



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Ingrid Mattos

**Passalidae (Coleoptera) – um modelo integrativo para a conservação da
Mata Atlântica**

Rio de Janeiro

2015

Ingrid Mattos

Passalidae (Coleoptera) – um modelo integrativo para a conservação da Mata Atlântica

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Biociências, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. José Ricardo Miras Mermudes

Rio de Janeiro

2015

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ/REDE SIRIUS/BIBLIOTECA CB-A

M444 Mattos, Ingrid.

Passalidae (Coleoptera) – um modelo integrativo para a conservação da Mata Atlântica / Ingrid Mattos. – 2015.
232 f.

Orientador: José Ricardo Miras Mermudes.

Tese (Doutorado) – Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. Pós-graduação em Biociências.

1. Besouros - Classificação. 2. Besouros - Fisiologia. 3. Filogeografia - Métodos. 4. Som produzido por animais - Teses. 5. Diversidade biológica - Conservação - Teses 6. Mata Atlântica - Conservação - Teses. 7. Bioacústica. I. Mermudes, José Ricardo Miras. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 595.764.1

Autorizo apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta tese desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Ingrid Mattos

Passalidae (Coleoptera) – um modelo integrativo para a conservação da Mata Atlântica

Tese apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor, ao Programa de Pós-Graduação em Biociências, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 02 de março de 2015.

Orientador:

Prof. Dr. José Ricardo Miras Mermudes
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Banca Examinadora:

Prof.^a Dra. Valéria Gallo da Silva
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Prof. Dr. Paulo Marques Machado Brito
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes - UERJ

Prof.^a Dra. Cibele Stramare Ribeiro-Costa
Universidade Federal do Paraná

Prof. Dr. Ricardo F. Monteiro
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dra. Daniela Maeda Takyia
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Rio de Janeiro

2015

DEDICATÓRIA

À minha querida mãe, amiga e companheira em todos os momentos.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço a Deus, o grande arquiteto do universo, a causa primária de todas as coisas, energia cósmica e universal.

Agradeço a minha mãe Maria Helena, por quem tenho um enorme sentimento de gratidão, sendo a maior responsável pela minha formação e cujos ensinamentos se consolidaram na formação de meu caráter. E ao meu irmão, Langston Mattos Jr. Pelo apoio, carinho, dedicação, compreensão e suporte

Agradeço aos meus Mestres, professores com os quais tive contato nas diversas disciplinas do curso, aos professores do Laboratório de Entomologia da UFRJ aos quais acompanharam o desenvolvimento desta tese.

Ao Prof. José Ricardo M. Mermudes, orientador, pela confiança, compreensão, apoio, paciência, tolerância e amizade, com você aprendo todos os dias, muito mais do que o inolvidável mundo dos besouros. Obrigada por acreditar em mim!

Agradeço aos passalidólogos, que pessoalmente ou a distância sempre estão prontos a responder meus questionamentos e extensos emails de dúvidas: Stéphane Boucher, que me recebeu em seu laboratório e foi de grande ajuda com minhas identificações; a dupla “*Batman e Robin*” dos passalidólogos Jack Schuster com suas valiosas observações e contribuições bionômicas e Enio Cano por seu auxílio em dúvidas e divertidos momentos de lazer com a dupla; ao professor Pedro Reyes-Castillo um agradecimento especial por sua grandiosa ajuda e por me receber em seu laboratório para o desenvolvimento de uma parte desta tese. E sua querida esposa Cristina sempre companheira e atenciosa.

Muito obrigada a todos os profissionais que estiveram e ainda estão envolvidos de alguma forma com este trabalho, aqui devo deixar meu agradecimento especial a todos os curadores das coleções visitadas, aos profissionais das bibliotecas inúmeras, enfim a todos que possibilitaram a concretização desta tese.

Agradeço aos professores da UFRJ: professor Paulo Paiva por possibilitar o desenvolvimento das atividades de molecular em seu laboratório e ao professor Luiz Gonzaga por abrir as portas do laboratório de bioacústica possibilitando uma das vertentes desta tese junto com o biólogo Charles. Ao professor Solé e Cristiano por auxílio no seqüenciamento de amostras.

Aos professores do Laboratório de Entomologia da UFRJ por todo auxílio prestado e em especial à Profa. Daniela Maeda Takiya pela contribuição com as metodologias

moleculares e ao Prof. Jorge Luiz Nessimian por sua valiosa contribuição como membro da banca de qualificação.

Agradeço aos muitos companheiros do Laboratório de Entomologia da UFRJ, sem os quais as idas ao laboratório seriam bem menos animadas. Gostaria de agradecer em especial aos meninos da Equipe Coleoptera por toda a ajuda especial na realização do trabalho de campo, sem os quais eu não teria muito sucesso. Vocês foram sensacionais! À Tatiana Docile pelas conversas, risadas. Amizade e passeios culturais.

Agradeço também aos integrantes do Laboratório de Anfíbios e Repteis da UFRJ pelas extensas discussões sobre bioacústica em especial ao Cyro Luna e Fabio Hepp.

Um agradecimento especial a todos os escarabeidólogos estudantes do Instituto de Ecologia de Xalapa, México pela convivência e troca de experiências: Larry, Gasca, Maya, Liliana, Pacho, Paola, Gibran, Monica, Marco Túlio e, em especial a Diana Mendez excelente amiga e companheira pelos momentos de estudo e inúmeros passeios divertidos. Agradeço ao amigo Carlos Andreas Cutild da Universidade de Bogotá Colômbia por sua ajuda e paciência com dados ecológicos e cartográficos. Agradeço ainda a toda equipe da INECOL: Marilú pelos ensinamentos sobre bionomia e criação, Patrícia pelo café, inúmeras digitalizações e conversa amiga, Imelda por seus valiosos ensinamentos sobre imaturos, técnicas de dissecação e calorosa recepção, Gualtemaco pelas conversas construtivas e momentos de distração, Tiburcio pelas fotografias, e as queridas meninas da cantina que sempre preparavam um almoço à brasileira.

Aos amigos (biólogos ou não) que participaram da minha vida e souberam compreender um pouco da minha ausência ao longo desses anos: Rachel Lins amiga e irmã da toda a vida sempre interessada em ajudar; a querida Ghenni companheira de pós e amiga sempre me explicando detalhes práticos das reações sequenciamento; Jakc Goés grande amiga de todos os momentos; Fátima e Flávia eternas amigas da 2003-2. Às queridas amigas da Evangelização do Lar de Frei Luiz Kelly, Deyse e Renata por sempre me incentivarem mesmo não entendendo muito esse negócio de biologia.

Aos não menos importantes amigos da turma de ESDE do Centro Espírita Irmã Rosa: Adriana, Mário, Nancy, Fabiano, Fernanda, Francis, em especial a Ana por dividir comigo as angústias de final de tese. Obrigada!!!

Ao Programa de Pós-Graduação em Biociências da UERJ, seus funcionários e professores por sua contribuição ao longo da caminhada e conselhos na qualificação.

Ao Instituto Chico Mendes e Fundação Instituto Estadual de Florestas e do Ambiente (INEA) pelas autorizações de coleta concedidas (respectivamente, 10710– 1; 10663, 22156–1, 26861–6 e INEA002/2008).

À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) pelo apoio financeiro com a concessão da bolsa para a realização desse projeto (processo, 100.927/2011) e projeto do qual integro a equipe (processo 101.476/2010). Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) (process 470980/2011–7) pelo apoio financeiro em projetos desenvolvidos no Laboratório de Entomologia.

Termino agradecendo a banca examinadora deste estudo pela revisão e conselhos que serão muito relevantes para dar prosseguimento às publicações. Com certeza ainda tenho muito a aprender e vocês serão fundamentais nesta etapa.

Obrigada!!!

The mind, once expanded to the dimensions of larger
ideas, never returns to its original size

A mente que se abre a uma nova idéia, jamais
voltará ao seu tamanho original.

Albert Einstein

RESUMO

MATTOS, Ingrid. **Passalidae (Coleoptera) – um modelo integrativo para a conservação da Mata Atlântica**. 2015. 232 f. Tese (Doutorado em Biociências) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2015.

Apresenta-se uma abordagem integrativa no estudo da família Passalidae com aspectos de sistemática, associação molecular, bioacústica e padrões de riqueza e endemismo. O estudo detalhado da fauna de Passalidae para o Bioma Mata Atlântica nas Unidades de Conservação na região Sudeste do Brasil forneceu lista atualizada e chave para identificação das espécies, com novos registros e dados de distribuição para o Brasil e América do Sul. O estado da taxonomia larval de Passalidae para o Brasil envolveu a reinterpretação de novos caracteres das peças bucais, perna metatorácica e anel anal para 28 larvas previamente descritas. A descrição da larva para seis espécies e a diagnose de todos os gêneros também são apresentados. Com o objetivo de auxiliar a identificação das larvas, analisamos comparativamente sequências do DNA mitocondrial da subunidade I da citocromo oxidase (COI) com avaliação das distâncias intra e interespecíficas. Fornecemos a caracterização bioacústica dos adultos de 17 espécies dos gêneros de Passalidae. Pela primeira vez, os parâmetros acústicos de frequência, amplitude, intervalo entre pulsos, duração do pulso e número de pulsos são fornecidos para o sinal acústico de distúrbio dos adultos avaliados comparativamente. Por fim, através de um inventário histórico mais de dois mil registros promoveram o entendimento da riqueza e endemismo das espécies de Passalidae nas regiões, biomas e as províncias biogeográficas do Brasil.

Palavras-chave: Passalidae. Morfologia. Molecular. Bioacústica. Conservação.

ABSTRACT

MATTOS, Ingrid. **Passalidae (Coleoptera) – an integrative model for the conservation of the Atlantic Forest**. 2015. 232 f. Tese (Doutorado em Biociências) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2015.

An integrative approach to the study Passalidae family with aspects of systematic, molecular association, bioacoustics, richness and endemism patterns is present. The study of Passalidae fauna to the Atlantic Forest biome in the Conservation Units in Southeastern Brazil provided an updated list and key to species of Passalidae, with new records and distribution data for Brazil and South America. The taxonomy of Passalidae larvae to Brazil involved the reinterpretation of the character mouthparts metathoracic leg and anal ring to larvae of 28 species. The description of larvae to six species are given together the generic diagnosis of all genera of Brazil. Aiming to help identify the larvae, comparative analysis of sequences of mitochondrial DNA of cytochrome oxidase subunit I (COI) and provide for the first time the intra and interspecific distances. We also present the bioacoustics characterization of adults of 17 species of Passalidae genus. For the first time the acoustic parameters of frequency, amplitude interval between pulses, pulse duration and number of pulses are provided to the acoustic signal of disturb for the adults and comparatively evaluated. Finally, we evaluated the historical inventory by more than two thousand records that promoted understanding of the richness and endemism patterns of Passalidae species in regions, biomes and biogeographical provinces of Brazil.

Keywords: Passalidae. Morphology. Molecular. Bioacoustic. Conservation.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Mapa de distribuição de Passalidae com destaque para a distribuição de Passalini e Proculini, um clado das Américas.	20
Figura 2 –	Cabeça dorsal, adulto: <i>Passalus (Pertinax) convexus</i> Dalman, 1817..	24
Figura 3 –	Cabeça dorsal, adulto: <i>Veturius (Veturius) simillimus</i> Kuwert, 1892....	25
Figura 4 –	Edeago de <i>Paxillus leachi</i>	26
Figura 5 –	Esquema de larva de Passalidae.....	27
Figura 6 –	Mapa com registro de distribuição das espécies do gênero <i>Passalus</i> no sudeste do Brasil.	40
Figura 7 –	Mapa com registro de distribuição das espécies do gênero <i>Paxillus</i> nosudeste do Brasil.	58
Figura 8 –	Mapa com registro de distribuição das espécies do gênero <i>Spasalus</i> no sudeste do Brasil.	61
Figura 9 –	Mapa com registro de distribuição das espécies do gênero <i>Veturius</i> no sudeste do Brasil.	64
Figura 10 –	Larva de <i>Passalus(Pertinax) graveleyi</i> Moreira, vista lateral.	79
Figura 11 –	Esquema generalizado mostrando os caracteres de Passalinae.....	81
Figura 12 –	Esquema generalizado mostrando os caracteres de Passalini.....	82
Figura 13 –	Esquema generalizado mostrando os caracteres de <i>Paxillus</i> :.....	83
Figura 14 –	Esquema generalizado mostrando o padrão geral da epifaringe de <i>Spasalus</i>	86
Figura 15 –	Esquema generalizado mostrando o padrão geral de cerdas primárias de <i>Passipassalus</i>	89
Figura 16 –	Esquema generalizado mostrando os caracteres de <i>Pertinax</i>	90
Figura 17 –	Esquema generalizado mostrando os caracteres de <i>Mitrorhinus</i>	94
Figura 18 –	<i>Passalus (Mitrorhinus) zikani</i> : 9, mandíbula.	96
Figura 19 –	<i>Passalus (Mitrorhinus) zikani</i> : 10, maxila.	96
Figura 20 –	<i>Passalus (Mitrorhinus) zikani</i> , perna metatorácica da larva	96
Figura 21 –	Esquema generalizado mostrando os caracteres da Seção Phoroneus....	98
Figura 22 –	<i>Passalus (Passalus) denticollis</i> : 13, mandíbula.	99
Figura 23 –	<i>Passalus (Passalus) denticollis</i> : 14, maxila.	99

Figura 24 – <i>Passalus (Passalus) denticollis</i> , perna metatorácica da larva.	99
Figura 25 – Esquema generalizado mostrando o padrão geral da epifaringe da Seção Petrejus.	103
Figura 26 – <i>Passalus (Passalus) aduncus</i> : 17, mandíbula.	104
Figura 27 – <i>Passalus (Passalus) aduncus</i> : 18, maxila.	104
Figura 28 – <i>Passalus (Passalus) aduncus</i> , perna metatorácica.	104
Figura 29 – <i>Passalus (Passalus) nasutus</i> : 20, mandíbula.	106
Figura 30 – <i>Passalus (Passalus) nasutus</i> : 21, maxila.	106
Figura 31 – <i>Passalus (Passalus) nasutus</i> , perna metatorácica.	106
Figura 32 – Esquema generalizado mostrando os caracteres da Seção Neleus	108
Figura 33 – Esquema generalizado mostrando os caracteres de Proculini.....	111
Figura 34 – Esquema generalizado do anel anal (AR) e do ventrito abdominal Av9 de <i>Veturius (Veturius)</i>	111
Figura 35 – <i>Veturius (Veturius) transversus</i> : 26, mandíbula.	114
Figura 36 – <i>Veturius (Veturius) transversus</i> : 27, maxila.	114
Figura 37 – <i>Veturius (Veturius) transversus</i> , perna metatorácica.	115
Figura 38 – <i>Veturius (Veturius) sinuosus</i> : 29, mandíbula.	116
Figura 39 – <i>Veturius (Veturius) sinuosus</i> : 30, maxila.	116
Figura 40 – <i>Veturius (Veturius) sinuosus</i> , perna metatorácica.	117
Figura 41 – Fotografia do gel sob iluminação ultravioleta (UV), mostrando bandas de DNA marcadas com GelRed™.	127
Figura 42 – Dendograma de distâncias genéticas (K2P) entre sequências de COI (478 pares de bases) das espécies de Passalidae e grupo externo obtido através do método de <i>neighbor-joining</i> , modelo K2P.	132
Figura 43 – Frequência das divergências genéticas, par-a-par encontradas entre as sequências de COI das espécies de Passalidae.	134
Figura 44 – Filograma de consenso de maioria da análise de inferência bayesiana.. Oscilograma com ilustração da terminologia utilizada para as unidades de som de Passalidae.	138
Figura 45 – Espectrograma do sinal acústico de distúrbio de <i>Passalus (P) morio</i> .	145
Figura 46 – Média do número de pulsos dos gêneros <i>Passalus</i> , <i>Paxillus</i> e <i>Veturius</i> .	148
Figura 47 – Oscilograma do sinal acústico de distúrbio dos gêneros analisados.	148
Figura 48 – Relação de IPI entre os gêneros.	149

Figura 49 –	Relação da duração do número de pulsos por tempo entre os gêneros...	150
Figura 50 –	Comparação dos valores médios de Amplitude e Frequência do sinal	150
Figura 51 –	acústico de distúrbio nos gêneros analisados.	151
Figura 52 –	Distribuição do nº de pulsos do sinal de distúrbio para os indivíduos de <i>Passalus</i>	152
Figura 53 –	Distribuição de classes do nº de pulsos para as espécies de <i>Passalus</i>	153
Figura 54 –	Distribuição do intervalo entre pulsos do sinal de distúrbio para os indivíduos de <i>Passalus</i>	153
Figura 55 –	Comparação dos valores médios de Frequência e Amplitude do som, em escala logarítmica.	154
Figura 56 –	Distribuição do nº de pulsos do sinal de distúrbio para os indivíduos de <i>Veturius</i>	155
Figura 57 –	Distribuição do intervalo entre pulsos do sinal de distúrbio para os indivíduos de <i>Veturius</i>	156
Figura 58 –	Comparação dos valores médios de Frequência e Amplitude dos indivíduos de <i>Veturius</i>	156
Figura 59 –	Regionalização biogeográfica com destaque para as províncias presentes no Brasil.	169
Figura 60 –	Número acumulado de espécies capturadas ao longo do tempo.	170
Figura 61 –	Riqueza de espécies observada por quadrículas de 100 x 100 km.	171
Figura 62 –	Gradiente de riqueza por quadrículas numeradas em que áreas com registro de pelo menos uma espécie de Passalidae.	172
Figura 63 –	Porcentagem do número de espécies (Sobs) e registros (NR) por bioma, província biogeográfica e Unidades de conservação.....	174
Figura 64 –	Registros por espécies de Passalidae nos biomas brasileiros.	175
Figura 65 –	Consenso estrito da análise 1.	177
Figura 66 –	Consenso estrito da análise 2.	179
Figura 67 –	Consenso estrito resultado da análise do PAE-PCE.	180
Figura 68 –	Consenso estrito da análise 3.	182
Figura 69 –	Consenso estrito da análise 4.	183

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 –	Lista de espécies registradas em unidades de conservação do sudeste do Brasil.	37
Tabela 2 –	Lista de larvas com espécies descritas no Brasil.	80
Tabela 3 –	Lista de espécies de Passalidae Leach, 1815 e grupo-externo cujos fragmentos de COI foram sequenciados com localidade de coleta e nº testemunho (<i>voucher</i>) de extração de DNA.	123
Tabela 4 –	Iniciadores da amplificação e sequenciamento do fragmento do gene mitocondrial COI.	126
Tabela 5–	Matriz de distâncias par-a-par (K2P) das espécies de Passalidae	135
Tabela 6 –	Valores dos parâmetros acústicos comparativos entre os gêneros.	151
Tabela 7 –	Valores dos parâmetros acústicos de <i>Passalus</i>	152
Tabela 8 –	Valores dos parâmetros acústicos de <i>Paxillus leachi</i>	154
Tabela 9 –	Valores dos parâmetros acústicos de <i>Veturius</i>	155
Tabela 10 –	Lista de espécies de Passalidae do Brasil construída com dados compilados a partir de publicações, exemplares de museus e dados referentes ao capítulo.	163

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

aa	Ângulo anterior da cabeça
afa	Área frontal anterior
AF	Araucaria Forest province
alf	Área látero-frontal
Ama	Amazonia
At	Atlantic province
BMNH	<i>Museum of Natural History</i> , em Londres, Reino Unido
Ca	Caatinga
Ce	Cerrado e Cerrado province
cl-	Clipeo
DZRJ	Coleção José Alfredo Pinheiro Dutra, UFRJ, Brasil
DZUP	Coleção Pe. Jesus Santiago Moura, Universidade Federal do Paraná, Brasil
ff	Fossa frontal
IEXA	Coleccion Entomologia Instituto de Ecologia Xalapa, México
Im	Imerí province
lb	labro
Ma	Madeira province
MAPA	Museu Anchieta, Escola Anchieta, Porto Alegre, Brasil
Mat	Mata Atlântica
MCZN	Museu Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul.
MNHN	<i>Muséum national d'Historie naturelle</i> , Paris, França
MNRJ	Museu Nacional do Rio de Janeiro, UFRJ, Brasil
MZSP	Museu de Zoologia Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil
Pa	Pampa
Pan	Pantepui province
Pn	Pantanal
PnF	Parana Forest province
Pam	Pampean province
Par	Pará province
rf	ruga frontal

Ro	Rondônia province,
Ror	Roraima province
sfc	sutura fronto-clipeal
tc	tubérculo central
tlf	tubérculo látero-frontal
tlf2	tubérculo látero-frontal secundário
tmf	tubérculo médio-frontal
XT	Xingu-Tapajós province

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO	18
1	BREVE HISTÓRICO DA FAMÍLIA PASSALIDAE	20
1.1	Morfologia- adultos e larvas	23
1.1.1	<u>Adultos</u>	23
1.1.2	<u>Larvas</u>	29
1.2	Biologia	27
1.3	Bioacústica	29
2	JUSTIFICATIVA	31
3	OBJETIVOS	32
4	DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E DIVERSIDADE DE PASSALIDAE DA MATA ATÂNTICA DO SUDESTE DO BRASIL (ARTIGO SUBMETIDO)	33
4.1	Chave para as espécies de Passalidae da Mata Atlântica	69
5	REVISÃO TAXONÔMICA DAS LARVAS DE PASSALIDAE (COLEOPTERA) DO BRASIL, COM DIAGNOSE DOS GÊNEROS E DESCRIÇÕES DAS LARVAS DE SEIS ESPÉCIES (ARTIGO A SER SUBMETIDO)	75
6	SEQUÊNCIAS DE DNA PARA A ASSOCIAÇÃO DE LARVAS E ADULTOS DE PASSALIDAE (COLEOPTERA) (ARTIGO A SER SUBMETIDO)	120
7	PADRÕES DOS SINAIS ACÚSTICOS DE <i>PASSALUS</i>, <i>PAXILLUS</i> E <i>VETURIUS</i> (COLEOPTERA: PASSALIDAE) DO SUDESTE DO BRASIL (ARTIGO A SER SUBMETIDO)	141
8	REPRESENTATIVIDADE ESPACIAL DO INVENTÁRIO HISTÓRICO DE PASSALIDAE (COLEOPTERA) DO BRASIL: VAZIOS DE INFORMAÇÃO E PRIORIDADES DE CONSERVAÇÃO (ARTIGO A SER SUBMETIDO)	159
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	187
	REFERÊNCIAS	189
	APÊNDICE A – Artigo publicado na Revista Zootaxa (2013)	200

APÊNDICE B – Artigo publicado na Revista Checklist (2014).....	201
APÊNDICE C – Artigo submetido na Revista Checklist (2015).....	202
APÊNDICE D – Artigo aceito para a publicação na Revista de Biologia Tropical (dezembro 2014).....	203
APÊNDICE E – Matriz utilizada no PAE.....	204
ANEXO A - Configurações do modelo evolutivo obtido através da análise do jModeltest para a inferência bayesiana.....	208
ANEXO B - Conteúdo do arquivo <i>input</i> com os dados e parâmetros empregados na análise de inferência bayesiana executada no programa MrBayes.....	221

INTRODUÇÃO

A presente tese está organizada em seis capítulos e representa o primeiro estudo integrativo para a família Passalidae. Englobaram a sistemática de adultos principalmente na região Sudeste, larvas do Brasil, padrões bioacústicos comparativos entre os de adultos dos gêneros de duas tribos, associação molecular entre adultos e larvas das espécies coletadas em seis Unidades de Conservação: 1) Parque Nacional da Serra dos Órgãos – Petrópolis e Teresópolis, RJ; 2) Parque Nacional do Itatiaia, Itatiaia, RJ e Itamonte, MG; 3) Parque Nacional Serra da Bocaina – Paraty, RJ e São José do Barreiro, SP; 4) Reserva Biológica União – Casimiro de Abreu, RJ; 5) Reserva Ecológica de Guapiaçu – Cachoeiras de Macacu, RJ; 6) Área de Proteção Ambiental dos Tamoios – Parque Estadual da Ilha Grande, Parque Estadual Marinho do Aventureiro e Reserva Biológica da Praia do Sul- Ilha Grande, Angra dos Reis, RJ), e avaliação da informação de riqueza e endemismo para o Brasil.

No primeiro capítulo, fornecemos uma introdução geral sobre a família Passalidae (Coleoptera) com breve contextualização histórica, padronização da terminologia, morfologia, a conjuntura sistemática dos adultos e larvas, dados de biologia, bioacústica e distribuição.

O segundo capítulo teve por objetivo um estudo detalhado da fauna de Passalidae para o Bioma Mata Atlântica nas Unidades de Conservação na região Sudeste do Brasil, fornecendo a lista atualizada e chave para identificação das espécies, com novos registros e dados de distribuição também para o Brasil e América do Sul, culminando com uma discussão dos padrões de distribuição altitudinal também analisados. Adicionalmente aos resultados apresentados para este capítulo, dois artigos publicados como apêndice: A) sinopse de *Paxillus* MacLeay, 1819 com descrição de quatro novas espécies; B) sobre a fauna da Ilha Grande (Angra dos Reis, RJ).

O terceiro capítulo trata do estado da taxonomia larval de Passalidae para o Brasil; no qual fornecemos as bases da classificação dos gêneros de Passalinae, descrevemos seis larvas inéditas, redescrevemos outras 28 espécies de larvas comparativamente analisadas a luz de novos caracteres morfológicos, contextualização sobre o dimorfismo sexual em larvas e uma discussão sobre a fragilidade da identificação específica somente com dados morfológicos. Complementando os resultados do terceiro capítulo, apresentamos no apêndice C um artigo aceito para a publicação sobre a descrição da larva de *Passalus (Pertinax) gravelyi* Moreira, 1922 e discussão sobre o dimorfismo sexual em larvas das duas subfamílias de Passalidae.

Atrelado aos resultados relacionados ao estudo de larvas, o capítulo quatro teve por objetivo identificar espécies de larvas de Passalidae através da comparação de sequências do DNA mitocondrial da subunidade 1 da citocromo oxidase (COI) entre larvas e adultos coletadas em campo. A associação de adultos e larvas por comparação de sequências de DNA é de grande relevância devido à dificuldade de identificação das larvas isoladamente.

No capítulo cinco apresentamos a caracterização bioacústica dos adultos de 17 espécies dos gêneros de Passalidae presentes na Mata Atlântica do estado do Rio de Janeiro. Pela primeira vez, os parâmetros acústicos de frequência, amplitude, intervalo entre pulsos, duração do pulso e número de pulsos são fornecidos para o sinal acústico de distúrbio dos adultos e avaliados de forma comparativa.

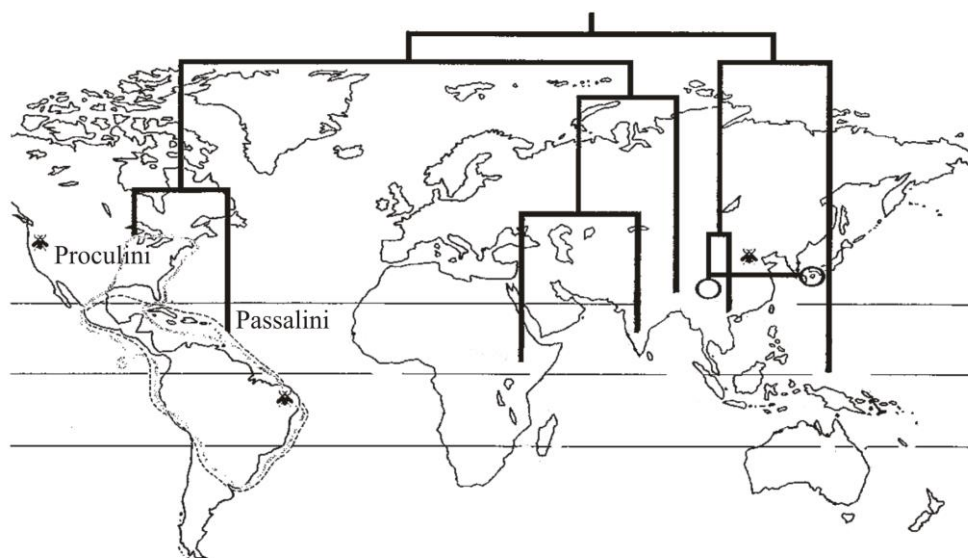
O capítulo seis é uma tentativa em promover a utilização da família Passalidae como modelo de bioindicador para unidades de conservação com alicerce dos registros de ocorrência de Passalidae para o Brasil. Os registros incluíram a literatura taxonômica publicada no período entre 1887 e 2014 e material científicos das principais instituições e coleções científicas nacionais e internacionais. Os resultados promoveram um entendimento inicial da falta de informação em biomas e áreas de endemismo do Brasil, com avaliação da informação de riqueza e do endemismo para o Brasil que forneceram uma discussão aprofundada para o endemismo resgatado frente aos estudos promovidos neste trabalho em unidades de conservação do sudeste do Brasil, principalmente no Rio de Janeiro.

1. BREVE HISTÓRICO DA FAMÍLIA PASSALIDAE

A Família Passalidae está inserida em Scarabaeoidea, contém 63 gêneros e cerca de 1000 espécies distribuídas em duas subfamílias, Aulacocyclinae e Passalinae. Para o Brasil, são conhecidas pouco mais de 100 espécies distribuídas em sete gêneros (*Passalus*, *Spasalus*, *Paxillus*, *Veturius*, *Popilius*, *Passipassalus* e *Verres*) pertencentes à Passalinae (Fonseca & Reyes-Castillo, 2004; Boucher, 2006). As espécies estão associadas as formações florestais e podem ser encontrados em todas as estações do ano, mas no inverno encontra-se com facilidade uma maior quantidade de formas imaturas (ovos e larvas), quando comparado com demais estações do ano (Schuster, 1975).

Os passalídeos são amplamente distribuídos (Fig. 1), desde regiões tropicais como América do Sul (Brasil) a regiões temperadas como da Austrália, América do Norte e África do Sul (Boucher, 2006), mas não ocorrem no Chile. Apresentam distribuição pantropical e característico endemismo de blocos continentais, que espelha relações baseadas na tectônica de placas desde o registro fóssil do Jurássico (Boucher, 2006). A subfamília Aulacocyclinae compreende duas tribos Aulacocyclini e Ceracupini e Passalinae cinco tribos: Leptaulaciclini, Macrolinini, Solenociclini, Passalini e Proculini.

Figura 1 - Mapa de distribuição de Passalidae com destaque para a distribuição de Passalini e Proculini, um clado das Américas



Nota: Os demais clados do velho mundo, representam outras tribos de Passalinae e Aulacocyclinae, respectivamente. Os desenhos de insetos referem-se ao registro fóssil do Oligoceno, Cretáceo e Mioceno.

Fonte: Matos, I. 2015 desenho modificado de Boucher, 2006.

A família tem elevada concentração de espécies nas zonas úmidas tropicais, com alto endemismo em zonas de altitude em montanhas e podem ser utilizadas como bioindicadores para propostas de delimitação de áreas prioritárias para a conservação, dado o importante papel como decompositores primários em florestas tropicais úmidas (Schuster *et al.* 2000; Schuster & Cano, 2006).

Uma análise comparativa dos catálogos Hincks & Dibb (1935, 1958) e listas de espécies (Fonseca & Reyes-Castillo, 2004, Schuster & Cano, 2005, Mattos & Mermudes, 2014) evidenciou que a maioria das espécies agrupadas em Passalini apresentam ampla distribuição Neotropical, com a maior diversidade no território brasileiro, tendo 28 espécies endêmicas no Brasil. Um dado interessante em relação à diversidade de Passalidae no continente americano refere-se aos dois países mais diversos para a família, Brasil e México. No Brasil, encontramos a maior diversidade da tribo Passalini no Bioma da Mata Atlântica e, em contrapartida, no México a tribo Proculini apresenta um padrão de distribuição mais restrito aos sistemas montanhosos (insulares) com significativo número de espécies endêmicas (Reyes-Castillo, 1985).

Segundo algumas propostas filogenéticas para Scarabaeoidea baseadas em caracteres morfológicos, Passalidae estaria relacionado com o clado (Diphillostomatidae+Lucanidae) compreendendo a primeira linhagem a se diversificar em Scarabaeoidea (Howden, 1982; Browne & Scholtz, 1994; Scholtz & Chown, 1995). Posteriormente, Smith & Heraty (2006) alocaram Passalidae em um mesmo clado com Geotrupidae e Plecomidae e estas seriam as primeiras linhagens a se diversificarem em Scarabaeoidea.

Um estudo inicial das famílias de Scarabaeoidea propõe que Passalidae se originou a 140 milhões de anos atrás, na radiação das famílias primitivas de Scarabaeoidea do Jurássico (Scholtz & Chown, 1995). Recentemente, Mckenna *et al.* (2014) recuperaram Passalidae como grupo monofilético e como grupo-irmão de Scarabaeidae.

Os limites da família Passalidae permaneceram sem mudanças essenciais desde que foi reconhecida como distinta de Lucanidae e recebeu o nome de Passalidae por Leach em 1815. O nome Passalidae foi utilizado por MacLeay em 1819 que dividiu a Família Passalidae em três gêneros: *Paxillus* MacLeay, 1819; *Passalus* Fabricius, 1792 e *Chiron* MacLeay, 1819. Muitas espécies foram separadamente descritas até os estudos revisivos de Percheron (1835, 1841, 1844) abrangendo a fauna mundial. Burmeister (1847) resumizou o conhecimento sobre a família com profundo estudo de morfologia interna e externa de adultos e larvas, seguida depois por Smith (1852) e Truqui (1857). Em 1871, Kaup completou a publicação da

monografia da família com descrição de 58 novos gêneros e 67 novas espécies (Kaup, 1868a, 1868b, 1869, 1871). Sob influencia das teorias evolutivas de Darwin segundo Boucher (2004), Kaup (1871) dividiu Passalidae em cinco subfamílias, sendo duas (Passalinae e Aulacocyclinae) posteriormente divididas em grupos de gêneros (equivalentes a tribos hoje).

Kuwert (1891) foi o primeiro a fazer uma revisão de gêneros e espécies produzindo uma chave. Ohaus (1909) publicou um dos primeiros estudos sobre a biologia dos passalídeos e propôs a hipótese de que as larvas não conseguiam sobreviver sem a presença dos adultos. Conforme Kuwert, Pearse *et al.* (1936) e Gray (1946) com estudos sobre a biologia e comportamento do grupo.

Posteriormente, Gravely (1914) publicou um importante trabalho sobre a fauna oriental e australiana e fez uma síntese da família (Gravely, 1918) reorganizando toda a classificação. Desde então, poucas alterações foram feitas, Gravely (1918) propôs que Passalidae fosse dividida em sete subfamílias: Aulacocyclinae, Pseudacanthinae, Proculinae, Passalinae, Solenocyclinae, Macrolininae e Leptaulacinae. Essa classificação permaneceu sem mudanças até a publicação de Arrow (1950), que reduziu o número de subfamílias para duas: Aulacocyclinae e Passalinae. Subsequentemente, Moreira (1922, 1925) publicou o primeiro grande estudo da fauna de passalídeos brasileiros com chave para identificação das espécies, diagnoses e descrição de muitas espécies novas. Outra contribuição de grande relevância foi a de Luederwaldt (1931) com a monografia dos passalídeos brasileiros de ampla citação literária, com descrição de doze espécies. Posteriormente, Reyes-Castillo (1970) fez um dos trabalhos mais completos de morfologia externa dos adultos através de um estudo dos gêneros do Novo Mundo. Enquanto, Schuster (1975) foi o primeiro a incluir informações sobre comportamento e ecologia, e estabeleceu as bases para a bioacústica de Passalidae.

Bührnheim (1978) apresentou um extenso estudo sobre a importância do edeago na sistemática do grupo, que até então era negligenciado. Boucher (2006) forneceu uma hipótese para as relações entre as duas subfamílias (Aulacocyclinae + Passalinae) e respectivamente sete tribos: ((Aulacocyclini + Ceracupedini) + (((Leptaulacini+Macrolinini) +Solenocyclini) + (Passalini + Proculini))). Neste estudo, o autor apresentou revisão metodológica, com padronização da terminologia do grupo e acrescentou um estudo filogenético para Proculini com ênfase em *Veturius* Kaup, 1871. Fonseca *et al.* (2011) apresentaram uma nova hipótese evolutiva para as relações internas (((Passalinae+Macrolininae) + Proculinae) + Solenocyclinae) + Aulacocyclinae), baseada apenas em caracteres da anatomia do intestino posterior.

Mattos & Mermudes (2013) apresentam uma sinopse para *Paxillus*, com a adequação da nomenclatura proposta por Boucher e descrição de quatro espécies novas. Posteriormente os mesmo autores apresentaram uma lista de espécies para a Ilha Grandes, ilha continental no Estado do Rio de Janeiro (Mattos & Mermudes 2014).

Finalmente, Jimenez-Ferbanz & Reyes-Castillo (2014) apresenta a descrição de um novo gênero de Passalini (*Ameripassalus*) com uma proposta filogenética e biogeográfica para o gênero com quatro espécies de distribuição restrita a Mesoamérica.

1.1. Morfologia – adultos e larvas

1.1.1. Adultos

Os adultos apresentam o corpo alongado-cilíndrico e deprimido dorsalmente, notável variação no comprimento, nas espécies menores não ultrapassam 20 mm, e nas maiores, podem chegar a 80 mm, como por exemplo, nas espécies de *Proculus* (Reyes-Castillo, 1970). Adultos maduros da maioria das espécies apresentam coloração preta brilhante, mas podem apresentar padrão bicolor, com a base dos élitros de coloração vermelha como, por exemplo, em *Leptaulax glaber* Kirsche, 1877. Os adultos juvenis ou tenerais têm coloração que varia desde alaranjado a castanho-escuro (Schuster, 1975).

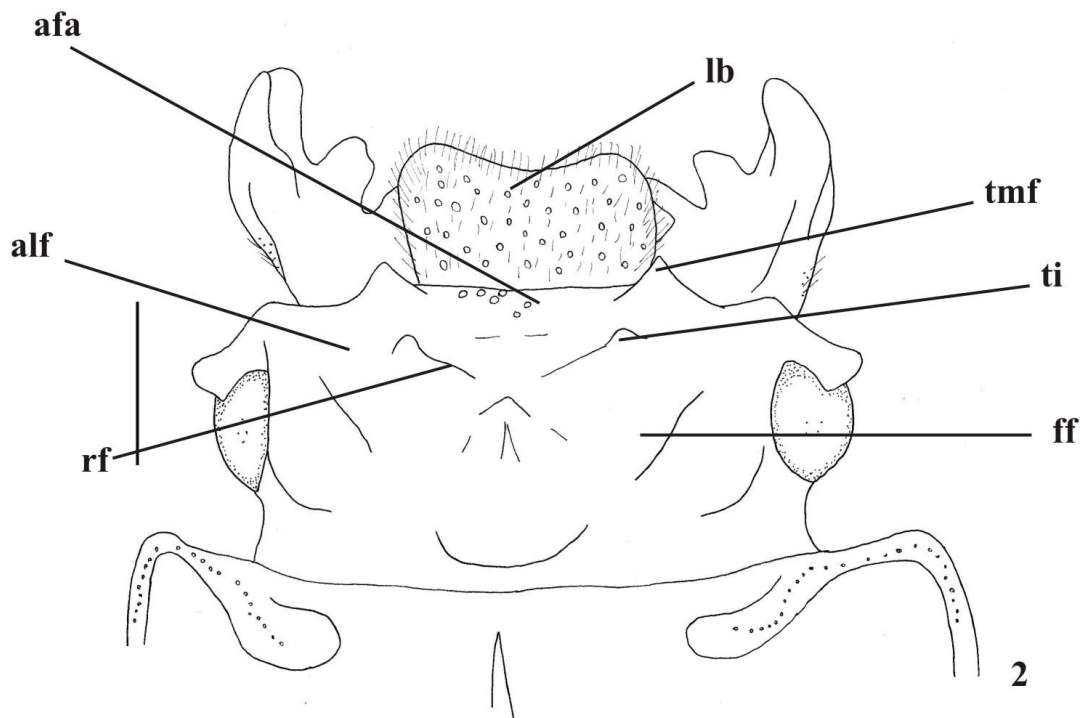
Cabeça prognata e alargada, mais estreita que o tórax e aplanada no dorso. As peças bucais dirigidas para frente (Reyes-Castillo, 1970; Scholtz & Grebennikov, 2005). Na cabeça se encontram a maioria dos caracteres utilizados para a diferenciação de gêneros e espécies. Os principais estudos morfológicos depois de Luederwaldt (1931) foram realizados por Reyes-Castillo (1970) e recentemente por Boucher (2006). Ambos forneceram um estudo detalhado da morfologia de inúmeros caracteres e sua respectiva importância filogenética.

De modo geral os adultos da família Passalidae são caracterizados principalmente por apresentar: antena com 10 artículos não geniculada, com clava lamelada com 3 a 6 artículos; olho com distinto canto ocular; um dente interno móvel na base de cada mandíbula; presença de gálea e lacínia; palpo labial com três artículos; mento bilobado e pré-mento distinto; genitália masculina trilobada com uma cápsula genital e saco interno eversível (Reyes-

Castillo, 1970; Bührnheim, 1978; Schuster, 2002; Scholtz & Grebennikov, 2005; Boucher, 2006).

Visando uma adequação da terminologia utilizada segue Boucher (2006). Deste modo, consideramos que a superfície dorsal da cabeça dos passalídeos está dividida em cinco partes principais: frente, vértex, áreas látero-frontais e pós-frontal e, região pós-occipital (Figs 2 e 3).

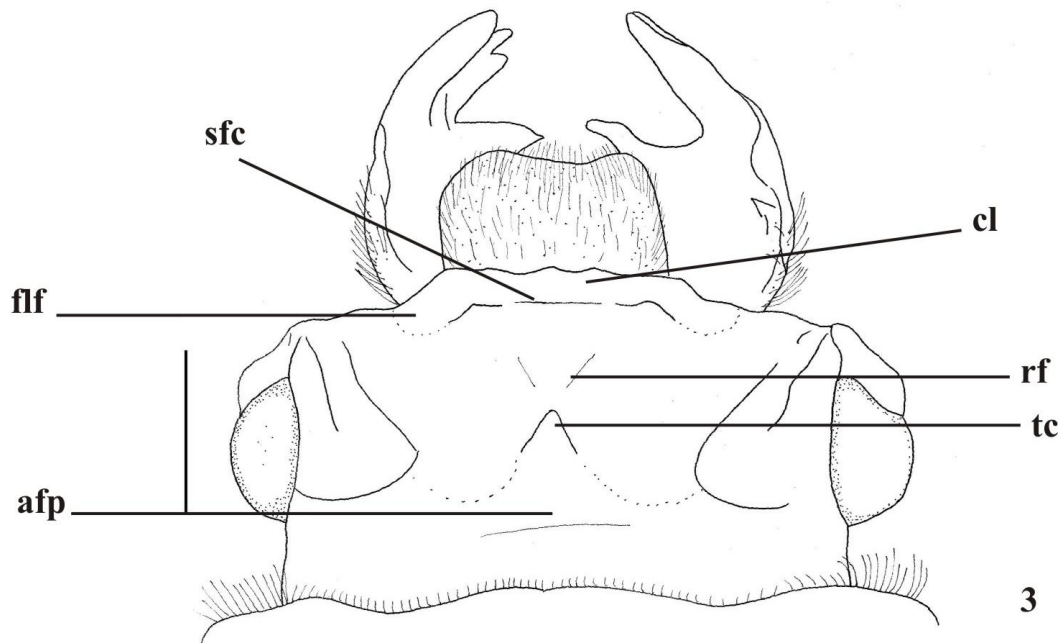
Figura 2. Cabeça dorsal, adulto de *Passalus (Pertinax) convexus* Dalman, 1817



Legenda: afa: área frontal anterior; afp: área frontal posterior; alf: área látero frontal; cl: clipeo; ff: fossas frontais; lb: labro; rf: rugas frontais; tc: tubérculo central; ti: tubérculo interno; tmf: tubérculo médio- frontal. Barra de escala: 1,0mm.

Fonte: Mattos, I. 2015.

Figura 3. Cabeça dorsal, adulto de *Veturius (Veturius) simillimus* Kuwert, 1892



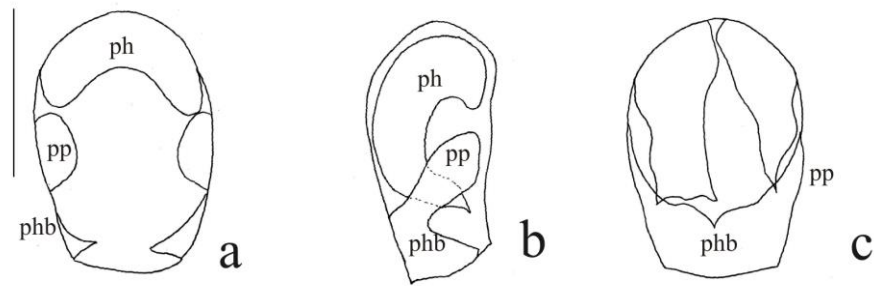
Legenda: afp: área frontal posterior; cl: clípeo; ff: fossas frontais; flf: fosseta látero frontal; rf: rugas frontais; sfc: sutura fronto-clipeal; tc: tubérculo central. Barra de escala: 1,0mm.

Fonte: Mattos, I. 2015.

Bührnheim (1978) fez um estudo detalhado sobre a genitália masculina dos passalídeos no qual descreveu que o oitavo urotergito é móvel e, quando em repouso, encaixa-se num arco cobrindo a genitália e o orifício anal. O nono uroesternito, semelhante a uma ferradura, e o décimo, reduzido a duas placas trapezoidais, formam um arco que abriga o edeago e através do qual ele passa quando exposto.

A morfologia do edeago se baseia principalmente nos seguintes caracteres (fig 4): falo globoso (ph), de comprimento variável, geralmente esclerosado na face ventral, lateral e distal e membranoso na maior parte da superfície dorsal. Este apresenta uma fina abertura média transversal sobre a superfície dorsal e a forma dessa abertura é variável nos grupos. Os parâmeros (pp) são reduzidos e fundidos com a falobase (phb) em Passalinae. A falobase geralmente está conectada aos parâmeros, mas algumas espécies apresentam sulcos transversais divisórios entre ambos (Bührnheim, 1978).

Figura 4 (a-c). Edeago de *Paxillus leachi*.



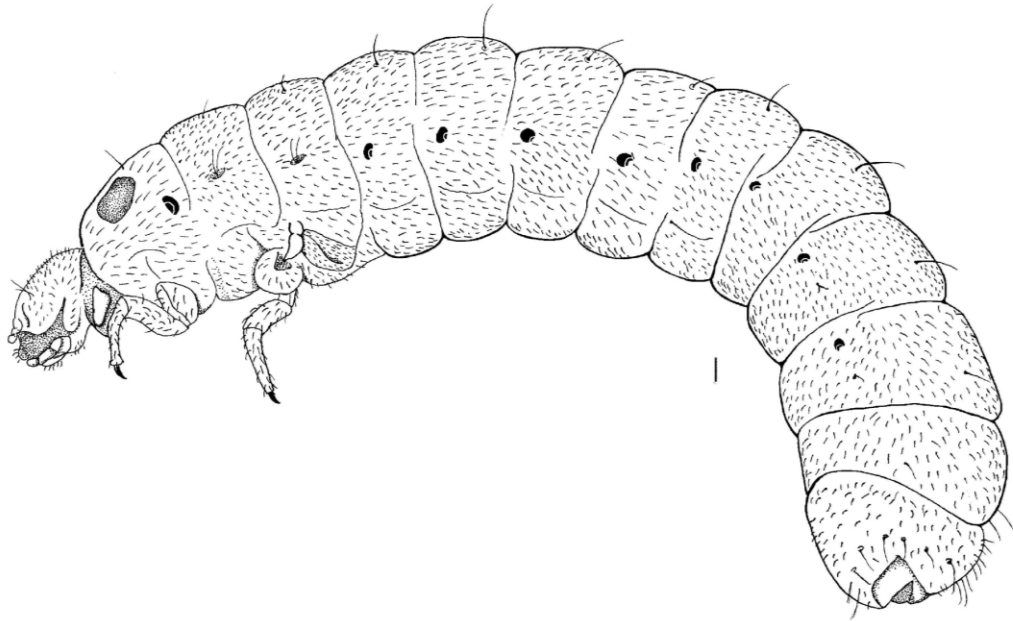
Legenda: a vista dorsal; b. vista ventral; c. vista lateral Barra de escala: 0,5mm.
 Fonte: Modificado de Mattos & Mermudes, 2013.

1.1.2 Larvas

Costa *et al.* (1988) em um amplo estudo sobre larvas de Coleoptera descreveu as larvas de passalídeos caracterizadas por apresentar forma ortossomática, ligeiramente curva dorsoventralmente, não em forma de “C” (Fig 5); antenas 2-articuladas; mandíbulas tridenteadas, sem tubérculo ventral; maxilas com gálea e lacínia distintas e separadas; dentes estridulatórios presentes; palpos maxilares 2-artículos; Pernas pro- e mesotorácicas 4-articuladas, e metatorácicas reduzidas a um artícuo; tergitos abdominais sem pregas transversais; abertura anal geralmente transversal.

Entre os trabalhos de maior relevância para o estudo de larvas da família Passalidae está a revisão de larvas de Schuster & Reyes- Castillo (1981) em que os autores propuseram uma nomenclatura para o padrão de cerdas primárias como destacado abaixo.

Figura 5. Esquema de larva de Passalidae em vista lateral. Barra de escala: 1,0mm.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Recentemente Mattos *et al.* (2014, anexo 1, cap. III) apresentaram a descrição da larva de *Passalus (Pertinax) gravelyi* Moreira, 1922 as luz de novos caracteres morfológicos com discussão sobre a presença do dimorfismo sexual em larvas de 62 espécies de Passalidae.

Um estudo revisivo sobre as larvas da família com distribuição para o Brasil tiveram uma a caracterização dos gêneros, forneceram a descrição inédita de larvas de seis espécies de Passalidae e evidenciou a dificuldade de identificação das larvas apenas com dados de morfologia (cap. III).

1.2 Biologia

Os Passalidae são insetos subsociais em que os imaturos e adultos desenvolvem-se no interior de troncos em decomposição, onde mantêm sistemas de galerias nos quais são encontrados os adultos parentais com suas larvas e pupas, muitas vezes na mesma rede de galerias e onde se alimentam. Algumas espécies são mais restritas que outras e poucas espécies de Passalidae são encontradas em outros habitats como, por exemplo, *Passalus puncinger* Lepeletier & Serville, 1828, encontrado também em esterco de vaca e *Passalus dubitans* embaixo de bromélias epífitas no Brasil (Luedwaldt, 1931). *Ptichopus angulatus* é

comumente encontrado nos detritos associados a ninhos da formiga cortadeira *Atta mexicana*, sendo facilmente localizados ao escavar os túneis de detritos (Reyes-castillo, 1963, Reyes-Castillo & Halffter, 1984).

A dispersão é um aspecto fundamental da história de vida de um organismo, afetando a população e dinâmica da comunidade, bem como a persistência local e regional sendo particularmente crucial em insetos habitantes de troncos em decomposição, um recurso efêmero e irregularmente distribuído. Para insetos saprofílicos, a qualidade e a disponibilidade de recursos dentro dos fragmentos também são afetadas por diversas práticas como as de gestão florestal, elevando algumas destas ao status de ameaçadas ou em perigo, muitas destas como os passalídeos, principalmente devido à perda de florestas e mudanças na composição dos resíduos lenhosos por elas produzidas (Jackson *et al.* 2009).

Os passalídeos apresentam baixa vagilidade, pois só deixam a colônia quando em busca de um parceiro ou um novo território de procriação, agrega-se a tendência de ter asas reduzidas ou em alguns casos ausentes e limitadas áreas geográficas (Schuster & Cano, 2006).

Os adultos migram de tronco para outro caminhando ou voando, sendo ocasionalmente encontrados fora dos troncos, apesar de não serem comumente observados em vôo. Entretanto, a maioria dos vôos aparentemente ocorre à noite visando à procura por um novo território de procriação, pelo qual Schuster (1975) observou que ao chegar a um novo tronco, começam um sistema de túneis ainda que o primeiro a chegar possa ser de um ou outro sexo. O segundo passalídeo chega poucos dias depois do primeiro e a evidência não elimina a possibilidade de algumas colônias terem sido fundadas por um casal.

A família é considerada monogâmica e os indivíduos apresentam um tempo de vida bastante longo (mais de dois anos), quando comparados com outras famílias de Coeloptera como também outras ordens de insetos. Apresentam tempo de desenvolvimento (do ovo ao adulto) com duração aproximada de três meses (Schuster, 1975).

Um complexo padrão comportamental é o de cópula (sequência de acasalamento) descrita por Schuster (1975) e pode ser dividida em: início de corte, corte e cópula. Após a cópula, a fêmea coloca os ovos em pares, de dois a quatro ovos a cada 24 horas, durante dois ou mais semanas em uma posição restrita do sistema de túneis (conhecida como “ninho”). Ambos os sexos levam os ovos em suas mandíbulas para um local no meio das fezes finas, onde eclodem em aproximadamente entre 16 a 27 dias. O período de desenvolvimento dos passalídeos do ovo ao adulto é de aproximadamente três meses (Schuster, 1975).

Durante o desenvolvimento, no início do 1º ínstar as larvas permanecem na parte de trás do sistema de túneis junto ao casal parental a cerca de quatro centímetros do ninho. São geralmente gregárias e o principal alimento são as fezes finas em volta dos ovos. A duração de cada estágio larval é de aproximadamente 12 dias. A partir do 3º ínstar passam a se alimentar de madeira triturada pelos adultos (Ohaus, 1900). No final do 3º ínstar larval, cerca de cinco dias antes de empupar, a larva deixa de se alimentar, torna-se mais branca e entra em uma fase de pré-pupa. Após esse estágio, ainda no 3º ínstar, a larva entra em estado de pupa com ajuda dos adultos (Schuster, 1975).

Na ausência dos adultos a pré-pupa rola formando uma depressão nas fezes e empupa. Se os adultos estão presentes eles ajudam a larva. A duração do estágio de pupa é de aproximadamente dezesseis dias.

Pouco antes do completo rompimento da pupa temos o indivíduo adulto teneral. Este é muito mole (pouco esclerosado) e tem élitros brancos, com o restante do corpo alaranjado. Um dia e meio mais tarde, o adulto com coloração laranja brilhante do adulto emerge para fora da câmara pupal. Alguns podem estar completamente pretos em poucas semanas, enquanto outros levam muitos meses (Schuster 1975).

Schuster (1975) observou comportamento de corte quatro meses depois da ecdise para ambos os sexos, o que pode indicar a maturação por esse tempo. Período também em que os passalídeos se tornam de coloração mais escura (negros), conhecidos como adulto maduro. Adultos jovens não são sexualmente maduros.

1.3 Bioacústica

O conhecido comportamento subsocial envolvendo complexa comunicação acústica entre adultos e larvas dentro da colônia tem ampla citação literária (Reyes-Castillo & Jarman, 1980; Reyes-Castillo & Jarman, 1983; Schuster, 1983; Reyes-Castillo & Halffter, 1984). Entretanto, Schuster (1983, 1975) desenvolveu estudos mais profundos envolvendo análise do som e categorias comportamentais.

Em Passalidae existe entre os adultos, juvenis e larvas uma complexa comunicação acústica específica de cada espécie. Com a produção de sete tipos diferentes de som e 13 sinais acústicos, todos subdivididos em quatro contextos comportamentais (Schuster, 1983).

A produção de som por estridulação em Coleoptera ocorre em outras famílias de Coleoptera como Curculionidae e Tenebrionidae (Chapman, 1982). Em Passalidae, a produção de som parece ser um caráter universal de larvas e adultos (Reyes-Castillo & Jarman, 1980). A estridulação pode ser definida como um processo de produção de som dado a partir da fricção de duas partes do corpo do inseto, uma contra a outra (Virant-Doberlet & Cokl, 2004).

Como descrito por Reyes-Castillo & Jarman (1983), o aparato estridulatório de Passalidae é abdomino-alar com áreas especializadas no sexto tergito abdominal, os *pars stridens*, que são friccionados contra uma área restrita da asa metatorácica conhecida como *plectrum*; e esse tipo de som é classificado com som de distúrbio produzido em diversas circunstâncias que promovam qualquer tipo de desconforto ao animal. Os autores nos descrevem adicionalmente o mecanismo de produção de som através de uma série de movimentos abdominais em que ao animal ergue o abdômem para cima (*upstroke*) e para baixo (*downstroke*) resultando em um simples som, um pulso de som de estridulação (*phonatone or chirp*), durante o movimento ascendente do abdômem (*upstroke*) o som é produzido, enquanto que no movimento descendente (*downstroke*) é silencioso.

Os sons podem ser descritos em termos de pulsos e volume de tons que é representado através de um ciclo completo de movimento do aparato estridulatório que termina com impulsos gradualmente mais fracos e mais espaçados. Os passalídeos produzem sete tipos de som estruturalmente distintos existindo uma variação interespecífica e intraespecífica no som produzido. É importante salientar que a produção de som em um dado contexto comportamental forma um sinal acústico e o mesmo sinal básico pode ocorrer em várias espécies (Schuster, 1983, Reyes-Castillo & Jarman, 1983).

2. JUSTIFICATIVA

A fauna brasileira reúne grande parte da diversidade da família e os estudos da mesma são escassos. Nossa abordagem incluiu um estudo integrativo com metodologias da sistemática morfológica e molecular, bioacústica, ecologia e biogeografia para compreender fatores bionômicos, identificar a diversidade morfológica e genética visando promover a utilização de Passalidae um modelo para as unidades de conservação no Brasil.

3 OBJETIVOS

- Fornecer um estudo sistemático embasado na morfologia de adultos e larvas de espécies (incluindo identificações, redescrições, ilustrações e chaves) presentes em unidades de conservação;
- Promover a identificação das larvas das colônias através de estudos e testes envolvendo associação molecular de adultos e larvas das espécies de Passalidae;
- Caracterizar e comparar pela primeira vez o sinal acústico de distúrbio dos gêneros *Veturius*, *Passalus* e *Paxillus*;
- Avaliar padrões de diversidade e de distribuição das espécies de Passalidae no Brasil relacionados aos biomas e áreas de endemismo para sua aplicabilidade na conservação.

4 DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E DIVERSIDADE DE PASSALIDAE (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA) DA MATA ATÂNTICA DO SUDESTE DO BRASIL

Resumo

A fauna de Passalidae é pouco conhecida no Sudeste do Brasil, uma região com domínio de Mata Atlântica que inclui uma fitofisionomia tropical típica na costa leste brasileira, com elementos distintos de geologia e geografia, promovendo altas taxas de endemismo. Este foi o primeiro estudo na Mata Atlântica da região Sudeste e forneceu uma lista das espécies de Passalinae com chave para identificação. A diversidade da fauna de Passalidae do Sudeste do Brasil incluiu um aumento para 44 espécies, das quais 30 foram coletadas e cuidadosamente registradas nos remanescentes do bioma de Mata Atlântica. *Passalus (Pertinax) convexus* Dalman, 1817, *Passalus (Passalus) denticollis* Kaup, 1869 e *Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier & Servile, 1825 foram as espécies mais abundantes, representando 49% dos indivíduos coletados. *Passalus (Pertinax) convexus* é a espécie mais encontrada no bioma do Sudeste. Com base em uma ampla amostra de material examinado de diversas instituições, assinalamos diversos novos registros para o Brasil e outros países da América do Sul e Central visando contribuir com a definição da distribuição das espécies do Sudeste do Brasil. *Passalus nasutus* Percheron, 1835 tem novos comentários para elucidar um problema taxonômico com *Passalus (Passalus) curtus* Kaup, 1869, onde o primeiro é restrito ao Brasil e o segundo a Colômbia.

Palavras chave: besouro falante, Neotropical, Passalinae, Passalini, Proculini.

Introdução

O bioma de Mata Atlântica estende-se ao longo da costa atlântica do Brasil e apresenta uma formação vegetal complexa próxima à linha costeira, com um clima quente e ausência de estação seca (Pinto-da-Rocha *et al.* 2005; DaSilva & Gnaspini, 2010). Segundo Colombo & Joly (2010) a diversidade na Mata Atlântica parece ser maior do que na Floresta Amazônica como evidenciada para os anfíbios por Morellato & Haddad (2000). Entretanto para a entomofauna o conhecimento permanece incipiente com alguns estudos de opiliões (Pinto-da-Rocha *et al.* 2005, DaSilva & Gnaspini, 2010), tricópteros (Dumas & Nessimian, 2012), e invertebrados não-marinhos (Santos *et al.* 2010).

A Mata Atlântica no sudeste da costa brasileira atualmente está reduzida a menos de 7% (Morellato & Haddad, 2000) ou 7.5 % (Myers *et al.* 2000) da sua área original. A presença de unidades de conservação representa uma garantia para a conservação da biodiversidade, pois hoje as poucas áreas existentes que sofrem pressão antrópica na periferia das áreas preservadas estão em reservas governamentais ou em regiões muito íngremes.

Os besouros da família Passalidae são conhecidos como besouros falantes (*bees beetles*) devido ao complexo comportamento parental e subsocial, no qual adultos cuidam das larvas e pupas em galeria de troncos caídos (Reyes-Castillo, 1970; Schuster, 1975, 2002). Atualmente, existem poucos estudos sobre diversidade e taxonomia para o grupo no Brasil e os estudos mais relevantes foram realizados por Luederwaldt (1931) e uma lista de espécies por Fonseca & Reyes-Castillo (2004). Os passalídeos são importantes indicadores biológicos para a manutenção e conservação de fragmentos florestais (Schuster, 1985; Schuster *et al.* 2000; Jackson *et al.* 2009), sendo portanto fundamental o conhecimento das espécies presentes em unidades de conservação.

Estudos anteriores com Passalidae se concentram na fauna amazônica (ex. Fonseca, 1992; 1999; Fonseca & Reyes-Castillo, 1994; Mouzinho & Fonseca, 1998; Fonseca *et al.* 2008); enquanto que a fauna no bioma de Mata Atlântica permanece negligenciada (ex. Santos-Silva, 2000; Mattos & Mermudes, 2014), principalmente em áreas protegidas de fragmentos remanescentes presentes em unidades de conservação.

Apresentamos pela primeira vez a composição de espécies entre os diferentes limites de altitude e novos registros de distribuição com o objetivo de atualizar a lista de espécies de Passalinae presente na Mata Atlântica do sudeste do Brasil através de um estudo comparativo do material coletado e outros depositados em coleções nacionais e internacionais.

Material e Métodos

As áreas de estudo compreenderam regiões montanhosas e de altitude da região sudeste de Floresta Ombrófila Densa, mas especificamente nas regiões da Serra do Mar (Serra dos Órgãos e Serra da Bocaina), Serra da Mantiqueira (Maciço do Itatiaia), áreas de planície com Mata Atlântica de Baixada ou Mata de Tabuleiro (Cachoeiras de Macacu e Casimiro de Abreu) e de Mata Atlântica Costeira em ilha continental (Ilha Grande).

Dezoito expedições para coleta foram realizadas nas sete unidades de conservação para o bioma de Mata Atlântica do sudeste do Brasil (siglas das unidades e municípios entre parênteses): Parque Nacional do Itatiaia (PNI, Itatiaia, e Iamonte), Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO, Teresópolis e Petrópolis), Parque Nacional Serra da Bocaina (PNSB, São José do Barreiro, Angra dos Reis, Paraty, e Cunha), Reserva Biológica União (ReBio, Casimiro de Abreu), Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA, Chachoeiras de Macacu), Parque Estadual da Ilha Grande (PEIG, Angra dos Reis) e Reserva Biológica da Praia do Sul (RBPS, Angra dos Reis).

O material-tipo e material adicional foram estudados nas seguintes instituições (siglas entre parênteses): Muséum National d' Histoire Naturelle, France (MNHN); Museum of Natural History, London (BMNH); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP); Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ); Coleção Professor José Alfredo Pinheiro Dutra (UFRJ); Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (MCZN); Museu Anchieta, Colégio Anchieta (MAPA); Coleção Pe Jesus Santiago Moura, Universidade Federal do Paraná (DZUP); Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz (FIOC) e Colección Entomologica IEXA, Xalapa, Veracruz, México (IEXA).

Todas as espécies são apresentadas em ordem alfabética de tribo, gênero e grupo de espécies. O material examinado é indicado quando um novo registro é fornecido. As espécies que não foram coletadas estão indicadas por um asterisco e dois asteriscos para espécies que não obtivemos material nas coleções, permanecendo o registro da literatura. Os mapas com dados de distribuição para os gêneros foram gerados com o programa ArcGIS 9.3 (ESRI Inc. 1999–2008).

Resultados

A fauna de Passalidae da Mata Atlântica do sudeste do Brasil incluía 38 espécies descritas em quatro gêneros e duas tribos (Fonseca & Reyes-Castillo, 2004). Posteriormente, Boucher (2006) adicionou cinco espécies de *Veturius* Kaup e, Mattos & Mermudes (2013) descreveram uma nova espécie de *Paxillus* MacLeay. Neste estudo, a diversidade da fauna de Passalidae do sudeste brasileiro incluiu 44 espécies após o exame minucioso de cerca de 600 indivíduos coletados nas sete unidades conservação. Destas, 30 espécies foram precisamente registradas em remanescentes do bioma de Mata Atlântica. Adicionalmente o material coletado e identificado foi estudado comparativamente com o material-tipo de 12 espécies e outros espécimes depositados nas maiores coleções do Brasil e do mundo.

As localidades das espécies incluídas em quatro gêneros do sudeste do Brasil foram plotadas em mapas individuais para cada gênero (Figs 1-4), e os registros de 37 espécies em cada unidade de conservação foi listada na Tabela I.

Novos registros são apresentados abaixo e a atualização da distribuição das espécies do Sudeste são apresentados no item distribuição.

Dois gêneros com espécies subcorticais tiveram seus registros atualizados: *Paxillus leachi* MacLeay, 1819 foi coletada precisamente em unidades de conservação (Parque Nacional da Floresta da Tijuca, a maior floresta urbana do mundo); *Paxillus borellii* Pangella, 1905 permaneceu com registros históricos para Rio de Janeiro e São Paulo e teve primeiro registro no Peru; *Paxillus reyesi* espécie encontrada no Estado do Espírito Santo com padrão de distribuição disjunta (registrada também para a região sul do Brasil), provavelmente relacionada à deficiência de coleta no sul da Região Sudeste (Mattos & Mermudes 2013). Enquanto que apenas duas espécies de *Spasalus* Kaup ocorrem no sudeste do Brasil: *Spasalus cristinae* Santos-Silva, 2000, antes conhecida apenas da localidade-tipo Cubatão, no Estado de São Paulo (Santos-Silva, 2000) e da Ilha Grande, Angra dos Reis no Estado do Rio de Janeiro (Mattos & Mermudes 2014) tem sua distribuição ampliada para mais duas unidades de conservação ReBio e PARNASO, ambas no Estado do Rio de Janeiro; e *Spasalus robustus* Percheron, 1835, espécie de ampla distribuição no Brasil, foi coletada nos parques PEIG, REGUA ReBio, PNI e PARNASO.

Tabela 1 - Lista de espécies registradas em unidades de conservação do sudeste do Brasil

<i>Espécie</i>	<i>PEIG</i>	<i>REGUA</i>	<i>ReBio</i>	<i>PNI</i>	<i>PARNASO</i>	<i>PNBC</i>	<i>Altitude (m)</i>
<i>Popilius refugicornis*</i>					X		100-1100
<i>Veturius (veturius) munitus</i>				X	X		800-1100
<i>Veturius (veturius) simillimus</i>	X	X		X	X		75-1249
<i>Veturius (veturius) sinuatus</i>	X	X	X	X	X		72-1050
<i>Veturius (veturius) transversus</i>	X	X	X	X	X		20-1160
<i>Veturius (veturius) assimillis</i>	X	X	X	X	X	X	72-1492
<i>Spasalus robustus</i>	X	X	X	X	X		20-1141
<i>Spasalus cristinae</i>	X		X		X		20-1141
<i>Paxilus leachi</i>	X			X			20-1000
<i>Paxillus borelli*</i>				X			700
<i>Passalus (Passalus) glaberrimus</i>		X	X		X	X	100-1229
<i>Passalus (Passalus) ferenudus</i>	X			X	X	X	100-1486
<i>Passalus (Passalus) coniferus</i>	X		X				20-100
<i>Passalus (Passalus) punctiger</i>	X	X		X	X	X	30-1225
<i>Passalus (Passalus) toriferus</i>	X						70
<i>Passalus(Passalus)quadricollis</i>	X			X	X		30-1225
<i>Passalus (Passalus) occipitalis</i>	X	X					20-100
<i>Passalus (Passalus) denticollis</i>	X	X	X			X	20-100
<i>Passalus (Passalus) aduncus</i>				X			1232
<i>Passalus (Passalus) aculeatus</i>					X		1265
<i>Passalus (Passalus) nasutus</i>				X	X	X	1055-1500
<i>Passalus (Passalus) rusticus</i>					X		1200-1373
<i>Passalus (Passalus) sicatus</i>				X	X		1028-1373
<i>Passalus (Passalus) plicatus</i>				X	X	X	1223-1662

Tabela 1. Lista de espécies registradas em unidades de conservação do sudeste do Brasil.
(Continuação)

Espécie	PEIG	REGUA	ReBio	PNI	PARNASO	PNBC	Altitude (m)
<i>Passalus (Passalus) elfriedae</i>				X			745
<i>Passalus (Passalus) interruptus*</i>				X			2200
<i>Passalus (Passalus) binominatus*</i>				X			
<i>Passalus (Passalus) perplexus*</i>				X		X	700-1000
<i>Passalus (Mitrorhinus) zikani</i>					X		1100
<i>Passalus (Mitrorhinus) lunaris</i>					X		1140
<i>Passalus (Pertinax) mancus</i>						X	1540
<i>Passalus (Pertinax) dubitans</i>				X			1000
<i>Passalus (Pertinax) morio</i>				X			2091
<i>Passalus (Pertinax) convexus</i>	X	X	X	X		X	30-500
<i>Passalus (Pertinax) anguliferus*</i>					X	X	
<i>Passalus (Pertinax) graveyi</i>				X			1500-2000
<i>Passalus (Pertinax) striatissimus*</i>				X			1960

Legenda: As espécies que não foram coletadas estão indicadas com *.

Fonte: Mattos, I. 2015.

Alguns conflitos com dados de distribuição para outros gêneros partem da lista de Fonseca & Reyes-Castillo (2004), que foi baseada em sua maior parte em Luederwaldt (1931). Na revisão de *Veturius* por Boucher (2006) *Veturius (Vetuius) cephalotes* Lepeletier & Serville, 1825 e *Veturius (Veturius) platyrhinus* Westwood, 1845 são duas espécies endêmicas da planície amazônica que anteriormente eram relacionadas ao bioma de Mata Atlântica. Neste contexto, *Veturius* possui cinco espécies registradas para o sudeste do Brasil, as quais foram coletadas nas seguintes unidades de conservação: *Veturius (Veturius) sinuatus* Eschscholtz, 1829 no PEIG, RBPS, ReBio e PNI; *Veturius (Veturius) assimilis* Weber, 1801 na RBPS, ReBio, PNI e PARNASO; *Veturius (Veturius) munitus* Luederwaldt, 1934 coletado apenas no PNI; *Veturius (Veturius) simillimus* Kuwert, 1891 no PEIG, RBPS e REGUA; e

Veturius (Veturius) transversus (Dalman, 1817) no PEIG, REGUA, ReBio e PNI. Esta última espécie foi também registrada no Parque Nacional Serra da Bocaina em São Paulo.

