

CLADÍSTICA DEL GÉNERO *CHIASOGNATHUS* STEPHENS, 1831 CON PROPOSICIÓN DE SUBGÉNEROS NUEVOS (COLEOPTERA: LUCANIDAE)

Francisco Molino-Olmedo

C/ La Zambra, 8

23100 MANCHA REAL. JAÉN. SPAIN

fmolino@amsystem.es

ABSTRACT

Cladistics of genus *Chiasognathus* Stephens, 1831 with proposal of new subgenera (Coleoptera: Lucanidae).

A research on the cladistics of the genus *Chiasognathus* Stephens, 1831, is carried out. Division of genus *Chiasognathus* into three subgenera: *Chiasognathus* sensu stricto, *Ramirezia* subg. n. and *Carmenia* subg. n. is proposed.

Key Words: Coleoptera, Lucanidae, *Chiasognathus*, cladistics, new subgenera, Lucanidae.

INTRODUCCIÓN

La subfamilia Chiasognathinae Burmeister, 1847, de acuerdo con CHALUMEAU & BROCHIER (1993; 1995) está formada por cinco géneros: *Chiasognathus* Stephens, 1831, *Bomansodus* Chalumeau & Brochier, 1995, *Chiasognathinus* Didier & Séguy, 1853, *Sphaenognathus* Buquet, 1838 y *Australognathus* Chalumeau & Brochier, 1993.

Chiasognathus incluye 4 especies (CHALUMEAU & BROCHIER, 1995), aunque el número llega a ser muy superior para otros autores (NUMHAUSER, 1981a), debido a problemas taxonómicos de sinonimias y de traspaso de especies a unos u otros géneros. Se distribuye por gran parte de la zona de bosques de haya austral del extremo sur de América del Sur (PEÑA, 1981).

Bomansodus incluye a una especie presente en Chile y Argentina (MAES, 1992), *B. impubis* (Parry, 1870), antes incluida en *Chiasognathus*.

Chiasognathinus está formado por 5 especies sudamericanas.

Sphaenognathus cuenta con unas 21 especies (CHALUMEAU & BROCHIER, 1995) distribuidas en Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia habiéndose descrito recientemente una especie nueva procedente de Chile (ÁDÁM, 1986).

Australognathus es un género australiano formado por *A. queenslandicus* (Moore, 1978).

La clasificación de las especies del género *Chiasognathus* está repleta de sinonimias y confusiones. Existen complejos específicos aún mal estudiados y, frecuentemente, se han realizado agrupaciones y divisiones de especies basándose en caracteres inadecuados, resultando así grupos totalmente artificiales. La separa-

ción de este género con otros pertenecientes a la subfamilia, también se ha basado en caracteres poco claros lo que ha motivado el traspaso de especies de uno a otro género.

En este trabajo se efectúa un estudio cladístico del género *Chiasognathus* para la agrupación de sus especies y la determinación de los caracteres propios del género.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han estudiado 45 caracteres anatómicos internos y externos en siete especies pertenecientes a *Bomansodus*, *Sphaenognathus*, *Chiasognathinus* y *Chiasognathus*, en concreto *Bomansodus impubis*, *Sphaenognathus alticollis* Möllemkamp, 1912, *Chiasognathinus (Sphaenognathinus) monguilloni* (Lacroix & Bomans, 1972), *Chiasognathus grantii* Stephens, 1831, *C. jousseini* Reiche, 1850, *C. beneshi* Lacroix, 1978 y *C. latreillei* Solier, 1851, procedentes de las colecciones del autor y de las del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, todos ellos machos, y en número de 20 ejemplares de cada especie.

Para determinar la agrupación de las especies en el género *Chiasognathus* hemos tomado un total de 45 caracteres, mostrados en la tabla 2; en la tabla 3 se especifica el estado de cada carácter para cada taxón examinado. Todos los caracteres se han tomado para ejemplares machos, ya que suelen faltar las descripciones de las hembras de muchas de las especies consideradas, no se ha podido observar material femenino de la mayoría de las especies y existen pocos datos sobre los caracteres filogenéticos útiles de la anatomía de las hembras (HOLLOWAY, 1960). Con esos caracteres hemos realizado un análisis cladístico utilizando el paquete estadístico informático PHYLIP (FELSENSTEIN, 1993) en su versión 3.5c utilizando como grupo externo una especie diferente de *Bomansodus*, *Chiasognathinus* y *Sphaenognathus* para cada cladograma respresentado. Aunque *B. impubis* ha estado incluido en *Chiasognathus* (NUMHAUSER, 1981a), hemos seguido la postura de CHALUMEAU & BROCHIER (1995) de incluirlo en el género *Bomansodus*.

