

Posición taxonómica de *Chiasognathinus* Didier & Séguy, 1953, *Sphaenognathinus* Chalumeau & Brochier, 1995, y *Chiasornithodus* Chalumeau & Brochier, 1995 (Coleoptera: Lucanidae)

Francisco Molino-Olmedo¹

RESUMEN

MOLINO-OLMEDO P. 2003. Posición taxonómica de *Chiasognathinus* Didier & Séguy, 1953, *Sphaenognathinus* Chalumeau & Brochier, 1995, y *Chiasornithodus* Chalumeau & Brochier, 1995 (Coleoptera: Lucanidae). Rev. per. Ent. 43.- Se analiza cladísticamente la posición del género *Chiasognathinus* y de los subgéneros propuestos por CHALUMEAU & BROCHIER (1995), proponiéndose la inclusión de *Chiasornithodus*, *Sphaenognathinus* y *Chiasognathinus* como subgéneros de *Sphaenognathus* Buquet, 1838.

Palabras clave: posición taxonómica, *Chiasornithodus*, *Sphaenognathinus*, *Chiasognathinus*

SUMMARY

MOLINO-OLMEDO, F. 2003. Taxonomic position of *Chiasognathinus* Didier & Séguy, 1953, *Sphaenognathinus* Chalumeau & Brochier, 1995, and *Chiasornithodus* Chalumeau & Brochier, 1995 (Coleoptera: Lucanidae). Rev. per. Ent. 43.- The taxonomic position of the genus *Chiasognathinus* Didier & Séguy, 1953 and of the subgenera erected by CHALUMEAU & BROCHIER (1995) are analysed cladistically, and it is argued that *Chiasognathinus*, *Sphaenognathinus*, and *Chiasornithodus* be regarded as subgenera of *Sphaenognathus* Buquet, 1838.

Key words: taxonomic position, *Chiasornithodus*, *Sphaenognathinus*, *Chiasognathinus*

Introducción

DIDIER & SÉGUY (1953) proponen el género *Chiasognathinus*. Este taxon ha sido considerado como género propio, como subgénero de *Sphaenognathus* Buquet, 1838, o como sinónimo de este último por diferentes autores (BARTOLOZZI *et al.* 1992, CHALUMEAU & BROCHIER 1995, KRAJCIK 2001). CHALUMEAU & BROCHIER (1995) consideraron *Chiasognathinus* como género válido, incluyendo cinco especies: *C. gaujoni* (Oberthür, 1885), *C. peruvianus* (Waterhouse, 1869), *C. kolbei* (Kriesche, 1919), *C. monguilloni* (Lacroix, 1972), y *C. mandibularis* (Boileau, 1911). En este trabajo se efectúa un estudio cladístico del género *Sphaenognathus*, además de *Chiasognathinus* y los subgéneros propuestos por CHALUMEAU & BROCHIER (1995), para determinar si los caracteres son realmente útiles para la separación genérica y subgenérica, así como dilucidar la posición de estos taxones.

Material y métodos

Se estudió 60 caracteres masculinos (Tabla 2) pertenecientes a las siguientes especies: *Ca-*

signetus spixii (Perty, 1830), *Sphaenognathus alticollis* (Mollenkamp, 1912), *S. bellicosus* (Boileau, 1904), *S. feisthamelii* (Guérin-Méneville, 1838), *S. gaujoni* (Oberthür, 1885), *S. kolbei* (Kriesche, 1919), *S. lindenii* (Murray, 1857), *S. mandibularis* (Boileau, 1911), *S. monguilloni* (Lacroix, 1972), *S. nobilis* Parry, 1874, *S. oberon* (Kriesche, 1922), *S. peruvianus* (Waterhouse, 1869), *S. prionoides* (Buquet, 1838), *S. spinifer* (Boileau, 1904), y *S. villosus* Adam, 1986, procedentes de las colecciones del autor y del Museo Nacional de Ciencias Naturales en Madrid. Se examinó 20 machos de cada especie, excepto *S. peruvianus* (dos ejemplares cedidos por L. Bartolozzi y descripción en BARTOLOZZI *et al.* 1992), *S. gaujoni* (un ejemplar y descripción en BARTOLOZZI *et al.* 1992), *S. kolbei* (descripción en BARTOLOZZI *et al.* 1992 e iconografía de CHALUMEAU & BROCHIER 1995), *S. mandibularis* (un ejemplar e iconografía de CHALUMEAU & BROCHIER 1995), y *S. spinifer* (un ejemplar e iconografía de CHALUMEAU & BROCHIER 1995).