Popilius e *Ptichopus* são dois gêneros com apenas uma espécie registrada para a Mata Atlântica do Sudeste, *Popilius refugicornis* Buehrnheim, 1962 e *Ptichopus melzeri* Luederwaldt, 1927. Estas não foram coletados e possuem poucos exemplares depositados em coleções.

Mais da metade das espécies registradas para o gênero *Passalus* encontram-se distribuídas nos sistemas de montanhas do sudeste brasileiro o que está diretamente relacionado ao endemismo em áreas altitude, em que 32% das espécies estão restritas à altitudes ≥ 1.000 metros. Todas são espécies pertencem a *Passalus*, o mais diverso da tribo Passalini (148 espécies), das quais sete espécies pertencem ao subgênero *Passalus*, duas à *Mitrorhinus* e cinco à *Pertinax*.

Passalus (Pertinax) convexus Dalman, 1817, *Passalus (Passalus) denticollis* (Kaup, 1869) e *Passalus (Passalus) punctiger* Lepelletier & servile, 1825 foram as espécies com maior abundância, representando mais de 49% dos indivíduos coletados e representados nas coleções.

Passalus (Mitrorhinus) zikani é a única espécie endêmica da Mata Atlântica de altitude registrada para a Serra da Mantiqueira e agora para a Serra do Mar em dois novos registros. *Passalus (Mitrorhinus) lunaris* foi primeiramente registrado em área de preservação do Rio de Janeiro (PARNASO), Serra do Mar e também Bolívia. *Passalus (Mitrorhinus) rusticus* Percheron, 1835 é outra espécie agora registrada pela primeira vez no Rio de Janeiro (PARNASO) e Espírito Santo.

Em outro subgênero os novos registros para a distribuição das espécies são sumarizados: *Passalus (Passalus) bucki* Luederwaldt, 1931 no Estado do Paraná (Brasil) e Guina Francesa; *Passalus (Passalus) punctiger* Lepelletier & Serville, 1825 em Itamonte (Minas Gerais) e Encruzilhada (Bahia); *Passalus (Passalus) ferenudus* Kuwert, 1898 em São José do Barreiro Parque Nacional - Serra da Bocaina, PNSB, no Estado de São Paulo; *Passalus (Passalus) glaberrimus* Eschcholtz, 1829 no Suriname e Brasil(Estado de Minas Gerais, Serra da Mantiqueira e Passa Quatro); *Passalus (Passalus) rusticus* Percheron, 1835 no Estado do Rio de Janeiro (Teresópolis) e o Estado do Espírito Santo; *Passalus (Passalus) aculeatus* Percheron, 1835 no Rio de Janeiro (Teresópolis) e Paraná (Curitiba); *Passalus (Passalus) aduncus* Erichson, 1847 em Itatiaia (Estado do Rio de Janeiro); *Passalus (Passalus) sicatus* Burmeister, 1847 no Estado do Rio de Janeiro (Itatiaia e Teresópolis); e *Passalus (Pertinax) convexus* Dalman, 1817 para Bogotá (Colombia) e Brasil (Espírito

Santo), a qual teve por. Luederwaldt (1931) e catálogos subsequentes citação de ocorrência no Chile, mas nenhum material de Passalidae do Chile é conhecido ou citado.

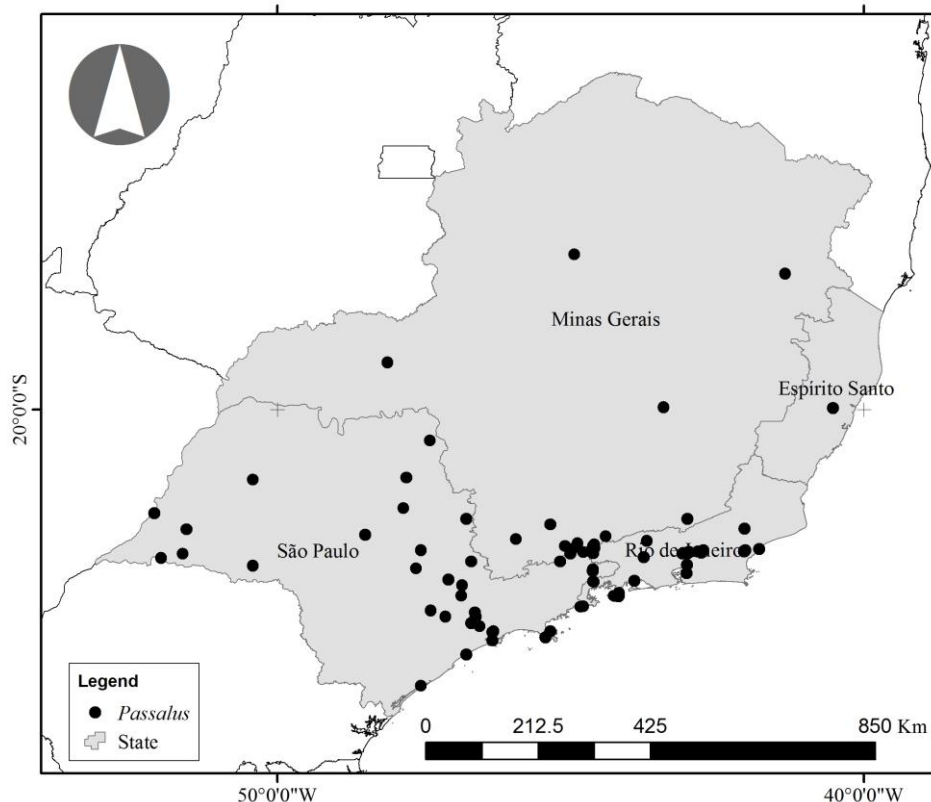
Dentro do mesmo gênero, os seguintes novos registros são acrescentados para as espécies do subgênero *Pertinax*: *Passalus (Pertinax) dubitans* Kuwert, 1891 no Rio Grande do Sul; *Passalus (Pertinax) elfriedae* Luederwaldt, na Guiana Francesa e Itatiaia (Rio de Janeiro); *Passalus (Pertinax) interstitialis* Eschscholtz, 1829 com novo registro para Itatiaia (Rio de Janeiro); *Passalus (Pertinax) mancus* Burmeister, 1847 na Colombia e Brasil (incluindo registros de dois estados, respectivamente São Paulo (São José do Barreiro), e Paraná (Foz do Iguaçu); *Passalus (Pertinax) morio* Percheron, 1835 para Rio de Janeiro (Teresópolis) e São Paulo.

Passalini

Passalus Fabricius (Fig. 1)

Passalus Fabricius, 1792: 240; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 13 (cat.); Mattos & Mermudes, 2014.

Figura 6. Mapa com registro de distribuição do gênero *Passalus* no Sudeste do Brasil



Fonte: Mattos, I. 2015.

Passalus (Mitrorhinus)

Passalus (Mitrorhinus) Kaup, 1871; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 17 (cat.).

1. *Passalus (Mitrorhinus) lunaris* Kaup, 1869

Passalus (Mitrorhinus) lunaris Kaup, 1869: 12, Luederwaldt, 1931:123; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:17 (cat.).

Localidade-tipo. Brasil.

Distribuição. Argentina e Brasil: Amazonas, Pará, Goiás, São Paulo. Novos registros para Bolívia e Brasil, no Estado do Rio de Janeiro (Teresópolis).

Material examinado. BOLÍVIA. La Paz: Nor Yungas Incahqa (1500 m), 1 M, XI.91 Caranavi P. L. (MNHN); Santa Cruz: Prov. Florida, Samaipata (Rio Paredones, 18°8,937'S 63°48,792'O, 1390m), 1 M, 1 F, 19.XI.2006, P. Reyes-Castillo col./*Passalus lunaris* Kaup, P.Reyes-Castillo det 2008; Guanay, 1 M, XI.1992, M.Kon leg/*Passalus (M.) lunaris* Kaup, Reyes-Castillo det.2004; Pcia Ichilo, Buenavista, 1, I.1950, A. Martinez leg; 4-6K SSE Buena Vista, F&F Hotel, 27-28.X.2000, Wappes & Morris col. (IEXA). BRASIL. Goiás: Campinas (atual Goiânia), 1, V.1927, P. Fontes col. /*Passalus lunaris* Kaup Luederwaldt det 28 (IEXA). Mato Grosso: Corumbá, Serra do Urucum, 1, 23.XI.1960, K. Lenko col. /*Passalus lunaris* Pereira det 60 (IEXA); Sinop, 1, X.1975, M Alvarenga col. (IEXA). Rio de Janeiro: Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, PARNASO, Trilha do Sino), 1, 23.XI.2011, Mermudes *et al.* col. (DZRJ).

2. *Passalus (Mitrorhinus) zikani* Luederwaldt, 1929

Passalus (Mitrorhinus) zikani Luederwaldt, 1929:31; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:17 (cat.).

Localidade-tipo. Rio de Janeiro, Itatiaia (Brasil).

Distribuição. Brasil: Rio de Janeiro (Itatiaia). Novos registros são assinalados para Nova Friburgo, Teresópolis (Rio de Janeiro) e Santa Tereza (Espírito Santo).

Material examinado. BRASIL. Espírito Santo: Santa Tereza, 1, 16.XI.1967, (DZUP). Rio de Janeiro: Nova Friburgo, Macaé de Cima, 1400m, 1, IX.2007, N. Dégalier col. / Sus écorses, Boucher det. (MNHN), Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, PARNASO, trilha do Sino, 1140 m, S22° 27' 4,8" W43°00' 8,0"), 23.IX.2011, Mermudes *et al.* col. (DZRJ).

Passalus (Passalus) Fabricius, 1792

Passalus Fabricius, 1792: 240; *Passalus (Passalus)* Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 13 (cat.); Mattos & Mermudes, 2014.

Section *Neleus* Luederwaldt 1931

3. *Passalus (Passalus) bucki* Luederwaldt, 1931*

Passalus (Passalus) bucki Luederwaldt, 1931:171; *Passalus (Passalus) bucki* Fonseca & Reys-Castillo, 2004:19; Jiménez-Ferbans *et al.* 2013:193.

Localidade-tipo. Brasil.

Distribuição. Brasil (Amazonas, Rondônia, Roraima, Pará, São Paulo, Rio Grande do Sul) e Argentina (Misiones). Novos registros para o Estado do Paraná (Brasil) e Guina Francesa.

Material examinado. GUIANA FRANCESA. Mossikiri, 2, 16.XI.1969, G. Halffter col. /*Passalus Passalus bucki* Luederwadt Reys-Castillo det. 71; Mossikiri, Rio Oyapock, 1, 16.XI.1969, G. Halffter col. /*Passalus Passalus bucki* Luederwadt Reys-Castillo det. 71 (IEXA); Montesiney, F.R.G. St. 2, IV.1984, C. Lestrade col. /*Passalus Passalus bucki* Luederwadt 1931 Boucher det 1986 (IEXA). BRASIL. Amazonas: Tabatinga, 1, 7.XII.1973, Gysin col. /*Passalus Passalus bucki* Luederwadt Reys-Castillo det. 75, São Paulo: Anhagahy, 1. IX.[19]24, Bucli col./*Passalus bucki* Luederwaldt det.28 -cotipo (MZSP); São Paulo (Cantareira), 2, 27.[19]68 / *Passalus bucki* Luerd. (IEXA); Paraná: Monte Alegre, 7.1941, A. Lange col. /*Passalus bucki* Luederwadt A. Martinez det. 45. Rio Grande do Sul: Nova Petrópolis, 1, III.1928, 1, I.1928,1, I.1928, Bucli col./*Passalus bucki* Luederwaldt det.28 -cotipo (MZSP).

4. *Passalus (Passalus) coniferus* Eschscholtz, 1829

Passalus coniferus Eschscholtz, 1829:16; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:19 (cat.).

Localidade-tipo. Rio de Janeiro, Brasil.

Distribuição. Brasil: Amazonas, Rondônia, Roraima, Pará, Goiás, Rio de Janeiro (Ilha Grande, Casimiro de Abreu, Mendes), São Paulo, Minas Gerais, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Peru, West Indies (S. Domingo, Haiti e Antilhas), Ecuador.

Material examinado. EQUADOR. Napo: Lumbaqui, 900m, 5-7.I.1976, Mühle col. / *Passalus (Passalus) coniferus* Esch. Reyes-Castillo det.78 (IEXA); Rio Aguarico, 40km ö Lago Agrio, 250m, 6.I.1976 Mühle col. / *Passalus (Passalus) coniferus* Esch. Reyes-Castillo det.78 (IEXA). PERU. Dept. Huanuco, 2500m, Chinchao, 25km below Carpish, 2, 7.IX.1946, f. Woytkowski col./ *Passalus (Passalus) coniferus* Esch. Reyes-Castillo det.86 (IEXA); Loreto, Aguaitia, 295m, 3, 1-21.IX.1946/ Felix Woytkowski col./ *Passalus (Passalus) coniferus* Esch. Reyes-Castillo det.86 (IEXA); Dept. Huanuco, Tingo Maria, (Cerca Cuexa Lechuzas), 3 M, 23.IV.1971, P. Reyes-Castillo col. (IEXA). BRASIL. Amazonas: Tabatinga, 1, 24.XII.[19]73, Gysin col./ *Passalus (Passalus) coniferus* Esch. Reyes-Castillo det.75 (IEXA). Rondônia: Vilhena, 580m alt., 3 M e 3 F, 2-7.VI.1988, CRV Fonseca & P Reyes-Castillo col./ *Passalus (Passalus) coniferus* Esch. Reyes-Castillo det. 88 (IEXA). Goiás: Goiânia (Campinas), 1, VIII.27. (MZSP), Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, Vila Dois Rios, PEIG) Trilha da Jararaca, 2, 17.V.2008; Trilha da Parnaioca, 1, 19.V.2008; Casimiro de Abreu (Reserva Biológica União, RebioUnião Trilha das 3 Pontes, 1, 10-13.VI.2011; Mendes (Centro Marista São José das Paineiras), 1, 27.IV-01.V.2011, (DZRJ); Teresópolis, 1,1921, V. M.R. (MZSP). Minas Gerais: Pouso Alegre, 2, 1905, (MZSP). São Paulo: Araras, 1, 20.IV.[19]83, J.B. Pineiro col. /*Passalus (Passalus) coniferus* Esch. Reyes-Castillo det.85 (IEXA); Jundiaí, 2, 1899, (MZSP); São Paulo (Bosque Saúde) 8, XI.20.1880, (MZSP). Paraná: Caviuna, 2, VIII.1947/ A. Maller ex-coll.Frank Johnson Donor/ *Passalus (Passalus) coniferus* Esch. Reyes-Castillo det.86 (IEXA); Rolandia, XII. 1947/ A. Maller ex-coll.Frank Johnson Donor/ *Passalus (Passalus) coniferus* Esch. Reyes-Castillo det.86 (IEXA). Santa Catarina: Corupa (*Hansa Humbolt*), 1, X.1948/ A. Maller ex-coll.Frank Johnson Donor/ *Passalus (Passalus) coniferus* Esch. Reyes-Castillo det.86 (IEXA). Pinhal, 1, XII.1947/ A. Maller ex-coll.Frank Johnson Donor/ *Passalus (Passalus) coniferus* Esch. Reyes-Castillo det.86 (IEXA). Rio Grande do Sul: III.1915. N. W, Pará, 2, 1922, s/ coletor (MZSP).

5. *Passalus (Passalus) interruptus* Linnaeus, 1758*

Localidade-tipo. América.

Distribuição. Do Texas à Argentina. No Brasil: Amazonas, Amapá, Pará, Rondônia, Roraima, Bahia, Mato Grosso, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul.

Material examinado. COSTA RICA. Limon: Hamburg Farm, Reventazon, 1, 15.II.30// Ebene F. Neverman // *Passalus interruptus* Luederwaldt det. (MZSP). PERU. Sati, 1, without others

data (FIOC). GUIANA FRANCESA. St. Georges, 3, IX.1970, P. Dechambre col. (IEXA); Oyapock, 1, IX.1970, Dechambre col. (IEXA); Paramana, 3, XII.1978, G. Nazaret col. (IEXA); Conté, 3, 23.IX.1978, G. Nazaret leg (IEXA). BRASIL. Pará: Altamira (Rio Xingu), 1, VII.63, // *Passalus interruptus* (L. 1758) S. Boucher det. 04 (MZSP). Rondônia: Vilhena, 580m alt., 1 M e 1 F, 2-7.VI.1988, CRV Fonseca & P Reyes-Castillo col. / *Passalus* (*Passalus*) *interruptus* Lin. Reyes-Castillo det. 88 (IEXA).

6. *Passalus* (*Passalus*) *punctiger* Lepeletier & Serville, 1825

Passalus punctiger Lepeletier & Serville, 1825: 20; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 20 (cat.).

Localidade-tipo. Cayenne (Guiana Francesa).

Distribuição. Mexico, Guatemala, Trinidad, Venezuela, Colombia, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Brasil (Amazonas, Rondônia, Pará, Amapá, Pernambuco, Goiás, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul), e Paraguai. Novos registros para Itamonte (Minas Gerais) e Encruzinhada (Bahia).

Material examinado. BRASIL. Amazonas: Itacoatiara, 1, II.1958, (MZSP); São Gabriel (Rio Negro), 17.VIII.1927, (MNRJ). Pará: Belém, 1, I.1975, (MZSP). Bahia: Encruzilhada, 980m, 1, XI.1972, M. Alvarenga col. (IEXA). Espírito Santo: Parque Nacional de Sooretama, 1, XI.1962, A. Martinez col. (IEXA). Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, Vila Dois Rios, PEIG), 1, 12/10/2008, 1, 9.IX.2008; 1, 8.X.2006, (DZRJ), (Trilha do Caxadaço), 1, 05.IX.2008, (Trilha da Jararaca), 3, 12.XII.2008; (DZRJ), 4, 25.VII.2009, (DZRJ), Cachoeiras de Macacu, Reserva Ecológica de Guapiaçu, REGUA, 1, 21.V.2010, (DZRJ), (Trilha amarela), 8, 8.VI.2012, (DZRJ), Casimiro de Abreu (Reserva Biológica União, Trilha das 3 Pontes, RebioUnião), 1, 27.X.2012, (DZRJ), Petrópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, PARNASO, Trilha dos Poços das Bromélias e Paraíso), 1, 24.XI.2012, (DZRJ). Rio de Janeiro, 1, III.1980, M. Alvarenga col. (IEXA), (Ilha do Fundão), 1, 9.XI.2008, (DZRJ), (Jacarepaguá), 1, 20.IX.2009, (Parque Nacional da Tijuca, Reserva dos três Rios) 1, 19.VII.1972 (DZRJ), (Santa Tereza), 2.VIII.2009, (DZRJ); Silva Jardim (Bananeiras), 1, 13.X.2007, (DZRJ). . São Paulo: Angatuba, III.1921, (MNRJ). Minas gerais: Passa Quatro, II.1915 (MNRJ); Itamonte, 2, 25-29.XI.2010, (DZRJ). Paraná: Rolândia, 1, III.[19]51, (MZSP). Rio grande do Sul: Gloria 6, XI.27; 5, III.28; Nova Petrópolis, 10, I.28; S. Francisco de Paula, 1, XII.23. (MZSP); Santo Augusto, 6, X.1966; 6, XII.1970, O. Roppa col. (IEXA).

Section Phoroneus Luederwaldt, 1931

7. *Passalus (Passalus) binominatus* Percheron, 1841*

Passalus binominatus Percheron, 1841: 23; Luederwaldt, 1931:143; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 17 (cat.).

Localidade-tipo. Rio de Janeiro (Brasil).

Distribuição. Cuba, Guiana Francesa, Argentina, Brasil (Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul).

Material examinado. Brasil. São Paulo: Barueri, 1, 11.VII.1954, V Lenha col./ *Passalus binominatus erosus* Pereira det. (IEXA). Paraná: Curitiba (Barigui), R. Lnge col. Ex-coll.Martinez, Oic.1940 (IEXA). Santa Catarina: Corupá (*Hansa Humbolt*), 1, I.1949/A. Maller Ex-coll.Frank Johnson Donor/ *Passalus binominatus* Reyes-Castillo det. 86; Pinhal, 1, XII.1948, A. Maller Ex-coll.Frank Johnson Donor/ *Passalus binominatus* Reyes-Castillo det.86 (IEXA). Rio Grande do Sul: Gloria, 1, 28.XI.1927, Pe. P. Buck col./*Passalus binominatus var. erosus* Truqui Luederwaldt det 28 (IEXA); Santo Augusto, 1, XII.1966, O. Roppa col. (IEXA).

8. *Passalus (Passalus) denticollis* (Kaup, 1869)

Phoroneus denticollis Kaup, 1869:11; Luederwaldt 1931:125

Passalus alius Kuwert, 1891:191; Luederwaldt, 1931:138; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:17 (cat.); Boucher, 2004: 109 (syn.)

Passalus (Mitrorhinus) denticollis; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:17 (cat.)

Passalus (Phoroneus) denticollis; Boucher, 2004: 109.

Localidade-tipo. Bahia (Brasil).

Material-tipo, examinado. Holotype, Brésil, Kaup / collectin Mnizech / ex. *Musaeo* Van Lansberg / ex. Ex-coll.R. Oberthür, depositado no MNHN.

Distribuição. Brasil: Bahia, Minas Gerais, Rio de Janeiro (Angra dos Reis, Ilha Grande), Cachoeiras de Macacu and Mendes, São Paulo, Santa Catarina e Rio Grande do Sul.

Material examinado. Brasil. Espírito Santo: Santa Teresa (Reserva Biológica Santa Lúcia, próx correjo Bonito, Cachoeira Heloísa Torres1), 21.III.2003 (FIOC); Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, Trilha do Cavalinho, PEIG), 6, 12.X.2008, (Presidio), 1, 12.XII.2008,

(trilha do Caxadaço) 2, 20.VII.2008, 1, 13.XII.2008, 1, 25.VII.2009, (trilha da Parnaioca), 5, 19.VII.2008, trilha1, 25.I.2008, 1, 26.I.2008, 8, 8.II.2012(Vila Dois Rios), 1, 26.XX.2009, (Trilha do leste) 2, 7.II.2012, Trilha; Angra dos Reis (Parque Nacional Serra da Bocaina, T. grotta, PNSB), 1, 1.II.2013, , (T. Ouro, PNSB), 3, 2.II.2013; Cachoeiras de Macacu (Reserva Ecológica de Guapiacu, REGUA, trilha Schincariol , 2, 14.V.2011, (Margem do Brejo), 3, 14.V.2011 (trilha amarela), 1, 23.V.2010, 4, 30.VI.2013, 6, 30.VI.2013, 3, 1.VI.2013, (trilha da cerca), 1, 23.V.2010, (trilha marrom), 1, 14.V.2011, col., (trilha São José), (sede da REGUA), 2, 10.XI.2012, 1, 11.VII.2013, 1, 2013; (trilha Verde), 1, 30.VI.2013; Casimiro de Abreu (Reserva Biológica União, T 3 Pontes, ReBio), 1, 28.X.2012; Mendes (Centro Marista São José das Paineiras), 1, 5a8.V.2010, 3, 16.V.2013, 1, 15-18.V.2013, 1, 15.IV.2012; Paraty (Parque Nacional Serra da Bocaina, T. grotta), 4, 1.II.2013; Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), sede Teresópolis, Rio beija-Flor acima da represa), 1, 2.II.2013. São Paulo: Juquiá (Faz. Poço Grande), 3, 6-9.IV.1940, F. Lane, Trav. F & C. Carvalho col. (IEXA); Ubatuba (Picinguaba) 2, 19-23.VI.2013 (DZRJ). Santa Catarina: 1, XII.1970, Alaiomo col. (IEXA). Rio Grande do Sul: Santo Augusto, 1, X.1966, 1, XII.1970, O. Roppa col. (IEXA).

9. *Passalus (Passalus) ferenudus* Kuwert, 1898

Vatinius ferenudus Kuwert, 1898: 204. *Passalus (Passalus) ferenudus*, Luederwaldt, 1931:168; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:17 (cat.).

Localidade-tipo. Brasil.

Material tipo, examinado. Brasil/*Passalus ferenudus* Brasil/ Type/ Ex Coll Kuvert 1894. (MNHN).

Distribuição. Mexico, Suriname, Guiana, Brasil (Pará, Espírito Santo, Bahia, Rio de Janeiro (Angra dos Reis (Ilha Grande) e São Gonçalo), Minas Gerais, São Paulo, Santa Catarina) e Paraguai (Luederwaldt 1931; Fonseca & Reyes-Castillo 2004). Novo registro para São José do Barreiro Parque Nacional Serra da Bocaina, PNSB, no Estado de São Paulo.

Material examinado. Brasil. Pará: 4 cótipos, 1922. (MZSP). Bahia: Encruzilhada (980m). 2, XI.1972, M. Alvarenga col (IEXA). Espírito Santo: Funil, 2, ex-ex-coll.J.F. Zikán (FIOC). Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, Abraão), 1, VIII.2002,; (Vila Dois Rios, Trilha do Caxadaço, PEIG), 6, 19.07.2008; 2, 08.VII.2007 (DZRJ); São Gonçalo, 2, VIII.2008; 1, 07.VIII.2008, (DZRJ); Itatiaia, 1, 21.III.33, 3, 24.VI.44, 1, 20.V.47, 1, 18.XI.36, ex-ex-coll.J.F. Zikán (FIOC); Petrópolis, (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, PARNASO, Trilha

dos Poços das Bromélias e Paraíso), 1, 24.XI.2012 (DZRJ). São Paulo: São José do Barreiro (Parque Nacional da Bocaina, PNSB), 1, 31.III.2012, JLN, PAS, MRS, FAQ col. (DZRJ), Santos (Cubatão) 1, XII.1936, ex-ex-coll.J.F. Zikán n (FIOC).

10. *Passalus (Passalus) glaberrimus* Eschscholtz, 1829

Passalus (Passalus) glaberrimus Eschscholtz, 1829: 20, Luederwaldt, 1931:145; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:17 (cat.).

Localidade-tipo. Rio de Janeiro, Brasil.

Distribuição. Guatemala, Suriname, Brasil (Amazonas, Rio de Janeiro, Minas Gerais, São Paulo, Santa Catarina e Rio Grande do Sul) e Argentina. Os novos registros incluíram Suriname e Brasil: Estado de Minas Gerais, Serra da Mantiqueira e Passa Quatro.

Material examinado. BRASIL. Amazonas: Manaus (Campus), 1, 19.V.1988, Reyes-Castillo col. / *Passalus (Passalus) glaberrimus* Esch. Reyes-Castillo det.88 (IEXA). Rondônia: Vilhena, 560m alti., 2, 2-7.VI.1988, Fonseca & Reyes-Castillo col// *Passalus (Passalus) glaberrimus* Esch. Reyes-Castillo det. 88. (IEXA). Minas Gerais: Barreira do Piquete (Serra da Mantiqueira, 1500m), 2, 9.I.1961, 1, 10.I.1961, P. San Mrtin & H. Schubart col. (IEXA); Passa Quatro (Serra dos Cachos), 2, 15.I.23, ex-ex-coll.J.F. Zikán (FIOC). Rio de Janeiro: Cachoeiras de Macacu, (REGUA) Trilha da Pedra D'água, 2, 20-23.V.2011, (DZRJ); Casimiro de Abreu, (Reserva Biológica União, ReBio, Trilha do Lava Pé, S22°25'39,2" W 42°2'29"), 1, 12.V.2011, (DZRJ); Coroa Grande, 1, 2.57, (FIOC), Itatiaia, 1, 29.XI.41, 1, 7.V.41, ex-ex-coll.J.F. Zikán, (Maromba), 2, XII.1936, ex-ex-coll.J.F. Zikán (FIOC); Teresópolis, 2, 6.IV.92, (FIOC), (PARNASO Trilha do Sino, S 22°27'1,9" W 43°00'54,3"), 1, 23.III.2012, (DZRJ). São Paulo: Ibiuna, 2, XI.1980, Martinez col. (IEXA); São Paulo, Santo Amaro, J. Guerin col. Ex-ex-coll.Martinez, 1, Oic. 1952 (IEXA); (Santo Amaro), 4, II.1942 ex-ex-coll.J.F. Zikán (FIOC). Santa Catarina: Corupa (*Hansa Humbolt*) 1, I.1947/ A. Maller Johnson Donor (IEXA); 1, 1, XII.1927, Luederwaldt leg./ *Blumenau*, XII.1927, Lued./ Ex Coll P. Griveau// *Passalus glaberrimus* det Luederwawdt/; 2 exemplar da ex Ex-coll.Museu a Kuwert, 1894, *Glaberrimus*, Brasil; 8 ex do Brasil da Ex-coll.Mmniszech./ ex Musee Van Lansberge (MNHN). Nova Teutônia, 4, 1.III.37, 6, 6.III.37, (FIOC). Rio Grande do Sul: Francisco de Paulo, 3, I.1937 (FIOC). SURINAME. Onverdacht Biliton, 1, 29.XI.1968, Museum Leiden, P.H.v. Doesburg Jr. (IEXA).

11. *Passalus (Passalus) occipitalis* Eschscholtz, 1829

Passalus occipitalis Eschscholtz, 1829: 21; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 17 (cat.).

Localidade-tipo. Rio de Janeiro (Brasil).

Distribuição. Ecuador, Brasil (Goiás, Minas Gerais (Lambari, Caxambu), Rio de Janeiro - Ilha Grande, Itatiaia, São Paulo, Santa Catarina e Rio Grande do Sul); Venezuela e Paraguai.

Material examinado. Brasil. Minas Gerais: Lambari, VII. 1916; Caxambu, III.1915, (MNRJ). Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, Vila Dois Rios, PEIG), 1, 12.X.2008 (armadilha luminosa) (c.w.t. by Boucher 2013), (Trilha da Parnaioca), 1, 12.XI.2009, 1, 19.VII.2008, (Trilha da Jararaca), 2, 17.V.2008, (DZRJ); Itatiaia, XII.1933, (MNRJ), 1, 7.I.41, ex-ex-coll.J.F. Zikán (IOC); Casimiro de Abreu, 1, 10-13.VI.2011, Mendes (Centro Marista São José das Paineiras), 1, 27.IV-01.V.2011, (DZRJ); Nova Friburgo (Macaé de Cima, 1500m), 1, III.2006, F. Vaz de Mello & S. Grossi col. (IEXA). São Paulo: Salesópolis (Estação Biol. Boraceia), 4, 4.XI.1964, G.R. Kloss col. Paraná: Curitiba, 4, XII.1937, Claretiano col. (IEXA). Santa Catarina: Anita Garibaldi, 1, XI.1969, O Roppa col. (IEXA); Rio Lacisa, 2, 2.IV.37; 2, 8.III.37; 1,7.XII.36; 2, 23.IV.37; 3, 14.XI.39, (IOC). Rio Grande do Sul: Parecy Novo, 2, without date P. Bucki col. (IEXA).

12. *Passalus (Passalus) perplexus* Kaup, 1869*

Passalus (Passalus) perplexus Kaup, 1869:16; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:17 (cat.).

Localidade-tipo. Brasil.

Distribuição. Brasil (Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina, Rio Grande do Sul).

Material examinado. Brasil. São Paulo. Campos do Jordão, 4 F, 1 M, XII.1957, K Luko col.(IEXA). Paraná: Rolândia, 2, IX.1947 (IEXA).

13. *Passalus (Passalus) quadricollis* Eschscholtz, 1829

Passalus (Passalus) quadricollis Eschscholtz, 1829: 21; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:18 (cat.).

Localidade-tipo. Rio de Janeiro (Brasil).

Distribuição. Brasil: Amazonas, Minas Gerais, Rio de Janeiro (Ilha Grande, Paraty, Itatiaia, Teresópolis, Petrópolis, Mendes), São Paulo, Santa Catarina, Rio Grande do Sul.

Material examinado. Brasil. Bahia: Encruzilhada (980m), 4, XI.1972, M. Alvarenga col. (IEXA). Minas Gerais: Ouro Preto, Monte Minas, 2 s/data (IEXA); Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, Vila Dois Rios, PEIG), (trilha da Parnaioca), 1, 18.V.2008, (DZRJ); Itatiaia, 1, 25.XII.40, ex-ex-coll.J.F. Zikán (IOC); 1,8.I.48, J.F. Zikán col. (IOC), (Parque Nacional do Itatiaia, PNI, Trilha Rui Braga), 2, 18.VII.2012, 1223m, S22° 27'21,4" W44°36'27,2"), (trilha dos 3 Picos, 1035m, S22°26'18,9" W 44°36,7'6,8"), 1, 30.XI.2012; Nova Friburgo (Macaé de Cima), 2, XII.1999, P. Grossi col. (IEXA). Petrópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, PARNASO, trilha dos Poços das Bromélias e Paraíso), 3, 24.XI.2012, (DZRJ). Santa Catarina: Mafra, 1, XII.1940 (IEXA); Pinhal, 1, IV.1947/A. Maller ex-coll.Frank Johnson Donor / *Passalus (Passalus) quadricollis* Esch. Reyes-Castillo det.88 (IEXA). Rio Grande do Sul: Parecy Novo, 1 espécimen; Santo Augusto, 2, XII.1970, O Roppa col. (IEXA).

14. *Passalus (Passalus) rusticus* Percheron, 1835

Passalus (Passalus) rusticus Percheron, 1835: 61, Luederwaldt, 1931:136; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:18 (cat.).

Localidade-tipo. Minas Gerais, Brasil.

Distribuição. Brasil: Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro (Itatiaia e Teresópolis), São Paulo e Rio Grande do Sul. Os novos registros no Estado do Rio de Janeiro incluíram a Cidade de Teresópolis e o Estado do Espírito Santo.

Material examinado. BRASIL Espírito Santo: Venda Nova de Imigrante (Antena, 1190m, 20°18'27,5"S 41°08'12"W, 1 M), II.2006, Vaz de Mello col. (IEXA). Rio de Janeiro, Teresópolis, (PARNASO, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, trilha do Sino, S 22°27'1,9" W 43°00'54,3" 1229m) 2, 23.III.2012; (S 22°26'50,8" W 43°00'30,4" 1373m), 1, 23.III.2012, (c.w.t. Boucher & Mattos 2013) (DZRJ). São Paulo: Salesópolis (Est. Biol. Boracéia), 1, 17-26.XII.1969, J.M. & B.A. Campbel col. (IEXA). Paraná: Curitiba, 1, XII.1937, 2, 14.XII.1937, Ex-coll.Claretiano; 1, IX.1939, Ex-coll.Claretiano, (Cajuru), 1, XII.1937, Ex-coll.Claretiano; (Fonte Ahú), 1, XII.1937, Ex-coll.Claretiano, (Matto Grego) 1, XII.1937, Ex-coll.Claretiano, (Parolim), 1, XII.1937, 1, 14.XII.1937, Ex-coll.Claretiano; Monte Alegre, 1, VII.1941, R. Lange col.(IEXA). Santa Catarina: Pinhal, 1, IV.1967/ A. Maller Ex-coll.Frank Johnson Donor (IEXA). Rio Grande do Sul: Parecy Novo, 2 s/data (IEXA).

15. *Passalus (Passalus) toriferus* Eschscholtz, 1829

Passalus toriferus Eschscholtz, 1829: 17; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 18 (cat.).

Localidade-tipo. Rio de Janeiro (Brasil).

Distribuição. Brasil: Amazonas, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro (Itatiaia, Ilha Grande), São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul; Paraguai e Argentina (Yucatán).

Material examinado. BRASIL. Amazonas: Manaus, 1, 17.XI.1962. (MZSP). Espírito Santo: Córrego Ita, 2, X.1954. (MZSP), Linhares, 1, 19.X.1967 (MZSP). Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, Vila Dois Rios, PEIG,, Trilha da Parnaioca), 1, 15.III.2008; 1, 16.III.2008, 1, 18.V.2008, (DZRJ). Petrópolis (Serra), 1, II.1932, (IOC). Itatiaia, 1, 24.XI.47 (IOC); Rio de Janeiro (Corcovado), 1, XII.1968, S.A.Fragoso col. (IEXA). São Paulo: Rio Claro, 2, I.1941, 1, VI.1940, (MZSP); São Paulo (Água Funda – Instituto Bot.), 3, 3.IX.1974, (MZSP). Paraná: Curitiba, 1, 8.III.1940, (MZSP); Foz do Iguaçu, P.N., 1, XI.93, (IOC); Monte Alegre, 1, VII.1941, R. Lange col./ *P. binominatus erorus* (IEXA) Santa Catarina: Seara, 5, 12.III.37, 3, 8.III.37, 2, 21.II.37, (IOC); 1, 30.X.1960, F. Plaumann col. (IEXA). Rio Grande do Sul: (sem localidade), 1, IX.[19]26, 2, I.[19]28; Marata, 2, I.[19]29, (MZSP); M de Cahy, 2, s/data (IEXA). PARAGUAI. Guayrá: Independencia, 1, XII.1961, A. Martinez col. (IEXA).

Section Petrejus Luederwaldt 1931

16. *Passalus (Passalus) aculeatus* Percheron, 1835

Passalus (Passalus) aculeatus Percheron, 1835:52; *Passalus (Passalus) plicatus* Kuwert, 1891:176; *Passalus (Passalus) redtenbacheri*, 1898:203

Localidade-tipo. Brasil (Collection M. Gory).

Distribuição. Brasil (Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul). Novo registro para Rio de Janeiro (Teresópolis) e Paraná (Curitiba).

Material examinado. BRASIL Rio de Janeiro: Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, PARNASO, trilha do Sino, 1265m, S22°26'57,8" W 43°00'14,3") 2, 23.III.2012, (DZRJ). Paraná: Curitiba, 5, XII.1937, 5, 3.XII.1937, 1, 4.XII.1937, Coll Claretiano /*Passalus*

aculeatus Perch. Pereira det. 940 (IEXA). Santa Catarina: Pinhal, 2, IV.1947; 1 XII.1947, A. Maller Ex-coll. Frank Johnson Donor (IEXA).

17. *Passalus (Passalus) aduncus* Erichson, 1847

Passalus (Passalus) aduncus Erichson, 1847:112; *Passalus (Passalus) obtusidens* Kaup 1869-14 Luederwaldt, 1931:157; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:18 (cat.).

Localidade-tipo. Desconhecida Segundo Erichson (1947), entretanto, Kaup (1869) cita Brasil.

Distribuição. Peru e Brasil (Rio de Janeiro). Novo registro para Itatiaia no Estado do Rio de Janeiro (Brasil).

Material examinado. BRASIL Rio de Janeiro: Itatiaia (Parque Nacional do Itatiaia, trilha Rui Braga, PNI, 1223 m, S22°26'3,1" W 44°37'31,3), 1, 18.VII.2012, Mermudes *et al.* col. (DZRJ).

18. *Passalus (Passalus) fractus* (Kuwert, 1891)*

Petrejus fractus Kuwert, 1891:177;

Passalus (Passalus) fractus Luederwaldt, 1931: 158; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 18

Localidade-tipo. Rio de Janeiro, Brasil.

Distribuição. Endêmica do Brasil (Rio de Janeiro).

19. *Passalus (Passalus) nasutus* Percheron, 1835

Passalus nasutus Percheron, 1835: 90; Burmeister, 1847: 490; Gravely, 1918: 62; Moreira, 1922: 291; 1925: 40.

Vatinius nasutus; Kaup, 1869: 35, 1871: 83.

Petrejus nasutus; Kuwert, 1891: 176; 1898: 201 (syn. *Petrejus curtus* Kaup, 1869).

Passalus (Passalus) nasutus; Luederwaldt, 1931: 159; Hincks & Dibb, 1935: 55 (cat.); Hincks, 1940: 492

Passalus (Passalus) nasutus (error); Hincks & Dibb, 1958: 18 (suppl. cat.)

Localidade-tipo. São Paulo, Brasil.

Distribuição. Espécie endêmica de Mata Atlântica, Brasil (São Paulo, Rio de Janeiro, e Paraná).

Comentários. Extensa confusão tem sido atribuída à distribuição desta espécie e seus sinônimos como constatado desde Kuwert (1898). Inicialmente, São Paulo (Brasil) foi citada por Percheron (1835) e Burmeister (1847) e apenas “Brasil” foi citada por Kaup (1869, material depositado no MNHN; e 1871 material pertencente a Coleção Gory). Contudo, Kuwert (1898:201) foi o primeiro a citar Colombia devido a sinonímia com *Passalus* (*Passalus*) *curtus* Kaup, 1869, que foi considerado um erro de identificação por Luederwaldt (1931) o qual manteve Brasil (São Paulo) e Colombia para *Passalus* (*Passalus*) *nasutus* Percheron.

Gravely (1918) registrou material proveniente do Paraná (Brasil) para *Passalus* (*Passalus*) *nasutus*, e revalidou *Passalus* (*Passalus*) *curtus* Kaup, 1869 como uma espécie válida (para Colombia, Vale de Cauca). Este registro foi esquecido pelos pesquisadores posteriores e agora atribuímos o registro da Colombia como uma confusão fundamentada no trabalho de Luederwaldt sobre a identificação errônea de Kuwert (1898). O registro para São Paulo foi confirmado com um espécime examinado da coleção estudada por Luederwaldt (IV1929, A. Hempel col. MZSP). Finalmente, Moreira (1925) foi o primeiro a registrar esta espécie pra o Rio de Janeiro (Itatiaia), espécie que foi omitida por Fonseca & Reyes-Castillo (2004) na lista de espécies de Passalidae do Brasil.

A espécie *Passalus* (*Passalus*) *curtus* Kaup, 1869 revalidade por Gravely desde 1918, e citada por Luederwaldt (1931:60); Hincks & Dibb (1935:54); Hincks (1940:492) possui distribuição restrita para a Colombia. Fonseca & Reyes-Castillo (2004:18) a assinalaram erroneamente para o Brasil.

Material examinado. BRASIL. Rio de Janeiro: Itatiaia (PNI, Vale do Pavão, próximo ao Rio Marimbondo, 1486m, S 22°21'27,2" W 44°35'18,2") 9, 28.I.2012; Teresópolis (PARNASO, 1, 23.III.2012, S 22°26'50,8" W 43°00'30,4", 1373 m, 1, 31.III.2013, (DZRJ); 2 s/ outros dados, da ex Coll A. Kuwert 1894 / *fronticornis* det. Kuwert (MNHN).

20. *Passalus* (*Passalus*) *plicatus* Percheron, 1835

Passalus (*Pertinax*) *plicatus* Percheron, 1835: 54, Luederwaldt, 1931:162; Fonseca & Reyes-Castillo 2004: 18 (cat.).

Localidade-tipo. Desconhecida, Coleção M. Chevrolat.

Material tipo, examinado. *Passalus plicatus*/Percheron, type (MNHN), sem outros dados.

Distribuição. Brasil: Rio de Janeiro, Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul.

Material Examinado. BRASIL. São Paulo: São José do Barreiro (Parque Nacional Serra Bocaina, PNSB, trilha do Ouro), 1, 9.XI.2013, (trilha do Bertulino), 1, 10.XI.2013. Rio de Janeiro: Itatiaia, 1, 1-4.X.2009, (Parque Nacional de Itatiaia, PNI, travessia Rui Braga, 1223m,) 2, 18.VII.2012, . Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, PARNASO, próx. Cachoeira Véu da Noiva), 23.III.2012 (DZRJ).

21. *Passalus (Passalus) sicatus* Burmeister, 1847

Passalus (Passalus) sicatus Burmeister, 1847: 489, Luederwaldt, 1931:154; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:19 (cat.).

Localidade-tipo. Desconhecida.

Distribuição. Brasil: Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina, Rio Grande do Sul. Novos registros para o Estado do Rio de Janeiro (Itatiaia e Teresópolis).

Material examinado. BRASIL Rio de Janeiro: 1M, XI.1952, J. Guarin col., ex-coll.Martinez / *Passalus sicatus* Burm. Reyes-Castillo det88 (IEXA); Itatiaia, 1, 7.I.40, 15.V.44/Col. J.F. Zikán (FIOC), (Maromba) 13, 25.VI.33, 2, 4.VII.33, 1, 29.XI.33, 1, 7.I.39/Col. J.F. Zikán (FIOC); Teresópolis, (PARNASO, Trilha do Sino, S 22°27'34,1" W 42°59'52,1") 2, 21.III.2012, (S 22°26'52,2" W 43°00'20,5") 1, 22.III.2012, (S 22°27'13,6" W 42e59'58,6); 1, 22.III.2012, (S 22°26'50,8" W 43°00'30,4") 2, 23.III.2012, Mermudes *et al.* col. (DZRJ). São Paulo: Bananal (Est. Ecol. de Bananal, S22°48' W44°22' 1200m alt.), 1, 13-15.XII.2003, J.A. Giorgi col. (IEXA).

Passalus (Pertinax) Kaup, 1869

22. *Passalus (Pertinax) anguliferus* Percheron, 1835*

Passalus (Pertinax) anguliferus Percheron, 1835:75; Luederwaldt, 1931:106; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:15 (cat.).

Localidade-tipo. Desconhecida, provavelmente Brasil.

Distribuição. Argentina e Brasil: Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina e Rio Grande do Sul.

Material tipo, examinado. col A Kuvwert 1894 /Type.

Material examinado. BRASIL. 2, ex-coll A Kuvert 1894/ *Passalus obscurus* det by Kuvert (MNHN). Rio de Janeiro: Teresópolis, 1, 02.I.2002, (DZRJ). São Paulo: São Carlos, 1, 21.II.1945, D. Dias col./P. Reyes-Castillo det. 76. Paraná: Serra do Mar, Hatschuck leg, 1 M, 8.IX.1941 (IEXA); Monte Alegre, 1, VII. 1941, R.Langer col. (IEXA). Santa Catarina: Pinhal, 2, XII.1947/A. Maller ex-coll.Frank Johnson Donor (IEXA). Rio Grande do Sul: M. de Cahy, 2, s/ outros dados, (IEXA).

23. *Passalus (Pertinax) brevifrons* (Kuwert 1891)**

Passalus (Pertinax) brevifrons Kuwert, 1891:181; Luederwaldt, 1931:100; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:15

Localidade-tipo. Rio de Janeiro

Distribuição. Brasil (Rio de Janeiro)

24. *Passalus (Pertinax) convexus* Dalman, 1817

Passalus (Pertinax) convexus Dalman, 1817: 333, Luederwaldt, 1931: 114; Fonseca & Reyes-Castillo 2004: 15 (cat.).

Localidade-tipo. Rio de Janeiro, Brasil assinalada posteriormente por Boucher (1990).

Distribuição. Colombia, Peru, Equador, Guiana e Brasil: Amazonas, Amapá, Acre, Pará, Rondônia, Roraima, Bahia, Rio de Janeiro, Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul. Novos registros assinalados para Bogotá (Colombia) e Brasil (Espírito Santo). Luederwaldt (1931) e catálogos subsequentes citam Chile, mas nenhum material de *Passalidae* do Chile é conhecido ou citado.

Material examinado. PERU. Satipo, 1, 19.XII.37, 1, 25.XII.37, 1, 28.XI.39, (FIOC). Ecuador. Napo: s/ localidade, 1, 1882, (MNHN). COLOMBIA. Bogotá: 7, 1918, (MNHN). BOLIVIA. Santa Cruz: Pcia Ichilo, Buena Vista (Tacú) 3, 6.III.1951, A. Martinez col. (IEXA). BRASIL. Amazonas: Benjamin Constant (Rio Javari), 1, VIII. 1963, (MZSP), Manaus, 3, 9.II.1992, Reyes-Castillo col. (IEXA). Roraima: São João da Belisa, 1 M, 30.XI.1997, Reyes-Castillo col. (IEXA), Paracaima (10Km Sul de Samã, 500m), 1, 1 F, 2 M, 27.XI.1997, Reyes-Castillo col. (IEXA); Vilhena, (560m), 1 F, 2-7.VI.1988, Fonseca & Reyes-Castillo col. (IEXA).

Pará: Tucuruí, 1, I.1979, M Alvarenga col. (IEXA). Mato Grosso: Sinop, 1, X.1974, 1, XII.1974; 1, I.1979, M. Alvarenga col. (IEXA). Espírito Santo: Sooretama, 1, X.1963, (FIOC), Funil, 6, 14.XI.39, 1, 24.II.39, (FIOC). Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, PEIG, Vila Dois Rios, trilha do Cavalinho) 3, 12/10/2008; (trilha da Jararaca) 1, 12. XII.2008; Cachoeiras de Macacu (REGUA, Reserva Ecológica de Guapiaçu, trilha da Schincariol), 1, 14.V.2011, Mermudes *et al.* col. (DZRJ).

25. *Passalus (Pertinax) dubitans* Kuwert, 1891

Passalus (Pertinax) dubitans Kuwert, 1891: 178; Luederwaldt, 1931:96; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:15 (cat.).

Localidade-tipo. Brasil.

Distribuição. Brasil: Rio de Janeiro e Santa Catarina. Novo registro no Rio Grande do Sul.

Material tipo, examinado. Lectotype, Rio de Janeiro / Coll ex museum A kuwert (MNHN).

Material examinado. BRASIL. Rio de Janeiro: Itatiaia (Parque Nacional do Itatiaia, PNI, Travessia), 1, 25-29.XII.2010 (DZRJ), 1, 10.V.40/ Col. J.F. Zikán (FIOC). Rio Grande do Sul: Francisco de Paulo, 1, I.37, (FIOC).

26. *Passalus (Pertinax) elfriedae* Luederwaldt, 1931

Passalus (Pertinax) elfriedae Luederwaldt, 1931: 183

Localidade-tipo. Brasil.

Distribuição. Brasil: Amazonas, Tocantins, Goiás, Pernambuco, Rio de Janeiro, São Paulo, Minas Gerais, Santa Catarina. Novos registros para Guiana Francesa e Brasil, Itatiaia no Rio de Janeiro.

Material examinado. GUIANA FRANCESA. Haut-Carsevenne, F Geay col. 1899 / *Pssalus (Passalus) elfriedae* Luederwaldt Reyes-Castillo det 1971 (IEXA). BRASIL. Rio de Janeiro: Itatiaia (Parque Nacional de Itatiaia, PNI, 745m, S 22°27'24,5" W44°36'59"), 1, 02.XII.2012, DZRJ); Amazonas: Tabatinga, 1, 24.XII.73, Gysin col / *Pssalus (Passalus) elfriedae* Luederwaldt Reyes-Castillo det 1975 (IEXA).

27. *Passalus (Pertinax) gravelyi* Moreira, 1922

Passalus (Pertinax) gravelyi Moreira, 1922:276; Luederwaldt, 1931:116; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:15 (cat.).

Localidade-tipo. Rio de Janeiro, Itatiaia, Brasil.

Distribuição. Rio de Janeiro (Itatiaia).

Material examinado. BRASIL. Rio de Janeiro, Itatiaia (Parque Nacional do Itatiaia, PNI, estrada pra agulhas Negras), 4, 20.VII.2012 (DZRJ).

28. *Passalus (Pertinax) itatiayae* Luederwaldt 1934**

Passalus (Pertinax) itatiayae Luederwaldt, 1934:20

Localidade-tipo. Itatiaia (Rio de Janeiro).

Distribuição. Rio de Janeiro (Itatiaia)

29. *Passalus (Pertinax) interstitialis* Eschscholtz, 1829

Passalus (Pertinax) interstitialis Eschscholtz, 1829:18

Localidade-tipo. Rio de Janeiro, Brasil.

Distribuição. Mexico, Cuba, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panama, Trinidad, Jamaica, Grenada, Yucatan, Ecuador, Colombia, Peru, Bolivia, Paraguai, Suriname, Argentina e Brasil (Amazonas, Amapá, Pará, Roraima, Rondônia, Bahia, Pernambuco, Goiás, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina, Rio Grande do Sul). Novo registro para Itatiaia (Rio de Janeiro).

Material examinado. GUIANA FRANCESA. Maripassoula, 2, VIII.1971, Dechambre col. (IEXA). PERU. Madre de Dios: Prov. Tambopata (Reserva Natural de Tambopata), 1, 19-20.X.1983, 260m, (IEXA). BRASIL. Amazonas: Benjamin Constant, 1, V.1956, Lima col. (IEXA); Novo Demini (AldeiaIanomami, 1°36'55N 63°39'13''W), 3-8.VIII.1994, Luiz Aquino col. /*Passalus interstitialis* CRV Fonseca det 1995 (IEXA); Tabatinga, 1, 24.XII.1973, Gysin col. (IEXA). Rondônia: Vilhena (560m), 3, 2-7.VI.1988, Fonseca & Reys-Castillo col./*Passalus (Passalus) interstitialis* Esch Reyes-Castillo det 88 (IEXA). Pará: Belém, 1, VI.1956, Manoel Silveira col (IEXA). Goiás: Distrito Federal 7km NE Brasília, 1, 9-10.XII.1969, JM & BA Campbel col. (IEXA). Rio de Janeiro: Itatiaia, (Parque Nacional de Itatiaia, PNI, 745m, S 22°27'24,5'' W44°36'59'') 1, 02.XII.2012, (DZRJ).

30. *Passalus (Pertinax) mancus* Burmeister, 1847

Passalus (Pertinax) mancus Burmeister, 1847:506; Luederwaldt, 1931:97; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:16 (cat.).

Localidade-tipo. Argentina, Buenos Aires.

Distribuição. Brasil (Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina e Rio Grande do Sul), Paraguai e Argentina (Buenos Aires). Novos registros para Colombia, Brasil (São José do Barreiro, São Paulo, e Foz do Iguaçu, Paraná).

Material examinado. COLOMBIA. Cundinamarca: Fusagasugá, 1, I.1930, HH. Apolinar-Maria col., *Passalus mancus?* Burmeister Pereira det.; Risaralda: PNR Ucumarí (2200 m), Camino Cedral-Pastaa, 1, 12.XII.1990, Edgar Palacio col. (IEXA). BRASIL. São Paulo: São José do Barreiro, (Parque Nacional da Bocaina, PNSB, Lageado, Córrego da floresta, Cachoeira do Paredão, S22°43'33,30" W44°37'17,60", 1540 m), 1, 31.VIII.2012, (DZRJ). Rio de Janeiro: Itatiaia, 1, 22.VII.[19]33, 2200m; 2, 8.XI.[19]33; 1, 1.VII.[19]33 (FIOC); Paraná: Foz do Iguaçu (Parque Nacional do Iguaçu), 1, XI.[19]42, (FIOC). Santa Catarina: Mafra, 3, XII.1940/*Passalus mancus* Pereira det.1941 (IEXA), Pinhal, 1, XII.1947/ A. Maller ex-coll.Franf Johnson Donor/ *Passalus mancus* Burm. P. Reyes-Castillo det 86 (IEXA). ARGENTINA. Misiones: Loreto, 1, IV.1941/*Passalus mancus* Burm. Pereira det.41. (IEXA).

31. *Passalus (Pertinax) morio* Percheron, 1835

Passalus (Pertinax) morio Percheron, 1835:83; Luerderwaldt, 1931:101; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:14.

Localidade-tipo. Brasil.

Distribuição. Brasil (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, Santa Catarina), Paraguai, Bolívia, Guiana, Suriname, México. Novos registros para Rio de Janeiro (Teresópolis) e São Paulo.

Material examinado. BRASIL, 2, s/ outros dados (IEXA). Rio de Janeiro: Itatiaia, 2, 18.XI.36, 1, 7.II.37, 1, 6.X.39, /Col. J.F. Zikán, 1, 31.I.44, 1, 24.VI.44, 1, 14.VII.44, 1, 1.I.45./ Col. J.F. Zikán (FIOC), Teresópolis (Parque Nacional, PARNASO) 1, III.1965, (FIOC). São Paulo: Barueri, 1, 4.IX.1954; 2, 18.IX.1954; 1, 20.XII.1954 Lenko col./*Passalus morio* Perch.Pereira det 1954. (IEXA). Mogiguaçu (Faz. Campinas), 1, 1.VIII.1970, JM & BA Campbel col. (IEXA); São Paulo, 1, without others data (IEXA). Santa Catarina: Corupá (*Hansa Humbolt*), 1. XII.1946/ A Maller Ex-coll.Frank Johnson Donor (IEXA).

32. *Passalus (Pertinax) striatissimus* Luederwaldt, 1934**

Passalus striatissimus Bührnheim, 1963: 313; Luederwaldt, 1934: 20; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:16

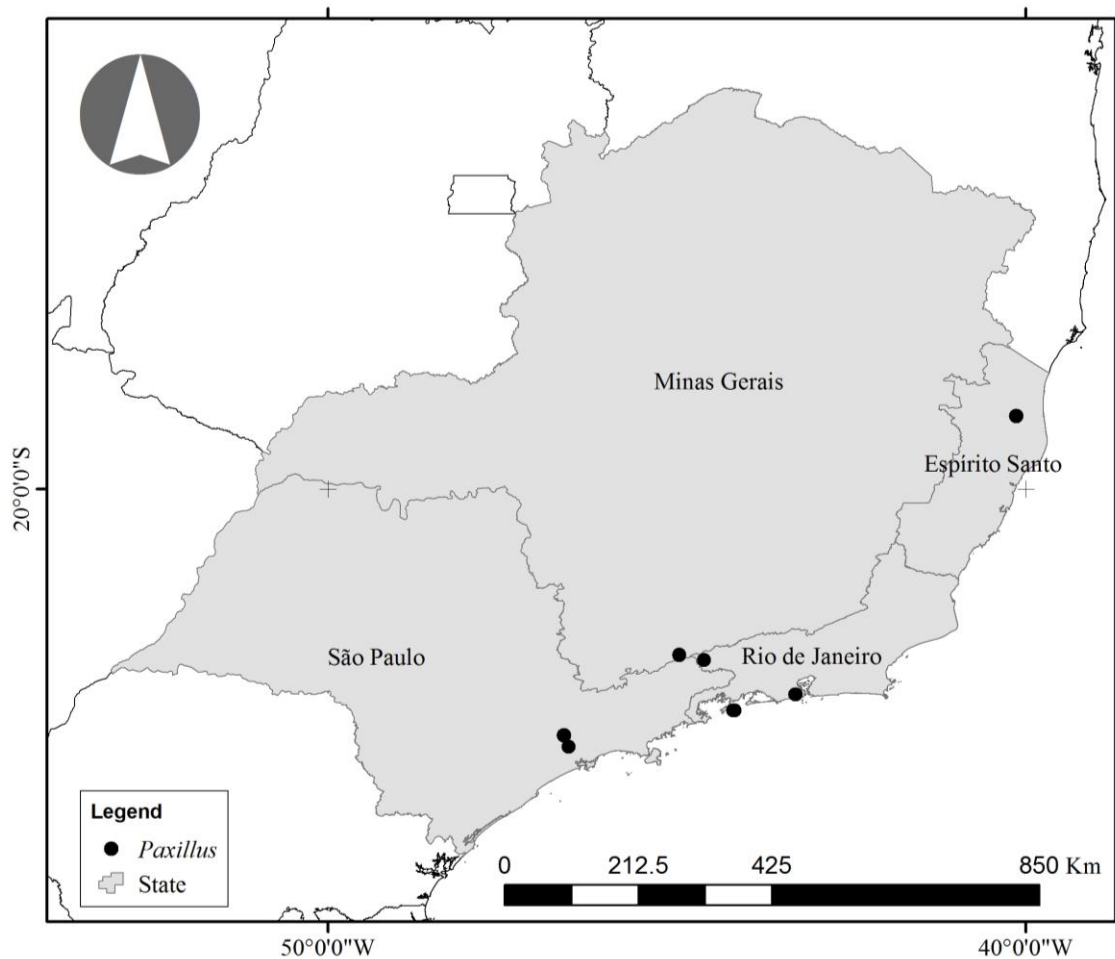
Localidade-tipo. Rio de Janeiro, Itatiaia

Distribuição. Brasil (Rio de Janeiro)

***Paxillus* MacLeay (Fig.2)**

Paxillus MacLeay, 1819-105; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:12; Mattos & Mermudes 2013.

Figura 7. Mapa com registro de distribuição do gênero *Paxillus* nosudeste do Brasil.



Fonte: Mattos, I. 2015.

33. *Paxillus borellii* (Pangella, 1905) *

Paxillosomus borellii Pangella, 1905: 3. *Paxillus borelli* [sic], Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 12 (list); Mattos & Mermudes, 2013: 332.

Localidade-tipo. Asuncion, Paraguai.

Material-tipo, examinado. Síntipo depositado no MZSP com as seguintes etiquetas: São Paulo, Jaraguá, V.1900,.

Distribuição. Puerto Rico, Colombia, Guiana Francesa, Brasil (Amazonas, Pará, Pernambuco, Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, and Rio Grande do Sul) e Paraguai. (Luederwaldt,1931; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004; Mattos & Mermudes, 2013).

Espécie é assinalada pela primeira vez para o Peru.

Material examinado. PERU. Quispicanchi: Marcapata, 1, without othres data; Chanchamayo, 1, without others data (FIOC). BRASIL. Minas Gerais: Lavras, 1, 14.VI.1998, Pilonl col. (IEXA). Espírito Santo: Funil, 3, without date. Rio de Janeiro: 1, 25.VII.[19]43, Corovado, 1 F, XI.1956, M Martinez col. (IEXA); Itatiaia, 1, without others data, 6, 15.VI.[19]44; 1, 26.II.[19]41; 1, 24.II.[19]48, (ex-coll.J. F. Zikan, FIOC), 1 F, 10.VI.40/ *Paxillus pentaphylloides* Pereira det. 40/*Paxillus Borelli* Pangela Mattos det 2014 (IEXA); São Paulo: Araras, 1 M, 25.IV.1983, JJ Muniz/*Paxillus pentaphylloides* Luederwaldt Reyes-Castillo det. 88/*Paxillus Borelli* Pangela Mattos det 2014 (IEXA); São Paulo: São Paulo (Canterreira) / *Paxillus pentaphylloides* Luederwaldt/ *Paxillus Borelli* Pangela, Reyes-Castillo det. 1993 (CWT) 1 M; /*Paxillus pentaphylloides* Luederwaldt/*Paxillus Borelli* Pangela Mattos det 2014, 3 F (IEXA); Jundiaí, 1 F (dissected), IX.1900, (MAPA). Paraná. Monte Alegre, 1 F, VII.[19]41, Lange col./*Paxillus pentaphylloides* Martinez det.41/*Paxillus Borelli* Pangela Mattos det 2014 (IEXA). Rolandia, 1 M, IV.1941, A Maller coll Frank Johnson Donor/[19]41/*Paxillus pentaphylloides* Reyes-Castillo det.88/*Paxillus Borelli* Pangela Mattos det 2014 (IEXA). Santa Catarina. Corupa (Hansa Humbolt) 1 M, XII.1944/A. Maller Coll Frank Johnson Donor/*Paxillus pentaphylloides* Reyes-Castillo det 88/*Paxillus Borelli* Pangela Mattos det 2014 (IEXA). Rio Grande do Sul: Seara (=Nova Teutônia, 27°11'O 52°27'L, 300-500 m), 1 F, IV.1974, 1 M, VII.1974, 1 M, VIII.1974, 2 F, 1 M., II.1975, 1 femlae, 1 M, IV.1975, Fritz Plauman col./ *Paxillus pentaphylloides* Reyes-Castillo det. 88/*Paxillus Borelli* Pangela Reyes-Castillo det 96 (IEXA), Santo Augusto, 1 M, 1 F, X.1966, O Roppa col. [19]41, Lange col./*Paxillus Borelli* Pangela / Mattos det 2014 (IEXA).

34. *Paxillus leachi* MacLeay, 1819

Paxillus leachi MacLeay, 1819: 106; Boucher, 1986: 507; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 13 (list).

Localidade-tipo. South America (veja discussão em Mattos & Mermudes, 2013).

Distribuição. Mexico, Guatemala, El Salvador, Honduras, West Indies, Nicaragua, Costa Rica, Panama, Suriname, Colômbia, Ecuador, Peru, Bolívia, Brasil (Roraima, Amapá, Amazonas, Acre, Pará, Mato Grosso, Goiás, Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina), Paraguai, Uruguai, e Argentina. (Mattos & Mermudes, 2013).

Material examinado. Brasil. Amazonas: Tabatinga, 2 M, 1 F, 15.XII.1973, Gysin col. (IEXA). Espírito Santo: Santa Teresa 1 M, 1 F, 23.I.1964. 1 M, 19.II.1964; 1 M, 13.XI.1966; 1 M, 7.XII.1964, (DZUP). Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, Vila Dois Rios, PEIG) 1, 9–12.X.2008, 1, 25.VII. 2009, (DZRJ); Itatiaia (Parque Nacional de Itatiaia, PNI), (DZRJ); Rio de Janeiro 1 M, 10.VIII.1946, Wygodzinsky col. (IEXA), (Floresta da Tijuca), 1 F, 26.I.1968 (DZUP); 2, 8.III.2008 (DZRJ). Rio Grande do Sul: Porto Alegre (Manresa), 1 M, 29.III.1982, (MAPA).

35. *Paxillus reyesi* Mattos & Mermudes, 2013*

Paxillus reyesi Mattos & Mermudes, 2013: 327.

Localidade-tipo. Salvador do Sul (Rio Grande do Sul).

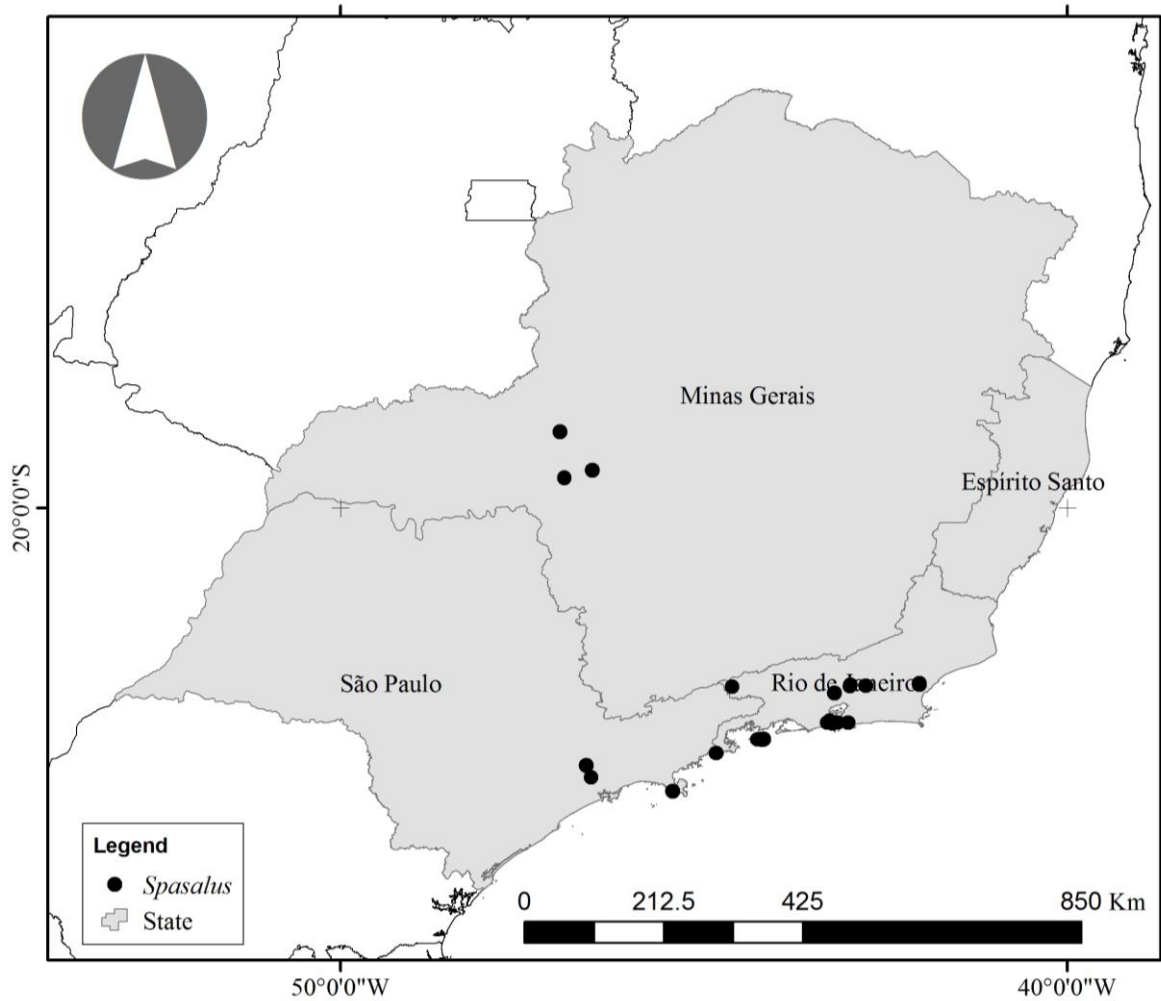
Distribuição. Brasil (Espírito Santo, Santa Catarina, Rio Grande do Sul).

Material examinado. Brasil. Espírito Santo: Linhares, 1 M, 1 F, VIII.1987, OS Santos leg.(IEXA), (material adicional, veja Mattos & Mermudes, 2013).

***Spasalus* Kaup (Fig.3)**

Spasalus Kaup, 1869:2 7; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 13 (cat.).

Figura 8. Mapa com registro de distribuição das espécies do gênero *Spasalus* no sudeste do Brasil.



Fonte: Mattos, I. 2015.

36. *Spasalus cristinae* Santos-Silva 2000

Spasalus cristinae Santos-Silva 2000: 111; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:13 (cat.).

Localidade-tipo. Cubatão (São Paulo).

Material-tipo, examinado. Holótipo M, e alótipo F do Brasil, depositados no MZSP: São Paulo, Cubatão, 12.VII.1998, A Santos-Silva col.

Distribuição. Espécie endêmica do Sudeste do Brasil, restrita a Mata Atlântica, no Rio de Janeiro e São Paulo.

Material examinado. Brasil. Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, Caxadaço, PEIG), 3, 16.III.2008; 1, VII.2009; Casimiro de Abreu (Reserva Biológica União, ReBio, trilha 3 pontes) 1, VI.2011; 2, 11.VI.2011; Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, PARNASO, sede Teresópolis, trilha do sino) 1, 23.IX.2011, Mermudes *et al. col.* (DZRJ).

37. *Spasalus robustus* Percheron, 1835

Spasalus robustus Percheron, 1835: 35; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 13 (cat.).

Localidade-tipo. Percheron (1835: 36) não confirm a localidade do material, apenas diz ser da Coleção M. Chevrolat.

Distribuição. Brasil (Goiás, Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná Santa Catarina e Rio Grande do Sul), Paraguai e Argentina.

