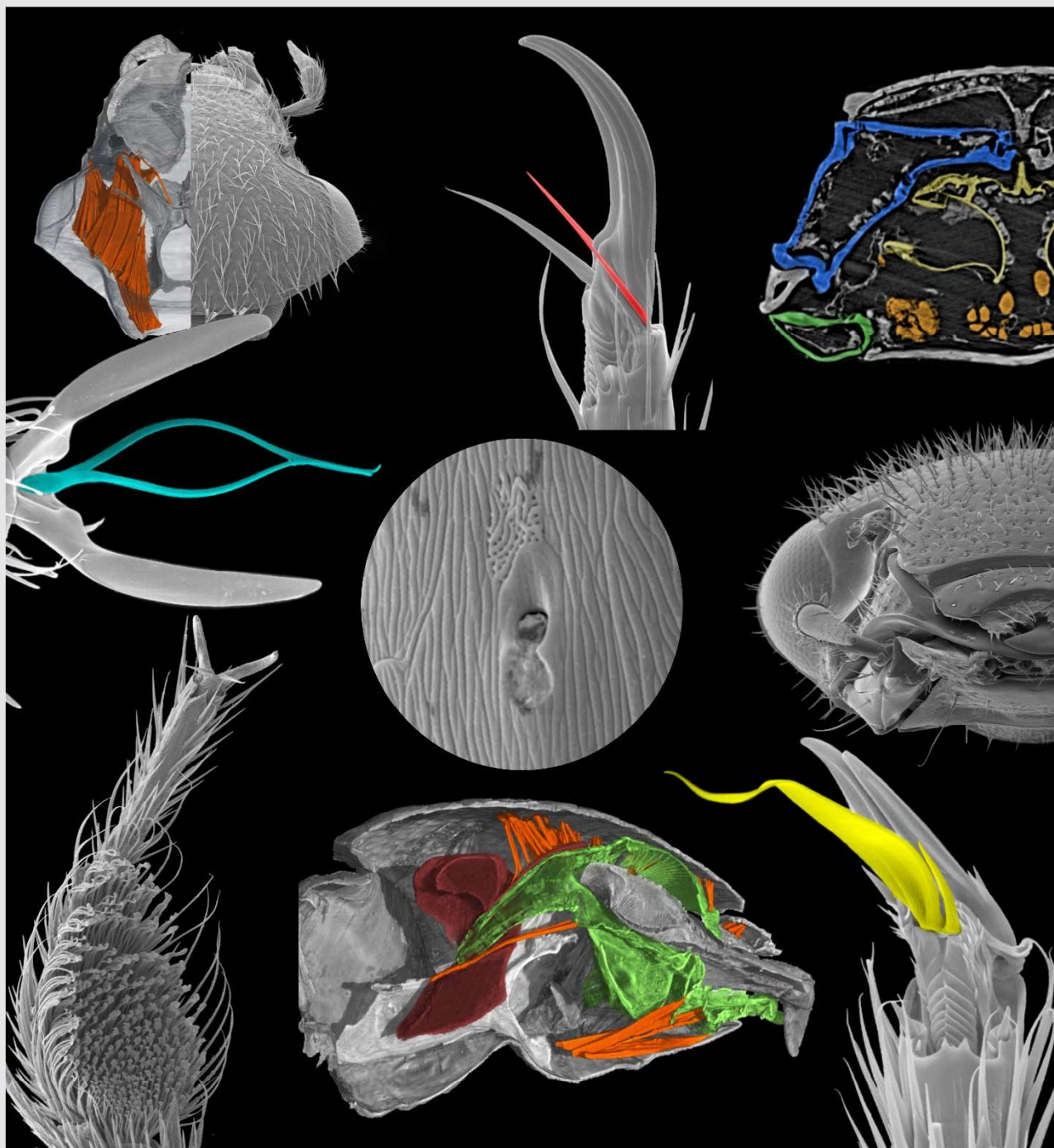


Morfologia pretarsal, anatomia cefálica, e a evolução de Cholevininae (Coleoptera: Leiodidae)



Caio Antunes de Carvalho

MORFOLOGIA PRETARSAL, ANATOMIA CEFÁLICA, E A
EVOLUÇÃO DE CHOLEVINAE (COLEOPTERA: LEIODIDAE)

PRETARSAL MORPHOLOGY, CEPHALIC ANATOMY, AND THE
EVOLUTION OF CHOLEVINAE (COLEOPTERA: LEIODIDAE)

Caio Antunes de Carvalho

MORFOLOGIA PRETARSAL, ANATOMIA CEFÁLICA, E A EVOLUÇÃO DE CHOLEVINAE (COLEOPTERA: LEIODIDAE)

PRETARSAL MORPHOLOGY, CEPHALIC ANATOMY, AND THE EVOLUTION OF CHOLEVINAE (COLEOPTERA: LEIODIDAE)

CAIO ANTUNES DE CARVALHO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção do Título de Doutor em Ciências, na Área de Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Pedro Gnaspini

São Paulo II.2017

FICHA CATALOGRÁFICA

Carvalho, Caio Antunes de.

Morfologia pretarsal, anatomia cefálica e a evolução de Cholevinae /
Caio Antunes de Carvalho ; orientador Pedro Gnaspini. --São Paulo, 2017.
238 f.

Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São
Paulo. Departamento de Zoologia.

1. Staphylinoidea. 2. Staphyliniformia. 3. Filogenia. I. Universidade
de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Zoologia.
II. Título.

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Pedro Gnaspini:
(orientador)

Prof(a). Dr(a).:

Prof(a). Dr(a).:

Prof(a). Dr(a).:

Prof(a). Dr(a).:

SUMÁRIO

RESUMO	15
ABSTRACT	16
INTRODUÇÃO GERAL	17
CAPÍTULO 1	33
Pretarsus and distal margin of the terminal tarsomere as an unexplored character system for higher-level classification in Cholevinae (Coleoptera, Leiodidae)	
CAPÍTULO 2	59
Cephalic anatomy and three-dimensional reconstruction of the head of <i>Catops ventricosus</i> (Weise, 1877) (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae)	
CAPÍTULO 3	75
Morphology-based phylogenetic reconstruction of Cholevinae (Coleoptera: Leiodidae) – a new view on higher-level relationships	
CAPÍTULO 4	155
Show me your tenent setae and I tell you who you are – Telling the story of a neglected character complex with phylogenetic signals using Leiodidae (Coleoptera) as a case study	
CONSIDERAÇÕES FINAIS	233

