



### Classificação comentada de Coleoptera

Sergio Antonio Vanin

Departamento de Zoologia,  
Instituto de Biociências,  
Universidade de São Paulo,  
Caixa Postal 11.294,  
05422-970 São Paulo SP, Brasil.  
savanin@ib.usp.br.

Sergio Ide

Centro de Pesquisa e Desenvolvimento  
de Sanidade Vegetal,  
Instituto Biológico,  
Av. Conselheiro Rodrigues Alves 1252,  
04014-900 São Paulo SP, Brasil.  
ide@biologico.br.

Proyecto de  
Red Iberoamericana de Biogeografía  
y Entomología Sistemática **PRIBES 2002**.  
C. COSTA, S. A. VANIN, J. M. LOBO  
& A. MELIC (Eds.)

ISBN: 84-922495-8-7

**m3m : Monografías Tercer Milenio**  
vol. 2, SEA, Zaragoza, Julio-2002.  
pp.: 193-205.

**RIBES** : Red Iberoamericana de  
Biogeografía y Entomología Sistemática.  
<http://entomologia.rediris.es/pribes>  
Coordinadores del proyecto:  
Dr. Jorge LLorente Bousquets (coord.)  
Dra. Cleide Costa (coord. adj.)

Coeditores del volumen:

**Sociedad Entomológica Aragonesa -SEA**  
<http://entomologia.rediris.es/sea>  
Avda. Radio Juventud, 37  
50012 Zaragoza (ESPAÑA)  
amelic@retemail.es

**CYTED**— Programa Iberoamericano de  
Ciencia y Tecnología para el Desarrollo.  
Subprograma Diversidad Biológica.  
Coordinador Internacional:  
Dr. Peter Mann de Toledo

## CLASSIFICAÇÃO COMENTADA DE COLEOPTERA

Sergio Antonio Vanin & Sergio Ide

### An annotated classification of the Coleoptera

#### Abstract

The Coleoptera are an extremely diversified group of insects with more than 350,000 described species. The conjunction of this richness with the different stages in the taxonomic knowledge make it difficult to obtain consistent classifications. The monophyly of the order and of each of the four suborders are largely accepted by the authors, however the relationships among the suborders are highly controversial. The most recent classification for the order was proposed by Lawrence & Newton (1995) and modified by Lawrence *et al.* (1999). In this paper we present comments on works that influenced or represented important contributions for the re-evaluation of this classification.

**Key words:** classification, Coleoptera, diversity, phylogeny, Systematics

#### Resumo

Os Coleoptera constituem um grupo de insetos extremamente diversificado, com mais de 350.000 espécies descritas. Esta imensa variedade aliada ao conhecimento taxonômico desuniforme dificultam a obtenção de classificações consistentes. As monofilias da ordem e de cada uma das quatro subordens são consenso entre a maioria dos autores, entretanto as relações entre as subordens são alvo de muita controvérsia. A classificação mais recente para a ordem foi proposta por Lawrence & Newton (1995) e modificada por Lawrence *et al.* (1999). Neste artigo são apresentados comentários sobre trabalhos que influenciaram ou representam contribuições importantes para a reavaliação dessa classificação.

**Palavras-chave:** classificação, Coleoptera, diversidade, filogenia, Sistemática

### Introdução

A ordem Coleoptera é muito diversificada, tanto em número de espécies quanto em tipos de ambientes diversos que podem ser explorados por essas espécies. Cerca de 350.000 espécies estão descritas, o que representa aproximadamente 1/5 dos organismos descritos. É bem conhecida a estória envolvendo J.B.S Haldane (1892-1964), renomado biólogo e matemático inglês, um dos elaboradores da teoria sintética da evolução. Quando indagado sobre o que anos de estudos de biologia lhe haviam ensinado sobre a criação e o criador, teria respondido que “o criador demonstra uma grande predileção por besouros”. Porém, o que esse número considerável representa em termos da biodiversidade de besouros existente na Terra? Terry Erwin (Erwin, 1982), baseado em amostragens realizadas nas florestas pluviais tropicais do Panamá, Brasil e Peru, estimou que poderiam existir cerca de 12.000.000 de espécies de besouros, sendo a dimensão média da maioria das espécies compreendida entre 2-3 mm. Quantas espécies de besouros realmente existem, se as 350.000 já descritas, 700.000, ou cerca de 12.000.000, é algo muito especulativo.

O conhecimento taxonômico sobre os Coleoptera é muito desuniforme, dependendo do táxon considerado. Pode-se dizer que algumas famílias possuem “mais prestígio” do que outras, e contam com maior número de pesquisadores que as investigam do que outras famílias igualmente importantes e diversificadas. Muitas famílias são pouco estudadas, ou não são estudadas por pesquisador algum. Esse fato, aliado à enorme diversidade, aumenta ainda mais as dificuldades para a obtenção de classificações consistentes. Por outro lado, torna-se evidente que as classificações devem ser elaboradas com a parcela de organismos que já é conhecida. Não é possível aguardar que todas as espécies sejam descritas – o que provavelmente nunca vai acontecer – para se iniciar a sistematização dessa diversidade, elaborando classificações mais informativas. Além disso, as classificações devem possuir previsibilidade, possibilitando a

inclusão, no sistema, das novas espécies que ainda serão descritas. Apenas uma classificação que reflita o parentesco torna possível prever como vão se apresentar as características em espécies ainda não descobertas. A Sistemática Filogenética possui metodologia para elaborar tais classificações, tornando as informações sobre a diversidade acessíveis a todas as áreas biológicas.

Um resumo muito rápido da história das classificações dos Coleoptera, mostra que a aceitação de teoria da evolução teve pouca influência nas classificações dos Coleoptera, até a primeira metade do século 20. Não havia consenso do que seria uma relação de parentesco, e não havia metodologia para expressar essa relação em uma classificação. Essas idéias só ficaram claras com o trabalho de Hennig (1950), que mostrou a relação entre parentesco e classificação, e a necessidade desta ser baseada em grupos monofiléticos, descendentes de um ancestral comum exclusivo, e evidenciados por compartilharem características apomórficas. Grupos merofiléticos (não monofiléticos) deveriam ser eliminados da classificação. Entretanto, levou muitos anos até que a metodologia filogenética fosse utilizada efetivamente na elaboração de novas classificações em Coleoptera. Inicialmente, as contribuições se deram em táxons de categorias supra-específicas menos abrangentes, como revisões de gêneros ou tribos.

### Monofilia dos Coleoptera

As classificações propostas por R.A. Crowson (Crowson, 1955; 1981) representaram tentativas de eliminar grupos merofiléticos e de apresentar definições mais rigorosas dos táxons do grupo-família, com base em caracteres derivados. Crowson, falecido em 1999, publicou em Coleoptera desde 1938. Deve ser considerado o maior nome da coleopterologia do século 20. Seu livro *Biology of Coleoptera* (1981) certamente pode ser considerado uma obra clássica. Mas Crowson nunca aplicou, efetivamente, a metodologia filogenética.

Talvez o primeiro trabalho abrangente em Coleoptera que tenha utilizado metodologia filogenética seja Klausnitzer (1975), sobre a delimitação das subordens. A monofilia de cada uma das quatro subordens já utilizadas na classificação de Coleoptera foi corroborado, e as seguintes relações de parentesco foram evidenciadas (em notação parentética): (Archostemata (Adephaga (Myxophaga, Polyphaga))).

A grande maioria dos autores considera o ordem Coleoptera monofilética. Whiting *et al.* (1997) analisando dados morfológicos e moleculares apresentaram evidências de que o grupo seria merofilético. Entretanto os mesmo autores (Wheeler *et al.*, 2001), em nova análise, e fizeram ajustes metodológicos que suportam a monofilia do grupo. Beutel & Haas (2000) listaram 7 autopomorfias para

Coleoptera: 1 – élitros com mecanismos de encaixe no meso- e metatórax; 2 – padrão característico de dobramento das asas posteriores; 3 – escleritos expostos estreitamente conectados; 4 – ausência dos meros; 5 – ausência de 8 músculos torácicos; 6 – esternito abdominal I reduzido; e 7 – invaginação dos segmentos posteriores.