Material examinado. Brasil. Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, Vila Dois Rios) 1, 12.X.2008; (trilha da Jararaca), 1, 12.XII.2008, 1, 17.V.2008; (trilha da Parnaioca), 1, 13.XII.2008, 4, II.2011; (trilha do Caxadaço), PEIG, 3, 25.VII. 2009; Cachoeiras de Macacu (Reserva Ecológica de Guapiaçu, REGUA) 1, 20-23.V.2011, 1, 22.V.2010; 1, 14.V.2011, 10.VI.2011; Casimiro de Abreu (Reserva Biológica União, ReBio) 5, 11.VI. 2011; 1, 13.VI.2011. Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, PARNASO, sede Teresópolis, trilha do sino) 1, 23.IX.2011 (DZRJ).

***Ptichopus* Kaup**

Ptichopus Kaup, 1869: 27; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 21 (cat.)

38. *Ptichopus melzeri* Luederwaldt, 1927**

Ptichopus melzeri Luederwaldt, 1927:38; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 21 (cat.)

Localidade-tipo. Minas Gerais (Brasil).

Distribuição. BRASIL: Minas Gerais.

Proculini***Popilius* Kaup**

Popilius Kaup, 1871: 75; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 10 (cat.)

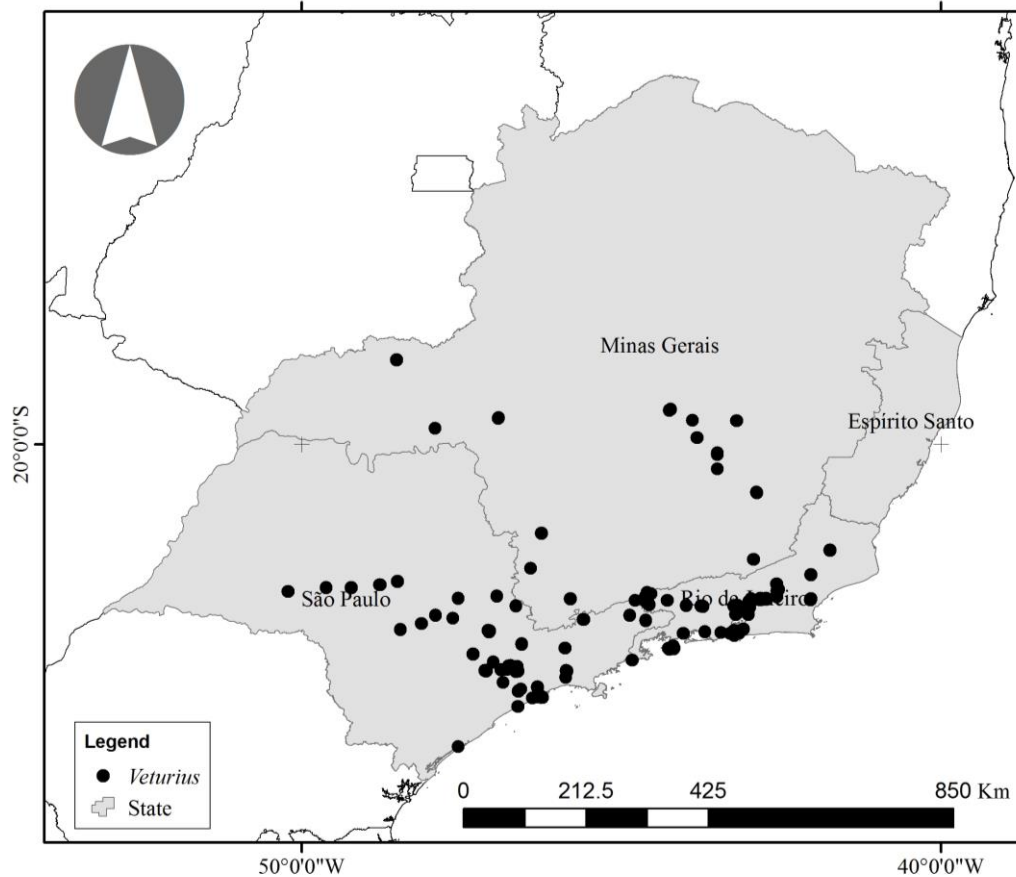
39. *Popilius refugicornis* Buehrnheim, 1962 *

Popilius refugicornis Buehrnheim, 1962:304; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 11 (cat.).

Localidade-tipo. Espírito Santo, Linhares (Sooretama).

Distribuição. BRASIL: Espírito Santo e Rio de Janeiro

Material-tipo, examinado. Holótipo, M (Number 9.515) do Brasil, Espírito Santo, Linhares (Sooretama) depositado na FIOC.

Veturius* Kaup (Fig.4)Veturius* Kaup, 1871: 110; Boucher, 2006: 352Figura 9. Mapa com registro de distribuição do gênero *Veturius* no sudeste do Brasil.

Fonte: Mattos, I. 2015.

Group cephalotes

40. *Veturius (Veturius) sinuatus* Eschscholtz, 1829*Veturius (Veturius) sinuatus* Eschscholtz, 1829: 455; Boucher, 2006: 448.

Localidade-tipo. Rio de Janeiro.

Material tipo, não examinado. Neótipo do Brasil, Rio de Janeiro, Distrito de São Fidélis, designado por Boucher (2006: 455) depositado no MZUM.

Distribuição. BRASIL: Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Bahia, Goiás, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro (Ilha Grande, Piabetá, Cachoeiras de Macacu), São Paulo (Ilha de São Sebastião), Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul. Guiana, Suriname, Paraguay e Argentina (Boucher 2006).

Material examinado. Brasil. Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, trilha do Caxadaço, Parque Estadual da Ilha Grande, PEIG), 1, 16.III.2008; 2, 17.V.2008, 1, 25.VII.2009; (trilha da Parnaioca), 3, 18.V.2008; 4, 19.VII.2008; 2, 26.I.2008; 1, II.2011; (trilha do Cavalinho), 1, 12.X.2008; (trilha do leste, praia da Parnaioca, Reserva Biológica da Praia do Sul, RBPS), 2, 7.II.2012, Mermudes *et al.* col. (DZRJ), Casimiro de Abreu, (Reserva Biológica União, cruzamento 3 pontes com Cardoso) 2, 27.X.2012. Itatiaia, (Parque Nacional do Itatiaia, sede, trilha dos três picos), 3, 19.VII.2012, (trilha Rui Braga) 1, 19.VII.2012, Mermudes *et al.* col. (DZRJ).

Group transversus

41- *Veturius (Veturius) assimilis* Weber, 1801

Veturius (Veturius) assimilis Weber, 1801: 81, Boucher, 2006: 497.

Localidade-tipo. Originalmente America. Atualmente com base no Neotype designado por Boucher (1987) inclui Rio de Janeiro, Serra dos Órgãos.

Material-tipo, examinado. Neótipo macho do BRASIL, Rio de Janeiro, Serra dos Órgãos, 500 - 1000m, 1901, E.R. Wagner col., depositado no MNHN.

Distribuição. BRASIL. Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo (Ilha de São Sebastião), Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul. Paraguay e Argentina (Boucher, 2006).

Novos registros para Ilha Grande, Piabetá, Cachoeiras de Macacu (Rio de Janeiro).

Material examinado. Brasil. Rio de Janeiro: Angra dos Reis, Ilha Grande (trilha do leste, RBPS) 1, 7.II.2012; 1, 8.II.2012; Cachoeiras de Macacu (Reserva Ecologica de Guapiaçu, REGUA, próx. Faz. Lengruber), 1, 9.XI.2012, (trilha verde), 1, 11.XI.2012, (trilha cinza), 1, 30.V.2013, Casimiro de Abreu (Reserva Biológica União, ReBio, trilha do Cardoso), 3, 27. X.2012, (trilha das 3 pontes), 1, 28.X.2012, Itatiaia (Parque Nacional do Itatiaia, sede, trilha dos três Picos) 2, 1.XII.2012; Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, PARNASO

sede Teresópolis) 2, 21.III.2012; trilha do sino 1, 22.III.2012, 3, 21-23.III.2012, Mermudes *et al.* col. (DZRJ).

42. *Veturius (Veturius) munitus* Luederwaldt, 1934

Veturius var munitus Luederwaldt, 1934: 20; *Veturius (Veturius) munitus* Boucher, 2006: 501.

Localidade-tipo. Itatiaia, Rio de Janeiro.

Material tipo, examinado. Lectotype, Itatiaia, Estado do Rio de Janeiro, 1100m, X.1932, Zikán col./Cotipo/ *Veturius transversus var. munitus* Luederwaldt det., depositado no MZSP.

Distribuição. Brasil, restrita ao bioma de Mata Atlântica, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo.

Material examinado. Brasil: Rio de Janeiro: Itatiaia (Marimbondo, Vale das Cruzes, Parque Nacional do Itatiaia), 1, 28.I.2012, Mermudes *et al.* col. (DZRJ).

43-*Veturius (Veturius) simillimus* Kuwert, 1891

Veturius (Veturius) simillimus Kuwert, 1891: 493; Boucher, 2006: 493

Localidade-tipo. Bahia, Brasil; Lectotype designado por Boucher (2006)

Material tipo, examinado. Lectótipo, M depositado no MNHN: Minas Gerais/vinculo fuveatus Kuw, Minas Gerais det Kuwért/ ex Museo A. Kuwert 1894.

Distribuição. Brasil, restrita ao bioma de Mata Atlântica, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro (Ilha Grande, Casimiro de Abreu ReBio, Cachoeiras de Macacu REGUA), São Paulo, Paraná, Santa Catarina (Boucher 2006).

Material examinado. Brasil. Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, trilha do leste, RBPS) 2, 7.II.2012; (Parnaioca, trilha T16), 2, 9.II.2012, (trilha do Cavalinho) 3, 12.X.2008; (Parnaioca) 1, 18.VII.2008; 1, 13.XII.2008; 1, 13.XII.2008; Cachoeiras de Macacu (Reserva Ecológica de Guapiaçu, REGUA, trilha verde) 1, 28.IX.2013, Mermudes *et al.* col. (DZRJ).

44. *Veturius (Veturius) transversus* (Dalman, 1817)

Passalus transversus Dalman, 1817: 143.

Veturius (Veturius) transversus; Boucher 2006: 480.

Localidade-tipo. Rio de Janeiro.

Material tipo, examinado. Neótipo, Brasil, Rio de Janeiro, Distrito de São Fidélis, Santo Antonio dos Brotos, A. Vincent de Lyon, 1, M, 1876-1882, depositado no MNHN, Paris.

Distribuição. BRASIL (Pernambuco, Bahia, Goiás, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul), Paraguay e Argentina. Novo registro para o Parque Nacional Serra da Bocaina em São Paulo.

Material examinado. Brasil. Bahia: Lençóis (F. Cordeiro, 400 m), 1, I.1993 (MZSP); Vale do Capão, 3.III.2012, (DZRJ). Rio de Janeiro: Angra dos Reis (Ilha Grande, Vila Dois Rios, PEIG, trilha do Caxadaço), 1, 7. IX.2008, 2, 19.VII.2008, 1, 19. VII.2008, 15, 20. VII.2008, Boucher det. 2013; Cachoeiras de Macacu (Reserva Ecológica de Guapiaçu, REGUA, trilha verde, S22°24'16,8" W42°44'6,4", 306 m), 1, 11.XI.2012, (trilha Verde S22°24'28" W42°44'13,9", 310 m), 1, 11.XI.2012; Casimiro de Abreu (ReBio, trilha do Cardoso), 1, 10–13.VI.2011, (DZRJ); Itatiaia, 1, I.1967 (MZSP), (Parque Nacional do Itatiaia, PNI, 750 m) 11–14.I.2008, (trilha dos Três Picos, S 22°26'47" W 44°36,8'7,7" 1050 m) 1, 2.XII.2012 Mermudes *et al.* col. (DZRJ). São Paulo: Bocaina, 1, 27.X.[19]63 (FIOC); Garça (680 m) 2, I.1950, s/ coletor, São Vicente, 1, X.1949, s/ coletor (MZSP).

Discussão

O sudeste do Brasil possui 42% do número total de espécies conhecidas no Brasil, exatamente 44 espécies, das quais foram incluídas duas espécies omitidas na última lista de espécies de Passalidae do Brasil (*Passalaus (Passalus) nasutus* Percheron, e *Passalus (Pertinax) elfiedae* Luederwaldt) e uma recentemente descrita *Paxillus reyesi* Mattos & Mermudes, 2013. Esta riqueza é ainda mais significativa considerando a reduzida área do bioma de Mata Atlântica, considerada um *hotspot* de biodiversidade (Myers *et al.* 2000).

Ao comparar a riqueza de espécies Mata Atlântica com outros importantes biomas nas Américas encontramos apenas oito espécies nas florestas decíduas dos Estados Unidos, duas espécies de Proculini do gênero *Odontotaenius*, e seis espécies de Passalini gêneros *Passalus* e *Ptichopus* (Schuster, 1983a, b). Enquanto no México, um total de 83 espécies em 21 gêneros, quatro de Passalini e 17 de Proculini (Reyes-Castillo, 2002). Por outro lado, na América do Sul, a fauna do Caribe Colombiano compreende 18 espécies em seis gêneros, três de cada gênero alocadas nas tribos Passalini e Proculini respectivamente (Jiménez-Ferbans *et al.* 2011, Jiménez-Ferbans & Amat-Garcia, 2009).

Essa abordagem comparativa é relevante para a fauna de Passalidae por evidenciar um padrão reverso da diversidade de riqueza contida nas tribos. A tribo Passalini é mais abundante e diversa que Proculini nos Estado Unidos, Caribe Colombiano e Brasil, enquanto que Proculini é a tribo mais diversa no México.

Poucos estudos foram realizados sobre a fauna de Coleoptera em unidades de conservação do sudeste do Brasil. Flinte *et al.* (2009) estudou a fauna de Cassidinae do Estado do Rio de Janeiro, e Simões & Monné (2011) a fauna do Parque Nacional do Itatiaia. Demais estudos reportaram espécies de diferentes famílias para o Parque Estadual da Ilha Grande (uma ilha continental no Estado do Rio de Janeiro): Rodrigues *et al.* (2010) sobre a fauna de Cerambycidae; Correa *et al.* (2011) para Elateridae e Mattos & Mermudes (2014) sobre a fauna de Passalidae da Ilha Grande, registrando 14 espécies.

Todos os estudos citados confirmaram a importância de preservação e conservação devido a alta diversidade biológica e endemismo existente no bioma de Mata Atlântica. Realizamos estudos no Sudeste do Brasil em fragmentos florestais localizados em unidades de conservação consideradas áreas com alta diversidade de Passalidae.

Os parques nacionais PNI (Itatiaia, Resende, Itamonte), e PNSO (Teresópolis e Petrópolis), detentores de altos limites altitudinais entre 50 m e 2500 m, possuem elevada diversidade que pode estar relacionado ao endemismo de espécies em áreas de altitude elevada, igualmente constatada pela riqueza de Passalidae corroborando o mesmo padrão de outros estudos realizados em altos limites altitudinais (ex. Schuster, 1981, Amat-Garcia & Reyes-Castillo, 2002, Jiménez & Amat-G 2009). No entanto, acima de 2200 m a riqueza de espécies diminui substancialmente confirmando o evidenciado por Schuster (1978) e Jiménez & Amat-G (2009).

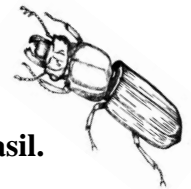
A Mata Atlântica do sudeste do Brasil possui poucas espécies acima de 1.100 m, que foram encontradas em regiões de montanhas elevadas. Curiosamente, quase todas pertencem ao grupo “Petrejus”: *Passalus (Passalus) nasutus*, *Passalus (Passalus) plicatus*, *Passalus (Passalus) sicatus*, *Passalus (Passalus) elfriedae* e *Passalus (Mitrorhinus) zikani*. No PNI existem duas espécies endêmicas do subgênero *Pertinax*: *Passalus (Pertinax) graveyi* e *Passalus (Pertinax) itatiayae*, as quais foram recentemente coletadas. O padrão de endemismo da fauna de Passalidae no sudeste do Brasil pode ser atribuído a diferentes fatores relacionados à história geológica e, adaptações a restrições ambientais (Sarmiento, 2002).

Passalus (Passalus) occipitalis é uma espécie comumente encontrada em florestas de planícies abaixo de 120 m. Todavia, esta espécie não foi encontrada na ReBio. Esta é uma região muito seca e com forte pressão ambiental provocada por ações antropogênicas de

caráter histórico. A ausência de *Passalus (Passalus) occipitalis* nesta unidade de conservação corrobora dados de Mac Vean & Schuster (1981) que citaram o tipo de vegetação e a temperatura como fatores cruciais na distribuição dos passalídeos e, também, o uso de passalídeos como indicador ambiental como citado por Schuster *et al.* (2000) e Jackson *et al.* (2009).

Por outro lado, as espécies mais comuns no sudeste do Brasil são: *Passalus (Pertinax) convexus*; *Passalus (Passalus) denticollis* e *Passalus (Passalus) punctiger*, encontradas em quase todos os locais listados com baixos limites altitudinais.

Passalus (Pertinax) santensis Luederwaldt, 1931 nunca foi coletado ou citado na literatura pretérita e, ainda não existem estudos de revisão taxonômica para o subgênero *Pertinax*. Os catálogos mais recentes citam a espécie como válida, mas provavelmente, como reportado pelo próprio autor da espécie (Luederwaldt, 1931) esta deve ser um sinônimo de *Passalus (Passalus) glaberrimus* Eschscholtz, 1829.



4.1 Chave para as espécies de Passalidae da Mata Atlântica do sudeste do Brasil.

1. Clípeo nunca visível dorsalmente, mas abaixo da area frontal, fosseta látero clipeal lateral presente ao lado de cada tubérculo médio-frontal. Tribo Passalini Reyes-Castillo. 3
2. Clípeo visível dorsalmente, separado da area frontal pela sutura fronto-clipeal; fosseta lateral ausente. Tribo Proculini Kaup. 32
- 3 (1). Antena sempre com cinco lamellas na clava. Maxila com lacínia unidenteada no terço apical. 4
- 3' Antena com três lamellas na clava, algumas espécies com quatro ou cinco. Maxila com lacínia bidenteada no terço apical. 8
- 4 (3). Processo prosternal pentagonal, com margem posterior muito ampla. Profemur com sulco da margem anterior ausente, em vista ventral (América Central e do Sul, e Antilhas). *Paxillus* MacLeay. 5

- 4' Processo prosternal romboidal, com margem posterior estreita. Profemur com sulco da margem anterior presente, em vista ventral (America do Sul, e Antilhas). *Spasalus* Kaup 7
- 5 (4). Tubérculo médio frontal quase conectado aos angulos anteriores da cabeça. *Paxillus leachi* MacLeay
- 5'(4). Tubérculo médio frontal distintamente separados dos angulos anteriores da cabeça.6
6. Margem anterior da cabeça com angulos anteriores direcionados para frente. Cicatriz mesoternal oval e micorrugada. *Paxillus borellii* (Pangella)
- 6'. Margem anterior da cabeça com angulos anteriores direcionados para baixo; Cicatriz mesoternal reta, larga e profunda. *Paxillus reyesi* Mattos & Mermudes
- 7 (4'). Processo prosternal romboidal, ápice truncado. *Spasalus robustus* Percheron
- 7' (4'). Processo prosternal romboidal, ápice acuminado.
..... *Spasalus cristinae* Santos-Silva
- 8 (3) Tibia conspicuamente ampla, tarsos curtos, menor que metade do comprimento da tibia (do Arizona até America do Sul). *Pitichopus melzeri* Luederwaldt
- 8'(3) Tibia estreita, tarsos longos, maior que metade do comprimento da tibia (Mexico, America Central e do Sul, e Antilhas). *Passalus* Fabricius 9
- 9 (8'). Margem anterior da cabeça geralmente reta, sem tubérculos secundários. (Mexico até America do Sul), *Passalus (Pertinax)* 10
- 9' . Margem anterior da cabeça com 1 ou 2 tubérculos secundários ou, quando se messes tubérculos, o tubérculo central possui inclinação abrupta pra frente 15
- 10 (9). Cicatriz mesoternal presente. 11
- 10'. Cicatriz mesoternal ausente ou vestigial. 12
- 11 (10'). Disco do metasterno delimitado na margem posterior. Área Antero intermédia do metasterno glabra. *Passalus (Pertinax) convexus* Dalman.

- 11' Disco do metasterno não delimitado na margem posterior. Área Antero intermédia do metasterno pubescente. *Passalus (Pertinax) anguliferus* Percheron.
- 12 (10'). Ângulos anteriores da cabeça agudos. 13
- 12'. Ângulos anteriores da cabeça obtusos. 14
- 13 (12). Mento pontuado e pubescente. *Passalus (Pertinax) mancus* Burmeister
13. Mento liso e glabro. *Passalus (Pertinax) dubitans* Kuwert
- 14(12'). Ângulo frontal agudo. *Passalus (Pertinax) morio* Percheron
- 14'. Ângulo frontal obtuso. *Passalus (Pertinax) gravelyi* Moreira
- 15 (9'). Margem frontal com um único tubérculo medial seundário. (America do Sul), *Passalus (Mitrorhinus)*. 16
- 15'. Margem frontal com 2 ou mais tubérculos mediais secundários (Arizona até America do Sul, e Antilhas), *Passalus (Passalus)* 17
- 16 (15). Cicatriz mesoternal alongada e amplamente deprimida, area latero anterior do metasterno com poucos pontos finos. Área latero mediana do metasterno lisa e com poucos pontos delimitando disco. *Passalus (Mitrorhinus) lunaris*
- 16'. Cicatriz mesoternal alongada e estreita, em forma de vírgula, area latero anterior do metasterno distintamente pontuada e pubescente. Área latero mediana do metasterno lisa e região do disco glabro. *Passalus (Mitrorhinus) zikani*
- 17 (15'). Tubérculos secundários juntos, contiguos a base. 18
- 17'. Tubérculos secundários mais ou menos separados da base (Arizona até America do Sul).
.....Section "Neleus" 19
- 18 (17). Ápice do tubérculo central não livre ou quase não livre (Guatemala até America do Sul). Section "Phoroneus" 23
- 18'. Ápice do tubérculo central livre (America do Sul). Section "Petrejus" 29
- 19 (17'). Área frontal plana. Élitros com estriaas laterais em bastonetes.
..... *Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz
- 19'. Área frontal nunca completamente plana. Élitros com estriaas laterais em pontos.
..... 20

20. (19') Cicatriz mesosternal vestigial, com escarsa pubescencia se estendendo além da cicatriz. *Passalus (Passalus) coniferus* Eschscholtz
 20'. Cicatriz mesosternal marcada e glabra. 21
- 21 (20') Sulco marginal do ultimo esternito abdominal incompleto..... *Passalus (Passalus) interruptus* (Linnaeus)
 21'. Sulco marginal do ultimo esternito abdominal complete. 22
- 22 (21'). Ápice do tubérculo central livre, curvo para frente em vista lateral. *Passalus elfriedae* Luederwaldt
 22'. Ápice do tubérculo central não livre, sem curvature em vista lateral. *Passalus (Passalus) punctiger* LePeletier & Serville
- 23 (18). Epipleura pubescente por quase metade de sua extensão. Décima estria elitral pubescente no terço basal. *Passalus (Passalus) toriferus* Eschscholtz
 23'. Epipleura e décima estria elitral glabra. 24
- 24 (23'). Tubérculos internos amplamente separados dos tubérculos latero frontais. Mento com região médio-basal pubescente.25
 24'. Tubérculos internos muito próximos dos tubérculos latero frontais. Mento com região médio-basal glabra. 26
- 25 (24). Rugas frontais longas. Tubérculo central orientado para trás, ápice não livre. Área frontal com pontuação abundante. *Passalus (Passalus) occipitalis* Eschscholtz
 25'. Rugas frontais curtas. Tubérculo central orientado para frente, ápice livre. Área frontal corrugada. *Passalus (Passalus) quadricollis* Eschscholtz
- 26 (24'). Área frontal com depressão central presente entre a base dos tubérculos médio-frontais. Área Antero-lateral e fosseta lateral do metasterno pubescente.
 *Passalus (Passalus) binominatus* Percheron
 26'- Área frontal com depressão central ausente. Área Antero-lateral e fosseta lateral do metasterno glabra. 27

- 27 (26'). Rugas frontais ausentes entre o tubérculo interno e o tubérculo externo.
 *Passalus (Passalus) glaberrimus* Eschscholtz
- 27' Rugas frontais presentes entre o tubérculo interno e o tubérculo externo.
 *Passalus (Passalus) perplexus* (Kaup)
28. Tubérculo central simples (não sulcado). 29
- 28'. Tubérculo central de outra forma. 30
- 29 (18'). Tubérculos parietais pequenos; umero pubescente.
 *Passalus (Passalus) aculeatus* Percheron
- 29'. Tubérculos parietais ausente ou muito pequeno; umero glabro.
 *Passalus (Passalus) nasutus* Percheron
- 30 (28'). Tubérculo central mais largo na região mediana e atenuado nas regiões anterior e posterior. 31
- 30'. Tubérculo central dividido em duas partes: região basal não livre e margem côncava e região apical defletida. *Passalus (Passalus) plicatus* Percheron
- 31 (30). Episternos pubescentes. *Passalus (Passalus) aduncus* Erichson
- 31' Episternos estreitos e glabros. *Passalus (Passalus) sicatus* Burmeister
- 32 (1). Pronoto com margem anterior reta, sulco lateral estreito.
 *Popilius refugicornis* Buehrnheim
- 32'. Pronoto com margem anterior bissinuosa, sulco lateral estreito. *Veturius (Veturius)* Kaup
 33
- 33 (32) Pronoto com sulco marginal estreito. Grupo transversus 34
- 33' Pronoto com sulco marginal amplo e profundo. Grupo cephalotes.
 *Veturius (Veturius) sinuatus* Eschscholtz
- 34 (33). Meso e metatíbis com espinho. 35
- 34'. Meso e metatíbias inermes. 36
35. Ápice mandibular bífido. *Veturius (Veturius) transversus* Dalman

- 35'. Ápice mandibular trifido. *Veturius (Veturius) assimilis* Weber
- 36 (34'). Ápice anterior do canto ocular ultrapassa a margem ocular. Área latero mediana do metasterno glabra. *Veturius (Veturius) simillimus* Kuwert
- 36'. Ápice anterior do canto ocular não ultrapassa a margem ocular. Área latero mediana do metasterno pubescente. *Veturius (Veturius) munitus* Luederwaldt

Agradecimentos

Agradecemos ao Centro de Estudos Ambientais e Desenvolvimento Sustentável (CEADS) da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Parque Nacional do Itatiaia (PNI), Parque Nacional Serra da Bocaina (PNSB), Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), Reserva Biológica União (ReBio), Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA) pela acomodação, e suporte durante as expedições. Agradecemos especialmente a equipe de Coleoptera do Laboratório de Entomologia da UFRJ pela valiosa assistência nos trabalhos de campo e ao amigo Carlos Andres Cutild pela ajuda com a confecção dos mapas. Ao *Instituto Chico Mendes e Fundação Instituto Estadual de Florestas e do Ambiente (INEA)* pelas autorizações de coleta concedidas (respectivamente, 10710– 1; 10663, 22156–1, 26861–6 e INEA002/2008). A FAPERJ (processos 101.476/2010, 100.927/2011) e ao CNPq (process 470980/2011–7) pelo apoio financeiro.

5 REVISÃO TAXONÔMICA DAS LARVAS DE PASSALIDAE (COLEOPTERA) DO BRASIL, COM DIAGNOSE DOS GÊNEROS E DESCRIÇÕES DAS LARVAS DE SEIS ESPÉCIES

Resumo

Neste estudo, as larvas de 36 de espécies brasileiras de Passalidae são listadas com o padrão de cerdas primárias e o sexo determinado das para as espécies. Pela primeira vez os gêneros *Paxillus*, *Spasalus*, *Passipassalus*, *Veturius* e subgêneros de *Passalus*, são definidos com uma diagnose que incluiu ilustrações do padrão de cerdas, epifaringe e anel anal. Seis espécies têm as larvas descritas e ilustradas pela primeira vez: *Passalus (Mitrorhinus) zikani* Luederwaldt, 1929; *Passalus (Passalus) denticollis* Kaup, 1869; *Passalus (Passalus) aduncus* Erichson, 1847, *Passalus (Passalus) nasutus* Percheron, 1835, *Veturius (Veurius) sinuosus* (Drapiez, 1820) e *Veturius (Veurius) transversus* (Dalman, 1817). Oito espécies com larvas descritas anteriormente são corretamente identificadas depois de extensa revisão do material, do padrão de cerdas das larvas e da identificação dos adultos.

Palavras Chave. Imaturos, morfologia, Neotropical, *Paxillus*, *Passipassalus*, *Spasalus*, *Veturius*

Introdução

As larvas de Passalidae ocorrem em relativa abundância nas florestas tropicais de todo o mundo, sendo encontradas junto aos adultos nas colônias de troncos caídos ou de árvores mortas, onde apresentam comunicação acústica com os adultos parentais. Existem poucos estudos visando à identificação específica de larvas da família, os quais utilizaram essencialmente a quetotaxia (Schuster & Reyes-Castillo, 1981; Costa & Fonseca, 1986; Costa *et al.* 1988; Schuster, 1991 e 1992). Para a fauna Neotropical, a principal referência é de Costa & Fonseca (1986), os demais estão limitados a dados adicionais junto às descrições.

A primeira larva de Passalidae com distribuição assinalada para o Brasil foi descrita por Percheron (1835) para a espécie *Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier & Serville, 1825 por correspondências com seu tamanho e localidade e o autor assinalou dúvidas quanto a certeza da espécie. Apesar da descrição de Percheron (*op. cit.*), foi Bruch (1942) que fez a descrição detalhada da larva de *Passalus (P) punctiger* enfatizando os caracteres de importância taxonômica.

Posteriormente, Chapuis & Candèze (1853) descrevem a larva de *Passalus distinctus* Kuwert, 1898, hoje sinônimo de *Passalus (P.) punctiger*.

Em seguida, Candèze (1861) descreveu as larvas de *Passalus (Passalus) interruptus* (Linnaeus, 1752) e de *Paxillus leachii* MacLeay, 1819. No mesmo trabalho, Candèze (1861) enfatizou que para o gênero *Passalus* a descrição de uma espécie seria aparentemente suficiente para atender a todas as espécies, e citou como padrão, a descrição da larva de *Passalus distinctus*.

Cento e vinte anos depois, Schuster & Reyes-Castillo (1981) estabeleceram que a identificação dos gêneros de Passalidae poderia ser fundamentada na quetotaxia. Adicionalmente, descreveram a larva de *Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz, 1829 e redescreveram as larvas das espécies *Paxillus leachii*, *Passalus (P) interruptus* e *Passalus (P) punctiger*, todas com distribuição assinalada para o Brasil.

Por último, Costa & Fonseca (1986) descrevem larvas de 21 espécies brasileiras e duas foram redescritas no livro *Larvas de Coleoptera do Brasil* de Costa *et al.* (1988).

A presença de dimorfismo sexual em larvas de Passalidae foi apenas reportada na literatura por alguns autores (Snodgrass, 1935; Menees, 1957; Matsuda, 1976; Martinez & Lumaret, 2005), mas apenas recentemente Mattos *et al.* (*prelo*, apêndice D) apresentaram um

estudo mais ampla sobre a caracterização do dimorfismo sexual em larvas de 62 espécies de Passalidae.

O presente estudo apresenta uma revisão e discussão do estado da taxonomia larval para a família Passalidae no Brasil, visando estabelecer novas bases para a identificação de larvas dos gêneros neotropicais. Com este objetivo apresentamos uma diagnose para os gêneros presentes no Brasil, descrição detalhada do padrão de cerdas primárias de 36 larvas. Adicionalmente, as larvas de seis espécies são descritas e ilustradas pela primeira vez (*Passalus (Mitrorhinus) zikani* Luederwaldt, 1929; *Passalus (Passalus) denticollis* Kaup; *Passalus (Passalus) aduncus* Erichson, 1847, *Passalus (Passalus) nasutus* Percheron, 1835), *Veturius (Veurius) sinuosus* (Drapiez, 1820) e *Veturius (Veurius) transversus* (Dalman, 1817). Oito espécies com larvas descritas anteriormente são corretamente identificadas depois da revisão do material dos adultos e do padrão de cerdas das larvas.

Material e Métodos

As coletas foram realizadas nas seguintes Unidades de Conservação do Sudeste do Brasil (siglas das unidades e municípios entre parênteses): Parque Nacional do Itatiaia (PNI, Itatiaia, and Iamonte), Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO, Teresópolis and Petrópolis), Parque Nacional Serra da Bocaina (PNSB, São José do Barreiro, Angra dos Reis, Paraty, and Cunha), Reserva Biológica União (ReBio, Casimiro de Abreu), Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA, Chachoeiras de Macacu), Parque Estadual da Ilha Grande (PEIG, Angra dos Reis) e Reserva Biológica da Praia do Sul (RBPS, Angra dos Reis).

Os insetos foram coletados após o exame minucioso de troncos caídos com auxílio de pinças, facas e machados. Ao mesmo duas larvas foram conservadas em álcool 96%, ainda em campo, as demais, juntamente com os indivíduos adultos foram transportados para o laboratório em terrários individuais para cada colônia. Todas as informações das larvas quanto a localização das colônias e dos troncos foram anotadas e georreferenciadas em campo e posteriormente planilhadas. Todo material coletado encontra-se depositado na Coleção Entomológica Professor José Alfredo Pinheiro Dutra, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro (DZRJ).

Material adicional de adultos e larvas foram examinados das seguintes instituições: Coleção Entomológica Prof. José Alfredo Pinheiro Dutra, Depto de Zoologia, Universidade

Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (DZRJ), Colección Entomológica Del Instituto de Ecología de Xalapa, Xalapa, México (IEXA) and Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (MZSP).

Os caracteres morfológicos e as ilustrações foram obtidos com auxílio de uma câmera digital acoplada ao estereomicroscópio Leica MZ 7.5 e S8APO no Laboratório de Entomologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro e também na INECOL, Instituto de Ecologia de Xalapa (México).

Para realizar as fotografias eletrônicas as estruturas previamente dissecadas das larvas foram desidratadas em série alcoólica 70-100%. Em seguida, após secagem foram montadas em blocos de alumínio cobertas com ouro *paladium*. Posteriormente, foram analisadas em um microscópio eletrônico de varredura modelo JEOL JSM 5600LV com auxílio do técnico da INECOL, Instituto de Ecologia de Xalapa (México).

A terminologia larval seguiu principalmente Costa *et al.* (1988), enquanto que o padrão de cerdas primárias seguiu Schuster & Reyes-Castillo (1981).

Para cada espécie apresentamos uma lista catalográfica incluindo o nome da proposta original da espécie, da descrição da larva quando for o caso e, dos recentes catálogos ou trabalhos revisivos que trataram das espécies recentemente.

Quando a espécie foi erroneamente identificada, destacamos na ficha catalográfica o nome com qual foi descrita.

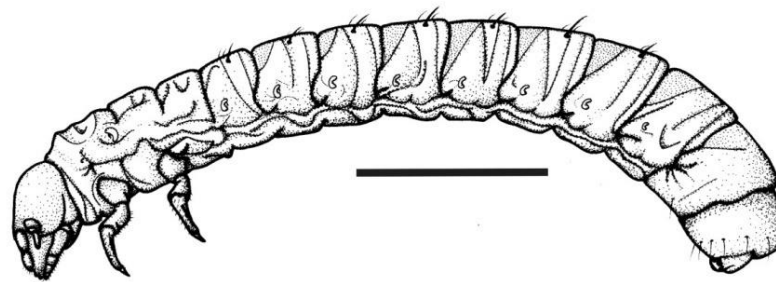
Resultados

Atualmente, das pouco mais de 100 espécies de Passalidae ocorrem no Brasil, apenas 28 espécies têm larvas descritas, sendo dezenove do gênero *Passalus* e três espécies, respectivamente, para os gêneros *Paxillus*, *Spasalus* e *Veturius* (vide Tabela 1). Pode-se acrescentar *Veturius (V.) assimilis* Webber, 1801 (Salazar-Niño *et al.*, prelo) e *Passalus (P.) graveyi* Moreira, 1922 (Mattos *et al.*, prelo – anexo A).

As larvas de Passalidae (Fig. 1) são caracterizadas por apresentarem coloração branco-amarelada, corpo ligeiramente curvo dorso-ventralmente; cabeça fortemente esclerosada, prognata e sutilmente dirigida para baixo. Antena bi-segmentada, segmento proximal curto, apical alongado com diminutas cerdas no ápice. Peças bucais protraídas, gálea e lacínia distintas e separadas, mandíbulas móveis, triangulares, com dentes terminais e sem

côndilo acessório. Mola bem desenvolvida, *brustia* presente. Lábio dividido em pré-mento, mento e submento fundido à gula. Protórax com um par de espiráculos, pouco maiores que os abdominais e em posição inversa em relação aos demais, localizadas nas laterais junto à margem posterior do protórax. Pernas pro e mesotorácicas bem desenvolvidas (com coxa, trocânter fundido ao fêmur, tíbia e diminutos tarsos, tarsungulos); área estridulatória presente na coxa da perna mesotorácica, pernas pro e mesotorácicas com quatro segmentos, perna metatorácica reduzida a um segmento com dentes presentes. Abdômen com dez segmentos visíveis, cada segmento abdominal (1-9) apresentando um par de espiráculos decrescendo de tamanho da base para o ápice (Schuster & Reyes-Castillo, 1981, Costa & Fonseca, 1986, Costa *et al.* 1988).

Figura 10. Larva de *Passalus(Pertinax) graveyi* Moreira, vista lateral.



Barra de escala = 6mm.
Fonte: Mattos, I. 2015.

As pupas são adécticas e exaratas, apresentam cor branca, cabeça visível em vista dorsal, e olhos, antenas, labro, mandíbulas, maxila visíveis apenas em vista ventral. Oito segmentos abdominais visíveis em vista dorsal, com margens posteriores sinuosas, e espiráculos abdominais elípticos (Costa *et al.* 1988).

Tabela 2. Larvas descritas das espécies da fauna de passalídeos brasileiros anterior a este estudo.

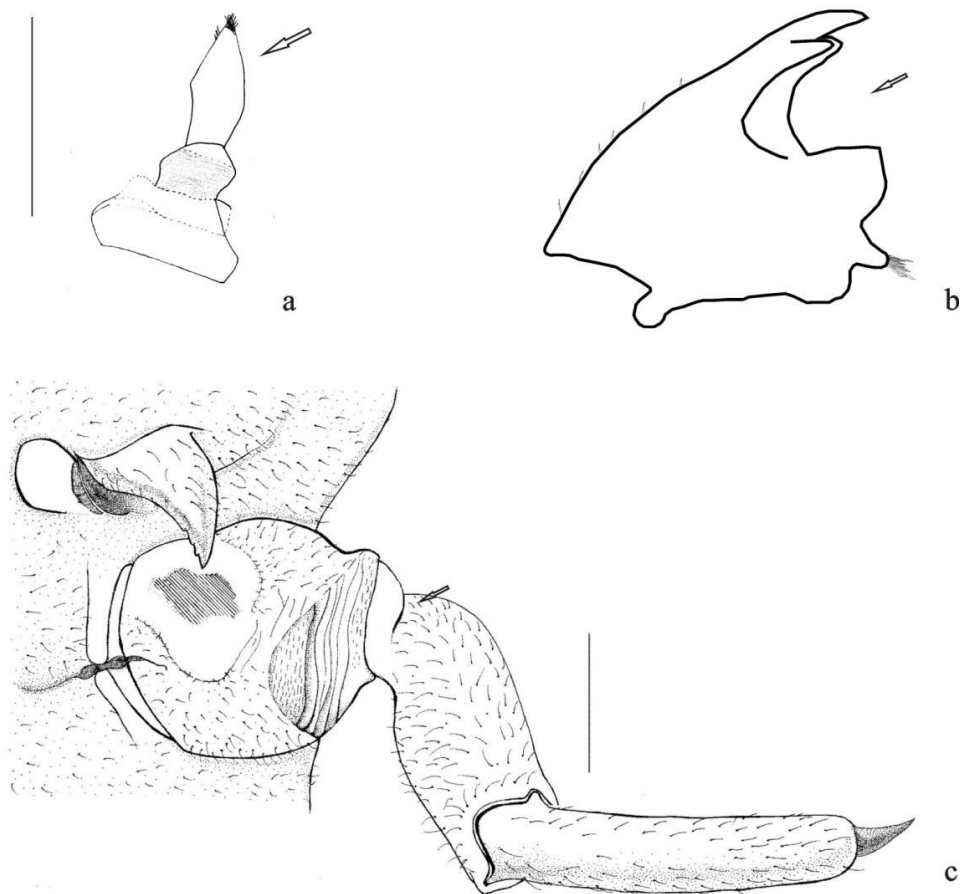
<i>Passalus interstitialis</i> Eschscholtz, 1829	Heymons, 1929; Ritcher, 1966
<i>Passalus occipitalis</i> Eschscholtz, 1829	Schuster & Reyes-Castillo, 1981
<i>Passalus punctiger</i> Lepeletier & Serville, 1825	Ritcher, 1966; Percheron, 1835; Bruch, 1942
<i>Passalus interruptus</i> (Linnaeus, 1752)	Candeze, 1861)
<i>Veturius (Veturius) platyrhinus</i> (Westwood, 1845)	Costa & Fonseca, 1986
<i>Veturius (Veturius) transversus</i> (Dalman, 1817)	Costa & Fonseca, 1986
<i>Veturius (Veturius) cephalotes</i> (Lepeletier & Serville, 1825)	Costa & Fonseca, 1986
<i>Passalus (Pertinax) anguliferus</i> Percheron, 1835	Costa & Fonseca, 1986
<i>Passalus (Pertinax) convexus</i> Dalmen, 1817	Costa & Fonseca, 1986
<i>Passalus (Pertinax) dubitans</i> Kuwert, 1891	Costa & Fonseca, 1986
<i>Passalus (Pertinax) latifrons</i> Percheron, 1835	Costa & Fonseca, 1986
<i>Passalus (pertinax) mancus</i> Burmeister, 1847	Costa & Fonseca, 1986
<i>Passalus (Pertinax) morio</i> Percheron, 1835	Costa & Fonseca, 1986
<i>Passalus (Passalus) plicatus</i> Percheron, 1835	Costa & Fonseca, 1986
<i>Passalus (Passalus) quadricollis</i> Eschscholtz, 1829	Costa & Fonseca, 1986
<i>Passalus (Passalus) rusticus</i> Percheron, 1835	Costa & Fonseca, 1986
<i>Spasalus crenatus</i> MacLeay, 1819	Costa & Fonseca, 1986
<i>Paxillus leachi</i> MacLea, 1819	Candeze, 1861; Ritcher, 1966, Costa & Fonseca, 1986
<i>Paxillus pentaphyllus</i> Beauvois, 1805	Costa & Fonseca, 1986
<i>Spasalus robustus</i> Percheron, 1835	Costa & Fonseca, 1986
<i>Paxillus macrocerus</i> Reyes-Castillo & Fonseca, 1992	Reyes-Castillo & Fonseca, 1992
<i>Passipassalus buhrnheimi</i> Fonseca & Reyes-Castillo, 1993	Fonseca & Reyes-Castillo, 1993

Caracterização das larvas de Passalinae

As larvas desta subfamília são facilmente caracterizadas por apresentarem (Fig 2) antenas apenas com uma seção terminal, retináculo mandibular ausente, estrutura trocânter-femural completamente glabra e com pubescência na coxa e tíbia (Schuste & Reyes-Castillo, 1981; Costa & Fonseca, 1986).

O presente estudo soma novos caracteres das peças bucais e pernas metatorácicas, juntamente com o padrão de cerdas primárias revisto, para diagnosticar as larvas conhecidas das espécies dos gêneros de Passalinae para o Brasil.

Figura 11. Esquema generalizado mostrando os caracteres de Passalinae.



Legenda: a) Antena b) Mandíbula c) Estrutura trocânter femural na perna metatorácica. Barra de escala a,b = 1mm; c = 0,2 mm.

Fonte: Mattos, I. 2015.

Tribo Passalini

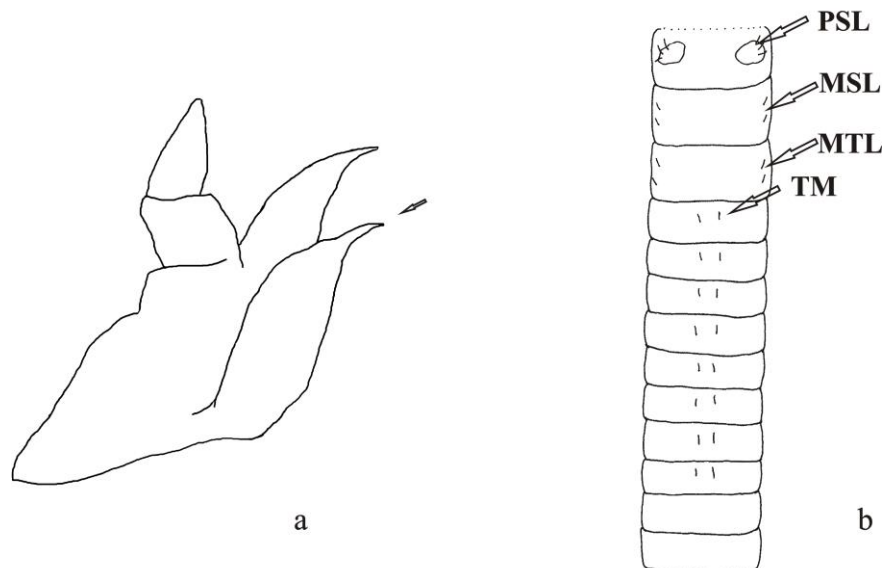
Segundo Schuster & Reyes-Castillo (1981) para a maioria das espécies de Passalini o padrão básico de cerdas primárias (larvas de primeiro ínstar) é caracterizado pela presença de três cerdas laterais do pronto (3PSL), duas cerdas laterais no mesonoto e no metanoto (2MSL, 2MTL), duas cerdas tergal medial (2TM) nos tergitos um a oito (1-8TM), um par de cerdas no nono ventrito abdominal (1AV9) e dez cerdas no anel anal (10AR). Constatamos também que os ínstares subsequentes apresentam frequentemente uma redução do número de cerdas, principalmente das cerdas torácicas e terçais abdominais.

Costa & Fonseca (1986) disseram que apenas estes caracteres não são suficientes para caracterizar a tribo Passalini enfatizando que é necessário um estudo das peças bucais e da perna metatorácia. Entretanto, Schuster (1992) formalizou a separação das tribos Proculini e Passalini através do padrão de cerdas primárias descritas em Schuster & Reyes-Castillo (1981).

De fato ao analisarmos as tabelas fornecidas por ambos os autores (Schuster & Reyes-Castillo, 1981; Costa & Fonseca, 1986) podemos separar as tribos Passalini e Proculini apenas com padrão de cerdas primárias e, em adição, a chave de identificação fornecida por Schuster & Reyes-Castillo se mostra eficiente para as tribos.

Desse modo, podemos caracterizar a tribo Passalini pelo padrão primário de cerdas: 3PSL, 2MSL, 2MTL, 2TM 1-8, 1AV9, 10AR (Figura 3).

Figura 12. Esquema generalizado mostrando os caracteres de Passalini



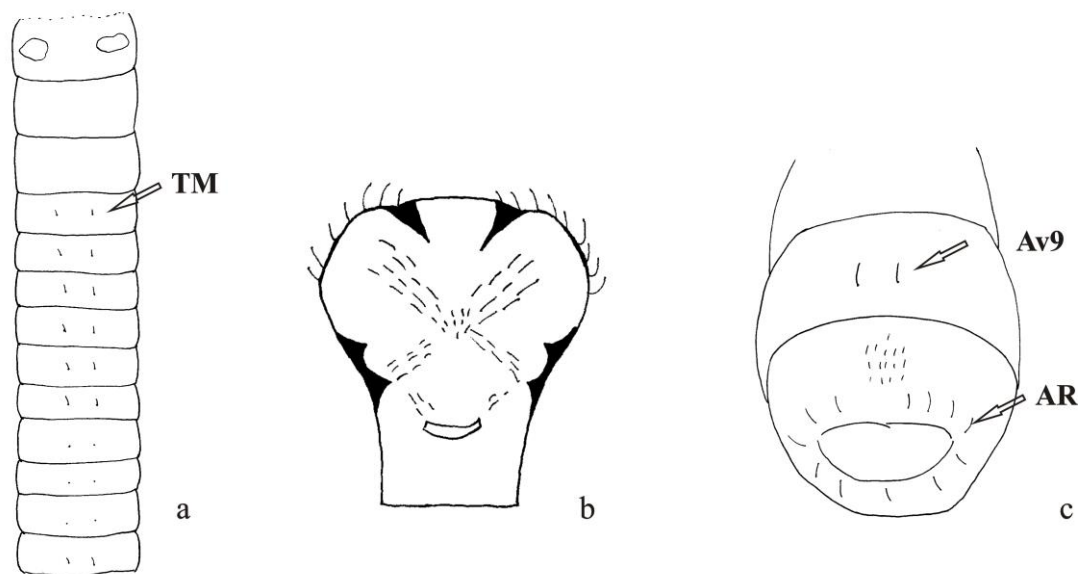
Legenda: a) maxila (seta mostra o ápice da lacínia; b) padrão geral de cerdas primárias. Fonte: Mattos, I. 2015.

***Paxillus* MacLeay, 1819** (Figs 4 a-c)

Paxillus MacLeay, 1819: 105; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 12 (lista); Mattos & Mermudes, 2013: 328 (sinopse).

Este gênero tem as larvas muito semelhantes pelo padrão de cerdas primárias às de *Spasalus*, *Passalus* (*Pertinax*) e *Passalus* (*Mitrorhinus*). Entretanto, diferencia-se destas pela presença de cerdas diminutas na região *teges* (Fig. 4c).

Figura 13. Esquema generalizado mostrando os caracteres de *Paxillus*.



Legenda: a) padrão geral de cerdas primárias; b) padrão geral da epifaringe; c) padrão geral de cerdas no anel anal

Fonte: Mattos, I. 2015.

Diagnose: mandíbulas com ápice tridenteado; cada segmento torácico com um par de cerdas dorsais primárias do tipo tergal medial (1TM), (exceto *P. borelli* com o par de cerdas tergal medial nos segmentos sete a nove ausente); nono esternito abdominal com um par ventral de cerdas (1AV9) e diminutas cerdas na região do *teges* (todas as espécies no gênero); abertura anal com pelo menos 10 cerdas, mas algumas espécies podem ter até doze cerdas (10-12AR).

Padrão cerdas: 1TM, 1AV9, 10-12AR.

1- *Paxillus leachi* MacLeay

Paxillus leachi MacLeay, 1819: 106 (adulto); Schuster & Reyes-Castillo, 1981: 93 (larva);

Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 13 (lista); Mattos & Mermudes, 2013: 329 (sinopse).

Padrão de cerdas: 0HPA, 0PSL, 0MSL, 1TM, 0TL, 1AV9, 10-12AR.

Comentários. A presença de pequenas cerdas entre as pernas protorácias foi considerado um caráter de gênero por Schuster & Reyes-Castillo (1981).

Costa & Fonseca (1986) e Reyes-Castillo & Fonseca (1992) ao estudar material de *P. borelli* e *P. macrocerus* respectivamente não observaram este caráter.

Através de um estudo comparativo com as larvas descritas das outras três espécies do gênero não encontramos a presença das cerdas entre as pernas protorácicas. Até o momento, com base no material examinado de três espécies e também de *P. leachi* é possível dizer que esta característica seja diagnóstica apenas para a espécie *P. leachi*, refutando Schuster & Reyes-Castillo (1981).

Material examinado. MÉXICO, *Chiapas*: Zona Arqueológica de Xarchilas (120 m), 3 larvas, 2 pupas, 16.V.[19]81, E. Fuentes col.; *Oaxaca*, San José, Cniltepec (120m), 1 larva, 18.V.1980, Acahoal N.L. y C. Castillo, Quintero Y Rivera col.; *Veracruz*: Dos Amates (Catemaco), 2 larvas, 22.VI.1967, Pedro Reyes-Castillo col. det. (IEXA). BRASIL. *São Paulo*: Peruíbe, (7 larvas de 3º ínstar, 4 machos, 3 fêmeas, 2 pupas). 1.XII.1984, exp. MZUSP col. (MZSP).

2- *Paxillus macrocerus* Reyes-Castillo & Fonseca

Paxillus macrocerus Reyes-Castillo & Fonseca, 1992: 19 (adulto e larva); Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 13 (lista).

Padrão de cerdas: 0HPA, 4-5PSL, 3MSL, 1TM, 1TL, 2AV7-8, 1AV9, 10AR.

Discussão. Embora Schuster & Reyes-Castillo (1981) tenham citado a presença de cerdas no *raster* para *Paxillus*, o exame do material de larvas estudado por Reyes-Castillo & Fonseca (1992) permitiu verificar que *Paxillus macrocerus* apresenta o *raster* glabro.

Material examinado. BRAZIL: *Rondônia*: Vilhena (Selva Alta Perenifolia, 680 m), 10 pupas, 9 larvas, 2-7.VI.1988, C.R.Fonseca & P. Reyes-Castillo col. (IEXA).

3- *Paxillus borellii* (Pangella)

Paxillosomus borellii Pangella. 1905: 3 (adulto).

Paxillus borellii; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 12 (lista); **Costa & Fonseca, 1986: 65** (larva, como *Paxillus pentaphyllus*); Mattos & Mermudes, 2013: 332 (sinopse).

Padrão de cerdas, 1º e 2º ínstar: 2HPA, 1TM, 1AV9, 12AR.

Padrão de cerdas, 3º ínstar: 0HPA, 1TM, 1AV9, 12AR.

Discussão. Esta larva foi descrita pela primeira vez por Costa & Fonseca (1986) como sendo *P. pentaphyllus* (Beauvois, 1805). Aqui consideramos como a larva de *P. borelli*, uma vez que *P. pentaphyllus* (Beauvois, 1805) possui distribuição restrita ao Haiti, na República Dominicana (Mattos & Mermudes, 2013). Após o exame do material das larvas e dos adultos verificamos que tratam-se de *P. borelli*. No presente estudo, acrescentamos material de mais duas larvas de Santa Catarina. Os dois adultos de Peruíbe (coletados em IV.1981 e X.1984) foram confirmado como *P. borelli* e estão depositados no MZSP. Examinamos adicionalmente as larvas de 2º e 3º ínstar no MZSP e de 1º e 3º ínstar na IEXA.

As larvas maduras de terceiro ínstar não apresentam cerdas pós antenais (OHPA).

Material examinado. BRAZIL: *São Paulo*: Peruíbe, 2 larvas, 2 adultos, 27-29.IV.1981, exp. MZSP col.; 1 larva, 3 adultos, 24-26.X.1984, exp. MZSP col. (MZSP). *Santa Catarina*, Seara (= Nova Teutônia, 27° 11'S, 52°23'W), 2 larvas (1 de 1º ínstar e 1 de 3º ínstar), VIII, 1962, F. Plaumann col. (IEXA).

***Spasalus* Kaup, 1869** (Fig. 5)

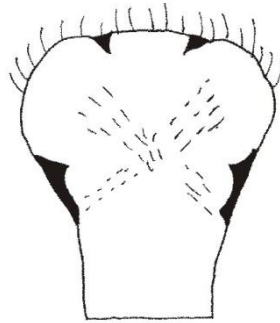
Spasalus Kaup, 1869: 27; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 13 (lista); Mattos & Mermudes, 2014: 263 (lista).

Segundo Schuster & Reyes-Castillo (1981) não é possível diferenciar pelo padrão de cerdas as larvas deste gênero e dos subgêneros *Passalus* (*Pertinax*) e *Passalus* (*Mitrorhinus*).

O estudo comparativo destes caracteres entre as espécies de *Spasalus* e dos dois subgêneros mostrou a epifaringe como uma estrutura com caracteres diagnósticos para a diferenciação deste gênero.

Diagnose: Epifaringe com *clitrum* reduzido e esclerosado, disposição das cerdas que compõe a região da *paria* sempre dispostas em três fileiras de cerdas convergindo para o *pedium* e ausência de cerdas na região do *crepis* (Fig. 5).

Figura 14. Esquema generalizado mostrando o padrão geral da epifaringe de *Spasalus*.



Fonte: Mattos, I. 2015.

4- *Spasalus crenatus* (MacLeay)

Paxillus crenatus MacLeay, 1819:106 (adulto).

Spasalus crenatus; Schuster & Reyes-Castillo, 1981: 94 (larva); Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 13 (lista).

Padrão de cerdas, 1° ínstar: 1HPA, 3PSL, 0PD, 1MSD, 1MSL, 1MTD, 1MTL, 1TM, 0TSM, 1TL, 1AV9, 10AR.

Padrão de cerdas, 2° e 3° ínstar: 0HPA, 0PSL, 0PD, 0MSD, 0MSL, 0MTD, 0MTL, 1TM, 0TSM, 0TL, 1AV9, 10AR.

Discussão. Segundo Schuster & Reyes-Castillo (1981) as larvas de primeiro ínstar apresentam padrão de cerdas primárias no pro, meso e metanoto, diferente das larvas de segundo e terceiro ínstar, que estão descritas neste trabalho. Mandíbulas de *S. crenatus* embora semelhante à de *P. macrocerus*, difere desta pela margem externa com depressão bem definida mais profunda e marcada.

A larva descrita por Costa & Fonseca (1986) trata-se de *S. cristinae*, espécie com distribuição para o sudeste do Brasil e tratada abaixo (espécie nº 6). *S. crenatus* apresenta distribuição relacionada com a Floresta Amazônica (Amazonas, Pará e Roraima).

Material examinado. PORTO RICO. 11km W. de Jayuya, 3 larvas (2° e 3° ínstaes), 5.III.[19]64, G. Halffter leg., Reyes-Castillo det. 1972 (IEXA).

5- *Spasalus robustus* (Percheron)

Passalus robustus Percheron, 1835: 35 (adulto).

***Paxillus robustus*; Costa & Fonseca, 1986: 65 (larva).**

Spaslaus robustus; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 13 (lista); Mattos & Mermudes, 2014: 263 (lista).

Padrão de cerdas 1° e 2° ínstar: 3 PSL, 1TM, 1AV9, 12AR..

Padrão de cerdas 3° ínstar: 0 PSL, 1TM, 1AV9, 12AR..

Discussão. A larva descrita por Costa & Fonseca (1986) teve o material de Itanhaém-SP reexaminado, para o qual confirmamos a identificação como *S. robustus* através os adultos e larvas.

O padrão de cerdas primárias foi fornecido na descrição original com base em larvas de primeiro e segundo. Recentemente coletamos larvas (terceiro ínstar) e adultos de *S. robustus* na Ilha Grande (Angra dos Reis, RJ) que possibilitou confirmar a ausência de cerdas látero-pronotais (OPSL) nas larvas de terceiro ínstar.

Material examinado: Brasil. *São Paulo:* Itanhaém, 5 larvas, 3 adultos, 23.II.1982, L. R. Fontes col. (MZSP). *Rio de Janeiro:* Angra dos Reis, Ilha Grande (Vila Dois Rios, trilha da Parnaioca), 3 larvas, 1 adulto, 13.XII.2008, Projeto Coleoptera col. (DZRJ).

6- *Spasalus cristinae* Santo-Silva

Spasalus cristinae Santos-Silva 2000: 111 (adulto); Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 13 (lista); Mattos & Mermudes, 2014: 263 (lista).

***Paxillus crenatus non* MacLeay; Costa & Fonseca, 1986: 64 (larva).**

Padrão de cerdas: 3 PSL, 1MSL, 1MTL, 1 TM; 1AV9, 10-12 AR.

Discussão. Esta espécie foi descrita por Costa & Fonseca (1986) como *S. crenatus*, uma espécie com distribuição restrita a Floresta Amazônica. Através do exame do material de Peruíbe (adultos, duas fêmeas e um macho) concluímos que a espécie trata-se de *S. cristinae*, espécie com distribuição restrita a Mata Atlântica da região Sudeste (São Paulo e Rio de

Janeiro) segundo Mattos & Mermudes (2014). As ilustrações apresentadas por Costa & Fonseca (1986) referem-se à larva fêmea de terceiro ínstar.

Material examinado: Brasil, *São Paulo*: Peruíbe, 3 larvas (2 fêmeas, 1 macho), 27-29.IX.1984, exp. MZSP col. (MZSP).

***Passipassalus* Fonseca & Reyes-Castillo, 1993** (Fig. 6)

Diagnose: O gênero é monoespecífico, assim a diagnose é dada pelo padrão de cerdas da única espécie do gênero listada a seguir.

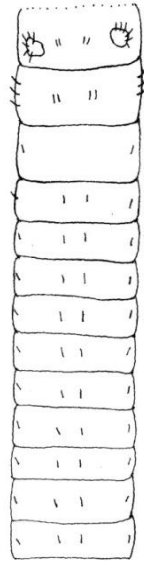
7- ***Passipassalus buhrnheimi* Fonseca & Reyes-Castillo** (Fig 6)

Passipassalus buhrnheimi Fonseca & Reyes-Castillo, 1993:675

Padrão de cerdas: 0 HPA, 2PD, 6 PSL, 2 MSD, 3 MSL, 0 MTD, 1 MTL, 1 TM, 1 TL, 7 AR, 1 AV9.

Material Examinado. Brasil. *Rondônia*, Vilhena, 1 larva, 2-7.VI.1988, Fonseca & Reyes-Castillo col. (IEXA).

Figura 15. Esquema generalizado mostrando o padrão geral de cerdas primárias de *Passipassalus*.



Fonte Mattos, I. 2015.

***Passalus* Fabricius, 1792**

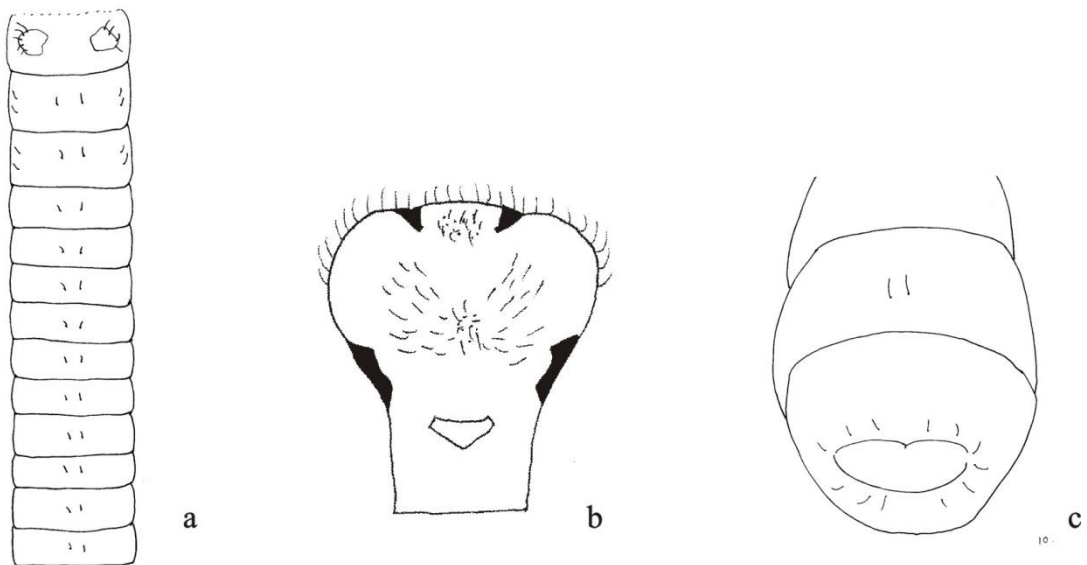
Este gênero é muito diverso, inclui mais de 100 espécies com enorme heterogeneidade e atualmente é dividido em três subgêneros. Pelo padrão de cerdas: 0MSD, 0MTD, 0TSM, 1AV9, 11-18AR poderíamos agrupar os seus subgêneros. Entretanto, classificar um gênero por ausência de caracteres não é uma boa sugestão ainda mais quando os demais caracteres variam muito entre os subgêneros. Assim, neste estudo não caracterizamos o *Passalus*, mas apresentamos a caracterização (diagnose) para *Passalus (Pertinax)* e *Passalus (Mitrorhynus)*. *Passalus (Passalus)*, subgênero mais diverso está dividido em três seções, e não encontramos caracteres que congregassem todas as seções de *Passalus (Passalus)*, do mesmo modo, apresentamos a diagnose para cada uma das seções: Neleus, Phoroneus e Petrejus.

Passalus (Pertinax) Kaup, 1869 (Figs 7a-c)

Diagnose: As larvas de *Passalus (Pertinax)* se caracterizam por apresentar de nenhuma a três cerdas pós antenais (0-3HPA). Epifaringe com *corypha* abaulada e pubescente; *clithrum* na maioria das espécies retraído e arredondado; *pedium* com cerdas concentradas na área central de comprimento variado; *crepis* esclerosada e em forma triangular. Ausência de cerdas dorsais no pronoto na maioria das espécies (0PD), entretanto algumas espécies apresentam duas cerdas ou um par de cerdas; de três a cinco cerdas laterais no pronoto (3-5PSL); cerdas dorsais do mesonoto e metanoto ausentes ou um par (0 ou 1MSD, 0 ou 1MTD); de zero a duas cerdas laterais no mesonoto e metanoto (0 - 2MSL, 0 ou 2MTL); um par de cerdas tergal medial (1TM); ausência de cerdas submedial (0TSM); de zero a uma cerda tergal lateral; um par de cerdas no nono ventrito abdominal; e anel anal com dez, doze ou dezoito cerdas.

Padrão de cerdas: 0PD, 1TM, 0TSM.

Figura 16. Esquema generalizado mostrando os caracteres de *Pertinax*



Legenda: a) padrão geral de cerdas primárias; b) Padrão geral da epifaringe; c) padrão geral de cerdas no anel anal.

Fonte: Mattos, I. 2015.

8- *Passalus (Pertinax) affinis* Percheron

Passalus affinis Percheron, 1835:72 (adulto); **Schuster & Reyes-Castillo, 1981:95 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:15 (lista).

Padrão de cerdas: 1TM, 1AV9, 10AR.

Material examinado. República Dominicana. *El Seibo*: (8Km a Oeste de Miches), 3 larvas (1 macho e 2 fêmeas), 16.IX.1973, J. C. Schuster col. (IEXA).

9- *Passalus (Pertinax) anguliferus* Percheron

Passalus anguliferus Percheron, 1835: (adulto); **Costa & Fonseca, 1986: 59 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:15 (lista).

Padrão de cerdas: 2-3PSL, 1TM, 1TL, 1AV9, 10AR.

Discussão. Larva descrita por Costa & Fonseca (1986) com base em larvas de terceiro ínstar, este material foi examinado e soma-se a descrição da larva a presença de duas ou três cerdas laterais no pronoto (PSL).

Material Examinado. Brasil. *São Paulo*: Santos, (Alto da Serra), 6 larvas (3 fêmeas e 3 machos, 1 exúvia) e 2 adultos, IX.1926, Luederwaldt col. (MZSP).

10- *Passalus (Pertinax) convexus* Dalman

Passalus convexus Dalman, 1817:333 (adulto); **Schuster & Reyes-Castillo, 1981:96 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:15 (lista); Mattos & Mermudes, 2014:261 (lista).

Padrão cerdas: 1TM, 1AV9, 10-12AR.

Material examinado. Brazil, *Rio de Janeiro*: Cachoeiras de Macacu, (Reserva Ecológica de Guapiaçu, REGUA, Trilha Schincariol), 2 larvas (1 de 3º ínstar e 1 de 2º ínstar), 14.V.2011, Mermudes & Mattos col. (DZRJ).

11- *Passalus (Pertinax) dubitans* Kuwert

Passalus dubitans Kuwert, 1891: (adulto); **Costa & Fonseca, 1986:60 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:15 (lista).

Padrão de cerdas: 1TSM, 1TM, 1TL, 1AV9, 10AR.

Discussão. Larva descrita por Costa & Fonseca (1986) o material referente a Nova Friburgo foi examinado.

Material Examinado. Brasil. *Rio de Janeiro:* Nova Friburgo, 1 larva, 1 adulto, 05-09.I.1981, Exp. MZSP col. (MZSP).

12- *Passalus (Pertinax) graveleyi* Moreira

Passalus graveleyi Moreira, 1922: (adulto); **Mattos, Mermudes & Reyes-Castillo, (prelo, anexo A) (larva);** Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:15 (lista).

1° ínstar Padrão de cerdas: 3 HPA; 4-5 PSL; 1-2 MSD; 2 MSL; 1 MTD; 2 MTL; 1 TM; 1 TL 1 AV9; 16-18AR. 1 larva 6 dentes 3° perna

2° e 3° ínstar Padrão de cerdas: 2-3 HPA; 3-5 PSL; 0MSD; 2MSL; 1MTD; 2 MTL; 1 TM; 1 TL 1 AV9; 18-20 AR. 2 larvas

Material examinado: Brasil, *Rio de Janeiro:* Itatiaia (Parque Nacional do Itatiaia, Estrada para Agulhas Negras, 2091m, S 22°26'3,3" W 44°36'25,3"), 10 larvas (3 de 1° ínstar, 7 de 2 e 3 ínstar), 20.VII.2012, Mermudes *et al* col. (DZRJ).

13- *Passalus (Pertinax) latifrons* Percheron

Passalus latifrons Percheron, 1841: (adulto); **Costa & Fonseca, 1986:60 (larva);** Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:15 (lista).

Padrão de cerdas 1° ínstar: 3PSL; 1MSL, 1MTL, 1TM, 1TL, 1AV9, 10AR.

Padrao de cerdas 3° ínstar: 1TM1-7, 1AV9, 10-12AR.

Material Examinado. Brasil. *São Paulo:* Salesópolis (Est. Biol. Boracéia), 6 larvas (4 fêmeas e 1 macho de 3° ínstar, 1 macho de 2° ínstar, 1 larva de 1° ínstar, 1 adulto fêmea), 10.IX.1975, Exp. MZSP col. (MZSP).

14- *Passalus (Pertinax) mancus* Burmeister

Passalus mancus Burmeister, 1847: (adulto); **Costa & Fonseca, 1986:61 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:16 (lista).

Padrão de cerdas 2º ínstar: 1HPA, 3 PSL; 1MTL, 1 TM; 1 AV9; 10 AR.

Padrão cerdas 3º ínstar: 0HPA, 0PSL, 0PD, 0 MSL, 0 MTL; 1 TM, 0TSM, 1 AV9; 10 AR.

Material Examinado. Brasil, *São Paulo*: São José do Barreiro (Parque Nacional Serra da Bocaina, Cachoeira do Paredão, 1540m, S 22°43'33,30" W 44°37'17,57"), 1 larva (fêmea segundo ínstar), 31.VIII.2012, Mermudes *et al.* col. (DZRJ). Santos, (Alto da Serra), 2 larvas (1 macho e 1 fêmea) e 6 adultos), 9.XII.1922, Spi[tz] Coll. Lwedervaldt det. 1925 (MZSP).

15- *Passalus (Pertinax) punctatostriatus* Percheron

Passalus punctatostriatus Percheron, 1835 (adulto); **Schuster & Reyes-CASTILLO, 1981:96 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:16 (lista).

Padrão cerdas 1º ínstar: 6HPA, 0PD, 4PSL, 0MSD, 2MSL, 0MTD, 2MTL, 1TM, 0TSM, 1TL, 1AV9, 14AR.