RESULTADOS

Los caracteres masculinos que han resultado útiles desde el punto de vista filogenético para *Chiasognathus* y el agrupamiento de sus especies han sido los siguientes:

Proyección intermandibular

De acuerdo con HOLLOWAY (1960), el tipo de proyección intermandibular depende de la forma de las mandíbulas, por lo que no debe utilizarse en filogenia. MOXEY (1962) indica como carácter diferenciador entre los géneros *Chiasognathus* y *Sphaenognathus* el que el proceso intermandibular (clípeo para él) sea o no puntiagudo y esté o no proyectado entre las mandíbulas. En el presente estudio, la forma y elementos de la proyección intermandibular han resultado ser caracteres de interés filogenético. En *C. latreillei* y en los géneros *Sphaenognathus*, *Bomansodus* y *Chiasognathinus*, el proceso intermandibular no está proyectado entre las mandíbulas ni es puntiagudo y no tiene dentículos, excepto en algunos ejempla-

res de *Bomansodus impubis*, contrariamente a lo que indica MOXEY (1962) en *Chiasognathus*, mientras que en *C. grantii*, *C. jousselini* y *C. beneshi* está proyectado, terminando en uno o dos dentículos según la especie, aunque el número de dentículos ha resultado ser un carácter homoplásico. La presencia de un par de tubérculos o de un proceso triangular en la proyección intermandibular es un carácter homoplásico para el conjunto de los géneros estudiados.

Antenas

En la subfamilia las antenas son geniculadas, la clava está formada por 6 artejos y el escapo está engrosado distalmente y oculto bajo los ángulos anteriores. MOXEY (1962) utiliza como carácter diferenciador de los géneros *Chiasognathus* y *Sphaenognathus* la longitud relativa entre el escapo por un lado y el funículo y clava reunidos por otro. De acuerdo con este, el escapo antenal es de 1.5 a 3 veces más largo que el conjunto de funículo y clava en el primero y de longitud relativa parecida en el segundo; este carácter es útil filogenéticamente, pero sólo se da la proporción de 1.5 a 3 en *C. grantii*, ya que en el resto de especies, tanto de *Chiasognathus* como de *Sphaenognathus*, *Bomansodus* y *Chiasognathinus*, la longitud relativa de los elementos antenales indicados es parecida, lo que contradice a MOXEY (1962).

Mandíbulas

Las mandíbulas de *C. grantii* han sido estudiadas por NUMHAUSER (1981b) y este mismo autor (NUMHAUSER, 1981a) utiliza el carácter de presencia-ausencia del asta mandibular para separar *C. grantii* de las otras especies del género formando dos grupos. HOLLOWAY (1960) opina que, dada la variabilidad de las mandíbulas dentro de una misma especie, estas no tienen interés filogenético. El asta mandibular solo aparece en *C. grantii*, siendo un carácter útil en la filogenia del grupo. Tanto en *Chiasognathus* como en *Bomansodus* las mandíbulas presentan dentición sólo en el borde superior interno, pero no en el inferior interno mientras que en los otros géneros estudiados aparece dentición en el borde inferior interno. Otros caracteres de la mandíbula no han resultado de utilidad sistemática.

Protórax

De acuerdo con HOLLOWAY (1960), no reviste importancia filogenética la forma del proceso prosternal, el aspecto del pronoto, la forma del escutelo y el proceso procoxal, porque dependen de la forma del proceso prosternal. En el presente trabajo, la pilosidad del pronoto resulta ser un carácter de valor para el género *Chiasognathus*; *C. latreillei* carece de pilosidad y tiene un pronoto brillante, *C. grantii* tiene una pilosidad moderada y *C. jousselini* y *C. beneshi* tienen el pronoto piloso. En *Sphaenognathus* y *Chiasognathinus* el pronoto está densamente puntuado con puntos tan gruesos como los de los élitros; en *Chiasognathus* y *Bomansodus* los puntos de los élitros son más finos que los del pronoto.

