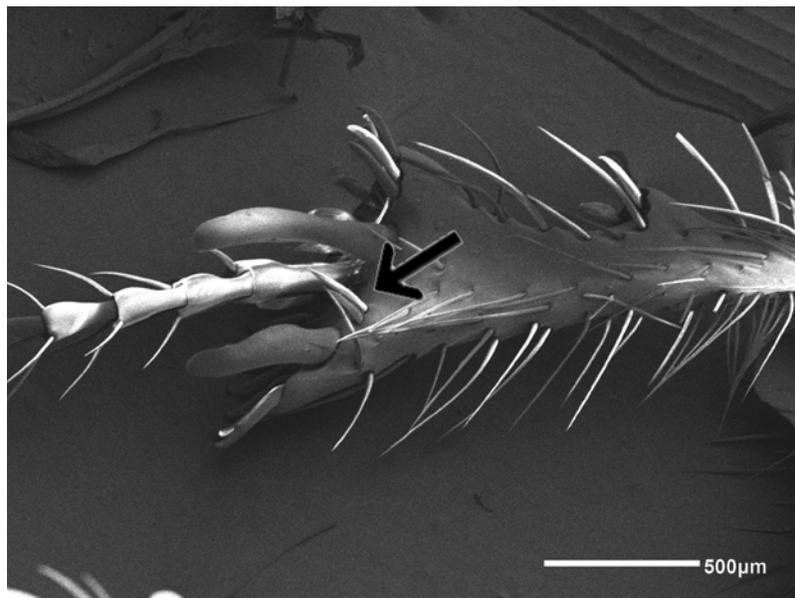


Figura 26. Vista de la cara interna del ápice de las metatibias de *A. strobeli*.

Alas. Élitros. Los élitros de los Allidiostomatinae cubren completamente el metanoto y los metaepímeros, como también los terguitos y abdominales. Cuando el individuo presenta las alas plegadas y en posición de reposo, los élitros cubren todos los estigmas respiratorios condición “Laparosticti”.

Los élitros son más largos que anchos, exhiben poca variación en su forma general, coloración poco variable, desde el color cereza a pardo oscuro casi negro, existiendo dichas variación dentro de la misma especie en poblaciones aisladas.

Saliente elitral, a un nivel más bajo en comparación a la superficie elitral, desarrollado, margen anterior en vista dorsal no sinuado; distancia del ápice de la placa humeral al ápice de la vena basal de la subcostal corto, margen anterior desarrollado, en vista dorsal recto a cóncavo, sutura radio-medial casi recta, lóbulo anal completamente desarrollado, borde apical interno redondeados (Fig. 28).

Los élitros son convexos, con bordes redondeados; callos humerales bien definidos, prominentes. Élitros con presencia de estrías longitudinales (10 en total), las cuales pueden estar o no marcadas, dependiente del tipo de puntos que la especie presente (desde oceladas a simples); amplitud de la primera estría elitral con respecto a la segunda variable entre las especies, las sedas pueden ser cortas y espiniformes o largas y delgadas, la presencia y forma de las espinas es un carácter variable que permite identificar las diferentes especies dentro de la subfamilia (Fig. 29a-b).

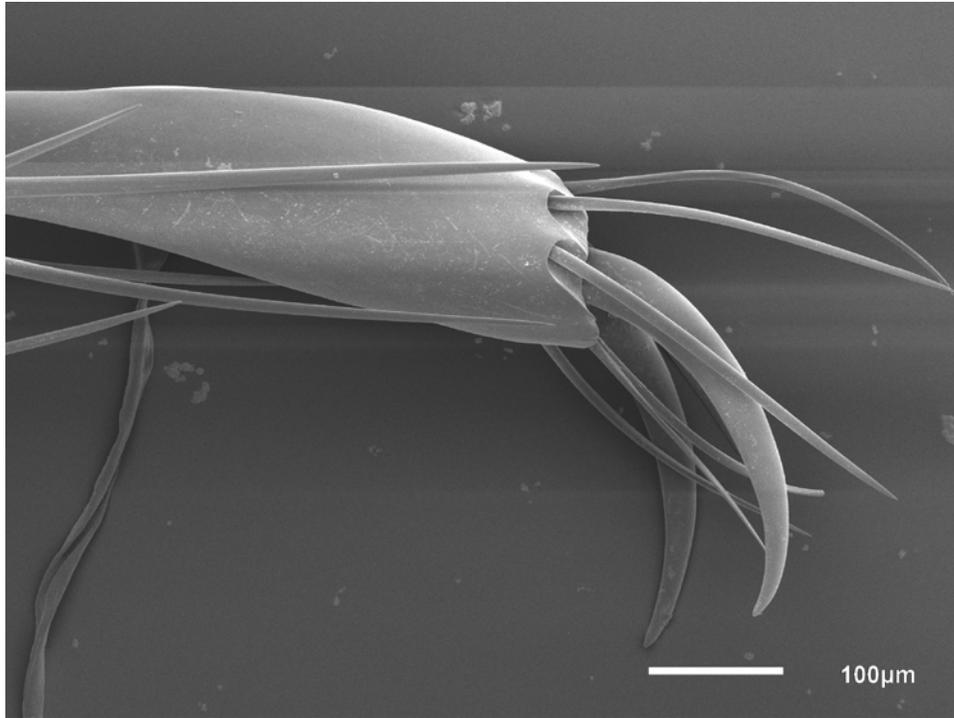


Figura 27. Uña metatarsal (vista lateral externa) de *A. strobili*.

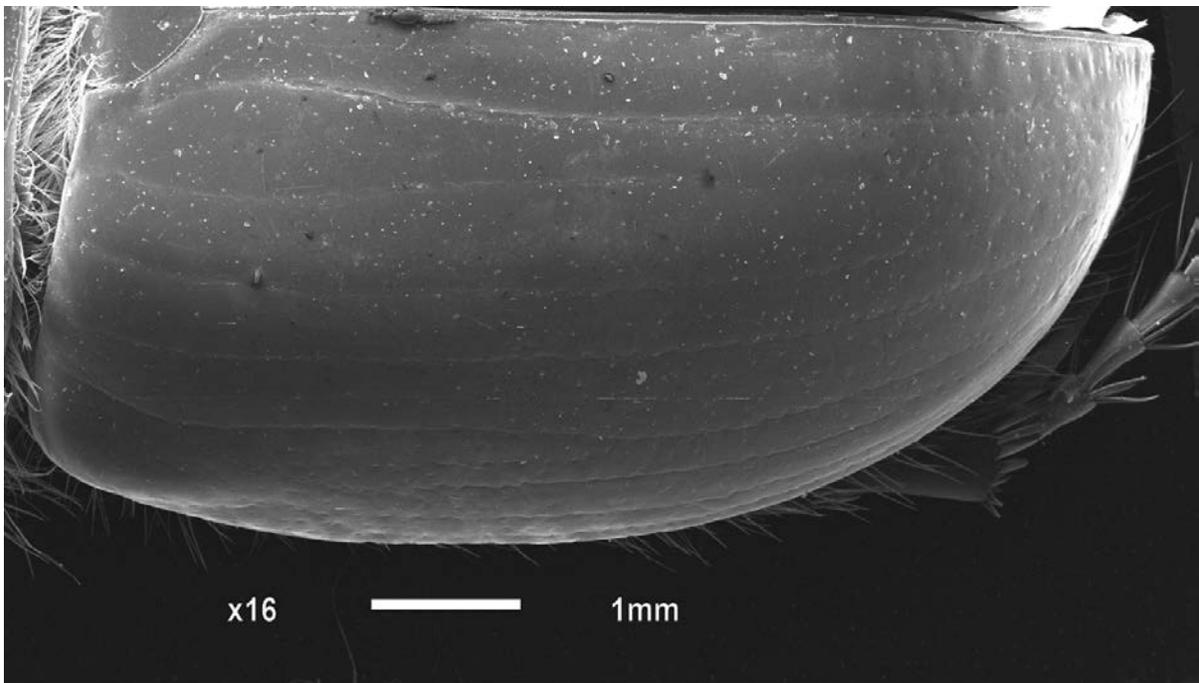


Figura 28. Élitros de *A. landbecki*.

Epipleuron angosto en todas las especies, expuesto latero-ventralmente en el cuarto anterior del borde elitral y se estrecha gradualmente hasta el nivel de las metacoxas, en donde se continúa o se confunde con el margen exterior del élitro, el cual, en general, alcanza hasta el ápice elitral (Fig. 22a-b).

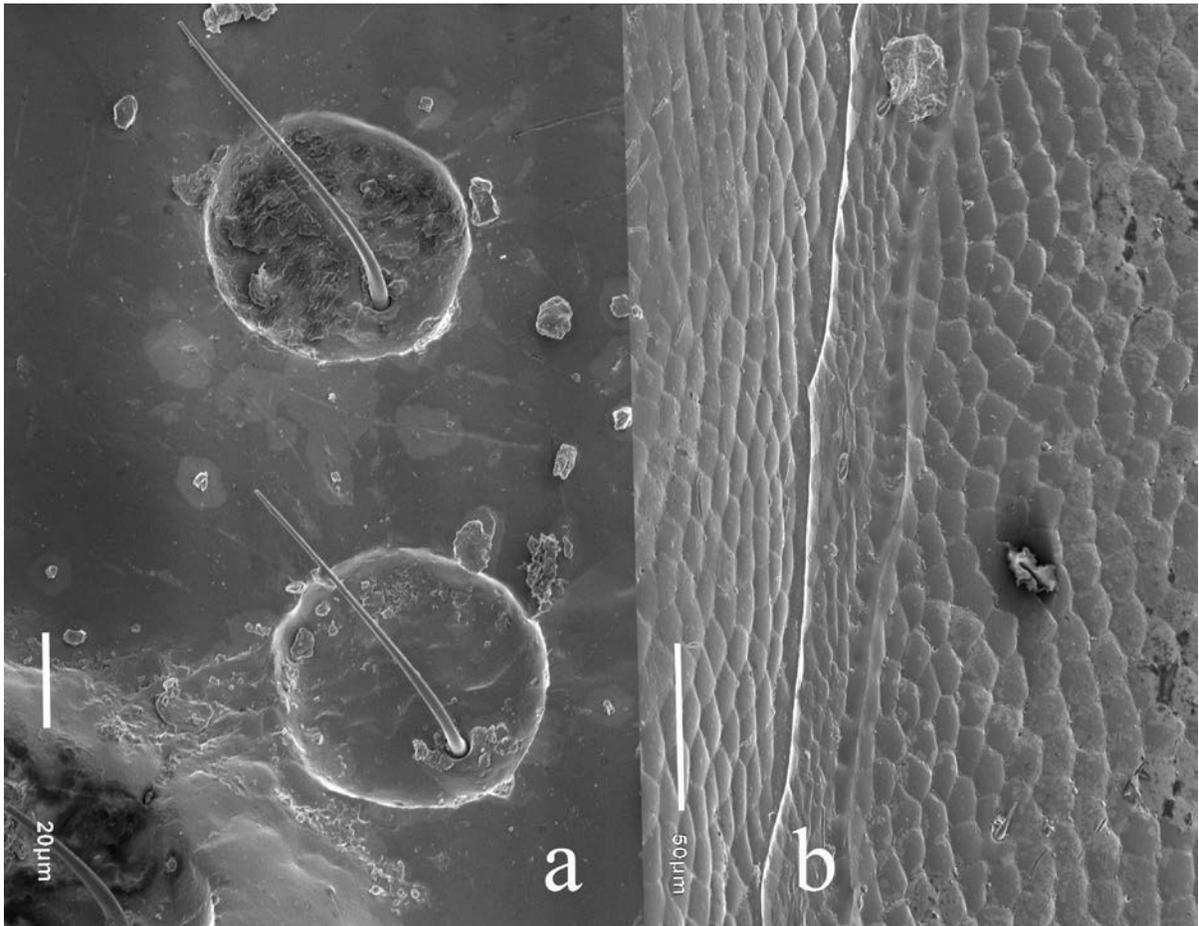


Figura 29. Seda sobre dorso del élitro. a) *A. strobili*; b) *A. landbecki*.

Las alas metatorácicas son siempre membranosas, de color amarillento translúcido o sencillamente hialinas. La venación es uniforme en la subfamilia.

Como en todo los demás grupos de Scarabaeidae *sensu lato*, las especies de la subfamilia Allidiostomatinae presentan tres escleritos axilares metatorácicos claramente definidos en la inserción alar (Fig. 30a-c) sin variación alguna dentro de la subfamilia, conservando un patrón único dentro de los scarabaeideos.

Borde anterior del ala distal de la articulación apical completamente setosa, sedas largas; vena alar RA_3 y RA_4 en su tercio basal ligeramente divergente, ligeramente doblada, apicalmente separadas; vena alar RA_4 (basalmente) interrumpida (separada de la RA_3); vena alar RP_1 basalmente reducida, ampliamente separada de RP_2 ; vena alar RP_1 apicalmente subparalela con RP_4 , Radio RA_3/RA_4 distintivamente más larga RA_4 ; vena RA_4 en su parte apical dividida (una pequeña esclerotización paralela a su borde interno), vena anal (AA_{3+4}) agudamente doblada Kukulova-Peck y Lawrence (2004) (Fig. 31).

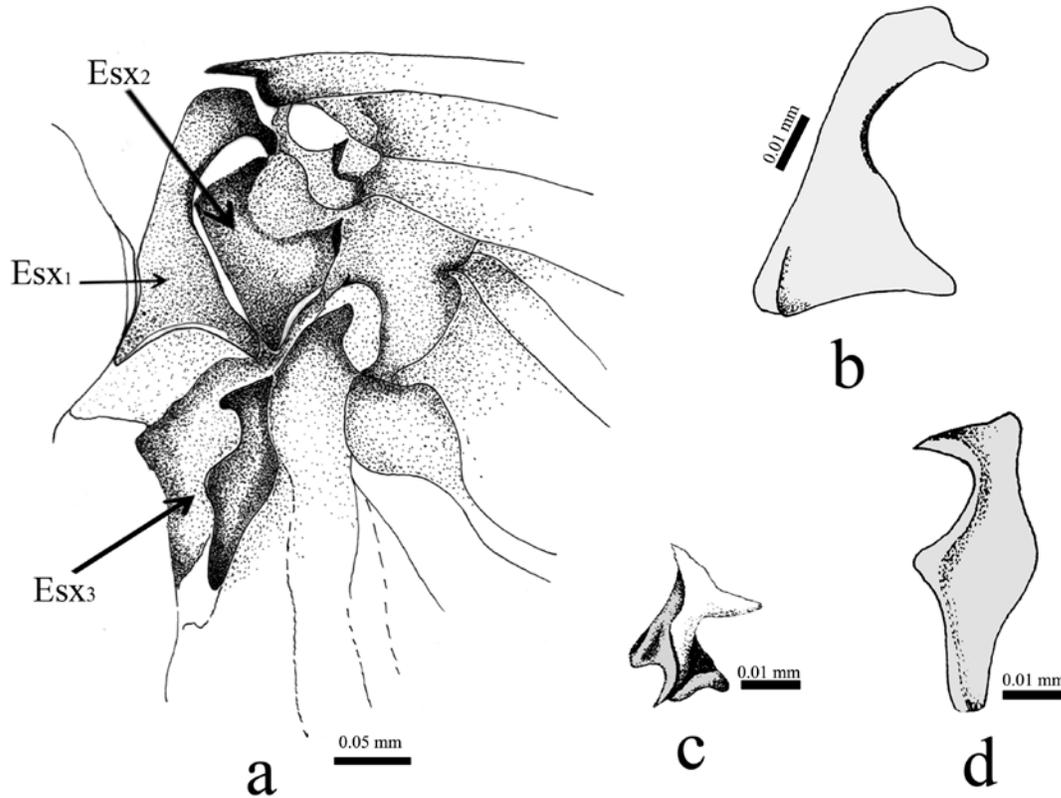


Figura 30. Escleritos axilares. a) Ala membranosa, parte basal; b) Esclerito axilar1 (Esx_1); c) Esclerito axilar2 (Esx_2); d) Esclerito axilar3 (Esx_3).

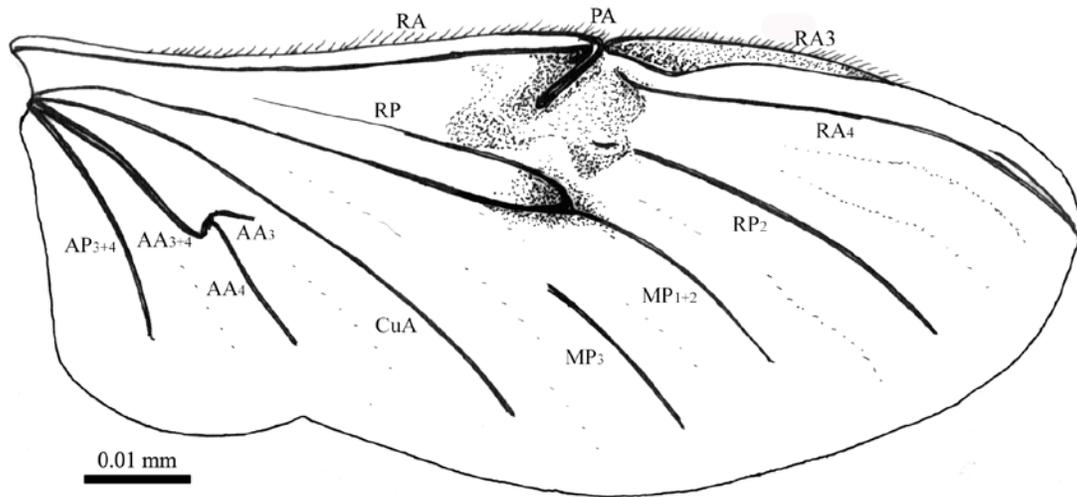


Figura 31. Ala membranosa de *A. rufum*. Anal anterior (AA), cubital anterior (CuA), pliegue anterior (PA), media posterior (MP), radial anterior (RA₃), radial anterior (RA₄), radial posterior (RP).

Abdomen

El abdomen de Allidiostomatinae es de tipo haplogástrico, scarabaeoiforme y representa cerca de la mitad del volumen corporal y alrededor de un 40% de su peso total vivo. Consta de ocho segmentos que se pueden apreciar, cuyos terguitos se distinguen claramente en cualquiera de los ángulos visibles (Fig. 32); los esternitos son poco visibles debido a la reducción y fusión de los pleuritos y los esternitos de los primeros segmentos con su homólogo del tercer segmento. Edmonds (1972) considera que la placa pigidal de los scarabaeidos equivaldría al tergo del VIII segmento, y el sexto esternito visible representa el esternito del mismo VIII segmento. No obstante, aquí el VI esternito visible será denominado como “placa anal”, y la placa pigidal será referida como “pigidio” (Morón, 1986, 2004).

El primer terguito es poco esclerosado, en algunas especies se aprecia totalmente membranoso, quedando oculto en forma parcial entre el segundo terguito y el metanoto. Los terguitos II al VI están más esclerosados que el I, y conservan claramente definidas las suturas de articulación intersegmentales, sin presentar acroterguitos conspicuos; en conjunto forman una depresión amplia, delimitada por sus propias áreas pleurales y latero-esternales, con parte del VII terguito, en el cual se aloja, durante el reposo, parte del volumen de las alas membranas plegadas.

Como se indica inicialmente, el primer esternito se ha reducido y fusionado al segundo esternito, del cual sólo se aprecian los extremos laterales por encima del borde externo de las metacoxa (condición haplogástrica), en tanto el resto de la superficie está fusionada con el tercer esternito, formando de las cavidades metacoxales, dividida parcialmente por una proyección antero-mesial del mismo esternito III (Fig. 32) encajando entre las bases de las metacoxas.

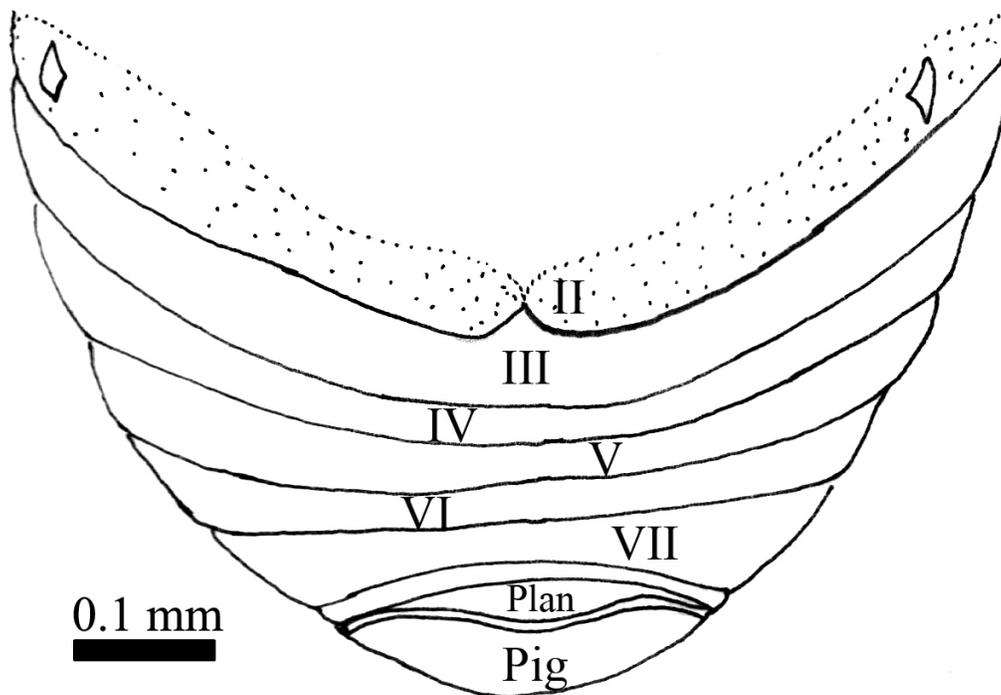


Figura 32. Vista ventral del abdomen de *A. rufum*. Ventritos I al VII, placa anal (Pla), pigidio (Pig).

Esternito abdominal VII (penúltimo esternito visible ventralmente) con una membrana estrecha, ventralmente visible, separado, quilla abdominal presente (rodeando todo el área abdominal lateral y posterior) o ausente.

El VII terguito es el más amplio y esclerosado, todos los terguitos son cubiertos cuando el individuo está en reposo. El pigidio en general tiene forma subtriangular, con un disco uniformemente convexo, aún en vista lateral, su superficie es homogénea en la subfamilia, rugo punteado y con una cobertura setífera de sedas delgadas y moderadamente largas, de color pardo.

Como en otros miembros de la superfamilia Scarabaeoidea, los pleuritos están reducidos y aparentemente fusionados a los bordes laterales de los esternitos. La unión entre estos bordes y los terguitos forman un surco membranoso, el cual corre desde el primer al sexto segmento, mientras el VII terguito se encuentra unido fuertemente al esternito respectivo por medio de una sutura esternotergal, que puede o no estar completa en algunos grupos, mientras que en otros sólo se aprecia parcialmente, debido a un mayor grado de fusión de los dos escleritos, en el caso de Allidiostomatinae, el propigidium y esternito están completamente separados.

Todos los estigmas respiratorios abdominales tanto en machos como en hembras, se encuentran en el área membranosa pleural limitada dorsalmente por los terguitos y ventralmente por los esternitos, presentando así la condición “Laparosticti”; Allidiostomatinae presenta ocho pares de espiráculos. El espiráculo del primer segmento es siete veces más largo que el segundo. Los espiráculos de los segmentos 2-4 son similares en tamaño; los espiráculos en los segmentos 5 al 8 son de menor diámetro y con una apertura ligeramente más pequeña (Fig. 33).



Figura 33. Vista lateral del área pleural de *A. rufum*. Terguito (Tg), ventrito (Et).

El espiráculo del primer segmento abdominal puede poseer un atrio ligeramente profundo o estar ausente. El aparato de filtrado posee dos bordes sólidos, cada uno contiene una línea de numerosas trabéculas dentiformes y labios fusionados en la línea media baja. La apertura subatrial posee una forma de ranura. Los espiráculos en los segmentos I al VII cada uno con dos apodemas subatriales (Ritcher, 1969a).

Endoesqueleto

Como en la morfología externa, en la presente tesis, encontramos que los procesos endoesternales de los escarabaeoideos aportan información muy importantes sobre las relaciones evolutivas a nivel de familias y subfamilias. Basado en ello, extraemos algunos caracteres y sus estados en los diferentes grupos, tratando detalladamente su morfología. Los apodemas más importantes se encuentran a nivel torácicos; en el protórax las apófisis proesternales se encuentran bien desarrollados, con espatulada, diferentes a otros escarabaéidos estudiados (Edmonds, 1972; Morón, 1986).

En el mesoesternito, el brazo mesofurcal, posee la lámina anterior más corta que la lámina dorsal; lámina dorsal sin reborde; un puente esclerosado une los brazos mesofurcales; proceso dorsal (p_1) comparado con la cavidad mesocoxal muy corto (menos de ocho veces el diámetro de la cavidad coxal), apicalmente estrecho, proceso anterior (p_2) presente, separado de la lámina anterior, proceso interior (p_3) ausente (Larsén, 1966) (Fig. 34).

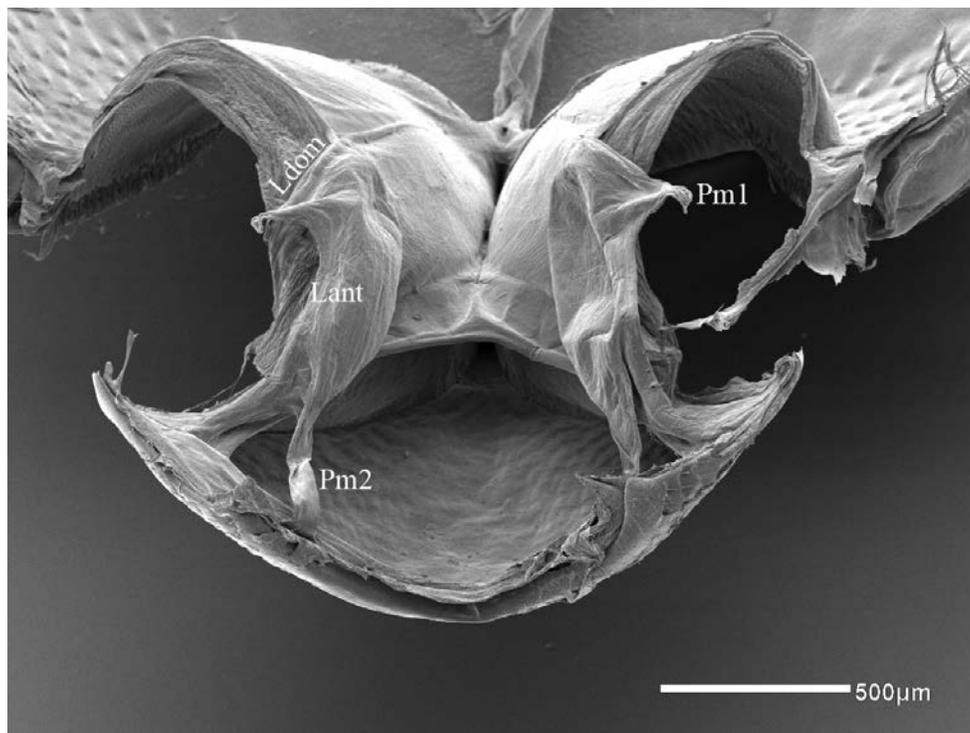


Figura 34. Vista ventral del meso-endoesternito en *A. rufum*. Lámina anterior (Lant), lámina dorsal media (Ldom), Proceso m_1 (Pm1), Proceso m_2 (Pm2).

El metaendosternito, en vista lateral presenta el margen anterior y posterior del borde ventral medio ligeramente separados (hasta la mitad de o menos de la línea metaesternal) pero no unidos en la base; la metafurca, con la porción apical del borde medio ventral (porción apical de la sutura ventral, en vista lateral) corta (más corta que el brazo furcal), el ápice del borde ventral medio (porción apical de la sutura ventral, vista lateral) arqueada; unión de la sutura ventral al metaendosternito (en vista lateral) unidos a la altura de la unión de los brazos metafurcales (Figs. 35a-b).

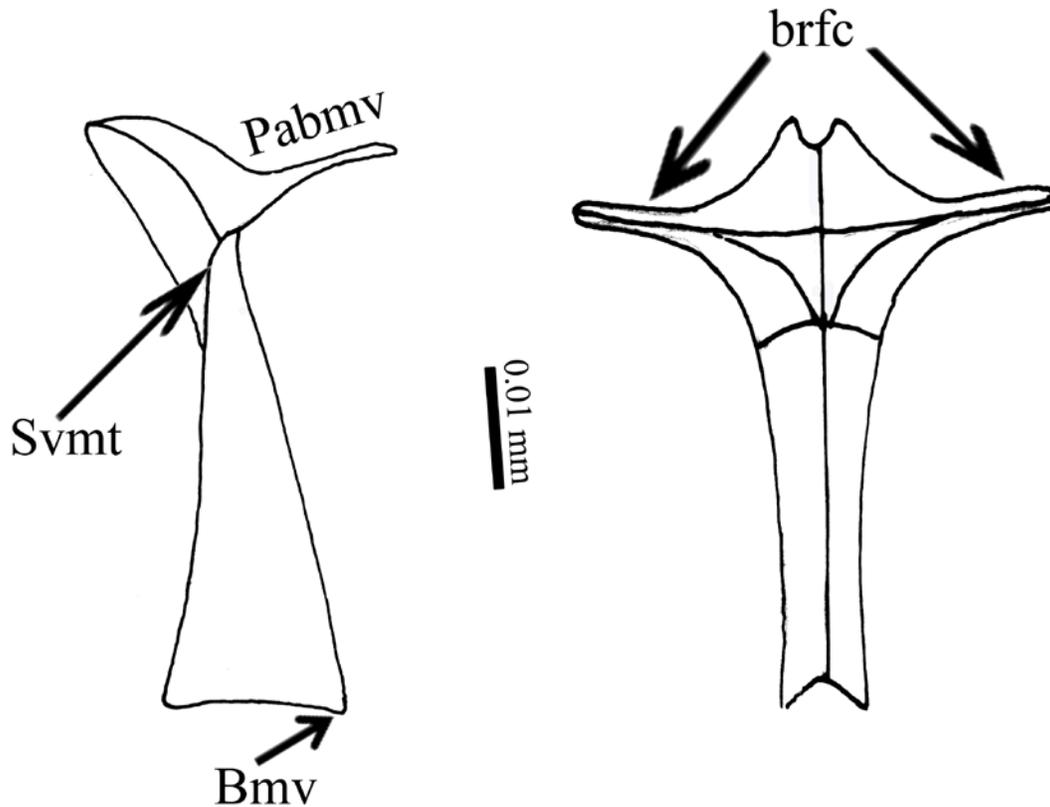
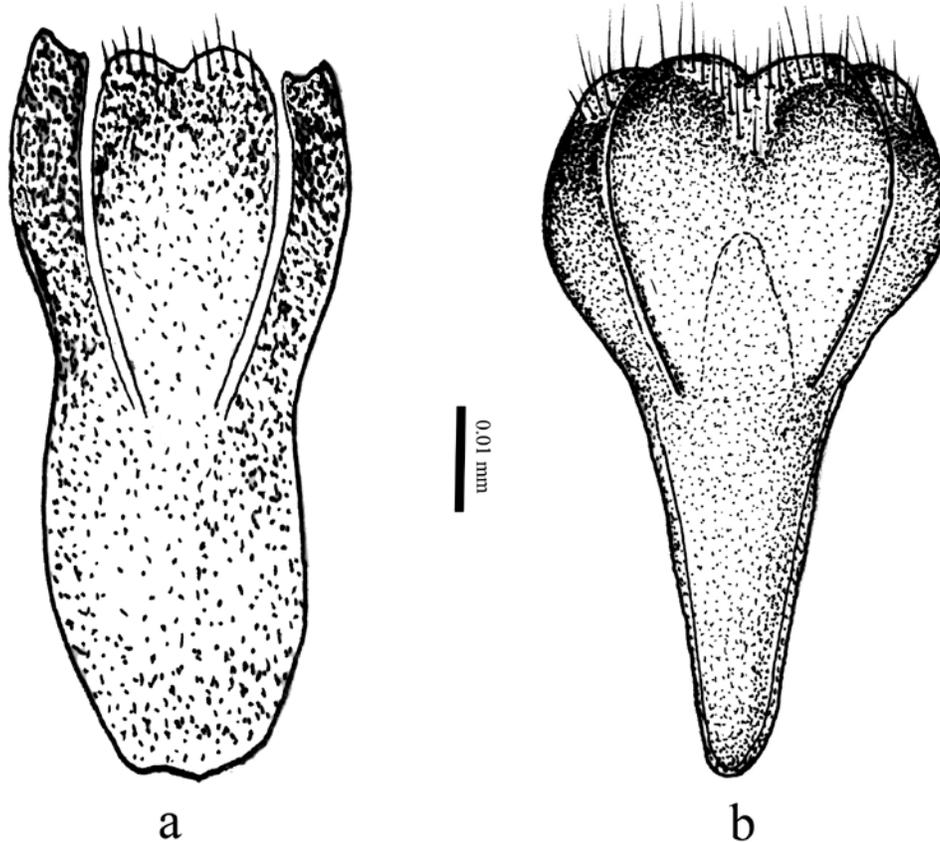


Figura 35. Metaendosternito. a) Vista lateral; b) vista postero-anterior. Brazo metafurcal (brfc), borde ventral medio (Bmv), porción apical del borde medio ventral (Pabmv), sutura ventral metaesternmito (Svmt).

Epiculum gastrale, esclerito situado en la membrana perigenital del abdomen en los machos, cuyos brazos rodean a la capsula genital, apoyando los movimientos de salida y retracción del órgano copulador con forma de “Y”, varía considerablemente entre las especies, conserva un mismo patrón

(Figs. 36a-b). Esta estructura correspondería a una modificación de IX esternito retraído, según lo han sugerido Sharp y Muir (1912) y Crowson (1981).

La ausencia de este esclerito en forma de “Y” en las hembras de Coleoptera hace suponer a Crowson que sería el IX segmento que se ha integrado a los genitales externos, dividiéndose en un par de valvíferos.



Figs. 36a-b. Epiculum gastrale (vista frontal). a) *A. ramosae*; b) *A. bosqui*.

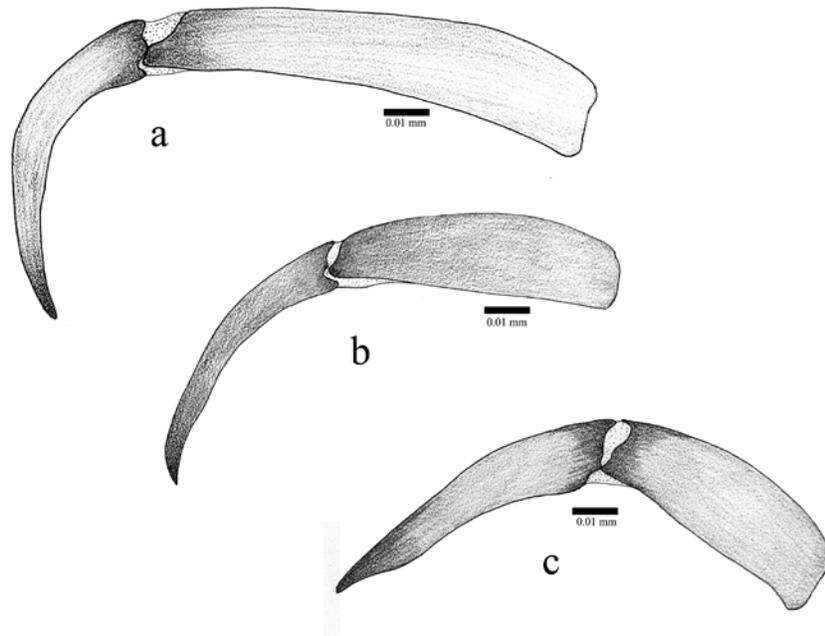
Genitales

La morfología y la nomenclatura de los genitales externos de los allidiostomatinos no se han revisado, no obstante, siendo este el primer trabajo en el cual son analizadas estas estructuras tanto para machos como hembras, se sigue la terminología usada por d’Hotman y Scholtz (1990a,b) y Lawrence *et al.* (2011).

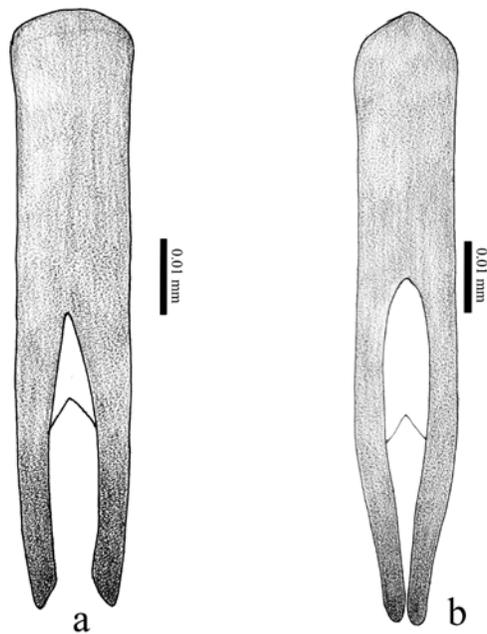
Genitalia masculina. La genitalia masculina de los allidiostomatinos al igual que el resto de los Scarabaeoidea presentan estructuras que varían considerablemente a nivel de las especies, tanto en la forma, como en las proporciones y ornamentos.

Falobase ventralmente membranosa, sin desarrollo del pie basal del tegmen, borde basal lateral izquierdo sin un proceso, proporción parámetros/falobase variable, más largos que la falobase (*P. tricornis*, *A. hirtum*, *A. n. sp1*, *A. ramosae* y *A. strobili*) (Fig. 37b), más cortos que la falobase (*A. bosqui*, *A. landbecki*, *A. monrosmuntanolae*, *A. n. sp3*, y *A. rufum*) (Fig. 37a) y tan largos como la falobase (*A. halffteri*, *A. n. sp2* y *A. simplicifrons*) (Fig. 37c), ápice de los parámetros no aguzados (*A. landbecki*, *A. n. sp3*, y *A. rufum*) (Fig. 38a) y aguzados (*P. tricornis*, *A. bosqui*, *A. halffteri*, *A. hirtum*, *A. n. sp1*, *A. n. sp2*, *A. monrosmuntanolae*, *A. ramosae*, *A. simplicifrons* y *A. strobili*) (Fig. 38b), apicalmente convergentes (*A. bosqui*, *A. halffteri*, *A. hirtum*, *A. landbecki*, *A. n. sp1*, *A. n. sp2*, *A. n. sp3*, *A. monrosmuntanolae*, *A. rufum*, *A. simplicifrons* y *A. strobili*) (Fig. 38a), divergentes (*P. tricornis* y *A. ramosae*) (Fig. 38b), placas esclerosadas en el ápice ventral presentes y fusionadas una a la otra, ostium basal de la grande, mayor a la mitad de la longitud de la falobase; parameros fusionados hasta su tercio medio basal, curvatura en vista lateral variable, fuertemente curvado en su tercio medio (*A. bosqui*, *A. landbecki*, *A. n. sp1*, *A. n. sp3*, *A. monrosmuntanolae* y *A. rufum*) y ligeramente curvado en su tercio medio (*P. tricornis*, *A. halffteri*, *A. hirtum*, *A. ramosae*, *A. n. sp2*, *A. simplicifrons* y *A. strobili*) (Fig. 37a-c).

Endofalo: temones presentes, largos y delgados, pieza en forma de “V” completamente desarrollada (una sola placa), posición de la pieza con forma de “V” con relación a los temones, se proyecta pero no se fusiona con ellos, proporción pieza en forma “V” y temones similares en longitud, ausencia del esclerito medio, área sinsiliforme distal del endofalo presente, con sedas en forma de dedo, área sensiliariforme media del endofalo claramente en *P. tricornis* se pueden ver una sedas con forma de diente de tiburón, área distal del endofalo con sedas en forma de dedo, densas (ornamentos del edeago), flagelos delgados y ligeramente largos (Fig. 39a-c).



Figuras 37a-c. Vista lateral de los parameros. a) *A. monrosmuntanolae*; b) *P. tricornis*; c) *A. simplicifrons*.

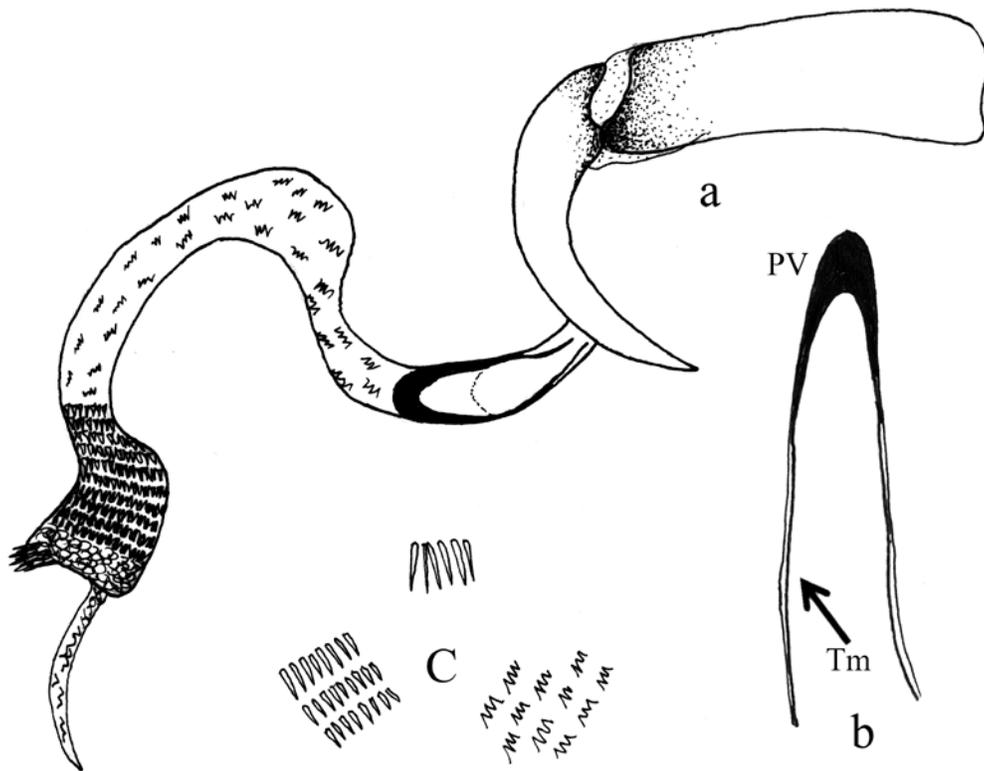


Figuras 38a-c. Parámetros, vista antero-posterior. a) *A. rufum*; b) *P. tricornis*.

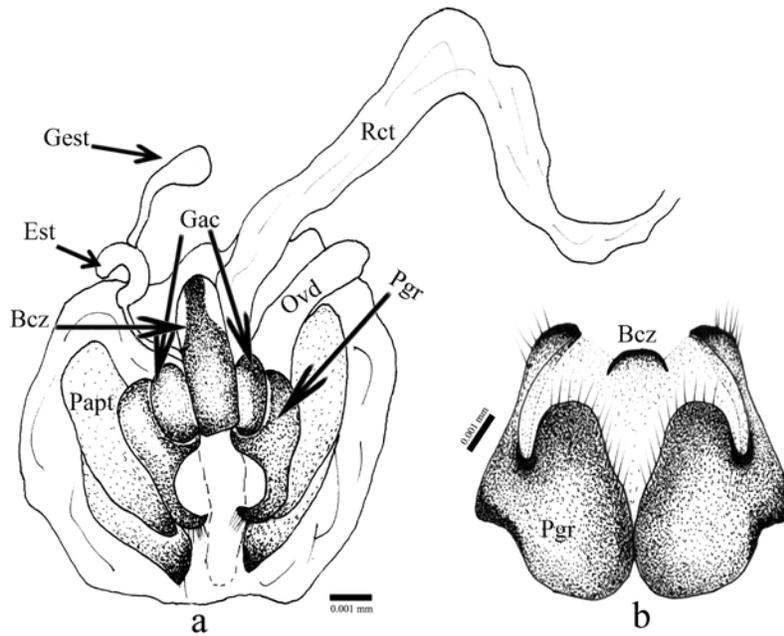
Genitalia femenina. En general la genitalia de las hembras es simple al igual que en los machos, consta de una par de placas inferiores y un par de placas superiores, las cuales presentan sedas apicales delgadas y largas. Cada una de estas placas están parcialmente articuladas entre sí y se sostienen por un conjunto de membranas o simplemente están fusionadas (Fig. 40b).

Glándula accesorial, ausente; estilos verdaderos presentes y fusionados al gonocoxito; porción esclerosada del valvífer ausente; glándulas accesorias izquierda y derecha claramente separadas de la vagina (Fig. 40a).

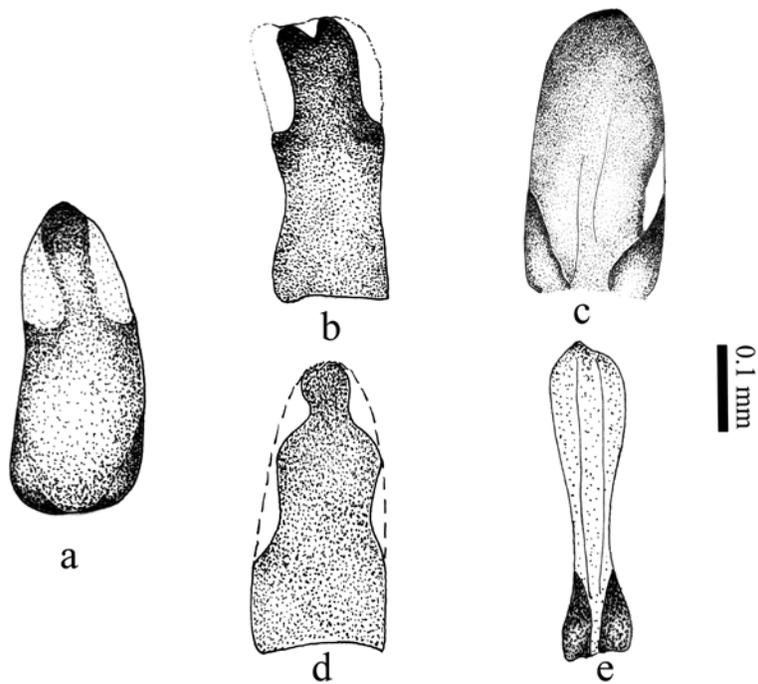
Bursa copulatrix esclerosada, el grado de esclerotización varia dentro de las especies, proyección mesial de la esclerotización entera, proyectada hasta el ápice (Figs. 41a-e).



Figuras 39a-c. Genitalia masculina. a) Vista lateral con eversión del saco; interno de *A. rufum*; b) ornamentos del edeago; c) temones (TM) y placa en forma de “V” (PV).



Figuras 40a-b. Genitalia femenina. a) Sistema reproductor de *A. rufum*; b) Placas esclerosadas de *A. halffteri*. Bursa copulatrix (Bcz), glándula accesorial (Gac), glándula espermatecal (Gest), espermateca (Est), Oviducto (Ovd), paraprocto (Papt), protíger (Pgr).



Figuras 41a-e. Bursa copulatrix en Allidiostomatinae. a) *A. bosqui*; b) *A. landbecki*; c) *A. halffteri*; d) *A. n. sp3*; e) *A. hirtum*.

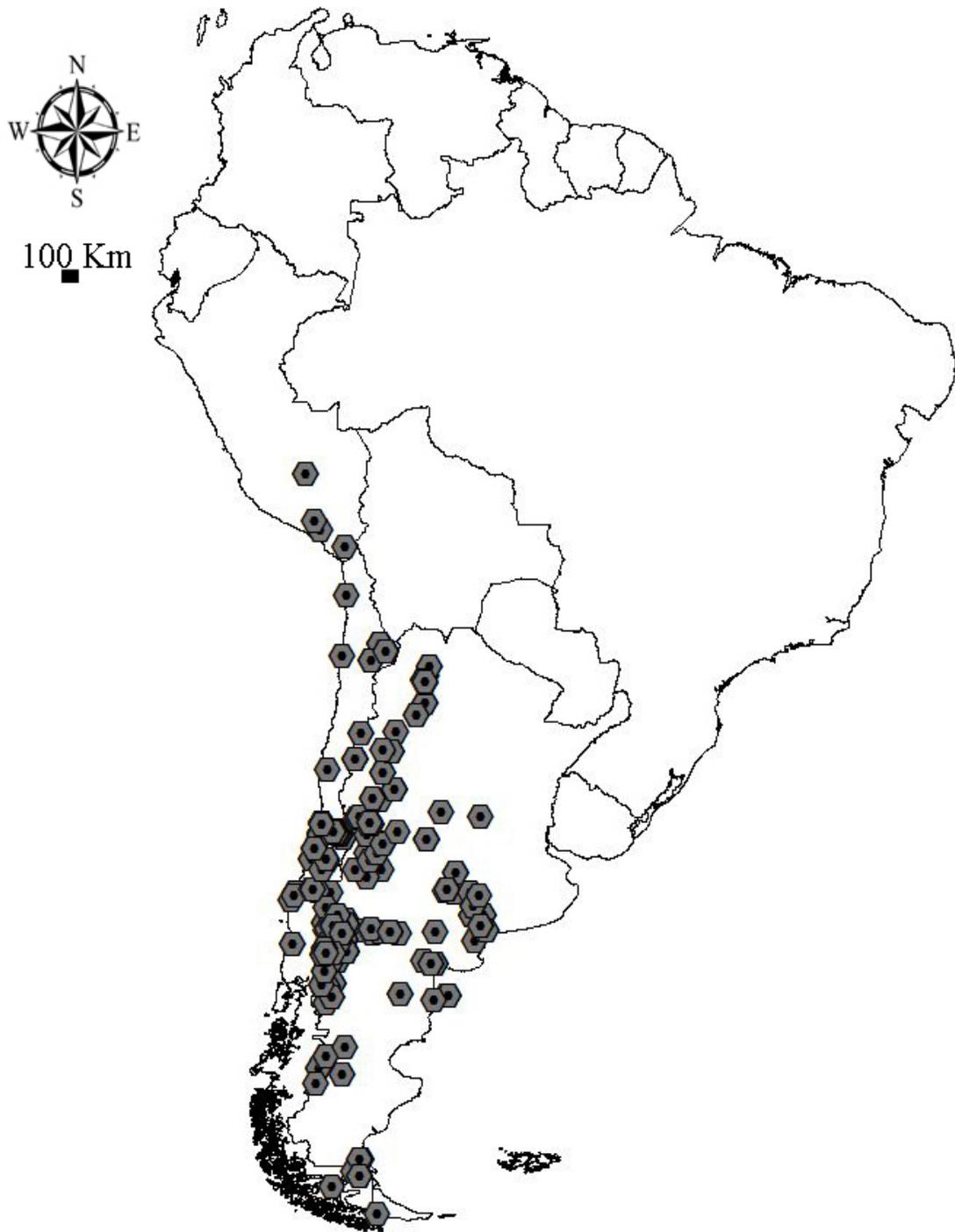


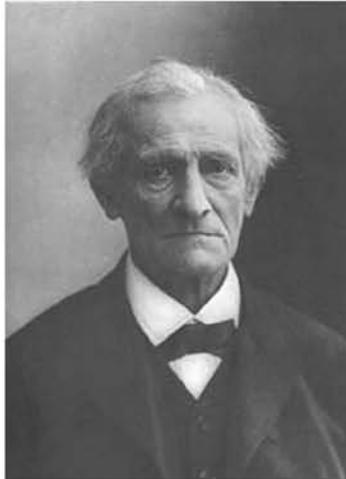
Figura 42. Distribución geográfica de la subfamilia Allidiostomatinae.

CAPÍTULO II

REVISIÓN SISTEMÁTICA



Gilberth J. Arrow
(1873-1948)



Leon Fairmaire
(1820-1906)



Friedrich Ohaus
(1864-1946)



Ramón A. Gutiérrez
(1917-1953)



Antonio Martínez
(1922-1993)

Capítulo II

REVISIÓN SISTEMÁTICA DE LA SUBFAMILIA ALLIDIOSTOMATINAE

Subfamilia Allidiostomatinae Arrow, 1940.

La subfamilia está conformada por dos géneros, *Allidiostoma* Arrow, 1940 y *Parallidiostoma* Ocampo y Colby, 2009, los cuales comprenden 12 especies y una especie respectivamente, de distribución restringida a las zonas áridas y semiáridas de América del Sur Austral (Martínez, 1956; Ocampo y Colby, 2009). Los adultos de la subfamilia Allidiostomatinae, se diferencian de las demás subfamilias de Scarabaeidae por la siguiente combinación de caracteres: mandíbula (conducto mandibular) presente; galea apicalmente con sedas delgadas y largas; palpíger y prementón ampliamente separados por un área membranosa; lóbulo caudal del postnotum (metatórax) largo y estrecho; metafurca, ápice del borde ventral medio (porción apical de la sutura ventral, vista lateral) arqueada; base de la inserción mesocoxal en el mesoesternon dilatada; meso y metafémur, carena transversal ausente; línea de sedas posterior en los metafémures proyectadas hasta la mitad de la muesca externa de inserción del metafémur y la metatibia; metatrocánter (borde externo) aserrado; borde posterior del metafémur aserrado desde la parte basal a la mitad; estrías elitrales presentes (once); proporción primera estría elitral y la segunda similar en amplitud o iguales en algunas especies; espiculum gastrale (proyección media basal del ápice craneal) mediana en longitud; parámetros más largos que la falobase (algunas especies presentan una mayor longitud de los parámetros con respecto a la falobase); parámetros fusionados hasta su tercio medio basal; bursa copulatrix esclerosada.

Historia nomenclatural.

En 1904, Gilbert Arrow describió un nuevo género el cual llamó *Idiostoma* argumentando que no tenía relación con ningún otro grupo antes conocido y formalmente crea una nueva subfamilia para poder ubicarlo. Arrow realizó la descripción morfológica del grupo con base en las dos nuevas especies que él describió dentro del género: *Idiostoma rufum* Arrow, 1904 e *Idiostoma medon* Arrow, 1904. En el mismo trabajo, él designó a *Idiostoma rufum* como especie tipo.

En 1909 en su trabajo “*On the Characters and Relationships of the less-known groups of Lamellicorn Coleoptera, with descriptions of new species of Hybosoridae, etc*”, Arrow realizó una sinopsis del género *Idiostoma*, ubicando algunas especies previamente descritas en las subfamilias Orphninae y Dynastinae. De esta manera, la subfamilia comprendería las siguientes especies: *I.*

landbecki (Philippi, 1873) (= *Phyllognathus paulseni* Fairmaire, 1885 [en este trabajo considerada nueva sinonimia]), *Idiostoma medon* Arrow, 1904, *Idiostoma rufum* Arrow, 1904 e *Idiostoma simplicifrons* (Fairmaire, 1885). Arrow argumentó que las descripciones de Fairmaire son inadecuadas, pues son descripciones breves con muy pocos caracteres diagnósticos; Arrow recibió de parte de Ohaus algunos ejemplares de la especie *I. landbecki* de Chile la cual comparó con *Idiostoma rufum* estableciendo algunas diferencias entre ambas especies, como los puntos, los cuales son más fuerte y alargados en *I. rufum*; así mismo, el borde interno y lóbulos internos de las maxilas. De esta manera, la subfamilia quedaría compuesta por el género *Idiostoma* Arrow, 1904 y cuatro especies.

Por último, Arrow (1912) realiza una sinopsis en la obra “*Coleopterorum Catalogus*” en donde incluye a seis especies dentro del género *Idiostoma* Arrow, 1904, sumando a *Idiostoma hirtum* Ohaus, 1910 e *Idiostoma strobili* Steinheil, 1874

En 1940, Arrow encuentra que el nombre *Idiostoma* no estaba disponible, ya que *Idiostoma* Walsingham, 1882 correspondía a un género de la familia Oecophoridae (Lepidoptera), por lo tanto existía una homonimia para el género; de esta manera, había que darle un nombre nuevo al género, lo cual implicaría también un nombre nuevo para la subfamilia al ser este el género tipo. El CINZ [Art. 39] considera que el nombre de un taxón de nivel de familia es inválido si el nombre de su género tipo es un homónimo más moderno o lo ha suprimido la comisión total o parcialmente. Si ese nombre de nivel de familia está en uso, debe reemplazarse por el nombre disponible más antiguo entre sus sinónimos [Art. 23.35], incluyendo los nombres de sus taxones subordinados de nivel familia, y si no existe tal sinónimo, por un nombre nuevo basado en el nombre válido (sea un sinónimo o un nombre de remplazo nuevo (*nomen novum*) del género original. Dado que los sinónimos de las especies previamente descritas eran géneros ya descritos (*Orphnus* Macleay, 1819 (= *Orphnus paulseni* (Fairmaire, 1885) y *Phyllognathus* Eschscholtz, 1830 (= *Phyllognathus paulseni* Fairmaire, 1885), Arrow considera un nombre nuevo de remplazo para *Idiostoma* y lo llama *Allidiostoma* usando este como raíz para la designar la subfamilia Allidiostomatinae Arrow, 1940.

Ruíz (1924) describe una nueva especie, *Idiostoma porteri*. Posteriormente, Blackwelder (1944) reconoce siete especies dentro de la subfamilia Allidiostomatinae. Blackwelder también realizó algunos cambios nomenclaturales para *Allidiostoma hirtum* (Ohaus, 1910) y *Allidiostoma rufum* (Arrow) al pasar el epíteto de neutro a femenino en género. En el presente trabajo esto es considerado como una enmienda injustificada; no obstante, Blackwelder estabilizó el nombre de la

subfamilia. Gutiérrez (1946) describe una octava especie, *Allidiostoma bosqui* colectada en la Chile. Martínez (1947) describe dos nuevas especies de la Argentina, *Allidiostoma monros-muntañolae* y *Allidiostoma ramosi*. Por último, Martínez (1956) realiza una revisión del género, describiendo una nueva especie de Argentina, *Allidiostoma halffteri* organizando lo relativo a la nomenclatura, propone nuevas sinonimias y elabora una clave para la identificación de las especies.

Lawrence y Newton (1995) realizan la corrección de la subfamilia Idiostominae a Idiostomatinae debido a que la escritura del lexema del género tipo [lexema: *Allidiostomat-*] era incorrecta.

Por último, Ocampo y Colby (2009) describen un nuevo género *Parallidiostoma* con la especie *P. tricornis* Ocampo y Colby, 2009.

***Parallidiostoma* Ocampo y Colby, 2009**

Especie tipo: *Parallidiostoma tricornis* Ocampo y Colby, 2009. Por monotipia.

Diagnosis. Los adultos del género *Parallidiostoma* se distinguen de *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: Clípeo sub-trapezoidal, dientes clipeales ausente; lacinia distalmente larga (llegando a la parte media de la galea), galea más corta que el esclerito del ventro estipe, apicalmente esclerosada; mandíbulas agudas hacía el ápice, curvadas, con una quillas sin formar un surco; labro con el borde anterior mesial continuo; longitud del proceso cefálico mayor a la amplitud inter-ocular; puntos pronotales ocelados, escasos y débiles, tres foveas pronotales anteriores, fovea mesial 1/3 de la amplitud total del pronoto, dos pares de tubérculos pronotales, uno anterior y otro posteriores, los anteriores en dirección antero-posterior, fuertemente curvados, surco pronotal profundo, proyectado más allá de los procesos pronotales, llegando al borde posterior del pronoto; puntos ocelados, puntos en la primera línea elitral contiguos, las dos primeras estrías elitrales similares en amplitud, bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas delgadas y largas que se distribuyen hacía el ápice; espiculum gastrale 1 ½ veces más amplio en el ápice con respecto a la base; parámetros tan largos como la falobase, casi rectos, apicalmente divergentes.

Etimología. Del latín “Par” que significa similar, en lo relativo a la similitud y relación con el género *Allidiostoma*. *Parallidiostoma* es un género neutro gramaticalmente hablando.

***Parallidiostoma tricornis* Ocampo y Colby, 2009**

(Figs. 43-45)

Parallidiostoma tricornis Ocampo y Colby, 2009. [Combinación original].

Especímenes tipo. **Holotipo** macho en la Colección Entomológica del IADIZA: Limantambo/An/Cus; 13°29'43"S / 72°27'50"O / 28.09.2002 / 2700m / A. Bustamante N. "Parallidiostoma / tricornum / Ocampo & Colby / **Holotipo**" Escrito a mano. **Paratipo** USNM labeled: "PERU: Cuzco / 15 km SW Limantambo / 24 Feb. 1979 / W. E. Steiner."(typed); "Parallidiostoma / tricornum / Ocampo & Colby / **Paratipo**" Escrito a mano. El género fue descrito sobre la base de dos especímenes colectados en Perú.

Redescripción. Macho (Fig. 43). Largo: 6,79-6,53 mm. Ancho: 3,86-3,61 mm. *Color*: cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrón-rojizos, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 43): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes, densos en el clípeo, escasos en el área occipital de la cabeza posterior al proceso cefálico; longitud del proceso cefálico mayor a la amplitud inter-ocular. Clípeo sin dientes apicales, sub-trapezoidal, con bordes laterales rectos no interrumpidos. *Mandíbulas* (Fig. 44a-d): agudas hacia el ápice, área incisora ligeramente curvada, ápice agudo, borde externo carente de un diente, área ventral sin quillas que formen un surco medio; labro (Fig. 44e) con el margen anterior continuo; galea más corta que el esclerito del ventro estipe (Fig. 44f); lacinia apicalmente esclerotizada, larga, llegando a la parte media de la galea, pero no fusionada basalmente con la galea; mentón con los bordes laterales redondeados. *Pronoto*: superficie con puntos ocelados, textura punteada, puntos escasos y débiles (<0,5mm); borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes. Procesos pronotales ampliamente separados, fóvea pronotal ½ de la longitud total del pronoto; tres fóveas anteriores (dos laterales y una mesial); dos pares de procesos pronotales, un par anterior y uno posterior; surco pronotal profundo, proyectado más allá de los procesos pronotales, llegando al borde posterior del pronoto. *Élitros*: Puntos ocelados, puntos en la primera línea elitral contiguos unos con otros, las dos primeras estrías elitrales similares en amplitud; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas delgadas y largas que se distribuyen hacia el ápice, ápice de los élitros en su borde interno redondeado. *Patas*: espina protibial no dilatada; borde apical externo de las metatibias truncado; sedas en el borde externo de las metatibias no extendiéndose hasta el borde del ápice; línea de sedas en el borde externo, moderadamente gruesas y dispuestas en una única fila. Área entre las dos espinas metatibiales con proceso (soportando dos setas moderadamente gruesas y

largas); metafémures con una línea de sedas que se proyectan hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente esta línea de sedas se extiende hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: metaesternón punteado; puntos con sedas, delgadas poco densas, sin proyección hacia el disco medio; superficie del área externa del metaesternón punteado. *Genitalia masculina* (Fig. 44g-i): espiculum gastrale (Fig. 44g), proporción de la base con respecto al ápice, una vez y media más amplio en el ápice que en la base; parámetros más largos que la falobase, casi rectos en el tercio medio, apicalmente divergentes, con los ápices aguzados (Fig. 44h-i).

Hembra: Desconocida.

Distribución temporal: Febrero (1). Sin datos (1).

Distribución geográfica. *Parallidiostoma tricornis* es una especie que se distribuye en las montañas andinas secas del sur del Perú por encima de los 2.500 metros de altitud (Fig. 84).

Historia natural: Poco se conoce acerca de la historia natural de esta especie, al igual que las demás especies dentro de la subfamilia Allidiostomatinae es atraída a la luz en la noche.

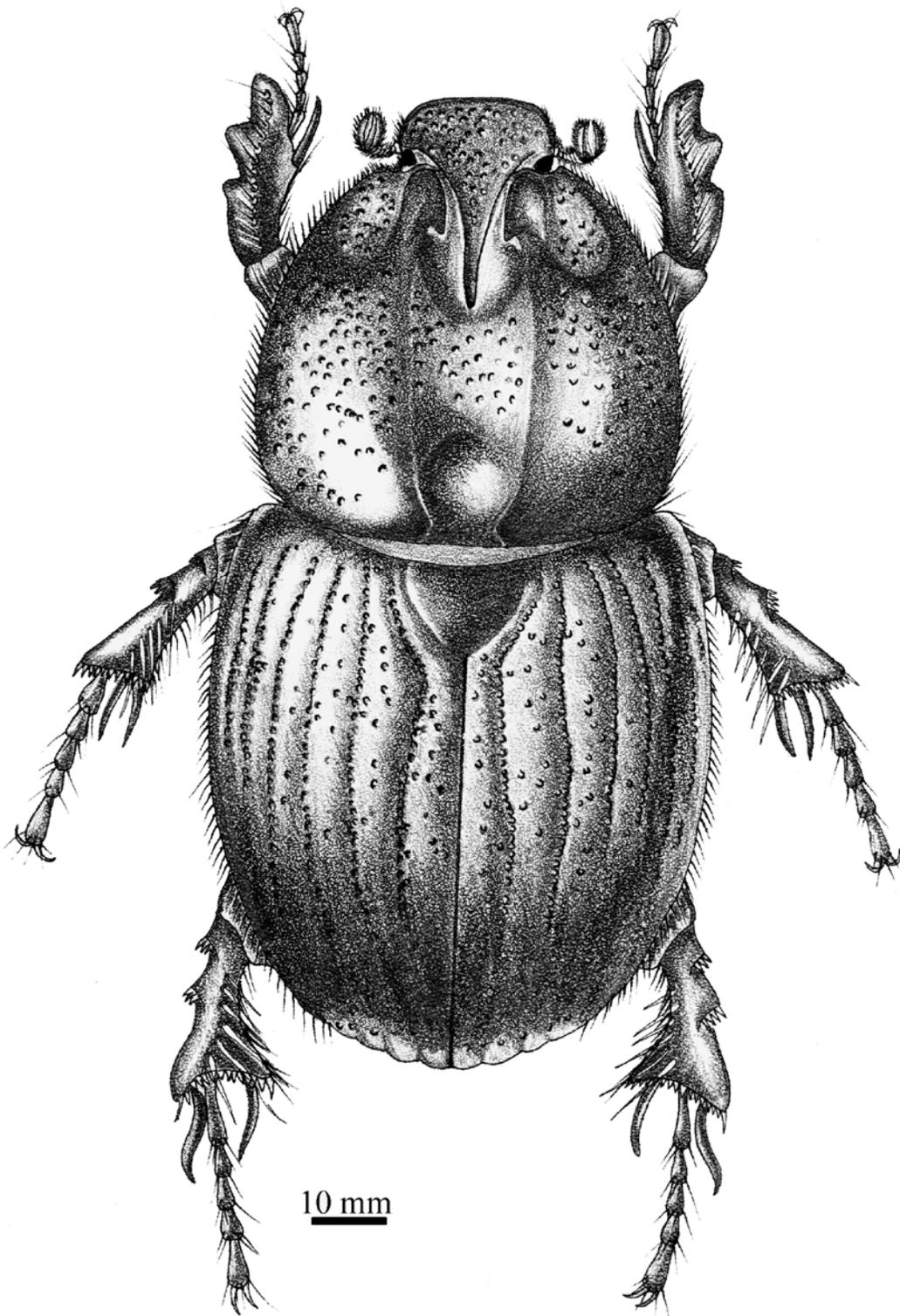


Figura 43. Habitus adulto macho de *P. tricornis*.

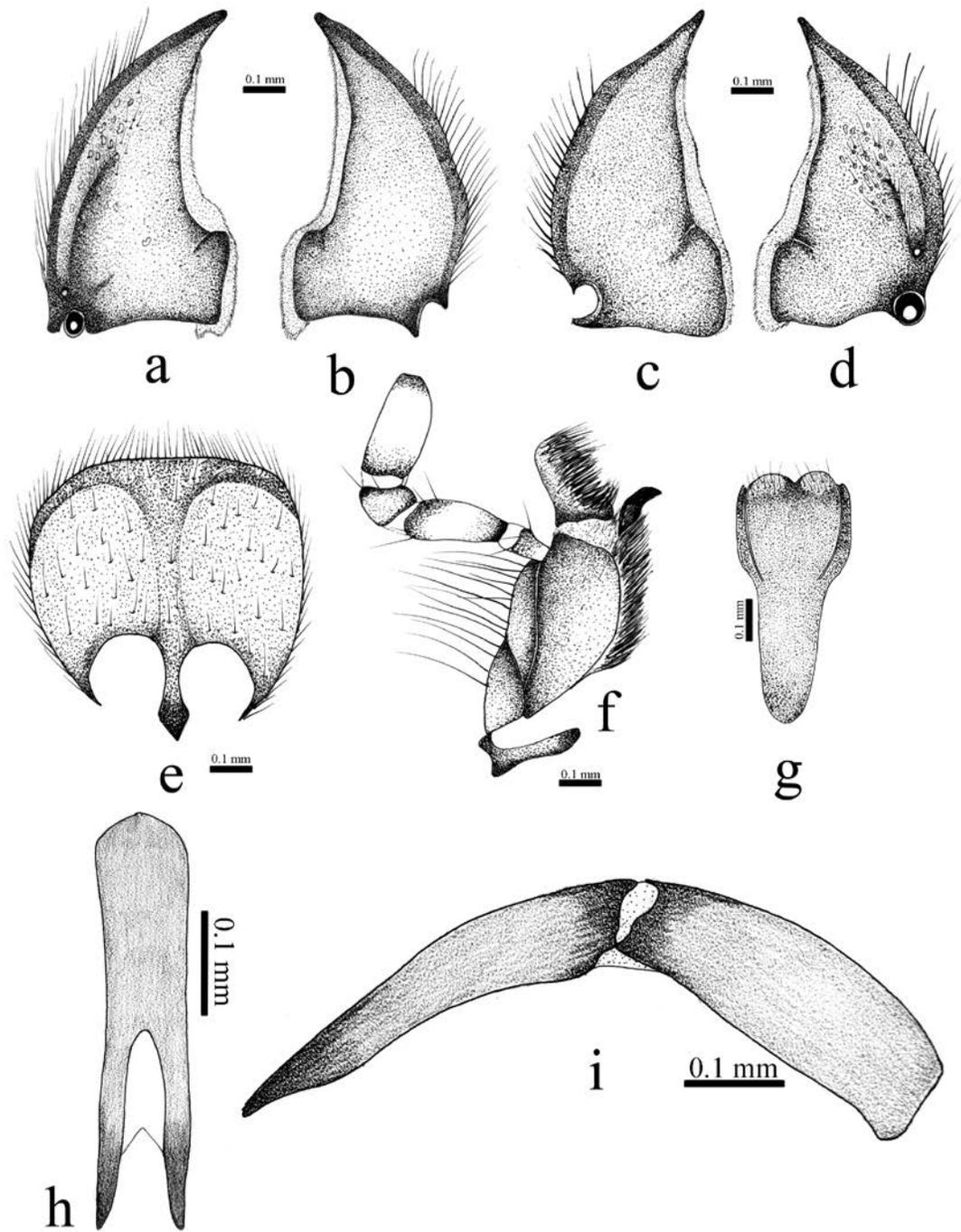


Figura 44. *P. tricornis*. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastral, vista ventral; h) parámetros, vista frontal; i) parámetros, vista lateral.



Figura 45. Distribución de *Parallidiostoma tricornis*.

Allidiostoma Arrow, 1940

Especie tipo: *Idiostoma rufum* Arrow, 1904. Por designación original.

Diagnosis. Los adultos del género *Allidiostoma* se distinguen de *Parallidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: Clípeo con los bordes laterales enteros o interrumpidos, dientes clipeales ausentes o presentes; lacinia distalmente corta (llegando a la base de la galea), galea de longitud variable con respecto al esclerito del ventro estipe, apicalmente membranosa; mandíbulas robustas, agudas hacia el ápice, ápice curvado o recto, con una o dos quillas ventrales, cuando las hay dos quillas, se forma un surco; labro con el borde anterior continuo o sinuado; longitud del proceso cefálico menor a la amplitud inter-ocular; puntos pronotales simples u ocelados, de densidad variable, una fovea pronotales anteriores, ocupando entre $1/5$, $1/2$ y/o $1/4$ la amplitud del pronoto, un par de tubérculos pronotales contiguos, moderadamente separados y ampliamente separados, surcos pronotales de profundo a una simple línea, proyectado más allá de los procesos pronotales, extendiéndose hasta borde posterior del pronoto; puntos simples u ocelados, puntos en la primera línea elitral contiguos o no, proporción de las dos primeras estrías elitrales variables, bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas delgadas y largas o glabros; espiculum gastrale, parámetros y bursa copulatrix de proporciones variables.

Descripción. Macho Color: cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrón oscuro casi negro a rojizo, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. Coloración ventral, ligeramente más clara que la dorsal. **Cabeza:** superficie de la frente y la cabeza con puntos de densidad variable, escasas y poco densas en el clípeo y el área occipital de la cabeza, posterior al proceso cefálico; región fronto-clipeal con un tubérculo medio apicalmente ligeramente dilatado. Clípeo con bordes laterales enteros o interrumpidos, apicalmente tres, dos o dientes ausentes, si los dientes están presentes, estos son contiguos o ampliamente separados. Antena de 10 artejos, clava antenal tan larga como los artejos 2-7 en combinación. **Mandíbulas:** robusta, área incisora con o sin curvatura, ápice agudo, área ventral con una o dos quillas, si hay dos estas forman un surco medio; labro, con el margen anterior contiguo o sinuado; galea de longitud variables con respecto a el esclerito del ventro estipe. Mentón con los bordes laterales subparalelos o redondeados. **Pronoto:** superficie con puntos simples u ocelados, textura punteada a rugo-punteada, puntos variables, borde latero-posterior del pronoto glabro o con sedas cortas espiniformes o delgadas y largas. Un par de procesos pronotales contiguos, moderada a ampliamente separados, fovea pronotal $1/2$ a $1/4$ la longitud total del pronoto, surco pronotal presente variable, proyectándose más allá o no de los procesos pronotales, los cuales se extienden o no al borde posterior del pronoto. **Escutelo:** con

puntos fuertemente impresos y escasos en la parte media basal. *Élitros*: puntos simples u ocelados, puntos en la primera línea elitral separados o contiguos, proporción de las dos primeras estrías elitrales, la primera más grande que la segunda o de similar amplitud, bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas variables que se distribuyen hacia el ápice. *Pigidio*: más ancho que largo, puntos densos y setíferos. *Patas*: tibia anterior con tres dientes externos, redondeados, diente 1 y 2 contiguos, tercer diente ligeramente separados, meso y metatibias con dos hileras externas de sedas delgadas y gruesas, espina protibial dilatada o no, borde apical externo de las metatibias desarrollado o truncado, sedas en el borde externo de las metatibias se extienden o no hasta el borde del ápice, línea de sedas en el borde externo delgadas y dispuestas en una única fila o en varias disposiciones. Área entre las dos espinas metatibiales con proceso o no; metafémures un una línea de sedas que se proyectan hasta la base o la mitad de la muesca externa de la inserción del metafemur y la metatibia, basalmente, esta línea de sedas se extienden o no hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: proceso pro-esternal corto, redondeado y con sedas densas; mesoesternón con rugo-punteado, con sedas densas, delgadas y moderadamente largas; metaesternón punteado a rugo-punteado, puntos con sedas delgadas y fuertemente impresas que se distribuyen o no hasta el disco medio, superficie del área externa del metaesternón punteado a rugo-punteada. *Genitalia masculina*: espiculum gastrale, de proporción variable entre la base y ápice, parámetros de proporciones variables con respecto a la falobase, casi rectos o fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes o divergentes, con los ápices aguzados o no.

Hembra: similares a los machos, pero se diferencian en *Cabeza*: tubérculo cefálico ligeramente desarrollado y poco prominente. *Pronoto*: fóvea pronotal anterior ausente, pero si con una concavidad dorsal media posterior, puntos ligeramente más pequeñas que en los machos; *Genitalia femenina*: gonocoxitos con ligeras variaciones, pero con un mismo patrón, bursa copulatrix de proporciones variables entre la amplitud y la longitud, proceso de esclerotización con patrón variable entre las especies, con o sin líneas mesiales longitudinales.

Etimología. La etimología del género es un poco rara, pues incluye raíces griegas y un componente del inglés. Cuando Arrow (1904) crea el género *Idiostoma* y considera que las dos especies que él describió dentro del género presentan un carácter muy particulares en lo relativo a las piezas bucales; de esta manera, Arrow conforma el nombre con base en las raíces griegas “*Idios*” que significa “peculiar, partículas” y “*Stoma*” que significa “boca”, considerando que la boca era muy particular dentro de la familia Scarabaeidae. Posteriormente, al existir la homonimia sobre el nombre *Idiostoma*, Arrow (1940) agrega la palabra inglesa “*All*” que significa “todo”, es decir todo aquel que tenga una boca particular. Después del análisis filogenético se puede entender a qué

particularidad se refería Arrow, ya que dicho carácter constituye una de las sinapomorfías exclusivas de la subfamilia Allidiostomatinae; ésta consiste de un orificio mandibular presente en ambas mandíbulas cerca al cóndilo mandibular, carácter ausente en los otros grupos de Scarabaeoidea. Otro aspecto importante es la alta variabilidad morfológica de las piezas bucales (mandíbulas, maxilas, labro y labio). *Allidiostoma* es un género neutro gramaticalmente hablando [Art. 30.1.2 CINZ].

***Allidiostoma strobili* (Steinheil, 1872)**
(Figs. 46-48)

Orphnus strobili Steinheil, 1872: 556 [Combinación original]

Idiostoma medon Arrow, 1904: 741. (sinonimia).

Idiostoma strobili Steinheil, 1874, Arrow, 1912: 33. Catálogo.

Idiostoma strobili Schmidt, 1913: 50. Catálogo.

Idiostoma medon Schmidt, 1913: 50. (sinonimia). Catálogo.

Allidiostoma medon (Arrow, 1904) Blackwelder, 1944: 217. (sinonimia).

Allidiostoma strobili (Steinheil, 1874), Martínez, 1956: 94. Catálogo.

Scaraxanthus patagonicus Fairmaire (*Nomina dubia*).

Especímenes revisados: 261.

Especimen tipo. Lectotipo designado aquí: LECTOTIPO: Bahía Blanca/1867 Claros/*Scaraxanthus/patagonicus*/Fairmaire, n. g./Bahia blanca [MNHN].

A. medon: Holotipe/Patagonia/medon/Patagoniae/Reich medon/Patagon//*Idiostoma/medon*/Arrow-Type//*Idiostoma medon* arrow/M. E. Bacchus det. 1975/HOLOTYP [BMNH].

Otro material revisado. Guaymallén, Rodeo de la Cruz/12 km E. Mendoza/32°55'57"S 68°44'10"W/8 Dec. 2004. 704 m/L. and F. Flores (7♀ y 5♂) [IADIZA]. Argentina: Mendoza/Guaymallén Rodeo de la/Cruz. 26-XI-2005 704m/68°44'10"W 32°55'57"S /Coll. F., L. y G. Flores (5♀, 6♂) [IADIZA]. Argentina: Mendoza/Dto. Luján. Vistalba/25 kmWS Mendoza/25 Dec. 2005. G. Flores (2♀, 3♂) [IADIZA]. Argentina: Mendoza/Guaymallén Rodeo de la Cruz/22-XII-2007. G. Flores (1♂) [IADIZA]. Argentina, Mendoza/Palmira/Noviembre 1977/Col. A. Roig/

(4♀, 2♂) [IADIZA]. San Rafael/Huarpes/2-II-79/Sergio Roig (1♀) [IADIZA]. Arg. Mendoza/Dto. Las Heras/Uspallata 1900/5/12/04/Sergio Roig (1♂) [IADIZA]. Mendoza/Argentina/H-H/1910-113 (1♀, 1♂)//*Idiostoma strobili* /Sthe [BMNH]. Argentina, Mendoza/ 40 km N. San Rafael,/1100 m 6-XII-193/L. Peña (1♂)/Identificado por H. Howden como *Allidiostoma* sp. [LEMQ]. Argentina:/N. Rivadavia, /Ea. Manantiales/28.XI.1985. Peña (1♀) [LEMQ]. Argentina:/Mendoza, Sn. Ra-/fael, 6-7.XII.1983/L. Peña (1♂) [LEMQ]. Mendoza/Argentina/H. Rolle, Berlin W. (3♂)//CNHM 1955/Karl Beancsik Coll/Eduard Knirsch [FMNH]. RAMzaLuján/Chacras de Coria/S Roig (2♂) [IADIZA]. RA Mza Maipú/Pedriel/SRoig (1♀) [IADIZA]. Tunuyan/Mendoza/RA-I-40 (1♂)//E. P. Reed/Collection/ [EMEC]. Argentina/Mendoza/Ciudad X-20/Reed (1♀, 1♂)//Identificado como *Allidiostoma strobili* (Steihn) por A. Martínez, 1990 [H. & A. Howden Collection]. Argentina/Mendoza/Ciudad X-20/Reed (1♀) [UCCC]. Argentina/Mendoza/Ciudad X-20/Reed (1♀)//Identificado como *Allidiostoma strobili* (Steihn) por A. Martínez, 1990// R. E. Woodruff/Collection/ [FSCA]. Mendoza. Las Heras/Bóvedas Uspallata/13/I/1999 S. Roig//32°33.63'S/69°20.55'W (1♀) [IADIZA]. Mendoza/Ñacuñán/ M. Viana-II-1974 (1♀)//Ex Colección/ M. Viana/RG. 025336//Colección/[J. E. Barriga/CHILE 075584]. Rep. Arg. Mendoza/Chacras de Coria/Diciembre 1974/Sergio Roig (1♂) [IADIZA]. ARGENTINA, Neuquén/Collón Cura 2km S. Piedra/del Aguila 19-V-209/Coll. G. Florez, F. Ocampo (1♂) [IADIZA]. Argentina Mendoza/Uspallata/3 Diciembre 1997/Leg. D. Rojas Lanus (1♂)//Colección/[V. M. Diéguez M]. República Argentina/Prov. Mendoza/Bruch (1♂) //MACN Identificado por A. Martínez como *Allidiostoma strobili* (Steihn) en 1985. [MACN]. República Argentina/Prov. Mendoza/Bruch (1♂) [ConCH]. Piedra Aguila/(131)523 M/Neuquén-Argentina//16-I-91/LEG. M. Y P. Gentili (3♀, 2♂) [IADIZA]. Piedra Aguila/(131)523 M/Neuquén-Argentina//22-I-90/Leg. M. y P. Gentili (♂) [IADIZA]. Quilguihue/(750 ms.n.m.)/Neuquén-Arg.//12-I-1991 (3♀, 3♂) [IADIZA]. Laguna Blanca/(826) 1270 m/Neuquén-Argentina//14-I-1994/Leg. Margio Gentili (6♀, 2♂) [IADIZA]. Sa Vaca Muerta/(950 ms.n.m.)/Neuquén-Arg.//14-XII-74/Leg. M. Gentili (1♀, 3♂) [IADIZA]. Quemouentreu/Cañada Camino/(850 ms.n.m.)/Neuquén-Arg//Neuquén-Arg./2-II-79/Leg. M. Gentili (1♀, 3♂) [IADIZA]. Piedra del Aaguila/(131) 525 m/Neuquén-Argentina//7-II-92/Leg. Mario Gentili (1♂) [IADIZA]. Piedra del /(131) 525 m/Neuquén-Argentina//2-XII-91/Leg. Mario Gentili (1♂) [IADIZA]. Piedra del Aguila /(131) 525 m/Neuquén-Argentina//3-I-92/Leg. Mario Gentili (2♀) [IADIZA]. Chorriaca/(110) 1100 M/Neuquén-Arg.//14-II-87/Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA]. Chorriaca/(110) 1100 M/Neuquén-Arg.//9-I-89/Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA]. Bajada Marucho/870 ms.n.m./Neuquén-Arg./4-XII-72/Leg. M. Gentili (1♂) [IADIZA]. Catán Lil/(840 ms. n. m.)/Neuquén-Arg.//16-I-77/Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA]. San Martín And./Neuquén-Arg./25-I-63/Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA].

Argentina/Neuquén/M. Confluencia/8/XII/75/Col. O. de Ferrarii/[J. E. Barriga-Colección]. Argentina/Neuquén/Aguada/Florencia (5♂) /Coll. Martínez/Marz-969//*Allidiostoma strobeli* sp. nov. (1♂) [A. & H. Howden Collection]. Argentina/San Martín de los Andes/24-I-1997/F. Ricci (2♂) [J. Mondaca Colección]. Neuquén/San Martín de los/ Andes IV-64 (3♀) [IADIZA]. R. A. Neuquén/Chapelco/I-63 A. Gai [IADIZA]. Lag. Blanca/Neuquén-Arg./10-I-64/Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA]. Neuquén/Catán-Lil/25-I-63 (1♀) [IADIZA]. I-1951/S. M. Andes/P. Nac. Lanín/L. Schajovskoi (1♀) [H. & A. Howden Collection]. L. Blanca-1270M/Neuquén-Arg./21-II-66/Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA]. Argentina/Pino Hachado/Neuquén/XII-33/Bosq (1♂, 1♀)//Identificados como *Allidiostoma hirta* (Ohaus) por A. Martínez, 1977 [H. & A. Howden Collection]. Neuquén/Laguna Blan-/ca 20-I-60 (2♀) [IADIZA]. Argentina/Neuquén/S. M. de los Andes/. Schajovskoi/Ener-51/ (1♀, 1♂) [H. & A. Howden Collection]. III-1951 /S. M. Andes/ P. Nac. Lanín/L. Schajovskoi (1♀, 2♂) [MLPA].24-XI-1965/General Roca/Prov. Neuquén/Leg. A. Gai (1♀, 2♂)//Identificados como *Allidiostoma hirta* (Ohaus) por A. Martínez [MLPA]. Con. Confluencia Nq. /Nov. 1976/Col. O de Ferraris (1♀)/Colección HC. Hepper/Neuquén-Argentina [Colección J. E. Barriga-Chile]. Neuquén/Argentina/XII-53 (2♀) [MLPA]. Argentina/Buenos Aires/Dto. Puan/Felipe Solá/Coll. Martínez/Dic. 944 (6♀, 4♂) [H. & A. Howden Collection]. Argentina/Buenos Aires/Dto. Puan/Felipe Solá/Coll. Martínez/Ene. 1949 (1♀, 1♂) [H. & A. Howden Collection]. Argentina/Buenos Aires/Dto. Puan/Felipe Solá/Coll. Martínez/Ene. 1946 (1♀) [H. & A. Howden Collection]. Argentina/Buenos Aires/Dto. Puan/Felipe Solá/Coll. Martínez/Marzo- 1947 (1♀) [H. & A. Howden Collection]. Argentina/Buenos Aires/Puán/B.M. 1946-164 (2♀, 3♂) [BMNH]. Argentina/Buenos Aires/Bahía Blanca/Ciudad/Coll. Martínez/Dici.- 94 (1♂)//Identificado como *Allidiostoma strobeli* (Steinh.) por A. Martínez, 1990 [H. & A. Howden Collection]. Argentina/Felipe Sola/Buenos Aires/I-44 (2♀, 2♂)//Identificados como *Allidiostoma medon* (Arrow) por R. Gutiérrez-Det. [ConcCH]. Argentina/Buenos Aires/Dto. Puan/Felipe Solá/Coll. Martínez/Ene. 1946 (1♂)//Identificado como *Allidiostoma medon* (Arrow) por H. Howden, 1960. CNC. L-99-45/B.C.R. VII-22-99. Pedro Luro/P. de B. A. 8-II-1941/Biraben col. (1♀). Arg. Buenos Aires/Res. Torquinst/M. Viana-XI-1942 (1♀, 2♂)//Ex. Colección/ M. Viana/ARG. 026993 [Colección/J. E. Barriga/Chile 079286]. Argentina:/Estancia Don Roberto/Lavaissier, San Luis/.Nov.1942 (1♀, 1♂)//Press by W. Wittmar/B. M. 1945-33 [CNC. L-99-45/B.C.R. VII-22-99]. Argentina:/Estancia Don Roberto/Lavaissier, San Luis/.Nov.1942 (3♀, 2♂)//Press by W. Wittmar/B. M. 1945-33 [BMNH]. Argentina/Río Negro/S. A. Oeste/Las Gruta/Coll. Martínez/Dic. 992 (7♀, 5♂)//Identificado como *Allidiostoma strobeli* (Steihn.) por A. Martínez, 1993 [H. & A. Howden Collection]. Argentina/Río Negro/Fray L. Beltrán/Fritza. Leg/Coll. Martínez/Ene-1971 (1♂, 1♀)// Identificado como *Allidiostoma strobeli* (Steihn.) por A.

Martínez, 1990 [H. & A. Howden Collection]. Argentina/Río Negro/S. C. Bariloche/Fliess-Leg./Coll. Martínez/feb-952 (1♀)// Identificado como *Allidiostoma strobili* (Steinh.) por A. Martínez, 1990 [H. & A. Howden Collection]. B. Blanca/J. Durione/Nov. 932 (2♀, 1♂) [MLPA]. SRRA. Ventana/J. Murione (3♀, 2♂)//Col. Bruch// Identificado como *Allidiostoma strobili* (Steinh.) por A. Martínez, 1953 [MACN]. General Roca/Río Negro//Argentina/Nov. 21 1920//A. Welmor (2♂)//Identificado como *Allidiostoma medon* [Collections. Collections of the [FMNH]. B. Naval. Pto. Belgrano/Biraben –Scotten-2-II-38. San Juan//Identificado como *Allidiostoma strobili* (Steinh.) por A. Martínez, 1955 (1♂) [MACN]. Argentina/R. N. /Grl. Fernández Oro/40°14'S; 71°30'W. 5-7 Jan 1994/C. & O. Flint, Jr. General Rocca/Río Negro//Argentina/Dic. 2 1921//A. Welmor (1♂)//Identificado como *Allidiostoma medon* [Collections. Collections of the [FMNH]. Guaminí/12-I-1935 (1♂). Argentina/Chubut/P. de Valdés/Pto. Pirámides/Coll. Martínez/Dic.-1992 (3♂) [H. & A. Howden Collection]. Argentina, Chubut Prov./13Km N. Puerto Madryn/XII-16-66. 120 m M. Irvin; I. Schlinger (1♂) [FMNH]. Argentina Chubut/La Laurita/20-I-1997/Col. F. Ricci//Identificado como *Allidiostoma* sp. por F. Ocampo en 2003 (1♀) [CJME]. San Juan de Cuyo /J. Fortucci 1892 (2♀, 3♂) [MNHN]. Pico Arg.//Propiety of USNM (2♀) [USNM]. Argentina/República// Propiety of USNM (1♀) [USNM]. Bolivia (1♂) (sin más datos). Rep. Argentina/Prov. Mendoza. 1990/C. Bruch//Col. Bruch//Identificado como *Allidiostoma strobili* (Steinh.) por A. Martínez, 1955 [MACN]. Argentina/Buenos Aires/Villa Gessel/A. Martínez-Leg./Coll. Martínez/Ene-1974 (1♂)//Identificado como *Allidiostoma strobili* (Steinh.). Por A. Martínez, 1977 [H. & A. Howden Collection]. C. S. Reed. Argentina/Prov. Córdoba/Abril 1967 (1♂)// Identificado como *Allidiostoma strobili* (Steinh.) por A. Martínez 1990 [H. & A. Howden Collection]. Provincia/Córdoba/III-1952 (1♂)//Identificado como *Idiostoma medon* Arrow [MLPA]. Rac. Argen. Misiones/Dios de Mayo/I-1970/Col. Agiai (1♂) [IADIZA]. S. del Estero/Col. Wagner (♂)// Identificado como *Allidiostoma strobili* (Steinh.) por A. Martínez, 1947 [MLPA]. Argentina/Buenos Aires/Ciudad-I-43/Kuschel (1♂)/Identificado por A. Martínez como *Allidiostoma strobili* (Steinh.) [H. & A. Howden Collection]. Prov. De/Buenos Aires/J. Boso Col. (3♀, 1♂)//Identificados como *Allidiostoma medon* Arrow// E. P. Reed/Collection [FMNH]. Argentina/Prov. Buenos/Aires R. A. (1♂)//*Idiostoma medon* Arrow// E. P. Reed/Collection/ [FMNH]. Sin datos (7♀, 7♂). Argentina/308/La Pampa (1♀, 1♂)// Argentina/1968 Coll./J. Daguerre//Identificado como *Allidiostoma strobili* (Steinh.) por A. Martínez, 1953 [J. Daguerre-Coll.]. Argentina/La Pampa (2♀, 1♂)//Colección/H. C. HEepper//Colección/J. E. Barriga/Stgo. Chile/161/22 [JE Bariga]. Río Negro/C. Bruch (1♀)//*Idiostoma medon* Arrow//Col. Bruch//*Allidiostoma strobili* (Steinh.) identificada por A. Martínez, 1953 [MACN]. Arg. Buenos Aire/Atalones/XI-1937-A. Viana// Ex. Colección/ M. Viana/ARG. 026993 [Colección/J. E.

Barriga/Chile 079286]. Prep. Argentina/Chubut/R. Richter (1♀) [MLPA]. Argentina/Sto. Del Estero/Ojo de Agua/Dto. Ojo de Agua/Acuña –Legit/Coll. Martínez/Nov. 945 (1♀, 1♂)//Identificado como *Allidiostoma strobeli* (Steinh.) por A. Martínez 1990 [H. & A. Howden Collection]. S. del Estero/Col. Wagner/502735 [H. & A. Howden Collection].

Redescripción. Macho (Fig. 46). Largo: 11,05-5,14 mm. Ancho 5,08-2,62 mm. *Color*: cabeza, pronoto, escutelo y élitros rojizos, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 46): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes, densos en el clípeo, escasos en el área occipital de la cabeza posterior al proceso cefálico. Clípeo sin dientes apicales, sub-trapezoidal, con bordes laterales rectos no interrumpidos. *Mandíbulas* (Fig. 47a-d): área incisor fuertemente curvada, ápice agudo, borde lateral externo con un diente, área ventral con una sola quilla; labro (Fig. 47e) con el margen anterior redondeado; galea más larga que el esclerito del ventro estipe (Fig. 47f), mentón con los bordes laterales sub-paralelos. *Pronoto*: superficie con puntos ocelados, textura punteada, puntos densos y fuertes ($\geq 1,0$ mm.), borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes. Procesos pronotales en los machos contiguos, fóvea pronotal 1/3 de la longitud total del pronoto; surco pronotal no profundo, a manera de una línea longitudinal, ligeramente proyectado más allá de los procesos pronotales. *Élitros*: puntos ocelados; puntos en la primera línea elitral contiguos unos con otros; las dos primeras estrías elitrales similares en amplitud; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas delgadas y largas que se distribuyen hacia el ápice, ápice de los élitros en su borde interno redondeado. *Patatas*: espina protibial no dilatada; borde apical externo de las metatibias truncado; sedas en el borde externo de las metatibias extendiéndose hasta el borde del ápice; línea de sedas en el borde externo moderadamente gruesas y dispuestas en una única fila. Área entre las dos espinas metatibiales con proceso (soportando dos setas moderadamente gruesas y largas); metafémures con una línea de sedas que se proyectan hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente esta línea de sedas se extienden hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: mesoesternón rugo-punteado; con sedas densas, delgadas y moderadamente largas; metaesternón punteado; puntos con sedas delgadas y poco densas, sin proyección hacia el disco medio; superficie del área externa del metaesternón punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 47g-i): espiculum gastrale (Fig. 47g), proporción de la base con respecto al ápice, una vez y media más amplio en el ápice que en la base; parámetros más largos que la falobase, casi rectos en el tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices aguzados (Fig. 47h-i).