La Tabla 3 especifica el estado de cada carácter para cada taxon examinado. Todos los caracteres se han tomado para ejemplares machos, ya que suelen faltar las descripciones de las hembras de muchas especies, no se ha po-

¹ C/ La Zambra, 8, E-23100 Mancha Real (Jaén), España.
E-mail: fmolino@amsystem.es

dido observar este sexo en la mayoría de las especies, existen pocos datos sobre los caracteres filogenéticos útiles de la anatomía de las hembras (HOLLOWAY 1960), y las hembras no solo difieren muy poco del tipo primitivo, sino que son difíciles de identificar aún para géneros diferentes (DIDIER & SÉGUY 1953). Con tales caracteres se efectuó un análisis cladístico utilizando el paquete estadístico informático PHYLIP (FELSENSTEIN 1993), versión 3.5c utilizando como grupo externo a *Casignetus spixii*, género que pertenece a Chiasognathini de acuerdo con la mayoría de autores consultados (p. ej. BARTOLOZZI *et al.* 1992) aunque otros lo incluyan en Lampriminae (p. ej. KRAJCIK 2001).

Resultados

Los caracteres masculinos que han resultado útiles desde el punto de vista filogenético para la cladística de *Chiasognathinus* (*sensu* CHALUMEAU & BROCHIER 1995) han sido:

Proyección intermandibular: De acuerdo a HOLLOWAY (1960) el tipo de proyección intermandibular depende de la forma de las mandíbulas, por lo que no debe utilizarse en filogenia. En el presente estudio, el único carácter filogenéticamente útil es presentar el proceso intermandibular profundamente cóncavo en *S. peruvianus* y *S. gaujoni*, mientras en las otras especies es casi recto o muy ligeramente cóncavo.

Antenas: Todas las especies de *Sphaenognathus* (incluido *Chiasognathinus*) presentan antenas acodadas de 10 artejos y una clava de 6, siendo la longitud relativa del conjunto funículo-clava semejante a la del escapo. El tamaño relativo de los artejos del funículo es útil para separar especies, pero no para separar subgéneros y no ha sido tomado en cuenta.

Mandíbulas: Las mandíbulas han constituido la base principal de la separación de *Chiasognathinus* como género y de su división en subgéneros (DIDIER & SÉGUY 1953, BARTOLOZZI *et al.* 1992, CHALUMEAU & BROCHIER 1995), a pesar que HOLLOWAY (1960) opina que, dada la variabilidad de éstas dentro de una misma especie, no tienen interés filogenético.

Se estudió 16 caracteres referentes a las mandíbulas, utilizados en la sistemática de *Sphaenognathus* y *Chiasognathinus*, así como de la especie externa. La mayoría de ellos son homoplásicos. La dentición a lo largo del borde interno inferior de la mandíbula en toda su longitud, o solo en el tercio apical, separa dos grupos: (*mandibularis* + *peruvianus* + *gaujoni*) y

(*monguilloni* + *kolbei*), teniendo el primero esa dentición limitada al tercio apical. Igualmente, *S. mandibularis* presenta la mandíbula muy bruscamente torcida en la parte apical, y si bien este carácter es compartido con *B. impubis* (Parry, 1870), al nivel de *Sphaenognathus* (incluyendo *Chiasognathinus*) es, al igual que el anterior carácter, de utilidad filogenética y en él, entre otros, se basan CHALUMEAU & BROCHIER (1995) para crear *Chiasornithodus*.