Élitros

MOXEY (1962) señala que *Chiasognathus* tiene los élitros prácticamente libres de escultura en ambos sexos, mientras que en *Sphaenognathus* los élitros están usualmente esculpidos. La ultraestructura elitral es distinta para los géneros en los lucánidos (HOLLOWAY, 1997). Como resultado de este estudio, en contra de lo indicado por MOXEY (1962), la escultura elitral no permite separar los dos géne-

ros puesto que élitros rugosos aparecen tanto en *Sphaenognathus*, *Chiasognathinus* y *Australognathus* como en *Chiasognathus*: *C. jousselini* y *C. beneshi* tienen los élitros rugosos mientras que *C. grantii* y *C. latreillei* los tienen lisos como en *Bomansodus*. Para el género *Chiasognathus* la esculturación de los élitros es un carácter útil filogenéticamente, pero para el conjunto de los géneros es un carácter con homoplasia. Los élitros de *Sphaenognathus* y *Chiasognathinus* presentan una puntuación densa formada por puntos gruesos como los de la cabeza y pronoto, mientras que en *Chiasognathus* y *Bomansodus* la puntuación elitral también es densa pero está formada por puntos más finos que los de la cabeza y el pronoto, siendo éste un carácter útil para separar los géneros. La pilosidad elitral es significativa dentro del género *Chiasognathus*: *C. grantii* y *C. latreillei* carecen de pilosidad en los élitros mientras que *C. jousselini* y *C. beneshi* tienen élitros pubescentes; la pubescencia elitral presenta homoplasia en el conjunto de los géneros. En *Chiasognathus* también es significativa la presencia de escamas en los élitros; su presencia coincide con la pubescencia elitral en *C. jousselini* y *C. beneshi*.

Patatas, tibias de las patas anteriores y arolio

Las patas anteriores de los miembros de la subfamilia son largas y delgadas. Excepto en *C. grantii*, donde las tibias anteriores son rectas, en las otras especies del género y en los otros géneros las tibias están curvadas hacia adentro progresivamente, siendo este carácter útil filogenéticamente. La disposición y longitud relativa de las sedas del tarso es constante infraespecíficamente pero varía entre especies del mismo género (HOLLOWAY, 1960).

El desarrollo de la vara y el número de cerdas del arolio no tiene significado arriba del género y varía enormemente entre especies del mismo género (HOLLOWAY, 1960); las diferentes especies de *Chiasognathus* presentan diferente número de cerdas en el arolio.

Quinto esternito abdominal

La asimetría del quinto esternito abdominal está relacionado con la asimetría de la genitalia (HOLLOWAY, 1960). En *Chiasognathus*, *Bomansodus*, *Chiasognathinus* y *Sphaenognathus* el quinto esternito abdominal es simétrico, pero en los dos primeros géneros este esternito es cóncavo en todas las especies mientras que en los otros dos estudiados es convexo.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

El análisis cladístico entrega un solo cladograma para cada especie externa utilizada, mostrados en la figura 1. La posición de las especies del género *Chiasognathus* coincide en todos los cladogramas.

En la tabla 1 figuran los valores de utilidad filogenética dados por el programa informático PHYLIP para cada carácter considerado y en cada clado de las especies externas utilizadas. El valor 0 indica que el carácter es común a todas las especies. El 1 indica que el carácter es útil filogenéticamente y valores superiores a 1, que presenta homoplasia.