### As subordens de Coleoptera

A monofilia das quatro subordens que compõem a ordem (Archostemata, Adephaga, Myxophaga e Polyphaga) também é consenso entre a maioria dos autores, pelo menos quando somente as formas viventes são consideradas (Hansen, 1997a).

As relações entre as quatro subordens aceitas ainda são controversas. Diferentes relacionamentos foram propostos por diferentes autores. Klausnitzer (1975) foi o primeiro a propor uma hipótese filogenética (*sensu* Hennig, 1966) para as 4 subordens: (Archostemata (Adephaga (Myxophaga, Polyphaga))), considerou características de imaturos e adultos. Beutel (1997) e Beutel & Haas (2000) estudaram 28 gêneros de coleópteros e analisaram 107 caracteres externos e internos e corroboraram essa topologia. Baehr (1979), analisando o protórax, propôs: ((Archostemata Adephaga) (Myxophaga Polyphaga)). Lawrence & Newton (1982) e Kukulová-Peck & Lawrence (1993) (com base nas asas membranosas) apresentaram uma terceira hipótese, na qual Polyphaga seria o grupo-irmão do clado formado pelas demais ordens: (Polyphaga (Archostemata (Myxophaga, Adephaga))). Ainda falta uma análise que leve em conta todos os caracteres considerados separadamente pelos diferentes autores.

### A Classificação da ordem Coleoptera

Os estudos mais amplos e mais recentes que tratam da classificação dos besouros são os de Lawrence & Newton (1995) com pequenas modificações publicadas em Lawrence *et al.* (1999). É bem evidente que Polyphaga é o clado mais diversificado, com mais de 90% das espécies conhecidas dos coleópteros, e com muitos problemas de classificação. É muito provável que ainda persistam vários táxons merofiléticos.

A classificação de Lawrence & Newton (1995) está apoiada em trabalhos prévios além daqueles incluídos na obra fundamental, *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera* (Pakaluk & Slipinski, 1995). Foram reunidos, em dois volumes, artigos de diversos autores, vários deles incluindo análises filogenéticas sobre diferentes grupos de Coleoptera. Essa obra, publicada em comemoração ao octogésimo aniversário do Prof. Crowson, representa o “estado da arte” em Coleoptera, no apagar das luzes do século 20.

## Classificação da ordem Coleoptera segundo Lawrence & Newton (1995) e Lawrence *et al.* (1999)

Abaixo, apresentamos essa classificação, com as alterações propostas em Lawrence *et al.* (1999) (\*). Acrescentamos, também, comentários sobre trabalhos que influenciaram ou representam contribuições importantes para a reavaliação dessa classificação.

### Ordem COLEOPTERA

#### Subordem ARCHOSTEMATA

- Ommatidae
  - Crowsoniellidae
  - Micromalthidae
  - Cupedidae
  - Jurodidae  
(= Sikhotealiniidae)\*
- Arnett (1968), Klausnitzer (1975), Hennig (1981), entre outros, incluem Micromalthidae em Polyphaga. Downie & Arnett (1996) consideram Micromalthidae como parte da superfamília Cantharoidea por sua semelhança com o gênero *Karumia* (atualmente em Dascillidae). De acordo com estes autores, *Micromalthus* e *Karumia* não enrolam a asa (como os demais Archostemata) e possuem um tipo único de tergo 10 não modificado. Entretanto, Lawrence & Newton (1982) apresentaram evidências de que *Micromalthus* deve ser considerado Archostemata e não Polyphaga, principalmente pelo tipo de aedeagus e por várias estruturas da cabeça da larva. Além disso, *Micromalthus* não apresenta "cryptopleuron", uma estrutura presente em todos os Polyphaga.

Kirejtshuk (1999) considerou Sikhotealiniidae sinônimo júnior de Jurodidae pelas similaridades apresentadas entre a espécie fóssil *Jurodes ignoramus* Ponomarenko e *Sikhotealinia zhiltzovae* Lafer. Como característica "quase única" entre as duas espécies citou a forma do metepisterno distintamente expandido posteriormente e com a parte anterior deste esclerito participando na formação da cavidade mesocoxal. A inclusão de Jurodidae em Archostemata foi embasada nos seguintes caracteres: ventrito I inteiro com uma carena mediana na junção das metacoxas, metaepisterno participando na formação das cavidades mesocoxais, e metacoxas móveis com trocantins visíveis.

#### Subordem MYXOPHAGA

- Lepiceridae
  - Torridincolidae
  - Hydroscephidae
  - Microsporidae
- Beutel *et al.* (1999) realizaram um estudo filogenético sobre as relações de parentesco em Myxophaga (excluindo Lepiceridae), utilizando 54 caracteres morfológicos de imaturos (53 larvais, 1 de pupa). Myxophaga mostrou-se monofilético, assim como as três famílias estudadas: Torridincolidae, Hydroscephidae e Microsporidae. Nos três cladogramas apresentados, Myxophaga ocorre mais próximo aos Polyphaga.

Os resultados obtidos no trabalho acima foram corroborados por Beutel (1999) que efetuou análise cladística dos Myxophaga empregado 40 caracteres de adultos e 54 de larvas. Considerou a mala maxilar não dividida e mesocoxas amplamente separadas como autapomorfias da subordem.

#### Subordem ADEPHAGA

- Gyrinidae
  - Haliplidae
  - Trachypachidae
  - Noteridae
  - Amphizoidae
  - Hygrobiidae
  - Dytiscidae
  - Rhyssodidae
  - Carabidae
- Arndt (1993) discutiu a filogenia dos Adephaga e dos Carabidae a partir de caracteres larvais. Incluiu em sua análise caracteres de 39 tribos de Carabidae, mais Rhyssodidae, Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Amphizoidae, Hygrobiidae, famílias de Adephaga; Micromalthidae (Archostemata); e Hydrophilidae, Histeridae, Hydraenidae, Silphidae, Staphylinidae e Cantharidae entre os Polyphaga. Os resultados indicaram que os Adephaga formam um grupo monofilético; os Carabidae (Rhyssodidae excluídos) + Dytiscoidea (Dytiscidae, Noteridae, Amphizoidae, Hygrobiidae) formam uma unidade monofilética que tem como sinapomorfia a presença de "egg-busters" na larva de primeiro instar; Trachypachidae é provavelmente o grupo irmão dos Dytiscoidea; e os Carabidae são monofiléticos se os Rhyssodidae forem excluídos.

Beutel (1995) propôs um conceito filogenético para a subordem Adephaga. Na análise filogenética utilizou caracteres de imaturos e adultos. Com base no cladograma obtido, apresentou uma hipótese de história evolutiva dos Adephaga, sugerindo três invasões independentes do ambiente aquático por Gyrinidae, Haliplidae e Dytiscoidea. A antiga divisão da subordem em dois grupos, "Hydrade-phaga" e "Geadephaga", não pode ser mantida pois ambos são parafiléticos. Beutel (1997) e Beutel & Haas (2000) confirmam as três invasões independentes e consideram a posição de Rhyssodidae em Adephaga ainda incerta.

No volume editado por Ball *et al.* (1998), referente ao Simpósio sobre Filogenia e Classificação de Caraboidea (XX Congresso Internacional de Entomologia, Florença, Itália, 1996), dois trabalhos apresentam resultados que evidenciam Rhysodidae como subfamília de Carabidae (Beutel, 1998; Liebherr & Will, 1998). Um terceiro, Bell (1998), sugere que Rhysodini não são Adephaga primitivos mas sim carabídeos altamente especializados; *Solenogenys*, um gênero de Scaritini, seria o grupo-irmão de Rhysodini. Portanto não há ainda informação suficiente que indique a posição de Rhysodidae e talvez o mais prudente seja mantê-la como família separada.

## Subordem POLYPHAGA

### • Série Staphyliniformia

Newton & Thayer (1992) publicaram catálogo referente a 455 táxons supragenéricos de Staphyliniformia. Consideram a série composta por duas superfamílias: Hydrophiloidea com as famílias Histeridae (11 subfamílias e 14 tribos), Hydrophilidae (nove subfamílias e 10 tribos), Sphaeritidae e Synteliidae; e Staphyloidea com as famílias Agyrtidae (três tribos), Hydraenidae (duas subfamílias e duas tribos), Leiodidae (seis subfamílias e 17 tribos), Pselaphidae (seis subfamílias e 45 tribos), Ptiliidae (quatro subfamílias), Scydmaenidae (duas subfamílias e 13 tribos), Silphidae (duas subfamílias), e Staphylinidae (28 subfamílias e 111 tribos).