Uno de los principales caracteres para separar *Chiasognathinus* como género es la presencia de un fuerte diente basal en la base de la carena superior de la mandíbula. En efecto, se trata de un carácter de utilidad filogenética y separa las cinco especies incluidas en *Chiasognathinus* por CHALUMEAU & BROCHIER (1995) del resto de *Sphaenognathus*. La posición de ese diente basal superior es también muy importante y, por ejemplo, BARTOLOZZI *et al.* (1992) no incluyen *S. kolbei* en *Chiasognathinus* por su diferente disposición; en este estudio se ha comprobado que realmente se puede separar el grupo (*peruvianus* + *gaujoni* + *mandibularis*) del grupo (*kolbei* + *monguilloni*) por medio de ese carácter. CHALUMEAU & BROCHIER (1995) separan el subgénero *Chiasornithodus* de *Sphaenognathinus* y *Chiasognathinus* (s. str.), entre otros caracteres, por tener el diente basal superior dirigido hacia atrás, aunque *peruvianus* y *gaujoni* también lo presentan así. *S. peruvianus*, *gaujoni*, *kolbei* y *monguilloni*, pero no *mandibularis*, presentan un manubrio inferior que, en las dos primeras especies es corto y bífido, pero no en las otras dos; el presente estudio muestra que éste es, en efecto, un carácter de utilidad filogenética y uno en que se basan CHALUMEAU & BROCHIER (1995) para separar *Chiasognathinus* en tres subgéneros.

Presentar mandíbulas muy aplanadas lateralmente es un carácter de utilidad filogenética, utilizado para separar *peruvianus* y *gaujoni* de las otras especies, y en este carácter se basan algunos autores, p. ej. BARTOLOZZI *et al.* (1992) para excluir de *Chiasognathinus* a especies como *kolbei*, en contra de lo propuesto por CHALUMEAU & BROCHIER (1995). Otros caracteres de las mandíbulas no presentan utilidad, más que para separar especies, o son homoplásicos.

Protórax: De los doce caracteres estudiados, la mayoría son homoplásicos y los pocos que presentan utilidad filogenética no sirven para separar los *Chiasognathinus* de los otros *Sphaenognathus*. De acuerdo a HOLLOWAY (1960), la forma del proceso prosternal, el aspecto del pronoto, la forma del escutelo y del proceso procoxal, no revisten importancia filogenética.

Élitros: La ultraestructura elitral es distinta para los géneros de lucánidos (HOLLOWAY 1997), pero en este estudio se observa que no tiene utilidad para separar *Chiasognathinus* de los otros *Sphaenognathus*, y no ha sido tomada en cuenta. Otros caracteres de los élitros, mostrados en la tabla, han resultado ser homoplásicos o de carácter específico.

Patas, protibias y arolio: Las patas anteriores de los miembros de la subfamilia son largas y delgadas. En *Sphaenognathus* (incluido *Chiasognathinus*) las protibias están curvadas hacia adentro progresivamente. En *oberon* y *lindenii* el margen interno de las protibias es liso, mientras que en las otras especies estudiadas es espinoso. 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 número de cerdas del arolio no tiene significado arriba del género y varía enormemente entre especies del mismo género (HOLLOWAY 1960).

Quinto esternito abdominal: La asimetría del quinto esternito abdominal está relacionada con la asimetría de la genitalia (HOLLOWAY 1960). En todas las especies estudiadas el quinto esternito abdominal es simétrico y cóncavo.