RESUMO

Leiodidae é a segunda maior família de besouros de Staphylinoidea, com mais de 4100 espécies e 374 gêneros abrigados em seis subfamílias. Com representantes em terras tropicais e temperadas, Cholevinae é a mais diversa, compreendendo cerca de 2050 espécies agrupadas em sete tribos e 17 subtribos. Esta tese tem como propósito testar a unidade de Cholevinae, lançar luz sobre suas relações supragenéricas internas, e fornecer evidências morfológicas para futuras inferências sobre o relacionamento de grandes grupos de Leiodidae. O capítulo 1 explora o potencial da morfologia do pretarso e margem distal do tarsômero terminal como fonte de caracteres para a sistemática de Cholevinae. Diversas características são descritas e documentadas pela primeira vez, e suas implicações filogenéticas são discutidas. No capítulo 2 examinamos em detalhes, e pela primeira vez, os componentes morfológicos cefálicos, internos e externos, de um representante de Cholevinae. Comparações com outras linhagens de Staphyliniformia sugerem que a anatomia cefálica é altamente conservada no grupo. Um modelo tridimensional da cabeça é apresentado, e diversas estruturas são descritas e discutidas de um ponto de vista filogenético. Este trabalho oferece bases para pesquisas subsequentes interessadas em investigar as relações entre grandes grupos de Leiodidae tendo por base caracteres da cabeça. Os dados fornecidos nesses estudos são empregados no capítulo 3, que trata diretamente da análise filogenética de Cholevinae, não apenas com base na morfologia pretarsal e cefálica, mas também lançando mão de uma série de novos caracteres obtidos através do estudo de outras partes do corpo. Uma hipótese filogenética para a subfamília é apresentada, a mais completa até então, e a primeira fundamentada em caracteres morfológicos. No capítulo 4, Cholevinae é colocado em um espectro mais amplo. Neste estudo, analisamos o valor informativo das cerdas tarsais sexuais para a sistemática de Leiodidae como um todo. Quatro tipos morfológicos principais dessas cerdas foram reconhecidos com base em variações na forma e disposição dessas estruturas. A distribuição desses caracteres é discutida tendo em vista as relações supragenéricas da família, demonstrando que várias das estruturas em questão suportam o monofiletismo de alguns grupos. Uma ampla compilação de dados da literatura envolvendo as cerdas estudadas é fornecida.

ABSTRACT

Leiodidae is the second most species-rich family of staphylinoid beetles, with more than 4100 species and 374 genera organized in six subfamilies. With representatives in tropical and temperate lands, Cholevinae is the most diverse subfamily and comprises more than 2000 species grouped into seven tribes and 17 subtribes. This contribution aims to test the monophyly of Cholevinae, to shed light on its internal suprageneric relationships, and to provide morphological evidences for future inferences on higher-level relationships within Leiodidae. Chapter 1 explores the potential of the pretarsal morphology and distal margin of terminal tarsomere as a source of characters for the systematics of Cholevinae. Several features are described and documented for the first time, and their phylogenetic implications are discussed. In chapter 2, we examine the internal and external components of the cephalic morphology of a representative of Cholevinae. Comparisons with other Staphyliniform lineages suggest that the cephalic anatomy is highly conserved in this group. A three-dimensional model of the head is presented, and various structures are described and discussed from a phylogenetic point of view. This study offers the bases for future works interested in the investigation of higher-level relationships in Leiodidae using cephalic structures as a source of characters. The data provided by these investigations are employed in chapter 3, which deals directly with the phylogenetic analysis of Cholevinae not only based on the pretarsal and head morphology, but also on the study of other characters from different body structures. A phylogenetic hypothesis for the subfamily is presented, the most comprehensive so far, and the first based on morphology. In chapter 4, Cholevinae is placed in a broader spectrum. In this chapter, we analyzed the informative value of the tenet setae for the systematics of Leiodidae as a whole. Four morphological types of tenet setae were recognized based on variation of shape and arrangement. The distribution of characters within Leiodidae is discussed, demonstrating that many of the structures under consideration support the monophyly of different groups. Additionally, a broad literature review on the studied characters is presented.

INTRODUÇÃO
GERAL

CHOLEVINAE (STAPHYLINOIDEA: LEIODIDAE): UMA BREVE APRESENTAÇÃO

Leiodidae é a segunda maior família de besouros de Staphylinoidea, com cerca de 4135 espécies e 374 gêneros abrigados em seis subfamílias (Newton, 2016): Camiarinae, Catopocerinae, Leiodinae, Coloninae, Cholevinae e Platypyllinae. Possuem distribuição cosmopolita e são capazes de explorar um eclético repertório de habitats e recursos alimentares. Contudo, em geral, leiodídeos vivem em áreas de floresta e podem ser saprófagos, alimentando-se de algum tipo de matéria orgânica animal ou vegetal em decomposição (e.g. serapilheira, fezes, carcaças), ou micófagos, associando-se a diferentes grupos de fungos.