Los caracteres dados por MOXEY (1962) para separar el género *Chiasognathus* de *Sphaenognathus* no son válidos puesto que hay especies del primer género que presentan caracteres que él atribuye al segundo; como hemos visto *C. jousselini* y

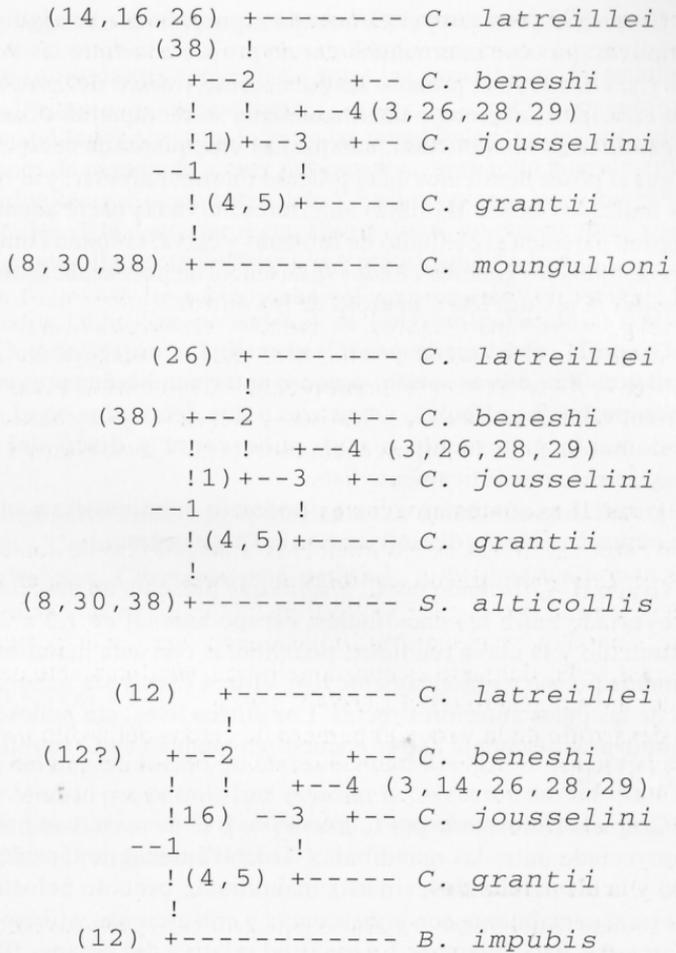


Fig. 1: Cladograma para el conjunto de las especies estudiadas. Los números entre paréntesis indican los caracteres definitorios de las ramas que separan los géneros y subgéneros propuestos.

Fig. 1: Cladogram for the species studied. Numbers in brackets indicate characters that define the branches separating genera and subgenera proposed.

C. beneshi tienen escultura rugosa en los élitros, en *C. latreillei* el proceso intermandibular no está proyectado entre las mandíbulas ni es puntiagudo y ninguna de las cuatro especies indicadas presentan el escapo entre 1.5 y 3 veces más largo que el funículo y la clava reunidos.

La división en dos grandes grupos de especies del género *Chiasognathus* basada en la presencia o ausencia del asta mandibular realizada por NUMHAUSER (1981a) tampoco se puede sostener. El cladograma del presente trabajo muestra que *C. jousselini* y *C. beneshi* están más cerca de *C. grantii* que de *C. latreillei* a pesar de que no tienen asta mandibular ninguna de las tres especies, al contrario que *C. grantii* que sí la posee.

A la vista del resultado del cladograma podemos separar dos grandes grupos de especies de *Chiasognathus*:

– Grupo I, el formado por *C. latreillei* que presenta las siguientes características distintivas: proceso intermandibular no proyectado entre las mandíbulas ni puntiagudo y sin denticulos; pronoto no pubescente y disco del pronoto prácticamente liso. Los caracteres del proceso intermandibular son compartidos con *Sphaenognathus*, *Chiasognathinus* y *Bomansodus*, aunque hay ejemplares de la especie de este último género que sí posee denticulos en el proceso intermandibular, y al igual que todos los géneros indicados tienen las tibias anteriores curvadas hacia adentro y el escapo de una longitud parecida al conjunto de funículo y clava; también comparte con algunas especies de todos los géneros citados la ausencia de pubescencia en el pronoto, y con *Bomansodus* la textura lisa y lustrosa de los élitros.

– Grupo II, el formado por *C. grantii*, *C. jousselini* y *C. beneshi*, cuyas características distintivas serían: proceso intermandibular proyectado o muy proyectado entre las mandíbulas, y con uno o dos denticulos en el extremo; pronoto moderadamente pubescente o muy pubescente y disco del pronoto rugoso transversalmente o prácticamente liso.