Discusión y conclusiones

Mediante el método de parsimonia, el análisis cladístico arroja un solo cladograma (fig. 1). El índice de consistencia ha sido de 100 %. En la Tabla 1 figuran los valores de utilidad filogenética dados por el programa PHYLIP para cada carácter considerado. El valor 0 indica que el carácter es común a todas las especies; 1 indica que es útil filogenéticamente y los valores >1, que el carácter presenta homoplasia. Los caracteres dados por DIDIER & SEGUY (1953) y CHALUMEAU & BROCHIER (1995) para elevar *Chiasognathinus* a categoría genérica y establecer subgéneros dentro del mismo son, en efecto, de utilidad filogenética, como se comprueba en la Tabla 1. Sin embargo, como demuestra el cladograma, esos taxones entran a formar parte, claramente, del género *Sphaenognathus* y comparten sus caracteres definitorios: mandíbulas con dentición en el borde inferior interno, élitros esculpidos pero sin escamas, quinto esternito abdominal convexo, élitros con puntuación, sin escamas, semejante a la de la cabeza y pronoto (MOLINO-OLMEDO 2001) que, en conjunto, lo separan de *Chiasognathus* Stephens, 1831 y *Casignetus* Macleay,

1819 (= *Pholidotus* Macleay, 1819). La presencia de un diente prebasal más o menos horizontal en la parte superior de la mandíbula, es un carácter de valor filogenético que separa *gaujoni*, *peruvianus*, *monguilloni*, *kolbei* y *mandibularis* del resto de especies de *Sphaenognathus*; un diente prebasal semejante solo se encuentra en *Chiasognathus grantii* Stephens, 1831, aunque en esta especie es un carácter muy plástico y no aparece mucho más desarrollado que los otros dientes en las llamadas por NUMHAUSER (1981) formas 1 y 2, equivalentes a la variedad *pygmaea* Dallas, 1933 de esta especie.

Del grupo formado por estas cinco especies, tres de ellas, *gaujoni*, *peruvianus* y *mandibularis* cuentan con dos caracteres de utilidad filogenética, dentición del borde interno inferior desarrollada en el tercio apical como máximo, y diente prebasal superior dirigido hacia atrás, y otra homoplásica, presentando al menos los élitros mates; las otras dos especies tienen élitros brillantes, la dentición desarrollada a lo largo de todo o la mayoría del borde interno inferior, y el diente prebasal superior más o menos perpendicular al borde de la mandíbula. Estas dos especies del segundo grupo, además, presentan como característica común un manubrio o diente basal más o menos corto que, a diferencia de los que aparecen en *gaujoni* y *peruvianus*, no es bífido, siendo este carácter también de utilidad filogenética.

El primer grupo de tres especies se puede aún separar en dos subgrupos, (*gaujoni* + *peruvianus*) y (*mandibularis*). Las dos primeras especies comparten los siguientes caracteres de valor filogenético: proceso intermandibular profundamente cóncavo, mandíbulas muy aplastadas lateralmente, y presencia de un manubrio corto y bífido en la parte basal inferior de la mandíbula, además de otros caracteres homoplásicos y de, obviamente, la presencia del diente prebasal dorsal dirigido hacia atrás. *S. mandibularis*, sin embargo, no tiene ningún tipo de manubrio o denticulo inferior basal en la mandíbula, ésta no está aplastada lateralmente, y el proceso intermandibular es casi recto; sin embargo, se caracteriza, además del diente prebasal dorsal dirigido hacia atrás, por presentar la mandíbula muy bruscamente torcida en su ápice.

En consecuencia, se puede reconocer tres grupos con estas cinco especies, cuyos caracteres diagnósticos son los siguientes:

Primer grupo: Formado por las especies con diente prebasal superior desarrollado, casi horizontal y dirigido hacia atrás, mandíbulas muy aplanadas lateralmente, manubrio inferior en la mandíbula corto y bífido, dentición del borde interno inferior de la mandíbula muy

poco desarrollada y limitada a la parte apical, y proceso intermandibular muy cóncavo. Este sería el inicial género *Chiasognathinus* de DIDIER & SÉGUY (1953) y/o subgénero *Chiasognathinus* de otros autores, incluidos CHALUMEAU & BROCHIER (1995); incluye *gaujoni* y *peruvianus*.