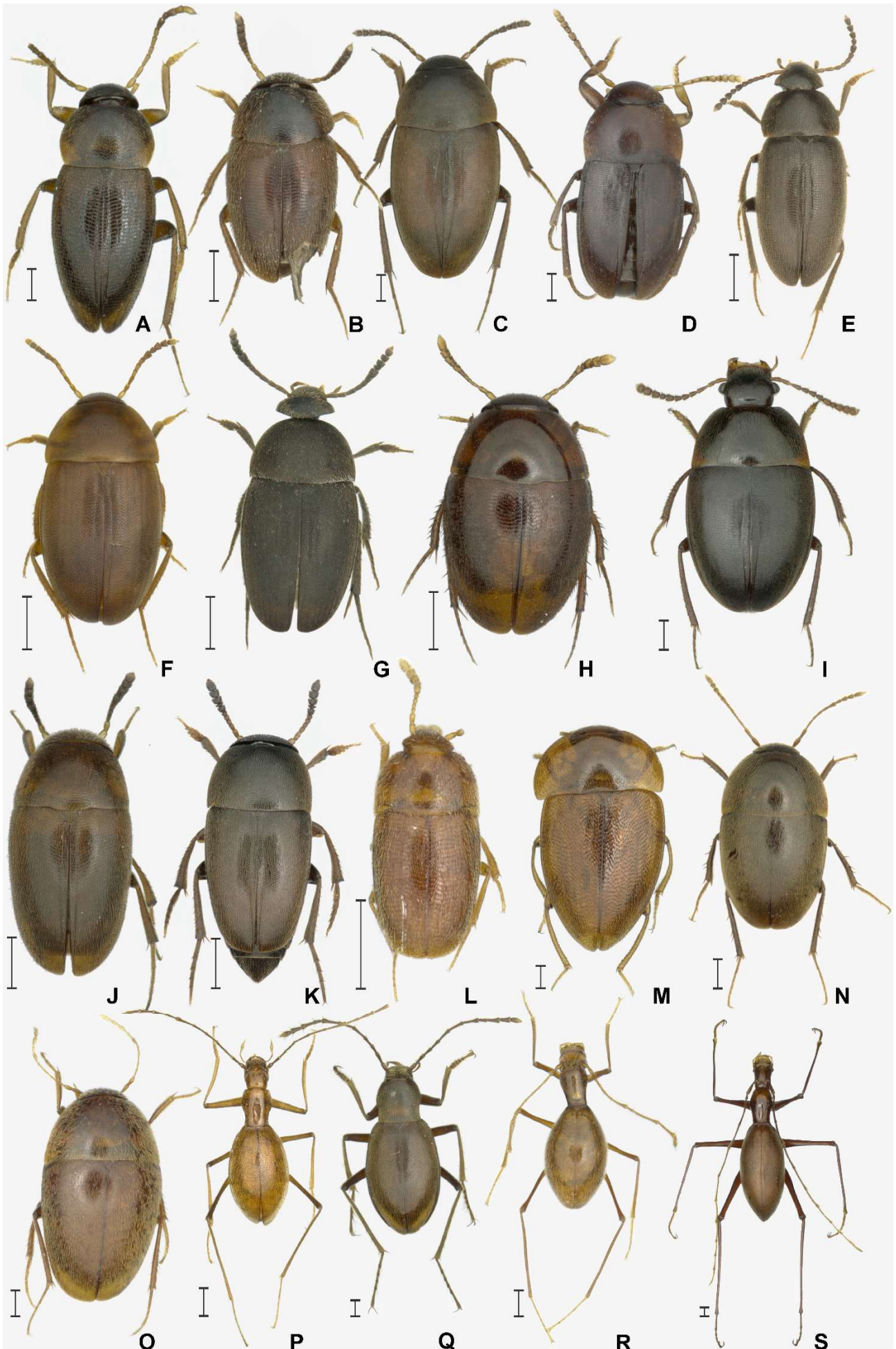
Com representantes em terras tropicais e temperadas, Cholevinae é a subfamília mais diversa, compreendendo cerca de 2050 espécies agrupadas em sete tribos e 17 subtribos (Fig. 1). Embora não sejam esteticamente atraentes aos olhos de entomólogos acostumados com besouros grandes e vistosos, os colevíneos são provavelmente os leiodídeos mais estudados. Suas espécies podem ser encontradas em uma vasta diversidade de ambientes. A maioria desses besouros vive associada ao solo e à serapilheira, ou em ambientes de caverna e solo profundo. Várias espécies apresentam modificações morfológicas como reflexo desse cenário, como por exemplo a redução ou perda de olhos e asas posteriores. Algumas espécies são frequentemente coletadas em ninhos de insetos sociais como formigas e vespas (Peck & Cook 2002, 2007), enquanto outras podem ser obtidas em tocas de cães, corujas, raposas, toupeiras e diversos grupos de roedores (Jeannel 1936, Newton 1998, Peck & Skelley 2001).

A primeira tentativa de organizar este grupo com base em uma interpretação filogenética explícita foi realizada pelo especialista francês René Jeannel, no início do século passado (Jeannel 1911, 1924, 1936, 1955). Depois do pontapé inicial de Jeannel, outras propostas e discussões de classificação de Cholevinae foram apresentadas por diferentes autores (e.g. Szymczakowski 1964, Perreau 1989,

Giachino & Vailati 1993, Giachino et al. 1998, Newton 1998). A de Newton (1998) é atualmente a mais utilizada, e foi construída tendo por base hipóteses de sinapomorfia fundamentadas na avaliação de caracteres morfológicos. Essas várias propostas apresentam diferentes hipóteses de relacionamento entre subgrupos de Cholevinae, em grande parte como consequência de interpretações contrastantes sobre a morfologia. As características usadas por esses autores, contudo, são predominantemente oriundas do universo do trabalho taxonômico, sendo em sua maioria estruturas de fácil visualização ou variações da genitália. O conhecimento sobre a morfologia de Cholevinae, portanto, estava restrito a este contexto.

Estudos recentes com base em dados moleculares lançaram visões alternativas sobre as relações internas em Cholevinae (e.g. Fresneda et al. 2011, McKenna et al. 2015). No entanto, nenhum desses trabalhos teve a subfamília como foco. O propósito de McKenna et al. (2015) foi reconstruir a filogenia de Staphyliniformia e (pelo menos em parte) Scarabaeiformia, grupos extraordinariamente diversos que juntos somam mais de 100.000 espécies. Em Fresneda et al. (2011), o objetivo principal foi testar a afinidade de três gêneros de Leptodirini com os demais membros da tribo. Portanto, ambos estudos possuem uma amostragem taxonômica insuficiente para se testar a monofilia de Cholevinae e propor uma hipótese de relacionamento para seus subgrupos. A classificação da subfamília ainda carece de sustentação filogenética.

→Fig. 1 Diversidade morfológica em Cholevinae. (A–E) Anemadini: (A) *Anemadus graecus* (Anemadina), (B) *Micronemadus pussilimus* (Nemadina), (C) *Eocatops ophidianus* (Eocatopina), (D) *Paracatops antipoda* (Paracatopina), e (E) *Falkonemadus* sp. (Eunemadina). (F, G) Cholevini: (F) *Dreposcia umbrina* (Catopina) e (G) *Prionochoeta harmandi* (Cholevina). (H) Eucatopini: *Eucatops* sp. (I) Oritocatopini: *Chappuisiotes lobeliae*. (J, K) Ptomaphagini: (J) *Proptomaphagus puertoricensis* (Ptomaphaginina) and (K) *Ptomaphagus sericatus* (Ptomaphagina). (L) Sciaphyini: *Sciaphyies sibiricus*. (M–S) Leptodirini: (M) *Platycholeus leptinoides* (Platycholeina), (N) *Pisidiella kosswigi* (Bathysciina), (O) *Neobathyscia fabianii* (Bathysciotina), (P) *Elladoherpon inopinatum* (Leptodirina), (Q) *Pholeuon knirschi* (Pholeuina), (R) *Spelaeobates kraussi* (Spelaeobatina), and (S) *Hadesia vasiceki* (Anthroherponina). Escala = 0,5 mm.



O ESTUDO DO TARSO E PRETARSO EM INSETOS – INTRODUÇÃO, MORFOLOGIA GERAL E TERMINOLOGIA

Assim como o voo, a capacidade de escalar superfícies lisas ou de andar no teto é uma das habilidades dos insetos que há muito desperta a atenção de cientistas, observadores da natureza e curiosos em geral. Essa capacidade deve-se principalmente às estruturas de adesão presentes nos tarsos e pretarsos dos insetos. Esse campo de pesquisa tem uma longa história, que remonta ao século dezenove (e.g. West 1862, Dewitz 1883, Dahl 1884, Rombouts 1884, Simmermacher 1884) e contempla variados e interessantes tópicos de investigação como morfologia funcional (Betz & Munn 2001), secreção tarsal (Attygalle *et al.* 2000, Kölsch 2000, Betz 2003), física envolvida no processo de adesão (Dixon *et al.* 1990, Jiao *et al.* 2000), comportamento animal (Betz & Kölsch 2004), morfologia geral e ultraestrutura (Gorb 2001, Gorb & Beutel 2001).