Hembra: Largo: 11,47-6,48 mm; Ancho: 5,22-3,33 mm. Similares a los machos, pero se diferencian en: *Cabeza*: tubérculo cefálico ligeramente desarrollado y poco prominente. *Pronoto*:

fóvea pronotal anterior ausente, concavidad dorsal mesal ausente, puntos ligeramente más pequeñas que en los machos. *Genitalia femenina* (Fig. 47j-k): gonocoxitos como en la figura (Fig. 47j); bursa copulatrix cuatro o más veces más larga que ancha, completamente esclerosada, líneas mesiales longitudinales presentes (Fig. 47k).

Diagnosis: Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: dientes clipeales ausentes; mandíbulas con el área incisora fuertemente curvada, ápice agudo y, borde lateral externo con un diente; labro con el margen anterior continuo; galea más larga que el esclerito del ventro estipe; superficie dorsal del pronoto y los élitros punteadas; puntos del pronoto densos y fuertes, fóvea en los machos 1/3 de la longitud total del pronoto; surco pronotal a manera de una línea, ligeramente proyectado más allá de los procesos pronotales; puntos en la primera línea elitral contiguos; primera estría elitral similar en amplitud a la segunda; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas delgadas y largas que se distribuyen hacia el ápice; metaesternón sin sedas en el disco medio central, superficie de los bordes laterales punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente proyectada hasta la unión con el metatrocánter; borde externo de las metatibias truncado; sedas externas de las metatibias no extendiéndose hasta el ápice, dispuestas en una sola línea; área entre las dos espinas metatibiales con un proceso que soporta dos sedas delgadas y largas; espiculum gastrale una vez y media más amplio en el ápice que en la base; parámetros de mayor longitud que la falobase, casi rectos en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices en vista frontal aguzados; bursa copulatrix cuatro o más veces más larga que ancha, completamente esclerosada, líneas mesiales longitudinales presentes.

Historia nomenclatural. Steinheil (1872) describe a la especie como *Orphnus strobili* sobre un único ejemplar colectado por él en Bahía Blanca en 1867. Steinheil considera que pertenece al género *Orphnus* debido al aspecto del habitus del espécimen; no obstante, él no realizó la disección de las piezas bucales ya que tenía un solo ejemplar, pero argumenta que la parte posterior de este espécimen se asemeja a este género. En 1904, Arrow describe la especie *Allidiostoma medon* (Arrow, 1904) sobre la base de un ejemplar de la Patagonia, argumentando el tamaño como un carácter importante para separarla de *A. rufum* las cuales fueron descritas dentro del género *Idiostoma*. Schmindt (1913) lista a las especies como *Idiostoma strobili* e *Idiostoma medon* como entidades diferentes. Blackwelder (1944) quien lista formalmente las especies en el género *Allidiostoma* y cita a *A. strobili* como una entidad diferente a *A. medon*.

Martínez (1956) establece la sinonimia de *Allidiostoma medon* (Arrow, 1904) con *Allidiotosma strobili* (Steinheil, 1874) sobre la base del estudio del material tipo de Arrow. No obstante, Martínez encuentra algunas diferencias de caracteres en las poblaciones, tales como: puntos del pronoto y los élitros, fóvea pronotal y tubérculos pronotales, considerando a dichas diferencias como posibles razones para definir subespecies. En este trabajo se revisaron dichas diferencias, además de llevarse a cabo un análisis detallado de las genitalias de machos y hembras, considerándose que no existen diferencias como para separar las poblaciones en varias especies o subespecies; de esta manera, se tratan estas como variaciones poblacionales.

Distribución temporal: Octubre (4), Noviembre (47), Diciembre (71), Enero (56), Febrero (13), Marzo (6), Abril (4), Mayo (1), Sin Datos (58).

Distribución geográfica. *Allidiostoma strobili* es la especie de más amplia distribución dentro de la subfamilia Allidiostomatinae, existen registros en el suroeste de Bolivia y en las provincias de San Luis, Mendoza, Buenos Aires, Neuquén, La Pampa, Río Negro, y Chubut en la Argentina (Fig. 48).

Historia natural: Poco se conoce acerca de la historia natural de esta especie, al igual que las demás especies, es atraída a la luz en la noche. Los adultos son capturados en la mañana caminando sobre los médanos y suelos en las áreas de distribución. La emergencia de adultos está asociada con las lluvias previas al verano austral (Gustavo Flores, comunicación personal).

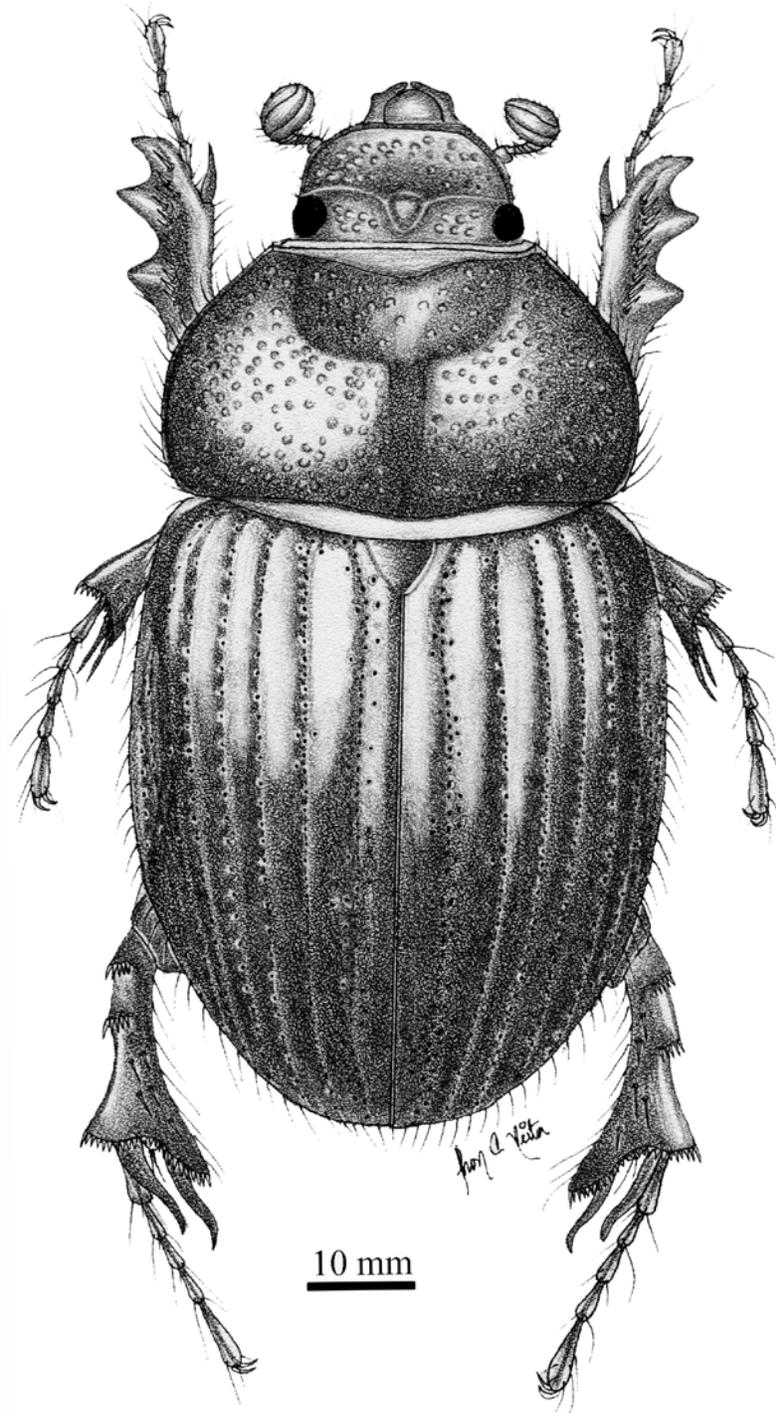


Figura 46. Habitus adulto macho de *A. strobili*.

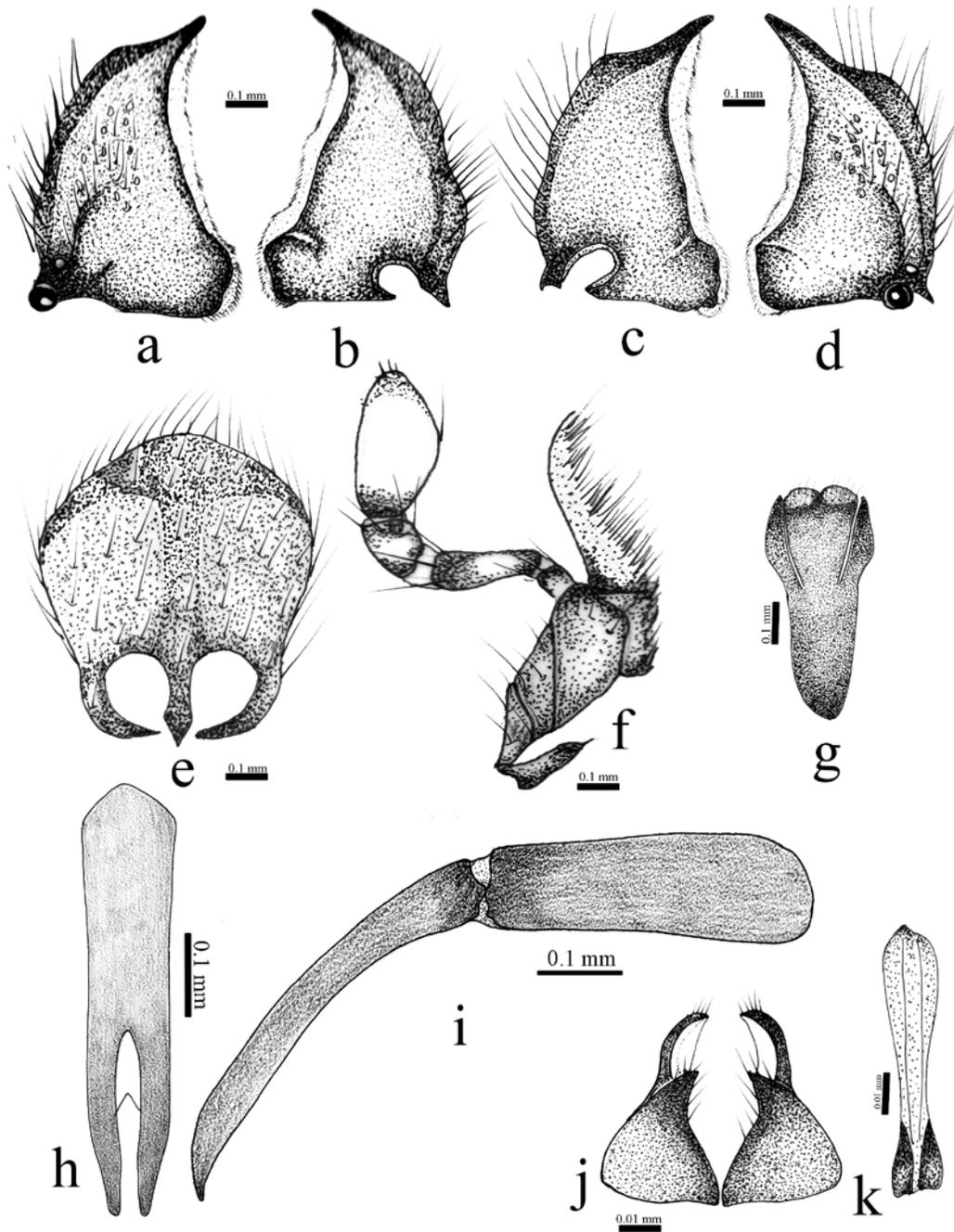


Figura 47. *A. strobili*. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámetros, vista frontal; i) parámetros, vista lateral; j) gonocoxitos; k) bursa copulatrix.

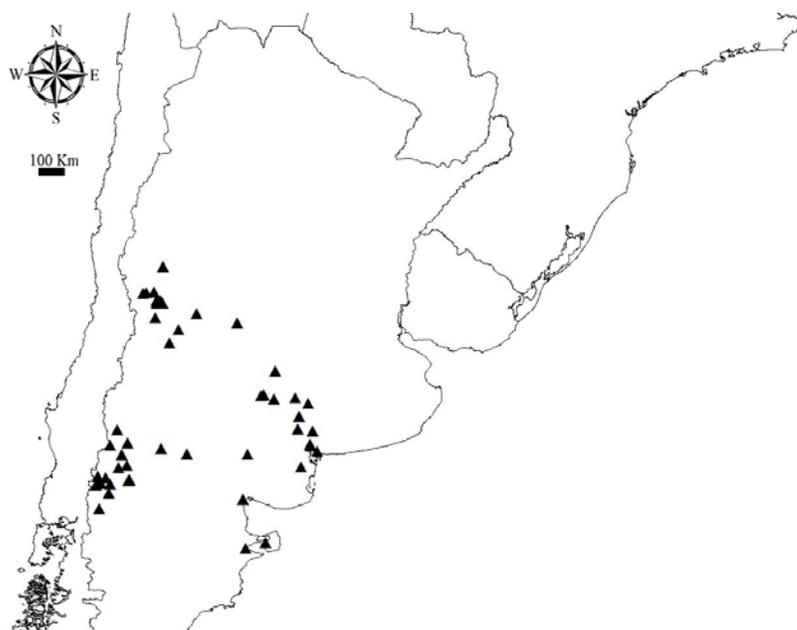


Figura 48. Distribución de *Allidiostoma strobili*.

***Allidiostoma hirtum* (Ohaus, 1910)**

(Figs. 49-51)

Idiostoma hirtum Ohaus, 1910: 173 [Combinación original].

Idiostoma hirtum Arrow, 1912: 34. Catálogo.

Idiostoma hirtum Schmidt, 1913: 50. (sinonimia). Catálogo.

Allidiostoma hirta Blackwelder, 1944: 217. Enmienda injustificada del nombre. Catálogo.

Especímenes revisados: 76

Especímenes tipo. Lectotipo designado aquí: Argentina, Río Chubut/Coll. Richter) [BMNH].

Otro material revisado: Mendoza/Ñacuñán/M. Viana II/ J. E. Barriga. / M. Viana/RG. 025336//Colección/ (2♂) Arg. Mendoza/Pareditas/M. Viana II-1973 (2♂). Arg. Mendoza/El Nihuil/M. Viana II-1973/// (1♂). 24-XI-1955/Villa Regina/Pola. Argentina/Gey Pico/La Pampa/XII-946/ (1♀) [H. & A. Howden Collection]. Bajada Marucho/(870 ms.n.m.)/Neuquén-Arg./9-I-70/Leg. M. Gentili (2♀, 1♂) [IADIZA]. Laguna Blanca/1275 ms.n.m/Neuquén-Arg./10-I-70/Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA]. R°. Ccollón Cura/Ea. Corr. Piedra/(650 ms.n.m.)/Neuquén-Arg./3-XII-69/Leg. M. Gentili (1 ♀, 1 ♂) [IADIZA]. Chorriaca/(110) 1100 M/Neuquén-Argentina/9-I-89/Leg. M. y P. Gentili (1 ♀) [IADIZA]. Bajada Marucho/870 ms.n.m./Neuquén-

Arg./4-XII-72 (1♀, 2♂) [IADIZA]. Sa. Vaca Muerta/(950 ms.n.m.)/Neuquén-Arg./14-XII-74/Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA]. Bajada Marucho/(850 ms. n. m.)/Neuquén-Arg.//21-III-74/Leg. M. Gentili (1♂) [IADIZA]. 8-XII-69/Bajada Marucho/Neuquén-Arg./Leg. Schajovskoi (1♀, 2♂) [IADIZA]. Neuquén-Pehuen/(1850 ms.n.m.)/Neuquén-Arg./9-I-67/Leg. M. Gentili (1♂) [IADIZA]. Argentina/Neuquén/Zapala/J. Frasso-Legit/Coll. Martínez/Dic.-946 (1♂) [H. & A. Howden Collection]. Argentina/Neuquén/Zapala/J. Frasso-Legit/Coll. Martínez/Dic.-946 (♂) [BMNH]. Río Negro/Leg. E. Fleies//*Allidiostoma hirta* (Ohs.)/Det. A. Martínez, 1990 (♂) [H. & A. Howden Collection]. Neuquén (♂) [MLPA]. Argentina/Pino hachado/Neuquén/Bosq.// *Allidiostoma hirta* (Ohs.)/Det. R. Gutiérrez, 1950 (1 ♀) [UCCC]. Pino/hachado/Neuquén/XII-38// *Allidiostoma hirta* (Ohs.)/Det. A. Martínez, 1953//*Idiostoma/medon*/Arrow. (4 ♀) [MACN]. Confluencia/Neuquén/Enero 1975/Col. D de Ferrariis// (♂). Argentina/Río Negro/Gral. Roca/A. Giai-Leg./Coll. Martínez/Dic. 955 (1♀, 2♂) [H. & A. Howden Collection]. Argentina/Río Negro/San Antonio/Oeste/Coll. Martínez/Ene-969 (2♀, 1♂) [H. & A. Howden Collection]. San Antonio O./Río Negro-XII-56 // *Allidiostoma hirta* (Ohs.)/Det. A. Martínez, 1962 (1♀, 2♂) [IADIZA]. General Roca/Río Negro//Argentina/Nov. 24-1920//A. Welmole Collector (1♀, 1♂) [FMNH]. Argentina/Chubut/Pto. Valdés/Pto. Pirámide/Coll. Martínez/Dic. 992 // *Allidiostoma hirta* (Ohs.) (18 ♂) [H. & A. Howden Collection]. Argentina Chubut/Cruce ruta 3 y provincial/a Telsen/29 Diciembre 2011/Leg. M. V. Dieguez (1♀, 1♂) [M. V. Dieguez Coll.].

Redescripción. Macho (Fig. 49). Largo: 7,73-5,74 mm. Ancho: 3,56-2,85 mm. *Color*: cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrón rojizo, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 49): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes, densos en el clípeo, escasos en el área occipital de la cabeza posterior al proceso cefálico. Clípeo si dientes apicales sub-trapezoidal, con bordes laterales rectos no interrumpidos. *Mandíbulas* (Fig. 50a-d): Área incisora fuertemente curvada, ápice agudo, borde lateral externo carente de un diente, área ventral con una sola quilla; labro (Fig. 50e) con el margen anterior redondeado; galea más larga que el esclerito del ventro estipe (Fig. 50f). Mentón con los bordes laterales subparalelos. *Pronoto*: superficie con puntos ocelados, textura punteada, puntos densos y fuertes ($\geq 1.0\text{mm}$), borde latero-posterior del pronoto con sedas delgadas y largas. Procesos pronotales en los machos contiguos, fóvea pronotal 1/3 de la longitud total del pronoto, surco pronotal no profundo a manera de una línea longitudinal, ligeramente proyectado más allá de los procesos pronotales. *Élitros*: puntos ocelados; puntos en la primera línea elitral contiguos (Fig. 112a); las dos primeras estrías elitrales similares en amplitud; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas delgadas y largas que de distribuyen hacia el ápice, ápice de los élitros en su borde interno sin una pequeña

proyección. *Patatas*: espina protibial no dilatada; borde apical externo de las metatibias truncado; sedas en el borde externo de las metatibias se extienden hasta el borde del ápice; línea de sedas en el borde externo moderadamente gruesas y dispuestas en una única fila. Área entre las dos espinas metatibiales con proceso (soportando dos sedas moderadamente gruesas y largas); metafémures con una línea de sedas que se proyectan hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente esta línea de sedas se extienden hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: mesoesternon rugopunteado, con sedas densas, delgadas y moderadamente largas; metaesternon punteado, puntos con sedas, delgadas poco densas, sin proyección hacia el disco medio, superficie del área externa del metaesternón punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 50g-h): espiculum gastrale, proporción de la base con respecto al ápice, una vez y media más amplio en el ápice con respecto a la base, parámetros más largos que la falobase, casi rectos en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices aguzados.

Hembra: Largo: 7,13-5,73 mm; Ancho: 3,78-2,98 mm. Similares a los machos, pero se diferencian en *Cabeza*: tubérculo cefálico ligeramente desarrollado y poco prominente. *Pronoto*: Fóvea pronotal anterior ausente, concavidad dorsal mesal ausente, puntos ligeramente más pequeñas que en los machos. *Genitalia femenina* (Fig. 50j-k): gonocoxitos como en la figura (Fig. 50j); bursa copulatrix cuatro o más veces más larga que ancha, completamente esclerosada, líneas mesales longitudinales presentes (Fig. 50k).

Diagnosis: Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: dientes clipeales ausentes, sub-trapezoidal, mandíbulas con el área incisora fuertemente curvada, ápice agudo, borde lateral externo carente de un diente; labro con el margen anterior continuo; galea más larga que el esclerito del ventro estipe; superficie dorsal del pronoto y los élitros punteadas; puntos ocelados, densos y fuertes, fóvea en los machos 1/5 veces la longitud total del pronoto, surco pronotal a manera de una línea, ligeramente proyectado más allá de los procesos pronotales, borde latero-posterior del pronoto con sedas delgadas y largas; puntos en la primera línea elitral contiguos unos con otros, primera estría elitral similar en amplitud a la segunda, bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas delgadas y largas que se distribuyen hacia el ápice; metaesternon sin sedas en el disco medio central, superficie de los bordes laterales punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente proyectada hasta la unión con el metatrocánter; borde externo de las metatibias truncado; sedas externas de las metatibias se extienden hasta el ápice, dispuesta en una sola línea; área entre las dos espinas metatibiales con un proceso que soporta dos sedas delgadas y largas; espículo gastrale 1/5 veces más amplio en el ápice

con respecto a su base; parámetros de mayor longitud que la falobase, casi rectos en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices en vista frontal aguzados; bursa copulatrix cuatro o más veces más larga que amplia, completamente esclerosada, líneas longitudinales presentes.

Historia nomenclatural. Ohaus (1910) describe la especie como *Idiostoma hirtum* sobre la base de un único ejemplar macho de la provincia de Chubut, Argentina. Arrow (1912) lista seis especies dentro del género *Idiostoma*, incluyendo a *I. hirtum* Ohaus, 1910 e *Idiostoma strobili* Steinheil, 1872. Schmidt (1913) cita la especie como *Idiostoma hirtum* Ohau, 1910. Blackwelder (1944) realiza una enmienda injustificada para el epíteto de *A. hirtum* (Ohaus, 1910), dado que el epíteto estaba en “neutro” no debió haber sido modificado [Arts. 31.2 a y 34.2.1-CINZ].

Martínez (1956) basado en tres hembras de Argentina, Neuquén, Pino Hachado (Juan M. Bosqu-Leg) describe la hembra y designa a una de ellas como el Alotipo, depositado actualmente en el Museo Argentino de Ciencias Naturales [MACN], este material no es considerado en esta tesis como parte del material tipo ya que de acuerdo con el código no es válido [Art. 16.4 CINZ].

Distribución temporal: Noviembre (3), Diciembre (40), Enero (3), Febrero (5), Marz (1), Sion datos (2).

Distribución geográfica. *Allidiostoma hirtum* es una especie que se distribuye en el noreste de Mendoza, Neuquén, Río Negro, La Pampa y Chubut (Fig. 51).

Historia natural: Poco se conocer acerca de la historia natural de esta especie; al igual que las demás especies, es atraída a la luz en la noche.

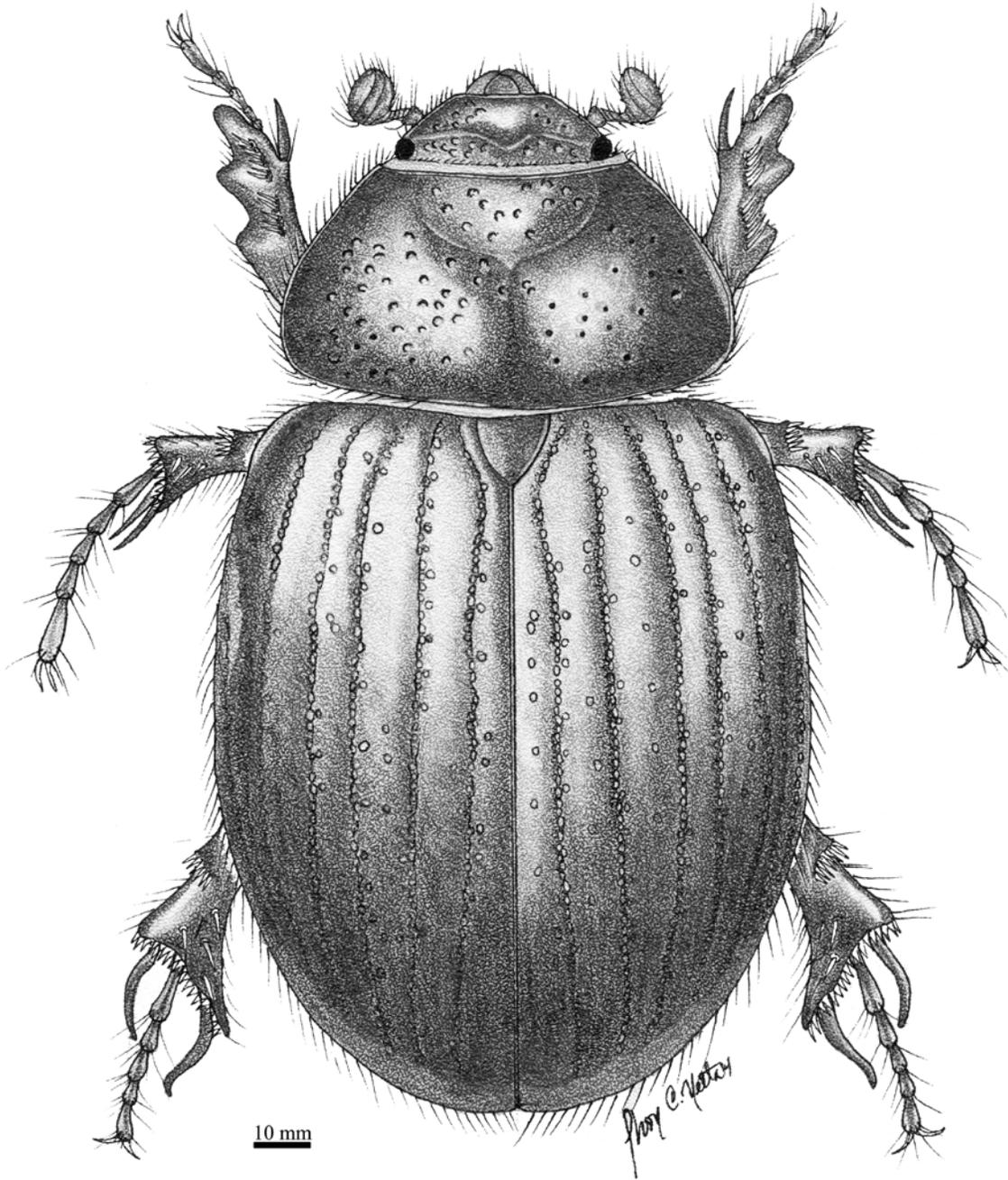


Figura 49. Habitus adulto macho de *A. hirtum*.

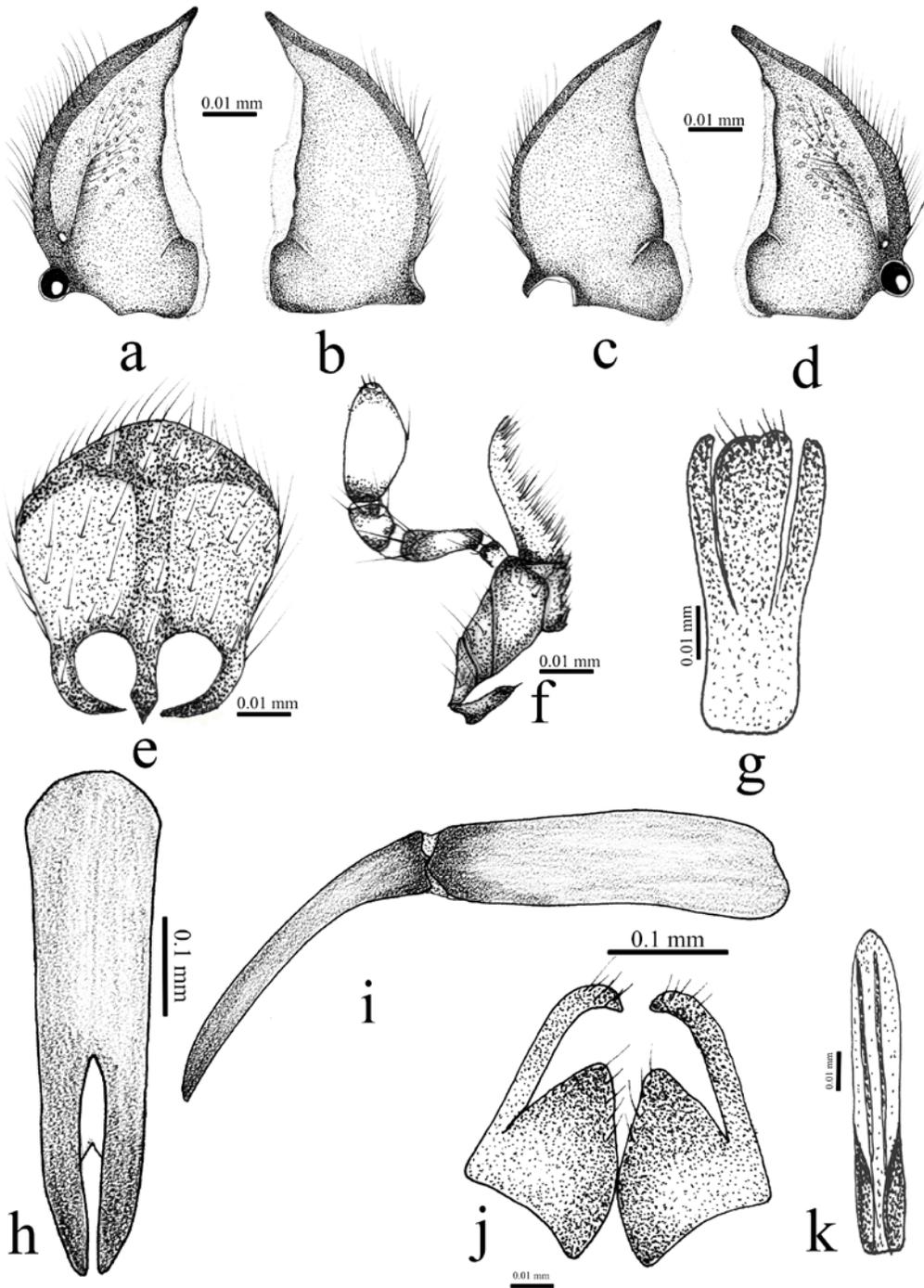


Figura 50. *A. hirtum* a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámero, vista frontal; i) parámero, vista lateral; j) gonocoxito, vista ventral; k) bursa copulatrix.



Figura 51. Distribución de *Allidiostoma hirtum*.

Allidiostoma n. sp1
(Figs. 52-54)

Especímenes tipo. Holotipo (1♂): Argentina-Mendoza, Reserva de la Biosfera/Ñacuñan, Medanos, 34°00'12"S. 67°55'08"W/589 m. 4 Febr. 2006/At lighth. F. Ocampo, E. Ruíz and G. Zalazar [IADIZA-Vaucher]. **Paratipo** (1♂). Bañado/Tucuman V-921// (Identificado como *Allidiostoma alticola* sp. n. por A. Martínez, 1955//Col. Bruch [MACN]).

Descripción. Holotipo (Fig. 52). Largo: 8,27 mm. Ancho: 3,67 mm. *Color*: cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrones oscuros, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 52): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes, densos en el clípeo, escasos en el área occipital de la cabeza posterior al proceso cefálico. Clípeo sub-trapezoidal sin dientes apicales, con bordes laterales rectos no interrumpidos. *Mandíbulas* (Fig.53a-d): robustas, ápice agudo sin curvatura, borde lateral externo sin diente, área ventral con dos quillas; labro (Fig. 53e) con el margen anterior sinuado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe (Fig. 53f), mentón con los bordes laterales redondeados. *Pronoto*: superficie con puntos ocelados, textura punteada, puntos densos y fuertes ($\geq 1,0\text{mm}$), borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas

espiniformes. Procesos pronotales en los machos contiguos, fovea pronotal 1/3 de la longitud total del pronoto, surco pronotal no profundo a manera de una línea longitudinal, ligeramente proyectado más allá de los procesos pronotales. *Élitros*: puntos simples, no ocelados; puntos en la primera línea elitral separados, no contiguos; las dos primeras estrías elitrales similares en amplitud; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas cortas espiniformes que se distribuyen hacia el ápice. *Patas*: espina protibial no dilatada; borde apical externo de las metatibias desarrollado; sedas en el borde externo de las metatibias se extiende hasta el borde del ápice; línea de sedas en el borde externo moderadamente gruesas y dispuestas en una única fila. Área entre las dos espinas metatibiales sin un proceso; metafémures con una línea de sedas que se proyectan hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente esta línea de sedas se extiende hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: mesoesternón rugo-punteado, con sedas densas, delgadas y moderadamente largas; metaesternón punteado, puntos con sedas, delgadas poco densas, sin proyección hacia el disco medio, superficie del área externa del metaesternón punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 53g-h): espiculum gastrale (Fig. 53g), proporción de la base con respecto al ápice, cinco o más veces más amplio en el ápice con respecto a la base; parámetros más largos que la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices aguzados (Fig. 53h).

Hembra: Desconocida.

Variación (Paratipo): Similar al Holotipo, pero ligeramente más pequeño (Largo: 7,56 mm. Ancho: 3,02 mm).

Diagnosis: Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: dientes clipeales ausentes, clipeo sub-trapezoidal, mandíbulas robustas, ápice agudo sin curvatura, borde lateral externo carente de un diente; labro con el margen anterior escotado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe; superficie dorsal del pronoto punteado y los élitros rugo-punteados; puntos del pronoto densos y fuertes, fovea en los machos 1/3 de la longitud total del pronoto, surco pronotal a manera de una línea, ligeramente proyectado más allá de los procesos pronotales; puntos en la primera línea elitral, no contiguos; primera estría elitral similar en amplitud a la segunda; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal con sedas cortas espiniformes que se distribuyen hacia el ápice; metaesternón sin sedas en el disco medio central, superficie de los bordes laterales punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente proyectada hasta la unión con el metatrocánter; borde externo de las metatibias

desarrollado, sedas externas de las metatibias extendiéndose hasta el ápice, dispuesta en una sola línea; espiculum gastrale cinco o más veces más amplio en el ápice con respecto a su base; parámetros de mayor longitud que la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices en vista frontal aguzados.

Distribución temporal: Febrero (1), Mayo (1).

Distribución geográfica: *Allidiostoma* n. sp1. es conocida de la Reserva de la Biosfera de Nacuñan, en Mendoza, Argentina (Fig. 54).

Historia natural: Poco se conocer acerca de la historia natural de esta especie, al igual que las demás especies, es atraída a la luz en la noche.

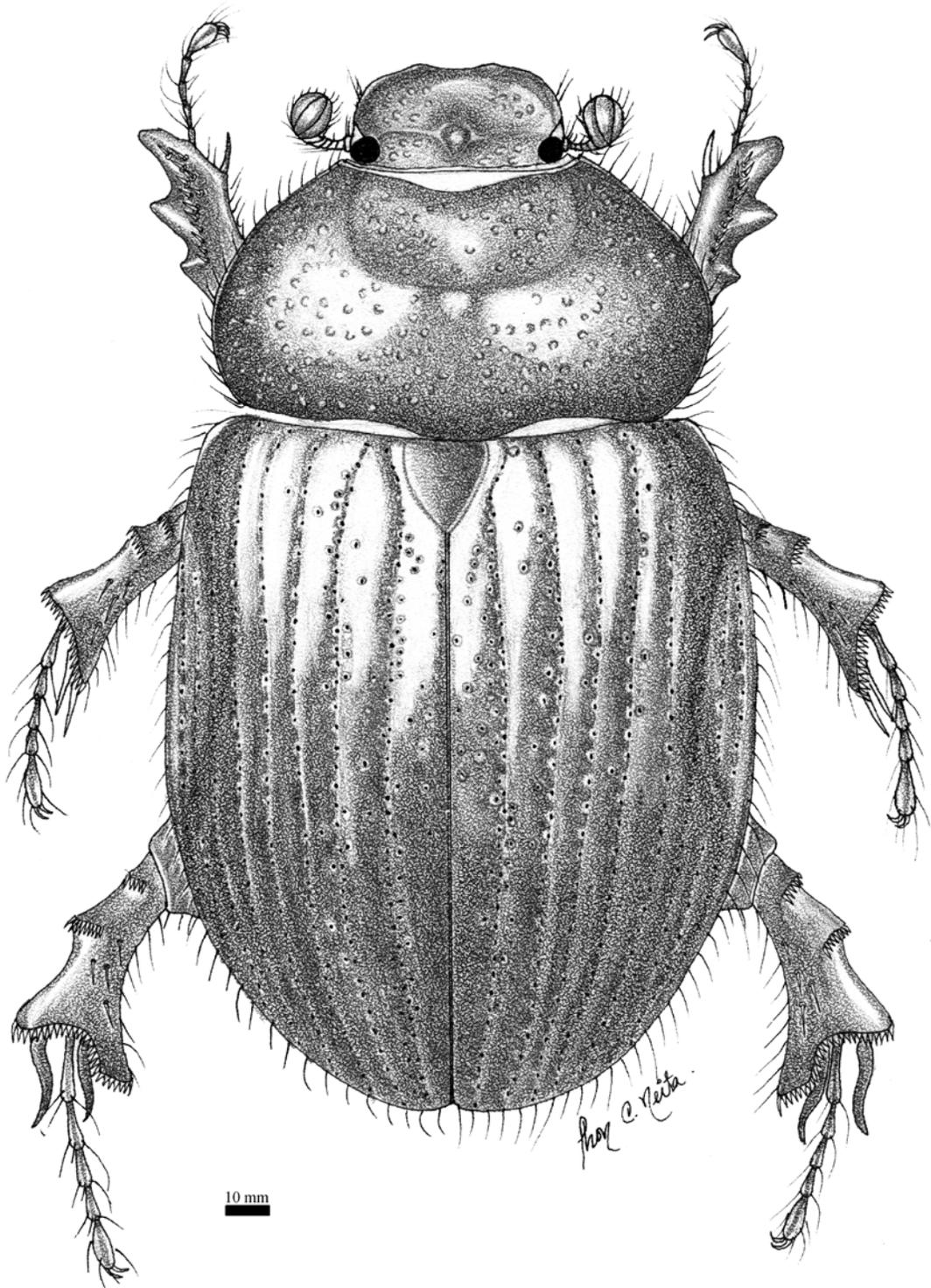


Figura 52. Habitus adulto macho de *Allidiostoma* n.sp1.

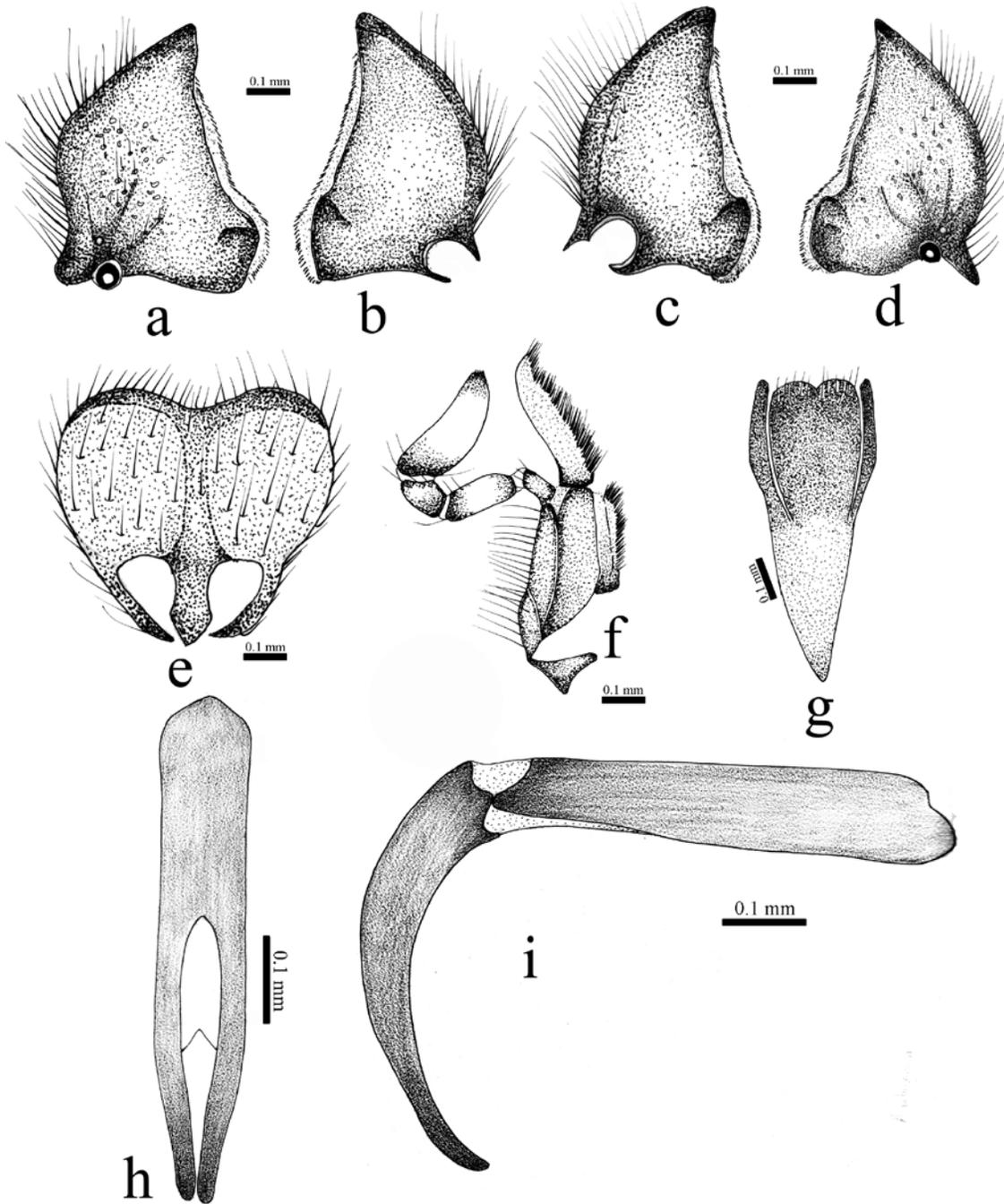


Figura 53. *Allidiostoma* n.sp1. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámetros, vista frontal; i) parámetros, vista lateral.



Figura 54. Distribución de *Allidiostoma* n. sp1.

***Allidiostoma ramosae* Martínez, 1947**
(Figs. 55-57)

Allidiostoma ramosi Martínez, 1947: 277. [Combinación original].

Allidiostoma ramosae Martínez, 1956: 96 (enmienda al epíteto).

Especímenes revisados: 25

Especímenes tipo Holotipo Macho: Argentina/Salta/Departamento de Rosario/de la Frontera/El Naranjo “Finca Maryland”/800 a1000 metros de altura/I-1944, Cole. J. P. Duret y A. Martínez [IMLA]. **Alotipo** Argentina/Catamarca/Departamento de Belén/Las Mansas/III-1938 (♀) [CLM]. Paratipo Argentina/Catamarca/Departamento de Belén/Las Mansas/III-1938 (♀) [IMLA].

Otro material revisado: Argentina/Jujuy/Ciudad/Rosillo-Legit./Coll. Martínez/Dic. 1947 (1♂). Argentina/Jujuy/Ciudad/Costanera/Coll. Martínez/Marzo 1952 (1♀). Argentina/S. P. Colalao/Tucumán (Arg.)/II-49// Identificó A. Martínez, 1990 como *Allidiostoma ramosae* Martínez

(1♂). Argentina/Tucuman/San Pedro de Colalao/Arnau-Leg/Coll. Martínez/Febrero 1949//Identificó A. Martínez, 1990 como *Allidiostoma ramosae* Martínez (1♀). Arg.-Salta/R. de Lerma/---1982/M. J. Viana (1♀). Arg.-Salta/R. de Lerma/XII-1982/M. J. Viana (2♂). Argentina/S. P. Colalao/Tucumán (Arg.)/II-49// Identificó A. Martínez, 1990 como *Allidiostoma ramosae* Martínez (1♀). Argentina/Salta/Dto. Chicleana/Los Laureles/Coll. Martínez/Dic. 1940 (1♀) Identificó A. Martínez, 1990 como *Allidiostoma ramosae* Martínez. Argentina/Salta/R. de Lerma/cosa/Coll. Martínez/feb. 1950 (1♀)/ Identificó A. Martínez, 1990 como *Allidiostoma ramosae* Martínez. Argentina/Salta/Dto. Capital/San Lorenzo/Coll. Martínez/Ene-1950 (1♂)//Determinó A. Martínez en 1950 como *Allidiostoma ramosae* Martínez. Argentina/Salta/12km. W. Chicoana/19-III-1995 1450 m/ (1♂) [H. & A. Howden Collection]. Argentina, Prov. Salta/El Corralito/15 kms S Campo Quijano/10-II-1982/(1♂) [H. & A. Howden Collection]. Argentina-Salta/R. de Lerma/---1982/M. J. Viana (1♂). Argentina-Salta/R. de Lerma/feb-1989/M. J. Viana (1♂). Argentina-Salta/Corralito/II-1983/J. M. Viana//ExColección/Viana (1♀)/[Arg.027001/J. E. Barriga/Chile-078297]. Argentina/Catamarca/Ampajanglo//Col. Bruch (1♀)//Comparado con el tipo//Deter. A. Martínez, 1983. Argentina/Prov. Catamarca/6-II-1908/C. Bruch. (1♀)//*Idiostoma* n. sp.//♀//Typus//Col. Bruch//Comp. Con Typus//Det. F. Ohaus, 1910//*Idiostoma*//*Allidiostoma ramosae* Martínez//Identificó A. Martínez, 1956 [MACN]. Argentina, La Rioja Anillaco/Esquina Crilar (2km) RN/75/28°47'17"S; 66°55'01"O/Enero 6-10-2002. F. Ocampo (2♀ y 2♂) [IADIZA].

Redescripción. Macho (Fig. 55). Largo: 10,64-8,41 mm. Ancho: 5,41-4,07 mm. *Color*: cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrón oscuro a negro, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 55): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes, densos en el clípeo, escasos en el área occipital de la cabeza posterior al proceso cefálico. Clípeo sin dientes apicales sub-trapezoidales, con bordes laterales rectos no interrumpidos. *Mandíbulas* (Fig. 56a-d): área incisora no curvada, robustas, borde lateral externo sin un diente, área ventral dos quillas; labro (Fig. 56e) con el margen anterior sinuado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe (Fig. 56f). Mentón con los bordes laterales redondeados. *Pronoto*: superficie con puntos simples, textura rugo-punteada, puntos escasos y débiles (0,5 mm), borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes. Procesos pronotales en los machos moderadamente separados, fovea pronotal una vez y media la longitud total del pronoto, surco ligeramente profundo, proyectado más allá de los procesos pronotales, sin llegar al borde posterior del pronoto. *Élitros*: puntos simples, puntos en la primera línea elitral no contiguos; las dos primeras estrías elitrales similares en amplitud; bordes laterales de los élitros en su tercio medio

basal, con cortas sedas cortas espiniformes que se distribuyen hacia el ápice, ápice de los élitros en su borde interno redondeado. *Patas*: espina protibial no dilatada; borde apical externo de las metatibias truncado; sedas en el borde externo de las metatibias no se extienden hasta el borde del ápice; línea de sedas en el borde externo moderadamente gruesas y dispuestas en una única fila. Área entre las dos espinas metatibiales sin un proceso; metafémures con una línea de sedas que se proyectan hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente esta línea de sedas no se extienden hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: mesoesternón rugo-punteado, con sedas densas, delgadas y moderadamente largas; metaesternón punteado, puntos con sedas delgadas poco densas, sin proyección hacia el disco medio; superficie del área externa del metaesternón punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 56g-h): espiculum gastrale (Fig. 56g), proporción de la base con respecto al ápice, dos veces más amplio en el ápice con respecto a la base; parámetros más largos que la falobase, casi rectos en el tercio medio, apicalmente divergentes, con los ápices aguzados (Fig. 56h).

Hembra: Largo: 11,16-8,86 mm; Ancho: 6,025-4,40 mm. Similares a los machos, pero se diferencian en: *Cabeza*: Tubérculo cefálico ligeramente desarrollado y poco prominente. *Pronoto*: fóvea pronotal anterior ausente, pero si con una concavidad dorsal media posterior, puntos ligeramente más pequeños que en los machos. *Genitalia femenina* (Fig. 56j-k): gonocoxitos como en la figura (Fig. 56j); bursa copulatrix dos veces más larga que ancha, completamente esclerosada, líneas mesiales longitudinales ausentes (Fig. 56k).

Diagnosis: Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: dientes clipeales ausentes, sub-trapezoidales; mandíbulas robustas, con ápice agudo sin curvatura, borde lateral externo carente de un diente; labro con el margen anterior escotado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe; mentón con los bordes laterales redondeados; superficie dorsal del pronoto y los élitros rugo-punteados; puntos del pronoto escasos y débiles, fóvea en los machos una vez y media la longitud total del pronoto, procesos pronotales moderadamente separados, surco pronotal ligeramente profundo, proyectándose más allá de los procesos pronotales, sin llegar al borde posterior del pronoto; puntos en la primera línea elitral no contiguos; primera estría elitral similar en amplitud a la segunda; metaesternón sin sedas en el disco medio central, superficie de los bordes laterales punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente no proyectada hasta la unión con el metatrocánter; borde externo de las metatibias truncado; sedas externas de las metatibias no extendiéndose hasta el ápice, dispuestas en una sola línea; espiculum gastrale dos veces más amplio en el ápice con respecto a la base;

parámetros de mayor longitud que la falobase, casi rectos, apicalmente divergentes, con los ápices en vista frontal aguzados; bursa copulatrix dos veces más larga que amplia, completamente esclerosada, líneas longitudinales ausentes.

Historia nomenclatural. Martínez (1947) describió a la especie sobre la base de tres ejemplares, todos con los mismos datos de captura. Martínez (1956) realizó la enmienda del epíteto de la especie, ya que fue denominada como *Allidiostoma ramosi*, pero dado que era en honor a una mujer, la terminación “i”, la cual corresponde a masculino ha sido mal usada, por ello hace la enmienda a “ae” [Art. 31.1.2]. No obstante, Martínez en la enmienda incluye especímenes con nuevos datos de distribución para la especie, los cuales incluyen las provincias de Tucumán y Jujuy.

Distribución geográfica. *Allidiostoma ramosae* es una especie que se distribuye en el pie de monte de los Andes en las provincias de Jujuy, Tucumán, Salta, Catamarca y La Rioja en Argentina (Fig. 57).

Distribución temporal: Diciembre (3), Enero (6), Febrero (8), Marzo (4), Sin datos (4).

Historia natural: Poco se conocer acerca de la historia natural de esta especie, al igual que las demás especies es atraída a la luz en la noche.

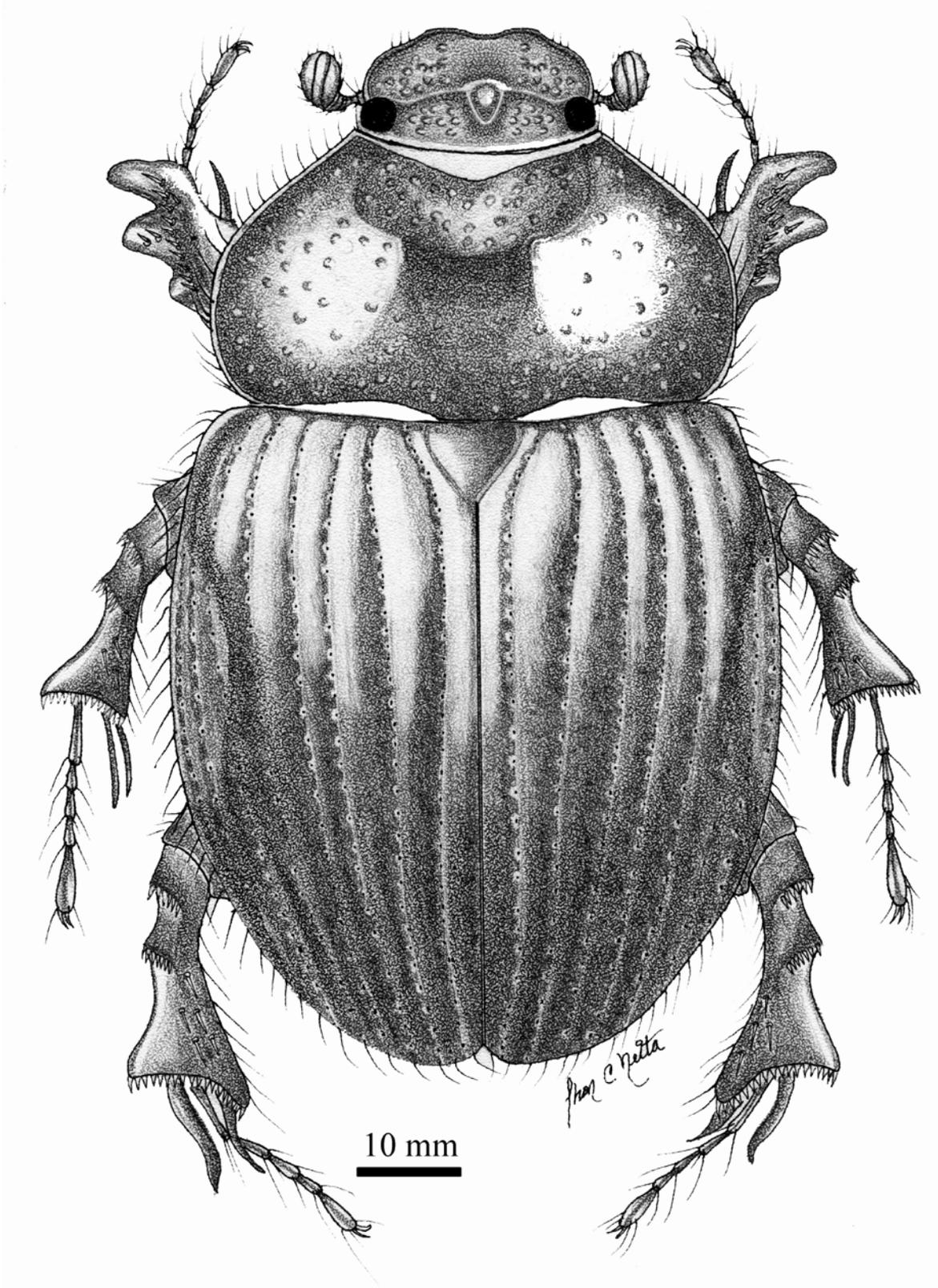


Figura 55. Habitus adulto macho de *A. ramosae*.

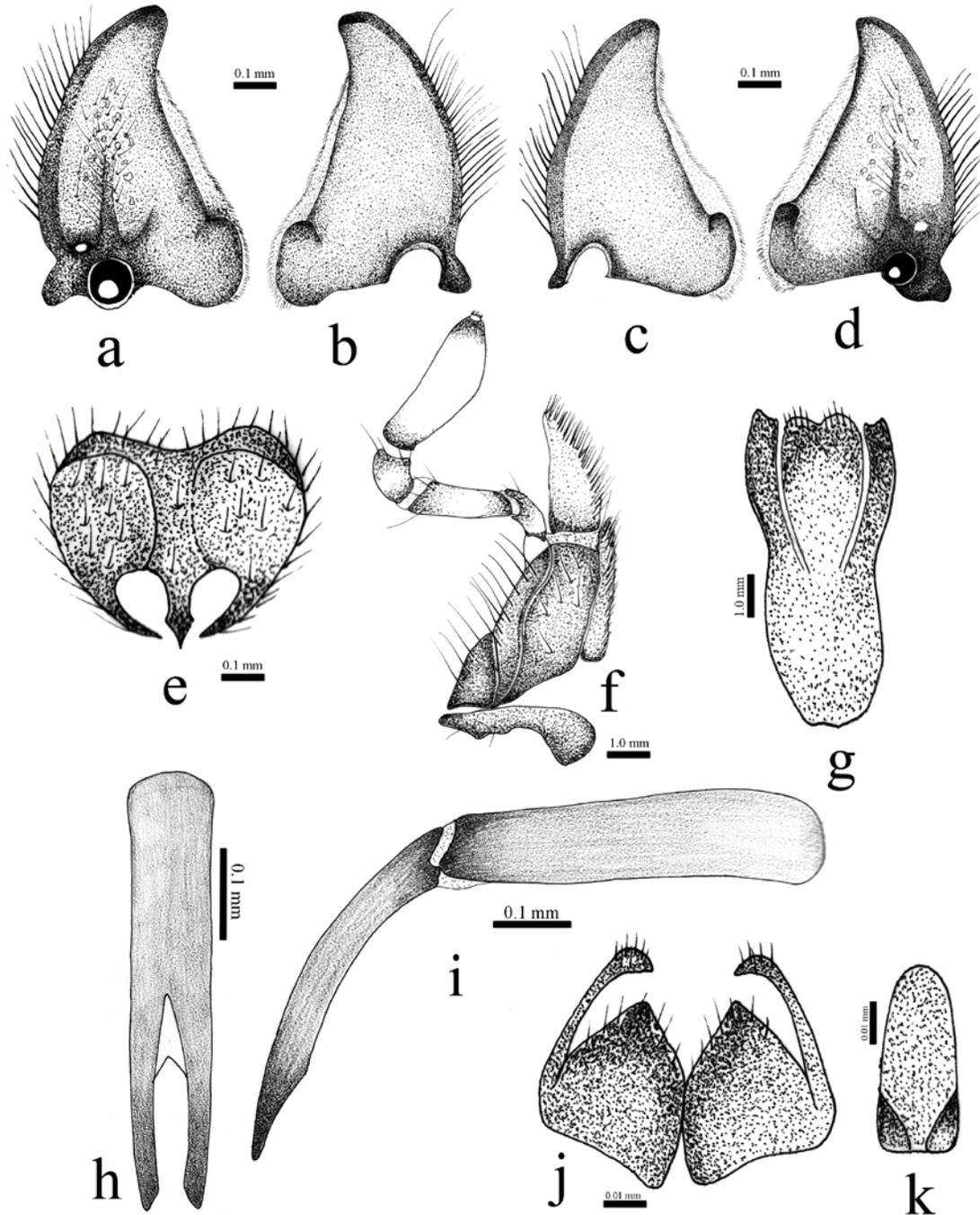


Figura 56. *A. ramosae*. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámetros, vista frontal; i) parámetros, vista lateral; j) gonocoxitos; k) bursa copulatrix.



Figura 57. Distribución de *Allidiostoma ramosae*.

***Allidiostoma simplicifrons* (Fairmaire, 1885)**

(Figs. 58-60)

Phyllognathus simplicifrons Fairmaire, 1885: 189. [Combinación original]

Idiostoma simplicifrons (Fairmaire, 1885): Arrow, 1904: 502. (sinonimia). Catálogo.

Allidiostoma simplicifrons (Fairmaire, 1885); Gutiérrez, 1950: 267. (sinonimia). Catálogo.

Idiostoma sp. av. *strobili* Steinheil (*Nomina dubia*).

Especímenes revisados: 51.

Especimen tipo. Lectotipo designado aquí: Tacna/Scmint/Museum Paris/Collection Léon Fairmaire/1906(♂)//Museo Paris [MNHN]/Prest. 101-34/16-05-2001.

Otro material revisado: Bordón/Leg. 27-I-1972//1002//Volcan Misti/m 2850 Arequipa (1♂) [MNHN]/ Chile/Prov. Atacama/S. P. Atacama/L. Peña-Leg/Coll. Martínez/Feb. 1993 (3♀,1♂). Chile/Talabre/Cordi. Antof./28-1959/Leg. F. Soza/FMHN-1986/L. Peña Cole./Asc. No. 17-422 (1♂). Chile/Talabre/Enero 1953/W. Vn. Easkar/Antif. 3500 m/Leg. F. Soza (1♂). Chile/Talabre/9 Diciembr.-1952/ Antif. 3500 m/Leg. F. Soza (1♂)// Identificado como *A. simplicifrons* por A.

Martínez, 1990. Chile/Taabre/Cord. Antof. W. Vn.-Enero-I-1959/Leg. F. Soza (1♂). // Identificado como *A. simplicifrons* por A. Martínez, 1990. Chile Antofagasta/San Pedro de Atacama/16-III-1996/Leg. M. Beeche (4♀, 1♂). Chile Antofagasta/San Pedro de Atacama/19-III-1996/Leg. M. Beeche (2♀)//Identificado como *Allidiostoma simplicifrons* (Fairmaire) por J. Mondaca, 2004. Chile Antofagasta/San Pedro de Atacama/Febrero 1993/Leg. G. Castillo (1♀). Chile/San Pedro de Atacama/Cord. Antof./2800 m //FMHN-1986/L. Peña Cole./Asc. No. 17-422 (1♀). Chile, Antofagasta/Talabre Toconao/14-Oct.-1957/Coll. L. E. Peña/ FMHN-1986/L. Peña Cole./Asc. No. 17-422 (1♀)// Identificada por A. Martínez como *A. simplicifrons* (Fairm.) en 1990. Chile, Antofagasta/Talabre Toconao/14-Oct.-1957/Coll. L. E. Peña/ FMHN-1986/L. Peña Cole./Asc. No. 17-422 (1♀)// Identificada por A. Martínez como *A. simplicifrons* (Fairm.) en 1971. Chile, Antofagasta/Talabre Toconao/14-Oct.-1957/Coll. L. E. Peña/ FMHN-1986/L. Peña Cole./Asc. No. 17-422 (1♀)//Identificada por A. Martínez como *A. simplicifrons* (Fairm.) en 1971. Chile, Antofagasta/Talabre Toconao/14-Oct.-1957/Coll. L. E. Peña/ FMHN-1986/L. Peña (1♂). Chile, Antofagasta/Talabre Toconao/14-Oct.-1957/Coll. L. E. Peña/ FMHN-1986/L. Peña (1♂). Chile Antofagasta/Toconao (Aguas Blancas)/1/3-XI-2000/Leg. M. Guerrero (1♂)//F. Ocampo *A. simplicifrons* (Fairm.). Chile Antofagasta/Toconao (Aguas Blancas)/1/3-XI-2000/Leg. M. Guerrero (1♀). Chile, Antofagasta/Talabre Toconao/14-Oct.-1957/Coll. L. E. Peña/ FMHN-1986/L. Peña (1♀)// Identificado por A. Martínez como *A. simplicifrons* (Fairm.). Chile/Talabre/Cord. Antof. W. Vn.-Enero-I-1959/Leg. F. Soza (1♂). // Identificado como *A. simplicifrons* por A. , 1971. Chile/Miñi Miñi/Atac. 1912 m. /Mahn/Junio 1946// (1♀). Chile/Miñi Miñi/VI-II-1945 (1♀). Chile/San Pedro/Atacama/Enero 1922/H. Sigfrido/Mario Pino//ExColección/Mario/Pino/Junio1989.ConcCH (1♀). Chile/San Pedro de Atacama Antf/Febr. 1960// FMHN-1986/L. Peña Cole./Asc. No. 17-422 (1♂). Chile/San Pedro de Atacama/Cordill. Antof./2800 m// FMHN-1986/L. Peña Cole./Asc. No. 17-422 (1♀).Chile/San Pedro de /Atacama/Febrero 1960 (1♂)// Identificó A. Martínez, 1971 como *A. simplicifrons* (Fairm.). Chile/Talabre/Cord. Antof./28-Marzo-1969/Leg. F. Soza (1♀). Chile/Talabre/9-Dic-1952/W. Vn. Laskar/Antof.3500m?/Coll. L. E. Peña (1♂)//Identificado como *A. simplicifrons* (Fairm.) por A. Martínez, 1990. Chile/Talabre/Enero-1953/W. Vn Laskar/ Antof. 3500?m/Leg. F. Soza (1♀). Chile/Talabre/Cord. Antof./28-Marz.-1959/Leg. F. Soza (1♂)// Identificado como *A. simplicifrons* (Fairm.) por A. Martínez, 1990. Chile, Antofagasta/Talabre Toconao/14-Oct.-1957/Coll. L. E. Peña (1♂). Chile, Antofagasta/Talabre Toconao/14-Oct.-1957/Coll. L. E. Peña (1♂). Chile/Iquique-Pica/22-02-84/Trampa de Luz/Col. E. Prado (1♀)//MNHN. Chile/Talabre/Cordi. Antof./28-1959/Leg, F. Soza//FMHN-1986/L. Peña Cole./Asc. No. 17-422 (1♂)//Identificado como *A. simplicifrons* (Fairm.) por A. Martínez, 1971. Chile, Antofagasta/Talabre Toconao/14-Oct.-

1957/Coll. L. E. Peña/ FMHN-1986/L. Peña Cole./Asc. No. 17-422 (1♂). Chile 3000 m/Prov. El Lao/4 km. S. Toconao/5-Nov. 1994/Leg. Barriga (1♀). Perú/Arequipa/D'Escend//Press. by/Imp. Bur. Ent./Bst. Mus./1924-472/1524/*Idiostoma* sp. av. *strobili* Stheint. Deter. G. E. Bryant. No. 94-69/Tacna/24-V-1969//C. Garcia A. Coll. (1♀) [MLM] (1♂). Sin tados (1♂) No. 3129 (ConcCH). 4 (1♀, 3♂). Datos dudosos: Chile Cautín/Licura/10-XI-2000/Leg. M. Beeche (1♀).

Redescripción. Macho (Fig. 58). Largo: 11,3-7,32 mm. Ancho: 5,96-3,63 mm. *Color*: cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrones oscuros, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 58): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes, densos en el clípeo, escasos en el área occipital de la cabeza posterior al proceso cefálico. Clípeo con dos dientes apicales redondeados contiguos, con bordes laterales rectos e interrumpidos. Mandíbulas (Fig. 59a-d): agudas hacia el ápice, área incisora ligeramente curvada, ápice agudo, borde externo carente de un diente, área ventral con dos quillas que forman un surco medio; labro (Fig. 59e), margen continuo; galea más corta que el esclerito del ventro estipe (Fig. 59f); mentón con los bordes laterales redondeados. *Pronoto*: Superficie con puntos simples, textura rugo-punteada, puntos densos y débiles (<0,5mm); borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes. Procesos pronotales en los machos moderadamente separados; fóvea pronotal 1/3 de la longitud total del pronoto; surco pronotal ligeramente profundo, proyectándose más allá de los procesos pronotales, no se extiende hasta el borde posterior del pronoto. *Élitros*: puntos simples, no oceladas; puntos en la primera línea elitral separados, no contiguos unos con otros; las dos primeras estrías elitrales similares en amplitud; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas cortas espiniformes que se distribuyen hacia el ápice, ápice de los élitros en su borde interno redondeado. *Patas*: espina protibial no dilatada; borde apical externo de las metatibias truncado; sedas en el borde externo de las metatibias se extiende hasta el borde del ápice; línea de sedas en el borde externo moderadamente gruesas y dispuestas en una única fila. Área entre las dos espinas metatibiales carente de un proceso; metafémures con una línea de sedas que se proyectan hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente, esta línea de sedas no se extiende hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: metaesternón punteado, puntos con sedas, delgadas poco densas, sin proyección hacia el disco medio; superficie del área externa del metaesternón punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 59g-i): espiculum gastrale (Fig. 59g), proporción de la base con respecto al ápice, cuatro veces más ancho en el ápice que en la base; parámetros tan largos como la falobase, casi rectos en tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices aguzados (Fig. 59i).

Hembra: Largo: 11,13-7,28 mm; Ancho: 5,8-3,8 mm. Similares a los machos, pero se diferencian en: *Cabeza:* tubérculo cefálico ligeramente desarrollado y poco prominente. *Pronoto:* fóvea pronotal anterior ausente, pero con una concavidad dorsal media posterior, puntos ligeramente más pequeñas que en los machos. *Genitalia femenina* (Fig. 59j-k): gonocoxitos como en la figura (Fig. 59j); bursa copulatrix dos veces más larga que ancha, completamente esclerosada, líneas mesiales longitudinales ausentes (Fig. 59k).

Diagnosis: Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: dos dientes clipeales contiguos; bordes laterales del clípeo interrumpidos (rectos); mandíbulas agudas hacia el ápice, rectas, área ventral con dos quillas que forman un surco; labro con el margen anterior continuo; galea más corta que el esclerito del ventro estipe; mentón con los bordes laterales redondeados; superficie dorsal del pronoto y los élitros rugo-punteada; puntos del pronoto densos y débiles, fóvea en los machos 1/3 de la longitud total del pronoto, surco pronotal ligeramente profundo, surco pronotal proyectado más allá de los procesos pronotales, sin llegar al borde posterior del pronoto, borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes; puntos en la primera línea elitral no contiguos unos con otros, primera estría elitral similar en amplitud a la segunda; metaesternón sin sedas en el disco medio central, superficie de los bordes laterales punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente no proyectada hasta la unión con el metatrocánter; borde externo de las metatibias truncado; las sedas externas de las metatibias se extienden hasta el ápice, dispuestas en una sola línea; espiculum gastrale cuatro veces más ancho en el ápice que en la base; parámetros de igual longitud a la falobase, casi rectos en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices en vista frontal aguzados; bursa copulatrix dos veces más larga que amplia, completamente esclerosada, líneas mesiales longitudinales ausentes.

Historia nomenclatural. Fairmaire (1885) describe la especie dentro del género *Phyllognathus* Eschscholtz (Dynastinae: Pentodontini) junto a *Phyllognathus paulseni* (= *Allidiostoma landbecki*) sobre la base de un único ejemplar capturado en Perú. Posteriormente Arrow (1909) realiza una sinopsis del género *Idiostoma* y reconoce a esta especie como parte del género, listándola como *Idiostoma simplicifrons* Fairmaire del Perú basado en el material depositado en la colección del Museo de París. Fairmaire (1885) reporta la especie para Perú sin especificar una localidad exacta dentro del país. Blackwelder (1944) reconoce en su lista a la especie *Allidiostoma simplicifrons* como una especie del género *Allidiostoma* del Perú, siendo la primera vez que se estabiliza el género nomenclaturalmente hablando, basado en el cambio después de la homonimia existente. Por

último, Martínez (1956) realiza una clave para la identificación de las especies para incluir a *A. halffteri* y reconoce a *A. simplicifrons* como la especie hermana, con distribución en Perú y Chile.

Distribución temporal: Octubre (9), Noviembre (4), Diciembre (2), Enero (6), Febrero (5), Marzo (9), Junio (1). Sin datos (15).

Distribución geográfica. *Allidiostoma simplicifrons* es una especie que se distribuye desde el sur de Perú (departamento de Tacna) hasta la Región de Antofagasta en el norte de Chile (Fig. 60).

Historia natural: Poco se conoce acerca de la historia natural de esta especie, al igual que las demás especies es atraída a la luz en la noche.

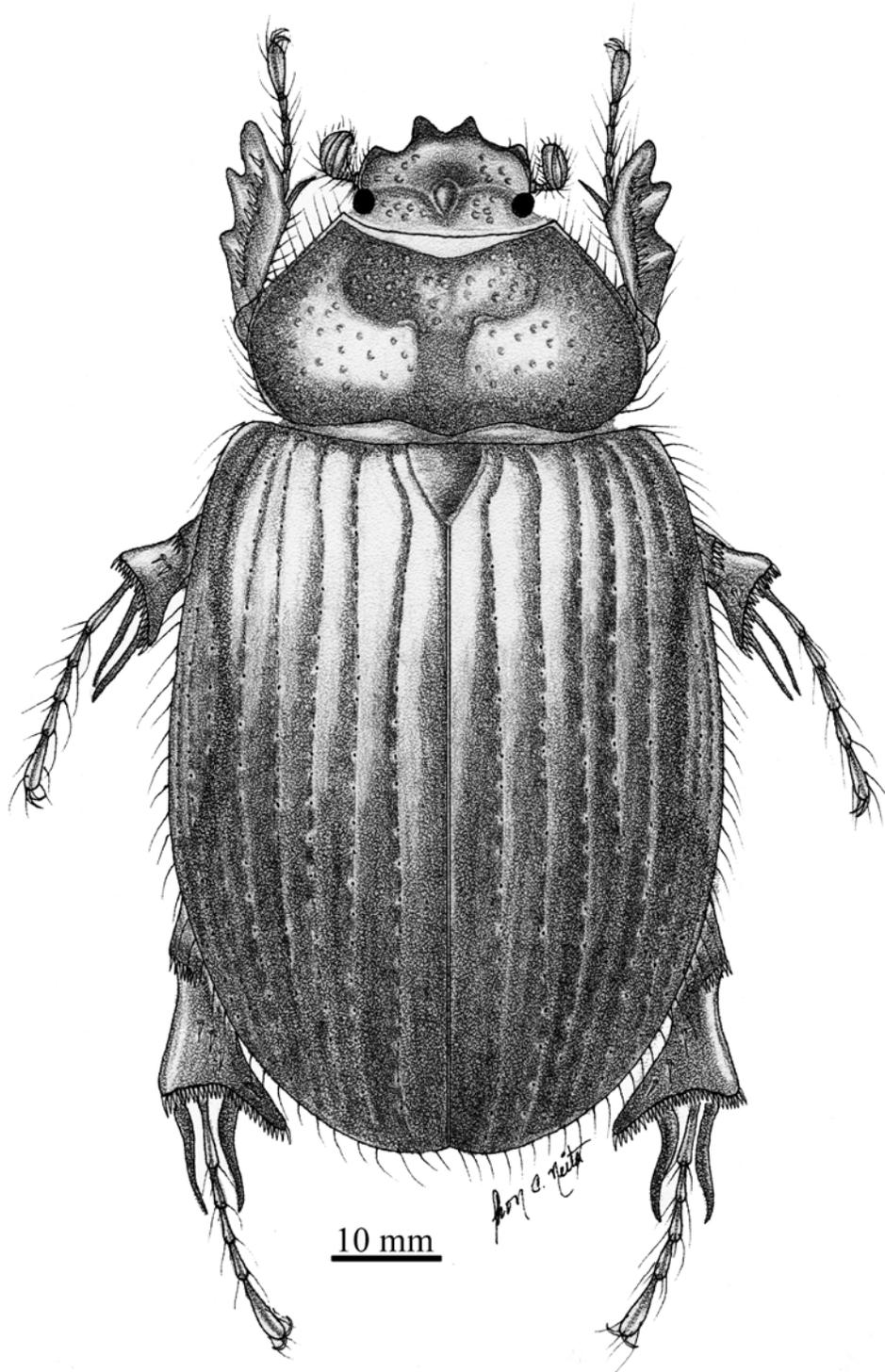


Figura 58. Habitus adulto macho de *A. simplicifrons*.

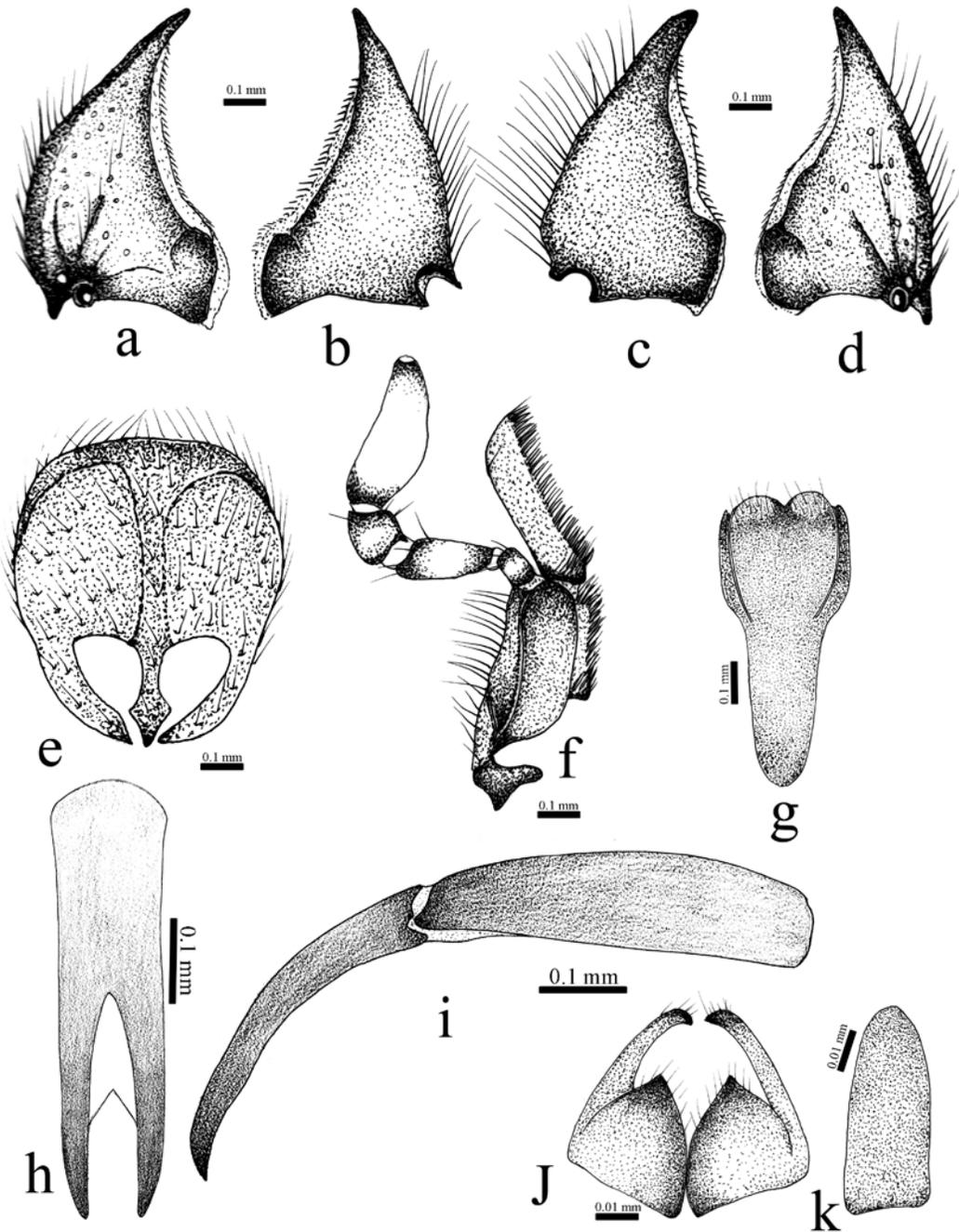


Figura 59. *A. simplicifrons*. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámetros, vista frontal; i) parámetros, vista lateral; j) gonocoxitos; k) bursa copulatrix.

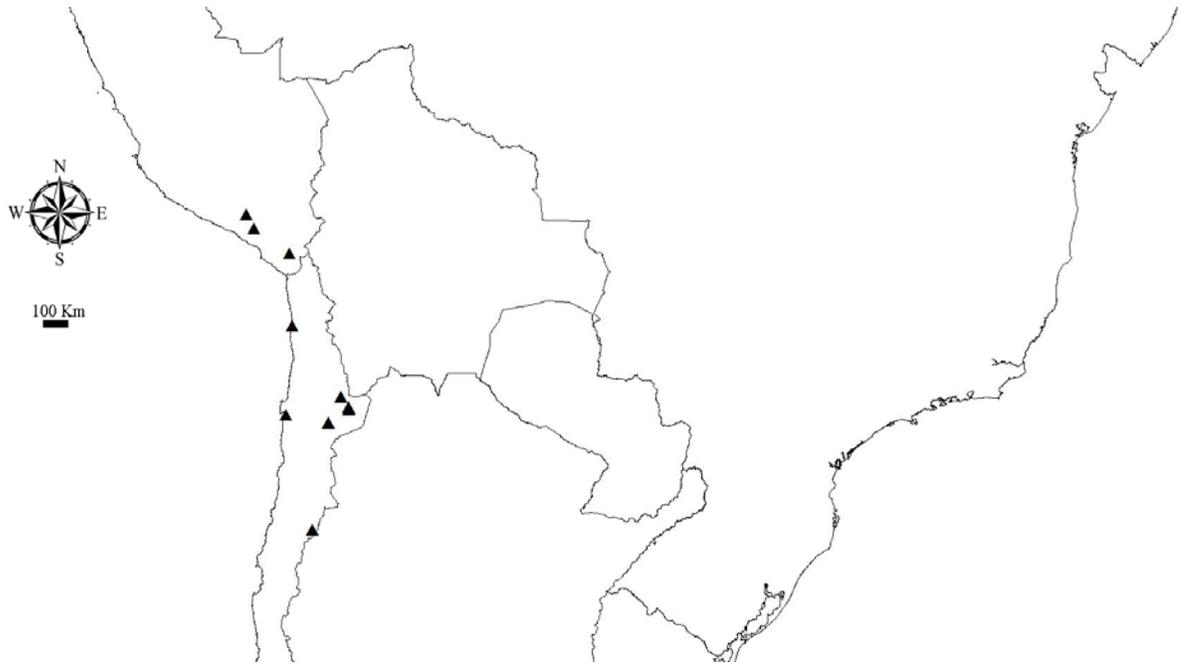


Figura 60. Distribución de *Allidiostoma simplicifrons*.

Allidiostoma n. sp2
(Figs. 61-64)

Material tipo. Holotipo: BAJADA MARUCHO/870 ms.n.m./Neuquén-Arg./4-XII-1972/Leg. M. Gentili (1♂) [IADIZA].

Alotipo: BAJADA MARUCHO/870 ms.n.m./Neuquén-Arg./4-XII-1972/Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA].

Especímenes revisados: 23

Paratipos: Arroyito/325 ms.n.m./Río Negro//16-III-1973/Leg. Gentili (2♀) [IADIZA]. Arroyito/325 ms.n.m./Río Negro/16-III-1973/Leg. Gentili. Piedra Suenada/(200 ms.n.m.)/ Bajada Marucho/(850 ms.n.m.)/Neuquén-Arg.//21-III-74/Leg. Gentili (2♀, 1♂)/ [H. & A. Collections]. Marucho/870 m/9-I-70/ Leg. Gentili (2♀, 1♂) [IADIZA]. Marucho/870 m/9-I-70/Leg. Gentili (1♀)// Bajada Marucho/870 ms.n.m./Neuquén-Arg.//4-XII-1972/ Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA]. Bajada Marucho/870 ms.n.m./Neuquén-Arg./4-XII-1972/Leg. M. Gentili (2♂). Bajada Marucho/870 ms.n.m./Neuquén-Arg./4-XII-1972/Leg. Schajovskoi 8-XII-69/Bajada marucho/Neuquén-Arg./Leg. Schajovskoi (3♀) [IADIZA]. Plaza Huincuil/(600 ms.n.m.)/Neuquén-

Arg./21-X-70/Leg. M. Gentili (1♂). La Negra-Jaram/770 ms.n.m./Neuquén-Arg.//2-XI-72/Leg. M. Gentili (1♂) [IADIZA].10-I-69/Pucara/Neuquén-Arg./ FMNH Leg. Schajovskoi// Ex Colección/M. Viana/Arg. 025126//. Santa Cruz, Argentina//9-XI-76/Leg. M. Gentili (1♂)//Identificado como *Allidiostoma rufa* (Arrow) por A. Martínez en 1989.

Descripción. Holotipo (Fig. 61). Largo: 12,49-9,73 mm. Ancho: 6,45-5,08 mm. *Color*: cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrones claros, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 61): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes, densos en el clípeo, escasos en el área occipital de la cabeza posterior al proceso cefálico. Clípeo con dos dientes apicales redondeados contiguos, con bordes laterales rectos no interrumpidos. Mandíbulas (Fig. 62a-d): agudas hacia el ápice, área incisora ligeramente curvada, ápice agudo, borde externo carente de un diente, área ventral con dos quillas que forman un surco medio; labro (Fig. 62e), margen anterior continuo; galea más corta que el esclerito del ventro estipe (Fig. 62f), mentón con los bordes laterales redondeados. *Pronoto*: superficie con puntos simples, textura rugo-punteada, puntos densos y fuertes ($\geq 1,0\text{mm}$), borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes. Procesos pronotales en los machos moderadamente separados; fóvea pronotal 1/3 la longitud total del pronoto, surco pronotal profundo, proyectándose más allá de los procesos pronotales, se extiende hasta el borde posterior del pronoto. *Élitros*: puntos simples, no ocelados; puntos en la primera línea elitral separados, no contiguos unos con otros; las dos primeras estrías elitrales similares en amplitud; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas cortas espiniformes que se distribuyen hacia el ápice, ápice de los élitros en su borde interno redondeado. *Patas*: espina protibial no dilatada; borde apical externo de las metatibias desarrollado; sedas en el borde externo de las metatibias no extendiéndose hasta el borde del ápice; línea de sedas en el borde externo moderadamente gruesas y dispuestas en una única fila. Área entre las dos espinas metatibiales carente de un proceso; metafémures con una línea de sedas que se proyectan hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente, esta línea de sedas se extienden hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: mesoesternón con rugo-punteado, con sedas densas, delgadas y moderadamente largas; metaesternón punteado, puntos con sedas delgadas poco densas; sin proyección hacia el disco medio; superficie del área externa del metaesternón punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 62g-i): espiculum gastrale (Fig. 62g), proporción de la base con respecto al ápice, cuatro veces más amplio en el ápice que la base; parámetros tan largos como la falobase, casi rectos en tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices aguzados (Fig. 62h-i).

Alotipo: (Fig. 63a-c). Largo: 12,94-9,82 mm; Ancho: 6,74-5,15 mm. Similares a los machos, pero se diferencian en: *Cabeza:* tubérculo cefálico ligeramente desarrollado y poco prominente. *Pronoto:* fóvea pronotal anterior ausente, pero con una concavidad dorsal media posterior; puntos ligeramente más pequeños que en los machos. *Genitalia femenina* (Fig. 63b-c): gonocoxitos como en la figura (Fig. 63b); bursa copulatrix dos veces más larga que ancha, completamente esclerosada, líneas mesiales longitudinales ausentes (Fig. 63c).

Variación (paratipos): Similares al holotipo, pero se observa variación en el tamaño y en la coloración (algunos especímenes son ligeramente más oscuros).

Diagnosis: Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: dos dientes clipeales contiguos, bordes laterales del clipeo no interrumpidos, redondeados; mandíbulas agudas hacia el ápice, recta; labro con el margen anterior continuo; galea más corta que el esclerito del ventro estipe; mentón con los bordes laterales redondeados; superficie dorsal del pronoto y los élitros rugo-punteados; puntos del pronoto densos y fuertes; fóvea en los machos 1/3 la longitud total del pronoto; surco pronotal profundo, proyectado más allá de los procesos pronotales, llegando al borde posterior del pronoto; puntos en la primera línea elitral no contiguos unos con otros; primera estría elitral similar en amplitud a la segunda; metaesternón sin sedas en el disco medio central; superficie de los bordes laterales punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente proyectada hasta la unión con el metatrocánter; borde externo de las metatibias desarrollado; sedas externas de las metatibias no extendiéndose hasta el ápice, dispuestas en una sola línea; espiculum gastrale cuatro veces más amplio en el ápice con respecto a su base; parámetros de igual longitud que la falobase, casi rectos en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices en vista frontal aguzados; bursa copulatrix dos veces más larga que amplia, completamente esclerosada, líneas mesiales longitudinales ausentes.

Historia natural: Poco se conocer acerca de la historia natural de esta especie, al igual que las demás especies, es atraída a la luz en la noche.

Distribución temporal: Octubre (1), Noviembre (1), Diciembre (10), Enero (11), Febrero (6), Marzo (1).

Distribución geográfica. *Allidiostoma* n.sp2 es una especie que se distribuye en las provincias de Neuquén y Río Negro en la Argentina (Fig. 64).

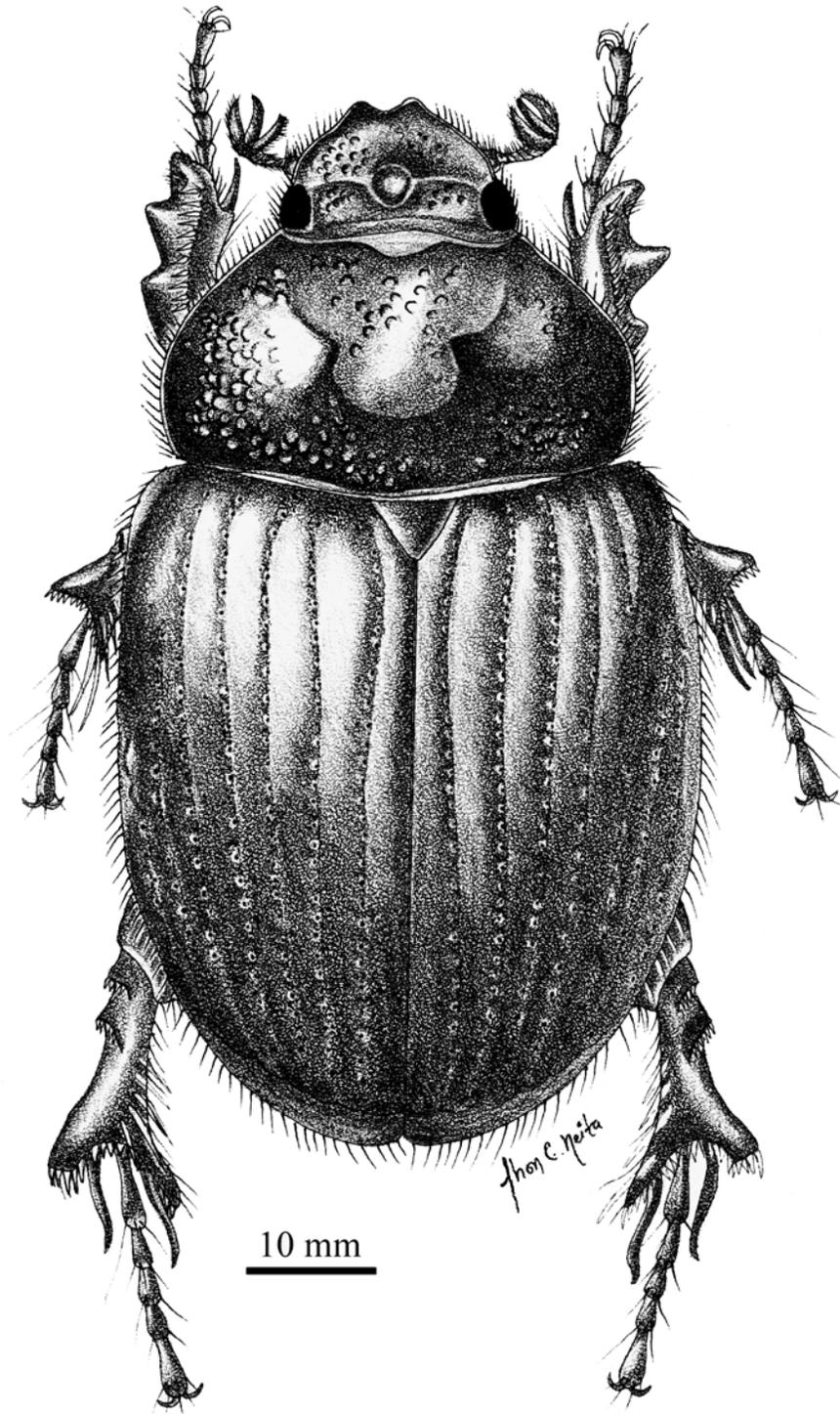


Figura 61. Habitus adulto macho de *Allidiostoma* n.sp.2.

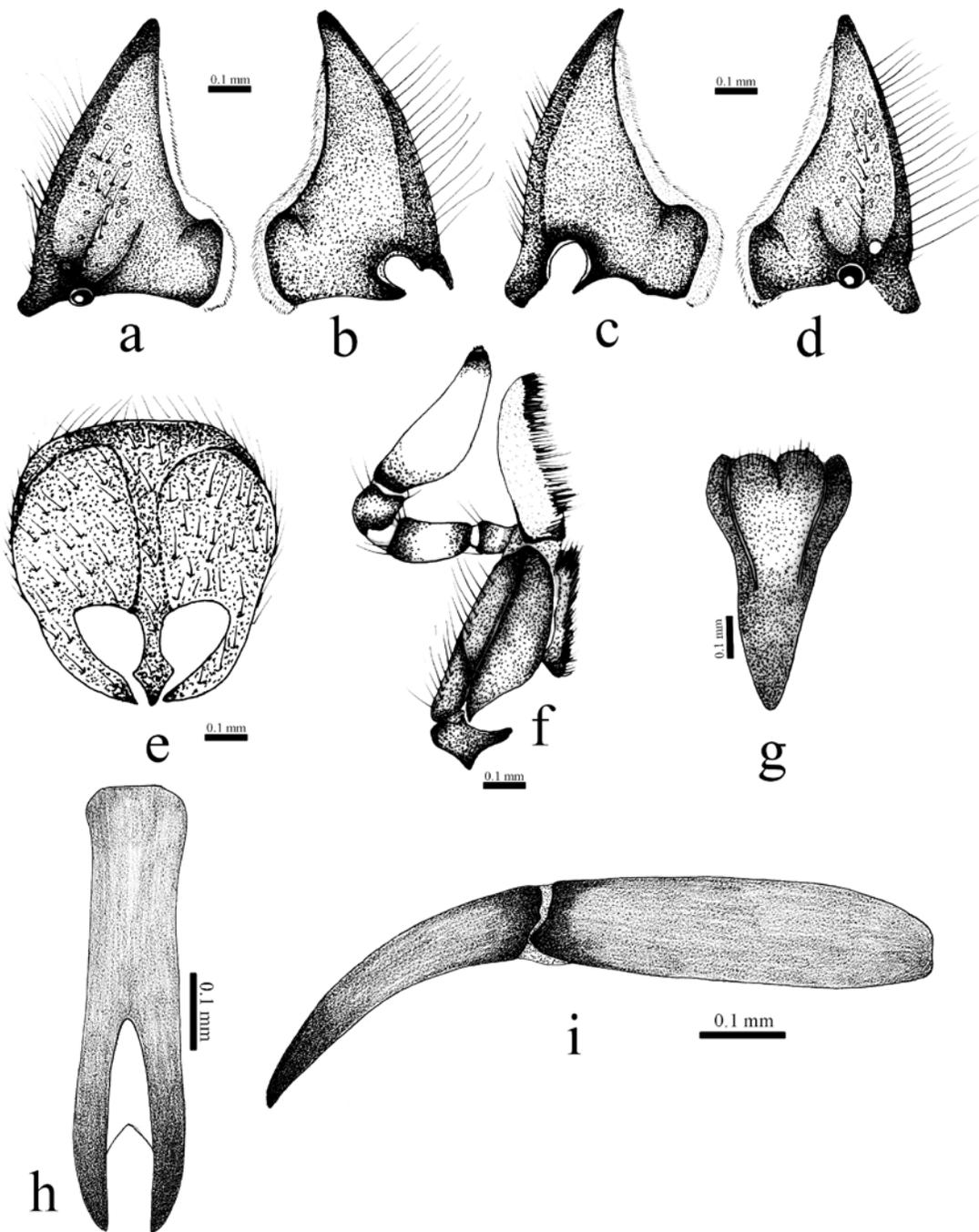


Figura 62a-i. *Allidiostoma* n. sp2. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámetros, vista frontal; i) parámetros, vista lateral.