Segundo grupo: Caracterizado por la presencia de diente prebasal superior desarrollado, horizontal y dirigido perpendicularmente al borde de la mandíbula, y presencia de un denticulo o manubrio inferior en la mandíbula no bifido. Este grupo, que para algunos autores (p. ej. BARTOLOZZI *et al.* 1992) no forma parte de *Chiasognathinus* sería para CHALUMEAU & BROCHIER (1995) el subgénero *Sphaenognathinus* del género *Chiasognathinus*. En el se sitúan *kolbei* y *monguillonii*, así como *aequatorius* (Kriesche, 1940) y *sanchezi* Bartolozzi *et al.*, 1992, de considerárselas especies válidas.

Tercer grupo: Con diente prebasal superior claramente dirigido hacia atrás, sin manubrios o denticulos inferiores en la base de la mandíbula, parte apical de la misma muy bruscamente torcida, y dentición del borde interno inferior desarrollada solo en el tercio apical. Constituye el subgénero *Chiasornithodus* de CHALUMEAU & BROCHIER (1995) e incluye solo *mandibularis*.

Como conclusión de todo lo anteriormente expuesto, se propone la desaparición de *Chiasognathinus* como género propio, y la admisión como subgéneros de *Sphaenognathus* de los siguientes taxones:

Chiasognathinus Didier & Séguy, 1953. Con los caracteres del primer grupo y que incluye las especies indicadas en él. La especie tipo es *Sphaenognathus peruvianus* (Waterhouse, 1869).

Sphaenognathinus Chalumeau et Brochier, 1995. Sus caracteres diagnósticos son los indicados para el segundo grupo y lo forman las especies en él citadas. Su especie tipo es *Sphaenognathus kolbei* (Kriesche, 1919).

Chiasornithodus Chalumeau et Brochier, 1995. Para *S. mandibularis* y con los caracteres del tercer grupo. La especie tipo es *Sphaenognathus mandibularis* (Boileau, 1911).

De esta forma, la taxonomía de las cinco especies queda del siguiente modo:

Sphaenognathus (*Chiasognathinus*) *gaujoni* (Oberthür, 1885)

Sphaenognathus (*Chiasognathinus*) *peruvianus* (Waterhouse, 1869)

Sphaenognathus (*Sphaenognathinus*) *kolbei* (Kriesche, 1919), **comb. n.**

Sphaenognathus (*Sphaenognathinus*) *monguillonii* (Lacroix, 1972), **comb. n.**

Sphaenognathus (*Chiasornithodus*) *mandibularis* (Boileau, 1911), **comb. n.**

Agradecimientos.- Al personal del Departamento de Biodiversidad del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid) por permitirme estudiar la colección de *Chiasognathini*. Al Dr. L. Bartolozzi, de la Università di Firenze, por la cesión de dos ejemplares de *S. peruvianus* y la información aportada. Al Dr. J. M. Maes, del Museo Entomológico de León, Nicaragua, por la información aportada.

Literatura

Bartolozzi L, Bomans HE, Onore G. 1992. Contributo alla conoscenza dei Lucanidae dell'Ecuador (Insecta, Coleoptera). *Frust. entom.* (N.S.) 14: 143-246.

Chalumeau F, Brochier B. 1995. Les *Chiasognathinae*: genres, sous-genres et synonymies (Coleoptera, Lucanidae). *Bull. Sciences Nat.* 83: 18-24.

Didier R, Séguy E. 1953. Catalogue illustré des Lucanides du Globe. *Texte. Encycl. ent.* (A) 27: 1-223.

Felsenstein J. 1993. PHYLIP -Phylogenetic Inference Package, version 3.5c. Seattle, University of Washington, Department of Genetics.

Holloway BA. 1960. Taxonomy and phylogeny in the Lucanidae (Insecta: Coleoptera). *Rec. Dom. Mus. Wellington* 3(4): 321-365.

———. 1997. Elytral surface structures as indicators of relationships in stag beetles with special reference to the New Zealand species (Coleoptera: Lucanidae). *New Zealand J. Zool.* 24: 47-64.