O tarso e pretarso dos insetos são compostos por diversos elementos que variam substancialmente entre táxons. Devido a este fator, ao pequeno tamanho e ao parco conhecimento dos componentes tarsais e pretarsais, equívocos terminológicos volumaram-se na literatura entomológica. Após algumas discussões terminológicas (e.g. Crampton 1923, Levereault 1935), um glossário com os termos mais usados nas diversas ordens de inseto foi apresentado por Dashman (1953a), o qual foi recentemente aprimorado e atualizado por Beutel & Gorb (2001). Assim, o tarso refere-se à parte distal da perna e compreende de 1 a 5 tarsômeros. O tarsômero proximal (geralmente o mais longo) é chamado de *basitarso*, enquanto o tarsômero distal é chamado de *tarsômero terminal* ou *distitarso*. O pretarso (ou pós-tarso) é a parte terminal da perna, localizado junto à margem distal do tarsômero terminal. Na maioria dos insetos é composto por um par de garras (ou unhas) e geralmente por um lóbulo mediano, o *arólio*, que pode ser membranoso ou parcialmente esclerotizado e conter componentes estruturais particulares. Ventralmente ao pretarso encontra-se uma placa basal esclerotizada, a *placa unguitradora* (ou *unguitor*), que se abriga dentro do tarsômero terminal e pode

conter distalmente um esclerito adicional, a *planta*. Escleritos laterais (*escleritos auxiliares* ou *auxiliae*) podem estar presentes próximos à base das garras. Partindo desses escleritos auxiliares, podem ocorrer lobos laterais, os *pulvilos*. *Empódios tarsais*, que podem ter a forma de espinhos ou lobos, podem surgir do ápice da placa unguitratora.

O USO DE CARACTERES TARSAIS E PRETARSAIS EM TAXONOMIA E FILOGENIA

O amplo espectro de variação morfológica das estruturas tarsais e (principalmente) pretarsais de insetos foi revelado em estudos antigos. Abordagens comparativas sobre a morfologia pretarsal e seu valor taxonômico foram realizadas por Meijere (1901) e Holway (1935), com representantes de diversas ordens de insetos. Holway (1935) incluiu discussões iniciais sobre hipóteses de homologia entre as estruturas pretarsais e considerou as variações observadas em Holometabola como de potencial relevância para elucidação de questões filogenéticas, registrando, por exemplo, a proximidade entre Trichoptera e Lepidoptera (sustentada por trabalhos recentes; e.g. Peters *et al.* 2014, Beutel *et al.* 2011).

Os estudos mais recentes têm integrado caracteres da morfologia tarsal e pretarsal a um contexto filogenético, alguns mapeando esses caracteres sobre topologias pré-existentes na literatura, e outros incorporando esses em matrizes com caracteres adicionais para a construção de filogenias. A grande maioria desses estudos tem sido conduzida utilizando-se de microscopia eletrônica de varredura, oferecendo uma maior riqueza de detalhes e melhor visualização dos componentes morfológicos.

O primeiro estudo amplo das estruturas tarsais e pretarsais integradas à inferência de relações filogenéticas em insetos foi realizado por Beutel & Gorb (2001), os quais avaliaram a evolução de padrões morfológicos de estruturas de adesão baseado em uma filogenia das ordens de Hexapoda. Algumas estruturas

suportaram grupos monofiléticos como Embioptera + Dermaptera, Dictyoptera + Phasmatodea + Grylloblattodea + Orthoptera, Dictyoptera + Phasmatodea, Hymenoptera + Mecopterida, e Neuropterida + Strepsiptera + Coleoptera, enquanto outras mostraram-se autapomórficas, como um tipo específico de almofadas presente nas garras de Ephemeroptera e a presença de almofadas protráteis em Thysanoptera. Embora sejam estruturalmente diversos, os sistemas de adesão tarsal e pretarsal de insetos resumem-se a dois tipos funcionais básicos – superfícies pilosas e almofadas flexíveis lisas.

À luz de novos dados, Beutel e Gorb (2006, 2008) ampliaram o estudo inicial, com ênfase em Phasmatodea e Mantophasmatodea (ordem só descrita em 2002, por Klauss *et al.*), obtendo algumas interpretações contrastantes com o estudo anterior. A presença de tarsômeros pilosos passou a ser interpretada como aquisição independente em Embioptera e Dermaptera, e a presença de arólio como plesiomórfica em Endopterygota. Até então assumia-se que o arólio, presente na maioria das linhagens de Pterygota, tivesse sempre a superfície lisa, assim como as eoplântulas, que ocorrem principalmente nos Neoptera basais (Beutel & Gorb 2001). Esse panorama foi alterado pela recente descoberta de eoplântulas e arólios com superfície recoberta por acantos (protuberâncias cuticulares em forma de espinho), presentes unicamente em Phasmatodea e Mantophasmatodea (Beutel & Gorb 2006, 2008).

Investigações sobre a morfologia tarsal e pretarsal aplicadas à inferência de relações filogenéticas também foram realizadas em grupos menos inclusivos, como Acercaria (Friedemann *et al.* 2014), Dermaptera (Haas & Gorb 2004), Diptera (Friedemann *et al.* 2014), Hymenoptera (Schulmeister 2003, Gladun & Gumovsky 2006), Plecoptera (Nelson 2009) e Strepsiptera (Pohl & Beutel 2004). Esses trabalhos demonstram que os caracteres tarsais e pretarsais podem fornecer informações filogenéticas também ao nível de família. Contrastando com as outras ordens, em Hemiptera, a diversidade da morfologia pretarsal tem sido profundamente explorada e documentada, seja por investigações focadas em táxons superiores (Dashman 1953b, Goel & Schaefer 1970, Goel 1972, Hasan 1995, Friedemann & Beutel 2014) ou comparando subgrupos dentro de uma família (Vasarhelyi 1986,

Hasan 1990, Lis *et al.* 2002, Weirauch 2005, Lis 2010, Lis e Ziaja 2010, Barão *et al.* 2013). Como consequência desses esforços, o conhecimento sobre os caracteres do pretarso que possuem relevância para a sistemática do grupo, sobretudo de Heteroptera, tem se tornado cada vez mais evidente.

Através da análise do pretarso de representantes de várias famílias de Coleoptera, Hayes & Kearns (1934) identificaram dois padrões morfológicos gerais com base em características da placa unguitratora e empódios tarsais. Membros da subordem Adephaga mostraram consistência morfológica, contrastando com a heterogeneidade observada em Polyphaga. Os autores também relataram uma tendência à uniformidade morfológica em direção a níveis taxonômicos inferiores, e citaram a necessidade de estudos adicionais nesses níveis para uma melhor avaliação do pretarso como ferramenta taxonômica. Diante da enorme diversidade de grupos de insetos, o conhecimento da morfologia tarsal e pretarsal e sua aplicabilidade em filogenias ainda é restrito.