Padrão cerdas 2º e 3º ínstar: 0HPA, 0PD, 0PSL, 0MSD, 0MSL, 0MTD, 0MTL, 1TM, 0TSM, 0TL, 1AV9, 10AR.

Discussão. Importante destacar que a presença de HPA, PSL, MSL, MTL é restrita ao primeiro ínstar larval, depois há uma perda dessas cerdas. Outro fator relevante é o número de cerdas no anel anal que varia de 10-14 cerdas como descrita por Schuster & Reyes-Castillo 1981.

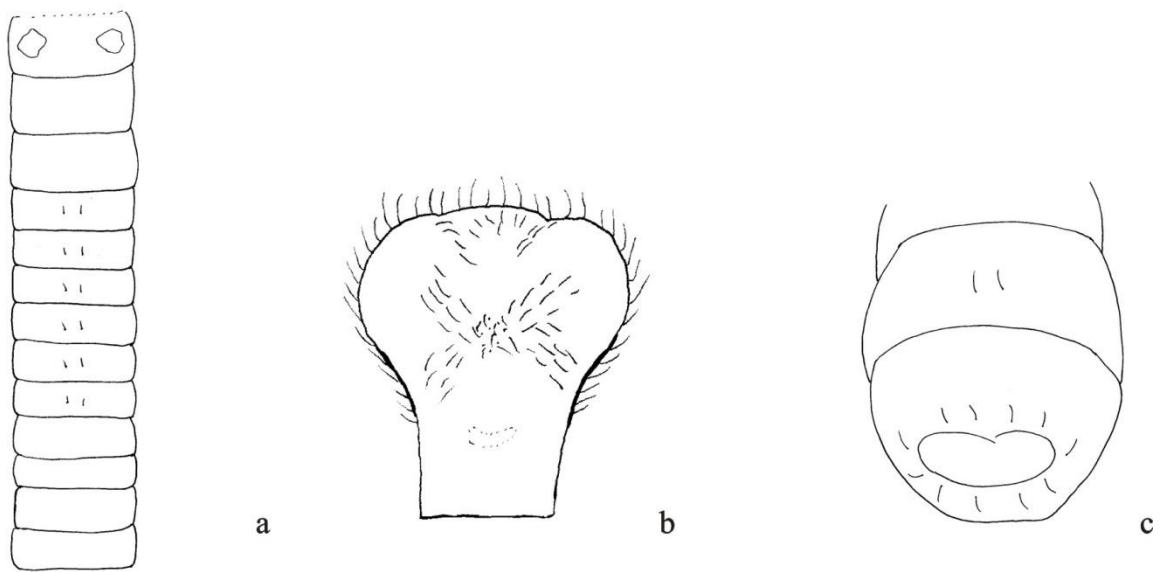
Material examinado. México. *Veracruz*: Jalapa, (Col. Cuahatemaca, 1170 m), 2 larvas, 4 adultos, 30.VIII.[19]86, P. Reyes, Vasconcelos y C Castillo col. *Tzararacua*, Michoacán (Bosque Pinolencino, 1450m), 13 larvas (3 larvas de 1º ínstar, 4 larvas de 2º ínstar, 6 larvas de 3º ínstar); , 21.III.[19]97, P. Reyes col. *Chiapas*, Mpio. Angel Albino (Monte Grand, Corzo, 980m), 2 pupas, 8 larvas, 4 adultos, 5.IX.[19]81, Reyes *et al* col.; *Chiapas*, Mpio. El Bosque (Finca Trinidad, 1450m), 9 larvas, 3 adultos, 4.IX.[19]81, M. L. Castillo col.; *Barranca de Patta*, Mpio. Xicotepec de Suarez, (1190m), 3 larvas, 31.VII.1982, Schuster &

Reyes-Castillo col. Guatemala. El Rosaario (300m, El Petén nr. Sauazche), 2 larvas (2° ínstar), 22.VIII.1976 Schuster col. (IEXA)

***Passalus (Mitrorhinus)* Kaup, 1871** (Figs 8 a-c)

Diagnose: O subgênero *Passalus (Mitrorhinus)* pode ser caracterizado por apresentar um par de cerdas tergal medial nos segmentos 1-6, um par de cerdas av9 e 10-11 AR. Epifaringe com grande diminuição no padrão de pigmentação quando comparado com os demais gêneros de Passalinae; com *clithrum* sem pigmentação; *laeotorma* e *dexiotorma* reduzidos marcados apenas por pigmentação na região marginal; *crepis* marcado por vestigial pigmentação. Entretanto este subgênero precisa ser melhor caracterizado com uma maior amostragem de espécies, mas provavelmente a epifaringe seja a região com maior informação taxonômica.

Figura 17. Esquema generalizado mostrando os caracteres de *Mitrorhinus*



Legenda: a) padrão geral de cerdas primárias; b) padrão geral da epifaringe; c) padrão geral de cerdas no anel anal.

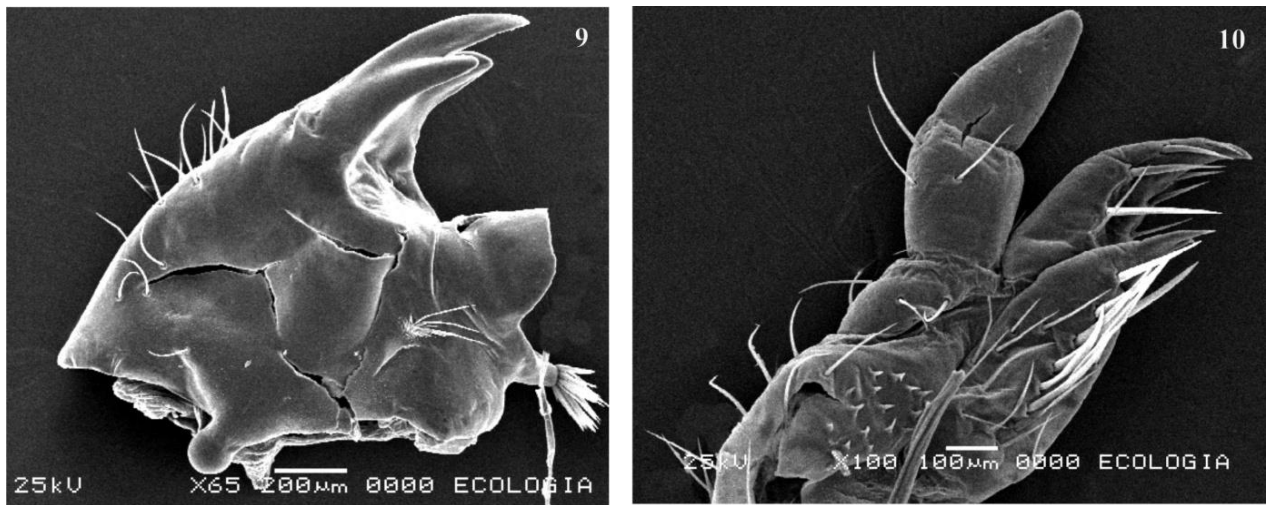
Fonte: Mattos, I. 2015.

16- *Passalus (Mitrorhinus) zikani* Luederwaldt (Figs 9-11).

Passalus zikani Luederwaldt, 1929 (adulto); Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:17 (lista).

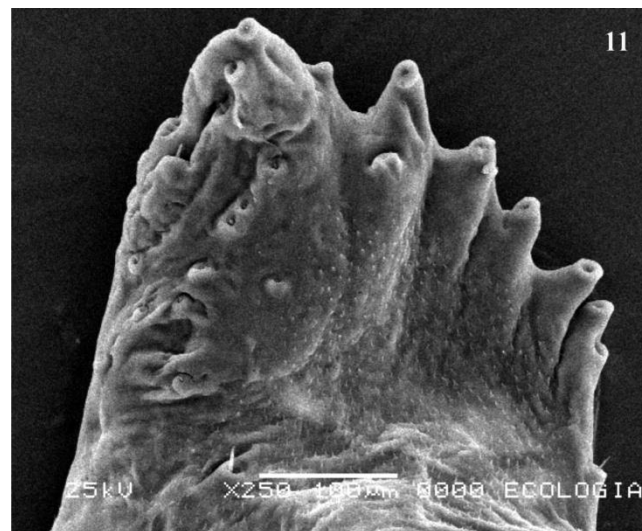
Descrição. Larva de terceiro ínstar, comprimento 17,50 mm, largura da cabeça 3,30 mm, largura do protórax 3,41 mm. Cápsula cefálica pubescente, ausência de cerdas pós antenais (OHPA). Sutura epicranial presente com ramos frontais em forma de V angulosos. Sutura coronal curta atingindo menos de 1/3 do comprimento da cápsula cefálica. Clípeo transversal e com cerdas. Labro transversal, pubescente, com margens lateral e apical arredondadas. Epifaringe com *corypha* arredondada e com muitas cerdas longas, *clithrum* sem pigmentação, mas com muitas cerdas diminutas, *acanthoparia* com cerdas longas, *acroparia* lisa, *chaetoparia* com cerdas longas, *pedium* com grupo de cerdas concentradas na região central, *laeotorma* e *dexiotorma* reduzidos marcados apenas por forte pigmentação na região marginal; *crepis* marcado por vestigial pigmentação. Mandíbulas (Fig 9), ápice tridentado, na região mediana da margem dorsal com doze cerdas e tegumento liso, região basal próximo a mola com tufo de cerdas. Maxila móvel (Fig 10); gálea com dez cerdas dispostas em duas fileiras; lacínia com duas fileiras de sete cerdas cada, região mediana com sete cerdas, ápice como dente; palpífero com quatro cerdas. Palpo maxilar com dois segmentos, segmento basal com três cerdas, segmento apical um pouco mais longo, ápice afilado e com diminutas microcerdas. Estipe alongado, tegumento microesculturado com escamas, margem dorsal com duas fileiras de quatro cerdas cada. Lábio dividido pré-mento e mento, pré-mento e mento com margem posterior como em duas linhas convergentes para trás, pré-mento com um par de cerdas a cada lado da margem posterior, mento curto com margem posterior afilada. Submento com um par de cerdas próximo a margem anterior. Pronoto com um par de áreas esclerosadas, com duas cerdas laterais (2PSL). Mesonoto e metanoto sem padrão de cerdas primárias (0MSD, 0MSL, 0MTD, 0MTL). Segmentos torácicos pubescentes, padrão de cerdas dorsal primária do tipo tergal medial uma por segmento (1TM) e tergal lateral uma a cada lado (1TL) dos segmentos 1-9. Perna metatorácica reduzida (Fig 11) e com sete protuberâncias, a apical modificada. Segmentos abdominais pubescentes, nono esternito abdominal com um par de cerdas (1AV9). Abertura anal em forma de T e anel anal com onze cerdas (11AR).

Figuras 18-19. *Passalus (Mitrorhinus) zikani*: 9, mandíbula; 10, maxila.



Fonte Mattos, I. 2015.

Figuras 20. *Passalus (Mitrorhinus) zikani*, perna metatorácica da larva.



Fonte Mattos, I. 2015.

Padrão de cerdas: 0HPA, 2PSL, 0MSD, 0MSL, 0MTD, 0MTL, 1TM, 0TSM, 1TL, 1AV9, 11AR.

Material examinado. Brasil. *Rio de Janeiro*: Teresópolis, (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha do Sino, S 22° 27' 4,8" W 43°00' 8,0", 1140 m, tronco A), 1 larva (macho,), 23.XI.2011, Mermudes & Mattos col. (DZRJ).

17- *Passalus (Mitrorhinus) spinifer* Percheron

Passalus spinifer Percheron, 1841:29 (adulto); **Schuster & Reyes-Castillo 1981 (larva)**;
Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:17 (lista).

Comentário. Este material não pode ser localizado na coleção IEXA. A descrição original de Schuster & Reyes-Castillo (1981) mencionou que as larvas de *P (M.) spinifer* não podem ser distinguidas das larvas do subgênero *Passalus (Pertinax)*. Pensamos que um estudo da epifaringe talvez indique caracteres importantes para a caracterização desta.

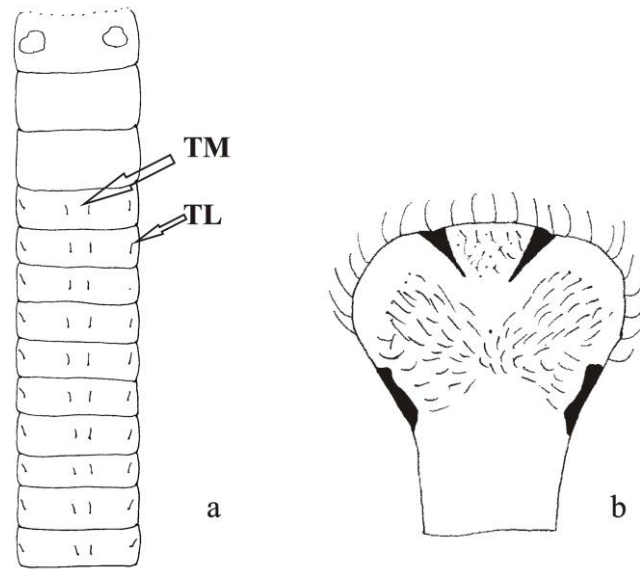
Subgênero *Passalus (Passalus)*

O subgênero *Passalus* encontra-se dividido em três seções e neste estudo apresentamos a caracterização por seção.

Seção *Phoroneus* (Figs 12 a-b)

A seção *Phoroneus* pode ser caracterizada pelo padrão de cerdas do tipo tergal medial e lateral com um par por segmento (1TM, 1TL), anel anal com numero de cerdas entre 12 e 18. A epifaringe deste grupo apresenta o *clitrum* com forte pigmentação, mais alongado que todos os outros gêneros inclusive seções do subgênero *Passalus*, *corypha* pubescente, *laeotorna* e *dexiotorma* reduzidos. Toda a região que compõe a *paria* com forte pubescência convergind para a região do *pedium*.

Figura 21. Esquema generalizado mostrando os caracteres da Seção Phoroneus



Legenda: a) padrão geral de cerdas primárias; b) padrão geral da epifaringe.
 Fonte: Mattos, I. 2015.

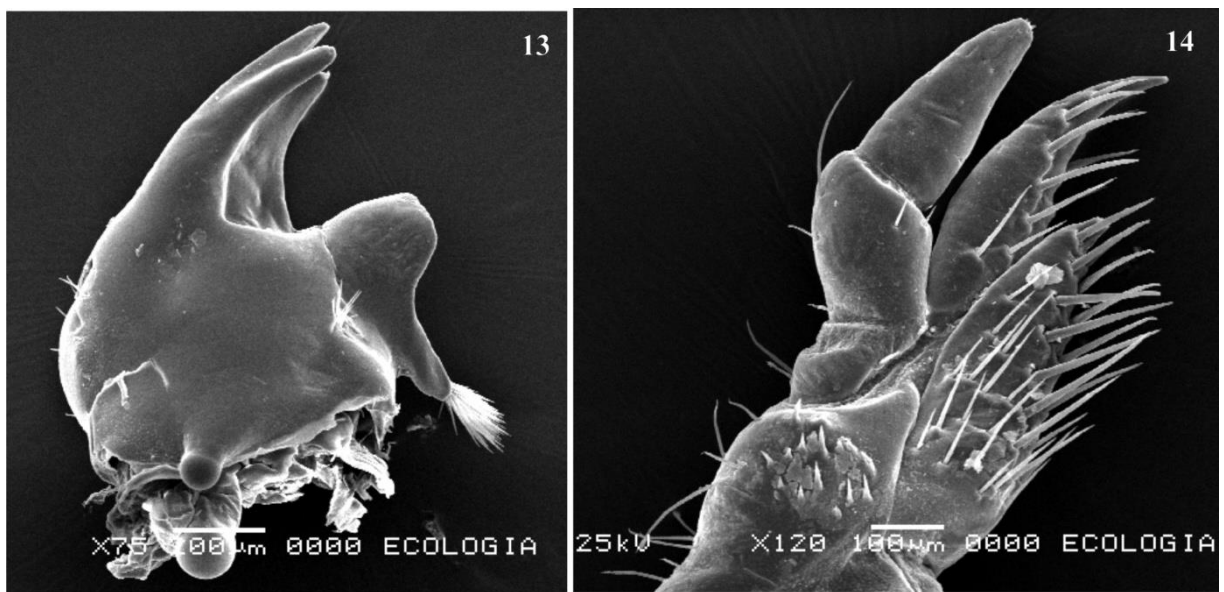
18- *Passalus (Passalus) denticollis* Kaup (Figs 13-15)

Passalus denticollis Kaup, 1869:11 (adulto); Mattos & Mermudes, 2014:261(lista).

Descrição: Larva de terceiro ínstar, comprimento 20,82-28,77 mm; largura da cabeça 1,99-2,488mm; largura do protórax 3,49-3,58mm. Sutura epicranial presente com ramos frontais em forma de Y. Sutura coronal curta, um terço do comprimento da cápsula cefálica. Cápsula cefálica glabra e lisa, com duas cerdas pós antenais (2HPA). Clípeo transverso e glabro. Labro transverso com margem anterior ligeiramente bissinuosa e com pilosidade. Mandíbulas (Fig 13), ápice tridenteado, com cinco cerdas esparsas na região médio apical da margem dorsal, região basal com pequenas cerdas esparsas, tegumento liso, região basal próximo a mola com tufo de cerdas. Maxila móvel (Fig 14); gálea com seis cerdas dispostas em duas fileiras no terço apical; lacínia com duas fileiras de seta cerdas cada e ápice afilado; palpífero com três cerdas. Palpo maxilar com dois segmentos, segmento basal com três cerdas no ápice, segmento apical um pouco mais longo, ápice afilado e com diminutas microcerdas. Estipe alongado, tegumento liso, margem dorsal com sete cerdas espessadas. Lábio; lígula arredondada e com margem de cerdas; pré-mento com fileira de cerdas na base de cada palpo labial; mento curto, margem posterior quadrada. Gula alongada fusionada ao submento. Pronoto com duas áreas esclerotinizadas com pelos esparsos, com 3 cerdas laterais pronotais (3PSL). Mesonoto e metanoto com duas cerdas laterias (0MSD, 2MSL, 0MTD; 2MTL).

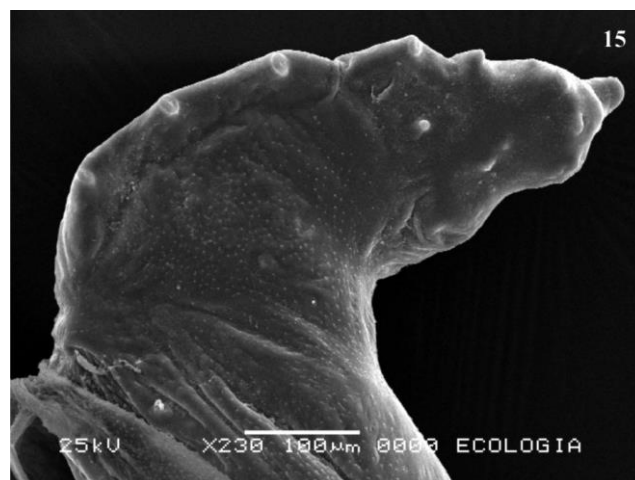
Segmentos torácicos sem pelos. Perna metatorácica (Fig 15) reduzida a um segmento, com seis protuberâncias apicais, tegumento microesculturado apenas na base. Abdômen toda superfície com intensa pilosidade. Padrão de cerdas dorsal primária do tipo tergal medial (1TM) e tergal lateral (1TL) um par por segmento. Abertura anal em linha mediana transversal; anel anal com 18 cerdas; um par de cerdas ventral abdominal no esternito 9 (1AV9).

Figuras 22-23. *Passalus (Passalus) denticollis*: 13, mandíbula; 14, maxila.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Figuras 24. *Passalus (Passalus) denticollis*, perna metatorácica da larva.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Padrão de cerdas 1° e 2° instar: 2HPA, 4PD, 0PSL, 0MSD, 2MSL, 0MTD, 1MTL, 1TM, 0TSM, 1TL, 1AV9, 12AR.

Padrão de cerdas 3 instar: 1TM, 1AV9, 10-18 AR.

Material examinado. Brasil. *São Paulo*: Piassaguera, (3 larvas macho, 3° instar), II.1911, Luederwaldt, col. (MZSP); Peruíbe, (1 larva macho 3° instar, 1 pupa, 4 adultos), 25-27.V.1982, exp. MZUSP col. (MZSP). *Rio de Janeiro*: Cachoeiras de Macacu, (Reserva Ecológica de Guapiaçú, REGUA, Trilha Amarela), 14.V.2011, Mermudes & Mattos col.; Paraty, (Parque Nacional Serra da Bocaina, T. Ouro, PNSB, Perequê, 78m, S22°56'58,4"W44°36'33,8") 02.II.2013, 1 larvas (2° instar), Mermudes & Mattos col; Cachoeiras de Macacu, (Reserva Ecológica de Guapiaçú, Trilha Marrom, 38m, S 22°26'41" W 42°46'18,2") 1 larva (1 instar), 12.X.2013, Mermudes *et al.* col. (DZRJ)

19- *Passalus (Passalus) ferenudus* Kuwert

Vatinius ferenudus Kuwert, 1898: 204. *Passalus (Passalus) ferenudus*, Luederwaldt, 1931:168; Fonseca & Reyes-Castillo 2004:17 (adulto); *Passalus (Pertinax) morio* Costa & Fonseca, 1986:61 (larva); Mattos & Mermududes, 2014:262 (lista).

Padrão de cerdas: 1TM, 1TL, 1AV9, 12AR.

Discussão. Esta espécie foi descrita por Costa & Fonseca (1986) como *Passalus (Pertinax) morio*, entretanto, através do exame do material de Nova Friburgo (RJ) e Peruíbe (SP) concluímos que a espécie trata-se de *Passalus ferenudus*, identificação corrobora com associação a seis adutos (fêmeas e machos) de ambas as localidades. O material referente a cidade de São Paulo coletado por Luederwaldt não foi localizado.

Material Examinado. Brasil. *Rio de Janeiro*: Nova Friburgo, 3 larvas (machos de 3° instar) e 4 adultos, 09.I.1981, Exp. MZSP col.; *São Paulo*: Peruíbe, 3 larvas (1 fêmea 3° instar, 1 macho e 1 fêmea de 2° instar) e 2 adultos machos., 28-30.VI.1982, Exp. MZUSP col. (MZSP).

20. *Passalus (Passalus) occipitalis* Eschscholtz

Passalus occipitalis Eschscholtz, 1829:21 (adulto); **Schuster & Reyes-Castillo, 1981:99 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:17 (lista); Mattos & Mermudes, 2014:262 (lista).

Padrão de cerdas: 1TM, 1AV9, 12AR.

Discussão. Por associação com dados de coleta seria *Passalus (Passalus) occipitalis*, Nossos exemplares diferem dos descritos por Costa & Fonseca 1986 e de Schuster & Reyes 1981, principalmente pelo padrão de cerdas.

Material examinado. Brazil, *Rio de Janeiro*: Angra dos Reis, Ilha Grande (Vila Dois Rios, Trilha da Parnaioca), 2 larvas, 12XI.2009, PPGGB col.

21. *Passalus (Passalus) quadricollis* Eschscholtz

Passalus quadricollis Eschscholtz, 1829:21 (adulto); **Costa & Fonseca, 1986:66 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:18 (lista); Mattos & Mermudes, 2014:62 (lista).

Padrão cerdas 2 ínstar: 2HPA, 0PD, 3PSL, 0MSD, 2MSL, 0MTD, 2MTL, 1TM, 0TSM, 1TL, 1AV9, 18AR.

Padrão cerdas 3 ínstar: 0HPA, 0PD, 0PSL, 0MSD, 0MSL, 0MTD, 0MTL, 1TM, 0TSM, 0TL, 1AV9, 10AR.

Discussão.: Larva descrita por Costa & Fonseca (1986) para parte do material no qual a série de Nova Friburgo (RJ) depositado na coleção de larvas do MZSP pertence a esta espécie.

A série de São Paulo (Peruíbe e Piasaguera) corresponde a espécie *Passalus (Passalus) denticollis* Kaup descrita pela primeira vez nesta publicação.

Material examinado. Brazil. *Rio de Janeiro*: Cachoeiras de Macacu, (Reserva Ecológica de Guapiaçu, Trilha Verde, 136m), 1 larva (macho, 2º ínstar), 27. IX.2013, Mattos *et al.* col. (DZRJ). Nova Friburgo (Muri), 1 larva (macho de 3º ínstar), 2 adultos, 05-09.I.1981, exp. MSUSP col. (MZSP).

22- *Passalus (Passalus) rusticus* Percheron

Passalus rusticus Percheron, 1835:61 (adulto); **Costa & Fonseca, 1986:63 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:18 (lista).

Padrão de cerdas 3º ínstar: 1TM1-7, 1AV9, 10AR.

Discussão. Larva descrita por Costa & Fonseca (1986) com base em larvas de terceiro ínstar 3 machos e 1 fêmea este material foi examinado.

Material examinado. Brasil. *São Paulo*: Salesópolis (Est. Biol. Boracéia), 4 larvas (3 machos e 1 fêmea de 3º ínstar), 2 adultos, 17.X.1982, Exp MZSP col. (MZSP).

23- *Passalus (Passalus) variiphyllus* Kuwert

Passalus variiphyllus Kuwert, 1891:184 (adulto); **Costa & Fonseca 1986:64 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:18 (lista).

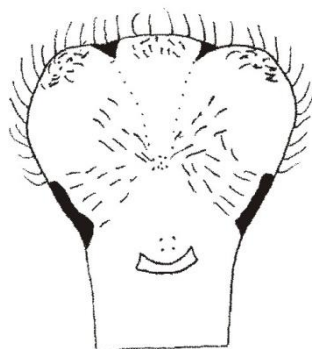
Padrão cerdas 3º ínstar: 2HPA, 3PSL, 2MSL, 2MTL, 1TM, 1TL, 1AV9, 18AR.

Material examinado. Brasil. *Amazonas*: Manaus (Campus Universidade FuA 100 m alt.), 2 larvas (machos), 1 pupa (macho), 19.V.1988, Fonseca & Reyes-Castillo col. / *Passalus variiphyllus* Kw, Reyes-Castillo det 88. (INECOL); Manaus, 3 larvas (2 de 3º ínstar e 1 de 1º ínstar), 1899, Bicego col. (MZSP).

Seção Petrejus (Fig 16)

A seção Petrejus não pode ser caracterizada apenas pelo padrão primário de cerdas, e a epifaringe apresenta mesmo padrão da Seção Neleus.

Figura 25. Esquema generalizado mostrando o padrão geral da epifaringe da Seção Petrejus.



Fonte: Mattos, I. 2015.

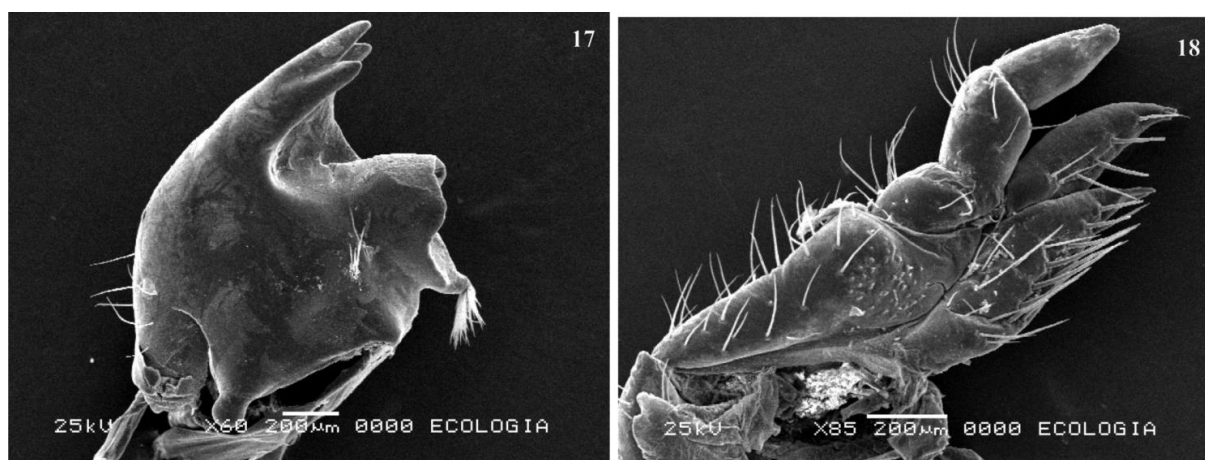
24- *Passalus (Passalus) aduncus* Erichson (Figs 17-19).

Passalus aduncus Erichson 1847:112 (adulto); Foseca & Reyes-Castillo, 2004:18 (lista).

Descrição: Larva de terceiro ínstar, comprimento 12,49-20,32mm; largura da cabeça 2,49-3,49mm; largura do protórax 3,16-5,16mm. Sutura epicranial presente com ramos frontais em forma de Y. Sutura coronal curta, um terço do comprimento da cápsula cefálica. Cápsula cefálica pubescente, cerdas pós antenais ausentes (0HPA). Clípeo transversal e glabro. Labro transversal com margem anterior ligeiramente bissinuada e com pilosidade. Mandíbulas (Fig 17) com sete cerdas dorsais na região basal da margem externa, um tufo de cerdas na região médio-basal próximo a mola, esta desenvolvida e lateralmente com forma de cachimbo. Maxila móvel (Fig 18); gálea com quatro cerdas dispostas longitudinalmente e duas cerdas na base da gálea, ápice em forma de foice; lacínia com dezesseis cerdas na margem dorsal dispostas em duas fileiras, afilada no ápice, região medial em grupo de sete cerdas e tegumento liso; palpífero, liso e pubescente. Palpo maxilar com artícuo basal com dez cerdas longas no ápice; cardo dividido em dois escleritos, cardo e justacardo. Pré-mento com grupo de cerdas nos lados abaixo dos palpos labiais; mento curto com margem posterior convergente; submento fundido a gula com dois grupos de cinco cerdas na laterais. Epifaringe com *corypha* arredondada e com muitas cerdas longas, *clithrum* pigmentado, *acanthoparia* com três fileiras de cerdas longas convergindo para o pedium, este com grupo de cerdas concentradas, *acroparia* lisa, *chaetoparia* com cerdas longas, *laeotorma* e *dexiotorma* com forte pigmentação. Pronoto com duas áreas esclerotizadas com pelos esparsos, com 8 cerdas laterais pronotais (8PSL) e um par de cerdas dorsais (1PD). Mesonoto e metanoto com três cerdas laterais e um par de cerdas dorsais (1MSD, 3MSL, 1MTD; 3MTL). Segmentos

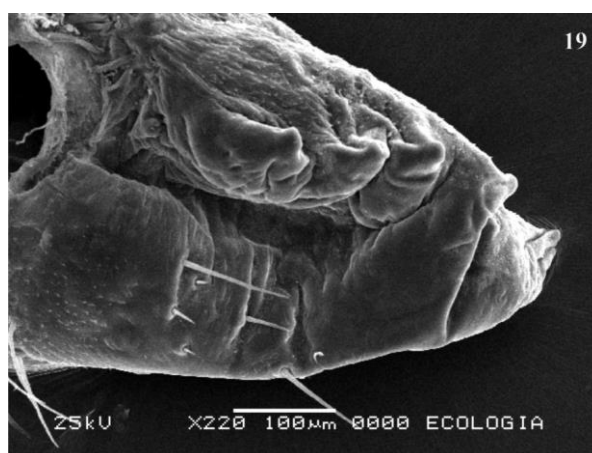
torácicos pubescentes. Perna metatorácica (Fig 19) reduzida a um segmento, com cinco protuberâncias, a apical modificada, tegumento microesculturado. Abdômen toda superfície com pilosidade. Padrão de cerdas dorsal primária do tipo dois pares de cerdas tergal medial (2TM) e tergal lateral (1TL) um par por segmento (1-9). Abertura anal em linha mediana transversal; anel anal com 18 cerdas; um par de cerdas ventral abdominal no esternito 9 (1AV9). Larvas de terceiro ínstar com redução no padrão de cerdas 0PSL, 0MSL, 0MTL, 0TL.

Figuras 26-27. *Passalus (Passalus) aduncus*: 17, mandíbula; 18, maxila.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Figura 28. *Passalus (Passalus) aduncus*, perna metatorácica.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Padrão cerdas: 1PD, 8PSL, 1MSD, 3MSL, 1MTD, 3MTL, 2TM, 1TL, 1AV9, 18AR.

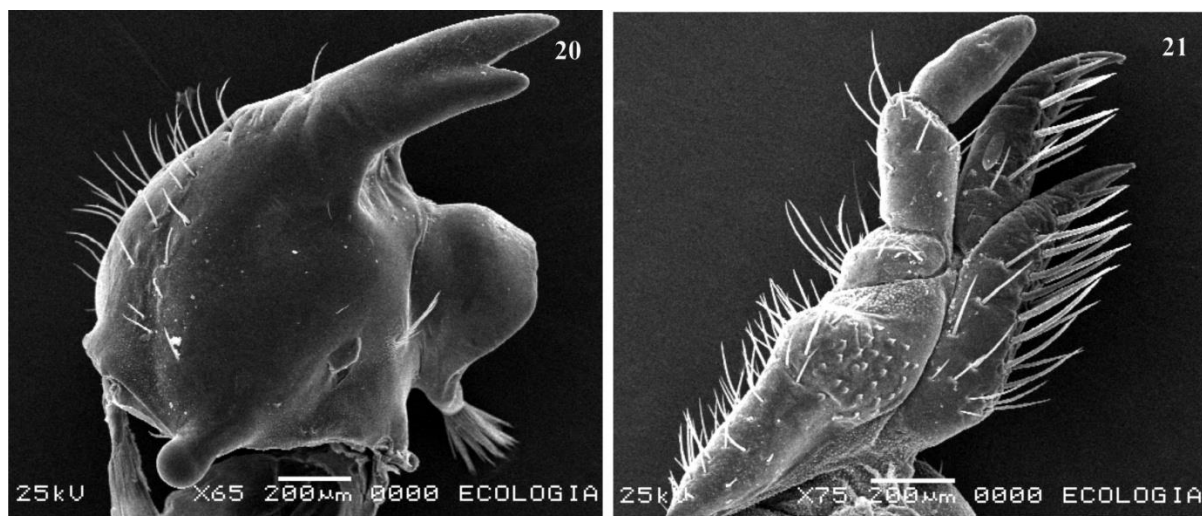
Material examinado. Brasil. *São Paulo*: São José do Barreiro (Parque Nacional Serra da Bocaina, 1451m, S22°24'1,7" W44°36'59,7"), 18.X.2013, 1 larva (fêmea 2^o instar). *Rio de Janeiro*: Itatiaia (Parque Nacional do Itatiaia, trilha Rui Braga, 1232m, S22°26'3,1" W44°37'31,6"), 18.VII.2012, 2 larvas (1^o instar e 1 macho de terceiro instar), Mermudes *et al* col. (DZRJ).

25-*Passalus (Passalus) nasutus* Percheron (Figs 20-22).

Passalus nasutus Percheron, 1835: 90 (adulto).

Descrição: Larva de segundo instar, comprimento 16,66mm; largura da cabeça 3,66mm; largura do protórax 4,33mm. Sutura epicranial presente com ramos frontais em forma de Y. Sutura coronal curta, um terço do comprimento da cápsula cefálica. Cápsula cefálica pubescente, sem cerdas pós antenais (OHPA). Clípeo transversal e glabro. Labro transversal com margem anterior ligeiramente bissinuosa e com pilosidade. Mandíbulas com muitas (Fig 20) cerdas dorsais em toda a margem, com um tufo de cerdas na região médio-basal próximo a mola. Maxila móvel (Fig 21); gálea com dez cerdas dispostas em duas fileiras, ápice em forma de foice; lacínia com vinte cerdas na margem dorsal dispostas em duas fileiras, afilada no ápice, tegumento liso e com cerdas esparsas; palpífero presente, pubescente. Palpo maxilar com artícuo basal com oito cerdas longas no ápice; estipe alongado, margem externa pubescente, tegumento microesculturado. Pré-mento com muitas cerdas de tamanho variado; mento curto, com cerdas esparsas, margem posterior arredondada; submento fundido a gula, com muitas cerdas de tamanho variado. Epifaringe com *corypha* arredondada e com muitas cerdas longas, *clithrum* pigmentado, *acanthoparia* com três fileiras de cerdas longas convergindo para o pedium, este com grupo de cerdas concentradas, *acroparia* lisa, *chaetoparia* com cerdas longas, *laeotorma* e *dexiotorma* com forte pigmentação. Pronoto com duas áreas esclerotinizadas pubescentes, sem padrão de cerdas primárias (OPSL, OPD). Mesonoto e metanoto sem padrão de cerdas primárias (OMSD, OMSL, OMTD; OMTL). Segmentos torácicos pubescentes. Perna metatorácica (Fig 22) reduzida a um segmento, com sete protuberâncias apicais. Abdômen toda superfície com pilosidade. Padrão de cerdas dorsal primária do tipo um par de cerdas tergal medial (1TM) um par por segmento (1-9). Abertura anal em linha mediana transversal; anel anal com 16 cerdas (16(AR)); um par de cerdas ventral abdominal no esternito 9 (1AV9).

Figuras 29-30. *Passalus (Passalus) nasutus*: 20, mandíbula; 21, maxila.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Figura 31. *Passalus (Passalus) nasutus*, perna metatorácica.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Padrão cerdas 2° ínstar: 1TM, 1AV9, 16AR.

Material examinado: Brasil. *Rio de Janeiro*: Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos), 1 larva (macho de 2° ínstar), 31.III.2013, Luis Felipe Silveira col. (DZRJ).

26- *Passalus (Passalus) plicatus* Percheron

Passalus plicatus Percheron, 1835:54 (adulto); **Costa & Fonseca, 1986:62 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:18 (lista).

Padrão de cerdas: 2-3 HPA; 3-5 PSL; 2 MSL; 2 MTL; 1 TM; 1 TL 1 AV9; 12-16 AR.

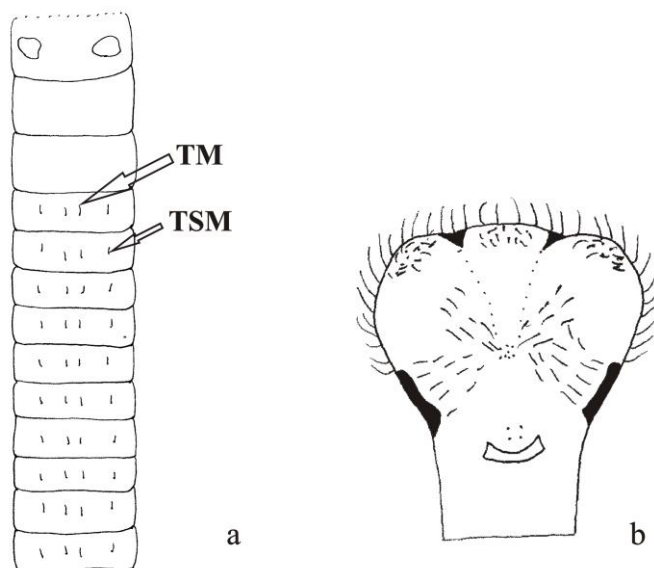
Material examinado: Brasil. *Rio de Janeiro:* Itatiaia (Parque Nacional do Itatiaia, Trilha Rui Braga, 1223 m, S22°27'21,4" W44°36'27,2"), 6 larvas (fêmeas, 2 de segundo ínstar e 4 de terceiro ínstar), 18.VII.2012, Mermudes *et al* col.; *São Paulo:* São José do Barreiro, (Parque Nacional Serra da Bocaina, trilha do ouro, 1438m, S22°45'5,3" W44°37'15,1"), 1 larva (macho segundo ínstar), 9.XI.2013, Mermudes *et al.* col. (DZRJ). *Minas Gerais:* Serra do Caraça (Tanque Grande), 1 larva (fêmea de 3° ínstar), 8.VII.1981, exp. MZUSP col. (MZSP).

Comentários. O lote de Minas Gerais (Serra do Caraça, Tanque Grande) do MZUSP coincidiu com a descrição apresentada acima. Porém, nosso material difere do material de Nova Friburgo-RJ descrito por Costa & Fonseca (1986), mas o adulto deste lote do MZSP confirmou a espécie.

Seção Neleus (Figs 23 a-b)

A seção Neleus pode ser caracterizada pelo padrão de cerdas do tipo tergal medial e submedial um par nos segmentos 1-5 (1TM, 1TSM), anel anal com numero de cerdas entre 10 e 12. A epifaringe deste grupo apresenta o *clitrum* reduzido e pigmentado, diferente dos outros gêneros inclusive seções do subgeneo *Passalus*, região onde estaria o *proplengmatium* pubescente, *corypha* pubescente, *laetorna* e *dexiotorma* reduzidos, a *chaetoparia* com forte pubescência convergindo para a região do *pedium*, *crepis* semicircular e com forte pigmentação.

Figura 32. Esquema generalizado mostrando os caracteres da Seção Neleus



Legenda a, padrão geral de cerdas primárias; b, Padrão geral da epifaringe.

Fonte: Mattos, I. 2015.

27- *Passalus (Passalus) coniferus* Eschscholtz

Passalus coniferus eschscholtz 1829:16 (adulto); **Schuster & Reyes-Castillo, 1981:97** (larva); Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:19 (lista); Mattos & Mermudes, 2014:262 (lista).

Este material não foi pode ser localizado no IEXA. Schuster & Reyes-Castillo (1981) ressaltaram que *P.(P.) coniferus* possui o padrão de cerdas típico de Neleus.

28- *Passalus (Passalus) elfriedae* Luederwaldt

Passalus elfriedae Luederwaldt, 1931:183 (adulto); **Schuster & Reyes-Castillo, 1981:97** (larva); Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:18 (lista).

Este material também não foi localizado no IEXA. Schuster & Reyes-Castillo (1981) descreveram que as cerdas tergal medial estão ausentes, e o padrão de cerdas sendo: 2HPA, 2-3 PSL; 2 MSL, 2 MTL.

29- *Passalus (Passalus) interstitialis* Eschscholtz

Passalus interstitialis Eschscholtz, 1829:18 (adulto); **Schuster & Reyes-Castillo, 1981:98** (larva); Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:20 (lista).

Padrão de cerdas 3º ínstar: 0 HPA; 0 PSL; 0 MSL; 0 MTL; 1 TM; 1TSM, 0 TL 1 AV9; 10-12 AR.

Discussão. Larva de segundo ínstar com um par de cerdas tergal submedial por segmento (1TSM), os demais caracteres são idênticos as larvas de terceiro ínstar.

Material examinado. México. *Nayarit*, San. Blas. 1 larva, 24.VI.68, G Halffter & P. Reyes col. Peru. *Madre de Dios*: Prov. Tambopata (Reserva Natural de Tambopata, 260 m), 4 larvas (2 larvas de 2 ínstar e 2 larvas de 3ínstar) , 19-20.X.1983, P. Reyes-Castillo col. (IEXA)

30- *Passalus (Passalus) punctiger* Lepeletier & Serville

Passalus punctiger Lepeletier & Serville, 1825 (adulto); **Bruch, 1942:4 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:20 (lista); Mattos & Mermudes, 2014:263 (lista).

Padrão de cerdas: 0-3HPA; 4PSL; 0MSD, 2MSL, 0MTD; 2MTL; 1 TM; 1TSM, 0 TL 1 AV9; 10 AR.

Discussão. Para Bruch (1942) o labro é subelíptico, superfície do corpo fina e densamente pontuada; abertura anal triangular.

Larva de terceiro ínstar com presença de uma ou sem cerdas pós antenais (0-1HPA) os demais caracteres são idênticos as larvas de primeiro e segundo ínstar.

Material examinado. Mexico. *Chiapas*, Chansazad (La canja), 4 larvas, 17.VII.[19]77, Reyes-Castillo col./*Passalus punctiger* Lepeletier & Serville, Reyes-Castillo det. 89; *Michoacan*, Tazararacua, (1450 m), 15 larvas (3 larvas de primeiro ínstar, 8 larvas de segundo, ínstar e 4 larvas de terceiro ínstar), 21.VIII.[19]97, Reyes-Castillo col (IEXA).

31- *Passalus (Passalus) interruptus* (Linnaeus)

Scarabaeus interruptus Linnaeus, 1758 (adulto); **Schuster & Reyes-Castillo, 1981 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:19 (lista).

Padrão de cerdas: 0HPA; 0PSL; 0MSD, 0MSL, 0MTD; 0MTL; 1 TM; 1TSM, 0-1 TL 1 AV9; 10 AR.

Material examinado. Trinidad. *St. Andreo Contry* (perto Sangre Grande), P. Hunter & W.T. Atyeo col., 4 larvas (1 macho and 3 fêmea)/ *Passalus (Pass) interruptus* (Lin) 27.III.1927, Reyes-Castillo det. 87 (IEXA). Brasil. *São Paulo*: Botucatu (parque das Cataratas, 2 larvas (2 fêmeas de 3° ínstar), 16.X.1980, PPG col. (MZSP).

31- *Passalus (Passalus) interruptus* (Linnaeus)

Scarabaeus interruptus Linnaeus, 1758 (adulto); **Schuster & Reyes-Castillo, 1981 (larva)**; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004:19 (lista).

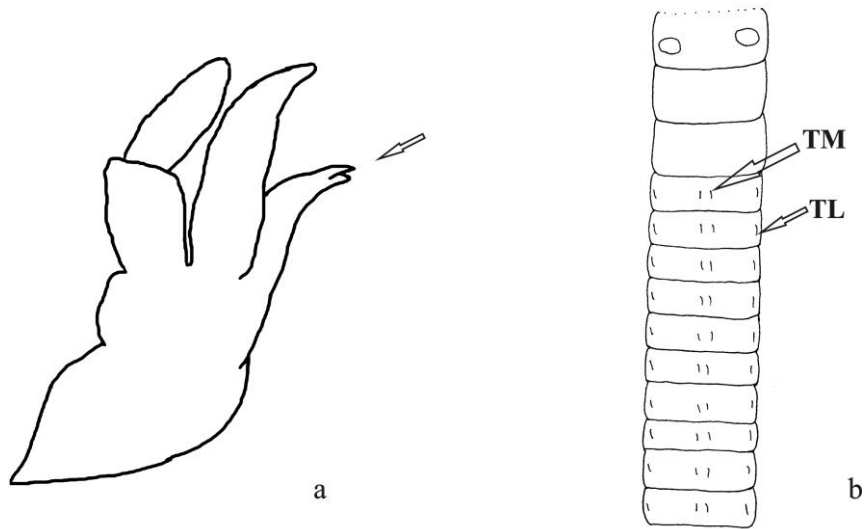
Padrão de cerdas: 0HPA; 0PSL; 0MSD, 0MSL, 0MTD; 0MTL; 1 TM; 1TSM, 0-1 TL 1 AV9; 10 AR.

Material examinado. Trinidad. *St. Andreo Contry* (perto Sangre Grande), P. Hunter & W.T. Atyeo col., 4 larvas (1 macho and 3 fêmea)/ *Passalus (Pass) interruptus* (Lin) 27.III.1927, Reyes-Castillo det. 87 (IEXA). Brasil. *São Paulo*: Botucatu (parque das Cataratas, 2 larvas (2 fêmeas de 3° ínstar), 16.X.1980, PPG col. (MZSP).

Proculini (Fig 24)

Segundo Schuster & Reyes-Castillo (1981) o padrão básico de cerdas primárias das espécies de Proculini é caracterizado pela presença de uncus da lacínia bífido, um par de cerdas tergal medial (1TM) e lateral (1TL) e mais de doze cerdas no anel anal (+12AR).

Figura 33. Esquema generalizado mostrando os caracteres de Proculini

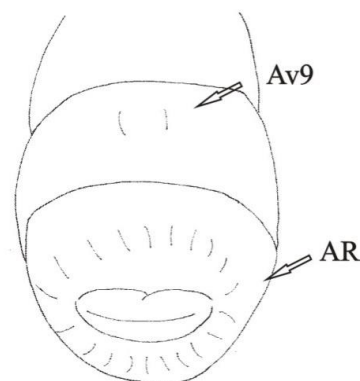


Legenda: a, maxila, seta indica ápice bífido da lacínia, b, padrão geral de cerdas primárias.
Fonte: Mattos, I. 2015.

Veturius (Fig. 25)

Diagnose. As larvas do subgênero *Veturius* se caracterizam por apresentar um par de cerdas no ventrito abdominal nove (1AV9) e anel anal com doze a vinte e três cerdas (12-23AR).

Figura 34. Esquema generalizado do anel anal (AR) e do ventrito abdominal Av9 de *Veturius* (*Veturius*).



Fonte: Mattos, I. 2015.

32- *Veturius (Veurius) assimillis* Weber

Salazar-Niño (2015) – descrição da larva.

Padrão de cerdas: 3HPA, 3PSL, 2MSL, 2MTL, 1TM, 1TL, 1AV9, 12AR.

Material examinado. Brazil. *Rio de Janeiro*: Casimiro de Abreu, (Reserva Biológica União, trilha das 3 pontes, 15m, S22°24'45,4" W42°02'00,5"), 1 larva fêmea (3° ínstar), 28.X.2012, Mermudes *et al.* col. (DZRJ).

33- *Veturius (Veturius) yahua* Boucher

Veturius (Veturius) yahua Boucher, 2006: 442;

Veturius (Veturius) platyrhinus non (Hope & Westwood, 1845) Costa & Fonseca, 1986 (larva).

Padrão de cerdas: 3HPA, 3PSL, 2MSL, 2MTD, 1PD, 2MSD, 1MTD, 1TL, 1TM, 1TSM, 16AR, 1AV9.

Discussão. Larva descrita sucintamente como *Veturius (Veturius) platyrhinus* (Hope & Westwood, 1845) por Costa & Fonseca (1986). O material citado pelo autores foi examinado e acrescentamos a descrição original que a epifaringe apresenta o mesmo padrão geral de *Veturius (Veturius)*; mento curto, margens posteriores convergindo para o centro, arredondada e submento fundido à gula. Outra nota se refere a localidade Costa Rica, citada pelos autores da descrição original como de Goiás, aqui corrigimos esta localidade que atualmente município de Mato Grosso do Sul.

Material examinado: Brasil. *Mato Grosso do Sul*: Costa Rica, 3 adultos, 1 larva (fêmea de 3° ínstar), 21-24.X.1984, S. A. Vanin & E. J. H. Bechara col. (MZSP).

34- *Veturius (Vetuirus) sinuatus* (Eschscholtz)

Passalus sinuatus Eschscholtz, 1829:25 (adulto).

Veturius (Veturius) sinuatus; Boucer, 2006: 448; Mattos & Mermudes, 2014:264 (lista).

Veturius transversus non Dalman; Costa & Fonseca, 1986: 58 (larva, parte).

Veturius cephalotes non Lepeletier & Serville; Costa & Fonseca, 1986: 58 (larva).

Padrão de cerdas: 3 HPA; 3 PSL; 2 MSL; 2 MTL; 1 TM; 1 TL; 1 AV9; 16 AR.

Discussão. Costa & Fonseca (1986) descreveram esta larva como sendo de *Veturius cephalotes* (Lepeletier & Serville, 1825) com base em material de São Paulo. Entretanto, *V. cephalotes* é uma espécie de distribuição amazônica de acordo com Boucher (2006). O material de dois adultos e uma exúvia larval conservados e provenientes de Salesópolis – SP confirmaram o que foi apontado por Boucher (2006) e trata-se de material de *Veturius (Veturius) sinuatus* Eschscholtz.

Enquanto que o material de Nova Friburgo - RJ foi utilizado como parte para a descrição da larva de uma outra espécie *V. transversus* (Dalman, 1817). O exame do material que constou de 1 larva (3º ínstar), 1 adulto, 1 pupa são de fato *Veturius (Veturius) sinuatus* como apontado por Boucher (2006).

Material examinado. Brasil, *Rio de Janeiro*: Itatiaia (Parque Nacional do Itatiaia, Trilha Três Picos, 1020 m, S 22°26'13,9" W 44°36'30,1"), 1 larva, 19.VII.2012, Mermudes *et al* col. Teresópolis (Parque Nacional da Serra dos Órgãos, PARNASO, Garrafão), 8-10.XII.2010, 4 larvas (2 larvas na 1º colônia e 2 larvas na 2º colônia), Silveira col. *São Paulo*: São José do Barreiro, (Parque Nacional Serra da Bocaina, 1646m, S22°43'40,9" W44°36'43,3"), 1 larva macho (DZRJ); Nova Friburgo (Muri), 1 larva (3º ínstar), 1 adulto, 1 pupa, 5-9.I.1980, exp. MZUSP col. (MZSP); Salesópolis (Est. Biol. Da Boracéia), 2 adultos, 1 exúvia larval (3º ínstar) 22-25.X.1982, excur. DZUSP col. (MZSP).

35- *Veturius (Veurius) transversus* (Dalman) (Figs 26-28).

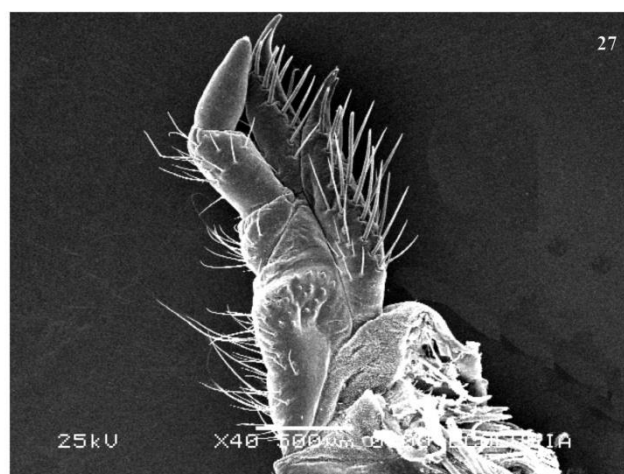
Passalus transversus Dalman, 1817: .

Veturius (Veturius) transversus; Fonseca & Reyes-Castillo, 2004: 11 (lista); Mattos & Mermudes, 2014:264 (lista).

Descrição: Larva de 3º ínstar, comprimento 46,58-46,64mm; largura da cabeça 5,29-5,33mm; largura do protórax 8,64-8,66mm. Sutura epicranial presente com ramos frontais em forma de V angulosos. Sutura coronal quase metade do comprimento da cápsula cefálica. Cápsula cefálica pubescente, três cerdas pós-antenas (3HPA) passando o ápice da antena quando estendidos para a frente. Clípeo transversal e pubescente. Labro transversal, pubescente, margem anterior bissinuosa. Epifaringe com *corypha* arredondada e com cerdas longas, *clithrum* pigmentado, *chaetoparia* com três fileiras de cerdas longas convergindo para o

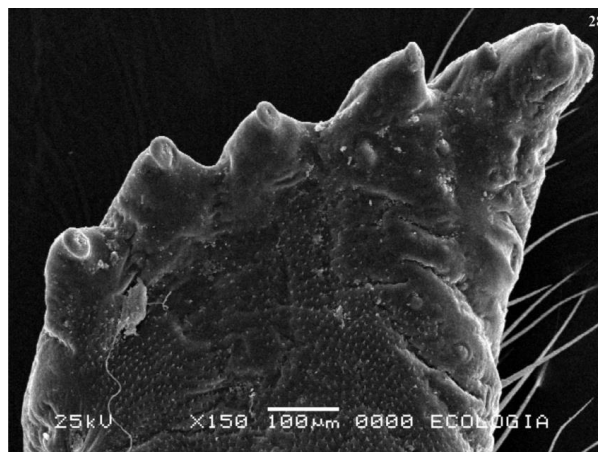
pedium, este com grupo de cerdas concentradas, *acroparia* lisa, *acanthoparia* com cerdas longas desde a região mediana até a apical, na região basal glabra, *laeotorma* e *dexiotorma* com forte pigmentação. Mandíbulas móveis (Fig 26), simétricas, forma triangular, ápice tridentado, margem externa pubescente, região basal próximo a mola com tufo de cerdas, molabem desenvolvida, *brustia* presente. Maxila móvel (Fig 27); gálea falciforme, margem com duas filas de sete cerdas cada, teumento liso; lacínia com ápice bífido, com vinte e nove cerdas dispostas em quatro fileiras longitudinais; palpífero amplamente pubescente. Palpos maxilares com dois segmentos com o segmento basal mais longo que o segundo e catorze cerdas. Lábio dividido em pré-mento e mento; lígula arredondada e margem de cerdas; palpo labial com dois segmentos. Gula fusionada ao submento e sutura gular presente. Pronoto pubescente, duas áreas esclerosadas com três a quatro cerdas dorsal lateral e uma dorsal, (3-4PSL, 1PD). Meso e metanoto com um par de cerdas laterais e um dorsal (1MSD, 1MSL, 1MTD, 1MTL). Segmentos torácicos pubescentes, padrão de cerdas primárias do tipo tergal medial e tergal lateral um par por segmento (1TM, 1TL). Perna metatorácica (Fig 28) reduzida a um segmento com cinco protuberâncias, a apical modificada, tegumento microesculturado. Segmentos abdominais pubescentes, um par de cerdas ventral abdominal no esternito 9 (1AV9). Abertura anal transversa; anel anal com dezoito ou dezenove cerdas longas (18-19AR).

Figuras 35-36. *Veturius (Veturius) transversus*: 26, mandíbula, 27, maxila.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Figura 37 - *Veturius (Veturius) transversus*, perna metatorácica.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Padrão de cerdas: 3 HPA; 1 PD; 3-4 PSL; 1MSD, 1MSL, 1MTD, 1MTL; 1TM, 1TL, 1 AV9; 18-19 AR.

Discussão. A larva descrita e figurada por Costa & Fonseca (1986) não corresponde a espécie *Veturius (Veturius) transversus*. Boucher (2006) cita a incongruência com base na distribuição do material examinado. Nós examinamos material de Costa & Fonseca (1986) depositado na coleção de larvas do MZSP e constatamos que o material do Peru se refere a *Veturius (Veturius) tarsipes* Boucher, 2006. Enquanto que o material assinalado para o Brasil, Mato Grosso (Chapada dos Guimarães e Limoeiro) corresponde na verdade a *Veturius (Veturius) sinuosus*. Por outro lado, material citado para o Rio de Janeiro e São Paulo se refere na verdade a *Veturius (Veturius) sinuatus* (vide acima).

A larva de *Veturius (Veturius) transversus* é então descrita pela primeira vez aqui com o material de Angra dos Reis no Rio de Janeiro.

Material examinado. BRASIL. *Rio de Janeiro*: Angra dos Reis (Vila Dois Rios, Trilha do Caxadaço), 20.VII.2008, 9 larvas, Projeto Coleoptera col.; Trilha da Parnaioca, out./2007, 1 larva, Mermudes & Mattos col. (DZRJ).

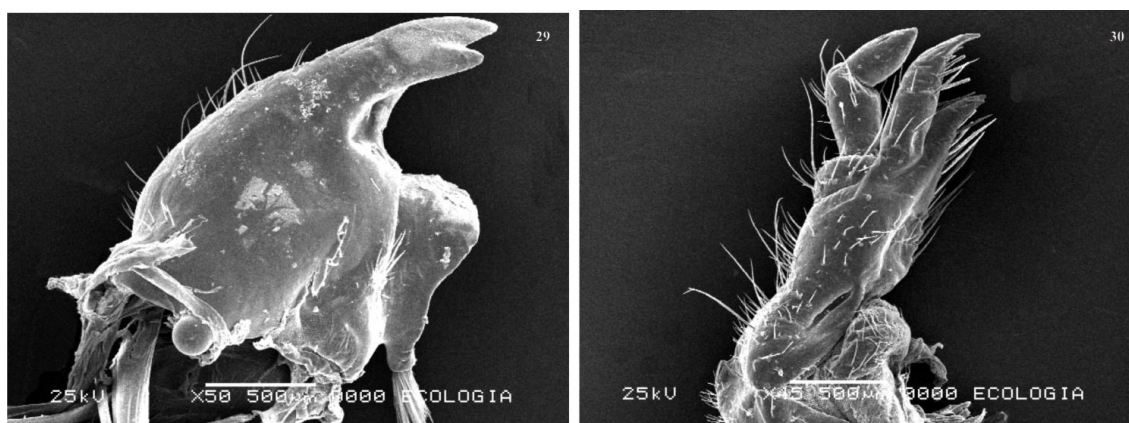
36- *Veturius (Veurius) sinuosus* (Drapiez) (Fig 29-31).

Passalus sinuosus Drapiez, 1820:324 (adulto).

Veturius (Veturius) sinuosus; Boucher, 2006: 486.

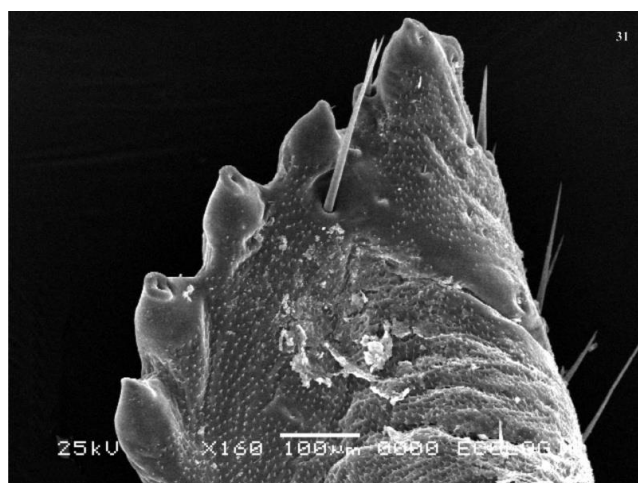
Descrição: Larva de terceiro ínstar, comprimento 46,64mm; largura da cabeça 5,33mm; largura do protórax 8,66mm. Sutura epicranial presente com ramos frontais em forma de Y angulosos. Sutura coronal quase metade do comprimento da cápsula cefálica. Cápsula cefálica pubescente, seis cerdas pós-antenas (6HPA) passando o ápice da antena quando estendidos para frente. Clípeo transverso e pubescente. Labro transverso, pubescente, margem anterior bissinuosa. Epifaringe com *corypha* arredondada e com cerdas longas, *clithrum* pigmentado, *chaetoparia* com três fileiras de cerdas longas convergindo para o pedium, este com grupo de cerdas concentradas, *acroparia* lisa, *acanthoparia* com cerdas longas desde a região mediana até a apical, na região basal glabra, *laeotorma* e *dexiotorma* com forte pigmentação. Mandíbulas móveis (Fig 29), simétricas, forma triangular, ápice tridentado, margem externa pubescente, superfície mesal deprimida e curva, área latero basal próximo a mola em declive e com tufo de cerdas agrupadas. Maxila móvel (Fig 30); gálea falciforme e margem com fila de cerdas; lacínia com ápice bífido e margem de duas filas de cerdas. palpífero presente e pubescente. Palpos maxilares com dois segmentos com o segmento basal mais longo que o segundo e com fileira de cerdas. Lábio dividido em pré-mento e mento e submento; lígula arredondada e margem de cerdas; palpo labial com dois segmentos. Mento curto Gula fusionada ao submento e sutura gular presente. Pronoto pubescente, duas áreas esclerosadas com quatro cerdas dorsal lateral e um par dorsal, (4PSL, 1PD). Meso e metanoto com um par de cerdas laterais e um dorsal (1MSD, 1MSL, 1MTD, 1MTL). Segmentos torácicos pubescentes, padrão de cerdas primárias do tipo tergal medial e tergal lateral dois pares por segmento, um par tergal submedial e um par lateral (1TM, 1TL, 1TSM). Perna metatorácica (Fig 31) reduzida a um segmento e cinco dentes apicais. Segmento abdominais pubescentes, um par de cerdas ventral abdominal no esternito 9 (1AV9). Abertura anal transversa; anel anal com 22 a 23 cerdas longas (22-23AR).

Figuras 38-39. *Veturius (Veturius) sinuosus*: 29, mandíbula; 30, maxila.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Figura 40. *Veturius (Veturius) sinuosus*, perna metatorácica.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Padrão de cerdas: 6HPA, 4PSL, 1PD, 1MSD, 1MSL, 1MTD, 1MTL, 1TM, 1TL, 1TSM, 1AV9, 22-23AR.

Discussão. A larva desta espécie é descrita aqui pela primeira vez com acréscimo de parte do material citado por Costa & Fonseca (1986) como de *Veturius (V.) transversus* do Estado do Mato Grosso (Chapada dos Guimarães e Limoeiro).

Material examinado. BRASIL. *Rondônia*: Vilhena (560 m), 2-7.VI.1988, CRV Fonseca & P Reyes-Castillo col. /*Veturius sinuosus* (Drapiez) Boucher det 1989 , 1 macho e 2 fêmeas (INECOL). Mato Grosso: Limoeiro (Pantanal-Taimã) 1 fêmea de 3° ínstar, 8.VIII.1980, L. R. Fontes col. (MZSP)

Discussão

Os principais estudos da taxonomia larval de Passalidae são de Schuster & Reyes-Castillo (1981) e Schuster (1992) que apresentaram caracteres diagnósticos na separação das tribos Passalini e Proculini enfatizando similaridades e diferenças entre as duas, como o número de cerdas no anel anal.

Através do exame de material coletado neste estudo acrescido do material citado por Schuster & Reyes-Castillo (1981) e de Costa & Fonseca (1986) concluímos que a identificação morfológica das espécies só é possível por associação com seus adultos co-específicos.

O padrão de cerdas primárias e a quetotaxia da epifaringe são apresentados como caracteres diagnósticos para os gêneros de Passalinae do Brasil. Esta evidência refuta a proposta de Schuster & Reyes-Castillo (1981) de que o padrão de cerdas primárias e, de Costa & Fonseca (1986) de que o número de dentes presentes na perna metatorácica são caracteres úteis para diferenciação das espécies de larvas.

A grande homogeneidade observada nas espécies não nos permite caracterizá-las, entretanto a quetotaxia das peças bucais, o padrão de cerdas, a forma, posição e tamanho das pernas metatorácicas pode ser utilizada para caracterizar tribos, gêneros e ou subgêneros corroborando Schuster & Reyes-Castillo (1981).

Veturius é um gênero de difícil identificação e conseqüentemente com grande número de erros de identificação perpetuados na literatura como também nas principais coleções do Brasil. Durante o desenvolvimento deste estudo tivemos a oportunidade de estudar com auxílio pessoal do Boucher grande parte do material-tipo do gênero depositado no MNHN e deste modo me certificar de que todo o material agora citado está corretamente identificado.

Assim, com o aporte da revisão para o gênero *Veturius* proposta por Boucher (2006) e após o exame do material-tipo dos adultos depositado no MNHN e do material das larvas e adultos depositadas no MZSP, os prognósticos de Boucher (*op cit*) foram corroboradas em relação aos erros de identificação encontrados em Costa & Fonseca (1986) para as espécies *Veturius (Veturius) sinuatus*; *Veturius (Veturius) transversus*; *Veturius (Veturius) cephalotes* e *Veturius (Veturius) platyhinus*.

Deste modo, *Veturius (Veturius) sinuatus* foi descrita com base no material citado por Costa & Fonseca (1986) como sendo de *Veturius (Veturius) cephalotes* e também parte do material citado para *Veturius (Veturius) transversus*.

As espécies *Veturius (Veturius) transversus* e *Veturius (Veturius) sinuosus* são descritas pela primeira vez aqui, enquanto que no material do Peru (Cuzco) citado como sendo de *Veturius (Veturius) transversus* na verdade se refere a *Veturius (Veturius) tarsipes*.

Outra correção se refere à *Spasalus cristinae*, espécie endêmica de Mata Atlântica, foi descrita como sendo *Spasalus crenatus*, espécie de distribuição amazônica.

Adicionalmente apresentamos a descrição inédita de quatro larvas de Passalinae: *Passalus (Mitrorhinus) zikani* Luederwaldt, 1929; *Passalus (Passalus) denticollis* Kaup,

1869; *Passalus (Passalus) aduncus* Erichson, 1847 e *Passalus (Passalus) nasutus* Percheron, 1835 e duas de Proculini: *Veturius (Veturius) sinuosus* e *Veturius (Veturius) transversus*.

Para as espécies da fauna brasileira os caracteres mais informativos são caracteres relacionados às peças bucais, principalmente epifaringe e mandíbula, além dos tradicionais caracteres de padrão geral de cerdas primárias, número, forma e tamanho dos dentes apicais das pernas metatorácicas.

Com o presente trabalho, os principais caracteres larvais das tribos Passalini e Proculini relacionados à fauna Neotropical são corroborados (Schuster & Reyes-Castillo, 1981; Costa & Fonseca, 1986 e Schuster, 1992) e a caracterização inédita dos gêneros de Pasalinae (*Paxillus*, *Spasalus*, *Passipassalus*, *Passalus* e *Vetutius*) é fornecida com o acréscimo de seis larvas no número total de larvas descritas.

Agradecimentos

Agradecemos especialmente ao Dr. Pedro Reyes-Castillo (INECOL; México) e a Dra. Cleide Costa (MZSP) por disponibilizarem a coleção de larvas; ao técnico Tiburcio Laez pelo aporte nas fotográficas eletrônicas e a FAPERJ (Processo 26/100.030/2014) pela bolsa de estágio de doutorado no exterior.

6 SEQUÊNCIAS DE DNA PARA A ASSOCIAÇÃO DE LARVAS E ADULTOS DE PASSALIDAE (COLEOPTERA)

Resumo

A delimitação de espécies através de dados moleculares foi utilizada para associar adultos e larvas de Passalidae como uma alternativa eficaz na identificação de larvas devido à dificuldade de identificar as larvas isoladamente. Foram coletadas larvas de Passalidae em diferentes Unidades de Conservação do sudeste do Brasil e alocadas em quinze morfótipos. Esses foram associados a espécies nominais de Passalidae através de 36 sequências parciais de COI (478 pb) de larvas e adultos de sete espécies. Com base em uma análise de *neighbor-joining* com o modelo de distância Kimura-2-parâmetros (K2P) encontramos oito linhagens incluindo representantes de todos os morfótipos utilizados na análise. Estas larvas foram associadas com adultos previamente identificados e a divergência interespecífica variou de 0,01 a 0,06. Conduzimos uma análise de inferência Bayesiana visando acessar o suporte dos clados recuperados. Este trabalho representa a primeira tentativa para mostrar os valores de divergência para espécies de Passalidae no Neotrópico.

Palavras-Chave. Passalidae, larva, COI, Mata Atlântica.

INTRODUÇÃO

As larvas de Passalidae ocorrem em galerias de troncos caídos junto com os adultos nas colônias e as espécies apresentam baixa capacidade de dispersão (Schuster & Cano, 2006). Os estudos sobre a identificação de larvas para a família baseiam-se essencialmente por associação de dados de coleta e criação segundo Schuster & Reyes-Castillo (1981), Schuster (1991, 1992), Costa & Fonseca (1986) e Costa *et al.* (1988). Entretanto, apesar de estudos morfológicos detalhados, a identificação das larvas de passalídeos ainda é incerta, fato evidenciado por Schuster & Reyes-Castillo (1981) em uma revisão sobre larvas do Novo Mundo.

Outro aspecto reside ao fato das florestas tropicais abrigarem troncos com colônias grandes, detentoras de mais de uma espécie de adultos e diferentes estágios de vida (Luederwaldt, 1931). Em casos como este, a identificação das larvas precisa ser confirmada por outros métodos evitando a divulgação de resultados incongruentes.