Hansen (1997a) efetuou análise cladística empregando 120 caracteres morfológicos de adultos e larvas para 30 grupos de estafiliniformes (famílias ou subfamílias) e mais sete representantes de grupos de Coleoptera relacionados. Os resultados indicaram que os Staphyliniformia não formam um grupo monofilético e que Scarabaeoidea deve ser incluído. Staphyliniformia + Scarabaeoidea parecem formar um grupo monofilético e havia sido recentemente referido como “linhagem hidrofilóide” por Kukulová-Peck & Lawrence (1993), a qual seria aproximadamente equivalente aos Haplogastra. Dentro desta linhagem estão incluídas quatro superfamílias: Scarabaeoidea, Hydrophiloidea, Histeroidea e Staphyloidea, sendo esta última provavelmente o grupo-irmão das três primeiras. Em Hydrophiloidea seis famílias são reconhecidas (Helophoridae, Epimetopidae, Georissidae, Hydrochidae, Spercheidae, Hydrophilidae), em Histeroidea três famílias (Sphaeritidae, Synteliidae, Histeridae), e em Staphyloidea 10 famílias (Hydraenidae, Ptiliidae, Agyrtidae, Leiodidae, Scydmaenidae, Scaphidiidae, Empelidae, Staphylinidae, Apateticidae, Silphidae). Os resultados de Hansen (1997a) concordam em vários aspectos com as propostas de Lawrence & Newton (1982). Além da inclusão de Scarabaeoidea entre os estafiliniformes, as diferenças mais importantes são: (1) reconhecimento de Hydrophiloidea e Histeroidea como superfamílias separadas; (2) reconhecimento de seis famílias em Hydrophiloidea (consideradas como subfamílias por Lawrence & Newton, 1997) ao invés de somente uma; (3) reconhecimento de que Agyrtidae, Leiodidae, Hydraenidae e Ptiliidae formam grupo monofilético; (4) Scaphidiidae, Empelidae e Apateticidae com “status” de família; e (5) diversas modificações em Staphylinidae.

Hansen (1997b) efetuou síntese de diferentes aspectos relacionados a biologia, habitats, hábitos alimentares e outras especializações das linhagens de besouros estafiliniformes, levando em conta análise cladística previamente efetuada (Hansen, 1997a). Com base no registro fóssil, os “Staphyliniformia” incluindo Scarabaeoidea (= linhagem hidrofilóide *sensu* Kukulová-Peck & Lawrence, 1993) devem ter surgido a 200 milhões de anos atrás a partir de um estoque ancestral de besouros de tamanho moderado, terrestres, de solo e saprófagos. No item filogenia dos Staphyliniformia apresentou o seguinte cladograma (expresso em notação parentética): ((Scarabaeoidea (((Helophoridae (Epimetopidae (Georissidae, Hydrochidae))) (Spercheidae, Hydrophilidae)) (Sphaeritiidae (Synteliidae, Histeridae)))) ((Agyrtidae (Leiodidae (Hydraenidae, Ptiliidae))) (Scydmaenidae (Scaphidiidae (Empelidae (Staphylinidae (Apateticidae, Silphidae)))))).

### • Superfamília Hydrophiloidea

- Hydrophilidae
- Sphaeritidae
- Synteliidae

Hansen (1995) discutiu a posição sistemática dos Hydrophiloidea. Salientou a grande falta de conhecimento sobre a fauna dos hidrofilóides das regiões tropicais, especialmente do sudeste da Ásia e da América do Sul, áreas especialmente ricas em

- Histeridae espécies ainda não descritas. Realizou uma análise filogenética do grupo e com base nos resultados obtidos discutiu a classificação adotada para o grupo, apontando para os problemas existentes.

Archangelsky (1998) efetuou análise cladística dos Hydrophiloidea (*sensu* Hansen, 1991) empregando caracteres de ootecas, larvas, pupas e adultos. Como resultado da análise obteve a seguinte relação de parentesco: (Hydraenidae ((Helophoridae (Epimetopidae, Georissidae)) (Hydrochidae (Spercheidae, Hydrophilidae))))). Hydraenidae é transferido de Hydrophiloidea para Staphylinoidea e Histeroidea (Synteliidae + Histeridae) é proposto como grupo-irmão de Hydrophiloidea.

#### • Superfamília Staphylinoidea

- Hydraenidae Newton & Thayer (1995) realizaram um estudo filogenético sobre as subfamílias de Staphylinoidea. Propuseram uma nova subfamília, Protopselaphinae, e observaram que Pselaphidae deveria ser reduzida a uma subfamília de Staphylinoidea, pois formava um grupo monofilético com Proteinae (Staphylinoidea). Realizaram ainda outras alterações no grupo Omaliinae. Para Hansen (1997a) Silphidae é grupo-irmão de Apateticidae, a inclusão deste último táxon em Staphylinoidea como proposto por Newton & Thayer (1995) constituiria um grupo parafilético
- Ptiliidae
- Agyrtidae
- Leiodidae
- Scydmaenidae
- Silphidae
- Staphylinoidea

#### • Série Scarabaeiformia

##### • Superfamília Scarabaeoidea

- Lucanidae
- Passalidae
- Trogidae
- Glaresidae
- Pleocomidae
- Diphylostomatidae
- Geotrupidae
- Bolboceratidae\*
- Belohinidae
- Ochodaeidae
- Ceratocanthidae
- Hybosoridae
- Glaphyridae
- Scarabaeidae

A série Scarabaeiformia foi estabelecida por Crowson (1960) e suas relações filogenéticas ainda são alvo de controvérsia. Para Crowson (1960; 1971) a série incluiria as superfamílias Dascilloidea (Dascillidae, Karumiidae, Rhipiceridae) e Scarabaeoidea. Lawrence & Newton (1982) refutaram a hipótese de que os Scarabaeoidea teriam evoluído a partir de um ancestral dascilóide e consideraram a série constituída somente pela superfamília Scarabaeoidea. Consideram mais plausível que os Dascilloidea sejam mais relacionados aos Elateriformia típicos como Ptilodactylidae e Callirhipidae. Tanto Crowson como Lawrence concordam que Scarabaeiformia e Elateriformia são grupos-irmãos embora considerem que a composição das mesmas ainda seja uma questão em aberto (Crowson, 1981; Lawrence, 1991).

Apesar da monofilia dos Scarabaeoidea e dos limites dos principais grupos que compõem a superfamília serem relativamente bem aceitos, não existe consenso sobre qual seria o "status" de cada um deles. As variações vão desde autores norte americanos e mexicanos (ex. Arnett, 1968; Howden, 1982; Morón, 1984), que consideram os Scarabaeoidea constituídos por até cinco famílias, a europeus (ex. Dellacasa, 1987; Paulian, 1988) que consideram a superfamília com 29 famílias. Uma posição intermediária foi proposta por Crowson (1955; 1981) e foi adotada por vários autores (ex. Lawrence & Newton, 1982; 1995; Lawrence & Britton, 1991; 1994; Scholtz, 1990) que consideram o grupo constituído por 13 famílias.

Uma proposta de filogenia para os Scarabaeoidea, alicerçada em 105 caracteres de adultos e 29 de larvas, foi apresentada por Browne & Scholtz (1999). Grande ênfase foi dada às asas, principalmente aos escleritos basais (73 caracteres). O resultado da análise indicou a existência de três linhagens principais em Scarabaeoidea: "glaresóide", "passalóide" e "escarabeóide". A linhagem "glaresóide" inclui somente Glaresidae; a "passalóide" contém duas linhas principais, a "glafirídea" (Glaphyridae, Passalidae, Lucanidae, Diphylostomatidae, Trogidae, Bolboceratidae e Pleocomidae) e a "geotrupídea" (Geotrupidae, Ochodaeidae, Ceratocanthidae e Hybosoridae); e a "escarabeóide" somente Scarabaeidae. O cladograma apresentou as seguintes relações de parentesco (Hydrophiloidea, Dascilloidea como grupos externos): (Glaresidae ((Scarabaeidae (((Glaphyridae (Pleocomidae, Bolboceratidae) (Trogidae (Passalidae (Lucanidae, Diphylostomatidae)))) ((Lethrinae (Geotrupinae, Taurocerastinae)) ((Ochodaeidae (Hybosoridae, Ceratocanthidae)))))). Ela concorda com a filogenia apresentada pelos mesmos autores em 1995 (Browne & Scholtz, 1995), exceto pela posição de Trogidae e Glaphyridae, e na qual foram empregados somente caracteres da asa.