Krajcik M. 2001. Lucanidae of the world. Catalogue-Part I. Checklist of the stag beetles of the world (Coleoptera: Lucanidae). *Most, M. Krajcik.*

Molino-Olmedo F. 2001. Cladística del género *Chiasognathus* Stephens, 1831 y *Sphaenognathus* Buquet, 1838 con proposición de subgéneros nuevos (Coleoptera: Lucanidae). *Rev. chil. Entom.* 28: 79-85.

Numhauser J. 1981. Variabilidad mandibular en especies de Lucanidae (Insect. Coleopt.). *Ibid.* 11: 73-80.

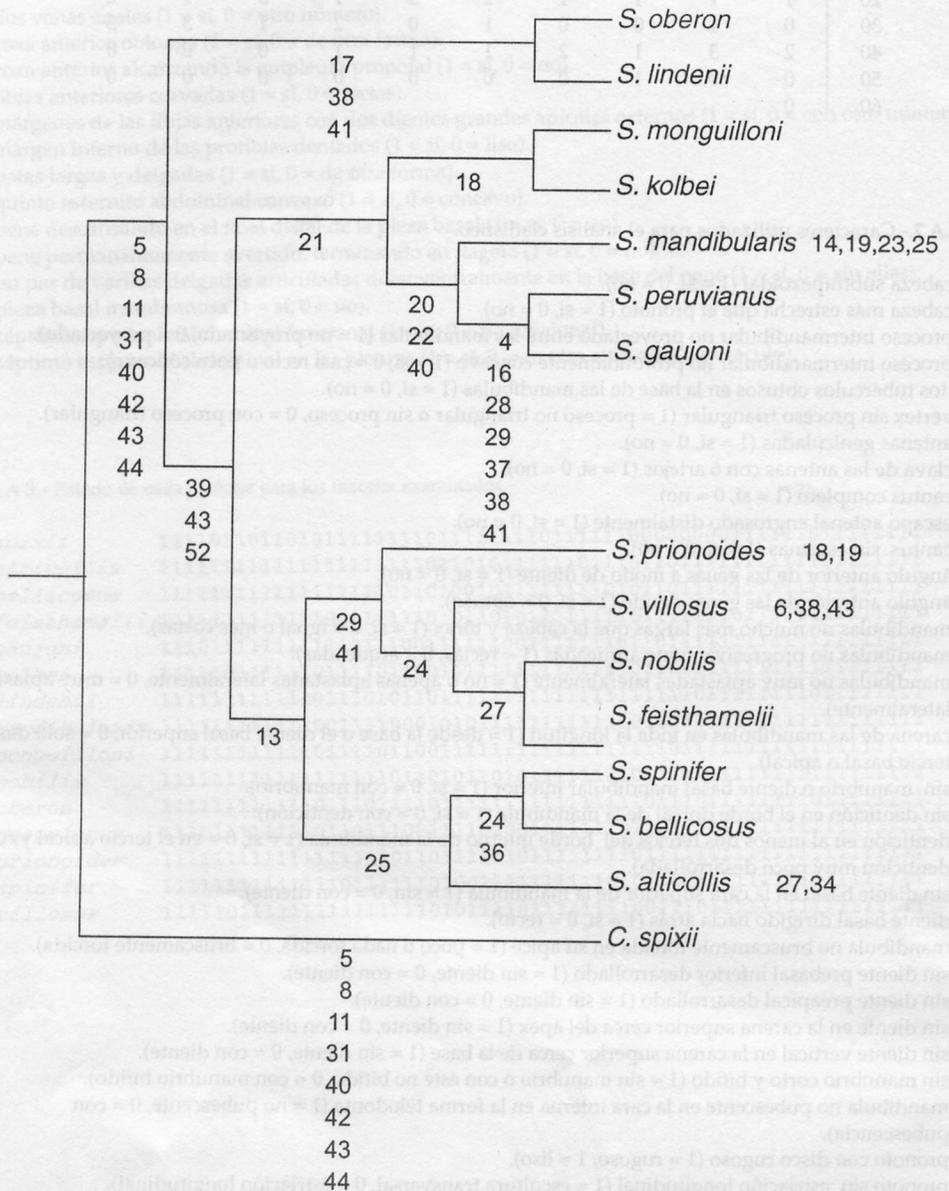


FIGURA 1.- Cladograma para el conjunto de las especies estudiadas. Los números indican los conectores definitivos de las ramas.