Para a família Passalidae não existem estudos de associação de indivíduos em diferentes estágios de vida utilizando técnicas moleculares, como também não existe na literatura estudos relatando a divergência genética (interespecífica e intraespecífica) para a família.

A delimitação de espécies através da análise de um fragmento do genoma, ou seja, a identificação de espécies a partir de dados moleculares não é um conceito novo e possui citação na literatura com resultados positivos (Simon *et al.* 1994; Herbert *et al.* 2003, Jinbo *et al.* 2011).

A aplicação de técnicas moleculares, como a conhecida como *barcoding*, visa encontrar um marcador padrão para ser utilizado na identificação molecular das espécies, e desta forma, caracterizar a diversidade biológica (Simon *et al.* 1994; Herbert *et al.* 2003).

O marcador padrão proposto é um gene mitocondrial mais especificamente a subunidade I da citocromo oxidase (COI), e posteriormente passou a ser chamado de DNA *barcoding* em referência ao código de barras universal pelo projeto *The International Barcode of Life Project* (Projeto Internacional de Códigos de Barra da Vida) (Herbert *et al.* 2003). Este fragmento apresenta características que permitem a discriminação de espécies muito relacionadas, como grupos filogeográficos dentro de uma única espécie. Isso pode ser explicado devido à evolução do gene COI ser suficientemente rápida e as altas taxas de

divergência intraespecífica s que podem variar entre populações geograficamente isoladas (Brower & deSalle, 1994, 1998; Herbert *et al.* 2003).

Sequências do fragmento COI têm sido usadas como ferramenta na associação entre indivíduos adultos (machos e fêmeas) e estágios imaturos (Herbert *et al.* 2003, Miller *et al.* 2005, Johanson, 2007, Waringer *et al.* 2008, Hayashi & Sota, 2010, Avelino-Capistrano *et al.* 2014).

A subunidade I do gene mitocondrial da citocromo oxidase I (COI) é um marcador que possui regiões variáveis, tornando-os adequados para análises de grupos taxonômicos mais proximamente relacionados (Lunt *et al.* 1996). Em espécies estreitamente relacionadas, poucas posições de nucleotídeos tendem a variar, portanto, genes que contêm a maior proporção sem locais de restrições devem ser escolhidos. O gene da citocromo oxidase I (COI) evolui lentamente e com níveis relativos de conservação indicando que os requisitos estruturais e funcionais das proteínas da citocromo oxidase é muito mais rígido do que às dos outros genes (Simon *et al.* 1994).

O uso do DNA *barcoding* apresenta cada vez mais resultados positivos como a rápida identificação de espécies crípticas (por exemplo, em Lepidoptera por Herbert *et al.* 2003; Ahrens *et al.* 2007); a identificação de estágios imaturos (por exemplo, em Coleoptera, Hayashi & Sota, 2010; Sipek & Ahrens, 2011) e associação de diferentes estágios de vida a partir de fragmentos do genoma (por exemplo, em Coleoptera, por Miller *et al.* 2005; Freitag & Balke, 2011).

Entretanto, a precisão do *barcoding* depende dos intervalos entre as variações intraespecífica e interespecífica, já que quanto maior a sobreposição entre a variação genética dentro das espécies e a divergência separando espécies crípticas, menos eficaz é o método (Meyer & Paulay, 2005; Meier *et al.* 2008; Jinbo *et al.* 2011).

Existem algumas discussões em se utilizar o COI como único marcador na identificação de espécies, pois podem ocorrer falhas em grupos proximamente relacionados sendo necessária a utilização conjunta de regiões nucleares e ainda a presença de pseudogenes (Moritz & Cícero, 2004, Song *et al.* 2008, Schizas, 2012).

A associação de larvas e adultos, bem como sua identificação na família Passalidae pode conter erros devido a identificação errônea dos adultos e consequente associação interespecífica. Costa & Fonseca (1986) tiveram três espécies de larvas erroneamente determinadas para o gênero *Veturius*, desde Boucher (2006), mas apenas confirmada por Mattos na revisão das larvas de Passalidae do Brasil (capítulo 3)

Então, para tentar solucionar esta questão, implementamos uma abordagem inédita para a associação de adultos e larvas através de uma metodologia molecular para obter sequências do gene COI do DNA mitocondrial de diferentes espécies e gêneros de Passalidae, possibilitando identificar estágios imaturos por associação molecular com os adultos e avaliar as distâncias intraespecíficas e interespecíficas nos grupos abordados.

Material e Métodos

Táxons amostrados

Adultos e larvas foram coletados em cinco Unidades de Conservação de Mata Atlântica na região sudeste totalizando 110 indivíduos: Parque Nacional do Itatiaia (PNI), Reserva Ecológica de Guapiaçu em Cachoeiras de Macacu (REGUA), duas unidades na Ilha Grande (APA Tamoios (APAT) e Reserva Biológica da Praia do Sul (RBPS)) e Parque Nacional da Serra da Bocaina (PNSB) com duas localidades (Tabela 3).

Tabela 3. Lista de espécies de Passalidae Leach, 1815 e grupo-externo cujos fragmentos de COI foram sequenciados com localidade de coleta e nº testemunho (*voucher*) de extração de DNA.

Espécie/Morfoespécie	UC	Estado	Localidade	Voucher
<i>P (Px) convexus</i>	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1143
larva sp26	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1145
<i>S robustus</i>	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1352
Larva sp10	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1353
Larva sp11	PNSB	RJ	Perequê	1355
<i>V (V) similimus</i>	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1368
Larva sp15	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1369
<i>P (P) denticollis</i>	APAT	RJ	Ilha Grande	1427
<i>P (Px) convexus</i>	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1431
Larva <i>P (Px) convexus</i>	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1432

Tabela 3. Lista de espécies de Passalidae Leach, 1815 e grupo-externo cujos fragmentos de COI foram sequenciados com localidade de coleta e nº testemunho (*voucher*) de extração de DNA (Continuação).

Espécie/Morfoespécie	UC	Estado	Localidade	Voucher
Larva <i>V(V) sinuatus</i>	PNSB	SP	São José Barreiro	1434
Larva <i>P (Px)convexus</i>	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1435
<i>P (Px) convexus</i>	Picinguaba	SP	Ubatuba	1439
Larva sp23	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1442
Larva sp25	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1444
larva sp30	PNSB	SP	São José Barreiro	1449
Larva sp31	PNSB	SP	São José Barreiro	1450
Larva sp33	PNSB	SP	São José Barreiro	1453
<i>V (V) assimilis</i>	PNSB	SP	São José Barreiro	1454
Larva sp36	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1470
Larva <i>P (P) denticollis</i>	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1480
Larva sp47	PNI	RJ	Itatiaia	1482
Larva sp48	PNSB	SP	São José Barreiro	1483
Larva sp49	PNSB	SP	São José Barreiro	1484
<i>V (V) assimilis</i>	PNSB	SP	São José Barreiro	1487
<i>P (P) plicatus</i>	PNI	RJ	Itatiaia	1547
<i>P (P) plicatus</i>	PNI	RJ	Itatiaia	1548
<i>V(V) sinuatus</i>	PNI	RJ	Itatiaia	1549
<i>V(V) sinuatus</i>	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	1550
Larva sp54	PNSB	SP	São José Barreiro	1551
<i>V (V) assimilis</i>	PNSB	SP	São José Barreiro	2037
<i>P (P) plicatus</i>	PNI	RJ	Itatiaia	2039
<i>P (P) plicatus</i>	PNI	RJ	Itatiaia	2102
<i>P (P) denticollis</i>	RBPS	RJ	Ilha Grande	505
<i>P (Px) convexus</i>	REGUA	RJ	Cachoeiras de Macacu	523
<i>Odontotaenius_disjunctus</i>	-	-	-	genbank DQ028978

Os insetos foram coletados após o exame minucioso de troncos caídos com auxílio de pinças, facas e machados. Os indivíduos adultos foram conservados em álcool e em seguida tiveram sua perna posterior extraída e mantida em álcool 96% e no freezer para posterior extração do DNA. Quando possível ao menos duas larvas de cada colônia foram conservadas em álcool 96%, ainda em campo. Informações das larvas quanto a localização das colônias e dos troncos foram anotadas e georreferenciadas. Todo material coletado encontra-se depositado na Coleção Entomológica Professor José Alfredo Pinheiro Dutra, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro (DZRJ).

Nos casos em que apenas adultos de uma espécie foram encontrados na colônia, as larvas foram identificadas por correspondência com este. Quando encontramos adultos de duas ou mais espécies, as larvas em uma mesma colônia foram morfotipadas e a identificação realizada com auxílio das análises moleculares.

Extração de DNA genômico

O DNA genômico total foi obtido através da extração com o *DNEasy tissue kit* da QIAGEN através do protocolo modificado, que incluiu aumento do período de incubação de 24 horas para 48 horas, sem maceração. Para a realização do processo previamente foi extraída uma perna metatorácica no caso do adulto, e uma perna mesotorácica no caso das larvas (com músculos associados). Para ambas amostras, o indivíduo quase inteiro foi mantido como testemunho e com etiqueta do nº testemunho (*voucher*) e depositados no DZRJ.

A perna foi mantida em solução de tampão ATL + proteinase K por 48 horas para destruição de proteínas, inativação das DNAses e liberação dos ácidos nucleicos. Após esse passo, o restante do protocolo de extração de DNA segue o protocolo do fabricante.

Finalmente, os produtos de DNA genômico foram armazenados em freezer para sua posterior utilização nas reações de amplificação.

Amplificação e sequenciamento do gene da Citocromo Oxidase I (COI)

Protocolos para amplificação por PCR (Reação em cadeia da polimerase) seguiram os métodos descritos (Simon *et al.* 1994; Dietrich *et al.* 2001; Takiya, 2007; Lins *et al.* 2008; Hayashi & Sota, 2010), modificados principalmente com relação a temperatura de anelamento.

Em um estudo de referência sobre especificidade em amplificações por PCR, Karl & Kenneth (1996) enfatizam entre outros aspectos o ajuste de muitos parâmetros como MgCl₂, dNTPs, iniciadores e temperatura de anelamento que podem ser responsáveis por uma amplificação eficiente, pois todos os resultados de uma PCR possuem um ótimo para cada variável e seus valores são determinados empiricamente.

Em virtude desse aspecto, inicialmente realizamos um teste para avaliar a melhor temperatura de anelamento para os passalídeos através de um gradiente de temperatura. As primeiras reações usaram temperatura de anelamento entre 47 - 59°C, e temperatura de extensão por 1 minuto de 72°C. A maior parte dos resultados positivos foram obtidos com a temperatura de anelamento de 49°C sendo esta a temperatura utilizada para as demais amplificações.

Os iniciadores (*Primers*) descritos por Folmer *et al.* (1994) (Tabela 2) foram otimizados através de PCR em gradientes de temperatura (entre 47-59 °C) nas amplificações iniciais. Para o protocolo de otimização 1 µl do DNA genômico de quatro indivíduos da espécie *Veturius (Veturius) sinuatus* foi utilizado como DNA molde em reações separadas. Como parte do processo de padronização das condições do PCR, a temperatura de anelamento com resultados mais satisfatórios foi de 49° C, que passamos a utilizar. Outra modificação foi devido ao insucesso de amplificação do DNA e passamos a utilizar o iniciador descrito por Simon *et al.* (1994) que amplifica um fragmento de cerca de 500 pares de base (Tabela 4) desenhado para besouros fitófagos, entre outros. Esse procedimento foi usado para amplificar o gene citocromo oxidase I (COI).

Tabela 4. Iniciadores da amplificação e sequenciamento do fragmento do gene mitocondrial COI.

Primer	DIR	Sequencia (5' para 3')	Nome original	°C	PB	Referencia
COI +	F	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG	LCO-1490	49	700	Folmer <i>et al.</i> 1994
COI -	R	TAAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA	HCO-2198	49	700	Former <i>et al.</i> 1994
COI +A	F	GGAGGATTTGGAAATTGATTAGTTCC	C1J-1718	49	500	Simon <i>et al.</i> 1994

Legenda. DIR = Direção da sequencia, °C = temperatura de anelamento utilizada e PB = tamanho do fragmento amplificado.

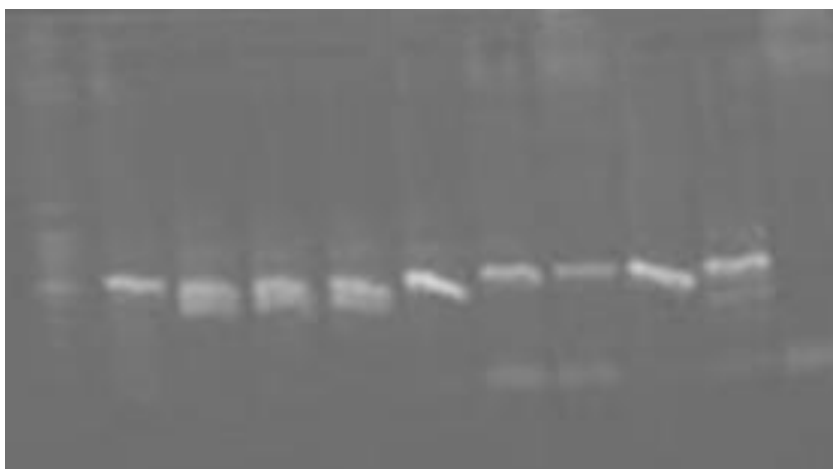
Fonte: Mattos, I. 2015

Nas reações de amplificação foram utilizados 0,1 µL de enzima Taq DNA polimerase (GoTaq® DNA Polymerase – PROMEGA), 0,5 mM de cada dinucleotídeo (dNTP, Invitrogen™ – Life Technologies™), 1,0 µM de cada iniciador, 5,0 mM de MgCl₂ na concentração de 25mM (PROMEGA) em um volume final de 25 µl em termocicladores automáticos Veriti™ Thermal Cycler (Applied Biosystems). Para detectar possíveis contaminações foram incluídos controles negativos.

Os parâmetros de termociclagem para a amplificação foram os seguintes: um ciclo inicial de desnaturação a 94 °C, por 3 min., seguido por 30 ciclos de 1 min. de desnaturação a 94 °C, anelamento de 1 min. a 49 °C e extensão durante 2 min. a 72 °C, seguidos de mais dois ciclos de 1 min. de desnaturação a 94 °C, anelamento a 55° C e extensão a 72° C de 2 min., terminando com uma extensão final de 7 min. a 72 °C.

Os produtos amplificados foram visualizados por eletroforese com gel de agarose a 1,0% em tampão TBE 1x, corados com transiluminador GelRed (diluído 1.000 x) e visualizados sob luz ultravioleta (Fig. 1), para a confirmação da amplificação dos fragmentos com o tamanho esperado, ausência de contaminação, determinação da quantidade de DNA amplificado e determinação da melhor temperatura de anelamento. O padrão de peso molecular de 100 pb da Plus DNA ladder (PROMEGA) foi utilizado para confirmar o tamanho das bandas e quantificar o DNA amplificado. As reações de eletroforese foram realizadas por aproximadamente 35 minutos (125V).

Figura 41. Fotografia do gel sob iluminação ultravioleta (UV), mostrando bandas de DNA marcadas com GelRed™.



Legenda: A primeira fileira de bandas corresponde à solução *leader* e as dez seguintes a produtos amplificados pelas reações de PCR (~ 478 pares de bases) para diferentes espécies. Notar a ausência de bandas na décima fileira que corresponde ao controle negativo. *controle negativo da amplificação.

Fonte: Mattos, I. 2015.

Os produtos amplificados que apresentaram resultados positivos e comprimento do fragmento esperado foram purificados e em seguida sequenciados, utilizando os mesmos iniciadores descritos anteriormente. Uma parte dos produtos amplificados foram sequenciados no sequenciador automático ABI3500 (Applied Biosystems), do Laboratório de Biodiversidade Molecular (Depto. de Genética – UFRJ). Outra parte dos produtos amplificados foram enviadas para a empresa Macrogen Inc. (Coréia do Sul) para a purificação e sequenciamento das duas fitas complementares do marcador em questão. As reações de sequenciamento foram feitas nos dois sentidos (cadeia leve e cadeia pesada do DNA) para assegurar uma maior qualidade e confiabilidade nas sequências.

Todos os cromatogramas (ou eletroferogramas) obtidos como resultados da reação de sequenciamento foram conferidos no programa Sequencher 4.4.1 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, Madison, E.U.A.). Uma fita consenso foi construída com base na comparação de ambos cromatogramas simultaneamente através do mesmo programa. A fita consenso obtida foi comparada com sequências depositadas no GenBank via a ferramenta BLAST e verificado se o marcador e táxon focal correto foram amplificados e sequenciados. Assim, confirmando se houve ou não contaminação das amostras e verificando a correta homologia da região amplificada.

As sequências amplificados foram alinhadas utilizando o programa CLUSTAL W (Thompson *et al.* 1994) implementado no programa Mega 6.06 (Tamura *et al.* 2011) para hipótese de homologia entre os sítios, utilizando os parâmetros de custo de abertura igual a 15 e custo de extensão igual a 6,66 (*default*) para os alinhamentos par-a-par e múltiplo sequenciados. O alinhamento automático fornecido pelo programa foi editado através da exclusão das regiões não comparáveis no início e final das sequências.

Ademais, sequências de nucleotídeos oriundas de genes codificadores de proteínas foram traduzidos para aminoácidos usando o código genético apropriado (mitocôndria invertebrado) para averiguar a presença de códons de término (*stop codons*) no meio da sequência. Sequências com códons de término podem ser pseudogenes, principalmente aqueles de origem nuclear (*numts*) que são comumente amplificados em reações por PCR com iniciadores quase universais (Pamilo *et al.* 2007, Song *et al.* 2008), e não devem ser incluídas nas análises pois são consideradas erros gerados durante o processo de amplificação das sequências. As sequências obtidas ao final do processo de edição do alinhamento possuíam um comprimento de 478 pares de base.

Grupo-externo

A espécie *Odontotaenius disjunctus* (tribo Proulini) ainda é a única espécie de Passalidae que possui sequências depositadas no *Genbank*. Trata-se uma espécie com distribuição desde a América Central até o sul da América do Norte e foi utilizada como grupo-externo para o enraizamento nas análises.

Análises *Neighbor-joining* e distância mínima

A distância mínima foi calculada utilizando o modelo de evolução molecular Kimura-2-parâmetros (K2P, Kimura 1980) para a correção das distâncias com 1000 réplicas de *bootstrap* não-paramétrico, e executada através do programa Mega 6.06, que forneceu uma análise de agrupamento com o método de *Neighbor-joining* (1000 réplicas de *bootstrap*) e distância corrigida através do modelo de evolução molecular K2P.

A escolha desta metodologia de análise se deu pela aceitação do método como um dos mais utilizados pela sua simplicidade e rapidez (Hall 2008).

Cálculo das distâncias intraespecíficas e interespecíficas

A divergência intraespecífica aproximada deve ser de 10 vezes, como uma proposta de limite padrão para diferenciar espécies. Entretanto, esta deve ser quantificada através da diferença entre a divergência interespecífica e a mínima distância de congêneres (Hebert *et al.* 2003; Meier *et al.* 2008).

A diversidade intraespecífica e a divergência interespecífica das espécies foram calculadas através do programa Mega 6.06, utilizando o modelo evolutivo K2P. A diversidade intraespecífica foi estimada através da média aritmética das distâncias par-a-par entre indivíduos de cada espécie, o número de indivíduos variou de dois a sete nas espécies. Posteriormente, para estimar a divergência interespecífica, entre as espécies, no programa Mega 6.06 foram formados grupos de indivíduos de mesma espécie para o cálculo da média aritmética com a comparação de todos os possíveis pares de grupos. Em seguida com os valores de distâncias obtidos foram obtidos gráficos com as distribuições intraespecíficas e interespecíficas através de um programa como o Excel.

Análise de Inferência Bayesiana e Escolha do Modelo de Evolução Molecular

Uma análise de Inferência Bayesiana foi conduzida com o programa MrBayes v.3.2.2 (Ronquist *et al.* 2012) visando produzir uma estimativa de topologia. Este é um método probabilístico associado a máxima verossimilhança que precisa assumir um modelo de evolução molecular (Huelsenbeck & Ronquist, 2001).

O modelo de substituição de nucleotídeos (evolução molecular) foi calculado pelo programa jModelTest Versão 2.1.4 (Darriba *et al.* 2012). A escolha do modelo foi obtida com base no cálculo das verossimilhanças de cada modelo, e o modelo mais apropriado foi selecionado segundo o critério de informação de Akaike (AIC, Akaike 1974). Deste modo, baseado nos menores valores de AIC, foi selecionado o modelo GTR + I + G.

A busca pelas topologias consistiu em duas buscas independentes ao mesmo tempo, sendo cada uma com quatro cadeias de Markov Monte Carlo. As buscas foram iniciadas com árvores aleatórias, número de gerações inicial de 1.000.000, e com topologias salvas a cada 100 gerações. Ao término do número de gerações, o programa apresentou graficamente a estabilidade de probabilidades posteriores. Posteriormente, foram descartados os 15% de buscas iniciais (*burnin* = 201) com baixo valor de probabilidade (sem estabilização na visualização gráfica). Assim, uma árvore de consenso de maioria foi gerada a partir de cada uma das duas corridas.

Resultados

Associações entre adultos e larvas

Cento e uma amostras (adultos e larvas) foram enviadas para sequenciar, destas apenas 35 amostras tiveram consenso satisfatórios após serem verificados no *BLAST*. As demais foram descartadas por problemas de contaminação ou falha no sequenciamento. As 35 amostras (17 adultos e 18 larvas) pertencem a 22 pontos de coleta em diferentes localidades distribuídos em cinco Unidades de Conservação (Tabela I). Oito diferentes espécies de Passalinae (*Passalus* (*Pertinax*) *convexus* Dalman, 1817; *Passalus* (*Passalus*) *denticollis* Kaup, 1869; *Passalus* (*Passalus*) *plicatus* Percheron, 1835; *Spasalus robustus* Percheron, 1835; *Passalus* sp; *Veturius* (*Veturius*) *simillimus* Kuwert, 1891; *Veturius* (*Veturius*) *sinuatus* Eschscholtz, 1829 e *Veturius* (*Veturius*) *assimilis* Weber, 1801) tiveram adultos e larvas

associados neste estudo em oito diferentes linhagens ou clados bem suportados (*bootstrap* >50).

Das dezoito larvas associadas, a identificação prévia de cinco (*Passalus* (*Pertinax*) *convexus* Dalman, 1817; *Passalus* (*Passalus*) *denticollis* Kaup, 1869; *Spasalus robustus* Percheron, 1835; *Veturius* (*Veturius*) *simillimus* Kuwert, 1891 e *Veturius* (*Veturius*) *sinuatus* Eschscholtz, 1829) com associação do tronco e dos adultos, foram corroboradas através da análise de *Neighbor-joining* (Fig. 2).

Previamente, o estudo morfológico permitiu reconhecer oito espécies de adultos e larvas de cinco espécies. A identificação prévia das larvas só foi possível por correspondência nos casos em que apenas uma espécie de adultos foi encontrada na colônia. As larvas não identificadas foram separadas em quinze morfótipos. As larvas de cada linhagem são apresentadas aqui seguidas do seu morfótipo e número do *voucher* determinados previamente à análise.

Uma larva (sp 18, *voucher* nº 1434) foi identificada por associação com o adulto de *V. (V.) sinuatus*, pois todos são provenientes de uma mesma colônia no PNSB. Porém, o adulto não teve sucesso no sequenciamento, ficando a identificação como *V. (V.) sinuatus* apoiada pela associação molecular com outros dois adultos, respectivamente da REGUA e PNI, com alto valor de *bootstrap* (Fig. 2, clado 7).

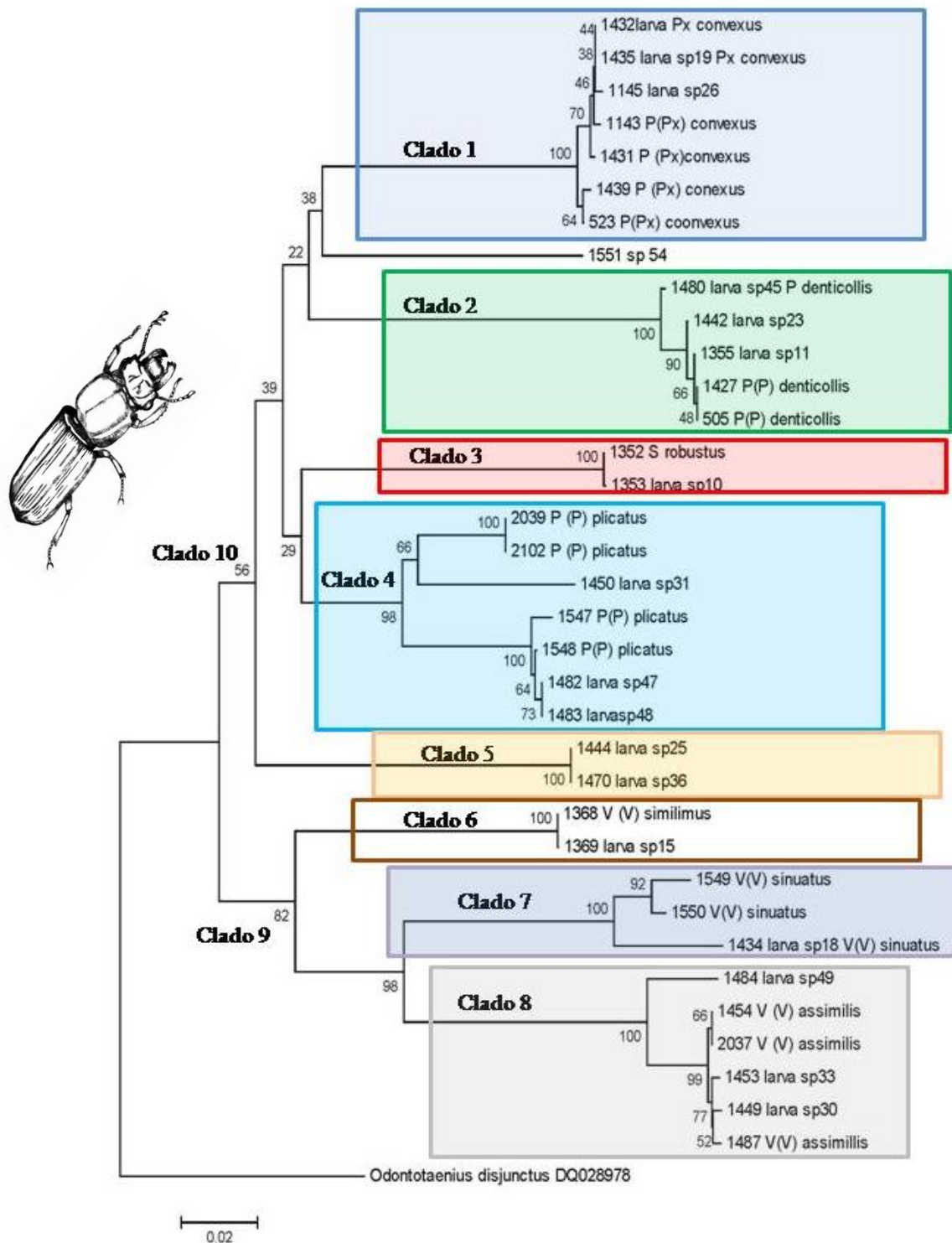
Um indivíduo (larva sp 54, 1551) da localidade de São José do Barreiro não foi associada a nenhum dos adultos coletados. Porém, apesar do baixo suporte aparece mais relacionada ao clado 1 (Fig. 2) de *P. (Px) convexus*.

A larva (sp 26, 1145) foi associada a *P. (Px) convexus* e outras duas larvas anteriormente determinadas (sp 17, 1432 e sp 19, 1435) que foram confirmadas como sendo da mesma espécie (clado 1, Fig 2, *bootstrap* = 100). Ambas as larvas do clado 1 foram confirmadas como desta espécie e são provenientes de duas áreas REGUA e Ubatuba (Tabela 1).

O clado 2 apresentou a associação de duas larvas (sp23, 1442 e sp11, 1355) com indivíduos de *P. (P.) denticollis* e confirmou identificação de outra larva (sp 45, 1480) para a mesma espécie (clado 2, Fig 2, *bootstrap* =100). Esta linhagem apresentou indivíduos de três diferentes localidades REGUA, PNSB, RBPS (tabela 1).

A espécie *P. (P.) plicatus* teve quatro adultos associados a três larvas (sp31, 1450; sp 47, 1482 e sp48, 1483) de duas localidades PNI e PNSB (tabela 1) com *bootstrap* de 98 (clado 4, Fig 2).

Figura 42. Dendograma de distâncias genéticas (K2P) entre sequências de COI (478 pares de bases) das espécies de Passalidae e grupo externo obtido através do método de *NJ* K2P.



Legenda. Valores de *bootstrap* estão associados aos clados.

Fonte: Mattos, I. 2015.

Três larvas (sp30 1449; sp33 1453 e sp49, 1484) foram associadas a três adultos de *V. (V.) assimilis* com *bootstrap* de 100 (clado 8, Fig. 2). Todos os indivíduos são provenientes da mesma unidade de conservação, PNSB (Tabela 1).

Divergências intra e interespecífica

Como discutido anteriormente, não existem trabalhos atualmente mostrando valores de divergência intraespecífica para Passalidae. Definimos o intervalo entre 0-0,06 como ponto de corte para a divergência intraespecífica e usamos esses valores para delimitar linhagens específicas que incluíram mais de um espécime.

As associações de mesmo evento de coleta (mesmo tronco e mesma colônia) apresentaram o mesmo haplótipo para duas espécies: *Spasalus robustus* (adulto, 1352 e larva sp 10, 1353) e *Veturius (Veturius) simillimus* (adulto, 1368 e larva sp 15, 1369) ambas com valor de *bootstrap* = 100 (Fig. 2, respectivamente clados 3 e 6).

As larvas (sp 25, 1444) e (sp 36, 1470) coletadas em um mesmo tronco (REGUA) foram agrupadas como sendo da mesma espécie (Fig. 2, clado 5) e apresentaram o mesmo haplótipo (*bootstrap* =100). Porém, não foram associadas a nenhum dos adultos na análise. O valor de divergência genética entre as duas linhagens foi entre 0,15 e 0,2 (Tabela 3) e podem representar espécies distintas que só poderão ser confirmadas futuramente.

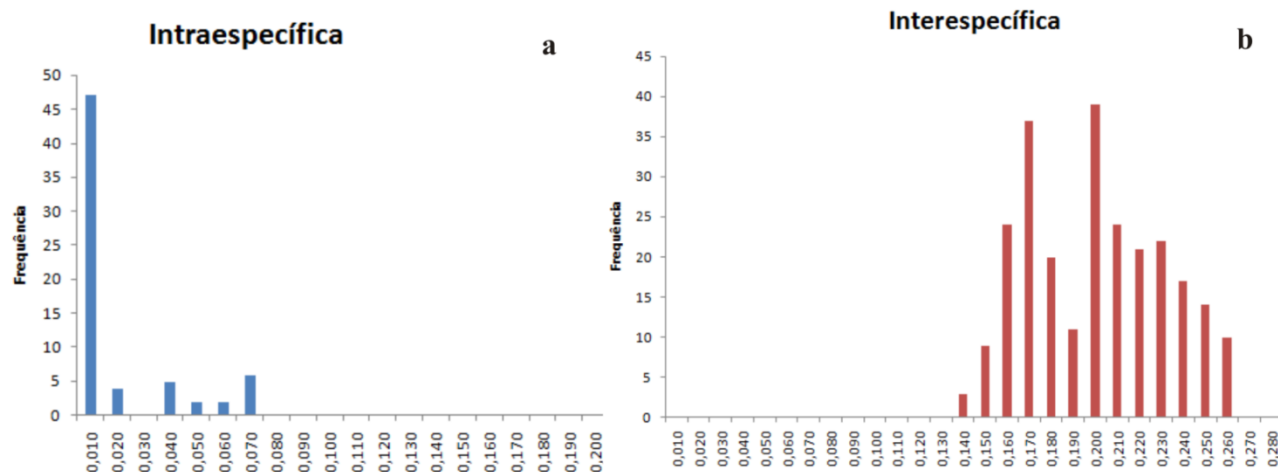
Três clados tiveram associação de larvas e adultos com valores de divergência intraespecífica (Fig. 2, 3a e Tabela 3) envolvendo indivíduos de diferentes localidades nas Unidades de Conservação. O valor da divergência foi entre 0 e 0,008 para *Passalus (Passalus) denticollis* (Cachoeiras de Macacu/Perequê/Ilha Grande), clado 2; entre 0,006-0,068 para *Passalus (Passalus) plicatus* (Itatiaia e São José do Barreiro), clado 4; e de 0,014 a 0,046 (Cachoeiras de Macacu, Itatiaia e São José do Barreiro) para *Veturius (veturius) sinuatus*, clado 7.

A espécie *Odontotaenius disjunctus* (tribo Proulini) que foi utilizada como grupo-externo para o enraizamento da árvore de NJ teve valores de divergência genética com as demais espécies entre 0,15 e 0,21 (Tabela 3).

Os valores de divergência interespecífica das espécies de Passalidae estudadas também tiveram intervalo de valores aproximados entre 0,13-0,25, com média= 0,173 (Fig. 3b e Tabela III). A divergência interespecífica encontrada para *Passalus (Pertinax) convexus* foi entre 0,15 a 0,23; *Passalus (Passalus) denticollis* de 0,16 a 0,24; *Passalus (Passalus) plicatus*

de 0,13 a 0,21; e *Spasalus robustus* apresentou valores de divergência interespécífica entre 0,13 e 0,22.

Figura 43. Frequência das divergências genéticas, par-a-par encontradas entre as sequências de COI das espécies de Passalidae.



Legenda: a) intraespecífica e b) interespecíficas
 Fonte. Mattos, I. 2015.

Para as espécies da Tribo Proculini a divergência genética interespécífica encontrada para *Veturius (Veturius) simillimus* foi de 0,16 a 0,20; *Veturius (Veturius) sinuatus* entre 0,16 e 0,23 e para *Veturius (Veturius) assimilis* entre 0,15 e 0,25 (Tabela III).

A divergência entre os gêneros analisados foi entre 0,15 e 0,23 (Tabela 5).

Tabela 5. Matriz de distâncias par-a-par (K2P) das espécies de Passalidae.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1 1143_P(Px)_convexus_{convexus}		0,003	0,002	0,005	0,004	0,003	0,019	0,019	0,020	0,019	0,019	0,020	0,019	0,020	0,002	0,024	0,025	0,023	0,020
2 1431_P_(Px)convexus_{convexus}	0,004		0,002	0,004	0,003	0,003	0,019	0,019	0,020	0,020	0,020	0,020	0,020	0,020	0,002	0,024	0,025	0,023	0,020
3 1435_larva_sp19_Px_convexus_{convexus}	0,002	0,002		0,004	0,003	0,002	0,019	0,019	0,020	0,019	0,019	0,020	0,020	0,020	0,000	0,024	0,025	0,023	0,020
4 1439_P_(Px)_convexus_{convexus}	0,011	0,006	0,008		0,002	0,004	0,019	0,019	0,020	0,020	0,020	0,020	0,020	0,020	0,004	0,024	0,024	0,023	0,020
5 523_P(Px)_convexus_{convexus}	0,008	0,004	0,006	0,002		0,004	0,019	0,019	0,020	0,020	0,020	0,020	0,020	0,020	0,003	0,024	0,024	0,023	0,020
6 1145_larva_sp26_{convexus}	0,004	0,004	0,002	0,011	0,008		0,019	0,019	0,020	0,019	0,019	0,020	0,020	0,020	0,002	0,024	0,025	0,023	0,020
7 1352_S_robustus_{robustus}	0,169	0,169	0,169	0,166	0,163	0,169		0,000	0,021	0,022	0,022	0,021	0,020	0,021	0,019	0,023	0,024	0,022	0,021
8 1353_larva_sp10_{robustus}	0,170	0,170	0,170	0,167	0,164	0,170	0,000		0,021	0,022	0,022	0,021	0,020	0,021	0,019	0,024	0,024	0,022	0,021
9 1355_larva_sp11_{denticollis}	0,174	0,174	0,176	0,174	0,174	0,179	0,192	0,192		0,023	0,023	0,000	0,004	0,000	0,020	0,025	0,023	0,023	0,002
10 1368_V_(V)_similimus_{similimus}	0,176	0,182	0,179	0,176	0,176	0,179	0,196	0,198	0,198		0,000	0,023	0,022	0,023	0,019	0,020	0,021	0,020	0,022
11 1369_larva_sp15_{similimus}	0,177	0,182	0,180	0,177	0,177	0,180	0,197	0,198	0,198	0,000		0,023	0,022	0,023	0,019	0,020	0,021	0,020	0,023
12 1427_P(P)_denticollis_{denticollis}	0,175	0,175	0,178	0,175	0,175	0,181	0,193	0,194	0,000	0,199	0,200		0,004	0,000	0,020	0,025	0,023	0,023	0,002
13 1480_larva_sp45_P_denticollis_{denticollis}	0,166	0,168	0,168	0,168	0,168	0,171	0,181	0,182	0,006	0,190	0,190	0,008		0,004	0,020	0,025	0,023	0,022	0,005
14 505_P(P)_denticollis_{denticollis}	0,175	0,175	0,178	0,175	0,175	0,181	0,193	0,194	0,000	0,199	0,200	0,000	0,008		0,020	0,025	0,023	0,023	0,002
15 1432larva_Px_convexus_{convexus}	0,002	0,002	0,000	0,008	0,006	0,002	0,169	0,170	0,176	0,179	0,180	0,178	0,168	0,178		0,024	0,025	0,023	0,020
16 1434_larva_sp18_V(V)_sinuatus_{sinuatus}	0,238	0,238	0,238	0,235	0,232	0,238	0,225	0,226	0,253	0,179	0,179	0,254	0,254	0,254	0,238		0,010	0,010	0,024
17 1549_V(V)_sinuatus_{sinuatus}	0,235	0,235	0,235	0,232	0,228	0,235	0,224	0,225	0,228	0,172	0,172	0,229	0,229	0,229	0,235	0,045		0,005	0,023
18 1550_V(V)_sinuatus_{sinuatus}	0,221	0,221	0,221	0,218	0,215	0,221	0,212	0,212	0,232	0,161	0,161	0,234	0,228	0,234	0,221	0,046	0,014		0,023
19 1442_larva_sp23_{denticolis}	0,172	0,172	0,175	0,172	0,172	0,178	0,190	0,192	0,002	0,196	0,197	0,002	0,011	0,002	0,175	0,251	0,226	0,231	
20 1444_larva_sp25	0,168	0,168	0,168	0,166	0,163	0,168	0,169	0,170	0,227	0,195	0,196	0,229	0,219	0,229	0,168	0,208	0,193	0,192	0,226
21 1449_larva_sp30_{assimilis}	0,239	0,242	0,239	0,233	0,236	0,239	0,222	0,224	0,253	0,190	0,190	0,253	0,247	0,253	0,239	0,163	0,160	0,161	0,250
22 1450_larva_sp31_{plicatus}	0,161	0,164	0,164	0,164	0,164	0,164	0,162	0,163	0,165	0,193	0,194	0,167	0,158	0,167	0,164	0,217	0,218	0,206	0,164
23 1453_larva_sp33_{assimilis}	0,240	0,243	0,240	0,234	0,237	0,240	0,222	0,224	0,253	0,190	0,190	0,254	0,247	0,254	0,240	0,157	0,154	0,156	0,251
24 1454_V_(V)_assimilis_{assimilis}	0,234	0,237	0,234	0,227	0,230	0,234	0,222	0,224	0,247	0,190	0,190	0,248	0,241	0,248	0,234	0,163	0,160	0,161	0,244
25 1487_V(V)_assimilis_{assimilis}	0,239	0,242	0,239	0,233	0,236	0,239	0,222	0,224	0,253	0,190	0,190	0,253	0,247	0,253	0,239	0,163	0,157	0,161	0,250
26 2037_V_(V)_assimilis_{assimilis}	0,234	0,237	0,234	0,227	0,230	0,234	0,222	0,224	0,247	0,190	0,190	0,248	0,241	0,248	0,234	0,163	0,160	0,161	0,244
27 1470_larva_sp36	0,168	0,168	0,168	0,166	0,163	0,168	0,169	0,170	0,227	0,195	0,196	0,229	0,219	0,229	0,168	0,208	0,193	0,192	0,226
28 1482_larva_sp47_{plicatus}	0,156	0,158	0,158	0,153	0,153	0,158	0,138	0,139	0,165	0,191	0,191	0,167	0,158	0,167	0,158	0,222	0,211	0,206	0,164
29 1483_larvasp48_{plicatus}	0,156	0,158	0,158	0,153	0,153	0,158	0,138	0,139	0,165	0,191	0,191	0,167	0,158	0,167	0,158	0,222	0,211	0,206	0,164
30 1484_larva_sp49_{assimilis}	0,243	0,246	0,243	0,237	0,240	0,243	0,234	0,236	0,246	0,175	0,176	0,247	0,240	0,247	0,243	0,163	0,155	0,162	0,244
31 1547_P(P)_plicatus_{plicatus}	0,156	0,158	0,158	0,153	0,153	0,158	0,140	0,138	0,163	0,197	0,195	0,167	0,158	0,167	0,158	0,232	0,214	0,213	0,164
32 1548_P(P)_plicatus_{plicatus}	0,153	0,156	0,156	0,150	0,150	0,156	0,135	0,136	0,163	0,194	0,194	0,164	0,155	0,164	0,156	0,225	0,214	0,209	0,162
33 2039_P_(P)_plicatus_{plicatus}	0,143	0,140	0,140	0,135	0,135	0,140	0,133	0,134	0,154	0,185	0,186	0,156	0,147	0,156	0,140	0,208	0,221	0,212	0,153
34 2102_P_(P)_plicatus_{plicatus}	0,143	0,140	0,140	0,135	0,135	0,140	0,133	0,134	0,154	0,185	0,186	0,156	0,147	0,156	0,140	0,208	0,221	0,212	0,153
35 1551_sp_54	0,140	0,143	0,140	0,138	0,138	0,140	0,154	0,155	0,176	0,196	0,196	0,177	0,170	0,177	0,140	0,231	0,223	0,217	0,174
36 Odontotaenius_disjunctus_DQ028978	0,192	0,196	0,196	0,192	0,192	0,196	0,197	0,198	0,201	0,197	0,198	0,203	0,191	0,203	0,196	0,200	0,200	0,184	0,199

Tabela 5. Matriz de distâncias par-a-par (K2P) das espécies de Passalidae (Continuação).

	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
1 1143_P(Px)_convexus_{convexus}	0,019	0,024	0,018	0,024	0,023	0,024	0,023	0,019	0,018	0,018	0,025	0,018	0,018	0,017	0,017	0,018	0,022
2 1431_P_(Px)convexus_{convexus}	0,019	0,024	0,018	0,024	0,023	0,024	0,023	0,019	0,019	0,019	0,025	0,018	0,018	0,017	0,017	0,018	0,023
3 1435_larva_sp19_Px_convexus_{convexus}	0,019	0,024	0,018	0,024	0,023	0,024	0,023	0,019	0,019	0,019	0,025	0,018	0,018	0,017	0,017	0,018	0,023
4 1439_P_(Px)_convexus_{convexus}	0,019	0,024	0,018	0,023	0,023	0,023	0,023	0,019	0,018	0,018	0,024	0,018	0,018	0,017	0,017	0,018	0,023
5 523_P(Px)_convexus_{convexus}	0,019	0,024	0,018	0,023	0,023	0,024	0,023	0,019	0,018	0,018	0,024	0,018	0,018	0,017	0,017	0,018	0,023
6 1145_larva_sp26_{convexus}	0,019	0,024	0,018	0,024	0,023	0,024	0,023	0,019	0,019	0,019	0,025	0,018	0,018	0,017	0,017	0,018	0,023
7 1352_S_robustus_{robustus}	0,020	0,024	0,019	0,024	0,024	0,024	0,024	0,020	0,018	0,018	0,024	0,018	0,017	0,017	0,018	0,023	
8 1353_larva_sp10_{robustus}	0,020	0,024	0,019	0,024	0,024	0,024	0,024	0,020	0,018	0,018	0,024	0,018	0,018	0,017	0,017	0,019	0,023
9 1355_larva_sp11_{denticollis}	0,023	0,025	0,019	0,025	0,025	0,025	0,025	0,023	0,019	0,019	0,024	0,019	0,019	0,019	0,019	0,019	0,023
10 1368_V_(V)_similimus_{similimus}	0,022	0,021	0,021	0,021	0,021	0,021	0,021	0,022	0,022	0,022	0,020	0,022	0,022	0,022	0,022	0,021	0,024
11 1369_larva_sp15_{similimus}	0,022	0,021	0,021	0,021	0,021	0,021	0,021	0,022	0,022	0,022	0,020	0,022	0,022	0,022	0,022	0,022	0,024
12 1427_P(P)_denticollis_{denticollis}	0,024	0,025	0,019	0,025	0,025	0,025	0,025	0,024	0,019	0,019	0,024	0,020	0,019	0,019	0,019	0,020	0,023
13 1480_larva_sp45_P_denticollis_{denticollis}	0,023	0,025	0,018	0,024	0,024	0,025	0,024	0,023	0,019	0,019	0,024	0,019	0,019	0,018	0,018	0,019	0,022
14 505_P(P)_denticollis_{denticollis}	0,024	0,025	0,019	0,025	0,025	0,025	0,025	0,024	0,019	0,019	0,024	0,020	0,019	0,019	0,019	0,020	0,023
15 1432larva_Px_convexus_{convexus}	0,019	0,024	0,018	0,024	0,023	0,024	0,023	0,019	0,019	0,019	0,025	0,018	0,018	0,017	0,017	0,018	0,023
16 1434_larva_sp18_V(V)_sinuatus_{sinuatus}	0,023	0,019	0,022	0,019	0,019	0,019	0,019	0,023	0,022	0,022	0,019	0,023	0,022	0,021	0,021	0,024	0,024
17 1549_V(V)_sinuatus_{sinuatus}	0,022	0,019	0,023	0,019	0,019	0,019	0,019	0,022	0,022	0,022	0,019	0,022	0,022	0,023	0,023	0,024	0,023
18 1550_V(V)_sinuatus_{sinuatus}	0,022	0,019	0,021	0,018	0,019	0,019	0,019	0,022	0,021	0,021	0,019	0,022	0,021	0,022	0,022	0,023	0,023
19 1442_larva_sp23_{denticolis}	0,023	0,025	0,019	0,025	0,025	0,025	0,025	0,023	0,019	0,019	0,024	0,019	0,019	0,019	0,019	0,019	0,022
20 1444_larva_sp25		0,024	0,018	0,024	0,024	0,024	0,024	0,000	0,020	0,020	0,024	0,020	0,020	0,020	0,020	0,021	0,021
21 1449_larva_sp30_{assimilis}	0,229		0,024	0,003	0,003	0,003	0,003	0,024	0,022	0,022	0,009	0,023	0,022	0,022	0,022	0,022	0,025
22 1450_larva_sp31_{plicatus}	0,153	0,240		0,024	0,024	0,024	0,024	0,018	0,013	0,013	0,023	0,014	0,013	0,011	0,011	0,017	0,021
23 1453_larva_sp33_{assimilis}	0,223	0,004	0,240		0,003	0,003	0,003	0,024	0,022	0,022	0,009	0,023	0,022	0,022	0,022	0,022	0,025
24 1454_V_(V)_assimilis_{assimilis}	0,229	0,004	0,240	0,004		0,003	0,000	0,024	0,022	0,022	0,009	0,023	0,022	0,022	0,022	0,022	0,025
25 1487_V(V)_assimilis_{assimilis}	0,229	0,004	0,240	0,004	0,004		0,003	0,024	0,022	0,022	0,009	0,023	0,022	0,022	0,022	0,022	0,025
26 2037_V_(V)_assimilis_{assimilis}	0,229	0,004	0,240	0,004	0,000	0,004		0,024	0,022	0,022	0,009	0,023	0,022	0,022	0,022	0,022	0,025
27 1470_larva_sp36	0,000	0,229	0,153	0,223	0,229	0,229	0,229		0,020	0,020	0,024	0,020	0,020	0,020	0,020	0,021	0,021
28 1482_larva_sp47_{plicatus}	0,159	0,216	0,081	0,216	0,216	0,216	0,216	0,159		0,000	0,022	0,004	0,002	0,012	0,012	0,017	0,020
29 1483_larvasp48_{plicatus}	0,159	0,216	0,081	0,216	0,216	0,216	0,216	0,159	0,000		0,022	0,004	0,002	0,012	0,012	0,017	0,020
30 1484_larva_sp49_{assimilis}	0,226	0,037	0,222	0,037	0,037	0,037	0,037	0,226	0,213	0,213		0,023	0,022	0,022	0,022	0,022	0,025
31 1547_P(P)_plicatus_{plicatus}	0,161	0,222	0,087	0,223	0,223	0,223	0,223	0,161	0,009	0,009	0,220		0,004	0,013	0,013	0,017	0,020
32 1548_P(P)_plicatus_{plicatus}	0,156	0,213	0,079	0,213	0,213	0,213	0,213	0,156	0,002	0,002	0,210	0,006		0,012	0,012	0,017	0,020
33 2039_P_(P)_plicatus_{plicatus}	0,164	0,204	0,064	0,204	0,204	0,204	0,204	0,164	0,062	0,062	0,213	0,068	0,060		0,000	0,016	0,021
34 2102_P_(P)_plicatus_{plicatus}	0,164	0,204	0,064	0,204	0,204	0,204	0,204	0,164	0,062	0,062	0,213	0,068	0,060	0,000		0,016	0,021
35 1551_sp_54	0,177	0,207	0,146	0,207	0,202	0,207	0,202	0,177	0,135	0,135	0,208	0,143	0,138	0,130	0,130		0,021
36 Odontotaenius_disjunctus_DQ028978	0,179	0,211	0,176	0,212	0,204	0,208	0,204	0,179	0,156	0,156	0,205	0,163	0,160	0,169	0,169	0,173	

Análise de inferência bayesiana

A análise de inferência bayesiana resultou em um filograma de consenso de maioria (Fig. 4). Os primeiros 15% das árvores iniciais foram descartados (*burnin* = 201) nas análises das quatro corridas independentes de quatro cadeias de Markov com 1.000.000 gerações.

Nesta análise foram recuperados oito clados inseridos em dois clados principais representados pelas duas tribos Neotropicais de Passalidae, Proculini (clado 9) e Passalini (clado 10) com 100% de probabilidade posteriori (Fig. 4) e que correspondem aos mesmos clados indicados pela análise de *Neighbor-joining* (Fig. 2).

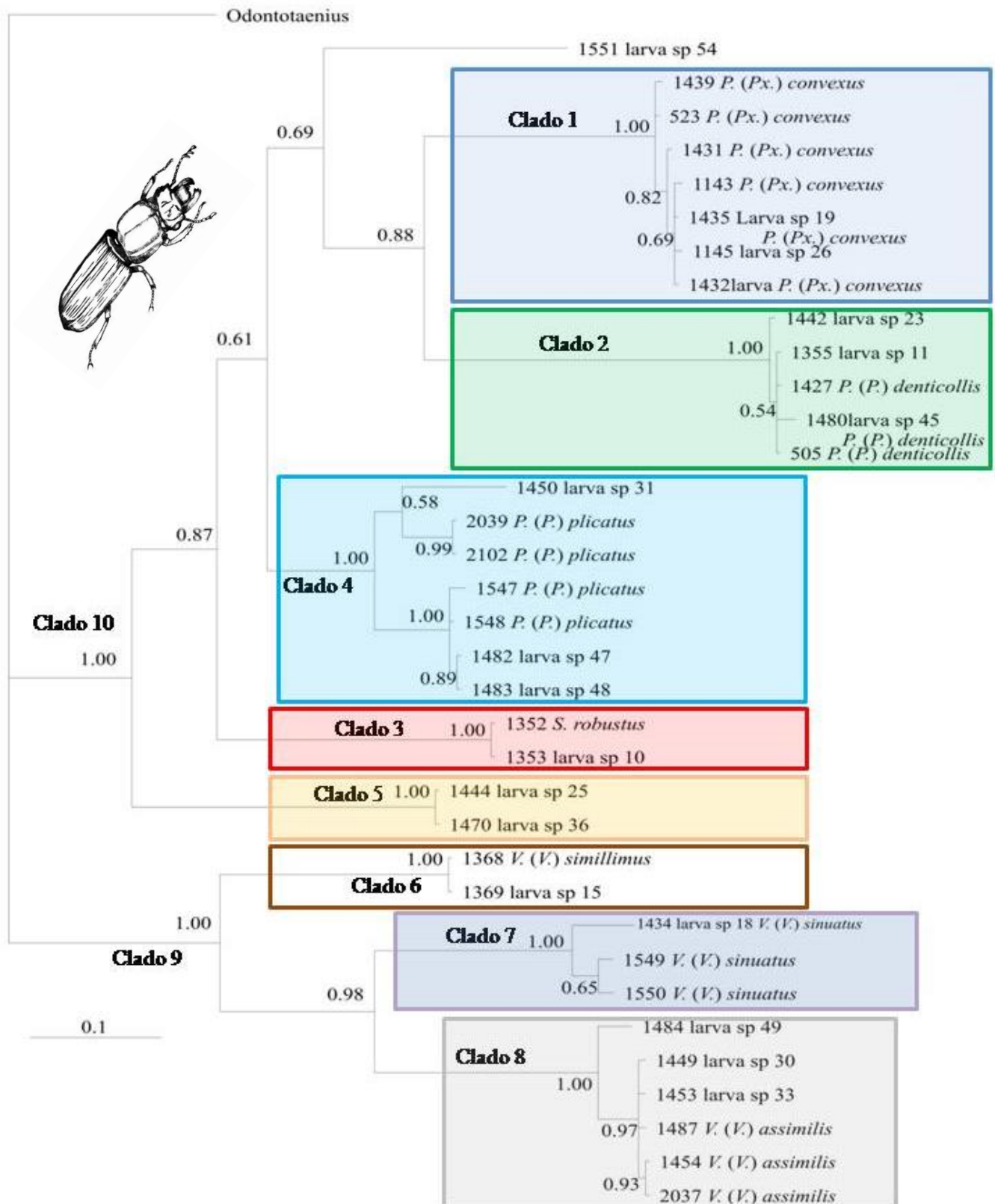
Passalini (clado 10, Fig. 4) representou a tribo mais diversa da família e foi recuperada com cinco clados principais, quatro do gênero *Passalus* e um do gênero *Spasalus*. O clado 1 recuperou o subgênero *Pertinax* incluído em *Passalus* com 100% de probabilidade posteriori.

O gênero *Passalus* atualmente encontra-se dividido em três subgêneros (*Passalus*, *Pertinax* e *Mithorhinus*). Por sua vez o subgênero *Passalus* está dividido em três grandes seções (Neleus, Phoroneus e Petrejus). A análise de inferência Bayesiana recuperou o gênero *Passalus* com a presença de três clados, entretanto, estes clados não refletem as subdivisões tradicionais para o gênero.

Provavelmente esta incongruência esteja relacionada à falta de representantes de todos os subgêneros e seções de *Passalus* nesta análise representada apenas por dois subgêneros (*Pertinax* e *Passalus*) e duas seções (Phoroneus e Petrejus).

Ainda assim, a análise recuperou a seção Phoroneus (clado 2) como grupo-irmão do subgênero *Pertinax* (clado 1) com 88% de probabilidade posteriori de clados (Fig 4).

Figura 44. Filograma de consenso de maioria da análise de inferência bayesiana.



Legenda: Os valores associados aos ramos representam as probabilidades posteriores de clados.
 Fonte: Mattos, I. 2015.

Discussão

Os valores das divergências intra e interespecíficas encontradas para estas espécies de Passalidae não apresentam sobreposição, demonstrando que o marcador COI pode ser utilizado para a identificação e delimitação molecular com padrão comparável com os gêneros de Passalinae.

A diversidade intraespecífica encontrada para as espécies dos gêneros amostrados foi baixa, o que pode ser reflexo de uma amostragem geográfica pequena entre as espécies. Como não existem estudos prévios indicando a divergência interespecífica estimada para espécies da família Passalidae, nós definimos como valores de divergência corrigida com modelo de evolução K2P de 0-0,06 entre as espécies analisadas.

Apesar da pequena amostragem de localidades geográficas diferentes das espécies analisadas e a despeito da baixa vagilidade das espécies de Passalidae (Schuster & Cano, 2006), aparentemente o isolamento geográfico parece não ser suficiente para o isolamento reprodutivo das espécies.

As descrições prévias de larvas de Passalidae foram realizadas por associação com dados de coleta. Como a sistemática da família é difícil, encontramos alguns erros de identificação na literatura, como sugerido por alguns autores (Boucher 2006, Mattos cap 3), e consequentemente a descrição errônea de larvas para algumas espécies. Schuster & Reyes-Castillo (1981) em uma revisão de larvas do Novo Mundo evidenciaram a impossibilidade de identificação de larvas a nível específico e como demonstrado no capítulo três desta tese. Com base na revisão de larvas para o Brasil reforça esta evidência caracterizando os gêneros brasileiros e evidência a impossibilidade de identificação das espécies apenas com base em larvas.

O presente trabalho representa o primeiro estudo a utilizar ferramentas moleculares para associar adultos e larvas de Passalidae no Neotrópico. Deste modo, o uso de fragmentos das sequências de COI para a associação de adultos e larvas se revelou útil e eficiente, corroborando associação com quatro espécies e associando catorze larvas sem identificação prévia. Embora não represente um estudo de ampla abrangência para resolver os limites de divergências genéticas das espécies de Passalidae, contribui para o conhecimento da diversidade de haplótipos em áreas de conservação da região sudeste do Brasil.

Agradecimentos

Agradecemos a Dra. Daniela Maeda Takyia (DZ UFRJ) por seu auxílio durante o desenvolvimento deste trabalho; ao Dr Paulo Paiva (DZUFRJ) por disponibilizar seu laboratório para a realização das atividades práticas a Dr. Solé Cava e Cristiano Lazoski (Genética UFRJ) pelo aporte no seqüenciamento; a FAPERJ (processos 101.476/2010, 100.927/2011) e ao CNPq (processo 470980/2011-7) pelo apoio financeiro.

7 PADRÕES DOS SINAIS ACÚSTICOS DE *PASSALUS*, *PAXILLUS* E *VETURIUS* (COLEOPTERA: PASSALIDAE) DO SUDESTE DO BRASIL

Resumo

Os passalídeos são insetos subsociais com amplo repertório comportamental envolvendo diferentes sinais acústicos. Dentre os diferentes sinais, o de distúrbio pode ser caracterizado por uma sequência de pulsos que se repetem e representa um sinal acústico básico que pode estar presente em todas as espécies de Passalidae. Analisamos um total de 76 gravações do sinal acústico de distúrbio de 68 indivíduos para 17 espécies, sendo quatro do gênero *Veturius*, doze do gênero *Passalus* e uma do gênero *Paxillus*. As medidas dos parâmetros físicos dos pulsos (duração, intervalo entre pulsos, frequência e amplitude) apresentaram diferenças globais significativas. Descrevemos a estrutura do som de distúrbio através da análise do repertório dos indivíduos que foram significativamente diferentes entre si. Caracterizamos pela primeira vez o som de distúrbio para o gênero *Veturius* e uma caracterização comparativa para as espécies dos gêneros *Veturius*, *Passalus* e *Paxillus* presentes no bioma de Mata Atlântica do Sudeste do Brasil.

Palavras chaves. Estridulação; Produção de som; Análise acústica; Passalinae.

Introdução

A estridulação pode ser definida como um processo de produção de som (sinal acústico) dado a partir da fricção de duas partes do corpo do inseto, uma contra a outra (Alexander, 1957, Bennet-Claark, 1970, Virant-Doberlet & Cokl, 2004). A produção de som por estridulação em Coleoptera ocorre em algumas famílias como, por exemplo, Curculionidae, Tenebrionidae e Passalidae (Chapman, 1982). Além disto, o sinal acústico de distúrbio nas famílias Hydrophilidae, Trogidae, Scarabaeidae, Tenebrionidae, Cerambycidae e Curculionidae está relacionado a defesa diante da presença de predadores (Alexander *et. al.* 1963, Eisner *et. al.* 1974, Schuster, 1983, Ohya & Kinuura, 2001).

Entretanto, em Passalidae a produção de som envolve um caráter universal em que larvas e adultos apresentam complexos padrões de comunicação com emissão acústica (Reyes-Castillo & Jarman, 1980, 1983; Schuster, 1983; Reyes-Castillo & Halffter, 1984). Os passalídeos apresentam amplo repertório comportamental envolvendo complexos sinais acústicos espécie-específico para cada padrão comportamental (Schuster, 1975) os quais correspondem a sete sinais acústicos (sete diferentes tipos de som) dentro de 13 contextos comportamentais (Schuster 1983).

O som de distúrbio corresponde ainda na interpretação deste pesquisador como qualquer manipulação ou perturbação sofrida pelo besouro, o qual na natureza pode ser reproduzido quando atacado por um predador (Schuster, 1983 *apud* Buchler *et al.* 1981). Ainda, o som de distúrbio pode ser considerado um mesmo sinal básico que pode ocorrer em várias espécies (Schuster, 1975a, Reyes-Castillo & Jarman, 1983) e ter uma função dissuasiva, também homologa ao som de agressão (Schuster, 1983).

Baker (1967) foi o primeiro a discutir os mecanismos físicos envolvidos na produção de som do aparato estridulatório de Passalidae. Mais tarde, Reyes-Castillo & Jarman (1983) apresentaram uma descrição minuciosa do aparato estridulatório dos passalídeos. O aparato é abdominal-alar com áreas especializadas do sexto tergito abdominal, chamado de *pars stridens* que são friccionados contra uma área restrita da asa metatorácica, conhecida como *plectrum*.

Os autores descreveram o mecanismo de produção de som através de uma série de movimentos abdominais realizado pelo animal ao erguer o abdômen para cima (*upstroke*) e para baixo (*downstroke*) resultando em uma simples emissão de som, um pulso de som de estridulação (*phonatone or chirp*). Durante o movimento ascendente do abdômem (*upstroke*) o som é produzido, enquanto que no movimento descendente (*downstroke*) é silencioso.

O som classificado como som de distúrbio, ou “tipo A” segundo Schuster (1975, 1983) é comum entre as espécies analisadas pelo autor durante a corte de machos e fêmeas, pré-cópula, pós-cópula, em forte agressão e de distúrbio. Sendo neste último contexto, identificado para todas as espécies, exceto em uma espécie de *Popilius*. Esse som é produzido também em diversas circunstâncias que promovam qualquer tipo de desconforto ao animal (Schuster, 1975, 1983).

Segundo Frings & Frings (1958), os sinais acústicos podem ser descritos para os insetos combinando cinco parâmetros: 1) frequência; 2) intensidade; 3) forma de onda; 4) fase; e 5) distribuição temporal das unidades de som.

Para diferentes insetos os valores de frequência variaram entre 5-1046 cps (ciclos por segundo), e as intensidades também apresentaram pulsos variáveis (Frings & Frings, 1958).

Em Passalidae, os sinais acústicos podem ser descritos em termos de pulsos que são representados através de um ciclo completo de movimento do aparato estridulatório, que termina com pulsos gradualmente mais fracos e mais espaçados. Os passalídeos produzem sete tipos de som estruturalmente distintos, existindo uma variação interespecífica no sinal acústico produzido (Schuster 1983).

Segundo Schuster (1983) os sons podem ser produzidos em termos de pulsos, *bars* e *phonatones*. Em que os dois primeiros são dependentes da estrutura do som, já o último requer o conhecimento de como o som é produzido. Um pulso é uma onda isolada ou quase isolada no tempo (discreta) quando analisado em um oscilograma. Um *bar* consiste de um pulso isolado ou de uma sequência de pulsos separados de outro som, por período de silêncio maior que 0,005 segundos a 26°C. *Bars* são usualmente a menor unidade de um som produzido por passalídeos que o ouvido humano pode distinguir. Uma série de *bars* produzida a uma razão constante com *bars* de formas de duração aproximadamente iguais a um simples *bar train* (conjunto de *bars*). O silêncio entre um *bars* em um *bar train* é usualmente menor que 1 segundo.

Walker & Dew (1972), e posteriormente Leroy (1996), empregando estudos com espécies de Orthoptera definiram um *phonatone* como o som produzido por um ciclo completo de movimento do aparato estridulatório (em paralelo, ao abdômen em Passalidae adultos), abaixo 16000 HZ (Schuster 1983). O mesmo som básico pode ocorrer em várias espécies de Passalidae, o mais comum é o som de distúrbio do tipo A. Os sons de distúrbios são produzidos por quaisquer manipulações com o besouro.

Baker (1967) já indicava a presença de diferentes padrões de som para as espécies de Passalidae fazendo referência as diferenças na anatomia do aparato estridulatório. Posteriormente, Schuster (1975) evidenciou diferentes padrões de som para diferentes

espécies propondo categorias diferentes de som atreladas a quatro diferentes padrões comportamentais mostrando que o repertório acústico é complexo. Reyes-Castillo & Jarmam (1983) analisaram aspectos qualitativos do som mostrando correlação positiva entre o intervalo e duração entre *chips*, um pulso separado por intervalo de 1msec, além de demonstrar diferenças entre as espécies estudadas.

O objetivo deste estudo foi descrever e analisar a estrutura dos padrões acústicos, observando variações relacionadas ao sinal acústico de distúrbio entre três gêneros de passalídeos da Mata Atlântica de três unidades de conservação (Parque Nacional Serra da Bocaina, Parque Nacional do Itatiaia e Reserva Ecológica de Guapiaçu) do Sudeste do Brasil.

Material e Métodos

Os insetos coletados nas unidades de conservação no Estado do Rio de Janeiro (Parque Nacional Serra da Bocaina, Parque Nacional do Itatiaia e Reserva Ecológica de Guapiaçu) foram acondicionados em potes de plástico com identificação e transportados para o laboratório de Entomologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro. Indivíduos de uma mesma colônia foram mantidos em um mesmo recipiente. As colônias obtidas foram mantidas em incubadoras em que a alta umidade no interior foi mantida com uso de bendejas com água. As colônias foram mantidas até a completa maturação dos indivíduos para posterior gravação do sinal acústico de distúrbio.

As gravações foram realizadas no laboratório de Bioacústica da Universidade Federal do Rio de Janeiro. O sinal acústico de distúrbio de 68 adultos foi obtido por meio de um gravador portátil TASCAN DR-05 com razão de amostragem de 48 kHz e 24 bits, em temperatura de aproximadamente 25°C e, com duração de um minuto cada, sendo posteriormente analisados os 30 segundos finais. Todos os indivíduos foram analisados com *delta time* médio de 30 segundos e espectrogramas com tamanho de 128.

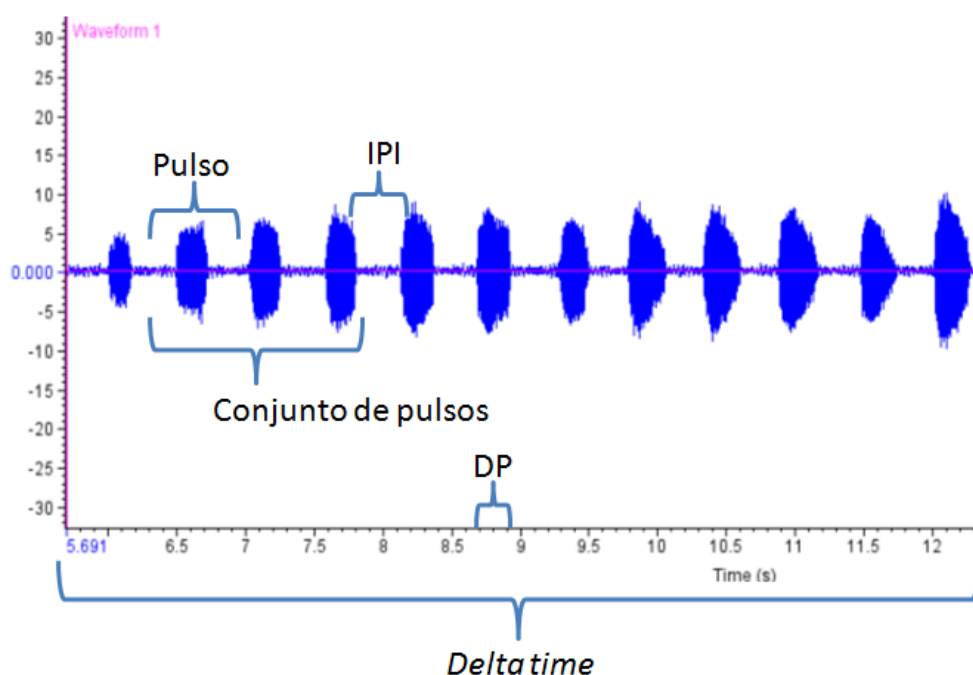
Os sinais acústicos de distúrbio foram analisados por meio de sonogramas e espectrogramas através do programa Raven pro 1.4 (Charif *et al.* 2008) e a terminologia para o sinal acústico de Passalidae foi modificada de Schuster (1975).

Os sinais acústicos de distúrbio foram obtidos para doze espécies do gênero *Passalus*, quatro espécies de *Veturius* e uma espécie do gênero *Paxillus*.

Os parâmetros usados para caracterização do sinal acústico de distúrbio foram (Fig 1):

- Número de pulsos (NP) – tratou do número de pulsos dos sinais acústicos produzidos num determinado intervalo de tempo (30s);
- Duração do Pulso (PD) ou duração do conjunto de pulsos - correspondendo ao tempo decorrido do início ao término de um movimento de subida e descida do abdômen, para frente e para trás, seguidos repetidamente;
- Intervalo entre pulsos (IPI) correspondendo ao tempo decorrido entre o término de um conjunto de pulsos e início do seguinte;
- *Delta time* – mostrou a diferença entre o início e o final do tempo do sinal acústico analisado.
- F – pico de frequência (Hz) – tratou da frequência que um dado sinal de pulso incluía a maior amplitude (ou o maior pico em um gráfico de frequência *versus* amplitude);
- A - pico de amplitude (dB) – tratou do maior pico em um gráfico de frequência *versus* amplitude.

Figura 45. Oscilograma com ilustração da terminologia utilizada para as unidades de som de Passalidae.



Fonte: Mattos, I. 2015.

A comparação estatística com os parâmetros obtidos foi realizada no programa Past 2.17 em que todas as informações relevantes foram obtidas em termos de descritores, como média (M), desvio padrão (SD), coeficiente de variação (CV) e variância (V), com nível de

significância (P) de cada comparação de 5% (quando P foi menor que 0,05) descrevendo a variabilidade expressa no conjunto de dados. O coeficiente de variação, dado pela razão entre o desvio padrão e a média amostral, até 30% mostrou a homogeneidade da amostra.

Por tratar de análise do sinal acústico de distúrbio, não foram analisadas as significâncias de importância estatística entre os sexos.

Resultados

As gravações com duração entre um minuto e dois minutos mostraram frequência de pulsos e intervalos similares diante dos parâmetros após análises gráficas e qualitativas, o que possibilitou que tais parâmetros fossem analisados comparativamente em um intervalo final de 30 segundos para todas as espécies.