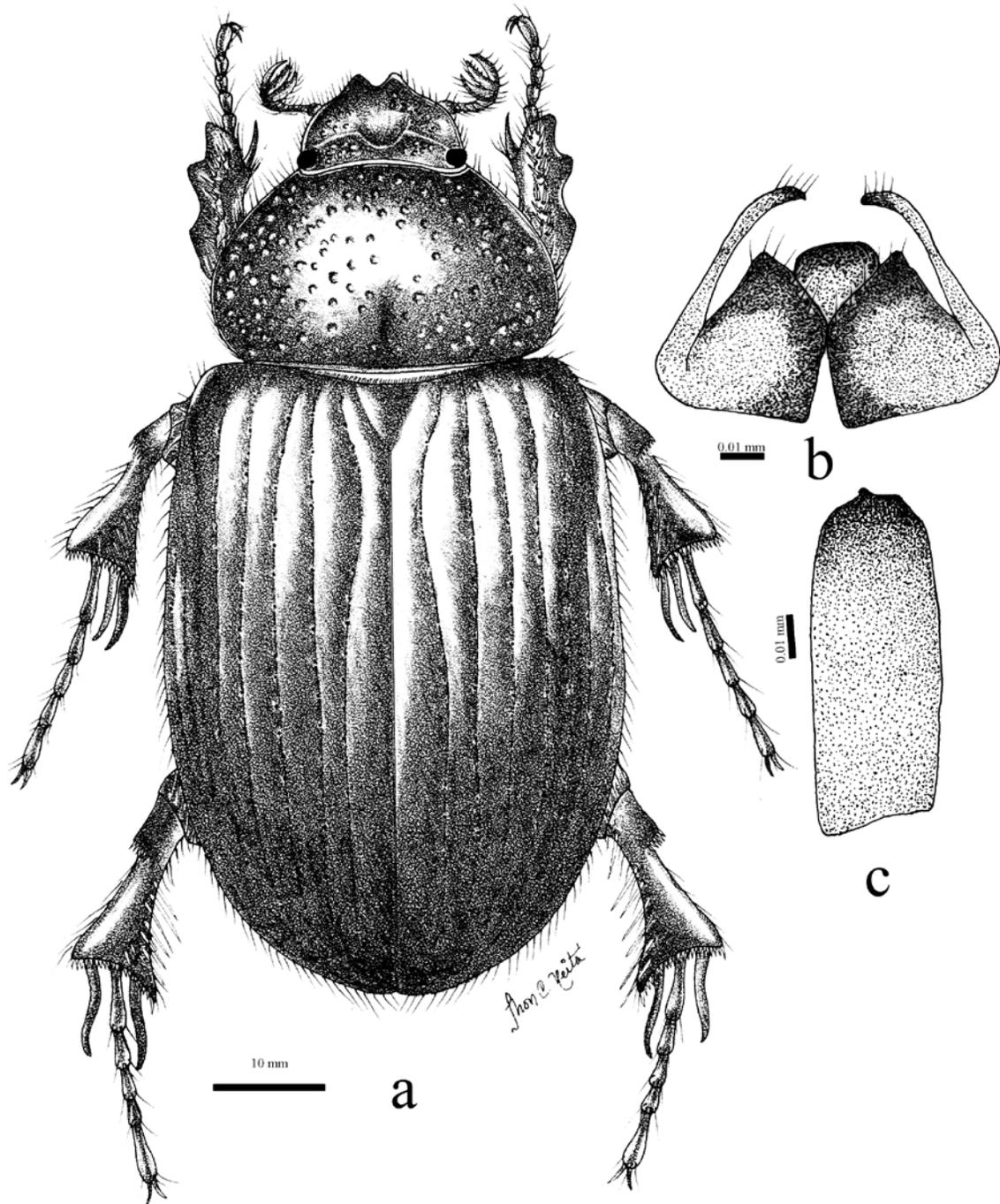


Figura 63. a) Habitus adulto hembra de *Allidiostoma* n. sp2.; b) gonocoxitos; c) bursa copulatrix.

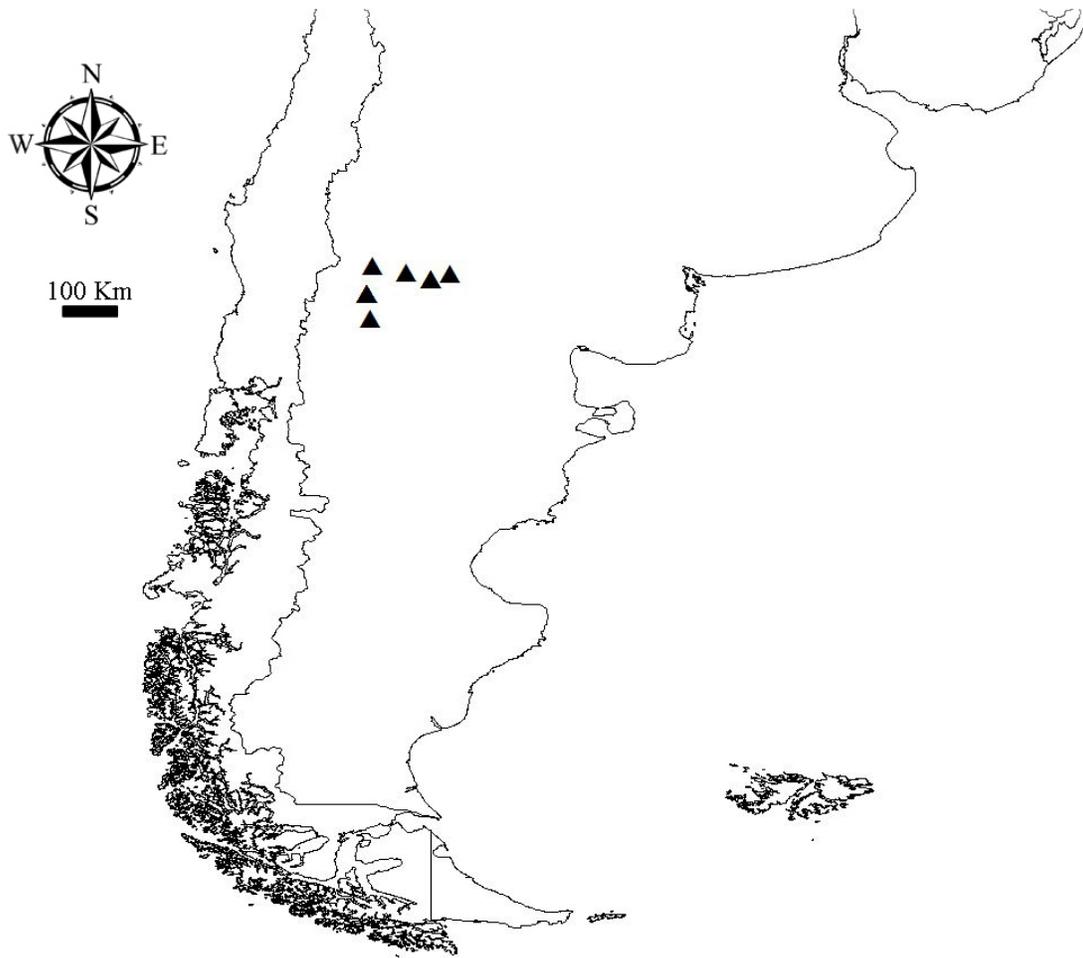


Figura 64. Distribución de *Allidiostoma* n.sp.2.

***Allidiostoma halffteri* Martínez, 1956**
(Figs. 65-67)

Allidiostoma halffteri Martínez, 1956: 89. [Combinación original].

Especímenes revisados: 38

Especímenes tipo. Argentina / San Juan/Jachal/Feb.1943/Coll. Martínez (2♀ Paratipos) [A. & H. Howden Collection]. Argentina/San Juan/Pie de Palo/Feb. 1949/Coll. Martínez (♂ Paratipo) [A. & H. Howden Collection]. (Paratipo). Argentina/Chiquimil/Catamarca-Weiner (♂ Paratipo) [MACN]. Rep. Argentina/Prov. Mendoza/C. Bruch (♂) [MACN].

Otro material estudiado: Argentina/La Rioja/Famatina/16-XII-1971/Porter-Stange (2♀ y ♂)//Entomofauna Subandina [IMLA]. Argentina/La Rioja/Famatina/23-XI-1975/Col. L. Stange//

Entomofauna Subandina (♂) [IMLA]. Argentina, PROV./San Juan, Valle/Fértil, nov. 1970/leg. M. Viana (2♀ y 5♂) [CJBA]. Argentina: La Rioja/Tambillos, 750 m/12-XII-2003/ L. Stange/at light (♀) [FSCA]. Argentina, San Juan/6 km N Punta del Agua/14/XII/1998 Flores/Roig (♂) [IADIZA]. Argentina, prov./Córdoba, depto. Calumuchita, Guanaco/Muerto, feb. 1990/leg. M. Viana (♂) [CJBA]. Argentina/San Juan/Dto. Valle del Río Fértil/El Baldecito/Dic. 1964/Coll. Martínez (2♀ y ♂) [A. & H. Howden Collection]. Argentina: Mendoza/Malargüe/Agua escondida/6-I-1976/ Col. A. Roig (♀) [IADIZA]. Argentina. Mendoza/Dto. Las Heras/Uspallata-1900 m/5-XII-1994 (♀) [IADIZA]. Argentina, Mendoza/Ñacuñan/Marzo 1975/Sergio Roig (♀) [IADIZA]. Argentina, Mendoza/Centro deportivo-UNC/31-X-1979/Sergio Roig (♂) [IADIZA]. Argentina/Mendoza/Cerro Guadal/II-1963 Köhler (♂) [CJD]. Neuquén-Argentina/ Piedra del Aguila/ (131) 525 m//16-I-1991/Leg. M. Y. P. Gentili (4♂ y 4♀) [IADIZA]. Neuquén-Argentina/ Piedra del Aguila/ (131) 525 m//02-II-1991/Leg. M. y. P. Gentili (♂) [IADIZA]. Argentina-Neuquén/Sañico/1000 ms.n.m./23-XI-68/Leg. M. Gentili (2♀) [IADIZA]. Argentina-Neuquén/Laguna Blanca/(26)-1270 m//14-I-1994/Leg. Mario Gentili (♀) [IADIZA].

Redescripción. Macho (Fig. 65). Largo: 10,73-8,01 mm. Ancho: 5,87-4,13 mm. *Color*: cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrón, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 65): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes, densos en el clípeo, escasos en el área occipital de la cabeza posterior al proceso cefálico. Clípeo con dos dientes apicales redondeados contiguos, con bordes laterales rectos e interrumpidos. *Mandíbulas* (Fig. 66a-k): agudas hacia el ápice, área incisora ligeramente curvada, ápice agudo, borde externo carente de un diente, área ventral con dos quillas que forman un surco medio; labro (Fig. 66e) con el margen anterior sinuado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe (Fig. 66f). Mentón con los bordes laterales redondeados. *Pronoto*: superficie con puntos simples, textura rugo-punteada, puntos densos y fuertes ($\geq 1,0$ mm); borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes; procesos pronotales en los machos moderadamente separados; fóvea pronotal 1/3 de la longitud total del pronoto; surco pronotal profundo, proyectándose más allá de los procesos pronotales, no se extiende hasta el borde posterior del pronoto. *Élitros*: puntos simples, no ocelados; puntos en la primera línea elitral separados, no contiguos; las dos primeras estrías elitrales similares en amplitud; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal con sedas cortas espiniformes que de distribuyen hacia el ápice; ápice de los élitros en su borde interno redondeado. *Patatas*: espina protibial no dilatada, borde apical externo de las metatibias desarrollado, sedas en el borde externo de las metatibias extendiéndose hasta el borde del ápice; línea de sedas en el borde externo moderadamente gruesas y dispuestas en una única fila; área entre las dos espinas metatibiales

carente de un proceso; metafémures con línea de sedas que se proyectan hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente, esta línea de sedas se extiende hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: mesoesternón rugo-punteado, con sedas densas, delgadas y moderadamente largas; metaesternón punteado, puntos con sedas delgadas poco densas, sin proyección hacia el disco medio, superficie del área externa del metaesternón punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 66g-i): espiculum grastrale, proporción de la base con respecto al ápice, cuatro veces más amplio en el ápice que en la base; parámetros tan largos como la falobase, casi rectos en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices aguzados.

Hembra: Largo: 11,36-8,86 mm; Ancho: 5,72-4,35 mm. Similares a los machos, pero se diferencian en *pronoto*: fóvea pronotal anterior ausente, pero si con una concavidad dorsal media posterior, puntos ligeramente más pequeñas que en los machos. *Genitalia femenina* (Fig. 66j-k): gonocoxitos (Fig. 66j); bursa copulatrix dos veces más larga que ancha, completamente esclerosada, líneas mesiales longitudinales presentes (Fig. 66k).

Diagnosis. Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: dos dientes clipeales contiguos, bordes laterales del clipeo interrumpidos (rectos), mandíbulas agudas hacia el ápice, rectas, área ventral con dos quillas que forman un surco; margen anterior del labro sinuado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe; mentón con los bordes laterales redondeado; superficie dorsal del pronoto y los élitros rugo-punteados; puntos del pronoto densos y fuertes; fóvea en los machos 1/3 veces la longitud total del pronoto; surco pronotal profundo, proyectado más allá de los procesos pronotales, sin llegar al borde posterior del pronoto; borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes; puntos en la primera línea elitral no contiguos; primera estría elitral similar en amplitud a la segunda; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas cortas espiniformes que se distribuyen hacia el ápice; metaesternón sin sedas en el disco medio central; superficie de los bordes laterales punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la mitad de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente proyectada hasta la unión con el metatrocánter; borde externo de las metatibias desarrollado; sedas externas de las metatibias extendiéndose hasta el ápice, dispuestas en una sola línea; área entre las dos espinas metatibiales carente de un proceso; espiculum grastrale cuatro veces más amplio en el ápice con respecto a la base; parámetros de igual longitud a la falobase, casi rectos en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices en vista frontal aguzados; bursa copulatrix dos veces más larga que ancha, completamente esclerosada, líneas longitudinales presentes.

Historia nomenclatura. Martínez (1956) describió la especie sobre la base de cuatro ejemplares machos y tres hembras de diferentes localidades de las provincias de Catamarca, Mendoza y San Juan (Argentina).

Distribución temporal: Octubre (1), Noviembre (10), Diciembre (9), Enero (10), Febrero (7), Marzo (1).

Distribución geográfica. *Allidiostoma halfferi* es una especie que se distribuye en las provincias de Catamarca, La Rioja, San Juan, Mendoza y el suroeste de Neuquén en la Argentina (Fig. 67).

Historia natural: Poco se conoce acerca de la historia natural de esta especie; al igual que las demás especies, es atraída a la luz en la noche.

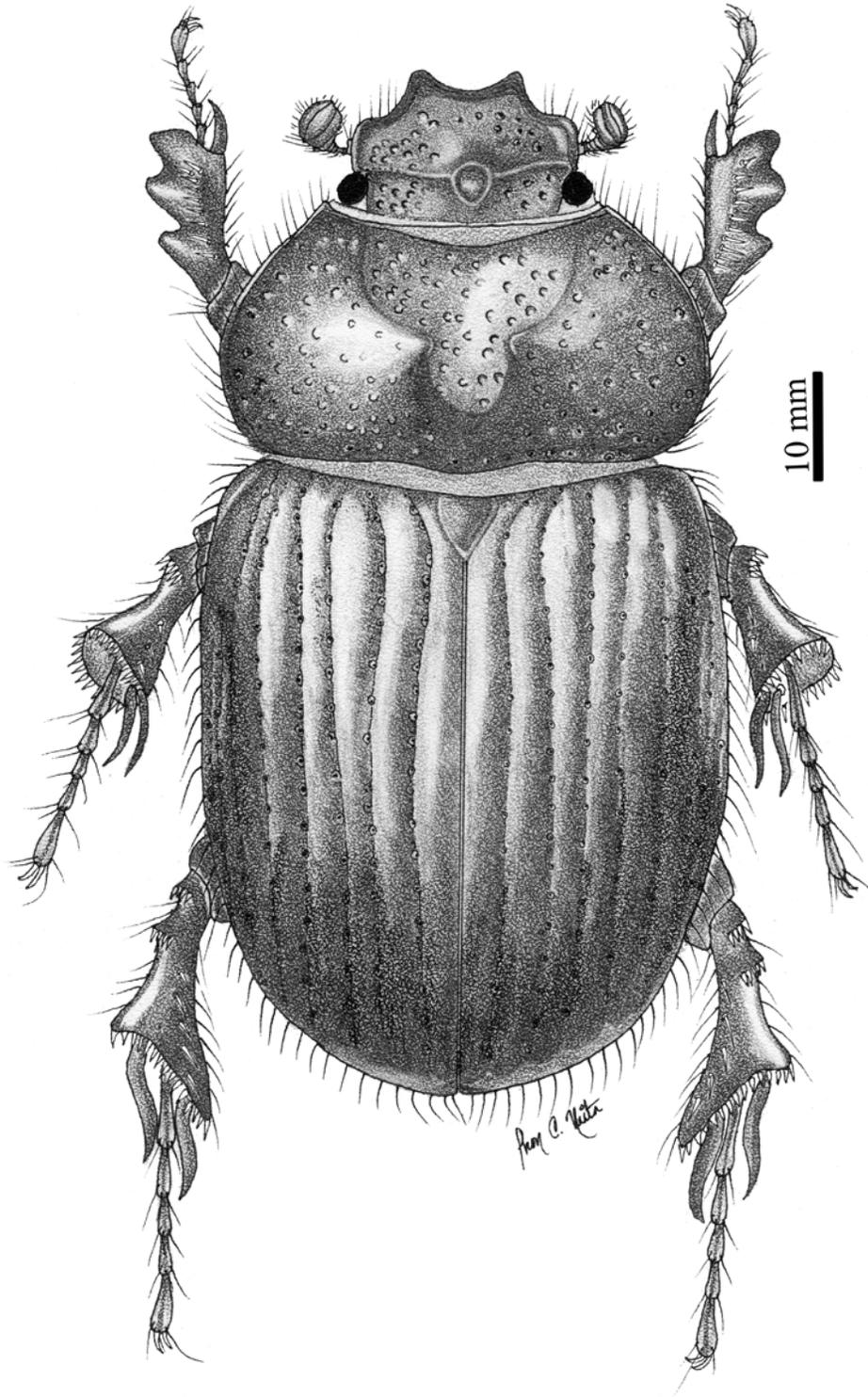


Figura 65. Habitus adulto macho de *A. halfferi*.

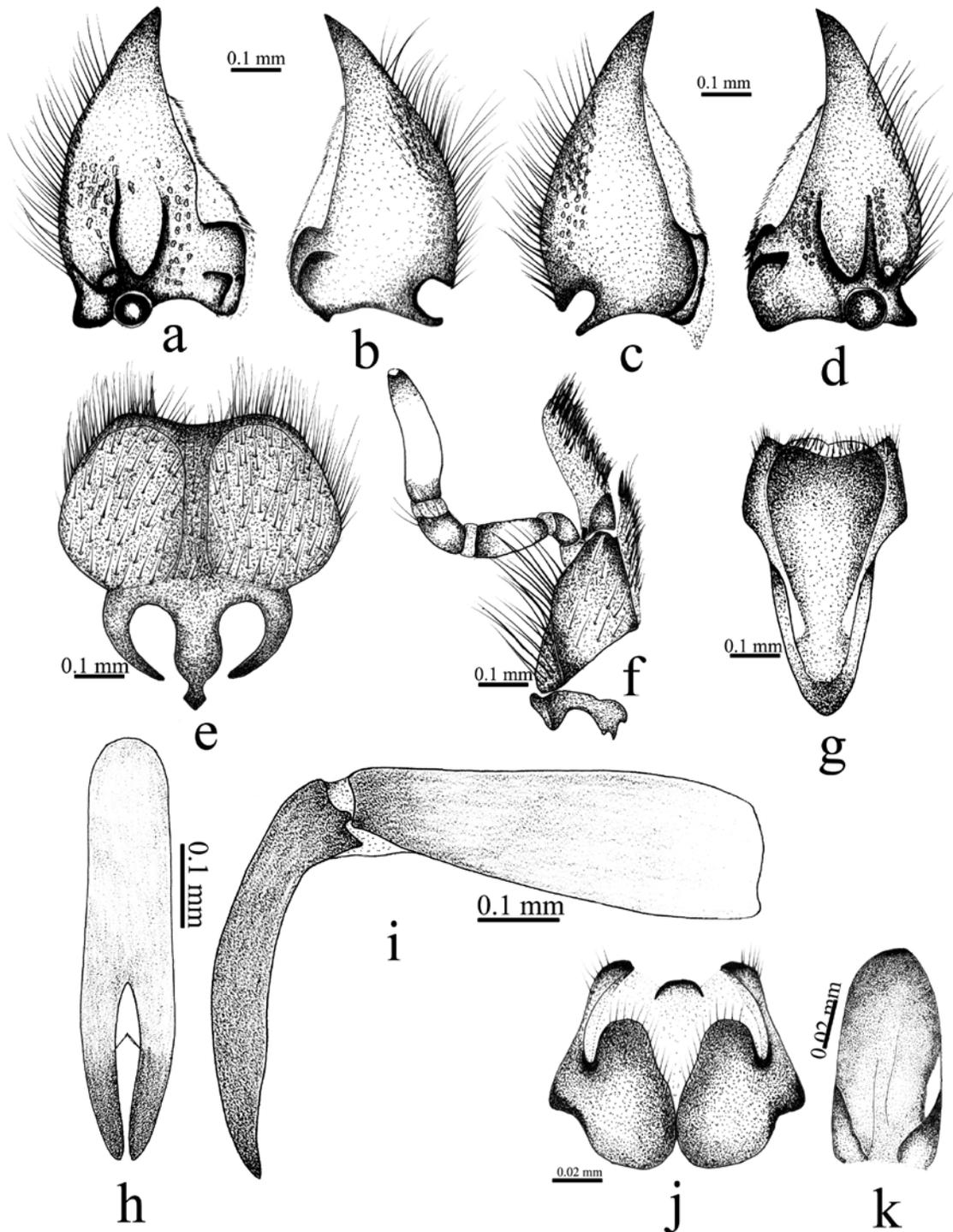


Figura 66. *A. A. halfferi*. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámero, vista frontal; i) parámero, vista lateral; j) gonocoxito, vista ventral; k) bursa copulatrix.



Figura 67. Distribución de *Allidiostoma halffteri*.

Allidiostoma monrosmuntanolae Martínez, 1947

(Figs. 68-71).

Allidiostoma monros-muntañolae Martínez, 1947: 275. [Combinación original]

Allidiostoma monrosmuntanolae Martínez, 1947 (Nueva enmienda).

Especímenes revisados: 26

Especímenes tipo. Holotipo Macho: RP. Argentina/Prov. La Rioja/Srra. De Velazco/Mina la “Esperanza”. III-944/F. Monrós Legit. //(1♀) (desconocida)//Holotipo (1♂) [MACN].

Otro material estudiado: Argentina, San Juan/ Iglesia Parque Nacional San/ Guillermo. 29°20' 53.6"S/ 69°35'73.3"W. 3453 m/ 13/1/2011. Col. Donadio, E. (12♂ y 7♀). Argentina, San Juan/Calingasta Parque Nacional/El Leoncito casa/Guardaparque 2302 m/31° 47' 45.5"S, 69°W./06-II-2013 Coll. R. Carrara, G. Flores, S. Roig, V. Pereyra (1♂ y 1♀). Argentina, Mendoza/Uspallata, 20 km. Al Norte/Hacia Tambillos 32° 27' 59.81"S/ 69° 21' 51.15"W. 2098 ms.n.m./27-Enero-2012/E. Michelu, G. San Blas y R. San Blas (1♂). Argentina, Mendoza/Picheuta, 20 km. W./Uspallata-2200 m/14-II-2002-G. Flores (1♂).Argentina/Mendoza Norte/1000 ms.n.m./5/10.01.1999/Leg. A. Ugarte (1♂ y 1♀).

Redescripción. Macho (Fig. 68). Largo: 16,06-11,36 mm. Ancho: 8,13-5,37 mm. *Color:* cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrón oscuro, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 68): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes, más densos en el clípeo, y menos densos en el área occipital de la cabeza, posterior al proceso cefálico. Clípeo con bordes laterales enteros, con tres dientes apicales redondeados, contiguos. *Mandíbulas* (Fig. 69a-d): área incisora fuertemente curvada, ápice agudo; borde externo carente de un diente, área ventral con dos quillas que forman un surco medio; labro (Fig. 69e) con el margen anterior sinuado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe (Fig. 69f), mentón con los bordes laterales redondeados. *Pronoto:* superficie con puntos simples, textura rugo-punteada, puntos escasos y débiles (<0,5 mm), borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes. Procesos pronotales en los machos moderadamente separados; fóvea pronotal ½ de la longitud total del pronoto; surco pronotal profundo, proyectándose más allá de los procesos pronotales, sin extenderse hasta el borde posterior del pronoto. *Élitros:* puntos simples, no ocelados; puntos en la primera línea elitral separados, no contiguos; la primera estría elitral más grande que la segunda; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal con sedas cortas espiniformes que se distribuyen hacia el ápice, ápice de los élitros en su borde interno redondeado. *Patas:* espina protibial no dilatada; borde apical externo de las metatibias desarrollado; sedas en el borde externo de las metatibias extendiéndose hasta el borde apical externo; línea de sedas en el borde externo moderadamente gruesas y dispuestas en una única fila. Área entre las dos espinas metatibiales carente de un proceso; metafémures con una línea de sedas que se proyectan hasta la base de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente, esta línea de sedas no se extiende hasta la unión con el trocánter. *Ventral:* mesoesternón rugo-punteado, con sedas densas, delgadas y moderadamente largas; metaesternón rugo-punteado, puntos con sedas sendas, delgadas y fuertemente impresas que se distribuyen hasta el disco medio, superficie del área externa del metaesternón rugo-punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 69g-i): espiculum gastrale (Fig. 69e),

proporción de la base con respecto al ápice, cinco o más veces más amplio en el ápice que la base, parámetros más cortos que la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices no aguzados (Fig. 69h-i).

Hembra (Fig. 70a-c) Largo: 14,77-12,79 mm; Ancho: 7,55-6,09 mm. Similares a los machos, pero se diferencian en *Cabeza*: tubérculo cefálico ligeramente desarrollado y poco prominente. *Pronoto*: fóvea pronotal anterior ausente, pero presentando una concavidad dorsal media posterior, puntos ligeramente más pequeñas que en los machos. *Genitalia femenina*: gonocoxitos como en la figura (Fig. 70b); bursa copulatrix dos veces más larga que ancha, proyección mesial de la esclerotización entera, proyectándose hacia el ápice, líneas mesiales longitudinales ausentes (Fig. 70c).

Diagnosis: Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: tres dientes clipeales contiguos, bordes laterales del clipeo no interrumpidos, redondeados; mandíbulas agudas hacia el ápice, fuertemente curvadas en el ápice; labro con el margen anterior escotado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe; mentón con los bordes laterales redondeados; superficie dorsal del pronoto y los élitros rugo-punteados; puntos del pronoto densos y fuertes, fóvea en los machos $\frac{1}{2}$ de la longitud total del pronoto, surco pronotal profundo y proyectado más allá de los procesos pronotales, sin llegar al borde posterior del pronoto; puntos en la primera línea elitral, no contiguos, primera estría elitral más amplia que la segunda; metaesternón con sedas en el disco medio central, superficie de los bordes laterales rugo-punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la base de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente no proyectada hasta la unión con el metatrocánter, borde externo de las metatibias desarrollado, sedas externas de las metatibias extendiéndose hasta el ápice, dispuesta en una sola línea; espiculum gastrale cinco o más veces más amplio en el ápice con respecto a su base, parámetros de menor longitud que la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices en vista frontal redondeados; bursa copulatrix dos veces más larga que amplia, proyección mesal de la esclerotización entera, proyectándose hacia el ápice, líneas longitudinales ausentes.

Historia nomenclatural. Martínez (1947) describe a la especie sobre la base de un único ejemplar con los siguientes datos “Argentina: Provincia de la Rioja, Sierra de Velazco, Mina “La Esperanza”. III-1944. F. Monros. En el presente trabajo se realiza la siguiente enmienda en el epíteto *Allidiostoma monrosmuntañolae* a *A. monrosmuntanolae* Art. 32.5.2.1 y Art. 32.5.2.3 [CINZ].

Distribución temporal: Enero (21), Febrero (2), Marzo (1), Sin datos (2).

Distribución geográfica. *Allidiostoma monrosmuntanolae* es una especie que se distribuye en las provincias de La Rioja, San Juan y Mendoza en Argentina (Fig. 71).

Historia natural: Poco se conoce acerca de la historia natural de esta especie, al igual que las demás especies, es atraída a la luz en la noche.

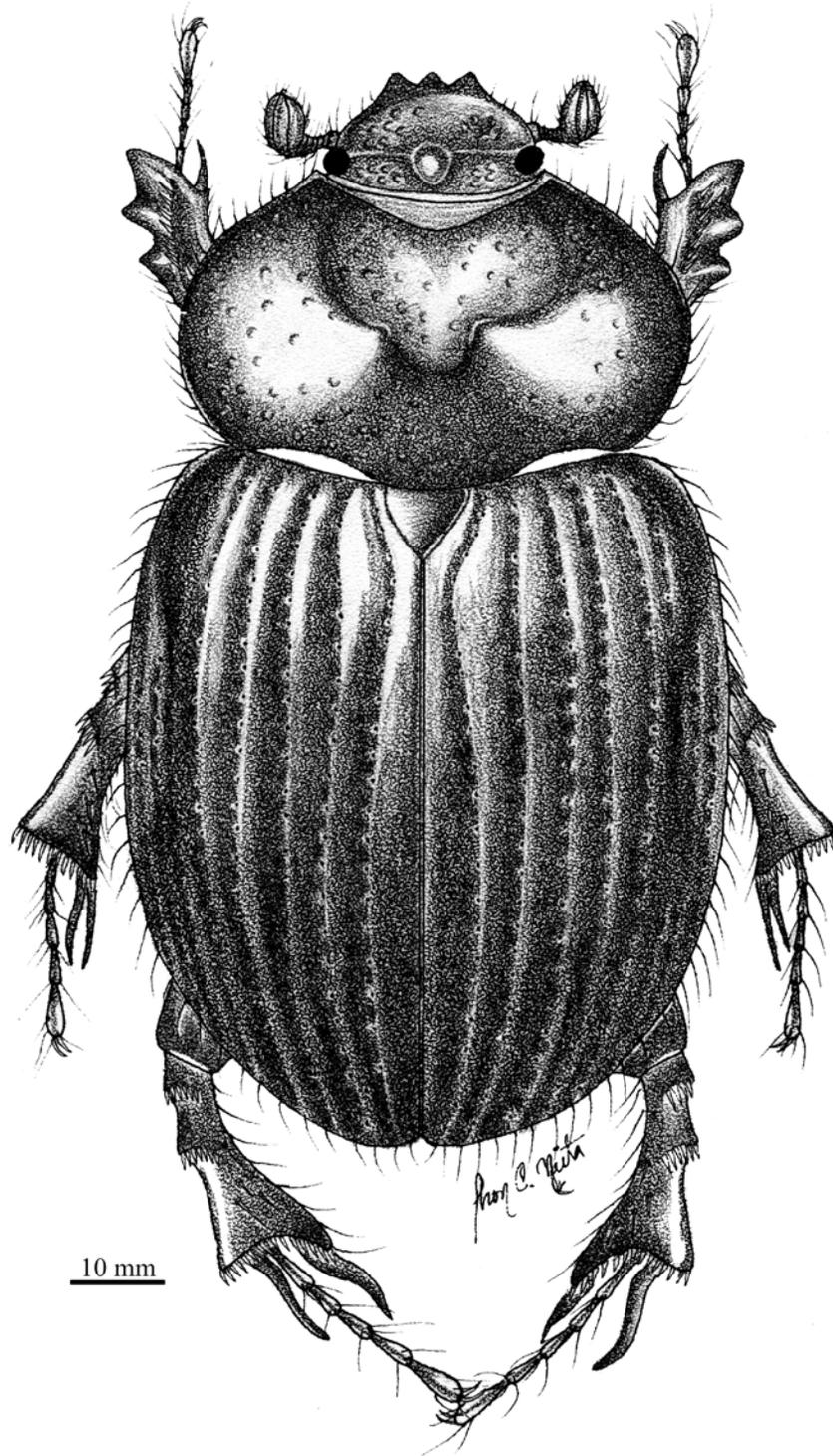


Figura 68. Habitus adulto macho de *A. monrosmuntanola*.

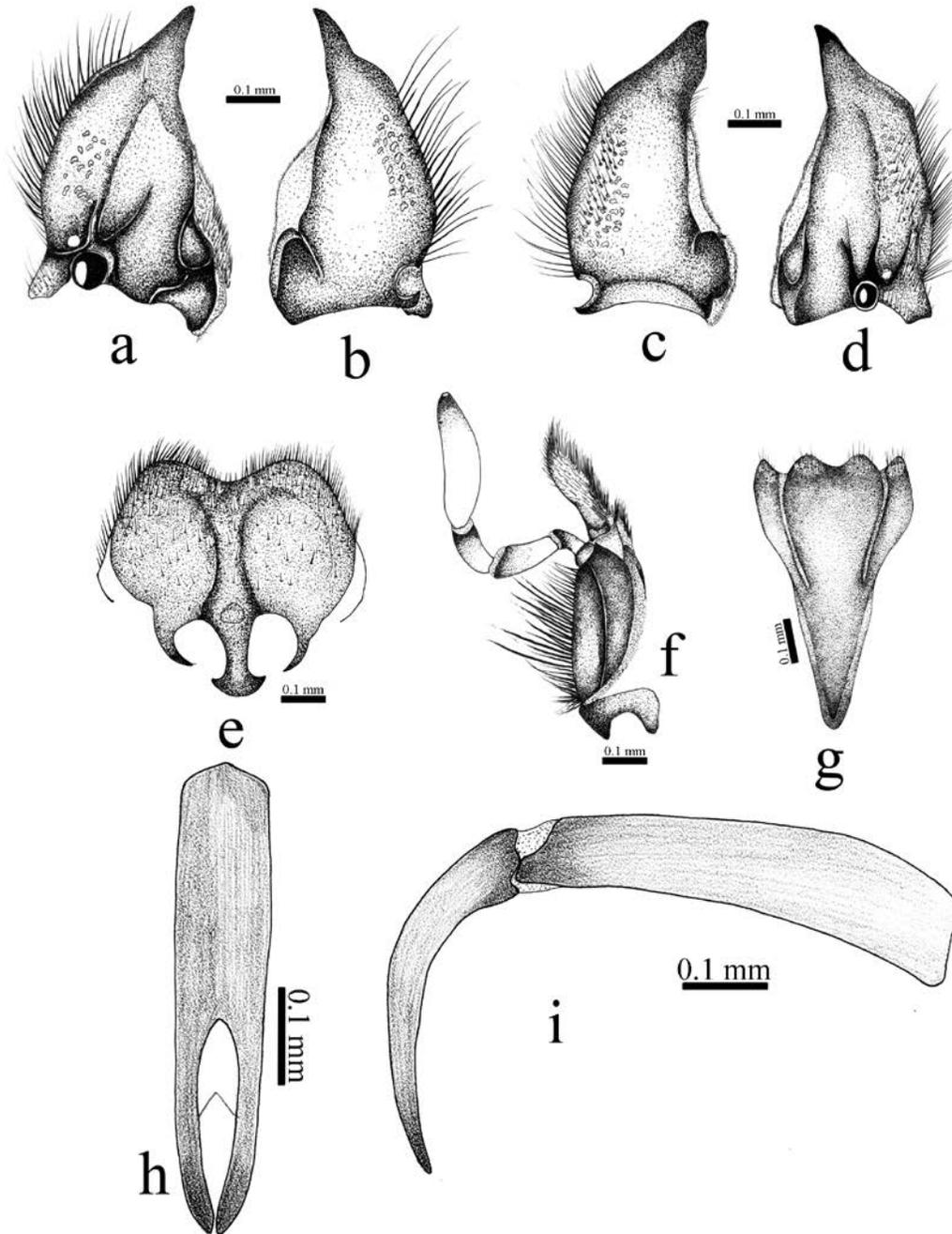


Figura 69. *A. monrosmuntanolae*. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámetros, vista frontal; i) parámetros, vista lateral.

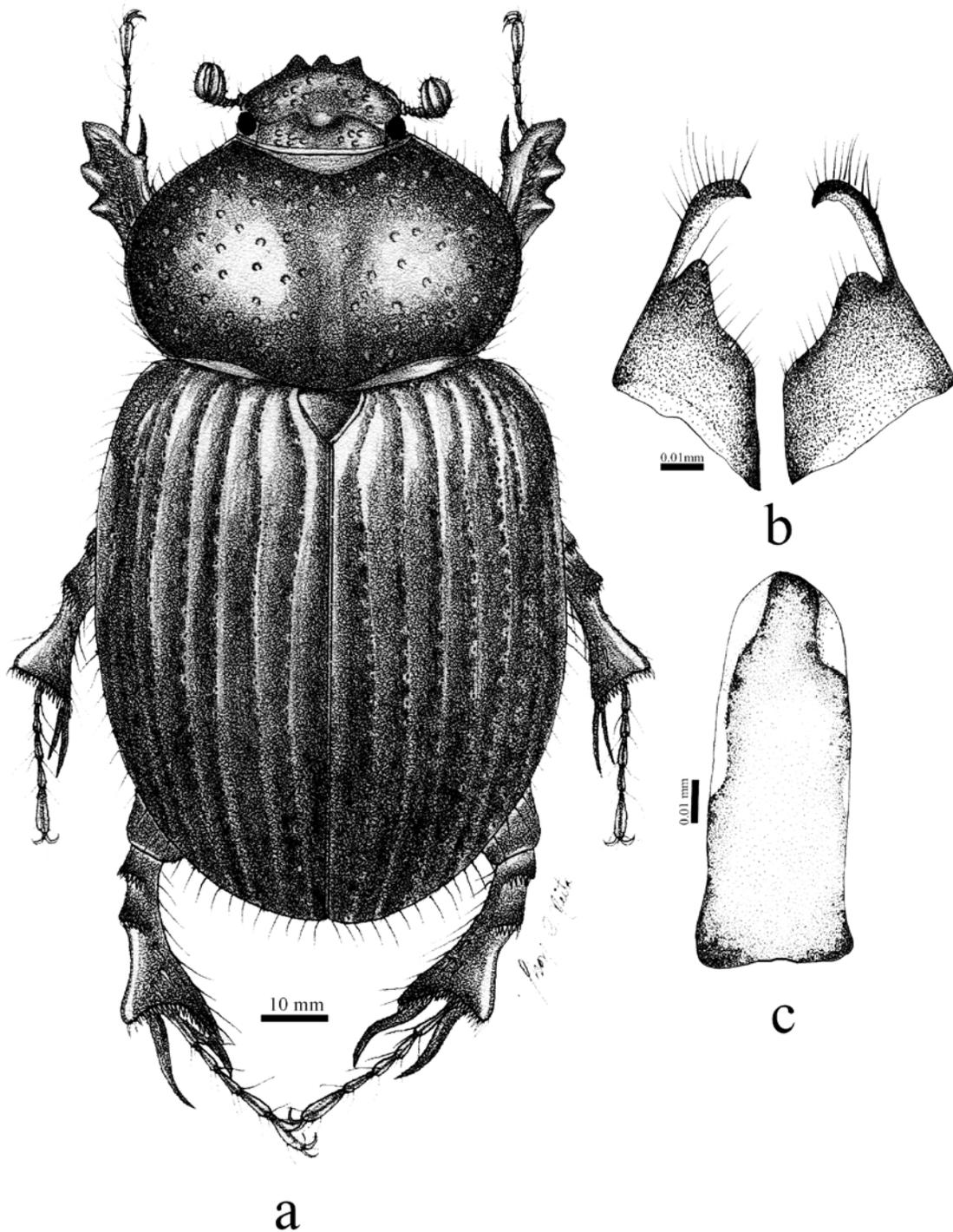


Figura 70. a) Habitus adulto hembra de *A. monrosmuntanolae*; b) gonocoxitos; c) bursa copulatrix.



Figura 71. Distribución de *Allidiostoma monrosmuntanolae*.

***Allidiostoma bosqui* Gutiérrez, 1946**
(Figs. 72-74)

Allidiostoma bosqui Gutiérrez, 1946: 12. [Combinación original].

Especímenes revisados: 17

Especímenes tipo. Holotipo macho: “El Canelo”, Provincia de Santiago / 22-XII-44 / Sr. T. Ramírez Col. (♂) [UCCC].

Otro material estudiado: La Serena, Valle del Elqui (1♂) [MNNC]; Los Andes, Pcicultura (2♂) [MNNC]; Chile, Santiago, Cordillera / San Gabriel (2♀, 2♂) [MNNC]; Santiago, La Obra (1♂) [MNNC]; El Manzano Región Metropolitana (1♀) [MNNC], Santiago, El Peñon (1♂) [MNNC]; Chile, Provincia de Santiago/ ”El Canelo”, XII-1946,/ 1100 mts. Sobre el nivel del mar./ T. Ramírez (♀).[UCCC] Col.

Redescripción. Macho (Fig. 72). Largo: 16,78-12,83 mm. Ancho: 8,5-6,38 mm. *Color:* cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrón oscuro, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. Coloración ventral ligeramente más clara que la dorsal. *Cabeza* (Fig. 72): superficie de la frente y la cabeza con puntos, puntuación más densa en el clípeo y menos densa en el área occipital de la cabeza, posterior al proceso cefálico. Clípeo con bordes laterales enteros y

con dos dientes apicales redondeados y ampliamente separados. *Mandíbulas* (Fig. 73a-d): área incisora ligeramente curvada, ápice agudo; borde externo carente de un diente, área ventral con dos quillas que forman un surco medio; labro (Fig. 73e) con el margen anterior sinuado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe (Fig. 73f). Mentón con los bordes laterales redondeado. *Pronoto*: superficie con puntos simples, textura rugo-punteada, puntos escasos y fuertes ($\geq 1,0$ mm.), borde latero-posterior del pronoto glabro. Procesos pronotales en los machos moderadamente separados, fóvea pronotal $\frac{1}{4}$ de la longitud total del pronoto, surco pronotal ligeramente profundo, proyectándose más allá de los procesos pronotales, sin extenderse hasta el borde posterior del pronoto. *Élitros*: puntos simples, no ocelados; puntos en la primera línea elitral separados, no contiguos; primera estría elitral más grande que la segunda; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal con sedas cortas espiniformes que se distribuyen hacia el ápice; ápice de los élitros en su borde interno con una pequeña proyección. *Patatas*: espina protibial no dilatada; borde apical externo de las metatibias desarrollado; las sedas en el borde externo de las metatibias se extienden hasta el borde apical externo; línea de sedas en el borde externo delgadas y no dispuestas en una única fila; área entre las dos espinas metatibiales carente de un proceso; metafémures con línea de sedas que se proyectan hasta la base de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente, esta línea de sedas no se extienden hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: mesoesternón rugo-punteado, con sedas densas, delgadas y moderadamente largas; metaesternón rugo-punteado, con puntos con sedas delgadas y fuertemente impresas que se distribuyen hasta el disco medio, superficie del área externa del metaesternón rugo-punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 73g-i): base del espiculum gastrale cinco o más veces más amplio que la base, parámetros más cortos que la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con el ápice no aguzado.

Hembra: largo: 15,7-12,6 mm; Ancho: 8,5-6,07 mm. Similares a los machos, pero se diferencian en: *Cabeza*: Tubérculo cefálico ligeramente desarrollado y poco prominente. *Pronoto*: Fóvea pronotal anterior ausente, pero con una concavidad dorsal media posterior; puntos ligeramente más pequeños que en los machos. Gonocoxitos (Fig. 73J); bursa copulatrix (Fig. 73k) dos veces más larga que ancha, proyección mesal de la esclerotización entera, proyectándose hacia el ápice, carente de líneas longitudinales.

Diagnosis. Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: clípeo con dos dientes separados; bordes laterales del clípeo no interrumpidos, redondeados; mandíbulas agudas hacia el ápice, ligeramente curvadas; margen anterior del labro escotado; galea más larga que el esclerito del ventro estipe; superficie dorsal del

pronoto y los élitros rugo-punteados; fóvea en los machos $\frac{1}{4}$ la longitud total del pronoto, surco pronotal ligeramente profundo, surco pronotal proyectado más allá de los procesos pronotales, sin llegar al borde posterior del pronoto; puntos en la primera línea elitral no contiguas una con otras, primera estría elitral más en amplia que la segunda; metaesternon con sedas en el disco medio central, superficie de los bordes laterales rugo-punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la base de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente no proyectada hasta la unión con el metatrocánter; borde externo de las metatibias desarrollado; sedas externas de las metatibias extendiéndose hasta el ápice, no dispuestas en una sola línea; espiculum gastrale cinco o más veces más amplio en el ápice con respecto a la base; parámetros de menor longitud que la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices en vista frontal redondeados; bursa copulatrix dos veces más larga que ancha; proyección mesial de la esclerotización entera, completamente esclerosada, líneas longitudinales ausentes.

Historia nomenclatural. Gutiérrez (1946) describió la especie basado en un único ejemplar macho de la localidad de El Canelo, Provincia de Santiago; posteriormente, Gutiérrez (1950) describe la hembra proveniente de la misma localidad que el macho designándola como el Alotipo de la especie.

Distribución temporal: Octubre (1), Noviembre (3), Diciembre (12), Enero (1).

Distribución geográfica. *Allidiostoma bosqui* es una especie que se distribuye en el pie de monte y zonas moderadamente elevadas de la cordillera de los Andes en Chile central, entre las regiones de Coquimbo (Provincia de Elqui) y Santiago, habita ambientes ligeramente menos áridos que otras especies (Fig. 74).

Historia natural: Poco se conocer acerca de la historia natural de esta especie; al igual que las demás especies, es atraídas a la luz en la noche.

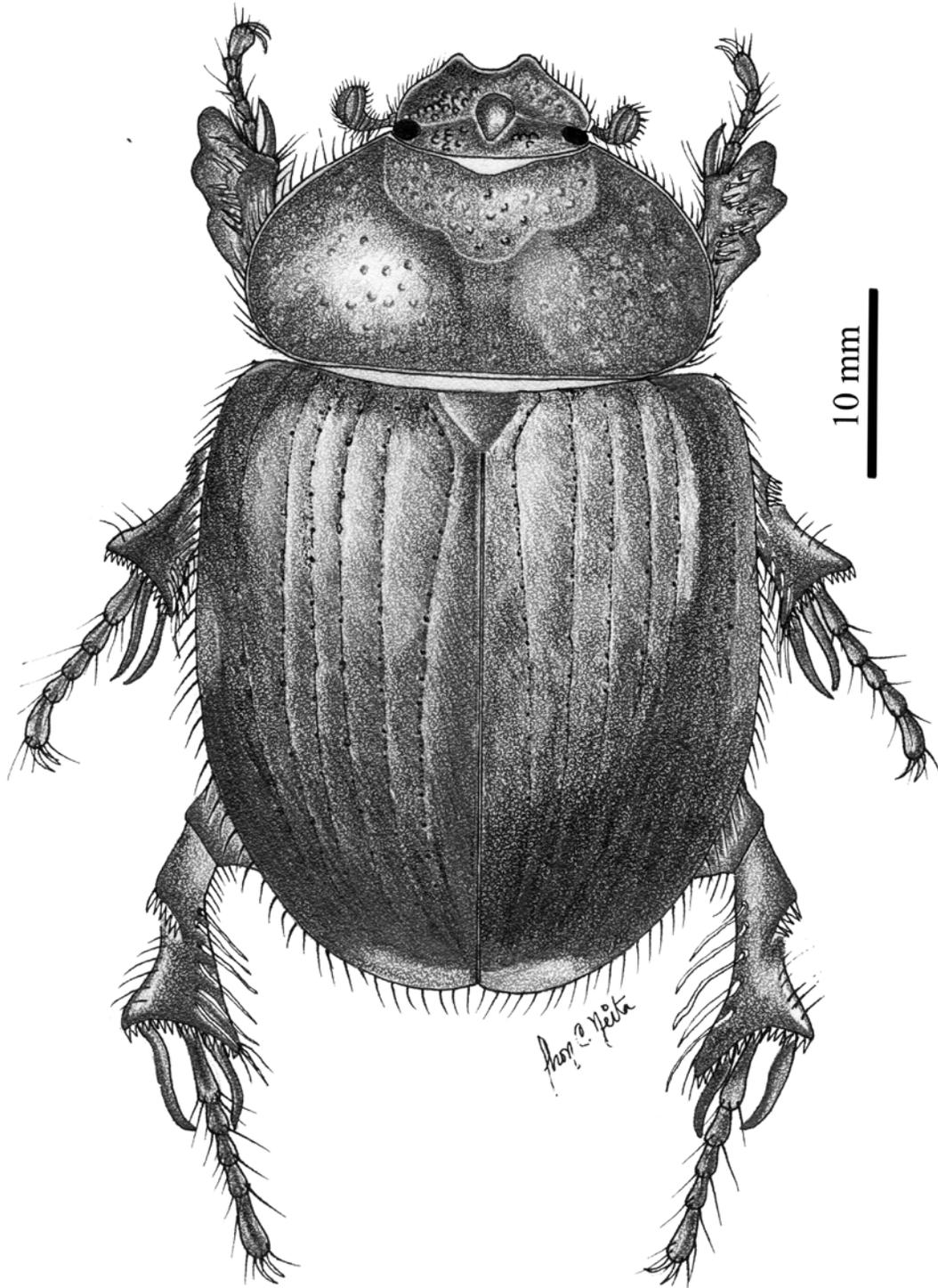


Figura 72. Habitus adulto macho de *A. bosqui*

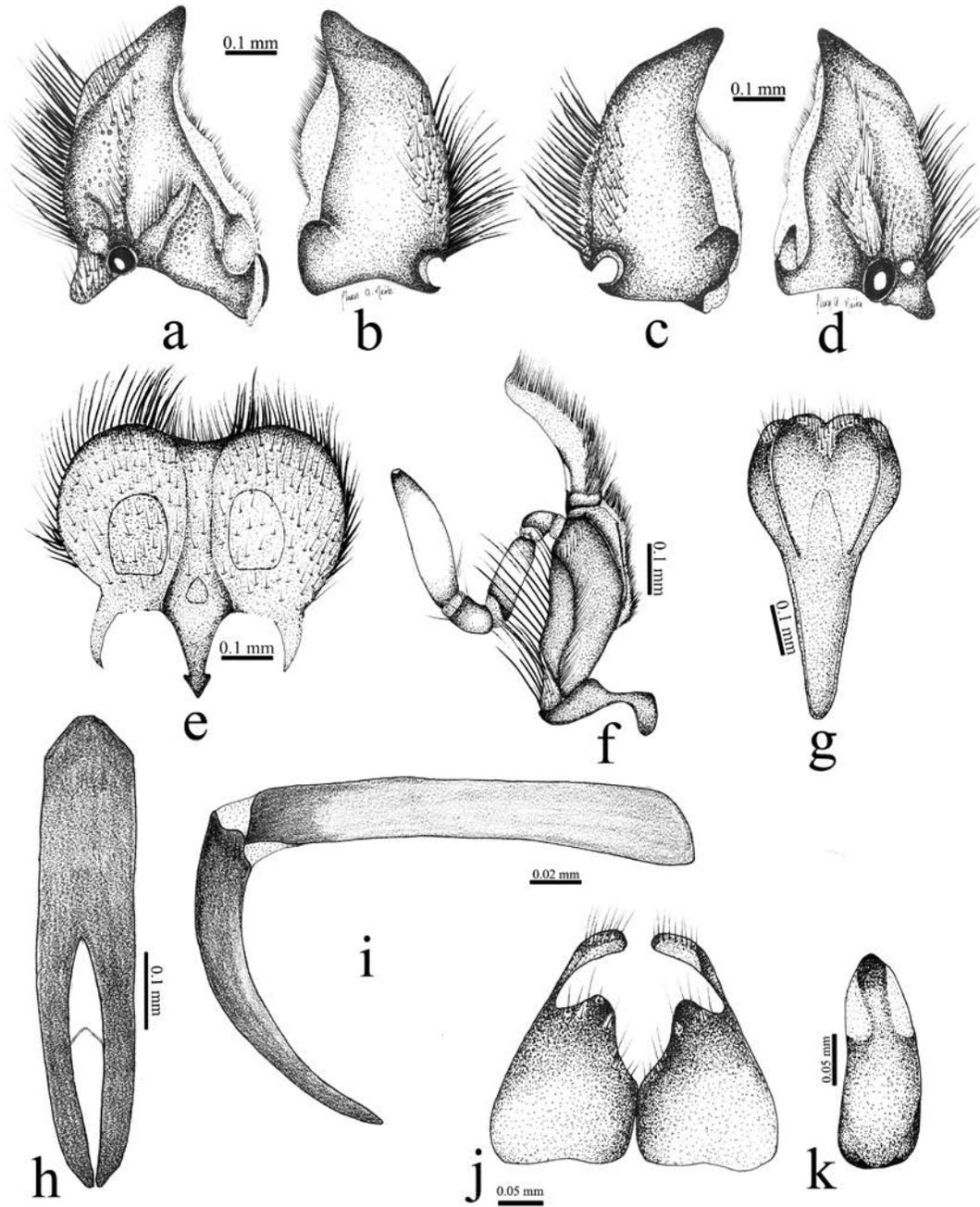


Figura 73. *A. bosqui*. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámero, vista frontal; i) parámero, vista lateral; j) gonocoxito, vista ventral; k) bursa copulatrix.



Figura 74. Distribución de *Allidiostoma bosqui*.

***Allidiostoma landbecki* (Philippi, 1873)**

(Figs. 75-77)

Oryctes landbecki Philippi, 1873: 309. [Combinación original].

Idiostoma landbecki Arrow, 1909: 502. Catálogo.

Phyllognathus paulseni Fairmaire, 1885: 189. (sinonimia). Catálogo.

Orphnus paulseni Germain, 1911: 67. (*Nomina nuda*).

Allidiostoma porteri (Ruíz, 1924). (**nueva sinonimia**).

Idiostoma porteri Ruíz, 1924: 100. (**nueva sinonimia**).

Allidiostoma porteri Blackwelder, 1944: 217. Catálogo.

Allidiostoma porteri Gutiérrez, 1950: 268. Catálogo.

Especímenes revisados: 147

Especimen tipo Holotipo. *Phyllognathus?* *paulseni*/Var. Chili//*Idiostoma* *landbecki* Philli./R. Paulian det.//Museum Paris/Collection León Fairmaire/1906 (♂).

Otro material estudiado: Concón/II-1902 (1♀) [MNHN]. Chile-cent./Ex Coll. Vicuña// Edwin R. Leach/Collection/1971 (1♀) [EMEC] Chile XII-40 (1♀)/Pichibudis/Curicó marit// L. Peña. 1986. Acc # 17-422.//[FMNH]. Chile/Costa Azul/Santg./22-II-1973/Gutiérrez (2♂; 1♀)// FMNH// Curico//Arauco/Chile/E. C. REED//*Orphnus landbecki* F. //1971 Gift to the A. Faz/Chile//M. Robinson/Collection/1959//*Orphnus paulseni* Fairmaire. Mantagua/Playa/14-05-1976/Mario Pino//Ex. Coll./Mario Pino/Junio 1989. (1♀) [MNHN]. Chile. V-1951/Concon/Valparaíso/Ureta (1♀) [UCCC]. Chile. III-1945/Concon/Valparaíso/Peña (1♀) [H. & A. Howden Collection]// Identificado como *A. porteri* (R.) por A. Martínez, 1990. Chile/Ñuble/Frib/Coll. Martínez/Ene-1954//(1♂) Concon/Chile/III-1951/E. P. Reed/Collection// Colecciones. [CAS] (1♂) [EMEC]. Chile Concón/10 Febr. 1980 (1♂)/R. Deya H. & A. Howden Collection]. Chile/Concón/Pichibudis/Gutiérrez Leg./Nov. 1939/Coll. Martínez//*Allidiostoma landbecki* (Phillipi) det. A. Martínez, 1945 (1♂) H. & A. Howden Collection]. Chile Card. Caro/Pichilemu/10-II-2005/C. Fortino (12♂, 5♀ [CJME] y 7 [MNNC]). Seis especímenes sin datos (MNNC). Concepción/4-1889 Det. R. Gutiérrez (1951) como *A. landbecki* (Phillipi). Chile Card. Caro/Pichilemu/10-II-2005/C. Fortino (6♀) [MNNC]. Chile. V-1951/Concon/Valparaíso/Ureta (2♀). Costa Azul/Valparaíso. 22-II-1973 (2♂)-FMNH. Llo Lleo/Valparaíso/Agosto 1971/Ramírez Coll. [Chile/Pichibudis/Curicó maritimo/3384(♂)/[MNNC]. Chili Coll. R. Paulian-Muséum Paris Colección General (2♂) [MNHN]. Chile VII-1951/Concón/Valparaíso [MNHN] Chilla/[MNHN]. Prov. Malleco/Marimenuco/Icalma/Nov. 1965 (♂). Yloca/22-II-1950 [MNHN] (♂ y ♀). Concón/Chile/III-1951(2♂ y 3♀)//E. P. Collection// Collection of the/ [CAS]. Chile/Pichibudis/Curico man/Ureta (♂ y 2♀), Identificado por A. Martínez 1990 como *A. landbecki* (Phillipi) [H. & A. Howden Collection- HAHC]. Chile/Costa Azul/Santg./25-II-1974/Gutiérrez (2♂)// [FMNH]// Colección L. Peña. 1986. Acc # 17-422. Chile centr/ExColl. Vicuña//Edwin R. Leach/Collection/1971 Gift to the California Academy of Sciences// Colecciones. [CAS]. (2♂) [EMEC]. Chile/Pichibudi/Curico-Meril (1♂)//3388/Concp.CH. Chile/Cordillera/Curico/Identificaco como *A. landbecki* por Gutiérrez, 1945/ (1♂). Chile/Pichidubis/Curico/Varas (1♂) [Con. CH]. Tume/1921(macho)/*Oryctes landbecki*/*Orphnus paulseni* Fairm?? [MNHN]. Chile/Prov. Ñuble/LOS Lleuques/X-2000/Leg. S. Ocares (1♀). Chile Card. Caro/Pichilemu/10-II-2005/Leg, C. Fortino (1♂). Chile Card. Caro /Pichilemu/10-II-2005/Leg, C. Fortino (5♂, 10♀). Chile, R. N./El Bolsón/15-ii-1960/A. Kovacs/B.M. 1964-193 (1♀). [BMNH] Prov. Malleco/Marimenuco/Icalma/Nov. 1965 (1♂)/Coll. Las Trancas /Cord. Chillán/9-80-XII-1976/Coll.

F. Vidal (1♀)//[FMNH]// Malleco/Marimenuco/Icalma/Nov. 1956 (8♂ y 3♀)// FMNH// Colección L. Peña. 1986. Acc # 17-422. Chile. SN. Antonio/El Tabito/27-III-1998/Col. J. Mondaca E. (1♂) Chile/Pichibudis/Curico man/Vera (1♂), Concon/Chile/III-51// E. P. Reed/Collection// Chile/Lonquimay/Cautín. Ruiz (1♂)//3180//Identificado como *Allidiostoma porteri* (R.) por A. Martínez, 1990//Paratipo//[H. & A. Howden Collection]. Chile/Nuibal/Fritz-legit/Coll. Martínez/Ene-1954 (1♀)//Identificado como *Idiostoma porteri* (Ruíz) por A. Martínez//[H. & A. Howden Collection]. Chile/Centro/ (1♂ y 2♀)// E. P. Reed. Collections.// [EMEC]. Chile/Lonquimay/Cautín. Ruíz (1♂)//*Allidiostoma porteri* (Ruiz)/R. Gutiérrez. Det. CHILE: Nuble/Río Pinto/e. of Chillan/24 oct. 1969/Flint & Barria//*Allidiostoma landbecki* Phill.(1♂)//Identificado por H. Howden, 1979 [H. & A. Howden Collection]. Chile: Malleco/Marimenuco/Icalma/Nov. 1956/Coll.//Identificado como *Allidiostoma porteri* (Ruíz) por A. Martínez, 1990//[H. & A. Howden Collection]. Chile/(1♂)//*Allidiostoma landbecki* (Phillipi)//[MNHN].Chile-IX Región/Licura/16. Nov. 2000./ Leg. M. Beeche (♂)//Marcos Beéche//[CHCN]. CHILE: R.N./El Bolsón/29.x.1962/A. kovacs/B. M.1964-193(♀)//[BMNH]. **Holotipo:** *Idiostoma porteri* Ruiz Tipo//*Allidiostoma porteri* (Ruíz)/R. Gutiérrez. Det.//Chile/M. N./Tipo No. 2958/(♂) [MNHN] San-Nov.03. Chile-II-1945/Concón/Valparaiso/Peña. **Argentina:** Mendoza/Dto. Malargüe. Cerro Nevado/35°37'45"S; 68°32'39"W./5 Dic. 2004.2353 m/F. C. Ocampo.(3♀ y 1♂ Vaucher de la especie y una hembra) [IADIZA]. Chile Ñuble/Los Lleuques/20-XII-1987/Coll. S. Roitman (1♀). El Maule/Cipreces/Enero 1969/Mario Pino (1♀)//Ex. Colecc. Mario Pino/Jun.1989 [ConcCH]. Chile/Antes de los Queñes/15-I-1984/S. Roig. (1♀) [IADIZA]. Santiago/Santo Domingo/12-2-77/Suelo/J. Torrez//(1♀) [MNHN]. Chile/Pichibudis/Curicó mairt/3384(1♂)/[ConcCH]//Identificado como *Allidiostoma landbecki* (Phillipi) por R. Gutiérrez/. Llo Lleo/Dic. 1960/Ramírez Coll (1♂)// [Ex – Colección Mario Pino Junio, 1989-ConCH]. Provincia Santiago/Pudahuel/20 Oct 1951/Coll. L. E. Peña (1♀)//[FMNH]. Rañaca Alto/4 abril 1981/A. F. Glanodal (1♀)/Mario Pino//Ex. Coll. Mario Pino/Jun. 1989. **Sin datos:** (6♂) [MCHCN]. (1♂). [MNHN]. (1♂). Identificado como *A. rufum* por Gutiérrez.//*Idiostoma rufum* Arrow/D. Gilbert. 30 [MCHCN]. (1♂) [Museum Paris/Collections León Fairmaire/1906/]. Received from/Carlos Camacho. (1♂). FMNH// Colección L. Peña. 1986. Acc # 17-422.//Identificado por A. Martínez como *Allidiostoma bosqui* Gutiérrez en 1971. 17 (11♂ y 6♀). **Dudosos**.....Rep. Argentina/Prov. Mendoza/1902/C. Bruch (1♂ y 1♀)//[MACN]. MUSEUM PARIS/Chili moryen/Collection León Fairmaire/1906 (1♀)// Fernando Paulsen/. **Sin datos** (♂) [Museum Paris/Collections León Fairmaire/1906/]. *Orphnus/paulseni*/F. G//Esc. Colc. H. Fairmaire/. L. w. Saylor/Collection// [CAS] (♂).

Redescripción. Macho (Fig. 75). Largo: 15,08-9,37 mm. Ancho: 8,5-4,79 mm. *Color*: cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrón, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 75): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes, escasos y poco densos en el clípeo y el área occipital de la cabeza, posterior al proceso cefálico. Clípeo con dos dientes apicales redondeados separados, con bordes laterales enteros. *Mandíbulas* (Fig. 76a-d): agudas hacia el ápice, área incisora sin curvatura, borde externo carente de un diente, área ventral con dos quillas que forman un surco medio; labro (Fig. 76e) con el margen anterior sinuado; galea más larga que el esclerito del ventro estipe (Fig. 76f). Mentón con los bordes laterales redondeado. *Pronoto*: superficie con puntos simples, textura rugo-punteada, puntos densos y débiles (<0,5 mm), borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes. Procesos pronotales en los machos ampliamente separados, fóvea pronotal $\frac{1}{2}$ de la longitud total del pronoto, surco pronotal profundo, proyectándose más allá de los procesos pronotales, extendiéndose hasta el borde posterior del pronoto. *Élitros*: puntos simples, no ocelados, puntos en la primera línea elitral separados, no contiguos; la primera estría elitral más grande que la segunda; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas cortas espiniformes que se distribuyen hacia el ápice. *Patas*: espina protibial no dilatada; borde apical externo de las metatibias desarrollado; sedas en el borde externo de las metatibias se extendiéndose hasta el borde del ápice; línea de sedas en el borde externo delgadas y no dispuestas en una única fila. Área entre las dos espinas metatibiales carente de un proceso; metafémures con una línea de sedas que se proyectan hasta la base de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente, esta línea de sedas no se extiende hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: mesoesternón rugo-punteado, con sedas densas, delgadas y moderadamente largas; metaesternón rugo-punteado, puntos con sedas delgadas y fuertemente impresas que se distribuyen hasta el disco medio, superficie del área externa del metaesternón rugo-punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 76g-i): espiculum gastral, proporción de la base con respecto al ápice, cinco o más veces más amplio en el ápice que en la base; parámetros más cortos que la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices no aguzados.

Hembra: Largo: 16,37-12,6 mm; Ancho: 9,16-6,54 mm. Similares a los machos, pero se diferencian en: *cabeza*: tubérculo cefálico ligeramente desarrollado y poco prominente. *Pronoto*: Fóvea pronotal anterior ausente, concavidad dorsal mesal ausente, puntos ligeramente más pequeñas que en los machos. *Genitalia femenina* (Figs. 76j-k): gonocoxitos como en la figura (Fig. 5j); bursa copulatrix dos veces más larga que ancha, proyección mesial de la esclerotización entera, proyectándose hacia el ápice, líneas mesales longitudinales ausentes (Fig. 76k).

Diagnosis: Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: dos dientes clipeales separados, bordes laterales del clipeo no interrumpidos, redondeados; mandíbulas agudas hacia el ápice, rectas, sin curvaturas; labro con el margen anterior escotado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe; superficie dorsal del pronoto y los élitros rugo-punteados, puntos del pronoto densos y débiles, fóvea en los machos $\frac{1}{2}$ de la longitud total del pronoto, surco pronotal profundo, surco pronotal proyectado más allá de los procesos pronotales llegando al borde posterior del pronoto; puntos en la primera línea elitral no contiguos, primera estría elitral más amplia que la segunda; metaesternon con sedas en el disco medio central, superficie de los bordes laterales rugo-punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la base de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente no proyectada hasta la unión con el metatrocánter, borde externo de las metatibias desarrollado, sedas externas de las metatibias extendiéndose hasta el ápice, no dispuesta en una sola línea; espiculum gastrale cinco o más veces más amplio en el ápice con respecto a su base, parámetros de menor longitud a la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices en vista frontal redondeados; bursa copulatrix dos veces más larga que ancha, proyección mesial de la esclerotización apicalmente bifurcada, completamente esclerosada, líneas longitudinales ausentes.

Historia nomenclatural. Philippi describió la especie en el género *Oryctes* Illeger, 1798 (Dynastinae) como *O. landbecki* Philippi, 1873: 309. Arrow (1909) en su trabajo "*On the Characters and Relationships of the less-known groups of Lamellicorn Coleoptera, with description of new species of Hybosoridae, etc.*"; Arrow realizó una sinopsis del género ubicando algunas especies previamente descritas en la subfamilia, las cuales habían sido ubicadas en diferentes subfamilias entre ellas Dynastinae, encontrando a *A. landbecki* (Philippi, 1873) coespecífica con *Phyllognathus paulseni* Fairmaire, 1885. Dentro del mismo trabajo, Arrow (comunicación personal con Germain) reconoce que la especie a la cual Germain se refería no era un nuevo género de la subfamilia Orphininae, ya que se trata de *A. landbecki* (Philippi, 1873). No obstante, Germain (1911) transfirió la especie al género *Orphnus* como *O. paulseni* (Fairmaire, 1885). Blackwelder (1944) relaciona esta especie como *A. landbecki* Philippi, 1873 y como sinonimia de ella a *Phyllognathus paulseni* Fairmaire, 1885 como lo había propuesto Arrow (1909). Blackwelder desconocía el trabajo de Germain (1911). Por último, durante este trabajo se encontró que cuando Germain transfirió la especie al género *Orphnus* no lo acompañó de una descripción, generando así un *Nomen nudum*.

De igual manera, en el presente trabajo, basado en un conjunto de caracteres como puntos de la frente, dientes en el clípeo, forma de los procesos pronotales, sedas en el borde externo de las metatibias, genitales de machos y hembras se encontró que *Allidiostoma porteri* (Ruíz, 1924) es una especie coespecífica con *A. landbecki* estableciéndose aquí una nueva sinonimia.

Distribución temporal: Octubre (3), Noviembre (17), Diciembre (8), Enero (4), Febrero (51), Marzo (8), Abril (1), Mayo (3), Junio (1), Julio (1), Sin datos (50).

Distribución geográfica. *Allidiostoma landbecki* se distribuye en Chile, en las regiones de Valparaíso, Metropolitana de Santiago, B. O'Higgins, Maule, Biobío, La Araucanía y Los Ríos (Fig. 77).

Historia natural: Poco se conoce acerca de la historia natural de esta especie, al igual que las demás especies, es atraída a la luz en la noche. Los adultos tenerales (cutícula en proceso de melanización y órganos de reproducción en proceso de maduración) son capturados en sectores con dunas litorales, en las regiones de Valparaíso, O'Higgins y Maule, además de los sectores cordilleranos de Biobío y La Araucanía.

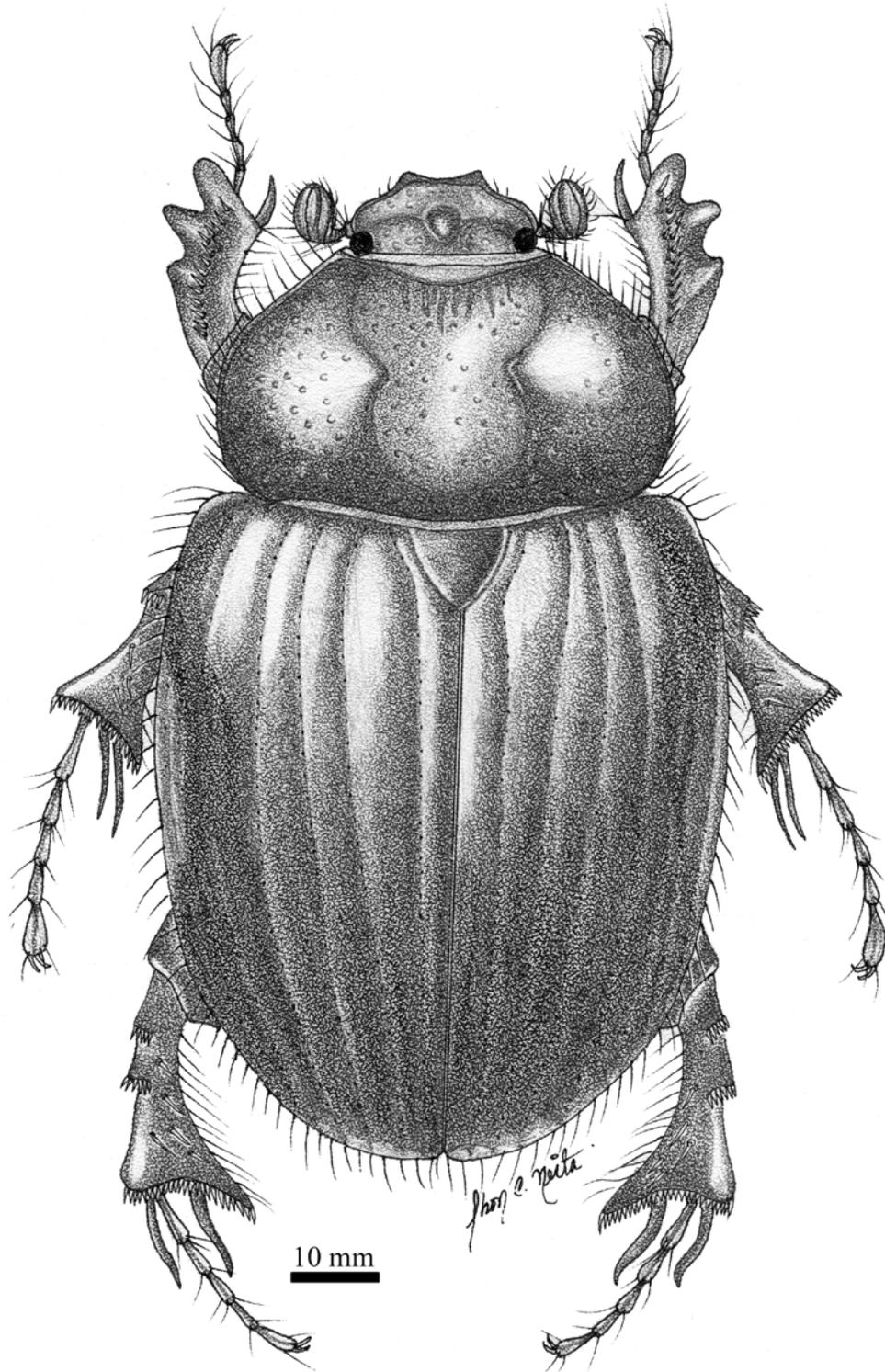


Figura 75. Habitus adulto macho de *A. landbecki*.

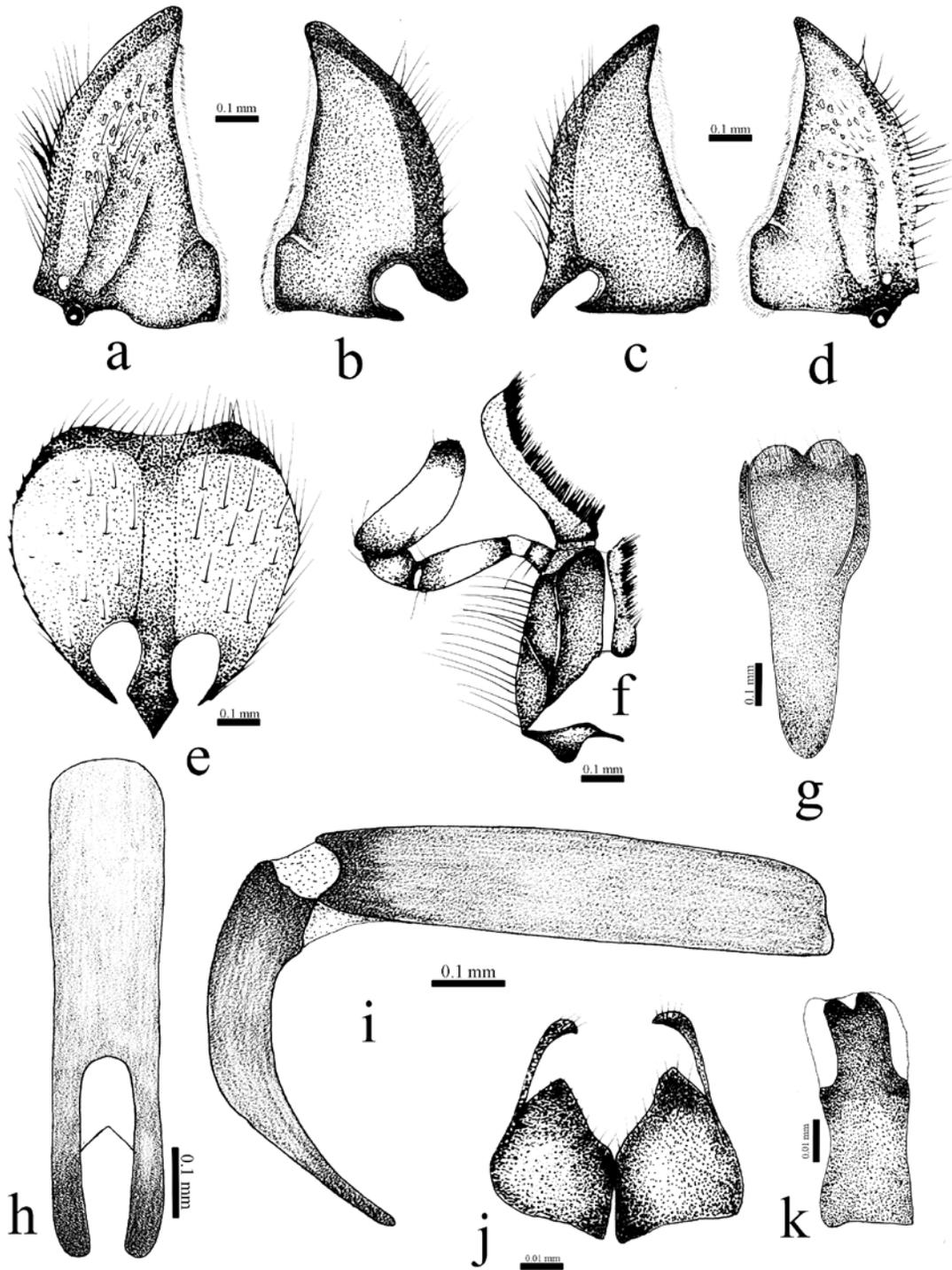


Figura 76. *A. landbecki*. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámero, vista frontal; i) parámero, vista lateral; j) gonocoxito, vista ventral; k) bursa copulatrix.



Figura 77. Distribución de *Allidiostoma landbecki*.

Allidiostoma n. sp3
(Figs. 78-81)

Especímenes revisados 85

Especímenes tipo. Holotipo Macho: QUILQUIHUE/(23) 750 M/NEUQUÉN-ARGENTINA/2-X-1986/LEG. M. Y P. GENTILI (1♂) [IADIZA]. **Alotipo Hembra:** PRIMEROS PINOS/1615 ms.n.m/Neuquén-Arg./12-XII-69/Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA].

Paratipos: Chapelco, Neuquén/Arg. 19-XI-81/Leg. M. Gentili (1♀, 1♂)//*Allidiostoma porteri* (Ruíz)/Det. H. I. Molinari, 1982. [IADIZA]. A. Chapelco/Nq. Arg./15-XII-1974/Leg. Gentili (2♀)//*Allidiostoma porteri* (Ruíz)/Det. H. I. Molinari, 1980. Córdoba. Nq./ARG. 18.X.81/Leg. M. Gentili (2♀ y 5♂)//*Allidiostoma porteri* (Ruíz)/Det. H. I. Molinari, 1982 [IADIZA]. Paso Florez/Neuquén/17-X-69/Leg. Gentili (1♀ y 3♂)/*Allidiostoma porteri* (Ruíz)/Det. H. I. Molinari, 1982[IADIZA]. Neuquén Villa Pehuenia/L. Aluminé 8/12/1997/F. C. Ocampo (3♀ y 1♂) [IADIZA]. S. Martín Andes/(630 ms.n.m.)/Neuquén-Arg./Nov.-57/Leg. Gentili (1♀) [IADIZA]. XII-1951/S. M. Andes/P. Nac. Lanín/L. Schajovskoi (1♀) [IADIZA]. P. Leufu-Meriño/(1100 M. S. N. M.)/Neuquén-Arg.//13-XI-79/Leg. M. Gentili (1♂) [IADIZA]. L. Blanca-1270 M/Neuquén-

Arg./20-XII-65/Leg. Gentili (1♀) [IADIZA]. San Martín/de los Andes/Neuquén-Arg.//CNHM 1965/Bernard Benesh/General Coleop. Colln.(2♀ y 2♂) [FMNH]. S. M. Andes/8-XI-57 (1♂) [IADIZA]. San Martín de los Andes/Neuquén. Argentina/15-II-1980/Leg. Gentili (1♀) [IADIZA]. XI-1951/S. M. Andes/P. Nac. Lanín/L. Schajovskoi (1♀, 1♂) [MDL-La Plata]. Tipiliuke/Neuquén/Argentina// CNHM 1965/Bernard Benesh/General Coleop. Colln. (2♀ y 1♂) [FMNH]. Las Taguas/Neuquén-Arg./10-XI-1961 (1♀, 1♂)// CNHM 1965/Bernard Benesh/General Coleop. Colln [FMNH]. Chile: Chubut/EL Maiten/5-xi-1960/A. Kovacs/B. M. 1964-193(2♂ y 1♀) [BMNH]. Chile: R. N./Ñorquinco./23-i-1961/A. Kovacs/B. M. 1964-193 (3♂ y 1♀) [BMNH]. La Negra-Jaram/770 ms.n.m/Neuquén-Arg./2-XI-72/Leg. M. Gentili (1♂)//Identificado como *Allidiostoma porteri* (R.) [IADIZA]. Chubut/Esquel (1♀ y 1♂)//Identificado como *Allidiostoma porteri* (Ruíz) por A. Martínez, 1990 [H. & A. Howden Collection]. Argentina/Neuquén/Pilmahue/C. Hueye/Gentili-Leg./Coll. Martínez/Ene-1965 (1♀)//Identificado como *Allidiostoma porteri* (Ruíz) por A. Martínez, 1990 [H. & A. Howden Collection]. XI-1951/S. M. Andes/P. Nac. Lanín/L. Schajovskoi (2♂). [FSCA]. XI-1950/S. M. Andes/P. Nac. Lanín/L. Schajovskoi (1♂) [H. & A. Howden Collection]. 4-I-949/??/Patagonia-S/Leg. S. Schach (1♂)//Identificado como *Allidiostoma porteri* (Ruíz) por A. Martínez, 1990. [H. & A. Howden Collection]. Dr. Lenil Adolf/Neuquén 1907. [MHNP]. Nov. 1949/S. M. Andes/Leg. Herrera (1♂)//Identificado como *Allidiostoma porteri* (Ruíz) por A. Martínez, 1990. [H. & A. Howden Collection]. Río Negro/El Bolsón/x-1957 A. K (1♀) [IADIZA]. Bariloche/Río Negro/Agr. Nov. 1923/R. & E. Shannon.(1♂)//[Property of USNM]. Bariloche/25-28.x.1926//Argentina/Terr. Río Negro/F. & M. Edwards./B.M. 1927-63 (1♂) [BMNH]. Argentina: Neuquén/Ao. Rosales near/San Martín de los Andes/22 jun 1974/O. S. Flint. Jr. (1♂) [H. & A. Howden Collection]. Quilquihue/(23) 750 M/Neuquén-Argentina/2-X-86/Leg. M. y P. Gentili (1♂) [IADIZA]. Neuquén/Alumine I-84/F. Roig J. (1♂) [IADIZA]. Republ. Argentina/Prov. Neuquén/Mateo/19??/[MLP]. San Martín de los Andes/(640 ms.n.m.)/Neuquén-Argen./15-II-1980/ Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA]. San Martín de los Andes/(950 ms.n.m.)/Neuquén-Argen./10-X-1980/Leg. M. Gentili (1♀) [IADIZA]. Argentina/Neuquén/S. M. de los Andes/Petrousky-Leg./Coll. Martínez/feb-952 (1♀)//identificado como *Allidiostoma porteri* (Ruíz) por A. Martínez, 1956/Brit. Mes./1958-312 [BMNH]. Argentina/Neuquén/San Martín de los Andes/Casa Gentili/Coll. Martínez/feb. 1972 (1♀)//Identificado como *Allidiostoma porteri* (Ruíz) por A. Martínez, 1990 [H. & A. Howden Collection]. Lepa/(750 MS. N. M.)/Chubut-Arg./5-XI-74/Leg. M. Gentili (1♂ y 2♀). Identificados como *Allidiostoma porteri* n.subsp. por A. Martínez, 1993 [H. & A. Howden Collection]. El Bolsón, Río Negro/Argentina/Jan. 10-13-1957//Andor Kovacs(1♂)//Identificado como *Idiostoma porteri* Ruíz BHNH det. A. V. Evans 1994 [Mary Liz Jameson]. Neuquén/San Martín de los

Andes/XI-62 [IADIZA]. I-1951/S. M. Andes/P. Nac. Lanín/L. Schajovskoi (2♂) [H. & A. Howden Collection]. XI-1951/S. M. Andes/P. Nac. Lanín/L. Schajovskoi (1♂) [H. & A. Howden Collection]. CHILE: Malleco/Pino Hachado, 1480m/38°39'S; 70°58'W./ 8-9 Jan 1994/C. & O. Flint, Jr. (1♂)/Identificado como *Allidiostoma porter* (Ruíz) por M. L. Jameso, 1999 [IADIZA]. Argentina/Río Negro/Pucará/ L. Schajovskoi/Dic-1951/Coll. Martínez (1♀)/Identificado como *Allidiostoma porter* (Ruíz) por A. Martínez, 1990 [H. & A. Howden Collection]. **Sin datos:** (1♂). Identificado como *Allidiostoma porter* (Ruíz) por E. Ruíz Manzano [IADIZA]. (2♂) Paratipos Identificados por Gutiérrez como *Allidiostoma porter* (Ruíz). (1♀) (sin datos) [MNHN]. (3♀ y 4♂) [MCHCN] **Datos dudosos:** Chile: Cautín/Licura/10-XI-2000/Leg. M. Beeche (2♀ y 1♂).

Descripción. Holotipo (Fig. 78). Largo: 15,68-11,17 mm. Ancho: 8,19-5,71 mm. *Color:* cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrón oscuro, ligeramente más oscuro en la parte media de la cabeza y bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 78): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes; escasos y poco densos en el clípeo y el área occipital de la cabeza, posterior al proceso cefálico. Clípeo con dos dientes apicales redondeados separados, con bordes laterales enteros. *Mandíbulas* (Fig. 79a-d): robustas, área incisora sin curvatura, borde externo carente de un diente, área ventral con dos quillas que forman un surco medio; labro (Fig. 79e), con el margen anterior sinuado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe (Fig. 79f). Mentón con los bordes laterales redondeados. *Pronoto:* superficie con puntos simples, textura rugo-punteada, puntos densos y fuertes ($\geq 1,0$ mm.), borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes. Procesos pronotales en los machos ampliamente separados, fóvea pronotal $\frac{1}{2}$ de la longitud total del pronoto; surco pronotal profundo, proyectándose más allá de los procesos pronotales, extendiéndose hasta el borde posterior del pronoto. *Élitros:* puntos simples, no ocelados, puntos en la primera línea elitral separados, no contiguos; la primera estría elitral más grande que la segunda; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal con sedas cortas espiniformes que se distribuyen hacia el ápice, ápice de los élitros en su borde interno redondeado. *Patas:* espina protibial no dilatada; borde apical externo de las metatibias desarrollado; sedas en el borde externo de las metatibias no se extienden hasta el borde del ápice; línea de sedas en el borde externo delgadas y dispuestas en una única fila. Área entre las dos espinas metatibiales carente de un proceso; metafémures con una línea de sedas que se proyectan hasta la base de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente, esta línea de sedas no se extienden hasta la unión con el trocánter. *Ventral:* metaesternón rugo-punteado, puntos con sedas densas, delgadas y fuertemente impresas que se distribuyen hasta el disco medio, superficie del área externa del metaesternón rugo-punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 79g-h): espiculum gastrale (Fig. 79g), proporción de la base con respecto

al ápice, cinco o más veces más amplio en el ápice que la base, parámetros más cortos que la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices no aguzados (Fig. 79h).

Alotipo: (Fig.80a-c) Largo: 15,75 mm; Ancho: 8,13 mm. Similar a los machos, pero se diferencian en: *Cabeza:* Tubérculo cefálico ligeramente desarrollado y poco prominente. *Pronoto:* Fóvea pronotal anterior ausente, pero presentando una concavidad dorsal media posterior, puntos ligeramente más pequeñas que en los machos. *Genitalia femenina* (Fig. 80b-c): gonocoxitos como en la figura 80b; bursa copulatrix tres veces más larga que ancha, proyección mesal de la esclerotización entera, proyectándose hacia el ápice, líneas mesales longitudinales ausente (Fig. 80c).

Variación (paratipos): Similares a los Holotipo y Alotipo, pero mostrando variación en el tamaño de algunos especímenes y en la coloración, esta última asociada al proceso de melanización de la cutícula (adultos tenerales).

Diagnosis: Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: dos dientes clipeales separados, bordes laterales del clipeo no interrumpidos, redondeados; mandíbulas robustas, ápice agudo, sin curvaturas; labro con el margen anterior escotado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe; superficie dorsal del pronoto y los élitros rugo-punteados; puntos del pronoto densos y fuertes, no contiguos uno con otros, primera estría elitral más amplia que la segunda; fóvea en los machos $\frac{1}{2}$ veces la longitud total del pronoto; surco pronotal profundo y proyectado más allá de los procesos pronotales, llegando al borde posterior del pronoto; puntos en la primera línea elitral no contiguos unos con otros; primera estría elitral más amplia que la segunda; metaesternón con sedas en el disco medio central, superficie de los bordes laterales rugo-punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la base de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente no proyectada hasta la unión con el metatrocánter; borde externo de las metatibias desarrollado; sedas externas de las metatibias no extendiéndose hasta el ápice, dispuesta en una sola línea; espiculum gastrale cinco o más veces más amplio en el ápice con respecto a su base; parámetros de menor longitud a la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices en vista frontal redondeados; bursa copulatrix tres veces más larga que amplia, proyección mesial de la esclerotización entera, completamente esclerosada, líneas longitudinales ausentes.

Distribución geográfica. *Allidiostoma* n.sp3 es una especie que se distribuye en las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut en la Argentina. También en la región de La Araucanía en Chile (Fig. 81).

Distribución temporal: Octubre (17), Noviembre (27), Diciembre (10), Enero (9), Febrero (4), Sin datos (18).

Historia natural: Poco se conoce acerca de la historia natural de esta especie, al igual que las demás especies, es atraída a la luz en la noche.

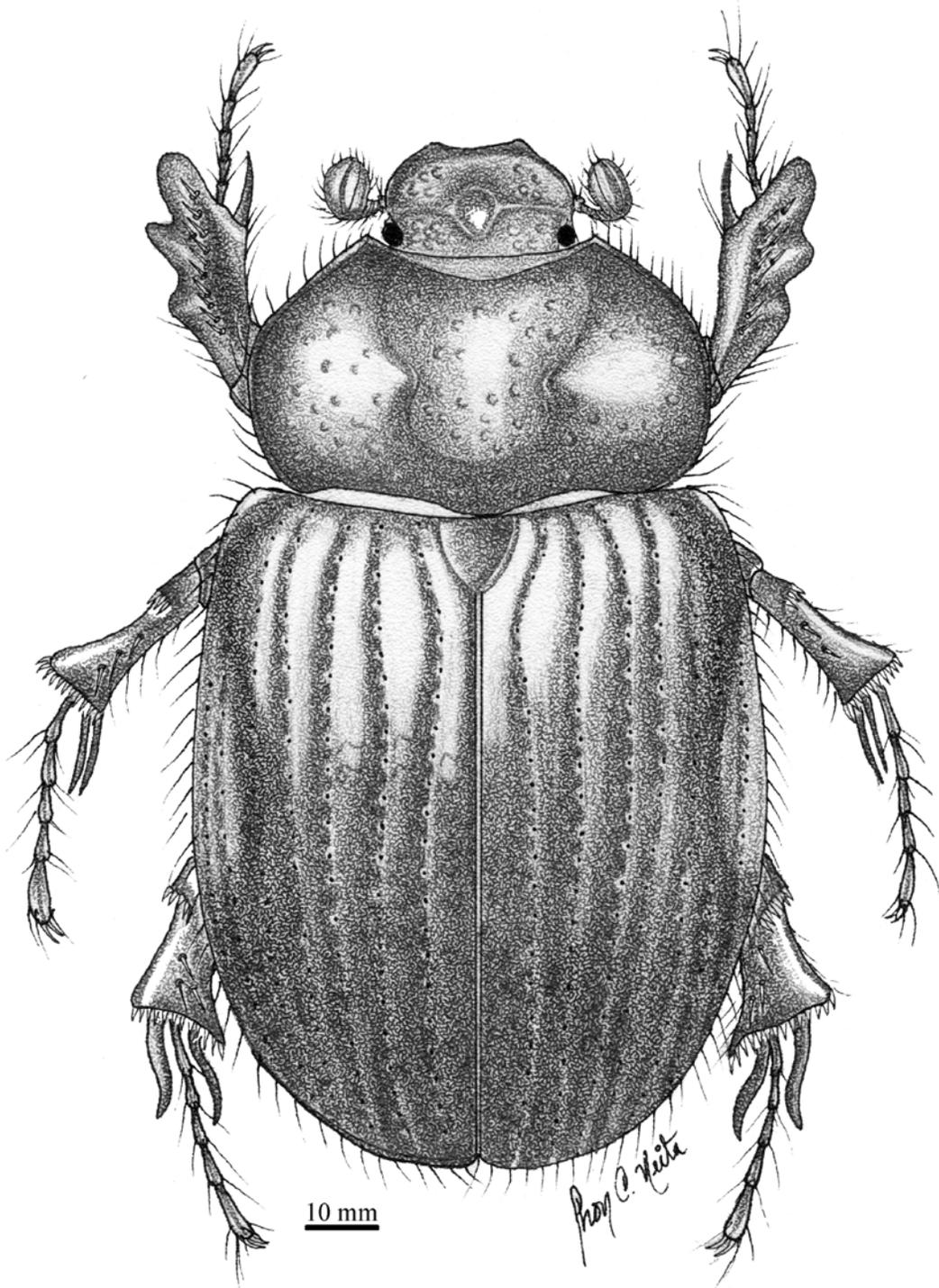


Figura 78. Habitus adulto macho de *Allidiostoma n.sp3*.