Browne & Scholtz (1998), efetuaram análise cladística das subfamílias de Scarabaeidae utilizando somente caracteres da articulação e da base das asas

membranosas (93 caracteres e 138 estados derivados), e empregando Glaresidae como grupo externo (considerado por Scholtz *et al.* (1987, 1994), como o mais primitivo dos Scarabaeoidea). O cladograma apresentou as seguintes relações de parentesco: (Glaresidae (Scarabaeidae (“Aphodiinae”)) (Orphninae (“Melolonthinae” (“Cetoniinae” (Rutelinae, Dynastinae)))))).

## • Série Elateriformia

Lawrence (1988) descreveu a nova família Rhinorhipidae de besouros da Austrália, e realizou um estudo sobre a filogenia dos Elateriformia, considerando 25 táxons de grupo-família como táxons terminais. Vários cladogramas foram obtidos, alguns deles apresentados e as incongruências existentes entre eles discutidas. Neste trabalho é proposta a junção de Cantharoidea com Elateroidea.

### • Superfamília Scirtoidea

- Decliniidae Lawrence *et al.* (1995) trataram da posição filogenética de Decliniidae (Scirtoidea).
- Eucinetidae Realizaram uma análise filogenética considerando 34 gêneros representando as 28 famílias reconhecidas de Scirtoidea. Os resultados obtidos serviram para redefinir a série Elateriformia.
- Clambidae
- Scirtidae

### • Superfamília Dascilloidea

- Dascillidae
- Rhipiceridae

### • Superfamília Buprestoidea

- Buprestidae

### • Superfamília Byrrhoidea

- Byrrhidae
  - Elmidae
  - Dryopidae
  - Lutrochidae
  - Limnichidae
  - Heteroceridae
  - Psephenidae
  - Cneoglossidae
  - Ptilodactylidae
  - Chelonariidae
  - Eulichadidae
  - Callirhipidae
- Costa *et al.* (1999) descreveram a larva e a pupa de uma nova espécie de Cneoglossidae, família cujos imaturos eram previamente desconhecidos. Os autores realizaram uma análise filogenética em 32 táxons selecionados de Byrrhoidea (*sensu* Lawrence & Newton, 1995), considerando 72 características de adultos e imaturos, com o objetivo de verificar a controversa posição filogenética de Cneoglossidae. Como resultado, ficou evidenciado que Cneoglossidae constitui o grupo-irmão de Psephenidae, não podendo fazer parte dos Cantharoidea como sugerido por Crowson (1972). Além disso, constataram que as famílias Callirhipidae e Eulichadidae deveriam ser excluídas da superfamília, por não compartilharem nenhuma sinapomorfia com os demais Byrrhoidea (*sensu* Lawrence & Newton, 1995), e consideradas como *incertae sedis* em Elateriformia. A família Chelonariidae deveria ser reduzida a subfamília de Ptilodactylidae, por formar um grupo monofilético com Cladotominae (Ptilodactylidae). As famílias Elmidae e Limnichidae, como constituídas atualmente, são parafiléticas. Entretanto, não foram tomadas decisões taxonômicas para alterar a classificação atual pois as análises dos diferentes autores são parciais e os resultados contraditórios.

### • Superfamília Elateroidea

- Artematopidae
  - Brachypsectridae
  - Cerophytidae
  - Eucnemidae
  - Throscidae
  - Elateridae
  - Anischiidae\*
  - Plastoceridae
  - Drilidae
  - Omalidae
  - Lycidae
  - Telegeusidae
  - Phengodidae
  - Rhagophthalmidae\*
  - Lampyridae
- Bocák & Bocáková (1990) propuseram uma classificação supragenérica para os Lycidae baseados em caracteres morfológicos dos adultos, especialmente peças bucais e genitálias de machos e fêmeas analisados sob o ponto de vista filogenético. A família é dividida em seis subfamílias: Lycinae, Leptolycinae, Ateliinae, Metriorrhynchinae, Erotinae, Calochrominae. O cladograma ilustrando as relações filogenéticas apresenta uma politomia ao nível de subfamília mas está resolvido ao nível de tribo.
- Muona (1995) analisou as relações dos Elateroidea. Estudou 27 táxons e 70 caracteres. Os resultados apontaram para a monofilia de Throscidae *sensu* Crowson (1955) ao contrário do que outras análises indicavam.
- Anischiidae inclui apenas *Anischia*, distribuída no sudeste asiático. O gênero foi descrito em Eucnemidae e posteriormente incluído em Cerophytidae ou considerado subfamília de Elateridae.
- Rhagophthalmidae, tida anteriormente como uma subfamília de Phengodidae, foi considerada família distinta por Wittmer & Ohba (1994). Essa proposta foi aceita por

- Omethidae Lawrence *et al.* (1999). O táxon inclui elementos asiáticos em alguns dos quais
- Cantharidae ocorre bioluminescência.

- **Elateriformia incertae sedis**

- Podabrocephalidae
- Rhinorhipidae

- **Série Bostrichiformia**

- **Superfamília Derodontoidea**

- Derodontidae

- **Superfamília Bostrichoidea**

- Nosodendridae
- Dermestidae
- Endecatomidae
- Bostrichidae
- Anobiidae

- **Bostrichiformia incertae sedis**

- Jacobsoniidae

- **Série Cucujiformia**

- **Superfamília Lymexyloidea**

- Lymexylidae

- **Superfamília Cleroidea**

- Phloiophilidae Majer (1994a), propôs uma nova classificação para Melyridae e famílias próximas (Cleroidea). Criou duas novas famílias, Mauroniscidae e Attalomimidae. Majer (1994b) elevou o 'status' da subfamília Gietellinae (Melyridae) a família. Lawrence *et al.* (1999) acataram ou não algumas das propostas.
- Trogossitidae
- Chaetosomatidae
- Cleridae
- Acanthocnemidae
- Phycosecidae
- Prionoceridae
- Melyridae
- Mauroniscidae\*

- **Superfamília Cucujoidea**

- Protocucujidae Pakaluk *et al.* (1994) apresentaram uma classificação para as famílias e subfamílias de Cucujoidea. Foram reconhecidas 31 famílias e uma sinopse da classificação com 147 nomes válidos e catálogo para a superfamília com 300 táxons foram incluídos.
- Sphindidae Uma hipótese de relações filogenéticas entre os gêneros de Sphindidae a partir de análise cladística foi proposta por McHugh (1993). As relações entre as quatro subfamílias foram as seguintes: (Protosphindinae (Odontosphindinae (Sphindiphorinae (Sphindinae))). A classificação resultante desta análise foi comparada com a proposta por Sen Gupta & Crowson (1977) na qual reconheciam somente duas subfamílias (Sphindinae e Aspidiphorinae).
- Kateretidae\* As bases para a classificação da família Cerylonidae foram estabelecidas por T. Sen Gupta e R.A. Crowson que publicaram uma revisão da família em 1973 (Sen Gupta & Crowson, 1973). Slipinski (1990) efetuou revisão dos gêneros da família Cerylonidae, descrevendo 12 novos. Distribuiu os 52 gêneros da família em cinco subfamílias: Euxestinae, Murmidiinae, Ostomopsinae, Loebliorylinae e Ceryloninae. As relações filogenéticas entre os gêneros de Euxestinae, Murmidiinae e Ceryloninae são discutidas.
- Nitidulidae Tomaszewska (2000) apresentou uma filogenia para as subfamílias de Endomychidae com base em análise cladística a partir de matriz de dados de 40 caracteres e 51 estados derivados. No total foram utilizados 50 táxons, sendo 47 gêneros de Coccinellidae e Endomychidae como grupo interno e três gêneros de Helotidae, Brachypteridae e Protocucujidae como grupos externos. Os resultados indicaram que Endomychidae é monofilético e tem como grupo-irmão Coccinellidae.
- Smicripidae
- Monotomidae
- Boganiidae
- Helotidae
- Phloeostichidae
- Silvanidae
- Passandridae
- Cucujidae
- Laemophloeidae
- Propalticidae
- Phalacridae
- Cyclaxyridae
- Hobartiidae
- Cavognathidae
- Cryptophagidae
- Lamingtoniidae
- Languriidae
- Erotylidae

- Byturidae
- Biphylidae
- Bothrideridae
- Cerylonidae
- Alexiidae
- Discolomatidae
- Endomychidae
- Coccinellidae
- Corylophidae
- Lathridiidae

A família foi dividida em 12 subfamílias: Danascelinae, Xenomycetinae, Endomychinae, Anamorphinae, Merophysinae, Lycoperdininae, Stenotarsinae, Epipocinae, Eupsilobiinae, Pleganophorinae, Mycetacinae e Leiestinae.