As análises das gravações do sinal acústico de distúrbio de 68 indivíduos resultaram em um total de 76 gravações para 17 espécies de três gêneros:

Veturius (Veturius) assimilis Weber, 1801;

Veturius (Veturius) sp1;

Veturius (Veturius) sp2;

Veturius (Veturius) sp3;

Passalus (Passalus) nasutus Percheron, 1835;

Passalus (Passalus) denticollis Kaup, 1869;

Passalus (Passalus) morio Percheron, 1835;

Passalus (Passalus) mancus Burmeister, 1847;

Passalus (Passalus) quadricollis Eschscholtz, 1829;

Passalus (Passalus) punctiger Lepeletier & Serville, 1825;

Passalus (Pertinax) convexus Dalman, 1817;

Passalus (Passalus) sp1;

Passalus (Passalus) sp2;

Passalus (Passalus) sp3;

Passalus (Passalus) sp4;

Passalus (Passalus) sp5;

Paxillus leachi MacLeay, 1819.

Dentre os 68 indivíduos gravados, 26 não produziram som de distúrbio quando manipulados, todos estes 26 pertenciam a colônias mantidas há mais de um mês em condições de laboratório, portanto aparentemente “acostumados” com a manipulação quase diária em suas colônias.

Pela primeira vez, realizamos a caracterização e comparação do sinal acústico de distúrbio entre gêneros, com informações inéditas para quatro espécies do gênero *Veturius*.

O número de pulsos (NP), intervalo entre os pulsos (IPI), a duração dos pulsos (DP), o pico da amplitude (PA), o pico de frequência (PF) e o “*delta time*” foram obtidos e analisados como resultados da caracterização do sinal acústico.

Descrição do sinal acústico de distúrbio

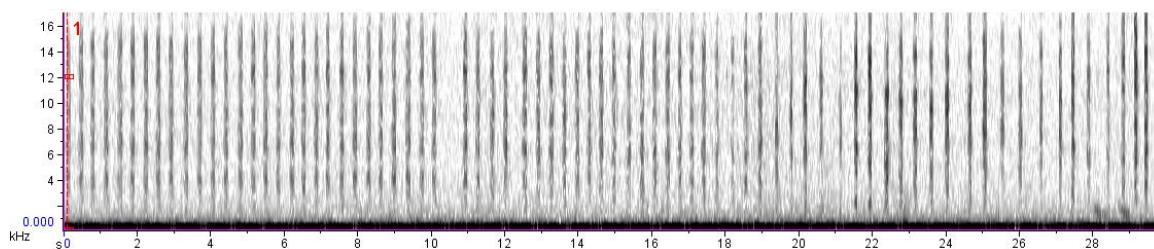
Existem quatro categorias de comportamento conhecidas que envolvem a produção de som para passalídeos (Schuster, 1975): agressão, perturbação, acasalamento e sozinho. Dentre estas categorias comportamentais, nossos resultados estão atrelados a duas (agressão e perturbação) com produção de som, as quais têm seu início a partir de um pulso.

Assim sendo, o sinal acústico de distúrbio pode ser descrito em termos de pulsos, como salientado por Schuster (1975), em que o pulso é uma onda isolada ou quase isolada no tempo e visualizado através de um oscilograma, agora produzido e analisado através do programa Raven. O sinal acústico de distúrbio é constituído por muitos pulsos individuais, formando uma série de pulsos produzidos a uma razão de duração constantes e quase iguais, que compõem um conjunto de pulsos (ou *phonatone*) como caracterizados por Schuster (*op. cit.*).

Por conseguinte, após a análise do oscilograma e espectrograma 76 gravações de 68 indivíduos pertencentes a três gêneros e 17 espécies, observamos que os passalídeos possuem um sinal acústico discreto-alternado e não irregular (Fig. 2) de acordo com a classificação de sinais acústicos proposta por Gerhart & Hurber (2002). Assim, o sinal acústico de distúrbio dos gêneros analisados pode ser caracterizado em termos de pulsos rápidos que podem ser distinguidos com facilidade, e o intervalo entre os pulsos apresenta modulação regular como evidenciado no espectrograma (Fig. 2) e apresentado em detalhes para as espécies analisadas.

Os resultados obtidos para as espécies analisadas neste estudo foram confrontados na chave de som proposta por Schuster (1983) com o intuito de classificar o som de distúrbio segundo os critérios adotados pelo autor. Nossos resultados foram identificados como som do “tipo A” por apresentar os pulsos com intervalo entre pulsos maiores que 0,006 segundos. Este tipo de som segundo Schuster (*op cit.*) pode ser considerado como o mais comum dentre os diferentes contextos comportamentais pré-estabelecidos.

Figura 46. Espectrograma do sinal acústico de distúrbio de *Passalus (P) morio*.

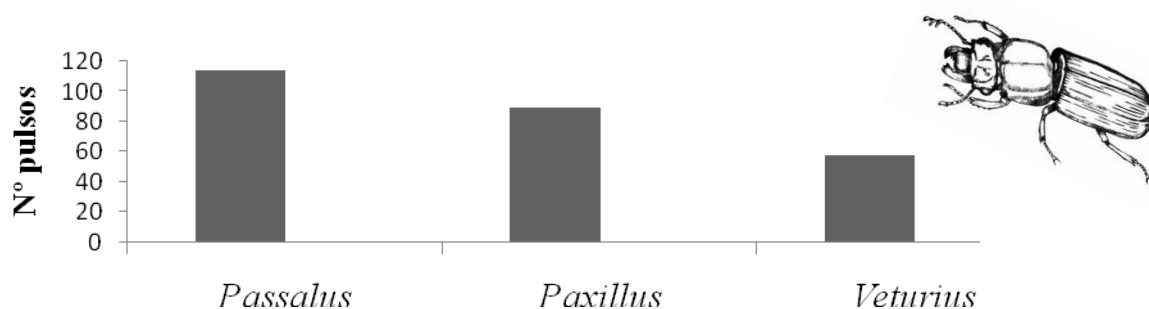


Fonte: Mattos, I. 2015.

Repertório – padrão geral

Encontramos diferenças significativas no repertório de emissões acústicas de estridulação com um mínimo de 43 pulsos e um máximo de 194 pulsos ($M= 94,95$. $SD=42,56$; $V=1811$; $n=42$) a cada trinta segundos para os gêneros *Passalus*, *Paxillus* e *Veturius* (Fig. 3).

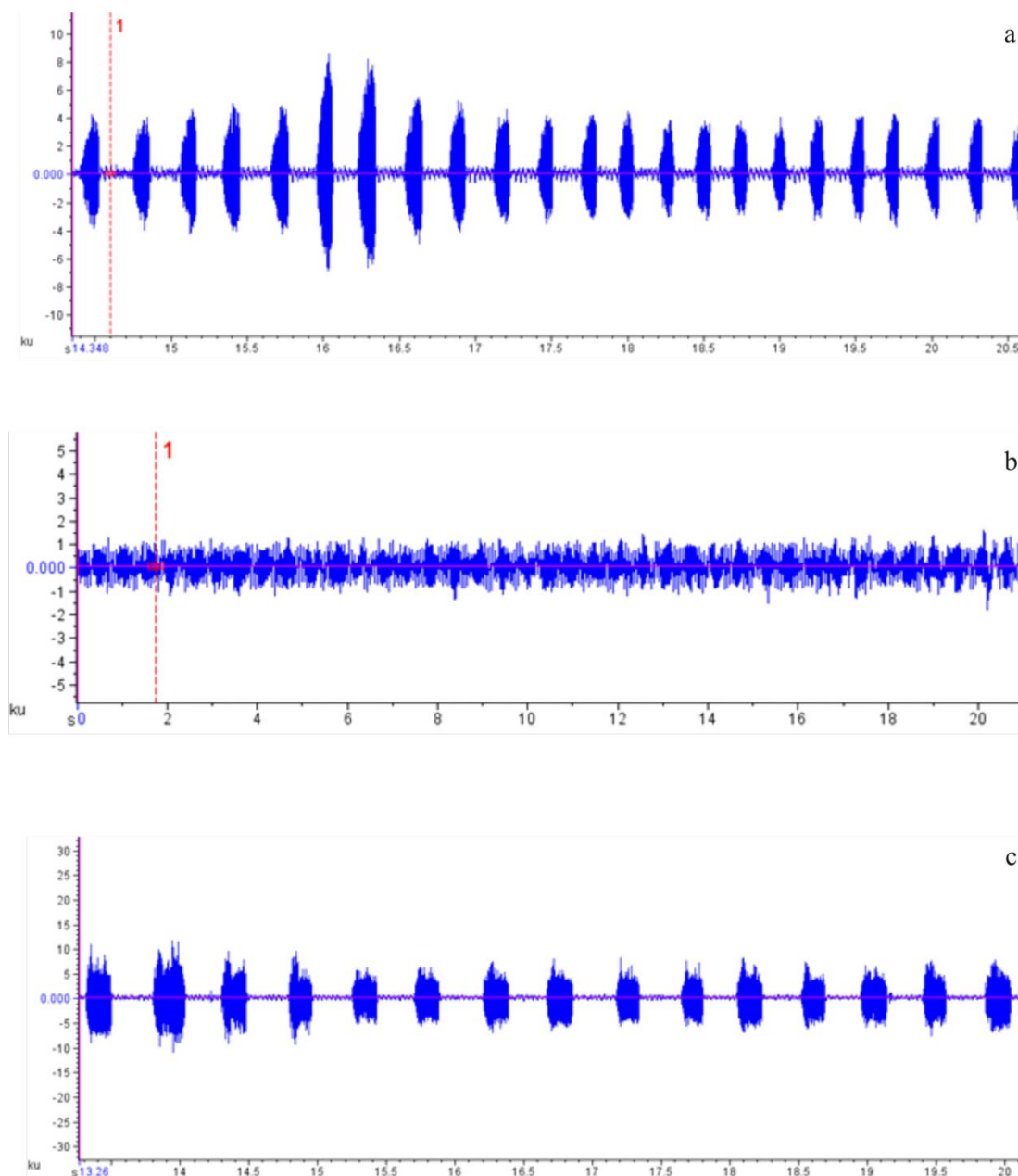
Figura 47. Média do número de pulsos dos gêneros *Passalus*, *Paxillus* e *Veturius*.



Fonte: Mattos, I. 2015.

O número médio de pulsos produzidos para *Passalus* foi de 113 pulsos a cada trinta segundos nos 27 indivíduos analisados, com média de 3,8 pulsos a cada segundo (Fig 4a). O gênero *Paxillus* representado neste estudo por dois indivíduos de *Paxillus leachi* teve produção média de 89 pulsos em trinta segundos, média de três pulsos a cada segundo (Fig 4b). *Veturius* apresentou média de 57 pulsos para os 13 indivíduos no intervalo de tempo analisado (30s) e média de dois pulsos por segundo (Fig 4c).

Figura 48. Oscilograma do sinal acústico de distúrbio dos gêneros analisados.



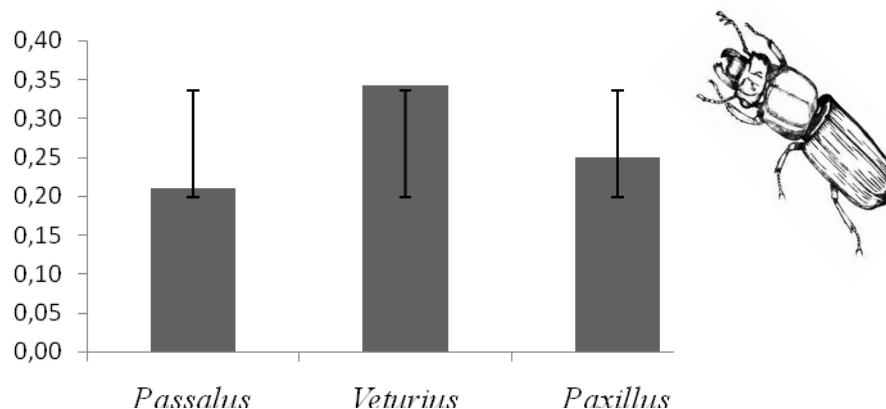
Legenda: a) *Passalus (Passalus) quadricollis*; b) *Paxillus leachi*; c) *Veturius (Veturius) assimilis*

Fonte: Mattos, I. 2015.

A frequência fundamental é a frequência em que um pulso apresenta a maior amplitude, logo, corresponde ao maior pico nos oscilogramas. A frequência dominante correspondeu a frequência fundamental (F_0) do sinal acústico de distúrbio sustentado nos gêneros estudados de Passalidae com valor de 187,5Hz ($M= 250$. $SD.=89,45$; $V=8003$; $n=42$).

O intervalo entre pulsos (IPI, Fig. 5) do sinal acústico produzido pelas espécies dos gêneros analisados apresentou com variação 0,10 e 0,40 segundos ($M= 0,25$; $SD.=0,08$; $V=0,008$; $n=42$; $p> 0,05$).

Figura 49. Relação de IPI entre os gêneros.

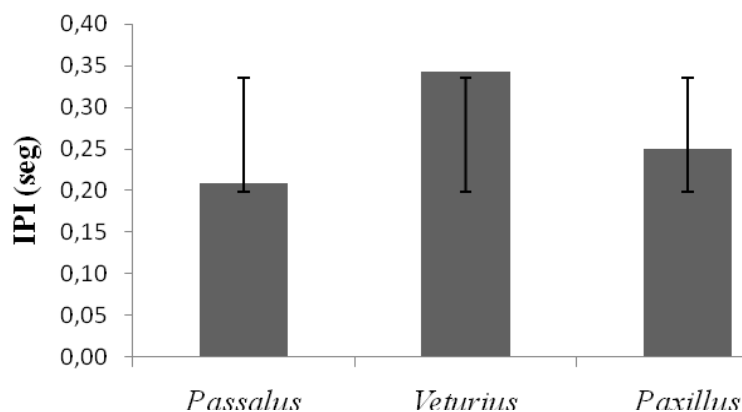


Nota. barra de desvio padrão está representada na figura).

Fonte: Mattos, I. 2015.

A duração dos pulsos (DP) apresentou variação entre 0,05 e 0,3 (Fig. 6), ($M= 0,13$; $SD.=0,05$; $V=0,003$; $n=42$; $p> 0,05$).

Figura 50. Relação da duração do número de pulsos por tempo entre os gêneros

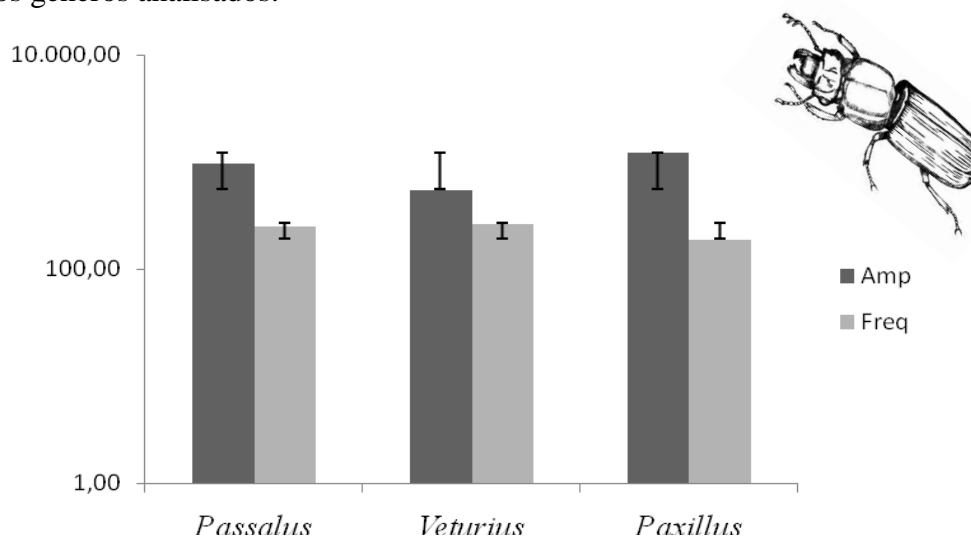


Nota. barra de desvio padrão está representada na figura).

Fonte: Mattos, I. 2015.

A amplitude de modulação do sinal acústico para os gêneros variou significativamente (Fig. 7) com pico de amplitude médio entre 9277 dB ($SD=808226$; $V=6,53E+11$, $n=42$).

Figura 51. Comparação dos valores médios de Amplitude e Frequência do sinal acústico de distúrbio nos gêneros analisados.



Nota. barra de desvio padrão está representada na figura).

Fonte: Mattos, I. 2015.

Para os gêneros *Passalus*, *Paxillus* e *Veturius* os parâmetros acústicos analisados em intervalos de 30 segundos apresentaram valores médios de 29 segundos para o *delta time* (DT) contendo 86 pulsos (NP) com duração de 0,1 s (DP), intervalo de 0,25 s (IPI), pico de amplitude (PA) com 897 dB, pico de frequência (PF) com 232 Hz (Tabela 6).

Tabela 6. Valores dos parâmetros acústicos comparativos entre os gêneros

	DT (s)	PA (u)	PF (Hz)	NP	DP	IPI (s)
<i>Passalus</i>	29,99	951	250	113	0,11	0,20
<i>Veturius</i>	28,83	539	259,6	57	0,19	0,34
<i>Paxillus</i>	30,15	120	187,5	89	0,1	0,25
M	29,66	897	232,37	86	0,14	0,27
SD	0,72	334	39,15	28,35	0,05	0,06
CV	2,43	37,26	16,8	32,75	37,03	25,51

Legenda. . Média (M), desvio padrão (SD), coeficiente de variação (CV) e variância (V).

Repertório por gênero

Passalus

Passalus teve gravações do sinal acústico de distúrbio de 27 indivíduos para 12 espécies (*Passalus (P) nasutus*; *Passalus (Passalus) denticollis*; *Passalus (Passalus) morio*; *Passalus (P) mancus*; *Passalus (P) quadricollis*; *Passalus (Passalus) punctiger*; *Passalus (Pertinax) convexus*; *Passalus (Passalus) sp1*, *Passalus (Passalus) sp2*, *Passalus (Passalus) sp3*, *Passalus (Passalus) sp4* e *Passalus (Passalus) sp5*). A comparação dos parâmetros acústicos analisados que foram significativas ($p > 0,05$) é dada na Tabela 7.

Tabela 7. Valores dos parâmetros acústicos de *Passalus*.

	A	F	NP	DP	IPI
M	1094822	250,00	113,63	0,11	0,21
V	865615500000	8112,98	1718,24	0,00	0,00
SD	930384,60	90,07	41,45	0,04	0,07
CV	84,98	36,03	36,48	33,76	33,16

Legenda. Média (M), desvio padrão (SD), coeficiente de variação (CV) e variância (V).

A análise do sinal acústico de distúrbio do gênero *Passalus* apresentou modulação de 3,8 pulsos a cada segundo (Fig. 2) com variação do número de pulsos (NP) entre 60 e 194 (M= 113; SD=41,45; V=1718; n=27) no intervalo analisado de cada gravação. A maioria dos indivíduos apresentou mais de 70 pulsos em um intervalo de 30 segundos (Fig. 8), o que ocorreu também para a maioria das espécies analisadas (Fig. 9).

Figura 52. Distribuição do nº de pulsos do sinal de distúrbio para os indivíduos de *Passalus*.

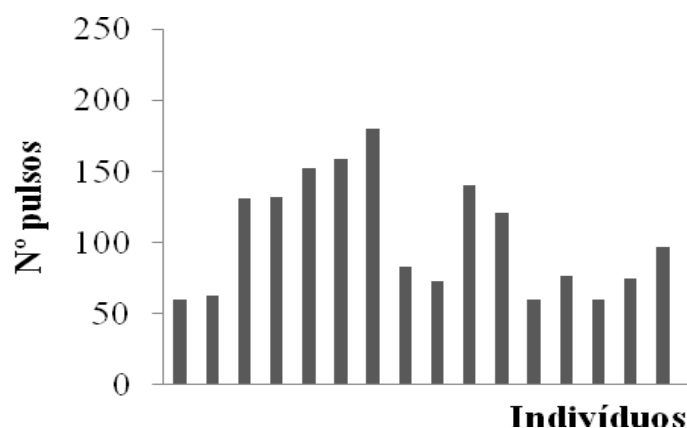
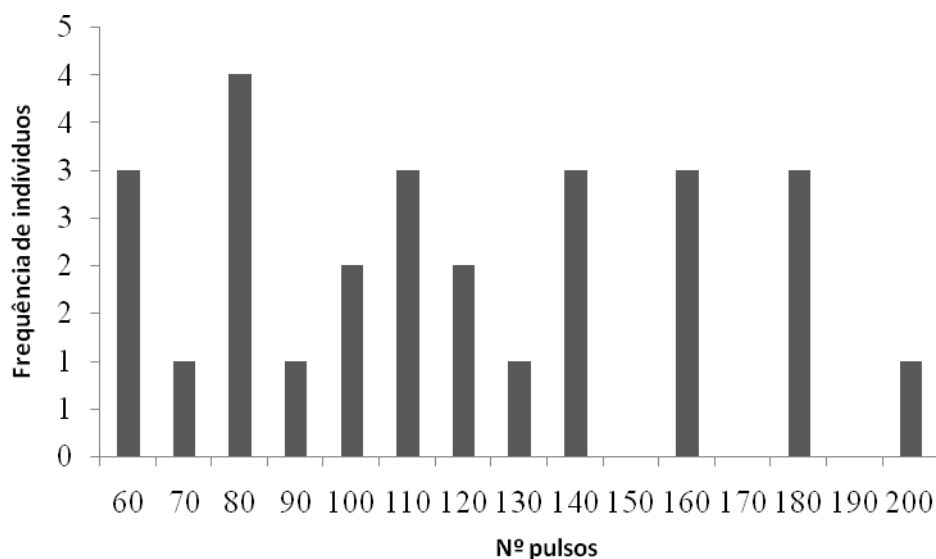


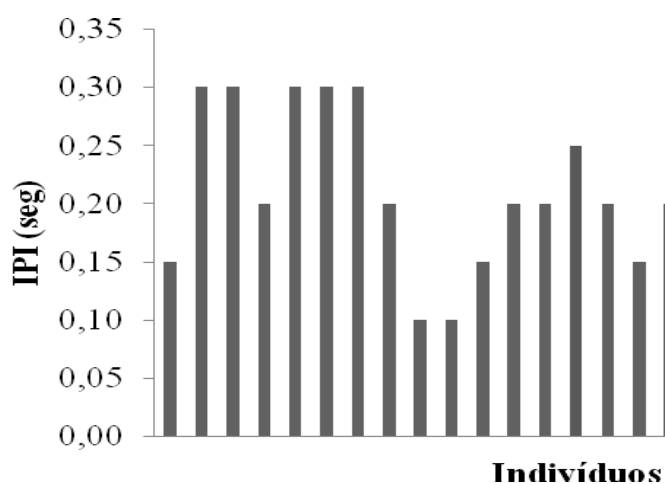
Figura 53. Distribuição de classes do nº de pulsos para as espécies de *Passalus*.



Fonte: Mattos, I. 2015.

O intervalo entre pulsos (IPI) de som produzido pelas doze espécies de *Passalus* mostrou variação entre 0,1 e 0,3 segundos ($M= 0,2$; $SD.=0,06$; $V=0,00$; $n=27$). Como a maioria dos indivíduos (Fig. 10) teve $IPI \geq 0,2$ s não houve diferenças significativas. As espécies que apresentaram IPI abaixo de 0,2 segundo foram: *Passalus (Pertinax) mancus*; *Passalus (Partinax) convexus* e *Passalus* sp 1 e *Passalus* sp 2.

Figura 54. Distribuição do intervalo entre pulsos do sinal de distúrbio para os indivíduos de *Passalus* ($n=27$).

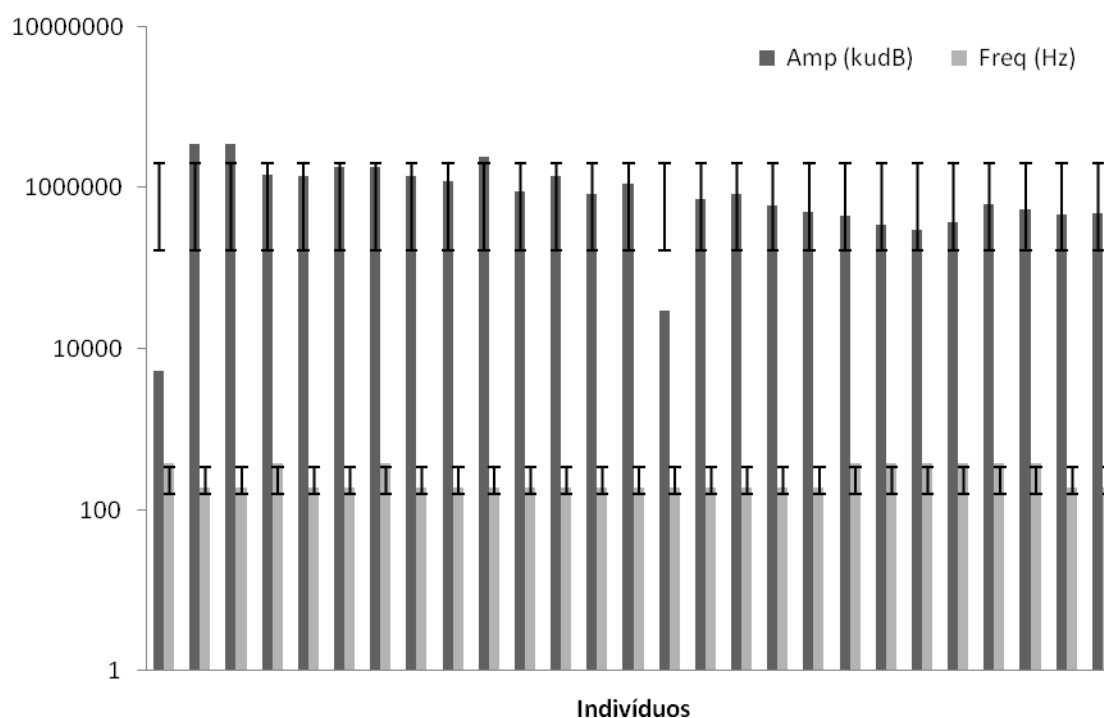


Fonte: Mattos, I. 2015.

A amplitude média de modulação do som das espécies de *Passalus* foi de 1094822 DB (Tabela 2) e a frequência do sinal acústico de distúrbio apresentou variação entre 187,5 e 375

Hz (Tabela 2) evidenciando a homogeneidade da amostra como pode ser observado na figura 11.

Figura 55. Comparação dos valores médios de Frequência e Amplitude do som, em escala logarítmica.



Nota. Barra de desvio padrão está representada na figura.

Fonte: Mattos, I.2015.

Paxillus

Em *Paxillus* obtivemos gravações do sinal acústico de distúrbio de dois indivíduos da espécie *Paxillus leachi* MacLeay, 1819. No intervalo analisado, a análise do sinal acústico de distúrbio apresentou modulação média de três pulsos por segundo com variação de 86 e 92 do número de pulsos (NP) (Tabela 8).

Tabela 8. Valores dos parâmetros acústicos de *Paxillus leachi*.

	A	F	NP	DP	IPI
M	1200642	187,50	89	0,10	0,25
V	3,2266700000	0	18	0	0
SD	568035,80	0	4,24	0	0
CV	47,31	0	4,77	0	0

Legenda. Média (M), desvio padrão (SD), coeficiente de variação (CV) e variância (V).

Os parâmetros de intervalo entre pulsos, duração do pulso e frequência do sinal acústico de *Paxillus leachi* não apresentaram variação, com intervalo constante de IPI = 0,25 s, SD= 0,10 s, F = 187,50 Hz. A amplitude variou entre 79898 e 16023 dB, mas não apresentou diferenças significativas (Tabela IV). Neste caso específico, a homogeneidade pode estar atrelada ainda ao tamanho amostral.

Veturius

Os resultados dos parâmetros físicos das gravações de 13 indivíduos para quatro espécies de *Veturius*: *Veturius (Veturius) assimilis*; *Veturius (Veturius) sp1*, *Veturius (Veturius) sp2*, *Veturius (Veturius) sp3* são apresentados para cada um na Tabela 9.

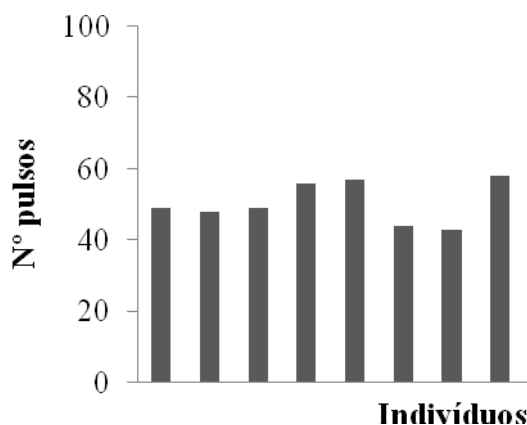
Tabela 9. Valores dos parâmetros acústicos de *Veturius*.

	A	F	NP	DP	IPI
M	538828,40	259,62	57,08	0,19	0,34
V	90396770000,00	9014,42	120,24	0,00	0,00
SD	300660,60	94,94	10,97	0,06	0,06
CV	55,80	36,57	19,21	30,85	18,71

Legenda. Média (M), desvio padrão (SD), coeficiente de variação (CV) e variância (V).

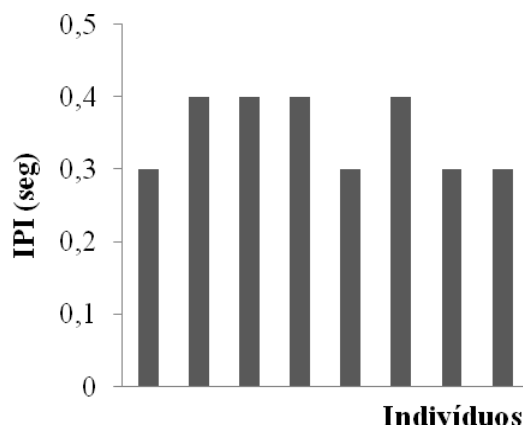
O número de pulsos (NP) foi igual a dois pulsos a cada segundo, com variação do NP entre 43 e 77 entre os indivíduos das quatro espécies de *Veturius* no intervalo analisado (Fig. 12, Tabela 4).

Figura 56. Distribuição do nº de pulsos do sinal de distúrbio para os indivíduos de *Veturius*.



O intervalo entre pulsos (IPI) produzido pelas quatro espécies analisadas de *Veturius* mostrou variação de 0,2 e 0,4 segundos (Tabela 4; n=13) com quase todos os indivíduos apresentando IPI maior que 0,2 segundos e apenas um indivíduo *Veturius* sp 4 com IPI igual a 0,2s (Fig. 13).

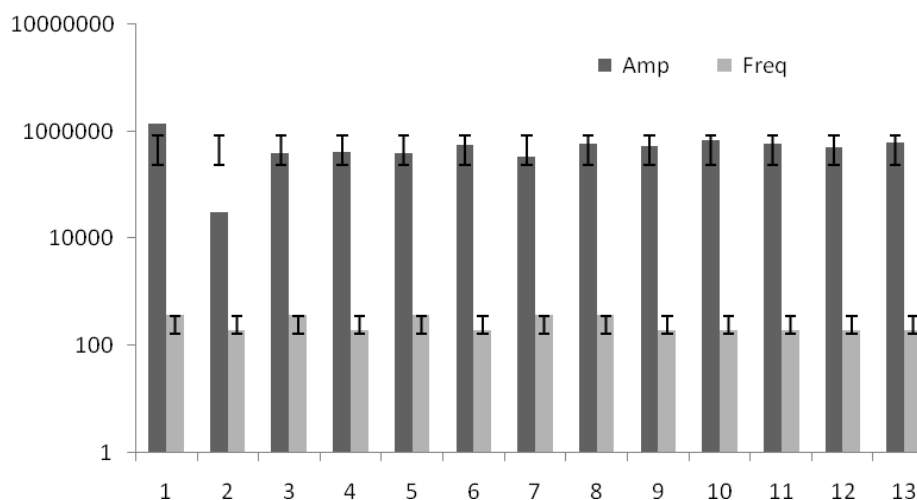
Figura 57. Distribuição do intervalo entre pulsos do sinal de distúrbio para os indivíduos de *Veturius* (n=13).



Fonte: Mattos, I. 2015.

Em *Veturius* a amplitude de modulação do som variou entre 30251 e 13657 dB (M= 5388; SD=3006; V=90396, n=13); enquanto a frequência (Fig. 14) apresentou variação entre 187,5 e 375 Hz (M= 259,62; SD= 94,94; V=9014, n=13), a mesma encontrada para as espécies do gênero *Passalus*.

Figura 58. Comparação dos valores médios de Frequência e Amplitude dos indivíduos de *Veturius*.



Nota. Barra de desvio padrão está representada na figura. Fonte: Mattos, I. 2015.

Discussão

Sabemos que o som pode ser propagado em diferentes meios (ar, água, madeira) com velocidades distintas e ainda sofrer alterações como interferência, refração, dispersão ou absorção (Marques 2008).

O sinal acústico de distúrbio para Passalidae foi descrito por Schuster (1975, 1983) a partir de gravações de 57 espécies. As gravações realizadas envolveram dois ambientes distintos (placa de Petri e galeria dentro de madeira) e podem não ser comparáveis se levarmos em consideração alguns dos princípios anteriores. Os principais motivos poderiam estar relacionados também ao material não descrito da placa de Petri (plástico ou vidro), os diferentes modelos de gravadores utilizados (taxa de amostragem) e o local dos troncos onde as gravações foram obtidas. Neste último caso, o tronco no ambiente aberto ou dentro do terrário poderia alterar ou interferir na propagação do som de distúrbio.

No presente estudo, apresentamos uma padronização metodológica visando minimizar as possíveis interferências que poderiam alterar as gravações. Assim, poderíamos comparar mais profundamente o sinal acústico entre as diferentes espécies de Passalidae.

Estudos anteriores do som de distúrbio não caracterizaram os diferentes parâmetros bioacústicos como identificamos nesta análise. Este representa a primeira descrição minuciosa do padrão de som típico de distúrbio para a família Passalidae. Além de ser o primeiro estudo comparativo entre gêneros e ainda o primeiro que inclui espécies do gênero *Veturius*.

Como comprovado por Schuster (1975, 1983) os pulsos aparentemente possuem frequências dominante abaixo de 16000 Hz. Nossos resultados demonstraram que a frequência fundamental nos gêneros analisados foi de 187,5 Hz, enquanto que os pulsos emitidos em grupos de pulsos tiveram uma duração média de 0,13 segundos.

O sinal acústico de distúrbio que foi caracterizado para cada um dos gêneros e teve parâmetros inéditos avaliados. Além disto, outros aspectos foram confirmados para espécies sul-americanas desde Schuster (1975, 1983) e Reyes-Castillo & Jarman (1983). Estes autores afirmaram que o padrão de sinal acústico estava relacionado a um contexto comportamental específico, o de perturbação do animal, presente na natureza quando o animal era atacado por um predador ou diante de confrontos com outros co-específicos. Schuster (1983) afirma ainda que o som de distúrbio pode ser homólogo aos sinais agressivos como quando em presença de

outro macho externo a colônia; em presença de perigo eminente como predador ou mesmo quando manipulamos o animal em sua colônia.

Nós acreditamos que as diferenças relacionadas aos sinais acústicos de distúrbio provavelmente atuem na defesa de território e/ou da colônia, mas não confirmamos esta função que merece ser estudada posteriormente com mais detalhes.

Tem sido postulado por Alexander *et al.* (1963) e Schuster (1983) que o sinal de corte de muitas espécies que ocupam o mesmo nicho restrito, junto de outras espécies próximas, poderia ter evoluído para um sinal espécie-específico devido a alta probabilidade de encontrar machos e fêmeas de diferentes espécies em um mesmo tronco. Desde Luederwaldt (1931) sabemos que até dez espécies podem ocupar o mesmo tronco. Enquanto que o sinal de distúrbio (“Tipo A”) ocorre na maioria das espécies que o Schuster (1983) analisou.

Nosso estudo com as espécies na América do Sul ao menos demonstrou que sinal acústico possui um padrão geral semelhante ao de espécies de outras áreas tropicais, que ocupam tronco em diâmetros maiores.

Em áreas de Mata Atlântica normalmente encontramos troncos de diâmetro maior que 20 cm e provavelmente por isso é comum encontrar mais de uma galeria e muitas espécies em um mesmo tronco. O tamanho do tronco como também a presença de mais de uma galeria em um mesmo tronco foi um fator limitante para a realização de gravações em campo. Diferente do que ocorre nas florestas decíduas dos Estados Unidos, local em que Schuster (1975, 1983) realizou gravações em campo.

Schuster (1983) analisou duas espécies em campo, cada uma destas provavelmente ocupava sozinha uma única galeria, uma vez que os troncos analisados possuíam de 7,5 a 20 cm de diâmetro. As espécies da mata atlântica normalmente estão em troncos de diâmetro maior.

Os sinais acústicos de Passalidae são definitivamente mais amplos e complexos que aqueles de chamado para atração do sexo oposto de longa distância como observado em Orthoptera e Cicadidae (Schuster, 1983). O mesmo autor mencionou que este sinal de chamado é desconhecido em Passalidae, porém pensamos que pode ser o mesmo que aquele que ele estabeleceu como de pré-corte (“Tipo C”). Assim vemos a necessidade de futuros estudos para a confirmação desta hipótese através de testes específicos.

Agradecimentos

Agradecemos ao amigo e colaborador Cyro de Luna por seu auxílio no desenvolvimento deste trabalho; ao Dr Luiz Gonzaga (UFRJ) por disponibilizar o laboratório de bioacústica; ao Biólogo técnico do laboratório de Bioacústica Charles por estar sempre disposto a me atender.

8 REPRESENTATIVIDADE ESPACIAL DO INVENTÁRIO HISTÓRICO DE PASSALIDAE (COLEOPTERA) DO BRASIL: VAZIOS DE INFORMAÇÃO E PRIORIDADES DE CONSERVAÇÃO

Resumo

Um inventário histórico com 2.837 registros georreferenciados para 75 espécies de Passalidae foi utilizado para avaliar a representatividade taxonômica e geográfica de Passalidae no Brasil nas escalas: biomas, províncias biogeográficas e regiões. Os biomas mais representativos foram Amazônia e Mata Atlântica. Entre as províncias biogeográficas, a Atlântica teve o maior número de registros e também de número de espécies endêmicas. Enquanto que a Província do Cerrado teve o segundo maior número de registro relacionado a uma única espécie. Dois Parques nacionais e três estaduais no Brasil tiveram o maior número de registros e também de número de espécies endêmicas. Análises de Parcimônia de Endemismo com quadrículas de 100 km e com províncias biogeográficas foram conduzidas para identificar áreas e sub-áreas prioritárias correspondentes às áreas de endemismo para a conservação das espécies de Passalidae. As análises indicaram que o PAE não é um método sensível para diagnosticar subáreas de endemismo com quadrículas em grande quantidade e baixa representatividade das espécies. No entanto, o PAE forneceu hipóteses definindo relações estreitas entre províncias com contexto hierárquico, rejeitando resultados de combinações aleatórias ou reticulações de áreas.

Palavras chave. Áreas de Endemismo, Biomas, Biogeografia, Endemismo.

Introdução

Os besouros da família Passalidae são conhecidos como besouros falantes (*bess beetles*) em referência a produção de som envolvido no complexo comportamento. Todas as espécies de Passalidae estão estritamente associadas à presença de troncos em decomposição e possuem restrições de habitat muito específicas, uma vez que todos os estágios imaturos dependem da construção de galerias dentro dos troncos escavadas pelos adultos (Schuster 2002; Scholtz & Grebennikov 2005). Atrelado a restrição de habitat, larvas e adultos mantêm uma conspícua comunicação acústica por estridulação e manutenção de grupos subsociais (Schuster, 1983; Reyes-Castillo & Halffter, 1984).

Somado a isto, os passalídeos possuem baixa capacidade de dispersão e a sobrevivência intaespecífica é dependente de complexas interações e longos ciclos de vida (Reyes-Castillo & Halffter, 1984). A combinação destes fatores torna a família muito sensível à redução de florestas nativas, e a comunidade de passalídeos pode ser muito menos resistente, mais vulnerável, que outros grupos de insetos indicadores como borboletas, formigas e escaravelhos (Schuster *et al.* 2000; Schuster & Cano, 2006; Jackson *et al.* 2009).

No Brasil, existem poucos estudos sobre a diversidade e taxonomia para a família, sendo mais relevantes os trabalhos de revisão da fauna do Brasil de Luederwaldt (1931) e a lista de espécies de Fonseca & Reyes-Castillo (2004). A maioria dos estudos se concentraram na fauna amazônica, entre os mais recentes, podemos citar Mouzinho & Fonseca (1998) e Fonseca *et al.* (2008). Mais recentemente, alguns estudos sobre a fauna do sudeste brasileiro deram enfoque em remanescentes florestais e unidades de conservação presentes no Bioma de Mata Atlântica (Santos-Silva, 2000; Mattos & Mermudes, 2014).

O conhecimento taxonômico dos passalídeos brasileiros vem apresentando um crescimento recente (Fonseca & Reyes-Castillo, 2004; Boucher, 2006; Fonseca *et al.* 2008; Mattos & Mermudes, 2013; 2014). Portanto, quase toda a informação disponível para acessar a diversidade de Passalidae no Brasil resulta de inventários locais, descrição de novos táxons e expedições com coletas ocasionais. Outro aspecto complacente refere-se ao reduzido número de especialistas para a família, quando comparado ao grande número de especialistas em Coleoptera, o que resulta na magnitude e localização das lacunas de informação.

É contínua a diminuição na extensão da maioria dos biomas brasileiros e a preservação destes está limitada a Parques Estaduais e Nacionais e reservas particulares e não governamentais (Da Silva, 2003; MMA, 2007; Rodrigues *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2012; Cysne *et al.*, 2013; Mattos & Mermudes, 2014). A fragmentação dos biomas está diretamente

relacionada à perda de biodiversidade, especialmente na Mata Atlântica e Cerrado, nos quais o conhecimento da diversidade ainda é incipiente, em outras palavras, estamos perdendo espécies antes mesmo de conhecê-las.

Neste estudo, nosso objetivo geral foi acessar a representatividade taxonômica e geográfica de Passalidae no Brasil através de um inventário histórico. Para isso avaliamos o nível destas informações e suas lacunas nas seguintes escalas: biomas, províncias biogeográficas e regiões do Brasil. Assim, esperamos identificar áreas prioritárias para futuros inventários e o nível de risco da diversidade de Passalidae.

A avaliação da representatividade espacial foi confrontada com o PAE - Análise de Parcimônia de Endemismo (Crisci *et al.* 2000, Morrone, 2014a) para identificar áreas prioritárias correspondentes às áreas de endemismo, que podem ser importantes para a conservação das espécies de Passalidae. O método já foi aplicado em Passalidae em uma reinterpretação de áreas na Zona de Transição Mexicana (Gutierrez-Velazquez *et al.*, 2013).

MATERIAL E MÉTODOS

Fontes de informação

Os dados de distribuição foram obtidos de três principais fontes: 307 novos registros provenientes de material recentemente coletado; 67 de material depositado em coleções entomológicas; e outros 743 registros da literatura taxonômica de Passalidae (Tabela 10).

As coletas foram realizadas nas seguintes unidades de conservação (siglas das unidades e municípios entre parênteses): Parque Nacional do Itatiaia (PNI, Itatiaia, and Iamonte), Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO, Teresópolis e Petrópolis), Parque Nacional Serra da Bocaina (PNSB, São José do Barreiro, Angra dos Reis, Paraty, e Cunha), Reserva Biológica União (ReBio, Casimiro de Abreu), Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA, Chachoeiras de Macacu), Parque Estadual da Ilha Grande (PEIG, Angra dos Reis) e Reserva Biológica da Praia do Sul (RBPS, Angra dos Reis).

As seguintes coleções entomológicas foram examinadas (siglas entre parênteses): BMNH, Museum of Natural History, London, United Kingdom (M. Barclay); DZRJ, Coleção Entomológica Professor José Alfredo Pinheiro Dutra, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil (J. R. M. Mermudes); DZUP, Coleção Pe. Jesus Santiago Moura, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil (C. S.

Ribeiro-Costa); IEXA, Collection of the Instituto de Ecología (P. Reyes-Castillo); MAPA, Museu Anchieta de Ciências Naturais do Colégio Anchieta, Porto Alegre, Brasil (F. R. Meyer); MCZN, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (M. H. Galileo); MNHN, Muséum National d' Histoire Naturelle, Paris, France (S. Boucher); MNRJ, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (M. L. Monné); e MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (S. Casari).

Os dados de literatura taxonômica de Passalidae do Brasil foram obtidos de: Moreira (1922; 1925); Luederwaldt (1931); Pereira (1939; 1940; 1944); Zikán & Wygodinsky (1948), Bührnheim (1962); Bührnheim (1963); Bührnheim & Aguiar (1991); Fonseca & Reyes-Castillo (1997), Reyes-Castillo & Fonseca (1992), Fonseca & Reyes-Castillo (1994; 1993; 1997; 2004), Boucher (2006); Fonseca *et al.*(2008); Reyes-Castillo *et al.* (2005); e Mattos & Mermudes (2013; 2014).

Análises dos dados

Os dados de distribuição foram obtidos de três principais fontes: 307 novos registros provenientes de material recentemente coletado; 67 de material depositado em coleções entomológicas; e outros 743 registros da literatura taxonômica de Passalidae (Tabela 10).

As coletas foram realizadas nas seguintes unidades de conservação (siglas das unidades e municípios entre parênteses): Parque Nacional do Itatiaia (PNI, Itatiaia, and Iamonte), Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO, Teresópolis e Petrópolis), Parque Nacional Serra da Bocaina (PNSB, São José do Barreiro, Angra dos Reis, Paraty, e Cunha), Reserva Biológica União (ReBio, Casimiro de Abreu), Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA, Chachoeiras de Macacu), Parque Estadual da Ilha Grande (PEIG, Angra dos Reis) e Reserva Biológica da Praia do Sul (RBPS, Angra dos Reis).

As seguintes coleções entomológicas foram examinadas (siglas entre parênteses): BMNH, Museum of Natural History, London, United Kingdom (M. Barclay); DZRJ, Coleção Entomológica Professor José Alfredo Pinheiro Dutra, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil (J. R. M. Mermudes); DZUP, Coleção Pe. Jesus Santiago Moura, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil (C. S. Ribeiro-Costa); IEXA, Collection of the Instituto de Ecología (P. Reyes-Castillo); MAPA, Museu Anchieta de Ciências Naturais do Colégio Anchieta, Porto Alegre, Brasil (F. R. Meyer); MCZN, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil (M. H. Galileo); MNHN, Muséum National d' Histoire Naturelle, Paris,

France (S. Boucher); MNRJ, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil (M. L. Monné); e MZUSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (S. Casari).

Os dados de literatura taxonômica de Passalidae do Brasil foram obtidos de: Moreira (1922; 1925); Luederwaldt (1931); Pereira (1939; 1940; 1944); Zikán & Wygodinsky (1948), Bührnheim (1962); Bührnheim (1963); Bührnheim & Aguiar (1991); Fonseca & Reyes-Castillo (1997), Reyes-Castillo & Fonseca (1992), Fonseca & Reyes-Castillo (1994; 1993; 1997; 2004), Boucher (2006); Fonseca *et al.*(2008); Reyes-Castillo *et al.* (2005); e Mattos & Mermudes (2013; 2014).

Tabela 10. Lista de espécies de Passalidae do Brasil construída com dados compilados a partir de publicações, exemplares de museus e dados referentes ao capítulo 2. (Continua)

Esécie	Bioma	P. B.	UC's	Estado	Altitude (Min - Max)	N. R.
<i>Passalus (Passalus) abortivus</i> Perch., 1835	Am	Im		Amz	20 - 31	2
<i>Passalus (Passalus) aculeatus</i> Perch., 1835	Mat Pa	At PamPnF	APa P	RJ RJs SP	92 - 1373	7
<i>Passalus (Passalus) aduncus</i> Erichson, 1847	Mat	At	P	RJ	1055 - 1232	4
<i>Passalus (Pertinax) anguliferus</i> Perch., 1835	Ce Mat Pa	At Ce PamPnF	P	RJ RJs SC SP	5 - 1068	16
<i>Passalus (Passalus) armatus</i> Perty, 1830	Am	Im		Amz	20	1
<i>Passalus (Passalus) binominatus</i> Perch., 1841	Mat Pa	AF At PamPnF	APa	RJs SC SP	54 - 1798	194
<i>Passalus (Passalus) bucki</i> Lued, 1931	Am Mat Pa	AF At Im Pam PnF		AmzRJs SP	20 - 637	8
<i>Passalus (Passalus) coniferus</i> Eschs, 1829	Am Ce Mat	AF At CeImPnF	APa P RB	Amz Go Mg Pn RJ RJs SP	1 - 1200	30
<i>Passalus (Px) convexus</i> Dalman, 1817	Am Mat	At CeIm Ma PnF XT	APa P RB	Amz Ba MG Pa RJ Ro SP	1 - 637	151
<i>Passalus (Passalus) denticollis</i> Kaup, 1869	Mat Pa	AF At PamPnF	APa P RB	Es Mg RJ RJs SP	1 - 1187	86
<i>Passalus dubitans</i> Kuwert, 1891	Mat	At	P	RJ SC	150 - 789	3
<i>Passalus elfriedae</i> Luederwaldt, 1931	Am Ce Mat	At Ce ImPnF	P	Amz Go Mg RJ SP	20 - 905	12

Tabela 10. Lista de espécies de Passalidae do Brasil construída com dados compilados a partir de publicações, exemplares de museus e dados referentes ao capítulo 2 (Continuação).

Esécie	Bioma	P. B.	UC's	Estado	Altitude (Min - Max)	N. R.
<i>Passalus epiphanooides</i> Kuwert, 1891	Am	Im		Amz	20 - 31	2
<i>Passalus ferenudus</i> Kuwert, 1898	Mat	At	APa P	RJ	5 - 1486	18
<i>Passalus glaberrimus</i> Eschscholtz, 1829	Am Ce Mat Pa	AF At CeIm Pam Pan PnF	APa EE P RB	Amz Mg RJ RJs Ror SC SP	12 - 1600	130
<i>Passalus gravely</i> Moreira, 1922	Mat	At PnF	P	Mg RJ	789 - 2091	27
<i>Passalus interruptus</i> (Linnaeus, 1758)	Am Ce Mat	At CeIm Pan PnF XT	EE P	Amz Go Pa RJ Ror SC SP	20 - 2200	40
<i>Passalus interstitialis</i> Eschscholtz, 1829	Am Ce Mat	At CeIm Pan PnF XT	EE	Amz Go Mg Pa Ror SC SP	20 - 1100	82
<i>Passalu slanei</i> Pereira, 1939	Pn	Ro		MGs	112	1
<i>Passalus latifrons</i> Percheron, 1835	Am	Ce Im		Amz Ro	31 - 560	4
<i>Passalus loureroi</i> Pereira, 1939	Mat	AF		Pn	913 - 913	1
<i>Passalus lunaris</i> Kaup, 1869	Ce Mat	At Ce		Go SP	790 - 900	34
<i>Passalus mancus</i> Burmeister, 1847	Mat Pa	At PamPnF	APa P	RJ RJs SC SP	1 - 1540	23
<i>Passalus morio</i> Percheron, 1835	Mat	At PnF	APa P	Mg RJ SP	jan/00	31
<i>Passalus nasutus</i> Eschscholtz, 1829	Mat	At	APa P	RJ SP	637 - 1492	25
<i>Passalus neivai</i> Pereira, 1940	Am	Ma	APa	Ro	85	1
<i>Passalus occipitalis</i> Eschscholtz, 1829	Ce Mat Pa	At Ce PamPnF	APa P	Go Mg RJ RJs SP	1 - 1068	15
<i>Passalus pauloensis</i> Luederwaldt, 1931	Mat	At PnF		RJs SP	581 - 905	3
<i>Passalus perplexus</i> Kaup, 1869	Mat Pa	AF At PamPnF	P	Mg RJ RJs SC	92 - 1000	8
<i>Passalus plicatus</i> Percheron, 1835	Ce Mat Pa	AF At Ce Pam PnF	APa P	Mg Pn RJ RJs SP	150 - 1662	32
<i>Passalus procerus</i> Hincks, 1940	Mat	At	P	RJ	2200	4
<i>Passalus punctatostratus</i> Percheron, 1835	Am	Par		Pa	70	1

Tabela 1. Lista de espécies de Passalidae do Brasil construída com dados compilados a partir de publicações, exemplares de museus e dados referentes ao capítulo 2 (Continuação).

Especie	Bioma	P. B.	UC's	Estado	Altitude (Min - Max)	N. R.
<i>Passalus punctiger</i> <i>Lepeletier&Serville, 1825</i>	Am Ce Mat Pa	AF At CeIm Pam PnF XT	APa P RB	Amz Go Mg Pa RJ RJs SC SP	1 - 1225	116
<i>Passalus quadricollis</i> <i>Eschscholtz, 1829</i>	Mat Pa	At PamPnF	APa P	Mg RJ RJs SC SP	1 - 1225	24
<i>Passalus rhodocanthopoides</i> <i>Kuwert, 1891</i>	Am	Im		Amz	20 - 31	3
<i>Passalus rusticus</i> <i>Percheron,</i> <i>1835</i>	Mat Pa	AF At PamPnF	APa P	Mg RJ RJs SP	54 - 1400	16
<i>Passalus sicatus</i> <i>Burmeister,</i> <i>1847</i>	Mat Pa	At PamPnF	APa P	RJ RJs SC	110 - 1476	14
<i>Passalus spinifer</i> <i>Percheron,</i> <i>1841</i>	Am	Im		Am	20	1
<i>Passalus striatissimus</i> <i>Luederwaldt, 1934</i>	Mat	At	P	RJ	1960 - 1960	7
<i>Passalus toriferus</i> <i>Eschscholtz,</i> <i>1829</i>	Mat Pa	At PamPnF	APa P	RJ RJs SC SP	5 - 1100	15
<i>Passalus unicornis</i> <i>Lepeletier&Serville, 1825</i>	Mat	At	P	RJ	2200	2
<i>Passalus variiphyllus</i> <i>Kuwert,</i> <i>1891</i>	Am	Im		Amz	20 - 31	6
<i>Passalus zikani</i> <i>Luederwaldt,</i> <i>1929</i>	Mat	At	APa P	RJ	1100 - 1140	4
<i>Passipassalus buhrnheimi</i> <i>Fonseca & Reyes-Castillo, 1993</i>	Am	Ce		Ro	560 - 600	28
<i>Paxillus amazonicus</i> <i>Fonseca &</i> <i>Reyes-Castillo</i>	Am	Ro		Ac	199	2
<i>Paxillus borelli</i> (<i>Pangela, 1905</i>)	Mat Pa	AF At PamPnF	P	Es Mg RJ RJs SC SP	2 - 1130	11
<i>Paxillus camerani</i> (<i>Rosmini,</i> <i>1902</i>)	Am	Im XT		Amz MG	20 - 400	6
<i>Paxillus chapadensis</i> <i>Mattos</i> <i>&Mermudes, 2013</i>	Ce	Ce	APa	MG	690	4
<i>Paxillus corniculatus</i> <i>Fonseca et</i> <i>al 2008</i>	Am	Im		Amz	60 - 60	8
<i>Paxillus fosteri</i> <i>Luederwaldt,</i> <i>1927</i>	Am Ce	Ce XT		GoPa	70 - 790	25
<i>Paxillus leachi</i> <i>MacLeay, 1819</i>	Am Mat	At Im	APa P	Amz Es RJ	5 - 789	8
<i>Paxillus macrocerus</i> <i>Reyes-</i> <i>Castillo & Fonseca</i>	Am	Ce		Ro	550 - 560	435

Tabela 1. Lista de espécies de Passalidae do Brasil construída com dados compilados a partir de publicações, exemplares de museus e dados referentes ao capítulo 2 (Conclusão).

Especie	Bioma	P. B.	UC's	Estado	Altitude (Min - Max)	N. R.
<i>Paxillus manausensis</i> Mattos & Mermudes, 2013	Am	Im		Amz	31	2
<i>Ptichopus hylaius</i> Fonseca & Reyes-Castillo, 1994	Am	Ma XT		MG Ro	100 - 391	15
<i>Ptichopusmelzeri</i> Luederwaldt, 1927	Mat	PnF		Mg	628	1
<i>Spasalus aquinoi</i> Fonseca, 1990	Am	Ma Pan XT		AmzPaRor	27 - 80	14
<i>Spasalus balachowskyi</i> Reyes-Castillo, 1973	Am	Im		Amz	31	1
<i>Spasalus crenatus</i> (Mac Leay, 1819)	Am	ImMa Pan	APa P	Amz Ro Ror	20 - 31	13
<i>Spasalus cristinae</i> Santos-Silva, 2000	Mat	At	APa P RB	RJ SP	1 - 1141	14
<i>Spasalus elianae</i> Fonseca, 1992	Am	Ce Im		Amz Ro	26	24
<i>Spasalus robustus</i> Percheron, 1835	Ce Mat	AF At Ce PnF	APa P RB	Es Mg Pn RJ RJs SP	1 - 1141	73
<i>Verres furcilibris</i> Eschscholtz, 1829	Am Ce Mat	CeIm Pan PnF XT	EE	Amz Go MG Ro Ror SP	20 - 790	94
<i>Veturius assimillis</i> Weber, 1801	Ce Mat	AF At Ce Pam PnF	APa P RB	Es Mg Pn RJ RJs SC SP	15 - 1736	101
<i>Veturius cephalotes</i> Lepeletier & Serville, 1825	Am	ImMa Par Ror XT	P	AmzMaPa	1 - 500	35
<i>Veturius jolyi</i> Boucher, 2006	Am	Im		Amz	100	1
<i>Veturius munitus</i> Luederwaldt, 1934	Ce Mat	At Ce	APa P	Mg RJ SP	1 - 1249	12
<i>Veturius simillimus</i> Kuwert, 1891	Ce Mat	AF At Ce PnF	APa P RB	Es Mg Pn RJ SC SP	1 - 1249	72
<i>Veturius sinuatus</i> Eschscholtz, 1829	Am Ce Mat Pa	AF At Ce Pam PnF Ro	APa P RB	Ba Es MG MGs Mg Pn RJ RJs SC SP	0 - 1400	343
<i>Veturius sinuosus</i> Drapiez, 1820	Am	Ce GL ImMa Pan Par Ro Ror XT	APa P	Am Amz Ma MG Pa Ro Ror	1 - 600	157
<i>Veturius transversus</i> Dalman, 1817	Am Ca Ce Mat Pa	AF At Ca Ce Ma PnF XT	APa EE P RB	Ba Es Go MG MgPn RJ RJs SC SP	1 - 1116	114

Nota. Indicamos os biomas, provincias biogeograficas, UC's, altitude (m) e Número de registros. Fonte: Mattos, I. 2015.

Análises dos dados

Todos os dados obtidos foram inseridos em uma planilha (Anexo I, resumido na Tabela I) contendo as seguintes informações: determinação taxonômica (gênero, subgênero, espécie e autor), localização geográfica (estado, município, localidade específica, coordenadas e altitude), dados de coleção (dia, mês e ano) e tipo de dado (coleção entomológica, literatura taxonômica, coleta). Uma análise preliminar dos dados mostrou grande heterogeneidade na qualidade dos mesmos, portanto, não foi possível garantir a definição específica de alguns poucos registros como previsto por Lobo *et al.* (2008). Isto faz referência a uma parte da informação obtida de coleções entomológicas, que não apresentou dados completos para (quantidade de registros entre parênteses): dia (38), mês (21) e ano (17).

Os registros foram individualizados (dados individuais por linha), possibilitando uma relação direta dos dados de coleção e número de indivíduos. Nos casos em que nenhum dos campos por espécie obtidos de fonte bibliográfica específica, assumimos um único registro (número de indivíduo = 1). Assim, o número total de linhas de dados na planilha correspondeu ao número total de registros, e àqueles sem informação precisa da localização geográfica não foram incluídos na análise.

A representatividade espacial do inventário nacional foi realizada com as seguintes informações cartográficas: 1) quadrículas de 100 x 100 Km no mapa do Brasil, para abranger sua extensão geográfica; 2) biomas brasileiros: Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pantanal e Pampa (Roeschet *al.* 2009, <http://www.mapas.mma.gov.br>); 3) províncias biogeográficas (Morrone, 2014b; Löwenberg-Neto, 2014); e 4) seis categorias de unidade de conservação (UCs) que possuem a maior extensão geográfica (siglas oficiais entre parênteses): Área de Proteção Ambiental (APA), Estação Biológica (EB), Parque Nacional (PARNA), Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS), Reserva Biológica (ReBio) e Reserva Extrativista (Resex). Os polígonos para as unidades de conservação foram obtidos de <http://www.mma.gov.br>.

A avaliação da representatividade espacial de toda a informação foi conduzida com o ArcGIS 9,3 (ESRI Inc. 1999-2008).

O endemismo da fauna, flora e de outros organismos pode ser uma consequência de fatores ecológicos e históricos envolvidos em conjunto na evolução destas espécies (Morrone, 2009). Desta forma, conduzimos algumas Análises de Parcimônia de Endemismo (PAE) após a revisão do método por Morrone (2014a).

Primeiramente, avaliamos possíveis áreas de endemismo indicadas pela análise de parcimônia do PAE a partir de uma matriz (Apêndice 4) de presença e ausência envolvendo

138 quadrículas (100 km) presentes nas províncias biogeográficas (Tabela I), revistas por Morrone (2014b), das quais 127 estão localizadas no Brasil, e que continham ao menos o registro de uma espécie de Passalidae. Assim, a matriz incluiu os dados distribucionais de 75 espécies de passalídeos dos gêneros (43, *Passalus*; 1, *Passipassalus*; 11, *Paxillus*; 4, *Popilius*; 2, *Ptichopus*; 6, *Spasalus*; 1, *Verres*; 8, *Veturius*).

Um grupo-externo com zero registro de espécies foi utilizado para enraizar os diagramas mais parcimoniosos em todas as análises e está embasado como uma unidade hipotética ancestral o ancestral onde todos os táxons estão ausentes (Morrone, 2014a).

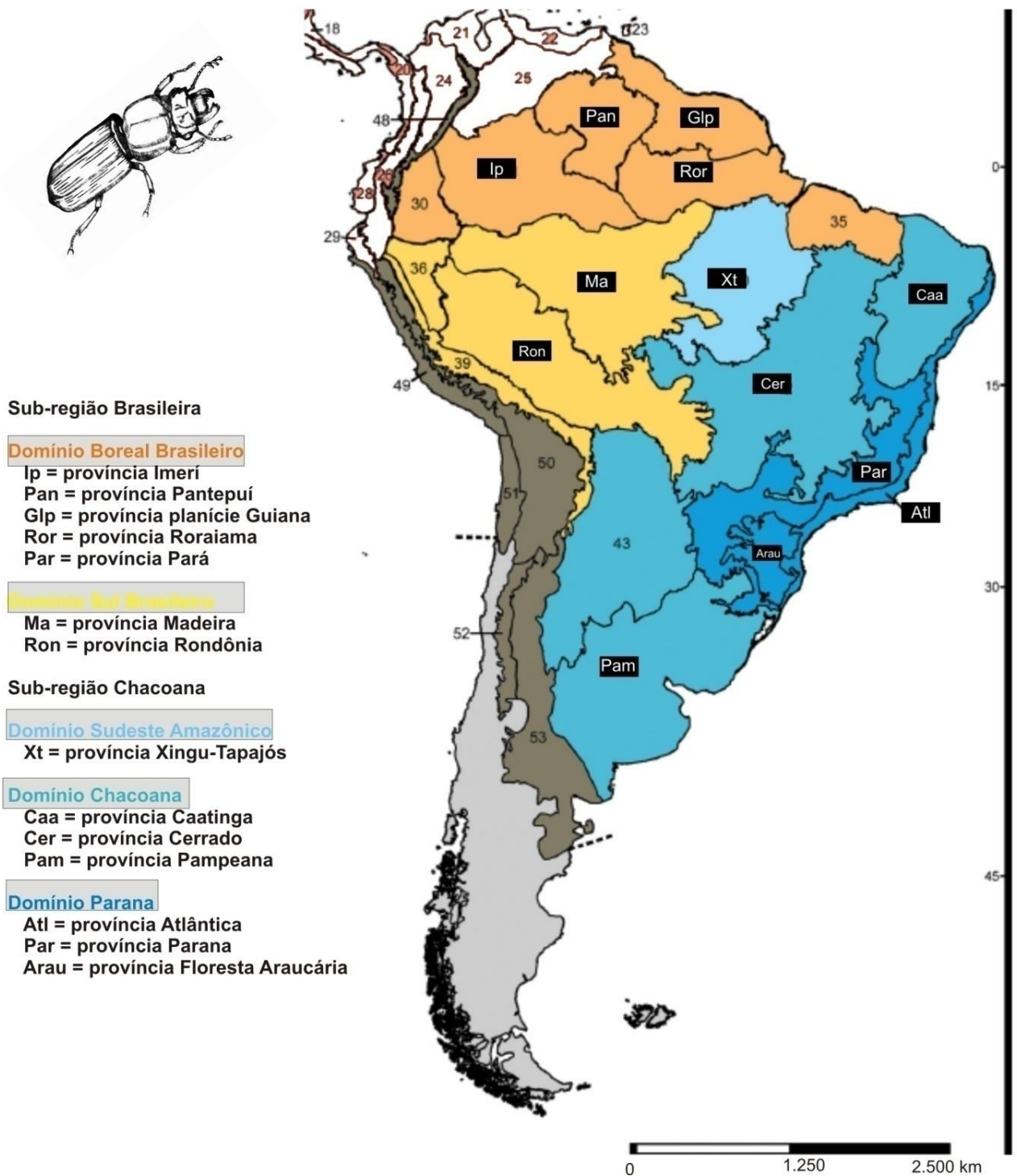
Nós consideramos para avaliação duas diferentes análises envolvendo, ou não, as espécies ocorrentes em apenas uma área (como autapomorfias da análise cladística), uma vez que uma simples presença pode ser indicativa da identidade de uma área de endemismo, como proposto por Crother & Murray (2011; 2013; 2014). A análise 1 foi conduzida com a presença de autapomorfias (75 espécies). Quando as análises sem autapomorfias foram avaliadas (análise 2), a matriz incluiu o registro geográfico de 54 espécies com mais de uma ocorrência.

Uma vez que a análise de parcimônia tenha identificado os cladogramas mais parcimoniosos, é possível remover os táxons que estão suportando clados e repetir a análise para avaliar novos clados, este procedimento é conhecido como uma análise de endemismo com eliminação progressiva de caracteres PAE-PCE (Morrone, 2014a). Este procedimento foi conduzido para recuperar outros diagramas mais parcimoniosos.

O PAE como método hierárquico pode detectar área de endemismo na biogeografia histórica (Craw, 1988; Morrone, 2014a) e indicar subáreas e possíveis relações entre elas. Desta forma, outras análises (análises 3 e 4) foram conduzidas a partir de uma matriz com fusão das quadrículas restritas a cada uma das províncias biogeográficas (Fig. 1) propostas por Morrone (2014b) que foram igualmente avaliadas quanto aos registros únicos (autapomorfias).

As análises do PAE foram conduzidas através com NONA versão 2.0 (Goloboff, 1994) da interface do WINCLADA versão 1.00.08 (Nixon, 2002) e também com o T.N.T. versão 1.1 (GOLOBOFF *et al.* 2003). As buscas heurísticas incluíram 100 réplicas com 10 diagramas mantidos por réplica através do algoritmo de busca TBR (*tree bisection and reconnection* (mult*100; max*), e salvando 100 diagramas igualmente parcimonios por réplica. O cladograma de consenso estrito foi calculado com base nos diagramas mais parcimoniosos resultantes.

Figura 59. Regionalização biogeográfica com destaque para as províncias presentes no Brasil.



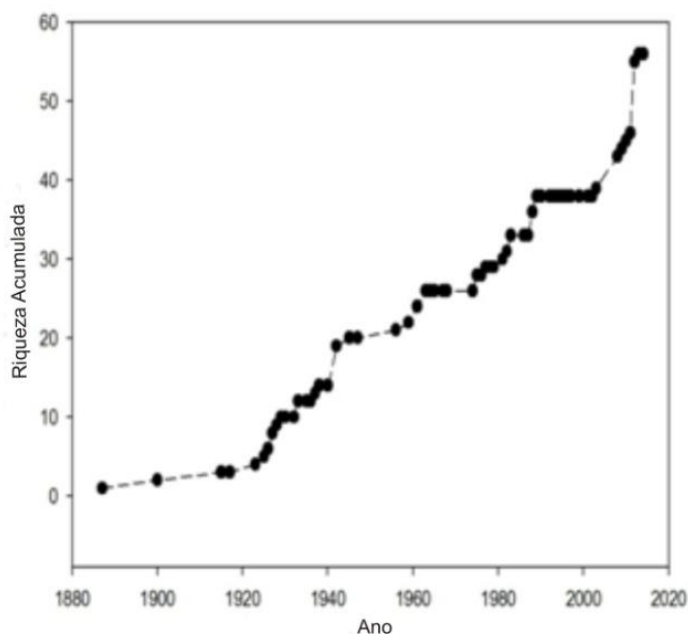
Nota. Figura modificada de Morrone, 2014b.
Fonte. Mattos, I. 2015.

Resultados

A tabela de dados total incluiu 2.837 registros georreferenciados para 75 espécies de Passalidae em oito gêneros (Tabela I, anexo I) que correspondeu a 77% das espécies e 100% dos gêneros com registros para o Brasil (Fonseca & Reyes-Castillo, 2004; Boucher, 2006; Fonseca *et al.*, 2008; Mattos & Mermudes, 2013; 2014). Em uma análise cronológica, os dados com informação completa de ano produziram 207 registros por ano de coleta para 56 espécies, que abrangeu um período descontínuo de 127 anos de amostras discretas (1887-2014), o mais longo em uma abordagem temporal utilizado para a família. A maior parte dos registros foi obtida em pelo menos quatro momentos com base nos dados analisados: 1987 (246; 4 spp), 1988 (460; 6 spp), 2012 (193; 22 spp) and 2013 (105; 10 spp).

Adicionalmente, a coleta de novas espécies mostrou uma tendência de crescimento ao longo do tempo (Fig. 2), aumentando principalmente entre os seguintes períodos: 1923 – 1939; 1975 – 1989; 2003 – 2013.

Figura 60. Número acumulado de espécies registradas ao longo do tempo.



Nota. Apenas se considerou as espécies com dados de ano de coleta (56 sp).

Fonte: Mattos, I. 2015.