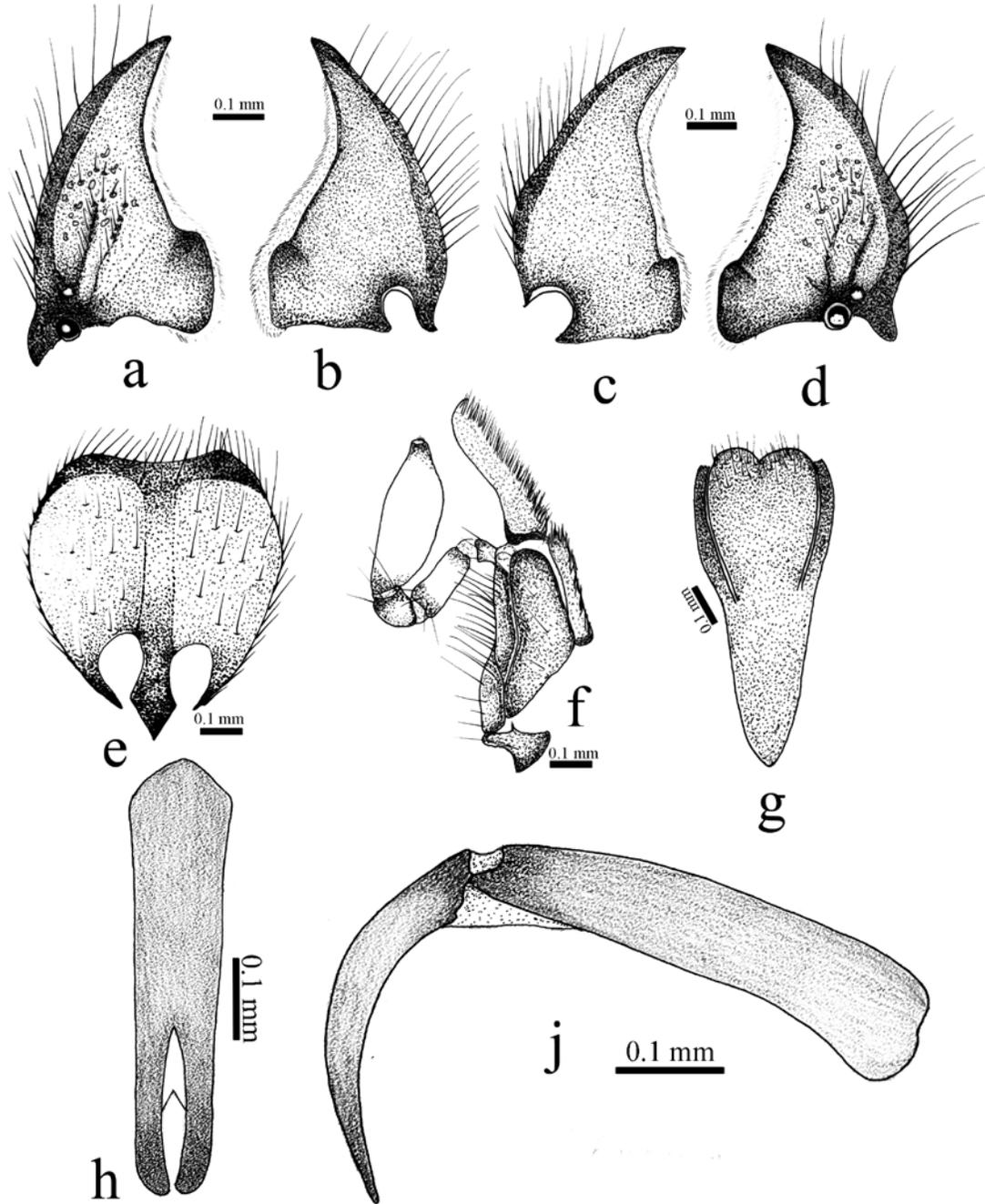


Figura 79. *Allidiostoma* n.sp3. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámetros, vista frontal; i) parámetros, vista lateral.

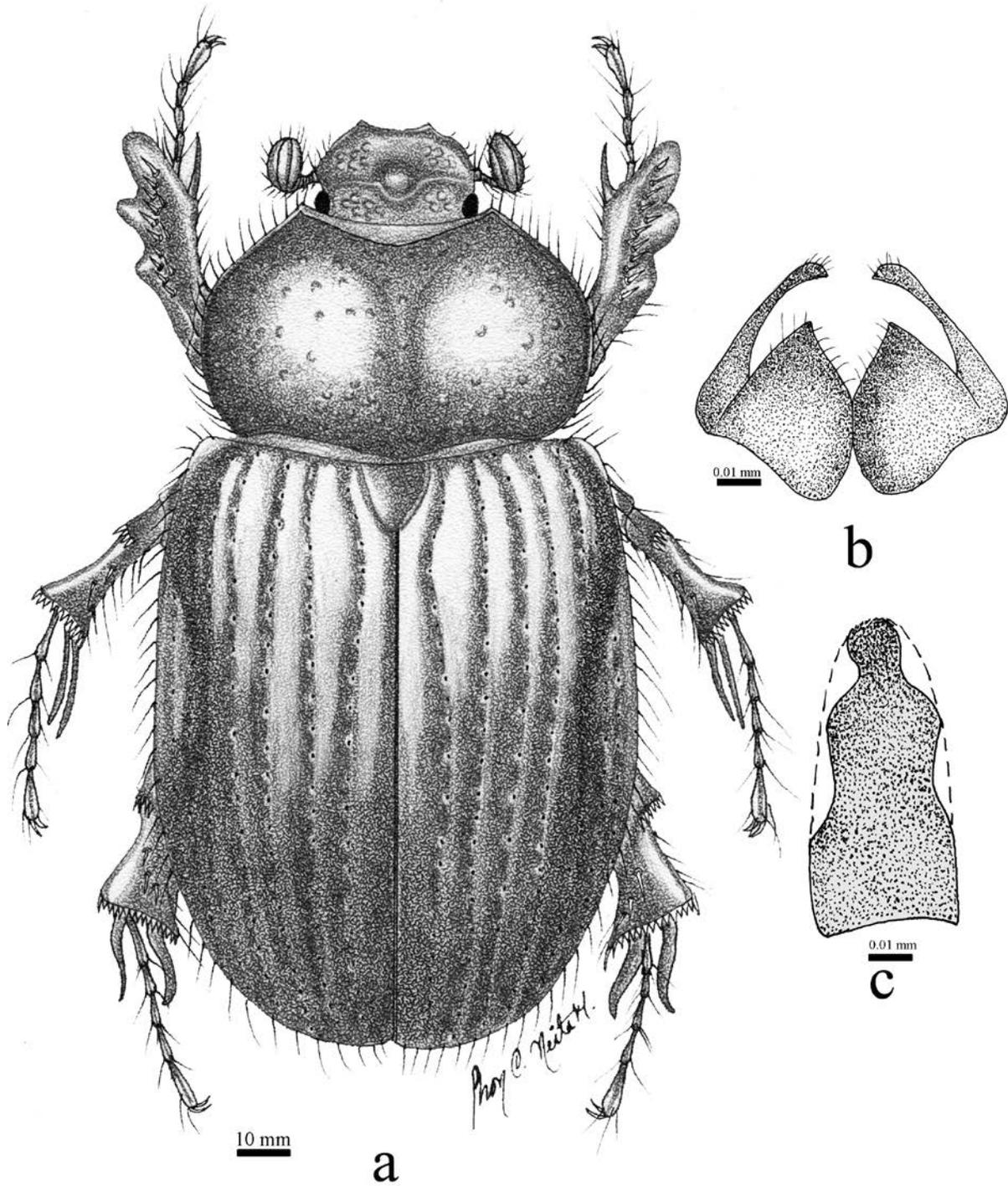


Figura 80a-c. a) Habitus adulto hembra de *Allidiostoma* n.sp3. ; b) gonocoxitos; c) bursa copulatrix.



Figura 81. Distribución de *Allidiostoma* n.sp.3.

***Allidiostoma rufum* (Arrow, 1904)**
(Figs. 82-84)

Idiostoma rufum Arrow, 1904: 741. [Combinación original]

Allidiostoma rufa Arrow, 1904. Blackwelder, 1944: 17. Catálogo (Enmienda injustificada).

Orphnus fueguinensis Fry (*Nomina dubia*).

Especímenes revisados: 39.

Especimen tipo. En 1975, M. E. Bacchus designó a Lectotipos para la especie en base a especímenes depositados en la colección BMNH, pero nunca su trabajo fue publicado, por lo tanto la designación de los lectotipos carecen a cualquier validez. Dado que este es el primer trabajo de revisión sobre el grupo, se realizó la designación de lectotipo. **Lectotipo designado aquí:** Argentina, Chubut/Valle del Lago Blanco/Patagonía/1903.319/. **Paralectotipo/Idiostoma rufum** Arrow/Kotipo/*Idiostoma* (♂)/*rufum* Arrow/M. E. Bacchus Det. 1975/ [BMNH]/05/2001. Argentina, Chubut/Valle del Lago Blanco/Patagonía/1903.319/Paralectotipo/*Idiostoma rufum*

Arrow/Kotipo/*Idiostoma* (♂)/*rufum* Arrow/M. E. Bacchus Det. 1975
/Paralectotipo/BMNH/05/2001. Argentina, Chubut/Valle del Lago
Blanco/Patagonía/1903.319/Paralectotipo/*Idiostoma* (♀)/*rufum* Arrow/Kotipo/*Idiostoma*
(♂)/*rufum* Arrow/M. E. Bacchus Det. 1975/Paralectotipo/[BMNH]/05/2001. Tierra del
Fuego/8223/Cotipo/[MNHN]/1936/Coll. A. Boucomont. M. E. Bacchus, 1975 designo los Lecto y
Paralectotipos sin cambiar el género a *Allidiostoma* Arrow.

Otro material revisado: Argentina/Chubut/Alto Río Senguer/Cabrera Leg/Ener-1969/Col.
Martínez (Identificado como *A. rufa* (Arrow) en 1980) (1♀) [H. & A. Howden Collection].
Argentina. Santa Cruz/Gallegos Norte/1942 Ska. Miller Leg. (2♀, 2♂). [MLPA] Argentina, Santa
Cruz, Lago Posadas/1909 Sta. Dubois (1♂) [MLPA]. Argentina/Santa Cruz/Gallegos
Norte/1942/Sra. H. de Miller (1♂) [MLPA]. Argentina/Santa Cruz/P. Hade (2♀, 2♂). [MACN].
Argentina, Santa Cruz/55.6 km S. Perito Moreno/690. XI-24-1966. E. I./Schlinger, M. E. Irwin
(2♀) [EMEC]. Argentina/Santa Cruz/1900/C. Bruch (Identificado como *A. rufa* (Arrow) por A.
Martínez, 1953) (1♀) [MACN]. Argentina/Santa Cruz/190/C. Bruch (Identificado como *A. rufa*
(Arrow) por A. Martínez, 1953) (1♀) [H. & A. Howden Collection] Chile, Prov. Chiloe/Aucar.
Quemchi/6.15-Enero-1952/Coll. L. E. Peña (Identificado como *A. rufa* (Arrow) por A. Martínez,
1971) (1♀) [FMNH]. Chile, Magallanes/Puerto Espora/Octubre 1997/ Col. J. Ruiz (2♀) [JMC].
Chile, Magallanes/Puerto Espora/Octubre 1977/Col. Lanfranco (4♀, 3♂) [MCHCN]. Argentina,
Tierra del Fuego/Punta Catalina, XII-4/1966, E. I. Schlinger/M. E. Irwin, 10 m. dunes (1♂)
[EMEC]. Argentina, La Laurita/I-1977 (1♀) [IADIZA]. Chile/Tierra del Fuego/Tierra del
Fuego/Reed/Fry Coll./1905-100/53835/*Orphnus fueguinensis/Idiostoma/rufa*/Det. At B. M./H. F.
Howden, 1962/(1♂) [CNC_L-99-45/B. C. R. VII-22-1999]. Chile, Aysén Chile Chico/15-XI-
2011/J. Mondaca Coll. (3♂) [Vaucher's IADIZA]. Chile, Magallanes/Puerto Espora/Tierra del
Fuego/10-Dic. 1974/Mario Pino (3♀) [MPC]. Chile, Magallanes/Puerto Espora/12-XII-1977-9-I-
1978/ Col. Lanfranco (1♀) [H. & A. Howden Collection]. Chile, Punta Arenas/Magallanes/Nov-
1942/Herrera (Identificó. Gutiérrez como *A. rufum* (Arrow))(1♀) [UCCC]. Chile Aysén/Chile
Chico/1/11.02.1983/Coll. D. Rodriguez (2♂) [MCHCN]. Chile Aysén/Chile
Chico/1/11.02.1983/Coll. D. Rodriguez (1♀, 1♂) [MNHN] Chile:Magallanes, 5 mi./E. Punta
Delgada/25-II-1966/O.S. Flint, Jr. (1♂). Chile Magallanes/San Gregorio/7-XI-1976/Dr. Cerda. (1♂)
[MNHN] Chile, Magallanes/Puerto Espora/9-10-XII-1976/Col. J. Peterson (2♂) [A. & H. Howden
Collection]. **Sin más datos** Patagonia (2♂) [MLPA].

Redescripción. Macho (Fig. 82). Largo: 16,12-12,28 mm. Amplitud: 8,46-7,28 mm. *Color:*
Cabeza, pronoto, escutelo y élitros marrones, un poco más oscuro en la parte media de la cabeza y

bordes del escutelo. *Cabeza* (Fig. 82): superficie de la frente y la cabeza con puntos fuertes, escasos y poco densos en el clípeo y el área occipital de la cabeza, posterior al proceso cefálico. Clípeo con dos dientes apicales redondeados contiguos, con bordes laterales enteros. Mandíbulas (Fig. 83a-d): robusta, área incisora sin curvatura, ápice agudo, borde externo carente de un diente, área ventral con dos quillas que forman un surco medio; labro (Fig. 83e), con el margen anterior sinuado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe (Fig. 83f). Mentón con los bordes laterales redondeados. *Pronoto*: superficie con puntos simples, textura rugo-punteada, puntos escasos y débiles (0,5 mm), borde latero-posterior del pronoto con sedas cortas espiniformes. Procesos pronotales en los machos ampliamente separados, fóvea pronotal $\frac{1}{2}$ de la longitud total del pronoto, surco pronotal profundo, proyectándose más allá de los procesos pronotales, extendiéndose hasta el borde posterior del pronoto. *Élitros*: puntos simples, no ocelados; puntos en la primera línea elitral separados, no contiguos unos con otros; la primera estría elitral más grande que la segunda; bordes laterales de los élitros en su tercio medio basal, con sedas cortas espiniformes que se distribuyen hacia el ápice; ápice de los élitros en su borde interno redondeado. *Patas*: espina protibial dilatada; borde apical externo de las metatibias desarrollado; sedas en el borde externo de las metatibias no extendiéndose hasta el borde del ápice; línea de sedas en el borde externo delgadas y dispuestas en una única fila. Área entre las dos espinas metatibiales carente de un proceso; metafémures con una línea de sedas que se proyectan hasta la base de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente, esta línea de sedas no se extiende hasta la unión con el trocánter. *Ventral*: mesoesternón rugo-punteado, con sedas densas, sedas delgadas y moderadamente largas; metaesternón rugo-punteado, puntos con sedas, delgadas y fuertemente impresas que se distribuyen hasta el disco medio; superficie del área externa del metaesternón rugo-punteada. *Genitalia masculina* (Fig. 83g-i): espiculum gastrale (Fig. 83g), proporción de la base con respecto al ápice, cinco o más veces más amplia en el ápice que la base; parámetros más cortos que la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices no aguzado (Fig. 83h-i).

Hembra: Largo: 16,37-12,6 mm; Ancho: 9,16-6,54 mm. Similares a los machos, pero se diferencian en *Cabeza*: tubérculo cefálico ligeramente desarrollado y poco prominente. *Pronoto*: fóvea pronotal anterior ausente, pero con una concavidad dorsal media posterior, puntos ligeramente más pequeños que en los machos. *Genitalia femenina* (Fig. 83j-k): gonocoxitos como en la figura (Fig. 83j): bursa copulatrix tres veces más larga que ancha, proyección mesial de la esclerotización entera, proyectándose hacia el ápice; líneas mesiales longitudinales ausente (Fig. 83k).

Diagnosis: Esta especie se diferencia de las demás especies del género *Allidiostoma* por la siguiente combinación de caracteres: dos dientes clipeales contiguos, bordes laterales del clipeo no interrumpidos, redondeados; mandíbulas robustas, ápice agudo, sin curvaturas; labro con el margen anterior escotado; galea más corta que el esclerito del ventro estipe; superficie dorsal del pronoto y los élitros rugo-punteados; puntos del pronoto escasos y débiles; fóvea en los machos un cuarto la longitud total del pronoto; surco pronotal profundo, proyectado más allá de los procesos pronotales, llegando al borde posterior del pronoto; puntos en la primera línea elitral, no contiguos; primera estría elitral más amplia que la segunda; metaesternón con sedas en el disco medio central; superficie de los bordes laterales rugo-punteada; línea de sedas posteriores en los metafémures proyectada hasta la base de la muesca externa de la inserción del metafémur y la metatibia, basalmente no proyectada hasta la unión con el metatrocánter; borde externo de las metatibias desarrollado, sedas externas de las metatibias no extendiéndose hasta el ápice, dispuestas en una sola línea; espiculum gastrale cinco o más veces más amplio en el ápice con respecto a su base; parámetros de menor longitud a la falobase, fuertemente curvados en su tercio medio, apicalmente convergentes, con los ápices en vista frontal redondeados; bursa copulatrix tres veces más larga que ancha, proyección mesial de la esclerotización entera, completamente esclerosada, líneas longitudinales ausentes.

Historia nomenclatural. Arrow (1904) describe la especie dentro del nuevo género *Idiostoma* Arrow como *Idiostoma rufum* Arrow junta a *Idiostoma medon* por designación original a la primera, siendo la especie tipo para el género y por ende de la subfamilia. Arrow (1909) reconoció para Idiostomatinae cuatro especies dentro del género *Idiostoma*. No obstante, Arrow en 1940 encontró que *Idiostoma* era una hominimia con otro género de la familia Oecophoridae (Orden: Lepidoptera), generando así un nuevo nombre para *Idiostoma* y lo cambia a *Allidiostoma* argumentando que correspondía a un pequeño grupo de escarabajos de América del Sur y la designa Allidiostomatinae como la subfamilia donde se incluye el género.

Blackwelder (1944) realiza una enmienda injustificada para el epíteto de *A. rufum* (Arrow, 1904), dado que el epíteto estaba en “neutro” no debió haber sido modificado [Arts. 31.2 a y 34.2.1-CINZ].

Distribución temporal: Octubre (2), Noviembre (6), Diciembre (5), Enero (3), Febrero (5), Sin datos (18).

Distribución geográfica. *Allidiostoma rufum* es una especie que se distribuye en las provincias de Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego en la Argentina. En Chile se distribuye en las regiones de Aisén del Gral. Carlos Ibáñez del Campo y Magallanes (Fig. 84).

Historia natural: Poco se conocer acerca de la historia natural de esta especie, al igual que las demás especies es atraída a la luz en la noche.

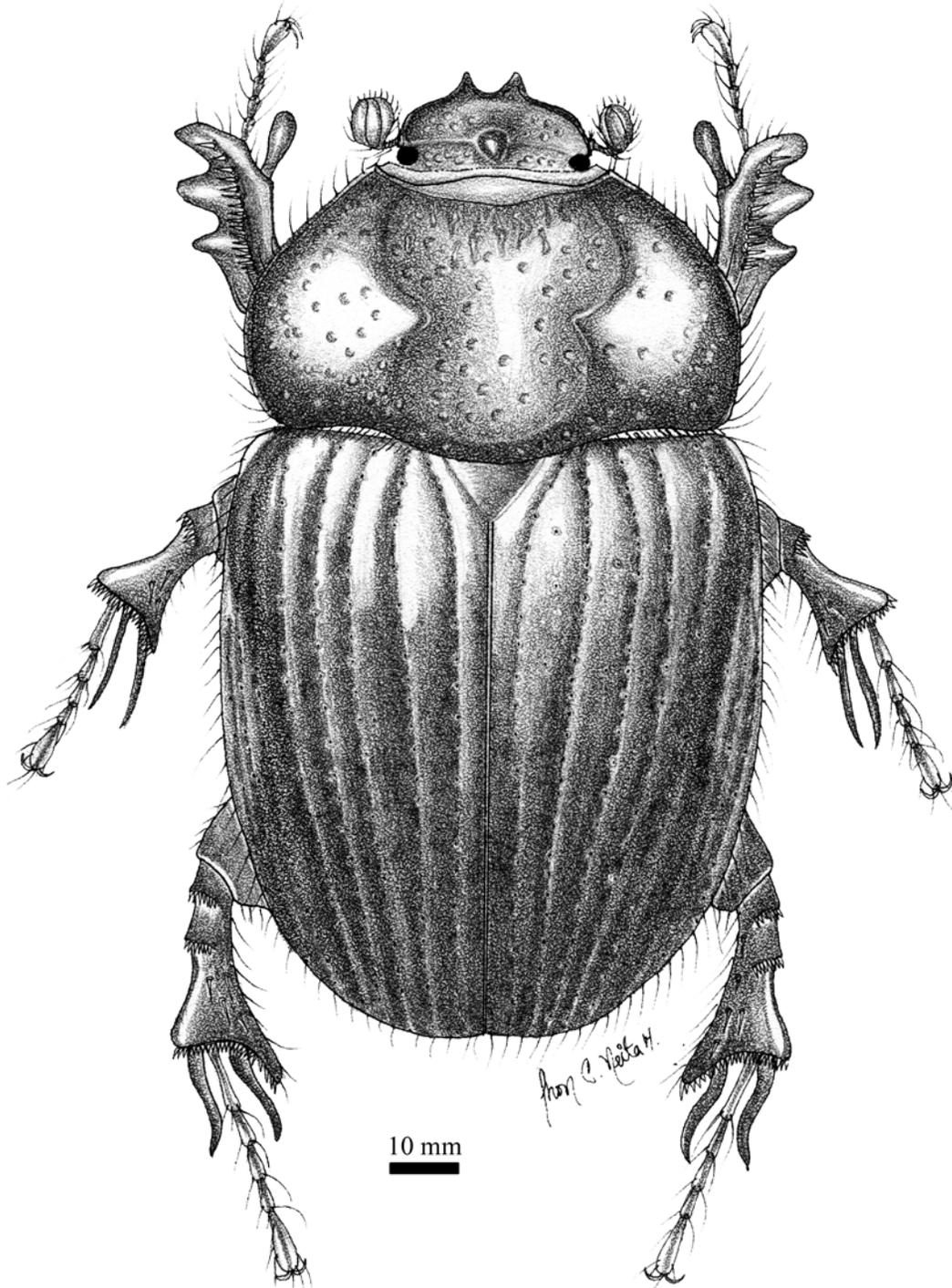


Figura 82. Habitus adulto macho de *A. rufum*.

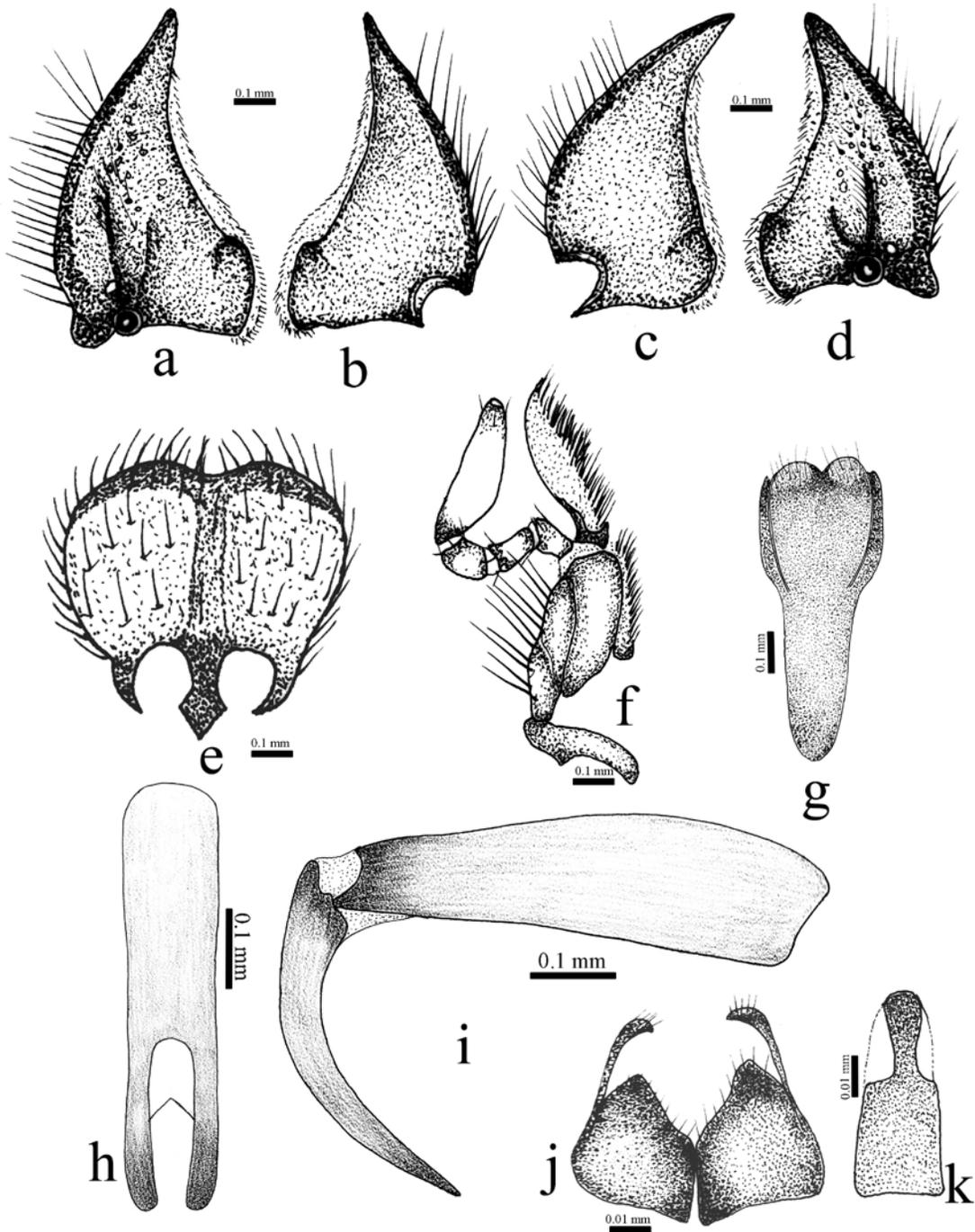


Figura 83. *A. rufum*. a) Mandíbula derecha, vista ventral; b) mandíbula derecha, vista dorsal; c) mandíbula izquierda, vista dorsal; d) mandíbula izquierda, vista ventral; e) labro epifaríngeo, vista ventral; f) maxila derecha, vista dorsal; g) espiculum gastrale, vista ventral; h) parámetros, vista frontal; i) parámetros, vista lateral; j) gonocoxitos; k) bursa copulatrix.



Figura 84. Distribución de *Allidiostoma rufum*.

Clave para la identificación de las especies de la subfamilia Allidiostomatinae.

1. Machos con tres foveas pronotales anteriores (Fig. 43) y dos pares de tubérculos pronotales, uno anterior y otro posterior (Fig. 43); lacinia larga, llegando a la parte media de la galea, apicalmente esclerosada (Fig. 44f)... Perú..... *Parallidiostoma tricornis* Ocampo y Colby
- 1' Machos con una fovea pronotal anterior (Fig. 4a) y un par de tubérculos pronotales en posición anterior (Fig. 4a); lacinia corta, llegando a la base de la galea, apicalmente membranosa (Fig. 47f)..... 2
2. Área ventral de las mandíbulas con una sola quilla, surco ausente (Fig. 47a); puntos elitrales ocelados, grandes y contiguos (Fig. 46), sedas en su tercio medio largas y delgadas (Fig. 29a); área entre las dos espinas metatibiales con un proceso soportando dos sedas largas y delgadas..... 3
- 2' Área ventral de las mandíbulas con dos quillas, formando un surco (Fig. 56a); puntos elitrales simples, pequeños y no contiguos (Fig. 56d), sedas en su tercio medio cortas y espiniformes (Fig. 29b); área entre las dos espinas metatibiales sin un proceso.....4
3. Diente externo de las mandíbulas presente (Fig. 47c). Argentina, Bolivia *Allidiostoma strobili* (Steinheil).
- 3' Diente externo de las mandíbulas ausente (Fig. 50c). Argentina..... *Allidiostoma hirtum* (Ohaus)
4. Puntos en la superficie del pronoto ocelados (Fig. 3a); procesos pronotales contiguos (Fig. 52), surco pronotal a manera de una línea (Fig. 52). Argentina..... *Allidiostoma* n. sp1.
- 4' Puntos en la superficie del pronoto simples (Fig. 3b); procesos pronotales moderadamente a ampliamente separados (Figs. 61, 65, 75, 78, 82), surco pronotal ligeramente profundo a profundo (Figs. 61, 65, 75, 78, 82)..... 5
5. Dientes clipeales ausentes (Fig. 55); ápice de los parámetros divergentes (Fig. 56h). Argentina..... *Allidiostoma ramosae* Martínez
- 5' Dientes clipeales presentes (Figs. 58, 61, 65, 68, 72, 75, 78, 82); ápice de los parámetros convergentes (Fig. 73h)..... 6
6. Primera estría elitral similar en amplitud a la segunda (Figs. 58, 61, 65); sedas ausentes en el disco medio mesal del metaesternón (Fig. 22b)..... 7
- 6' Primera estría elitral más amplia que la segunda (Figs. 68, 72, 75, 78, 82); sedas presentes en el disco medio mesal del metaesternón (Fig. 22a)..... 9

7. Surco pronotal en los machos ligeramente profundo (Fig. 58), pronoto con puntos densos y débiles (Fig. 58); línea de sedas posteriores en el metafémur no proyectada hasta la unión con el metatrocánter, borde apical externo de la metatibia truncado. Chile, Perú..... *Allidiostoma simplicifrons* (Fairmaire)

- 7'. Surco pronotal en los machos profundo (Figs. 61, 65), pronoto con puntos densos y fuertes (Figs. 61, 65); línea de sedas posteriores en el metafémur proyectada hasta la unión con el metatrocánter, borde apical externo de la metatibia desarrollado 8

8. Bordes laterales del clípeo interrumpidos (Fig. 65); surco pronotal extendido más allá de los procesos pronotales, sin llegar al borde posterior del pronoto (Fig. 65). Argentina..... *Allidiostoma halfferi* Martínez

- 8'. Bordes laterales del clípeo enteros (Fig. 61); surco pronotal extendido más allá de los procesos pronotales, llegando al borde posterior del pronoto (Fig. 61). Argentina..... *Allidiostoma* n. sp2.

9. Puntos en el clípeo densos (Fig. 68); procesos pronotales en los machos ligeramente separados (Figs. 68, 72); proyección del surco pronotal en los machos no llega al borde posterior del pronoto (Figs. 68, 72)..... 10

- 9'. Puntos en el clípeo escasos (Fig. 75); procesos pronotales en los machos ampliamente separados (Figs. 75, 78, 82); proyección del surco pronotal en los machos llegando al borde posterior del pronoto (Figs. 75, 78, 82)..... 11

10. Clípeo con dos dientes apicales separados (Fig. 72); sedas en el borde posterior de las metatibias no dispuestas en una única línea, sedas largas y delgadas. Chile..... *Allidiostoma bosqui* Gutiérrez

- 10'. Clípeo con tres dientes apicales contiguos (Fig. 68); sedas en el borde posterior de las metatibias dispuestas en una única línea, sedas moderadamente largas y gruesas. Argentina..... *Allidiostoma monrosuntanola* Martínez

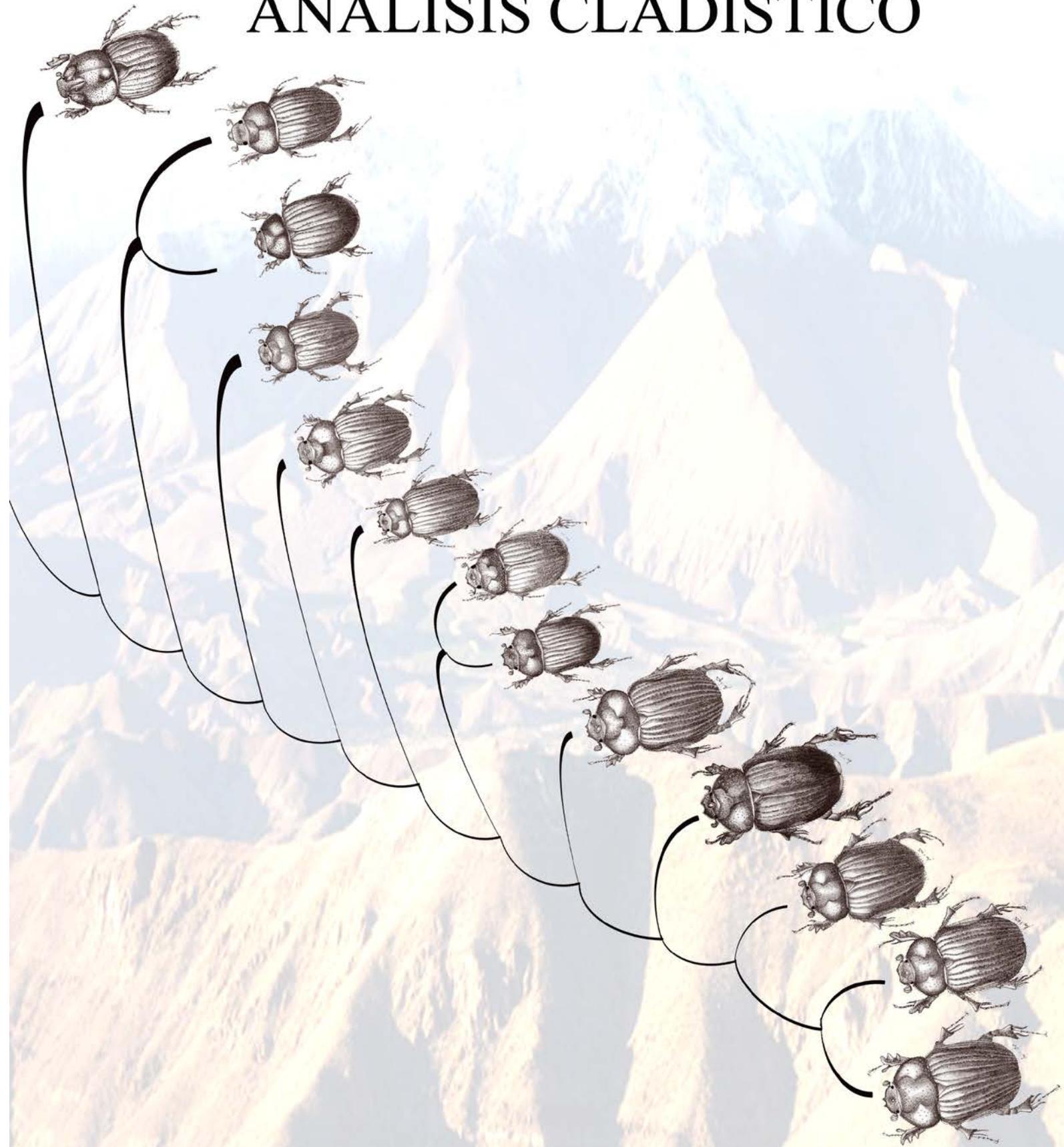
11. Mandíbulas agudas hacia el ápice, no robustas (Fig. 76a-d); galea más larga que el esclerito del ventro estipe (fig. 76f); sedas en el borde posterior de las metatibias no dispuestas en una única línea, sedas largas y delgadas; bursa copulatrix dos veces más larga que ancha (Fig. 76k). Argentina, Chile..... *Allidiostoma landbecki* (Philippi)

- 11'. Mandíbulas robustas (Fig. 79a-d); galea más corta que el esclerito del ventro estipe (Fig. 83f); sedas en el borde posterior de las metatibias dispuestas en una única línea, sedas moderadamente largas y gruesas; bursa copulatrix tres veces más larga que ancha (Fig. 83k)..... 12

12. Clípeo con dos dientes apicales separados (Fig. 78); puntos del pronoto densos y fuertes (Fig. 78); espina protibial no dilatada (Fig. 78). Argentina..... *Allidiostoma* n. sp3
- 12' Clípeo con dos dientes apicales contiguos (Fig. 82); puntos del pronoto escasos y débiles (Fig.82); espina protibial dilatada a manera de una espátula (Fig. 82). Argentina, Chile..... *Allidiostoma rufum* (Arrow)

CAPÍTULO III

ANÁLISIS CLADÍSTICO



Capítulo III

ANÁLISIS CLADÍSTICO DE LA SUBFAMILIA ALLIDIOSTOMATINAE

Muestreo de taxones

Debido a que se observó que muchos caracteres presentaban varios estados en las distintas subfamilias que se incluirían en el análisis cladístico se estudiaron varias especies de cada una de las subfamilias. En total se estudiaron 100 especies que representan 45 géneros incluidos en las diferentes subfamilias de Scarabaeidae. Esto permitió observar la variabilidad de los caracteres dentro de los grupos y basado en ello incluir varias especies como representantes de taxones supragenéricos en los casos que presentaran diferencias. Tal fue el caso de las subfamilias Scarabaeinae, Melolonthinae, Dynastinae, Cetoniinae y Rutelinae. De esta manera de las 100 especies, se incluyeron solamente 59 especies que representan a las 13 subfamilias, 30 tribus y 44 géneros en el análisis cladístico (Apéndice 1).

En cuanto al grupo interno (en estudio) se incluyeron todas las especies de los géneros *Allidiostoma* y *Parallidiostoma* (Arrow 1940; Ohaus 1910; Martínez 1947, 1956; Ocamppo y Colby 2009). (Apéndice No. 1).

Por último, para enraizar el árbol, se tomó como grupo externo a *Polynoncus gemmifer* (Blanchard, 1846) basado en las hipótesis filogenéticas de Scarabaeoidea propuestas por (Browne y Scholtz 1999; Smith *et al.* 2006). La familia Trogidae ha sido tratada como un linaje ancestral dentro la superfamilia Scarabaeoidea. Algunos estudios previos (Howden 1982; Browne y Scholtz 1996, 1998, 1999) comprobaron que la familia Trogidae no es parte del clado Scarabaeidae Latreille.

Caracteres

Se utilizaron 199 caracteres en total. Estos fueron tomados tanto de la morfología interna y externa de adultos: 46 de la cabeza y sus apéndices, 20 del protórax, tres del mesotórax, cinco del metatórax, 42 de patas, 13 de élitros, ocho de alas membranosas, seis del abdomen, como de las estructuras genitales: 17 de genitalia masculina, siete de genitalia femenina, 13 de los proceso meso y metafurcales. Asimismo, 13 caracteres de larvas (tercer estadio) fueron incluidos.

En general, la terminología utilizada se basó sobre los trabajos realizados por Edmonds (1970), Morón (1986), Neita y Gailg (2008), lo relativo a la piezas bucales (Nel y Scholtz 1990), protórax (Hlavac 1975); coxas (Ritcher 1969c); meso y metaendosternito (Crowson 1944, 1955 y 1981;

Larsen 1966; Iablokoff-Khnozorian 1977), la venación alar (Kukalova-Peck y Lawrence 2004), espiráculos (Ritcher 1969a,b), genitalia del macho (d'Hotman y Scholtz 1990a,b; Sanmartín y Martín-Piera 2003); genitalia de la hembra (Tanner 1927; Holoway 1972; Lawrence y Newton 1982; Carrillo *et al.* 2008). Los datos sobre la morfología de las larvas se tomaron de Ritcher (1966), Edmonds y Halffer (1978), Paulian y Lumaret (1982), McQuillan (1985), Morón (1991), Lumaret y Tauzin (1992), Klausnitzer & Krell (1996), Grebennikov y Scholtz (2004), Orozco y Pardo (2004), Neita y Orozco (2009), Šípek *et al.* (2011) y Neita *et al.* (2012).

Para el estudio del material, se utilizó una Lupa Leika MS5 y un microscopio Leika LITZ LABORLUX-S. Los especímenes se disectaron, separando cada uno de los tagmas y en cada uno de ellos sus diferentes apéndices. Para el estudio de la morfología interna fue necesario aclarar las estructuras en KOH al 10%, pasándolas por diferentes grados de concentraciones de alcohol y finalmente guardadas en glicerina. La cabeza y piezas bucales fueron conservadas en glicerina. Por último, para un mejor estudio de las alas membranosas, estas fueron extendidas sobre papel cartulina bristol blanca. El material sobre el cual se realizó el análisis se encuentra depositado en las colecciones del IADIZA, HAHC y MLPA.

Los 199 caracteres han sido tratados como no ordenados, de ellos 105 son binarios, y 94 son multiestados. Los caracteres y estados de los mismos son ilustrados en las figuras 85-121 y Apéndice 2.

Los 199 caracteres tienen un total de 519 estados. Aquellos caracteres en donde no se contaba con el estado en el espécimen fue considerado como “-“ (inaplicable), por su parte en aquellos donde se desconocía el estado del carácter se usó el signo de pregunta “?” Apéndice 3a,b.

Matriz de datos

Los datos de la matriz de 199 caracteres por 59 taxones, se encuentra presente en el Apéndice 3a,b. Para la elaboración de la matriz de caracteres se utilizó el programa Mesquite 2.74 (bild 550).

Análisis de datos

El análisis filogenético fue hecho mediante el algoritmo de parsimonia del programa TNT (Goloboff *et al.* 2003). Para la búsqueda del árbol más corto se empleó el algoritmo heurístico “*tradictional search*”, aumentando la memoria “RAM” a 300 y la cantidad de cladogramas que se pueden guardar a 10.000. Todos los estados fueron analizados bajo peso iguales y como no aditivos.

Para evaluar el soporte de las ramas del árbol, se calculó el “Symmetric resampling” con 500 replicas (Goloboff *et al.* 2003), el “Bremer support” (Bremer 1994), en su versión “soporte de Bremer relativo” y Jackknife (Farris *et al.* 1996). Los valores de los soportes se encuentran por debajo de las ramas de los nodos separados por “/” (Fig. 122). Los parámetros calculados para los árboles obtenidos fueron el largo, el índice de consistencia (CI) y el índice de retención (RI) (Kluge y Farris 1969; Farris 1989). De igual manera, se calcularon los CI y RI para cada uno de los caracteres. Por último, para identificar las sinapomorfias y las homoplasias en el cladograma se utilizó el programa Winclada v. 1.00.08 (Nixon 1999). Una vez realizados los análisis, se observó que al inactivar los caracteres de las larvas las relaciones internas dentro del grupo “Pleurosticti” no se recuperaron. Sobre la base de ello, se realizó un análisis con todos los caracteres (Fig. 122) y otro sin los caracteres de larvas (Fig. 123).

Resultados

El análisis de 199 caracteres de adultos y larvas bajo el método de la parsimonia dio como resultado dos cladogramas igualmente parsimoniosos de 1157 pasos, CI=25 y RI=71. El consenso estricto entre estos dos cladogramas se observa en la (Fig. 122). De los 199 caracteres, seis fueron identificados como no informativos (Caracteres: 32, 69,87, 88,108 y 129).

El árbol de consenso estricto (Fig. 122) reconoce a la subfamilia Allidiostomatinae como un grupo monofilético dentro de la familia Scarabaeidae, relacionado con la subfamilia Orphninae, de igual manera se reconstruyen la monofilia de las subfamilias Dynamopodinae, Scarabaeinae, Lichninae, Aclopininae, Cetoniinae, Rutelinae y Dynastinae. En el análisis muestra no se recuperó la monofilia de la subfamilia Melolonthinae que es reconocida como un grupo parafilético (Tabla 1).

Por su parte, el análisis en el cual se excluyen los caracteres de las larvas dio como resultado ocho cladogramas igualmente parsimoniosos, de 1105 pasos, CI=15 y RI=52. El consenso estricto entre estos cladogramas se observa en la figura 123, donde también se recupera a la subfamilia Allidiostomatinae como un grupo monofilético. El análisis, muestra distintas relaciones de los grupos dentro del linaje “Pleurosticti”; sin alterar las otras relaciones a nivel de la familia Scarabaeidae; dado que estas diferencias en las topologías de ambos análisis es mínima a un nivel de las subfamilias, por lo tanto el análisis y discusión se basará en el cladograma obtenido usando todos los caracteres, tanto de adultos como de larvas.

El árbol de consenso estricto (Fig. 122) revela 15 clados principales dentro de la familia Scarabaeidae, un primer linaje **clado A** (Dynamopodinae) que incluye a las especies del género

Orubesa; un segundo **clado B** (Aphodiinae + Scarabaeinae); un tercero **Clado C** (Scarabaeinae); un cuarto **clado D** (Lichninae); un quinto **clado E** ((Allidiostomatinae)(Orphinae))((Scarabaeidae “Pleurosticti *sensu lato*”); un sexto **clado F** (Orphninae + Allidiostomatinae); un séptimo **clado G** (Subfamilia Orphninae); un octavo **clado H** (Subfamilia Allidiostomatinae); un noveno **clado I** ((Aclopiniae) (Pachypodinae + Melolonthinae + Euchirinae + Cetoniinae + Rutelinae + Dynastinae) llamado aquí “Scarabaeidae Pleurosticti *sensu lato*”; un décimo **clado J** (Subfamilia Aclopiniae); un undécimo **clado k** (Pachypodinae + Melolonthinae + Euchirinae + Cetoniinae + Rutelinae + Dynastinae); (subfamilia Cetoniinae) Scarabaeidae Pleurosticti *sensu stricto*”; un décimosegundo **clado L** (subfamilia Cetoniinae); un décimotercero **clado M** (subfamilias Dynastinae + Rutelinae); un décimocuarto **Clado N** (subfamilia Dynastinae) y un último **clado O** (subfamilias Rutelinae). El mapeo de las sinapomorfías que soportan los clados se resumen en la tabla 2 y el cladograma de la Fig. 124.

Tabla. 1. Reconstrucción filogenética de las subfamilia de Scarabaeidae.

Subfamilias	Bremer absoluto (con larvas)	Bremer absoluto (sin larvas)	Jackknifin g (con larvas)	Jackknifin g (sin larvas)	Bootstrap estándar (con larvas)	Bootstrap estándar (sin larvas)	Resultado del Análisis
Nodo A. Dynamopodinae	10	10	100	100	100	100	Monofilético
Nodo B. Scarabaeinae + Aphodiinae	5	2	97	99	52	52	Monofilético
Nodo C. Scarabaeinae	10	10	100	100	100	100	Monofilético
Nodo D. Lichninae	10	10	100	100	100	100	Monofilético
Nodo E. (Allidiostomatinae)(Orphinae)((Scarabaeidae “Pleurosticti <i>sensu lato</i> ”)	4	1	9	3	~	~	Monofilético
Nodo F. Allidiostomatinae + Orphninae	5	2	100	100	80	75	Monofilético
Nodo G. Orphninae.	9	6	100	100	86	82	Monofilético
Nodo H. Allidiostomatinae	10	10	100	100	100	99	Monofilético
Nodo I. Scarabaeidae “Pleurosticti <i>sensu lato</i> ”.	6	4	15	5	~	6	Monofilético

Nodo J.	2	2	76	66	43	45	Monofilético
Aclopinæ							
Nodo K.							
Scarabaeidae “Pleurosticti <i>sensu stricto</i> ”.	3	3	9	~	~	~	Monofilético
Clado L.							
Cetoniinae.	10	10	100	100	100	100	Monofilético
Clado M.							
Dynastinae+Rutelinae.	1	~	21	~	~	~	Monofilético
Clado N.							
Dynastinae	6	6	100	100	76	73	Monofilético
Clado O.							
Rutelinae.	8	9	100	100	100	100	Monofilético

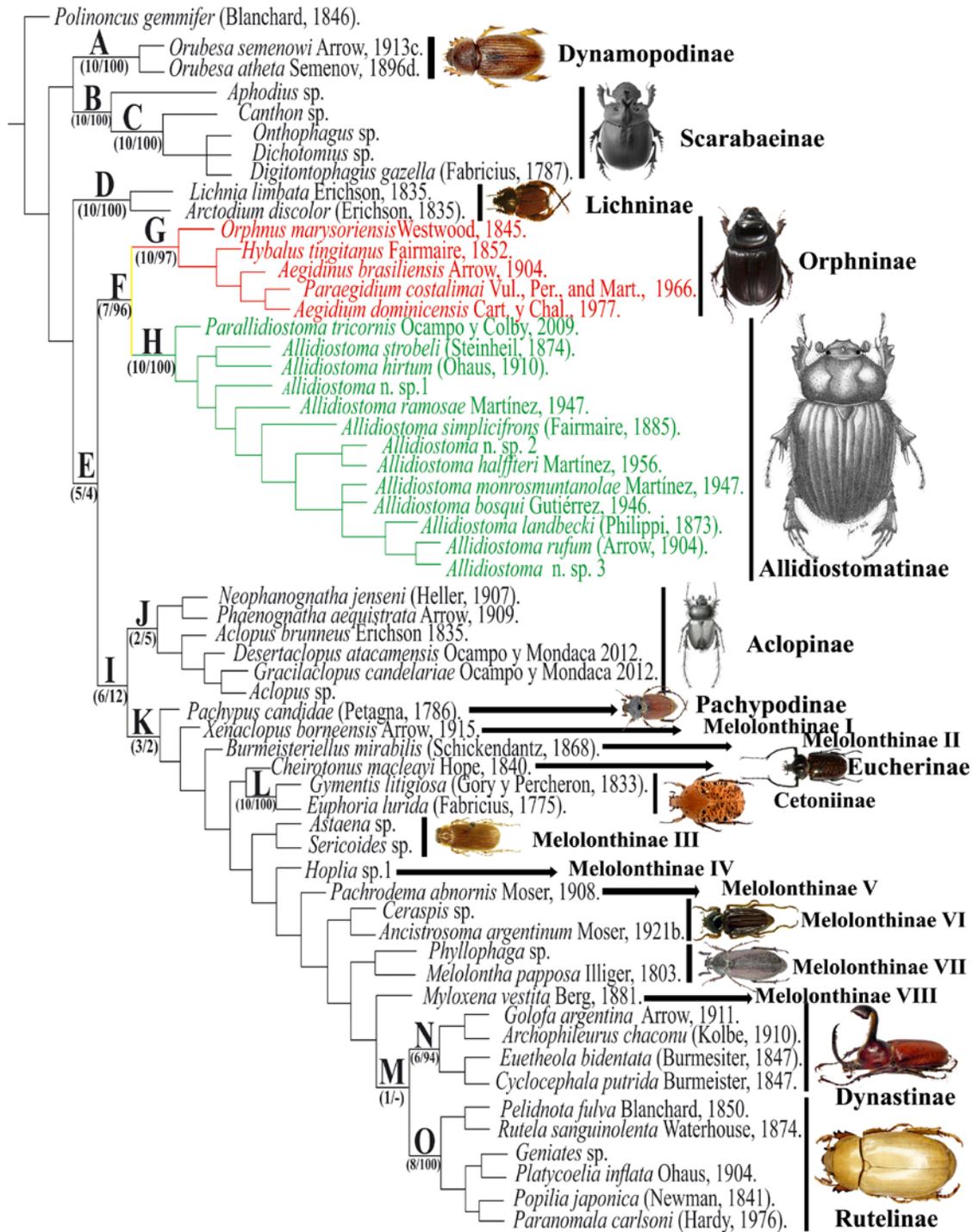


Figura 122. Consenso estricto de los dos cladogramas igualmente parsimoniosos con una longitud de 1157 pasos (CI=25 y RI=71) incluyendo todos los caracteres, con los soportes en la parte inferior para cada nodo analizado.

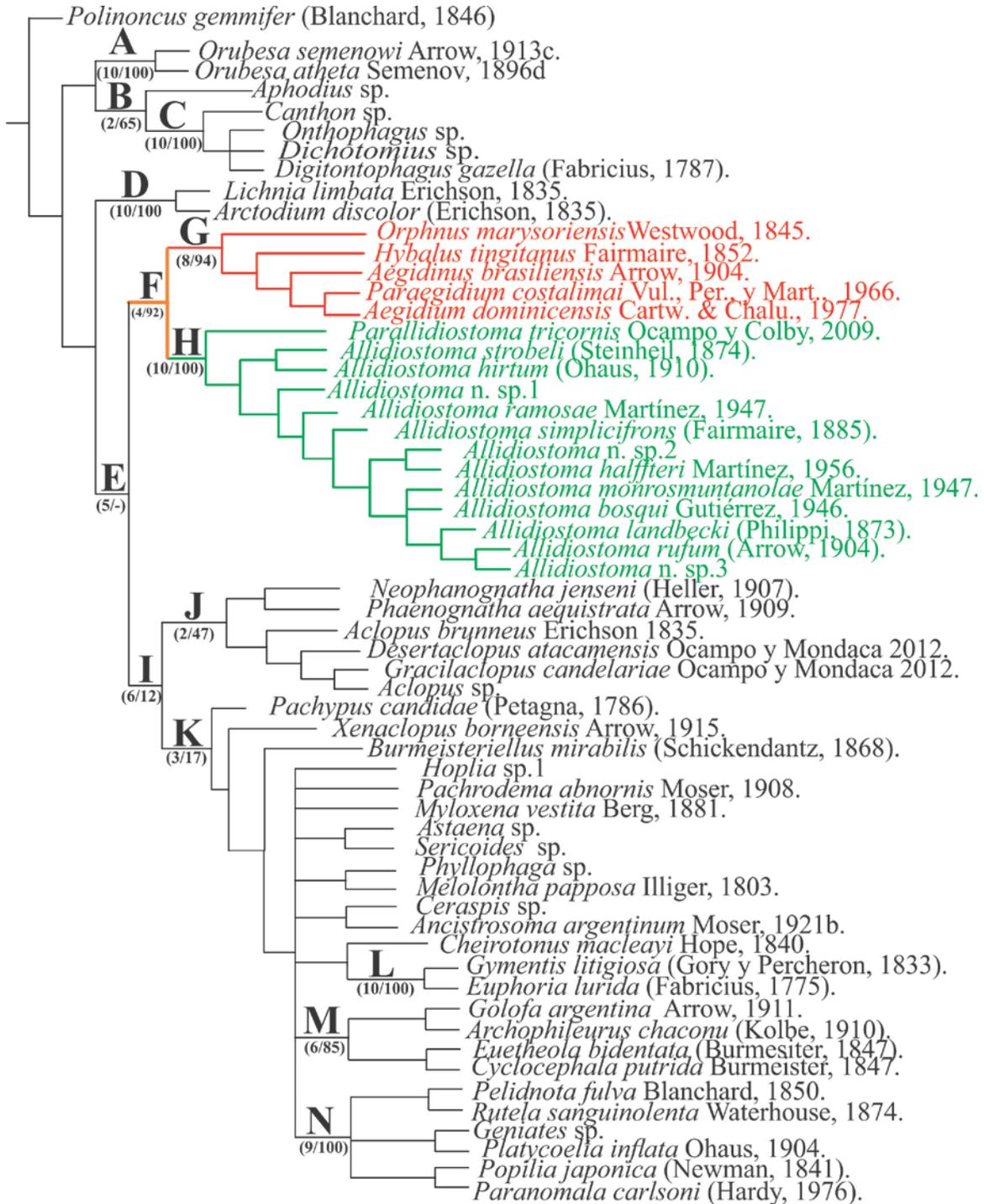


Figura 123. Consenso estricto (sin caracteres de las larvas) de los ocho cladogramas igualmente parsimoniosos con una longitud de 1105 pasos (CI=15 y RI=52), con los soportes en la parte inferior para cada nodo analizado.

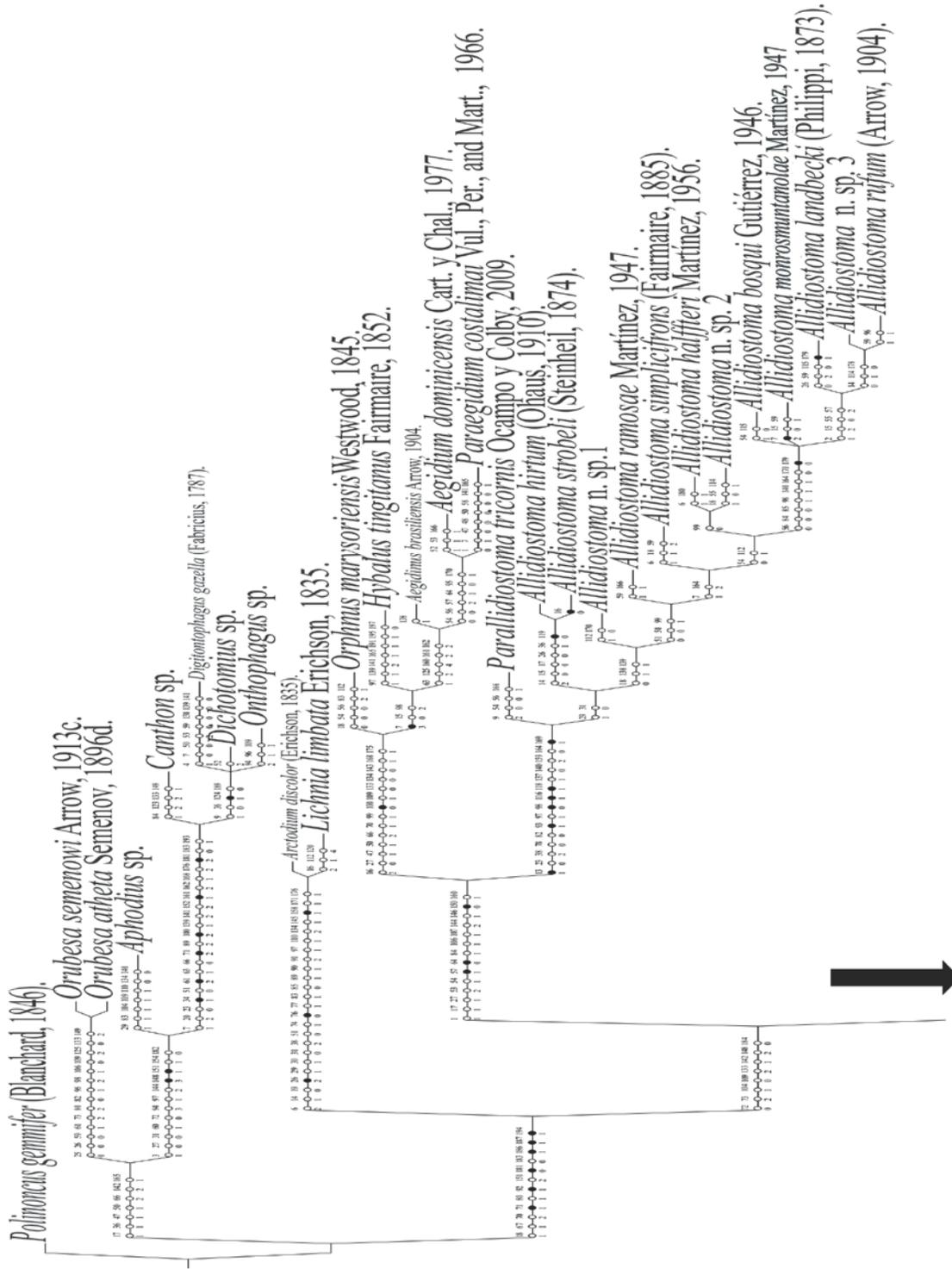
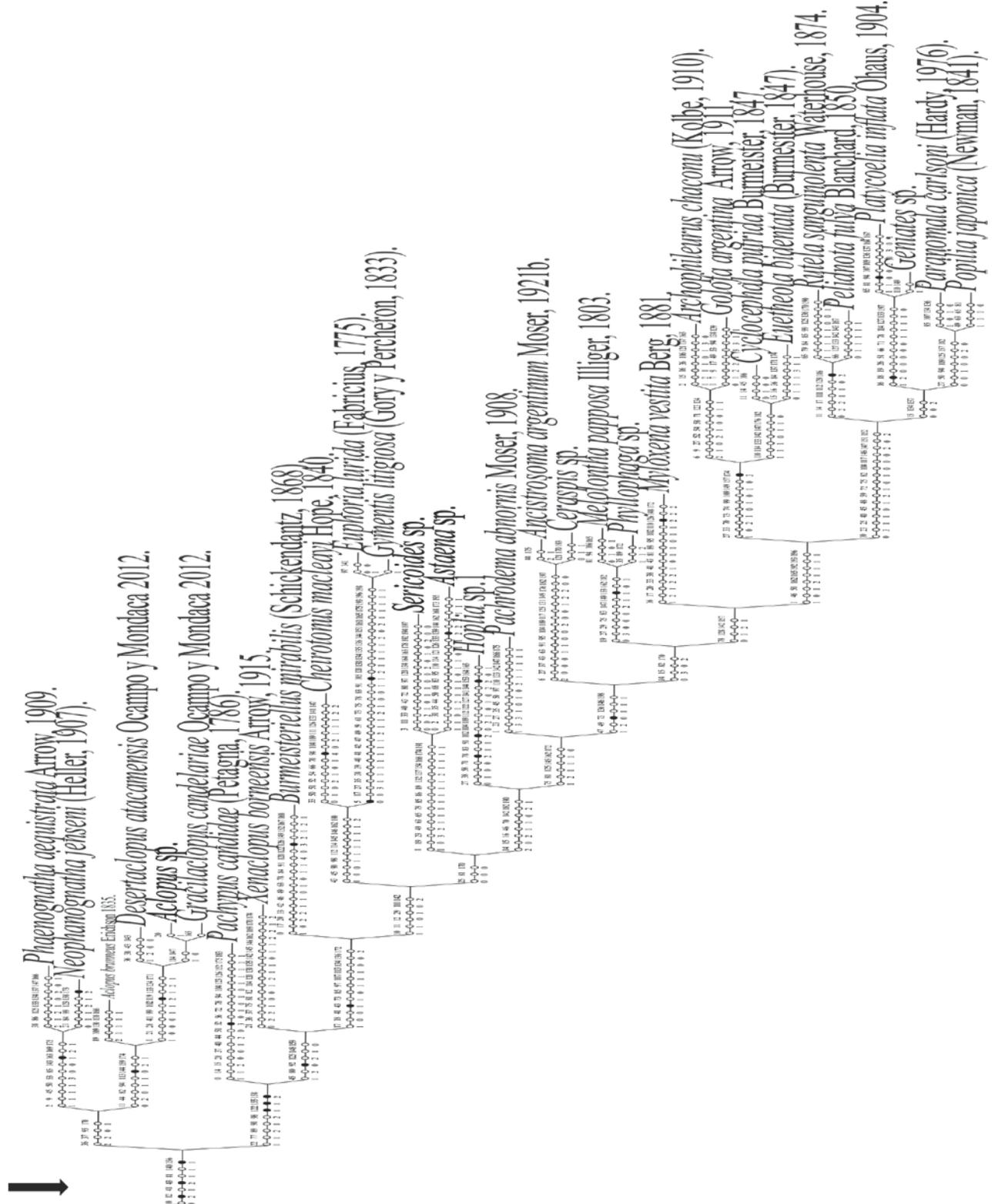


Figura 124. Consenso estricto de los dos cladogramas con todos los caracteres analizados, donde se mapeó la distribución de los caracteres (círculos blancos indican homoplasias y los círculos negros representan las sinapomorfías).



Continuación figura 124.

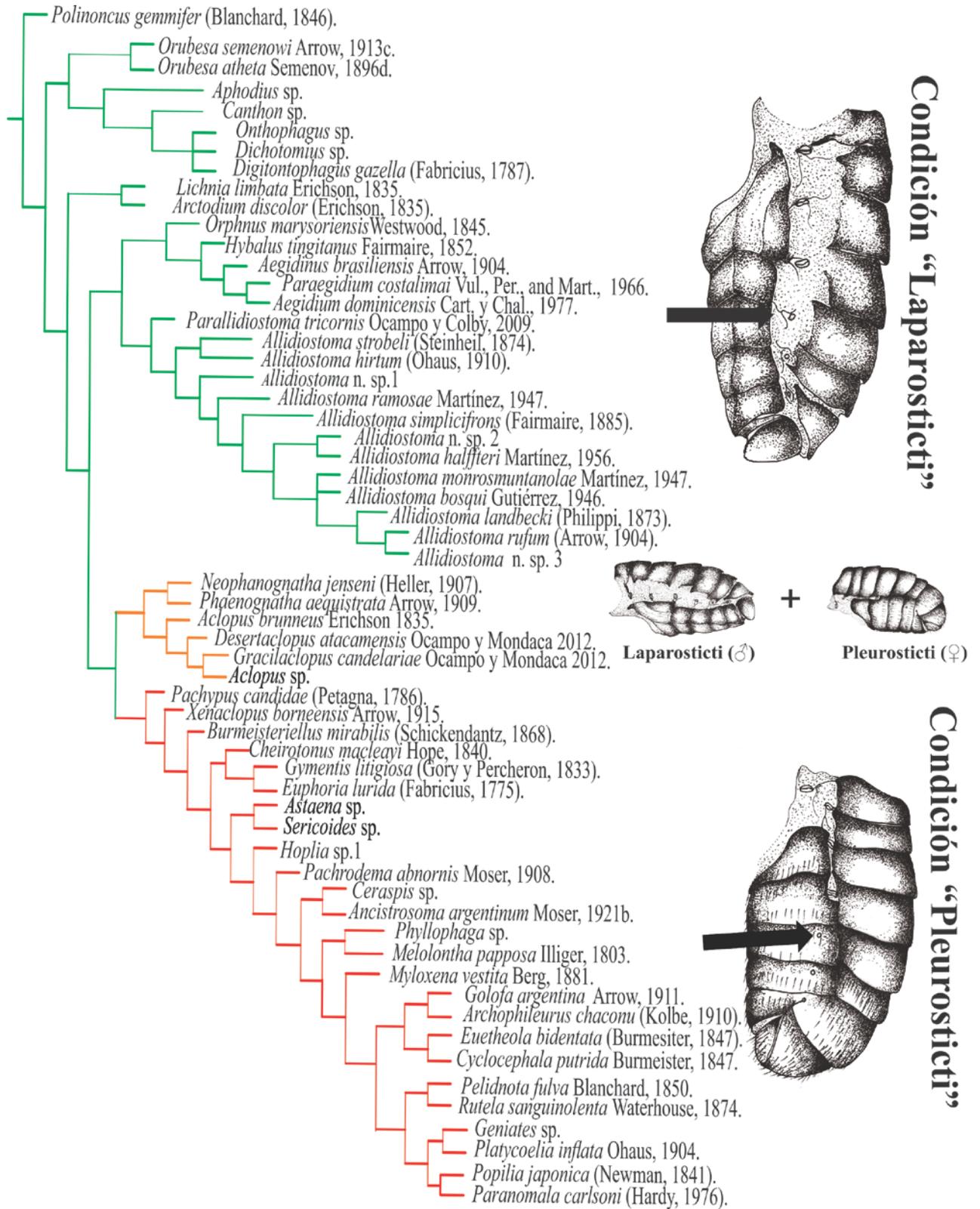


Figura 125. Evolución de la condición Pleurosticti en Scarabaeidae sensu lato.

Tabla No. 2. Resumen de los caracteres y sus estados que soportan los nodos analizados. En negrillas se indican las sinapomorfías.

Nodo	Grupo taxonómico	Caracteres
Nodo A	Dynamopodinae	(25:0), (26:0), (59:0), (61:1), (73:2), (80:2), (82:0), (96:1), (98:2), (106:1), (109:0), (125:2), (133:0), (149:2).
Nodo B	Scarabaeinae + Aphodiinae	(3:1), (27:0), (31:0), (60:1), (72:0), (94:3), (97:1), (144:2), (148:3), (151:1), (154:1), (182:0).
Nodo C	Scarabaeinae	(7:1), (20:2), (23:0), (34:1), (51:0), (61:2), (63:1), (66:0), (71:2), (89:2), (100:2), (139:1), (141:2), (152:2), (161:1), (162:2), (168:1), (176:2), (181:2), (183:0), (193:1).
Nodo D	Lichninae	(6:2), (14:1), (19:0), (26:2), (29:1), (30:1), (31:0), (38:2), (51:0), (74:1), (76:1), (77:1), (83:1), (85:0), (89:1), (90:1), (91:2), (97:1), (110:1), (134:2), (145:1), (158:1), (171:1), (176:1).
Nodo E	((Orphninae + Allidiostomatinae) + (Aclopiniae) (Pachypodinae + Melolonthinae + Euchirinae + Cetoniinae + Rutelinae + Dynastinae)	(72:0), (73:2), (104:1), (109:0), (133:2), (142:1), (148:2), (184:0).
Nodo F	(Orphninae + Allidiostomatinae)	(1:1), (17:2), (27:1), (53:2), (54:2), (57:0), (64:1), (84:1), (106:1), (107:0), (144:2), (146:1), (150:1), (160:1).
Nodo G	Orphninae	(16:2), (27: 0), (47:1), (50:1), (66:2), (70:1), (99:1), (100:1), (109:1), (133:0), (134:0), (143:0), (168:1), (175:1).

Nodo H	Allidiostomatinae		(13:1), (23:0), (38:2), (78:0), (82:0), (93:1), (97:1), (98:1), (116:1), (118:1), (137:1), (140:0), (159:2), (164:0), (169:1), (180:1).
Nodo I	((Aclopinæ) (Pachypodinae Melolonthinae Euchirinae Cetoniinae Rutelinae Dynastinae)	+ + + + +	(10:0), (12:2), (41:1), (43:2), (81:1), (140:1), (156:1).
Nodo J	Aclopinæ		(36:2), (37:2), (95:0), (170:1).
Nodo K	(Pachypodinae Melolonthinae Euchirinae Cetoniinae Rutelinae Dynastinae)	+ + + + +	(22:1), (77:1), (89:2), (90:1), (98:2), (122:1), (155:1), (158:2).
Nodo L	Cetoniinae		(5:1), (17:0), (27:3), (35:1), (38:1), (40:1), (41:1), (42:1), (47:1), (49:2), (59:1), (61:1), (73:2), (75:1), (78:0), (83:0), (91:1), (105:1), (120:2), (130:1), (134:1), (135:1), (136:1), (144:2), (151:0), (161:2), (165:1), (175:1), (193:1), (196:1), (198:1).
Nodo M	(Dynastinae Rutelinae)	+	(1:1), (46:1), (50:1), (162:2); (165:1); (192:1), (193:1), (196:1).
Nodo N	Dynastinae		(27:1), (33:0), (70:2), (73:1), (74:0), (99:1), (109:0), (149:1), (157:0), (174:3).
Nodo O	Rutelinae		(10:0), (23:3), (25:1), (40:1), (45:0), (48:1), (59:2), (72:1), (75:0), (82:1), (104:0), (117:0), (146:0), (147:2), (151:0), (152:2).

Discusión

Si bien el análisis ha sido desarrollado para poner a prueba la monofilia de Allidiostomatinae y establecer sus relaciones con otras subfamilias de Scarabaeidae, se discutirán las características de todos los clados obtenidos con el fin de comprender mejor la posición sistemática de la subfamilia. La discusión de Allidiostomatinae y los grupos más cercanos se centran en el **Nodo H**. De igual

manera, se discute la importancia de los caracteres de larvas en la filogenia y las relaciones internas dentro de la subfamilia Allidiostomatinae. En cada uno de los clados se listan las sinapomorfías, destacándose las exclusivas en negrita.

Subfamilia Dynamopodinae (Nodo A)

Dynamopodinae es una subfamilia pequeña, compuesta de dos géneros *Dynamopus* Samenov 1896d y *Thinorycter* Semenov y Reichardt, 1925 con siete y cinco especies respectivamente, las cuales se distribuyen en el norte de África (Marruecos y Libia) Asia Central (Afganistán, Irán, Kazajistán, Pakistán, Tayikistán, Turkmenistán y Uzbekistán), suroccidente asiático (Arabia Saudita) y sur de Rusia (Löbl & Smetana, 2006).

Es la primera vez que se incluyen en un análisis filogenético la subfamilia Dynamopodinae, originalmente relacionada con Orphinae, Ochidaidae y Allidiostomatinae (Arrow, 1911c).

El grupo ha tenido diversas ubicaciones dentro de los Scarabaeidae, Fairmaire (1897b), describe a *Dynamopus plicifrons* (*Xanthelaeus plicifrons*) ubicándola en la subfamilia Dynastinae. Semenow (1896) describe al género *Dynamopus* con la especie tipo a *D. athleta* Semenov, 1896 en la subfamilia Hybosorinae basado en la forma de las mandíbulas. Arrow (1911c) describe la especie *Dynamopus semenowi* y propone la nueva subfamilia argumentando que las mandíbulas las relaciona con los Orphinae más que con Hybosorinae como lo había propuesto inicialmente Semenow (1896). Igualmente, Arrow considera que la posición del nuevo grupo era más complicada de lo que aparentemente se veía. Este autor comparó algunos caracteres y consideró, que si bien el espécimen en su aspecto, especialmente la forma de la cabeza con sus bordes transversales sugieren tener más relaciones con Dynastinae que con alguna subfamilia de Geotrupinae (donde inicialmente estaba Hybosoridae), era algo iluso, pues la posición de los espiráculos en los segmentos abdominales (condición “Laparosticti”) y el grueso del labro no permiten ubicarlo en la subfamilia Dynastinae, pero tampoco en Geotrupinae. Igualmente comparó con el género *Copris* pero al presentar las mandíbulas y labro expuesto no lo ubica en este grupo (Scarabaeinae). Arrow argumenta que son parecidos a los Ochodaeninae menos en la espina protibial que es ramificada, siendo más parecida a los Orphinae. Por último, al ver tantas diferencias en caracteres y la no ubicación de ella dentro de los grupos conocidos de Scarabaeoidea, Arrow decide crear una nueva subfamilia, Dynamopodinae, y ubicarla en Scarabaeidae, relacionada a Orphinae, Ochodaenidae e Idiostominae pero carente del área ventral estriduladora en las metacoxas.

El análisis filogenético desarrollado en esta tesis muestra que Dynamopodinae es un grupo relacionado a Aphodiinae-Scarabaeinae y no con Orphninae y Allidiostomatinae como inicialmente lo había propuesto Arrow (1911c). El grupo se reconoce como monofilético, soportado por 14 caracteres tanto derivados (p. ej., galea con dientes y el margen anterior, y posterior del borde ventral medio del metaendosternito en vista lateral ampliamente separados, llegando a la base de las meso coxas) como basales (posición del labro en la oclusión mandibular expuesto sobre las mandíbulas y la posición de los espiráculos, en machos y hembras en los segmentos abdominales todos en el área pleural “Laparosticti”).

Subfamilia Scarabaeinae (Nodo C)

Los Scarabaeinae han sido incluidos dentro del linaje de scarabaeoideos “Laparosticti” (Erichson, 1847). Philip *et al.* (2004), en su análisis filogenético de la subfamilia, basado en 199 caracteres, reconocen 14 caracteres, cuatro de ellos exclusivos: presencia de una vena “Z” en las alas membranosas; epifaringe con el proceso medio anterior apicalmente no reducido en general no redondeado; coxas medias paralelas o ligeramente paralelas y meta endosternito apicalmente amplio, pero basalmente reducido; estos caracteres definen la monofilia de la subfamilia. Grebennikov y Scholtz (2004) basados en la filogenia de Scarabaeoidea utilizando caracteres de las larvas encuentran que la familia Scarabaeidae tal como está concebida es un grupo parafilético, reconociendo igualmente la monofilia de Scarabaeinae, soportada por nueve caracteres, uno de ellos exclusivo: joroba dorsal en el abdomen presente, corroborando el trabajo de Edmons y Halfter, (1978). Arhen *et al.* (2011) sobre la base de datos moleculares considera al grupo monofilético, y grupo hermano de clado Dynamopodinae.

Basado en datos moleculares, Monaghan *et al.* (2007) corroboran la monofilia del grupo, recuperando ocho de las 20 tribus como monofiléticas (tribus africanas como Gymnopleurini, Onitini, Scarabaeini y Sisyphini, las neotropicales Eurysternini, Eucraniini, Phanaeini, y Palearctica Oniticellini) y a Aphodiinae como grupo hermano de Scarabaeinae.

Este grupo es recuperado como un grupo monofilético en la presente tesis, con muy buenos soportes y 22 caracteres (Tabla 1) de los cuales, 5 son exclusivos: longitud del puente procoxal inferior a la mitad de la cavidad procoxal ($< 1/2$); brazo mesofurcal, proceso dorsal (p_1) medianamente ampliado en la porción apical, producido lateralmente, con un ápice agudo; procoxas con una fóvea basal corta en la cara interna; falobase ventralmente esclerosada; glándula accesorial secundariamente reducida. De igual manera se reconoce como un grupo basal al clado “Pleurosticti”, como grupo hermano a la subfamilia Aphodiinae.

La monofilia Scarabaeinae + Aphodiinae (**Nodo B**) ha sido poco cuestionada, ya que diversos análisis han demostrado que las subfamilias conforman un grupo monofilético con muy buenos soportes. Browne y Scholtz (1998) soportan la monofilia de Aphodiinae + Scarabaeinae basados en 44 caracteres apomórficos de la articulación y la base de las alas posteriores; de igual manera, 20 de estos estados de caracteres soportan la monofilia de la subfamilia Scarabaeinae y ocho a Aphodiinae con quienes compartirían un ancestro en común.

Arhen (2006) al realizar la filogenia y revisar la posición de la tribu Sericini dentro de Scarabaeidae reconoce dos sinapomorfías que definen el clado Aphodiinae + Scarabaeinae, ambas ambiguas: vena alar RP_1 basalmente reducida y ampliamente separada y las larvas con la abertura anal transversa.

En este estudio se corrobora la monofilia del Aphodiinae + Scarabaeinae basado en 12 caracteres, dos de los cuales constituyen sinapomorfías estrictas: vena alar RP_1 apicalmente paralelas y ala anterior con la vena anal (AA) convexamente curvada o doblada, sin pliegues.

Diversas propuestas han existido para la organización de Scarabaeinae, pero ninguna de ellas ha sido adoptada como un consenso general desde el punto de vista sistemático, lo cual ayudaría mucho a estabilizar las categorías nominales por debajo del nivel de subfamilias dentro de lo que hoy es reconocido como familia Scarabaeidae.

Subfamilia Lichninae (Nodo D)

Los Lichninae han sido relacionados con la familia Glaphyridae, ya que ambos grupos incluyen especies que son similares en tamaño y en aspecto general, buenos voladores, son activos en el día visitando flores e imitan a las abejas, y considerados como parte del grupo fitófago dentro de Scarabaeidae. Browne y Scholtz (1995) considera a Glaphyridae como una familia independiente de Scarabaeidae, soportada en la siguientes sinapomorfías: estructura mandíbular derivada, un único tipo de foramen en el tentorio y la ausencia de aparato estridulador en las patas de las larvas. Más tarde, estos mismos autores Browne y Scholtz (1996), agregan nuevos caracteres de la articulación y base de las alas posteriores, que soportan la monofilia de Glaphyridae. Ambos estudios filogenéticos realizados en Glaphyridae no incluyeron ejemplares de los dos géneros de Lichnini (*Arctodium* y *Lichnia*), por lo tanto no hay evidencias morfológicas que soporten la relación de los lichnínos de Sudamérica con otros scarabaeóideos.

Hawkins (2006), argumenta que los lichnínos comparten numerosos caracteres con varios grupos de Melolonthinae tales como labro fusionado, en el mismo plano que el clipeo; antenas con nueve

artejos antenales, clava antenal con forma elongada (no con forma de cúpula como en los glafíridos); pigidio aplanado, perpendicular al cuerpo (elongado, paralelo al cuerpo y fuertemente producido en los glafíridos); esternitos abdominales fusionados, pro, meso y metatarsómeros desarrollados en comparación a los otros tarsómeros y el metatarso articulado entre las espinas tibiales. S sobre la base de estos caracteres Hawkins (2006) argumenta que hay suficiente evidencia de que la inclusión de la tribu Lichnini dentro de los Glaphyridae es incorrecta y los ubica dentro de la subfamilia Melolonthinae.

El análisis filogenético obtenido en la presente tesis reconoce a Lichninae como un grupo monofilético soportado por 24 caracteres, con muy buenos valores de soportes (Tablas 1 y 2). Estos resultados reconocen a la subfamilia como basal al gran clado (((((Allidiostomatinae))(Orphninae))))((Aclopinae) (Pachypodinae)(Melolonthinae I(Euchirinae((Melolonthinae III(Melolonthinae IV((Melolonthinae V((Melolonthinae VI)(Melolonthinae VII(((Rutelinae))(Cetoniinae)((Dynastinae)))))))(Melolonthinae II)))))) siendo el grupo hermano de todas estas subfamilias excepto Dynamopidinae, Aphodiinae y Scarabeinae. Asimismo, estos resultados son soportados por datos moleculares en los estudios realizados por Duane *et al.* (2014), en donde reconocen igualmente a Lichnini como un grupo plesiomórfico con respecto a los Clado E e I.

Orphninae + Allidiostomatinae + Aclopinae + “Pleurosticti *sensu stricto*” (Nodo E)

Su monofilia es cuestionada en el presente trabajo, debido a su bajo soporte (Tabla 1) y los ocho caracteres homoplásicos (Tabla 2) que lo sustentan. No obstante, dentro de este gran clado, encontramos anidado a (Fig. 122) Aclopinae + “Pleurosticti *sensu stricto*” aunque con bajos soportes, su monofilia se encuentra soportada por ocho caracteres, de los cuales tres son sinapomorfías: mandíbulas (área molar) atrofiada (6:2); lóbulos ligulares fusionados pero fuertemente reducidos en tamaño a un pequeño lóbulo ligular medio (43:2); posición de los espiráculos (en las hembras) en los segmentos abdominales, últimos tres espiráculos en los esternitos no en el mismo plano (último no cubierto por los élitros cuando el escarabajo está en reposo) (156:1). Lo anterior ayudaría a soportar la propuesta sistemática final de este trabajo.

Subfamilia Aclopinæ (Nodo J)

Los Aclopinæ han sido considerados dentro del grupo de los Scarabaeidae “Pleurosticti” de acuerdo con Erichson (1847). Sin embargo, se han planteado otras posibles relaciones de Aclopinæ con otros grupos de Scarabaeidae. Arrow (1909) considera a los aclopinos como parte de los escarabajos “Laparosticti”, basado en las observaciones de los espiráculos abdominales de los machos en la especie *Aclopus brunneus* Erichson; por su parte, Ohaus (1909) encuentra diferencias en la posición de los espiráculos entre machos (espiráculos situado en la membrana que une los esternitos y terguitos) y las hembras (los últimos cuatro espiráculos situados en la placa de los esternitos), por lo tanto los machos poseen la condición “Laparosticti” y las hembras la condición “Pleurosticti” (Ohaus, 1909). Iablokoff-Khnozorian (1977), en su análisis de las relaciones filogenéticas de los “Lamellicornia”, encontró que Aclopinæ está relacionada con Hybosoridae, Ochodaeidae y un grupo más grande el cual incluye a Euchirinae, Cetoniinae, Dynastinae y Rutelinae.

d’Hotman y Scholtz (1990) encontraron ciertas similitudes en la genitalia masculina de Aclopinæ y Orphninae. Estos mismos autores reconocen que el género *Xenaclopus* Arrow, no debería pertenecer a este grupo, ya que la morfología del espiculum gastrale corresponde a los grupos derivados dentro del linaje “Pleurosticti” y no a Aclopinæ. De acuerdo a los espiráculos abdominales y el espiculum gastrale en la genitalia de los machos, Ocampo y Vaz de Mello (2008) transfieren el género *Xenaclopus* a la subfamilia Melolonthinae, ubicándolo en posición incierta.

Smith *et al.* (2006) basado en análisis moleculares, establecen que los géneros *Sphanaeognatha* y *Neophanaeognatha* están ubicados en Aclopinæ, era un grupo relacionado con la subfamilia Melolonthinae. Finalmente, Ocampo y Hawks (2006) al estudiar las relaciones filogenéticas de los Hybosoridos sobre la base de datos moleculares (18S rRNA y 28S rRNA) encontraron que *Aclopus* estaba relacionado con el clado *Allidiostoma* + *Orphnus*.

El análisis filogenético desarrollado en esta tesis muestra que Aclopinæ constituye el grupo basal de un gran clado que incluye a Pachypodinae, Melolonthinae, Eucherinae, Cetoniinae, Dynastinae y Rutelinae llamado acá “Pleurosticti *sensu lato*” (**Nodo I**). De igual manera, Aclopinæ constituye el clado basal cuyo grupo hermano son los Orphninae-Allidiostomatinae, lo que explicaría la semejanza de las estructuras genitales; también, las relaciones que establecieron Ocampo y Vas de Mello (2008) para transferir al género *Xenaclopus* a la subfamilia Melolonthinae.

La condición “*Pleurosticti*” ha sido considerada como un carácter apomórfico dentro del linaje de los escarabajos Scarabaeidae Erichson (1847), ningún otro grupo conocido de Scarabaeoidea presenta tal dimorfismo sexual en los espiráculos abdominales, lo cual justificaría su posición dentro del gran clado “*Pleurosticti*” al presentar esta condición intermedia entre los dos linajes *Laparosticti* y *Pleurosticti*. Este carácter apomórfico posiblemente es expresado inicialmente en las hembras y posteriormente en los machos.

Por último, es importante resaltar que la condición “*Pleurosticti*” no está relacionada con el hábito fosorial de las hembras de *Aclopininae* como lo planteó inicialmente Arrow (1909), debido a que otras hembras dentro de algunos grupos plesiomórficos en el linaje “*Pleurosticti*” (*Burmeisteriellus*, *Pachypus* y *Xenaclopus*) presentan este tipo de hábito, y tanto machos como hembras son “*Pleurosticti*” (Fig. 125).

(*Pachypodinae* + *Melolonthinae* + *Euchirinae* + *Cetoniinae* + *Rutelinae* + *Dynastinae*) (Nodo K)

Este grupo llamado acá “*Pleurosticti sensu stricto*” conformado por los grupos más diversos dentro de Scarabaeoidea, ha sido muy controversial en lo relativo a su posición sistemática dentro de la superfamilia Scarabaeoidea. En los diferentes estudios basados en caracteres morfológicos, han sido reconocido como un grupo monofilético (Scholtz 1990, Browne y Scholtz 1998, Grevennikov y Scholtz 2004). Trabajos basados en datos moleculares también han soportado esta hipótesis (Hunt *et al.* 2007; Smith *et al.* 2006; Arhen 2006; Arhen *et al.* 2011; Arhen *et al.* 2014; Duane *et al.* 2014). A pesar de todas las evidencias anteriores, las relaciones internas dentro de los diferentes grupos anidados aquí, especialmente la subfamilia *Melolonthinae* son inciertas y requieren estudiar sus relaciones a nivel de las tribus.

En la presente tesis se recupera la monofilia “*Pleurosticti sensu stricto*” con bajo soporte, aunque esta basado en ocho caracteres, de los cuales tres son exclusivos: placa unguítrora presente, proyectada por encima de la base de las uñas (**122:1**); posición de los espiráculos (en los machos) en los segmentos abdominales los últimos tres espiráculos en los esternitos, no en el mismo plano (último no cubierto por los élitros cuando el escarabajos está en reposo) (**155:1**); terguito (bordes laterales) área externa sin orificios membranosos (1) (Fig. (**158:1**)). Este grupo incluye a las subfamilias *Pachypodinae* + *Melolonthinae* + *Euchirinae* + *Cetoniinae* + *Rutelinae* + *Dynastinae*, siendo igualmente soportada por los estudios moleculares previos (Arhen *et al.* 2011; Duane *et al.* 2014) usando diferentes marcadores. La posición de los últimos tres espiráculos en las placas

ventrales en machos y hembras, y no en la zona membranosa pleural que une los terguitos y los ventritos condición “Laparoscititi” han sido un tema controversial por parte de los investigadores, pero ninguno había puesto a prueba este carácter en una filogenia. Ritcher (1969b) considera que la condición “Pleurosticti” no debe ser considerada como un carácter para separar las subfamilias como lo propuso Erichson (1847), ya que existen ligeras variaciones dentro del concepto; no obstante, el carácter tal como es tratado acá es como lo define Erichson (los últimos espiráculos abdominales tanto en machos como en hembras se encuentren en los esternitos, más abajo o más arriba, pero que se encuentre sobre esta placa) por esa razón tales diferencias no son tenidas en cuenta, ya que éste puede variar dentro de grupos pequeños, pero el carácter como tal es constante en los linajes derivados.

El concepto “Pleurosticti *sensu stricto*” es utilizado aquí para referirnos a las subfamilias Pachypodinae, Cetoniinae, Eucherinae, Melolonthinae, Rutelinae y Dynastinae. La condición “Pleurosticti” es una condición derivada dentro del Scarabaeoidea, la cual aparece primero en las hembras (subfamilia Aclopininae) y posteriormente en ambos sexos de estas subfamilias. Por otro lado, el término fitófago es mal usado para referirse a este gran linaje, debido a que el hábito fitófago dentro de Scarabaeoidea aparece muy temprano en la familia Glaphyridae hace aproximadamente 101-141 MA. y no exclusivo de “Pleurosticti *sensu lato*” (Arhen *et al.* 2014).

Recientemente, Cherman y Morón (2014) proponen que el grupo Fitófago sea elevado a nivel de familia bajo el nombre Melolonthidae, excluyendo a la subfamilia Cetoniidae, considerándola como grupo hermano a ésta. Los caracteres que exponen para soportar su propuesta son considerados en esta tesis como homoplasias ya que están presentes en muchos otros grupos. De igual manera, la propuesta de la subfamilia Cetoniinae “Cetoniidae” como grupo hermano y familia independiente de Melolonthinae, Dynastinae y Rutelinae no se recupera en el presente trabajo pues queda anidado dentro del linaje “Pleurosticti.

Subfamilia Cetoniinae (Nodo L)

La subfamilia Cetoniinae ha sido considerada un linaje derivado dentro del grupo Scarabaeidae (D’Hotman y Scholtz 1990; Browne y Scholtz 1998, 1999). Su monofilia no ha sido controversial en los análisis filogenéticos en los cuales se ha incluido. Browne y Scholtz (1998) soportan la monofilia de la subfamilia Cetoniinae basados en 16 caracteres apomórficos de la articulación y base de las alas posteriores, en este gran clado incluyen a las tribus Valgini y Trichini, las cuales han sido tratados por algunos autores como subfamilias diferentes dentro de Scarabaeidae. Smith *et*

al. (2006) encuentra que la subfamilia Cetoniinae está bien soportada, incluyendo en este mismo nodo a Valgini y Trichiini.

Por otro lado, Micó *et al.* (2008), encuentran tres sinapomorfías exclusivas para la subfamilia Cetoniinae (ausencia del epizigum en la epifaringe de las larvas; los tres pares de patas de las larvas son de igual longitud y la presencia de la muesca preocular en los adultos). Šípek *et al.* (2011) encuentra que Cetoniinae es un grupo monofilético, soportado por seis caracteres (muesca preocular presente, procoxas ligeramente cónicas y claramente prominentes, mandíbulas en parte o no esclerosadas, margen distal del pronoto tan amplia o al menos tan amplios como el margen proximal del élitro), cuatro de ellas exclusivas.

En el presente trabajo se recupera la monofilia de la subfamilia, soportada por 32 caracteres, de los cuales dos son exclusivos del grupo: escotadura frente al conthus ocular que permite ver la inserción antenal (5:1) y ostium secundario desarrollado por la apófisis media y el margen posterior de las metacoxas posteriormente cerrado (105:1), lo cual no es congruente en su totalidad con lo planteado por Micó *et al.* (2008) y Šípek *et al.* (2011) quienes soportan la monofilia basados en tres y seis sinapomorfías exclusivas respectivamente. De estas sinapomorfías, la “escotadura frente al conthus ocular que permite ver la inserción antenal = la presencia de la muesca preocular en los adultos” es la única reconocida como exclusiva para la subfamilia en este análisis, ya que las otras sinapomorfías expuestas aparecen como son homoplasías, debido a que son compartidas con otros grupos dentro del clado “Pleurosticti *sensu stricto*”.

Micó *et al.* (2008) proponen elevar la subfamilia Cetoniinae al nivel de familia Cetoniidae Leach, 1815, este trabajo presentó un muestreo de taxones muy bajo, con muchos representantes para el grupo interno, pero pocos del grupo externo, lo cual dificulta reconocer la posición sistemática del grupo dentro de Scarabaeidae. Los resultados obtenidos aquí no soportan esta propuesta, debido a que Cetoniinae hace parte de un gran grupo que llamamos acá “Pleurosticti *sensu stricto*” en el cual se encuentran otras subfamilias como Eucherinae, Rutelinae, Pachypodinae, Dynastinae y los diversos linajes dentro de la subfamilia Melolonthinae conocidos como grupos derivados dentro de la superfamilia Scarabaeoidea.

Subfamilia Dynastinae (Nodo N)

La monofilia de Dynastinae es poco discutida, como lo han confirmado trabajos anteriores basado en datos morfológicos Browne y Scholtz (1998) y moleculares Smith *et al.* (2006) y Arhen *et al.* (2011) en los cuales han considerado a esta subfamilia como hermana de Rutelinae.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo corroboran la monofilía de la subfamilia Dynastinae (Tabla 1), identificando una sinapomorfía exclusiva presente en la genitalia masculina de los miembros de la subfamilia Dynastinae en donde el endofalo, la pieza en forma de "V" está completamente desarrollado con dos placas (Tabla 2), en Rutelinae, esta pieza puede presentar los siguientes estados de caracteres: presente y completamente desarrollado (una sola placa) o ausente a fuertemente reducido, separando de esta manera los dos linajes Rutelinae y Dynastinae; no obstante, las relaciones internas dentro de Dynastinae requieren ser revisadas, ya que los análisis de caracteres hechos aquí demostraron que las tribus propuestas actualmente podrían ser parafiléticas.

Browne y Scholtz (1998) consideran que Dynastinae y Rutelinae son lo mismo, ya que se les dificulta encontrar caracteres que separen las dos subfamilias. Smith *et al.* (2006) corroboraron la relación entre Rutelinae y Dynastinae. Además, encontraron un gran grupo donde se anidan los verdaderos rutelinos haciendo referencia a los grupos tradicionalmente ubicados allí, tales como las tribus: Rutelini, Anoplognathini, Geniatini y Anatistini (=Spodochlamyini). De igual manera, Smith *et al.* (2006) propusieron la exclusión de las tribus Anomalini y Adoretini, los cuales se anidan junto a los verdaderos dynastinos, y ambas tribus sean elevadas al nivel de subfamilias.

Por último, Šípek *et al.* (2011) encuentran una sinapomorfía exclusiva que agrupa a Rutelinae y Dynastinae basados en el análisis de la morfología de larvas “dorso del último segmento abdominal (excluyendo la estructura de conexión con el ano) con un semicírculo o al menos una línea circular en el área”; este carácter está ausente en las larvas de Rutelini, Anoplognathini, pero presente en Geniatini, Anomalini y Adoretini. Las larvas de Anatistini permanecen desconocidas. Por lo tanto en este trabajo, la única sinapomorfía propuesta basada en las larvas no es un carácter que permite agrupar a las dos subfamilias ya que no define a la subfamilia Rutelinae.