#### ● Superfamília Tenebrionoidea

- Mycetophagidae
- Archaeocrypticidae
- Pterogeniidae
- Ciidae
- Tetratomidae
- Melandryidae
- Mordellidae
- Rhipiphoridae
- Monommatidae
- Zopheridae
- Ulodidae
- Perymlopidae
- Chalcodryidae
- Trachelostenidae
- Tenebrionidae
- Prostomidae
- Synchronidae
- Oedemeridae
- Stenotrachelidae
- Meloidae
- Mycteridae
- Boridae
- Trictenotomidae
- Pythidae
- Pyrochroidae
- Salpingidae
- Anthicidae
- Aderidae
- Scrautiidae

Slipinski & Lawrence (1997), em revisão os gêneros de Colydiidae da região Australo-Pacífica, propuseram a sinonímia desta família (exceto Pycnomerini) com Zopheridae.

A classificação de família Tenebrionidae foi revisada por Watt (1974). A inclusão de Alleculidae, Lagriidae e Nilionidae em Tenebrionidae conforme proposta por Doyen (1972) foi confirmada. O cladograma (expresso em notação parentética) apresentou as seguintes relações de parentesco: (Zolodininae, Pimeliinae) (Lagriinae (Nilioninae (Toxicinae, Phrenapatinae, Diaperinae, Gnathidinae, Tenebrioninae, Alleculinae))).

Bologna & Pinto (2001) efetuaram análise cladística de todos os gêneros de Meloidae nos quais a larva de primeiro instar estava disponível para estudo. Concluíram que a foresia evoluiu várias vezes dentro do grupo ao contrário do que se supunha anteriormente. Meloini (Meloinae) quando definido para englobar todos os gêneros que apresentam foresia é polifilético. A análise cladística deu suporte para a monofilia das quatro subfamílias e diversas tribos tradicionalmente reconhecidas.

#### ● Superfamília Chrysomeloidea

- Cerambycidae
- Vesperidae\*
- Oxypeltidae\*
- Disteniidae\*
- Megalopodidae
- Orsodacnidae
- Chrysomelidae

Napp (1994) estudou as relações filogenéticas entre as subfamílias de Cerambycidae. Realizou 3 análises: 1 – utilizando 66 caracteres obtidos do estudo comparado da morfologia de adultos; 2 – empregando 62 caracteres larvais levantados na literatura; e, 3 – considerando o conjunto de caracteres larvais e dos adultos. Como resultado, propôs a seguinte classificação para Cerambycidae (em notação parentética): ((Anoplodermatinae (Parandrinae, Prioninae)) (Spondylinae (Lepturinae (Aseminae (Cerambycinae, Lamiinae)))). Incluiu Philinae como subfamília *incertae sedis* em Cerambycidae. Considerou Oxypeltidae e Disteniidae como famílias distintas de Cerambycidae.

Borowiec (1995) realizou uma análise filogenética para as tribos de Cassidinae (Chrysomelidae). Como resultado, ficou evidenciado que a subfamília é polifilética e deveria ser agregada a Hispinae para se tornar um grupo monofilético. Uma nova classificação para as tribos dos Hispinae cassidóides foi apresentada.

Reid (1995) realizou uma análise filogenética para as subfamílias tradicionalmente reconhecidas para Chrysomelidae e Bruchidae, empregando caracteres morfológicos de adultos e larvas. Os resultados obtidos apontaram para a necessidade da fusão de táxons para formarem grupos monofiléticos: Hispinae + Cassidinae



(corroborando, assim, os resultados de Borowiec, 1995); Alticinae + Galerucinae; Synetinae + Megascalidinae + Eumolpinae. Além disso, Bruchidae deveria ser rebaixada a subfamília de Chrysomelidae, por formar um grupo monofilético com Sagrinae.

### ● Superfamília Curculionoidea

- Nemonychidae
- Anthribidae
- Belidae
- Attelabidae
- Brentidae
- Caridae
- Ithyceridae
- Curculionidae

A classificação dos Curculionoidea tem apresentado conceituações muito diferentes, de acordo com autores recentes (Calder, 1989; 1990; Thompson, 1992; Zherikhin & Gratshev, 1995; Kuschel, 1995; Zimmerman, 1993; 1994a; 1994b; Lawrence & Newton, 1995; Marvaldi, 1997; Morrone, 1997; Alonzo-Zarazaga & Lyal, 1999). O número de famílias propostas varia de 6 a 21. Alguns desses autores baseiam-se em hipóteses cladísticas ou utilizam racional filogenética, enquanto outros não explicam qual o embasamento de suas classificações. Mesmo assim, esses trabalhos contêm evidências importantes que deverão ser consideradas nas reavaliações dessas classificações, uma vez que nenhum dos esquemas propostos foi amplamente aceito.

Calder (1989, 1990) realizou estudos meticolosos de morfologia comparada do canal alimentar e dos sistemas reprodutor e nervoso de 208 espécies (180 gêneros) de Curculionoidea. Com base nos resultados, discordou da reunião de Apionidae e Brentidae em uma mesma família, como postulado por Morimoto (1962a, 1962b). Corroborou a posição dos escolitíneos como subfamília de Curculionidae, mas considerou Platypodidae como família distinta. Reconheceu 8 famílias: Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae, Brentidae, Apionidae, Curculionidae e Platypodidae.

Thompson (1992) não realizou uma análise filogenética formal, mas discutiu, com riqueza de detalhes, algumas estruturas importantes utilizadas na classificação dos Curculionoidea (tergitos abdominais, ventritos, esternito 8 do macho, ápice da tibia posterior e processo decíduo da mandíbula). Alterou a composição e o *status* de táxons, efetuou transferências e sugeriu alterações na classificação. Apresentou uma chave de identificação para 50 subfamílias e famílias de Curculionoidea e uma lista dos táxons do grupo-família. As 16 famílias propostas no trabalho são: Aglyceridae, Anthribidae, Attelabidae, Belidae, Brachyceridae, Brentidae, Cryptolaryngidae, Curculionidae, Eirrhinidae, Ithyceridae, Nemonychidae, Oxycorinidae, Platypodidae, Raymondionymidae, Rhynchophoridae (Dryophthoridae), e Urodontidae.

Zimmerman (1993, 1994a, 1994b) criou a nova divisão Heteromorphi, intermediária entre as outras duas já existentes, Orthoceri e Gonatoceri. Reconheceu 19 famílias: ORTHOCERI – Aglyceridae, Allocorynidae, Anthribidae, Antliarhinidae, Apionidae, Attelabidae, Belidae, Brentidae, Caridae, Eurhynchidae, Ithyceridae, Nemonychidae, Oxycorinidae, Pterocolidae e Rhynchitidae; HETEROMORPHI – Eirrhinidae, Nanophyidae e Dryophthoridae; GONATOCERI – Curculionidae.