El grupo II es aún heterogéneo y podemos subdividirlo a su vez en otros dos grupos, cuyos caracteres distintivos son los siguientes:

– Grupo II A, formado por *C. grantii* que presenta un proceso intermandibular muy proyectado entre las mandíbulas, escapo antenal de 1,5 a 3 veces más largo que el funículo y la clava reunidos, mandíbulas con asta mandibular, pronoto moderadamente peloso y prácticamente liso, élitros lisos y sin pubescencia ni escamas y tibias de las patas anteriores rectas. Los élitros lisos, sin pubescencia ni escamas y el pronoto prácticamente liso se encuentran también en *C. latreillei* y *Bomansodus impubis*.

– Grupo II B, formado por *C. jousselini* y *C. beneshi*, con proceso intermandibular proyectado entre las mandíbulas, escapo antenal de tamaño semejante al del funículo y la clava reunidos, sin asta mandibular, pronoto peloso y rugoso, élitros rugosos transversalmente con pubescencia y con escamas y tibias de las patas anteriores curvadas hacia adentro. La longitud relativa del escapo, funículo y clava de las antenas, la ausencia de asta mandibular, la pubescencia del pronoto y élitros y la curvatura de las tibias anteriores son caracteres compartidos con especies de *Sphaenognathus* y *Chiasognathinus*.

Los numerosos caracteres comunes de las especies de *Chiasognathus* con especies de otros géneros de la subfamilia han sido la causa de que en alguna publicación (por ejemplo PEÑA, 1988) aparezcan aquellas especies incluidas en el género *Sphaenognathus*.

A la vista de los resultados, proponemos la división del género *Chiasognathus* en tres subgéneros:

Subgénero *Chiasognathus* (sensu stricto), con los caracteres del grupo II A.

Especie tipo: *C. grantii* Stephens, 1831

Subgénero *Ramirezia* (subg. n.), con los caracteres indicados para el grupo II B.

Especie tipo: *C. jousselini* Reiche, 1850

Subgénero *Carmenia* (subg. n.), con las características que determinan el grupo I.

Especie tipo: *C. latreillei* Solier, 1851

En resumen, se puede establecer la siguiente clave de subgéneros:

- 1 Proceso intermandibular no proyectado entre las mandíbulas, no puntiagudo y sin dentículos. Pronoto sin pubescencia *Carmenia* **subg. n.**
- Proceso intermandibular proyectado entre las mandíbulas, y con dentículos en su extremo. Pronoto de moderada a muy pubescente, sobre todo lateralmente 2
- 2 Con astas mandibulares. Escapo antenal de 1,5 a 3 veces más largo que el funículo y la clava reunidos. Tibia anterior recta. Elitros lisos, no pubescentes y sin escamas. Pronoto moderadamente pubescente y prácticamente liso.....
..... *Chiasognathus* (s. str.)
- Sin astas mandibulares. Escapo antenal de longitud parecida al conjunto de funículo más clava. Tibia anterior curvadas hacia adentro. Elitros rugosos transversalmente, pubescentes y con escamas. Pronoto pubescente y rugoso ..
..... *Ramirezia* **subg. n.**

Etimología

El nuevo subgénero *Ramirezia* está dedicado a mis amigos Pedro Manuel Ramírez Cano, Luis Carlos Ramírez Cano y José Manuel Castillo Ramírez.

El nuevo subgénero *Carmenia* está dedicado a mi madre Carmen Olmedo Morillas.

AGRADECIMIENTOS

Al personal del departamento de biodiversidad del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid por permitirme estudiar la colección de *Chiasognathinae*. Al Dr. Enrique García-Barros de la Universidad Autónoma de Madrid por su ayuda y comentarios sobre el programa PHYLIP.