En la presente tesis, se recupera la monofilia del clado Dynastinae-Rutelinae (**Nodo M**) con bajos soporte (Fig. 122), los caracteres que lo definen son: pubescencia en el clípeo y la frente ausente (1:1), borde anterior del pronoto ausente (46:1), borde latero-posterior del pronoto sin sedas (glabro) (50:1), falobase (desarrollo del pie basal del tegmen) presente (pero con un diente romo, no con forma de gancho) (162:2); ápice de los parámetros no aguzado (165:1); área estriduladora mandibular presente (192:1), abertura anal transversal (193:1) y proceso ventral anterior de la maxila (anterior a la línea de dientes estridulatorios) presente (196:1), ninguno de los cuales es un carácter exclusivo del grupo.

Subfamilia Rutelinae (Nodo O)

La monofilia de la subfamilia Rutelinae nunca ha sido tema de debate por los escarabaeoideólogos, y menos su posición dentro del grupo “Pleurosticti *sensu stricto*”. Browne y Scholtz (1998) basados en 19 caracteres apomórficos de la articulación y base de las alas posteriores, soportan la monofilia de Rutelinae. Sin embargo, Arhen *et al.* (2011) en su trabajo “*The phylogeny of monkey beetles based on mitochondrial and ribosomal RNA genes (Coleoptera: Scarabaeidae: Hopliini)*” utilizando diferentes algoritmos soportan la teoría que Rutelinae tal como está actualmente concebida es un grupo parafilético, encontrando a Dynastinae monofilético salvo en el análisis de parsimonia donde el grupo es reconocido como parafilético. Esto autores, consideran la separación de las tribus Anomalini y Adoretini de los verdaderos Rutelinae, relacionándose con los Dynastinae como lo habían propuesto Smith *et al.* (2006).

Los resultados obtenidos en el presente trabajo recuperan la monofilía de Rutelinae, el grupo está soportado por estados de caracteres que muestran homoplasia (Tabla 2), soportando así las relaciones de las tribus inicialmente propuestas dentro de la subfamilia, la tribu Rutelini como un grupo separado claramente de las otras tribus Anomalini y Geniatini-Anoplognathini, lo cual es congruente con las propuestas hechas en otros trabajos en las que consideran a este grupo como los verdaderos rutelinos (Jameson, 1999; Smith *et al.* 2006).

Subfamilia Melolonthinae

Los Melolonthinae han sido considerados parte del grupo de los Scarabaeidae “Pleurosticti” de acuerdo con Erichson (1847), así como la más diversa dentro de la superfamilia Scarabaeoidea con aproximadamente 11.000 especies (Evans y Smith 2006). No obstante, los análisis filogenéticos basados en datos morfológicos y moleculares han soportado la hipótesis de que el grupo es parafilético, y que la actual clasificación es inconsistente con los caracteres (Browne y Scholtz, 1998; Smith *et al.* 2006; Arhen *et al.* 2001). Evans (2002) resume algunas de las aplicaciones de estos caracteres en la fauna del nuevo mundo, las cuales otorgan una buena idea de la inconsistencia del sistema de clasificación y la complejidad de los grupos.

En la presente tesis, la subfamilia Melolonthinae no es recuperada como monofilética, evidenciando la parafilia que han sostenido otros investigadores (Browne y Scholtz 1998; Smith *et al.* 2006; Arhen *et al.* 2001; Arhen *et al.* 2011). No obstante, los integrantes de la subfamilia se encuentran anidados dentro del linaje Scarabaeidae “Pleurosticti” como lo había propuesto inicialmente Erichson, (1847). En el análisis se pueden identificar siete linajes (Fig. 122) con diferentes

posiciones dentro del grupo “Pleurosticti”, dos terminales basales **Melolonthinae I** *Xenaclopus borneensis* (con una posición incierta) y **Melolonthinae II** *Burmeisteriellus mirabilis* (Tanyproctini) y, dos intermedios **Melolonthinae IV** *Hoplia* sp. (Hoplini), **Melolonthinae V** *Pachrodema abmornis* (Diplotaxini) y uno derivado **Melolonthinae VIII** (*Myloxena vestita*-Tanyproctini) hermano del clado Rutelinae-Dynastinae. Igualmente, son identificados tres clados, el primero **Melolonthinae III**, conformado por las tribus Sericini (*Astaena* sp.)-Sericoideini (*Sericoides* sp.), un segundo **Melolonthinae VI** *Ceraspis* sp. y *Ancistrosoma argentinum* (Macroductylini) y tercero **Melolonthinae VI I** *Phyllophaga* sp. y *Melolontha papposa* (Melolonthini). La subfamilia Melolonthinae tal como está concebida hoy en día, presenta muchos caracteres compartidos con otros grupos, lo cual hace difícil una definición de subfamilia, los pocos estudios que hay, se han hecho de manera aislada para algunas tribus en particular (Arhen 2006; Arhen *et al.* 2011, Carrillo-Ruiz y Morón 2007, Katovicks 2008), pero nunca en un contexto general. Un análisis filogenético que incluya todos los grupos tradicionalmente ubicados como miembros de esta subfamilia ayudará mucho a entender las relaciones evolutivas del grupo y su ubicación dentro del grupo “Pleurosticti”.

Subfamilia Allidiostomatinae (Nodo H)

Los allidiostomatinos no habían sido considerados antes en los trabajos filogenéticos para los grupos derivados de Scarabaeidae. Ocampo y Hawks (2006) al estudiar las relaciones filogenéticas de los hibosóridos sobre la base de datos moleculares (18S rRNA y 28S rRNA) incluyeron representantes de diversos grupos pequeños de Scarabaeidae y encontraron a Orphininae como grupo hermano de Allidiostomatinae.

En la presente tesis se reconoce a la subfamilia como un grupo monofilético basado en 11 caracteres (Tabla 2), seis de los cuales son exclusivos, y una más que no es reconocido por el programa. Esta sinapomorfía no reconocida por el programa (bursa copulatriz esclerosada **177:1**) obedece al desconocimiento de la hembra en la especie *Parallidiostoma tricornis*, cuya ubicación es basal dentro del linaje allidiostomatino, de modo que para dicha especie este carácter fue codificado como un dato faltante, generando una ambigüedad en la reconstrucción de la distribución del carácter. De igual manera, la hembra de la especie *Allidiostoma* n. sp1 es desconocida, estudios realizados acerca del sistema reproductivo de las hembras de los escarabaeóideos, ningún otro grupo presenta una bursa copulatriz esclerosada, por ello yo propongo este carácter como exclusivo para la subfamilia Allidiostomatinae, con la consecuente corroboración del mismo una vez que se consigan las hembras de estas dos especies.

En concordancia con Ocampo y Hawks (2006), en este análisis se identifica a Orphninae como el grupo hermano de Allidiostomatinae con buenos soportes (Tabla 1). La monofilia del grupo esta soportada por 14 caracteres, de las cuales tres no son compartidas con otros grupos: procesos pronotales (en machos) moderadamente separados (57:1), hypomerón (carena longitudinal) con sedas (64:1) y vena RA₄ en su parte apical dividida (una pequeña esclerotización paralela a su borde interno).

Por otro lado, Frovlov (2012) en su análisis filogenético de la subfamilia Orphninae, considera a Allidiostomatinae como el grupo hermano, soportado por seis sinapomorfías exclusivas para el grupo; no obstante, su trabajo incluyó muy poco muestreo de taxones dentro de la familia Scarabaeidae, tomando como grupo externo a *A. ramosae*, *Hybosorus arator* (Illiger, 1803) y *Phaeochrous madagascariensis* (Westwood, 1845), encontrando seis sinapomorfías que soportan la monofilia de este clado, ninguna de ellas recuperadas en el presente trabajo ya que están presentes en otros grupos de Scarabaeidae. En el presente trabajo, la subfamilia Orphninae (**Nodo G**) es recuperada como un grupo monofilético, soportado por 14 caracteres, de los cuales uno es exclusivo al grupo: procoxas (fóvea basal en la cara interna) presente y corta (**100:1**) y reconocido como el grupo hermano de Allidiostomatinae soportando las hipótesis previas en torno a la relación entre los dos grupos.

Los resultados obtenidos acá encuentran al clado Allidiostomatinae + Orphninae (**Nodo F**) anidado dentro de un clado que incluye a las subfamilias ((Aclopiniae) (Pachypodinae + Melolonthinae + Euchirinae + Cetoniinae + Dynastinae + Rutelinae)). Esta hipótesis es congruente con los trabajos previos hechos sobre la base de caracteres de larvas y adultos como Arhen (2006) quien considera al grupo Orphninae como un linaje pleisiomórfico al gran clado “Pleurosticti” (Pachypodinae, Melolonthinae, Cetoniinae, Dynastinae y Rutelinae). Los estudios moleculares hechos sobre la base de diferentes marcadores, han soportado esta hipótesis (Ocampo y Hawks, 2006; Arhen, 2014; Duene *et al.* 2014) encontrado a Orphninae y Allidiostomatinae como el grupo hermano dentro del gran linaje “Pleurosticti”.

Por último, Smith *et al.* (2006) argumentaron que muchos grupos pequeños han sido mal ubicados, siendo parte de Melolonthinae. Estos grupos incluyen a Lichninae (anteriormente incluida en Glaphyridae) y otros pequeños como Aclopiniae, Allidiostomatinae, Euchirinae, Orphninae y Pachypodinae (todas subfamilias de Scarabaeidae) y requieren ser revisados con el fin de identificar las relaciones evolutivas dentro de la familia Scarabaeidae. Los resultados obtenidos acá basados en

los caracteres morfológicos estudiados, consideran a las subfamilias Aclopiniae, Allidiostomatinae, Eucherinae, Lichninae, Pachypodinae y Orphninae como linajes independientes de la subfamilia Melolonthinae.

Relaciones internas de la subfamilia Allidiostomatinae

En el cladograma podemos ver que la subfamilia estaría conformada por dos géneros y 13 especies. En el género *Allidiostoma* con 12 especies, podemos identificar tres clados relevantes: **Clado 1**, *A. hirtum* + *A. strobili*; **Clado 2**, *A. halffteri* + *A. n. sp2*; **Clado 3**, (*A. bosqui* *A. monrosmuntanola* ((*A. landbecki* (*A. n. sp3* + *A. rufum*))); (Tabla 3, Fig. 126).

Tabla. 3. Reconstrucción filogenética de la subfamilia Allidiostomatinae. Valores de soporte de los clados y estados de caracteres que los definen. En negrillas, se destacan las sinapomorfías exclusivas.

Nodo	Bremer absoluto	Jackknifing	Bootstrap estándar	Caracteres
Nodo A				(14:2); (15:0); (17:0); (26:0); (36:1); (119:0) .
<i>A. hirtum</i> + <i>A. strobili</i>	4	100	94	(16:0) .
Nodo B.				(99:0)
<i>A. halffteri</i> + <i>A. n. sp2</i>	1	65	24	
Nodo C.				(56:1); (84:0); (85:0); (98:1); (140:1); (164:1); (170:0); (179:1) .
((<i>A. bosqui</i> <i>A. monrosmuntano lae</i> (<i>A. landbecki</i> (<i>A. n. sp3</i> + <i>A. rufum</i>)))	7	100	82	

Aunque la subfamilia Allidiostomatinae está bien soportada, las relaciones internas dentro del grupo presentaron soportes relativamente bajos, debido a que los caracteres que las definen son homoplásicos. Sobre la base de ello, se pueden reconocer tres clados, un primer clado conformado por las especies *A. hirtum* + *A. strobili* con una sinapomorfía exclusiva con buen soporte, en este

clado encontramos a la especie (*A. strobeli*) con más amplio rango de distribución dentro del género, la cual se distribuye desde Bolivia a Neuquén (Argentina); un segundo clado lo constituyen *A. halffteri* + *A. n. sp2*, con muy bajo soporte, con distribución desde San Juan a Neuquén en la Argentina y un tercer clado con muy buenos soportes y que incluye a las especies de mayor tamaño ((*A. bosqui* + *A. monrosmuntanolae*) ((*A. landbecki*) (*A. n. sp3* + *A. rufum*))), cuyas distribuciones corresponden a las regiones de Chile Central, San Juan (Argentina), Mendoza (Argentina) y el sur de Argentina y Chile.

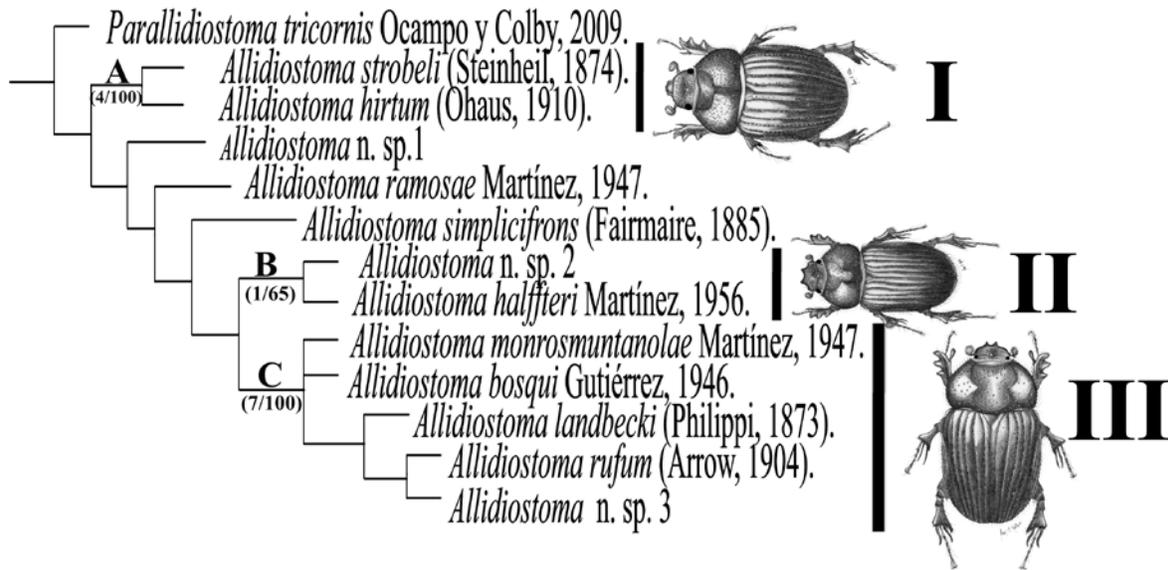


Figura 126. Recorte del clado Allidiostomatinae del árbol de consenso estricto obtenido a partir de los dos cladogramas igualmente parsimoniosos (L= 1157, CI=25 y RI=71).

Terminal *P. tricornis*.

Los caracteres que se encuentran en esta rama son: proceso medio cefálico en machos longitud mayor a la amplitud interocular (10:2); surco pronotal en machos profundo (54:0); amplitud anterior de la fóvea pronotal con respecto a la amplitud del pronoto la mitad de la longitud del pronoto (56:0); parámetros apicalmente divergentes (166:1).

Terminal *A. n. sp1*.

Los caracteres que aparecen en esta rama: borde apical externo de la metatibia desarrollado (112:1); curvatura de los parámetros en vista lateral fuertemente curvado en su tercio medio (170:0).

Terminal *A. ramosae*.

Los caracteres que aparecen en esta rama son (nodo terminal 7): puntos dorsales del pronoto escasos y débiles (valor del diámetro = 0,5 mm) (59:1); parámetros apicalmente divergentes (166:1).

Terminal *A. simplicifrons*.

Los caracteres que aparecen en esta rama son (nodo terminal 9): borde lateral del clípeo interrumpidos (rectos) (7:1); margen anterior del labro mesialmente, continuo (18:1); puntos dorsales del pronoto densos y débiles (valor del diámetro <0,5 mm) (59:2).

La subfamilia Allidiostomatinae constituye un grupo morfológicamente muy homogéneo; sin embargo, dentro de esta homogeneidad podemos encontrar algunos caracteres que contribuyeron mucho en la reconstrucción de las relaciones filogenéticas dentro del grupo. La cutícula presenta dos patrones claramente definidos (Fig. 94a-b), un primer patrón de textura rugo-punteado (Fig. 94b) que está presente en las especies de tamaño mediano y grande (*A. bosqui*, *A. halffteri*, *A. landbecki*, *A. n. sp1.*, *A. morosmuntanolae*, *A. n. sp3.*, *A. ramosae*, *A. rufum*, *A. simplicifrons*, *A. n. sp2.*) y un segundo patrón (Fig. 94a) punteado fuerte (punteaduras oceladas sobre toda la superficie dorsal de los individuos por ejemplo cabeza, pronoto y élitros) presentes en las especies de pequeño tamaño las cuales constituyen las especies basales dentro del linaje (*A. hirtum*, *A. strobili* y *P. tricornis*).

La variación en el clípeo, así como los dientes apicales en él, constituyen caracteres muy importantes. De esta manera, los bordes laterales del clípeo pueden variar de enteros a escotados (Fig. 85c-d) y el número de dientes apicales puede variar desde ausentes a tres dientes, éstos varían a su vez en su amplitud (Fig. 85c-d). Los bordes laterales enteros pueden variar dentro del género *Allidiostoma*; sin embargo, la escotadura del mismo, es decir no enteros, es un carácter presente solo en las especies *A. simplicifrons* y *A. halffteri*. Por su parte, ausencia de dientes clipeales constituye un carácter plesimórfico dentro la subfamilia y la presencia de los dientes se comporta como un carácter apomórfico. Este carácter presentó la siguiente distribución dos dientes (*A. bosqui*, *A. halffteri*, *A. landbecki*, *A. rufa*, *A. simplicifrons*, *A. n. sp2.* y *A. n. sp3.*) (Fig. 85c, f y g), tres dientes (*A. morosmuntanolae*) (Fig. 85d) y ausentes (*A. hirta*, *A. ramosae*, *A. strobili*, *A. n. sp1.* y *P. tricornis*) (Fig. 85e).

En el pronoto de los Allidiostomatinos encontramos caracteres muy importantes que nos aportan información de las relaciones evolutivas dentro del grupo, expresando igualmente un fuerte dimorfismo sexual. En las hembras, el pronoto es ligeramente cóncavo en el área mesial, siendo más acentuado en la parte apical cerca al borde posterior de la línea postnotal, carente de algún

proceso o fovea. Por su parte, en los machos se presenta en el disco medio una fovea que varía en profundidad y amplitud, con o sin procesos fuertemente desarrollado y la presencia de un surco pronotal que se extiende o no hasta el borde posterior del pronoto, algunas veces llegando a la línea postnotal. En la especie *P. tricornis* el área anterior del pronoto, presenta tres foveas, dos laterales y una amplia mesial; igualmente, se presentan dos pares de procesos, un par anterior fuertemente desarrollado con una proyección antero-posterior y dos procesos cerca al borde posterior del pronoto (Fig. 96a); por su parte en el género *Allidiostoma* se presenta una sola fovea mesial y un par de procesos medio-posteriores que pueden claramente estar separados o ligeramente fusionados (Fig. 97a-f).

La superficie del metaesternón presenta una cobertura setífera que varía en las especies, un grupo de sedas que se extienden hasta el disco medio (*A. bosqui*, *A. landbecki*, *A. monrosmuntanoliae*, *A. n. sp3.* y *A. rufum*) (Fig. 99j) constituye un carácter apomórfico y disco medio sin sedas (*A. tricornis*, *A. halffteri*, *A. hirtum*, *A. n. sp1.*, *A. ramosae*, *A. n. sp2.*, *A. simplicifrons* y *A. strobeli*) (Fig. 99k) un carácter plesiomórfico.

La genitalia masculina de los allidiostomatinos al igual que el resto de los Scarabaeoidea presenta estructuras que varían considerablemente a nivel de las especies, tanto en la forma, como en las proporciones y ornamentos, resultando caracteres útiles en la reconstrucción de las relaciones evolutivas.

La proporción largo de los parámetros vs. Largo de falobase es variable; más largos que la falobase (*P. tricornis*, *A. hirtum*, *A. n. sp1.*, *A. ramosae* y *A. strobeli*) (Fig. 116h) carácter plesiomórfico, más cortos que la falobase (*A. bosqui*, *A. landbecki*, *A. monrosmuntanoliae*, *A. n. sp3.*, y *A. rufum*) (Fig. 115b) carácter apomórfico. La curvatura en vista lateral de los parámetros es variable, fuertemente curvado en su tercio medio un carácter apomórfico presente en las especies *A. bosqui*, *A. landbecki*, *A. n. sp1.*, *A. monrosmuntanoliae*, *A. n. sp3.* y *A. rufum*, y ligeramente curvado en su tercio medio considerado como un carácter plesiomórfico presente en las especies *P. tricornis*, *A. halffteri*, *A. hirtum*, *A. ramosae*, *A. n. sp2.*, *A. simplicifrons* y *A. strobeli* (Figs. 115b y 116h).

Bursa copulatrix esclerosada reconocido acá como un carácter exclusivo de la subfamilia Allidiostomatinae presenta un grado de esclerotización y la proyección de líneas longitudinales fueron caracteres importantes, los cuales presentan una variación dentro de las especies (Fig. 119a-i). Es la primera vez que se codifican caracteres de las hembras en la reconstrucción filogenética de un grupo de Scarabaeoidea. Existen pocos estudios sobre la morfología de las genitalias en

hembras, ya que la taxonomía del grupo se ha basado en la masculina y las hembras han sido poco valoradas, siendo esta la razón por la cual se ha dificultado su comprensión e inclusión en estudios filogenéticos de los grupos.

En el presente análisis la inclusión de caracteres de la morfología externa e interna de ambos sexos aportó información muy importante en la reconstrucción filogenética de la subfamilia Allidiostomatinae, los cuales ayudaron a entender los patrones históricos del grupo y su evolución en las zonas de América del sur Austral.

Análisis de los caracteres de larvas de tercer estadio en la filogenia

El conocimiento de los estados inmaduros ha sido un aspecto muy importante en la sistemática de la superfamilia Scarabaeoidea, es así como aquellas larvas con forma de “C” o tipo “scarabaeoiformes”, cabeza claramente esclerosada, tres pares de patas bien desarrolla y ausencia de urogonfus son caracteres sinapomórficos que soportan la monofilia de los escarabeoideos dentro del orden Coleoptera.

Estos estados inmaduros de vida libre, especialmente las larvas de tercer estadio aportan caracteres muy importantes a todo nivel taxonómico dentro la superfamilia Scarabaeoidea. Los primeros trabajos importantes en las larvas de Scarabaeoidea fueron hechos por Ritcher (1945 y 1966), sin desconocer algunos aportes hechos en Estados Unidos y Europa (Böving y Craighead, 1931; Golovianko 1936; Korschefsky 1940; van Emden, 1941; Schaerdfenberg 1941 y Janssens, 1947, 1960) quienes trataron a la superfamilia en aspectos generales y dentro de un contexto taxonómico. Pero fue a partir del trabajo de Ritcher (1966) que se le presto importancia a las larvas de los escarabeoideos en las relaciones internas del grupo.

Siendo Scarabaeoidea una de las superfamilias más diversas dentro del orden Coleoptera, tan sólo para el 1,0% de las especies se han descrito sus estados inmaduros. La familia Scarabaeidae “Pleurosticti” ha sido la que mayor cantidad de estados inmaduros tiene descritos (Fig. 126) (Ritcher 1966; Grebennikov y Scholtz 2004; Neita y Ratcliffe 2007; Neita 2006; Neita y Moron 2008; Neita y Orozco 2009; Neita y Ratcliffe 2011; Neita *et al.* 2012; Neita *et al.* 2014, Salazar y Serrão 2015).

Solo en el 2004, Grebennikov y Scholtz ponen a prueba mediante un análisis filogenético la importancia de estos caracteres larvales, y si ellos eran o no congruentes con las propuestas hechas hasta el momento sobre la base de los adultos. En este trabajo, Grebennikov y Scholtz recupera la

monofilía de muchos como las familias Passalidae, Pleocomidae, Trogidae, Lucanidae, Glaphyridae, Geotrupidae y Bolboceratidae, pero otras son reconocidas como parafiléticas, tal fue el caso de Scarabaeinae y Ceratocanthidae. Sobre la base de este trabajo, Grebennikov *et al.* (2004) proponen transferir la familia Ceratocanthidae a Hybosoridae como Ceratocanthinae. Los caracteres morfológicos usados en ambos trabajos excluyeron aquellos presentes en la epifaringe debido a la dificultad en establecer las homologías primarias de los caracteres presentes allí.

Arhen (2006) incluyó en su estudio cinco caracteres de larvas en su trabajo acerca de la posición sistemática de la tribu Sericini (Melolonthinae). Por su parte, Micó *et al.* (2008) incluyen 38 caracteres en la filogenia de la subfamilia Cetoniinae, y por último, Šípek *et al.* (2011) usaron 105 caracteres de larvas para la testear la monofilia y posición sistemática de la subfamilia Eucherinae.

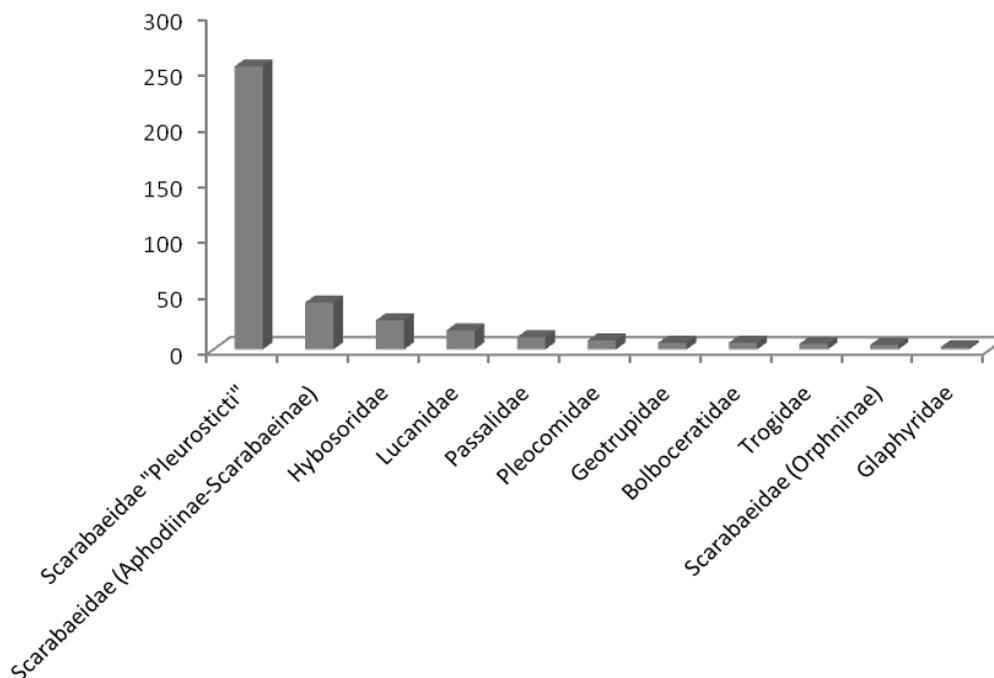


Figura 126. Cantidad de larvas conocidas en la superfamilia Scarabaeoidea.

Se analizan acá los caracteres de las larvas usados en este análisis, la importancia de ellas y su distribución dentro de la superfamilia Scarabaeoidea, de esta manera tenemos:

Lacinia y galea claramente separadas (Fig. 120a) es considerado un carácter plesiomórfico dentro de la superfamilia, presentes en las familia Trogidae, Lucanidae, Passalidae, Pleocomidae, Glaphyridae, Geotrupidae, Hybosoridae, Bolceratidae y en algunos grupos derivados como

Aphodiinae, Scarabaeinae, Lichninae y Orphninae. Por su parte, la fusión de la galea y la lacina formando una mala (Fig. 120b), es un carácter derivado, presente en Scarabaeidae “Pleurosticti”. La toma (epifaringe) carácter que varía dentro de la superfamilia; fusionada en grupos basales como Trogidae, Passalidae, Glaphyridae, Geotrupidae, Hybosoridae, Bolceratidae y en algunos grupos derivados como Aphodiinae, Scarabaeinae (Fig. 120g, h); separada (Fig. 120c-f, i, j) en grupos basales como Lucanidae, Pleocomidae y derivados como Scarabaeidae “Pleurosticti”.

El área estriduladora mandibular considerada como un carácter plesiomórfico dentro del linaje scarabaeoideo, presente sólo en los grupos derivados de la subfamilias Cetoniinae, Rutelinae y Dynastinae (Scarabaeidae “Pleurosticti”) (Fig. 120c); ausentes o limitados a una simple área con asperitos o vagamente definida en los grupos basales dentro de la superfamilia y los grupos basales dentro de Scarabaeidae “Pleurosticti” como Melolonthinae (Fig. 121a). La presencia de esta estructura estaría condicionando la presencia (Fig. 120k) o no (Fig. 120l) del proceso ventral de la maxila, presente sólo en aquellos grupos con área estriduladora ventral de la mandíbula bien desarrollada, carácter presente sólo en las subfamilias Cetoniinae, Dynastinae y Rutelinae.

El peritrema espiracular (posición con respecto a la línea divisoria de los segmentos), el cual puede presentar una posición horizontal (Fig. 121k) presente en los grupos basales; posición ligeramente horizontal (Fig. 121l) en los grupos basales dentro del linaje Scarabaeidae “Pleurosticti” y en posición paralela (Fig. 121i) presente en los grupos derivados dentro de Scarabaeidae “Pleurosticti”.

En el área abdominal encontramos caracteres muy importantes como la palidia, ubicada en el último esternito la cual puede estar ausente (Fig. 121h), considerado como un estado plesiomórfico, aunque también ausente en algunos grupos derivados como Cyclocephalini, Pendentini (excluyendo a los géneros *Euethola* Bates y *Tomarus (Ligyrodes)* Erichson), Oryctini, Phileurini y Dynastini de la subfamilia Dynastinae y algunos géneros de la tribu Rutelini y Anoplognathini de la subfamilia Rutelinae. No obstante, cuando está presente puede expresar dos estados más. El primero que corresponde a una línea de pali, transversal a la apertura anal (Fig. 121i) y segundo con dos líneas longitudinales perpendicular a la apertura anal (Fig. 121h). El primer estado considerado como un carácter intermedio, entre la ausencia de ellos y la presencia de las dos líneas longitudinales. Por último, la apertura anal con forma de "Y" (Fig. 121g) considerado un carácter plesiomórfico, presente sólo en las familias basales y subfamilias Melolonthinae y Eucherinae (Scarabaeidae “Pleurosticti”) y transversal (Fig. 120f) presente en los grupos derivados como Cetoniinae, Dynastinae y Rutelinae (Scarabaeidae “Pleurosticti”).

Las larvas en el análisis contribuyeron a resolver las relaciones dentro del linaje Scarabaeidae “Pleurosticti”. Para algunos grupos como Dynamopodinae, Allidiostomatinae y Aclopinae sus estados inmaduros aún permanecen desconocidos. En el caso de la subfamilia Aclopinae sería muy importante conocer los estados inmaduros, pues allí podríamos estudiar mucho mejor la condición Pleurosticti, y así poder entender cómo evolucionó este carácter tan controversial en los grupos más derivados, pero con mucha información desde el punto de vista filogenético.

Consideraciones finales sobre la sistemática de la familia Scarabaeidae Latreille, 1801.

Durante mucho tiempo se ha debatido el estatus de la subfamilia “Melolonthidae” para agrupar a los escarabajos fitófagos (=“Pleurosticti *sensu stricto*”), lo cual ha sido muy controversial, ya que el problema radica en el aspecto nomenclatural, más que las verdaderas relaciones evolutivas del grupo. Desde el punto de vista nomenclatura, Cetoniinae Leach, 1815 tendría prioridad sobre Melolonthinae Leach, 1819; no obstante, Melolonthidae ha sido más usado que Cetoniidae como nombre de familia para el clado “Pleurosticti *sensu lato*”.

Sobre la base de los resultados obtenidos en la presente tesis y al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica Art. 35.5 del CINZ establece [“Si después de 1999 se encuentra que el nombre en uso para un taxón de nivel familia (por ejemplo para una subfamilia) es más antiguo que un nombre en uso predominante para un nombre de un taxón de categoría superior en el mismo nivel de familia (por ejemplo para la familia en el nombre más antiguo es nombre de subfamilia), el nombre más antiguo no debe desplazar el más moderno”] se propone eliminar la prioridad de la subfamilia Cetoniidae sobre Melolonthidae.

De acuerdo al análisis realizado en la tesis se propone elevar a nivel de familias a **Dynamopididae Arrow, 1911; Scarabaeidae Latreille, 1802** (Subfamilias Aphodiinae Lecah, 1815 y Scarabaeinae Latreille, 1802), **Melolonthidae Leach, 1819** (Subfamilia Aclopinae Blanchard, 1850; Pachypodinae Erichson, 1840; Euchirinae Hope, 1840, Melolonthinae Leach, 1819; Cetoniinae Leach, 1815; Rutelinae Macleay, 1819; Dynastinae Macleay, 1819), **Orphnidae Erichson, 1847** (Orphninae Erichson, 1847 + Allidiostomatinae Arrow, 1940) y excluir a Lichninae del linaje “Pleurosticti” como **Lichnidae Chapin, 1938**.

Conclusiones

Los análisis cladísticos realizados en esta tesis otorgan la primera hipótesis filogenética para la subfamilia Allidiostomatinae. Sobre la base de esta hipótesis se fundamentan las decisiones tomadas desde el punto de vista taxonómico, permitiendo así un sistema de clasificación natural y predictivo.

Este análisis de las relaciones internas dentro de la familia Scarabaeidae, agrupa en su totalidad los representantes de las diferentes subfamilias, reconociendo así la subfamilia Melolonthinae como parafilética. De igual manera, se soportan las propuestas de la monofilía de Rutelinae, Cetoniinae, Dynastinae como parte del grupo Scarabaeidae "*Pleurosticti sensu stricto*". Otras subfamilias como Dynamopodinae, Scarabaeinae, Lichninae, Orphninae y Aclopiniae.

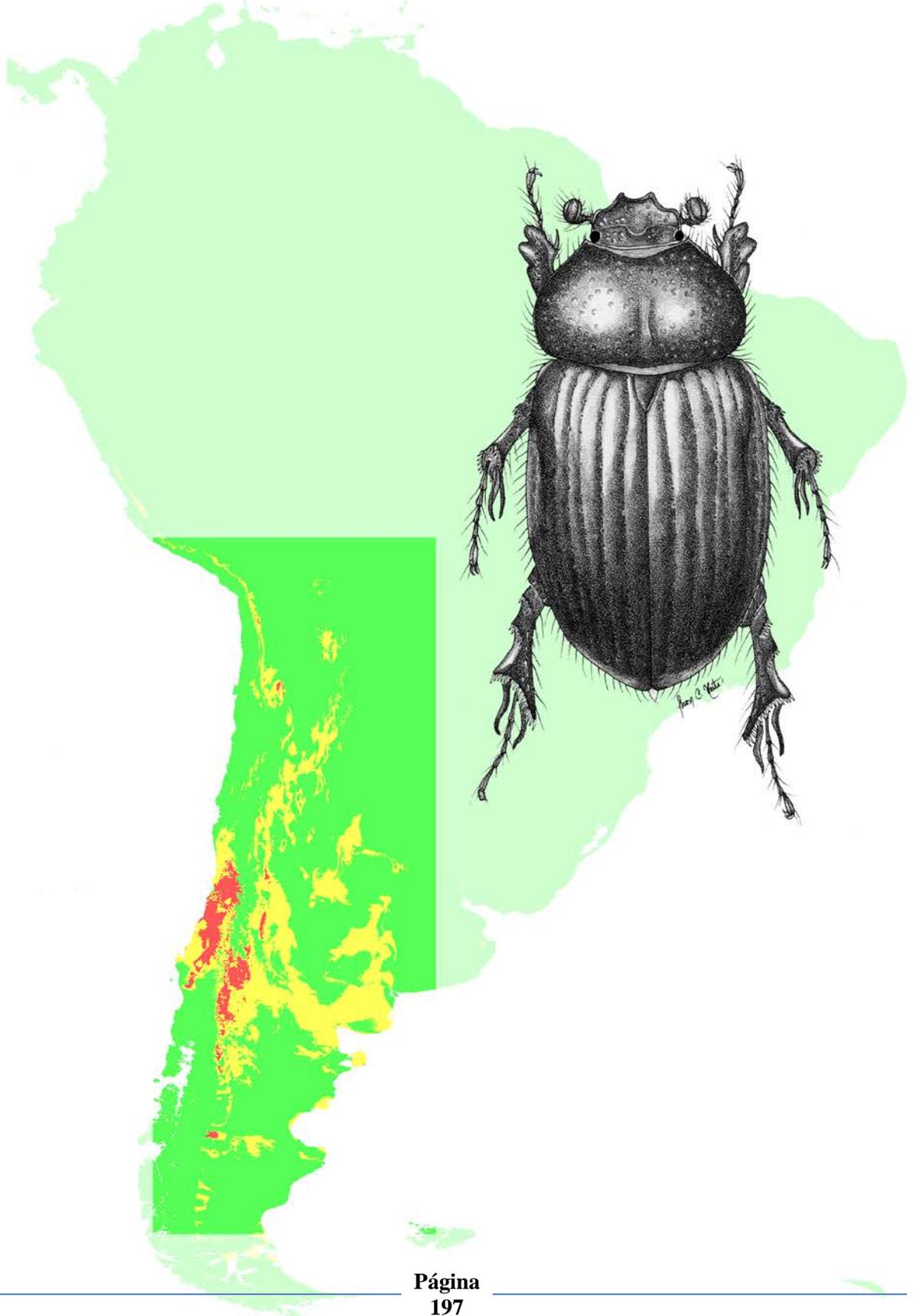
Los caracteres de las larvas contribuyen a resolver las relaciones internas dentro de las subfamilias, pero por encima de este nivel se requiere un mayor estudio de los caracteres que ellas aportan y sería necesario reconocer un mayor número de los estados inmaduros, ya que gran parte de ellos aún permanecen desconocidos.

Los estudios de morfología comparada realizados en esta tesis para la especie del género *Allidiostoma* resultó en la descripción de nuevos caracteres para la especie, en especial aquellos de la genitalia masculina y femenina, los cuales aportaron valiosas señales filogenéticas en el análisis cladístico. Por ejemplo, en la genitalia masculina: la proporción en longitud de la falobase en relación con los parámetros, ápice de los parámetros agudos o no y convergencia o divergencia de los mismos. Por su parte, en la genitalia femenina la bursa copulatrix, esclerosada y presentando diversos patrones, así como su longitud y ancho aportaron valiosa información acerca de las relaciones internas dentro de la subfamilia Allidiostomatinae.

Se propone separar la familia Scarabaeidae en cinco familias: Dynamopididae Arrow, 1911, Scarabaeidae Latreille, 1802, Lichnidae Chapin, 1938, Orphnidae Erichson, 1847 y Melolonthidae Leach, 1819.

CAPÍTULO IV

DISTRIBUCIÓN POTENCIAL



Capítulo IV

DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE LA SUBFAMILIA ALLIDIOSTOMATINAE

Introducción

La subfamilia Allidiostomatinae es un grupo monofilético dentro de los Scarabaeoideos cuya distribución se restringe a las zonas áridas del sur de Sudamérica, al igual que otros grupos poco diversos como Aclopininae, Lichninae y Tanyproctini (del Nuevo Mundo). Esta distribución restringida de algunos grupos los hace más vulnerables a la extinción debido a diversos factores como las actividades antropicas que alteran las condiciones naturales de sus hábitats. Para comprender la distribución actual de algunos grupos, se han propuesto algunas alternativas. Una de ellas es la evaluación de hábitat útil para cuantificar el valor de la tierra como hábitat de una especie dando como resultados mapas de hábitats importantes para la estimación de los impactos de las alternativas de gestión, evaluación ecológica, planificación de la conservación, y la identificación de las medidas que se pueden tomar para evitar las pérdidas de hábitat, o para compensar pérdidas de hábitat inevitables debido a una acción propuesta (Van Horne y Wiens 1991; Gray *et al.* 1996; Rand y Newman 1998).

La eficacia en la toma de decisiones depende fundamentalmente de un conocimiento fiable de la distribución actual y potencial de especies. Con frecuencia, las decisiones de gestión se basan en datos conocidos. Tales datos pueden ser coordenadas geográficas que acompañan a las observaciones de campo o muestras en museos y herbarios. Dichos registros constituyen la base para la construcción de mapas de distribución que están compuestas de polígonos que encierran todas las localidades conocidas, basado en la disposición del conocimiento ecológico, extrapolaciones basadas en la topografía o la distribución espacial de las variables ambientales

En realidad, la idoneidad del hábitat está determinada por la respuesta de las especies a un conjunto de distribución espacial y las variables aleatorias. Por consiguiente, la definición de hábitat requiere una comprensión de la forma en la que las variables ambientales afectan a la probabilidad de que una especie se encontrará en un lugar determinado. Estos mapas son raramente validados y su fiabilidad rara vez se ha informado. Sin embargo, los límites duros representados en la mayoría de los mapas de distribución de las especies son abstracciones (Gaston 1994). Algunos de los procedimientos utilizados para el mapeo de la distribución de las especies estaban basados en información cualitativa, las estimaciones subjetivas y la opinión de los expertos en el grupo de organismos. No obstante, las soluciones de compromiso se pueden identificar de tal forma que los

objetivos del estudio puedan satisfacer de manera eficiente la solución o alternativa al problema en cuestión.

Metodología

La obtención de los modelos de distribución potencial se realizaron en base a la metodología descrita por Hortal *et al.* (2003), los cuales sugieren lo siguiente:

1. Recopilación y análisis de la información: en la que se compila y almacena toda la información disponible de la especie a modelar, para ello se trabajó sobre los especímenes depositados en 21 colecciones de instituciones públicas y privadas (ver capítulo sistemática). Un total de 792 especímenes fueron revisados y sus datos fueron tomados. Para ellos se confeccionó una planilla en donde entre otros campos se incluyeron las coordenadas geográficas de las localidades donde fue colectado cada uno de los especímenes. La gran mayoría de los especímenes carecían de datos relativos a la georeferenciación, debido en su mayoría porque han sido capturados antes del uso de GPS. Para georeferenciar estos datos se utilizaron distintas herramientas, GEOLocate, google Earth y gaceteros del IGN de Chile y Argentina.

2. Establecimiento del modelo, en el cual se ajustan los datos para calibrar el modelo, un supuesto necesario para proyectar el modelo de distribución de alguna especie en el tiempo y el espacio es que la misma este en equilibrio con su ambiente (Guisan y Thuiller 2005). Para ello, se ajustó un modelo de máxima entropía utilizando el programa MaxEnt versión 3.3.3k (Philips *et al.* 2009). Este programa estima la idoneidad de hábitat relativa, entre 0 y 1, donde los valores cercanos a 0 sugieren baja idoneidad, y los cercanos a 1 alta idoneidad. La estimación de la idoneidad de hábitat está basada en la densidad condicional de covariables asociadas a los sitios de presencia y en la densidad incondicional de covariables asociada con el área de estudio (Elith *et al.* 2011).

A diferencia de métodos para modelar la distribución de especies tradicionales, que requieren datos de presencia y ausencia, MaxEnt solo requiere datos de presencia. En lugar de ausencias, MaxEnt se basa en datos de pseudoausencia (o datos “background”) a través del área de estudio para hacer las predicciones de idoneidad de hábitat (Phillips *et al.* 2009). Esta característica de MaxEnt es ventajosa, particularmente en este caso, donde por un lado, los datos de ausencia no están disponibles debido a que los registros utilizados provienen de colecciones de museos o herbarios, y por otro, se trata de predecir la distribución en zonas donde la especie aún no se encuentra presente (Elith *et al.* 2006, Hoffman *et al.* 2008). Por último, en un estudio realizado por Elith *et al.* (2006)

se demostró que de 16 modelos analizados, MaxEnt fue uno de los más efectivos para predecir la distribución de las especies.

Para la subfamilia se corrió MaxEnt, dejando los parámetros por defecto. Esto es: umbral de convergencia de 0,00001, un máximo de iteraciones de 500, como número máximo de pseudoausencias 10000, prevalencia 0,5 y multiplicador de regularización de 1. El método de muestro usado fue subsample. Por otro lado, se obtuvo un análisis del porcentaje de contribución que cada variable tuvo en el proceso de construcción del modelo, lo que puede interpretarse como cuanta influencia tuvo cada variable en la salida del modelo.

En cada caso se seleccionó aleatoriamente el 75% de los datos para construir el modelo y el 25% restante. A partir de esto, se obtuvo el valor del área bajo la “receiver operating characteristic curve” o curva ROC, comúnmente conocidos como valores AUC (Elith 2000). La curva ROC es un grafico de sensibilidad vs especificidad. El valor de AUC se calcula sumando el área bajo la curva ROC y puede variar entre 0,5 y 1, donde el valor de 0,5 indica una predicción completamente aleatoria, y valores mayores a 0,5 predicciones mejores que al azar. Este valor determina cuán bien el modelo discrimina entre los puntos de presencia y otros puntos de interés, en el caso de MaxEnt, de pseudoausencias (Fielding y Bell 1997, Philips *et al.* 2009). Valores de AUC entre 0.7 y 0.9 indican una discriminación razonable para propósitos de manejo (Pearce y Ferrier 2000; Jarnevich y Reynolds 2011).

3. La evaluación del modelo, con el fin de determinar la fiabilidad de los resultados del modelo.

Debido a que se dividieron los datos, dejando un 75% para la construcción del modelo y un 25% para su evaluación, MaxEnt calculó dos valores de AUC. Uno de ellos indica el ajuste del modelo a los datos utilizados en la construcción del mismo. El otro valor indica el ajuste del modelo a los datos utilizados en la evaluación e indica el verdadero poder predictivo del modelo. Para Elith *et al.*, (2006), los modelos con valores de AUC por encima de 0,75 son aplicaciones utilizables y precisas.

Datos Climáticos

Los datos climáticos se adquirieron del sitio www.worldclim.org, debido a que tienen una muy buena resolución (30 segundos, lo que equivale aproximadamente a 1 kilómetro cuadrado), y a la

posibilidad de seleccionarlos exclusivamente para el área de interés. Estos se encuentran en el sistema de coordenadas geodésicas (WGS84) y corresponden a los periodos de 1950 a 2000. Se obtuvieron datos de Precipitación (expresados en milímetros), Temperatura máxima, Temperatura media y Temperatura mínima expresados en °C * 10) para los doce meses del año (Tabla 3). Las variables bioclimáticas se derivan de temperaturas mensuales y valores de precipitaciones con la finalidad de generar variables de mayor significado biológico.

Tabla 3. Variables bioclimáticas utilizadas en los modelos de distribución de especies. Las temperaturas están en °C y las precipitaciones en mm.

Nombre	Variable	Nombre	Variable
BIO1	Temperatura media anual	BIO11	Temperatura media del trimestre más frío.
BIO2	Oscilación diurna de la temperatura (promedio mensual de (tmax -tmin))	BIO12	Precipitación anual (mm).
BIO3	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (* 100)	BIO13	Precipitación del mes más húmedo (mm)
BIO4	Estacionalidad de la temperatura (desviación estándar *100)	BIO14	Precipitación del mes más seco (mm)
BIO5	Temperatura máxima del mes más cálido	BIO15	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de Variación, en %)
BIO6	Temperatura máxima del mes más cálido	BIO16	Precipitación del trimestre más húmedo (mm)
BIO7	Oscilación anual de la temperatura (BIO5-BIO6)	BIO17	Precipitación del trimestre más seco (mm)
BIO8	Temperatura media del trimestre más húmedo	BIO18	Precipitación del trimestre más cálido (mm)
BIO9	Temperatura media del trimestre más seco	BIO19	Precipitación del trimestre más frío (mm)
BIO10	Temperatura media del trimestre más cálido		

* Cuarto (BIO4) se refiere a un periodo de 3 meses (1/4 de año).

Resultados.

En total 123 puntos fueron usados para calibrar el modelo de distribución potencial, y 41 para su evaluación, obteniendo valores de AUC de 0,976 (AUC de la construcción del modelo) y de 0,943 de la prueba. Esto indica una predicción mucho mayor que el azar (AUC = 0,5) y por lo tanto, una discriminación bastante precisa del modelo (Fig. 127).

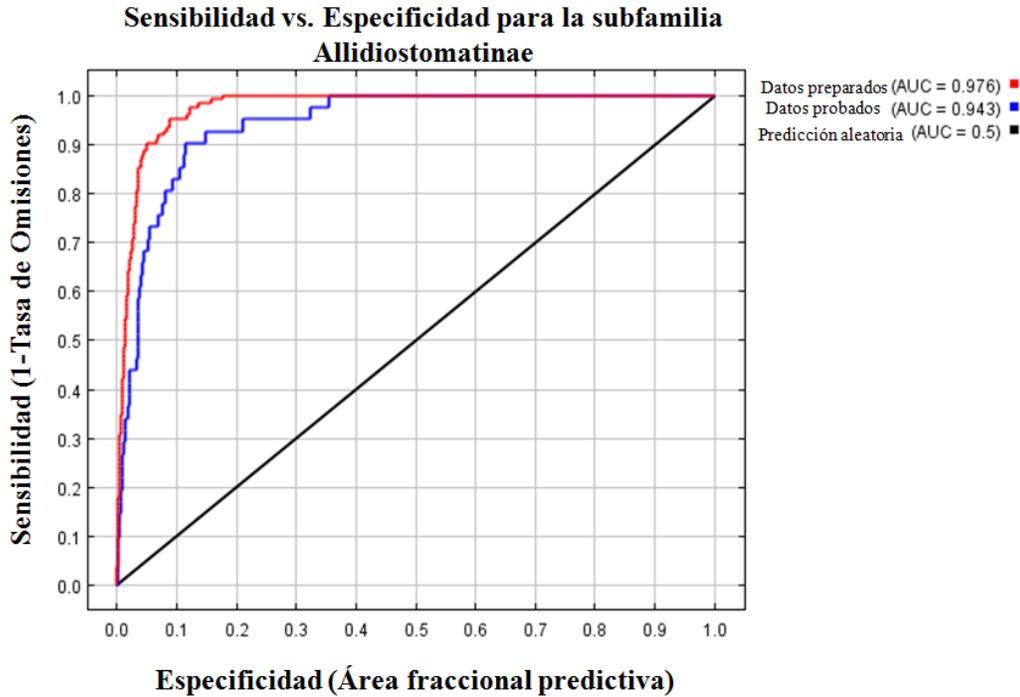


Figura 127. Curva operada por el receptor (ROC) promedio para los datos de prueba.

Modelo y aportes de variables

En lo relativo al porcentaje de contribución media de cada variable al modelo, las más altas fueron las variables BIO1 (temperatura media anual) y BIO11 (temperatura media del trimestre más cálido) con 3,2 y 16,4 respectivamente. Por otro lado, las variables que menos aportaron al modelo fueron BIO7 (oscilación anual de la temperatura (BIO5-BIO6)) y BIO13 (precipitación del mes más húmedo (mm)) con 0,2 y 0,3 respectivamente (Tabla 3).

Comparando el mapa de distribución potencial obtenido (Fig. 128), con los puntos de las distribuciones observados podemos apreciar que en general, la mayor parte de estos últimos, se encuentran dentro del área potencial estimada; no obstante, hay sitios representados por las imágenes obtenidas que no son considerados idóneos, o cuyas probabilidades no alcanzan niveles

importantes. Un área aproximada de 225.022 km² presenta condiciones de alta idoneidad de hábitat distribuidos principalmente en las estribaciones de la cordillera de los Andes. En Chile se observan varias regiones, una muy amplia que va desde de Coquimbo hasta Temuco, y el lado occidental de la región de Atacama en límites con Argentina; de igual manera, una pequeña franja longitudinal que se extiende desde centro de Tarapacá en Chile hasta Arequipa en el Perú. Por último, en Argentina se observa un área entre el sur de Mendoza y el norte de Neuquén, con algunas pequeñas áreas entre Mendoza y San Juan hacía el norte y otras el sur entre Sur de Neuquén y Santa Cruz, con una discontinuidad en el centro-occidente de Chubut.

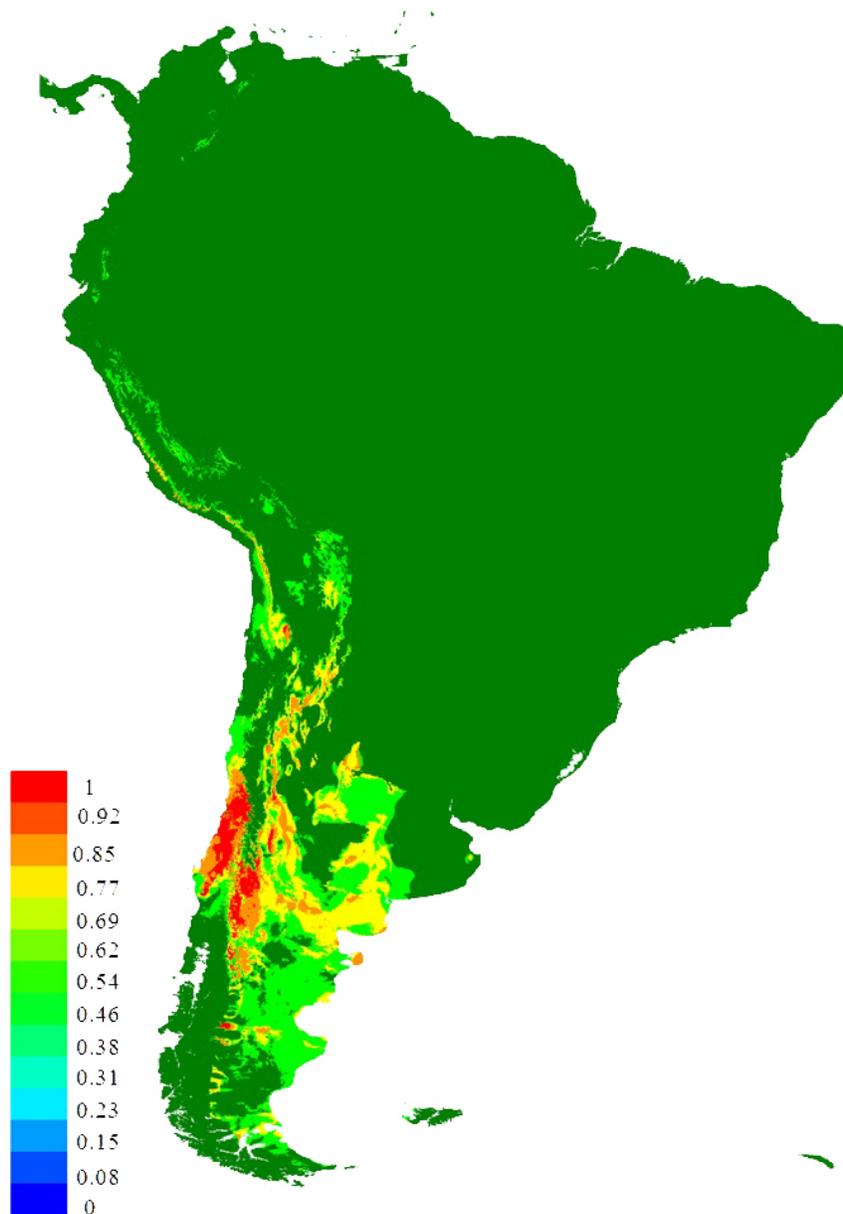


Figura 128. Distribución potencial de la subfamilia Allidiostomatinae en América del Sur.

Discusión.

El software Maxent, utilizado en este trabajo, ha sido evaluado y elegido entre diferentes métodos de modelado, como uno de los de mejor rendimiento (Elith *et al.* 2006; Tognelli *et. al.*, 2009), y según los resultados obtenidos en este trabajo (AUC=0.976), éste predice correctamente la distribución potencial de la subfamilia Allidiostomatinae.

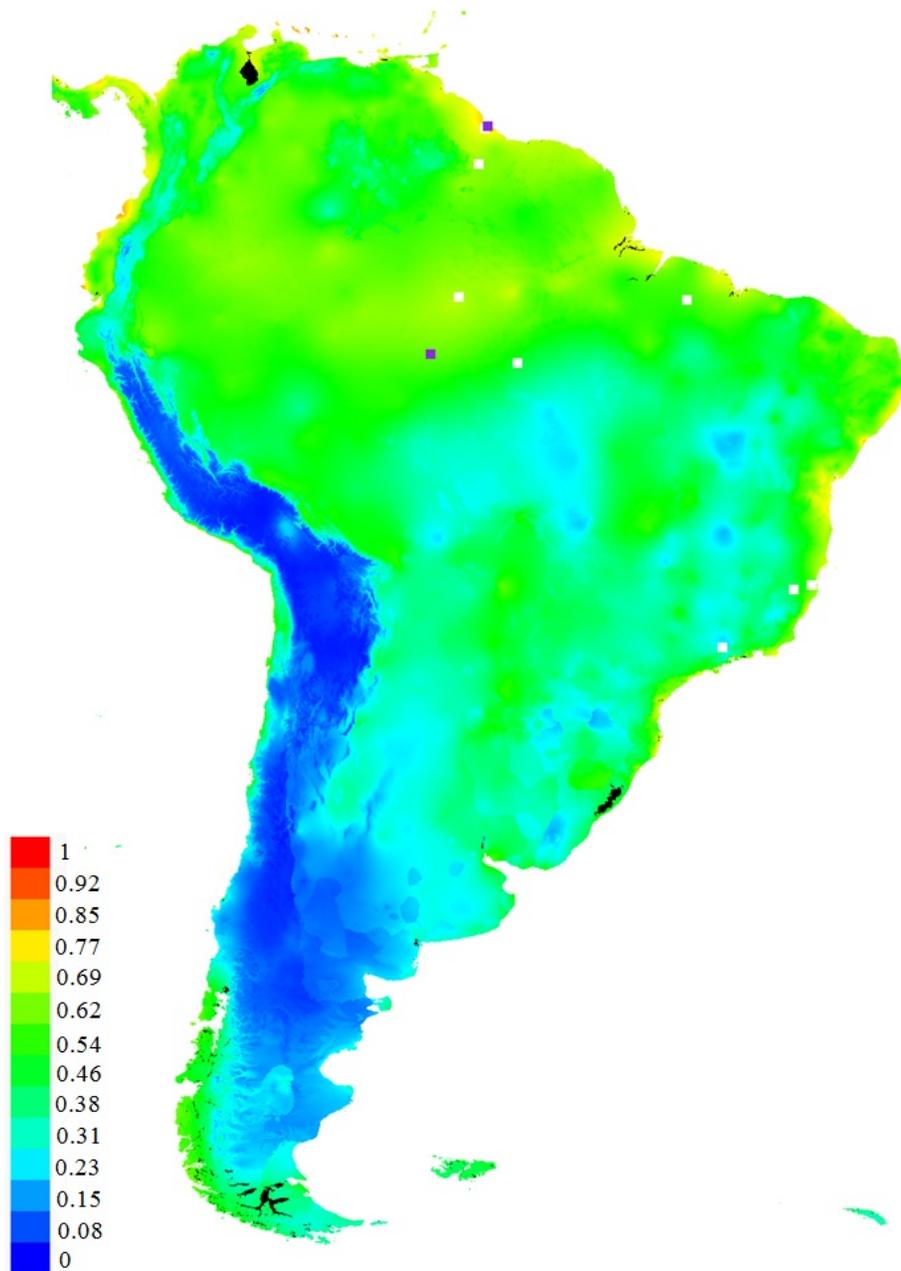


Figura 129. Distribución potencial de la subfamilia Orphninae en América del Sur.

Estas variables (BIO1 (temperatura media anual) y BIO11 (temperatura media del trimestre más cálido)) que más contribuyeron al modelo, son consistentes con los procesos geográficos del área de

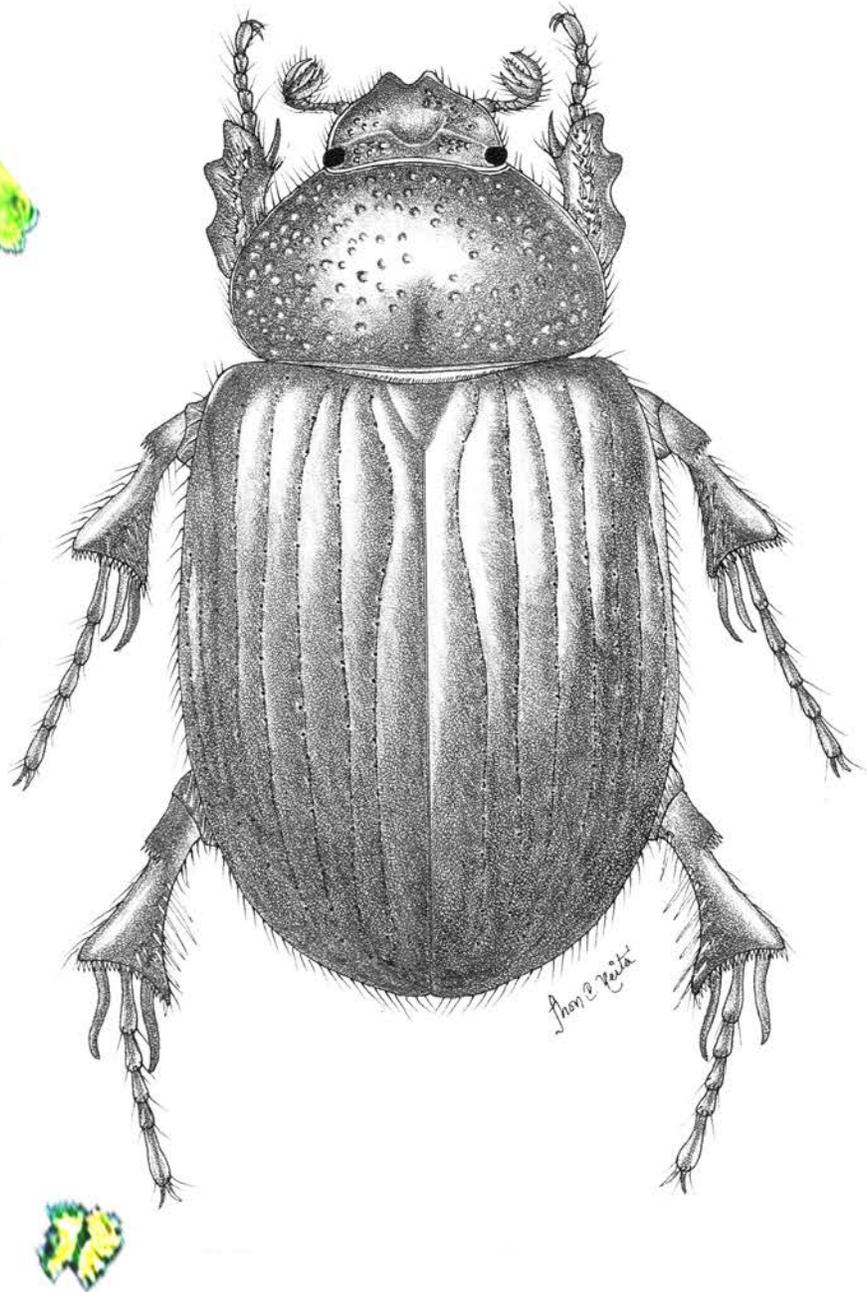
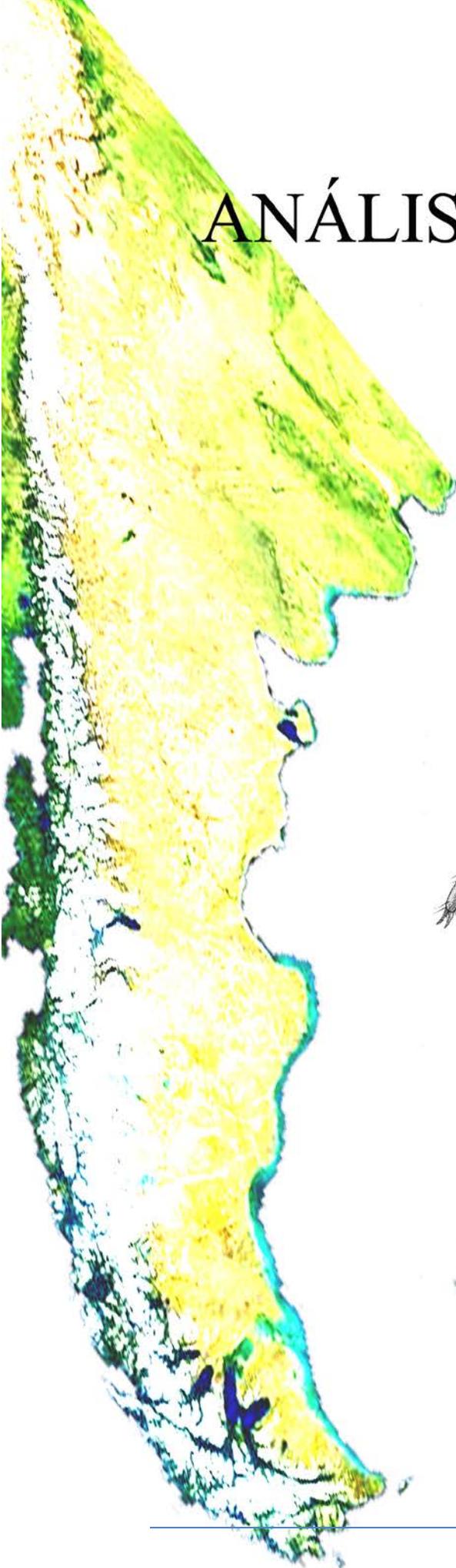
distribución de los allidiostómatinos, debido a la influencia tan importante de la latitud sobre las temperaturas.

El ángulo de incidencia de los rayos solares determina la cantidad de calor que recibe una superficie. La latitud y la curvatura terrestre determinan ese ángulo. La zona intertropical es la que recibe mayor cantidad de calor debido a la inclinación de los rayos solares, por ende las temperaturas más bajas se registran hacia los extremos polares de la tierra. Este factor igualmente habría contribuido a la actual distribución del grupo hermano, los orphinínos, los cuales presentan como hábitats idóneos aquellas zonas de latitudes bajas ($>18^\circ$) (Fig. 129).

Por su parte, los mapas de distribución generados deben considerarse una aproximación al conocimiento de la distribución potencial de los allidiostómatinos, en el hipotético caso de que los factores capaces de restringir el rango de distribución no operasen (factores históricos, interacciones bióticas o limitantes de dispersión). Las distribuciones potenciales que se han presentado podrían considerarse imágenes que nos muestran, en general las áreas ocupadas por estas dos subfamilias que son grupos hermanos muestran una gran coincidencia en cuanto a que habitan en forma principalmente los dos grandes regiones presentes en América del Sur, en la región Neotropical y Zona de Transición Sudamericana. La subfamilia Orphninae se distribuye en África, Madagascar, Europa, Asia y América en la región Neotropical, con especial referencia a zonas húmedas. Por su parte, la subfamilia Allidiostomatinae se distribuye principalmente en la Zona de Transición Sudamericana y en parte de la Región Andina. Incluso, si se observa la distribución de Allidiostomatinae se distribuye sólo en regiones áridas y semiáridas, nunca ocupando ambientes más húmedos como son los bosques australes de la Región Andina. En el siguiente capítulo se discutirá acerca del posible origen de esta familia en relación a la aparición de la cuña árida que se desarrolló en el Cenozoico en América del Sur.

CAPÍTULO V

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO



Capítulo V

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO HISTÓRICO DE LA SUBFAMILIA ALLIDIOSTOMATINAE

Introducción

La subfamilia Allidiostomatinae posee una distribución que es acorde con la cuña árida de América del Sur. Los componentes biológicos que pertenecen a esta biota tan particular pueden tener distinto origen (Roig-Juñent *et al.* 2008), es decir pertenecerían a distintos cenocrones (Reig, 1981). Reig (1981) definió los cenocrones como “*el conjunto de taxones inmigrantes que se incorporan a un área determinada sincrónicamente, dentro de límites precisos de tiempo geológico*”, y reconocía distintos cenocrones que habrían formado parte de la fauna de vertebrados de América del Sur, los cuales se habrían incorporado en distintos períodos geológicos. Más específicamente, Halffter (1974) reconoció este mismo fenómeno, llamándolas horofaunas, entre las que identificaba un conjunto de elementos sudamericanos autóctonos no compartidos con África. Kuschel (1969), por su parte, también reconoció dentro de la biota sudamericana este grupo de organismos y los denominó erémicos debido a su característica de habitar ambientes desérticos o semidesérticos. Si bien esta biota que habita las tierras secas de América del Sur se expandió durante el Cenozoico debido a procesos de aridificación relacionados con el levantamiento de los Andes ha sido postulado que su origen es anterior a este fenómeno, denominándola protoflora chaqueña (Troncoso & Romero 1998). Por ejemplo, se ha postulado que durante el Eoceno una zona semiárida se extendió en el centro oeste argentino (Volkheimer 1971); aunque, según Barreda & Palezessi (2007), la vegetación predominante del Eoceno Medio- Oligoceno Temprano fue de bosques subtropicales.

De esta forma el posible origen de la subfamilia Allidiostomatinae si ha estado relacionada con las áreas áridas podría haberse originado a lo largo del Cenozoico o quizás con anterioridad. Roig-Juñent *et al.* (2008) clasifican los distintos elementos de la artropodofauna de Argentina de acuerdo con su origen. Para ello toman en cuenta tanto aspectos filogenéticos de los taxones, como su relación con otros taxones, como así su patrón de distribución y en especial el de su grupo hermano. Esta metodología ya fue planteada en su momento por Brundin (1966) y aplicada por Roig-Juñent (1993) para algunos taxones de América del Sur. Siguiendo este criterio Roig Juñent *et al.* (2008) reconocen la existencia de un elemento que denominan **Elemento Autóctono**: “*Taxones evidentemente gondwánicos (Halffter, 1974). Son taxones endémicos de la región austral de América del Sur, relacionados con su grupo hermano de distribución tropical, ya sea en América*

del Sur o también incluyendo África.” Estos autores citan ejemplos como los Cnemalobini (tribu de Carabidae Coleoptera), o las Tristiridae (Ortoptera).

Dado que Allidiostomatinae es el grupo hermano de Orphininae, que se distribuye tanto en el Neotrópico como en África Tropical y Euroasia, su origen debería haber sido antes de la separación de América del Sur con otros continentes gondwánicos como África, tal como ha sido planteado para los elementos autóctonos. Esto ubicaría a los Allidiostomatinae como un elemento autóctono, que se ha desarrollado en regiones áridas y que ha estado presente a lo largo del Cenozoico cuando este tipo de ambiente ha sufrido la máxima expansión en América del Sur. Si su origen ha sido en un período donde los ambientes xéricos no estaban tan ampliamente distribuidos y actualmente se encuentran en casi toda la cuña árida analizaré que procesos biogeográficos (dispersión, vicariancia y extinción) pueden haber afectado a los allidiostomatinos. Para ello se realizará un análisis de dispersión vicariancia (DIVA) que permitirá establecer que posibles eventos los han afectado.

Metodología

Delimitación de los rangos específicos y definición de las áreas

Los datos de distribución de las especies fueron obtenidos de las etiquetas que portaba cada espécimen, y cada localidad fue georeferenciada para posteriormente ser usada en la construcción de un mapa digital de distribución en GIS mediante los ambientes QGIS v.2.0.1 (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2013).

Análisis de Dispersión-Vicariancia (DIVA)

La historia biogeográfica de la subfamilia Allidiostomatinae fue explorada utilizando Análisis de Dispersión-Vicariancia Ronquist (1997), implementado en DIVA v. 1.1 (Ronquist, 1996). En DIVA, los eventos de vicarianza (especiación alopátrica) y los eventos de duplicación (especiación simpátrica) llevan un costo de cero en tanto que los eventos de dispersión y extinción tienen un costo de uno por unidad de área sumada o eliminada en la distribución (Ronquist, 1997).

El análisis biogeográfico se realizó utilizando el programa S-DIVA, mediante la reconstrucción del estado ancestral en filogenias (RASP) (Yan *et al.* 2011) y el DIVA 1.1 (Ronquist 1996, 1997). En este método, las frecuencias de un rango ancestral en un nodo sobre las reconstrucciones ancestrales son medidas sobre todos los árboles (Yan *et al.* 2010).

El análisis se realizó sobre la base de los resultados del análisis filogenético (Capítulo IV), para lo cual se incorporaron los datos con la topología del cladograma en un archivo nexus (Apéndice 5) y el archivo con los datos de distribución en formato csv (Apéndice 6). Por último, para la corrida del programa se tuvieron en cuenta los siguientes aspectos: el número máximo de unidades de área permitidas en los nodos fue de siete, que corresponden a las ecorregiones utilizadas y reteniendo el máximo de reconstrucciones que permite el programa (hold=32767). Así, se utilizaron las siguientes opciones: maxareas 4 (por default); Mantener =32767; con destino=32767.

La distribución de las especies comprende un total de diez áreas. Las áreas naturales utilizadas (Fig. 130) han sido previamente definidas por Cabrera y Willink (1973), Roig-Juñent *et al.* (2006) y Morrone (2002), con algunas modificaciones como fue la unión de las subregiones dentro de la regiones del Monte y Patagonia. Estas áreas son: Puna Boliviana (A), Desierto intermedio (B), Chaco (C), Chile Central (D), Puna Jujeña (E), Monte (F), Patagonia (G), Caatinga (H), África (I) y Sur de Europa (Mediterráneo) (J).

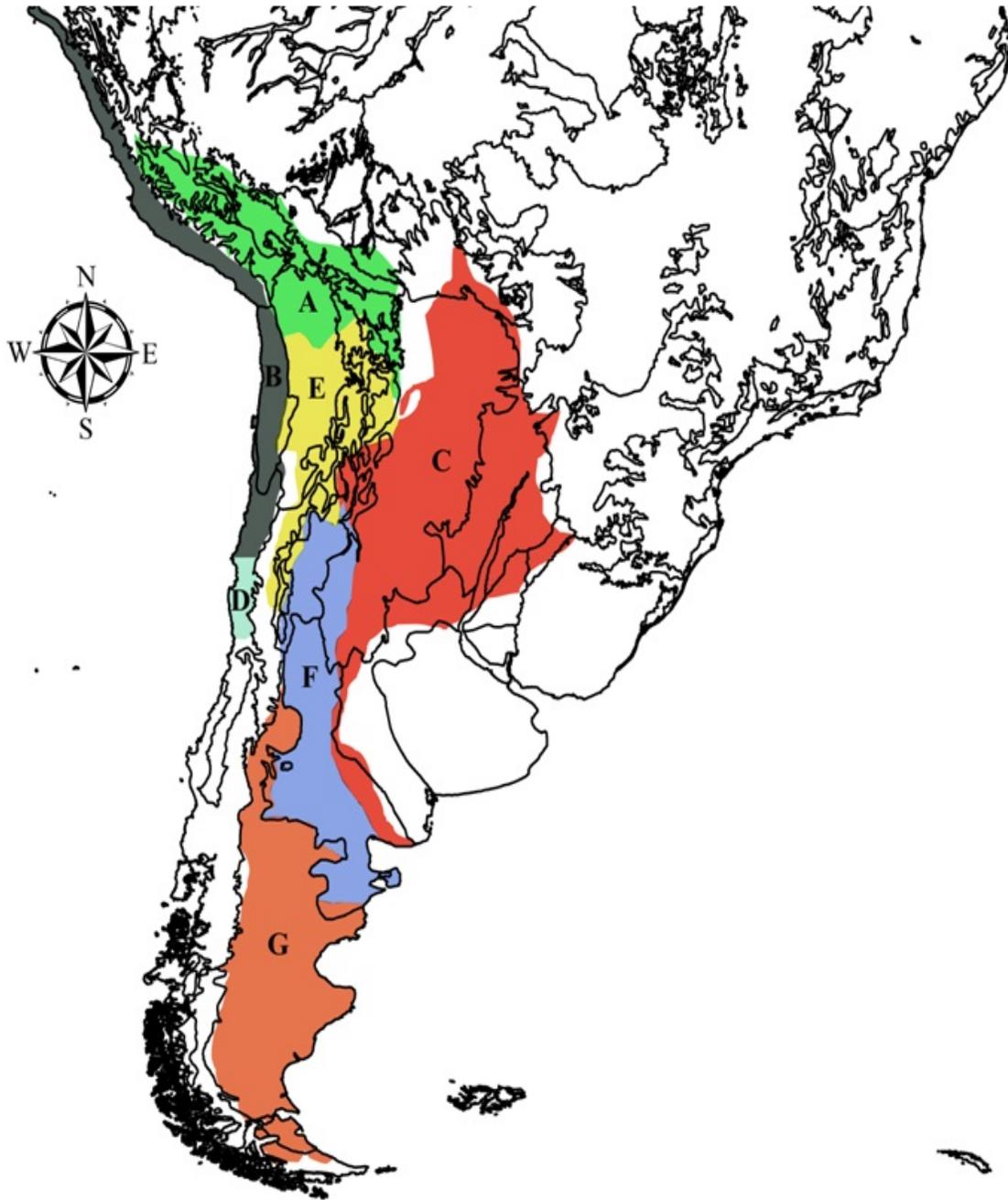


Figura 130. Áreas naturales con condiciones xéricas en América del Sur, modificado de (Roig-Juñent *et al.* 2006). Puna Boliviana (A), Desierto intermedio (B), Chaco (C), Chile Central (D), Prepuna (E), Monte (F) y Patagonia (G).

Las áreas naturales que habitan las especies de la subfamilia Allidiostomatinae

Región Neotropical

Provincia del Chaco. Se extiende desde el Sur de Bolivia, oeste de Paraguay y Sur de Brasil hasta el centro-norte de la Argentina (Cabrera y Willink 1973; Morrone 2014). En esta provincia se distribuyen las especies *Allidiostoma halfferi*, *A. hirtum*, *A. ramosae* y *A. strobili*. En la provincia del Chaco predomina el bosque xerófilo caducifolio, con estrato herbáceo de gramíneas y numerosas cactáceas y bromeliáceas terrestres; también, palmas, sabanas y estepas arbustivas halófitas. Algunos elementos endémicos. **Magnoliophyta.** Asteraceae: *Trixis antimenorhoea* var. *discolor* (Katinas 1995). Fauna: **Arthropoda.** Scorpionida: Bothriuridae: *Bothriurus chacoensis*, *Brachistosternus ferrugineus* and *Timogenes elegans* (Maury 1982, Roig-Juñent 1994, Acosta y Maury 1998); Insecta: Orthoptera: Acrididae: *Chlorus borellii*, *Meloscirtus*, *Parascopas obesus*, *Propedies bilobus*, *P. bipunctatus*, *P. boliviensis*, *P. brevifacie*; Ephemeroptera: Baetidae: *Cloeodes irvingi* (Domínguez 1998); Hemiptera: Reduviidae: *Melanolestes minutus* y *Sirthena ferdinandi* (Morrone y Coscarón 1996, Coscarón y Morrone 1997); Coleoptera: Carabidae: *Baripus comechingonensis* (Roig-Juñent 1992); Curculionidae: *Achia affinis*, *Aramigus planiocolus*, *Enoplopactus brunneomaculatus*, Scarabaeidae: *Coprophaneus bonariensis* (Edmonds y Zidek 2013); Trogidae: *Polynoncus pampeanus* y *P. pedestris* (Scholtz 1990); Hymenoptera: Apidae: *Geotrigona argentina* y *Parapsaenythia carinulata* (Camargo y Moure 1996, Ramos y Melo 2010); Pompilidae: *Poecilopompilus eurymelus*, *Tachypompilus erubescens* y *T. xanthopterus* (Correa 1987, 1992). **Vertebrados:** Anatidae: *Callonetta leucophrys* (Olrog 1984); Cariamidae: *Chunga burmeisteri* (Müller 1973, Olrog, 1984); Caviidae: *Dolichotis salinicola* (Redford y Eisenberg 1992); Cracidae: *Ortalis canicollis* (Müller 1973, Olrog 1984); Cebidae: *Alouatta caraya* (Cortés-Ortiz et al. 2003); Cricetidae: *Abrothrix olivaceus*, *Andalgalomys pearsoni*, *Calomys callosus*, *C. venustus*, *Oryzomys chacoensis*, *Pseudoryzomys* y *Scapteromys* (Müller 1973, Redford y Eisenberg 1992, Almeida et al. 2007); Fringillidae: *Embernagra platensis olivascens*, *Poospiza melanoleuca* y *Thraupis bonariensis bonariensis* (Müller 1973).

Región Andina

Provincia del Chile Central. Ocupa el centro de Chile (Con excepción de la Alta Cordillera) entre los paralelos 38 y 32 aproximadamente. La vegetación predominante es arbustiva, la cual forma matorrales que se alternan con bosquesillos de poca altura. Los elementos dominantes son de origen heterogéneo. En esta provincia se distribuyen las especies: *Allidiostoma bosqui* y *A. landbecki*. Hay numerosas especies endémicas y otras están relacionadas con el dominio Chaqueño, pero en su

mayoría son andino-patagónicos. Entre las comunidades de plantas más típicas se hallan los bosques esclerófilos de *Beilschmiedea miersii*, *Cryptocarya mammosa*, *Pewmus boldo*, *Myrceugenia pitra* entre otras, las cuales crecen hacia las zonas montañosas. Por su parte, en los valles crecen espinares de *Acacia caven*, *Prosopis chilensis*, *Trevoa trinervis*, *Schunus polygamus* y muchas otras especies típicas de matorrales (Cabrera y Willink 1973). **Fauna:** Arthropoda: Orthoptera: Acrididae: *Dichroplus*, (Tettigonidae): *Conocephalus*, Diptera: Asilidae: *Menexenus*, *Lycomia*, *Eccritosia*; *Pritchardia* y *Lochyurus*. Lepidoptera: Sphingidae: *Erynnis*, *Lerodea*, *Hylephila*, *Butleria*, *Papilio*; Coleoptera: Tenebrionidae de los géneros: *Heliofagus*, *Geoborus*, *Epipedonota* y *Proacis*. **Vertebrados:** Picidae: *Colaptes pitius*; Tinamidae: *Pezites militaris*; Liolaemidae: *Liolaemus*; Calyptocephalellidae: *Calyptocephalella gayi*.

Provincia Patagónica. Se extiende hacia el sur por la República Argentina desde el centro de la Precordillera de Mendoza y se ensancha paulatinamente hasta ocupar la parte occidental de Neuquén y Río Negro, gran parte de Chubut, casi toda Santa Cruz y norte de Tierra del Fuego. Penetra en Chile en la provincia de Aysén y en Magallanes. En esta provincia se distribuyen las especies *Allidiostoma rufum* y *Allidiostoma* n. sp3. La vegetación dominante es la estepa arbustiva, con predominio de vegetación de cojín. En las zonas occidentales más húmedas predominan estepas de gramíneas. Algunos géneros son endémicos entre ellos *Ameghinoa*, *Pantacantha*, *Benthamiella* y *Lepidophyllum*. La familia Asteraceae con cerca de más de 50 géneros, así como Verbenaceae y Solanaceae son de las más diversas del área. **Fauna:** Arthropoda: Scorpionidae: Bothriuridae: *Isophoroxenus exilimanus*; Diptera: Simuliidae de los géneros: *Parachlus*, *Podonmus*, *Podochlus*, *Rheochlus* y *Podonopsis*; Coleoptera: Carabiidae: Tribus Migadopini y Boscini; Tenebrionidae: Tribus Nyctelini, Scotobiini, Proacini, Curculionidae de las subfamilias Cylindrohinae, Aterpinae y Rhytirhininae; Scarabaeidae: Tribus Liparetrini. **Vertebrados:** Anatidae: de los géneros: *Tachyeres*, *Anas*, *Oxyura* y *Merganetta*; Didelphidae: los géneros *Marmosa* y *Didelphis*; Chiroptera: géneros: *Lasiurus*, *Todarida*, *Histiotus* y *Eumops*; Squamata: Viperidae: *Bothrops armodytoides*, *B. alternata* y Elapidae con el género *Micrurus*; Liolaemidae: *Liolaemus* (Cabrera y Willink, 1973).

Zona de Transición Sur Americana

Provincia del Desierto. Corresponde a una estrecha franja a lo largo de la costa del océano Pacífico, desde el norte de Perú hasta el norte de Chile (Morrone, 2001, 2006). En esta provincia se distribuye la especie: *Allidiostoma simplicifrons*. Posee un clima cálido y extremadamente seco debido a la corriente fría de Humboldt, que fluye de sur a norte a lo largo de la costa. Las neblinas que se forman en el mar penetran algunos kilómetros tierra adentro. Las características de la flora

de esta provincia son muy peculiares, y si bien parecen predominar los elementos andino-patagónicos, son también muy abundantes los chaqueños (Cabrera y Willink 1973). Las comunidades típicas de plantas corresponden a las Tillandsiales o asociaciones de especies del género *Tillandsia*, bromeliáceas conocidas para el sur del Perú. Estas plantas están apenas fijadas en la arena mediante delgadas raíces que absorben la humedad de las neblinas costeras. **Fauna:** **Arthropoda:** Araneae: Gnaphosidae: *Echemoides aguilaris* y *E. penai* (Platnick y Shadab 1979); Coleoptera: Carabidae: *Notiobia moffetti* (Noonan 1981a, b); Curculionidae: *Galapaganus lacertosus* y *G. squamosus* (Lanteri 1992); Hydrophilidae: *Enochrus waterhousei* (Fernández 1997); Hemiptera: Miridae: *Rhinacloa cajamarca* y *R. peruana* (Schuh y Schwartz 1985); Diptera: Simuliidae: *Simulium blancasi* (Coscarón y Coscarón-Arias 1995). **Vertebrados:** Cricetidae: *Abrothrix mollis* y *Phyllotis gerbillus* (Müller 1973, Patton y Smith 1992); Furipteridae: *Amorphochilus schnablii* (Redford y Eisenberg 1992); Iguanidae: *Tropidurus peruvianus* (Müller 1973); Mustelidae: *Conepatus rex inca* (Müller 1973); Phyllostomidae: *Sturnira bogotensis* (Pacheco y Patterson 1992); Teiidae: *Dicrodon heterolepis* (Müller 1973).

Provincia de la Puna-Bolivia. Se extiende desde Bolivia, norte de Argentina y Chile, y sur del Perú (Morrone 2001, 2006; Roig-Juñent *et al.* 2009). En esta provincia se distribuye *Parallidostoma tricornis*. Esta provincia se caracteriza por presentar una vegetación dominada por la estepa arbustiva, formada por plantas de 40 a 150 cms de altura. Algunos elementos endémicos de estas provincias son: Magnoliophyta: Alstroemeriaceae: *Bomarea brachysepala*, *B. brevis*, *B. campilophylla*, *B. cernua*, *B. cornuta*, *B. crocea*, *B. dulces*, *B. engleriana*, *B. fiebrigiana*, *B. lanata*, *B. petrea*, *B. sanguinea*, *B. tarmensis* and *B. zosterifolia* (Alzate *et al.* 2008); Asteraceae: *Chuquiraga atacamensis* y *C. kuscheli* (Ezcurra *et al.* 1997); Onagraceae: *Epilobium fragile*, *E. pedicellare*, *Fuchsia austromontana*, *F. bolivianus*, *F. cochabambaspecies* (Berry, 1982; Solomon, 1982). Fauna: Arthropoda: Araneae: Clubionidae: *Trachelopachys bidentatus*, *T. machupicchu* y *T. tarma* (Platnick 1975); Carabidae: *Notiobia schnusei* (Noonan 1981a, b); Orthoptera: Tristiridae: Atacamacridinae (Cigliano 1989).; Hemiptera: Miridae: *Rhinacloa betanzos* y *R. juli* (Schuh & Schwartz 1985); Nepidae: *Curicta peruviana* (Keffer 1996); Diptera: Simuliidae: *Gigantodax awa*, *G. chacabamba*, *G. patihuaycensis* y *G. punapi* (Wygodzinky y Coscarón 1989); Lepidoptera: Lycaenidae: *Terra altilineata* (Johnson 1992); Coleoptera: Staphylinidae: *Neobisnius ssemirufus* (Frank 1981). **Vertebrado:** Formicariidae: *Grallaria andicola* (Fjeldsa 1992).

Provincia de la Prepuna. Se extiende en la vertiente oriental de los Andes desde Jujuy hasta el norte de Mendoza (Morrone 2001, 2006). En esta provincia se distribuye la especie: *Allidiostoma monrosuntanola*. La vegetación es predominante arbustiva, baja y esparcida está mezclada con

cactáceas arborescentes denominadas cardones como *Trichocereus terscheckii* y *T. pasacana*. Arbustos bajos, muy típicos de esta provincia son: *Cassia crassiramea*, *Gochnatinosa*, *Caesalpinia trichocarpa* y *Cercidium andicola*. Magnoliophyta: Apiaceae: *Azorella cryptantha* (Martínez, 1989); Asteraceae: *Chuquiraga echegarayi*, *C. erinacea* subsp. *hystrix*, *C. ruscifolia*, *Dolichlasium*, *Proustia cuneifolia* var. *Cuneifolia* and, *P. cuneifolia* var. *mollis* (Katinas 1995; Ezcurra *et al.* 1997). **Fauna:** Arthropoda: Araneae: Ammotrechidae: *Pseudocleo bisandinus* y *P. puelche* (Maury, 1983); Scorpionida: *Bothriuridae*: *Bothriurus olaen*, *Brachistosternus borellii*, *B. pentheri*, *B. montanus*, *Timogenes haplochirus* y *T. sumatranus* (Acosta y Maury, 1998); Diptera: Simuliidae: *Gigantodax cilicinus* (Wygodzinky y Coscarón 1989); Coleoptera: Carabidae: *Baripus calchaquensis* (Roig-Juñent 1992); Staphylinidae: *Neobisnius omnirufus* (Frank 1981); Tenebrionidae: *Entomoderes zupay* (Flores y Roig-Juñent 1997). Vertebrados: Furnariidae: *Asthenes steinbachi* (Olrog 1984).

Provincia del Monte. Se extiende en Argentina desde el noreste en Salta al centro y sur en Chubut, entre las latitudes 24 y 43 Sur (Morello, 1958; Morrone, 2000, 2006; Roig-Juñent *et al.* 2001; Roig *et al.* 2009). En esta provincia se distribuyen las especies: *Allidiostoma halfferi*, *A. hirtum*, *A. strobili*, *Allidiostoma* n. sp1 y *Allidiostoma* n. sp2. A pesar de su gran extensión, tanto la fisonomía de la vegetación como la composición florística son bastante homogéneas. La formación dominante es el matorral, a veces muy abierto, donde predominan las zigofiláceas de los géneros *Larrea*, *Bulnesia* y *Plectrocarpa*. Otra especie importante dentro del Monte es la asterácea *Chuquiraga rosulata* (Ezcurra *et al.* 1997). **Fauna:** Arthropoda: Araneae: Gnaphosidae: *Echemoides balsa* (Platnick & Shadab 1979); Nemesiidae: *Acanthogonatus birabeni* (Goloboff 1995); Sicaridae: *Sicarius rupestris* (Roig-Juñent 1994); Scorpionida: *Bothriuridae*: *Urophonius brachycentrus* (Roig-Juñent 1994); Hemiptera: Miridae: *Mendozaphilus mendocinus* (Carvalho y Carpintero 1991); Carabidae: *Baripus mendocensis*, *Cnemalobus desmaresti*, *Notiobia tucumana* (Noonan 1981a, b; Roig-Juñent y Cicchino 1989; Roig-Juñent 1994); Chrysomelidae: *Amblycerus caryoboriformis* (Roig-Juñent, 1994); Curculionidae: *Cyrtomonhirsutus*, *Enoplopactus catamarcensis*, *E. hylula*, *E. lizeri*, *E. sanjuaninus* y *Listroderes bruchi* (Lanteri 1990a, b; Lanteri y Morrone 1991; Morrone 1993); Scarabaeidae: *Eucranium arachnoides* y *Phaneus imperator* (Roig-Juñent 1994); Staphylinidae: *Neobisnius fraternus* y *N. paracepunctatus* (Frank 1981); Tenebrionidae: *Entomoderes infernalis*, *E. pustulosus* y *E. subauratus* (Flores & Roig-Juñent 1997); Anthophoridae: *Doeringiella bipunctata*, *D. crassicornis* y *D. joergensenii* (Roig-Juñent 1994); Bradynobaenidae: *Bradynobaenus chubutinus* y *B. subandinus* (Genise 1986); Pompilidae: *Caliadurgus fasciatellus fraternus*, *C. pulchellus*, *Pompilocalus constrictus* y *P. fraternus* (Roig-

Alsina 1989, Roig-Juñent 1994); Tiphiiidae: *Calchaquila* (Genise 1984). **Vertebrados:** Crotalidae: *Bothrops ammodytoides* (Müller 1973); Psittacidae: *Myiopsitta monachus catita* (Darrieu 1979).

Resultados

Las distribuciones de las especies se listaron sobre la base de la identificación de las áreas A-J. Tres especies se distribuyen en más de un área. Las diez especies restantes se distribuyen en una única área. La especie *A. strobili* presentó un amplio rango de distribución geográfica desde Bolivia al sur en Chubut (Argentina).

Los resultados obtenidos en el Análisis de Dispersión-Vicarianza aplicando simplicidad con el S-DIVA para la subfamilia Allidiostomatinae permitieron obtener nueve reconstrucciones históricas igualmente óptimas, reconociendo nueve eventos de vicarianzas y nueve dispersiones (Fig. 131 y Tabla 4).

Estas reconstrucciones establecen como área ancestral de la subfamilia Allidiostomatinae las áreas A+F (=Puna Boliviana+Monte), como se observa en el nodo 30 (Fig. 131). Se registra aquí un evento de vicarianza que separa al ancestro de *Parallidiotoma* en el área Puna Boliviana del ancestro del clado Allidiostoma que queda restringido al área del Monte. Así, Dentro del grupo interno, el género *Allidiostoma* presentó como área ancestral F (=Monte) (nodo 29), reconociendo ocho dispersiones y seis vicarianzas (Fig. 131). La mayoría de los nodos del cladograma presentaron una reconstrucción ancestral única, siendo sólo dos (nodos 25 y 26) los que presentaron más de una reconstrucción posible. En el caso del nodo 25 todas las reconstrucciones posibles incluyen las áreas B+F (Desierto Intermedio + Monte) en tanto que el caso del nodo 26 todas las reconstrucciones ancestrales posibles incluyen a C+F (Chaco + Monte). Aunque el clado II de *Allidiostoma* (nodo 23) presentó bajos soportes en la filogenia (Fig. 126), esto no cambió la diversificación basal del nodo, reconociendo como área ancestral una única probabilidad que resulta ser el Monte (F). La mayoría de los nodos del cladograma de *Allidiostoma* mostraron reconstrucciones que incluyeron al Monte como parte del área ancestral (nodos 30, 26, 25 y 24) o como la única área ancestral (nodos 29, 28, 27 y 23). Sólo el nodo 22 y sus derivados (nodos 21, 20 y 19) no incluyeron al Monte (F) como parte del área ancestral. En el nodo 24, con reconstrucción ancestral Chile Central + Prepuna, se produjo un evento vicariante que separó un clado (nodo 22 al 19) que evolucionó independientemente del resto en Chile Central (nodo 22), produciéndose una dispersión a Patagonia (nodo 21, Chile Central + Patagonia) y luego una vicarianza seguida de una dispersión (nodo 20 Patagonia; nodo 19 Patagonia + Prepuna).