Zherikhin & Gratshev (1995) publicaram trabalho sobre o estudo comparado da nervação da asa posterior em Curculionoidea. Examinaram 652 espécies, representando 522 gêneros. Apresentaram uma série de considerações filogenéticas, e reconheceram 12 famílias: Nemonychidae, Urodontidae, Anthribidae, Belidae, Ithyceridae, Oxycorinidae, Aglyceridae, Brentidae, Attelabidae, Brachyceridae, Barididae, Curculionidae. A maior diferença, em relação a outras classificações propostas, é o reconhecimento de Barididae, táxon retirado de Curculionidae e composto pelas antigas subfamílias Baridinae, Ceutorhynchinae, Orbitinae, Trigocolinae e Zygotinae. Entretanto, Barididae não foi aceita por nenhum autor subsequente.

Kuschel (1995) propôs uma nova classificação filogenética para as famílias e subfamílias de Curculionoidea. Foi a primeira tentativa de se proceder à uma análise filogenética (*sensu* Hennig, 1955), em Curculionoidea. O autor reconheceu 6 famílias de Curculionoidea, cujas relações são as seguintes (em notação parentética): (Nemonychidae (Anthribidae (Belidae (Attelabidae (Brentidae (Curculionidae)))))). As mais de 100 subfamílias em que era dividida a família Curculionidae foram reduzidas para seis. As relações de parentesco para as subfamílias de cada família são as seguintes (em notação parentética). Nemonychidae: (Nemonychinae (Rhynchorhynchinae, Doydirhynchinae)). Anthribidae: (Urodontinae (Anthribinae, Choraginae)). Belidae: (Belinae (Oxycorininae, Aglyceridae)). Attelabidae: (Rhynchitinae, Attelabinae). Brentidae: (Carinae (Brentinae (Cyladinae (Apioni-

nae))). Curculionidae: (Brachycerinae (Curculioninae (Rhynchophorinae (Cossoninae, (Scolytinae, Platypodinae)))).

Marvaldi (1997) realizou uma análise filogenética de Curculionidae *sensu lato*, com o objetivo de testar a monofilia de Brachycerinae *sensu* Kuschel (1995). Sua análise deu ênfase aos caracteres larvais. Seus resultados apontaram para o polifiletismo de Brachycerinae, constituído por quatro clados distintos: Brachycerinae *sensu stricto*, Ithyceridae, Microcerinae e uma clado formado por Cyclominae, Entiminae e Thecesterninae. Seus resultados evidenciaram, ainda, relação entre Dryophthoridae e Platypodidae.

Morrone (1997) apresentou uma detalhada retrospectiva histórica das classificações dos gorgulhos. Discutiu minuciosamente as duas análises cladísticas recentes realizadas em Curculionoidea (Kuschel, 1995; Marvaldi, 1997). Apresentou uma classificação anotada de Curculionoidea, baseada na proposta de Kuschel (1995), mas considerando as alterações sugeridas por Thompson (1992), Marvaldi (1997) e Zimmerman (1993, 1994a, 1994b). Os pontos críticos de concordância e discordância são criteriosamente apontados e discutidos pelo autor. Reconheceu 12 famílias: Nemonychidae; Anthribidae; Belidae; Attelabidae; Brentidae; Caridae; Brachyceridae; Ithyceridae; Erihinae; Dryophthoridae; Platypodidae; Curculionidae.

Alonzo-Zarazaga & Lyal (1999) publicaram o mais recente catálogo para as famílias e gêneros dos Curculionoidea do mundo (exceto Scolytidae e Platypodidae – para esses táxons, consultar os catálogos de Wood & Bright (1987; 1992) e Bright & Skidmore (1997)). Como os próprios autores deixam bem claro na introdução, a classificação apresentada é um sistema eclético, e certamente inclui táxons mono- e merofiléticos. A classificação apresentada por Alonzo-Zarazaga & Lyal (1999: 9) tomou por base as propostas de classificação e sugestões de Thompson (1992), Zherikhin & Gratshev (1995), Zimmerman (1994a; 1994b). No catálogo são reconhecidas 21 famílias: Nemonychidae; Anthribidae; Eobelidae (fóssil); Belidae; Eccoptarthridae; Oxycorinidae; Obrienidae (fóssil); Ulyanidae (fóssil); Rhynchitidae; Attelabidae; Ithyceridae; Brentidae; Eurhynchidae; Apionidae; Nanophyidae; Brachyceridae; Dryophthoridae; Erihinae; Raymondionymidae; Cryptolaryngidae; Curculionidae.

## Comentários finais

Muitas análises ainda deverão ser realizadas, baseadas em amostragens mais representativas, considerando terminais bem selecionados e caracteres morfológicos bem interpretados. As técnicas de seqüenciamento de DNA também poderão fornecer importantes subsídios para a elaboração de novas classificações. Até o presente, são poucos os resultados obtidos com a utilização de dados moleculares no estudo dos besouros, e nenhum deles até agora influiu diretamente nas classificações. Entretanto, alguns laboratórios de pesquisa estão trabalhando com o estudo de DNA de Coleoptera.

Para finalizar, uma observação deve ser feita. Devido à facilidade com que análises morfológicas e de dados moleculares podem ser realizadas, com o auxílio de programas de computador, há uma tendência para trabalhos serem produzidos mais rapidamente, por diversos grupos de pesquisadores, e com resultados diferentes. Há que se proceder com cautela, para que esses resultado preliminares

das análises cladísticas não sejam transformadas em novas classificações precipitadas, que podem originar um verdadeiro caos. A análise crítica dessas hipóteses conflitantes, a verificação dos dados empregados em cada análise, e o aperfeiçoamento das metodologias de análise filogenética, certamente vão resultar em melhores classificações, que poderão contribuir efetivamente para a compreensão da biodiversidade e para uma melhor indexação da informação disponível. As várias classificações conflitantes poderão competir entre si e possivelmente uma delas terá maior aceitação. Espera-se que por ter maior embasamento filogenético e não por prestígio de seus elaboradores.

## Agradecimentos

Os autores expressam seus agradecimentos aos assessores pela sugestões apresentadas, que resultaram em uma melhoria da versão final.