REFERENCIAS

- ÁDÁM, L. 1986. Descriptions of two new species of the genus *Sphaenognathus* Buquet, 1838 (Coleoptera: Lucanidae). *Folia Entom. Hung.*, 47(1-2): 15-17.
- CHALUMEAU, F. & BROCHIER, B. 1993. Un nouveau genre de *Chiasognathinae* australien (Coleoptera, Lucanidae). *Sciences Nat. Bull.*, 79: 16-17.
- CHALUMEAU, F. & BROCHIER, B. 1995. Les *Chiasognathinae*: genres, sous-genres et synonymies (Coleoptera, Lucanidae). *Sciences Nat. Bull.*, 83: 18-24.
- FELSENSTEIN, J. 1993. PHYLIP – *Phylogenetic Inference Package, version 3.5c*. Dept. Genetics, University of Washington, Seattle.
- HOLLOWAY, B. 1960. Taxonomy and phylogeny in the Lucanidae (Insecta: Coleoptera). *Rec. Dom. Mus. Wellington*, 3(4): 321-365.
- HOLLOWAY, B. A. 1997. Elytral surface structures as indicators of relationships in stag beetles, with special reference to the New Zealand species (Coleoptera: Lucanidae). *N. Z. J. Zool.*, 24: 47-64.
- MAES, J. M. 1992. Lista de los Lucanidae (Coleoptera) del mundo. *Revta. Nica. Ent.*, 22a: 1-60; 22B: 61-121.
- MOXEY, C. F. 1962. A redescription of the tribe Chiasognathini, with the descriptions of a new species and a new subspecies of the genus *Sphaenognathus* Buquet (Coleoptera: Lucanidae). *Entom. News*, 73(8): 197-202.
- NUMHAUSER, J. 1981a. Perspectiva histórica de los cambios sinónimos en las especies del género *Chiasognathus* Stephens (Ins. Coleoptera, Lucanidae). *Revta. Chil. Ent.*, 11: 17-28.
- NUMHAUSER, J. 1981b. Variabilidad mandibular en especies de Lucanidae (Insect. Coleopt.). *Revta. Chil. Ent.*, 11: 73-80.

- PEÑA, L. E. G. 1981. Nota sobre la distribución del género *Chiasognathus*. pp. 24-25. En: Numhauser, J. (Ed.). Perspectiva histórica de los cambios sinonímicos en las especies del género *Chiasognathus* Stephens (Ins. Coleoptera, Lucanidae). *Revta. Chil. Ent.*, 11: 17-28.
- PEÑA, L. E. G. 1988. *Introducción a los insectos de Chile*. Ed. Universitaria, Santiago, 257 pp.

Tabla 1: Valores de utilidad filogenética para cada carácter en el género *Chiasognathus*, utilizando como especie externa en A) a *Chiasognathinus mounguilloni*, en B) a *Sphaenognathus alticollis* y en C) a *Bomansodus impubis*. La explicación de los valores aparece en el texto.

Table 1: Values of phylogenetic utility for each character appearing on genus *Chiasognathus*, using as external species in A) *Sphaenognathus alticollis*, B) *Sphaenognathus alticollis* C) *Bomansodus impubis*. The explanation of values appears on text.

| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|-----|-------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| * | <hr/> | | | | | | | | | |
| 0! | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 10! | 0 | 1 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 |
| 20! | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 |
| 30! | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 40! | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | |

A)

| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|-----|-------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| * | <hr/> | | | | | | | | | |
| 0! | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| 10! | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 |
| 20! | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 |
| 30! | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| 40! | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | |

B)

| | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|-----|-------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| * | <hr/> | | | | | | | | | |
| 0! | | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 10! | 0 | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| 20! | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| 30! | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| 40! | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | |

C)

Tabla 2: Caracteres utilizados para la cladística de *Chiasognathus*.

Table 2: Characters used for cladistics of *Chiasognathus*.

- 1 Proceso intermandibular proyectado entre mandíbulas (1=sí, 0= no)
- 2 Proceso intermandibular sin dentículos (1=sí, 0=con dentículos)
- 3 Proceso intermandibular con proceso triangular (1=sí, 0=proceso de otra forma)