Las seis dispersiones identificadas dentro de *Allidiostoma* se han dado de: Chile Central (D) a Puna Jujeña (E) y Patagonia (G) (nodo 22); Monte (F) a Chaco (C) (nodo 23); Desierto Intermedio (B) a Chile Central (D) (nodo 25); Puna Boliviana (A) al Chaco (C) y Monte (F) (nodo 26); Monte (F) a Chaco (C) (nodo 27) y Monte (F) a Chaco (C) (nodo 28). Se identifican cuatro eventos de dispersión independientes hacia el Chaco desde el Monte, uno temprano (nodo 26) y tres recientes (terminales de los nodos 23 y 28).

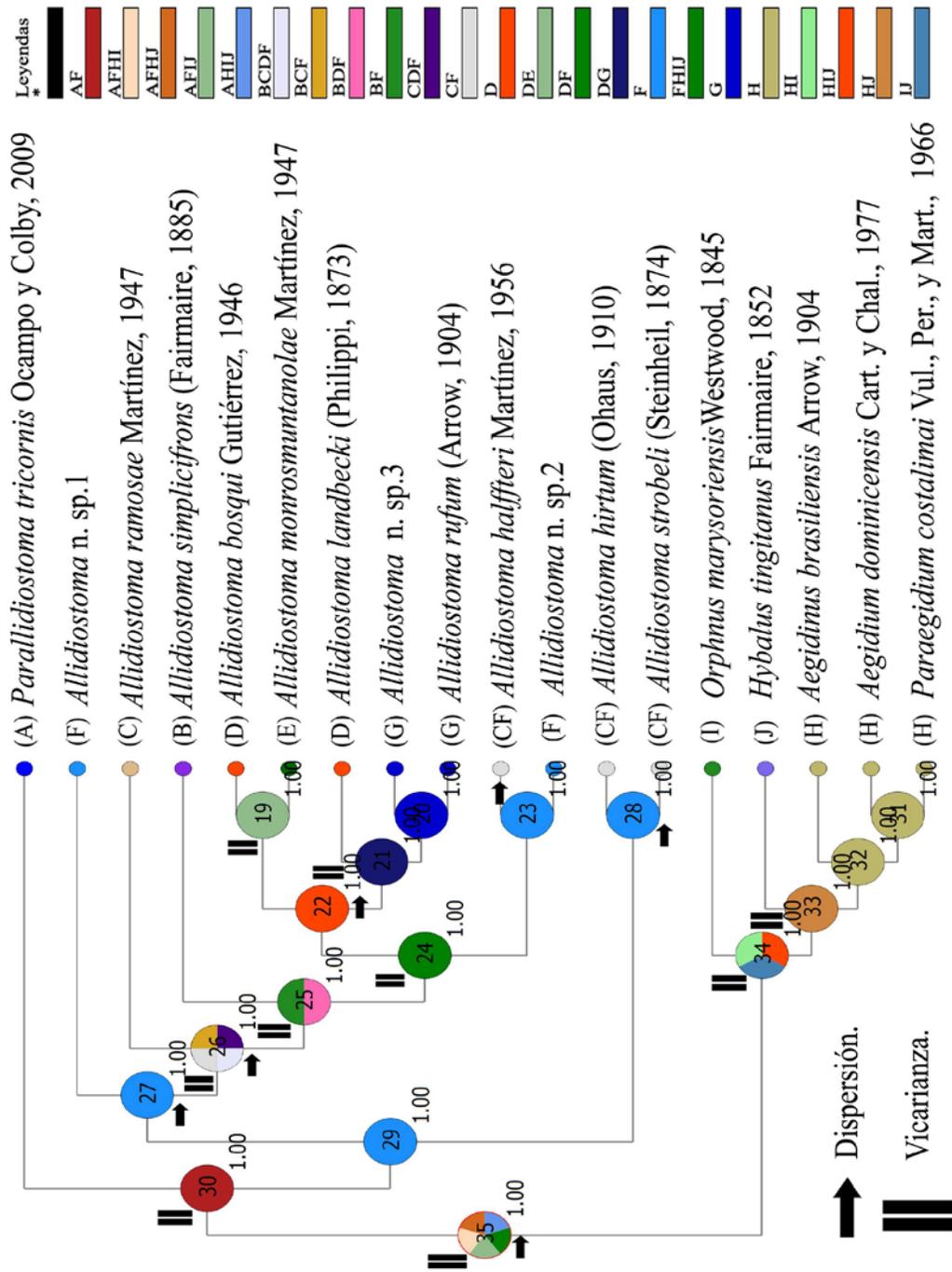


Figura 131. Reconstrucción de áreas ancestrales de la subfamilia Allidiostomatinae realizando una análisis de Dispersión Vicarianza (DIVA). Los colores presentes en los nodos corresponde a los diferentes rangos ancestrales; el rectángulo negro con asterisco representa otro rango ancestral sin identificar. A = Puna Boliviana, B = Desierto intermedio, C = Chaco, D = Chile Central, E = Prepuna, F = Monte, G = Patagonia, H=Cerrado, I= África, J= Sur de Europa (Mediterráneo).

De las seis dispersiones la mitad se ha dado desde el Monte al Chaco (nodos 23, 27 y 28), Esta alta cantidad de dispersiones desde el Monte así como el hecho de que la mayoría de las reconstrucciones de los nodos incluyan esta área como el área ancestral o parte de ella, ubican claramente al Monte como el área geográfica donde se ha producido el origen y diversificación de este taxón. En ella se encuentran cinco (5) de las 13 especies que conforman la subfamilia. Todos los eventos de dispersión se han dado entre áreas que son contiguas (Fig. 131)

Tabla 4. Resultados de DIVA de la reconstrucción ancestral para cada nodo, mostrando el ancestro de los terminales.

Nodo	Reconstrucción óptima para cada nodo-Ancestro de los terminales
19	(ancestro de los terminales 5-6) DE
20	(ancestro de los terminales 8--9) G
21	(ancestro de los terminales 7-9) DG
22	(ancestro de los terminales 5-9) D
23	(ancestro de los terminales 10-11)F
24	(ancestro de los terminales 5-11) DF
25	(ancestro de los terminales 4-11) BDF, BF
26	(ancestro de los terminales 3-11) CDF, BCDF, CF, BCF
27	(ancestro de los terminales 2-11) F
28	(ancestro de los terminales 12-13) F
29	(ancestro de los terminales 2-13) F
30	(ancestro de los terminales 1-13) AF
31	(ancestro de los terminales 17-18) H
32	(ancestro de los terminales 16-18) H
33	(ancestro de los terminales 15-18) HJ
34	(ancestro de los terminales 14-18) HIJ, HI
35	(ancestro de los terminales 1-18) AHIJ, FHIJ, AFIJ, AFHI, AFHJ

En lo relacionado a los eventos de vicarianza, el análisis indica que se habían presentado dos que involucran más de dos áreas presentes en todas las reconstrucciones (Fig. 131); de esta manera, el primero de ellos correspondería a la separación de la Puna Boliviana (A) del resto de las áreas (nodo 30); una segunda a la separación del Chaco (C) del resto de las regiones (menos la Puna Boliviana (A)) (nodo 26); la tercera separación corresponde al Desierto Intermedio (B) del resto (menos de la Puna Boliviana (A) y el Chaco (C)) (nodo 25) y la última que corresponde a la separación del Monte (F) de Chile Central (D), Puna Jujeña (E) y Patagonia (G) (nodo 24) . Otros eventos de vicarianza que no implican más de dos áreas fueron la separación de Puna Jujeña (E) de Chile Central (D) (nodo 19) y Chile Central (D) y la Patagonia (G) (nodo 21).

Discusión

La subfamilia Allidiostomatinae es un elemento autóctono de América del Sur. Esto ubicaría al grupo ya en Gondwana, siendo el grupo hermano de la subfamilia Orphninae, la cual está ampliamente distribuida en las regiones Afrotropical, Indo-Malaya, Mediterránea, Malgache y la Neotropical, todas estas reconocidas como parte de las regiones tropicales de Gondwana.

La edad del ancestro común de los Allidiostomatinae podría ser a principios del Paleógeno (~70-65 Ma). Debido a que probablemente el grupo evolucionó en la franja Noroccidental a Central del Área Subtropical Seca de América del Sur. Además, la reconstrucción del área es consistente con las características paleoambientales propuestas para el Paleógeno temprano (Smith, Smith & Funnell, 1994; Wilford & Brown, 1994). En estas áreas ya se podía reconocer la presencia de algunas especies propias de ambientes xéricos, las cuales se habrían originado dentro de las selvas húmedas, y posteriormente se habrían adaptado a ambientes áridos. Este período se caracterizó por la apertura del océano Atlántico y un aumento de las temperaturas a nivel global que influyó la distribución de las biotas de América del Sur.

Lo anterior es soportado por Arhen *et al.* (2014), quien considera que los Orphninae, grupo hermano de Allidiostomatinae, datan de aproximadamente el Paleoceno medio (~60 Ma). De esta manera, los allidiostomatinos, constituyen un grupo antiguo perteneciente a los grupos sudamericanos de origen gondwánico.

El Monte ha sido reconocido a partir del Cenozoico (Roig *et al.* 2009). Shmida (1985) reconoce a las regiones Norte de Chile y Sur del Perú como desierto muy antiguo debido a que en allí se encuentran una alta diversidad de formas únicas, con caracteres plesiomórficos para sus grupos. Sin embargo, el área de hábitat seco ha cambiado de tamaño como consecuencia de los cambios climáticos, especialmente durante el Cenozoico. Así, durante períodos secos, el Monte era más grande de lo que es hoy en día y se incluyen áreas actuales del Chaco en las Salinas Grandes (Mares 1985, Roig *et al.* 2009).

Para el caso particular del género *Allidiostoma* (nodo 29), la distribución ancestral estaría relacionada con la evolución de la biota del protochaco, del cual se origina el Chaco y el Monte (Roig *et al.* 2009). Este protochaco es consistente con el origen de Allidiostomatinae en un área Chaco+Monte. El Monte y el Chaco comparten el 60% de sus especies, reforzando la idea de un

origen común, con elementos de origen Neotropical y Patagónico (Solbrig *et al.* 1977). Reconociendo estas dos áreas como parte de la Zona de Transición de Sur América (Morrone 2006; Roig *et al.* 2009).

Posteriormente, el surgimiento de los Andes habría permitido la ampliación de la distribución de los Allidiostomatinae a nuevos ambientes. Por lo tanto, la orogénesis andina podría haber funcionado como una barrera que afectó a este grupo, al igual que a otros grupos de organismos distribuidos en ambas vertientes de los Andes. En estos grupos, se observa una primera separación de la región del Desierto Intermedio chileno con anterioridad a la separación de los taxones que habitan tanto la región oriental como occidental de los Andes.

El rol de los Andes en la diversificación de Allidiostomatinae es congruente con otros estudios como el caso de algunos vertebrados andinos que habitan regiones de llanuras a ambos lados de la cordillera (Haag *et al.* 2007; Ojeda *et al.* 2013). Para estos grupos, se ha reconocido como posible área ancestral las tierras bajas de la vertiente oriental de la cordillera, seguido por una colonización de los Andes y la región Central de Chile (Ojeda *et al.* 2013).

En cuanto a los eventos de vicarianza no es posible asignar con certeza cuales podrían haber sido. Se han postulado algunos grandes eventos que habrían afectado a la biota austral de América del Sur, tal como la separación de Chile Central (D) de la Puna Jujeña (E) (nodo 19); el Chaco (C) y Monte (F) (Nodo 24) de Chile Central (D), podrían haber sido debidos al progresivo levantamiento de los Andes que habría impedido la dispersión entre grupos de un lado y del otro de la cadena montañosa como ha sucedido con otros grupos de artrópodos de América del Sur Austral (Roig-Juñent y Flores 1995, 2001; Flores y Roig-Juñent 2001; Flores y Pizarro 2004). Otro evento reconocido en varios grupos es la temprana separación del Desierto Intermedio de Chile. El evento de vicarianza presentado en el nodo 25 que separó la región del Desierto Intermedio (B). Este evento, pudo haber estado influenciado por la reacomodamiento de las placas en el margen occidental de América del Sur hacia el Eoceno, desde los 48 a 25 Ma. Lo cual provocó la compresión de los basamentos que produjo la orogenia Inca a finales del Eoceno y principios del Oligoceno (37 Ma), que pudo haber generado la separación de las áreas septentrionales de Chile (Shmida, 1985). Sin embargo, no es posible establecer si estos son los eventos vicariantes que afectaron a los Allidiostomatinae. Los resultados obtenidos nos permiten establecer, como se mencionó anteriormente, que su origen ha sido posiblemente en el protochaco, que daría origen al Monte y Chaco actuales. El progresivo levantamiento de los Andes que generó la mayor barrera a

los vientos húmedos del Pacífico al continente, permitió la expansión de este tipo de ambiente, así como la generación de otros nuevos. Esto originó el clima seco que ahora cubre el este de los Andes (Patagonia, Monte y parte del Chaco) (Roig *et al.* 2009). Este aumento en la distribución de los Allidiostomatinae se ve apoyado en que los ambientes del sur, es decir, la Patagonia y la Patagonia extra andina, fueron los últimos ambientes hacia los que se produjeron dispersiones (*A. n. sp3. + A. rufum*). Esto habría ocurrido en el Mioceno tardío ya que muestra un aumento de la diversidad y la abundancia de elementos de ambientes xéricos, sobre todo en la región extra-andina, que definen al Proto-Espinal/Estepa (Axelrod *et al.* 1991; Iglesias *et al.* 2011). Los allidiostomatinos se habrían expandido conjuntamente con estos ambientes xéricos.

Por ello es difícil asignar las vicariancias al levantamiento de los Andes ya que no es posible establecer si Allidiostomatinae podría haber estado presente en estas áreas habiéndose originado en el protochaco y habiéndose aumentado su área de distribución en el momento en que los Andes comenzaron a generar las condiciones de una región árida. Futuros estudios de Allidiostomatinae, que incluyan análisis moleculares y posibles cálculos de las edades probables de los nodos podrán arrojar nueva luz sobre estos eventos.

En conclusión, podemos considerar a la subfamilia Allidiostomatinae como un grupo gondwánico, pero con una evolución en las zonas áridas de América del sur, el cual se habría originado y evolucionado en la región central de América del Sur, con una posterior diversificación influenciada por lo eventos orogénicos de la cordillera de los Andes.

Bibliografía citada

- Acosta, L. E. & E. A. Maury. 1998. Scorpiones. In: Morrone, J. J. & Coscarón, S. (Eds.), Biodiversidad de artrópodos argentinos: Un enfoque biotaxonómico. Ediciones Sur, La Plata, pp. 545–559.
- Ahrens, D. 2006. The phylogeny of Sericini and their position within the Scarabaeidae based on morphological characters (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology*, 31: 113-144.
- Ahrens, D., M. Scott, A. Vogler. 2011. The phylogeny of monkey beetles based on mitochondrial and ribosomal RNA genes (Coleoptera: Scarabaeidae: Hopliini). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 408-414. :10.1016/j.ympev.2011.04.011.
- Ahrens D., J. Schwarzer, A. Vogler. 2014 The evolution of scarab beetles tracks the sequential rise of angiosperms and mammals. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 281: 20141470. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.1470>.
- Almeida, F. C., C. R. Bonvicino, P. Cordeiro-Estrela. 2007. Phylogeny and temporal diversification of *Calomys* (Rodentia, Sigmodontinae): Implications for the biogeography of an endemic genus of the open/dry biomes of South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 42, 449–466.
- Alzate, F., M. A. Quijano-Abril, J. J. Morrone. 2008. Panbiogeographical analysis of the genus *Bomarea* (Alstroemeriaceae). *Journal of Biogeography*, 35, 1250–1257.
- Arrow, G. J. 1904. Sound-production in the lamellicorn beetles. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1904: 709-750.
- Arrow, G. J. 1909. XV. On the characters and relationships of the less-known groups of Lamellicorn Coleoptera, with descriptions of new species of Hybosorinae, etc. *Transactions of the Entomological Society of London* 57: 479-507.
- Arrow, G. J. 1912. Scarabaeidae: Pachypodinae, Pleocominae, Aclopiniae, Glaphyrinae, Ochodaeinae, Orphninae, Idiostominae, Hybosorinae, Dynamopinae, Acanthocerinae, Troginae. *Coleopterorum Catalogus pars 43*, W. Junk, Berlin. 66 pp.
- Arrow, G. 1925. *Fauna of British India, including Ceylon and Burma. Coleoptera Lamellicornia (Cetoniinae and Dynastinae)*. Taylor & Francis, London. pp. 21-23.
- Arrow, G. J. 1940. A nomenclatural note (Coleopt.). *Proceedings of the Entomological Society of London*, (B) 9(1): 16.

- Axelrod, D.I., M. T. K. Arroyo, P. H. Raven. 1991. Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64: 413-446.
- Bai, M., R. G. Beutel, C-K Shih, D. Ren, Y-K Yang. 2012: Septiventeridae, a new and ancestral fossil family of Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) from the Late Jurassic to Early Cretaceous Yixian Formation, *Journal of Systematic Palaeontology*, OI:10.1080/14772019.2012.660995.
- Barreda, V. & L. Palazzesi. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-Early Neogene: origin of Arid-Adapted Floras. *The botanical review*, 73(1): 31-50.
- Balthasar, V. 1963. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Paläarktischen und Orientalischen Region (Coleoptera: Lamellicornia). Band 1-3. *Tschechoslowak Akademie der Wissenschaften, Praha*. pp.:1-287.
- Bates, H. W. 1887-1889. *Biologia Centrali Americana, Insecta, Coleoptera*, vol. II, part 2. Taylor and Francis, London.
- Berry, P. E. 1982 The systematics and evolution of *Fuchsia* sect. *Fuchsia* (Onagraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69: 1–198. <http://dx.doi.org/10.2307/2398789>.
- Blackwelder, R. E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America, Parts 1–6. *Bulletin of the United States Natural Museum*, 185: 1–1492.
- Bouchard, P., Y. Bousquet, A. E. Davies, M. A. Alonso-Zarazaga, J. F. Lawrence, C.H.C. Lyal, A.F. Newton, C. A. Reid, M. Schmitt, S. A. Ślipiński, A.B.T. Smith. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *Zookeys*, 8: 1-972.
- Böving, A. G. & F. C. Craighead. 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. *Entomologica Americana (N.S.)*, 54: 1–351.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304. Goloboff *et al.* 2003.
- Britton, E. B. 1957. A revision of the Australian Chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *British Museum (Natural History) Journal*, 1: 1- 185.
- Britton, E. B. 1978. A revision of Australian chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Australian Journal of Zoology Supplementary Series*. No. 69: 1-150.
- Browne, J. & C. H. Scholtz. 1998. Evolution of the scarab hindwing articulation and wing base: a contribution toward the phylogeny of Scarabaeidae (Scarabaeoidea: Coleoptera). *Systematic Entomology*, 23: 307–326.
- Browne, J. & C. H. Scholtz. 1999. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea. *Systematic Entomology*, 24: 51–84.

- Browne, J. & C. H. Scholtz. 1996. The morphology of the hindwing articulation and wing base of the Scarabaeoidea (Coleoptera) with some phylogenetic implications. *Bonner Zoologische Monographien*, 40: 1–200.
- Browne, J. & C. H. Scholtz. 1998. Evolution of the scarab hindwing articulation and wing base: a contribution toward the phylogenys of the Scarabaeidae (Scarabaeoidea: Coleoptera). *Systematic Entomology*, 23: 307-326.
- Browne, J. & C. H. Scholtz. 1999. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 24: 51–84.
- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidence by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagytiae. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* 11 (1): 1-472.
- Cabrera, A. L. & A. Willink A. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía 13, Serie de Biología, OEA, Washington, D.C., 120 pp.
- Camargo, J. M. F. & J. S. Moure. 1996. Meliponini neotropicales: O gênero *Geotrigona* Moure, 1943 (Apinae, Apidae, Hymenoptera), com especial referência filogenia e biogeografia. *Arquivos de Zoologia, São Paulo*, 33: 95–161. <http://dx.doi.org/10.11606/issn.2176-7793.v33i2-3p>: 95-161.
- Carillo-Ruiz, H., M. I. Martínez, M. A. Morón. 2008. Comparative study of the reproductive system of two species of *Hoplia* (Coleoptera: Scarabaeidae: Hoplinae). *Proceeding of the Entomological Society of Washington*, 110(3): 778-788.
- Carvalho, J. C. M. & D. L. Carpintero. 1991. Mirídeos neotropicales, CCCXLVII: Novos gêneros e espécies da República Argentina (Hemiptera). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 63: 201–204.
- Cigliano, M. M. 1989. Revisión sistemática de la familia Tristiridae (Orthoptera, Acridoidea). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 60: 51–110.
- Coscarón, M. del C. & J. J. Morrone. 1997. Cladistics and biogeography of the assassin bug genus *Melanolestes* Stal (Heteroptera: Reduviidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 99: 55–59.
- Coscarón, S.; S. Ibañez-Bernal, Coscarón-Arias, C. L. 1996. Revisión de *Simulium* (Psilopelmia) Enderlein en la región Neotropical y análisis cladístico de sus especies (Diptera: Simuliidae). *Acta Zoológica Mexicana, nueva serie*, 69: 37–104.

- Correa, M. V. C. 1987. Revisión de las avispa argentina del género *Tachypompilus* Asmead (Hymenoptera: Pompilidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 44: 201–237.
- Correa, M. V. C. 1992. Contribución al conocimiento de los Pompilinae argentinos (Hymenoptera: Pompilidae). IV. Observaciones sobre algunas especies de *Poecilopompilus* Howard. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 51: 53–61.
- Cortés-Ortiz, L.; E. Bermingham, C. Rico, E. Rodríguez-Luna, I. Sampaio, M. Ruiz-García. 2003. Molecular systematics and biogeography of the Neotropical monkey genus, *Alouatta*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 64–81. [http://dx.doi.org/10.1016/s1055-7903\(02\)00308-1](http://dx.doi.org/10.1016/s1055-7903(02)00308-1).
- Crowson, R.A. 1944. Further studies on the metendosternite in Coleoptera. *Transactions of the Royal Entomological Society*, London, 94: 273–310.
- Crowson, R.A. 1955. *The Natural Classification of the Families of Coleoptera*. Nathaniel Lloyd, London. (seen as 1967 reprint, 187 pp. E. W. Classey, Hampton).
- Crowson, R. A. 1981. *The biology of the Coleoptera*. Academic Press, London. 802 pp.
- Cunha, R. L., J. R. Verdu, J. M. Lobo, R. Zardoya. 2011. Ancient origin of endemic Iberian earth-boring dung beetles (Geotrupidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59: 578–586.
- Darrieu, C. A. 1979. Las razas geográficas de *Myiopsitta monacha* (Boddaert) en la Argentina (Aves, Psittacidae). *Obra del Centenario del Museo de La Plata*, 6: 181–194.
- d'Hotman, D. & C. H. Scholtz. 1990a. Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in Scarabaeoidea. *Entomology Memoirs*, 77: 1-51.
- d'Hotman, D. & C. H. Scholtz. 1990b. Comparative morphology of the male genitalia of derived groups of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Elytron*, 4: 3-39.
- Dominguez, E. 1998. Ephemeroptera. *En: Morrone, J. J. & S. Coscarón (eds.), Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonómica*, Ediciones Sur, La Plata, pp. 14-25.
- Duane, M., B. Farrell, M. Caterin, C. W. Farnum, D. Hawks, D. Maddison, A. Sego, A. Short, A. Newton, M. Thayer. 2014. Phylogeny and evolution of Staphyliniformia and Scarabaeiformia: forest litter as a stepping stone for diversification of onphytophagous beetles. *Systematic Entomology*, 1-26. DOI: 10.1111/syen.12093.
- Edmonds, W. D. 1972. Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the Phanaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *University of Kansas Science Bulletin*, 49: 731-874.

- Edmonds, W. D.; Zidek, J. 2013. A taxonomic review of the Neotropical genus *Coprophaneus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Insecta Mundi*, 129: 1–111.
- Edmonds, W. D.; Halffter, G. 1978. Taxonomic review of immature dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology*, 3: 307-331.
- Elith, J., C. H., R. P. Graham, M. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. Mc. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberon, S. Williams, M. S. Wisz y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129–151.
- Elith, J. 2000. Quantitative methods for modeling species habitat: comparative performance and an application to Australian plants. Páginas 39-53 en: Ferson, S. y M. A. Burgman, editores. *Quantitative Methods in Conservation Biology*. Springer, New York, New York, USA.
- Elith, J., S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, E. Chee, C. J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17:43-57.
- Emden, F. I. van. 1941. Larvae of British beetles. II. A key to the British lamellicornia larvae. *Entomologist's Monthly Magazine*, 77: 117-127 and 181-191.
- Erichson, W. F. 1847. *Naturgeschichte der Insecten Deutschlands, Coleoptera. Ist Abtheilung. Vol. 3.* Nicolaischen Buchhandlung. Berlin. 968 pp.
- Erichson, W. F. 1848. *Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Abt. I, Coleoptera* 3, 801-968.
- Eschscholtz, J. F. 1830. Nova genera Coleopterorum Faunae Europaeae. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 2: 65–66.
- Ezcurra, C.; Ruggiero, A.; Crisci, J. V. 1997. Phylogeny of *Chuquiraga* sect. *Acanthophyllae* (Asteraceae-Barnadesioideae), and the evolution of its leaf morphology in relation to climate. *Systematic Botany*, 22: 151–163. <http://dx.doi.org/10.2307/2419683>
- Fairmaire, L. 1885. Description de trois nouvelles espèces de coléoptères. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 1885: CLXXXIX.
- Fairmaire L. 1897. Matériaux pour la faune coleopterique de la région Malgache (3e note) *Annales de la Société entomologique de Belgique. Bruxelles*, 41:92-119.
- Farris, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5:417-419.

- Farris, J. S., V. Albert, M. Källersjö, D. Lipscomb, A. Kluge. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighborjoining. *Cladistics* 12: 99-124.
- Fernández, L. A. 1997. Nuevos aportes para el conocimiento del género *Enochrus* Thomson (Coleoptera: Hydrophilidae). *Physis (Buenos Aires) B*, 53: 21–29.
- Fielding, A. H. & J. F. Bell. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24:38–49. Pearce y Ferrier 2000.
- Fjeldså, J. 1992. Biogeographic patterns and evolution of the avifauna of relict high-altitude woodlands of the Andes. *Steenstrupia*, 18: 9–62.
- Flores, G. E. & S. Roig-Juñent. 1997. Systematic revision of the Neotropical genus *Entomoderes* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae). *Entomologica Scandinavica*, 28: 141–162. <http://dx.doi.org/10.1163/187631297x00024>
- Flores, G. E. & S. Roig-Juñent. 2001. Cladistic and biogeographic analyses of the Neotropical genus *Epipedonota* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae), with conservation considerations. *Journal of the New York Entomological Society*, 109: 309–336.
- Flores, G. E. & J. Pizarro. 2004. *Caenocrypticoides triplehorni* new species, the first record of Caenocrypticini (Coleoptera: Tenebrionidae) in Argentina, with cladistic analysis of the genus. *Annales zoologici (Warszawa)*, 54(4): 712-728.
- Frank, J. H. 1981. A revision of the New World species of the genus *Neobisnus* Ganglbauer (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae). *Occasional Papers of the Florida State Collection of Arthropods*, 1: 1–58.
- Frolov, A. V. 2012. Diagnosis, Classification, and Phylogenetic Relationships of the Orphnine Scarab Beetles (Coleoptera, Scarabaeidae: Orphninae). *Entomological Review*, 2012, Vol. 92, No. 7, pp. 782–797.
- Gaston K. J. 1994. *Rarity*. Chapman and Hall, London.
- Genise, J. F. 1984. Las Anthoboscinae neotropicales y comentarios sobre la diversidad de la subfamilia (Hymenoptera, Tiphidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 43: 195–220.
- Genise, J. F. 1986. Las Bradynobaenidae y algunas modificaciones a la clasificación general de Hymenoptera Aculeata. *Physis (Buenos Aires) C*, 44: 39–53.

- Goloboff, P. A. 1995. A revision of the South American spiders of the family Nemesiidae (Araneae, Mygalomorphae). Part I: Species from Peru, Chile, Argentina, and Uruguay. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 224: 1–189.
- Goloboff, P.; J. Farris, K. Nixon. 2003. T.N.T. Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available at [http:// www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt](http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt).
- Golovianko, Z. S. 1936. Les larves plus Communes des coléoptères lamellicornes de la partie européenne del' U.R.S.S. *Opredelitel por Faune SSSR*, No. 20: 38 pp.
- Gray P. A., D. Cameron, I. Kirkham. 1996. Wildlife habitat evaluation in forested ecosystems: some examples from Canada and the United States. In: DeGraaf RM, Miller RI (eds) Conservation of faunal diversity in forested landscapes. Chapman and Hall, New York, pp 407-533.
- Grebennikov, V. V., C. H. Scholtz. 2004. The basal phylogeny of Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) inferred from larval morphology. *Invertebrate Systematics*, 18: 321-348.
- Guisan, A. & W. Thuiller. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8:993-1009.
- Gutiérrez, R. 1946. Notas sobre Scarabaeidae Chilenos. Livro de homenagem a R. F. d'Almeida. No. 2: 11-16.
- Gutiérrez, R. 1950a. Scarabaeidae del Norte de Chile. *Anales de la Sociedad Científica Argentina. Buenos Aires*, 149: 52-75.
- Gutiérrez, R. 1950b Notas sobre Scarabaeidae chilenos (Coleoptera: Lamellicornia). *Arthropoda*, 1(2–4), 267–278.
- Hadley, A. 2008. *CombineZP*. Available from: <http://www.hadleyweb.pwp.blueyonder.co.uk/CZP/News.htm> (09/08/2010).
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries, D. M. Williams. 1998. Cladistics (2nd edn): The Theory and Practice of Parsimony Analysis. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Korschevsky, R. 1940. Bestimmungstabelle der häufigsten deutsche Scarabaeidenlarven. *Arbeiten über Physiologische und Angewandte Entomologie aus Berlin-Dehlem*, 7: 41-52.
- Haag, T., V. C. Muschner, L. B. Freitas, L. F. B. Oliveira, A. R. Langguth, M. S. Mattevi. 2007. Phylogenetic relationships among species of the genus *Calomys* with emphasis on South American lowland taxa. *J Mammal*. 88:769–776.
- Hall TA. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp Ser*. 41:95–98.

- Halffter, G. 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg. (Col. Scarab.) *Ciencia (Mex.)*, 20(9-12): 225-320.
- Halffter, G. 1974. Elements anciens de l'entomofaune neotropical: ses implications biogeographiques. *Quaest. entomol.* 10: 223-262.
- Hayes, W. P. 1922. External morphology of *Lachnosterna crassissima* Blanch. (Scarabaeidae-Coleoptera). *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 41: 1-19.
- Hadley, A. 2008. <http://www.hadleyweb.pwp.blueyonder.co.uk/index.htm>
- Hawkins, S. J. 2006. A revision of the Chilean tribe Lichniini Burmeister, 1844 (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). *Zootaxa*, 1266, 1–63.
- Hlavac, T.F. 1975. The prothorax of Coleoptera (except Bostrichiformia-Cucujiforma). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 147: 137–183.
- Hoffman, J. D., Narumalani, S., Mishra, D. R., Merani, P., Wilson, R. G. 2008. Predicting Potential Occurrence and Spread of Invasive Plant Species along the North Platte River, Nebraska. *Invasive Plant Science and Management* 1, 359-367. Pearce y Ferrier 2000.
- Holloway, B. A. 1972. The systematic position of the genus *Diphyllostoma* Fall (Coleoptera: Scarabaeoidea). *New Zealand Journal of Science*, 13: 31–38.
- Hortal, J., A. Jimenez-Valverde, J. F. Gómez, J. M. Lobo, A. Balseha. 2003. Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species *Oikos*, 117: 847-858.
- Hoffman, J. D., S. Narumalani, D. R. Mishra, P. Merani, R. G. Wilson. 2008. Predicting Potential Occurrence and Spread of Invasive Plant Species along the North Platte River, Nebraska. *Invasive Plant Science and Management* 1: 359-367.
- Howden, H. F. 1982. Larval and adult characters of *Frickius* Germain, its relationships to the Geotrupini, and a phylogeny of some major taxa in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *Canadian Journal of Zoology*, 60 (11): 2713-2724.
- Hunt, T., J. Bergsten, Z. Levkanicova, A. Papadopoulou, O. St. John, R. Wild, Hammond, P. M., Ahrens, D., Balke, M., Caterino, M. S., Gómez-Zurita, J., Ribera, I., Barraclough, T. G., Bocakova, M., Bocak, L.; Vogler, A. P. 2007. A Comprehensive Phylogeny of Beetles Reveals the Evolutionary Origins of a Superradiation. *Science*, 318: 913-1916.
- Iablokoff-Khnzorian, S. M. 1977. Uber die Phylogenie der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). *Entomologische Abhandlungen*, 41: 135–200.
- Iglesias, A., A. Artabe, E. Morel. 2011. The evolution of Patagonian climate and vegetation from the Mesozoic to the present. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2011, 103: 409–422. With 1 figure.

- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). 1999. *International Code of Zoological Nomenclature, Fourth Edition. International Commission on Zoological Nomenclature, The Natural History Museum, London, U.K.* 156 p.
- Janssens, A. 1947. Contribution à l'étude des coléoptérés lamellicornes de la faune Belge. I Table de détermination générique des larves. *Bulletin du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique*, 23(6): 1-14.
- Janssens, A. 1949. Table synoptique et essai de classification pratique des Coléoptères Scarabaeidae. *Bulletin Institut des Royal Sciences Naturalles Belegique*, 25 (15): 1-30.
- Janssens, A. 1960. Faune de Belguque, Insectes, Coléoptèrères lamellicornes. Patrimoine de *l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique*, Brussels.
- Jarnevich, C. S. & L. V. Reynolds. 2011. Challenges of predicting the potential distribution of a slow-spreading invader: a habitat suitability map for an invasive riparian tree. *Biological Invasions*, 13:153-163.
- Johnson, K. 1992. A high Andean new species of *Terra* (Lepidoptera, Lycaenidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 100: 522–526.
- Katinas, L. 1995. Tribu XII. Mutisieae Cass. *Flora Fanerogámica Argentina*, 13: 1–58.
- Keffer, S. L. 1996. Systematics of the New World waterscorpion genus *Curicta* Stal (Heteroptera: Nepidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 104: 117–215.
- Klausnitzer, B. & F.-T. Krell. 1996. Scarabaeoidea. Die Larven der Käfer Mitteleuropas 3 Bd, Polyphaga, Teil 2 (ed. By B. Klausnitzer), pp. 11–89. Goecke & Evers, Krefeld.
- Kluge, A .G., and J. S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18:1-32.
- Kukalová-Peck, J. & J. F. Lawrence. 1993. Evolution of the hind wing in Coleoptera. *Canadian Entomologist*, 125: 181–258.
- Kuschel, G. 1969. Biogeography and ecology of South American Coleoptera. En: Fittkau E. J., J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe, & H. Sioli (eds.), *Biogeography and ecology in South America*, Dr. W. Junk Publishers, The Hague. Vol. 2: 709-722.
- Lacordaire, Th. 1856. *Histoire Naturelle des Insectes*. Librairie Enciclopedique de Roret, ParisBates 1886-1888.

- Lanteri, A. A. 1990a. Revisión sistemática del género *Priocyphus* Hustache 1939 y creación de los géneros *Priocyphopsis* y *Lamprocyphopsis* (Coleoptera, Curculionidae). *Revista Brasileira de Entomología*, 34: 403–422.
- Lanteri, A. A. 1990b. Revisión sistemática y análisis filogenético de las especies del género *Enoplopactus* Heller 1921 (Coleoptera, Curculionidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 61: 71–92.
- Lanteri, A. A. 1992. Systematics, cladistics and biogeography of a new weevil genus, *Galapaganus* (Coleoptera: Curculionidae) from the Galapagos Islands, and coasts of Ecuador and Peru. *Transactions of the American Entomological Society*, 118: 227–267.
- Lanteri, A. A. & J. J. Morrone. 1991. Cladistic analysis of *Priocyphus* Hustache and related genera (Coleoptera: Curculionidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 93: 278–287.
- Lanteri, A. A. & M. M. Cigliano (eds.). 2006 (3° ed.). *Sistemática Biológica: Fundamentos Teóricos y Ejercitaciones*. EDULP (Editorial de la UNLP), Colección Naturales 241 pp.
- Larsén, O. 1966. On the morphology and function of the locomotor organs of the Gyrinidae and other Coleoptera. *Opuscula Entomologica Supplementum*, 30: 1–242.
- Lawrence, J.F. & A. F. Newton, Jr. 1982. Evolution and classification of beetles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 261-290.
- Lawrence, J. F. & A. F. Newton. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes and references, and data on family-group names), pp. 779-1006. In: Pakaluk, J. & Slipinski, S. A. (Eds.), *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*, Warsaw: Muzeum i Instytut Zoologii PAN. 277 p.
- Lawrence, J. F.; A. Slipinski, A. E. Seago, M. K. Thayer, A. F. Newton, A. E. Marvaldi. 2011. Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and larvae. *Annales Zoologici*, 61: 1–217.
- Löbl I. & A. Smetana. 2006 Catalogue of Palaearctic Coleoptera Vol. 3 Apollo Books Stenstrup :1-690 (1-313).

- Lumaret, J. P. & P. Tauzin. 1992. Le genre *Propomacrus* Newmann 1837, Données biologiques et morphologie larvaire. (Col. Scarab., Euchiridae). *Nouvelle Revue d'Entomologie* (NS), 9: 173–180.
- Mares, M. A. 1985. Mammal faunas of xeric habitats and the Great American Interchange. In: Stheli, F., Webb, S.D. (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, pp. 489–520.
- McQuillan, P. B. 1985. The identification of root-feeding cockchafer larvae (Col. Scar.) found in pastures in Tasmania. *Australian Journal of Zoology*, 33: 509–546.
- Maddison, W. P. & D. R. Maddison. 2011. *Mesquite: A Modular System for Evolutionary Analysis*. Version 2.75. [WWW document]. URL <http://mesquiteproject.org> [accessed on 1 November 2011].
- Martínez A. 1947 Insectos nuevos o poco conocidos V. El género *Pseudocanthon* Bates, y algunas especies nuevas o poco conocidas de Scarabaeidae. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 13(1-5):263-280.
- Martínez A. 1956. Notas Coleopterológicas VII. Anales de la Sociedad Científica Argentina 160(4-6):78-97.
- Martínez, S. 1989. El género *Azorella* (Apiaceae-Hydrocotyloideae) en la Argentina. *Darwiniana*, 29: 139–178.
- Matsuda, R. 1970. Morphology and evolution of the insect. Thorax. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*. No. 76. 431 pp.
- Maury, E. A. 1982. El género *Timogenes* Simon, 1880 (Scorpiones, Bothriuridae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 41: 23–48.
- Maury, E. A. 1983. Los *Pseudocleobis* del oeste árido argentino (Arachnida, Solifugae, Ammotrechidae). *Physis* (Buenos Aires) C, 41, 169–174.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species, and Evolution: An Abridgment of Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge (MA), 453 pp.
- Medvedev, S. I. 1976. Sistematike i Filogenii Platinchatouyx Zhukov Palearktiki. *Entomologickoe Obozr.* CCCP 55 (2): 400-409.
- Micó, E., M. A. Morón, P. Šípek, P., E. Galante. 2008. Larval morphology enhances phylogenetic reconstruction in Cetoniidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) and allows the interpretation of the evolution of larval feeding habits. *Systematic Entomology*, 33: 128-144.

- Ming, B.; G. B. Rolf, S. Chung-Kun, R. Dong, Y. Xing-Ke. 2012: Septiventeridae, a new and ancestral fossil family of Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) from the Late Jurassic to Early Cretaceous Yixian Formation, *Journal of Systematic Palaeontology*, DOI:10.1080/14772019.2012.660995.
- Monaghan, M., J. G. Inward, T. Hunt, A. P. Vogler. 2007. A molecular phylogenetic analysis of the Scarabaeinae (dung beetles). *Molecular Phylogenetics and Evolutions*, 45(2): 674-692.
- Morello, J. 1958. La provincia biogeográfica del Monte. *Opera Lilloana*, 2: 1–155.
- Morón, M. A. 1986. El género *Phyllophaga* en México. Morfología, distribución y sistemática supraespecífica (Insecta: Coleoptera). Instituto de Ecología, A. C. México, D. F.
- Morón, M. A. 1991. Larva and pupa of *Aegidium cribratum* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Orphninae). *Coleopterists Bulletin*, 45(4): 360-367.
- Morón, M. A. 2004. Escarabajos: 200 millones de años de Evolución. 2a edición. *Instituto de Ecología, A. C. y Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, Zaragoza, España. 204 pp.
- Morrone, J. J. 1993. Cladistic and biogeographic analyses of the weevil genus *Listroderes* Schoenherr (Coleoptera: Curculionidae). *Cladistics*, 9: 397–411. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.1993.tb00233.x>.
- Morrone, J. J. & M. del C. Coscarón. 1996. Distributional patterns of the American Peiratinae (Heteroptera: Reduviidae). *Zoologische Medelingen Leiden*, 70: 1–15.
- Morrone, J.J. 2000. What is the Chacoan subregion? *Neotropica*, 46: 51–68.
- Morrone, J. J. 2001. Toward a formal definition of the Paramo-Punan subregion and its provinces. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie*, 3: 1–12.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology*, 51: 467–494. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130447>
- Morrone, J. J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782: 110 pp.
- Müller, P. 1973. The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm: A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscapes. Junk, The Hague, 244 pp.
- Nel, A. & C. H. Scholtz. 1990. Comparative morphology of the mouthparts of adult Scarabaeoidea (Coleoptera). *Entomology Memoir Department of Agricultural Development*, No. 80: 83 pp.

- Neita, J. C. & A. Gaigl. 2008. *Escarabajos de importancia agrícola en Colombia (Coleoptera: Scarabaeidae "Pleurosticti")*. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Agronomía. Bogotá D. C. 160 p.
- Neita, J. C. & M. A. Morón. 2008. Estados inmaduros de *Ancognatha ustulata* (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae: Cyclocephalini). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 355-361.
- Neita, J. C. & J. Orozco. 2009. Description of immature stages of *Heterogomphus dilaticollis* Burmeistera and *Podischnus agenor* (Olivier) (Scarabaeidae: Dynastinae: Oryctini) with a key to the known larvae of Dynastinae on the world. *Zootaxa*, 2168: 34-44pp.
- Neita, J. C. & B. C. Ratcliffe. 2011. Immature stages of *Homophileurus tricuspis* Prell (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) with notes on natural history and distribution in Colombia. *Zootaxa*, 2915: 20–28.
- Neita, J. C., M. A. Morón, C. Zuluaga. 2012. Description of the Immature Stages of Four Species of Macroductylini (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae). *Neotropical Entomology*, 41:150–162.
- Neita, J. C. & B. C. Ratcliffe. 2011. Immature stages of *Homophileurus tricuspis* Prell (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Phileurini) with notes on natural history and distribution in Colombia. *Zootaxa*, 2915: 20–28.
- Neita, J. C.; C. M. Oliveira, M. A. Morón. 2014. Larval And Pupal Descriptions of Two *Aegopsis* Species (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae). *Florida Entomologist*, 97(1):114-125.
- Nikolajev, G. V. 2007. *Mezozoiskii Etap Evolyutsii Plastinchatousykh (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea)*. Kazak Universiteti, Almaty, 222 pp.
- Nixon, K. C. (1999-2002). WinClada ver. 1.0000 Published by the author, Ithaca, NY, USA.
- Noonan, G. R. 1981a. South American species of the subgenus *Anisotarsus* Chaudoir (genus *Notiobia* Perty; Carabidae: Coleoptera). Part I: Taxonomy and natural history. *Contributions in Biology and Geology of the Milwaukee Public Museum*, 44: 1–84.
- Noonan, G. R. 1981b. South American species of the subgenus *Anisotarsus* Chaudoir (genus *Notiobia* Perty; Carabidae: Coleoptera). Part II: Evolution and biogeography. *Contributions in Biology and Geology of the Milwaukee Public Museum*, 45: 1–117.
- Olrog, C. C. 1984. Las aves argentinas: Una nueva guía de campo. Administración de Parques Nacionales, Colección Guías de Campo no. 1, Buenos Aires, 352 pp.

- Ocampo, F. & D. Hawks. 2006. Phylogenetic Analysis of the Scarab Family Hybosoridae and Monographic Revision of the New World Subfamily Anaidinae (Coleoptera: Scarabaeoidea). 2. Molecular Phylogenetics and Systematic Placement of the Family Hybosoridae (Coleoptera : Scarabaeoidea),” *Bulletin University of Nebraska State Museum*, 19: 7–12.
- Ocampo, F.C. & F. Vaz-de-Mello. 2008. The genus *Xenaclopus* Arrow (Coleoptera: Scarabaeidae): redescription and removal from the Aclopininae, with systematic notes. *Zootaxa*, 1916, 57–62.
- Ocampo, F.C. & J. Colby. 2009. *Parallidiostoma tricornum* Ocampo and Colby, a new genus and species of Allidiostomatinae from Peru (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*, 2287: 64–68.
- Ohaus, F. 1910. Neue Coleoptera lamellicornia aus Argentinien. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1910: 173–186.
- Orozco, J. & L. Pardo. 2004. Description of the immature stages of three species of American Cetoniinae (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae). *Zootaxa*, 769:1-14.
- Ojeda, A., A. Novillo, R. A. Ojeda, S. Roig-Juñent. 2013. Geographical distribution and ecological diversification of South American octodontid rodents. *Journal of Zoology*. Print ISSN 0952-8369.
- QGIS Development Team (2013). QGIS v2.0.1. Geographic Information System User Guide. Open Source Geospatial Foundation Project. – Electronic document, available at: <http://download.osgeo.org/qgis/doc/manual/<DOCUMENT>> [Verified January 2014].
- Pacheco, V. & B. D. Patterson. 1992. Systematic and biogeographic analyses of four species of *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae), with emphasis on Peruvian forms. *Memorias del Museo de Historia Natural (Lima)*, 21: 57–81.
- Pascual, R. & E. Ortiz-Jaureguizar. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal Human Evolution*, 19: 23-60.
- Patton, J. L. & M. F. Smith. 1992. Evolution and systematics of Akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae) of Peru, with emphasis on the genus *Akodon*. *Memorias del Museo de Historia Natural (Lima)*, 21: 83–103.
- Paulian, R. 1945. Coléoptères Scarabéides de l’Indochine (Première Partie). *Faune de l’Empire Français*, III. Librairie Larose, Paris. 225 pp.
- Paulian, R. & J-P. Lumaret. 1982. La larve des Orphnidae. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 87: 263-272.

- Pearce, J. & S. Ferrier. 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling*, 133:225–245.
- Philippi, F. 1873. Chilenischen Insekten Stettiner Entomologische Zeitung. Stettin 34:296-316.
- Phillips, S. J., M. Dudík, J. Elith; C. H. Graham, A. Lehmann, J. Leathwick, S. Ferrier. 2009. Sample selection bias and presence-only distribution models: implications for background and pseudo-absence data. *Ecological applications*, 19: 181-97.
- Philips, T. K., E. Pretorius, C. H. Scholtz. 2004. A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling an evolutionary history. *Invertebrate Systematics*, 18: 53–88.
- Platnick, N. I. 1975. A revision of the South American spider genus *Trachelopachys* (Araneae, Clubionidae). *American Museum Novitates*, 2589: 1–25.
- Platnick, N. I. & M.U. Shadab. 1979. A revision of the Neotropical spider genus *Echemoides*, with notes on other echemines (Araneae, Gnaphosidae). *American Museum Novitates*, 2669: 1–22.
- Ramos, K. S. & G. A. R. Melo. 2010. Taxonomic revision and phylogenetic relationships of the bee genus *Parapsaenythia* Friese (Hymenoptera, Apidae, Protandrenini), with biogeographic inferences for the South American Chacoan subregion. *Systematic Entomology*, 35: 449–474. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.00518.x>
- Rand G. M. & J. R. Newman. 1998. The applicability of habitat evaluation methodologies in ecological risk assessment. *Human and Ecological Risk Assessment*, 4:905-929.
- Redford, K. H. & J. F. Eisenberg. 1992. Mammals of the Neotropics: The southern Cone. *Vol. 2. The University of Chicago Press, Chicago and London*, 406 pp.
- Ratcliffe, B. C., M. L. Jameson, A. B. T Smith. 2002. Scarabaeidae Latreille 1802, pp. 39-81. In: Arnett, R. H. Jr., M. C. Thomas, P. S. Skelley & J. H. Frank (Eds.). *American Beetles Volume 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. CRC Press, Boca Raton, 881 p.
- Reig, O. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos. *Monografía Naturae*, 1: 1-159.
- Reyes–Castillo, P. 1970. Coleoptera Passalidae: Morfología y división en grandes grupos géneros americanos. *Folia Entomologica Mexicana*, 20-22: 1-236.
- Ritcher, P. O. 1945. Coprinae of eastern North America with descriptions of larvae and keys to genera and species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Kentucky Agricultural Experiment Station Bulletin*, No.477: 1-27.

- Ritcher, P. O. 1966. White Grubs and their Allies. A Study of North American Scarabaeoid Larvae. Oregon State Monographs. Studies in Entomology. Oregon State University Press, Corvallis.
- Ritcher, P. O. 1969a. Morphology of the posterior procoxal bridges in Scarabaeoidea (Coleoptera). *Coleopterists Bulletin*, 23: 89-92.
- Ritcher, P. O. 1969b. Spiracles of adult Scarabaeoidea (Coleoptera) and their phylogenetic significance, I. The abdominal spiracles. *Annals of the Entomological Society of America*, 62: 869-880.
- Ritcher, P. O. 1969c. Spiracles of adult Scarabaeoidea (Coleoptera) and their phylogenetic significance, II. Thoracic spiracles. *Annals of the Entomological Society of America*, 62: 1388-1398.
- Roig-Alsina, A. 1989. La posición sistemática de los grupos hasta ahora incluidos en *Chirodamus* Haliday sensu lato y revisión de *Pompilocalus* gen. nov. (Hymenoptera, Pompilidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 47: 79– 84.
- Roig-Juñent, S. 1992. Revisión del género *Barypus* Dejean, 1828 (Coleoptera: Carabidae). Parte III. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 51: 1–27.
- Roig-Juñent, S. 1993. Insectos de América del Sur su origen a través del enfoque de la biogeografía histórica. *Multequina* 1: 107-114.
- Roig-Juñent, S. 1994. Historia biogeográfica de América del Sur austral. *Multequina (Mendoza)*, 3: 167–203.
- Roig-Juñent, S. 2002. Nuevas especies de *Cnemalobus* (Coleoptera: Carabidae) y consideraciones filogenéticas y biogeográficas sobre el género. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 61 (3-4): 51-72.
- Roig-Juñent, S. & A. C. Cicchino. 1989. Revisión del género *Barypus* Dejean, 1828 (Coleoptera: Carabidae: Broscini). Parte I. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción*, 60, 201–225.
- Roig-Juñent, S. & G. E. Flores. 1995. Análisis cladístico del género *Cnemalobus* (Coleoptera: Carabidae: Cnemalobini). *Boletín de la Sociedad Biológica de Concepción* 66: 155-168.
- Roig-Juñent, S.; G. Flores, S. Claver; G. Debandi; A. Marvaldi. 2001. Monte desert (Argentina): Insect biodiversity and natural areas. *Journal of Arid Environments*, 47: 77–94. <http://dx.doi.org/10.1006/jare.2000.0688>.
- Roig-Juñent, S. & G. E. Flores. 2001. Historia biogeográfica de las áreas áridas de América del Sur Austral, pp. 257–266. In: J. Llorente Bousquets and J. J. Morrone (eds.), *Introducción a la*

- biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F.
- Roig-Juñent, S., C. M. Domínguez, G. E. Flores, C. Mattoni. 2006. Biogeographic history of South American arid lands: a view from its arthropods. *Journal of Arid Environments*, 66: 404–420.
- Roig-Juñent, S., M. F. Tognelli, J. J. Morrone. 2008. Aspectos biogeográficos de la entomofauna argentina. Claps, L. E., Debandi G., S. Roig-Juñent & (Eds.). *Diversidad de Artrópodos argentinos*, vol. 2: 11-30. *Sociedad Entomológica Argentina ediciones*, Tucumán. ISBN 978-987-21319-2-0.
- Roig, F. A., S. Roig-Juñent, V. Corbalan. 2009. Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments*, 73: 164–172.
- Ronquist, F. 1996. DIVA v. 1.1. Computer program for MasOS and Win32. URL: <http://morphbank.ebc.uu.se/DIVA> (accessed December 10, 2008).
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46: 195-203.
- Ruiz, F. 1924. El género *Idiostoma* en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 1924: 99-101.
- Salazar-Niño, K. & J. E. Serrão. 2015. Description of the immature stages of nine species of *Veturius* (Coleoptera: Passalidae). *Zootaxa*, <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3925.1.6>.
- Sanmartín, I. & F. Martín-Piera. 2003. First phylogenetic analysis of the subfamily Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae): the Palearctic Pachydeminae. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41: 2–46. doi:10.1046/j.1439-0469.2003.00179.x.
- Schaerffenberg, B. 1941. Bestimmungsschlüssel der wichtigsten deutschen Scarabaeidenlarven. *Zeitschrift für Pflanzen-krankheiten Pflanzenpathologie und Pflanzenschutz*, 51. 24-42.
- Solomon, J. C. 1982. The systematics and evolution of *Epilobium* (Onagraceae) in South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69, 239–335. <http://dx.doi.org/10.2307/2398938>.
- Scholtz, C. H. 1990. Revision of the Trogidae of South America (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Natural History*, 24: 1391–1456.
- Scholtz, C. H. 1990. Phylogenetic trends in the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Journal of Natural History* 24, 1027–1066.
- Scholtz, C. H.; d’Hotman, D.; Nel, A. 1987. Glaresidae, a new family of Scarabaeoidea (Coleoptera) to accommodate the genus *Glaresis* Erichson. *Systematic Entomology*, 12: 343–354.

- Scholtz, C. H., D. J. Browne, J. Kukulov'a-Peck. 1994. Glaresidae, archaeopteryx of the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 19: 259–277.
- Scholtz, C. H., & Grebennikov, V. V. 2005. Scarabaeoidea Latreille, 1802, pp. 368-425. In: R. G. Beutel & R. A. B. Leschen (Eds.) *Handbook of Zoology, Coleoptera, Beetles. Volume 1. Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*. Berlin, New York: Walter de Gruyter. 567 p.
- Schuh, R. T. & M. D. Schwartz. 1985. Revision of the plant bug genus *Rhinacloa* Reuter with a phylogenetic analysis (Hemiptera: Miridae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 179: 382–470.
- Sharp, D. & F. Muir. 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Transactions of the Entomological Society of London part. III*: 477-642.
- Snodgrass, R. E. 1935. Principles of insect morphology. Mc. Graw Hill Book Company, N. Y. 667 pp.
- Shmida, A. 1985. [Biogeography of the desert floras of the world](#). In: Hot Deserts. Evenari, M. and I. Noy-Meir and D.W. Goodall (eds.) *Ecosystems of the World, Vol. 12a. Hot Deserts and Arid Shrublands*, Elsevier Amsterdam. pp. 23-77.
- Šípek, P., P. Janšta, D. Král. 2011. Immature stages of Euchirinae (Coleoptera: Scarabaeoidea): genera *Cheirotonus* and *Propomacrus* with comments on their phylogeny based on larval and adult characters. *Invertebrate Systematics*, 25: 282-302.
- Smith, A. B. T. 2006. A review of the family-group names for the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera) with corrections to nomenclature and a current classification. *Coleopterists Society Monograph*, 5, 144–204.
- Smith, A. B. T.; D. C. Hawks, J. M. Heraty. 2006. An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analyses. *Coleopterists Society Monograph*, 5: 35-46.
- Smith, A. G.; D. G. Smith, M. Funnell. 1994. *Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Solbrig, O. T.; W. F. Blair, F.A. Enders, A. C. Hulse, J. H. Hunt, M. A. Mares, J. Neff, D. Otte, B. Simpson, C. S. Tomoff. 1977. The biota, the dependent variable. In: Orians, G.H., Solbrig, O.T. (Eds.), *Convergent Evolution in Warm Deserts, an Examination of Strategies and Patterns*

- in Deserts of Argentina and the United States. Dowden, Hutchinson & Ross Inc., Pennsylvania, pp. 50–66.
- Sole, C. L.; H. Wirta, S. A. Forgie, C. H. Scholtz. 2011. Origin of Madagascan Scarabaeini dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): dispersal from Africa. *Insect Systematics & Evolution*, 42: 29–40.
- Steinheil, E. 1872. Symbolae ad historiam Coleopterorum Argentinae meridionalis, ossia numerazione dei coleotteri raccolti dal Prof. Strobel, durante il suo soggiorno in Buenos Aires e nei viaggi de la intrapresi a Mendoza e nal Chili, indi a Bahia Blanca ed al Carmen de los Patagones; e descrizione delle specie nuove Atti della *Società Italiana di Scienze Naturali*, 15: 554-578.
- Tanner, V. M. 1927. The genitalia of female Coleoptera. *Transactions of the American Entomological Society*, 53: 3–50.
- Tognelli, M. F.; S. A. Roig-Juñent, A. E. Marvaldi, G. E. Flores, J. M. Lobo. 2009. An evaluation of methods for modelling distribution of Patagonian insects. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82: 347-360.
- Troncoso, A. & E. J. Romero. 1998. Evolución de las comunidades florísticas en el extremo sur de Sudamérica durante el Cenofítico. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, 68: 149-172.
- Van-Horne B. & J. A. Wiens 1991. Forest bird habitat suitability models and the development of general habitat models. Fish and Wildlife Research 8: Report of the United States Department of the Interior Fish and Wildlife Service; Washington, D.C.
- Volkheimer, W. 1971. Algunos adelantos en la microbio-estratigrafía del Jurásico en la Argentina y su comparación con otras regiones del hemisferio austral. *Ameghiniana*, 8: 341-355.
- Wheeler, Q. D. & N. I. Platnick. 2000. The Phylogenetic Species Concept (sensu Wheeler and Platnick). In: Wheeler, Q.D. & Meier, R. (eds.), *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. New York: Columbia University Press, 55-69.
- Wilford, G. E. & P. J. Brown. 1994. Maps of the Late Mesozoic–Cenozoic Gondwana break-up: some paleogeographical implications. In: Hill RS, ed. *History of the Australian vegetation*. Cambridge: Cambridge University Press, 5–13.
- Wygodzinsky, P. & S. Coscarón. 1989. Revision of the black fly genus *Gigantodax* (Diptera: Simuliidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 189: 1–269.

Yan, Y.; A. J. Harris, H. Xingjin. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetic and Evolution*, 56, 848–850.

Yan Yan, Y.; A. J. Harris, H Xingjin. RASP (reconstruct ancestral state in phylogenies) 1.1. Available at: <http://mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP>.

Apéndices

Apéndice 1. Taxones usados en el análisis de Caracteres. Las especies codificadas en el análisis corresponden aquellas marcadas con el *.

Trogidae:

Omorgus borrei (Harold, 1872).

Polinoncus gemmifer (Blanchard, 1846)*

Trox scaber (Linnaeus, 1767).

Geotrupinae.

Bolborhinum laesicolle (Fairmaire, 1856)

Neoathyreus sp.

Taurocerastes patagonius Philippi, 1866

Pleocomidae.

Pleocoma fimbriata LeConte, 1856.

Lucanidae

Sclerostomus varasi Nagel, 1932

Sphaenognathus feisthamelii (Guérin-Méneville, 1838).

Passalidae.

Passalus sp.

Petrejoides sp.

Glaresidae.

Glaresus sp.

Glaphyridae.

Lichnanthe ursina (LeConte, 1861)

Ochodaeidae.

Parochodaeus sp.

Scarabaeidae.

Aclopinae

Aclopus sp. [Brasil?]*

Aclopus brunneus Erichson 1835.*

Desertaclopus atacamensis Ocampo y Mondaca 2012.*

Gracilaclopus candelariae Ocampo y Mondaca 2012.*

Gracilaclopus electricus Ocampo y Mondaca 2012.

Neophanognatha jenseni (Heller, 1907).

Phaenognatha aequistrata Arrow, 1909.

Allidiostomatinae

Allidiostoma bosqui Gutiérrez, 1946.

Allidiostoma halffteri Martínez, 1956.

Allidiostoma hirtum (Ohaus, 1910).

Allidiostoma landbecki (Philippi, 1873).

Allidiostoma monrosmuntanolae Martínez, 1947.

Allidiostoma ramosae Martínez, 1947.

Allidiostoma rufum (Arrow, 1904).

Allidiostoma simplicifrons (Fairmaire, 1885).

Allidiostoma strobili (Steinheil, 1874).

Allidiostoma n. sp1.

Allidiostoma n. sp2.

Allidiostoma n. sp3.

Parallidiostoma tricornis Ocampo y Colby, 2009.

Aphodiinae

Aphodius sp.*

Lomanoxia ovalis (Schmidt 1911)

Cetoniinae

Gymnentis litigiosa (Gory y Percheron, 1833)*

Cetonia aurata (Linnaeus, 1761).

Genuchinus sp.

Euphoria lurida (Fabricius, 1775)*

Inca bonplandi (Gyllenhal, 1817)

Dynamopodinae

Orubesa atheta Semenov, 1896d*

Orubesa semenowi Arrow, 1913c.*

Dynastinae

Aspidolea sp.

Ancognatha scarabaeoides Erichson, 1847.

Archophileurus chaconu (Kolbe, 1910)*

Cyclocephala putrida Burmeister, 1847*

Cyclocephala mafafa Burmeister, 1847

Euetheola bidentata (Burmesiter, 1847)*

Dynastes hercules (Linnaeus, 1758)

Golofa argentina Arrow, 1911*

Hemiphileurus sp.

Phileurus didymus (Linnaeus, 1758)

Pentodon idiota (Herbst, 1789)

Strategus argentinus Kolbe, 1906.

Tomarus ebenus (Erichson, 1847)

Eucherinae

Cheirotonus macleayi Hope, 1840.

Lichninae

Arctodium discolor (Erichson, 1835).

Lichnia limbata Erichson, 1835.

Melolonthinae

Acyclochilus sp.

Ancistrosoma argentinum Moser, 1921b.*

Astaena sp.*

Burmeisteriellus mirabilis (Schickendantz, 1868)*

Ceraspis sp.*

Clavipalpus sp.

Coenonichia sp.

Hoplia sp1*

Liogenys sp.

Maladera sp.

Macroductylus sp.

Maladera holocerisea (Scopoli, 1772)

Melolontha melolontha (Linnaeus, 1758).

Melolontha papposa Illiger, 1803*

Myloxena vestita Berg, 1881.*

Pachrodema abnormis Moser, 1908.*

Panotrogus sp.

Phyllophaga sp.*

Plectris sp.

Polyphylla sp.

Sericoides sp.*

Xenaclopus borneensis Arrow, 1915 *

Orphninae

Aegidinus brasiliensis Arrow, 1904*

Aegidium dominicensis Cartwright & Chalumeau, 1977*

Chaetonyx robustus Schaum, 1862

Hybalus tingitanus Fairmaire, 1852*

Orphnus marysoriensis Westwood, 1845*

Paraegidium costalimai Vulcano, Pereira, and Martínez, 1966*

Pseudorphnus olsoufieffi Paulian, 1977

Pachypodinae

Pachypus candidae (Petagna, 1786)*

Rutelinae

Geniates sp.*

Hylamorpha elegans (Burmeister, 1844).

Leucothyreus sp.

Paranomala carlsoni (Hardy, 1976).*

Pelidnota fulva Blanchard, 1850*

Platycoelia inflata Ohaus, 1904.*

Popilia japonica (Newman, 1841).*

Rutela sanguinolenta Waterhouse, 1874*

Strigoderma sp.

Scarabaeinae

Canthon sp.*

Dichotomius sp.*

Deltochilum sp.

Digitontophagus gazella (Fabricius, 1787).*

Eurysternus plebejus Harold, 1880.

Megathopa sp.

Ontherus sp.

Onthophagus sp.*

Sulcophanaeus imperator (Chevrolat, 1844).

Scybalophagus rugosus (Blanchard, 1845).

Apéndice 2. **Relación de caracteres y estados usados en el análisis cladístico y figuras.**

1. Clípeo y labro.
Separado por una sutura (0) (Fig. 85a); fusionado (1) (Fig. 85b). (CI=33, RI=0).
2. Pubescencia en el clípeo y la frente.
Presente (0) (Fig. 86a); Ausente (1) (Fig. 86b). (CI=10, RI=60).
3. Puntos en el clípeo.
Densas (0) (Fig. 86d); Escasas (poco densas) (1) (Fig. 86c) (CI=16, RI=37).
4. Posición del labro en la oclusión mandibular.
Expuesto sobre las mandíbulas (0) (Figs. 86e,d); Oculto bajo el clípeo (1) (Figs. 86a,f). (CI=25, RI=88).
5. Canthun ocular.
Ausente (0) (Fig. 86g); Presente (cubriendo completamente el diámetro del ojo) (1) (Fig. 86e); Presente (no cubriendo completamente el diámetro del ojo) (2) (Figs. 86a e, f; 87a). (CI=50, RI=33).
6. Escotadura frente al canthun ocular.
Ausente (0) (Figs. 86a, 87a); Presente (1) (Fig. 87b). (CI=100, RI=100).
7. Borde lateral del clípeo.
Enteros (redondeados) (0) (Figs. 85e, d, f, g; 87c); Interrumpidos (rectos) (1) (Figs. 85c, 87d); Constreñido (2) (Fig. 87e). (CI=25, RI=50).
8. Dientes en el clípeo.
Ausentes (0) (Figs. 85e, 87c); Presente (Dos dientes) (1) (Figs. 85c, f, g); Presentes (Tres dientes) (2) (Fig. 85d); Presente (un diente medio) (3) (Fig. 86g). (CI=30, RI=65).
9. Dientes clipeales.
Contiguos (0) (Fig. 85c); Separados (1) (Fig. 86g). (CI=33, RI=33).
10. Proceso medio cefálico en machos.
Ausente (0) (Fig. 88a); Longitud menor a la amplitud interocular (1) (Fig. 88b); Longitud mayor a la amplitud interocular (2) (Fig. 88c). (CI=28, RI=76).
11. Mandíbula.
Prosteca ausente (0) (Fig. 88d); Prosteca presente (1) (Figs. 88e, f; 89a-d; 90a-c). (CI=33, RI=85).
12. Mandíbula, brustía mesial.
Pequeña (0) (Fig. 88f); Larga (1) (Fig. 90e); Ausente (2) (Fig. 88d). (CI=22, RI=50).
13. Mandíbulas (área molar).
Desarrollada (con líneas de dientes transversales) (0) (Figs. 90a, c); Desarrollada (sin líneas transversales) (1) (Figs. 88e, f; 89a-d; 90b); Atrofiada (2) (Fig. 88d). (CI=33, RI=87).
14. Mandíbula (conducto mandibular).
Ausente (0) (Figs. 90a, b); Presente (1) (Figs. 88e, 90d). (CI=100, RI=100).
15. Forma de las mandíbulas.
Robustas (0) (Fig. 89a); Agudas hacía el ápice (recta) (1) (Figs. 89b, d); Agudas hacía el ápice (curvada) (2) (Fig. 89c). (CI=12, RI=48).

16. Área apical incisora de las mandíbulas.
Fuertemente curvadas, con un ápice agudo (0) (Fig. 89c); ligeramente curvadas, con el ápice agudo (1) (Fig. 89d); Ápice agudo, sin curvatura (2) (Fig. 89b); Redondeadas (3) (Fig. 89a). (CI=10, RI=60).
17. Área incisora de las mandíbulas.
Sin dientes internos y externos (0) (Figs. 88d-f); Con un diente externo (1) (Fig. 90e); Con dientes internos (2) (Fig. 90a-c). (CI=25, RI=64).
18. Número de quillas en la cara interna de las mandíbulas que se extienden hacia el cóndilo.
Una quilla, sin surco mesial (0) (Fig. 90e); Dos quillas, las cuales forman un surco mesial (1) (Figs. 88e; 90a-c); Quillas ausentes (2) (Fig. 88d). (CI=22, RI=61).
19. Margen anterior del labro.
Mesialmente sinuado (0) (Fig. 89e); Mesialmente, continuo (1) (Fig. 89e); Mesialmente con un diente (2) (Fig. 89f). (CI=18, RI=54).
20. Labro.
Similar en tamaño al clípeo (0) (Fig. 89g); Distintivamente más pequeño que el clípeo (1) (Figs. 86c, e). (CI=25, RI=57).
21. Forma del labro.
Más ancho que largo (0) (Fig. 89h); Tan largo como ancho (1) (Fig. 89j); Más largo que ancho (2) (Fig. 89i). (CI=60, RI=20).
22. Galea.
Ausente (0) (Fig. 90f); Presente (1) (Figs. 90 h, I; 91 a, f). (CI=33, RI=50).
23. Galea.
Borde interno membranoso (0) (Figs. 91a, b, c); Borde interno ligeramente a fuertemente esclerosado (1) (Fig. 91e). (CI=50, RI=95).
24. Galea.
Apicalmente con sedas delgadas y largas (0) (Fig. 89k); Apicalmente con sedas gruesas y largas (1) (Fig. 89l); Apicalmente con sedas delgadas y cortas (2) (Fig. 89m); Sedas ausentes (3) (Fig. 91e). (CI=16, RI=66).
25. Galea.
Unida basal y distal (0) (Figs. 91a, b); Con una sola unión (1) (Figs. 90g, 91e). (CI=50, RI=95).
26. Galea (dientes).
Presentes (0) (Fig. 91e); Ausentes (1) (Fig. 91a-d). (CI=33, RI=85).
27. Longitud de la galea con respecto al esclerito (ventro estipe).
Más larga (0) (Fig. 91a); Más corta (1) (Fig. 91b); Tres veces más larga o más (2) (Fig. 91c). (CI=28, RI=50).
28. Proceso dorsal del mediostipe, apicalmente.
No amplio (0) (Figs. 91d, g); Amplio (1) (Fig. 91e); Ausente (2) (Fig. 91f); Agrandado y ampliamente fusionado con la lacinia y el mediostipe (3) (Fig. 91h). (CI=16, RI=68).
29. Lacinia.
Ausente (0) (Fig. 90f); Presente (1) (Figs. 90g, h; 91a-i). (CI=50, RI=66).

30. Lacinia distalmente.
Larga, llegando a la parte media de galea, pero no fusionado con galea basalmente (0) (Fig. 91g); Corta, llegando al menos a la base la galea (1) (Figs. 90h; 91a,b). (CI=20, RI=76).
31. Lacinia basalmente.
No acortada (0) (Fig. 91h); Acortada (1) (Fig. 91c). (CI=33, RI=90).
32. Lacinia apicalmente.
Membranosa (0) (Fig. 90a,b, d); Esclerosada (1) (Figs. 90g, 91e). (CI=25, RI=84).
33. Lacinia (maxadiante y proxadiante).
Presente (0) (Fig. 91f); Ausente (1) (Fig. 91a-e, g, h, i). (no informativo).
34. Basiestipe.
Dos veces más larga que ancha (0) (Fig. 94a); Grueso, ligeramente más largo que ancho (1) (Fig. 94c). (CI=20, RI=74).
35. Basiestipe basalmente.
Sin una proyección aguda (0) (Fig. 91d, g); Con una proyección aguda (1) (Fig. 91i). (CI=100, RI=100).
36. Mentón.
Más amplio que los lóbulos ligulares combinados (0) (Fig. 93d); Tan ancho ó más estrechos que los lóbulos ligulares combinados (1) (Fig. 92b). (CI=11, RI=42).
37. Bordes laterales del mentón.
Redondeados (0) (Fig. 92a); Subparalelos (1) (Fig. 92c); Ligeramente convergentes (2) (Fig. 92d). (CI=15, RI=56).
38. Unión basal (Amplitud del submentón con respecto al mentón).
Más estrecho que los bordes basales del mentón (0) (Figs. 92a,b); Tan amplia como sus bordes basales del mentón (1) (Fig. 92c); Más amplio que los bordes laterales del mentón (2) (Fig. 92e). (CI=33, RI=63).
39. Palpíger y prementón.
Separados por una sutura (0) (Figs. 92a, b, f); Fusionados (sin una sutura visible) (1) (Fig. 92g; 93a); Ampliamente separados por un área membranosa (2) (Fig. 92h). (CI=15, RI=74).
40. Palpíger y lóbulos ligulares.
Separados (0) (Fig. 92h); Fusionados (sin una sutura visible) (1) (Fig. 92g). (CI=33, RI=75).
41. Palpíger.
No cubierto por el prementón y lóbulos ligulares (0) (Fig. 93c); Cubierto por el prementón y lóbulos ligulares (1) (Fig. 92a). (CI=25, RI=66).
42. Palpíger o su equivalente homologo (en vista ventral).
Visible (0) (Figs. 92f, h); No visible (1) (Fig. 91a). (CI=20, RI=42).
43. Premetón y lóbulos ligulares.
Separados por una sutura (0) (Fig. 93d); Fusionado (sin sutura visible) (1) (Figs. 92a; 93b, c). (CI=25, RI=78).
44. Lóbulos ligulares.
Separados (al menos por una sutura) (0) (Figs. 92b; 93d); Fusionado uno al otro (1) (Figs. 92a, c; 93b, c); Fusionado pero fuertemente reducido en tamaño a un pequeño lóbulos ligular medio (2) (Fig. 92d). (CI=22, RI=75).

45. Número de antenómeros.
Diez (0); Nueve (1); Ocho (2). (CI=15, RI=63).
46. Longitud relativa del primer artejo antenal de los machos con respecto a la clava.
Aproximadamente la misma longitud de los segmentos restantes (0) (Fig. 93f);
Aproximadamente la mitad de la longitud de los segmentos restantes (1) (Fig. 95b). (CI=16, RI=64).
47. Borde anterior del pronoto.
Presente (0) (Figs. 93h; 95c, d); Ausente (1) (Figs. 95a, b). (CI=33, RI=71).
48. Pubescencia en el margen anterior del pronoto.
Presente (0) (Figs. 95a, b, f); Ausente (1) (Fig. 95e). (CI=20, RI=85).
49. Superficie del pronoto.
Pubescente (0) (Figs. 95a, b, f); Glabra (1) (Fig. 95e). (CI=11, RI=63).
50. Reborde lateral del pronoto.
Ausente (0) (Fig. 95b); Presente (Con sedas) (1) (Fig. 95c); Presente (Sin sedas) (2) (Fig. 95d). (CI=22, RI=69).
51. Borde latero-posterior del pronoto.
Con sedas delgadas y largas (0) (Figs. 88c; 96a); Sin sedas (Glabro) (1) (Fig. 95e). (CI=8, RI=54).
52. Puntos del pronoto.
Puntos simples (0) (Fig. 109l); Puntos ocelados (1) (Fig. 109k). (CI=12, RI=65).
53. Fóvea anterior en los machos.
Ausente (0) (Figs. 88a; 95d, e, f); Presente con tres fóveas (1) (Fig. 96a); Presente con una fóvea (2) (Figs. 88c; 93h). (CI=18, RI=72).
54. Tubérculos pronotales en los machos.
Ausentes (0) (Figs. 88a; 95d, e, f); Dos pares (un par anterior medio y un par posterior medio) (1) (Figs. 88c; 96a); Un par (posterior) (2) (Figs. 88b; 93h); Uno (en el centro) (3) (Figs. 96b). (CI=25, RI=78).
55. Surco pronotal en machos.
Profundo (0) (Figs. 97a; d); Ligeramente profundo (1) (Fig. 96c); A manera de una línea (2) (Fig. 96d); Ausente (3) (Figs. 95d, e, f). (CI=23, RI=76).
56. Extensión del surco pronotal en los machos.
Proyectado más allá de los procesos pronotales (llegando al borde posterior del pronoto) (0) (Fig. 97a); Proyectado más allá de los procesos pronotales (sin llegar al borde posterior del pronoto) (1) (Fig. 97b); Ligeramente proyectado más allá de los procesos pronotales (una ligera línea media entre medio de los procesos) (2) (Fig. 97c, e, f). (CI=22, RI=36).
57. Amplitud anterior de la fóvea pronotal con respecto a la amplitud del pronoto.
La mitad de la longitud del pronoto (0) (Fig. 97b); Una vez y media la amplitud del pronoto (1) (Fig. 96c); 1/4 la de la amplitud del pronoto (2) (Figs. 88c; 96a). (CI=25, RI=45).
58. Procesos pronotales (en machos).
Contiguos (0) (Fig. 97c); Moderadamente separados (1) (Fig. 97b); Ampliamente separados (2) (Fig. 97a); Ausentes (3) (Figs. 88a; 95d). (CI=33, RI=81).
59. Textura de la superficie.
Rugosa-punteada (0) (Fig. 94b); Punteada (1) (Fig. 94a). (CI=14, RI=70).

60. Puntos dorsales del pronoto.
Puntos densos y fuertes (Valor del diámetro >1.0 mm) (0) (Fig. 97d); Escasos y débiles (Valor del diámetro =0,5mm) (1) (Fig. 97b); Densos y débiles (Valor del diámetro <0,5mm) (2) (Figs. 97a, f). (CI=13, RI=53).
61. Margen basal (membranoso).
Presente (0) (Fig. 95c, d); Ausente (1) (Fig. 95a). (CI=16, RI=61).
62. Longitud del puente procoxal.
Tan largo como la cavidad procoxal (1/1) (0) (Figs. 98b, c); La mitad de la cavidad procoxal (1/2) (1) (Fig. 94g); Inferior a la mitad de la cavidad procoxal (< 1/2) (2) (Fig. 94h). (CI=66, RI=83).
63. Esternelo.
Amplio (0) (Fig. 94f); Estrecho (1) (Fig. 94e). (CI=50, RI=50).
64. Hypomerón basiventralmente.
Sin carena transversal posterior (0) (Figs. 98a, b); Con carena transversal posterior (1) (Fig. 98c). (CI=16, RI=58).
65. Hypomerón (Carena longitudinal) sedas.
Ausente (0) (Figs. 94g, h; 98a, c); Presente (1) (Fig. 98b). (CI=50, RI=93).
66. Borde de la membrana intersegmental en la base media del pronoto (vista ventral).
Presente (0) (Fig. 98a); Ausente (1) (Fig. 98c). (CI=25, RI=25).
67. Brazo mesofurcal, lámina anterior.
Tan largo como la lámina dorsal (0) (Fig. 98d); Más corto que la lámina dorsal (1) (Fig. 98c); Más largo que la lámina dorsal (2) (Fig. 98f). (CI=22, RI=65).
68. Brazo mesofurcal, proceso interno (P₃).
Presente (0) (Fig. 99h); Ausente (1) (Fig. 34). (CI=33, RI=92).
69. Brazo mesofurcal.
Unido por un puente esclerosado (0) (Figs. 99a, b, c, i); Separado sin un puente medio (1) (Fig. 99b). (CI=50, RI=50).
70. Brazo mesofurcal, lámina dorsal.
Sin reborde (0) (Figs. 98d-f); Con un reborde membranoso (1) (Fig. 98g). (no informativo).
71. Brazo mesofurcal, proceso dorsal (p₁) comparado con la cavidad mesocoxal.
Muy larga (tan larga como el diámetro de la cavidad coxal) y flexionado (0) (Fig. 99d); Corto (la mitad o un cuarto del diámetro de la cavidad coxal y recto) (1) (Fig. 99c); Muy corto (menos de ocho veces el diámetro de la cavidad coxal) (2) (Fig. 99g). (CI=40, RI=88).
72. Brazo mesofurcal, proceso dorsal (p₁) apicalmente.
Ampliado (0) (Fig. 99d); Estrecho (1) (Fig. 99); Medianamente ampliado en la porción apical, producido lateralmente, con un ápice agudo (2) (Fig. 99f). (CI=40, RI=72).
73. Brazo mesofurcal, proceso anterior (p₂).
Presente (0) (Fig. 34); Ausente (1) (Fig. 99b). (CI=20, RI=66).
74. Brazo mesofurcal, proceso interior (p₃).
Forma de globo (0) (Fig. 99h); Forma de fleco (1) (Fig. 99f); Ausente (2) (Fig. 34). (CI=33, RI=85).
75. Brazo mesofurcal, proceso anterior (p₂).
Separado de la lámina anterior (0) (Fig. 34); Fusionado con la lámina anterior de la mesofurca (1) (Figs. 99a, h). (CI=25, RI=76).

76. Quilla media del mesoesternon (vista media).
Presente (0) (Fig. 100b); Ausente (1) (Fig. 100c). (CI=20, RI=60).
77. Bordes laterales del escutelo.
No constreñido, sin concavidad media (0) (Figs. 100b, c); Constreñido, con una concavidad media (1) (Fig. 100a). (CI=100, RI=100).
78. Mesaepímero.
Basalmente amplio (tan ancho como el ápice) (0) (Fig. 100f); Basalmente estrecho (más angosto que el ápice) (1) (Fig. 100e); Ausente el mesepímero (2) (Fig. 100d). (CI=66, RI=96).
79. Lóbulo caudal del postnoto (metatórax).
Largo y estrecho (0) (Fig. 100i); Corto y amplio (1) (Fig. 100g); Reducidos (2) (Fig. 100h). (CI=22, RI=75).
80. Incisión entre los lóbulos caudales del postnoto (metatórax).
Profunda (0) (Fig. 100i); Pequeña o ausente (1) (Fig. 100g). (CI=50, RI=50).
81. Margen anterior y posterior del borde ventral medio del metaendosternito (vista lateral).
Contiguos, y unidos en la base (0) (Fig. 100b); Ligeramente separados (hasta la mitad de o menos de la línea metaesternal) pero no unidos en la base (1) (Fig. 101c); Ampliamente separados (llegando a la base de las meso coxas) (2) (Fig. 100d). (CI=50, RI=93).
82. Metafurca, porción apical del borde medio ventral (Porción apical de la sutura ventral, en vista lateral).
Corto (más corto que el brazo furcal) (0) (Fig. 101c); Largo (más largo que el brazo furcal) (1) (Fig. 100e); Similar (al brazo furcal) (2) (Fig. 100a). (CI=20, RI=60).
83. Metafurca, ápice del borde ventral medio (porción apical de la sutura ventral, vista lateral).
Arqueada (0) (Figs. 101a, c); Recto (1) (Fig. 101b). (CI=16, RI=80).
84. Unión de la sutura ventral al metaendosternito (vista lateral).
Unidos a la altura de la unión de los brazos metafurcales (0) (Figs. 101b, c); Unidas por debajo de la unión de los brazos metafurcales (1) (Fig. 101d); Unidas por encima de la unión de los brazos metafurcales (2) (Fig. 101e). (CI=20, RI=71).
85. Metaesternón (disposición de las sedas).
Con sedas en el disco central (0) (Fig. 99j); Sedas en el disco central ausentes (1) (Fig. 99k). (CI=14, RI=64).
86. Textura en área externa del metaesternón.
Rugo-punteada (0) (Fig. 99j); Punteada (1) (Fig. 99k). (CI=9, RI=61).
87. Radio de la longitud del metaepisternon/metacoxa.
Mayor que o igual a uno (0) (Fig. 102a); Menos a uno (1) (Fig. 102b). (CI=50, RI=50).
88. Ostium de la procoxa.
Largo (al menos la mitad o tan largo como la longitud de las procoxas) (0) (Fig. 102c); Pequeño (distintivamente menos de la mitad tan largo como la longitud de las procoxas) (1) (Figs. 102d). (no informativo).
89. Procoxa, Carena transversal.
Presente (0) (Figs. 102d, d); Ausente (1). (no informativo).

90. Longitud de los protarsómeros.
Los cuatro primero de igual longitud (0); 1° y 2° de mayor longitud que los 3° y 4° tarsómeros (1); 1° protarsómero tan largo como el 2° y 3er combinados (2). (CI=22, RI=73).
91. Fusión de la proexopleura y trocántin.
Estrecho (0) (Fig. 102f); Amplio (1) (Fig. 102e). (CI=33, RI=91).
92. Mesocoxa.
Contiguas, no separadas por el mesoesternón (0) (Fig. 103c); Separadas por el mesoesternón (1) (Fig. 103d); Muy ampliamente separadas por el mesosternón (2) (Fig. 103b). (CI=20, RI=46).
93. Posición de las mesocoxas sobre el mesoesternón.
Transversales (0) (Fig. 103a); Ligeramente transversales, con un ángulo de inclinación en la base (1) (Fig. 103c); Completamente Longitudinales (2) (Fig. 103b). (CI=100, RI=100).
94. Base de la inserción meso coxal en el Mesoesternon.
No dilatada (0) (Figs. 103a, b); Dilatada (1) (Fig. 103c). (CI=100, RI=100).
95. Protibias (dientes externos).
Uno (0) (Fig. 103i); Dos (1) (Fig. 103j); Tres (2) (Fig. 103k); Cuatro (3) (Fig. 103c); Más de cuatro (4) (Fig. 103c). (CI=44, RI=54).
96. Espina protibial.
Ausente (0) (Fig. 103j); Presente (1) (Figs. 103k, l, m). (CI=20, RI=63).
97. Forma de la espina protibial (en su tercio medio).
No dilatada (0) (Figs. 103k, l); Dilatada (1) (Fig. 103m). (CI=33, RI=33).
98. Meso y metafémur, carena transversal.
Presente (0) (Figs. 103f, h); Ausente (1) (Figs. 103e, g). (CI=8, RI=58).
99. Línea de sedas posterior en los metafémures.
Proyectadas hasta la mitad de la muesca externa de inserción del metafémur y la metatibia (0) (Fig. 104a); Proyectadas hasta la base de la muesca externa de inserción del metafémur y la metatibia (1) (Fig. 104b); Proyectadas por debajo de la muesca externa de inserción del metafémur y la metatibia (2) (Fig. 104c). (CI=33, RI=85).
100. Línea de sedas posterior en los metafémures.
Proyectadas hasta la unión con el trocánter (0) (Fig. 104e); No se proyecta hasta la unión con el trocánter (1) (Fig. 104d). (CI=11, RI=69).
101. Procoxas (fóvea basal en la cara interna).
Presente (larga) (0) (Fig. 108b); Ausente (1) (Fig. 108c); Presente (corta) (2) (Fig. 108a). (CI=100, RI=100).
102. Metacoxa con área estriduladora.
Ausente (0) (Fig. 107a); Presente (delgada y distante del borde externo) (1) (Fig. 107b); Presente (amplia y próxima al borde externo) (2) (Fig. 107c). (CI=100, RI=100).
103. Ápice de las mesotibias.
Con dos espinas principales (0) (Figs. 105a, l); Con la espina media principal ausente (1) (Fig. 105b); Sin espinas principales presentes (2) (Fig. 105c). (CI=66, RI=66).
104. Metacoxas.
Basalmente estrechas (0) (Fig. 105f); Basalmente amplias con el margen posterior desarrollado, posterior a la base (1) (Figs. 105a-d, e-k). (CI=50, RI=80).

105. Ápice de las metacoxas, apófisis medial.
Ausente (0) (Fig. 105f); Presente y posteriormente desarrollada (1) (Fig. 105i). (CI=14, RI=68).
106. Metacoxas, ostium secundario desarrollado por la apófisis media y el margen posterior de las metacoxas.
Abierta (0) (Figs. 105d, e, g, k, j); Posteriormente cerrado (1) (Fig. 105h). (CI=100, RI=100).
107. Metacoxas, línea marginal del margen posterior.
Ausente (0) (Figs. 105g, k); Presente (1) (Figs. 105d, e, j). (CI=12, RI=66).
108. Metacoxa, línea marginal del margen lateral.
Ausente (0) (Figs. 105j, k); Presente (1) (Figs. 105d, g, i). (CI=16, RI=68).
109. Metacoxa, línea submarginal del margen anterior.
Presente (0) (Figs. 105d, f); Ausente (1) (Fig. 105k). (no informativo).
110. Metatibia, carena transversal en la cara lateral.
Completa (desde el margen dorsal al margen ventral) (0) (Fig. 106a); Interrumpido a la mitad (1) (Fig. 106b); Ausente (2) (Fig. 106c). (CI=14, RI=58).
111. Proporción en amplitud de la base de la metatibia con respecto a su ápice.
Iguales o casi iguales (0) (Fig. 108j); Dos veces más ancha (1) (Fig. 108k); Tres veces más ancha (2) (Fig. 108l). (CI=22, RI=69).
112. Ápice de la metatibia (excepto de las espinas principales).
Con espinas y/o Sedas (0) (Figs. 106a-c, e-i, w); Glabra (1) (Fig. 106d). (CI=33, RI=33).
113. Borde apical externo de la metatibia.
Truncado (0) (Fig. 107h); Desarrollado (1) (Fig. 107f). (CI=11, RI=52).
114. Borde mesial interno de la metatibia (macho).
Entero (0) (Fig. 107f, h); Con un muesca (1) (Fig. 107d). (CI=33, RI=92).
115. Sedas en el borde exterior de la metatibia.
Se extienden hasta el borde apical externo (0) (Fig. 107f); No se extienden hasta el borde apical externo (1) (Fig. 107h). (CI=7, RI=45).
116. Sedas en el borde exterior de la metatibia.
Línea de sedas delgas y no dispuestas en una única fila (0) (Fig. 107f); Línea de sedas moderadamente gruesa y dispuestas en una sola fila (1) (Fig. 107h). (CI=16, RI=81).
117. Metatrocánter (borde externo).
Liso (Figs. 104a-c) (1); Aserrado (0) (Figs. 104d, e). (CI=100, RI=100).
118. Apófisis externo de la cavidad metacoxal.
Desarrollado (más largo como el apófisis medial de la metacoxa) (0) (Fig. 105k); No desarrollado (más corto de el apófisis medial de la metacoxa) (1) (Figs. 105a, e, f, g, j); De igual longitud al apófisis medial de la metacoxa (2) (Figs. 105e, h). (CI=25, RI=70).
119. Borde posterior del metafémur.
No aserrado desde la parte basal a la mitad (0) (Figs. 103h; 104c); Aserrado desde la parte basal a la mitad (1) (Figs. 104d, e). (CI=100, RI=100).
120. Área entre las dos espinas apicales de la metatibia.
Sin un proceso (0) (Fig. 107h); Con un proceso (soportando dos sedas delgadas y largas) (1) (Fig. 107f); Con un proceso (glabro) (2) (Fig. 107d). (CI=100, RI=100).

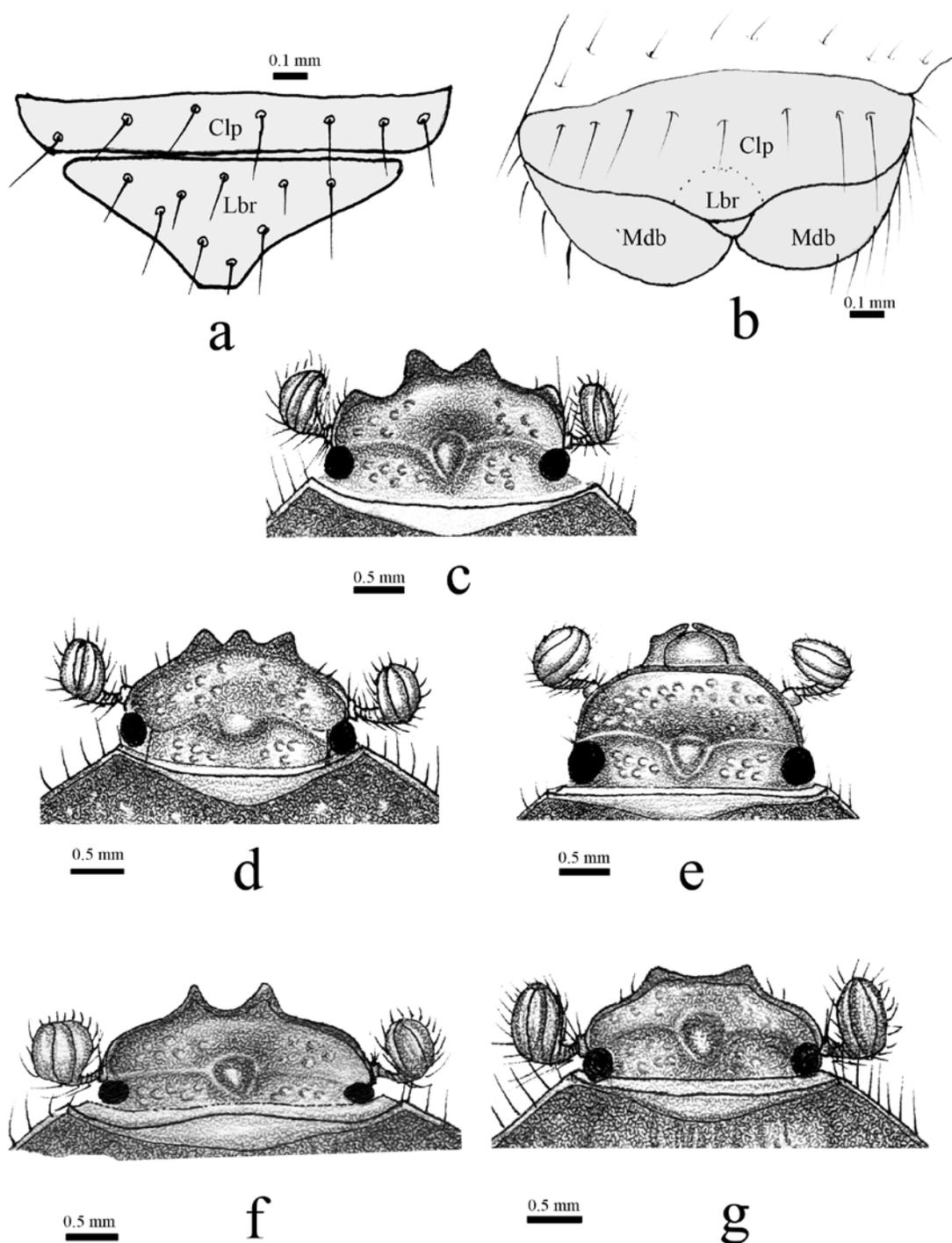
121. Ápices de la metatibia, espinas principales.
Unidas una con la otra en la cara media (subapical) en la parte media de la tibia (la interna como la externa en articulación tarsal) (0) (Fig. 106g); Ampliamente separadas en la cara media apical (subapical o apical) en la parte interna y externa de la articulación tarsal (1) (Fig. 105l); Ventral y contiguas en la cara interna apical (2) (Fig. 106e); Presente con una sola espina ventro-apical (3) (Fig. 106h); Unida una a la otra pero separada en su cara apical, subparalela con respecto a la articulación tarsal (4) (Fig. 106i); Ausentes (5) (Fig. 106w). (CI=33, RI=62).
122. Primer metatarsomero, tan largo como.
Los tarsomeros 2, 3 y 4 en combinación (0) (Fig. 102g); Los tarsomeros 2 y 3 en combinación (1) (Figs. 102j, k); Igual a la longitud del resto de los tarsomeros (2) (Figs. 102i, l, m); Similar en longitud al segundo, pero más largos que el 3ero y 4to (3) (Fig. 102h). (CI=21, RI=47).
123. Placa unguítrora.
Ausente (0) (Fig. 106m); Presente (proyectada por encima de la base de las uñas) (1) (Fig. 106o); Presente (Por debajo de la base de las uñas) (2) (Fig. 106n). (CI=50, RI=91).
124. Número de sedas en la placa unguítrora.
Dos (0) (Fig. 106q); Cuatro (1) (Fig. 106s); Ausentes (2) (Fig. 106p). (CI=50, RI=33).
125. Membrana lateral en el últimos meso y metatarsómero.
Ausente (0) (Fig. 107g); Presente (1) (Fig. 107e). (CI=100, RI=100).
126. Borde de externo del ápice del 5to metatarsómero (muesca).
Profunda (0) (Fig. 106j); Ligeramente profunda (1) (Fig. 106k); Entera (2) (Fig. 106l). (CI=25, RI=64).
127. Uñas meso y metatarsales.
Simples (0) (Fig. 108d); Con un lóbulo medio ventral (1) (Fig. 108e); Sin lóbulo medio ventral pero con incisión apical (2) (Fig. 108f); Lóbulo medio basal desarrollado (3) (Fig. 108g). (CI=33, RI=40).
128. Uñas meso y metatarsales.
Simétricas (0) (Fig. 106l); Asimétricas (1) (Fig. 106v). (CI=33, RI=33).
129. Uñas meso y metatarsales.
Móviles (0); No móviles (1). (CI=14, RI=53).
130. Saliente elitral.
Un nivel más bajo en comparación a la superficie elitral (0); En el mismo nivel de la superficie elitral (1). (no informativo).
131. Base elitral, ápice de la vena basal de la subcostal.
Desarrollado (0) (Figs. 109a, b, e, f, g); Reducido en longitud (1) (Fig. 109c). (CI=33, RI=33).
132. Base elitral, margen anterior (en vista dorsal).
No sinuado (0) (Figs. 109b, d, e, f, h, i); Sinuado (1) (Fig. 109a). (CI=50, RI=50).
133. Base elitral, distancia del ápice de la placa humeral al ápice de la vena basal de la subcostal (Con respecto a la longitud del margen anterior).
Corto (0) (Fig. 109b); Largo (1) (Fig. 109e, i). (CI=33, RI=60).
134. Base elitral, margen anterior (vista dorsal).
Como un gancho elevado (0) (Fig. 109b); Convexo (1) (Figs. 109e, f); Recto a cóncavo (2) (Figs. 109d, j, c, i). (CI=16, RI=58).