A MORFOLOGIA CEFÁLICA EM INSETOS, E SUAS IMPLICAÇÕES FILOGENÉTICAS

O desenvolvimento de novas tecnologias pavimentou o caminho para o avanço do conhecimento sobre a anatomia de insetos. Dentre essas tecnologias, os métodos de reconstrução tridimensional (3D) vêm ganhando destaque entre morfologistas (Beutel & Kristensen 2012, Trautwein *et al.* 2012, Wipfler *et al.* 2016). Como material base para a reconstrução, tanto técnicas inovadoras, como microtomografia computadorizada, quanto técnicas tradicionais, como histologia, podem ser utilizadas (Friedrich *et al.* 2014). A abordagem 3D melhorou notavelmente a visualização do arranjo espacial de estruturas complexas, como a cabeça, considerada o tagma mais complexo dos insetos. Além disso, acelerou o acesso a um valioso e extenso conjunto de dados antes de tamanho desconhecido, ou pelo menos subestimado (veja por exemplo a filogenia de Beutel *et al.* 2011, com 356

caracteres). A despeito do seu potencial, essa técnica ainda se restringe a poucos grupos de pesquisa em morfologia de insetos.

Estudos sobre a anatomia cefálica têm revelado interessantes *insights* para o conhecimento filogenético de diversos grupos de insetos (e.g. Friedrich et al. 2013, Spangenberg et al. 2013, Blanke et al. 2012, Wipfler et al. 2011), além de proporcionar uma melhor compreensão sobre o funcionamento do aparato alimentar. Em Coleoptera, a morfologia cefálica é relativamente bem conhecida em Archostemata (Beutel et al. 2008), Adephaga (Dressler & Beutel 2010) e na família de mixófagos Lepiceridae. Contudo, em Polyphaga, clado mais diverso de besouros, as informações ainda são bastante fragmentadas. O mesmo se aplica a Staphyliniformia, que engloba uma fantástica variabilidade de hábitos alimentares e uma tremenda riqueza de espécies organizada em vários grandes grupos, dos quais apenas alguns já tiveram a morfologia cefálica estudada.

Cholevinae tem sido usado como um grupo externo em diversos estudos filogenéticos com foco no relacionamento de grandes grupos, tendo por base caracteres da cabeça (e.g. Polilov & Beutel 2009; Beutel et al. 2010; Dressler & Beutel 2010; Randolph et al. 2014). No entanto, sua morfologia cefálica nunca foi investigada em profundidade, sobretudo sua anatomia. Mesmo considerando-se as estruturas externas, há poucas imagens representativas para a subfamília, ainda que tanto Leiodidae quanto Cholevinae sejam sustentadas como monofiléticas com base em características da cabeça. Uma caracterização deste tagma permanece inexistente para o grupo, e comparações com outras linhagens de Staphylinoidea são portanto superficiais.

OBJETIVOS GERAIS E ORGANIZAÇÃO DA TESE

O presente estudo está estruturado em quatro capítulos apresentados na forma de artigos. Dois dos capítulos (1 e 2) já foram publicados, enquanto os outros dois se encontram preparados para submissão (3 e 4).

Esta tese tem como propósito final testar a unidade de *Cholevinae*, lançar luz sobre suas relações supragenéricas internas, e fornecer evidências morfológicas para futuras inferências sobre o relacionamento de grandes grupos dentro *Leiodidae*. O capítulo 1 teve como objetivo explorar o potencial informativo da morfologia do pretarso e margem distal do tarsômero terminal para a sistemática da subfamília. Neste trabalho, diversas características são descritas e documentadas pela primeira vez, e suas implicações filogenéticas são discutidas. O objetivo do capítulo 2 foi examinar, em detalhes, os componentes morfológicos internos e externos da cabeça de um representante de *Cholevinae*. Este trabalho oferece elementos para estudos subsequentes interessados em investigar as relações envolvendo táxons de *Leiodidae* tendo por base caracteres da cabeça. Os dados fornecidos nesses dois estudos são empregados no capítulo 3, que trata diretamente da análise filogenética da subfamília. Este trabalho objetivou testar o monofiletismo de *Cholevinae* e inferir as relações supragenéricas no grupo, não apenas com base no pretarso e nas estruturas cefálicas, mas também lançando mão de uma série de novos caracteres obtidos através do estudo de outras partes do corpo, e incluindo informações da literatura.

No capítulo 4, *Cholevinae* é colocado em um espectro mais amplo. Neste estudo, analisamos o valor informativo das cerdas tarsais para a sistemática de *Leiodidae* como um todo, fornecendo evidências morfológicas para futuras inferências sobre o relacionamento de grandes grupos dentro da família. As principais implicações dos caracteres levantados neste estudo são discutidas tendo em vista as relações supragenéricas do táxon, demonstrando que várias das estruturas investigadas suportam o monofiletismo de alguns grupos em *Leiodidae*. Adicionalmente, é apresentado um amplo levantamento bibliográfico sobre os caracteres analisados.

REFERÊNCIAS

- Attygalle, A.B., Aneshansley, D.J., Meinwald, J. & Eisner, T. 2000. Defense by foot adhesion in a chrysomelid beetle (*Hemisphaerota cyanea*): characterization of the adhesive oil. *Zoology*, 103: 1–6.
- Barão, K., Ferrari, A. & Grazia, J. 2013. Comparative morphology of selected characters of the Pentatomidae foreleg (Hemiptera, Heteroptera). *Arthropod Structure & Development*, 42: 425–435.
- Betz, O. 2003. Structure of the Tarsi in Some *Stenus* Species (Coleoptera, Staphylinidae): External Morphology, Ultrastructure, and Tarsal Secretion. *Journal of Morphology*, 255: 24–43.
- Betz, O. & Mumm, R. 2001. The predatory legs of *Philonthus marginatus* (Coleoptera, Staphylinidae): functional morphology and tarsal ultrastructure. *Arthropod Structure and Development*, 30: 77–97.
- Beutel, R.G. & Gorb, S.N. 2001. Ultrastructure of attachment specializations of hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 39: 177–207.
- Beutel, R.G. & Gorb, S.N. 2006. A revised interpretation of the evolution of attachment structures in Hexapoda (Arthropoda), with special emphasis on Mantophasmatodea. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 64: 3–25.
- Beutel, R.G. & Gorb, S.N. 2008. Evolutionary scenarios for unusual attachment devices of Phasmatodea and Mantophasmatodea (Insecta). *Systematic Entomology*, 33: 501–510.
- Beutel, R.G. & Kristensen, N.P. 2012. Morphology and insect systematics in the era of phylogenomics. *Arthropod Structure & Development*, 41: 303–305.
- Beutel, R. G., Ge, S.-Q. & Hörnschemeyer, T. 2008. On the head morphology *Tetraphalerus*, the phylogeny of Archostemata and the basal branching events in Coleoptera. *Cladistics*, 23: 1–29.
- Beutel, R.G., Friedrich, F., Hörnschemeyer, T., Pohl, H., Hünefeld, F., Beckmann, F., Meier, R., Misof, B., Whiting, M.F. & Vilhelmsen, L. 2011. Morphological and molecular evidence converge upon a robust phylogeny of the megadiverse Holometabola. *Cladistics*, 27: 341–355.
- Beutel, R. G., Zimmermann, D., Krauß, M., Randolph, S., & Wipfler, B. 2010. Head morphology of *Osmylus fulvicephalus* (Osmylidae, Neuroptera) and its phylogenetic implications. *Organisms, Diversity and Evolution*, 10: 311–329.
- Blanke, A., Wipfler, B., Letsch, H., Koch, M., Beckmann, F., Beutel, R. & Misof, B. 2012. Revival of Palaeoptera—head characters support a monophyletic origin of Odonata and Ephemeroptera (Insecta). *Cladistics*, 28: 560–581.
- Crampton, G. C. 1923. Preliminary note on the terminology applied to the parts of an insect's leg. *Canadian Entomologist*, 55: 126–132.
- Dahl, F. 1884. Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine. *Archiv für Naturgeschichte*, 50: 146–193.
- Dashman, T. 1953a. Terminology of the pretarsus. *Annals of Entomological Society of America*, 46: 56–62.
- Dashman, T. 1953b. The unguitactor plate as a taxonomic tool in the Hemiptera. *Annals of the Entomological Society of America*, 46: 561–578.
- Dewitz, H. 1884. Über die Fortbewegung der Tiere an senkrechten glatten Flächen vermittels eines Secretes. *Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, 33: 440–481.