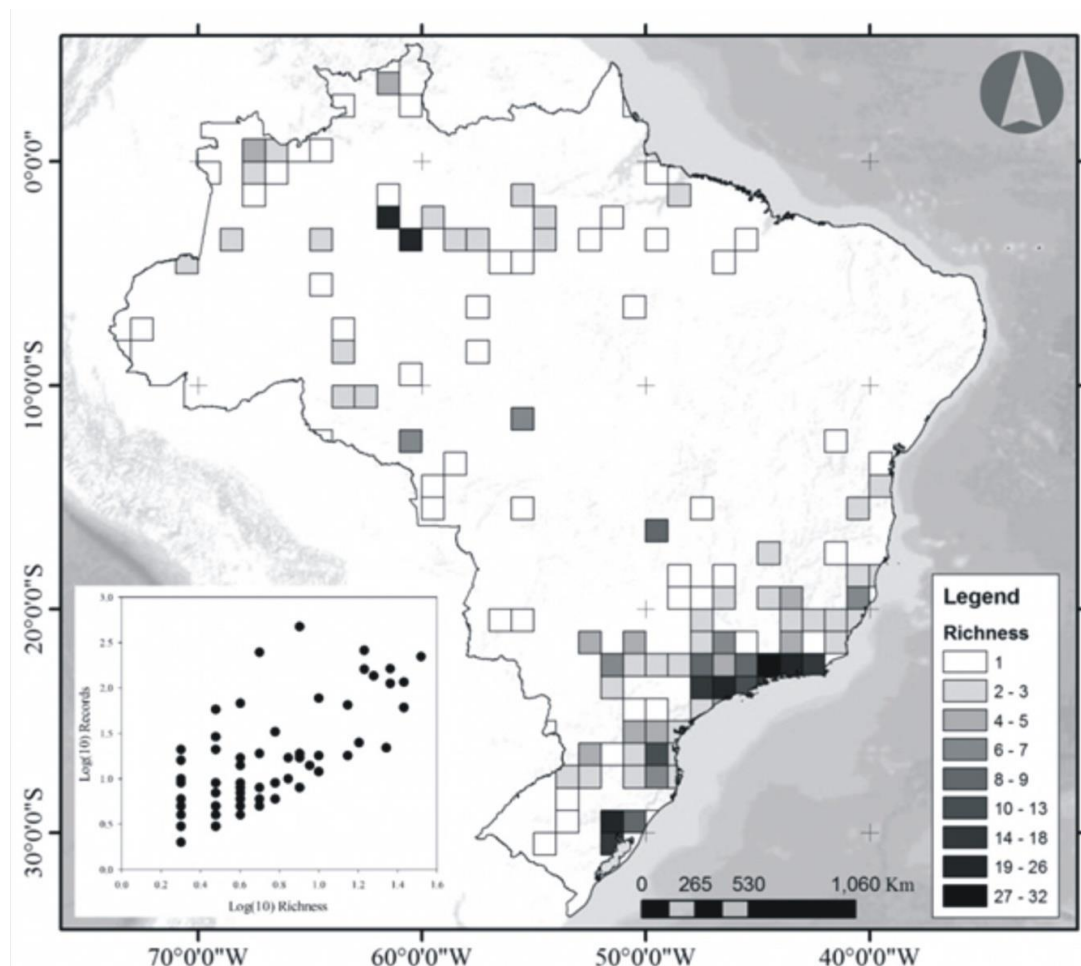
Três gêneros apresentaram maior número de registros e espécies, respectivamente: *Passalus* (57% de registros e 42% espécies), *Paxillus* (14% e 18%); e *Veturius* (11% e 29%)

(vide, Tabela I). Duas espécies subsequentes em número de registros somaram 28% dos registros (*Paxillus macrocerus* e *Veturius (Veturius) sinuatus*), enquanto que outras 20 espécies congregam 57% (entre 28-194 registros); 21 espécies apresentaram 15% (2-25 registros), e 12 espécies estão representadas por apenas um registro cada (Tabela I).

O gênero *Verres* com apenas uma espécie para o Brasil, *Verres furcilabris*, apresentou registros distribuídos em seis estados (São Paulo, Goiás, Mato Grosso, Rondonia, Amazonas and Roraima -Tabela I).

O mapa do Brasil dividido em 820 quadrículas (100 X 100 km) e com a distribuição dos pontos georreferenciados mostrou que as espécies de Passalidae estão assinaladas apenas para 15% do território brasileiro, nos quais enumerou-se 127 quadrículas de riqueza espacial avaliadas (Fig. 3 e 4).

Figura 61. Riqueza de espécies observada por quadrículas de 100 x 100 km.

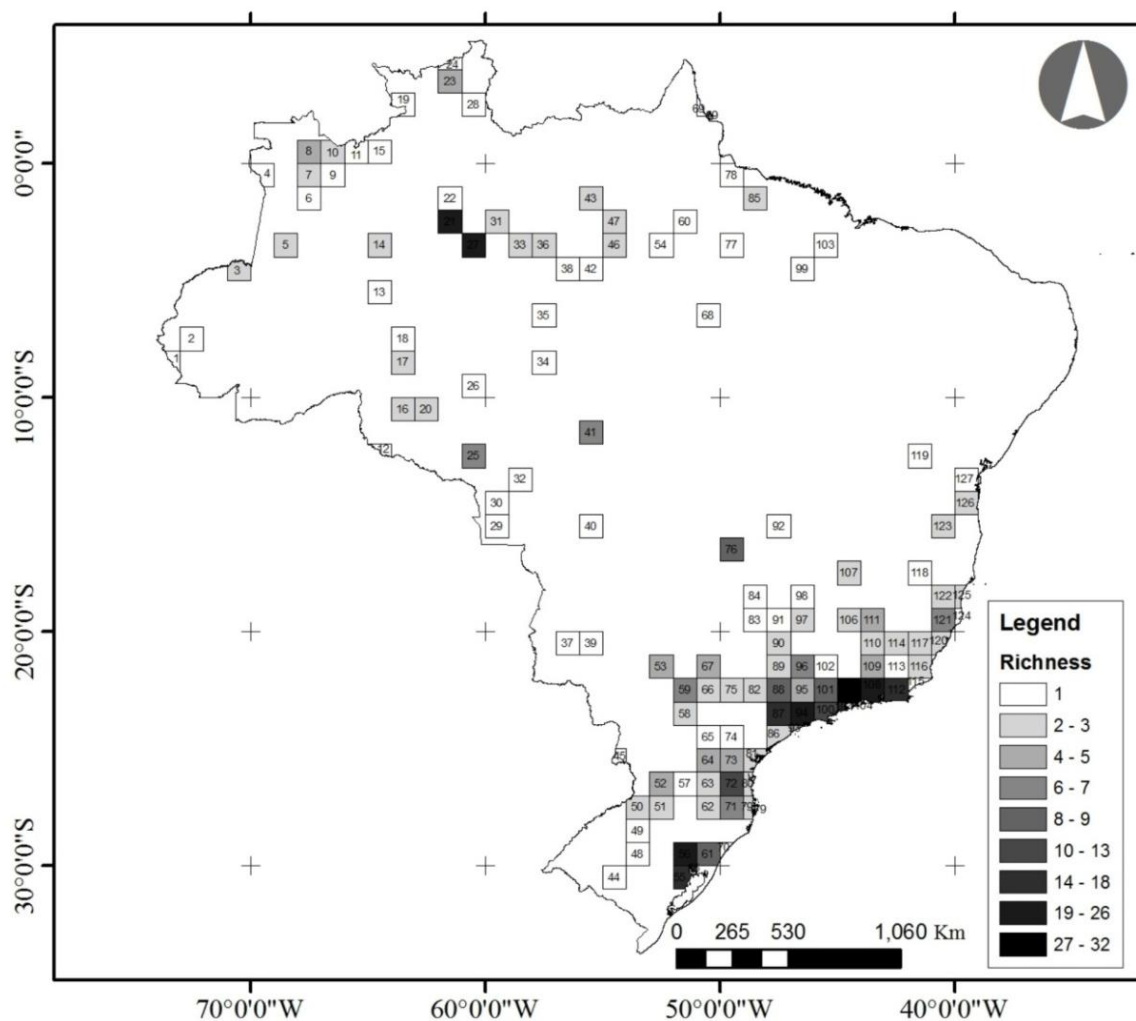


Nota. A figura interna mostra a relação entre o Log₁₀ do número de espécies e o número de registros por quadrícula ($r = 0.79$; $p < 0.000$; $n = 127$ quadrículas).

Fonte: Mattos, I. 2015.

Portanto, 83% das quadrículas contêm entre uma e cinco espécies; 42% incluiu uma espécie, e 9% apresentaram uma riqueza de 10 a 32 espécies (Fig. 3). A concentração espacial dos registros possui uma tendência semelhante à riqueza, o grande número de registros está relacionado ao número de registros (Fig. 3).

Figura 62. Gradiente de riqueza por quadrículas numeradas em que áreas com registro de pelo menos uma espécies de Passalidae.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Os biomas Amazônia e Mata Atlântica possuem o maior número de registros, enquanto que os demais biomas estão claramente subamostrados depois desta análise (Fig. 5a e 6). Como consequência, algumas das províncias com maior quantidade de espécies e registros estão contidas nestes dois biomas, principalmente a Província Atlântica com 56% das espécies e 6,3 registros, respectivamente (Fig. 5b).

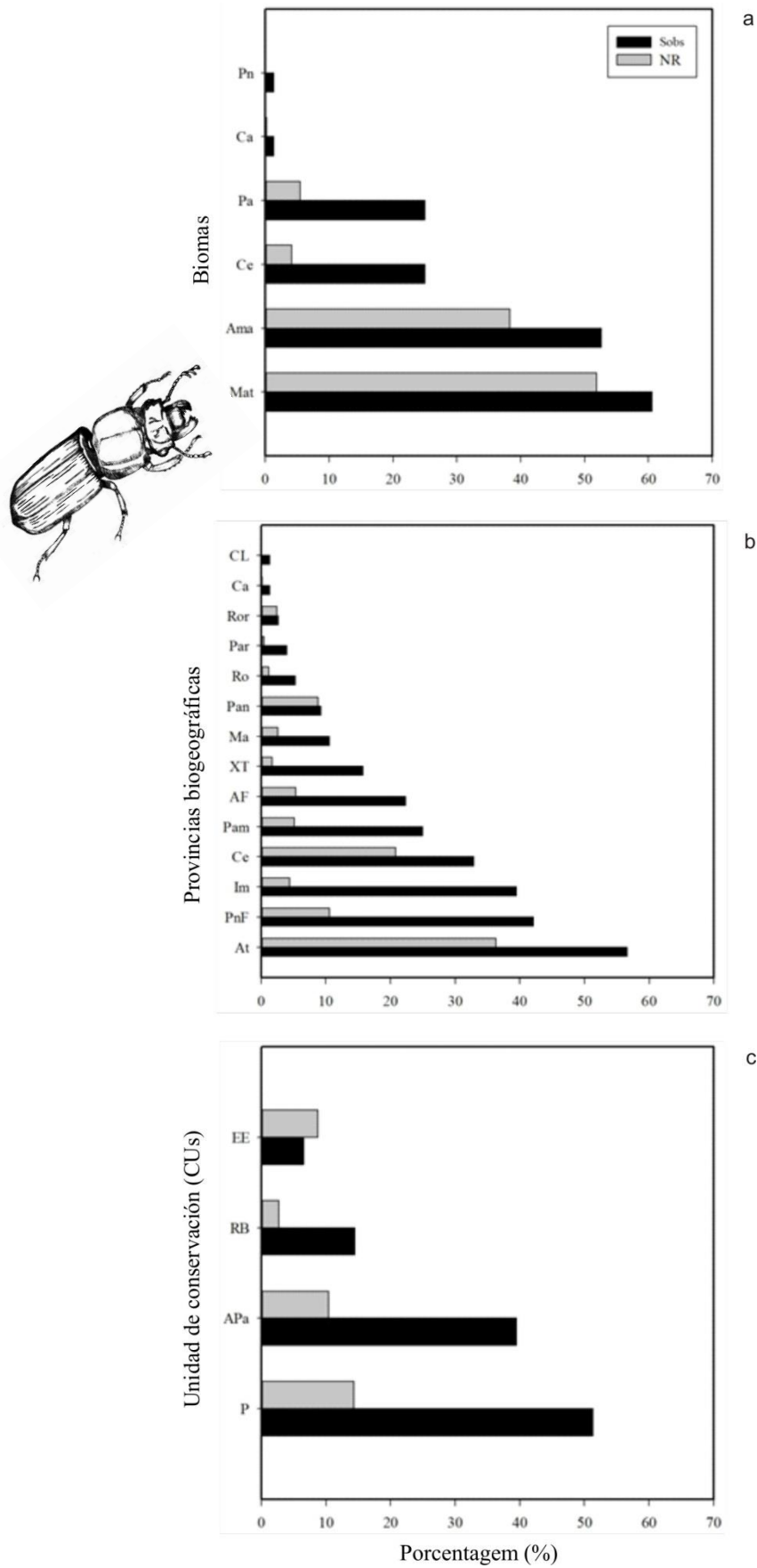
Consequentemente, as demais províncias em ordem de riqueza não apresentaram necessariamente ordem de quantidade de registros: Floresta Parana e Imerí, com apenas 10,5% e 4,4% do total de registros compilados, respectivamente (Fig. 5b). Mesmo que a Província Cerrado ocupe o segundo lugar em número de registros, só apresentou 1/3 da riqueza total compilada. É importante ressaltar que a Província Imerí apresentou seis espécies com um único registro e que nenhuma destas foi registrada em outras províncias (Tabela I). A Província Atlântica possui três espécies com um único registro e destas apenas *Passalus (Passalus) aduncus* Erichson, 1847 não foi registrada em outras províncias (Tabela I). A avaliação do número de registros das demais Províncias não é informativa devido possivelmente a subamostragem.

As unidades de conservação incluídas na análise (UCs) concentraram 58% da riqueza (44 espécies) e 36% dos registros (1029) compilados para o Brasil (Fig. 5c). Mais especificamente, as Áreas de Proteção Ambiental (APA) e os Parques (Nacionais e Estaduais) congregaram a maior quantidade de espécies e registros (Fig. 5c). Não encontramos registros de Passalidae em Reservas de uso sustentável e extrativistas até o momento.

Dentre as APA, quatro concentraram a maior quantidade de espécies: Petrópolis (18 espécies/49 registros), Tamoios (16/133), Bacia do Rio Macacu (9/63) e Serra da Mantiqueira (7/19) - (Tabela I). Enquanto que cinco Parques (dois nacionais e três estaduais) são os mais ricos em espécies: PARNA Itatiaia (28 espécies/136 registros), PARNA Serra dos Órgãos (16/41), PEST Ilha Grande (15/125), PEST Serra do Mar (10/30) e PEST Ilha Bela (9/12).

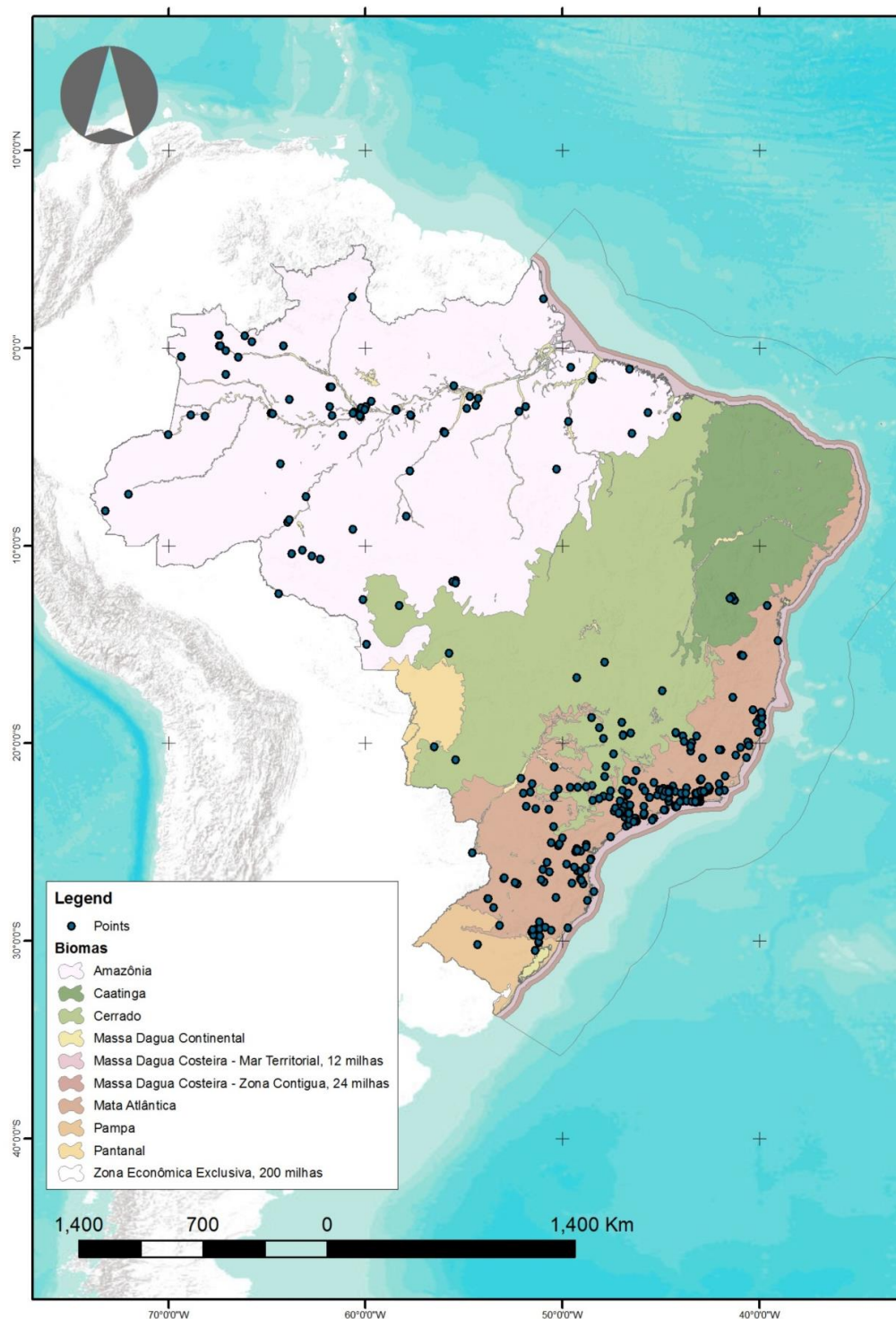
Entre as 12 espécies que na escala do Brasil apresentaram um único registro, oito se reportaram a Amazônia, das quais seis estão associadas a Província Imerí; três espécies estão na Mata Atlântica e uma espécie no Pantanal. Apenas uma destas 12 espécies foi registrada em uma Unidade de Conservação - *Passalus (Passalus) neivai* - APA do Rio Madeira (Tabela I).

Figura 63. Porcentagem do número de espécies (Sobs) e registros (NR) por bioma, provincia biogeográfica e Unidades de conservação.



Legenda. Biomas (a): Ama = Amazonia, Ca = Caatinga, Ce = Cerrado, Mat = Mata Atlântica, Pa = Pampa y Pn = Pantanal; provincia biogeográfica (b): At = Atlantic province, PnF = Parana Forest province, Im = Imerí province, Ce = Cerrado province, Pam = Pampean province, AF = Araucária Forest province, XT = Xingu-Tapajós province, Ma = Madeira province, Pan = Pantepui province, Ro = Rondônia province, Par = Pará province, Ror = Roraima province, Ca = Caatinga province, CL = Guianan Lowlands province e Unidades de conservação, UCs (c): APa = Área de protecção ambiental, EE = Estação Ecológica, P = Parque (Nacional ou Estadual) e RB = Reserva biológica.
 Fonte: Mattos, I. 2015.

Figura 64. Registros por espécies de Passalidae nos biomas brasileiros.



Fonte: Mattos, I. 2015.

Análise de Parsimônia de Endemismo - PAE

Análise 1. No WINCLADA com NONA e T.N.T, as análises da matriz com 138 quadrículas x 75 espécies de Passalidae (buscas heurísticas, 100 réplicas com 10 diagramas mantidos no TBR) tiveram os mesmos diagramas mais parcimoniosos com 216 passos, IC = 22, IR = 37, que outras análises avaliadas no início com maior número de réplicas (1.000). Neste último, resultaram 50.000 diagramas (limite computacional do NONA) devido a grande quantidade de quadrículas (equivalente ao problema de mais táxons que caracteres nas análises cladísticas). Enquanto que no TNT mais de 9 milhões de rearranjos foram calculados.

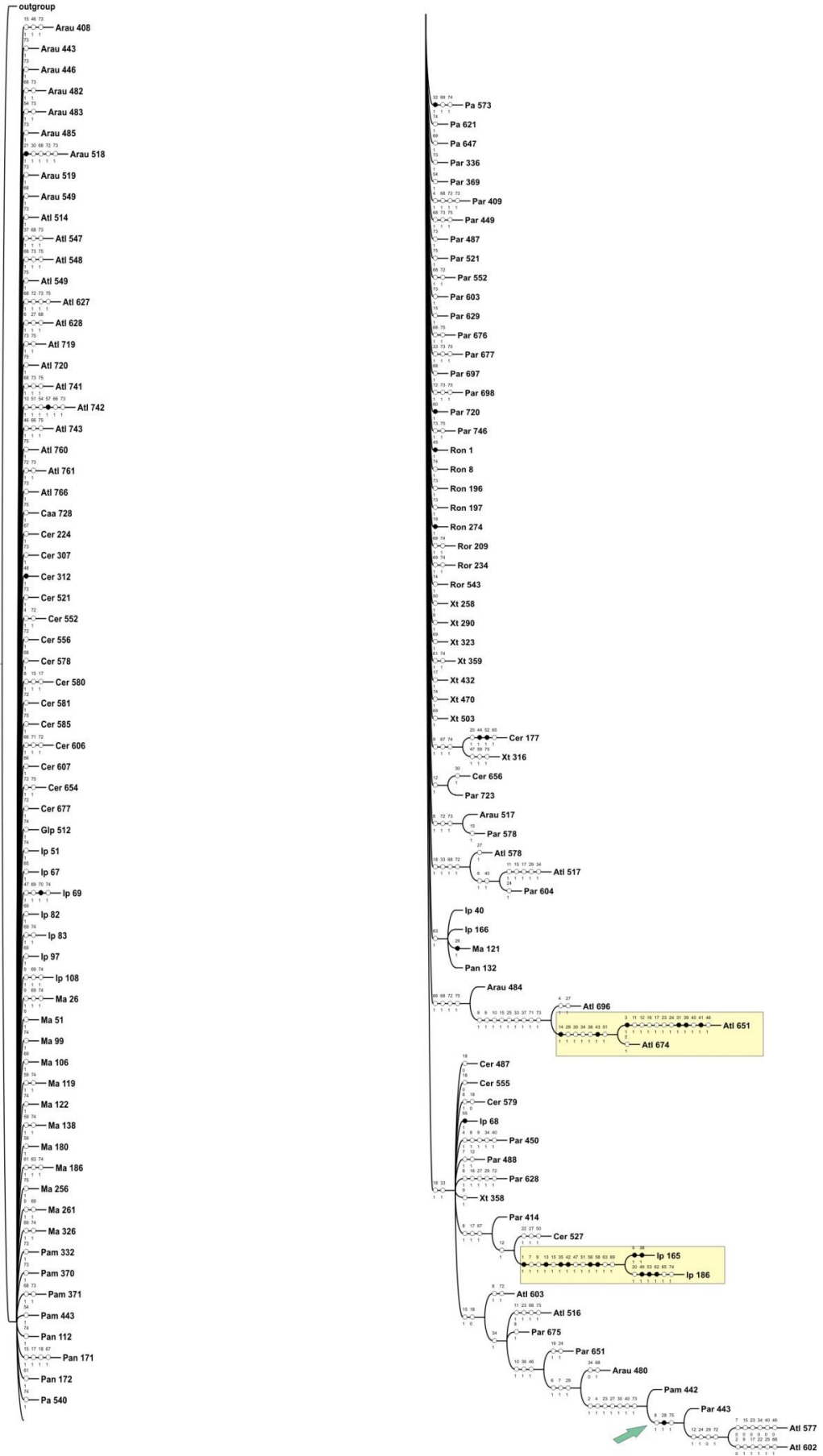
Optamos por demonstrar e discutir os resultados das buscas com menor tempo computacional (100 réplicas), uma vez que a comparação dos cladogramas nestas análises eram iguais quanto aos clados recuperados.

O consenso estrito (L=322, IC = 23, IR=41) de 1000 cladogramas com 216 (Fig. 7) da primeira análise que incluiu 21 autapomorfias, recuperou apenas cinco quadrículas com mais de uma espécie e apenas dois clados com quadrículas relacionadas. O clado (Atl 651 + Atl 674) sustentado por duas espécies (*Passalus (Passalus) ferenudus* 14₁ e *Passipassalus buhrnheimi* 43₁), onde a primeira quadrícula (Atl 651) teve quatro espécies exclusivas (*Passalus (Passalus) aduncus* 3₁, *Passalus (Passalus) procerus* 31₁, *Passalus (Pertinax) striatissimus* 39₁, *Passalus (Passalus) unuicornis* 41₁) e representa uma informação hierárquica de áreas de endemismo, tendo ainda a quadrícula (Atl 651) como uma parte de uma possível sub-área de endemismo ou distrito como utilizado por Morrone (2014b).

O outro clado (Ip 165 + Ip 186) é sustentado por seies espécies (*Passalus (Passalus) abortivus* 1₁, *Passalus (Pertinax) epiphanooides* 13₁, *Passalus (Pertinax) rhodocanthopoides* 35₁, *Passalus (Passalus) variiphyllu* 42₁, *Popilius marginatus* 56₁, *Popilius tetraphyllu* 58₁) e cada uma destas áreas é sustentada, respectivamente, por duas (*Passalus (Passalus) armatus* 5₁, *Passalus (Mitrohrynus) spinifer* 38₁) e três espécies (*Paxillus corniculatus* 49₁, *Paxillus manausensis* 53₁, *Spasalus aquinoi* 62₁). A quadrícula Cer 177 teve duas espécies exclusivas (*Passipassalus buhrnheimi* 44₁, *Paxillus macrocerus* 52₁).

Se consirarmmos a presença de apenas uma espécie como discutido por Crother & Murray (2011; 2013; 2014) poderíamos considerar o clado (Par 443 + (Atl 577+ Atl 602) sustentado pela espécie *Passalus (Passalus) pauloensis* 28₁ e as quadrículas Ma 121, Ron 274, Ron 1, Par 720, Pa 573.

Figura 65. Consenso estrito da análise 1 de 1000 cladogramas mais parimoniosos.



Legenda: Círculos negros = sinapomorfias; círculos vazios = homoplasias; retângulo. L=322, IC = 23, IR=41.

Fonte: Mattos, I. 2015.

Análise 2.

Excluimos 21 caracteres não informativos (autapomorfias). Nesta análise de 138 quadrículas x 54 espécies resultou em um cladograma de consenso estrito (Fig. 8) L= 309, IC= 17, IR = 39, de 1000 cladogramas igualmente parcimoniosos (L= 195, IC= 27, IR = 66). Os clados (Atl 651 + Atl 674) e (IP 165 + IP 186) foram igualmente recuperados pela presença de mais de uma espécie como discutido acima.

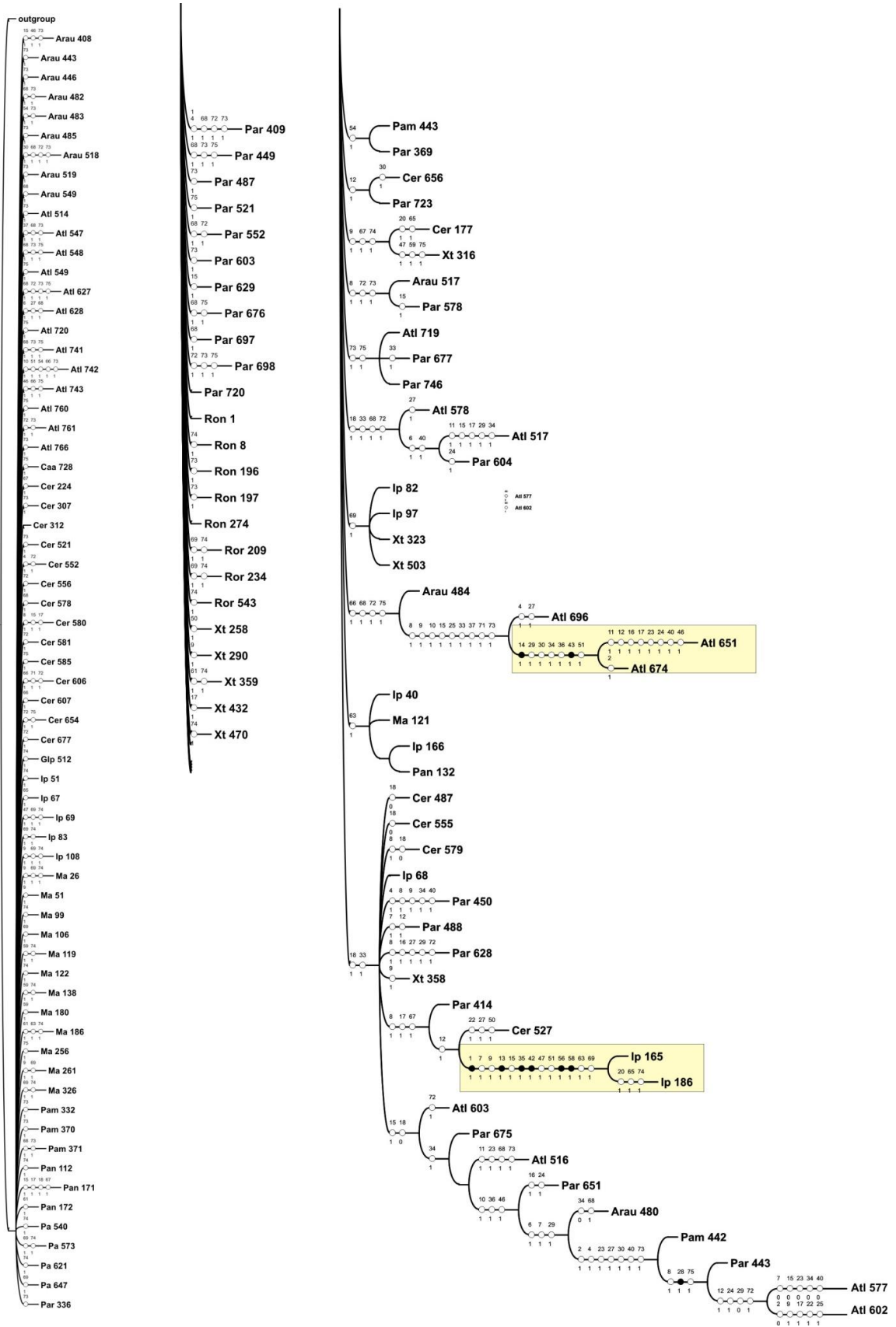
Análise PAE-PCE

Desativamos as sinapomorfias que sustentaram os clados apresentados anteriormente para avaliar para avaliar outros clados que poderiam ser recuperados em novos cladogramas mais parcimoniosos (Morrone, 2014a).

Esta análise foi conduzida desativando os seguintes caracteres (1₁, 13₁, 14₁, 35₁, 42₁, 43₁, 56₁, 58₁). A análise incluiu, portanto, as 138 quadrículas por 45 espécies sem a presença de autapomorfias e obteve 1000 cladogramas mais parcimoniosos (L= 185, IC = 24, IR = 65) e um cladograma de consenso estrito (Fig. 9), L=367, IC = 12, IR =21).

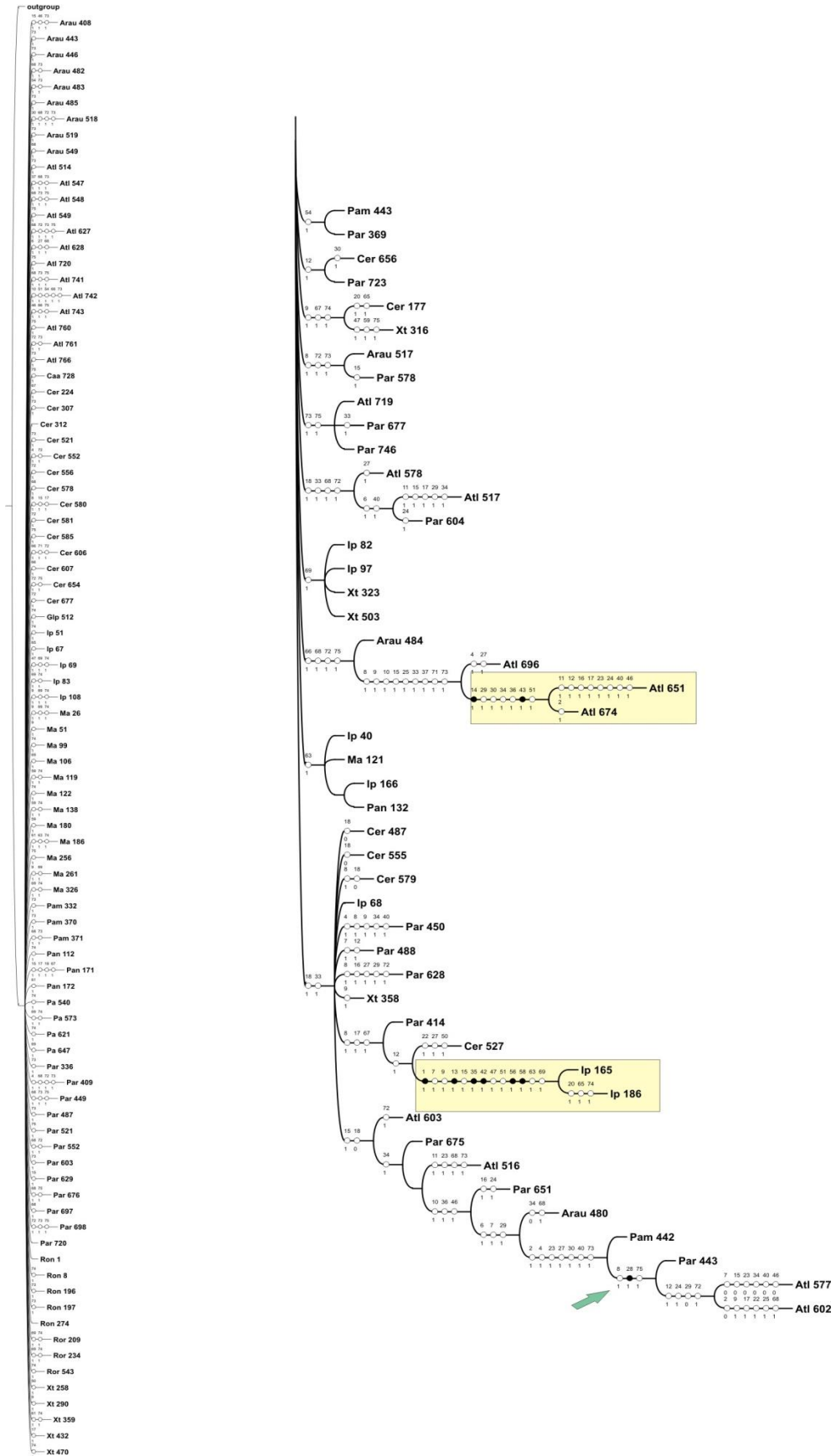
Nesta análise, nenhum novo clado ou quadrícula foram recuperados com mais de uma espécie. O único clado (Fig. 9, em destaque) foi suportado pela espécie *Passalus (Passalus) pauloensis*.

Figura 66. Consenso estrito da análise 2 de 1000 cladogramas mais parimoniosos.



Legenda. Círculos negros = sinapomorfias e autapomorfias; círculos vazios = homoplasias; retângulo = clados por pelo menos duas espécies. L= 309, IC= 17, IR = 39. Fonte: Mattos, I. 2015.

Figura 67. Consenso estrito resultado da análise do PAE-PCE de 1000 cladogramas mais parimoniosos.



Legenda. Círculos negros = sinapomorfias e autapomorfias; círculos vazios = homoplasias; retângulo = clados por pelo menos duas espécies. L=367, IC = 12, IR =21.

Fonte: Mattos, I. 2015

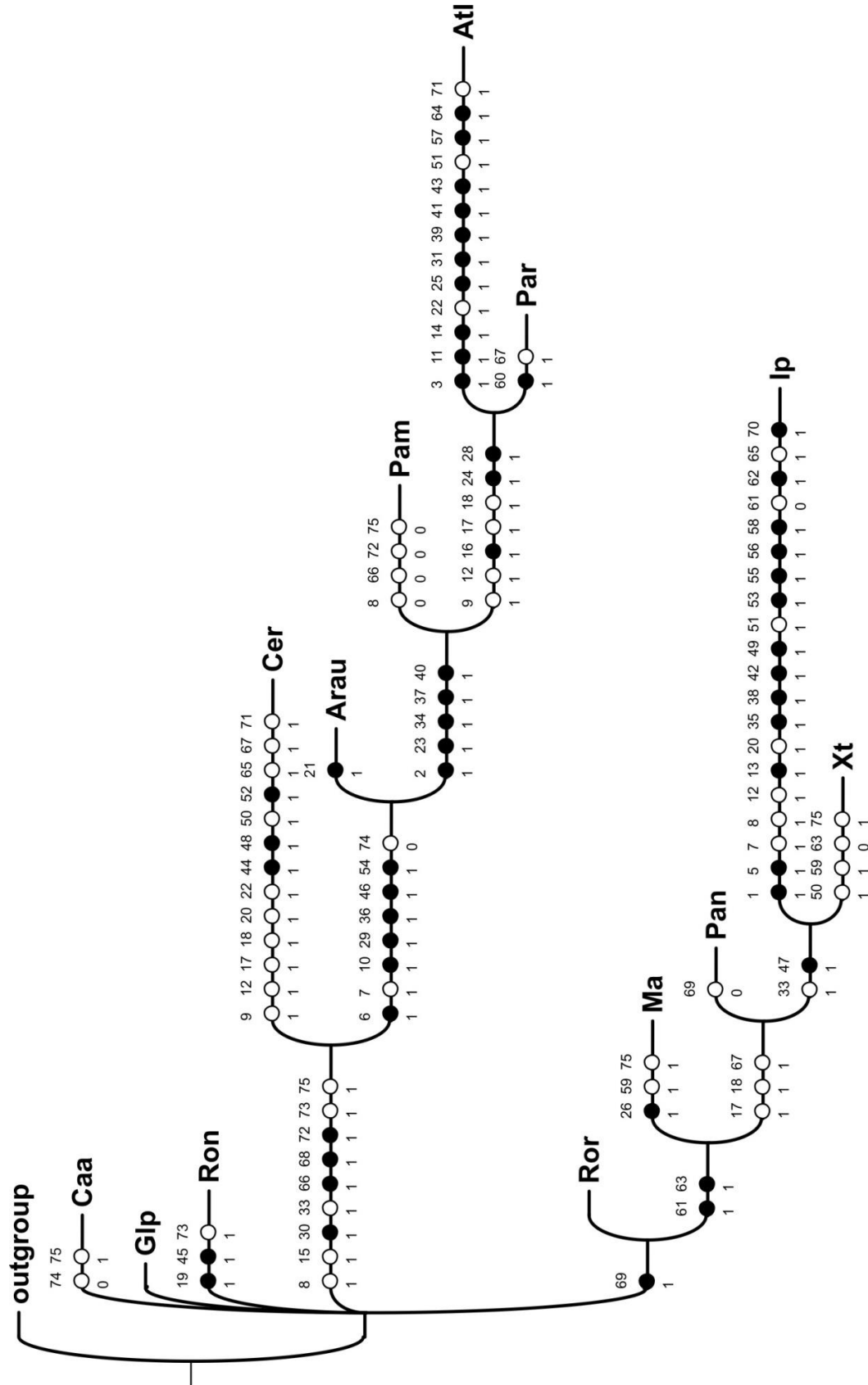
Análises 3 e 4.

Com a fusão das quadrículas na matriz para representar as províncias do Morrone (2014b) conduzimos uma análise com 12 províncias x 43 espécies de Passalidae (32 autapomorfias foram excluídas). As províncias (Fig. 6) incluíram o seguinte número de quadrículas entre parênteses: Arau (12); Atl (23), Cer (20), Ip (12), Ma (13), Pam (4), Pan (4), Pa (4), Par (25), Ron (5), Ror (3), Xt (9).

Análise 3, com 75 espécies de Passalidae (32 autapomorfias) incluídas na análise resultou em dois cladogramas mais parcimonios com 110 passos, IC = 67, IR = 70. O consenso estrito (Fig. 10), L= 112, IC = 66, IR = 69.

Enquanto que na **análise 4** com 43 espécies de Passalidae (32 autapomorfias excluídas) resultou também em dois cladogramas mais parcimoniosos (L=79 passos, IC = 74, IR = 70) e o consenso estrito (Fig. 11) com 81 passos, IC = 53, IR = 69.

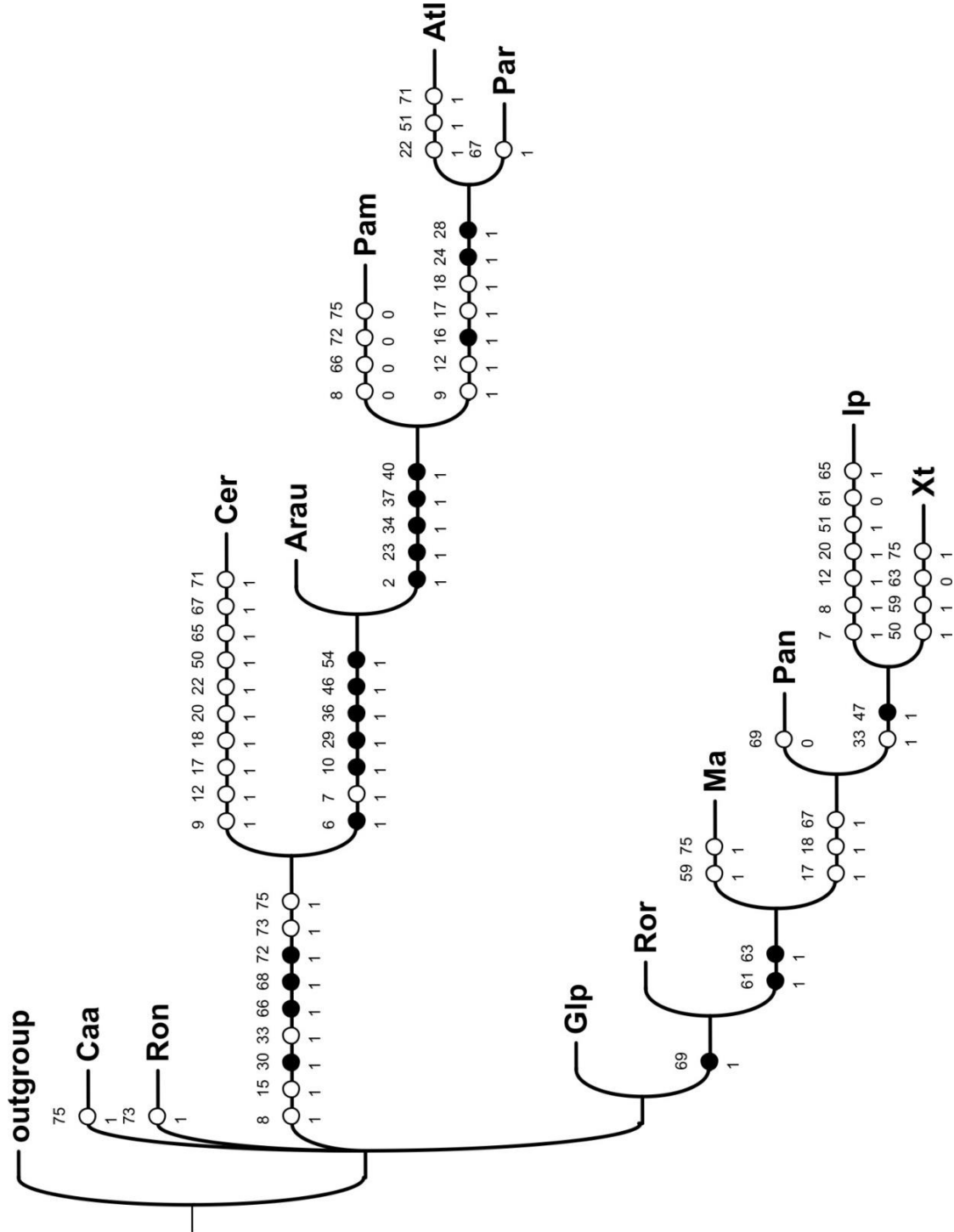
Figura 68. Consenso estrito da análise 3 de 1000 cladogramas mais parimoniosos.



Legenda. Círculos negros = sinapomorfias e autapomorfias; círculos vazios = homoplasias. L= 112, IC = 66, IR = 69.

Fonte: Mattos, I. 2015

Figura 69. Consenso estrito da análise 4 de 1000 cladogramas mais parimônios.



Legenda. Círculos negros = sinapomorfias e autapomorfias; círculos vazios = homoplasias. L=79 passos, IC = 74, IR = 70

Fonte: Mattos, I. 2015

Discussão

O Brasil ocupa quase metade da América do Sul sendo considerado um país megadiverso pela enorme variedade de biomas, o que reflete diretamente a sua rica biodiversidade. No entanto, mesmo diante de inúmeros problemas relacionados aos dados de distribuição e mesmo omissões em listas faunísticas como relatado por Lemes *et al.* (2011), o adequado planejamento visando a conservação dos biomas ou de sistemas restritos necessita de abordagens históricas com complementação massiva de dados resultantes de coletas recentes.

Segundo o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE (IBGE, 2014) e o Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis - IBAMA (IBAMA, 2014) os biomas brasileiros são: Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Pantanal.

A Amazônia é aparentemente um dos biomas mais estudados no Brasil em comparação com outros biomas com muitos grupos de invertebrados como Diptera (Henriques, 2006); Lepidoptera (Leite *et al.*, 2007); Blatária (Rafael *et al.*, 2008); Isoptera (Ackerman *et al.*, 2009); coleópteros aquáticos (Bennti & Hanada, 2003). A fauna de Coleoptera terrestre também é bem estudada na Amazônia principalmente em estudos de diversidade (Pinto *et al.*, 2004) e outros estudos com grupos específicos como Cerambycidae (Martins *et al.*, 2006) e Curculionidae (Cysne *et al.*, 2013) e com outro enfoque temos estudos com Scarabaeidae (Andreazze, 2001, Gasca & Fonseca, 2009; Jesus-Barros *et al.*, 2013). Em Passalidae, também encontramos avanços nos estudos taxonômicos e faunísticos (Buhrnheim & Aguiar, 1991; Fonseca, 2009; Mouzinho & Fonseca, 1998; Fonseca *et al.* 2008).

A Caatinga permanece com escassa informação e/ou pouquíssimas expedições com referência aos invertebrados, e também apresenta pouca representatividade em coleções científicas no mundo world (Brandão & Yamamoto, 2003). Vasconcellos *et al.* (2010) relataram uma faunística de insetos, enquanto estudos sobre a fauna de Coleoptera está restrita a Scarabaeidae (Hernandez, 2007; Liberal *et al.*, 2011), e Cerambycidae (Menezes *et al.*, 2012).

A Mata Atlântica têm sua diversidade subestimada e pouco estudada em relação aos invertebrados, por exemplo, opiliões Pinto-da-Rocha *et al.*, (2005) e DaSilva & Gnaspini (2010). Ao mesmo tempo, a fauna de Coleoptera é relativamente bem amostrada com estudos de Scarabaeidae (Endress *et al.* 2005), Belidae e Anthribidae (Mermudes, 2010),

Cerambycidae (Rodrigues *et al.*, 2011); Elateridae (Correa *et al.*, 2012); e recentemente Passalidae (Santos-Silva, 2000; Mattos & Mermudes, 2013, 2014).

Com base em nossos resultados, a diversidade de Passalidae na Mata Atlântica concentrou a maior quantidade de registros e também espécies (Figs 2, 3 e 5), provavelmente devido a sua ampla história de amostragem. Em comparação com outros grupos de insetos, Passalidae é um táxon relativamente bem conhecido na Mata Atlântica em termos taxonômicos, o qual é a base para o início de estudos ecológicos, tema que está muito mais incipiente envolvendo passalídeos.

Uma análise detalhada em escala regional poderia ser avaliada no momento apenas para o sudeste, o qual inclui principalmente o bioma de Mata Atlântica, devido à grande quantidade de espécies continuamente coletadas e agora confirmadas para algumas as áreas protegidas (vide capítulo 2). Isto possibilita esperar que as espécies também estejam presentes em UCs próximas, mas também, seria possível que as mesmas espécies tenham desaparecido de suas áreas originais de coleta ou que estejam restritas apenas as unidades de conservação avaliadas. Neste aspecto, cabe ressaltar os registros de espécies que não foram coletadas novamente e possuem apenas o registro do material- tipo.

Em um panorama geral, o conhecimento de Coleoptera permanece escasso nos biomas brasileiros, incluindo alguns recentes estudos de riqueza e distribuição, como por exemplo, no Cerrado, especificamente para Carabidae, Chrysomelidae e Cerambycidae (Dias & Morais, 2007).

A ausência de informação para Passalidae no Cerrado (Fig. 5) coincidiu espacialmente com as áreas prioritárias para a conservação deste bioma (MMA, 2007, fig.19). O mesmo ocorre para os biomas de Pantanal e Pampa, em que existem estudos para Scarabaeidae (Rodrigues *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2012). A aparente ausência de informação com base na figura 5 demonstrou claramente áreas de pesquisa que precisam de informações inventariais. Isso inclui o sul do Brasil (Pampa), todo o norte atlântico aliado ao nordeste (Caatinga), centro-oeste (Pantanal) e sudeste (principalmente região norte de Minas Gerais).

Por outro lado, a informação mais consistente reside na porção sul do sudeste e norte das regiões sul e norte, este último inclui o bioma da floresta Amazônica.

Os padrões de distribuição das espécies brasileiras de Passalidae coincidiram com a presença de especialistas no grupo, devido principalmente ao grande número de espécies distribuídas em locais próximos a centros de pesquisa, mais especificamente Amazônia e Mata Atlântica. Certamente do total amostrado, pelo menos 60% pertencem à Mata Atlântica, 30% Amazônia e 10% demais biomas e regiões brasileiras. Estes resultados indicaram representantes com alto grau de discrepância em cada bioma subamostrado.

A diferença entre as duas análises comprovou que o PAE pode não ser muito sensível para encontrar subáreas de endemismo (Figs. 7-9) com quadrículas em grande quantidade e baixa representatividade das espécies (138 quadrículas x 75 espécies). No entanto, os resultados desta informação dentro das Províncias como propostas pelo Morrone (2014b) foram avaliados após fusão das informações das quadrículas na matriz, que gerou uma análise com 13 províncias que estão presentes no Brasil e nas áreas adjacentes e forneceu hipóteses para as relações destas províncias com contexto hierárquico já que são propostas de áreas de endemismo (Figs. 10 e 11).

As relações obtidas com as informações dos passalídeos demonstram que estas províncias como definidas atualmente não são resultados de combinações compostas (reticulação de áreas) de áreas com diferentes histórias ao longo do tempo. Contrapondo uma das principais críticas do PAE, que este não seria um bom método para recuperar relações históricas entre áreas, recentemente rebatido por Morrone (2014a) e Gutierrez-Velazquez *et al.*(2013).

Agradecimentos

Agradecemos aos curadores de todas as coleções nacionais e internacionais pelo tempo disponibilizado; aos responsáveis das unidades de conservação Centro de Estudos Ambientais e Desenvolvimento Sustentável (CEADS) da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Parque Nacional do Itatiaia (PNI), Parque Nacional Serra da Bocaina (PNSB), Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), Reserva Biológica União (ReBio), Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA) pela acomodação, e suporte durante as expedições. Agradecemos especialmente a equipe de Coleoptera do Laboratório de Entomologia da UFRJ pela valiosa assistência nos trabalhos de campo. Ao Instituto Chico Mendes e Fundação Instituto Estadual de Florestas e do Ambiente (INEA) pelas autorizações de coleta concedidas (respectivamente, 10710- 1; 10663, 22156-1, 26861-6 e INEA002/2008). A FAPERJ (processos 101.476/2010, 100.927/2011, 26/100.030/2014) e ao CNPq (processo 470980/2011-7) pelo apoio financeiro.



CONSIDERAÇÕES FINAIS

O conjunto de dados obtidos nesta tese resultou em uma abordagem integrativa inédita para a família Passalidae considerando aspectos da: sistemática de adultos e imaturos; associação molecular visando à delimitação das espécies e identificação das larvas nas colônias de Passalidae; caracterização bioacústica de três gêneros; e padrões de diversidade e de distribuição dos passalídeos no Brasil relacionados aos biomas e áreas de endemismo com aplicabilidade na conservação.

O estudo sistemático embasado na morfologia de adultos e larvas de Passalidae no sudeste brasileiro forneceu uma lista atualizada, com chave para a identificação dos adultos das espécies, novos registros e dados de distribuição para o Brasil e América do Sul. A riqueza de espécies de Passalidae na Mata Atlântica do sudeste brasileiro representou quase metade da diversidade da família no Brasil e evidenciou um padrão reverso da diversidade de riqueza contido nas tribos. As unidades de conservação do sudeste do Brasil detentoras de ampla variação altitudinal apresentaram elevada diversidade atrelada ao endemismo de espécies em áreas de altitude de elevação máxima aproximadamente de 2500m.

Ademais, através da reinterpretação da quetotaxia e morfologia larval constatamos que a homogeneidade e ausência de um padrão nas espécies inviabilizaram a identificação direta destas, refutando hipóteses anteriormente propostas e possibilitando reinterpretações de caracteres anteriormente empregados, bem como utilização de novos caracteres e a diagnose dos gêneros de Passalinae.

A identificação de sete espécies nominais através de associação molecular de larvas de Passalidae foi corroborada com análises de *neighbor-joining* K2P em oito linhagens incluindo representantes de todos os morfótipos utilizados na análise. Os resultados foram confirmados através do suporte dos clados recuperados e também obtidos com análises de inferência Bayesiana. Ainda que não seja possível determinar os limites de divergências genéticas das espécies de Passalidae, estes resultados contribuíram para o conhecimento da diversidade de haplótipos em unidades de conservação do sudeste do Brasil.

O sinal acústico de distúrbio que representa um sinal acústico básico presente em todas as espécies de Passalidae foi analisado diante de novos parâmetros comparativos. Nós acreditamos que as diferenças relacionadas aos parâmetros físicos dos pulsos provavelmente atuem na defesa de território e/ou da colônia, uma vez que em áreas de Mata Atlântica é comum encontrar mais de uma galeria com muitas espécies em um mesmo tronco e

possivelmente sejam resultados de evolução complexa e que pode ter padrões históricos e específicos.

A representatividade taxonômica e geográfica de Passalidae no Brasil revelou que os biomas mais representativos foram Amazônia e Mata Atlântica, portanto a província biogeográfica Atlântica teve o maior número de registros e também de número de espécies endêmicas. Enquanto que a Província do Cerrado teve o segundo maior número de registros relacionados a uma única espécie. Esta disparidade pode ser reflexo direto de amostragens intensas ao longo do tempo na Mata Atlântica, principalmente relacionados a proximidade de centros urbanos do Sudeste do Brasil, mas historicamente derivados de endemismo resultantes do relevo geográfico com áreas florestadas em altitudes. Ao contrário, a existência de lacunas nos dados referentes ao bioma do Cerrado pode estar diretamente ligada as baixas amostragens.

Análises de Parcimônia de Endemismo forneceu hipóteses definindo relações estreitas entre províncias biogeográficas com contexto hierárquico, rejeitando resultados de combinações aleatórias ou reticulações desta províncias.

REFERÊNCIAS

- Ahrens, D., Monaghan, M. T. and Vogler, A. P. DNA-based taxonomy for associating adults and larvae in multi-species assemblages of chafers (Coleoptera: Scarabaeidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2007, 44:436–449.
- Arrow, G. J. *The Fauna of India Including Pakistan, Ceylon, Burma and Malaya. Coleoptera, Lamellicornia, Lucanidae and Passalidae*. Volume IV. Taylor & Francis Ltda. London: 1950,1-275 p.
- Avelino-Capistrano, F.; Luiz Nessimian, J.; Santos-Mallet, J. R. and Takiya, D. M. DNA-based identification and descriptions of immatures of *Kempnyia* Klapálek Insecta: Plecoptera) from Macaé River Basin, Rio de Janeiro State, Brazil. *Freshwater Science* 33(1):325–337, 2014.
- Boucher, S. Évolution et phylogénie des coléoptres Passalidae (Scarabaeoidea). Separata de: *Annales de la Société Entomologique de France* 41(3-4): 237-604, 2006.
- Brower, A. V. Z. & deSalle, R. Practical and Theoretical Considerations for Choice of a DNA Sequence Region in Insect Molecular Systematics, with a short Review of Published Studies Using Nuclear Gene Regions. *Entomological Society of America* 87(6):702-716, 1994.
- _____. Patterns of mitochondrial versus nuclear DNA sequence divergence among nymphalid butterflies: the utility of wingless as a source of characters for phylogenetic inference. *Insect Molecular Biology* 7(1):73-82, 1998.
- Browne J. & Scholtz C. H. The morphology and terminology of the hindwing articulation and wing base of the Coleoptera, with specific reference to the Scarabaeoidea. *Systematic Entomology* 19: 133-143, 1994.
- Bruch, C. 1942. Miscelâneas entomológicas. 3. Costumbres y fase desarrollo de la larva de *Chalcolepidius limbactus* Eschs. (Col. Elat.). *Notas Museo La Plata* 7(57) :143-151.
- Bührnheim, P.F. O edeago na sistemática de passalídeos americanos (Coleoptera: Passalidae). *Acta Amazonica* 8(1): suplemento 2, 60p, 1978.
- _____.F. Um novo *Popilius* kaup 1871 do leste meridional brasileiro. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 60 (3):303-309, 1962.
- _____. Redescricao dos Tipos de *Passalus* gravely Moreira, 1922 a *Passalus stttriatissimus* Luederwaldt, 1934 (Coleoptera, Passalidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 61 (2):312-320, 1963.
- Bührnheim, P. F. & Aguiar, N.O. Passalídeos (Coleoptera) da Ilha de Maracá, Roraima. *Acta Amazonica* 21:25-33, 1991.
- Brandão, C.R.F. & Yamamota, C.I. Invertebrados da Caatinga PP. 135-140. In *Biodiversidade da caatinga: áreas e ações prioritárias para conservação/organizadores: José Maria*

Cardoso daSilva, Marcelo Tabarelli, Mônica Tavares da Fonseca, LiviaVanucci Lins – Brasília, DF: Ministério do Meio Ambiente:Universidade Federal de Pernambuco, 2003.

Burmeister, H.C. 1847. *Handbuch der entomologie, vol. V, Coleoptera Lamellicornia et Pectinicornia*. Eslim, Berlin, vol. V, viii+584+4 pp.

Candèze, M.E. 1861. Histoire des métamorphoses de quelques Coléoptères exotiques. Mém. Soc. Roy. Sci. Liège, Liège, 1861:1-86

Carlson, D.C. (1991). Passalidae (Scarabaeoidea). *Immature Insects* (ed. by F. W. Stehr), Vol. 2, pp. 375-377. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa.

Chapman, R. F. *The insects: structure and function*. Cambridge Harvard University Press. 1982. iii+919 p.

Chapuis, M.F. & Candèze, M.E. 1853. Catalogue des Larves des Coléoptères Connues Jusqu'a ce jour avec la description de plusieurs espèces. *Mémoires Society Roy. Sc. Liège* 8 :341-653.

Colombo, A. F. & Joly, C. A. Brazilian Atlantic Forest lato sensu: the most ancient Brazilian forest, and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. *Brazilian Journal of Biology*, 70 (3): 697-708, 2010.

Cysne, A. L., Cruz, B. A., Cunha, R. N.V. and Rocha, R. N. C. Flutuação populacional de *Rhynchophorus palmarum* (L.) (Coleoptera: Curculionidae) em palmeiras oleíferas no Amazonas. *Acta Amazonica* 43(2):197 – 202, 2013.

Correa, V.A., Casari, S.A. & Mermudes, J.R.M. Inventário de Elateridae (Coleoptera) de Vila Dois Rios, Ilha Grande, Angra Dos Reis, Rio de Janeiro. *Biota Neotropica* 11(4): 291-297, 2011.

Costa, C. & C.R.V. Fonseca, 1986. Larvae of Neotropical Coleoptera, XIII Passalidae, Passalinae. *Revsta Brasileira de Entomologia*. 30(1):57-78.

Costa, C., S.A. Vanin and S. A. Casari-Chen, 1988. *Larvas de Coleoptera do Brasil*. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 282 p.

Crisci, J. V., Katinas, L. & Posadas, P. *Introduccion a La teoria y practica de La biogeografia historica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires, 2000, 169 p.

Crother, B.I. & Murray, C.M. Ontology of areas of endemism. *Journal of Biogeography* 38: 1009–1015, 2011.

_____. Parsimony analysis of endemism under the ‘areas of endemism as individuals’ thesis. *Cladistics* 29: 571–573, 2013.

_____. PAE under the AEI thesis:a response. *Cladistics* 30: 2014. doi:10.1111/cla.12041.

DaSilva, M. B. & Gnaspini, P. A systematic revision of Goniosomatinae (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae), with a cladistic analysis biogeographical notes. *Invertebrate Systematics*. 23(6), 530–624, 2010.

Dias, I. & Morais, H. C. Invertebrados do Cerrado e Pantanal– diversidade e conservação PP. 143 - 172. In: *Biodiversidade do Cerrado e Pantanal: áreas e ações prioritárias para conservação, Série Biodiversidade 17*, MMA-Ministério do Meio Ambiente (Org.). Brasília, 2007, 540 p.

Dumas, L.L. & Nessimian, J.L. Faunistic catalog of the caddisflies (Insecta: Trichoptera) of Parque Nacional do Itatiaia and its surroundings in southeastern Brasil. *J. Insect Sci*: 12(25) 1-40, 2012.

Environmental Systems Research Institute (ESRI), ArcGIS Desktop v.9.3. Redlands, CA: USA. 1999-2008.

Endress, A.E., Hernández, M.I.M. & Creão-Duarte, A.J. Considerações sobre *Coprophanaeus ensifer* (Germar)(Coleoptera, Scarabaeidae) em um remanescente de Mata Atlântico Estado da Paraíba, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 49(3): 427-429, 2005.

Flinte, V.; Borowiec, L.; Freitas, S.; Viana, J. H.; Fernandes, F. R.; Nogueira-De-Sá, F.; Macedo, M. V. & Monteiro, R. F. Tortoise beetles of the State of Rio de Janeiro, Brasil (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Genus* 20: 571-614, 2009.

Fonseca C. R. V. Da. Imaturos de *Passalus convexus* Dalman, 1817 e *P. latifrons* Percheron, 1841 (Coleoptera:Passalidae): aspectos bionômicos. *Revista Brasileira de Entomologia*. 34(3): 596-600, 1990.

_____. Uma nova espécie de *Spasalus* (Coleoptera: Passalidae) do Alto Rio Negro, Amazonas, Brasil. *Acta Amazônica*. 22(1): 173-176, 1992.

_____. Duas novas espécies de *Veturius* Kaup, 1871 (Coleoptera: Passalidae) da Amazônia Brasileira. *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.) 77:151-156, 1999.

Fonseca, C.R. da & Reyes-Castillo, P. Novo Gênero Amazônico de Passalini (Coleoptera, Passalidae, Passalinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 37(4):673-681, 1993.

_____. Nueva Especie Amazonica de *Ptichopus* Kaup (Coleoptera, Passalidae). *Acta Zoologica Mexicana* (ns) 63:16, 1994.

_____. Synopsis on Passalidae family of Brazil with description of a new species of *Veturius* Kaup, 1871. *Zootaxa* 789:1-26, 2004.

Fonseca, C. R.V. DA, Gouveia, F.B.P. & Fernandez, M.F.S. A new *Paxillus* MacLeay, 1819 (COLEOPTERA: PASSALIDAE: PASSALINAE) from the state of Amazonas, Brasil. *Acta Amaz.* 38(4): 811 – 814, . 2008.

Fonseca, C.R. da, Passalidae PP 127-136. In *A fauna de artrópodes da Reserva Ducke./* Organizadores: Fonseca, C.R.da; Magalhães, C.; Rafael, J.A. and Franklin, E. – Manaus, Ed. INPA, 2009, 308p.

Fonseca da C.R.V, Barbosa M. L. & Fernandez, M. F. S. A hypothetical evolutionary history of passalid beetles narrated by the comparative anatomy of the hindgut (Coleoptera: Passalidae). *Zootaxa* 3012: 1–20, 2011.

- Freitag, H. Balke, M. Larvae and a new species of *Ancyronyx* Erichson, 1847 (Insecta, Coleoptera, Elmidae) from Palawan, Philippines, using DNA sequences for the assignment of the developmental stages. *ZooKeys* 136:47–82, 2011.
- Frings, H. & Frings, M. Use of sounds by insects. *Annual Review of Entomology*, 3: 87-106, 1958.
- Goloboff, P. '*NONA: a tree searching program*, versão 2.0 Tucumán, Argentina. 1994.' Available at <http://www.zmuc.dk/~public/phylogeny/Nona-PeeWee/>. Acessado em 12 de dezembro de 2014.
- Goloboff, P. A.; Farris, J & Nixon, K. **T.N.T.: Tree analysis using new technology**. Program and documentation. 2003. available from the authors, and www.zmuc.dk/public/phylogeny. Acessado em 09/11/2014.
- Gravely F. H. An account of the Oriental Passalidae based primarily on the collection in the Indian Museum. *Memoirs of the Indian Museum* 3(4): 177-353, 1914.
- _____. A contribution towards the revision of the Passalidae of the World. *Memoirs of the Indian Museum*.7:1-144, 1918.
- Gutierrez-Velazquez, A., Rojas-Soto, O., Reyes-Castillo, P. & Halffter, G. The classic theory of Mexican Transition Zone revisited: the distributional congruence patterns of Passalidae (Coleoptera). *Invertebrate Systematics* 27: 282–293, 2013
- Hayashi, M. & Teiji Sota. Identification of elmid larvae (Coleoptera: Elmidae) from Sanin District of Honshu, Japan, based on mitochondrial DNA sequences. *Entomological Science* 1-8, 2010.
- Hebert, P. D. N. Cywinska, A. Ball, S. L. and Waard, J. R. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of The Royal Society of London*. B 270:313–321, 2003.
- Hernandez, M. I. M. Besouros scarabeíneos (Coleoptera, Scarabaeida) da Caatinga Paraibana, Brasil. *Oecologia Brasiliensis*. 11(3):356-264, 2007.
- Herold, M. J. O. *Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge anatomisch und physiologisch Bearbeit.* Cassel und Marburg, 1815.
- Hincks, W. D. & Dibb, J. R. Passalidae, *pars* 142. In: Schenkling, S. (Ed) *Coleopterorum Catalogus*, W. Junk, es-Gravenhage, 1935, vol. 19, 1-118 pp.
- Hortal, J., Borges, P. A. V. & Gaspar, C. Evaluating the Performance of Species Richness Estimators: Sensitivity to Sample Grain Size. *Journal of Animal Ecology* 75(1): 274-287, 2006.
- Howden, H. F. Larval and adult characters of *Frickius* Germain, its relationship to the Geotrupini, and a phylogeny of some major taxa in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *Canadian Journal of Zoology* 60: 2713-2724, 1982.
- Hurpin, B. Reconnaissance des sexes chez les larves de Coléoptères Scarabaeidae. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 58,104-107, 1953.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - IBGE, 2014. Disponível em "<http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/21052004biomashtml.shtm>" Acesso em: junho de 2014.

Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis - IBAMA, 2014. Disponível em "<http://www.mma.gov.br/biomas>" e "<http://www.mapas.mma.gov.br>" Acesso em junho 2014.

Jackson, H. B., K. Baum, T. Robert, & J. T. Cronin. Habitat-specific and edge-mediated dispersal behavior of a saproxylic insect, *Odontotaenius disjunctus* Illiger (Coleoptera: Passalidae). *Environmental Entomology* 38: 1411-1422, 2009.

Jinbo, U. Kato, T. and Ito, M. Current progress in DNA barcoding and future implications for entomology. *Entomological Science* 14:107–124, 2011.

Luederwaldt, H. Monographia dos passalideos do Brasil. *Revista do Museu Paulista*. Tomo XVII (parte1): 262 p, 1931.

Karl, H. H. & Kenneth, H. R. High and Low Annealing Temperatures Increase Both Specificity and Yield in Touchdown and Stepdown PCR. *BioTechniques* 20: 478-485, 1996.

Kaup J. Prodromus zu einer Monographie der Passaliden. *Coleopterologische Hefte* 4:1-31, 1868.

_____. Prodromus zu einer Monographie der Passaliden. *Coleopterologische Hefte* 5:1-40, 1869.

_____. Monographie der Passaliden. *Berliner Entomologische Zeitschrift* 15:1-125, 1871.

Kuwert A. Systematische Übersicht der Passaliden-Arten und Gattungen. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 1:161-192, 1891.

Lemes, P., Faleiro, F.A.M.V., Tessarolo, G. & Loyola, R.D. Refinando Dados Espaciais para a Conservação da Biodiversidade. *Natureza & Conservação*, 9(2):240-243, 2011.

Leroy, Y. Signaux acoustiques, comportement et systematique de quelques especes de gryllides Orthopteres, Ensiferes. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique* 100:1-134, 1966.

Liberal, C. N, Isidro de Farias, Â. M, Meiado, M.V., Filgueiras, B. K. C., Iannuzzi, L. How habitat change and rainfall affect dung beetle diversity in Caatinga, a Brasil ian semi-arid ecosystem. *Journal of Insect Science* 11:114, 2011. Acesso online: insectscience.org/11.114

Lobo, J. M. Database records as a surrogate for sampling eVort provide higher species richness estimations. *Biodiversity Conservation* 17:873–881, 2008.

Löwenberg-Neto, P. Neotropical region: a shapefile of Morrone's (2014) biogeographical Regionalisation. *Zootaxa* 3802 (2): 300–300, 2014.

Luederwaldt, H. Monographia dos passalideos do Brasil. *Revista do Museu Paulista*. Tomo XVII (parte1): 262 p, 1931.