- 4 Escapo antenal 1,5 a 3 veces más largo que funículo y clava (1=sí, 0=igual o más corto)
- 5 Astas mandibulares basales (1=sí, 0=sin astas)
- 6 Dentículo basal de la mandíbula desarrollado (1=sí, 0=sin dentículo basal o con este poco desarrollado)
- 7 Dentición en borde dorsal de la mandíbula (1=sí, 0=no)
- 8 Dentición en borde inferior de la mandíbula (1=sí, 0=no)
- 9 Mandíbulas tan cortas o más como pronoto y cabeza (1=sí, 0=más largas)
- 10 Angulo anterior de las genas a modo de diente (1=sí, 0=de otra forma)
- 11 Angulo anterior de las genas obtuso (1=sí, 0=agudo)
- 12 Mandíbulas sublineares (1=sí, 0=curvadas)
- 13 Cabeza punteada densamente con puntos gruesos (1=sí, 0=con puntuación fina)
- 14 Cabeza pilosa dorsalmente (1=sí, 0=sin pelo)
- 15 Pronoto puntuado densamente con puntos gruesos (1=sí, 0=con puntuación fina)
- 16 Pronoto peloso (1=sí, 0=sin pelo)
- 17 Pronoto con disco rugoso transversalmente (1=sí, 0=liso)
- 18 Lados del pronoto finamente crenulados (1=sí, 0=liso)
- 19 Angulos posteriores del pronoto bidentados (1=sí, 0=sin dientes)
- 20 Pronoto subtrapezoidal (1=sí, 0=de otra forma)
- 21 Pronoto con dos depresiones (1=sí, 0=sin depresiones o con más de dos)
- 22 Escutelo semicircular (1=sí, 0=de otra forma)
- 23 Escutelo peloso (1=sí, 0=sin pelo)
- 24 Proceso prosternal largo (1=sí, 0=ancho)
- 25 Húmeros redondeados (1=sí, 0=puntiagudos)
- 26 Elitros con escultura rugosa (1=sí, 0=lisos)
- 27 Escapo antenal engrosado distalmente (1=sí, 0=no)
- 28 Élitros con escamas (1=sí, 0=no)
- 29 Elitros pelosos (1=sí, 0=sin pelo)
- 30 Elitros densamente puntuados con puntos gruesos (1=sí, 0=con puntos finos)
- 31 Antenas ocultas bajo los ángulos anteriores (1=sí, 0=no)
- 32 Coxa anterior oblonga (1=sí, 0=de otra forma)
- 33 Coxa anterior alcanzando la epipleura pronotal (1=sí, 0=no o sobrepasándola)
- 34 Tibias anteriores curvadas (1=sí, 0=rectas)
- 35 Márgenes de las tibias anteriores con más de 4 dientes y 2 grandes apicales externos (1=sí, 0=con diferente composición)
- 36 Patas largas y delgadas (1=sí, 0=no)
- 37 Uñas posteriores con tubérculo inferior (1=sí, 0=sin él)
- 38 Quinto esternito abdominal cóncavo (1=sí, 0=convexo)
- 39 Apice de los élitros con espina (1=sí, 0=sin ella)
- 40 Pene descansando en el final distal de la pieza basal (1=sí, 0=no)
- 41 Pene permanentemente evertido, terminando en flagelo (1=sí, 0=no)
- 42 Superficie interna del saco evertido sin armadura (1=sí, 0=no)
- 43 Un par de varillas delgadas articuladas dorsoventralmente en la base del pene (1=sí, 0=sin ellas o en diferente número)
- 44 Dos delgadas varillas en el saco interno evertido (1=sí, 0=no)
- 45 Pieza basal membranosa (1=sí, 0=no)

Tabla 3: Estado de cada carácter para los taxones examinados.

Table 3: State of each character for considered taxa.

| | |
|------------------------|--|
| <i>C. mounguilloni</i> | 010001111111111110111101111001111111000111111 |
| <i>S. alticollis</i> | 0100001111100101011011101111001111111000111111 |
| <i>B. impubis</i> | 000000101110101000111101101000111111010111111 |
| <i>C. grantii</i> | 100110100100101100111101101000111011011111111 |
| <i>C. latreillei</i> | 010000101111101000111101101000111111010111111 |
| <i>C. jousseini</i> | 101000101101111110111101111110111111110111111 |
| <i>C. beneshi</i> | 1010001011011111001111011111110111111010111111 |

1 3 5 7 9 11 15 20 25 30 35 40 45

(Received: September 10, 2001; Accepted: March 15, 2002)