## Referências bibliográficas

- ALONSO-ZARAZAGA, M.A. & C.H. LYAL 1999. *A World Catalogue of Families and Genera of Curculionoidea (Insecta: Curculionoidea) (Excepting Scolytidae and Platypodidae)*. Barcelona: Entomopraxis, 315 pp.
- ARCHANGELSKY, M. 1998. Phylogeny of Hydrophiloidea (Coleoptera: Staphyliniformia) using characters from adult and preimaginal stages. *Systematic Entomology* **23**(1): 9-24.
- ARNDT, E. 1993. Phylogenetische Untersuchungen larvalmorphologischer Merkmale der Carabidae (Insecta: Coleoptera). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A (Biologie)* **488**: 1-56.
- ARNETT, JR., R. H. 1968. *The beetles of the United States (a manual for identification)*. Ann Arbor: The American Entomological Institute, xii + 1112 pp.
- BAEHR, M. 1979. Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera. Ein Beitrag zur Klärung der phylogenetischen Beziehungen der Adephaga (Coleoptera). *Zoologica* **44**: 1-76.
- BALL, G. E., A. CASALI & A. VIGNA-TAGLIANTI (eds.) 1998. *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga)*. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, 543 pp.
- BELL, R. T. 1998. Where do the Rhysodini (Coleoptera) belong?. In G.E. BALL, A. CASALI & A. VIGNA-TAGLIANTI (eds.). *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga)*. Pp. 261-272. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, 543 pp.
- BEUTEL, R. G. 1995. The Adephaga (Coleoptera): phylogeny and evolutionary history. In J. PAKALUK & S.A. SLIPINSKI (eds.). *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Pp. 173-217. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, v. 1, XII + 558 pp.
- BEUTEL, R. G. 1997. Über Phylogenese und Evolution der Coleoptera (Insecta), insbesondere der Adephaga. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (NF)* **31**: 1-164.
- BEUTEL, R. G. 1998. Trachypachidae and the phylogeny of Adephaga (Coleoptera). In G.E. BALL, A. CASALI & A. VIGNA-TAGLIANTI (eds.). *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephaga)*. Pp. 81-106. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, 543 pp.
- BEUTEL, R. G. 1999. Phylogenetic analysis of Myxophaga (Coleoptera) with a redescription of *Lepicerus horni* (Lepiceridae). *Zoologischer Anzeiger* **237**: 291-308.
- BEUTEL, R. G. & F. HAAS 2000. Phylogenetic relationships of the suborders of Coleoptera (Insecta). *Cladistics* **16**(1): 103-141.
- BEUTEL, R. G., D. R. MADDISON & F. HAAS 1999. Phylogenetic analysis of Myxophaga (Coleoptera) using larval characters. *Systematic Entomology* **24**(2): 171-192.
- BOLOGNA, M. A. & J. D. PINTO 2001. Phylogenetic studies of Meloidae (Coleoptera), with emphasis on the evolution of phoresy. *Systematic Entomology* **26**(1): 33-72.
- BOCÁK, L. & M. BOCÁKOVÁ 1990. Revision of the suprageneric classification of the family Lycidae (Coleoptera). *Polskie Pismo Entomologiczne* **59**(4): 623-676.
- BOROWIEC, L. 1995. Tribal classification of the cassidoid Hispinae. In J. PAKALUK & S. A. SLIPINSKI (eds.). *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Pp. 541-558. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, v. 1, XII+558pp.
- BRIGHT, D. E. & R. E. SKIDMORE 1997. *A Catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Supplement 1 (1990-1994)*. Ottawa: NRC Research Press, vii + 368 pp.
- BROWNE, D. J. & C. H. SCHOLTZ 1995. Phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera) based on characters of the hindwing articulation, hindwing base and wing venation. *Systematic Entomology* **20**(3): 145-173.
- BROWNE, D. J. & C. H. SCHOLTZ 1998. Evolution of the scarab hindwing articulation and wing base: a contribution toward the phylogeny of the Scarabaeidae (Scarabaeoidea: Coleoptera). *Systematic Entomology* **23**(4): 307-326.
- BROWNE, D. J. & C. H. SCHOLTZ 1999. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology* **24**(1): 51-84.
- CALDER, A. A. 1989. The alimentary canal and nervous system of Curculionoidea (Coleoptera): gross morphology and systematics significance. *Journal of Natural History, London* **23**(5): 1205-1265.
- CALDER, A. A. 1990. Gross morphology of the soft parts of the male and female reproductive systems of Curculionoidea (Coleoptera). *Journal of Natural History, London* **24**(2): 453-505.
- COSTA, C., S. A. VANIN & S. IDE 1999. Systematics and bionomics of Cneoglossidae, with a cladistics analysis of Byrrhoidea *sensu* Lawrence & Newton (1995) (Coleoptera, Elateriformia). *Arquivos de Zoologia, São Paulo* **35**(3): 231-300.
- CROWSON, R. A. 1955. *The Natural Classification of the Families of Coleoptera*. London: Nathaniel Lloyd & Co., Ltd., 187 pp. (reimpressão 1967, E.W. Classey, Hampton, 187 pp.).
- CROWSON, R. A. 1960. The phylogeny of Coleoptera. *Annual Review of Entomology* **5**: 111-134.
- CROWSON, R. A. 1971. Observations on the superfamily Dascilloidea (Coleoptera: Polyphaga), with the inclusion of Karumiidae and Rhipiceridae. *Zoological Journal of the Linnean Society* **50**(1): 11-19.
- CROWSON, R. A. 1972. A review of classification of Cantharoidea (Coleoptera), with the definition of two new families, Cneoglossidae and Omethidae. *Revista de la Universidad de Madrid* **21**(82): 35-77.
- CROWSON, R.A. 1981. *The Biology of Coleoptera*. London: Academic Press, xii + 802 pp.
- DELLACASA, M. 1987. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera Scarabaeoidea). *Memorie della Società Entomologica Italiana* **66**: 3-455.
- DOWNIE, N. M. & R. H. ARNETT, JR. 1996. *The beetles of North-eastern North America*. Volume I: Introduction; suborders Archostemata, Adephaga, and Polyphaga, thru superfamily Cantharoidea. Gainesville: The Sandhill Crane Press, i-xiv + 15-880 pp.
- DOYEN, J. T. 1972. Familial and subfamilial classification of the Tenebrionoidea (Coleoptera) and revised generic classification of the Coniintini (Tentyriidae). *Quaestiones Entomologicae* **8**(4): 357-376.
- ERWIN, T. L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin* **36**(1): 74-75.
- HANSEN, M. 1991. The hydrophiloid beetles: phylogeny, classification and a revision of the genera (Coleoptera, Hydrophiloidea). *Biologiske Skrifter, Det Kongelige Danske Videnskabsbernes Selskab* **40**: 1-367.
- HANSEN, M. 1995. Evolution and classification of Hydrophiloidea – a systematic review. In J. PAKALUK & S.A. SLIPINSKI (eds.). *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Pp. 321-353. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, v. 1, XII + 558 pp.