- MacLeay, W. S. *Horae Entomologicae, or Essays on the Annulose Animals*. S. Bagster, London, vol.1, part 1, 1819, xxx +160pp.
- Marques, A. B. Abordagens sobre a bioacústica na ornitologia. Parte I – Conceitos básicos. *Atualidades Ornitológicas On-line* Nº 146 Novembro/Dezembro ISSN 1981-8874, 2008.
- Martínez, M. I. & Lumaret, J. P. Structure of the terminal ampulla in male larvae of *Canthoncyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 59, 35-39, 2005.
- Martins, U. R., Galileo, M. H. M., Santos-Silva, A. & Rafael, J.A. Cerambycidae (Coleoptera) coletados à luz a 45 metros de altura, no dossel da floresta amazônica, e a descrição de quatro espécies novas. *Acta Amazonica*. 36(2): 265 – 272, 2006.
- Matsuda, R. *Morphology and evolution of the insect abdomen*. Pergamon Press. 1976.
- Mattos, I. & Mermudes, J.R.M. Synopsis of *Paxillus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Passalidae): distributional records and descriptions of four new species from Brazil. *Zootaxa*. 3652 (3): 327–342, 2013.
- _____. Passalidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) From Ilha Grande (Angra Dos Reis, RJ) With New Diagnosis And Distributional Records In Brazil. *Checklist*. 10(2): 260–268, 2014.
- Mattos, I, Mermudes, J.R.M. & Reyes-Castillo, P. (prelo). Description of larvae of *Passalus* (*Pertinax*) *gravely* with a discussion on sexual dimorphism in larvae of Passalidae (Coleoptera Passalidae). *Revista de Biologia Tropical*.
- Mckenna, D., Farrell, B. D., Caterino, M. S., Farnum, C.W., Hawks, D. C, Maddison, D. R., Seago, A. E., Short, E. Z., Newton, A. F. and Thayer., M. R. Phylogeny and evolution of Staphyliniformia and Scarabaeiformia: forest litter as a stepping stone for diversification of nonphytophagous beetles. *Systematic Entomology* 40(1): 35-60, 2014. DOI: 10.1111/syen.12093.
- Meier R, Zhang G. Y., Ali F The use of mean instead of smallest interspecific distances exaggerates the size of the “barcoding gap” and leads to misidentification. *Systematic Biology* 57:809–813, 2008.
- Menees, J. H. Sex identification in some larvae of Scarabaeoidea. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 52, 97-100, 1957.
- Menezes, E.C., Silva-Neto, A.M., Nascimento, F.E.L. & Bravo, F.R. Lista dos Cerambycidae, incluindo 12 Holótipos, Presentes no Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana e o Primeiro Registro da espécie *Chrysoprasis airi* Napp & Martins para o Brasil. *EntomoBrasilis* 5 (1): 49-58, 2012.
- Meyer, C. P. & Paulay, G. DNA Barcoding: Error Rates Based on Comprehensive Sampling. *Plos Biology* 3(12):2229-2238, 2005.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*. 403: 853–845, 2000.

Mermudes, J. R. M. Espécies de Belidae e Anthribidae (Insecta, Coleoptera, Curculionoidea) da Mata Atlântica Fluminense. *Arquivos do Museu Nacional*. 67: 259-264, 2010.

Miller, K. B., Alarie, Y., William Wolfe, G. and Whiting, M. F. Association of insect life stages using DNA sequences: the larvae of *Philodytes umbrinus* (Motschulsky) (Coleoptera: Dytiscidae). *Systematic Entomology* 30: 499–509, 2005.

MMA-Ministério do Meio Ambiente, *In Biodiversidade do Cerrado e Pantanal: áreas e ações prioritárias para conservação*, Série Biodiversidade 17, MMA-Ministério do Meio Ambiente (Org.). Brasília, 2007, 540 p.

Moreira, C. Coleópteres Passalides Du Brésil. *Annales de La Société Entomologique de France*. 90-255-294, 1922.

_____. Insectos Coleopteros Passalideos Do Brasil. *Museu Nacional Fauna Brasiliense*, N.S., 1, 1–52, 1925.

Morellato, L.P.C. & Haddad, C.F.B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotrop*. 32(4b): 786-792, 2000.

Moritz, C. & Cícero, C. DNA barcoding: promise and pitfalls. *PLOS Biology* 2:1529-1531, 2004.

Morrone, J. J. *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. New York, Columbia University Press, 2009, 301 p.

_____. Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography* 41:842-854, 2014a.

_____. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*. 3782(1):001-110, 2014b.

Mouzinho, J.R.C. & Fonseca, C.R.V. DA. Contribuição ao estudo da passalidofauna (Coleoptera, Scarabaeoidea, Passalidae) em uma area de terra firmada a Amazônia Central. *Acta Zoo. Mex.* 73:19-44, 1998.

Nixon, K. C. 'Winclada (BETA), ver. 1.00.08. Published by the author, Cornell University, Ithaca, New York.' 2002. Available at <http://www.cladistics.com/aboutWinc.htm/>. Acessado em 12 de dezembro de 2014.

Ohaus, F. Bericht über eine entomologische Studienreise in Südamerika. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 70, 3–139, 1909.

Ohya, E. and H. Kinuura. Close range sound communications of the oak platypodid beetle *Platypus quercivorus* (Murayama) (Coleoptera : Platypodidae). *Applied Entomology and Zoology* 36: 317–321, 2001.

Onore, G. Description of the immature stages of six species of *Sphaenognathus*, with comparative notes on phylogeny and natural history (Insecta: Coleoptera: Lucanidae). *Annals of Carnegie Museum*, 63, 77-99, 1994.

Percheron, A. *Monographie des passales et des genres qui en ont été separees; accompagnée de planches dessinées par l'auteur, ou toutes les espèces ont été figurées*, Libr. De J. Albert Mercklein, Paris, 1835, 108 pp.

_____. Révision critique et supplément a la monographie du genre passale; premiere partie. *Magasin de Zoologie*, 1841, 48 pp., pls. 77–79.

_____. Monographie des Passales. Second supplément. *Revue et Magasin de Zoologie*, Paris: 1-13, 1844.

Pereira, F. S. Duas espécies Novas de Passalídeos. *Boletim Biológico* (Nova Série) 6(1):79-81, 1939.

_____. *Passalus neivai* n. sp. (Col. Passalidae). *Revista de Entomologia* 2(1-2):37-540, 1940.

_____. Lucanidae, Passalidae e Scarabaeidae de Monte Alegre. *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*, Secretaria da Cultura São Paulo Brasil, 6(8):81-92, 1944.

Pinto-Da-Rocha, R, DaSilva, M.B. & Bragagnolo, C. Faunistic similarity and historical biogeography of the harvestmen of southern and southeastern Atlantic Forest of Brasil. *The journal of Arach.* 33:290-299, 2005.

Pinto, R., Zanuncio Junior, J. S., Zanuncio, T. V., Cola Zanuncio, J. & Lacerda, M. C. Coleópteros Coletados com Armadilhas Luminosas em Plantio de Eucalyptus Urophylla na Região Amazônica Brasileira. *Ciência Florestal, Santa Maria*, 14(1):111-119, 2004.

Raven Pro - Bioacoustics Research Program. Interactive sound analysis software (Version 1.4) [Computer software]. The Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY. 2011. Available from: <http://www.birds.cornell.edu/raven> (acesso outubro 2014).

Reyes-Castillo, P. Coleoptera, Passalidae: Morfologia y division en grandes grupos; generos americanos. *Folia Entomologica Mexicana*, (20-22): 1-240, 1970.

_____. Análisis zoogeográfico de los Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia) em México. *Memoria de los Simposia Nacionales de Entomología Florestal II y III*. S.A.R.H. Publicación Especial 46: 292-303, 1985.

Reyes-Castillo, P. Amat-Garcia & Fonseca, C.R.V. da Análisis de Parsimonia de Endemismo de Passalidae (Coleoptera, Sacarabeidae) de La subregión Amazonica. In: **Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines**. Edts: Bousquets, J. L. & Morrone, J. J. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 2005. ISBN-970-32-2509-8

Reyes-Castillo, P. & Fonseca, C.R.V. da Contribución al conocimiento de Paxillus MacLeay, con la descripción de una nueva especie Amazónica (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana* 84, 15–33, 1992.

_____. Paxillus MacLeay (Coleoptera, Passalidae): notas nomenclaturales y descripción de una especie nueva. *Folia Entomológica Mexicana*, 101, 73–78, 1997.

Reyes-Castillo, P. & Halffter, G. La estructura social de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomologica Mexicana* 61: 49-72, 1984.

Reyes-Castillo, P. & Jarman, M. Some notes on larval stridulation in neotropical Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia). *Coleopt. Bull.* 34: 263-270, 1980.

_____. Disturbance sounds of adult passalid beetles (Coleoptera: Passalidae): structural and functional aspects. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 76: 6-22, 1983.

Rodrigues, J.M.S, Monné, M.A. & Mermudes, J.R.M. Inventário das espécies de Cerambycidae (Coleoptera) de Vila Dois Rios (Ilha Grande, Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil). *Biota Neotrop.* 10(3): 311-321, 2010.

Salazar-Ni~mo, K. Serrão, J. E. Description of the immature stages of nine species of *Veturius* genus (Coleoptera: Passalidae). *Zootaxa.* 3925 (1):94-108, 2015.

Santos, S.B., C.L. Rodrigues, G.K.M. Nunes, A.B. Barbosa, L.E.M. Lacerda, I.C. Miyahira, T.A. Viana, J.L. Oliveira, F.C. Fonseca & P.S.C. Silva. Estado do conhecimento da fauna de invertebrados não-marinhos da Ilha Grande (Angra dos Reis, RJ). *Oecologia Australis* 14 (2): 504-549, 2010. Doi:10.4257/oeco.2010.1402.11

Santos-Silva, A. Nova espécie de *Spasalus* Kaup, 1869 (Coleoptera, Passalidae) do sudeste brasileiro. *Rev. Bras. de Ent.* 44(3/4), 111–113, 2000.

Sarmiento F. O. Human drivers of landscape change: treelines dynamics in neotropical montology. *Ecotrop.* 15: 129-146, 2002.

Schizas, N. V. Misconceptions regarding nuclear mitochondrial pseudogenes (Numts) may obscure detection of mitochondrial evolutionary novelties. *Aquatic Biology* 17:91–96, 2012.

Schuster J. *Comparative Behavior, Acoustical Signals, and Ecology of New World Passalidae (Coleoptera)*. 1975, 127pp. A dissertation presented to the graduate council of the University of Florida.

_____. A comparative study of copulation in Passalidae: New positions for Beetles. *The Coleopterists Bulletin* 29(2):75-81, 1975.

_____. Biogeographical and ecological limits of new world Passalidae (Coleoptera). *The Coleop. Bull.* 32(1):21-28, 1978.

_____. Acoustical signals of passalid beetles: Complex repertoires. *Florida Entomologist*, 66: 486-496, 1983.

_____. Pasálidos como organismos indicadores de áreas bióticas para el establecimiento de reservas biológicas. *Memorias del Primer Congreso Nacional de Biología*, Guatemala 1984. Universidad de San Carlos de Guatemala 161–169, 1985.

_____. *Petrejoides* (Col.: Passalidae): Four new species from Mesoamerica and Mexico with a key to the genus. *Florida Entomologist* 74(3):422-432, 1991.

_____. Passalidae: State of Larval Taxonomy with Description of New World Species. [*Florida Entomologist* 75\(3\):357-369.](#) 1992.

_____. Passalidae Leachi, 1815. 12-14. in *American Beetles – Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*. Eds. Arnett, R.H.Jr.; Thomas, M.C.; Skelley, P.E. & Frank, J.H. Vol 2. CRC Press, Washington, D.C. 2002.

Schuster J. & Reyes-Castillo P. New World genera of Passalidae: a revision of larvae. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biologicas* 25:79-116. Schuster J. 1991. Petrejoidea: Four New Species from Mesoamerica and Mexico with a Key to the Genus. *Florida Entomologist* 74(3): 422-432, 1981.

Schuster, J. C. Cano, E. & Cardona, C. Um método sencillo para priorizar La conservacion de los bosques nubosos de Guatemala, usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores. *Acta Zoo Mex* (nueva serie). 80: 197-209, 2000.

Schuster, J.C. & Cano, E. What can Scarabaeoidea Contribute to the Knowledge of the Biogeography of Guatemala?. *Coleopterists Society Monography* Number 5: 57 – 70, 2006. Scholtz, C.H. & Chown, S.L. The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson* (ed. by J. Pakaluk and S.A. Slipinski), Vol. 1, pp. 355-374. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa. 1995.

Scholtz, C. H. & Grebennikov, V. V. Scarabaeoidea Latreille, 1802. In: R.G. Beutel & R.A.B. Leschen, eds. *Handbook of Zoology. Arthropoda: Insecta. Coleoptera, Beetles, volume 1: morphology and systematics*. p. 369-371, 2005.

Silva, P.G., Audino, L.D., Nogueira, J.M., Moraes, L.P. & Vaz-De-Mello, F.Z. Escarabeíneos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de uma área de campo nativo no bioma Pampa, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotropica* 12(3): <http://www.biotaneotropica.org.br/v12n3/pt/abstract?inventory+bn01612032012>

Simões, M.V.P. & Monné, M. L. Inventory of the Cassidinae species (Insecta, Coleoptera, Chrysomelidae) of the Parque Nacional do Itatiaia, RJ, Brasil. *Biota Neotropica* 11 (4): 215-228, 2011.

Simon, C. Frati, F. Beckenbach, A. Crespi, B. Liu, H. and Flook, P. Evolution, Weighting and Phylogenetic Utility of Mitochondrial Gene Sequences and a Compilation of Conserved Polymerase Chain Reaction Primers. *Entomological Society of America* 87(6):651-701, 1994.

Sipek, P. and Ahrens, D. Inferring larval taxonomy and morphology in *Maladera* species (Coleoptera: Scarabaeidae: Sericini) using DNA taxonomy tools. *Systematic Entomology* 36: 628–643, 2011.

Smith F. *Nomenclature of coleopterous insects in the collection of the British Museum*. Part VI. Passalidae. Taylor & Francis, London:1-23, 1852.

Smith, A.B.T. HAWKS D.C. & Heraty, J.M. 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, 2006.

Snodgrass, R. E. *Principles of insect morphology*. New York, Mc-Graw-Hill. 1935.

Snodgrass, R. E. The male genitalia of Hymenoptera. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 99, 1-69, 1941.

Song, H., Buhay, J. E., Whiting, M. F. and Crandall, K.A. Many species in one: DNA barcoding overestimates the number of species when nuclear mitochondrial pseudogenes are coamplified. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 105(36):13486–13491, 2008.

Truqui E. Enumération des espèces mexicains du genre *Passalus*, avec un tableau synoptique de toutes les espèces et la description de celles qui sont nouvelles. *Revue et magasin de zoologie purè et appliquée* (2)9:258-269, 308-317, 1857.

Virant-Doberlet, M. & Cokl, A. Vibrational communication in insects. *Neotropical Entomology* 33: 121-134, 2004.

Vasconcellos, A., Andreazze, R., Almeida, A.M., Araujo, H.F.P., Oliveira, E.S. & Oliveira, U. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 54(3): 471–476, 2010.

Zikán, W. & Wygodinsky, P. Catálogo dos tipos de insetos do Instituto de Ecologia e Experimentação Agrícolas. *Boletim do Serviço Nacional de Pesquisas Agrônomicas*. Número 4, 1948.

APÊNDICE A – Resumo do Artigo publicado na Revista Zootaxa (2013)

TERMS OF USE

This pdf is provided by Magnolia Press for private/research use.
Commercial sale or deposition in a public library or website is prohibited.



Zootaxa 3652 (3): 327–342
www.mapress.com/zootaxa/

Copyright © 2013 Magnolia Press

Article

ISSN 1175-5326 (print edition)

ZOOTAXA

ISSN 1175-5334 (online edition)

<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3652.3.2>

<http://zoobank.org/urn:lsid:zoobank.org:pub:B334624E-A7F5-4077-BF64-D2AD6DB215D5>

**Synopsis of *Paxillus* MacLeay, 1819 (Coleoptera: Passalidae):
distributional records and descriptions of four new species from Brazil**

INGRID MATTOS^{1,2} & JOSÉ RICARDO M. MERMUDES^{1,2}

¹Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento de Zoologia, Laboratório de Entomologia, Caixa Postal: 68044, CEP: 21941-971, Rio de Janeiro - RJ, Brazil. E-mail: ingridmattos@gmail.com

²Programa de Pós-Graduação em Biociências, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro - RJ, Brazil

Abstract

Paxillus MacLeay, 1819 (Coleoptera: Passalidae) is redescribed, with new distributional records and descriptions of four species from Brazil. *Paxillus myesi* **new species** is characterized by the first antennomere of antennal club reduced, slightly longer than half of the second antennomere; mesosternal scar straight, wide and deep. *Paxillus chapadenstis* **new species** from the Chapada dos Guimarães (Mato Grosso, Brazil) has prosternal process centrally impressed with an opaque depression; and the scape of the antenna with a subapical dorsal spine, shallow ventral depression, and few erect setae. *Paxillus manausensis* **new species** from Manaus (Amazonas, Brazil) has high frontal ridges; mid-frontal tubercles high, acuminate and larger than the internal tubercles; and the central tubercle short. *Paxillus uaupesensis* **new species** from Uaupes (Amazonas, Brazil) has the mesosternal scar opaque, elongate and depressed; and the scutellum depressed. Diagnostic redescrptions and illustrations of known species from Brazil, a key to all known species, and a checklist with distributional data are provided.

Key words: horned passalus beetle, checklist, Neotropical, Passalinae, systematics

APÊNDICE B – Resumo do Artigo publicado na Revista Checklist (2014)

Check List 10(2): 260–268, 2014
© 2014 Check List and Authors
ISSN 1809-127X (available at www.checklist.org.br)

Check List
Journal of species lists and distribution

LISTS OF SPECIES

Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) from Ilha Grande (Angra dos Reis, RJ) with new diagnosis and distributional records in Brazil

Ingrid Mattos^{1,2*} and José Ricardo M. Mermudes^{1,2}

1 Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento de Zoologia, Laboratório de Entomologia, Caixa Postal: 68044, CEP 21941-971, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

2 Programa de Pós-Graduação em Biociências, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

* Corresponding author, E-mail: ingridmattos@gmail.com

ABSTRACT: A survey of the Passalidae species recorded to the Ilha Grande (Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brazil) is presented, with illustrations for each species and a key with diagnosis for genera. *Passalus* (*P.*) *denticollis* Kaup, 1869 and *Veturius* (*V.*) *transversus* Dalman, 1817 was the relative abundance most dominate, representing almost 50% of relative abundance of species in each genus respectively. The study included material collected between January and December of 2008 and it results in 13 species included in four genera and two tribes (Passalini and Proculini). Passalini comprised ten species (*Passalus*, *Spasalus* and *Paxillus*), representing 71.42% of all species. Proculini with three species belong only *Veturius*, representing 28.57%. Among the 13 species, 12 are registered by first time from Ilha Grande. *Veturius* (*Veturius*) *sinuatus* was the unique species with distribution confirmed and *Spasalus cristinae* known only São Paulo had the distribution extended to Rio de Janeiro.

APÊNDICE C – Resumo do Artigo submetido na Revista Checklist (2015)

Title - First survey of the Passalidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) species from Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA), Cachoeiras de Macacu, RJ, Brazil

Ingrid Mattos ^{1*}, Jose Ricardo M Mermudes ¹

¹Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil

* Corresponding author: Ingrid Mattos (ingridmattos@gmail.com)

Abstract

We present the details of a survey of Passalidae species conducted in the Reserva Ecológica de Guapiaçu (Cachoeiras de Macacu, Rio de Janeiro State) together with illustrations for each species and an identification key. The study includes material collected between May 2010 and October 2013. We identified 11 species in three genera and two tribes (Passalini and Proculini). Passalini comprised two genera, *Passalus* with six species, and *Spasalus* with one species, representing 71.42% of all the species encountered. Proculini was represented by only one genus *Veturius*, with four species, representing 28.57% of the species surveyed. Nine species were registered for the first time from Cachoeiras de Macacu.

Keywords: Atlantic Forest; bess beetles; distribution; diversity.

APÊNDICE D–_Resumo do Artigo aceito para a publicação na Revista de Biologia Tropical (dezembro 2014)

Description of larvae of *Passalus (Pertinax) gravelyi* with discussion on sexual dimorphism in larvae of Passalidae (Coleoptera Passalidae)

Ingrid Mattos^{1 2} José Ricardo Miras Mermudes^{1 2} & Pedro Reyes-Castillo³

1-Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento de Zoologia, Laboratório de Entomologia, CEP: 21941-971, Rio de Janeiro – RJ, Brazil; jrmermudes@gmail.com

2-Programa de Pós-Graduação em Biociências, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro – RJ, Brazil; ingridmattos@gmail.com

3- Instituto de Ecología A.C., Carretera antigua a Coatepec No. 362, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México; pedro.reyes@inecol.mx

Abstract: Description of larvae of *Passalus (Pertinax) gravelyi* with discussion on sexual dimorphism in larvae of Passalidae (Coleoptera Passalidae). The *Passalus (Pertinax) gravelyi* Moreira, 1922 larvae is described by first time based on five specimens of third instar larvae associated with adults collected in single colony at the Parque Nacional do Itatiaia (Itatiaia, Rio de Janeiro, Brazil). The description was carried out based on electronic and digital photographs of diagnostic structures with importance to systematic of species. A discussion on presence of sexual dimorphism in 62 species of Passalidae larvae is provided with the description the *terminal ampulla* present as the cuticular structure in medial-ventral area of the nine abdominal sternite in males.

Keywords: immatures, morphology, Neotropical, Passalinae, Passalini.

Total number of words: 2.978

ANEXO A - Configurações do modelo evolutivo obtido através da análise do jModeltest para a inferência bayesiana

-----jModeltest 0.1.1 -----

(c) 2008 David Posada, Department of Biochemistry, Genetics and Immunology University of Vigo, 36310 Vigo, Spain. e-mail: dposada@uvigo.es

Sat Dec 20 10:21:01 BRST 2014 (Windows 7 6.1, arch: x86)

***** NOTICE *****

This program may contain errors. Please inspect the results carefully.

Reading data file "27 nov alinhamento-EDITADO.fas"... OK. number of sequences: 36

number of sites: 479

Reading data file "27 nov alinhamento-EDITADO.nexus"... failed.

Reading data file "27 nov alinhamento-EDITADO.nexus"... failed.

Reading data file "27 nov.fas"... failed.

Reading data file "27nov.nexus"... OK. number of sequences: 36 number of sites: 479

* *

* COMPUTATION OF LIKELIHOOD SCORES WITH PHYML *

* *

Settings: Phyml version = 2.4.4 Candidate models = 24

number of substitution schemes = 3

including models with equal/unequal base frequencies (+F)

including models with/without a proportion of invariable sites (+I)

including models with/without rate variation among sites (+G) (nCat = 4)

Optimized free parameters (K) = substitution parameters + 69 branch lengths + topology Base tree for likelihood calculations = ML tree

Maximum likelihood estimation for the JC model.

ML optimized tree topology Model = JC partition = 000000 -lnL = 3243.7591 K = 70

Computation time = 00h:00:03:01 (00h:00:03:01)

Maximum likelihood estimation for the JC+I model.

ML optimized tree topology Model = JC+I partition = 000000 -lnL = 3016.6086

K = 71 p-inv = 0.6000 Computation time = 00h:00:02:06 (00h:00:05:07)

Maximum likelihood estimation for the JC+G model.

ML optimized tree topology Model = JC+G partition = 000000 -lnL = 3002.2494

K = 71 gamma shape = 0.2230 Computation time = 00h:00:07:02 (00h:00:12:08)

Maximum likelihood estimation for the JC+I+G model.

ML optimized tree topology

Model = JC+I+G

partition = 000000

-lnL = 3005.4700

K = 72

p-inv = 0.5460

gamma shape = 1.9180

Computation time = 00h:00:18:06 (00h:00:31:04)

Maximum likelihood estimation for the F81 model.

ML optimized tree topology

Model = F81

partition = 000000

-lnL = 3186.6229

K = 73

freqA = 0.2277

freqC = 0.2731

freqG = 0.1335

freqT = 0.3658

Computation time = 00h:00:01:08 (00h:00:33:02)

Maximum likelihood estimation for the F81+I model.

ML optimized tree topology

Model = F81+I

partition = 000000

-lnL = 2946.8163

K = 74

freqA = 0.2394

freqC = 0.2660

freqG = 0.1209

freqT = 0.3738

p-inv = 0.6030

Computation time = 00h:00:02:09 (00h:00:36:01)

Maximum likelihood estimation for the F81+G model.

ML optimized tree topology

Model = F81+G

partition = 000000

-lnL = 2925.7119

K = 74

freqA = 0.2331

freqC = 0.2629

freqG = 0.1186

freqT = 0.3854

gamma shape = 0.2100

Computation time = 00h:00:08:05 (00h:00:44:07)

Maximum likelihood estimation for the F81+I+G model.

ML optimized tree topology

Model = F81+I+G

partition = 000000

-lnL = 2932.0290

K = 75

freqA = 0.2326

freqC = 0.2663

freqG = 0.1189

freqT = 0.3823

p-inv = 0.4120

gamma shape = 0.7010

Computation time = 00h:00:06:03 (00h:00:51:00)

Maximum likelihood estimation for the K80 model.

ML optimized tree topology

Model = K80

partition = 010010

-lnL = 3147.1130 K = 71 kappa = 3.6988 (ti/tv = 1.8494) Computation time = 00h:00:02:03
(00h:00:53:03)

Maximum likelihood estimation for the K80+I model.

ML optimized tree topology

Model = K80+I

partition = 010010

-lnL = 2912.5309

K = 72

kappa = 4.2329 (ti/tv = 2.1164)

p-inv = 0.6040

Computation time = 00h:00:03:00 (00h:00:56:03)

Maximum likelihood estimation for the K80+G model.

ML optimized tree topology

Model = K80+G

partition = 010010

-lnL = 2894.3437

K = 72

kappa = 4.5608 (ti/tv = 2.2804)

gamma shape = 0.2170

Computation time = 00h:00:09:01 (00h:01:05:04)

Maximum likelihood estimation for the K80+I+G model.

ML optimized tree topology

Model = K80+I+G

partition = 010010

-lnL = 2895.1993

K = 73

kappa = 4.6763 (ti/tv = 2.3381)

p-inv = 0.5280

gamma shape = 1.3080

Computation time = 00h:00:24:06 (00h:01:29:09)

Maximum likelihood estimation for the HKY model.

ML optimized tree topology

Model = HKY

partition = 010010

-lnL = 3090.1358

K = 74

freqA = 0.2482

freqC = 0.2510

freqG = 0.1308

freqT = 0.3700

kappa = 3.8398 (ti/tv = 2.0447)

Computation time = 00h:00:02:08 (00h:01:32:08)

Maximum likelihood estimation for the HKY+I model.

ML optimized tree topology

Model = HKY+I

partition = 010010

-lnL = 2827.2067

K = 75

freqA = 0.2908

freqC = 0.2313

freqG = 0.1066

freqT = 0.3713

kappa = 5.1946 (ti/tv = 2.5355)

p-inv = 0.6050

Computation time = 00h:00:04:00 (00h:01:36:07)

Maximum likelihood estimation for the HKY+G model.

ML optimized tree topology

Model = HKY+G

partition = 010010

-lnL = 2800.7843

lnL = 2800.7843

K = 75

freqA = 0.3004

freqC = 0.2202

freqG = 0.0998

freqT = 0.3796

kappa = 6.3627 (ti/tv = 3.0103)

gamma shape = 0.1870

Computation time = 00h:00:33:07 (00h:02:10:04)

Maximum likelihood estimation for the HKY+I+G model.

ML optimized tree topology

Model = HKY+I+G

partition = 010010

-lnL = 2795.9481

K = 76

freqA = 0.3266

freqC = 0.2094

freqG = 0.0902

freqT = 0.3738

kappa = 10.0353 (ti/tv = 4.4478)

p-inv = 0.4260

gamma shape = 0.4360

Computation time = 00h:00:08:09 (00h:02:19:03)

Maximum likelihood estimation for the SYM model.

ML optimized tree topology

Model = SYM

partition = 012345

-lnL = 3054.3041

K = 75

R(a) [AC] = 5.3027

R(b) [AG] = 13.6341

R(c) [AT] = 14.8156

R(d) [CG] = 1.0340

R(e) [CT] = 32.0007

R(f) [GT] = 1.0000

Computation time = 00h:00:02:08 (00h:02:22:01)

Maximum likelihood estimation for the SYM+I model.

ML optimized tree topology

Model = SYM+I

partition = 012345

-lnL = 2832.0191

K = 76

R(a) [AC] = 5.6335

R(b) [AG] = 20.5164

R(c) [AT] = 22.6380

R(d) [CG] = 1.8165

R(e) [CT] = 59.4249

R(f) [GT] = 1.0000

p-inv = 0.5840

Computation time = 00h:00:03:09 (00h:02:26:01)

Maximum likelihood estimation for the SYM+G model.

ML optimized tree topology

Model = SYM+G

partition = 012345

-lnL = 2818.4801

K = 76

R(a) [AC] = 4.6777
R(b) [AG] = 22.7377
R(c) [AT] = 26.6516
R(d) [CG] = 2.0689
R(e) [CT] = 74.4443
R(f) [GT] = 1.0000
gamma shape = 0.2420

Computation time = 00h:00:12:02 (00h:02:38:03)

Maximum likelihood estimation for the SYM+I+G model.

ML optimized tree topology

Model = SYM+I+G

partition = 012345

-lnL = 2813.1406

K = 77

R(a) [AC] = 3.4490

R(b) [AG] = 19.4013

R(c) [AT] = 24.9992

R(d) [CG] = 1.9283

R(e) [CT] = 74.3940

R(f) [GT] = 1.0000

p-inv = 0.5130

gamma shape = 1.3280

Computation time = 00h:00:25:00 (00h:03:03:03)

Maximum likelihood estimation for the GTR model.

ML optimized tree topology

Model = GTR

partition = 012345

-lnL = 3038.7241

K = 78

freqA = 0.2322

freqC = 0.2526

freqG = 0.1822

freqT = 0.3330

R(a) [AC] = 5.2047

R(b) [AG] = 15.5089

R(c) [AT] = 11.8896

R(d) [CG] = 1.1261

R(e) [CT] = 25.6382

R(f) [GT] = 1.0000

Computation time = 00h:00:03:05 (00h:03:06:08)

Maximum likelihood estimation for the GTR+I model.

ML optimized tree topology

Model = GTR+I

partition = 012345

-lnL = 2807.7442

K = 79

freqA = 0.2686

freqC = 0.2383

freqG = 0.1485

freqT = 0.3447

R(a) [AC] = 3.6367

R(b) [AG] = 19.3830

R(c) [AT] = 10.1195

R(d) [CG] = 1.8344

R(e) [CT] = 31.6174

R(f) [GT] = 1.0000

p-inv = 0.5990

Computation time = 00h:00:06:03 (00h:03:13:01)

Maximum likelihood estimation for the GTR+G model.

ML optimized tree topology

Model = GTR+G

partition = 012345

$-\ln L = 2786.9321$

$K = 79$

freqA = 0.2761

freqC = 0.2276

freqG = 0.1384

freqT = 0.3579

R(a) [AC] = 3.3357

R(b) [AG] = 24.0824

R(c) [AT] = 10.8701

R(d) [CG] = 2.5194

R(e) [CT] = 40.2120

R(f) [GT] = 1.0000

gamma shape = 0.2070

Computation time = 00h:00:14:06 (00h:03:27:07)

Maximum likelihood estimation for the GTR+I+G model.

ML optimized tree topology

Model = GTR+I+G

partition = 012345

$-\ln L = 2784.4770$

$K = 80$

freqA = 0.2893

freqC = 0.2233

freqG = 0.1387

freqT = 0.3488

R(a) [AC] = 2.3826

R(b) [AG] = 19.4159

R(c) [AT] = 9.6723

R(d) [CG] = 2.3092

R(e) [CT] = 42.6205

R(f) [GT] = 1.0000

p-inv = 0.5100

gamma shape = 0.9820

Computation time = 00h:00:38:07 (00h:04:06:04)

Computation of likelihood scores completed. It took 00h:04:06:04.

* * * AKAIKE INFORMATION CRITERION (AIC)

* * *

Model selected:

Model = GTR+I+G

partition = 012345

-lnL = 2784.4770

K = 80

freqA = 0.2893

freqC = 0.2233

freqG = 0.1387

freqT = 0.3488

R(a) [AC] = 2.3826

R(b) [AG] = 19.4159

R(c) [AT] = 9.6723

R(d) [CG] = 2.3092

R(e) [CT] = 42.6205

R(f) [GT] = 1.0000

p-inv = 0.5100

gamma shape = 0.9820

* AIC MODEL SELECTION : Selection uncertainty

Model -lnL K AIC delta weight cumWeight

GTR+I+G	2784.4770	80	5728.9540	0.0000	0.8104	0.8104	GTR+G	2786.9321	79	5731.8642
	2.9103	0.1891	0.9995	HKY+I+G	2795.9481	76	5743.8962	14.9422	0.0005	1.0000
	2800.7843	75	5751.5686	22.6147	9.95e-006	1.0000	GTR+I	2807.7442	79	5773.4884
	44.5344									
	1.73e-010	1.0000	SYM+I+G	2813.1406	77	5780.2812	51.3273	5.80e-012	1.0000	SYM+G

2818.4801 76 5788.9602 60.0062 7.56e-014 1.0000 HKY+I 2827 2067 75 5804 4134 75
 4595 3 33e-017 1 0000 HKY+I 2827.2067 75 5804.4134 75.4595 3.33e 017 1.0000
 SYM+I 2832.0191 76 5816.0382 87.0843 9.97e-020 1.0000 K80+G 2894.3437 72 5932.6874
 203.7334 4.66e-045 1.0000 K80+I+G 2895.1993 73 5936.3987 207.4447 7.29e-046 1.0000
 K80+I 2912.5309 72 5969.0618 240.1079 5.89e-053 1.0000 F81+G 2925.7119 74 5999.4238
 270.4698 1.50e-059 1.0000 F81+I+G 2932.0290 75 6014.0580 285.1041 9.98e-063 1.0000
 F81+I 2946.8163 74 6041.6327 312.6787 1.03e-068 1.0000 JC+G 3002.2494 71 6146.4989
 417.5449 1.74e-091 1.0000 JC+I+G 3005.4700 72 6154.9401 425.9861 2.55e-093 1.0000
 JC+I 3016.6086 71 6175.2173 446.2633 1.01e-097 1.0000 GTR 3038.7241 78 6233.4481
 504.4942 2.29e-110 1.0000 SYM 3054.3041 75 6258.6082 529.6542 7.87e-116 1.0000 HKY
 3090.1358 74 6328.2715 599.3176 5.87e-131 1.0000 K80 3147.1130 71 6436.2261 707.2721
 2.12e-154 1.0000 F81 3186.6229 73 6519.2458 790.2918 1.99e-172 1.0000 JC 3243.7591 70
 6627.5183 898.5643 6.14e-196 1.0000

-lnL: negative log likelihood

K: number of estimated parameters

AIC: Akaike Information Criterion

delta: AIC difference

weight: AIC weight

cumWeight: cumulative AIC weight

Model selection results also available at the "Model > Show model table" menu

*

AIC MODEL SELECTION : Confidence interval

There are 24 models in the 100% confidence interval: [GTR+I+G GTR+G HKY+I+G
 HKY+G GTR+I SYM+I+G SYM+G HKY+I SYM+I K80+G K80+I+G K80+I F81+G
 F81+I+G F81+I JC+G JC+I+G JC+I GTR SYM HKY K80 F81 JC]

*

AIC MODEL SELECTION : Parameter importance

Parameter Importance

fA 1.0000 fC 1.0000 fG 1.0000 fT 1.0000 kappa 0.0005 titv 0.0005 rAC 0.9995 rAG 0.9995
 rAT 0.9995 rCG 0.9995 rCT 0.9995 rGT 0.9995 pinv(I) 0.0000 alpha(G) 0.1891 pinv(IG)
 0.8109 alpha(IG) 0.8109

Values have been rounded.

(I): considers only +I models.

(G): considers only +G models.

(IG): considers only +I+G models.

* AIC MODEL SELECTION : Model averaged estimates

Model-averaged Parameter estimates

fA 0,2868 fC 0,2241 fG 0,1386 fT 0,3505 kappa 9,9577 titv 4,4175 rAC 2,5630 rAG 20,2989
 rAT 9,8989 rCG 2,3490 rCT 42,1648 rGT 1,0000 pinv(I) 0,5990 alpha(G) 0,2070 pinv(IG)
 0,5100 alpha(IG) 0,9817

Numbers have been rounded.

(I): considers only +I models.

(G): considers only +G models.

(IG): considers only +I+G models.

ANEXO B - Conteúdo do arquivo *input* com os dados e parâmetros empregados na análise de inferência bayesiana executada no programa MrBayes.

#NEXUS

BEGIN DATA;

DIMENSIONS NTAX=36 NCHAR=479;

format datatype=dna interleave=no gap=-;

matrix

1143

TGATTAGTTCCTTTAATATTAGGGGCACCTGATATAGCTTTCCTCGTATAAATAA
TATGAGATTTTGACTTTTACCCCCTTCAATTTCTTTACTCTTAGCAAGTAGATTCAT
TGAATTAGGAGCAGGTACTGGATGAACTGTTTATCCCCCCTTATCAAGTAACATT
GCCCATAGAGGAGCAGCAGTAGACCTAACCATTTTTAGACTACATTTAGCAGGAA
TTTCATCAATTCTAGGAGCTGTAAATTTTATTTCTACTATTATAAATATACGAATC
CCAGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCTTGATCAGTTGGAATCACAG
CTCTACTTCTTCTTTCTCTTCCAGTTTTAGCAGGTGCAATTACTATACTTTTAA
CTGATCGAAACTTAAATACTTCATTTTTTTGACCCAACAGGAGGAGGGGATCCAAT
TCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTTGGTCA

1431

TGATTAGTTCCTTTAATATTAGGGGCACCTGATATAGCTTTCCTCGTATAAATAA
TATGAGATTTTGACTTTTACCCCCTTCAATTTCTTTACTCTTAGCAAGTAGATTCAT
TGAATTAGGAGCAGGTACTGGATGAACTGTTTATCCCCCCTTATCAAGTAACATT
GCCCATAGAGGAGCAGCAGTAGACCTAACCATTTTTAGACTACATTTAGCAGGAA
TTTCATCAATTCTAGGAGCTGTAAATTTTATTTCTACTATTATAAATATACGAATC
CCAGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCTTGATCAGTCGGAATCACAG
CTCTACTTCTTCTTTCTCTTCCAGTTTTAGCAGGTGCAATTACTATACTTTTAA
CTGATCGAAACTTAAATACTTCATTTTTTTGACCCGACAGGAGGAGGGGATCCAAT
TCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTTGGTCA

1435

TGATTAGTTCCTTTAATATTAGGGGCACCTGATATAGCTTTCCTCGTATAAATAA
TATGAGATTTTGACTTTTACCCCCTTCAATTTCTTTACTCTTAGCAAGTAGATTCAT

TGAATTAGGAGCAGGTACTGGATGAACTGTTTATCCCCCTTATCAAGTAACATT
GCCCATAGAGGAGCAGCAGTAGACCTAACCATTTTTAGACTACATTTAGCAGGAA
TTTCATCAATTCTAGGAGCTGTAAATTTTTATTTCTACTATTATAAATATACGAATC
CCAGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCTTGATCAGTTGGAATCACAG
CTCTACTTCTTCTTTCTCTTCCAGTTTTAGCAGGTGCAATTACTATACTTTTAA
CTGATCGAAACTTAAATACTTCATTTTTTGACCCGACAGGAGGAGGGGATCCAAT
TCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

1439

TGATTAGTTCCTTTAATATTAGGGGCACCTGATATAGCTTTCCTCGTATAAATAA
TATAAGATTTTGACTTTTACCCCTTCAATTTCTTTACTCTTAGCAAGTAGATTCAT
TGAATTAGGAGCAGGTACTGGATGAACTGTTTATCCCCCTTATCAAGTAATATT
GCCCATAGAGGAGCAGCAGTAGACCTAACCATTTTTAGACTACATTTAGCAGGAA
TTTCATCAATTCTAGGAGCTGTAAATTTTTATTTCTACCATTATAAATATACGAATC
CCAGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCTTGATCAGTCGGAATCACAG
CTCTACTTCTTCTTTCTCTTCCAGTTTTAGCAGGTGCAATTACTATACTTTTAA
CTGATCGAAACTTAAATACTTCATTTTTTGACCCGACAGGAGGAGGGGATCCAAT
TCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

523

TGATTAGTTCCTTTAATATTAGGGGCACCTGATATAGCTTTCCTCGTATAAATAA
TATAAGATTTTGACTTTTACCCCTTCAATTTCTTTACTCTTAGCAAGTAGATTCAT
TGAATTAGGAGCAGGTACTGGATGAACTGTTTATCCCCCTTATCAAGTAATATT
GCCCATAGAGGAGCAGCAGTAGACCTAACCATTTTTAGACTACATTTAGCAGGAA
TTTCATCAATTCTAGGAGCTGTAAATTTTTATTTCTACTATTATAAATATACGAATC
CCAGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCTTGATCAGTCGGAATCACAG
CTCTACTTCTTCTTTCTCTTCCAGTTTTAGCAGGTGCAATTACTATACTTTTAA
CTGATCGAAACTTAAATACTTCATTTTTTGACCCGACAGGAGGAGGGGATCCAAT
TCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

1145

TGATTAGTTCCTTTAATATTAGGGGCACCTGATATAGCTTTCCTCGTATAAATAA
TATGAGATTTTGACTTTTACCCCTTCAATTTCTTTACTCTTAGCAAGTAGATTCAT
TGAATTAGGAGCAGGTACTGGATGAACTGTTTATCCCCCTTATCAAGTAACATT
GCCCATAGAGGAGCAGCAGTAGACCTAACCATTTTTAGACTACATTTAGCAGGAA
TTTCATCAATTCTAGGAGCTGTAAATTTTTATTTCTACTATTATAAATATACGAATC
CCAGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCTTGATCAGTTGGAATCACAG

CTCTGCTTCTTCTTCTTTCTCTTCCAGTTTTAGCAGGTGCAATTACTATACTTTTAA
 CTGATCGAAACTTAAATACTTCATTTTTTGACCCGACAGGAGGAGGGGATCCAAT
 TCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

1352

TGATTAGTTCCCCTTATATTAGGAGCCCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAA
 TATAAGATTTTGACTCCTTCCTCCTTCAATTCATTACTTTTAACAAGAAGATTTGT
 TGAATCTGGAGCAGGGACTGGCTGAACAGTCTACCCTCCTTTATCAAGTAATATT
 GCCCATAGAGGAGCCGCAGTTGATTTAACTATTTTTAGTTTACATTTAGCTGGAAT
 TTCCTCAATTCTAGGAGCAGTAAACTTTATTTCTACTATTATAAATATACGAACTC
 CTGGGATATCAATAGAAAAAATACCATTATTCCCTTGATCTGTAGGAATCACTGC
 TCTTCTTCTCCTCCTCTCACTTCCTGTATTAGCCGGAGCTATCACAATATTATTAAC
 TGATCGAAATTTAAATACTTCTTTCTTTGATCCTACAGGGGGAGGAGATCCAATTT
 TATACCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

1353

GATTAGTTCCCCTTATATTAGGAGCCCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAAT
 ATAAGATTTTGACTCCTTCCTCCTTCAATTCATTACTTTTAACAAGAAGATTTGTT
 GAATCTGGAGCAGGGACTGGCTGAACAGTCTACCCTCCTTTATCAAGTAATATTG
 CCCATAGAGGAGCCGCAGTTGATTTAACTATTTTTAGTTTACATTTAGCTGGAATT
 TCCTCAATTCTAGGAGCAGTAAACTTTATTTCTACTATTATAAATATACGAACTCC
 TGGGATATCAATAGAAAAAATACCATTATTCCCTTGATCTGTAGGAATCACTGCT
 CTTCTTCTCCTCCTCTCACTTCCTGTATTAGCCGGAGCTATCACAATATTATTAAC
 GATCGAAATTTAAATACTTCTTTCTTTGATCCTACAGGGGGAGGAGATCCAATTTT
 ATACCAACATTTATTTTGATTTTTTGGT--

1355

TGATTAGTTCCCCTTATATTGGGAGCTCCTGACATAGCTTTCCCTCGAATAAATAA
 TATAAGATTTTGATTACTACCCCATCAATTACCCTCCTTTAATGGGAAGATTTA
 TTGAATCAGGAGCAGGAACAGGTTGGACTGTATACCCCCCTCTTTCAAGAACTT
 AGCCCATAGKGGAGCAGCTGTAGATTTAACCATTTTTAGATTACACTTAGCGGGA
 ATCTCATCAATTCTAGGAGCAGTAAACTTTATTTCCACAATTATAAATATGCGAAT
 TCCTGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCTGATCTGTGCGGAATTACAG
 CCCTATTGCTTCTCCTATCCCTCCCGTCCTTGCTGGAGCTATTACTATACTTTTAA
 CTGATCGAAATTTAAATACTTCATTTTTCGACCCAACCGGAGGAGGGGACCCAAT
 TCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTGGT--

1368

TGATTAGTTCCCTTAATATTAGGAGCCCCGATATAGCTTTCCCCCGAATAAATAA
TATAAGATTTTGACTACTCCCACCCTCAATTTCTCTATTATTATCAAGAAGCTTCA
TTGAATCAGGAGCAGGAACAGGATGAACTGTCTATCCCCCTCTTTCTAGTAATAT
TGCTCATAGAGGAGCTGCAGTAGACCTCGCCATTTTTAGACTTCATTTAGCCGGA
ATCTCATCAATTTTAGGAGCTGTAAATTTTATTTCCACAATTATAAATATACGAAC
CCCTGGAATGACTATAGAAAAAATATCTTTATTTGCATGATCTGTTGGAATCACC
GCTGTCCTGCTTCTCCTTTCTCTCCCCGTTCTTGCTGGAGCCATTACAATATTATTA
ACAGATCGTAATCTAAATACTTCTTTCTTTGATCCAACAGGAGGGGGAGACCCAA
TTCTATACCAACACCTATTTTGATTTTTTGGTCA

1369

TGATTAGTTCCCTTAATATTAGGAGCCCCGATATAGCTTTCCCCCGAATAAATAA
TATAAGATTTTGACTACTCCCACCCTCAATTTCTCTATTATTATCAAGAAGCTTCA
TTGAATCAGGAGCAGGAACAGGATGAACTGTCTATCCCCCTCTTTCTAGTAATAT
TGCTCATAGAGGAGCTGCAGTAGACCTCGCCATTTTTAGACTTCATTTAGCCGGA
ATCTCATCAATTTTAGGAGCTGTAAATTTTATTTCCACAATTATAAATATACGAAC
CCCTGGAATGACTATAGAAAAAATATCTTTATTTGCATGATCTGTTGGAATCACC
GCTGTCCTGCTTCTCCTTTCTCTCCCCGTTCTTGCTGGAGCCATTACAATATTATTA
ACAGATCGTAATCTAAATACTTCTTTCTTTGATCCAACAGGAGGGGGAGACCCAA
TTCTATACCAACACCTATTTTGATTTTTTGGTCA-

1427

TGATTAGTTCCCCTTATATTGGGAGCTCCTGACATAGCTTTCCCTCGAATAAATAA
TATAAGATTTTGATTACTACCCCATCAATTACCCTCCTTTTAATGGGAAGATTTA
TTGAATCAGGAGCAGGAACAGGTTGGACTGTATACCCCTCTTTCAAGAACTT
AGCCCATAGGGGAGCAGCTGTAGATTTAACCATTTTTAGATTACACTTAGCGGGA
ATCTCATCAATTCTAGGAGCAGTAACTTTATTTCCACAATTATAAATATGCGAAT
TCCTGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCCTGATCTGTTCGGAATTACAG
CCCTATTGCTTCTCCTATCCCTCCCCGTCCTTGCTGGAGCTATTACTATACTTTTAA
CTGATCGAAATTTAAATACTTCATTTTTCGACCCAACCGGAGGAGGGGACCCAAT
TCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

1480

TGATTAGTTCCCCTTATATTGGGAGCTCCTGACATAGCTTTCCCTCTAATAAATAA
TATAAGATTTTGATTACTACCCCATCAATTACCCTCCTTTTAATGGGAAGATTTA
TTGAATCAGGAGCAGGAACAGGTTGAACTGTWTACCCCTCTTTCAAGAACTT

AGCCCATAGAGGAGCAGCTGTAGATTTAACCATTTTTAGATTACACTTAGCGGGA
ATCTCATCAATTCTAGGAGCAGTAAANTTTATTTCCACAATTATAAATATRCGAAT
TCCTGGGATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCCTGATCTGTNGGAATTACA
GCCCTATTGCTTCTCCTATCCCTCCCCGTCCTTGCTGGAGCTATTACTATACTTTTA
ACTGATCGAAATTTAAATACTTCATTTTTTCGACCCAACCGGAGGAGGGGACCCAA
TTCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

505

TGATTAGTTCCCCTTATATTGGGAGCTCCTGACATAGCTTTCCCTCGAATAAATAA
TATAAGATTTTGATTACTACCCCATCAATTACCCTCCTTTTAATGGGAAGATTTA
TTGAATCAGGAGCAGGAACAGGTTGGACTGTATACCCCTCCTTTCAAGAACTT
AGCCCATAGGGGAGCAGCTGTAGATTTAACCATTTTTAGATTACACTTAGCGGGA
ATCTCATCAATTCTAGGAGCAGTAAACTTTATTTCCACAATTATAAATATGCGAAT
TCCTGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCCTGATCTGTTCGGAATTACAG
CCCTATTGCTTCTCCTATCCCTCCCCGTCCTTGCTGGAGCTATTACTATACTTTTAA
CTGATCGAAATTTAAATACTTCATTTTTTCGACCCAACCGGAGGAGGGGACCCAAT
TCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

1432larva

TGATTAGTTCCTTTAATATTAGGGGCACCTGATATAGCTTTCCCTCGTATAAATAA
TATGAGATTTTGACTTTTACCCCTTCAATTTCTTTACTCTTAGCAAGTAGATTCAT
TGAATTAGGAGCAGGTAAGTACTGGATGAACTGTTTATCCCCCTTATCAAGTAACATT
GCCCATAGAGGAGCAGCAGTAGACCTAACCATTTTTAGACTACATTTAGCAGGAA
TTTCATCAATTCTAGGAGCTGTAAATTTTATTTCTACTATTATAAATATACGAATC
CCAGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCTTGATCAGTTGGAATCACAG
CTCTACTTCTTCTTCTTTCTCTTCCAGTTTTAGCAGGTGCAATTACTATACTTTTAA
CTGATCGAAACTTAAATACTTCATTTTTTGACCCGACAGGAGGAGGGGATCCAAT
TCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

1434

TGATTAGTTCCTTAATACTGGGGGCCCCGATATGGCCTTCCCCGCATAAATA
ACATAAGATTCTGACTACTCCCCCGTCAATTTCTTGCTTCTAGCAAGCAGTTTT
ATTGAATCAGGGGCAGGCACAGGATGGACTGTTTATCCTCCTCTTTCCAGTAATA
TCGCCACAGAGGAGCTTCTGTAGACTTAGCTATTTTCAGGCTTCACCTAGCGGG
AATCTCATCAATTTTAGGGGCCGTTAATTTTATCTCCACTATTATAAATATGCGAA
CCCCCGGAATAACCATAGAAAAAATATCTTTATTTGCATGATCTGTAGGAATTAC
GGCCGTTCTTCTTCTTTCTTCTTCCAGTATTAGCCGGGGCAATTACAATATTACT

AACAGACCGCAATTTAAATACGTCTTTCTTTGATCCTACAGGCGGGGGAGACCCC
ATCCTATACCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

1549 -----

GCCTTCCCCCGCATAAATAACATAAGATTTTGACTACTCCCCCATCAATTCCTT
GCTTCTAGCAAGCAGTTTTATTGAATCAGGAGCAGGCACAGGATGGACCGTTTAT
CCCCCTCTTTCTAGTAATATCACCCATAGAGGAGCTTCTGTAGATTTAGCTATTTT
CAGGCTTCACCTAGCGGGAATCTCATCAATTTTAGGGGCCGTTAATTTTATCTCCA
CTATTATAAATATGCGAACCCCCGGAATAACCATAGAAAAAATATCTTTATTTGC
ATGATCCGTAGGAATTACCGCCGTTCTTCTTCTCCTTTCTCTCCAGTATTAGCCG
GGGCAATTACAATATTACTAACAGATCGTAATTTAAATACATCTTTCTTTGACCCT
ACGGGCGGAGGAGACCCCATCCTATACCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

1550

TGATTAGTTCCCCTAATACTAGGGGCCCCCGATATAGCCTTCCCCCGCATAAATA
ACATAAGATTCTGACTACTCCCCCATCAATTCCTTGCTTCTAGCAAGCAGTTTT
ATTGAATCAGGAGCAGGTACAGGATGAACCGTTTATCCCCCTCTTTCTAGTAATA
TCGCCCATAGAGGAGCTTCTGTAGATTTAGCTATTTTCAGGCTTCACCTAGCAGG
AATCTCATCAATTTTAGGGGCCGTTAATTTTATCTCCACTATTATAAATATGCGAA
CCCCCGGAATAACCATAGAAAAAATATCTTTATTTGCATGATCTGTAGGAATTAC
CGCCGTTCTTCTTCTCCTTTCTCTCCAGTATTAGCCGGGGCAATTACAATATTAC
TAACAGATCGTAATTTAAATACATCTTTCTTTGACCCTACGGGCGGAGGAGACCC
CATCCTATACCAACATTTATTTTGATTTTTTGG---

1442

TGATTAGTTCCCCTTATATTGGGAGCTCCTGACATAGCTTTCCCTCGAATAAATAA
TATAAGATTTTGATTACTACCCCATCAATTACCCTCCTTTTAACGGGAAGATTTA
TTGAATCAGGAGCAGGAACAGGTTGGACTGTATACCCCCCTCTTTCAAGAACTT
AGCCCATAGGGGAGCAGCTGTAGATTTAACCATTTTTAGATTACACTTAGCGGGA
ATCTCATCAATTCTAGGAGCAGTAACTTTATTTCCACAATTATAAATATGCGAAT
TCCTGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTCCCCTGATCTGTTCGGAATTACAG
CCCTATTGCTTCTCCTATCCCTCCCCGTCCTTGCTGGAGCTATTACTATACTTTTAA
CTGATCGAAATTTAAATACTTCATTTTTTCGACCCAACCGGAGGAGGGGACCCAAT
TCTTTATCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

1444

TGATTAGTTCCTTTAATATTGGGTGCCCCCGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAA
TATAAGATTTTGACTCCTCCCTCCCTCACTTTCTTTACTATTAGCGGGTAGATTTAT

TGAATCAGGAGCCGGAACCTGGATGAACAGTTTACCCACCCTTATCTAGAAATATC
GCCCATAGAGGAGCTGCTGTTGATCTAACAAATTTTTAGCCTTCATCTAGCGGGAA
TTTCTTCAATTTTAGGAGCTATTAATTTTATTTCCACTATTATAAATATACGAACTC
CAGGAATAACAATAGAAAAAATACCTCTATTCCCCTGATCAGTAGGTATTACAGC
TCTTCTTCTTCTTCTTTTACCAGTCTTAGCCGGAGCCATCACAAATATTATTAAC
CGATCGTAACTTAAATACCTCATTTTTTGACCCTACAGGAGGAGGAGACCCTATT
TTATACCAACATTTATTTTGATTTTTTGGTCA

1449

TGATTAGTTCCCCTAATACTGGGGGCCCTGATATGGCTTTCCCCCGAATAAATA
ACATAAGATTTTGATTACTTCCCCCTTCTATTTCCCTTCTACTAGCAAGTAGCTTTA
TTGAATCAGGAGCGGGCACAGGATGAACAGTTTACCCGCCTCTTTCTAGAAATAT
TGCCCATAGTGGAGCCTCAGTGGACCTAGCTATTTTTAGTCTTCATTTAGCGGGAA
TCTCTTCAATTTTAGGGGCCGTTAATTTTATCTCTACCATCATAAACATACGAACT
CCCGGAATAACTATGGAGAAAATATCTTTATTCGCATGATCCGTTGGAATTACCG
CCGTTCTTCTACTCCTCTCTCTACCTGTATTAGCCGGGGCAATCACTATACTGTTA
ACAGACCGAAATCTGAATACTTCTTTCTTTGACCCACGGGAGGGGGAGACCCGA
TTCTATACCAACTTCTATTCTGATTTTTTGGTCA

1450

TGATTAGTTCCCTTAATGCTAGGGGCTCCCGACATAGCATTTCCTCGAATAAATA
ATATAAGATTCTGACTACTCCCCCCTCAATTTCCCTTACTTTTAGCAGGTAGATTT
ATTGAATCAGGAGCAGGAACTGGCTGAACAGTCTATCCACCTTTATCAAGAAACA
TTACCCATAGAGGAGCTGCCGTAGATTTAACAAATTTTCAGACTACATTTAGCTGG
AATTTCTTCAATTTTAGGAGCAGTAAATTTTATTTCCACAATTATAAATATACGAA
CTCCTGGAATATCAATAGAAAAAATACCTTTATTCCCATGATCTGTAGGAATTAC
AGCCCTTCTTCTCCTTCTTTCTCTTCCGATCCTTGCTGGAGCAATTACTATACTTTT
AACCGATCGAAATTTAAACACTTCATTTTTTGATCCAACCGGAGGTGGGGATCCT
ATTTTATACCAACATTTATTCTGATTTTTTGGTCA

1453

TGATTAGTTCCCCTAATACTGGGGGCCCTGATATGGCTTTCCCCCGAATAAATA
ACATAAGATTTTGATTACTTCCCCCTTCTATTTCCCTTCTACTAGCAAGTAGCTTTA
TTGAATCAGGAGCGGGCACAGGATGAACAGTTTACCCGCCTCTTTCTAGAAATAT
TGCCCATAGTGGAGCCTCAGTGGACCTAGCTATTTTTAGTCTTCATCTAGCGGGA
ATCTCTTCAATTTTAGGGGCCGTTAATTTTATCTCTACCATCATAAACATACGAAC
TCCCGGAATAACTATGGAGAAAATATCTTTATTCGCATGATCCGTTGGAATTACC

GCCGTTCTTCTACTCCTCTCTCTACCTGTATTAGCCGGGGCAATCACTATACTGTT
AACAGACCGAAATCTGAATACTTCTTTCTTTGACCCACGGGAGGGGGAGACCCG
ATTCTATACCAACATCTATTCTGATTTTTTTGGTCA

1454

TGATTAGTTCCCCTAATACTGGGGGCCCTGATATGGCTTTCCCCGAATAAATA
ACATAAGATTTTGATTACTTCCCCCTTCTATTTCCCTTCTACTAGCAAGTAGCTTTA
TTGAATCAGGAGCGGGCACAGGATGAACAGTTTACCCGCCTCTTTCTAGAAATAT
TGCCCATAGTGGAGCCTCAGTGGACCTAGCTATTTTTAGTCTTCATTTAGCGGGAA
TCTCTTCAATTTTAGGGGCCGTTAATTTTATCTCTACCATCATAAACATACGAACT
CCCGGAATAACTATGGAGAAAATATCTTTATTCGCATGATCCGTTGGAATTACCG
CCGTTCTTCTACTCCTCTCTCTACCTGTATTAGCCGGGGCAATCACTATACTGTTA
ACAGACCGAAATCTGAATACTTCTTTCTTTGACCCACGGGAGGGGGAGACCCGA
TTCTATATCAACATCTATTCTGATTTTTTTGGTCA

1487

TGATTAGTTCCCCTAATACTGGGGGGCCCTGATATGGCTTTCCCCGAATAAATA
ACATAAGATTTTGATTACTTCCCCCTTCTATTTCCCTTCTACTAGCAAGTAGCTTTA
TTGAATCAGGAGCGGGCACAGGATGAACAGTTTACCCGCCTCTTTCTAGAAATAT
TGCCCATAGTGGAGCCTCAGTGGACCTAGCTATTTTTAGTCTTCATTTAGCGGGAA
TCTCTTCAATTTTAGGGGCCGTTAATTTTATCTCTACCATCATAAACATACGAACT
CCCGGAATAACTATGGAGAAAATATCTTTATTCGCATGATCCGTTGGAATTACCG
CCGTTCTTCTACTCCTCTCTCTACCTGTATTAGCCGGGGCAATCACTATACTGTTA
ACAGACCGAAATCTGAATACTTCTTTCTTTGACCCACGGGAGGGGGAGACCCGA
TTCTATACCAACATCTATTCTGATTTTTTTGGTCA

2037

TGATTAGTTCCCCTAATACTGGGGGGCCCTGATATGGCTTTCCCCGAATAAATA
ACATAAGATTTTGATTACTTCCCCCTTCTATTTCCCTTCTACTAGCAAGTAGCTTTA
TTGAATCAGGAGCGGGCACAGGATGAACAGTTTACCCGCCTCTTTCTAGAAATAT
TGCCCATAGTGGAGCCTCAGTGGACCTAGCTATTTTTAGTCTTCATTTAGCGGGAA
TCTCTTCAATTTTAGGGGCCGTTAATTTTATCTCTACCATCATAAACATACGAACT
CCCGGAATAACTATGGAGAAAATATCTTTATTCGCATGATCCGTTGGAATTACCG
CCGTTCTTCTACTCCTCTCTCTACCTGTATTAGCCGGGGCAATCACTATACTGTTA
ACAGACCGAAATCTGAATACTTCTTTCTTTGACCCACGGGAGGGGGAGACCCGA
TTCTATATCAACATCTATTCTGATTTTTTTGGTCA

1470

TGATTAGTTCCTTTAATATTGGGTGCCCCCGATATAGCATTTCCTCGAATAAATAA
TATAAGATTTTGACTCCTCCCTCCCTCACTTTCTTTACTATTAGCGGGTAGATTTAT
TGAATCAGGAGCCGGAAGTGGATGAACAGTTTACCCACCCTTATCTAGAAATATC
GCCCATAGAGGAGCTGCTGTTGATCTAACAATTTTTAGCCTTCATCTAGCGGGAA
TTCTTCAATTTTAGGAGCTATTAATTTTATTTCCACTATTATAAATATACGAACTC
CAGGAATAACAATAGAAAAAATACCTCTATTCCCCTGATCAGTAGGTATTACAGC
TCTTCTTCTTCTTCTTTCTTTACCAGTCTTAGCCGGAGCCATCACAATATTATTAAC
CGATCGTAACTTAAATACCTCATTTTTTTGACCCTACAGGAGGAGGAGACCCTATT
TTATACCAACATTTATTTTGATTTTTTTGGTCA

1482

TGATTAGTTCCTTTGATACTAGGAGCCCCTGACATAGCATTCCCTCGAATAAATA
ATATAAGATTTTGGCTACTTCCCCCTTCAATTTCTTACTTTTAGCGGGAAGATTC
ATTGAATCGGGAGCAGGAACTGGCTGAACAGTTTATCCACCTTTATCAAGAAATA
TTGCCCATAGAGGAGCCGCCGTAGATTTAACAATTTTTAGATTACATTTAGCTGG
AATTTCTTCAATTTTAGGGGCAGTAAATTTTATTTCTACAATTATAAATATACGAA
CTCCTGGAATATCAATAGAAAAAATGCCTTTATTTCCATGATCTGTAGGAATTAC
AGCCCTTCTTCTCCTTCTTTCTTCTTCCAGTTCTTGCTGGAGCAATTACTATACTTTT
AACTGATCGAAATTTAAATACCTCATTCTTTGACCCAAGTGGAGGTGGAGACCCT
ATTTTATACCAACATTTATTCTGATTTTTTTGGTCA

1483

TGATTAGTTCCTTTGATACTAGGAGCCCCTGACATAGCATTCCCTCGAATAAATA
ATATAAGATTTTGGCTACTTCCCCCTTCAATTTCTTACTTTTAGCGGGAAGATTC
ATTGAATCGGGAGCAGGAACTGGCTGAACAGTTTATCCACCTTTATCAAGAAATA
TTGCCCATAGAGGAGCCGCCGTAGATTTAACAATTTTTAGATTACATTTAGCTGG
AATTTCTTCAATTTTAGGGGCAGTAAATTTTATTTCTACAATTATAAATATACGAA
CTCCTGGAATATCAATAGAAAAAATGCCTTTATTTCCATGATCTGTAGGAATTAC
AGCCCTTCTTCTCCTTCTTTCTTCTTCCAGTTCTTGCTGGAGCAATTACTATACTTTT
AACTGATCGAAATTTAAATACCTCATTCTTTGACCCAAGTGGAGGTGGAGACCCT
ATTTTATACCAACATTTATTCTGATTTTTTTGGTCA

1484

TGATTAGTTCCTTAATGCTGGGGGCCCTGACATGGCTTTCCCCCGAATAAATA
ACATAAGATTTTGATTACTCCCCCTTCTATTCCCTTCTACTAGCAAGTAGCTTT
ATTGAATCAGGAGCGGGCACAGGATGAACAGTTTACCCACCTCTTTCTAGAAATA

TTGCCCATAGCGGAGCCTCAGTAGACCTGGCCATTTTTAGTCTTCATTTAGCGGGA
ATCTCTTCAATTTTAGGGGCGTTAATTTTATCTCTACCATCATAAATATACGAAC
TCCCGGAATAACTATGGAGAAAATATCTTTATTCGCATGATCCGTTGGAATTACC
GCCGTTCTTCTACTCCTCTCTCTACCGGTATTAGCCGGAGCAATCACTATGCTATT
AACAGACCGAAATCTAAATACTTCTTTCTTTGACCCACGGGAGGGGGAGACCCG
ATCCTATACCAACACCTATTCTGATTTTTTTGGTCA

1547 -----

TTCCTTTGATATTAGGAGCCCCTGACATAGCCTTCCCTCGAATAAATAATATAAG
ATTTTGGCTACTTCCCCCTTCAATTTCTTACTTTTAGCGGGAAGATTCATTGAAT
CGGGAGCAGGAACTGGCTGAACAGTTTATCCACCTTTATCAAGAAATATTGCCCA
TAGAGGAGCCGCGTAGATTTAACAATTTTTAGATTACATTTAGCTGGAATTTCTT
CAATTTTAGGGGCAGTAAATTTTATTTCTACAATTATAAATATACGAACTCCTGGA
ATATCAATAGAAAAAATGCCTTTATTCCCATGATCTGTAGGAATTACAGCCCTTCT
TCTCCTTCTTTCTTCCAGTTCTTGCTGGAGCAATTACTATACTTTAACTGATCG
AAATTTAAATACCTCATTCTTTGACCCAACCTGGAGGTGGAGACCCTATTTTATACC
AACATTTATTCTGATTTTTTTGGTCC

1548

TGATTAGTTCCTTTGATACTAGGAGCCCCTGACATAGCATTCCCTCGAATAAATA
ATATAAGATTTTGGCTACTTCCCCCTTCAATTTCTTACTTTTAGCGGGAAGATTC
ATTGAATCGGGAGCAGGAACTGGCTGAACAGTTTATCCACCTTTATCAAGAAATA
TTGCCCATAGAGGAGCCGCGTAGATTTAACAATTTTTAGATTACATTTAGCTGG
AATTTCTTCAATTTTAGGGGCAGTAAATTTTATTTCTACAATTATAAATATACGAA
CTCCTGGAATATCAATAGAAAAAATGCCTTTATTCCCATGATCTGTAGGAATTAC
AGCCCTTCTTCTCCTTCTTTCTTCCAGTTCTTGCTGGAGCAATTACTATACTTTT
AACTGATCGAAATTTAAATACCTCATTCTTTGACCCAACCTGGAGGTGGAGACCCT
ATTTTATACCAACATTTATTCTGATTTTTTTGGTCA

2039

TGATTAGTTCCTTAATACTGGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAA
TATAAGATTTTGAATTAATCCTTACTTTTAGCAGGAAGATTCA
TTGAATCAGGAGCAGGGACTGGTTGAACAGTCTATCCGCCTTTATCAAGAAATAT
TGCCACAGAGGAGCCGCGTAGATTTAACAATTTTTAGATTACATTTAGCTGGA
ATTTCTTCAATTTTAGGAGCAGTAAATTTTATTTCTACAATTATAAATATACGAAC
TCCTGGAATATCGATAGAAAAAATACCTTTATTCCCATGATCTGTAGGAATTACA
GCCCTTCTTCTCCTTCTTTCTTCCAGTTCTTGCTGGGGCAATTACTATACTTTTA

ACCGATCGAAATTTAAATACTTCATTTTTTTGATCCGACAGGAGGTGGGGATCCTA
TTTTATACCAACATTTATTCTGATTTTTTTGGTCA

2102

TGATTAGTTCCTTAATACTGGGAGCTCCTGATATAGCATTCCCTCGAATAAATAA
TATAAGATTTTGATTACTCCCCCTTCAATTTCCCTTACTTTTAGCAGGAAGATTCA
TTGAATCAGGAGCAGGGACTGGTTGAACAGTCTATCCGCCTTTATCAAGAAATAT
TGCCACAGAGGAGCCGCCGTAGATTTAACAATTTTTAGATTACATTTAGCTGGA
ATTTCTTCAATTTTAGGAGCAGTAAATTTTATTTCTACAATTATAAATATACGAAC
TCCTGGAATATCGATAGAAAAAATACCTTTATTCCCATGATCTGTAGGAATTACA
GCCCTTCTTCTCCTTCTTTCTTCTCCAGTTCTTGCTGGGGCAATTACTATACTTTTA
ACCGATCGAAATTTAAATACTTCATTTTTTTGATCCGACAGGAGGTGGGGATCCTA
TTTTATACCAACATTTATTCTGATTTTTTTGGTCA

1551

TGATTAGTTCCTTTAATATTAGGGGCCCTGATATAGCATTCCCCGAATAAATAA
TATAAGATTTTGATTATTACCCCTTCAATTTCCCTTCTTTTAGCAGGTTCAATTTAT
TGAAGCTGGAGCCGGAAGTGGATGAACAGTATACCCCCATTATCAAGTAATATT
GCCACAGAGGAGCCGCAGTTGATTTAACAATTTTCAGATTACATTTAGCTGGTA
TCTCATCTATTTTAGGGGCTGTAAATTTTATTTCTACRATTATAAATATACGAACT
CCTGGAATATCTATAGAAAAAATACCTTTATTTCCCTTGATCCGTTGGAATTACAGC
TCTTCTTCTTCTTCTTCTTCTTCTACCAGTATTAGCTGGAGCTATTACTATACTTTAAC
TGATCGAAATTTAAACACTTCTTTTTTTGATCCCACCGGAGGAGGGGACCCAATTT
TATATCAACACTTATTTTGATTTTTTTGGTCA

Odontotaenius -----

ATTACTATTAGCTAGAAGATTTATTGAATCAGGAGCAGGAACAGGATGAACAGTT
TACCCTCCTCTTTCCAGTAATATTGCCACAGTGGAGCCTCAGTAGATTTAACAAT
TTTTAGTCTTCATTTAGCAGGAATCTCTTCAATTTTGGGGGCAGTTAATTTTATTTT
TTCAATTATAAATATACGAACCCCTGGAATAACAATAGAAAAAATACCTTTATTT
GCTTGATCTGTAGGAATTACTGCCGTTCTATTACTTCTTTCTCTCCCAGTCTTAGCA
GGAGCCATTACAATACTTTTAACCGATCGAAATTTAAATACCTCATTTTTTCGACCC
AACCGGAGGAGGGGACCCAATTTTATATCAACACTTATTTTGATTCTTTGGACA

;

end;

BEGIN MRBAYES;

outgroup Odontotaenius;

END;

BEGIN MRBAYES;

Set autoclose=yes

Set nowarnings=yes;

lset applyto=(1) nst=(6) rates=invgamma;

mcmc nruns=2 nchains=4 ngen=1000000 samplefreq=100 printfreq=100 savebrlens=yes;

mcmc;

sump burnin=201;

sunt burnin=201;

END;