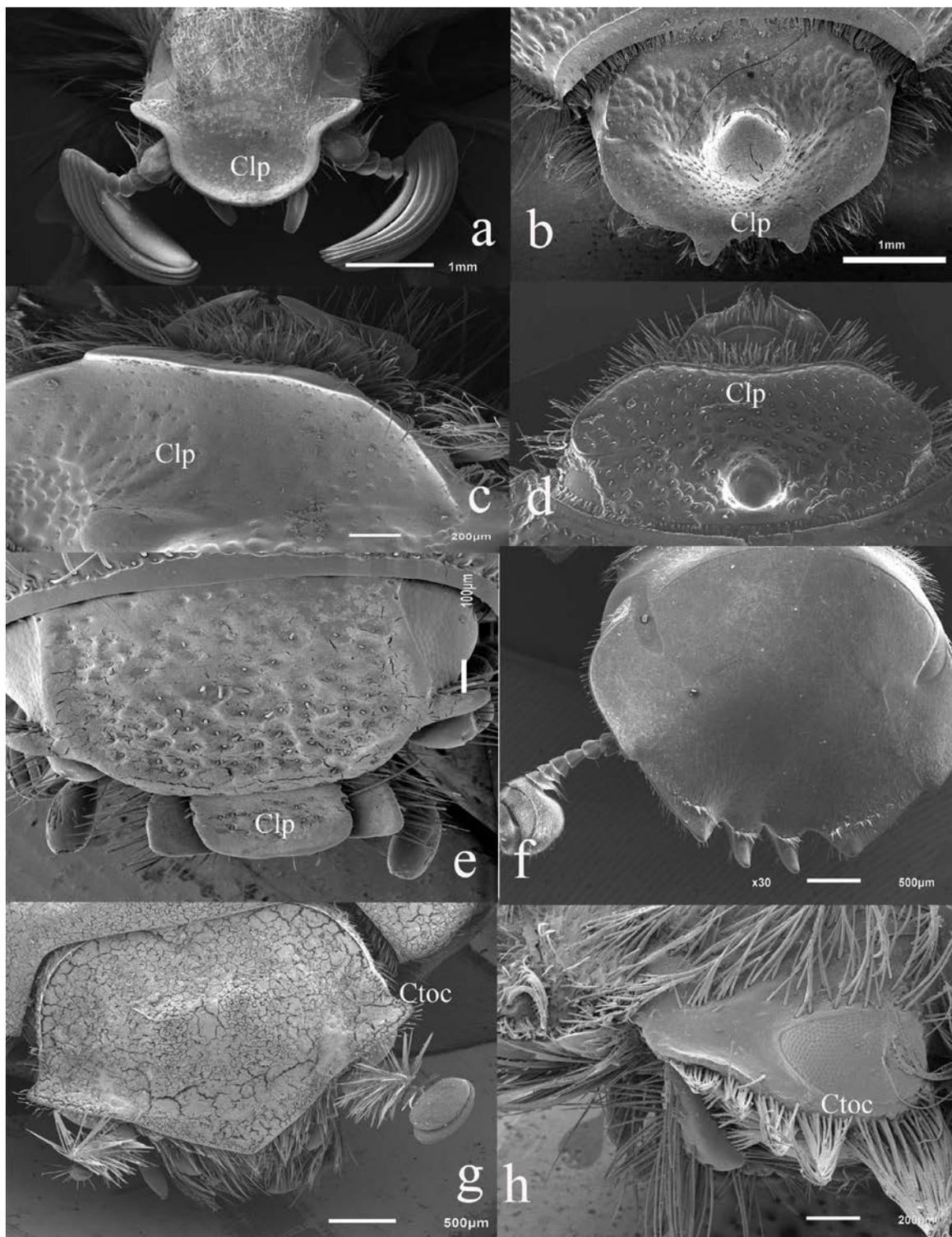
135. Base elitral, sutura radio-medial basalmente.
Moderadamente curvada (0) (Figs. 109a, b); Casi recta (1) (Figs. 109c, d); Fuertemente curvada (2) (Figs. 109e, g, i). (CI=13, RI=55).
136. Base elitral, lóbulo anal.
Completamente desarrollada (0) (Figs. 109a, b); Reducida posteriormente (1) (Fig. 109c). (CI=50, RI=50).
137. Borde apical interno de los élitros.
Agudos (formando una espina) (0); Redondeados (1). (CI=16, RI=37).
138. Estrías elitrales.
Ausentes (0); Presentes (once) (1); Presente (diez) (2); Presente (ocho) (2). (CI=25, RI=67).
139. Puntos elitrales.
Ocelados (0) (Fig. 112e); No ocelados (1) (Fig. 112f). (CI=11, RI=57).
140. Puntos en la primera línea elitral.
Grandes, contiguos uno con otro (≥ 0.0679 mm) (0) (Fig. 112a); Pequeños no contiguos unos con otros (0.0042-0.006 mm) (1) (Fig. 112d); Pequeños contiguos una con otros (0.0008-0.0178 mm) (2) (Fig. 112b); Grandes no contiguos unos con otros (0.03457-0.0347 mm) (Fig. 112c). (CI=42, RI=73).
141. Proporción 1era. Estría elitral y la segunda.
Similar en amplitud (0) (Fig. 112e); 1^{era} más Grande (1) (Fig. 112f); 2^{da} más grande (2) (Fig. 112c). (CI=40, RI=81).
142. Bordes laterales de los élitros (en su tercio medio hacía el ápice).
Con sedas delgadas y largas, de color pardo (0) (Fig. 112a); Sedas cortas espiniformes (1) (Fig. 112b); Glabro (2). (CI=13, RI=38).
143. Borde anterior del ala distal de la articulación apical.
Glabra (0) (Fig. 110a); Completamente setífera (1) (Fig. 110c); Con sedas (2) (Fig. 110b). (CI=18, RI=67).
144. Sedas del borde anterior distal de la articulación apical del ala.
Cortas (0) (Fig. 110d); Largas (1) (Fig. 110c). (CI=20, RI=71).
145. Vena alar RA₃ y RA₄ en su tercio basal.
Fuertemente divergente, RA₄ en su tercio basal fuertemente curvada (0) (Fig. 110e); Subparalela (1) (Fig. 110f); Ligeramente divergente, RA₄ en su tercio basal ligeramente doblada (2) (Fig. 110g). (CI=33, RI=86).
146. Vena alar RA₃ y RA₄ apicalmente.
Separadas (0) (Fig. 110h); Fusionada o contigua (1) (Fig. 110i). (CI=25, RI=85).
147. Vena alar RA₄ (basalmente).
Continua (unida con la RA₃) (0) (Fig. 111h); Interrumpida (separa de la RA₃) (1) (Fig. 110k). (CI=14, RI=73).
148. Vena alar RP₁.
Contiguo con RP₂ basalmente (0) (Fig. 110l); Basalmente reducida, ampliamente separado RP₂ (1) (Fig. 110h, k); Ausente (2) (Fig. 110m). (CI=16, RI=61).
149. Vena alar RP₁ apicalmente.
Convergente con la RA₄ (0) (Fig. 110g); Convergente y confluyente con la RP₄ (1) (Fig. 110o); Subparalela con RP₄ (2) (Fig. 110h); Paralelas (3) (Fig. 111h) (CI=42, RI=85).
150. Longitud de la vena RA₃ con respecto a la RA₄.
Distintivamente más larga RA₄ (0) (Fig. 111a); Aproximadamente la misma longitud (1) (Fig. 111c); Menor longitud (2) (Fig. 110b). (CI=18, RI=57).
151. Vena RA₄ en su parte apical.
No dividida (entera) (0) (Figs. 111a, b, c); Dividida (una pequeña esclerotización paralela a su borde interno) (Fig. 111d) (1). (CI=100, RI=100).

152. Ala anterior, vena anal (AA).
Recta (0) (Fig. 111e); Convexamente curvada o doblada, sin pliegues (1) (Fig. 111g);
Agudamente doblada (2) (Fig. 111f). (CI=33, RI=78).
153. Esternito abdominal VII (Penúltimo esternito visible ventralmente).
Con una membrana estrecha (0) (Fig. 108i); Con una membrana ancha (1) (Fig. 108h); Sin
membrana (2) (Fig. 108n). (CI=33, RI=69).
154. Esternitos abdominales ventralmente visibles.
Separados (0) (Fig. 108n); Medialmente fusionados (1) (Fig. 108m); Completamente
fusionado (2). (CI=100, RI=100).
155. Quilla abdominal (rodeando toda el área abdominal lateral y posterior).
Ausente (0) (Figs. 113a, b); Presente (1) (Fig. 113c). (CI=50, RI=83).
156. Posición de los espiráculos (en los machos) en los segmentos abdominales.
Todos en el área pleural (0) (Figs. 113b, c); últimos tres espiráculos en los esternitos no en
el mismo plano (último no cubierto por los élitros cuando el escarabajos está en reposo) (1)
(Fig. 113a). (CI=100, RI=100).
157. Posición de los espiráculos (en las hembras) en los segmentos abdominales.
Todos en el área pleural (0) (Figs. 113b, c); Últimos tres espiráculos en los esternitos no en
el mismo plano (Último no cubierto por los élitros cuando el escarabajos está en reposo) (1)
(Fig. 113a). (CI=100, RI=100).
158. Propigidium y esternito.
Completamente separados (0) (Fig. 113b); Parcialmente fusionados a la base (1) (Fig.
113a); Completamente fusionado (2) (Fig. 113c). (CI=25, RI=60).
159. Terguito (bordes laterales).
Área completamente esclerosada, orificios membranosos ausentes (0) (Fig. 113d); Con él
área externa con orificios membranosos (1) (Fig. 113e); (CI=100, RI=100).
160. Espiculum gastrale (proyección media basal del ápice craneal).
A largada (0) (Figs. 114a, b); Corta (1) (Fig. 114h); Mediana en longitud (2) (Fig. 114c).
(CI=22, RI=80).
161. Espiculum gastrale (base Vs. ápice).
Igual amplitud apical y basal (0) (Fig. 114f); Una vez y media más amplia en el ápice con
respecto la base (1) (Figs. 114d, e); Dos veces más amplia en el ápice con respecto la base
(2) (Fig. 114i); Cuadro veces más amplio en el ápice con respecto la base (3) (Fig. 114j);
Cinco o más veces, más amplio en el ápice con respecto la base (4) (Fig. 114a, b). (CI=33,
RI=68).
162. Falobase ventralmente.
Membranosa (0) (Fig. 114m); Esclerosada, iniciando de las lámina de la falobase (1) (Fig.
114l); Placas ventrales basalmente alargadas, esclerosadas a lo largo de la línea media
también (2) (Fig. 114k). (CI=40, RI=75).
163. Falobase (Desarrollo del pie basal del tegme).
Ausente (0) (Figs. 115f; 116d, e, h); Presente (con una estructura parecida a un gancho en
su borde basal interno) (1) (Fig. 116c); Presente (con un desarrollo del borde basal interno,
pero con un diente romo, no con forma de gancho) (2) (Figs. 116a, b). (CI=25, RI=75).
164. Falobase (base Lateral izquierda en vista lateral).
Sin un proceso (0) (Fig. 116e); Desarrollo de un proceso (1) (Figs. 115f; 116a, b, d).
(CI=100, RI=100).
165. Proporción parámetros/falobase.
Parámetros más largos que la falobase (0) (Figs. 116d, g); Parámetros más cortos que la
falobase (1) (Figs. 115f; 116a, b); Tan largos como la falobase (2) (Fig. 116h). (CI=20,
RI=38).

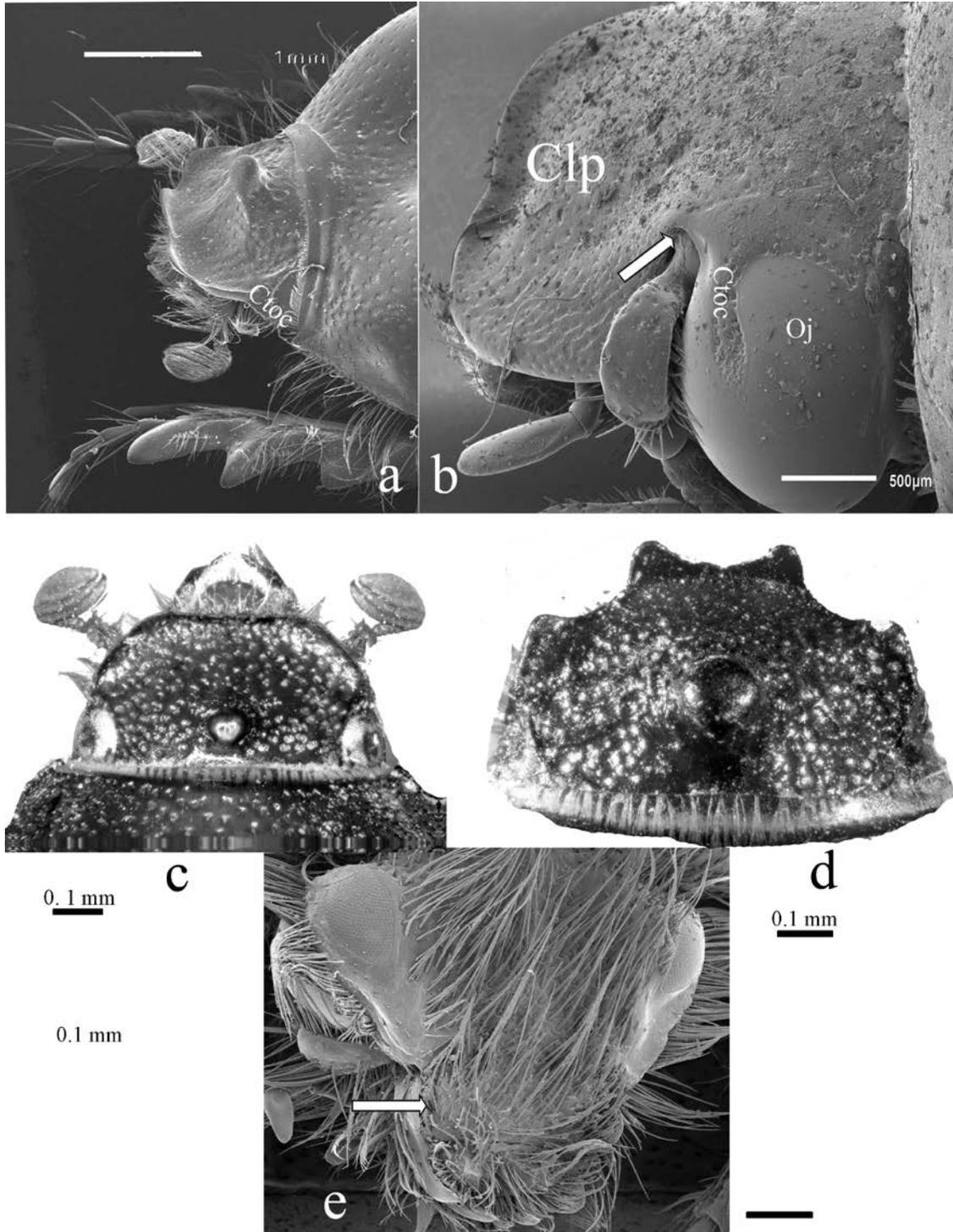
166. Ápice de los parámetros.
Aguzado (0) (Figs. 115b, d); No aguzado (1) (Figs. 115a, c). (CI=7, RI=52).
167. Parámetros apicalmente.
Convergentes (0) (Figs. 115b, c, d); Divergentes (1) (Fig. 115a). (CI=14, RI=14).
168. Edeago, placas esclerosadas en el ápice ventral de la falobase.
Ausentes (0) (Fig. 116i); Presentes (separadas) (1) (Fig. 114k); Presentes (fusionadas una a la otra) (2) (Fig. 116j). (CI=15, RI=57).
169. Edeago, ostium basal de la falobase.
Grande (mayor o la mitad de la longitud de la falobase) (0) (Fig. 116i); Pequeño (menos de la mitad de la longitud de la falobase) (1) (Fig. 114k). (CI=10, RI=55).
170. Parámetros (fusión).
No fusionados (0) (Fig. 115b); Fusionados (hasta su tercio medio basal) (1) (Fig. 115a); Fusionado (en la base) (2) (Fig. 115d); Completamente fusionados (3) (Fig. 115c). (CI=42, RI=77).
171. Curvatura de los parámetros en vista lateral.
Fuertemente curvado en su tercio medio (0) (Fig. 115f); Ligeramente curvado en su tercio medio (1) (Figs. 115g; 116b, d, h). (CI=18, RI=60).
172. Endofalo, temones.
Presente (0) (Fig. 115i, j); Ausente (1) (Figs. 115h; 117g). (CI=33, RI=60).
173. Posición de la pieza con forma de "V" relativo a los temones.
Se extienden hasta los temones, pero no se fusiona con ellos (0) (Fig. 117c, d); No se extiende a los temones (1) (Fig. 117b); Se extiende a los temones, pero se fusiona con ellos (2) (Fig. 115j). (CI=20, RI=69).
174. Endofalo, temones.
Largos y delgados (0) (Figs. 115j); Cortos y amplios (1) (Fig. 117a, d); Cortos y delgados (2) (Fig. 117b). (CI=50, RI=71).
175. Endofalo, pieza en forma de "V".
Presente y completamente desarrollado (una sola placa) (0) (Fig. 115i); Ausente (1) (Fig. 117a); Fuertemente reducido (2) (Fig. 117d); Completamente desarrollado (dos placas) (3) (Fig. 117g). (CI=42, RI=66).
176. Proporción pieza en forma "V" y temones.
1/3 (0) (Fig. 117d); 1/2 (1) (Fig. 117e); 1/1 (2) (Fig. 115i). (CI=16, RI=47).
177. Esclerito medio en el endofalo.
Ausente (0) (Figs. 117a, b, c); Presente (una sola placa) (1) (Fig. 117e); Presente (dos placas) (2) (Fig. 117g). (CI=33, RI=63).
178. Bursa copulatriz.
Membranosa (0) (Figs. 118b-f); Esclerosada (1) (Fig. 118e). (CI=100, RI=100).
179. Proporción largo/ancho de la bursa copulatriz.
Tres veces más larga que ancha (0) (Fig. 119a); Dos veces más larga que ancha (1) (Fig. 119b); Cuatro o más veces más larga que ancha (2) (Fig. 119c). (CI=66, RI=87).
180. Grado de esclerotización de la bursa copulatriz.
Proyección mesial de la esclerotización entera, proyectada hasta el ápice (0) (Fig. 119d); Proyección mesial de la esclerotización bifurcada en el ápice (1) (Fig. 119g); Completamente esclerosada (2) (Fig. 119b, e). (CI=100, RI=100).
181. Bursa copulatriz (líneas mesiales longitudinales).
Ausentes (0) (Fig. 119d); Presentes (1) (Fig. 119c, f). (CI=33, RI=33).
182. Glándula accesorial.
Presente (0) (Fig. 118a-d, f); Ausente (1) (Fig. 118e); Secundariamente reducida (2). (CI=40, RI=88).

183. Estilo verdadero.
Ausente (0) (Scarabaeinae); Presente (fusionado al gonocoxito) (1) (Figs. 118a, d, f, g); Presente (no fusionado al gonocoxito) (2) (Figs. 118e, f). (CI=25, RI=79).
184. Porción esclerosada del valvifer.
Ausente (0) (Figs. 118a, b, d, e, f); Presente (1) (Fig. 118c). (CI=14, RI=45).
185. Glándula accesorial.
Glándula izquierda y derecha claramente separada de la vagina (0) (Figs. 118a, c, d, f); Glándula izquierda y derecha con un conducto común que se extiende a la vagina (1) (Fig. 118c). (CI=50, RI=75).
186. Lacinia y galea de la maxila.
No fusionada (0) (Fig. 120a); Fusionada formando una mala (1) (Fig. 120b). (CI=60, RI=75).
187. Proceso haptomeral (epifaringe).
Entero (formando una ptylus-fusión de Zygum, epizygum y haptomero) (0) (Fig. 120c); Línea primaria de heli grandes y largos (1) (Fig. 120e); Línea primaria y secundaria de heli cortos y delgados (2) (Figs. 120d, j); Línea primaria de sedas delgadas (3) (Fig. 120i); Ausente (4) (Figs. 120h, j). (CI=75, RI=90).
188. Torma.
Fusionada (0) (Figs. 120g, h); Separada (1) (Figs. 120c-f, i, j). (CI=100, RI=100).
189. Epitorma anterior.
Presente (0) (Fig. 120g); Ausente (1) (Figs. 120c-f, i, j); Ligeramente desarrollada (2) (Fig. 120h). (CI=50, RI=75).
190. Epitorma posterior.
Presente (0) (Fig. 120h); Ausente (1) (Figs. 120c-f, i, j). (CI=50, RI=66).
191. Dextiotorma y placa Esclerosada.
Contiguos (0) (Figs. 120g, h, i); Separadas (1) (Figs. 120c, d, e, f). (CI=40, RI=75).
192. Amplitud del pedium.
Amplio (0) (Figs. 120c-i); Estrecho (1) (Fig. 120j). (CI=50, RI=50).
193. Área estriduladora mandibular.
Ausente (0) (Fig. 121a); Presente (1) (Fig. 120c); Vagamente definida (muy estrecha) (1) (Fig. 121b). (CI=40, RI=76).
194. Abertura anal.
Forma de "Y" (0) (Fig. 121g); Transversal (1) (Fig. 120f). (CI=33, RI=84).
195. Peritrema espiracular (posición con respecto a la línea divisoria de los segmentos).
En posición horizontal (0) (Fig. 121k); Posición paralela (1) (Fig. 121i); Posición ligeramente horizontal (2) (Fig. 121l). (CI=50, RI=83).
196. Quillas transversales (en la superficie dorsal del labro).
Ausente (0) (Fig. 121e); Presente (1) (Fig. 121d). (CI=25, RI=25).
197. Proceso ventral anterior de la maxila (anterior a la línea de dientes estridulatorios).
Ausente (0) (Fig. 120l); Presente (1) (Fig. 120k). (CI=50, RI=90).
198. Estematas.
Presentes (0) (Fig. 121e); Ausentes (1) (Fig. 121d). (CI=20, RI=33).
199. Palidia (último esternito vista ventral).
Ausente (0) (Fig. 121h); Presente (perpendicular a la apertura anal (dos líneas de pali)) (1) (Fig. 121h); Presente (transversal a la apertura anal (una línea de pali)) (2) (Fig. 121i). (CI=20, RI=33).

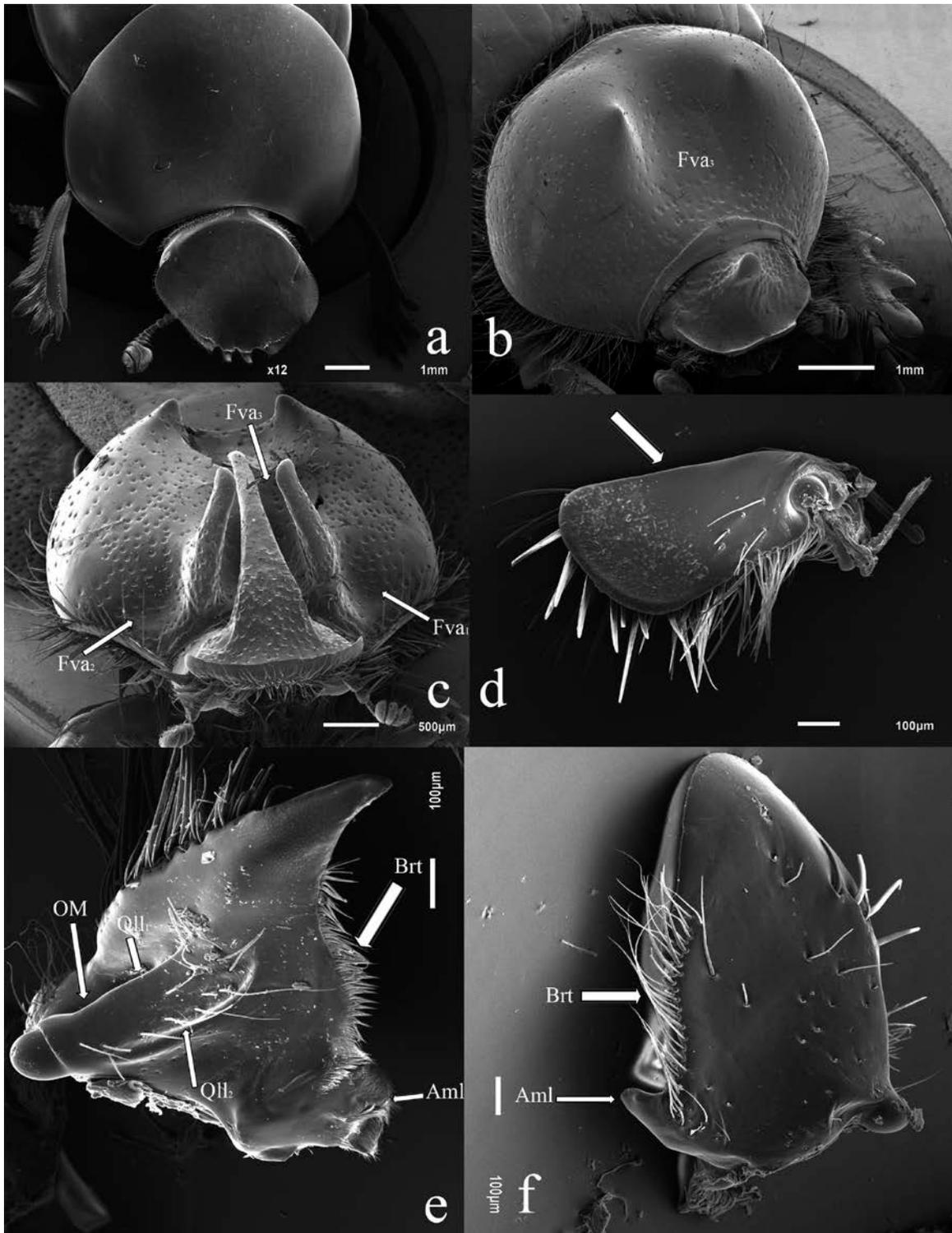




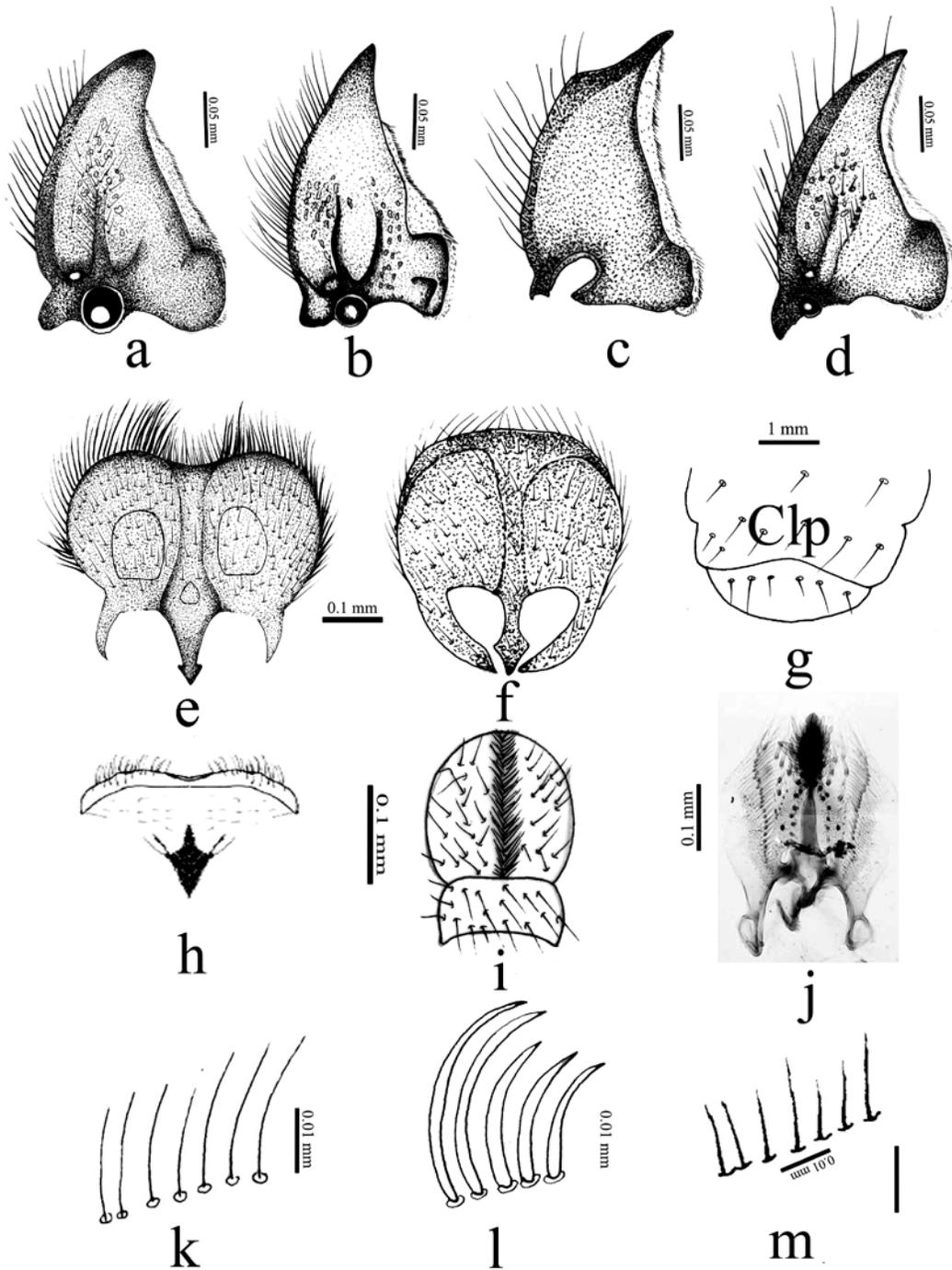
Figuras 86a-h. Vista dorsal a) *Burmeisteriellus mirabilis*; b) *A. rufum*; c) clípeo de *A. landbecki*; d) clípeo de *A. strobeli*; e) clípeo de *Gacilaclopus candelariae*; f) clípeo de *Canthon* sp.; g) canto ocular de *Polinoncus gemmifer*; h) canto ocular de *Arctodium discolor*.



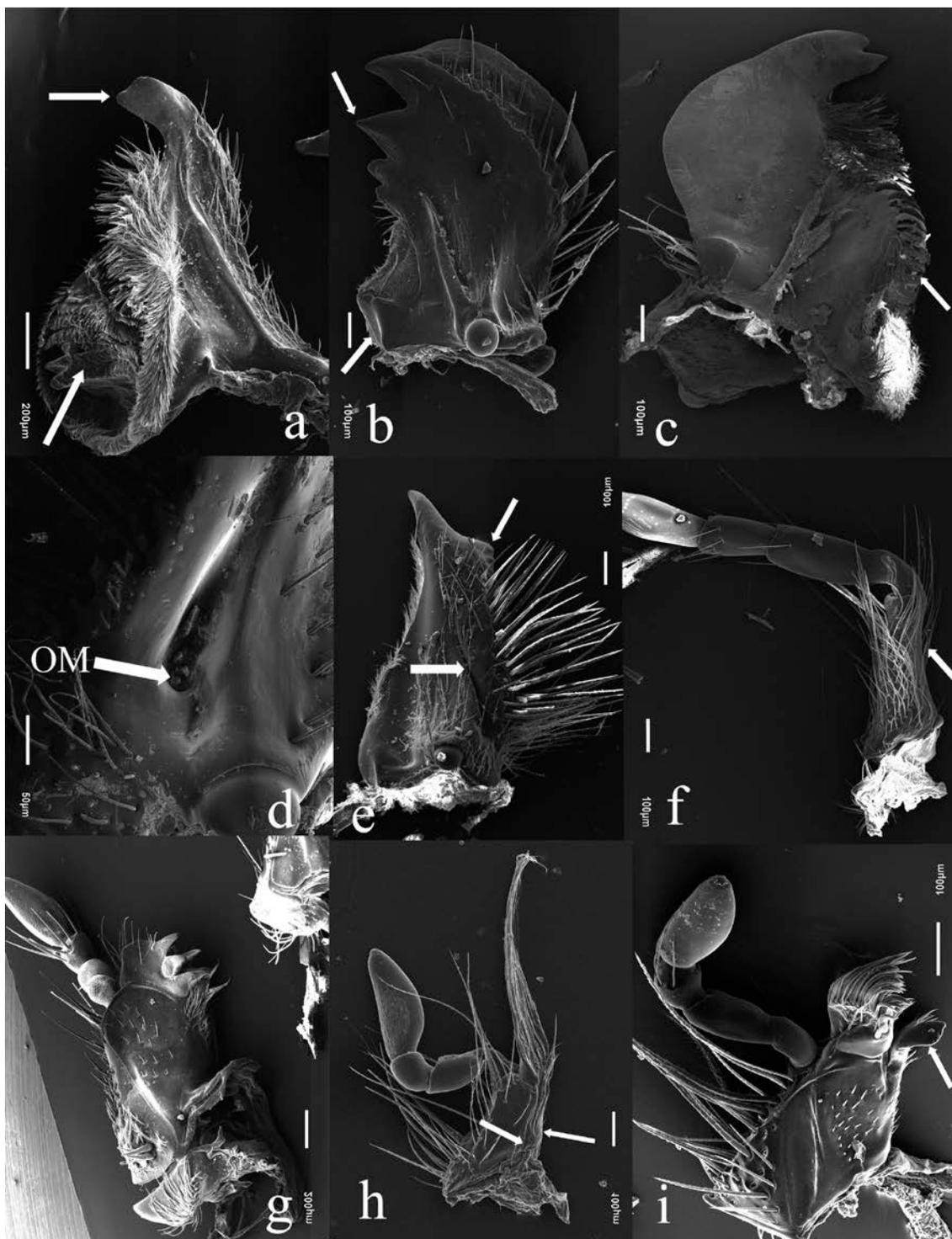
Figuras 87a-e. Vista frontal. a) canto ocular *A. landbecki*; b) *Gymentis litigiosa* (flecha indica la escotadura frente al conton ocular); c) bordes laterales del clípeo *A. strobili*; d) bordes laterales del clípeo *A. halffeteri*; e) bordes laterales del clípeo *A. discolor* (flecha indica la constricción en el clípeo).



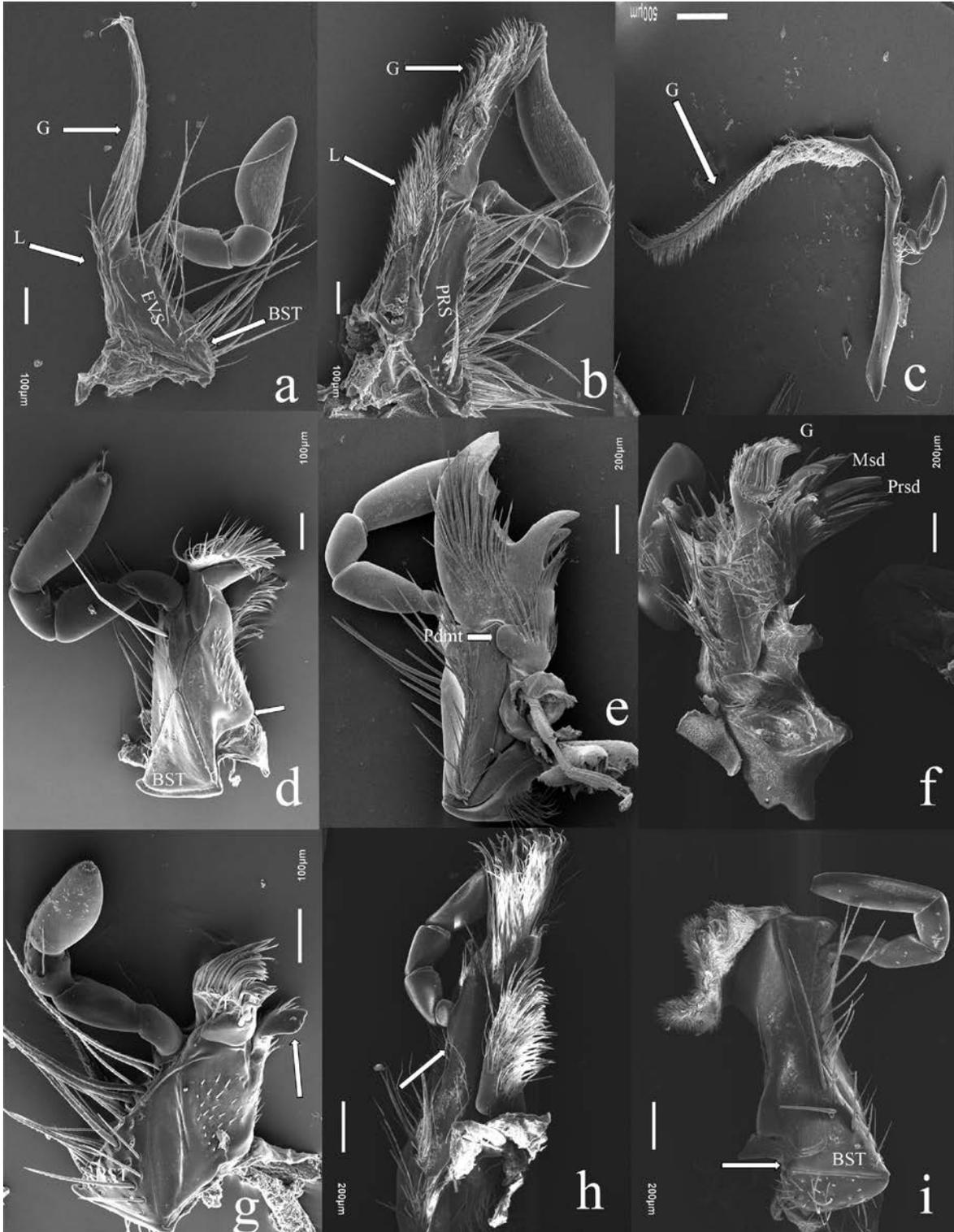
Figuras 88a-f. a) pronoto en vista dorsal de *Canthon* sp.; b) *A. landbecki*; c) *A. tricornis*; d) mandíbula izquierda (vista ventral) de *G. candelariae*; e) mandíbula derecha (vista ventral) de *A. n.sp2*; f) mandíbula izquierda (vista dorsal) de *Neophanognatha jenseni*



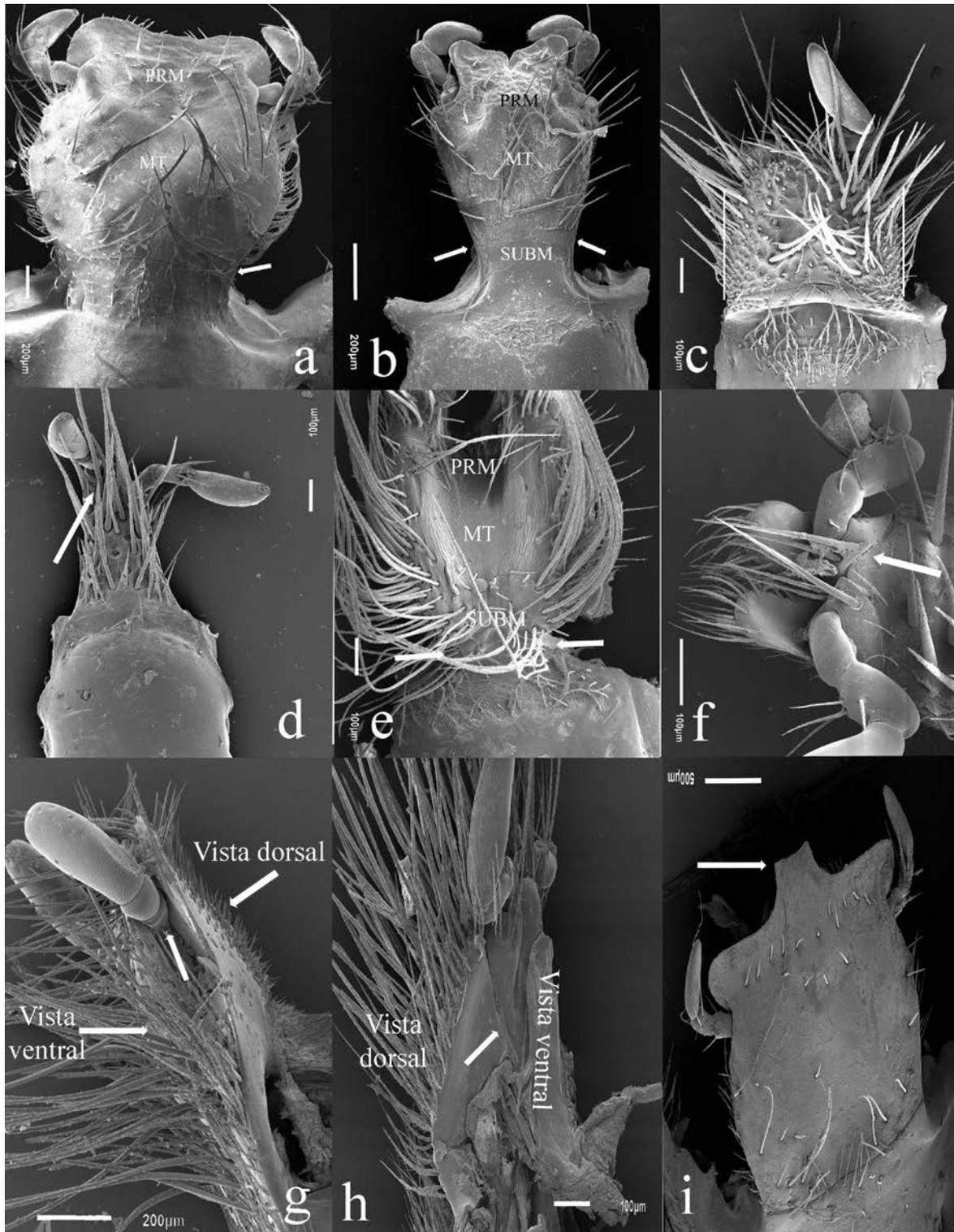
Figuras 89a-m. Vista ventral de la mandíbula derecha (vista ventral): a) *A. ramosae*; b) *A. halffteri*; c) *A. monrosmuntanolae* (vista dorsal mandíbula izquierda); d) *A. n. sp2.*; e) *A. bosqui* (labro epifaringeo, vista dorsal); f) *A. simplicifrons* (labro epifaringeo, vista dorsal); g) *Astaena* sp. (vista antero-posterior del cíleo y labro); h) *Paranomala calsoni* (vista ventral del labro epifaringeo); i) *G. candelariae*; j) *Canthon* sp.; k) sedas en la galea *A. rufum*; l) *O. marysoriensis*; m) *Pachrodema abnormis*.



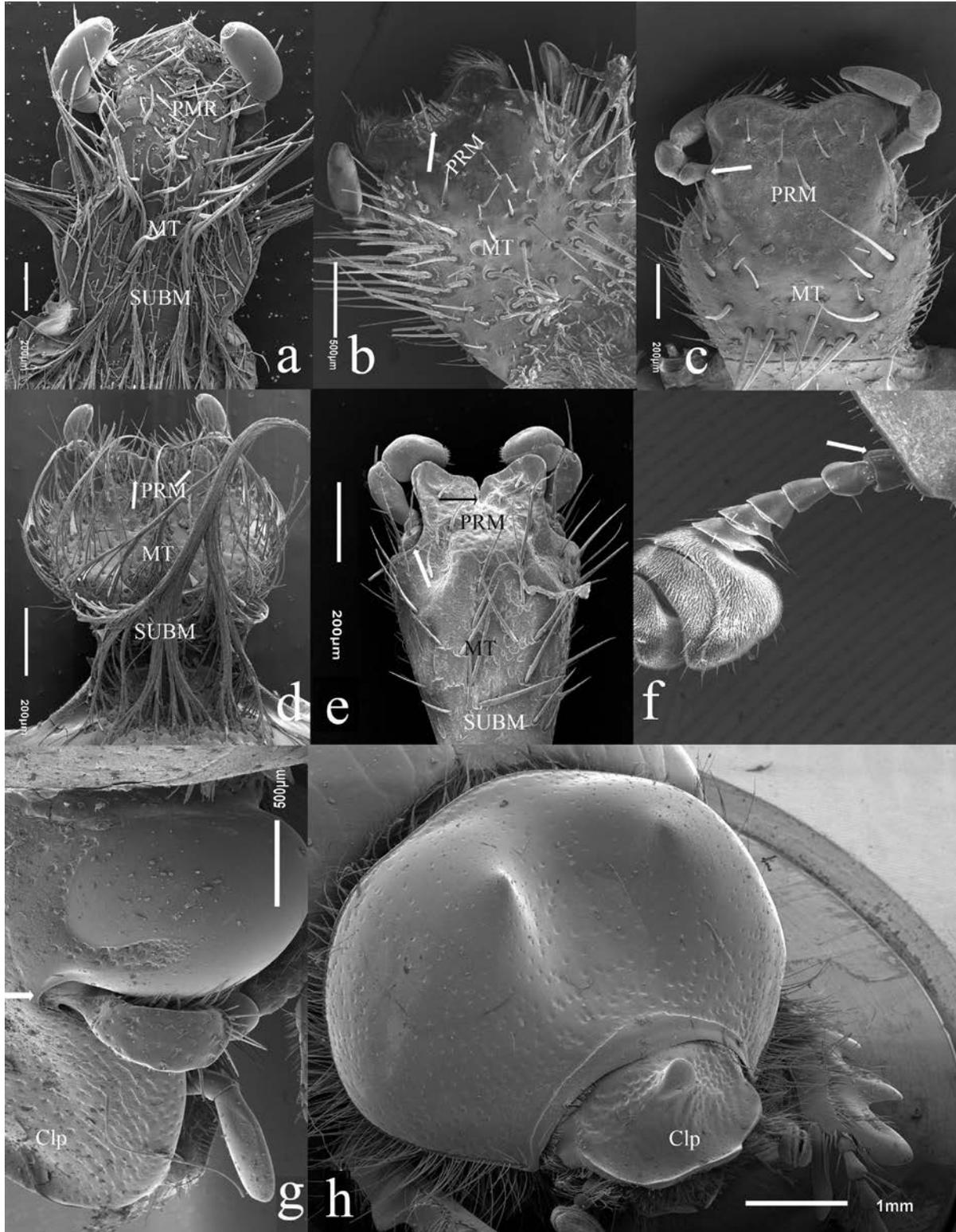
Figuras 90a-i. Mandíbulas. a) *Ancistrosoma argentinum* (vista interna); b) *O. marysoriensis* (vista dorsal); c) *P. calsoni* (vista interna); d) *Allidiostoma* n. sp2. (vista lateral de la mandíbula derecha); e) *A. strobili* (vista dorsal); f) maxila derecha de *G. candelariae* (vista ventral); g) *P. calsoni* (vista ventral); h) *A. rufum* (vista ventral); i) *P. tricornis* (vista ventral).



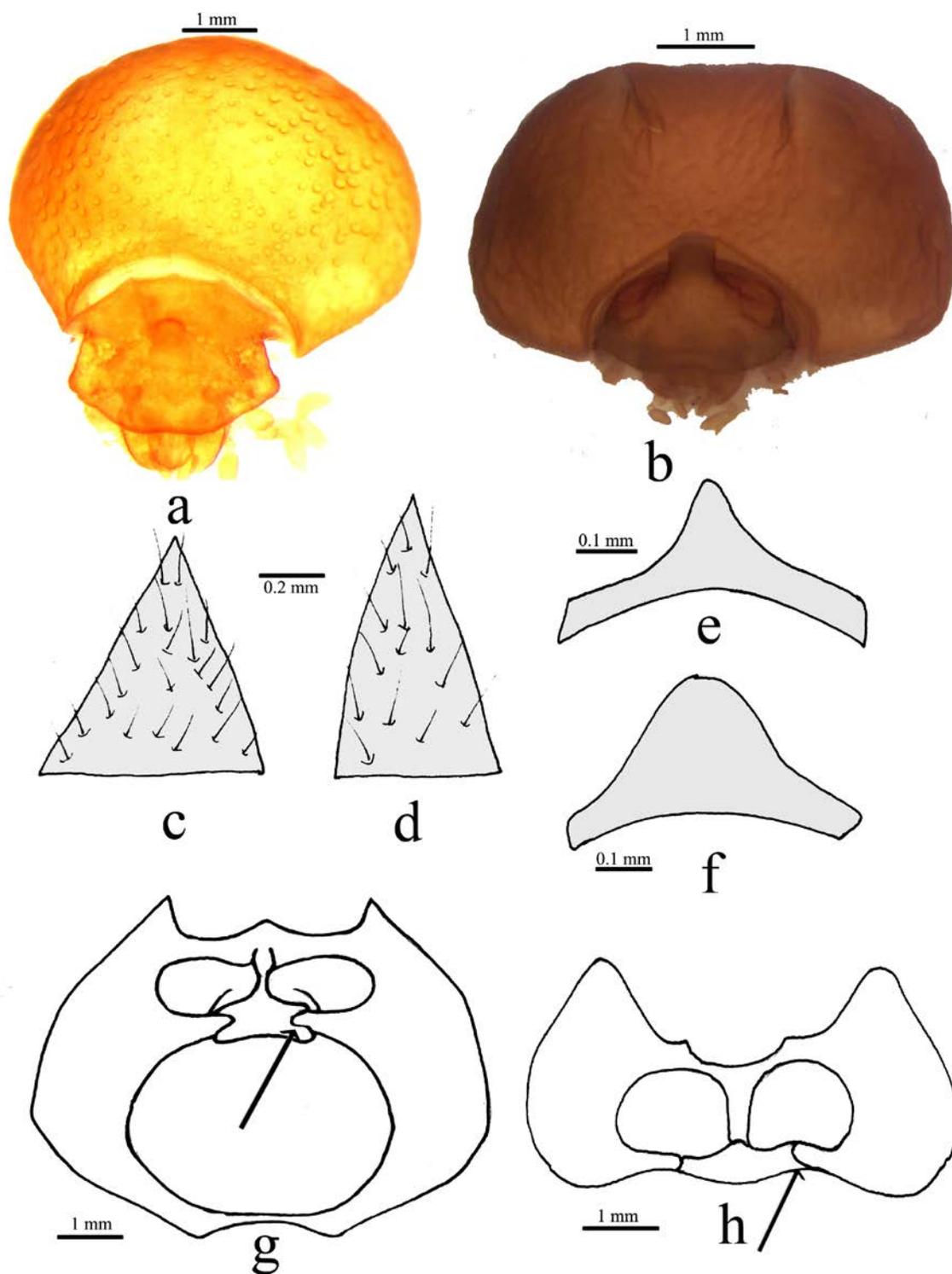
Figuras 91a-i. Vista ventral de la maxila. a) *A. strobili*; b) *A. rufum*; c) *Lichnia limbata*; d) *Aegidinus brasiliensis*; e) *Archophileurus chaconus*; f) *P. gemmifer*; g) *A. tricornis*; h) *G. litigiosa* (vista interna); i) *Dichotomius* sp (flecha indica la prolongación del basiestepe).



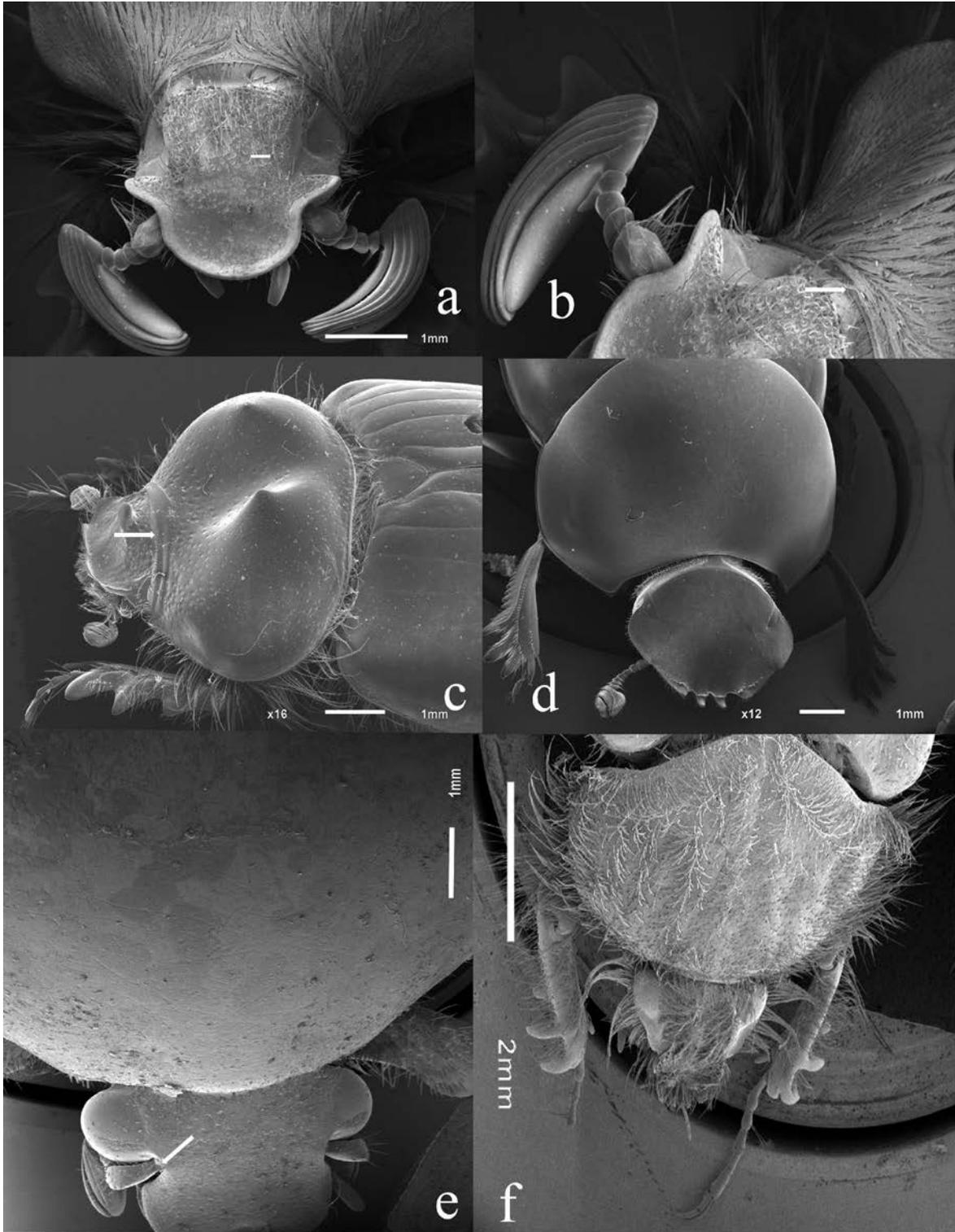
Figuras 92a-h. Vista dorsal del labio. a) *P. fulva*; b) *P. abnormis*; c) *A. strobili*; d) *Phaenognatha aequistrata*; e) *A. discolor*; f) *O. marysoriensis*; g) *G. litigiosa*; h) *Allidiostoma landbecki*; i) vista dorsal del labio de *P. inflata*.



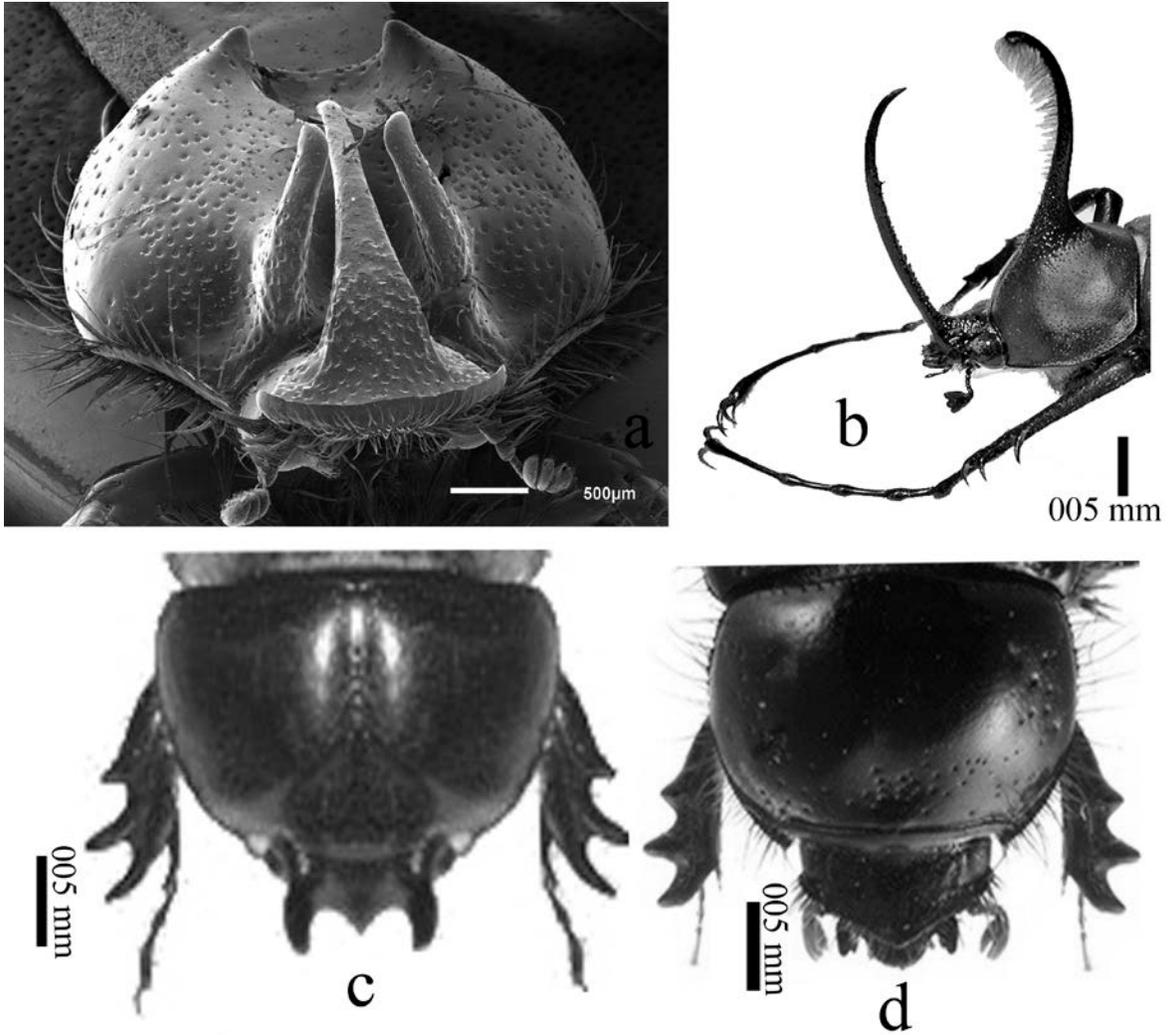
Figuras 93a-h. Vista dorsal del labio. a) *G. litigiosa*; b) *G. argentina*; c) *Cyclocephala putrida*; d) *B. mirabilis*; e) *P. abnormis*; f) *Canthon* sp.; g) *G. litigiosa*; h) *A. landbecki*.



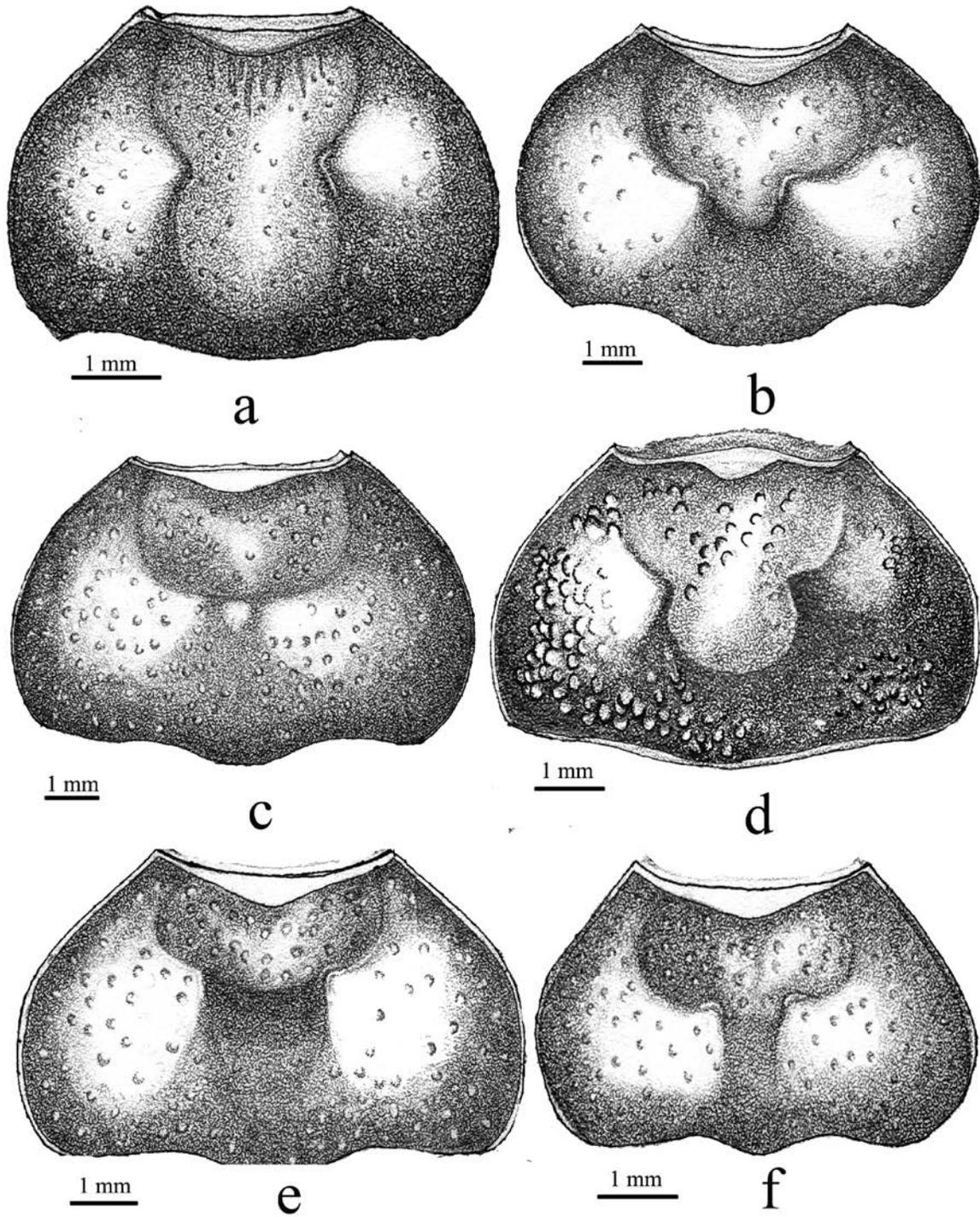
Figuras 94a-h. Vista antero-posterior. a) *A. hirtum*; b) *A. landbecki*; c) basiestipe *Dichotomius* sp.; d) *G. litigiosa*; e) esternelo *A. rufum*; f) *Orubesa atheta*; g) vista ventral del protórax de *E. lurida*; h) *Dichotomius* sp.



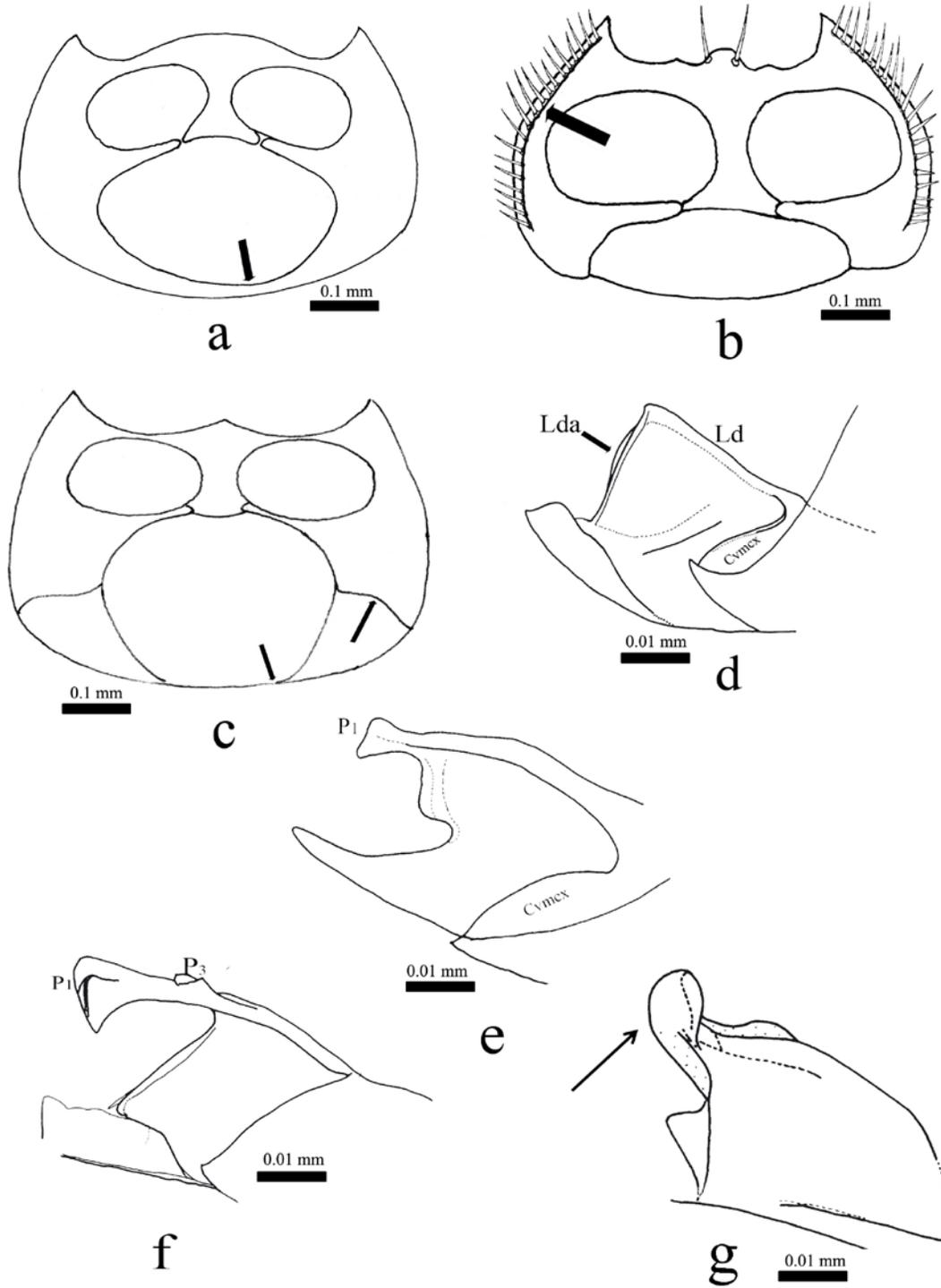
Figuras 95a-f. Vista antero-posterior. a) *B. mirabilis*; b) borde anterior del pronoto *B. mirabilis*; c) vista lateral del pronoto en *A. landbecki*; d) vista anterior del pronoto en *Canthon* sp.; e) *G. litigiosa*; f) *A. discolor*.



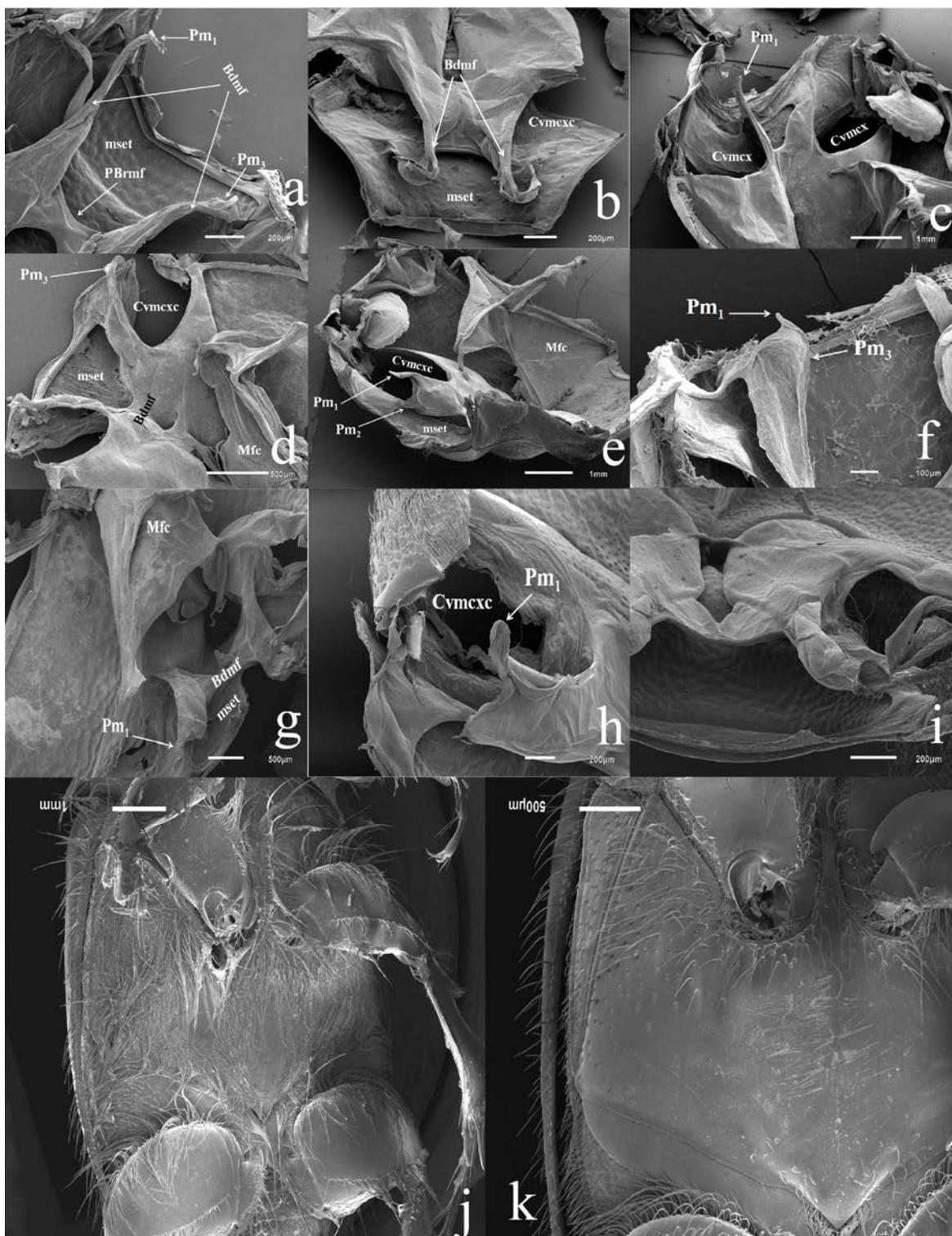
Figuras 96a-d. Vista antero-posterior. a) *A. tricornis*; b) vista lateral de *Golofa* sp.; c) vista antero-posterior de *A. chaconus*; d) *A. brasiliensis*.



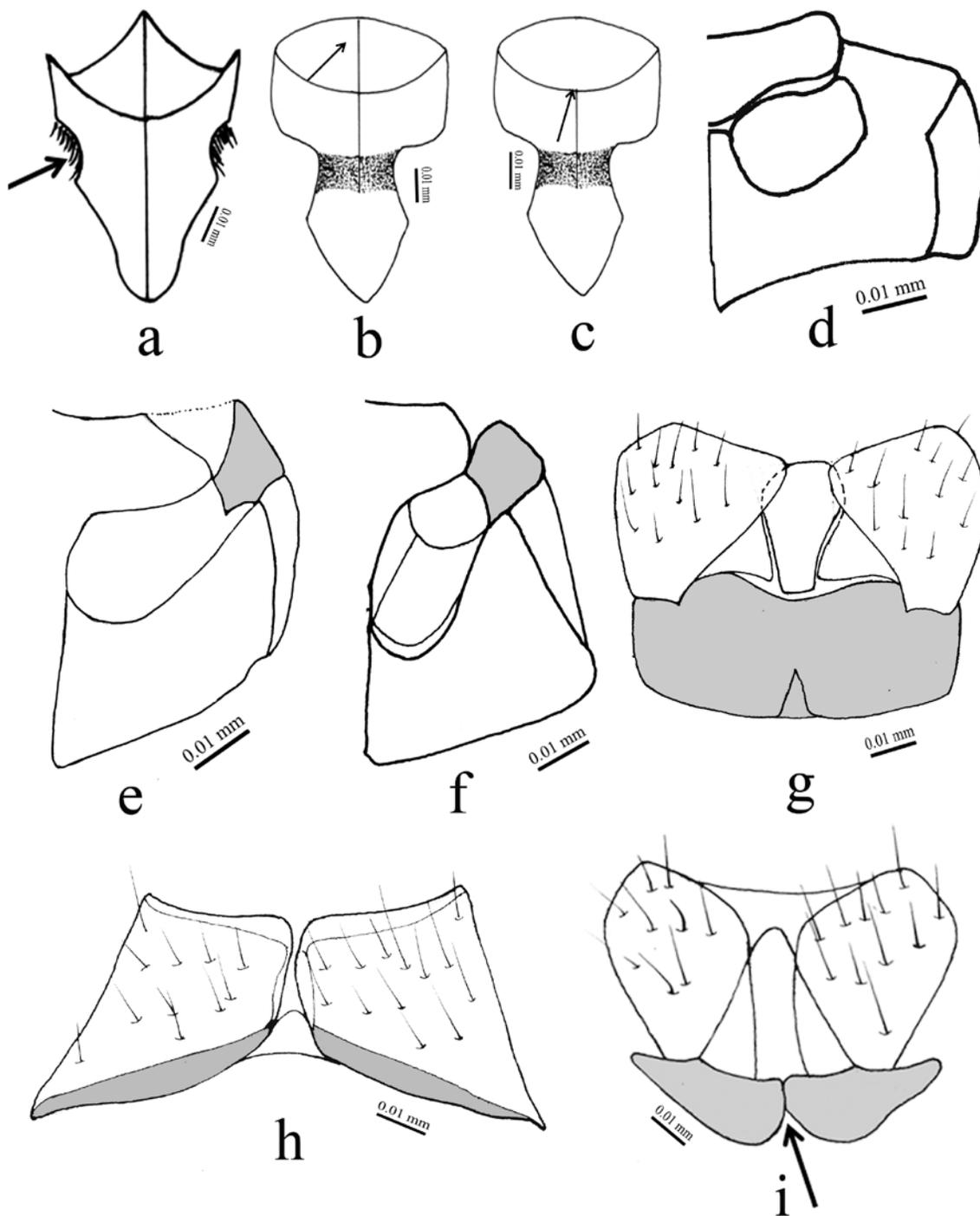
Figuras 97a-f. Vista dorsal del pronoto. a) *A. landbecki*; b) *A. monrosmuntanolae*; c) *A. n.sp1.*; d) *A. n.sp2.*; e) *A. ramosae*; f) *A. simplicifrons*.



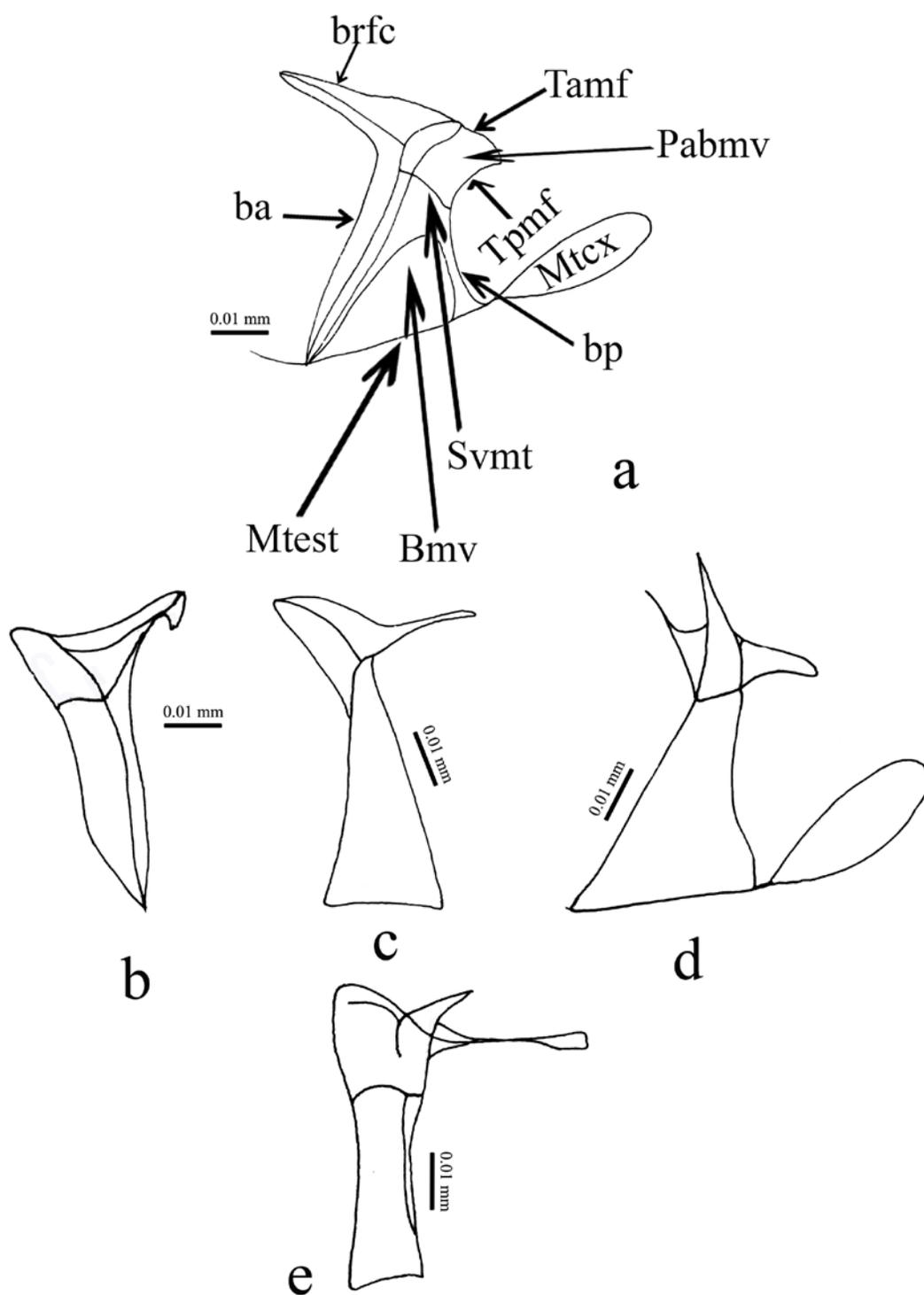
Figuras 98a-f. Vista ventral del pronoto. a) *G. candelariae*; b) *A. rufum*; c) *Paraegidium costalimai*; d) vista lateral de la mesofurca *P. fulva*; e) *Neophanognatha jenseni*; f) *O. marysoriensis*, g) *Protactia* sp.

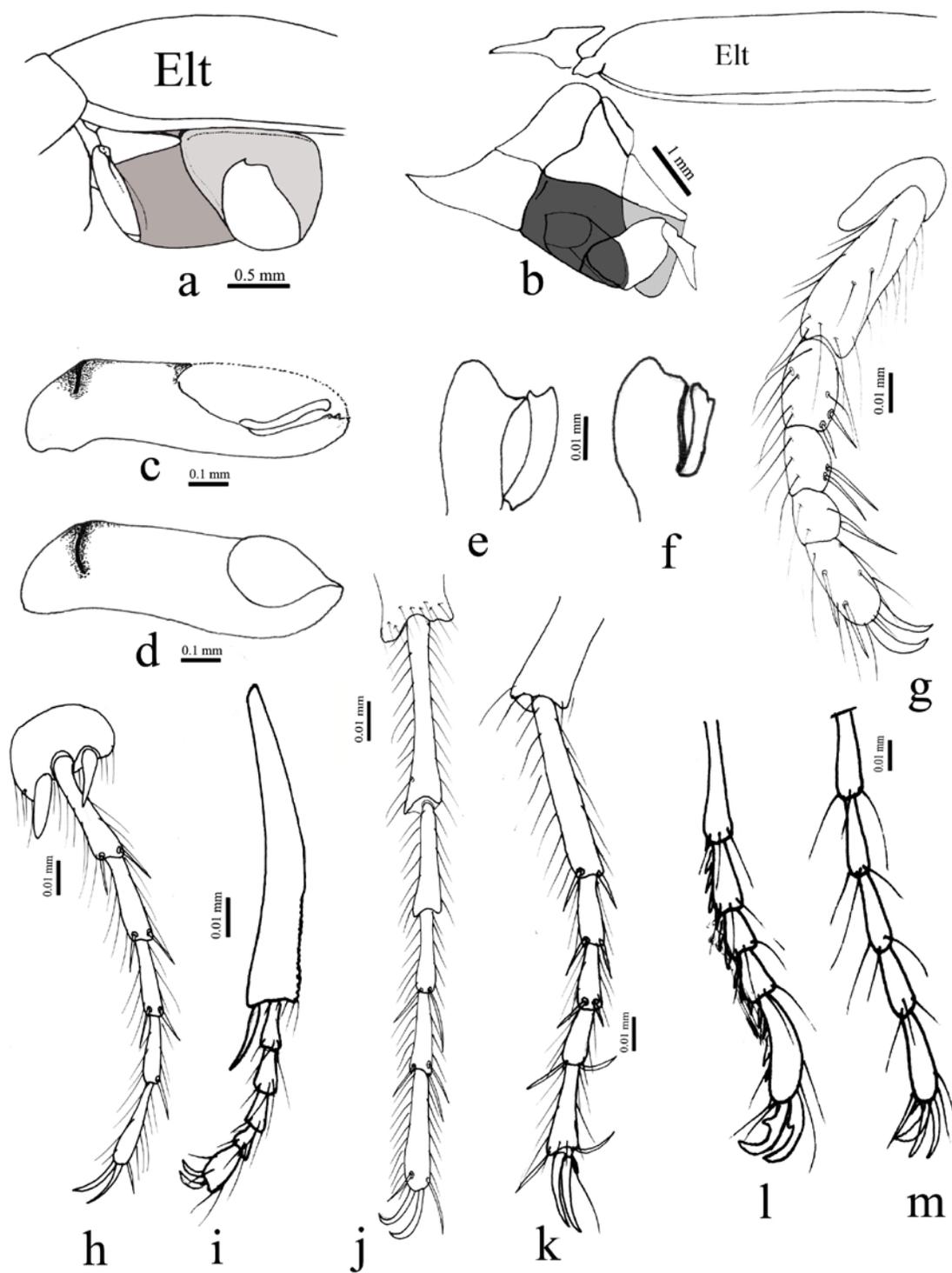


Figuras 99a-k. Mesofurcas. a) *Ceraspis* sp.; b) *Astaena* sp.; c) *Geniates* sp.; d) *O. atheta*; e) *Geniates* sp.; f) *Canthon* sp.; g) *E. lurida*; h) *A. argentinum*; i) *M. vestita*; j) Vista ventral del metaesternón en *A. n.sp3*; k) *A. strobili*.

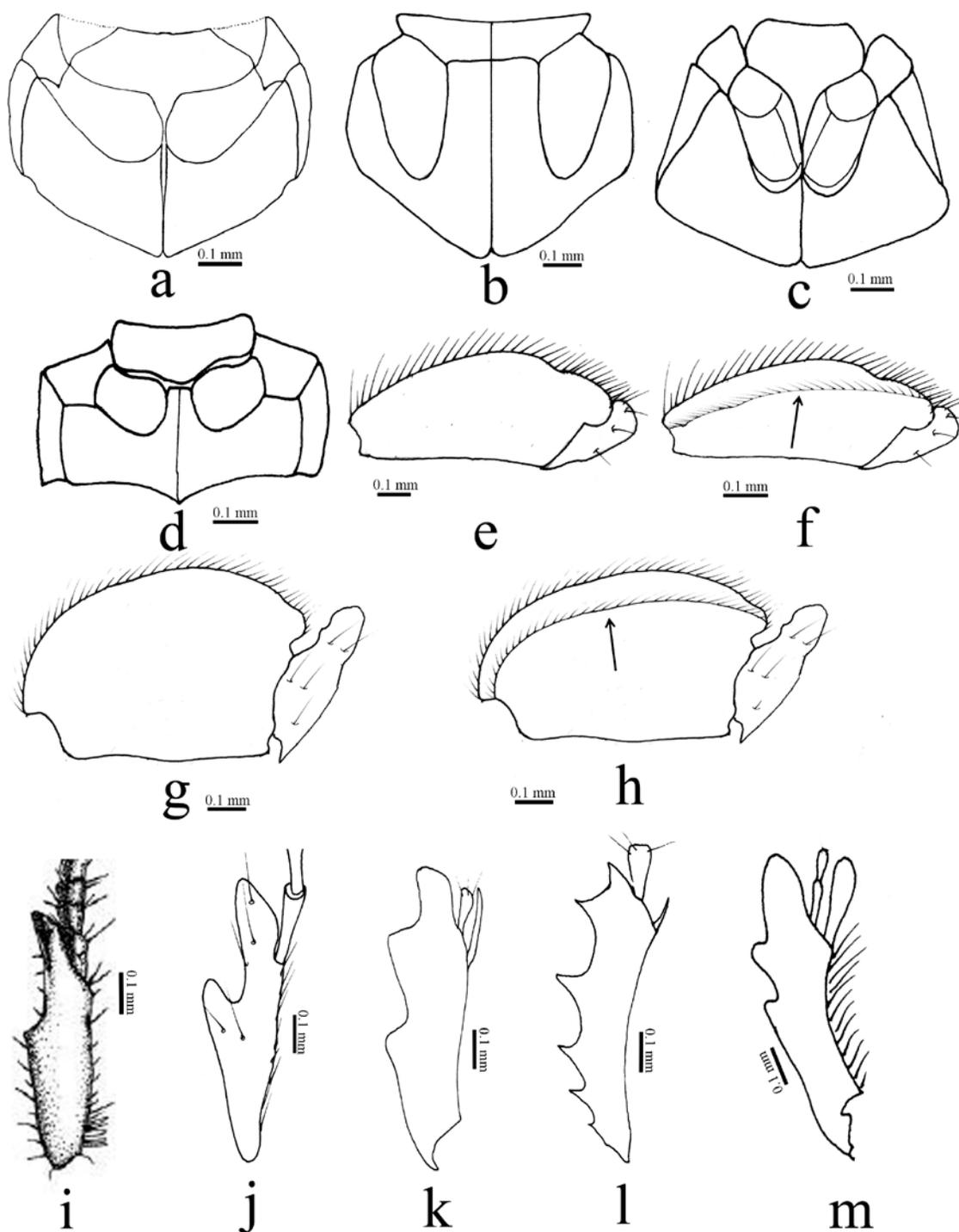


Figuras 100a-i. Vista dorsal del escutelo. a) *A. discolor*; b) *A. strobili*; c) *Ceraspis* sp.; c) *P. gemmifer*; d) *A. argentinum*; f) *A. rufum*; g) *A. argentinum*; h) *Hoplia* sp.; i) *M. vestita*.

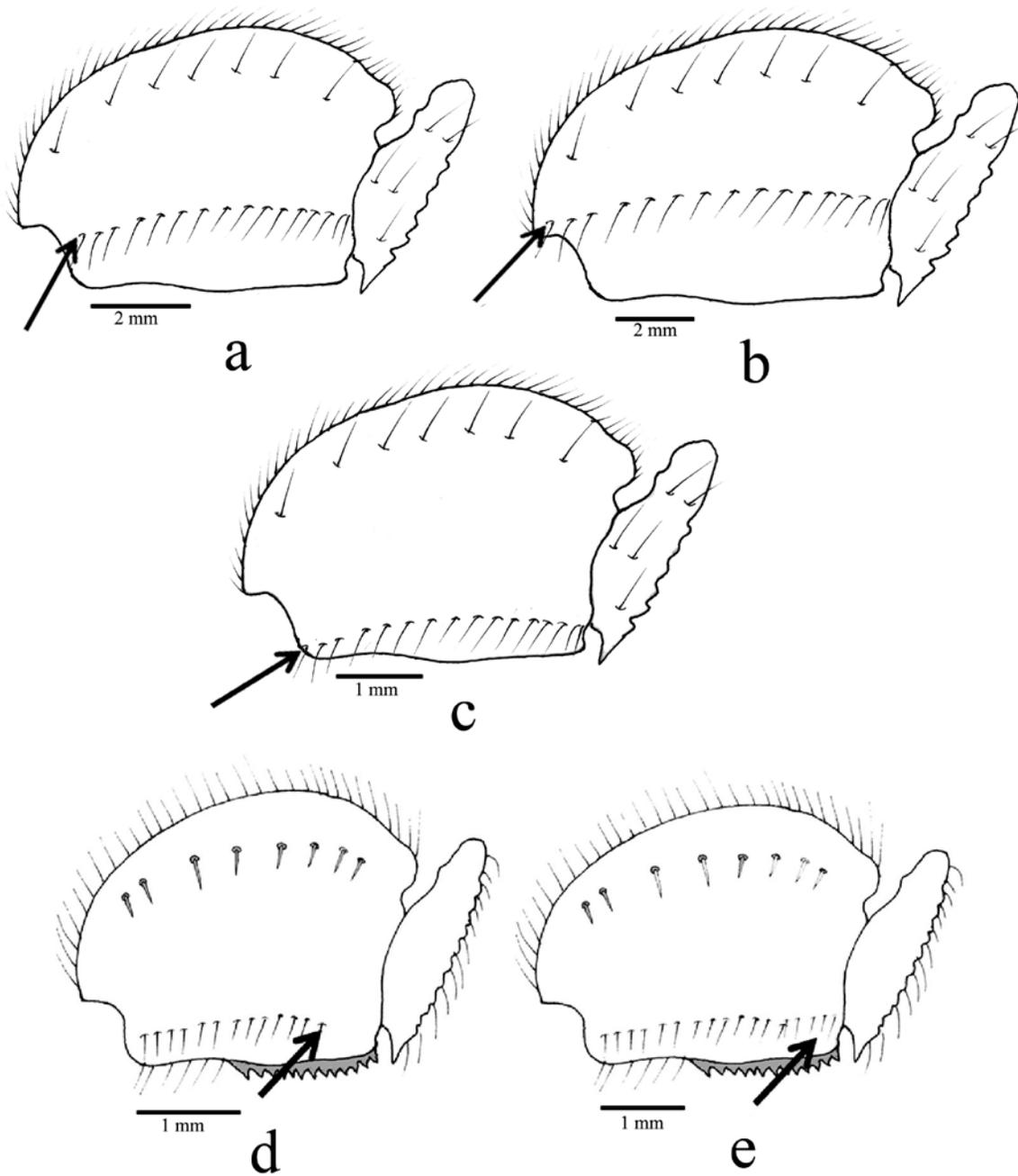




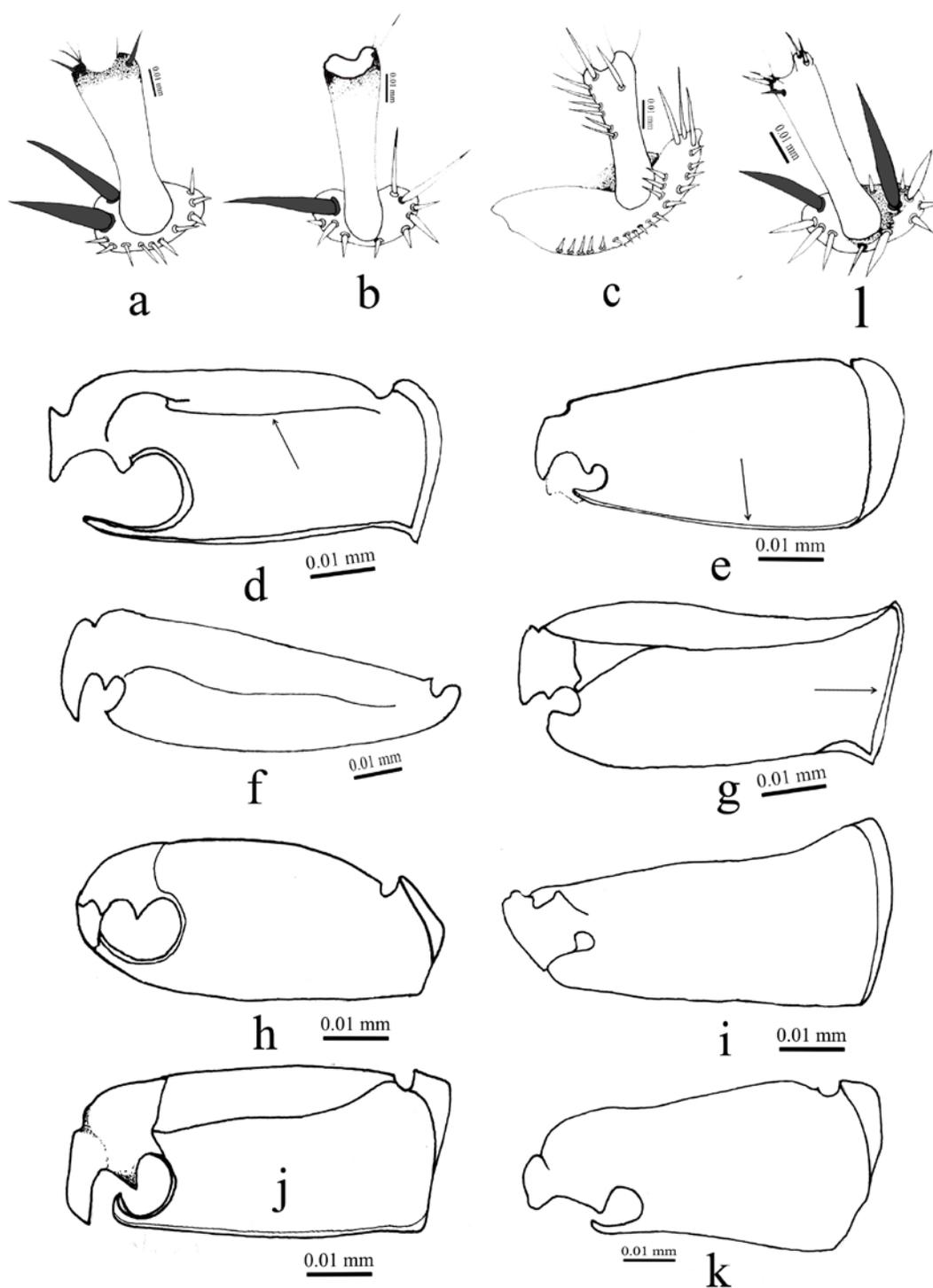
Figuras 102a-m. Vista lateral del tórax. a) *P. aequistrata*; b) *A. tricornis*; c) *Ceraspis* sp.; d) *Maladera holocerisea*; e) *A. rufum*; f) *Panotrogus* sp.; g) *O. atheta*; h) *Desertaclopus atacamensis*; i) *Canthon* sp.; j) *N. jenseni*; k) *A. discolor*; l) *M. vestita*; m) *A. rufum*.