TABLA 1.- Valores de utilidad filogenética para cada carácter, utilizando como especie externa a *C. spixi*. La explicación de los valores aparece en el texto.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0		0	0	0	1	1	3	0	1	0
10	0	1	0	2	2	2	1	1	1	5
20	1	1	1	1	2	3	1	3	1	2
30	0	1	0	0	1	0	2	1	3	3
40	2	3	1	2	1	1	1	0	0	0
50	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
60	0									

TABLA 2.- Caracteres utilizados para el análisis cladístico.

1. cabeza subtrapezoidal (1 = sí, 0 = no).
2. cabeza más estrecha que el pronoto (1 = sí, 0 = no).
3. proceso intermandibular no proyectado entre las mandíbulas (1 = no proyectado, 0 = proyectado).
4. proceso intermandibular no profundamente cóncavo (1 = sí, 0 = casi recto o poco cóncavo).
5. dos tubérculos obtusos en la base de las mandíbulas (1 = sí, 0 = no).
6. vértex sin proceso triangular (1 = proceso no triangular o sin proceso, 0 = con proceso triangular).
7. antenas geniculadas (1 = sí, 0 = no).
8. clava de las antenas con 6 artejos (1 = sí, 0 = no).
9. cantus completo (1 = sí, 0 = no).
10. escapo antenal engrosado distalmente (1 = sí, 0 = no).
11. cantus sin escamas (1 = sí, 0 = no).
12. ángulo anterior de las genas a modo de diente (1 = sí, 0 = no).
13. ángulo anterior de las genas agudo (1 = sí, 0 = obtuso).
14. mandíbulas no mucho más largas que la cabeza y tórax (1 = sí, 0 = igual o más cortas).
15. mandíbulas no progresivamente arqueadas (1 = rectas, 0 = arqueadas).
16. mandíbulas no muy aplastadas lateralmente (1 = no o apenas aplastadas lateralmente, 0 = muy aplastadas lateralmente).
17. carena de las mandíbulas en toda la longitud (1 = desde la base o el diente basal superior, 0 = solo desde el tercio basal o apical).
18. sin manubrio o diente basal mandibular inferior (1 = sí, 0 = con manubrio).
19. sin dentición en el borde dorsal de la mandíbula (1 = sí, 0 = con dentición).
20. dentición en al menos dos tercios del borde interno de la mandíbula (1 = sí, 0 = en el tercio apical y/o con dentición muy poco desarrollada).
21. sin diente basal en la cara superior de la mandíbula (1 = sin, 0 = con diente).
22. diente basal dirigido hacia atrás (1 = sí, 0 = recto).
23. mandíbula no bruscamente torcida en su ápice (1 = poco o nada torcida, 0 = bruscamente torcida).
24. sin diente prebasal inferior desarrollado (1 = sin diente, 0 = con diente).
25. sin diente preapical desarrollado (1 = sin diente, 0 = con diente).
26. sin diente en la carena superior cerca del ápex (1 = sin diente, 0 = con diente).
27. sin diente vertical en la carena superior cerca de la base (1 = sin diente, 0 = con diente).
28. sin manubrio corto y bífido (1 = sin manubrio o con éste no bífido, 0 = con manubrio bífido).
29. mandíbula no pubescente en la cara interna en la forma telodonta (1 = no pubescente, 0 = con pubescencia).
30. pronoto con disco rugoso (1 = rugoso, 1 = liso).
31. pronoto sin estriación longitudinal (1 = escultura transversal, 0 = estriación longitudinal).
32. pronoto subtrapezoidal (1 = sí, 0 = de otra forma).
33. margen anterior del pronoto convexo (1 = sí, 0 = de otra forma).
34. margen posterior del pronoto recto o ligeramente bisinuado (1 = sí, 0 = de otra forma).
35. proceso prosternal largo (1 = sí, 0 = corto).
36. lados del pronoto redondeados (1 = sí, 0 = rectos u oblicuos).
37. ángulos anteriores del pronoto redondeados (1 = sí, 0 = de otra forma).
38. lados del pronoto no crenulados (1 = sí, 0 = no).