- HANSEN, M. 1997a. Phylogeny and classification of the staphyliniform beetles families (Coleoptera). *Biologiske Skrifter, Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* **48**: 1-339.
- HANSEN, M. 1997b. Evolutionary trends in "staphyliniform" beetles (Coleoptera). *Steenstrupia* **23**: 43-86.
- HENNIG, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin: Deutscher Zentralverlag, 370 pp.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic Systematic*. Urbana: University of Illinois Press, iv + 263 pp.
- HENNIG, W. 1981. *Insect phylogeny*. Chichester: John Wiley & Sons, xxii + 514 pp.
- HOWDEN, H. F. 1982. Larval and adult characters of *Frickius* Germain, its relationship to the Geotrupini, and a phylogeny of some major taxa in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *Canadian Journal of Zoology* **60**(11): 2713-2724.
- KIREJTSHUK, A. G. 1999. *Shkhotealinea zhiltzovae* (Lafer, 1996) – recent representative of the Jurassic coleopterous fauna (Coleoptera, Archostemata, Jurodidae). *Proceedings of the Zoological Institute of Russian Academy of Sciences* **281**: 21-26.
- KLAUSNITZER, B. 1975. Probleme der Abgrenzung von Unterordnungen bei den Coleoptera. *Entomologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden* **40**: 269-275.
- KUKALOVÁ-PECK, J. & J. F. LAWRENCE 1993. Evolution of the hind wing in Coleoptera. *The Canadian Entomologist* **125**(2): 181-258.
- KUSCHEL, G. 1995. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. In: R.S. ANDERSON & C.H. LYAL (eds.). *Biology and phylogeny of Curculionoidea: Proceedings of the XVIII International Congress of Entomology, July 1988. Memoirs of the Entomological Society of Washington* **14**: 5-33.
- LAWRENCE, J. F. 1988. Rhinorhipidae, a new beetle family from Australia, with comments on the phylogeny of the Elateriformia. *Invertebrate Taxonomy* **2**: 1-53.
- LAWRENCE, J. F. 1991. Dascillidae (Dascilloidea) (including Karumiidae). Pp. 369-370. In J.F. LAWRENCE (coord.). *Order Coleoptera*, chap. 34, p. 144-658. In F.W. STEHR (ed.). *Immature insects*. Dubuque: Kendall / Hunt Publishing Company, v. 2, xvi + 975 pp.
- LAWRENCE, J. F. & E. B. BRITTON 1991. Coleoptera (Beetles), chap. 35. In: CSIRO (ed.) *The insects of Australia. A textbook for students and research workers*. Pp. 543-683. Carlton: Melbourne University Press, v. 2, vi + 543-1137 pp.
- LAWRENCE, J. F. & E. B. BRITTON 1994. *Australian beetles*. Carlton: Melbourne University Press, x + 192 pp., 16 pls.
- LAWRENCE, J. F., A. M. HASTINGS, M. J. DALLWITZ, T. A. PAINE & E. J. ZUCHER 1999. *Beetles of the world: a key and information system for families and subfamilies*. Version 1.0 for MS-Windows. Melbourne: CSIRO Pub. CD-ROM & user manual.
- LAWRENCE, J. F. & A. F. NEWTON, JR. 1982. Evolution and classification of beetles. *Annual Review of Systematic and Ecology* **13**: 261-290.
- LAWRENCE, J. F. & A. F. NEWTON, JR. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). In J. PAKALUK & S. A. SLIPINSKI (eds.). *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Pp. 779-1092. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, v. 2, VI + 559-1092 pp.
- LAWRENCE, J. F., N. B. NITKITSKY & A. G. KIREJTSHUCK 1995. Phylogenetic position of Decliniidae (Coleoptera: Scirtoidea) and comments on the classification of Elateriformia (*sensu lato*). In J. PAKALUK & S. A. SLIPINSKI (eds.). *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Pp. 375-410. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, v. 1, XII + 558pp.
- LIEBHERR, J. K. & K. W. WILL 1998. Inferring phylogenetic relationships within in Carabidae (Insecta, Coleoptera) from characters of the female reproductive tract. In G. E. BALL, A. CASALI & A. VIGNA-TAGLIANTI (eds.). *Phylogeny and classification of Caraboidea (Coleoptera: Adephega)*. Pp. 107-170. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali, 543 pp.
- MAJER, K. 1994a. A review of the classification of the Melyridae and related families (Coleoptera, Cleroidea). *Entomologica Basiliensia* **17**: 319-390.
- MAJER, K. 1994b. Gietellidae, full family status for Melyridae: Gietellinae (Coleoptera: Cleroidea). *Entomological Problems* **25**(1): 65-72.
- MARVALDI, A. E. 1997. Higher level phylogeny of Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) based mainly on larval characters, with special reference to broad-nosed weevils. *Cladistics* **13**: 285-312.
- MCHUGH, J. V. 1993. A revision of *Eurysphindus* LeConte (Coleoptera: Cucujoidea: Sphindidae) and a review of sphindid classification and phylogeny. *Systematic Entomology* **18**(1): 57-92.
- MORIMOTO, K. 1962a. Comparative morphology and phylogeny of the superfamily Curculionoidea of Japan (Comparative morphology, phylogeny and systematics of the family Curculionoidea of Japan. I). *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University* **11**: 331-373.
- MORIMOTO, K. 1962b. Descriptions of a new subfamily, new genera and species of the family Curculionidae of Japan (Comparative morphology, phylogeny and systematics of the family Curculionoidea of Japan. II). *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University* **11**: 375-409.
- MORÓN, M. Á. 1984. *Escarabajos, 200 millones de años de evolución*. México: Instituto de Ecología, A. C., publicación 14, 132 pp.
- MORRONE, J. J. 1997. The impact of cladistics on weevil classification, with a new scheme of families and subfamilies (Coleoptera: Curculionoidea). *Trends in Entomology* **1**: 129-136.
- MUONA, J. 1995. The phylogeny of Elateroidea (Coleoptera), or which tree is best today. *Cladistics* **11**(4): 317-341.
- NAPP, D. S. 1994. Phylogenetic relationships among the subfamilies of Cerambycidae (Coleoptera, Chrysomeloidea). *Revista Brasileira de Entomologia* **28**(2): 265-419.
- NEWTON, JR., A. F., & M. K. THAYER 1992. Current classification and family-group names in Staphyliniformia (Coleoptera). *Fieldiana: Zoology* (N. S.) **67**: 1-92.
- NEWTON, JR., A. F. & M. K. THAYER 1995. Protopselaphinae new subfamily for *Protopselaphus* new genus from Malaysia, with a phylogenetic analysis and review of the Omaliinae Group of Staphylinidae including Pselaphidae (Coleoptera). In J. PAKALUK & S. A. SLIPINSKI (eds.). *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Pp. 219-320. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, v. 1, XII + 558 pp.
- PAKALUK, J. & S. A. SLIPINSKI (eds.) 1995. *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, v. 1, XII + 558pp., v. 2, VI + 59-1092 pp.
- PAKALUK, J., S. A. SLIPINSKI & J. F. LAWRENCE 1994. Current classification and family-group names in Cucujoidea (Coleoptera). *Genus* **5**(4): 223-268.
- PAULIAN, R. 1988. *Biologie des coléptères*. Paris: Éditions Lechevalier, xi + 719 pp.
- REID, C. A. M. 1995. A cladistic analysis of subfamilial relationships in the Chrysomelidae *sensu lato* (Chrysomeloidea). In J. PAKALUK & S. A. SLIPINSKI (eds.). *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Pp. 559-631. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, v. 2, VI + 559-1092 pp.

- SCHOLTZ, C. H. 1990. Phylogenetic trends in the Scarabaeoidea. *Journal of Natural History, London* **24**(4): 1027-1066.
- SCHOLTZ, C. H., D. D'HOTMAN & A. NEL 1987. Glaresidae, a new family of Scarabaeoidea (Coleoptera) to accommodate the genus *Glaresis* Erichson. *Systematic Entomology* **12**: 345-354.
- SCHOLTZ, C. H., D. J. BROWNE & J. KUKALOVÁ-PECK 1994. Glaresidae, archaeopteryx of the Scarabaeoidea. *Systematic Entomology* **19**(3): 259-277.
- SEN GUPTA, T. & R. A. CROWSON 1973. A review of the classification of Cerylonidae (Coleoptera, Clavicornia). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* **124**(4): 365-446.
- SEN GUPTA, T. & R. A. CROWSON 1977. The coleopteran family Sphindidae. *The Entomologist's Monthly Magazine* **113**: 177-191.
- SLIPINSKI, S. A. 1990. A monograph of the world Cerylonidae (Coleoptera; Cucujoidea). Part I – Introduction and higher classification. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria"* **88**: 1-273.
- SLIPINSKI, S. A. & J. F. LAWRENCE 1997. Genera of Colydiinae (Coleoptera: Zopheridae) of the Australo-Pacific Region. *Annales Zoologici* **47**(3/4): 341-440.
- THOMPSON, R. T. 1992. Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) with a key to major groups. *Journal of Natural History, London* **26**(3): 835-891.
- TOMASZEWSKA, K. W. 2000. Morphology, phylogeny and classification of adult Endomychidae (Coleoptera: Cucujoidea). *Annales Zoologici* **50**(4): 449-558.
- WATT, J. C. 1974. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). *New Zealand Journal of Zoology* **1**(4): 381-452.
- WHEELER, W. C., M. WHITING, Q. D. WHEELER & J. M. CARPENTER 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* **17**(2): 113-169.
- WHITING, M. F., J. M. CARPENTER, Q. D. WHEELER & W. C. WHEELER 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology* **46**(1): 1-68.
- WITTMER, W. & N. OHBA 1994. Neue Rhagophthalmidae (Coleoptera) aus China und benachbarten Ländern. *Japanese Journal of Entomology* **62**: 341-355.
- WOOD, S. L. & D. E. BRIGHT 1987. A Catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 1: Bibliography. *Great Basin Naturalist Memoirs* **11**: 1-685.
- WOOD, S. L. & D. E. BRIGHT 1992. A Catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Part 2: Taxonomic Index. *Great Basin Naturalist Memoirs* **13**: 1-1553 (vol. A: 1-833; vol. B: 834-1553).
- ZHERIKHIN, V. V. & V. G. GRATSHEV 1995. A comparative study of the hind wing venation of the superfamily Curculionoidea, with phylogenetic implications. In J. PAKALUK & S.A. SLIPINSKI (eds.). *Biology, Phylogeny, and classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson*. Pp. 633-777. Warszawa: Muzeum i Instytut Zoologii PAN, v. 2, VI +559-1092 pp.
- ZIMMERMAN, E. C. 1993. *Australian weevils (Coleoptera: Curculionoidea)*. Nanophyidae, Rhynchophoridae, Erihniidae, Curculionidae: Amycterinae, literature consulted. East Melbourne: CSIRO, v. 3, x + 854 pp.
- ZIMMERMAN, E. C. 1994a. *Australian weevils (Coleoptera: Curculionoidea)*. Orthoceri: Anthribidae to Attelabidae, the primitive weevils. East Melbourne: CSIRO, v. 1, xxxii + 741 pp.
- ZIMMERMAN, E. C. 1994b. *Australian weevils (Coleoptera: Curculionoidea)*. Brentidae, Eurhynchidae, Apionidae and a chapter on immature stages by Brenda May. East Melbourne: CSIRO, v. 2, x + 755 pp.