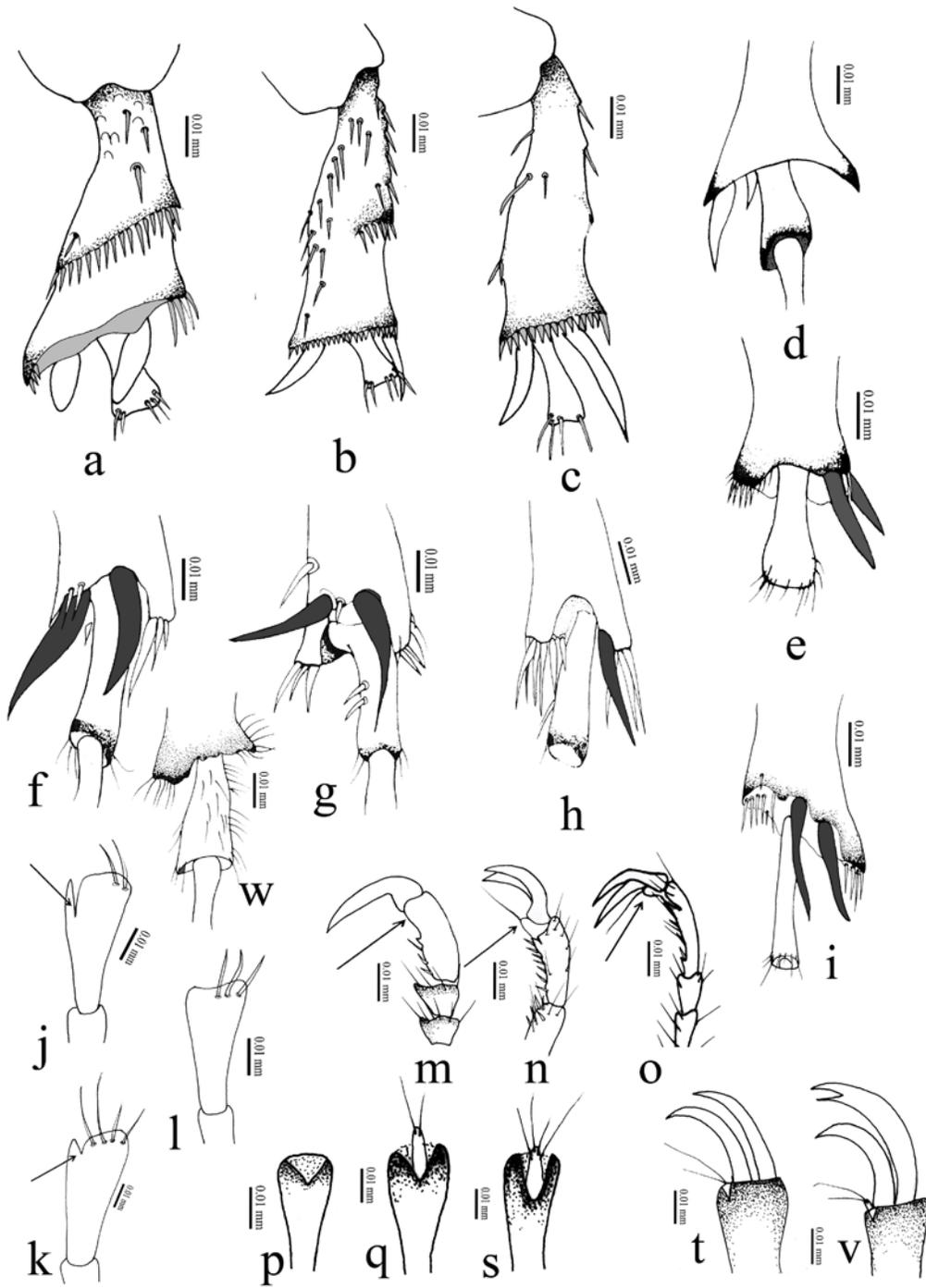
Figuras 103a-m. Vista ventral de metaesternón. a) *Geniates* sp.; b) *Canthon* sp.; c) *A. rufum*; d) *P. gemmifer*; e) vista ventral del mesofémur *A. hirtum*; f) *O. marysoriensis*; g) *A. rufum*; h) *A. brasiliensis*; i) vista dorsal de la protibia *Platycyelia inflata*; j) *G. candelariae*; k) *A. chaconus*; l) *Cheirotonus macleayi*; m) *A. rufum*.



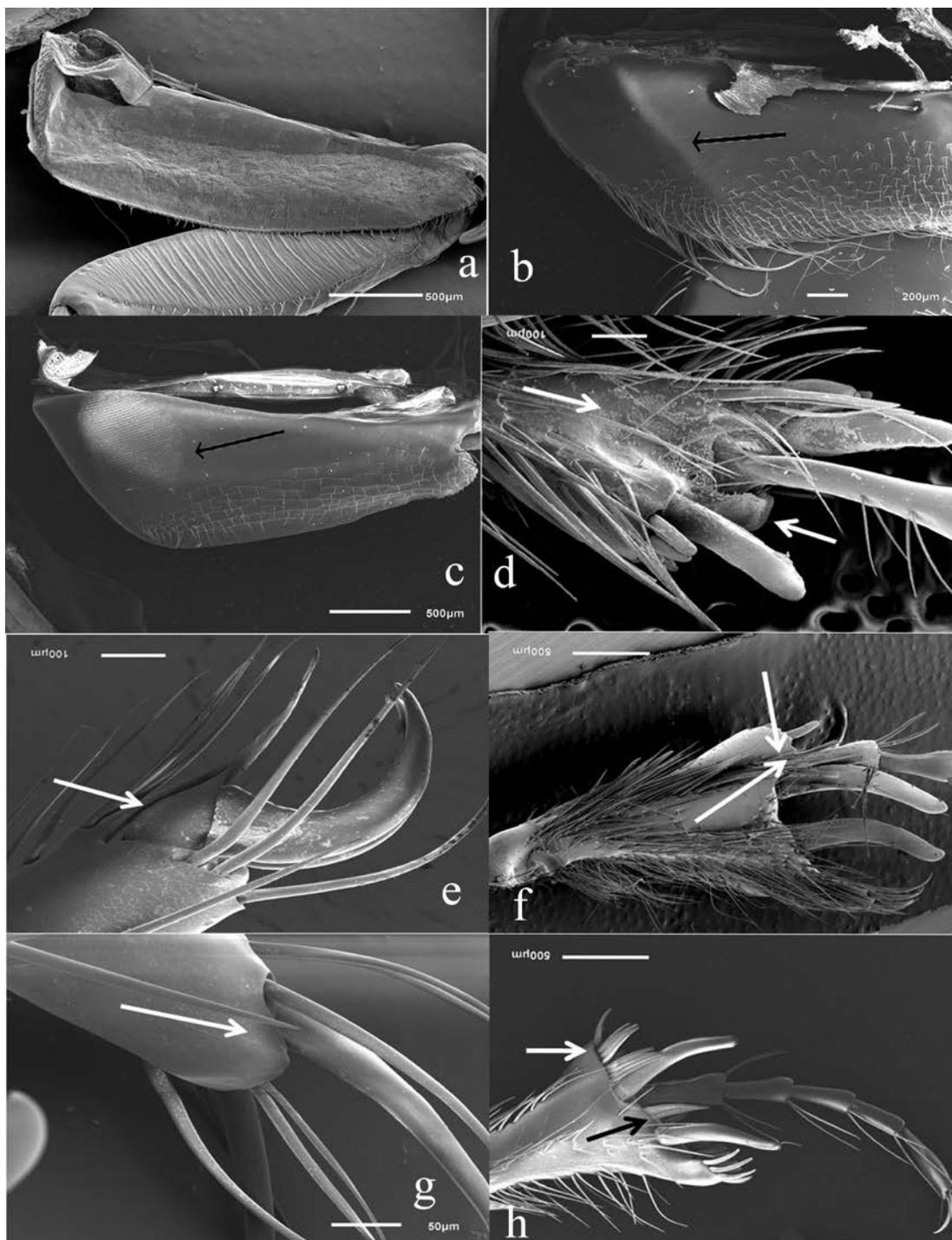
Figuras 104a-e. Vista ventral del metafémur. a) *A. n. sp1.*; b) *A. rufum*; c) *Rutela sanguinolenta*; d) *A. bosqui*; e) *A. hirtum*.



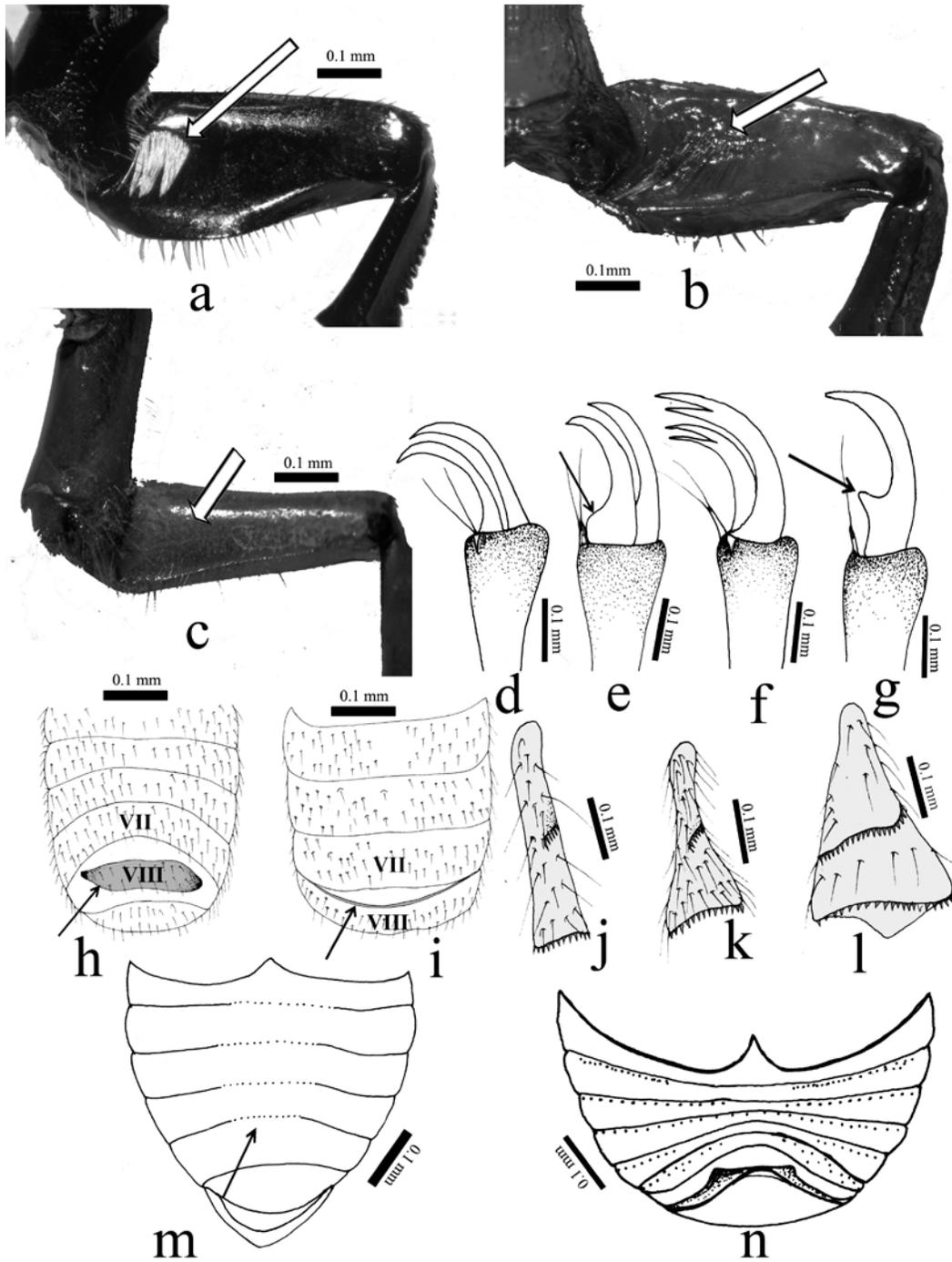
Figuras 105a-l. Vista interna del ápice de las mesotibias. a) *A. rufum*; b) *G. candelariae*; c) *Hoplia* sp.; d) vista interna del ápice de la metatibia en *A. rufum*; e) vista dorsal de las metacoxas en *G. candelariae*; f) *Canthon* sp.; g) *P. fulva*; h) *B. mirabilis*; i) *G. litigiosa*; j) *P. calsoni*; k) *M. vestita*; l) *P. costalimai*.



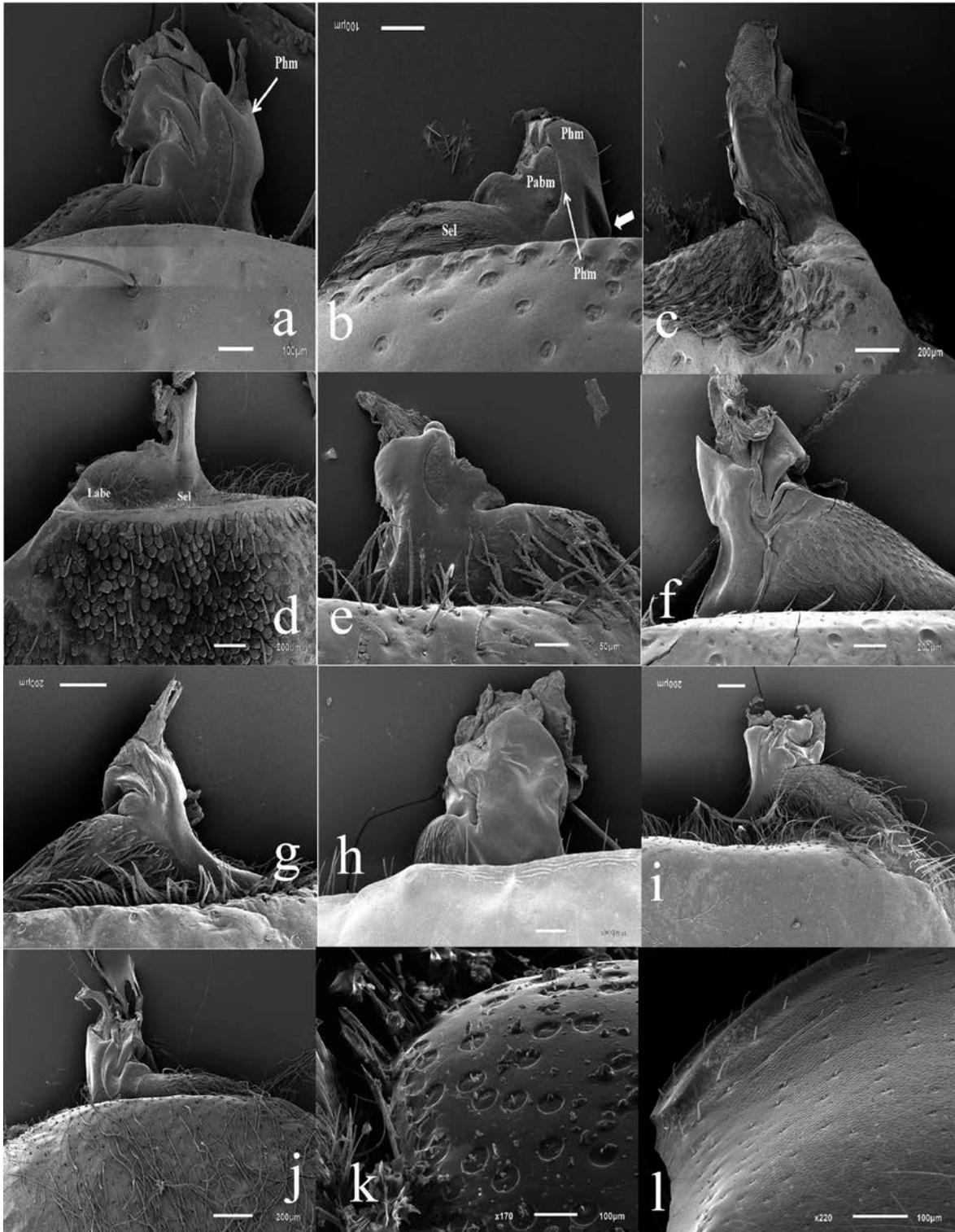
Figuras 106a-w. Vista dorsal de las metatibias. a) *Aclopus brunneus*; b) *A. brasiliensis*; c) *P. gemmifer*; d) *R. sanguinolenta*; e) *P. calsoni*; f) *N. jenseni*; g) *P. aequistrata*; i) *P. abnormis*; j) borde lateral externo de la metatibia en *Ceraspis* sp.; k) *A. strobili*; l) *B. mirabilis*; m) vista lateral del 5to metatarsomeros en *Hoplia* sp.; n) *A. rufum*; o) *Ceraspis* sp.; p) vista interna del ápice del último metatarsomeros *Canthon* sp.; s) *Golofa argentina*; q) *A. rufum*; t) vista lateal del 5to mesatarsomero en *N. jenseni*; v) *P. fulva*; w) *M. vestita*.



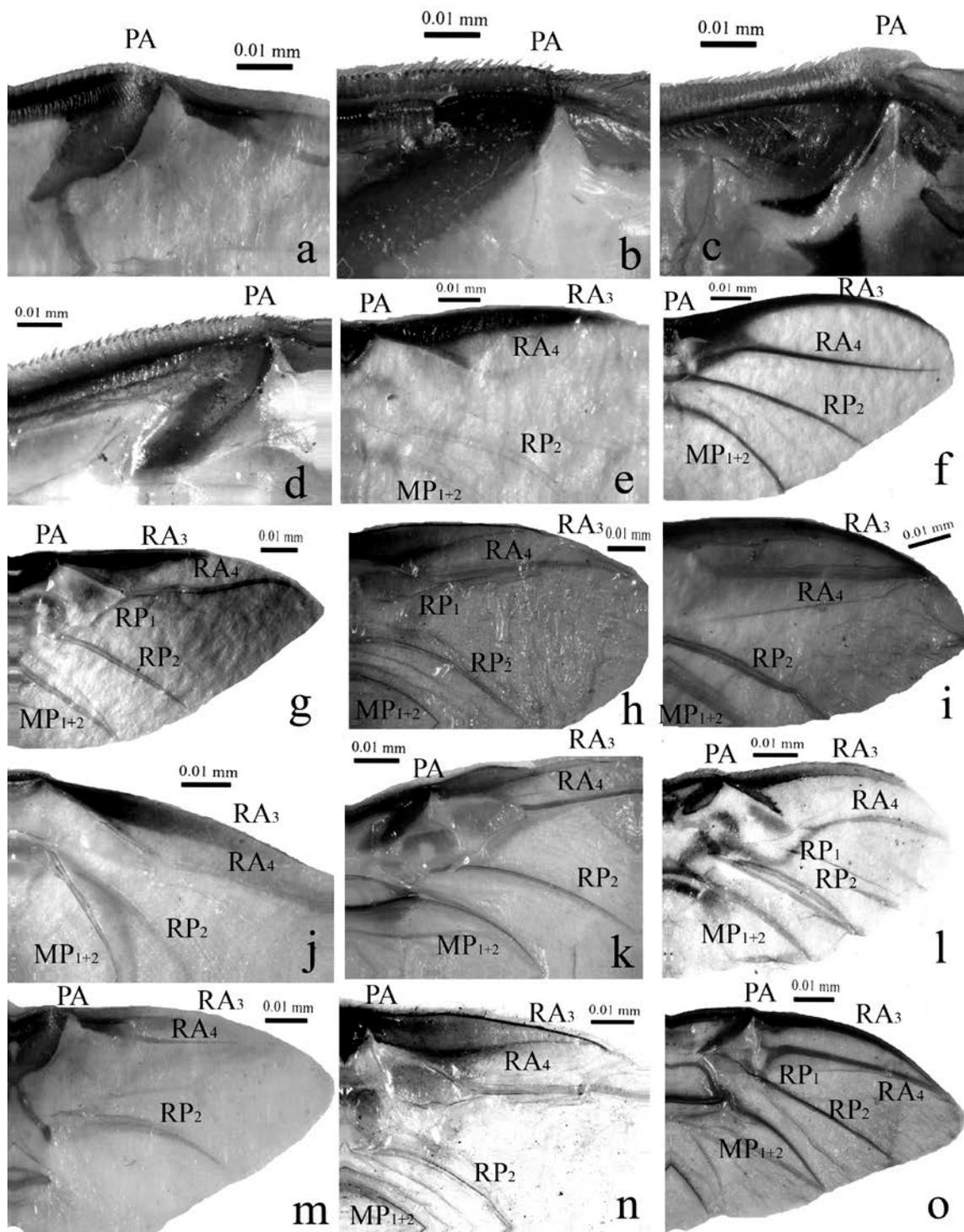
Figuras 107a-h. Vista ventral de las metacoxas. a) *Sericoides* sp.; b) *A. strobili* (felcha indica el área estriduladora); c) *O. marysoriensis* (felcha indica el área estriduladora); d) *G. candelariae*; e) vista lateral del último metatarsómero de *Dichotomius* sp. mostrando la membrana ápical; f) borde externo de la metatibia en *A. landbecki*; g) *A. strobili*; h) borde externo de la metatibia en *A. tricornis*.



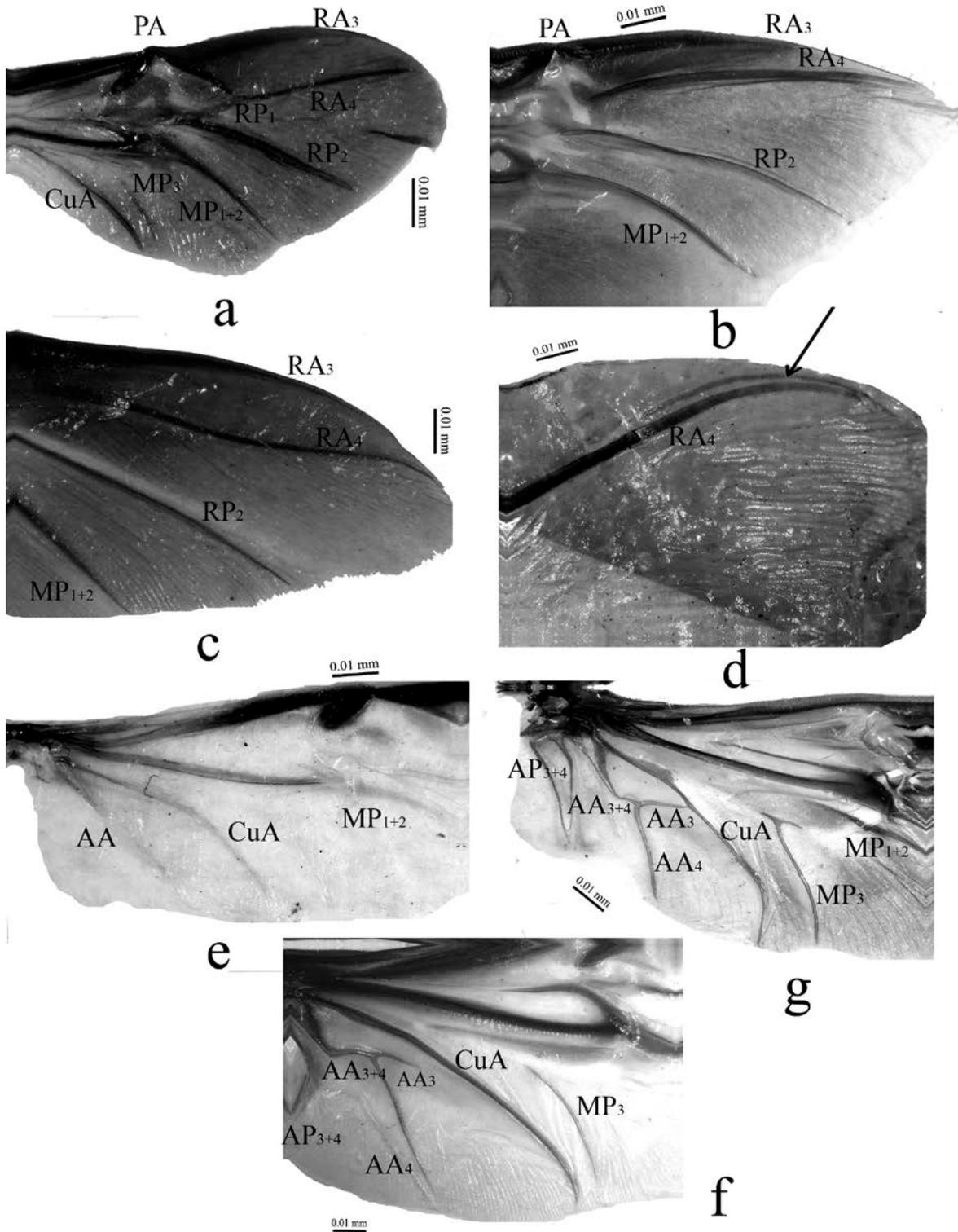
Figuras 108a-n. Vista interna del profémur. a) *Canthon* sp. (Indicando la presencia de la fóvea); b) *O. marysoriensis* (indicando la presencia de la fóvea); c) *P. inflata*; d) vista lateral del 5to. Metatarsómero *A. hirtum*; e) *B. mirabilis*; f) *M. vestita*; g) *M. papposa*; h) vista ventral del abdomen en *B. mirabilis*; i) *Ceraspis* sp.; j) vista lateral externa de la metatibia *Phyllophaga* sp.; k) *M. vestita*; l) *B. mirabilis*; m) vista ventral del abdomen en *Phyllophaga* sp.; n) *Canthon* sp.



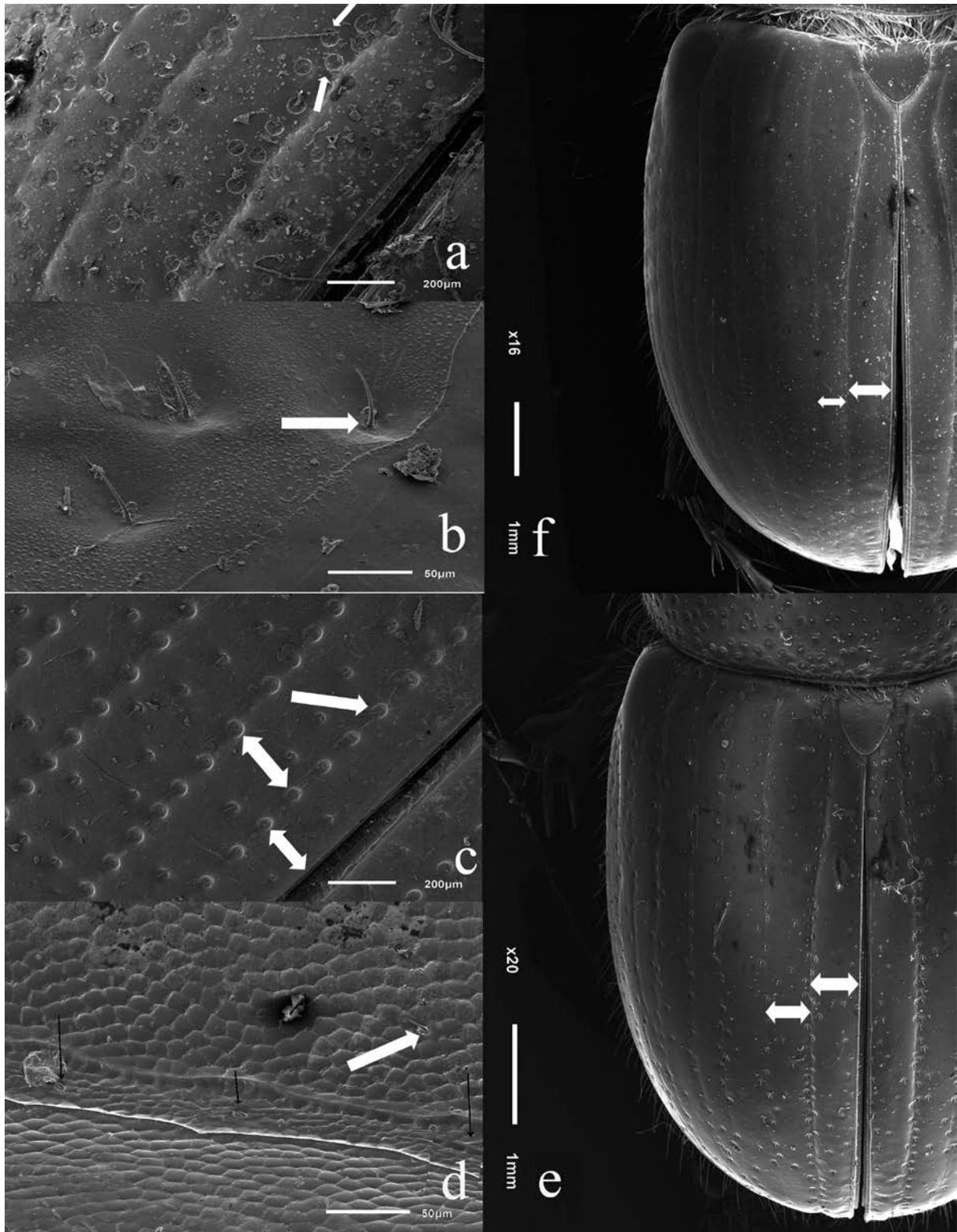
Figuras 109a-l. Vista dorsal de la unión basal del élitro. a) *Geniates* sp.; b) *O. marysoriensis*; c) *E. lurida*; d) *Hoplia* sp.; e) *G. candelariae*; f) *A. chaconus*; g) *A. strobili*; h) *Canthon* sp.; j) *M. vestita*; k) *A. strobili*; l) *Canthon* sp.



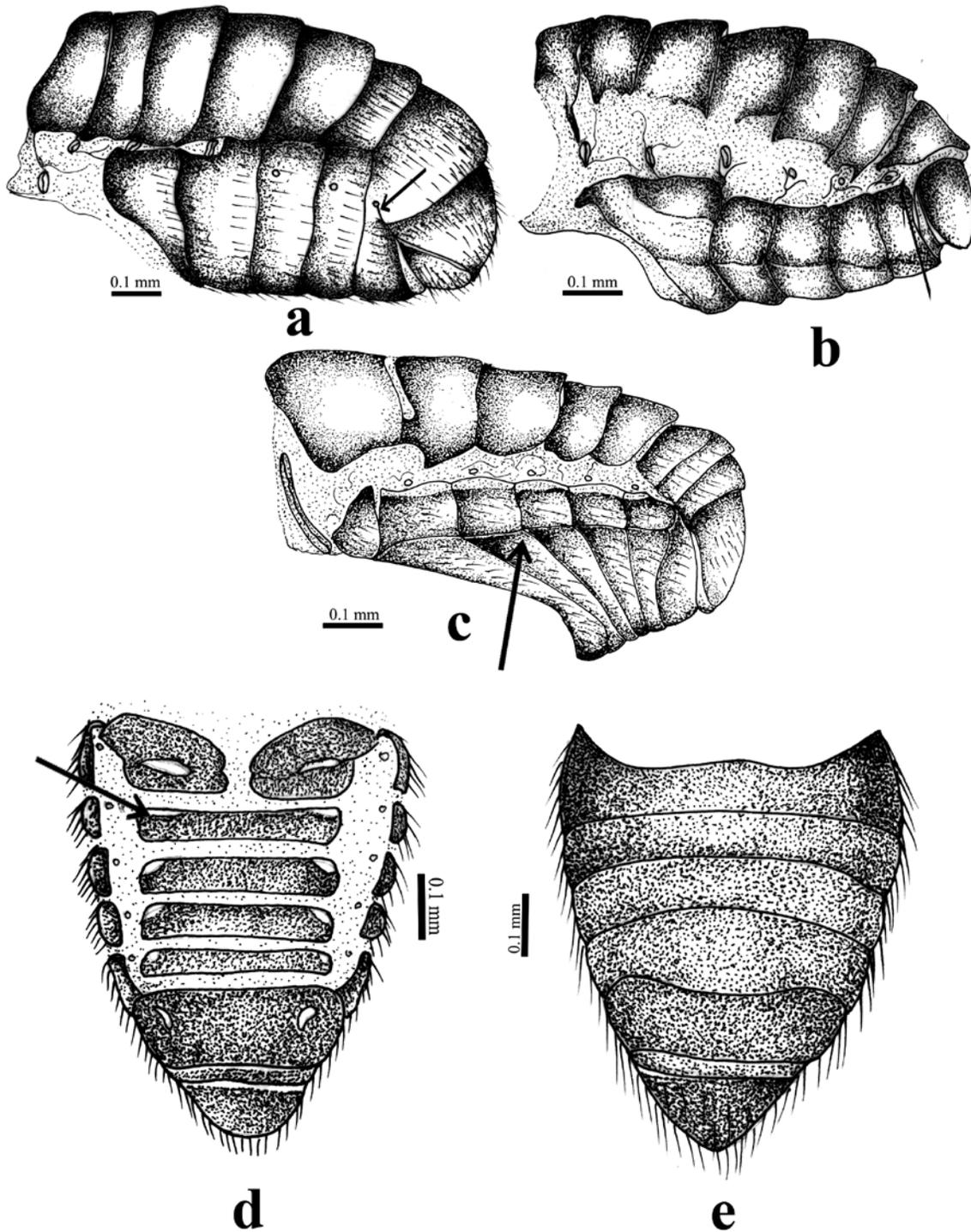
Figuras 110a-o. Vista dorsal de las alas membranosas. a) *P. gemmifer*; b) *Dichotomius* sp.; c) *Aegidium dominicensis*; d) *D. atacamensis*; e) *B. mirabilis*; f) *Astaena* sp.; h) *Ceraspis* sp.; i) *A. argentinum*; j) *N. jenseni*; k) *A. rufum*; l) *G. candelariae*; m) *P. gemmifer*; n) *A. n. sp2.*; o) *Phyllophaga* sp.



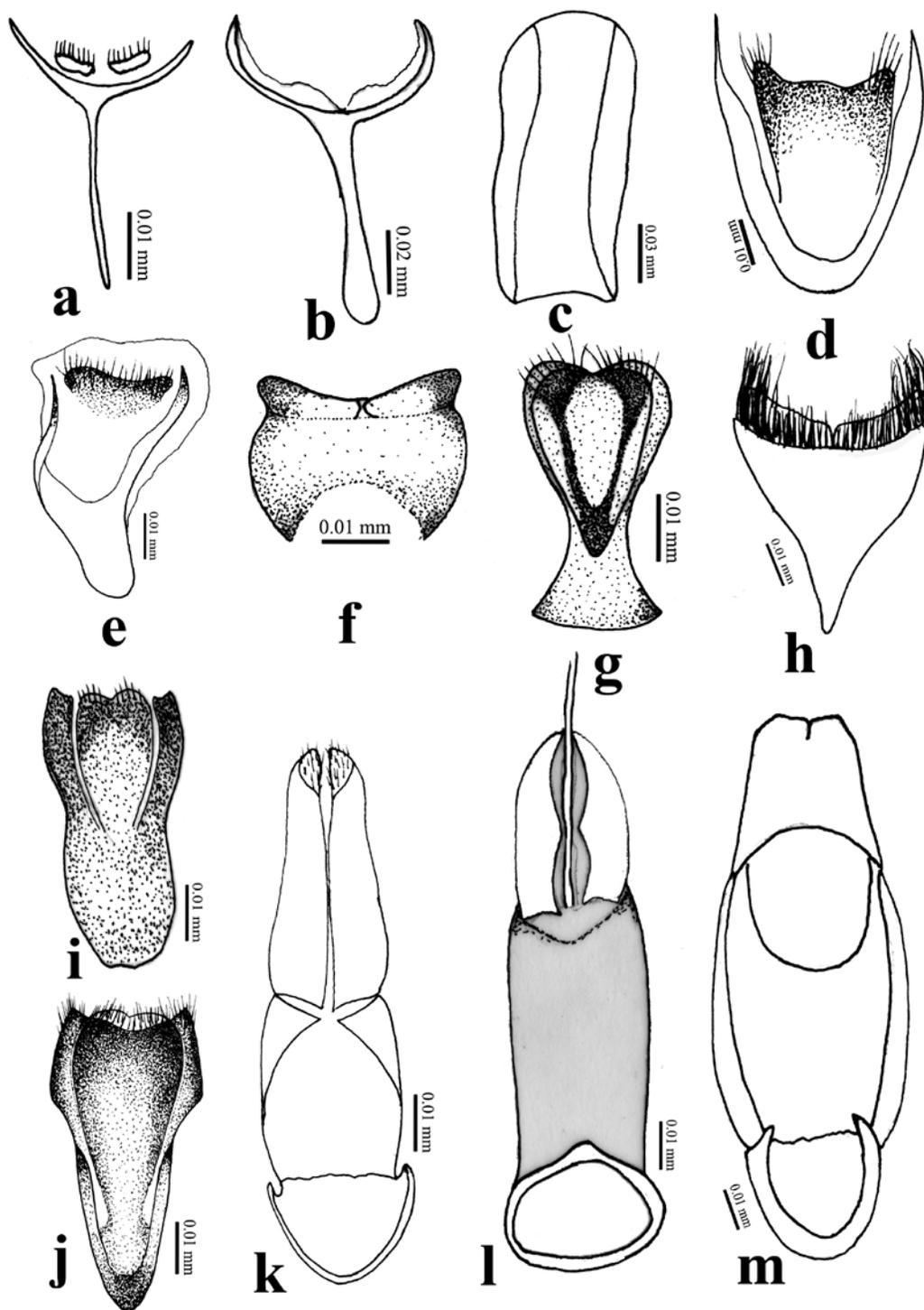
Figuras 111a-g. Vista dorsal de las alas membranosas. a) *L. limbata*; b) *Geniates* sp.; c) *E. lurida*; d) *A. rufum*; e) *D. atacamensis*; f) *G. argentina*; g) *Dichotomius* sp.



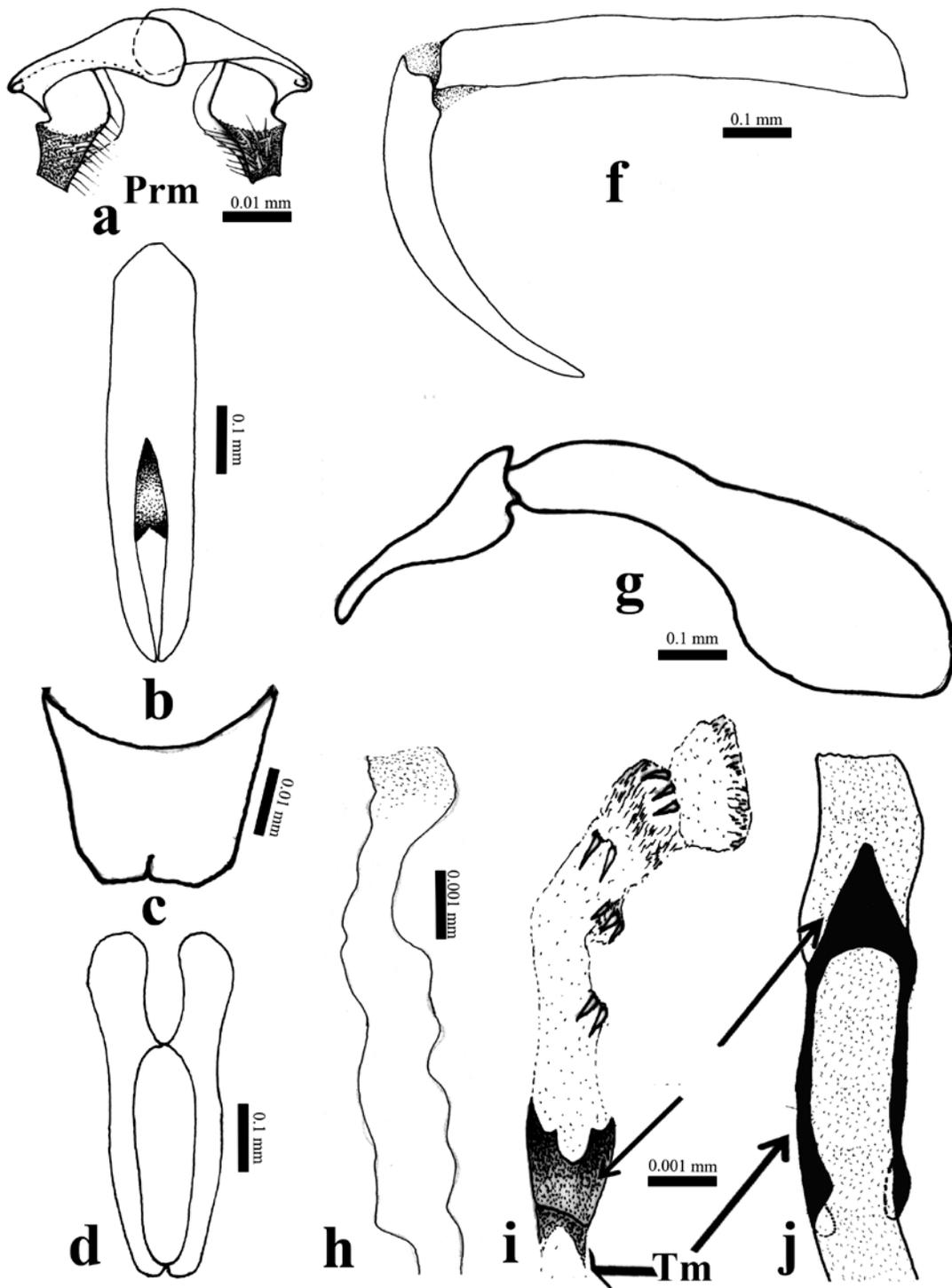
Figuras 112a-f. Vista dorsal de los élitros. a) *A. strobeli*; b) *A. landbecki* (proporción de las dos primeras estrías elitrales); c) *Orubesa atheta*; d) *Astaena* sp.; e) *A. strobeli*.; f) *A. landbecki*.



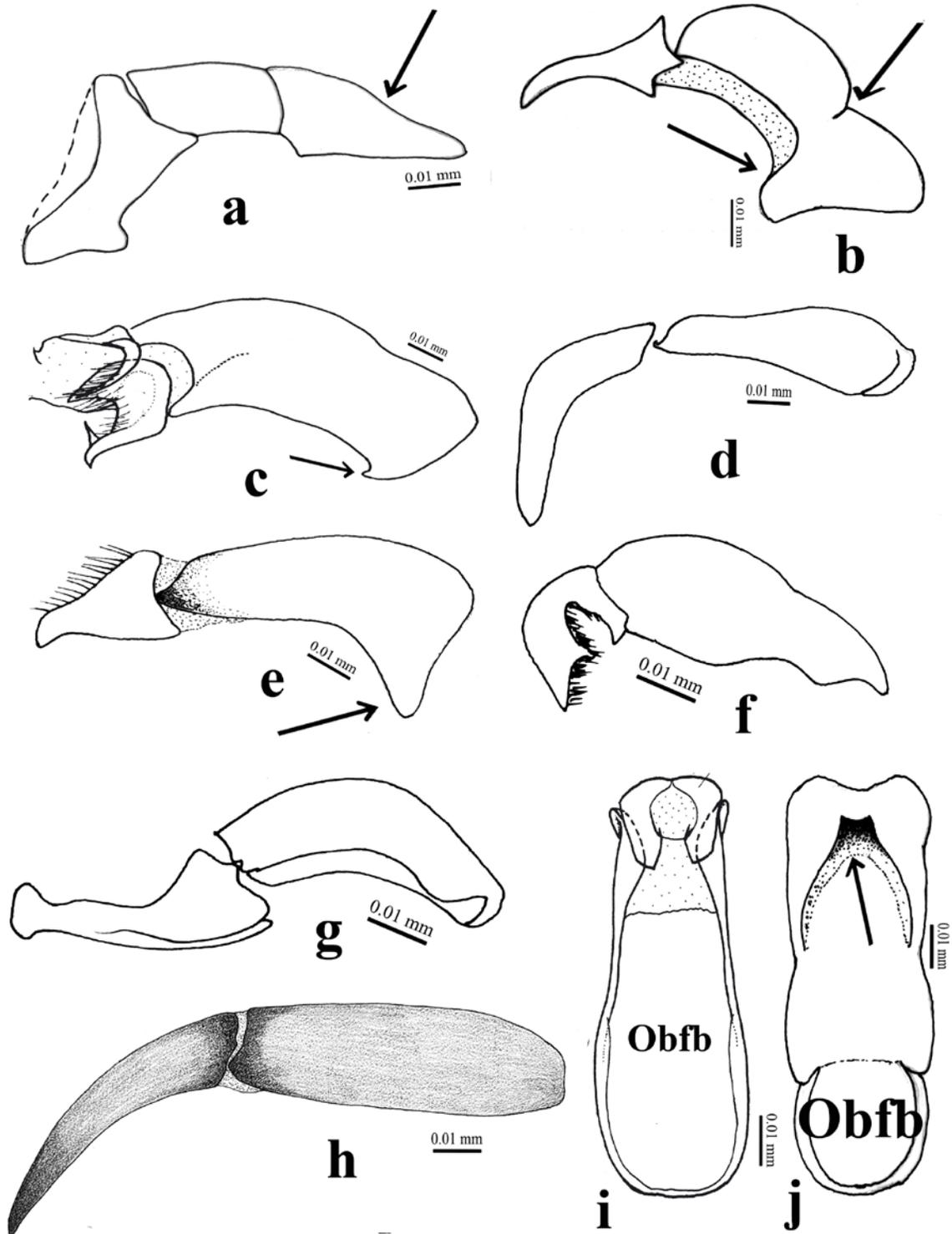
Figuras 113a-e. Vista lateral del abdomen. a) *P. calsoni*; b) *A. rufum*; c) *Canthon* sp. (quilla esternal); d) *A. discolor*; e) *G. candelariae*.



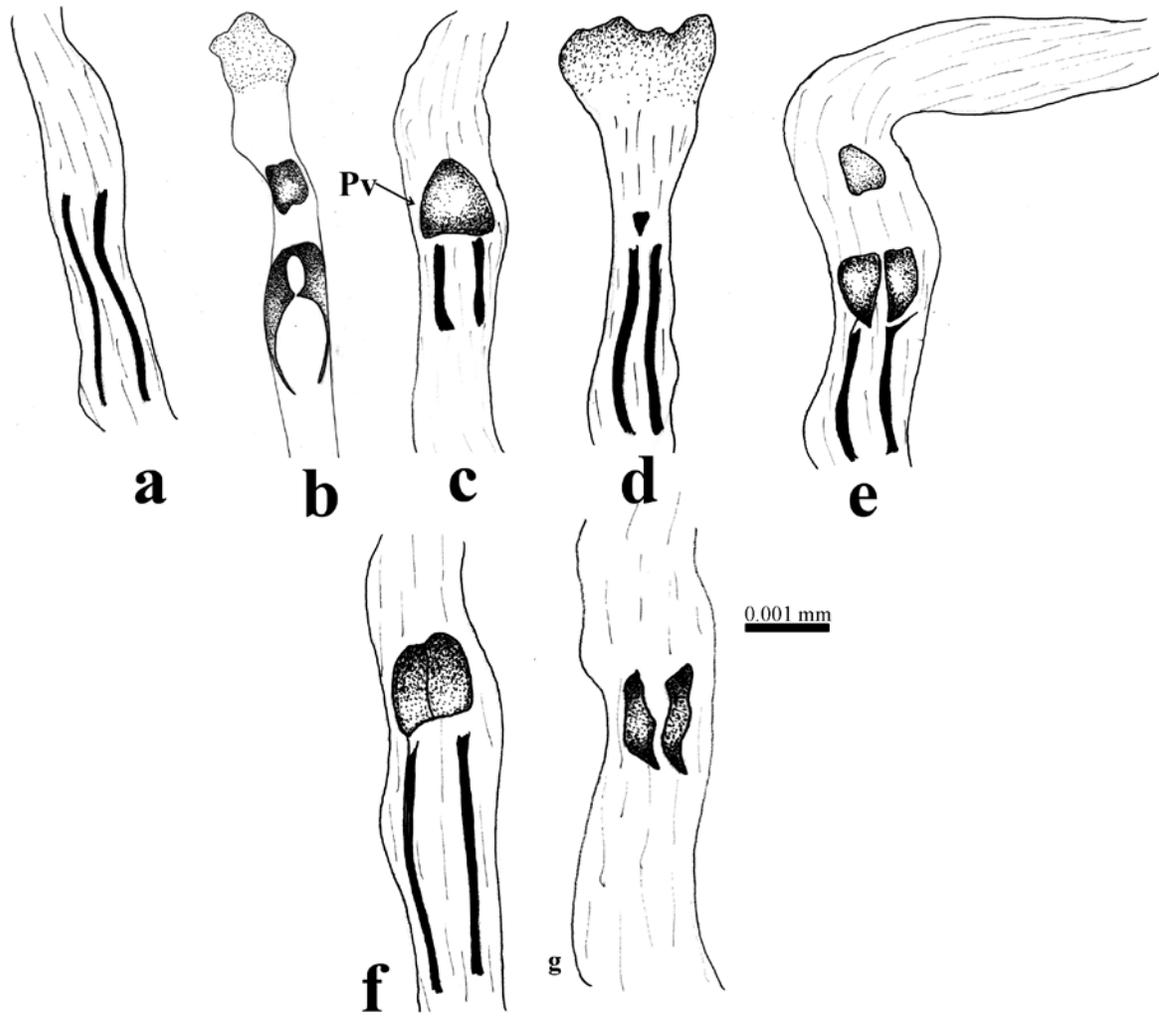
Figuras 114a-m. Vista dorsal del espiculum gastrale. a) *Astaena* sp.; b) *P. fulva*; c) *G. candelariae*; d) *O. marysoriensis*; e) *Hybalus tingitanus*; f) *L. limbata*; g) *P. abnormis*; h) *Pachypus candidae*; i) *A. ramosae*; j) *A. bosqui*; k) vista ventral de la genitalia en *P. inflata*; l) *Dichotomius* sp.; m) *P. fulva*.



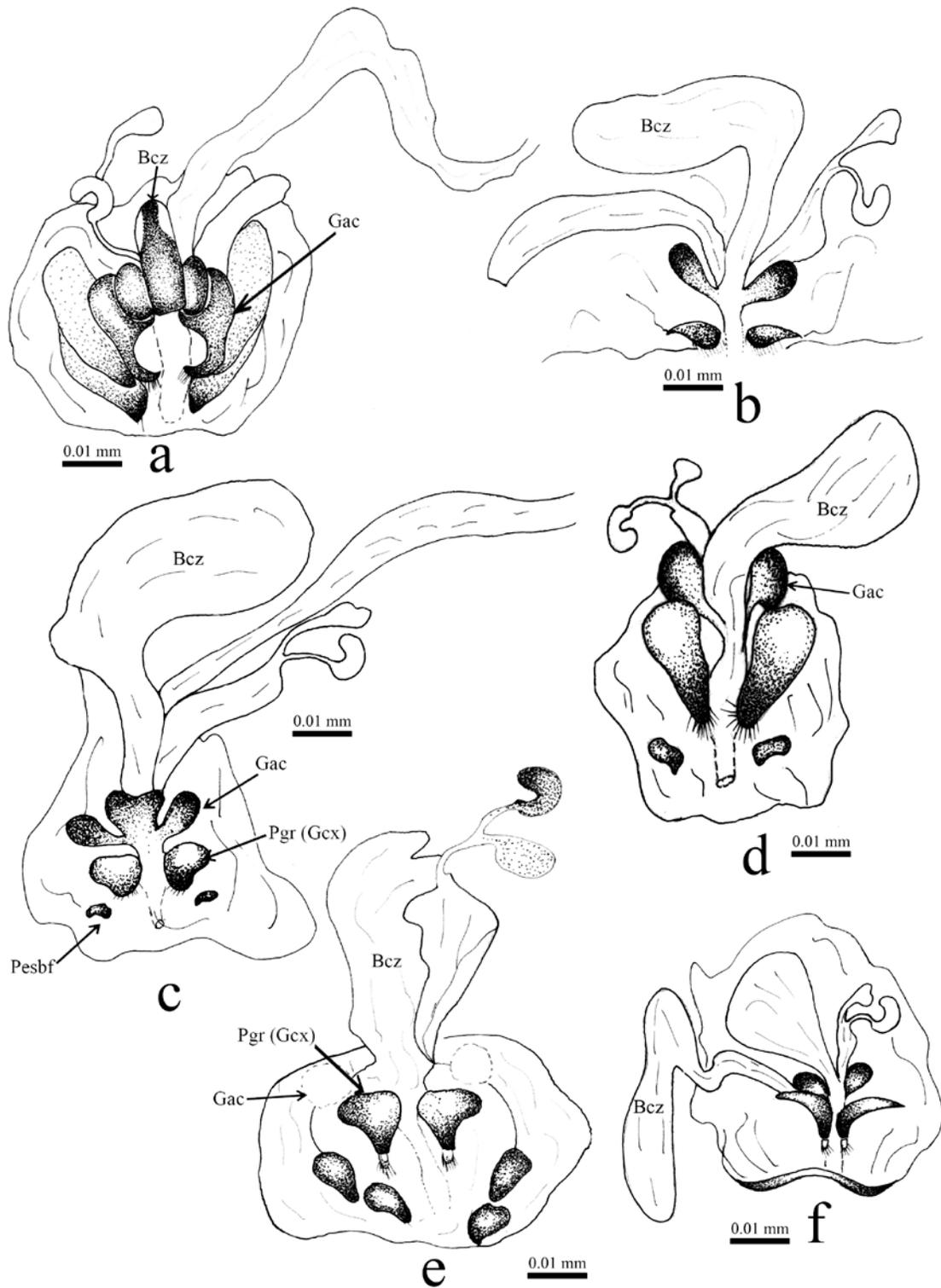
Figuras 115a-j. Vista antero-posterior de los parámetros. a) *Astaena* sp.; b) *A. bosqui*; c) *P. fulva*; d) *M. papposa*; f) *A. bosqui*; g) *Geniastes* sp.; h) *Euetheola bidentata*; i) *P. abnormis*; j) *Canthon* sp.



Figuras 116a-j. Vista lateral de la genitalia masculina. a) *Dichotomius* sp.; b) *Rutela sanguinolenta*; c) *Astaena* sp.; d) *Aclopus brunneus*; e) *N. jenseni*; f) *Sericoides* sp.; g) *M. papposa*; h) *A. hirtum*; i) *O. marysoriensis*; j) *R. sanguinolenta*.



Figuras 117a-f. Saco interno. a) *A. brunneus*; b) *N. jenseni*; c) *M. papposa*; d) *P. inflata*; e) *A. chaconus*; g) *Dichotomius* sp.; f) *Phyllophaga* sp.



Figuras 118a-f. Aparato reproductor de las hembras. a) *A. rufum*; b) *O. marysoriensis*; c) *P. calsoni*; d) *P. abnormis*; e) *Canthon* sp.; f) *G. candelariae*.

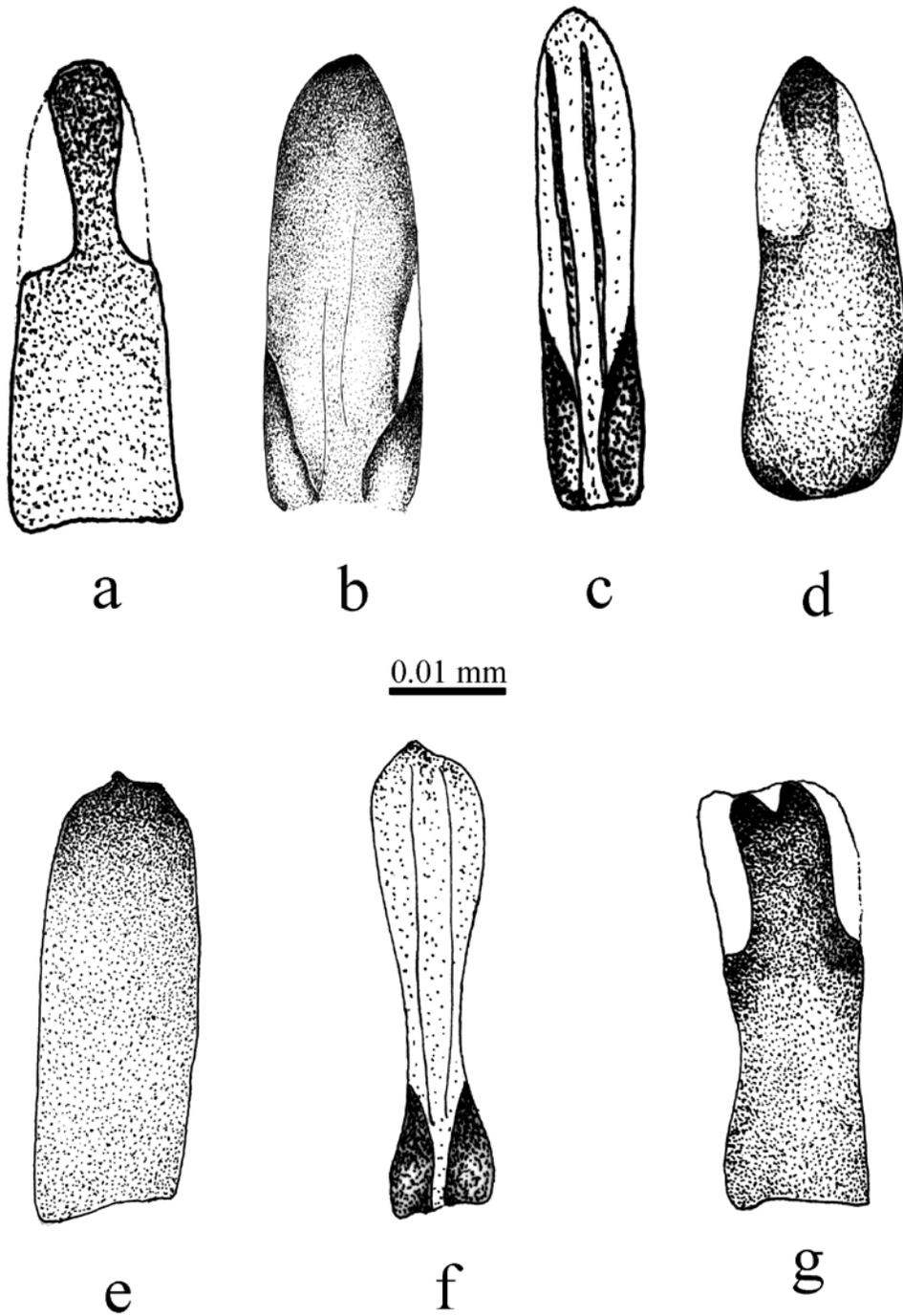
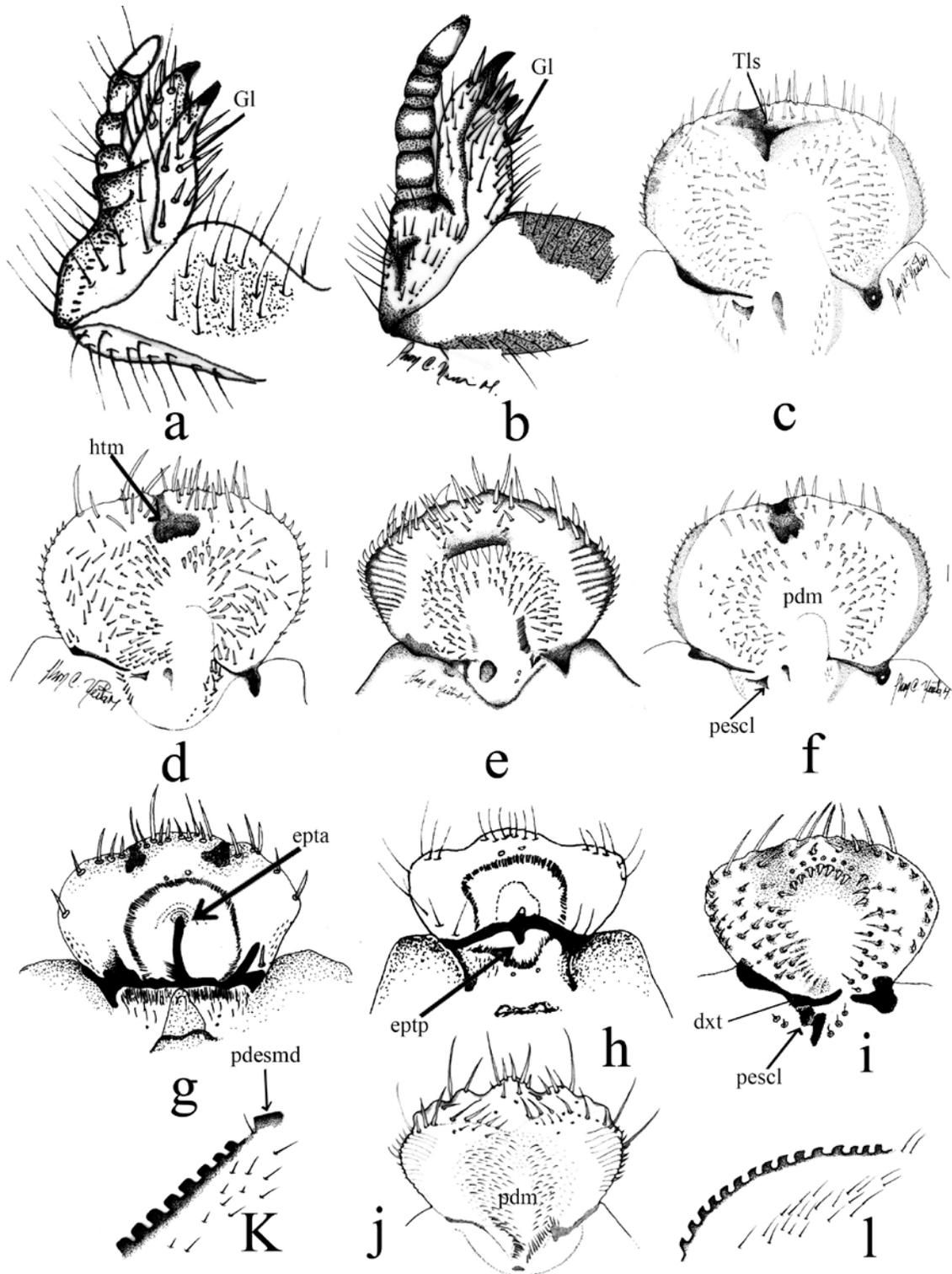
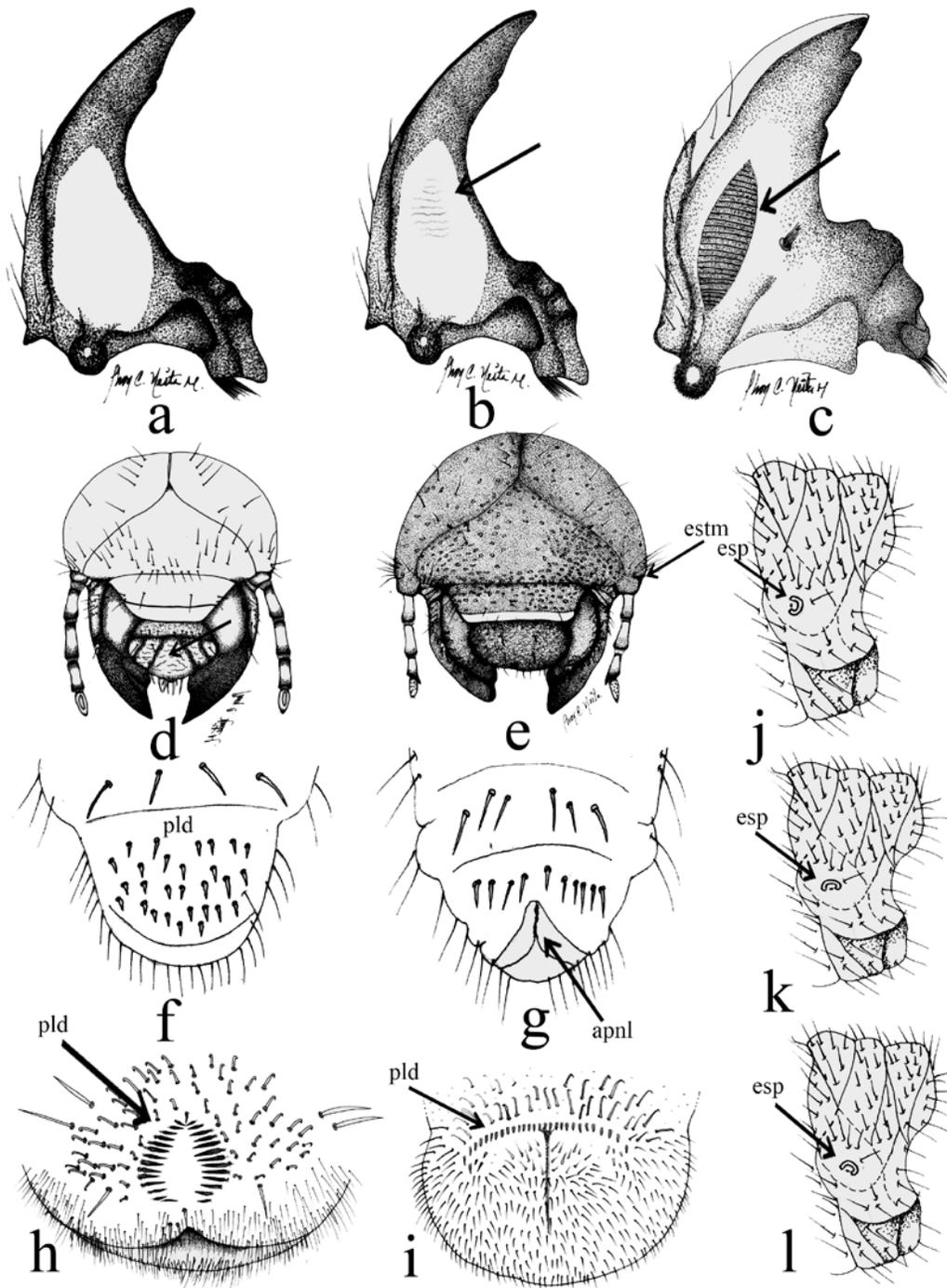


Fig. 119a-f. Bursa copulatrix. a) *Allidiostoma* n. sp3; b) *A. halffteri*; c) *A. hirtum*; d) *A. bosqui*; e) *Allidiostoma* n. sp2; f) *A. strobeli*; g) *A. landbecki*.



Figuras 120a-i. Vista ventral de las maxilas. a) *Canthon* sp.; b) *Ceraspis* sp.; c) *G. argentina*; d) *P. inflata*; e) *A. argentinum*; f) *C. putrida*; g) *Onthophagus* sp.; h) *Dichotomius* sp.; i) *A. brasiliensis*; j) *Astaena* sp.; k) *G. argentina*; l) *Ceraspis* sp.



Figuras 121a-l. Vista ventral de la mandíbula derecha. a) *Ceraspis* sp.; b) *Aegidium* sp.; c) *G. argentina*; d) *Ceraspis* sp.; e) *G. argentina*; f) vista ventral del último segmento abdominal *C. putrida*; g) *P. gemmifer*; h) *A. argentinum*; i) *Astaena* sp.; j) vista lateral del primer segmento abdominal de la larva de *P. fulva*; k) *Onthophagus* sp.; l) *Sericoides* sp.

Apéndice 2. Matrix de datos para el análisis cladístico (Caracteres 0-100).

Número del carácter.	1	111111112	222222223	333333334	444444445	555555556	666666667	777777778	888888889	999999990
<i>Polinoncus gemmifer</i>	00000000?	1010030201	0110011210	0102010000	0000000000	01003??12	0000001010	0011?00200	0010010000	0020210010
<i>Allidiostoma bosqui</i>	0100200111	1111210101	0100011111	0010010120	0000000011	1022110100	0010101100	2102000000	1000000000	0011210111
<i>Allidiostoma halfferi</i>	0100201101	1111110101	0100011111	0010010120	0000000011	0022011100	0010101100	2102000000	1000110000	0011210100
<i>Allidiostoma hirtum</i>	01002000?1	1111200011	0100010111	0010011120	0000000011	0122221010	0010101100	2102000000	1000110000	0011210100
<i>Allidiostoma landbecki</i>	0110200111	1111120101	0100010111	0010010120	0000000011	0022000202	0010101100	2102000000	1000000000	0011210111
<i>Allidiostoma</i> n. sp1.	01002000?1	1111020101	0100011111	0010010120	0000000011	0122221010	0010101100	2102000000	1000110000	0011210100
<i>A. monrosmuntanola</i>	0100200201	1111200101	0100011111	0010010120	0000000011	1022010101	0010101100	2102000000	1000000000	0011210111
<i>Allidiostoma</i> n. sp2.	0100200101	1111110111	0100011111	0010010120	0000000011	0022000100	0010101100	2102000000	1000110000	0011210100
<i>Allidiostoma ramosae</i>	01002000?1	1111020101	0100011111	0010010120	0000000011	0022111101	0010101100	2102000000	1000110000	0011210101
<i>Allidiostoma rufum</i>	0110200101	1111020101	0100011111	0010010120	0000000011	0022000201	0010101100	2102000000	1000000000	0011211111
<i>Allidiostoma</i> n. sp3.	0110200111	1111020101	0100011111	0010010120	0000000011	0022000200	0010101100	2102000000	1000000000	0011210111
<i>Allidiostoma simplicifrons</i>	0100201101	1111110111	0100011111	0010010120	0000000011	0022111102	0010101100	2102000000	1000110000	0011210101
<i>Allidiostoma strobili</i>	01002000?1	1111201011	0100010111	0010011120	0000000011	0122221010	0010101100	2102000000	1000110000	0011210100
<i>Parallidiostoma tricornis</i>	01002000?2	1111110111	0100011110	0110010120	0000000011	0111000211	0010101100	2102000000	1000110000	0011210100
<i>Aegidium brasiliensis</i>	01102003?0	1110002111	0101011010	0110010100	0000000111	1122122010	0011102100	1102000010	1010100000	0010210021
<i>Aegidium dominicensis</i>	01002003?0	1110002111	0101011010	0110010100	0000000111	1111000210	0011002100	1102000010	1010100000	001020?021
<i>Paraegidium costalimai</i>	0010200110	1110002111	0101011010	0110010100	0000000001	0122000200	0011002100	1102000010	1010110000	001020?021
<i>Orphnus marysoriensis</i>	01002000?1	1110032101	0101011010	0111010100	0000000111	1022000112	0010102100	1102000010	1012110000	0010210011
<i>Hybalus tingitanus</i>	01002003?0	1110002111	0101011010	0110010100	0000000111	1022222010	0010102100	1102000010	1010110000	0010210121
<i>Glasiaclopus</i> sp.	01002000?0	0020030211	10?????20?	???1002210	0002200001	01003??312	0010000100	2102000010	1102010000	0010100011
<i>G. candelariae</i>	01002000?0	0020030211	20?????20?	???1002210	0002200001	01003??312	0010000100	2102000010	1102010000	0010100011
<i>Desertaclopus atacamensis</i>	01002000?0	0020030211	20?????20?	???1001220	0000200011	01003??312	0010000100	2102000010	1102010000	0010100011
<i>Aclopus brunneus</i>	00002000?0	0020030211	2102111210	0111002210	0102200001	01003??312	0010000100	2102000010	1102010002	001010?010
<i>Phaenognatha aequistrata</i>	00102000?1	0220030211	1102011210	0111012220	0102110011	11233?1?12	0010000100	2102000010	1111001000	001020?010
<i>Neophanognatha jenseni</i>	00102000?1	0220030211	20?????2??	???1012210	0102110011	11233?1?12	0010001100	2102000010	1111100000	001020?011
<i>Digitontophagus gazella</i>	0001100001	1110030101	2100011010	0012110100	0000100112	00123??300	1211000000	0201000010	0010010002	0220310111
<i>Dichotomius</i> sp.	0001200101	1110030101	2100011010	0012110100	0000100112	10203??302	1211000000	0201000010	0010010002	0220310111
<i>Canthon</i> sp.	0101200100	1110030101	2100011010	0012111100	0000100112	10003??302	1211000000	0201000010	0010110002	0220310111
<i>Onthophagus</i> sp.	0001200101	1110030101	2100011010	0012110100	0000100112	10003??302	1211000000	0201000010	0010010002	0220211111
<i>Orubesa atleta</i>	00002000?0	1100000101	0102000210	0111011100	0000000112	11003???00	0100002000	0012000000	2000010000	0020211021
<i>Orubesa semenowi</i>	00002000?0	1100000101	0102000210	0111011100	0000000112	11003???00	0100002000	0012000000	2000010000	0020211021
<i>Arctodium discolor</i>	00001020?0	1010130210	0102012211	1010010020	0000100001	00003??302	0010001100	2111101110	1011000001	12102101??
<i>Lichnia limbata</i>	00001020?0	1010132210	0102012211	1010010020	0000100001	00003??302	0010001100	2111101110	1011000001	12102101??
<i>Pachypus candidae</i>	10012000?0	0220120211	011111120?	???1000000	1102200011	00303?0311	1010000000	2112?00100	1110010002	1010110020
<i>Melolontha papposa</i>	00012000?0	1100032100	0110101310	1111000100	0001011102	01003??310	1010001000	1100100110	2000000002	1000110120
<i>Phyllophaga</i> sp.	00012000?0	1100032100	0110101310	1111010100	0011011102	01003??310	1010001000	1100100110	2200000001	1000210120
<i>Burmeisteriellus mirabilis</i>	10012000?0	0220030001	2110111210	0112000100	0011011000	01003??310	1011001000	2101000100	2112100002	1100210120
<i>Myloxena vestita</i>	00012000?0	1100030211	1111101211	1112000121	0110111102	01003??310	0010001000	1100110100	2102000001	100020?12?
<i>Ancistrosoma argentinum</i>	00012020?0	1100202101	0110101011	1111000000	0000211102	01003??310	1011001000	1100110110	2212000002	110020?120
<i>Ceraspis</i> sp.	00012020?0	1100202101	0110101011	1111000000	0000111102	01003??310	1011001000	1100110110	2212000002	110020?120
<i>Astaena</i> sp.	11112000?0	1100030100	0113101111	1011011100	0001210002	11003??310	0011011010	2101000111	2011011001	1000200120
<i>Hoplia</i> sp1	00012000?0	1100202101	0110101011	1111000110	0001111001	01003??300	0010001000	1001100120	2011000000	110021?120
<i>Sericoides</i> sp.	01002000?0	1000030100	0113101111	1112001100	1000110002	01003??310	0011011000	2111000111	1012011001	1000210020
<i>Xenaclopus borneensis</i>	00002000?0	0220030211	10?????2??	???1012210	0102110001	01003??310	0010001100	2102010110	2002010002	1000210020

<i>Paranomala carlsoni</i>	01012000?0	0100002101	0113111011	1111010111	1011100112	01003??312	0010001000	1110100100	2212010002	1000110020
<i>Popilia japónica</i>	01012000?0	0100002101	0113111011	1111010111	1011100111	01003??312	0011011000	1110100100	2012000002	1100110020
<i>Platycoelia inflata</i>	01012000?0	0100000120	0113110311	1111010111	1011100112	10003??312	0010010000	1010100110	2112000002	1100010120
<i>Geniates</i> sp.	01012000?0	0100000120	0113110311	1111010111	1011100112	10003??312	0010000000	1010100110	2212000002	1000210020
<i>Pelidnota fulva</i>	01012000?0	0000232201	0113111311	1111010111	1011000112	11003??312	0010000000	1110100100	2212000002	1100210120
<i>Rutela sanguinolenta</i>	01012000?0	0000232201	0113111311	1111010111	1011000112	11003??312	0010011?00	1110100101	2212110002	1100210121
<i>Cyclocephala putrida</i>	01012000?0	1000132111	0110101111	1110010100	0011000102	11003??310	0010001000	2101010100	2002010002	1000210021
<i>Euetheola bidentata</i>	01012000?0	1100000111	0110100111	1110011100	0011010102	11003??310	0010001000	2101010100	2202110002	1000210021
<i>Archophileurus chaconu</i>	01112020?1	1100020101	0110100011	1110001100	0011010102	11201?1300	0010001000	2001010100	2002010002	1000210021
<i>Golofa argentina</i>	0001202102	1100032211	0110100011	1110000100	0011010101	11231?1?00	0010001000	2001010100	2002000002	1000310021
<i>Euphoria lurida</i>	00012100?0	1100030001	0110111311	0111011111	1110000102	01003??11	1110001000	2102010100	2110000000	0100210010
<i>Gymnetis litigiosa</i>	01012100?0	1100030001	0110111311	0111011111	1110000112	01003??11	1110001000	2102010100	2110000000	0100210110

Apéndice 2. Matrix de datos para el análisis cladístico (Caracteres 101-199).

Número del carácter	1	111111112	222222223	333333334	444444445	555555556	666666667	777777778	888888889	999999999
	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	123456789
<i>Polinoncus gemmifer</i>	10000?0002	0101011011	220?0?0010	010100101?	?10?100200	1010000001	2000000?10	20?00?002?	0021104000	10000001
<i>Allidiostoma bosqui</i>	1101101100	2010000001	1220010010	0002101111	1111201120	0200000002	4000110201	0000000110	01100?????	?????????
<i>Allidiostoma halffteri</i>	1101101100	2010010001	1220010010	0002101111	0111201120	0200000002	3000200201	2000000112	11100?????	?????????
<i>Allidiostoma hirtum</i>	1101101100	2000010000	1220010010	0002101100	0011201120	0200000002	1000000201	2000000122	11100?????	?????????
<i>Allidiostoma landbecki</i>	1101101100	2010000001	1220010010	0002101111	1111201120	0200000002	4000110201	0000000111	01100?????	?????????
<i>Allidiostoma n. sp1.</i>	1101101100	2010010001	1220010010	0002101111	0111201120	020000?002	4000000201	0000000???	?????????	?????????
<i>A. monrosmuntanoliae</i>	1101101100	2010010001	1220010010	0002101111	1111201120	0200000002	4000100201	0000000110	01100?????	?????????
<i>Allidiostoma n. sp2.</i>	1101101100	2010110001	1220010010	0002101111	0111201120	0200000002	3000200201	2000000112	01100?????	?????????
<i>Allidiostoma ramosae</i>	1101101100	2000110001	1220010010	0002101111	0111201120	0200000002	2000001201	2000000112	11100?????	?????????
<i>Allidiostoma rufum</i>	1101101100	2010110001	1220010010	0002101111	1111201120	0200000002	4000110201	0000000100	01100?????	?????????
<i>Allidiostoma n. sp3.</i>	1101101100	2010110001	1220010010	0002101111	1111201120	0200000002	4000110201	0000000100	01100?????	?????????
<i>Allidiostoma simplicifrons</i>	1101101100	2000010001	1220010010	0002101111	0111201120	0200000002	3000200201	2000000112	01100?????	?????????
<i>Allidiostoma strobili</i>	1101101100	2000110000	1220010010	0002101100	0011201120	0200000002	1000000201	2000000122	11100?????	?????????
<i>Parallidiostoma tricornis</i>	1101101100	2000110001	1220010010	0002101100	0011201120	020000?002	1000001201	2000000???	?????????	?????????
<i>Aegidinus brasiliensis</i>	0201101101	2000111011	1020020010	0000001310	2110201120	0200000000	4220100210	200001002?	?120?????	?????????
<i>Aegidium dominicensis</i>	0201101101	2000111011	1020020010	000000100?	?110201120	0200000000	4220101210	100001002?	?120021111	002010012
<i>Paraegidium costalimai</i>	0201101101	2000111011	1020020010	000000100?	?010201120	0200000001	4220110210	100001002?	?120?????	?????????
<i>Orphnus marysoriensis</i>	0201101101	2010111011	1020010010	000000100?	?110201120	0200000001	1000100210	200001002?	?1200?????	?????????
<i>Hyalus tingitanus</i>	0201101101	2000111011	1020010010	0000001301	2210201120	0200000001	1000110210	200001002?	?120041111	010011002
<i>Glasilaclopus sp.</i>	1011100000	2001101112	1220010010	000120100?	?011000021	1000001002	0000010100	11?01?0???	?????????	?????????
<i>G. candelariae</i>	1011100000	2011101112	1220010010	000120100?	?011000021	1000001002	0000200100	11?01?00??	01200?????	?????????
<i>Desertaclopus atacamensis</i>	1011100000	2011001112	1220010010	000120100?	?010000121	100000?002	0000110100	11?01?0???	?????????	?????????
<i>Aclopus brunneus</i>	1001100001	2001001111	0220010010	100210101?	?011000121	100000?002	0000011000	10?0101???	?????????	?????????
<i>Phaenognatha aequistrata</i>	1001100000	2000001111	0220020010	0001001200	1110100022	100000?001	2001111002	1000011???	?????????	?????????
<i>Neophanognatha jenseni</i>	1001100000	2000001111	0222010010	000210101?	?010100122	120000?001	2001110002	1002011???	?????????	?????????
<i>Digitontophagus gazella</i>	20000?0002	2000011011	3120110010	0001101300	2021201130	1120100001	2120110210	20200020??	0200?04000	20010001?
<i>Dichotomius sp.</i>	20000?0002	2000011011	3120110010	0001101311	2221201130	1120100001	2120110210	20200020??	0200?04000	200100011
<i>Canthon sp.</i>	20000?0002	2000011011	3222010010	0002101311	2221200131	1120100001	2120110210	20200020??	0200?04001	200100011
<i>Onthophagus sp.</i>	20000?0001	2000011011	3120110010	0001101311	2221201130	1120100001	2120110210	20200020??	0200?04000	200100011
<i>Orubesa atleta</i>	10010?1100	2000111011	1020020000	0000101203	2121100212	1000000001	2000110100	102002002?	01211?????	?????????
<i>Orubesa semenowi</i>	10010?1100	2000111011	1020020000	0000101203	2121100212	1000000001	2000110100	102002002?	01211?????	?????????
<i>Arctodidium discolor</i>	10010?0002	1000001011	1020010010	000120101?	?00?110010	1210000011	0000100200	21000010??	0120111111	000010000
<i>Lichnia limbata</i>	10010?0002	1010001011	4020010010	000120101?	?00?110010	1210000011	0000100200	21000010??	01201?????	?????????
<i>Pachypus candidae</i>	10010?0000	20000?1111	1211011010	000210100?	?111100120	1210011021	3000110100	20000100??	0?11?????	?????????
<i>Melolontha papposa</i>	1001100101	0001001111	4310011000	000200100?	?00?111211	1201011220	4000110012	200000002?	01100?????	?????????
<i>Phyllophaga sp.</i>	1001101101	0001001111	4210011000	000220100?	?00?111211	1201011220	4000100012	20200?002?	0110011111	100011011
<i>Burmeisteriellus mirabilisi</i>	1001100100	2001001211	430?023010	000200000?	?111100112	1210011220	4000100210	202000002?	01000?????	?????????
<i>Myloxena vestita</i>	1011101101	1001001211	5210012010	000220100?	?020111020	1200011120	4010100002	2020000???	????111111	100010011
<i>Ancistrostoma argentinum</i>	1001001102	0001001011	4310000000	010200100?	?10?111012	1200011220	4010100010	000001202?	0100011111	100011001
<i>Ceraspis sp.</i>	1001001102	0001001011	4010000000	010200100?	?10?111012	1200011220	4010100010	100000202?	0101011111	100011001
<i>Astaena sp.</i>	1001101101	1001101111	1010021000	0011000202	1121200020	1200111020	4020101110	00?11?002?	0100001111	010011012
<i>Hoplia sp1</i>	1021000102	0011001211	530?020110	000200000?	?00?200020	1202011022	4000010000	002000002?	0120011111	10001?0?0

<i>Sericoides</i> sp.	1001101101	0001001111	0310020010	0012200200	1121100020	1200111022	4000011000	00?01?000?	0100001111	012000001
<i>Xenaclopus borneensis</i>	1001100001	2000111011	2210020010	100211100?	?00?111011	120001?120	4020100102	1000200???	??????????	??????????
<i>Paranomala carlsoni</i>	1001001000	0001001011	0210001010	0012100200	0120110210	1020011220	4220110200	20?11?002?	0100011111	101110111
<i>Popilia japónica</i>	1001001100	0001001011	0210001010	0012001200	0120110210	1020011220	4220110200	20?11?002?	0100011111	101110111
<i>Platycoelia inflata</i>	1001001002	0001101011	0110011110	0001000300	010?110210	1020011120	4220010110	200120002?	0121010111	101110100
<i>Geniates</i> sp.	1001001101	1001101011	0310011110	0001001200	0110110212	1020011120	4220110210	200122002?	0121010111	101110101
<i>Pelidnota fulva</i>	1001001101	0111001011	0210010100	001120100?	?111110210	1020011120	4020110113	200101002?	0121012111	101110110
<i>Rutela sanguinolenta</i>	1001001101	0111001011	0210001000	001220000?	?120110210	1020011120	4220110202	100102002?	0121012111	001110110
<i>Cyclocephala pútrida</i>	1001100100	1001101211	2210010010	0001201000	?10?111111	1200011020	4020110010	200131102?	0101010111	101110111
<i>Euetheola bidentata</i>	1001101100	1001101211	2210010010	0001201300	110?111111	1200011020	4020110010	21??1?102?	0101010111	101110110
<i>Archophileurus chaconu</i>	1001100100	0001001211	2111010010	0002101300	1120111011	1200011020	4020100100	200031002?	0120010111	101110110
<i>Golofa argentina</i>	1001101100	0001001211	2211010010	0002101011	?120111011	1200011020	4020110200	200031002?	0120010111	101110110
<i>Euphoria lurida</i>	1001111101	0011111211	2210020000	100211100?	?021211011	1000011222	2210110100	202001002?	0100011111	201110111
<i>Gymnetis litigiosa</i>	1001111101	0011111211	2210020000	100211100?	?121211011	1000011222	2210110100	202001002?	0100011111	201110111

Apéndice 4. **Abreviatura de nombres de las estructuras.**

AA	Anal anterior (alas membranosas).	CuA	Cubital anterior.
Aesp-a	Abertura atrail.	Elt	Élitros.
Aepl	Área escutelar posterolateral.	epta	Epitorma anterior.
Al	Ala.	eptp	Epitorma posterior.
Aml	Área molar.	esp	Espiráculo.
ANT	Antena.	EpPl	Epipleura.
AP	Anal posterior (alas membranosas).	Epr	Espiráculo.
ApsT	Apófisis proesternal.	Eptb	Espina protibial.
Asub-a	Abertura subatrial.	Esx ₁	Esclerito axilar 1.
Avcx	Articulación ventral coxal.	Esx ₂	Esclerito axilar 2
ba	Borde anterior.	Esx ₃	Esclerito axilar 3
Bdmf	Brazo dorsal de la mesofurca.	Et	Esternitos.
bp	Borde posterior.	Est	Espermateca.
Bcz	Bursa copulatrix.	Stumt	Sutura ventral de la metafurca.
Brt	Brustía.	Estm	Estemata.
Brfc	Brazo metafurcal.	EVS	Esclerito del ventroestipe.
Brmful	Brazo mesofurcal.	ES	Esclerito
BST	Basiestipe.	ESL	Esclerito lateral
Bmv	Borde ventral medio.	Fva ₁	Fóvea anterior 1.
CD	Cardo.	Fva ₂	Fóvea anterior 2.
CL-A	Clava antenal	Fva ₃	Fóvea anterior 3.
Cvmex	Cavidad mesocoxal.	G	Galea
Clp	Clípeo.	Gac	Glándula accesorial.
Ctoc	Cantum ocular.	Gcx	Gonocoxito.
		Gest	Glándula espermatecal.

GL	Gula	Mtep	Metaepimero.
GN	Gena	Mtest	Metaesternon.
L	Lacinia.	MtTb	Metatibia.
Labe	Lóbulo anterior basal del élitro.	Mtesk	Metacatepisterno.
Lant	Lámina anterior.	Mtscu	Metaescudo.
Ldom	lámina dorsal media	Mtfg	Metafragma.
Lbr	Labro.	Mtsc	Metaescudo.
Ld	Lamina dorsal.	Obfb	Ostium basal de la falobase.
Lda	Lamina dorsal anterior.	OJ	Ojo.
Lbs	Labios.	OM	Orificio mandíbular.
MB	Mandíbula.	Ovd	Oviducto.
Mees	Mesoepisterno.	Qll ₂	Quilla 1.
Mesc	Mesoescutelo.	Qll ₁	Quilla 2.
MT	Mentón.	PA	Pliege Anterior.
Mtcx	Metacoxa.	Pabm	Placa anal basal media (élitros).
Mtem	Metanaepimero.	Pabmv	Porción apical del borde medio ventral.
Mfc	Metafurca.	PBrmf	Puente brazo mesofurcal.
Mtfe	Metafémur.	Papt	Paraprocto.
Mtemk	Metaepisterno.	Pcx	Procoxa.
Mtmek	Metacatepimero	Pdmt	Proceso dorsal del medio estipe.
Mttre	Metatrocánter.	Pesbf	Proceso esclerosado.
Meso	Mesoescutelo.	Pesp	Pre-espiráculo.
Mest	Mesoesternon	Pfe	Profémur.
Mtees	Mesaepímero	Pgr	Protiger.
MP	Media posterior (alas mebranosas).		

Phm	Placa humeral (élitros).	RA ₃	Radial anterior 3.
Pig	Pigidio.	RA ₄	Radial anterior 4.
Plan	Placa anal.	Rct	Recto.
PLM	Palpos de la maxila.	RP	Radial posterior.
Pm ₁	Proceso m ₁ .	RP ₂	Radial posterior 2.
Pm ₂	Proceso m ₂ .	SF-C	Sutura fronto clipeal.
Pm ₃	Proceso m ₃ .	Sel	Saliente elitral.
Pmr	Parémeros.	SLG-M	Sutura Ligular-Mentón.
Ppl	Propleurón.	SM	Submentón.
PRM	Prementón.	SUBM	Submentón.
Pnt	Pronoto.	Tg	Terguitos.
PRS	Paraestipe.	Tm	Temonos
Pstl	Proesternelo.	Tpmf	Tendon posterior.
PTGN	Postgena.	Tamf	Tendon anterior.
Pti	Protibia.	Tr	Trabéculas.
Ptr	Protocánter.	Larvas.	
Pv	Proceso en forma de "V".	apnl	Apertura anal.
Pts	Protarsos.	dxt	Dexiotorma.
Papn	Proceso alar posteronotal.	Gl	Galea.
Somt	Sutura oblicua metanotal.	htm	Haptomero.
Svmtn	Sutura en "V" metanotal.	pdm	Pedium.
Svmt	Sutura ventral del metaesternito.	Pdesmd	Proceso dorsal de maxila.
RA	Radial anterior.	pescl	Proceso esclerosado.

Apéndice 5. Cladograma en notación parentética.

#NEXUS

Begin trees;

tree brosc=

```
((Parallidiostoma_tricornis,((Allidiostoma_mixta,(Allidiostoma_amosae,(Allidiostoma_simplicifrons,(((Allidiostoma_bosqui,Allidiostoma_monrosmuntanolae),(Allidiostoma_landbecki,(Allidiostoma_patagonica,Allidiostoma_rufum))),),Allidiostoma_halffteri,Allidiostoma_sanblasmichelusae))))),(Allidiostoma_hirtum,Allidiostoma_strobeli)),(Orphnus_macleayi,(Hybalus_tingitanus,(Aegidinus_brasiliensis,(Aegidium_dominicensis,Paraegidium_costalimai))));
```

END;

Apéndice 6. Distribución de las especies formato CSV.

```
1,Parallidiostoma_tricornis,a
2,Allidiostoma_mixta,f
3,Allidiostoma_amosae,c
4,Allidiostoma_simplicifrons,b
5,Allidiostoma_bosqui,d
6,Allidiostoma_monrosmuntanolae,e
7,Allidiostoma_landbecki,d
8,Allidiostoma_patagonica,g
9,Allidiostoma_rufum,g
10,Allidiostoma_halffteri,cf
11,Allidiostoma_sanblasmichelusae,f
12,Allidiostoma_hirtum,cf
13,Allidiostoma_strobeli,cf
14,Orphnus_macleayi,i
15,Hybalus_tingitanus,j
16,Aegidinus_brasiliensis,h
17,Aegidium_dominicensis,h
18,Paraegidium_costalimai,h
```