- Dixon, A.F.G., Croghan, P.C. & Gowing, R.P. 1990. The mechanism by which aphids adhere to smooth surfaces. *The Journal of Experimental Biology*, 152: 243–253.
- Dressler, C., & Beutel, R. G. 2010. The morphology and evolution of the adult head of Adephaga (Insecta: Coleoptera). *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 68: 239–287.
- Fresneda, J., Grebennikov, V.V. & Ribera, I. 2011. The phylogenetic and geographic limits of Leptodirini (Insecta: Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae), with a description of *Sciaphyes shestakovi* sp. n. from the Russian Far East. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 69: 99–123.
- Friedemann, K. & Beutel, R.G. 2014. Morphology of Arolia in Auchenorrhyncha (Insecta, Hemiptera). *Journal of Morphology*, 275: 1217–1225.
- Friedemann, K., Schneeberg, K. & Beutel, R.G. 2014. Fly on the wall – attachment structures in lower Diptera. *Systematic Entomology*, 39: 460–473.
- Friedemann, K., Spangenberg, R., Yoshizawa, K. & Beutel, R.G. 2014. Evolution of attachment structures in the highly diverse Acercaria. *Cladistics*, 30: 170–201.
- Friedrich, F., Matsumura, Y., Pohl, H., Bai, M., Hörnschemeyer, T. & Beutel, R.G. 2014. Insect morphology in the age of phylogenomics: innovative techniques and its future role in systematics. *Entomological Science*, 17: 1–24.
- Friedrich, F., Pohl, H., Beckmann, F. & Beutel, R.G. 2013. The head of *Merope tuber* (Meropeidae) and the phylogeny of Mecoptera (Hexapoda). *Arthropod Structure & Development*, 42: 69–88.
- Giachino, P.M. & Vailati, D. 1993. Revisione degli Anemadinae. *Monografia di Natura Bresciana*, 18: 7–314.
- Giachino, P.M., Vailati, D. & Casale, A. 1998. Major questions in the phylogeny and biogeography of Cholevidae (Coleoptera), with emphasis on the subfamily Leptodirinae. *Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino Atti*, 8: 179–210.
- Gladun, D. & Gumovsky, A. 2006. The pretarsus in Chalcidoidea (Hymenoptera Parasitica): functional morphology and possible phylogenetic implications. *Zoologica Scripta*, 35: 607–626.
- Goel, S.C. 1972. Notes on the structure of the unguitactor plate in Heteroptera (Hemiptera). *Journal of Entomology*, 46: 167–173.
- Goel, S.C. & Schaefer, C.W. 1970. The structure of the pulvillus and its taxonomic value in the land Heteroptera (Hemiptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 63: 307–313.
- Gorb, S.N. 2001. *Attachment Devices of Insect Cuticle*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- Gorb, S.N. & Beutel, R.G. 2001. Evolution of locomotory attachment pads of hexapods. *Naturwissenschaften*, 88: 530–534.
- Haas, F. & Gorb, S. 2004. Evolution of locomotory attachment pads in the Dermaptera (Insecta). *Arthropod Structure and Development*, 33: 45–66.
- Hasan, S.A. 1990. Fine structure of pretarsus in pentatomid bugs. *Proceedings of the Pakistan Congress of Zoology*, 10: 17–20.
- Hasan, S.A. 1995. Structure and function of the pretarsus in some plant bugs (Heteroptera: Pentatomorpha). *Bangladesh Journal of Zoology*, 23: 35–45.
- Hayes, W.P. & Kearns, C.W. 1934. The pretarsus (articularis) in Coleoptera. *Annals of Entomological Society of America*, 27: 21–33.
- Holway, T. R. 1935. Preliminary note on the structure of the pretarsus and its possible phylogenetic significance. *Psyche*, 42: 1–24.
- Jeannel, R. 1911. Révision des Bathysciinae (Coléoptères, Silphides). Morphologie, distribution géographique, Systématique. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 47: 1–641.