39. ángulos posteriores del pronoto puntiagudos (1 = puntiagudos, espinosos o dentados, 0 = redondeados).
40. pronoto y élitros brillantes (1 = élitros y/o pronoto brillantes, 0 = élitros y/o pronoto mates).
41. pronoto pubescente (1 = sí, 0 = no).
42. élitros esculpido transversalmente (1 = sí, 0 = longitudinalmente o lisos).
43. élitros vermiculados (1 = sí, 0 = ligeramente arrugados, lisos o con escultura longitudinal).
44. élitros sin escamas (1 = sin ellas, 0 = con escamas).
45. élitros subparalelos y subtruncados (1 = sí, 0 = de otra forma).
46. húmeros redondeados (1 = sí, 0 = puntiagudos).
47. dos venas anales (1 = sí, 0 = otro número).
48. coxa anterior oblonga (1 = sí, 0 = de otra forma).
49. coxa anterior alcanzando la epipleura pronotal (1 = sí, 0 = no).
50. tibias anteriores curvadas (1 = sí, 0 = rectas).
51. márgenes de las tibias anteriores con dos dientes grandes apicales externos (1 = sí, 0 = con otro número).
52. margen interno de las protibias dentados (1 = sí, 0 = liso).
53. patas largas y delgadas (1 = sí, 0 = de otra forma).
54. quinto esternito abdominal convexo (1 = sí, 0 = cóncavo).
55. pene descansando en el final distal de la pieza basal (1 = sí, 0 = no).
56. pene permanentemente evertido, terminando en flagelo (1 = sí, 0 = no).
57. un par de varillas delgadas articuladas dorsoventralmente en la base del pene (1 = sí, 0 = sin ellas).
58. pieza basal membranosa (1 = sí, 0 = no).
59. séptimo espiráculo abdominal funcional (1 = sí, 0 = no funcional).
60. séptimo espiráculo abdominal en las pleuras (1 = sí, 0 = en otro sitio o sin espiráculo).

TABLA 3.- Estado de cada carácter para los taxones examinados.

<i>C. spixii</i>	11110110110101111111011111110111111000000011111011111111
<i>S. alticollis</i>	111111111111111111110110101111110110110111111111111111111
<i>S. bellicosus</i>	11111111111111111110110100101111111101101101111111111111111
<i>S. feisthamelii</i>	11111111111100111111011011010111111110111111101111111111111
<i>S. gaujoni</i>	11101111111111011100111111001111110110111111111111111111111
<i>S. kolbei</i>	11111011111101111011001111111111111111111101111111111111111
<i>S. lindenii</i>	11111111111101110101101111111111111111111111111111111111111
<i>S. mandibularis</i>	11111111111100111100010101111111111111010011111111111111111
<i>S. monguilloni</i>	11111111111101111011001111111111111111111101111111111111111
<i>S. nobilis</i>	11111111111111111111011010110101111111010111111111111111111
<i>S. oberon</i>	11111111111101110111011111111111111111111011101111111101111111
<i>S. peruvianus</i>	11101111111101101110011110100111111101101111111111111111111
<i>S. prionoides</i>	11111111111111111101101111111011111111111101111111111111111
<i>S. spinifer</i>	11111111111110111111010011111111110101101111111111111111111
<i>S. villosus</i>	1111101111111111111111010111101111111100111011111111111111111