- Jeannel, R. 1924. Monographie des Bathysciinae. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*, 63: 1 – 436.
- Jeannel, R. 1936. Monographie des Catopidae. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (n.s.)*, 1: 1–433.
- Jeannel, R. 1955. L'édéage, initiation aux recherches sur la systématique des Coléoptères. *Publications du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 16: 1–155.
- Jiao, Y., Gorb, S. & Scherge, M. 2000. Adhesion measured on the attachment pads of *Tettigonia viridissima* (Orthoptera, Insecta). *The Journal of Experimental Biology*, 203: 1887–1895.
- Kölsch, G. 2000. The ultrastructure of glands and the production and function of the secretion in the adhesive capture apparatus of *Stenus* species (Coleoptera: Staphylinidae). *Canadian Journal of Zoology*, 78: 465–475.
- De Meijere, J.C.H. 1901. Über das letzte Glied der Beine bei den Arthropoden. *Zoologische Jahrbucher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, 14: 417–476.
- Levereault, P. 1935. The insect tarsus. *The University of Kansas Science Bulletin*, 22: 521–525.
- Lis, J.A. 2010. Pretarsal structures in the family Parastrachiidae (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomoidea). *Zootaxa*, 2693: 60–62.
- Lis, J.A., Jastrzebska, M. & Kocorek, A. 2002. Comparative studies on the pretarsal structures in Dinidoridae (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomoidea). *Polskie Pismo Entomologiczne*, 71: 165–184.
- Lis, J.A. & Ziaja, D.J. 2010. Pretarsal structures in the family Cydnidae sensu lato (Hemiptera: Heteroptera: Pentatomoidea). *Zootaxa*, 2545: 23–32.
- McKenna, D.D., Farrell, B.D., Caterino, M.S., Farnum, C.W., Hawks, D.C., Maddison, D.R., Seago, A.E., Short, A.E.Z., Newton, A.F. & Thayer, M.K. 2015. Phylogeny and evolution of Staphyliniformia and Scarabaeiformia: forest litter as a stepping stone for diversification of nonphytophagous beetles. *Systematic Entomology*, 40: 35–60.
- Nelson, C.H. 2009. Surface ultrastructure and evolution of tarsal attachment structures in Plecoptera (Arthropoda: Hexapoda). *Aquatic Insects: International Journal of Freshwater Entomology*, 31: 523–545.
- Newton, A.F., 1998. Phylogenetic problems, current classification and generic catalog of World Leiodidae (including Cholevidae). *Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino Atti*, 8, 41–177.
- Newton, A.F., 2016. Leiodidae Fleming, 1821. In: Beutel, R.G. and Leschen, R.A.B., (Eds.), *Handbook of Zoology, Vol. IV, Arthropoda: Insecta; Coleoptera, Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*, Vol. 1, 2nd ed. Walter De Gruyter, Berlin and New York, pp. 364–376.
- Peck, S.B. & Cook, J. 2002. Systematics, distributions, and bionomics of the small carrion beetles (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae: Cholevini) of North America. *The Canadian Entomologist*, 134: 723–787.
- Peck, S.B. & Cook, J. 2007. Systematics, distributions, and bionomics of the *Neoeocatops* gen. nov. and *Nemadus* of North America (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae: Anemadini). *The Canadian Entomologist*, 139, 87–117.
- Peck, S.B. & Skelley, P.E. 2001. Small carrion beetles (Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae) from burrows of *Geomys* and *Thomomys* pocket gophers (Rodentia: Geomyidae) in the United States. *Insecta Mundi* 15, 139–149.
- Perreau, M., 1989. De la phylogénie des Cholevidae et des familles apparentées (Coleoptera, Cholevidae). *Archives des Sciences, Genève*, 39: 579–590.
- Peters, R.S., Meusemann, K., Petersen, M., Mayer, C., Wilbrandt, J., Ziesmann, T., Donath, A., Kjer, K.M., Aspöck, U., Aspöck, H., Aberer, A., Stamatakis, A., Friedrich, F., Hünfeld, F., Niehuis, O., Beutel, R.G. & Misof, B. 2014. The evolutionary history of holometabolous

- insects inferred from transcriptome-based phylogeny and comprehensive morphological data. *BMC Evolutionary Biology*, 14:52, 1–16.
- Pohl, H. & Beutel, R.G. 2004. Fine structures of adhesive devices of Strepsiptera (Insecta). *Arthropod Structure and Development*, 33: 31–43.
- Polilov, A. A., & Beutel, R. G. 2009. Miniaturisation effects in larvae and adults of *Mikado* sp. (Coleoptera: Ptiliidae), one of the smallest free-living insects. *Arthropod Structure and Development*, 38: 247–270.
- Randolf, S., Zimmermann, D., & Aspöck, U. (2014). Head anatomy of adult *Nevrorthus apatelios* and basal splitting events in Neuroptera (Neuroptera: Nevrothidae). *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 72: 111–136.
- Rombouts, J. E. 1884. Über die Fortbewegung der Fliegen an glatten Flächen. *Zoologischer Anzeiger*, 7: 619–623.
- Schulmeister, S. 2003. Morphology and evolution of the tarsal plantulae in Hymenoptera (Insecta), focussing on the basal lineages. *Zoologica Scripta*, 32: 153–172.
- Simmermacher G. 1884. Untersuchungen über Haftapparate an Tarsalgliedern von Insekten. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 40: 481–556.
- Spangenberg, R., Friedemann, K., Weirauch, C. & Beutel, R.G. 2013. The head morphology of the potentially basal heteropteran lineages Enicocephalomorpha and Dipsocoromorpha (Insecta: Hemiptera: Heteroptera). *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 71, 103–136.
- Szymczakowski, W. 1964. Analyse systématique et zoogéographique des Catopidae (Coleoptera) de la région orientale. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 9: 55–289.
- Trautwein, M.D., Wiegmann, B.M., Beutel, R., Kjer, K.M. & Yeates, D.K. 2012. Advances in Insect Phylogeny at the Dawn of the Postgenomic Era. *Annual Review of Entomology*, 57: 449–468.
- Vasarhelyi, T. 1986. The pretarsus in Aradidae (Heteroptera). *Acta Zoologica Hungarica*, 32: 377–383.
- Weirauch, C., 2005. Pretarsal structures in Reduviidae (Heteroptera, Insecta). *Acta Zoologica*, 86: 91–110.
- West, T. 1862. The foot of the fly; its structure and action: elucidated by comparison with the feet of other insects. *Transactions of Linnean Society of London*, 23: 393–421.
- Wipfler, B., Machida, R., Müller, B. & Beutel, R.G. 2011. On the head morphology of Grylloblattodea (Insecta) and the systematic position of the order, with a new nomenclature for the head muscles of Dicondylia. *Systematic Entomology*, 36: 241–266.
- Wipfler, B., Pohl, H., Yavorskaya, M.I. & Beutel, R.G. 2016. A review of methods for analysing insect structures — the role of morphology in the age of phylogenomics. *Current Opinion in Insect Science*, 18: 60–68.

CONSIDERAÇÕES
FINAIS

Até o desenvolvimento desta tese, o retrato que se tinha sobre a morfologia de Cholevinae e suas relações internas derivava predominantemente da literatura taxonômica, a qual se caracteriza pelo grande volume de informações sobre a morfologia da genitália, além de caracteres da morfologia externa geralmente fáceis de serem visualizados. Neste contexto, as discussões sobre interrelações de tribos e subtribos se balizavam, em sua maior parte, na reinterpretção desses caracteres e na tentativa de reconhecer o estado apomórfico objetivando alcançar um esquema taxonômico mais adequado (e.g. Jeannel, 1936; Perreau, 1989; Giachino & Vailati, 1993; Giachino et al., 1998; Newton, 1998). Recentemente, estudos filogenéticos com base em dados moleculares lançaram alguma luz sobre as relações internas em Cholevinae (Fresneda et al., 2011; McKenna et al., 2015). Contudo, foram explicitamente direcionados a grupos mais, ou menos, inclusivos, portanto tratando apenas superficialmente das relações supragenéricas da subfamília.

Desta forma, esta tese propôs uma investigação abrangente sobre a morfologia de Cholevinae, visando sua aplicação em um contexto filogenético. O estudo sobre o pretarso e margem distal do tarsômero terminal constitui uma das raras investigações comparativas do pretarso em Coleoptera, e foi uma das primeiras a tratar do potencial da margem distal do tarsômero terminal para a sistemática de um grupo de insetos. Tal contribuição trouxe à tona um promissor sistema de caracteres para a sistemática supragenérica de Cholevinae. A arquitetura dos escleritos e cerdas empodiais, a forma e composição das projeções mediais dos tarsômeros terminais, e a estrutura das garras e espinhos associados provaram desempenhar um papel relevante do ponto de vista taxonômico, servindo como uma ferramenta para identificação de tribos, subtribos e até de gêneros em alguns casos. Até então, nos poucos estudos filogenéticos envolvendo grupos internos de Cholevinae, apenas um único caráter do pretarso havia sido empregado (e sua validade foi questionada em nosso estudo).

A investigação sobre a morfologia cefálica de *Catops* é inédita em Cholevinae, e revelou a natureza predominantemente plesiomórfica de sua composição muscular. Comparações com outras linhagens de Staphyliniformia sugerem que, de fato, a anatomia cefálica é altamente conservada no grupo. O mesmo se aplica à caracterização geral das estruturas da boca, epi- e hipofaringe, cuja homogeneidade morfológica dentro de Staphylinoidea associa-se à alimentação de partículas pequenas. Este trabalho oferece bases para pesquisas subsequentes interessadas em investigar as relações entre grandes grupos de Leiodidae tendo por base caracteres da cabeça. Com o contínuo avanço do conhecimento filogenético em Staphylinoidea – evidenciado por estudos recentes como o de McKenna et al. (2015) – a disponibilidade de dados sobre a morfologia cefálica das mais diferentes linhagens oferecerá uma preciosa oportunidade de se entender a evolução do tagma mais complexo dos insetos neste clado altamente diverso, e a linhagem dos Cholevinae poderá ser representada neste cenário.

Frente ao conhecimento filogenético que se tinha sobre Cholevinae, esta tese traz duas novidades em relação aos esforços anteriores. Representa não apenas a primeira hipótese filogenética com base em morfologia, como também a primeira análise cladística com foco na subfamília como um todo. Nossas análises confirmaram algumas hipóteses anteriores, mas principalmente revelaram uma nova visão sobre as dicotomias basais, o monofiletismo de tribos e subtribos, e suas interrelações. O posicionamento basal de Eucatopini e Oritocatopini foi demonstrado, e o monofiletismo do clado envolvendo as tribos restantes foi corroborado (confirmando hipóteses anteriores, e.g. Fresneda et al., 2011 e McKenna et al., 2015). As análises indicaram que Anemadini é polifilético, e que os gêneros de Cholevini formam um agrupamento monofilético com a exclusão de *Cholevinus* e possivelmente de *Prionochaeta*. O estudo também sugere a proximidade de Ptomaphagini com Sciaphyini e Leptodirini, mas indica que o posicionamento de *Sciaphyes* ainda é incerto. Mostramos que grande parte dos caracteres usados na análise filogenética foi extraída da face ventral dos espécimes, evidenciando a relevância da documentação das partes ventrais em descrições taxonômicas (em contraposição ao hábito comum de apenas

apresentar ilustrações em vista dorsal). Com a inclusão de representantes de todos os táxons supragenéricos, a hipótese filogenética apresentada é a mais abrangente para a subfamília até então.

De forma similar ao estudo do pretarso em Cholevinae, a ampla análise das cerdas sexuais tarsais em Leiodidae mostrou o potencial dessa estrutura como uma fonte de caracteres para a sistemática supragenérica da família. O estudo da ocorrência dessas cerdas no pro- e mesotarso, e suas variações de forma e disposição entre os vários grupos de Leiodidae indicam caracteres que sustentam a subfamília Leiodinae como um grupo monofilético, assim como suportam agrupamentos internos envolvendo suas tribos. Implicações para outros táxons também foram apontadas, como em Cholevinae, Catopocerinae e Platypsyllinae.

CONCLUSÕES

Em conjunto, os dados aqui apresentados sinalizam como era incipiente o conhecimento da morfologia e relações filogenéticas em Cholevinae, e o mesmo parece se aplicar a Leiodidae. Além disso, nossas análises denotam que a classificação supragenérica proposta por Newton (1998, 2016), a mais utilizada atualmente para a subfamília, não está completamente sustentada por um arcabouço filogenético. Embora acreditamos trazer notáveis contribuições para o conhecimento da morfologia e sistemática de Cholevinae, algumas questões ainda aguardam ser elucidadas. Dentre essas, o posicionamento filogenético de Sciaphyini e as obscuras relações genéricas dentro do clado altamente diverso dos Leptodirini do Velho Mundo parecem ser as mais recalcitrantes. Dessa forma, a integração de dados morfológicos e moleculares deve ser o próximo passo para alcançarmos uma classificação mais robusta da subfamília e desatar os nós que restaram. Em suma, esta tese demonstra que investigações minuciosas de componentes morfológicos específicos podem revelar novas fontes de informação filogenética em diferentes níveis taxonômicos.

REFERÊNCIAS

- Fresneda, J., Grebennikov, V.V. & Ribera, I. 2011. The phylogenetic and geographic limits of Leptodirini (Insecta: Coleoptera: Leiodidae: Cholevinae), with a description of *Sciaphyes shestakovi* sp. n. from the Russian Far East. *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 69: 99–123.
- Giachino, P.M. & Vailati, D. 1993. Revisione degli Anemadinae. *Monografia di Natura Bresciana*, 18: 7–314.
- Giachino, P.M., Vailati, D. & Casale, A. 1998. Major questions in the phylogeny and biogeography of Cholevidae (Coleoptera), with emphasis on the subfamily Leptodirinae. *Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino Atti*, 8: 179–210.
- Jeannel, R. 1936. Monographie des Catopidae. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (n.s.)*, 1: 1–433.
- McKenna, D.D., Farrell, B.D., Caterino, M.S., Farnum, C.W., Hawks, D.C., Maddison, D.R., Seago, A.E., Short, A.E.Z., Newton, A.F. & Thayer, M.K. 2015. Phylogeny and evolution of Staphyliniformia and Scarabaeiformia: forest litter as a stepping stone for diversification of nonphytophagous beetles. *Systematic Entomology*, 40: 35–60.
- Newton, A.F., 1998. Phylogenetic problems, current classification and generic catalog of World Leiodidae (including Cholevidae). *Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino Atti*, 8, 41–177.
- Newton, A.F., 2016. Leiodidae Fleming, 1821. In: Beutel, R.G. and Leschen, R.A.B., (Eds.), *Handbook of Zoology, Vol. IV, Arthropoda: Insecta; Coleoptera, Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim)*, Vol. 1, 2nd ed. Walter De Gruyter, Berlin and New York, pp. 364–376.
- Perreau, M., 1989. De la phylogénie des Cholevidae et des familles apparentées (Coleoptera, Cholevidae). *Archives des Sciences, Genève*, 39: 579–590.